

010

FAGRAPPORT

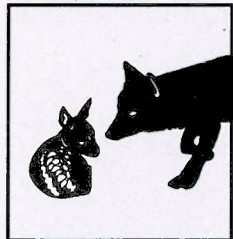
Rådyr i kulturlandskapet
Sluttrapport

Reidar Andersen
John Linnell
Ronny Aanes

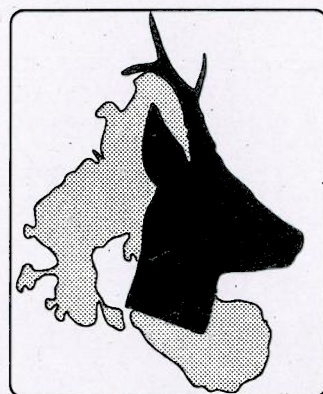


NINA • NIKU

JØA




PROSJEKTET



RÅDYRPROSJEKTET
STORFOSNA
NORSK INSTITUTT FOR NATURFORSKNING

NINA Norsk institutt for naturforskning

A photograph of a roe deer in a field of yellow flowers with a house in the background. The deer is in the lower center, facing right, with a red collar. The field is filled with green grass and many small yellow flowers. In the background, there is a dense line of green bushes and a wooden house with a dark window.

Rådyr i kulturlandskapet Sluttrapport

Reidar Andersen
John Linnell
Ronny Aanes

NINA•NIKUs publikasjoner

NINA•NIKU utgir følgende faste publikasjoner:

NINA Fagrapport

NIKU Fagrapport

Her publiseres resultater av NINAs og NIKUs eget forskningsarbeid, problemoversikter, kartlegging av kunnskapsnivået innen et emne, og litteraturstudier. Rapporter utgis også som et alternativ eller et supplement til internasjonal publisering, der tidsaspekt, materialets art, målgruppe m.m. gjør dette nødvendig.

Opplag: Normalt 300-500

NINA Oppdragsmelding

NIKU Oppdragsmelding

Dette er det minimum av rapportering som NINA og NIKU gir til oppdragsgiver etter fullført forsknings- eller utredningsprosjekt. I tillegg til de emner som dekkes av fagrapportene, vil oppdragsmeldingene også omfatte befaringsrapporter, seminar- og konferanseforedrag, årsrapporter fra overvåkningsprogrammer, o.a.

Opplaget er begrenset. (Normalt 50-100)

Temahefter

Disse behandler spesielle tema og utarbeides etter behov bl.a. for å informere om viktige problemstillinger i samfunnet. Målgruppen er "almenheten" eller særskilte grupper, f.eks. landbruket, fylkesmennenes miljøvernavdelinger, turist- og friluftlivskretser o.l. De gis derfor en mer populærfaglig form og med mer bruk av illustrasjoner enn ovennevnte publikasjoner.

Opplag: Varierer

Fakta-ark

Hensikten med disse er å gjøre de viktigste resultatene av NINA og NIKUs faglige virksomhet, og som er publisert andre steder, tilgjengelig for et større publikum (presse, ideelle organisasjoner, naturforvaltningen på ulike nivåer, politikere og interesserte enkeltpersoner).

Opplag: 1200-1800

I tillegg publiserer NINA og NIKU-ansatte sine forskningsresultater i internasjonale vitenskapelige journaler, gjennom populærfaglige tidsskrifter og aviser.

Andersen, R., Linnell, J. & Aanes, R. 1995. Rådyret i kulturlandskapet. Sluttrapport. NINA Fagrapport 10: 1-80.

Trondheim, juni 1995

ISSN 0805-469X

ISBN 82-426-0589-0

Forvaltningsområde:

Bærekraftig høsting, vilt

Sustainable harvest, wildlife

Rettighetshaver ©:

NINA•NIKU Stiftelsen for naturforskning
og kulturminneforskning

Sitering fra rapporten krever tillatelse fra forfatterne

Redaksjon:

Reidar Andersen

Lill L. Olden

NINA•NIKU, Trondheim

Design og layout:

Eva M. Schjetne

Kari Sivertsen

Tegnekontoret NINA•NIKU

Sats: NINA•NIKU

Trykk: Strindheim Trykkeri AL

Opplag: 500

Trykt på miljøpapir

Kontaktadresse:

NINA•NIKU

Tungasletta 2

7005 Trondheim

Tel: 73 58 05 00

Fax 73 91 54 33

Tilgjengelighet: åpen

Prosjekt nr.: 11503

Ansvarlig signatur:

Svein-Erik Lørd

Oppdragsgiver:

Direktoratet for Naturforvaltning

Referat

Andersen, R., Linnell, J. & Aanes, R. 1995. Rådyret i kulturlandskapet. Sluttrapport. NINA Fagrapport 10: 1-80.

Fra 1990 til 1994 studerte vi en raskt voksende bestand av rådyr på øya Storfosna (10.5 km²) i S-Trøndelag. I løpet av denne perioden vokste bestanden innenfor det intensivt brukte studieområdet (8 km²) fra 81 dyr våren 1991 til 325 dyr høsten 1993, for så å gå ned til 276 dyr våren 1994. Området er et typisk kulturlandskap, med 35% åkerland, 19 % eng, mens 33% er lynghei og 12% skog. Studiet baserte seg på oppfølging av radiomerkede dyr, fanget som voksne om vinteren eller som nyfødte kalver. Bortsett fra katter finnes ingen predatorer på Storfosna. I 1992-93 gjennomførte vi et studie av overlevelsen til rådyrkalver på øya Jøa (50 km²) i N-Trøndelag. Tettheten av rådyr var lav (ca 5 dyr pr km²), men området hadde en kraftig bestand av skabbfri rødrev.

På Storfosna hadde rådyrbestanden fra 1991 til 1992 en vekstrate på $\lambda = 1.9$, den raske veksten avtok med økende tetthet, men for hele perioden 1991-94 har en eksponentiell vekst på $r = 0.41$, som gir en doblingstid av bestanden på 1.7 år. Vektutviklingen på kalver og åringer var rask i hele perioden, hvor dyrene oppnådde 70% og 95% av voksenalder i henholdsvis sin første og andre vinter. Dødeligheten av eldre dyr endret seg lite, mens kalvedødeligheten i den første måneden økte med økt tetthet. Kalvedødeligheten de første 5 dager etter fødsel utgjorde mellom 50 og 80% av dødeligheten fram til høsten. Kalveproduksjonen var høy i hele perioden, men sank fra 2.4 kalver pr. kalveproduserende geit i 1991 til 2.0 i 1994, i tillegg økte andelen geiter som ikke produserte kalv fra ca 10% i 1991 til 20% i 1994. Det var ingen forskjeller i daglig vektøkning på kalver den første måneden (ca 155 g/dag), men det var en klart synkende fødselsvekt med økende tetthet, fra 1560 g i 1992, til 1360 g i 1994. Det var generelt en lavere vektøkning blant trillinger sammenlignet med tvillinger og enslige kalver. Dette gir seg utslag i større overlevelsessjangser for tvillinger og enslige kalver, men denne type familieeffekt var mest uttalt i de to siste år hvor tettheten av dyr var høy (over 40 dyr/km²).

Fordi kalveoverlevelse er en følsom indikator for hvordan forholdene i bestanden er, ble økologien til > 250 nyfødte radiomerkede kalver studert. Gjennomsnittlig fødselstidspunkt på Storfosna var 22. mai, og viste ingen årlig variasjon. Hele 80% av fødslene skjedde i løpet av 26 dager. Den adaptive betydning av denne høye synkronitet ble studert. Det ble konkludert med at det er miljøbegrensninger, og ikke i samme grad anti-predator strategier, som gir det observerte mønster.

På Jøa ble totalt 48% av kalvene drept av rødrev de første 7 ukene etter fødsel. Bukkekalver hadde mer enn fire ganger så stor predasjonsrisiko som geitekalvene. Det var et relativt lite kalvetap den første uken etter fødsel, mens det på Storfosna ble vist at det er i denne perioden det meste av naturlig dødelighet inntreffer. Rødrevs predasjon synes derfor å være additiv. Kalver som benyttet åpne åkerområder som liggeplass hadde en høyere predasjonsrisiko enn kalver som benyttet skogsområder. Dette er relatert til rødrevs jaktstrategi.

Aktivitetsmønster og mor-avkom forhold ble grundig studert på Storfosna. Kalvene hadde en typisk "hider-atferd". I løpet av de første 10 dager etter fødsel var kalvene aktive i gjennomsnitt 10 minutter hver time, og nådde ikke samme aktivitetsnivå som eldre dyr før de var ca 2 måneder gamle. Kalvene flyktet ikke unna fra sin liggeplass før de var mer enn 10 dager gamle, og først ved 30 dagers alder var det > 90% sjangse for at kalven flyktet unna når mennesker var nærmere enn 10 meter. Gjennom hele sommeren til slutten av august, var kalvene alltid mer enn 50 m fra mora. Skogsområder var foretrukket som liggeplasser og fødselsplasser.

På grunn av betydningen en arts sosiale atferd har for forvaltningen av en bestand, og troen på sosial regulering av rådyrbestandene, ble denne atferd studert i 3 ulike perioder. Bukkene ble studert om vinteren (januar-mars) og under brunsten (juli-august), mens geitene i tillegg ble studert i kalveperioden (mai-juni). Kalver og åringer ble studert året rundt. Etter et år med nær kontakt med mora, utvidet åringene sitt leveområde og beveget seg mye i sin andre sommer. Bare en liten andel åringer forlot øya, og i sin andre vinter var de fleste tilbake til sine oppvekstområder. Det var en liten økning i dødelighet hos åringer i studieperioden. Andelen åringer som forlot eller forsøkte å forlate øya, avtok med økende bestandstetthet. Dette er ikke forenelig med en sosial regulering av bestandene. Mange ungdyr etablerte leveområder/territorier i nærheten av moras leveområde, og dermed sitt eget oppvekstområde.

Om vinteren levde både bukker og geiter i sosiale grupper, hvor det kun var kontakt med medlemmer innen den samme klan, selv om klansområdet kunne overlappes betydelig med andre klans område. I kalveperioden reduserte geitene sine leveområder, og spredte seg ut i området slik at alle tilgjengelige biotop typer ble benyttet. Gruppestørrelsene og den sosiale nærhet mellom dyrene avtok derfor sterkt i perioden mars-juni. Oppvekstområdene for kalvene avtok med økende tetthet av dyr, sannsynligvis som et resultat av geitenes forsøk på å opprettholde avstand til andre geiter. Det var ingen aggresjon mellom geitene, så deres leveområder kan derfor ikke betegnes som territorier.

Bukkenes territorielle atferd startet i april med en økning i markeringsatferd, etterfulgt av en økt aggresjon mot andre bukker. Etter en pause midt på sommeren, økte aggresjonen igjen under brunsten i juli-august. I denne perioden hadde bukkene territorier på 20-40 ha., som overlappet mye med nabobukkens. Bare kjerneområdene hadde liten overlapping. Det var ingen endringer i størrelsen på bukkens territorier i studieperioden, til tross for en økning i tetthet fra ca 10 dyr/km² til 40 dyr/km². De fleste av 2-åringene var istand til å etablere stabile territorier, og var involvert i 35% av de observerte parringene. Geitene brukte like store leveområder som bukkene i denne perioden. Under brunsten foretok ca 50% av geitene ekskursjoner opptil flere km fra sitt normale leveområde, hvor de parret seg med bukker de normalt ikke hadde overlappende leveområder med. Alle unntatt 2 geiter returnerte til sitt normale leveområde i løpet av noen få dager. Disse resultatene ledet oss til et nytt syn på rådyrets territorialitet. Territoriet er ikke et område som er fritt for konkurranse fra andre bukker, men derimot et område hvor bukken er dominant. Denne arealmessige synliggjøring av dominans vil hindre antall kostbare aggressive interaksjoner mellom bukkene.

Det var små sesongmessige og årlige endringer i leveområdestørrelse, bortsett fra den tetthetsavhengige nedgang i oppvekstområdene for kalvene. Bare en eldre geit viste klare sesongmessige trekk mellom vinter og sommerområder. Alle andre hadde sommerområder som var innenfor eller overlappet med vinterområdene, selv om 5 bukker delvis skiftet vinterområder. Om sommeren prefererte eldre geiter skogsområder, og oversikten innen området påvirket størrelsen av det. Dette relateres til rådyrets "hider-atferd", hvor geita prøver å begrense informasjonen om kalvens liggeplass ovenfor predatorer i det samme område.

Rådyrene tolerer store endringer av sine leveområder. Fjerning av 50% av skjulvegetasjonen innenfor et begrenset skogsområde resulterte ikke i at noen dyr forlot området.

Bestandsgenetikken til 3 fastlands (2 i Norge og 1 i Sverige) og 3 øybestander (alle i Norge) ble studert ved hjelp av protein elektroforese. "Flaskehalsene" dyrene har gjennomgått avspeiles av den beskjedne genetiske variasjon sammenlignet med bestander lengre sør i Europa. Øybestandene hadde noe mindre genetisk variasjon generelt, men en større grad av variasjon i genfrekvenser. Dette indikerer en tilfeldig genetisk drift, som skyldes begrensninger i utvekslingen mellom øyer og fastland.

Undersøkelsen viser at i kulturlandskapsområder har rådyrene en stor vekstevne, og kan ved lave og midlere tettheter doble bestanden i løpet av et år. Tetthetsavhengige faktorer påvirker imidlertid vekstevnen, ved at tidlig kalvedødelighet og andel ikke-produserende geiter øker. En bestands vitalitet kan best registreres ved å telle antall kalver pr. geit om høsten. Ovarieanalyser er en mindre robust metode, og krever et stort antall prøver for å gi sikre indikasjoner. I kulturlandskapsområder gir arealer på 5 km² tilfredsstillende muligheter for en forsvarlig forvaltning. I områder med større sesongmessige og geografiske variasjoner, vil arealer på 5 km² ikke være tilstrekkelige. Rapporten gir også endel forvaltningsmessige tilrådninger og skisserer fremtidige forskningsbehov.

Abstract

Andersen, R., Linnell, J. & Aanes, R. 1995. Roe deer in a cultural landscape. Final report. NINA Fagrapport 10: 1-80.

From 1990 until 1994 we studied a rapidly expanding population of roe deer (*Capreolus capreolus*) on the island of Storfosna (10.5 km²), in central Norway. During this period the population in the intensively studied part of the island (8 km²) increased from 81 animals in spring 1991 to 325 animals in autumn 1993. There was a slight decrease to 276 animals by spring 1994 after an exceptionally snow rich winter on this normally snow free island. The habitat was mainly agricultural (35 % pasture, 19 % abandoned meadow) interspersed with patches of other habitat (33 % moorland, 12 % forest). The main study technique involved the capture and radio-collaring of adult animals and neonatal fawns. There were no ground predators apart from house cats on Storfosna. During 1992-93 the survival of radio-collared roe deer fawns was studied on the island of Jøa (50 km²). Jøa supported a population of roe deer similar to the early years on Storfosna, in an essentially similar landscape, and a scabies-free population of red fox.

Between 1991 and 1992 the roe deer population on Storfosna had a high growth rate ($\lambda=1.9$), however, with the density increasing from 10 animals/km² to 40 animals/km², the growth rate decreased. For the period 1991-1994 the exponential growth rate was $r = 0.41$, giving a population doubling time of 1.7 years. Fawns and yearlings maintained a rapid growth in body weight throughout the study, reaching 70 and 95% of adult body weight in their first and second winter, respectively. Only slight changes in adult mortality occurred during the study, however, an increasing proportion of fawns died in the first 5 days of life. Mortality in this 5-day period represented between 50 and 80% of the total mortality the first 3 months of life. Production of fawns remain high during the whole period, however, it decreased from 2.4 in 1991 to 2.0 in 1994 for reproductive does. The daily growth rate of fawns (mean: 155 g/day) did not show yearly variation, but the birth weight decreased from 1560 g in 1992 to 1360 in 1994. Triplets had lower growth rates than twins and single fawns, and this is associated with a lower survival of fawns in triplet-groups. However, this family effect was most pronounced in 1993 and 1994 when the density of the population was high.

Because fawn survival is such a sensitive indicator of population conditions, the ecology of fawns was intensively studied by radio-collaring (>250) new-born fawns. Mean birth date on Storfosna was May 22nd and showed no annual variation, with 80 % of births falling within 26 days. The adaptive nature of this degree of synchrony was examined with respect to being an adaptation to predation reduction or environmental seasonality constraints. It was concluded that this was the greatest degree of spread in birth date that was permitted by the risk of hypothermia for early births, and the time required for does to regain condition for the summer rut.

On Jøa 48 % of fawns were killed by red fox during the first seven weeks of life. Males were more than four times as likely to be

killed than females. Predation was particularly heavy on fawns that selected lying sites in pasture as opposed to woodland.

Activity pattern and mother-young relationship of fawns was intensively followed on Storfosna. The fawns showed the classic signs of being a "hider" type neonate. During the first ten days of life fawns were only active for 10 minutes per hour on average. The activity pattern of fawns did not approach that of adults (30 minutes per hour) until after 60 days of age. Fawns did not start to exhibit flushing behaviour until after ten days of age, and it was not until after 30 days of age that there was a > 90 % chance of a fawn flushing when approached to within 10 meters. During the entire summer period (up to end of August) fawns were separated from their dam by over 50 m. on average. During the second 10 days of life this distance rose to over 100 m. Siblings showed much closer spacing behaviour, especially after 30 days of age. Forest habitats were highly preferred as lying sites and birth sites for fawns, despite their low availability.

Because of the importance of social behaviour in population management, and the widespread belief in social regulation in roe deer, we studied the social behaviour of roe deer in three different periods. Bucks were studied in winter (Jan- March) and the rut (July- August). Females were also studied in the fawn rearing period (May-June). Fawns and yearlings were studied for almost the whole year. After a year of very close association with the mother, yearlings entered a phase of large home ranges, and much movement during their second summer of life. Although a small proportion attempted to leave the island (several succeeded), most remained, and by their second winter most individuals were back on, or adjacent to, their natal ranges. There was a slight increase in mortality among yearlings during this period. The proportion of animals attempting to leave the island declined with increasing population density. This strongly indicates that social regulation was not acting in this population. Many juveniles of both sexes set up reproductive ranges / territories overlapping with their mother and natal range.

During winter both bucks and does lived within clear social groups, where association was limited to members of the same clan, despite home range overlap between neighbouring clans. During the fawning period the adult does showed a strong tendency to reduce their home ranges, and to space out into all available habitat. Group size and sociality declined strongly from March to June. Fawn rearing home ranges decreased with increasing population density, possibly to facilitate this spacing out behaviour. There was no observed aggression between breeding does, so these ranges can not be called territories.

Male territorial behaviour began in April with an increase in marking behaviour followed by aggression towards other males. After a pause during mid-summer, aggression increased again for the July-August rut. During the rut bucks occupied large territories (20-40 ha.) which overlapped extensively with their neighbours. Only the core areas showed any degree of separation. There were no changes in the territory sizes during the study. Most two year old bucks were able to establish a stable territory, overlapping other bucks, and were involved in 35 % of copulations witnessed. Females used similar sized home ranges to the bucks during this period. In the rut, 50 % of the females made

dramatic excursions of up to several kilometers away from their formerly stable home ranges to court and mate with bucks that they did not normally overlap. All but two returned within a few days to their normal ranges. These results forced us to reconsider the nature of roe deer territoriality and to view the territory not as an area free from mating competition, but as an area within which the buck could be dominant. This spatial reference for dominance could serve to reduce the frequency of costly aggressive interactions.

There was little in the way of seasonal or annual changes in home range size, apart from a density dependent decrease in fawn rearing home ranges for adult females. This caused a significant difference to appear between winter and fawn rearing home ranges in the 1993-94. Only one adult female showed a clear pattern of seasonal migration across Storfosna. All the others had summer home ranges that were within or overlapping with their winter ranges. All animals showed a high degree of fidelity to their seasonal home ranges, although five of the bucks showed a degree of infidelity to their winter ranges. During summer adult does showed a strong selection for woodland habitats. Although the role of food could not be discounted as a factor in determining home range size, large home ranges had a much greater average visibility.

When a small isolated forest was cleared of fallen timber after storm damage, resulting in a 50 % reduction in forest area, none of the radio-collared roe deer showed any shifts in home range after the initial disturbance was over.

The population genetics of three mainland (2 Norwegian and 1 Swedish) and three island (all Norwegian) populations were studied using protein electrophoresis. The bottlenecks in the history of Scandinavian roe deer was reflected in the levels of genetic variation, which were reduced compared to other European populations. Only the four most variable loci showed any variation. While the island population did not show much less overall variation than the mainland populations, they showed greater variability in gene frequency, indicating some random genetic drift.

The study shows that roe deer populations in agricultural areas have a large growth potential, and can at low or median densities double their numbers in one year. The vitality of the population can best be monitored by counting number of fawns per doe in autumn, while ovary analyses is a less robust method, as the number of fawns produced showed only small changes. Areas of 5 km² in size are a suitable area for management in agricultural areas, but too small in inland areas where seasonal and geographic variation is greater, and seasonal migrations occur. Future research needed are discussed.

Forord

I 1988 fikk NINA signaler om at Direktoratet for Naturforvaltning (DN) ønsket å prioritere forskning på rådyr i årene framover, og NINA ble bedt om å skissere et forskningsprogram som skulle fremskaffe relevant kunnskap for å bedre forvaltningen av denne arten.

Vi ønsket i utgangspunktet å gjennomføre prosjektet i et område hvor vi kunne få kontroll med en stor del av bestanden gjennom radiomerking. For best å kunne avdekke eventuelle tetthetsavhengige faktorer involvert i rådyrbestandens utvikling, ønsket vi i tillegg å følge utviklingen av en bestand som i minst mulig grad var påvirket av vinterforholdene. Det var derfor naturlig å lete etter et studieområde langs kysten. Valget av øya Storfosna i Ørlandet kommune som studieområde, har etter vår vurdering vært vellykket. Basert på erfaringer fra Storfosna, ble det også gjennomført et 2-årig studium av rødrevens predasjon på rådyrkalver, på øya Jøa i Fosnes kommune.

Under prosjektperioden 1989-94, har vi registrert en økt interesse for rådyr og rådyrforvaltning. Dette skyldes dels en sterk økning av bestandene grunnet milde, snøfattige vintre, men avspeiler også en generelt større interesse for kunnskapsbasert forvaltning i områder hvor rådyret tidligere ikke har blitt ansett som en verdifull ressurs. Etter at viltlovens §16 ble endret i 1993, og en forsøksordning med kvotefri rådyrjakt er iverksatt fra 1994 i to fylker, har kravet til mer presis kunnskap om ulike sider ved rådyrets biologi bare økt. Vi håper at denne rapporten kan tjene som grunnlag for en framtidig biologisk forsvarlig beskatning av rådyret.

Vi har i hele prosjektperioden mottatt støtte fra DN i tillegg til at Fylkesmannen i S-Trøndelag og N-Trøndelag også har støttet prosjektet. Vi er også svært takknemlige for at Fylkesmannen i Nordland støttet prosjektet i 1992.

Innhold

Referat	3
Abstract	4
Forord	6
1 Innledning	8
1.1 Bakgrunn og formål med studiet	8
1.2 Oppbygging av rapporten	8
1.3 Rapportering og forskningsformidling	9
1.4 Takk te dokk!	9
2 Studieområder og generelle teknikker	10
2.1 Storfosna	10
2.2 Jøa	11
2.3 Generelle teknikker	11
2.3.1 Beregning av bestandstetthet	11
2.3.2 Fangst og merking av dyr	13
2.3.3 Telemetri	13
2.3.4 Statistisk behandling og metodikk	14
3 Bestandsvekst, vektutvikling, dødelighet og reproduksjon	14
3.1 Bestandsutvikling	14
3.2 Vektutvikling av eldre dyr	15
3.3 Dødelighet blant åringer og voksne	15
3.4 Variasjoner i kalvedødelighet mellom år	17
3.5 Reproduksjon	18
3.6 Konklusjon	18
4 Kalvevekst, investering og familieeffekter	20
4.1 Vekst av rådyrkalver	20
4.2 Kjønnsforskjeller i vekst hos rådyrkalver	20
4.3 Forskjeller i vektøkning mellom år	21
4.4 Rågeitas investering i avkom	22
4.5 Familieeffekter	23
5 Rådyrkalvens første sommer	24
5.1 "Who killed Bambi?" - en oversikt over kalvedødelighet hos klauvdyr	24
5.2 Hiders og Followers	25
5.3 Målet med vårt studium	25
6 Tidspunkt og synkronitet av kalvefødsler	26
6.1 Tidspunkt av kalvefødsler	26
6.2 Den adaptive verdi av de observerte mønstre	27
7 Rødrev og rådyr på Jøa	28
7.1 Omfang, alder, kjønn og kroppsvekt til drepte kalver	28
7.2 Effekter av fødselstidspunkt på kalvenes overlevelse	30
7.3 Effekter av habitattype på kalvenes overlevelse	31
8 Utvikling av kalvens hiding-atferd og aktivitetsmønster	32
8.1 Utvikling av aktivitetsmønster	32
8.2 Kalvens fluktatferd	33
8.3 Avstand til andre individer	33
8.4 Utviklingen av de atferdstrekk som danner "hider" strategien	35

9 Rådyrkalvenes valg av liggeplasser	36
9.1 Rådyrkalvens bruk av liggeplasser	36
9.2 Rådyrkalvenes habitatseleksjon	37
9.3 Diskusjon	38
10 Sosial organisasjon og atferd hos rådyr i et kulturlandskap	39
10.1 hva har atferd å gjøre med forvaltning?	39
10.2 Sosial organisering hos rådyr, det klassiske synspunkt og dets problemer	39
10.3 Hvorfor studerte vi atferd på Storfosna?	40
11 Mor-avkom forhold og spredningsatferd hos norske rådyr	40
11.1 Metoder	40
11.2 Alders-relaterte endringer i mor-avkom assosiasjoner for 1991 og 1992 årgangene	41
11.3 Endringer i andel dyr som forlot populasjonen i perioden 1990-1994	44
11.4 Diskusjon	44
12 Geitenes sosiale organisering	45
12.1 Vinterklanene på Storfosna	45
12.2 Er det energetiske fordeler med gruppedannelse?	47
12.3 Kalvingsperioden - en periode med isolasjon	47
12.4 Adaptive betydning av årstidsvariasjoner i geitenes sosiale system	47
13 Bukker og geiters atferd under brunsten	50
13.1 ulike former for parringssystem	50
13.2 Rådyrets territoriale system	50
13.3 Utviklingen av territorial atferd	51
13.4 Overlapping av territorier i perioden 1990-94	52
13.5 Stabilitet og plassering av territorier	52
13.6 Geitenes atferd under brunsten	53
13.7 Mot et nytt syn på rådyrets territorialitet	54
14 Sesongmessige og årlige forandringer i leveområde	57
14.1 Hvordan varierte bukkenes territorier og leveområder med årstid og bestandstetthet?	57
14.2 hvordan varierte geitenes leveområder med årstid og bestandstetthet?	57
14.3 Rådyrets leveområder på Storfosna sammenlignet med andre områder	59
15 Rådyrets stedstrohet og sesongtrekk	60
15.1 Sesongmessige trekk og stedstrohet hos andre klauvdyr	60
15.2 Fravær av trekk på Storfosna	60
15.3 Hjem, kjære hjem	60
16 Rågeitenes valg av leveområder i et kulturlandskap	62
16.1 Variasjon i størrelse og leveområder	62
16.2 Kobling mellom valg av leveområder og bestandsregulering?	63
17 Hva betyr endringer innen rådyrets leveområde?	64
17.1 Når skjølet forsvinner	64

18 Populasjonsgenetikk hos skandinaviske rådyr	65
19 Forvaltning av rådyr i kulturlandskapsområder	67
19.1 Rådyrbestandenes vekstevne - høstingsgrunnlaget	67
19.2 Hvordan registrere bestandens vitalitet?	67
19.3 Hva kjennetegner et godt rådyrområde?	67
19.4 Krav til størrelsen på et forvaltningsområde	68
19.5 Avskytningsstrategier	68
20 Forvaltningsmessige tilrådinger og forskningsbehov	69
21 Litteratur	72
Appendiks	77

1 Innledning

1.1 Bakgrunn og formål med studiet

I Norge opptre rådyret mest tallrik i typiske kulturlandskapsområder, ofte i nær kontakt med menneskelig bosetning. De fleste mennesker har rimelig lett tilgang til slike områder, noe som medfører at mange mennesker kan oppleve rådyret året rundt. Det er også i intensivt brukte kulturlandskaper at rådyret som ressurs har den største betydning. Ved oppstartingen av rådyrprosjektet i 1989/90 hadde det allerede kommet inn opplysninger fra sør-Sverige om at rådyret enkelte plasser påførte produksjonsskogen store skader. Dette til tross for at man i Sverige hadde hatt en fri avskyting av rådyr, uavhengig av kvoter. Dette viser at i områder hvor rådyrets kalvetap på grunn av rovdyr er minimale, må forvaltningen av denne arten baseres på god kunnskap om bestandenes størrelse, samt kunnskap om hvordan produksjon, dødelighet og sosiale organisering er relatert til tettheten av dyr. Hvis ikke vil bestandene øke utover områdets bæreevne med påfølgende ødeleggelse av beitegrunnet, og gi dyr i dårlig kondisjon.

Tidligere hadde Elg-Skog-Samfunn prosjektet klart vist betydningen av å kunne følge individuelle dyr gjennom lengre tid. For rådyret, som i enda sterkere grad enn elgen, lever store deler av sitt liv skjult i skogsområder, er det av avgjørende betydning å ha tilgang på radiomerkede dyr. Det ble derfor i starten lagt vekt på å fange et stort antall dyr, og spesielt ble det lagt vekt på å følge geiter og deres avkom. Sosiale reguleringsmekanismer var antatt å spille en betydelig rolle i tilpasningen mellom bestandens tetthet og miljøforhold. Denne reguleringsmekanismen var imidlertid utelukkende knyttet til bukenes territorielle atferd, mens geitenes og kalvenes atferd var lite påaktet. I dette studiet ønsket vi å knytte sammen tradisjonelt viktige livshistorie-faktorer som dødelighet, produksjon og vektutvikling til dyrenes sosiale system, inkludert atferd knyttet til etablering og størrelse av leveområder, relasjoner mellom individer i en bestand. Med tanke på de retningslinjer det nå legges opp til, med en kvotefri forvaltning av rådyr innenfor avgrensede områder, vil det være av spesielt stor betydning å ha kunnskap om endringer i tetthet påvirker dyrenes sosiale organisering, og dermed høstingsgrunnet.

For et såpass kortvarig studium, var vi også avhengige av å kunne arbeide med en bestand hvor vi raskt kunne manipulere tettheten. Dette ble gjort ved å regulere jakten, samt bidra til at uttak av dyr utenom fastsatte kvoter ble redusert. Dette lyktes takket være god hjelp fra innbyggerne selv og de ansvarlige forvaltningsmyndigheter i kommunen.

1.2 Oppbygging av rapporten

Rapporten har en klar tre-deling. Første delen (**kapittel 3 - 9**) behandler produksjon, vekst og dødelighet, og hvilke atferdsstrategier rådyret benytter for å maksimere produksjonen av kalver. Andre delen (**kapittel 10 - 17**) behandler rådyrets sosiale system. I denne delen setter vi spørsmålsteget ved endel av de tidligere vedtatte sannheter omkring rådyrbestandenes sosiale reguleringsmekanismer, samt viser hvilke krav rådyret setter til sine

leveområder i kulturlandskapet. I siste del (**kapittel 19-20**), prøver vi å sy det hele sammen, og samtidig trekke opp endel generelle retningslinjer for forvaltningen av rådyr i kulturlandskapsområder. Vi kan selvfølgelig heller ikke dy oss fra å skissere endel fremtidige forskningsbehov.

Sammenlignet med mange andre taxonomiske grupper så investerer pattedyrene mye energi i hvert enkelt avkom. Istedenfor å produsere mange, dårlig utviklede avkom, så produseres et lite antall godt utviklede. De fleste klauvdyrarter er i så måte ekstremer på denne trend, i og med at bare et fåtall arter produserer mer enn et avkom årlig, og blandt hjorteviltet er det bare 4 slekter, inkludert rådyret, som jevnlig produserer mer enn ett avkom pr. år. For rådyret, som hjorteviltet flest, utgjør derfor produksjonen av en enkelt kalv en stor del av rågeitas totale investering i avkom. Hos hjorteviltet er variasjoner i kalvedødelighet den faktor som i sterkere grad bestemmer variasjonene i individenes reproduktive suksess, og det er derfor av stor betydning at kalvens sjangser for å overleve maksimaliseres. Det første fagkapittlet i denne rapporten (**kapittel 3**) presenterer derfor data vedrørende reproduksjon og dødelighet. Inntil nylig har det vært hevdet at rådyret, i motsetning til de øvrige hjorteviltarter i Norge, ikke viste de generelle tetthetsavhengige variasjoner i disse faktorer. Det vil si, det fantes mekanismer som regulerte bestandene til et nivå som gjorde at produksjonen av kalv og dødeligheten i bestandene ikke ble påvirket. Vi var i utgangspunktet skeptiske til disse påstandene og ønsket derfor å teste dette. Vi visste fra tidligere undersøkelser lengre sør i Europa at rådyret hadde en stor produksjonsevne, vi visste også at vårt norske rådyr var betydelig større enn rådyr lengre sør. Hvordan ville dette påvirke antall produserte kalver og kalvenes vekst? Dette er ting vi drøfter i **kapittel 4**. I dette kapittlet ser vi også på rågeitas investering i avkom og relaterer dette til tilsvarende studier i sør-Europa. Ved å sammenligne dødelighet og vekst mellom ulike familiegrupper fra to ulike bestander, vår bestand samt en bestand fra Frankrike, vil vi vise at dyrene ikke kan betraktes som individer uavhengige av hverandre. Vi viser også at det er forskjeller fra et år til et annet når det gjelder suksessen til geitenes produksjonsstrategier.

Kapittel 5 er en innledning til de neste 4 kapittelene, som hver for seg prøver å gi en detaljert beskrivelse av de ulike atferds-komponenter rådyret benytter seg av for å sikre overlevelse av kalvene. Tilsammen danner disse atferds-komponentene en såkalt "hider"-strategi. Hva kjennetegner dyr som har denne strategien, og hvilke krav setter bruken av denne strategien til dyrenes sosiale organisering om sommeren?

Når bør kalven fødes? Dette er et viktig spørsmål for alle hjorteviltarter. Fødetilgangen for moryret må være optimal, samtidig som predasjonen må søkes minimalisert. I **kapittel 6** beskriver vi tidspunkt og synkronitet av kalvefødsler på Storfosna, og evaluerer to ulike hypoteser som er antatt å kunne forklare disse mønstre. Disse resultatene benytter vi i **kapittel 7** i studiet på Jøa, Nord-Trøndelags Serengeti, hvor rødreven utgjør en konstant trussel for trykkende rådyrkalver. Fungerer "hider" strategien, eller spiller rådyret fallitt? Hvorfor er det en stor overvekt av bukkekalver som blir revemat? Kan resultatene i **kapittel 8**, om utviklingen av rådyrkalvens "hider" atferd og aktivitetsmønster gi svar? I sine første levemåneder tilbringer rådyrkalven mestepart

ten av sin tid skjult i tett vegetasjon. I tillegg til å gi kalven skjul mot predatorer, skal liggeplassen helst også kunne tilby kalven et gunstig mikroklima. Hvilke krav setter så kalven til sine liggeplasser? Dette er spørsmål vi diskuterer i **kapittel 9**.

Kapittel 10 danner innledningen til den delen av rapporten som behandler rådyrets sosiale organisering. Kunnskap om denne delen av rådyrets biologi er viktig balast å ha når ulike forvaltningsstrategier skal vurderes. Sentralt tidligere sto "sannheten" om rådyrets sosiale regulering av bestandene. De territorielle bukkene presset yngre individer ut av bestanden om sommeren, før vinterbeitene ble begrensende. Men hvor komplisert er egentlig rådyrets etableringsmønster, og hvordan kan aggresjonen mellom territorielle bukker, som bare utgjør ca 25% av bestanden, greie å regulere en hel bestand?

I **kapittel 11** setter vi nærmere søkelyset på rådyrets spredningsatferd, og viser at dette er langt mere komplisert og sammensatt enn tidligere antatt. Kunnskap om hvordan dyr sprer seg ut og etablerer nye leveområder er viktig, ikke bare fordi det berører artens sosiale organisering, men også dens populasjonsdynamikk. I **kapittel 12** ser vi på endringer i geitenes sosiale organisering fra vinter til sommer, og viser at rådyret er istand til raskt å skifte strategier når endringer i ressurstilgang og/eller predasjonsrisik endres. Her beskriver vi også vinterklanene, som er typiske for rådyr som utnytter åpne kulturlandskapsområder om vinteren. Senere på sommeren, under brunsten, skjer nye endringer i rådyrenes sosiale system. I **kapittel 13** ser vi imidlertid først på utviklingen av bukkenes territorielle atferd, og diskuterer fordelene med denne type strategi. I motsetning til andre studier, har vi også valgt å følge de eldre geitene nøye i brunstperioden. Dette ga seg utslag i en rekke interessante observasjoner, som til slutt leder oss til ett litt annet syn på funksjonen av bukkenes territorier. I **kapittel 14** ser vi mer generelt på sesongmessige og årlige endringer i dyrenes leveområder. Endres størrelsen på leveområdene i takt med den økende bestandstetthet, eller holdes størrelsen konstant? Et annet aspekt av dyrenes bevegelser innenfor kulturlandskapet er hvorvidt dyrene benytter de samme områder år etter år, og om det foregår regelmessige trekk over lengre avstander mellom de ulike områdene. Dette er forhold som er av betydning å kjenne til når forvaltningsplaner skal vurderes, og dette blir behandlet i **kapittel 15**.

Tidligere studier av rådyr konkluderte med at størrelsen av dyrenes sommerområder var bestemt av mengde mat tilstede, og at denne dermed avgjorde bestandens sosiale bæreevne. I **kapittel 16** undersøker vi om andre faktorer kan forklare variasjoner i størrelsen på geitenes sommerområder, og viser at sikten innen leveområdet har stor betydning. I flere av de tidligere kapitler viser vi at rådyrets tilgang på skjulbiotoper synes å spille en viktig rolle i bruken av landskapet. I **kapittel 17** ser vi på hva som skjer når det inntreffer raske og store endringer innenfor dyrenes leveområder. Tidligere undersøkelser har vist at dyrene tolererer en høy grad av menneskelig aktivitet innenfor sine områder, men hva skjer når halvparten av skjulbiotopene forsvinner i løpet av noen få uker?

Mens rådyrbestander i sentrale deler av Europa har en stor grad av genetisk variasjon, har tidligere studier i Skandinavia rapportert liten genetisk variasjon i disse bestandene. I **kapittel 18** pre-

senterer vi nye resultater fra Skandinavia, og konkluderer med at variasjonen er langt større enn hva som skulle forventes sett på bakgrunn av de "flaskehals" dyrene har gjennomlevd.

I rapportens siste del prøver vi først (**kapittel 19**) å skissere hvilke implikasjoner våre resultater har for forvaltningen av rådyr i kulturlandskapsområder. Spesielt har vi vurdert resultatene opp mot den forsøksordning med kvotefri rådyrjakt som gjelder i endel områder, mens vi i det siste kapittlet (**kapittel 20**) drister oss til å dra fram endel framtidige forskningsbehov.

1.3 Rapportering & Forskningsformidling

Det er i studieperioden gjennomført et Ph.D. studium (John Linnell), 2 cand. scient oppgaver (Jarle Tufto og Ronny Aanes), i tillegg til at ytterligere 3 cand. scient oppgaver vil ferdigstilles i 1995.

Populærvitenskapelige artikler med bakgrunn i resultatene fra Storfosna og Jøa er trykket i Jakt & Fiske, Villmarksliv, Skitt Jakt, og Skogeieren.

Så langt er det kun publisert én artikkel i internasjonale journaler, 3 andre artikkler er sendt, mens det er under planlegging ytterligere 8 artikkler, hvorav én er i samarbeid med franske forskere. Det foreligger også konkrete planer for utgivelse av en bok om det Europeiske rådyret, hvor 35 forskere fra de fleste europeiske land er involvert, og hvor to av forfatterne av denne rapporten (RA og JL) er redaktører sammen med Dr. Patric Duncan i Frankrike.

Under prosjektperioden ble det også tatt initiativ til dannelse av en europeisk rådyrgruppe. Denne gruppen har så langt hatt to møter (Sverige 1992 og Italia 1994). Det internasjonale samarbeidet er på denne måten betydelig styrket, og mulighetene til å se sine egne resultater i en større sammenheng er betydelig bedret. Denne gruppen vil ha sitt neste møte i Norge, vinteren 1997.

1.4 Takk te dokk!

Viktig for all forskning som baserer seg på innsamling av data fra individuelle dyr, er det å få mulighet til å følge så mange dyr som mulig. Fangst av dyr er derfor viktig. I 1990 fikk vi på Storfosna uvurderlig hjelp av 20 personer fra Mammalian Conservation Trust fra England, som kom over med 6 km inngjerdingsnett og 2 km fangstnett. I løpet av en hektisk uke fanget vi, med god hjelp av soldater fra Ørlandet Flystasjon, 42 dyr, som alle ble utstyrt med radiosendere.

På Storfosna har vi siden 1989 hatt hjelp og støtte fra en lang rekke personer, som hver og en har bidratt så mye at de så avgjort fortjener i bli takket. Fra Telemark Distriktshøgskole i Bø har studentene Jorand Bjerke, Anne Hoel, Hilde Aanes, Tadeusz P. Gladzenko, Tor Gunnar Nilsen, Jørn Karlsen, John Erik Solberg, Johannes Abildsnes og Gaute Kjærstad, alle tatt sine hovedoppgave. Fra N-Trøndelad Distriktshøgskole har studentene Anders

Røkkum, Helge Sines, Johannes Helgesen, Kim Nyrup Nielsen og Anne Camilla Bergkvist gjort det samme. Fra Hedmark Distrikthøgskole, avd. Evenstad har Knut Nicolaysen, Lars Gangås og Rune Olav Hoseth levert hovedoppgaver med rådyret på Storfosna som tema.

Fra Universitetet i Trondheim har studentene Jarle Tufto, Nils Arne Flormælen, Stein Hoem og Thrine Richter Johnsen innsamlet data til sine cand. scient oppgaver på Storfosna.

Under de mest hektiske perioder under kalvingen om våren, har vi hatt uvurderlig hjelp av Torbjørn Arntsen, Steinar Dahl, Alison Sen, Nell Davidson, Tor-Erik Homme, Jan Mehlin, Erlend Haarberg, Gaute Gangås, Guri Hofslø, Kristin Fangel, Audhild Bjerke, Ellen Arneberg, Anja Wannag, Eilif Brødtkorb og sist men ikke minst vår altnuligmann fra Irland, uforlignelige Alan Bryan, samt studenter fra Meldal Yrkesskole. Vi vil også få takke Endre Aalberg, og alle andre som har bidratt med vevsprøver til de genetiske undersøkelsene.

Som ovenstående navneliste viser, krever gjennomføringen av et såpass stort feltprosjekt, innsats fra mange personer. For at arbeidsforholdene for disse skal bli så gode som mulig trengs støtte fra lokalmiljøet, og det har vi fått både på Storfosna og Jøa. Spesielt vil vi takke staben på Landbrukskontoret i Ørlandet og ildsjelen Tore Hallem i viltneimda. På Storfosna vil vi spesielt få takke Ester Eriksen, som har vært vår matmor og store støttespiller i alle år.

Vi takker spesielt Jean-Michel Gaillard fra Frankrike, og Olaf Liberg, Petter Kjellander, Agneta Johansson, Steffan Lockowandt og Kjell Wahlstrøm fra rådyrgruppen i Sverige for nyttige diskusjoner underveis. Vi vil tilslutt få takke de NINA ansatte, Arild Reitan for god hjelp i hele perioden, og resten av de avdelingsansatte for diskusjoner og meningsytringer underveis, og spesielt vår forskningssjef i denne perioden, Rolf Langvatn, som hadde tro på prosjektet og la forholdene godt til rette.

2 Studieområder og generelle teknikker

2.1 Storfosna

Storfosna er en 10.5 km² stor øy, 2 km fra Fosenhalvøya, ytterst i Trondheimsfjorden i S-Trøndelag fylke (63° 40' N), **figur 1**. Øya har et variert landskap, Fosenfjellet lengst i sør danner øyas høyeste punkt, 158 m.o.h. Denne markerte halvøya som er avsnørt fra selve hovedøya, utgjør ca 25 % av arealet. På den nordlige delen av øya flater landskapet ut, og kulturpåvirkningen blir mer tydelig. Dyrka mark danner mosaikk mellom tydelig beitepåvirket eng, hei og myr. Skogklede "øyer" med bjørk og furuskog bryter opp dette flate kulturlandskapet. Berggrunnen består av sandsteiner og konglomerater, som ble folda og delvis sterkt presset og mylonisert av en fjellkjedebevegelse i Devon tiden (Vogt 1926), og gir ved forvitring opphav til relativt næringsrik mineraljord (Skogen 1965).

Vegetasjonen er variert, og nærmere 400 forskjellige arter er registrert (Austrheim et al. 1995). På grunnlag av en vegetasjonsundersøkelse utført av studenter ved Telemark Distrikthøgskole i 1989 (Bjerke et al. 1990), ble det definert 16 ulike vegetasjonstyper, disse ble senere slått sammen i 8 ulike kategorier.

Beskrivelse av de ulike kategorier vegetasjon følger Austrheim et al. (1995). Kystlynghei dekker omlag 40% av arealet, og dominerer derfor vegetasjonsbildet. Dette er næringsfattig vegetasjon som i hovedsak kan deles inn i en tørr og fuktig utforming i tillegg til den bregnedominerte røsslyng-bjønnekam-kysthei. En stedvis sterk gjengroing med tre- og buskvegetasjon avslører et redusert beitetrykk.

Engvegetasjon har en dekning på omkring 15%, og er svært variert med hensyn til miljøfaktorer som næringsstatus, fuktighet og kulturpåvirkning. Den sterke dynamikken i vegetasjonen kan også gi en kontinuerlig overgang til både lynghei og skogsvegetasjon. Engenes kompleksitet har gjort det vanskelig å få den aktuelle vegetasjonen til å passe inn i kartleggingssystemet, og nye enheter er opprettet. Disse fordeler seg innenfor typene: kalkfattig fukteng og tørreng, rik fukteng og vekselrik fukteng. Myr er begrenset gjennom grøting og oppdyrking, og dekker i dag bare 10%. Vegetasjonen domineres av ombrotrof tuvemyr. En mindre andel av arealet er mineralvannspåvirket (fattigmyr). Skogen er preget av humide utforminger av røsslyng-blokkbær-skog, blåbærskog og småbregneskog. Av mer næringskrevende skog er det kartlagt mindre områder av lågurtskog, og en særegen utforming av alm-lindeskog (ramsløkk-hassel-type). Øya har også noen forekomster av sumpskog (gråor-vierskog/kratt).

På kartleggingstidspunktet (1989) var bare 10% av arealet kartlagt som skogvegetasjon. Den gradvise gjengroingen av kulturbetinget hei- og engvegetasjon vil over tid skape endrede betingelser for den flora og fauna som er knyttet til dette åpne landskapet. Hvis gjengroingen fortsetter er det skoglandskapet som i framtiden vil prege Storfosna.

Dyrka mark og beitemark dekker omkring 20% av arealet. De resterende 5% dekkes av havstrandvegetasjon, bebyggelse og anlegg, vei, fjell m.m.

Ved hjelp av to digitaliseringsprogram (FYSAK og ARCH-INFO), ble det utarbeidet to vegetasjonsskarter med ulik detaljeringsgrad. Det er også gjort biomassemålinger i 16 av de registrerte typene. 20 arter/uspesifiserte artsgrupper ble sortert ut, og igjen inndelt i 5 hovedkategorier. Målingene er basert på feltsjiktanalyser, og gir naturlig nok høye utslag på de vegetasjonstypene som har biomassen konsentrert i feltsjiktet. Engvegetasjon og tildels kystlynghei har også de høyeste biomassemålene (Austrheim et al. 1995).

I tillegg til åkerbruk, slått og beite, har torvskjæring og i senere tid skogplanting, også formet landskapet. Mangelen på trevirke bl.a. som følge av sterkt beitetrykk, samt det store behovet for brensel, førte til at torv i myra ble skjært ut og tørket til brensel. Torvskjæring skal ha pågått fram til begynnelsen av 1970-tallet (lokale kilder).

Gjennom planting av furu, satte barskog et vist preg på landskapet så tidlig som rundt århundreskiftet. I senere tid er bare mindre områder plantet til med både furu og gran.

I etterkrigstiden har det vært en gradvis overgang fra allsidig småbruk til mer ensidig husdyrhold. Størsteparten av øya er fortsatt i bruk, med unntak av beiteområdene på Fosenfjellet, deler av Gårdsmyra i nord og deler av Heia i sørvest. Kulturpåvirkningen vil likevel være betydelig redusert på mer marginale jordbruksområder, noe som tydelig går fram av vegetasjonskartleggingen (Austrheim et al. 1995).

Klimaet på Trøndelagskysten er kjølig oseanisk med humide forhold, og vekstperioden ($>6^{\circ}$) er beregnet til mellom 160-180 dager. Målinger fra stasjonen på Ørlandet (1961-1990) gir en høy årsmiddel for nedbør (1031 mm). Temperaturmålinger fra samme periode viser at vinteren i denne delen av landet er mild, samtidig som sommermånedene er relativt kjølige. Dette betyr at temperaturvariasjonene gjennom året er betydelig lavere sammenlignet med mer kontinentale strøk.

Snøforholdene i vinterhalvåret kan variere veldig. For perioden 1957-81 er det registrert snøfall i gjennomsnittlig mer enn 20 dager i månedene fra desember til og med mars (Det Norske Meteorologiske Institutt).

Den utsatte beliggenheten på Trøndelagskysten gjør samtidig øya sterkt eksponert for vind og vær. De herskende vindretningene er vinder fra VSV og V som tar sterkest (4,1 på Baufort skala) (årsmiddel for perioden 1961-1990 på Ørlandet, Det Norske Meteorologiske Institutt). Vind har innvirkning på vegetasjons sammensetning og utvikling. Orkanen ved nyttår 1992 (>100 knop) blåste ned en stor andel av trevegetasjonen på øya.

Mineralnæring tilføres direkte fra havet, samtidig som kombinasjonen av saltpåvirkning og direkte fysisk slitasje, kan være begrensende for arter i tre- og busksjiktet. Dette gjelder spesielt det forholdsvis flate landskapet på Nordlandet. Noen steder finnes likevel ly. Dette er tydelig bl.a. i Fosenheias sydberg hvor en også finner innslag av flere varmekjære plantearter som helt klart har fordeler av et gunstig lokalklima.

Fauna

Potensielle predatorer på øya er mink og katter, mens rødrev ikke finnes på øya. Av rovfugl finnes både hubro, havørn og hønsehauk, og åtseletere som kråke, ravn og svartbak finnes i stort antall. Ingen andre hjorteviltarter enn rådyr finnes på øya, selv om både elg og hjort har vært på øya over kortere tid. Hare og smågnagere finnes, men i svært lave tettheter. Storfe og sau beiter ute i kortere deler av sommeren, men storfe holdes stort sett innendørs mesteparten av året.

Rådyret kom naturlig til øya tidlig på 50-tallet. Lite er kjent om bestanden i perioden 1950 - 1980, men vi må anta at harde snøvintre på midten av 1960 forårsaket stor dødelighet. Vi tror at jakt, krypskyting og ulik bruk av kulturlandskapet (f.eks. sterk sauebeiting) har holdt bestanden av rådyr nede helt fram til starten av prosjektet. I 1991 og 1992 ble det ikke jaktet på øya, og det er også vårt inntrykk at krypskytingen er betydelig redusert.

2.2 Jøa

Studiet på Jøa ble gjennomført i 1992 og 1993. Jøa er en 55 km² stor øy ved utløpet av Namsenfjorden i N-Trøndelag fylke (64° 40' N, 11° 17' Ø). Øya består av en mosaikk av barskog og løvskog (32% av arealet), kulturmark, hovedsakelig grasproduksjon (15%), myrområder (14%) og fjell i dagen (16%) som de vanligste habitattypene.

Øya har en tett bestand av rødrev, noe som skyldes at reveskabben ikke er utbredt på øya, til tross for at den ikke ligger mer enn noen hundre meter fra øya Elvalandet, som idag har fastlandsforbindelse. I løpet av de siste 10 år er det årlig skutt ca 30 rådyr pr. år, og det rapporteres om en stabil bestand på < 5 dyr pr km². Rådyret har vært på øya i omlag 40-50 år, og det ikke usannsynlig at dyrene stammer fra en bestand av rådyr som ble forsøkt etablert i et nærliggende fastlandsområde, ved hjelp av utsettinger fra Danmark allerede i 1910.

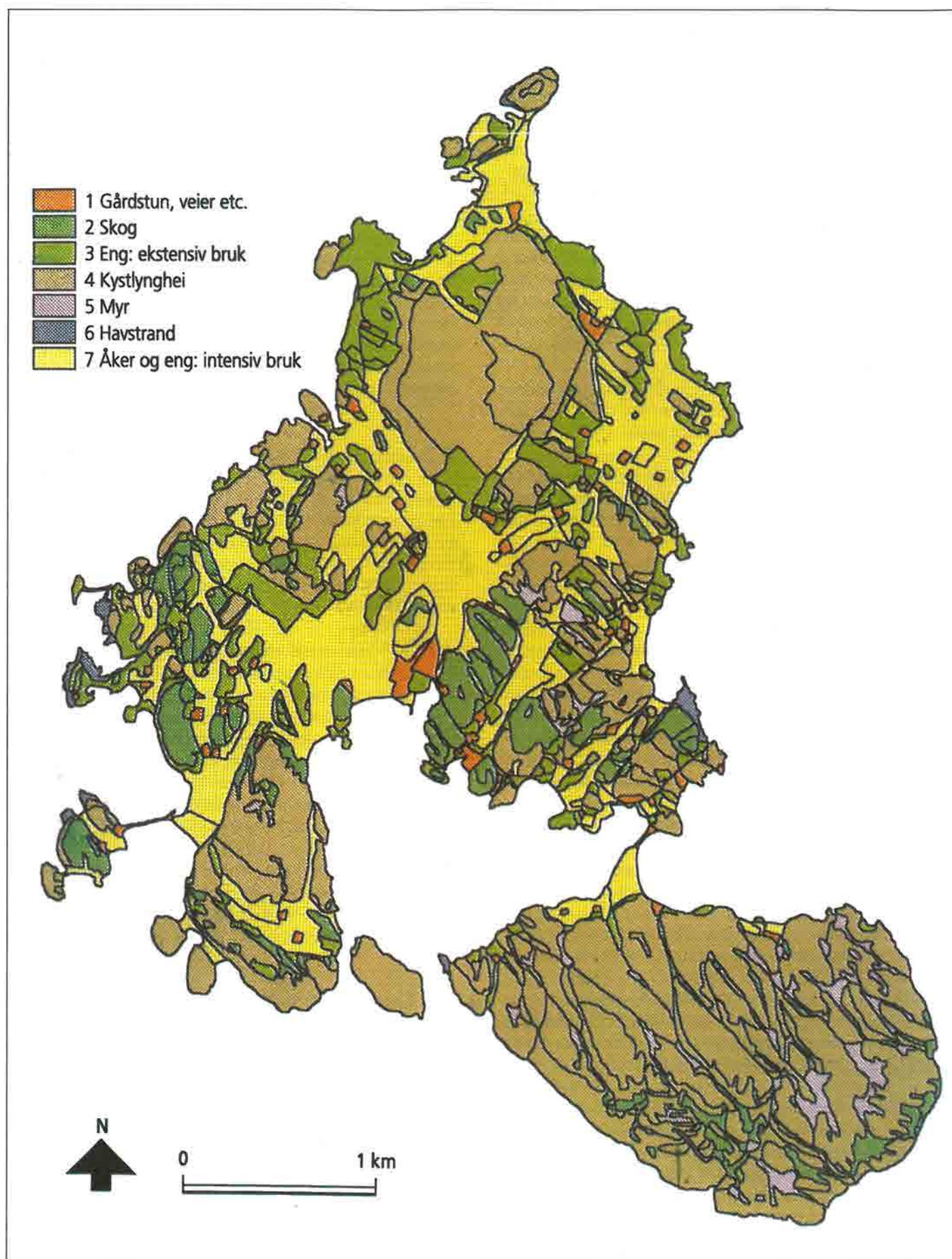
Det er mer uklart hvor lenge rødreven har vært på øya, men ifølge lokale folk var rødreven tilstede på øya da rådyret etablerte seg. Av andre planteetere enn rådyr, finnes det et 40-tall elg på øya i tillegg til storfe. Havørn opptrer jevnlig over det meste av øya.

2.3 Generelle teknikker

2.3.1 Beregning av bestandstetthet

Den første telling av rådyr på Storfosna ble utført februar 1990 fra helikopter. Snøforholdene var gode, og gjorde det lett å observere dyrene. Selv om vi har lite erfaringsmateriale å sammenligne med, tror vi at de 108 dyrene som ble observert var tilnærmet et absolutt antall.

Siden 1991 har vi vært avhengige av å bruke observasjoner av dyrene om våren og høsten. I september og mars-april kjører vi rundt på alle tilgjengelige veier i skumringen morgen og kveld, og teller alle dyr og ser samtidig om de er radiomerket eller ikke. Da vi kjenner antall merkede dyr, og samtidig har et forholdstall mellom merkede og umerkede, var det mulig å benytte Lincoln-



Figur 1

Grov oversikt over vegetasjonstyper på Storfosna. - The study area, Storfosna, with the main vegetation types.

De fleste dyr ble fanget i nett på foringsplasser om vinteren, veid, påsatt radiosendere og sluppet fri.



Petersen indeks til å estimere bestandstettheten. Resultater fra påfølgende observasjonsturer er benyttet ved å bruke en såkalt "joint hyper-geometric maximum likelihood estimator" (White & Garrot 1990). Denne metoden tar hensyn til antall dyr observert ved hver observasjonstur, og veier derfor resultatene. Metoden gir oss også muligheten til å beregne et 95% konfidensintervall, slik at presisjonen i estimatene også kan bli vurdert.

2.3.2 Fangst og merking av dyr

I 1989 ble 3 dyr immobilisert ved bruk av et "bedøvelsesgevær", siden 1990 har derimot alle dyr blitt fanget i langnett, kanonnett eller drop-nett. Kanonnettet målte 30 x 30 m og ble skutt ut av 5-6 kanoner ladet med svartkrutt. Avfiringen kunne skje på en avstand av ca 100-200 m, Gulrot ble brukt som fôr for å tiltrekke seg dyrene. En lysforstrekende kikkert ble benyttet for å sjekke antall, samt plassering av dyrene på foringsplassen. Vanligvis ble alle dyrene på en foringsplass fanget, og opptil 4 dyr ble fanget samtidig. Drop-nettet målte 15 x 15 m og ble operert på samme måte som kanonnettet. Opptil 2 km av fangstnett ble benyttet i 1990, ved en større planlagt fangst, hvor vi hadde hjelp fra erfarne folk fra England.

En mørk hette ble festet over hodet på de fangete dyr, beina ble bundet sammen, og dyret plassert i en spesialkonstruert plastikkbag for veiing. Lengde av dyrets bakfot ble også målt, og tenne ble undersøkt. Fra endel dyr ble det samlet blodprøver, mens en liten flik av øret ble innsamlet til bruk i senere DNA analyser.

Ulike typer radiosendere er benyttet, Biotrack, Televilt og Telonics, og de fleste sendere beregnet for voksne dyr har hatt en vekt på ca 300 gram, med en levetid på 3-5 år. Småfeklyper ble festet i et øre, mens en apollotag med individnummer ble festet til det andre øret. Fra juni 1989 til mars 1994 er totalt 88 forskjellige dyr fanget på denne måten. Flere av dyrene har blitt fanget flere ganger, slik at vi har hatt mulighet til å skifte sende-

re, når dette har vært nødvendig. I tillegg har vi fanget mange dyr som var merket som kalver den foregående sommer.

Kalver ble fanget på mange forskjellige måter. Vanligvis ble geitene fulgt nøye i kalvingsperioden, slik at de ledet oss til kalvene. I tillegg hadde vi en belønning til de fastboende for hver kalv de fant og ga melding om. I likhet med oss, søkte disse i områder hvor vi erfaringsmessig vet at det kan ligge kalver. Hunder var ikke istand til å finne kalver. Når kalven var funnet ble all håndtering gjort med hansker på. Kalven ble kjønnsbestemt og veid, utstyrt med ei småfeklype og en liten bit av øret ble tatt for DNA analyser. I 1990-1992 benyttet vi 5 grams Biotrac SS-1 sendere, som ble limt fast på kalvens rygg. I 1993 og 1994 benyttet vi en 30 grams halssender fra Televilt. Vi har kun erfart 3 tilfeller hvor geita har skydd kalvene, ett tilfelle hvert år i perioden 1991-1993. I alle disse tilfellene har geita blitt støkket vekk fra nyfødte kalver.

Når kalvene nådde en vekt på ca 3 kg, ble de minste senderne erstattet med ekspanderende sendere fra Televilt med 2 års levetid. Fra dette stadiet ble det ikke benyttet plasthansker ved berøring av kalven. For å fange eldre kalver hvor bradycardia, eller trykkresponsen, hadde opphørt, benyttet vi 1.5 x 20 m nett som ble satt opp rundt kalven. Ved bruk av denne teknikken var vi istand til å fange kalver opptil 2 måneders alder. Kalver som var dødfødte, eller funnet død ble registrert og innsamlet. I 1990 fant og fanget vi kun 3 kalver, i 1991 35 levende og 6 døde, i 1992 68 levende og 12 døde, i 1993 82 levende og 18 døde, og i 1994 totalt 139 kalver.

2.3.3 Telemetry

Radiopeilingen ble utført ved bruk av Televilt RX-81, RX-900 og Telonics TR-2 mottagere. To-elements H-antennener og 4-elements Yagi antenner ble benyttet ved peiling. Lokaliseringene ble van-

ligvis foretatt ved hjelp av 2 peilinger mest mulig vinkelrett på hverandre, og aldri mer enn 300 m fra dyret. Generelt ble det innsamlet 15-20 lokaliseringer i løpet av 5- eller 10-dagers peileperioder, spredt på alle døgnetstider, men med tilstrekkelig avstand i tid mellom peilingene til at vi unngikk avhengighet mellom lokaliseringene. Nøyaktigheten av alle peilingene var innenfor et 50 x 50 m stort område.

Peiledataene ble analysert ved bruk av RANGES IV og RANGES V (R.Kenward, ITE, England) dataprogram, og ARCINFO geografiske informasjons system. Konveks polygon, konkav polygon (Harvey & Barbour 1965) og kernel (Worton 1989) ble benyttet ved beregning av leveområdestørrelser. Vi beregnet også dyrenes aktivitetssenter innen leveområdet ved bruk av "fixed kernel center" (Worton 1989). Dette er det samme som harmonisk gjennomsnitt senter (Dixon & Chapman 1980), men mer statistisk robust.

2.3.4 Statistisk behandling og metodikk

I et forsøk på å gjøre rapporten mer leservennlig, har vi samlet en oversikt over de statistiske metoder benyttet, de gjennomførte beregninger og endel metodebeskrivelser, bak i et eget appendiks. I teksten i enkelte kapitler vil man finne at det etter presentasjon av et resultat er henvist til f.eks. A7.2, noe som refererer til appendiks, kapittel 7, beregning nr. 2.

3 Bestandsvekst, vektutvikling, dødelighet og reproduksjon

En tidlig start av reproduksjon og en høy kalveoverlevelse nødvendiggjør en rask kroppsutvikling (Sadleir 1969). Denne avhenger av en høy fødselsvekt og en rask vektøkning (Clutton-Brock et al. 1982). Variasjoner i disse parametre må vi derfor anta spiller en viktig rolle i populasjonsdynamikken til pattedyr. Og for å forstå hvilke strategier dyrene benytter er det derfor viktig at man kjenner vektutvikling fram mot kjønnsmoden alder (Robbins & Robbins 1979, Gaillard et al. 1989, Pontier et al. 1993).

Hos våre øvrige hjorteviltarter er kroppsvekten relatert til variasjoner i en rekke populasjonsdynamiske faktorer (Sæther et al. 1992, Skogland 1990, Langvatn 1994). På artsnivå er kroppsvekten positivt korrelert med sosial rang (Clutton-Brock et al. 1982), tidlig start av kjønnsmodning (Sadleir 1987, Sæther et al. 1992) og høy overlevelse (Bartmann et al. 1992). Den første vinteren representerer ofte et kritisk stadium, og med mindre kroppsvekten når et visst nivå, reduseres sjansene til å overleve fram mot reproduktiv alder drastisk (White et al. 1987, Clutton-Brock & Albon 1989).

En av målsetningene med prosjektet var å studere rådyrets økologi i en voksende bestand. Vi forventet at vintervektene ville gå ned som følge av næringskonkurranse og at dette skulle gi seg utslag i en økt dødelighet, lavere andel 2-års reproduserende geiter, og et lavere antall produserte kalver pr. geit. Vi skal i dette kapittelet beskrive utviklingen i disse parametre, og ser spesielt på vekt og vektutvikling til kalvene i **kapittel 4**.

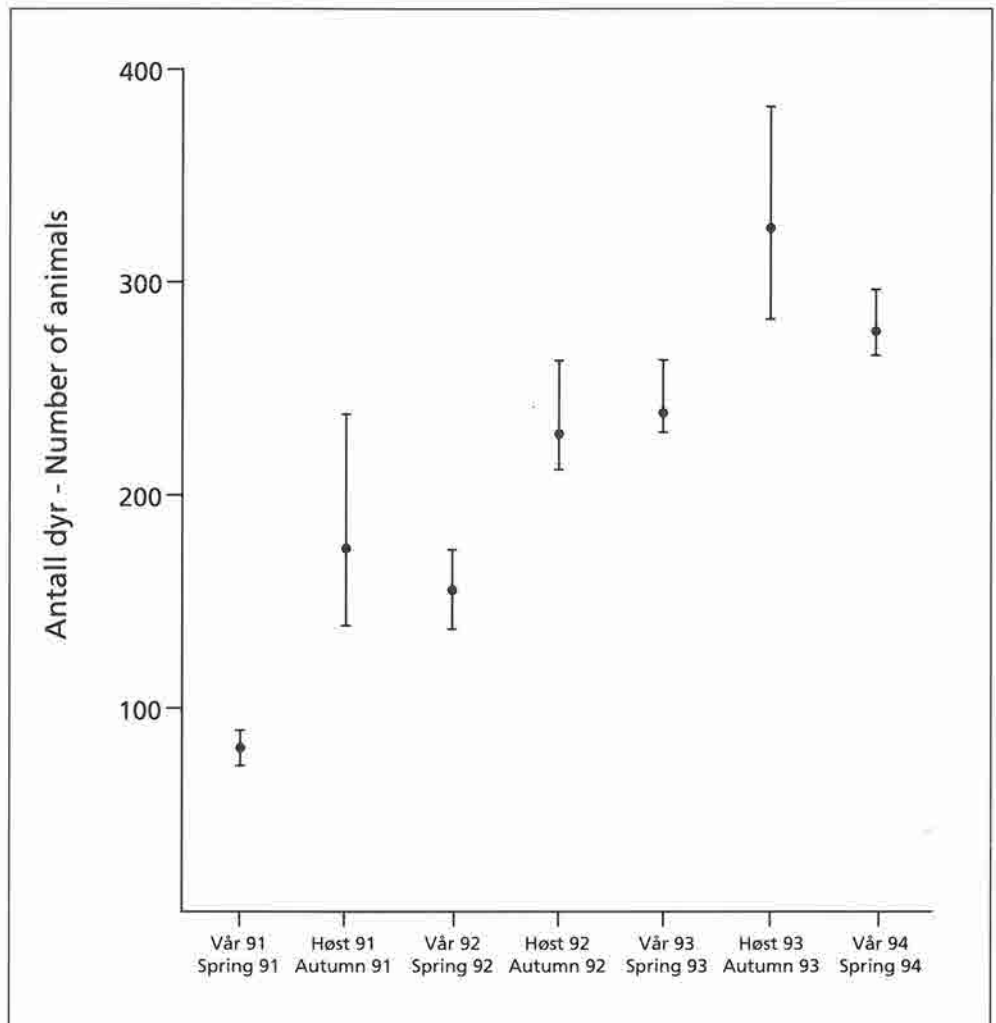
3.1 Bestandsutvikling

I løpet av perioden 1991-1994, har vi hatt mellom 33 og 138 merkede dyr tilstede innenfor det 8 km² store studieområde, og dermed en stor andel av den totale bestand. Dette muliggjør relativt sikre bestandsestimater ved bruk av "fang-merk-gjenfangst" teknikker. "Gjenfangst" i denne sammenheng er synsobservasjoner av totalt antall merkede og umerkede dyr til de forskjellige årstider.

Som vi ser av **figur 2** har vi i perioden hatt en kraftig bestandsvekst fra 81 dyr våren 1991 (10 dyr/km²) til 325 dyr høsten 1993 (40 dyr/km²). Men samtidig ses en klar nedgang i den årlige tilvekst, fra 90% mellom 1991 til 1992, 58% fra 1992 til 1993, og helt nede i 13% fra 1993 til 1994. For hele perioden 1991-1994 har en eksponentiell vekst på $r = 0.41$, som er det høyeste som er registrert for noen rådyrbestand. Dette gir en doblingstid av bestanden på ca 1.7 år.

Figur 2

Bestandsvekst hos rådyr på Storfosna i perioden 1991-1994. - Number of animals at Storfosna in the period 1991-1994.



3.2 Vektutvikling av eldre dyr

I en oversikt over vekter tatt under fangst av rådyr vintrene 1990 til 1994 (samt høst 1990) (**tabell 1**) merker vi oss 4 forhold;

- 1) Til tross for en nærmere 4-dobbling av tettheten av dyr, har det ikke vært noen markert nedgang i vektene, selv om vi registrerer en ca 10% nedgang i kroppsvekt på eldre geiter fra 1993 til 1994. Den eneste signifikante forskjell fant vi når vi sammenlignet bukkekalver i perioden 1991-1992 mot perioden 1993-94), men også her var vektnevdgangen beskjeden.
- 2) Vi ser at ca 8 måneder gamle kalver har oppnådd ca 70% av voksenvekten, og at åringer allerede i sin andre vinter har oppnådd nærmere 95% av voksenvekten (96.3% for bukker og 94.4% for geiter).
- 3) Det er en svært liten grad av kjønnsdimorfi i vektene på de voksne dyrene (1.02:1.00, bukk vs. geit).
- 4) Vektene er generelt svært høye sammenlignet med rådyr lengre sør i Europa.

I løpet av studieperioden har vinteren 1993/94 vært den vanskeligste for rådyrene, med lange perioder med snødekt mark. Dette året hadde også den høyeste tettheten (40 dyr pr. km²). Imidlertid er det kun små endringer i kroppsvekt. Dette viser at i høyproduktive områder vil god tilgang på sommerføde kunne utjevne effektene av varierende vinterforhold. Franske studier

som har sammenlignet vekt på kalver om høsten i to ulike områder (Gaillard et al. 1994), viser at kun i området med dårlig sommerføde ble det registrert en redusert kroppsvekt som følge av endringer i tetthet av dyr. I det beste området holdt kroppsvektene seg stabilt høye, og generelt høyere enn i det dårlige området.

3.3 Dødelighet blant åringer og voksne

I løpet av prosjektperioden har vi hatt kontroll med "livshistorien" til 75 åringer og 80 dyr over 2 år. Av disse døde 12 åringer og 16 eldre dyr.

I hele studieperioden holdt overlevelsen hos begge kjønn seg høy. Den forventede større dødelighet blant eldre bukker finnes ikke for studieperioden totalt sett. Men vi kan se klare endringer i de to kjønns overlevelse med økende tetthet. Mens ingen eldre bukker døde i løpet av de 3 første årene, var dødeligheten for voksen bukk oppe i 10% årlig de siste to år. Hos voksne geiter finner vi ingen endringer i dødelighet med økende tetthet (**tabell 2**).

Heller ikke for åringer finner vi den forventede større dødelighet blant bukker. Vi finner vi for begge kjønn en klar tendens til

Tabell 1. Kropsvekt (kg) for rådyr på Storfosna i perioden 1990-1994. Tallene er gjennomsnittsvekter med standardavvik. () = antall veide dyr. - Body weights (kg) of roe deer on Storfosna during the period 1990-94. Figures are means \pm sd. () = no. of animals.

	Høst 1990	Vinter 1990	Vinter 1991	Vinter 1992	Vinter 1993	Vinter 1994
Bukk	29.0 \pm 1.7 (12)	27.6 \pm 3.5 (3)	29.8 \pm 2.6 (3)	29.5 \pm 1.4 (7)	30.0 \pm 2.1 (6)	29.3 \pm 6.0 (2)
Geit	28.5 \pm 1.7 (14)	30.9 (1)	28.7 \pm 3.4 (3)	28.6 \pm 1.7 (6)	29.9 \pm 1.7 (9)	27.2 \pm 1.6 (6)
Åringsbukk		21.6 \pm 0.4 (2)		30.6 (1)	28.2 \pm 0.6 (3)	26.7 \pm 0.8 (5)
Åringsgeit				27.6 (6)	26.9 \pm 1.7 (6)	26.5 \pm 1.9 (4)
Bukkekalv	18.0 \pm 2.3 (7)		19.8 \pm 2.1 (2)	22.6 \pm 1.9 (8)	20.7 \pm 2.0 (8)	20.0 \pm 1.9 (12)
Geitkalv	18.0 \pm 1.9 (10)	17.7 \pm 2.1 (2)	19.9 (1)	21.2 \pm 2.1 (7)	20.8 \pm 1.7 (7)	19.2 \pm 2.5 (12)

Tabell 2. Årlig overlevelse hos eldre (>2 år) radiomerkede rådyr på Storfosna i perioden 1990-1994. () = antall dyr. - Annual survival of adult (>2 år) radio-collared roe deer on Storfosna in the period 1990-1994. () = no. of animals.

	1990	1991	1992	1993	1994	Gj.snitt for perioden
Bukker	100 (9)	100 (10)	100 (17)	89.9 (28)	90.9 (22)	96.2
Geiter	87.5 (8)	95.6 (14)	93.7 (17)	96.7 (30)	97 (33)	94.1

Tabell 3. Årlig overlevelse hos radiomerkede åringer på Storfosna i perioden mai 1991 - mai 1994. () = antall dyr. - Annual survival of radio-collared yearling roe deer on Storfosna in the period May 1992 - May 1994. () = no. of animals.

	1991/1992	1992/1993	1993/1994	Gj.snitt for perioden
Bukker	100 (3)	95 (13)	88 (22)	94.3
Geiter	100 (7)	94.5 (11)	84.1 (17)	92.9

Tabell 4. Dødsårsaker hos radiomerkede rådyr (> 1 år) på Storfosna i perioden 1990 til 1994. - Causes of death among radio-collared roe deer (> 1 yr.) on Storfosna in the period 1990-1994.

	Sult	Sykdom	Ulykker		Fall	Ulovlig		Ukjent	Totalt
			Påkjørt	Druknet		Jakt	Jakt		
Åringer	1		1	4	2		1	3	12
Eldre dyr	2	1	3	2	1	4	1	2	16

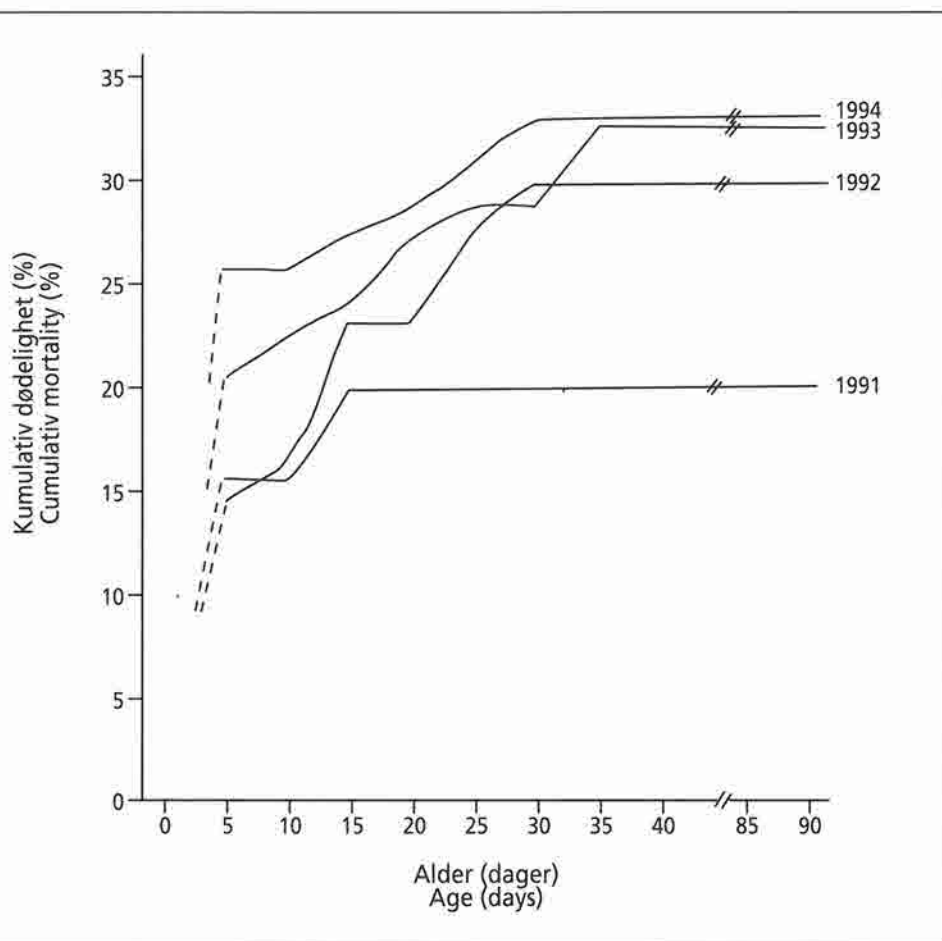
økende dødelighet med økende tetthet av dyr, men dødeligheten er generelt liten, noe som må ses i sammenheng med den gode vektutviklingen i hele studieperioden (**tabell 3**).

Ulykker som påkjørsler, drukninger og fall fra klipper o.l. utgjør hele 46% (59% hvis vi ser bort fra dyr skutt under lovlig og ulovlig jakt) av den totale dødeligheten i perioden (**tabell 4**). Kun for 3 dyr har vi med sikkerhet kunne fastslå at redusert fødeinntak var dødsårsak, mens det for 5 av dyrene ikke var mulig å fastslå dødsårsak. Ei geit døde av svangerskapsinfeksjon like etter å ha født trillinger.

3.4 Variasjoner i kalvedødelighet mellom år

Mens vi har sett at dødeligheten blant voksne rådyr endret seg lite i løpet av studieperioden, til tross for en 4-dobling av tettheten, viser **figur 3** markerte variasjoner når det gjelder den tidlige kalvedødeligheten. Størst variasjon er det på andelen av kalver som er dødfødte eller dør i løpet av de første 5 dager etter fødsel. I 1991 og 1992 døde ca 15 % av kalvene i løpet av de første 5 dagene, mens andelen økte til 20% og 25% i henholdsvis 1993 og 1994. Totalt sett utgjør dødeligheten de første 5 dager mellom 50% (1992) og 80% (1994) av den totale dødelighet i kalvenes 3 første måneder. Som vi ser er det ingen dødelighet etter at kalven har nådd ca 30 dagers alder.

Totalt er det registrert dødsårsaker for 103 forskjellige kalver i perioden 1991-1994. Som det framgår av **tabell 5** er 32 (31 %) av disse dødfødte, mens ytterligere 38 kalver døde i løpet av de 5 første dager etter fødsel. Det er en klar tendens til at andelen dødfødte eller tidlig døde øker med økende tetthet av dyr utover i studieperioden. Blant levendefødte kalver er sult eller temperatur stress ansvarlig for nærmere 18 % av dødeligheten totalt sett for hele perioden. De årlige variasjonene er imidlertid store. I 1991 og 1994 utgjør denne faktor ca 10 % av kalvetalet, mens 30% og 22.5% døde av sult eller temperaturstress i hhv. 1992 og 1993. Årsakene til de store årlige variasjoner er relatert til klima. Eksempelvis opplevde vi i mai 1992 at kalver frøs i hjel under et snøvær i begynnelsen av måneden, mens andre kalver døde av overoppheting/uttørring senere samme må-



Figur 3
Dødelighet blandt kalver på Storfosna de første 3 måneder etter fødsel. - Fawn mortality at Storfosna the first three months following birth.

Tabell 5. Dødsårsaker for 103 rådyrkalver (inkludert dødfødte) på Storfosna de 4 første måneder etter fødsel, i perioden 1991-1994. Causes of death (including still-born) for 103 roe deer fawns the first four months after birth, in the period 1991-1994.

År Year	Dødfødte Still-born	Forlatt Aband.	Druknet Drowned	Sult/frysing Starvation	Ulykke Accident	Predasjon Predation	Ukjent Unknown	Totalt Total
1991	5	4	1	1				11
1992	6		1	6			7	20
1993	5	2	1	7	4		12	31
1994	16	4	3	4	2	3	9	41
Totalt - Total	32	10	6	18	6	3	28	103

ned etter en 3-ukers periode med dagtemperaturer over 30 °C. Totalt for hele studieperioden er 10 kalver forlatt av geita. Seks av disse skyldes menneskelig aktivitet og er derfor utelatt i beregningene for naturlig dødelighet.

Totalt er 6 kalver funnet druknet på Storfosna i studieperioden, hvorav alle gjelder drukning i vannfylte grøfter, eller andre små vannansamlinger. Et tilsvarende antall kalver har forulykket ved at de er blitt tatt i forhøster, falt fra klipper eller påkjørt. En kalv ble også levende begravet under arbeid med grøfting. For en stor del av kalvene kunne ikke nøyaktig dødsårsak fastsettes.

3.5 Reproduksjon

Generelt blant hjortevilt er sannsynligheten for at et hunndyr produserer kalv avhengig av både vekt og alder på dyret (f.eks. Gaillard et al. 1992), og vekstevnen i bestandene er svært følsom for alderen på førstegangsfødende. I de fleste bestander er denne alderen påvirket av fødesituasjonen, som igjen er påvirket av tetthet av dyr. Både hos hjort (Albon et al. 1983), elg (Sæther et al. 1992) og rein (Skogland 1985) er det funnet at nedgang i fødetilgang øker alderen på de førstegangsfødende. Vektene av åringer har holdt seg relativt konstante i prosjektperioden, mens eldre geiter viste en 10% nedgang i kroppsvekt fra 1993 til 1994. Samtidig oppnår åringene nærmere 95% av voksenalder i løpet av sin andre vinter. Vil reproduksjonen avspeile vektutviklingen? Med andre ord, vil en samme andel 2 åringer og eldre geiter føde kalv? Og vil det være forskjeller mellom førstegangsfødende og eldre geiter når det gjelder antall og dødelighet av kalver?

I motsetning til tidligere studier i Frankrike (Gaillard et al. 1992) finner vi ingen markerte endringer i andel 2-åringer som produserer kalv utover i prosjektperioden, mens det blant eldre geiter er en klart synkende (om enn ikke dramatisk) andel som produserer; fra 8 av 9 geiter i 1991 til 7 av 9 i 1994 (tabell 6). Dette avspeiler dyrenes vektutvikling; det var ingen markerte endringer i vekt på åringageiter utover i studieperioden, og vektene var høye, mens vektene på eldre geiter viste en nedgang fra 1993 til 1994. Sammenlignet med andre studier (f.eks. Gaillard et al. 1992) er det en relativt liten andel av de eldre geitene som reproduserer på Storfosna. Av de 6 eldre geitene som ikke produserte kalv på Storfosna i 1994, hadde 5 av disse produsert kalv året før. Den lave andel eldre kalveproduserende geiter skyldes

derfor ikke et skjevt utvalg av ufruktbare dyr (kun én av de radio-merkede voksne geitene har ikke produsert kalv i løpet av prosjektperioden).

Selv om vi ser en nedgang i antall kalver pr. produserende geit fra 2.4 i 1991 til 2.0 i 1994, må produksjonen fortsatt sies å være høy. Tidligere studier bl.a. i Sverige har vist en klar tetthets-avhengig nedgang i produksjonen av kalv, og ved tettheter langt lavere enn det vi har hatt i de siste årene i dette studiet (Liberg, pers. kom). Med unntak for antall kalver om høsten i 1994, finnes det ingen signifikante forskjeller mellom 2-års og eldre geiter når det gjelder kalveproduksjon (tabell 7). I 1991 har vi den høyeste kalveproduksjonen, og også den laveste tettheten av dyr, men materialstørrelsen er beskjedent. For de tre siste år er det imidlertid små endringer i antall kalver pr. reprodukerende geit om høsten, men på grunn av en større andel ikke-produserende geiter fra og med 1992, synker antall kalver pr. geit om høsten fra 1.6 i 1991 til ca 1.2 i 1994.

3.6 Konklusjon

Vektutviklingen blant eldre dyr er relativt lite påvirket av en økning i bestanden fra 10 dyr/km² i 1991 til langt over 40 dyr pr km² i 1994. Hvorvidt dette avspeiler liten variasjon i tidlig kalvevekst i den samme perioden skal vi se nærmere på i **kapittel 4**. Det har også i hele studieperioden vært en svært rask vekst hos kalver og åringer. Dette indikerer igjen at tidspunkt for start av kalveproduksjon ikke endres vesentlig, noe som støttes av datae-

Tabell 6 Andel av førstegangsfødende og eldre radiomerkede geiter som produserte kalv på Storfosna i perioden 1991-1994. - Proportion of first time breeders and older does that produced fawns at Storfosna in the period 1991-1994.

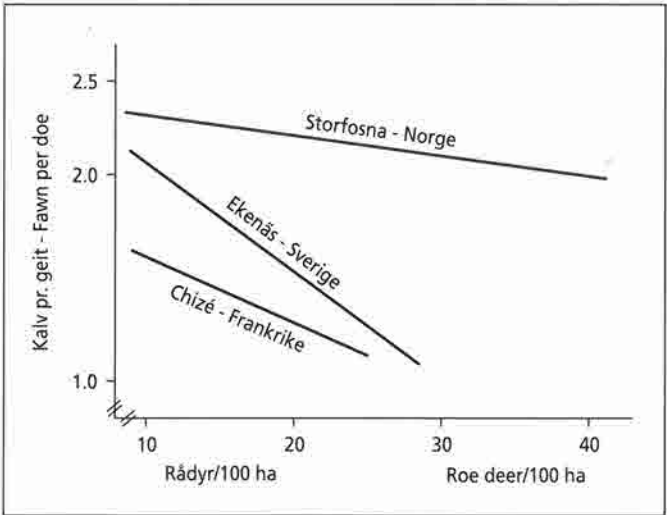
År/Year	Alder (Age)	
	2-åringer (2 year old)	> 2 år > 2 years old
1991	100% (2 av 2)	89% (8 av 9)
1992	63% (5 av 8)	88% (14 av 16)
1993	78% (7 av 9)	84% (21 av 25)
1994	80% (12 av 15)	78% (21 av 27)

Tabell 7. Antall kalver produsert av reproduktive geiter (a)) (inkludert alle familiegrupper hvor enten geita eller kalvene var merket, eller fødsel observert), antall kalver født (b)) og antall kalver om høsten (c)), hos reproduktive radiomerkede geiter, og antall kalver pr. radiomerket geit om høsten (d)). (inkludert ikke-produserende geiter). () = antall geiter. - Number of fawns produced by reproductive roe deer does (a)). (included all family groups where doe or fawns were marked, or birth observed), number of fawns born (b)) and number of fawns in autumn (c)) in reproductive radio-collared does and number of fawn per radio-collared doe in autumn (d)). (non-breeders included). () = no. of does.

		1991	1992	1993	1994
a) Antall kalver pr. reproduktiv geit		2.44±0.51(16)	2.26±0.61(35)	2.20±0.71(41)	2.04±0.65(57)
b) Antall fødte kalver pr. radiomerket geit.	2-åring	3.0 (1)	2.20±0.45 (5)	2.14±0.38 (7)	1.67±0.49 (12)
	> 2 år	2.5±0.58 (4)	2.23±0.83 (13)	2.19±0.75 (16)	2.20±0.70(20)
c) Antall kalver om høsten	2-åring	2.0 (1)	1.40±0.89 (5)	1.86±0.38 (7)	1.33±0.78 (12)
	> 2 år	2.25±0.96 (4)	1.54±0.96 (13)	1.50±1.03 (16)	1.65±0.88 (20)
d) Antall kalver (inkl. ikke-produserende)		1.63±0.92 (11)	1.17±1.01 (24)	1.20±0.96 (35)	1.16±0.95 (45)

ne fra Storfosna. For eldre geiter fikk vi en svak nedgang i antall produserte kalver pr. geit fra 1991 til 1992, da vi hadde en midlere tetthet av dyr (<20 dyr/km²). Etter 1992 var det ingen endringer i antall kalver produsert pr. geit. Dette er ikke i tråd med tidligere undersøkelser fra f.eks. Sverige og Frankrike. I figur 4 har vi skjematisk satt opp utviklingen i kalveproduksjon i tre ulike studieområder. Som vi ser fås både i Sverige (Ekenäs) og Frankrike (Chizé) en rask og kraftig nedgang i antall kalver produsert når tettheten øker (O. Liberg og J-M. Gaillard pers komm.). I vårt studieområde har vi derimot hatt en beskjeden nedgang i kalveproduksjon pr. reprodukerende geit, men en økning i andel ikke-produserende geiter, har medført et lavere antall kalver pr. geit om høsten.

Vinteren 1993/94 var det lange perioder med snødekt mark på Storfosna, i tillegg til at tettheten var på sitt høyeste. I likhet med andre studier (Cederlund & Liberg 1995), er det først blant de førstegangs fødende 2-åringene vi ser effektene av dårligere miljøforhold. I 1994 var produksjonen av kalver signifikant lavere hos 2-åring sammenlignet med eldre geiter, men andelen 2-åring som produserte fortsatt var uforandret. Bestanden har derfor opprettholdt en stor vekstevne, og dette må settes i sammenheng med beitetilgangen. I kulturlandskapsområder hvor dyrene kan benytte åkrene vinter og vår, og hvor eng og hei-områder kan tilby rådyret gode sommer og høst biotoper, kan det opprettholdes svært tette bestander av rådyr.



Figur 4
Skjematisk oversikt over endringer i kalveproduksjon med økende tetthet av rådyr i tre studieområder i Norge, Sverige og Frankrike. (kap 3). - Variation in fawn production related to increased density of roe deer in three different study areas in Norway, Sweden and France.

4 Kalvevekst, investering og familieeffekter

Hos pattedyr hvor ungedødeligheten er høy sammenlignet med voksendødeligheten er vekstratene som regel høye (Case 1978). Som vi har sett (**kapittel 3**) kan dødeligheten blant rådyrkalver være høy like etter fødsel, og vi kan derfor forvente at rådyr har høye vekstrater like etter fødsel. I denne perioden er de totalt avhengige av melk fra mora, og moras kondisjon og beitetilgang i denne perioden er avgjørende for kalvens vekst (Loudon & Kay 1984). I løpet av de første 100 dager produserer f.eks. hjortehinder en melkemengde som tilsvarer nesten det dobbelte av sin kroppsvekt, og rådyret, som kan ha opptil 3 og 4 kalver, forventes å ligge minst på dette nivå når det gjelder melkeproduksjon. Melkeproduksjonen er derfor en faktor som i betydelig grad kan påvirke geitas egne overlevelseshjanser. Satser geita på å opprettholde den samme vekstrate på kalvene uavhengig av antall kalver i kullet, eller reduseres vekstraten med økende antall kalv?

De klimatiske forhold i løpet av de første måneder av kalvens liv kan også påvirke overlevelse og produksjonen til de ulike årsklasser (Albon et al. 1992, Bartmann et al. 1992). Kunnskap om hvilke faktorer som påvirker veksten av kalver er derfor nødvendig for å forstå artens populasjonsdynamikk og for forvaltningen av slike arter. Som vi har sett (**kapittel 3**) inntreffer den største kalvedødeligheten i løpet av den første måneden etter fødsel, og mest dramatisk er kalvetapet de 5 første dager av kalvens liv. Det var imidlertid betydelige årlige variasjoner. Vi skal derfor se om variasjoner i fødselsvekt, tidlig vekstrate og fødselstidspunkt (**kapittel 6**) kan forklare dette.

4.1 Vekst av rådyrkalver

I perioden 1991-1994 har vi registrert vektøkning på til sammen 224 kalver, på grunnlag av til sammen 956 veiinger. Kalvene ble

i 1991 veid annenhver dag, men ettersom vektøkningen viste seg å være lineær de første 30 dager etter fødsel, foretok vi veiinger hver 5. dag i de påfølgende år. Gjennomsnittlig vektøkning på rådyrkalvene i studieperioden var 154.9 ± 25.1 g pr. dag, den første måneden etter fødsel.

Det var signifikante forskjeller i vekstrate mellom de ulike kullstørrelser (A4.1) Dette var forårsaket av lav veksthastighet på kalver i trilling-grupper, sammenlignet med de øvrige kullstørrelser (**tabell 8**). Dette antyder at det er en trade-off mellom antall kalver i kullet og deres vekstrate. Vi har registreringer av kun en gruppe med firlinger, disse er utelatt fra de øvrige beregninger.

4.2 Kjønnforskjeller i vekst hos rådyrkalver

For alle årene samlet var det ingen forskjeller i vekstrate på bukke- og geitekalver den første måneden etter fødsel. Det er imidlertid for begge kjønn registrert store variasjoner (**tabell 9**). Hos begge kjønn er det registrert individuelle vekstrater på ca 220 g pr. dag, mens den laveste vekstrate er 80.6 g og 59.7 g for hhv. hanner og hunner. Bukkekalven med den laveste vektøkningen døde 22 dager etter fødsel, og geitekalven med den laveste vektøkningen var født uten klauver på bakbeina, og er derfor ikke representativ. Selv om den totale variasjon i vekstrater er stor, ser vi av kvartilen 75-25% at det er små variasjoner i vekstrate blant den største gruppen dyr. For hannene var det kun 38.5 g i variasjon mellom raskeste og seneste vekst, mens det tilsvarende tall for hunner var 30 g.

Analysen av de to kjønners vektøkninger de ulike år, viste at i to år (1991 og 1994) hadde bukkekalvene den største vektøkningen, mens geitekalvene vokste raskest i 1992 og 1993 (**tabell 10**). Det var imidlertid ikke signifikante kjønnforskjeller i vektøkning for noen av årene (A4.2).



Ca 10 dager etter fødsel veier kalvene 3 kg, og de blir da fanget og påsatt ekspanderende halssendere med levetid på over ett år.

Tabell 8. Gjennomsnittlig vektøkning (g) de 30 første dagene etter fødsel for tilsammen 224 rådyrkalver i perioden 1991 - 1994 på Storfosna i Sør-Trøndelag, fordelt på antall kalver i kullet. - Mean growth rate (g) the first month following birth for different litter sizes of roe deer, based on weights from 224 roe deer fawns at Storfosna, Sør-Trøndelag in the period 1991-1994.

Kullstørrelse Litter size	Vektøkning (g),Gj. sn. ± SE Growth rate (g), Mean ± SE	N
1	160.8 ± 6.2	18
2	158.2 ± 2.3	127
3	147.8 ± 2.6	76
4	160.1 ± 10.8	3

Tabell 9. Gjennomsnittlig vekstrate, min. og max. verdier samt vektvariasjon (75%-25%) for bukke- og geitekalver på Storfosna i perioden 1991-1994. - Mean growth rate, min. and max. values, and variation in growth rate (75%-25%) for male and female fawns on Storfosna, 1991-1994.

Kjønn Sex	Vekstrate (g) Growth rate (g)			
	Gj.snitt ± SD Mean ± SD	Max Max.	Min. Min.	75-25% Min.
Hanner- Males	155.3 ± 26.3	220.3	80.6	38.5
Hunner - Females	154.5 ± 24.8	220.0	59.7	30.4

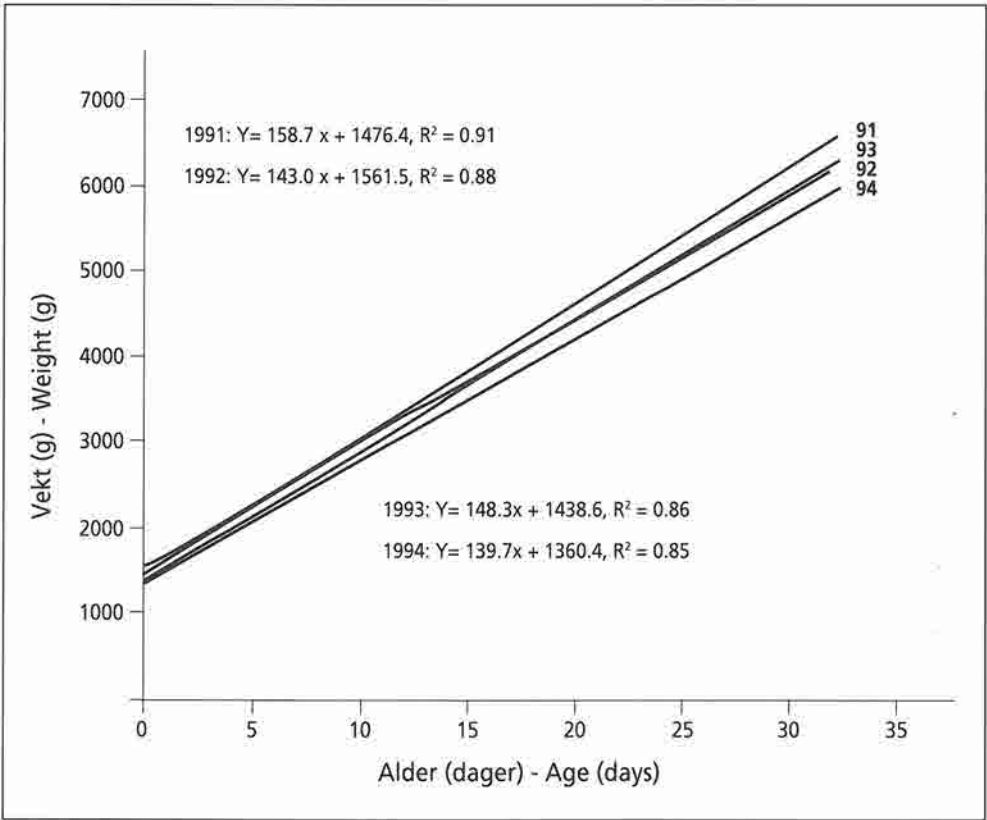
Tabell 10. Gjennomsnittlig vekstrate for bukke- og geitekalver på Storfosna i perioden 1991-1994. N= antall kalver veid. - Mean growth rate for male and female roe deer fawns at Storfosna, in the period 1991-1994. N= Number of fawns weighed.

År Year	Kjønn (M/F) Sex (M/F)	Vekstrate ± SE (g) Growth rate ± SE (g)	N N
1991	M	160.8 ± 9.2	11
	F	157.9 ± 6.6	12
1992	M	156.9 ± 4.4	27
	F	159.4 ± 4.1	27
1993	M	151.6 ± 5.2	38
	F	158.3 ± 5.0	36
1994	M	155.4 ± 4.3	39
	F	147.8 ± 3.4	45

4.3 Forskjeller i vektøkning mellom år

Fra 1991 til 1994 har tettheten av dyr innen vårt studieområde økt fra 10 dyr/km² til ca 40 dyr/km². Denne økning i tetthet har ikke gitt seg utslag i lavere daglig vektøkning på kalvene den første måneden etter fødsel (A4.3). Det er heller ingen forskjell i kalvenes vekstmønster den første måneden (figur 5). Imidlertid ser vi at en generelt synkende fødselsvekt utover i prosjektperioden gjør at vekstkurvene er nærmest parallelle. Fra 1992 som hadde de høyeste registrerte fødselsvekter (gjennomsnitt ca 1560 g) til 1994, som hadde de laveste (gjennomsnitt 1360 g), er det en 13% nedgang i fødselsvekt.

Figur 5
Vektøkning for rådyrkalver de første 30 dager etter fødsel. - Growth pattern of roe deer fawns the first 30 days after birth.



Selv ved utelatelse av firlingene, har fortsatt kullstørrelse en betydelig innvirkning på kalvenes vekstrate den første måneden (A4.4). År har imidlertid ingen innvirkning på vekstraten for noen kullstørrelser (A4.5), og det er heller ingen signifikante forskjeller på vekstrate/kullstørrelse forholdet for noen år (A4.6). Selv om det ikke var noen signifikante forskjeller i vekstrate mellom år og mellom kjønn, var det en tydelig tendens til at veksten avtok utover i studieperioden, noe som dels skyldes en nedgang i fødselsvekter. Vi foretok derfor en analyse av residualverdiene for vekt- alderssammenhengen. Dette gir oss en indeks på kalvenes kroppskondisjon. Av spesiell interesse ville det være å se om det var forskjeller på tidlig og sent fødte kalver med hensyn til kroppskondisjon, samt at residualanalysen kan avdekke eventuelle trender i vektforløp mellom år.

Det var en generell tendens til at ved en gitt alder, så er det en nedgang i kalvenes kondisjon utover i studieperioden. Det var ikke signifikante forskjeller i kalvenes kroppskondisjon mellom 1992 og 1993, men for alle øvrige år var det signifikante forskjeller. I tillegg viste analyser (A4.7) at kalvenes kroppskondisjon også var påvirket av tidspunkt for fødsel, kjønn samt at det var en signifikant år* kjønn interaksjon.

Vi analyserte derfor residualverdiene for tidlig og sent fødte kalver i de ulike år. Gjennomsnittlig fødselstidspunkt for hele studieperioden var 22. mai, og en analyse av totalmaterialet for hele perioden viste at kalver født før fødselstoppen ($n=451$ veiinger), var lettere for en gitt alder, enn kalver født etter fødselstoppen ($n=509$ veiinger). Dette mønstret var imidlertid ikke konsistent mellom år (**tabell 11**).

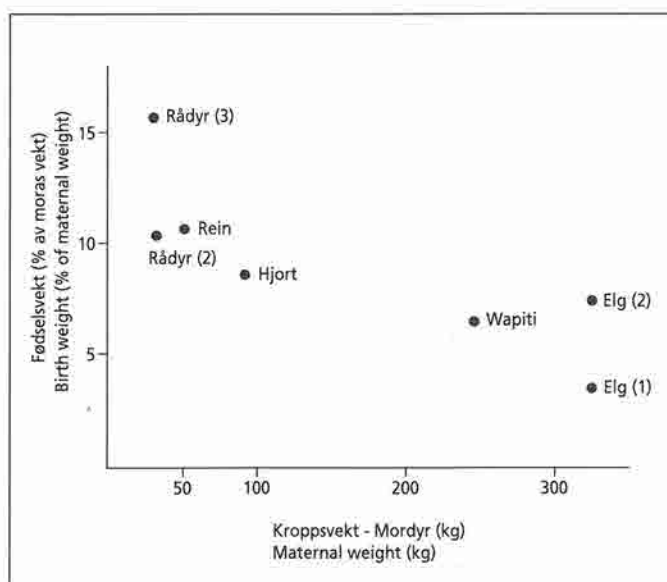
Mens rådyrkalver født før fødselstoppen i 1991 og 1992 gjennomgående var tyngre for en gitt alder enn kalver født etter fødselstoppen, var det den motsatte trend i årene 1993 og 1994; i disse årene hadde de senest fødte kalvene høyere vekt for en gitt alder.

4.4 Rågeitas investering i avkom

Generelt hos klauvdyr har små arter en relativt stor investering i avkom. Mens store arter som elg, giraff og elefant produserer kalver som kun utgjør ca 5% av mordyrets vekt, produserer små arter som pronghorn og rådyr kalver som samlet utgjør opptil 15% av mordyrets vekt (**figur 6**). Dette skyldes antagelig behovet for å produsere kalver som er store nok til å takle tempera-

Tabell 11. Gjennomsnittlige residualverdier for kroppskondisjonen til tidlig og sent fødte (før og etter 22. mai) rådyrkalver på Storfosna i perioden 1991-1994. N= antall veiinger. - Mean residual values for body condition for early and late born (before and after May 22.) roe deer fawns at Storfosna, in the period 1991-1994. N=no. of weighings.

År Year	Gjennomsnittlige residualverdier for kroppskondisjon ± SE Mean residual values for body condition ± SE			
	Født før 22. mai Born before May 22		Født etter 22. mai Born after May 22.	
		N		N
1991	323.6 ± 87.3	29	213.4 ± 34.4	132
1992	105.5 ± 45.4	115	50.9 ± 63.3	62
1993	-10.7 ± 32.8	129	79.1 ± 42.9	119
1994	-306.3 ± 31.7	178	-32.4 ± 36.6	196



Figur 6

Sammenhengen mellom kalvevekt og kroppsvikt av mordyret for endel klauvilt-arter. (kap 4). - Relationship between birth weight and maternal weight for some ungulates.

turstress og predasjonstrykk (Geist 1974). Men vi kan også forvente variasjoner i mordyrets investering i avkommet innenfor en enkelt art. Spesielt bør dette gjøre seg gjeldende for rådyret, som har et utbredelsesområde som strekker seg fra middelhavets skogsområder til "taiga"-områder nord for polarsirkelen, og som innenfor dette område opptrer i ulike størrelser.

Som vi ser av **tabell 12** produserer de franske geitene kalver som i gjennomsnitt er 200 g tyngre enn kalvene til den norske "gjennomsnittsgeita", til tross for at de franske geitene er 20% lettere enn de norske. De norske geitene produserer derimot et større antall kalver i gjennomsnitt. Ser vi på geitas investering, ser vi at den norske og franske geita har investert like mye energiressurser når de har produsert henholdsvis 3 og 2 kalver. Normalt ligger hjorteviltets investering i avkom på ca 3-4 gram avkom pr. kcal stoffskiftevekt (BMR). Hvis den franske geita skulle produsert trillinger ville den være nødt til å investere nesten det dobbelte av dette, 6.9 g/kcal BMR (**tabell 12**), noe som er langt i overkant av hva dyret vil klare.

Beregner vi geitas energiutlegg i den tidlige dieperioden, finner vi at den franske og norske geita investerer like mye energi pr. stoffskiftevekt når de dier 2 kalver, mens den norske geita som dier 3 kalver (med en lavere vekstrate; 148 g/dag) har et energiutlegg til diing som er 20% over de tvillingproduserendes.

Dette ser ut til å uttrykke to ulike strategier for avkominvestering. I sør, hvor temperaturstress, og de klimatiske variasjoner i fødselsperioden er mindre enn i nord, vil den beste strategien være å produsere store avkom, med store overlevelseshjanser. I nordlige områder med større klimavariasjon, kan derimot geitas totale reproduktive suksess gjennom et helt liv bli større ved å produsere flere kalver, selv om dette medfører redusert størrelse på kalvene, og større dødelighet i ugunstige klimatiske perioder. Hvis dette er riktig kan vi anta at stabiliteten i bestandenes vekstrate er større i sør enn i nord, hvor vi enkelte år kan regne med svært liten produksjon på grunn av stor kalvedødelighet under ugunstige klimatiske forhold, mens andre år har en svært høy produksjon, og hvor bestandene nesten kan dobles i løpet av et år ($\lambda=1.9$ fra 1991 til 1992, se **kapittel 3**).

Rådyret har et spesielt vekstmønster i forhold til andre arter hjortevilt. Vanligvis vokser hjortevilt raskest når ca 30% av den totale vekt er oppnådd. Rådyret vokser derimot raskest like etter fødsel, deretter avtar vekstraten fram til voksenvekt oppnås. Dette kan være en respons på tidligere og nåværende seleksjonstrykk som tilfeldige variasjoner i miljøet/klimaet, og varierende predasjonstrykk (Robbins & Robbins 1979).

Hva kan forklare den ekstremt høye vekstraten hos rådyr? Viktig er det selvfølgelig at geita tilfører kalven mye energi i form av melk, men en annen viktig faktor er at kalvens energiutlegg i "hider" fasen er svært begrensede. Kalven ligger stort sett i ro, og har derfor små energiutlegg til aktivitet, noe som gjør at all energi kan gå til vekst (Carl & Robbins 1988). Hjortevilt med en "hider"-atferd har også en svært konsentrert melk med høyt energiinnhold, som må sees på som en tilpasning til et fåtall dieperioder pr. dag. Dette vil dermed både redusere predasjonstrykket (se **kapittel 7**), fordi mora ikke avslører kalvens liggeplass for predatorer i området, og sørge for en rask vektutvikling på kalvene.

4.5 Familie effekter

Slektskapet mellom individer er som oftest oversett i vurderingen av en arts økologi, og individene blir som regel betraktet som uavhengige av hverandre. Dette er selvfølgelig ikke riktig, og innen flere grupper av dyr og planter er det nå påvist effekter av ulik grad av investering fra "mor-dyret" som medfører at individene ikke bør anses som uavhengige av hverandre. Rådyret er velegnet for analyser av denne type. På grunn av sin store kalveproduksjon og store variasjon i kalvedødelighet, kan vi analysere den relative variasjon i tidlig vekstrate og overlevelse innen, og mellom kull. Dette har vi gjort for to bestander i høyproduktive områder i Norge (Storfosna) og Frankrike (Trois Fontaines).

Familieeffekter ble funnet både for kalvenes veksthastighet og vekt ved 8 måneders alder i Frankrike, mens det her ikke var noen familieeffekter i kalvenes overlevelse om sommeren. På Storfosna var det en klar sammenheng mellom kullstørrelse og kalvens sjanser for å overleve, tvillinger hadde en større overle-

Tabell 12. Sammenligninger av vektor på voksne geiter, fødselsvekt på kalver, vekstrater for kalver og gjennomsnittlig kalveproduksjon i to høyproduktive rådyrbestander i Norge (Storfosna) og Frankrike (Trois Fontaines). - Comparisons between adult body weights for roe deer does, birth weight of fawns, growth rates of fawns, and mean number of fawns produced per doe in two highly reproductive areas in Norway (Storfosna) and France (Trois Fontaines).

	Vekt av geit Weight of doe	Fødselsvekt (kg) Birth weight (kg)	Vekstrate (g) Growth rate(g)	Kalver pr. geit Fawns per doe	Investering (g/kcal BMR) Investment (g/kcal BMR) Ant.Kalver - No. of fawns		
					1	2	3
Norge	29	1.45	158(148) ¹	2.2	1.6	3.2	4.8
Frankrike	23	1.63	134	1.8	2.3	4.6	6.9

1) Vekstrate for trillinger i parentes.

velsesjanse enn trillinger. Selv om familieeffekter ble registrert både blant tvillinger og trillinger på Storfosna, var det en interaksjon mellom år og familieeffekter. Når vi splittet opp materialet i to perioder 1991-1992 med moderate tettheter, og 1993-1994 med høye tettheter, fant vi familieeffekter på kalveoverlevelsen kun i den siste perioden. Et tilsvarende mønster ble funnet i Frankrike; familieeffekter opptrer kun når tettheten av dyr er høy, og konkurransen om beitet er stor. I tillegg antyder de små variasjoner i voksenalder at geitene favoriserer sine egne overlevelsessjangser i forhold til kalvens når forholdene er dårlige.

Resultatene viser at familieeffekter er vanlige i rådyrbestander, og at dette er en mekanisme som kan spille en viktig rolle i den artens populasjonsdynamikk, samtidig som det er en mekanisme som øker variasjonen i geitenes totale reproduktive suksess. Det er også interessant å merke seg at den lavere vektøkningen blant trillinger i forhold til tvillinger (148 g/dag vs 158 g/dag), er relatert til en lavere overlevelsesjanse blant kalver i trilling-grupper. Dette antyder at det muligens kun er en god strategi å produsere trillinger i år hvor geita er i god kondisjon, og hvor konkurransen mellom individene om føde er liten.

5 Rådyrkalvens første sommer

Den første sommeren er den viktigste for en rådyrkalv. Det er i denne perioden at dødeligheten er på det høyeste. Som vi har sett ovenfor (**kapittel 3**) dør mange kalver, selv uten predatorer tilstede. Overlevelse av kalver var den faktor som ble sterkest påvirket av en økning i bestandstetthet i studiet på Storfosna, et resultat som er i samsvar med mange andre studier hvor overlevelsen av avkom er blitt funnet å variere mye mer enn selve produksjonen. På Storfosna døde kalvene av en rekke ulike årsaker; drukning, predasjon fra katter, temperaturstress, frastøtelse fra mora og påkjørsler. Noen av disse faktorene er påvirket av moras investering, andre av miljøet. For å forstå hva som påvirker kalvenes overlevelse er det nødvendig med god kunnskap om atferd og økologi til unge kalver og deres mødre.

5.1 “Who killed Bambi?” - en oversikt over kalvedødelighet hos klauvdyr

Fraværet av predatorer (selv om katter drepte minst tre kalver) hadde sannsynligvis en stor effekt på den observerte dødeligheten på Storfosna. For å undersøke betydningen av predatorer i miljøet oppsummerte vi fra over 100 publikasjoner, hvor mødre og/eller avkom var radiomerket, kalvedødelighet i nordlige tempererte områder. **Tabell 13** er en oppsummering av prosentvis kalvedødelighet som skyldes predasjon og andre faktorer. Predatorene varierte fra puma, svartbjørn, brunbjørn, coyote, alligatorer til rødrev. En klar konklusjon var at predasjon er ansvarlig for den største andel av neonatal dødelighet hos de syv artene som var med i oppsummeringen. Da det ikke foreligger nok kunnskaper om predasjonen opererer additivt eller kompensatorisk på de unge individene er det vanskelig å konkludere at de andre faktorene er lite viktige. I bestander hvor det ikke var predatorer tilstede i miljøet var sult den største dødelighetsfaktoren.

Tabell 13. Oversikt over prosent kalvedødelighet, andel av kalvene som tas av rovdyr, og predasjonens andel av den totale dødelighet for 8 ulike klauvdyrarter. Verdiene er artsgjennomsnitt ± standard avvik, med antall studier i parentes. - Summary of the percentage of neonatal mortality (% Mort.), percentage of neonates predated (% Pred.) and the percentage of mortality due to predation (% Mort. to Pred.) for eight species of northern temperate ungulate, and the percentage mortality in populations where predators were not present (% Mort (no pred.)) Values are species means ± standard deviation, rounded to nearest whole numbers, with the number of studies in parenthesis.

Art	% Dødelighet	% Predasjon	% av dødelighet som skyldes predasjon	% dødelighet i områder uten predasjon
Species	% Mort.	% Pred.	% Mort. to Pred.	% Mort. (no pred.)
Elg - Moose	51 ± 23 (9)	46 ± 19 (8)	56 ± 38 (8)	11 (1)
Pronghorn	61 ± 20 (15)	47 ± 18 (13)	65 ± 29 (13)	
Hvit-hale hjort - White-tailed deer	41 ± 27 (18)	31 ± 33 (11)	41 ± 39 (11)	16 (2)
Mulhjort/Svart-hale hjort - Mule/black-tailed	42 ± 21 (9)	31 ± 17 (9)	57 ± 33 (9)	
Rein - Caribou	31 ± 20 (7)	26 ± 24 (3)	46 ± 27 (6)	
Wapiti/hjort - Wapiti/red deer	28 ± 34 (3)	23 ± 36 (3)	40 ± 50 (3)	18 (1)
Rådyr - Roe deer	42 ± 13 (2)	36 ± 16 (2)	83 ± 12 (2)	18 (1)
Fjellsau - Bighorn sheep	35 ± 6 (2)			

5.2 Hiders og Followers

Ettersom det er vanlig med 50% dødelighet til predasjon er det ikke overraskende at klauvdyr har utviklet ganske komplekse strategier for å maksimere overlevelsen på sine avkom. Strategiene innebærer en kombinasjon av fysiologiske og atferdsmessige komponenter. Antall og relativ størrelse på avkom, og kalvenes vekstrate påvirker perioden hvor de er sårbare. Fødselstidspunkt bestemmer kvaliteten på tilgjengelig føde for mora og muligheten for enten å "mette" predatorene med flere kalver enn de kan konsumere, eller å strekke fødselssesongen så mye at det ikke vil være økonomisk lønnsomt for predatorene å søke etter et slikt sjeldent bytte. Disse fysiologiske trekk er kombinert med atferdsmessige trekk som påvirker formen for kontakt mellom mor og avkom, og andre individer av samme art. De atferdsmessige strategiene er tradisjonelt delt inn i to kategorier - gjemmere og følgere (Hiders og Followers). Denne enkle todelingen avslører ikke diversiteten av strategier hos followers. Her vil vi betrakte fem kategorier;

Hiders: Hos disse artene ligger kalven bortgjemt i vegetasjonen de første ukene etter fødsel. Ettersom de er relativt små ved fødsel ligger de bortgjemt til de har utviklet seg så mye at sannsynligheten for suksessfullt å flykte unna en predator er blitt større. Mora returnerer til kalven flere ganger i døgnet for å mate og vaske den. Vanligvis vil hunner med kalv(er) oppholde seg i avgrensede områder. Denne formen for antipredatorstrategi avhenger av at mora er så langt unna at hun ikke avslører kalvens posisjon til en predator, men samtidig er nær nok til å forsvare kalven mot predatorer som har oppdaget den. Eksempler inkluderer hjort, hvit-hale hjort og rådyr.

Swampers (metning): Disse artene er sjeldne og innehar en totalt motsatt strategi av hidere. Et eksempel er gnu. Gnuhunner samler seg i store flokker og føder et enkelt velutviklet avkom som kan løpe få timer etter fødsel. De prøver ikke å skjule sitt avkom, og deres eneste beskyttelse ligger i forvirringen som blir skapt på grunn av flokkens størrelse, og metningen av predatorer som en følge av det store antallet av tilgjengelige kalver. Kalvene følger mora rett etter fødsel.

Montane followers: Montane followers inkluderer de fleste fjell-levende klauvdyr som rein, fjellsau og ibex. Disse artene føder sine avkom i et bratt, utilgjengelig og kamouflasjepreget terreng hvor det er vanskelig for enhver predator å søke etter sitt bytte. Områdene er preget av lite alternative byttedyr, noe som ytterligere reduserer de økonomiske gevinstene for en predators fødesøk. Kalvene til montane followers er ofte velutviklet med god bevegelighet og følger mora når de er noen få dager gamle.

Group defense followers: Kalvene til disse artene blir født innenfor et "skjold" av en gruppe voksne individer som aktivt vil forsvare dem mot predatorer. Eksempler inkluderer moskus og bison. Kalvene har nær kontakt med sine mødre og andre gruppemedlemmer fra fødsel av.

Solitary defense followers: Elgen er en slik art, hvor mora holder seg nær sine avkom i tett vegetasjon og er klar til aktivt forsvar ved et eventuelt angrep. Denne strategien har dermed komponenter fra både hider og defender strategier.

5.3 Målet med vårt studium

Selv om vi kjenner klauvdyrartenes overlevelsesstrategier godt nok til å klassifisere dem i ulike kategorier så er det få som intensivt har studert alle komponentene ved trekkene og atferden. Dette gjelder spesielt for hider-typen. Mens avkom til flere folloer-arter lever i åpne habitater, tilbringer hidere per definisjon mesteparten av sin tid i tette habitater hvor de er vanskelig å observere. Dette er årsaken til at detaljerte studier på hider arter er uvanlig. Utviklingen av effektive ekspanderende radiosendere har imidlertid gjort intensive observasjonsstudier mer tilgjengelig. De neste kapitler gir et detaljert innblikk i atferden til en hider-art, fra utviklingen etter fødsel og gjennom den første sommeren. Vi gir en beskrivelse av tidspunkt og synkronitet for kalving hos rådyr på Storfosna (**kapittel 6**), en analyse av utviklingen av hider-atferd (**kapittel 8**) og et detaljert innblikk i habitatseleksjon i denne perioden (**kapittel 9**). For å bestemme hvor effektive disse atferdsmessige strategiene er, undersøkte vi dødelighetsmønsteret til rådyrkalver i et område (Jøa) hvor en predator (rødrev) lever sammen med rådyr i et kulturlandskap (**kapittel 7**).

6 Tidspunkt og synkronitet av kalvefødsler

Tidspunkt og synkronitet av fødsler av ulike hjorteviltarter har vist seg å variere både geografisk (Bunnell 1982, Richter & Labisky 1985, Skogland 1989), og med klimaforhold (McGinnes & Downing 1977, Rachlow & Bowyer 1991). Sesongvariasjoner i klima og reduksjon av kalvepredasjon er de to økologiske faktorer som blir antatt å bestemme henholdsvis tidspunkt og synkronitet av fødsler (Rutberg 1984, 1987, Ims 1990a,b). Tidligere studier er hovedsakelig konsentrert om hjorteviltarter som har en "follower"-strategi, men hider-strategien innebærer benyttelse av andre mekanismer. Vi vil derfor undersøke om dette medfører andre mønstre i fødselstidspunkt og synkronitet. Derfor vil vi, basert på kjent fødselstidspunkt til 296 rådyrkalver, undersøke hvorvidt geitas alder, kullstørrelse, kjønn eller populasjonstetthet har noen effekt på fødselstidspunkt, og hvorvidt predasjonstrykk eller sesongvariasjoner i klima kan forklare de observerte mønstre.

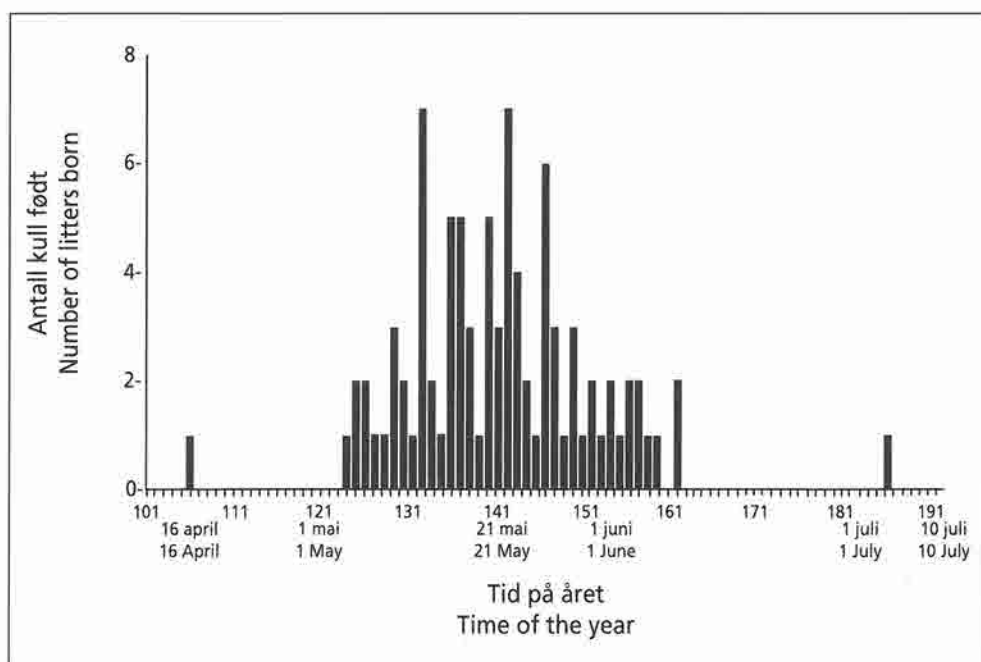
6.1 Tidspunkt av kalvefødsler

Fødselsdato ble estimert for 33 kalver fra 14 kull i 1991, 75 kalver fra 35 kull i 1992, 84 kalver fra 42 kull i 1993 og 104 kalver fra 55 kull i 1994. Kjønnforholdet var tilnærmet 50:50, 145 bukker og 148 geiter. Fordelingen av fødselstidspunkt for kullene var parametrisk (A6.1), og gjennomsnittet var innenfor 1 dag fra medianen for alle år. Gjennomsnittlig fødselstidspunkt var 22. mai, og varierte ikke mellom år (A6.2). Fordelingen i fødselsdatoer varierte heller ikke mellom år (A6.3), noe som reflekterer konstant gode forhold for den studerte bestand (Gaillard et al. 1993). Den tidligste fødselen ble registrert 15. april, og den siste 4. juli, men dette må betraktes som ekstremer (**figur 7**), ettersom 50 % av fødselene skjedde i 13-dagers perioden 15.-28. mai, og at 80% av fødselene skjedde i løpet av 26 dager (10. mai-5. juni).

Til tross for studieområdets nordlige beliggenhet, var fødselstidspunktet for kalvene det samme som rapportert i tyske undersøkelser (**tabell 14**). Dette skyldes den betydelige innvirkning Golfstrømmen har på klimaet i studieområdet. Dette støttes av det faktum at de seneste fødselstidspunkter er rapportert fra alpine områder i Italia, Danmark og sørlige deler av Sverige, hvor Golfstrømmen har minimal innvirkning.

Alderen på geita påvirket ikke fødselstidspunktet for kalven (A6.4), og det var heller ingen effekt av antall kalver i kullet (A6.5). Selv om dobbelt så mange bukkekalver som geitekalver ble født i den første kvartilen (30 bukk vs. 15 geiter), var det ingen forskjell på fødselstidspunkt for de to kjønn (A6.6). På grunn av den korte fødselsperioden hos rådyr er det vanskelig å oppdage forskjeller mellom de ulike kategorier dyr, og bare hos arter med en lang fødselsperiode, som for eksempel muflon (Bon et al. 1993), finner vi beskrevet effekter av hunndyrets kondisjon.

Graden av synkronitet av fødslene i vår rådyrbestand, med 80% av kalvene født i løpet av 26 dager, er helt i tråd med undersøkelser fra Frankrike (28 dager, Gaillard et al. 1993) og Danmark (25 og 28 dager; Strandgaard 1972). Rutberg's (1987) hypotese om at sesongvariasjoner i klima ville medført stor spredning i synkronitet mellom disse bestandene som er så geografisk atskilt (15 lengdegrader), holder derfor ikke. Det faktum at disse bestandene hadde 4 ukers forskjell i gjennomsnittlig fødselstidspunkt, men den samme grad av synkronitet, viser at andre faktorer enn geografiske sesongvariasjoner i klima påvirker synkroniteten. Eksempler på slike faktorer kan være anti-predator strategier eller fysiologiske begrensninger. Vi må derfor først undersøke den adaptive verdien av synkroniteten.



Figur 7

Antall kull født til de ulike tider av kalveperioden på Storfosna i 1991-1993. - The numbers of litters born each day during the fawning season on Storfosna 1991-1994.

Tabell 14. Gjennomsnittlig fødselstidspunkt og perioden hvor 80% av fødselene skjer for 10 ulike rådyrbestander i Europa. - Mean birth dates and period in which 80% of births occur for 10 European roe deer populations at different latitudes.

Studieområde	Lengdegrad	Gj.sn. fødselstids punkt	80% av fødslene (dager)	Kilde
Study site	Latitude	Mean birth date	80 % range (days)	Source
Donaña, S. Spania	36°N	April		San Jose pers. comm.
Tuscany, W. Italia	42°N	April		San Jose pers. comm.
Tyrol, N. Italia	46°N	13. Juni		Wotschikowsky & Schwab 1994
Trois Fontaines, E. Frankrike	48°N	15. Mai	28	Gaillard et al. 1993b
Bavaria, S. Tyskland	49°N	23. Mai		Ellenberg 1978
Kalø, E. Danmark	56°N	2. Juni	30	Strandgaard 1972
Borris, W. Danmark	56°N	14. Juni	25	Strandgaard 1972
Öster-Malma, S. Sverige	59°N	11. Juni		Esprmark 1969
Ekenäs, S. Sverige	59°N	5. Juni		Cederlund & Liberg 1995
Storfosna, W. Norway	63°N	22. Mai	26	This study

6.2 Den adaptive verdi av de obser-
verte mønster

Ifølge Geist (1981) finnes det blant klauvilt minst 5 ulike strate-
gier for å verne ungene mot predasjon; de som gjemmer kalve-
ne (hidere, som rådyr), de som prøver å “mette” området med
kalver (swampers, som f.eks. gnu) samt 3 ulike typer som har
kalver som følger mora like etter fødsel; gruppeforsvarere (f.eks.
bison, moskus og Afrikansk bøffel), enslige forsvarere (f.eks. elg)
og arter som utnytter fysiske barrierer for predatorer (f.eks. rein
og fjellsau). For arter som satser på å “mette” området er syn-
kronitet og gruppestørrelse viktig, mens det for gruppeforsvare-
re kan være en god strategi å strekke ut fødselsperioden, slik at
det til enhver tid er mange voksne som kan forsvare de utsatte
kalvene. Reinen har små fordeler av både synkronitet og asyn-
kronitet, og ser derfor heller ut til å justere fødselstidspunkt til
de lokale miljøforhold (Skogland 1989).

I områder uten store sesongvariasjoner i klima, ville vi forvente at
“hiderne” (som rådyr) ville spre fødslene ut både i tid og rom,
slik vi da også finner det hos bl.a. muntjac (Jungius 1970, Mishra
& Wemmer 1987). Når det derimot eksisterer store sesongmessi-
ge variasjoner i klima som setter klare grenser for hvor lang fød-
selsperioden kan være, kan det i enkelte tilfeller være lønnsomt

å synkronisere fødslene. Spesielt gjelder dette hvis kalvene er ut-
satt for en generalist-predator, som må ha en viss mengde kalver
tilgjengelig før de “switcher” over til en ny byttedyrart.
Eksempler på denne type strategi finner vi hos dåhjort og prong-
horn (Trainer et al. 1983, Autenrieth 1986, Braza et al. 1988),
hvor 80% av kalvene fødes i løpet av 10 dager.

Hos rådyr finner vi at 80% av kalvene er født innenfor 1/3 av den
totale fødselsperiode, noe som betraktes som meget synkront.
Vi viser imidlertid i neste kapittel (**kapittel 7**), at på grunn av den
lange tiden rådyrkalvene er sårbare for predasjon, så forsvinner
fordelene med synkronitet. En annen forklaring på den 3-4 uker
lange fødselsperioden, er at tidligste start av fødsler er bestemt
av sannsynligheten for å unngå lave temperaturer (noe som er av
stor betydning for rådyret, se **kapittel 4**), mens behovet for en
lang vekstsesong og høykvalitetsbeite for geita i dieperioden,
setter de øvre grenser for fødselsperioden. Dette er ikke minst
viktig for rådyret som har en svært høy investering i avkom (**ka-
pittel 4**). Brunst om sommeren medfører også at geita tidlig må
være i så god kondisjon at hun ovulerer. Dette vil også selekttere
mot sent fødte kalver. Det meste av informasjon vi har i dag an-
tyder derfor at rådyrets behov for å “time” produksjonssesong-
en til klimaforholdene, allene kan forklare de observerte mønster
i fødselstidspunkt og synkronitet.

7 Rødrev og rådyr på Jøa

Kunnskaper om dødelighets-mønstre er viktig for studier av bestandsdynamikk, atferd og livshistorie trekk (Promislow & Harvey 1991; Stearns 1992; Gaillard et al. 1993a), og den yngste aldersklassen, kalvene, er av spesiell interesse siden de representerer potensielle rekrutter til en bestand. Rødreven er en generalist-predator som i hovedsak spiser smågnagere i de nordiske boreale skoger (Lindström 1989), men senere studier har vist at rødreven også kan inkludere rådyrkalver som en viktig komponent i sin diett i det samme området (Liberg et al. 1992; Lindström et al. 1994). Generelt må generalist-predatorer ha en viss tetthet av alternative byttedyr relativt til det primære bytte før de "switcher" til et annet byttedyr. Dette kan medføre at rødreven kan opptre som en temporær spesialist på rådyrkalver ved en viss tetthet av kalver.

Mange faktorer kan påvirke en rådyrkalv's sårbarhet for predasjon, men i dette studiet valgte vi å undersøke effektene av alder, kjønn, fødselstidspunkt og habitatbruk. Tidligere studier på "hider" arter har vist at kalvene generelt er mest sårbare for predasjon når de er 10-20 dager gamle (se Linnell 1994, og Byers & Byers 1983). Dette mønsteret kan delvis forklares med at kalvene i denne aldersgruppen begynner å bli mer aktive, og dermed blir lettere å oppdage for predatorer (Byers & Byers 1983; Fitzgibbon 1990). Angående kjønn skulle vi forvente at hanner og hunner vil være like sårbare for predasjon da de er like mht. fødselsvekt og vekstrate (Gaillard, Delorme & Jullien 1993; **kapittel 4**). I tillegg er det liten kjent variasjon i atferd mellom de to kjønn (**kapittel 8**). Fødselstidspunkt kan være en viktig faktor for forventet overlevelse hos et individ. Rådyret har en synkronisert fødsels-sesong, med mer enn 80% av kalvene født på mindre enn en måned (Gaillard et al. 1993b; **kapittel 6**). Synkronisering av fødsler er generelt en tilpasning til sesongmessige variasjoner i klima og tilgang på ressurser, men dette mønsteret kan modifiseres av predasjon (Rutberg 1987). Byers & Byers (1983) foreslo

at verdien av "hider" strategien avhenger av morens evne til ikke å avsløre kalvens posisjon, men samtidig være nær nok til å være i stand til å jage vekk en predator som nærmer seg. I samsvar med dette fant vi (**kapittel 16**) at voksne rådyrhunner foretrakk skog (dvs. et tett habitat), og at størrelsen på leveområdet var positivt korrelert med grad av åpenhet i leveområdet, noe som kan antyde at hunnene holder lenger avstand til sine kalver i åpne habitater relativt til tette habitater.

På denne bakgrunn skulle vi forvente (1) relativt liten predasjonsrate den første leveuken hos rådyr, (2) lik predasjonsrate på hanner og hunner, (3) høyest predasjonsrate på kalver født rundt fødselstoppen, og (4) større overlevelse hos kalver som bruker tette habitater enn hos kalver som bruker åpne habitater.

7.1 Omfang, alder, kjønn og kroppsvekt til drepte kalver

Gjennom studieperioden døde 22 (50%) av 44 kalver. Predasjon fra rødrev var ansvarlig for at 21 kalver døde - den siste druknet. Med andre ord, rødrev drepte 48% av de radiomerkede kalvene. Som forventet var kalvene relativt trygge for predasjon i deres første leveuke, og 91% overlevde denne perioden (**tabell 15**). Gjennomsnittlig alder til de drepte kalvene var 19.7 ± 2.8 dager (range: 1-45). Andelen av drepte kalver ble mer enn doblet (**tabell 15**) i leveuke to, tre og fire.

Gjennomsnittlig kroppsvekt til drepte kalver var 4560 ± 450 gram (range: 1500-8520). Vi brukte kroppsvekt ved merketidspunkt for å sammenligne kroppsstørrelse på drepte og overlevende kalver. Syv søskengrupper med til sammen 19 kalver var tilgjengelig for statistisk testing. Gjennomsnittlig avvik i kroppsvekt for de drepte kalvene ($n=10$) var $+46.8$ gram (range: -210 - +260), og gjennomsnittlig avvik for de overlevende kalvene ($n=9$) var -52.0 gram (range: -300 - +167). Kroppsstørrelse hadde ingen betydning for hvem innen en søskenflokk som ble drept (A7.1).



I områder uten rødrev skjer opptil 80% av kalvedødeligheten de første 5 dager av kalvens liv. Rødreven tar imidlertid bare en liten andel av kalver i denne perioden. Dette betyr at i de fleste områder kommer rødrevens kalvedreping i tillegg til de andre årsaker til dødelighet.

Tabell 15. Alder på drepte kalver gruppert i 7-dagers intervaller. Første gruppe starter på 0. Antall kalver tilgjengelig er gitt som antall tilgjengelig ved begynnelsen av hver aldersgruppe uavhengig av fødselsdato. - Age of killed roe deer fawns grouped into 7-day intervals, starting at 0 in the first group. Number of fawns available are given as numbers available at the beginning of each age class, irrespective of birth date.

	Alder (i uker) - Age (in weeks)						
	0	1*	2	3	4	5	6
Ant. kalver tilgjengelig - No. fawns available	44	42	36	32	26	25	25
Ant. kalver drept - No. fawns killed	2	5	4	6	1	0	3
% av tot. ant. drepte. - % of tot. killed (n=21)	10	24	19	29	5	0	14

*En kalv druknet i aldersgruppe 1. - One fawn drowned in age class 1.

Kjønnsratio ved fødsel var 1:5:1 i favør av hanner, men ikke signifikant forskjellig fra forventet 1:1 (A7.2). Det var en sterk preferanse for rødrev til å drepe hannkalver (A7.3). Omtrent 86% av de drepte kalvene var hanner (**figur 8**). Dødelighetsraten til hannkalver som en følge av predasjon fra rødrev (69%) var over fire ganger større enn hunnenes (17%). Det ble derfor ikke funnet støtte for forventningen om lik predasjon på de to kjønn.

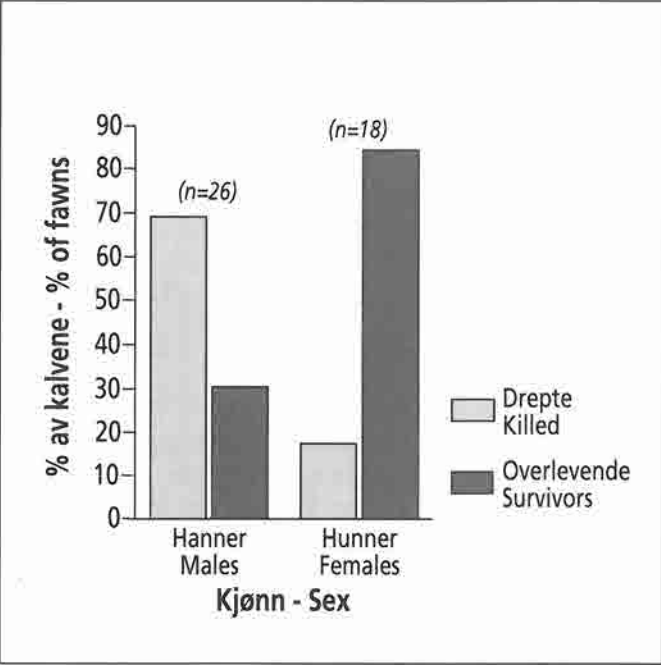
Størrelsen på kalve dødeligheten i vår undersøkelse er lik gjennomsnittlig nivå (45%) hos klauvdyr i nordlige tempererte områder (**kapittel 5**). Et sentralt spørsmål knyttet til omfanget av predasjon er i hvilken grad predasjon opererer kompensatorisk relativt til andre dødelighetsfaktorer. Tidligere har det blitt hevdet at predatorer bare dreper "et dømt overskudd" (Errington 1946). Imidlertid har dette synspunktet endret seg gjennom de tre siste tiår, og det er nå klart at predatorer ofte dreper individer som el-

lers ville blitt tilført bestanden. Vår undersøkelse støtter den siste argumentasjonen ettersom de drepte kalvene ikke hadde mindre kroppsvekt enn sine overlevende søsken. Dette er knyttet til at det vanligvis er de minst levedyktige individene som har den laveste kroppsvekt. Videre var det få kalver som ble drept i den perioden hvor andre dødelighetsfaktorer (enn predasjon) vanligvis forekommer (dvs., i første leveuke, se **kapittel 3**, og Guinness et al. 1978).

Den økte predasjonsraten etter første leveuke er i samsvar med tidligere studier på klauvdyr av "hider" typen (se Linnell 1994). Den aldersavhengige predasjonsraten er sannsynligvis forårsaket av to faktorer som er knyttet til hverandre; (1) kalvene blir mer aktive med økende alder, dvs. de gjemmer seg mindre (se Fitzgibbon 1990), og øker dermed sin "synlighet" for rødrev, og (2) rådyrkalver under 10 dagers alder flykter ikke når noe nærmer seg, men fluktdistansene øker deretter eksponensielt opp til 40 dagers alder (**kapittel 8**). Å ligge stille er åpenbart en god strategi mot predasjon, og en rev kan da passere uten at kalven avslører sin posisjon ved å flykte. Kalvene blir drept så snart de når den alderen hvor de begynner å flykte, sannsynligvis fordi de enda er for unge til å springe fra predatoren.

Mens det aldersavhengige dødelighetsmønsteret kan forklares med antipredator-strategier hos en "hider", så er den observerte kjønns-skjeve predasjonen mer overraskende. Det foreligger god dokumentasjon på at dødeligheten ofte er kjønns-skjev mot hanner hos seksuelt dimorfe arter, og at dette mønsteret vanligvis er forklart med ulik atferd hos de to kjønn (Clutton-Brock 1991). Rådyrkalver er seksuelt monomorf når det gjelder fødselsvekt og vekstrate, men tross dette foreslår vi at ulik atferd mellom hanner og hunner kan være en årsak til den kjønns-skjeve predasjonen. Hos rådyr foreligger det ingen empiriske data som kan støtte dette, men voksne rådyrhanner er territoriale og hannkalver kan derfor ha et mer utforskende og aktivt atferdsmønster enn hunnkalver. Hvis vi antar dette, og ser dette i sammenheng med den habitattypen som drepte kalver brukte før de ble drept, så kan ulik atferd være en sannsynlig forklaring. Det er åpenbart at vi på dette området trenger en nøyere undersøkelse av atferd hos de to kjønn før vi kan konkludere med årsaksforhold i denne sammenheng.

Den observerte selektive drepingen av hannkalver førte til en dramatisk endring i kjønns-ratio i kalvebestanden, fra 1:5:1 i fa-



Figur 8
Prosentvis drepte og overlevende rådyrkalver av henholdsvis hanner og hunner. - Percentage of killed and surviving male and female roe deer fawns.

vør av hanner ved fødsel til 0.5:1 ved slutten av juli. Dette mønsteret er kvalitativt i samsvar med Fisher's (1930) teori mht. ulik dødelighet mellom kjønn; hvis hanner og hunner er like dyre å produsere, men hanner har større dødelighet, så vil lik investering i begge kjønn forårsake flere hanner enn hunner ved fødsel. Men etter at den hann-skjeve dødeligheten har forekommet, og ved slutten av perioden med foreldreomsorg, så vil det være flere hunner enn hanner tilstede i bestanden (Fisher 1930). De fysiologiske mekanismer som bidrar til en skjev kjønns-ratio ved fødsel er ikke klarlagt (Clutton-Brock & Iason 1986).

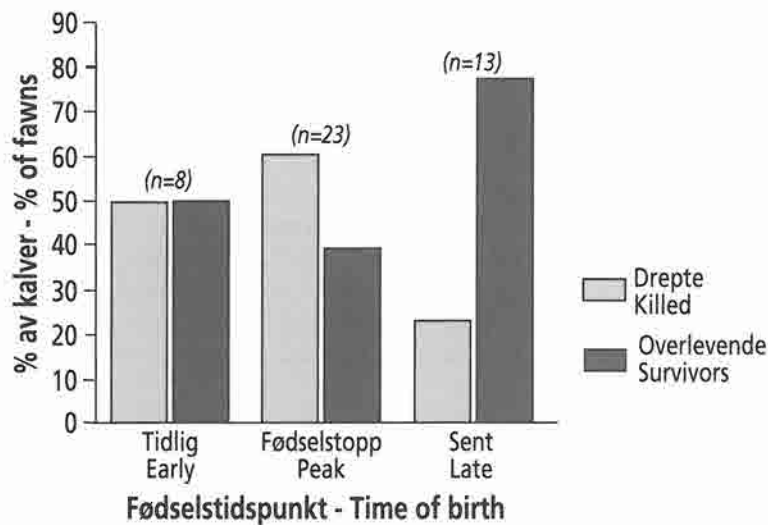
7.2 Effekter av fødselstidspunkt på kalvenes overlevelse

Gjennomsnittlig fødselsdato var 22 mai (±1.7 dager). Kalvingen skjedde over 42 dager, fra 1 mai til 11 juni, men mer enn halvparten (52%) av kalvene ble født i 14-dagers perioden fra 15 mai til 28 mai. Det var ingen forskjeller i gjennomsnittlig fødselsdato eller fordelingen av fødselsdatoer (tabell 16) mellom hanner og hunner (A7.4). Det var heller ingen forskjell i gjennomsnittlig fødselsdato mellom drepte og overlevende kalver (A7.5). Fordelingen, på den annen side, var forskjellig mellom drepte og overlevende kalver, med overlevende kalver født over en lengre periode enn drepte kalver (tabell 16) (A7.6).

Vi grupperte fødselsperioder i tre 14-dagers perioder (figur 9) for å teste effekten av fødselstidspunkt mht. sannsynlighet for predasjon; tidlig fødte (1.-14. mai), født i fødselstoppen (15.-28. mai) og sent fødte (29. mai-11. juni). Som forventet var kalver født rundt fødselstoppen mer sårbare for predasjon enn andre kalver (A7.7). Kalver født utenfor fødselstoppen hadde en overlevelsrate på 67%, mens kalver født i fødselstoppen til sammenligning hadde en overlevelsrate på 39% (figur 9). Dette medfører at en høyt synkronisert reproduksjon kan øke tapet av avkom til predasjon fra rødv. Tre faktorer kan forklare dette mønsteret: For det første, synkronisering av fødsler er inkonsistent med at avkom bruker det å gjemme seg bort og krypsis som den primære antipredator-strategi (Tinbergen et al. 1967). Høye tettheter av det kryptiske byttedyret kan øke den tilfeldige møteraten mellom byttedyret og predatoren, og på den måten gjøre det lettere for predatoren å danne et søkebilde (Curio 1976). For det andre, strategier som metning, forvirring og gruppeforsvar har åpenbart ikke de samme effekter når kalver er bortgjemt og spredt fra artsfrender som de potensielt har for "followers" (Rutberg 1987). For det tredje, delvis knyttet til det første, hvis byttedyrbestanden er eksponert for en generalist-predator så kan overlevelsen til avkom økes ved asynkron reproduksjon (Ims 1990). Det er størst sannsynlighet for at dette skjer hvis predatoren "switcher" bytte ved høye tettheter av alternativt bytte og/eller har et høyt metningspunkt relativt til den totale produk-

Tabell 16. Deskriptiv statistikk for fødselsdatoer. - Descriptive statistics for birth dates.

	n	Gj.sn. fødselsdato Mean birth date	Interkvartil forskjell (i dager) Interquartile difference (in days) (25%-75%)
Hanner - Males	26	21. mai (±2.1)	12 (16.-28. mai)
Hunner - Females	18	24. mai (±3.0)	21 (15. mai-5. juni)
Drepte - Killed	21	19. mai (±2.1)	7 (mai 16.-23.)
Overlevende - Survivors	23	25. mai (±2.6)	19 (16. mai-4. juni)



Figur 9
Prosentvis drepte og overlevende rådyrkalver i forhold til fødselstidspunkt. Kalvene er gruppert i tidlig fødte (1.-14. mai), født i fødselstoppen (15.-28. mai), og sent fødte (29. mai-11. juni). - Percentage of killed and surviving roe deer fawns in relation to time of birth. Fawns are grouped into born early (1 May-14 May), born during peak (15 May-28 May), and born late (29 May-11 June).

sjonen av avkom i byttedyrbestanden (Ims 1990). Den sist beskrevne situasjonen passer godt til forholdene på Jøa ettersom det der er en lav tetthet av rådyr og en høy tetthet av rødrev. Videre er nivået på predatormetning høyt på grunn av den lange perioden rådyrkalver er sårbar for predasjon til rødrev (denne undersøkelsen). Det er åpenbart at det vil være flere kalver tilgjengelig til et gitt tidspunkt hvis alle ble født samtidig (dvs., total synkronitet) og generalist-predatoren ville "switche" hurtigere enn hvis fødselssesongen ble strukket så mye som mulig (bare begrenset av det sesongmessige miljøet). Hvor mye predasjon kan påvirke fødselskurven hos rådyr avhenger bl. a. av avbarheten til trekket det gjelder, samt andre faktorer seleksjonspress på det samme trekket.

7.3 Effekter av habitattype på kalvenes overlevelse

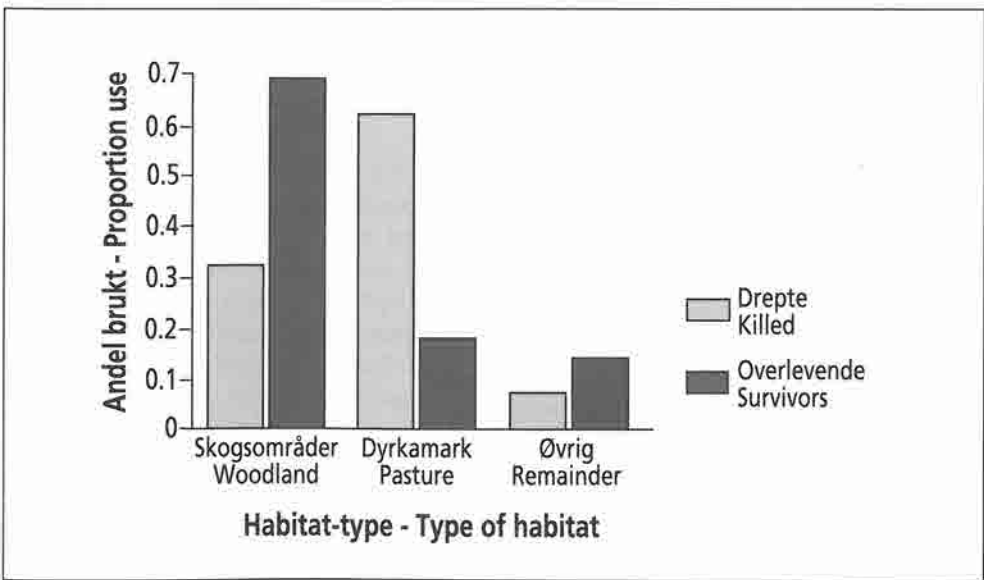
Gjennom studieperioden ble habitattype brukt av kalver bestemt i 772 tilfeller (383 hos hanner og 389 hos hunner). Habitatkategoriene som ble brukt i analysen var (1) skog, (2) dyrkamark og (3) annet (dvs. alle andre habitattyper). Drepte kalver brukte mer dyrkamark og mindre skog enn overlevende kalver (figur 10; A7.8), hvilket er i samsvar med vår forventning. Det var ingen effekter av kjønn (A7.9) eller fødselstidspunkt (A7.10) angående habitatbruk. Dette medfører at forskjellig habitatbruk ikke forklarer den observerte kjønns-skjeve predasjonen eller at kalver født i fødselstoppen er mer utsatt for predasjon enn kalver født utenfor fødselstoppen.

Få studier er tilgjengelig når det gjelder en beskrivelse av viktigheten av skjul for kalver av "hider"-typen, men "hiding" er generelt beskrevet å være en strategi for å unngå sannsynligheten for predasjon i relativt tett bevokste habitater. Grunnen til dette kan være at det er vanskelig for en predator å finne en kryptisk kalv som ligger bortgjemt i et tett habitat. I et åpent habitat derimot, vil kalvene være synlig på lengre avstand hvis de f. eks. bytter liggeplass. I tillegg vil mora også være mer synlig i et åpent habitat, og det er sannsynlig at rødreven kan bruke mora som referanse for hvor den kan lete etter en kalv (Fitzgibbon 1993).

Det er vist at voksne rådyrhunner prefererer skog hvor siktbarheten er lav (kapittel 16), noe som indikerer at habitatbruk delvis er bestemt av behov for skjul. Det kan synes lite adaptivt av noen mødre å plassere sine avkom i et habitat hvor sannsynligheten for at de prederes er signifikant større enn i et annet habitat. Det kan være to årsaker til at dette tross alt skjer. Først, det er ikke sikkert at predasjon fra rødrev på rådyrkalver har skjedd lenge nok på Jøa til at den naturlige seleksjonen har "fjernet" de "non-adaptive" individene. En kanskje mer sannsynlig årsak kan være at det er andre faktorer ved dette habitatet som veier opp for tapet til predasjon. Dette kan være effekter som tilgang på ressurser, i kantsoner med videre, som gjør at livstids reproduktiv suksess til disse hunner blir større enn det et slikt kortvarig studie kan antyde.

Individer er selektert til å maksimere sin livstids fitness. Dette betyr at tap av avkom, til predasjon og andre dødelighetsfaktorer, kan ha store konsekvenser for evolusjon av livs historie trekk og atferden til individet (Promislow & Harvey 1991; Stearns 1992). På hvilken måte predasjon påvirker bestandsdynamikken til klauvdyr har vært, og er, gjenstand for en intensiv debatt. Det er klart at predasjon påvirker bestander, men hovedspørsmålet er hvorvidt predasjon *begrenser* eller *regulerer* byttedyrbestanden (se Boutin 1992). Derfor bør man legge inn ressurser for å finne ut om predasjon kan operere tetthetsavhengig, og dermed regulerende en byttedyrbestand.

På individnivå bør innsatsen legges inn på å måle karakteristika hos mødre som potensielt påvirker avkommets sårbarhet for predasjon. Disse karakteristika er hovedsakelig alder, kondisjon, vaksomhet og habitatseleksjon. Dette må videre relateres til individets evner til å forsvare sine avkom mot predatorer. Hos kalver trenger vi å tilegne oss data på atferd, spesielt på forskjeller mellom kjønn, for å avsløre de egentlige årsaker til den observerte kjønns-skjeve predasjonen.



Figur 10
Gjennomsnittlig andel bruk av ulike habitattyper hos drepte og overlevende rådyrkalver. Andel bruk er beregnet ved hjelp av en metode ("compositional analysis") foreslått av Aebischer et al. (1993). - Mean proportional use of different habitats by killed and surviving roe deer fawns. The proportions are calculated using the compositional analysis method (Aebischer et al. 1993).

8 Utvikling av kalvens hiding-atferd og aktivitetsmønster

I likhet med de fleste andre klauvdyr, gjemmer rådyret kalvene i tett vegetasjon etter fødsel. Kalvene ligger allene i store deler av døgnet, og oppsøkes av mora kun i kortere dieperioder. Når kalvene utsettes for alarm stimuli, får ofte en trykkrespons som involverer bradycardia (Espmark & Langvatn 1985). Med økende alder øker også kalvenes aktivitetsnivå, fluktnespons og graden av sosialisering, inntil kalvene blir integrert i grupper av voksne dyr (Lent 1974). "Gjemme-fasens" lengde varierer mellom de ulike arter, fra en uke hos dåhjort (San Jose & Braza 1992), til fire uker hos hjort (Clutton-Brock et al. 1982) til flere måneder hos reedbukk (Jungius 1970). Slike tilpasninger involverer komplekse strategier; det må være en viss avstand mellom mor og avkom, og mellom søsken. I tillegg må kalvene kunne ligge urørlig i opp-til 80% av døgnet (Schwede et al. 1994), og geita må spise eller fjerne kalvens ekskrementer (Lent 1974), og samtidig unngå å gi signaler til eventuelle rovdyr om hvor kalven er skjult (Byers & Byers 1983, Fitzgibbon 1993).

De fleste studier av klauvtilts anti-predator strategier er studert i fangenskap. Og med unntak av hvit-hale hjort (Schwede et al. 1994), mulhjort (Riley & Dodd 1984), pronghorn (Barrett 1984), Thompson's gasele (Fitzgibbon 1990), dåhjort (San Jose & Braza 1992) og hjort (Clutton-Brock & Guinness 1975), mangler data fra villlevende arter. For rådyr er det kun utført et studie (Boutin et al. 1992) på frittlevende dyr, som i noen grad beskriver denne artens strategier for å verne kalvene. Kunnskap om denne delen av rådyrets økologi er av stor betydning sett på bakgrunn av det predasjonspresset rødreven utgjør (**kapittel 7**). Her vil vi presentere data vedrørende utviklingen av kalvenes aktivitetsmønster, fluktatferd og de sosiale interaksjoner med søsken og mor, samt utviklingen av kalvenes områdeutnyttelse og leveområdestørrelse. Våre undersøkelser på Jøa (**kapittel 7**), har vist at de ulike kjønn er utsatt for ulikt predasjonspress fra rødreven. Vi vil av den

grunn undersøke hvorvidt det er kjønnsforskjeller for enkelte atferdstrekk blant rådyrkalver.

8.1 Utvikling av aktivitetsmønster

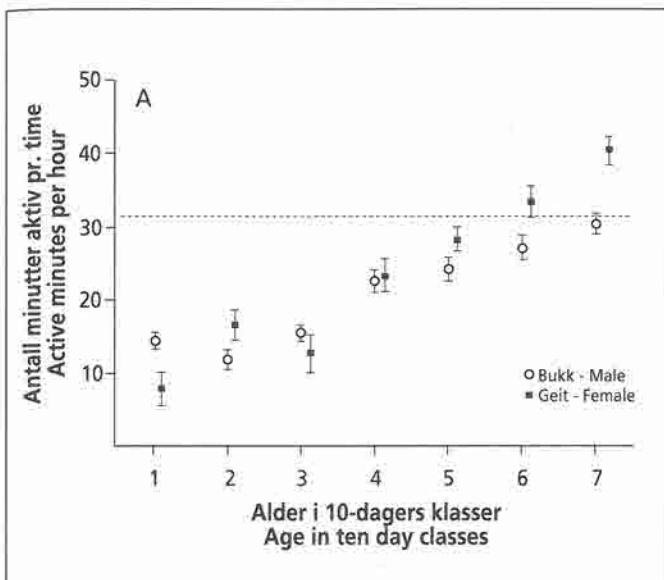
Totalt ble det registrert 1980 timer med aktivitetsdata (1434 fra bukkekalver og 546 fra geitekje) fra til sammen 19 bukkekalver og 11 geitekalver. Alderen på kalvene var fra 0 til 74 dager. For sammenligning, benyttet vi 627 timers aktivitetsdata fra 9 forskjellige eldre geiter i den samme periode. Alderen på kalvene ble inndelt i 7 10-dagers klasser. For å analysere endringer i de eldre geitenes aktivitetsmønster, ble også disse dataene gruppert i 7 10-dagers perioder fra 1. mai.

Det var ingen endringer i gjennomsnittlig aktivitetsnivå (antall minutter per time) for eldre geiter i løpet av sommeren (31.3 17.6 minutter pr. time). Det var derimot en klar endring i kalvenes aktivitetsnivå med økende alder (**figur 11**). Det var kun kjønnsforskjeller i aktivitetsnivå for den yngste aldersgruppen (0-9 dager gamle) (14.8 14.1 minutter og 7.6 11.4 minutter for hhv. bukker og geiter), og den aller eldste aldersgruppen (> 60 dager) (30.9 17.6 minutter og 40.6 14.7 minutter for hhv. bukker og geiter). De eneste aldersgrupper som ikke hadde et aktivitetsnivå som var forskjellig fra eldre geiter, var aldersgruppen 50-59 dager gamle kalver, og mer enn 60 dager gamle bukkekalver.

Aktivitetsnivået på eldre geiter i dette studiet er i tråd med tidligere undersøkelser (Cederlund 1981, 1989, Jeppesen 1989), som viser at geita bruker mellom 45% og 55% av døgnet til beiteaktiviteter i dieperioden. Økningen i kalvenes aktivitet i løpet av de første 70 dagene etter fødsel, er i tråd med det mønster som skulle forventes av en "hider" (Lent 1974). Rådyrkalvene var aktive ca 19% av tiden de første 10 dager etter fødsel. Som for hvit-hale hjort (Schwede et al. 1992), hadde rådyrkalvene et lavere aktivitetsnivå enn sine mødre helt til de var ca 2 måneder. Dette står i kontrast til en del andre "hider" arter som f.eks



Kalvene ligger vanligvis godt gjemt i vegetasjonen, og bare unntaksvis er de så lette å få øye på som i dette tilfellet.



Figur 11

Endringer i kalvenes aktivitetsnivå med økende alder, Storfosna 1993. - Changes in mean number of minutes active with increasing age of roe deer fawns, Storfosna 1993.

Cuvier's gasell (Gomendio 1988) hvor kalvene er aktive ca 50% av tiden allerede ved 11 dagers alder. Det er imidlertid få andre studier å sammenligne våre data med.

Vi registrerte generelt ingen forskjell i aktivitetsnivå mellom kjønn. Dette står i kontrast til Jackson et al.'s (1972) og til Schwede et al.'s (1992) studier på hvit-hale hjort, hvor bukkekalvene var generelt mer aktive enn sine søstre. Rådyrkalvene har imidlertid ikke den samme grad av kjønnsdimorfi som vi finner hos hvit-hale hjort, og vi skulle derfor heller ikke forvente store kjønnsforskjeller.

Årsaken til at geitekalvene økte sin aktivitet ved ca 70 dagers alder, kan ha sammenheng med at disse blir forsøkt oppvartet av territorielle bukker under brunsten. Selv om vi ikke fant at geitene ble parret allerede i sin første sommer, er dette registrert i engelske bestander (Ratcliffe pers. kom.). Bukkekalvenes høyere aktivitet de første 10 dagene etter fødsel, kan vi imidlertid ikke forklare. Den generelle økning i aktivitet med økende alder skyldes hovedsakelig en forlengelse av beite- og hvileperiodene, istedenfor en økning i antall perioder.

Med økende alder på kalvene avtok den relative bruk av de lyseste timene på dagen. Den generelle bruk av lyse og mørke perioder var forøvrig den samme for de to kjønn. Kalvenes tendens til å være mindre aktive om natten enn om dagen er det samme som vi finner hos hvit-hale hjort (Jackson et al. 1972, Schwede et al. 1992), og har en opplagt overlevelsesverdi så lenge kalvene er utsatt for nattaktive rovdyr (Curio 1976). Så til forskjell fra gnagere (Halle 1993) har tydeligvis rådyrkalvene kapasitet til å justere sin aktivitet i forhold til sin hovedpredator, rødreven. Når de når 40 dagers alder er de ikke lenger like utsatt for rødrev (**kapittel 7**), og de får da et aktivitetsmønster som er likt mora's, med en noe større aktivitet i de mørkeste deler av døgnet.

8.2 Kalvens fluktatferd

Den første 10-dagers perioden etter fødsel trykket alle kalvene mot bakken, og flyktet ikke om mennesker nærmet seg, selv om ca 15% av kalvene i denne perioden løftet hodet og så på inn-trengeren. Ved 20 dagers alder løftet kalvene hodet i 9 av 10 tilfeller når de ble forstyrret, men kun 25% av dem flyktet unna. Sannsynligheten for at en kalv skal flykte er avhengig av opphør av bradycardia responsen, og representerer en annen anti-predatorstrategi. Hos hvit-hale hjort avtar bradycardia brått ved ca 14 dagers alder (Jacobsen 1979), og dette gir seg utslag i en fluktatferd (Carrol & Brown 1977). Det samme mønster er registrert på hjort og wapiti, hvor bradycardia avtar etter ca 1 uke, og fluktatferd kan observeres (Espmark & Langvatn 1985). Hos dåhjort flykter ca 50% av kalvene unna etter ca 4 dager (San José & Braza 1992), mens rådyrkalvene er ca 20 dager før en tilsvarende andel av dyrene flykter. Først etter ca 30 dager flykter 90% av kalvene når mennesker nærmer seg. En kalv som en dag flykter unna, kan neste gang den forstyrres forbli trykkende. Dette betyr at det kan være at miljøfaktorer, som f.eks. habitattype kalven ligger i, er involvert i fluktatferden. Kalvenes fluktavstand økte signifikant fra 0 til 11.6 m i løpet av de første 2 måneder etter fødsel (**figur 12**). Ved å sammenligne fluktavstander for de to kjønn, fant vi at geitekalver i aldersgruppene 20-29 dager og 30-39 dager, flyktet på lengre avstander når mennesker nærmet seg, enn hva tilfellet var hos bukkekalver (1.8 vs 2.9 m; for 20-29 dager gamle kalver, og 5.6 vs 9.3 m; for 30-39 dager gamle kalver). Vi kjenner ikke årsakene til dette.

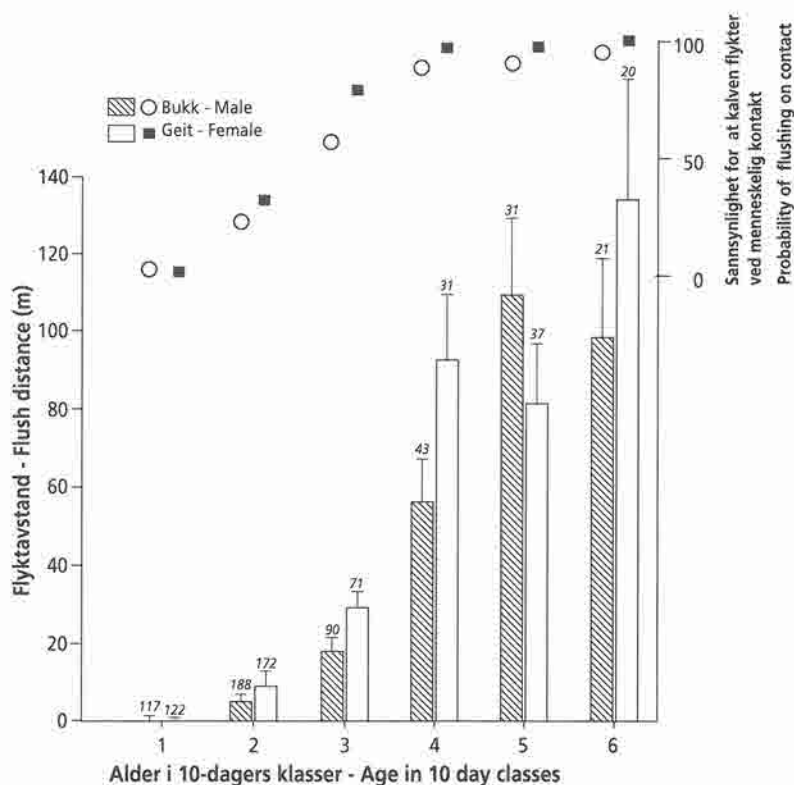
8.3 Avstand til andre individer

Vi samlet totalt 811 mor - kalv avstander, og 1167 søskenavstander. Gjennomsnittlig mor - kalv avstand varierte signifikant med alder. Det var imidlertid ingen jevn trend; avstandene økte først for deretter å avta, men økte senere igjen mot en topp etter 60 dagers alder på kalvene (**figur 13**). Det ble ikke funnet noen signifikante forskjeller mellom kjønn for noen av de 7 aldersgruppene. Antall kalver i kullet hadde heller ingen effekt på mor - kalv avstandene.

Avstanden mellom søsken avtok med alder på kalvene; fra et gjennomsnitt på 22 m til 7 m, etter å ha nådd et maksimum på 76.5 m for 30-34 dager gamle kalver. Søskenparenes kjønn hadde ingen effekt på avstandene mellom dem, selv om det var en tendens til at bukk - bukk søsken var lengre fra hverandre enn de øvrige to grupperinger i de første 10 dager etter fødsel. Blant denne aldersgruppen var det også signifikant lengre avstand mellom tvillinger enn mellom trillinger.

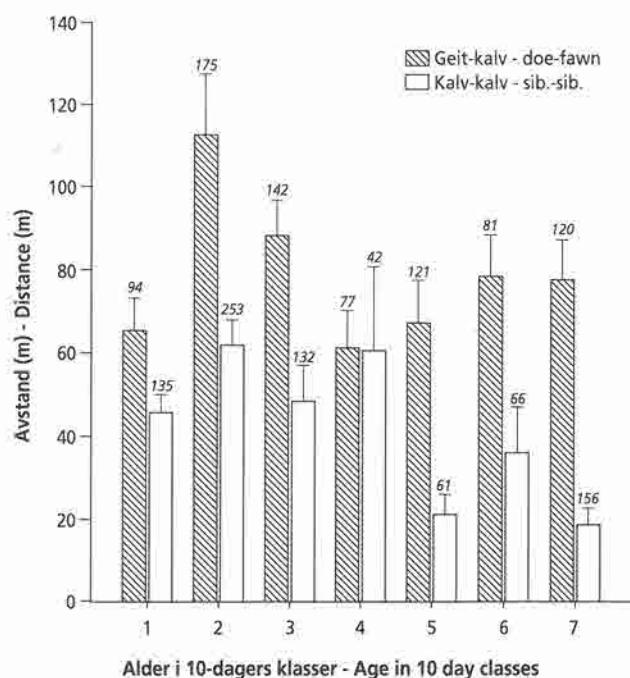
Fra til sammen 79 forskjellige kalver ble det i 1992 og 1993 inn-samlet 1389 avstander mellom kalvenes påfølgende liggeplasser. Selv om det ikke var noen uniform trend, varierte avstandene signifikant med alder (**tabell 17**), men det var ingen forskjell på de to kjønn.

For alle kalver med mer enn 10 lokaliseringer beregnet vi leve-områdestørrelse. Selv om det for enkelte av kalvene var et begrenset antall lokaliseringer, utgjør de allikevel en betydelig andel av de plasser kalven har besøkt i løpet av sitt korte liv.



Figur 12

Forandringer i rådyr kalvenes gjennomsnittlige fluktdistanse (+ SE) og sannsynlighet for å flykte ved økende alder. - Changes in mean flush distance and probability of flushing for male and female roe deer fawns with increasing age. Error bars are one standard error.



Figur 13

Forandringer i gjennomsnittlig avstand (+ SE) mellom geit og kalv, og mellom kalver, med økende alder på kalvene. N= antall observasjoner. - Changes in mean distance (+ SE) between doe-fawn and sibling-sibling dyads with increasing age for roe deer fawns. Sample sizes represent number of observations.

Tabell 17. Gjennomsnittlig avstand mellom påfølgende ligge-plasser til 79 forskjellige kalver fra fødsel til 70 dagers alder, Storfosna 1992 og 1993. N = antall observasjoner. - Mean distance between roe deer fawn bedsites on Storfosna 1992 and 1993 in different age classes. N=number of observations.

Aldersgrupper (dager)	Avstand (m)	S.E.	N
0-10	184	12.3	179
11-20	205	13.3	292
21-30	210	12.0	224
31-40	194	13.8	200
41-50	168	13.6	181
51-60	152	12.2	155
61-70	183	16.2	158

Størrelsen av leveområdet varierte fra 4 til 258.3 ha i løpet av den første måneden, og fra 4 til 104.8 ha for resten av sommeren fram til midten av august. Det var ingen signifikant forskjell på størrelsen av kalvenes leveområder fra første måned (34.1 ± 9.4 (S.E.) ha., N=31 kalver) sammenlignet med resten av sommeren (17.7 ± 2.4 ha.(S.E.) N = 50 kalver).

"Hider" strategiens suksess er avhengig av at det opprettholdes en viss avstand mellom mor og kalv, slik at en sjansen for at eventuell predator ikke finner kalven ved å lete rundt geita er så stor at det heller lønner seg å lete etter alternative byttedyr (Byers & Byers 1983, Fitzgibbon 1993). Av denne grunn finner vi

at avstanden mellom mor og kalv like etter fødsel hos pronghorn er ca 100-200 m (Byers & Byers 1983, Barrett 1984), 40-90 m hos Thompson's gasele (Fitzgibbon 1993), 90-150 m hos hvithale hjort (Ozoga et al. 1982) og opp til 250 m hos mulhjort (Riley & Dood 1984). Hos hjortedyr som får mer enn en kalv, er det også vanlig at kalvene ligger atskilt den første tiden. Hos pronghorn kan kalvene finnes sammen først etter 14-20 dager (Barrett 1984), og først etter 40-50 dager hos hvithale hjort (Ozoga et al. 1982). Rådyrgeitene i vårt studie opprettholdt lang avstand til kalvene gjennom hele sommeren. Etter en økning opp mot ca 125 m etter 20 dager, avtok avstanden, for deretter å øke senere på sommeren når geitene var i brunst. Avstanden mellom de enkelte kalver fulgte ikke det samme mønster som rapportert tidligere av Espmark (1969). I enkelte tilfeller kunne avstanden mellom søsken være opptil 1 km, og isteden for en reduksjon av avstandene med økende alder, økte avstanden opp mot 40 dagers alder, for deretter å avta raskt, slik at etter 40 dagers alder ble kalvene funnet ca 20 m fra hverandre. Dette atferdsmønster er i tråd med Treisman's (1975) modell for en optimal anti-predator strategi for dyr som er avhengige av å skjule seg den første tiden etter fødsel. Etter at kalvens fluktatferd er tilfredsstillende utviklet, og den kan løpe fra en eventuell predator når den blir oppdaget, kan det være en fordel å ligge sammen med andre kalver. Men på grunn av ulikheter mellom de to kjønn når det gjelder tidspunkt for flukt, og fluktavstand, vil strategien kunne være påvirket av dette.

Den daglige forflytning av rådyrkalver var i tråd med hva som er rapportert av Boutin et al. (1992), men langt mindre enn hva vi finner hos pronghorn (Barrett 1984) og mulhjort (Steigers & Flinders 1980). I motsetning til disse arter, viste rådyrkalvene ingen tendens til å øke de daglige forflytninger med økende alder, tendensen var heller den motsatte. Størrelsen på leveområdene var i tråd med hva som er funnet tidligere for rådyr (Boutin et al. 1992), men mindre enn hva som er rapportert for pronghorn (Barrett 1984) og mulhjort (Geduldig 1981, Riley & Dood 1984). I motsetning til alle andre studier, økte ikke leveområdestørrelsen med alder, noe som reflekterer de små og stabile leveområdene som geitene benytter.

Det var små forskjeller mellom kjønn for de atferdsdata vi her har presentert, og de gir derfor ikke grunnlag for å forklare den store andel bukkekalver som blir predert av rødvrev (se **kapittel 7**). Den eneste kjønnsforskjell som er rapportert for andre "hidere" er ulikheter i aktivitetsbudsjett (Jackson et al. 1972, Schwede et al. 1994). I vårt studie fant vi ingen slike forskjeller mellom kjønn i perioden 10-30 dager, som er den mest kritiske perioden for kalvene når det gjelder rødvrev predasjon. Det var imidlertid en forskjell i fluktatferd, hvor geitekalvene hadde en tendens til å flykte ved lavere alder, og ved lengre avstander enn sine hannlige søsken. Det kan være at geitekalvene på dette tidspunkt er bedre utviklet til å flykte unna en predator, eller at deres flukt bidrar til å lede rødvrevs oppmerksomhet over på en annen kalv som ligger i nærheten.

8.4 Utviklingen av de atferdstrekk som danner "hider" strategien

Hider strategien består av mange ulike atferdstrekk (Geist 1981), og alle endres med kalvens kroppslige utvikling. Slik vi finner det hos rådyr, er strategien avhengig av en stor grad av inaktivitet hos kalvene, samtidig som avstanden mellom søsken og mellom mor og kalv må være stor. Kalvene flyttes lengre avstander hver dag, og benytter et relativt stort areal sett i forhold til den begrensede motoriske utvikling. Forskjellen mellom "hiding" atferden, dvs. den frivillige avgjørelse om å ligge urørlig, og den bradycardia influerte respons, kommer klart til uttrykk i utviklingen av aktivitetsmønster og fluktatferd. I de første 10 dager etter fødsel er aktiviteten lav, kalvene ligger spredt, og sannsynligheten for at kalvene skal flykte er svært liten. Etter 20 dagers alder, hvor det er en 50% sjangse for at kalven skal flykte, og selv ved 30 dagers alder hvor det er en 70% sjangse for flukt, er kalvenes aktivitetsnivå på samme nivå som etter fødsel, og de ligger fortsatt spredt. Dette viser at selv om de fysisk er i stand til å flykte, velger de heller å skjule seg for å unngå predatorer, og samtidig redusere energibehovet ved å utnytte et tilfredsstillende mikroklima. Dette er det samme som vi finner hos en del "followers" som Afrikansk bøffel (Sinclair 1977), bison (Green 1992) og moskus (Lent 1991), hvor også kalvene benytter en stor del av tiden til å ligge urørlig, til tross for nærhet til mora. Det er i denne perioden rådyrkalvene er mest utsatt for rødvrev predasjon, noe som indikerer at kalvene ennå ikke har oppnådd en tilfredsstillende evne til å unngå predatorer gjennom flukt. Først ved 40 dagers alder øker aktivitetsbudsjettet, lengden på beite og hvileperiodene, synkroniteten i aktivitet mellom søsken og fluktavstanden. Ved denne alder avtar diingen (Espmark 1969), og kalvene er derfor avhengige av eget inntak av næring. I denne perioden finnes kalvene ofte sammen, og deres fluktegenskaper er så utviklet at sannsynligheten for at begge skal bli tatt av rovdyr er liten (Treisman 1975). Etter 50 dager er kalvens aktivitet på samme nivå som moras, selv om periodenes lengde er kortere. I denne perioden er kalvene sammen nesten hele tiden, og fluktavstanden i denne perioden er høy, noe som indikerer at flukt er den viktigste anti-predator strategien. Selv i denne perioden er geita lite sammen med sine kalver, og i brunsttiden i slutten av juli måned kan geita være borte fra sine kalver i flere dager. Det er ikke før etter brunsten, at geita opptrer regelmessig sammen med sine kalver. I hele perioden fra fødsel til ca 70 dagers alder har kalvene utnyttet det samme leveområde, men hele tiden flyttet rundt innen dette. Dette gir kalvene en god kunnskap om sitt nærmiljø, noe som også kan ha stor verdi i en situasjon hvor kalvene må flykte unna en predator.

9 Rådyrkalvenes valg av liggeplasser

En viktig del av hider-strategien er at kalvene vanskelig lar seg oppdage av predatorer når de ligger for seg selv. I denne perioden har de derfor kryptiske farger, er inaktive i lange perioder (Schwede et al. 1992) og benytter terreng og vegetasjon på en måte som gir det beste skjul. Med tanke på den høye predasjonsrate kalvene har (Cook et al. 1971, Beale & Smith 1973, Hamlin et al. 1984), er det naturlig å tro at kalvenes skjulatferd er under sterk seleksjon.

For både hvit-hale hjort (Woolf 1987) og Pronghorn (Bodie 1979, Barrett 1981), er det funnet at forskjeller i kalvenes predasjonsrisiko kan relateres til deres habitatbruk. Dette viser at kalvenes valg av liggeplasser har konsekvenser for deres overlevelse. Det er nå akseptert at det er moryret som velger området, men det er kalven selv som velger hvor den skal ligge innen dette området (Jungius 1970, Fichter 1974, Huegel 1986), og kalven kan selv skifte liggeplass i løpet av dagen, uten involvering av moryret (Truett 1977, LaGory 1980).

Det finnes en rekke studier som kun beskriver selve liggeplassen, og hvilke habitattyper som benyttes (f.eks. Pronghorn; Bodie 1979, Barrett 1981, 1984, Trainer et al. 1983, Alldredge et al. 1991, Hvit-hale hjort; Garner et al. 1979, Huegel et al. 1986, Mulhjort; Riley & Dodd 1984, Gerlach & Vaughan 1991, Wapiti/Hjort; Clutton-Brock & Guinness 1975, Wallace & Krausman 1992, Dåhjort; San José & Braza 1992, Rådyr; Gaillard & Delorme 1989). Men ingen studier har undersøkt det enkelte individs seleksjon av ulike habitattyper.

Rådyret kan finnes i en rekke ulike habitattyper i Europa, inkludert intensivt brukte, sterkt fragmenterte kulturlandskap. Mens de voksne rådyrs habitatseleksjon i slike områder er godt studert (f.eks. Zedja & Homolka 1980, Turner 1987, Aulak & Babinska-

Werka 1990), er kalvenes bruk av slike områder lite undersøkt. En forståelse av hvordan kalvene velger sine liggeplasser, er et viktig aspekt av forståelsen av hele "Hider"-komplekset. Dette fordi strategiens suksess er avhengig av på hvor lang avstand predatorer, og da hovedsakelig rødreven, kan oppdage kalvene på (Byers & Byers 1983, Fitzgibbon 1993).

Basert på oppfølging av radiomerkede rådyrkalver, vil vi her presentere en analyse av liggeplassenes vegetasjonskarakteristika, og det enkelte individs habitatseleksjon i et kulturlandskap, og samtidig se på eventuelle endringer i habitatkrav med økende alder på kalvene.

9.1 Rådyrkalvens bruk av liggeplasser

Av de 62 radiomerkede kalver i 1992, overlevde 53 lenge nok til å bli inkludert i studiet. I perioden 7 mai til 15 juli, ble habitattyper kalvene benyttet til liggeplasser bestemt i 1004 tilfeller (**tabell 18**), vegetasjonshøyde og plantearter i felt- og busksjiktet ble bestemt i 722 tilfeller, mens det i 253 tilfeller ble utført registreringer av på hvilken avstand en kalv kan bli observert, sett fra 35 cm høyde over bakken (SYN).

Den gjennomsnittlige høyde på felt- og busksjikt, samt SYN varierte signifikant mellom de ulike habitattyper (**tabell 19**) og bruken av de ulike habitattypene endret seg i løpet av sommeren (**figur 14**). Bruken av barskog som liggeplass avtok, mens bruken av løvskog og hei-områder økte i løpet av sommeren. Bruken av grasåkre økte tidlig på sommeren, men avtok senere jevnt (**figur 14**). Den motsatte trend finner vi når det gjelder bruk av lyngområder. Her var bruken minst midt på sommeren, men økte senere opp mot opprinnelig nivå. Kornåkre ble nesten ikke benyttet.

Effekten av vegetasjonssuksessjonen gjenspeiles i endringer i skjulparametrene ved liggeplassene; en jevn økning i høyden på



Grasåkre er i perioder populære skjulesteder for kalvene, men hvis åkrene er omkranset av annen tett vegetasjon som f.eks. hundekjeks, velger geita heller å skjule kalvene der.

Tabell 18. Relative dekning (% tilgjengelighet) av de 6 ulike habitattyper innen studieområdet, og rådyrkalvenes %-vise bruk og antall registreringer i hver habitattype.- The relative abundance (% avail.) of the six different habitat types in the study site, and the frequency and percentage of use of each by roe deer fawn for bedsites, on the island of Storfosna, Central Norway 1992.

Habitat	% tilgjengelighet % avail.	% bruk % use	Antall obs Use
Lynghei (dominert av røsslyng) - Moorland	33	21.2	213
Åker (for grasproduksjon) - Pasture	32.6	12.0	120
Hei-områder - Meadow	18.5	23.7	238
Barskog (hovedsakelig furu) - Coniferous	9.9	34.9	350
Løvskog (hovedsakelig bjørk) - Deciduous	2.4	7.4	74
Kornåker - Crop land	3.6	0.9	9

Tabell 19. Antall vegetasjonssjikt, gjennomsnittlig høyde (\pm SD) for felt- og busksjikt, og gjennomsnittlige verdier for SYN ved rådyrkalvenes liggeplasser i hver av de 6 habitattypene. F=feltsjikt, B=busksjikt, T=tresjikt. - The modal average number of layers of vegetation, the mean height (\pm SD) for the field and shrub layers and the mean values for SYN at roe deer fawn bedsites in each of the six habitat types. F=field layer, B=shrub layer, T=canopy, N.P.

Vegetasjon Habitat	Sjikt Layer S	Feltsjikt Field Height (m) (F)	Busksjikt Shrub Height (m) (B)	SYN (m)
Lynghei - Moorland	FB	0.28 \pm 0.27 (146)	1.32 \pm 1.05 (149)	0.65 \pm 0.48 (54)
Grasåker - Pasture	F	0.50 \pm 0.17 (116)	0.02 \pm 0.13 (120)	0.30 \pm 0.58 (66)
Hei - Meadow	F	0.46 \pm 0.38 (185)	0.75 \pm 1.03 (184)	0.55 \pm 0.63 (55)
Løvskog - Deciduous	FBT	0.25 \pm 0.14 (32)	1.46 \pm 1.49 (27)	0.64 \pm 0.34 (2)
Barskog - Coniferous	FBT	0.19 \pm 0.18 (208)	1.84 \pm 1.23 (180)	0.74 \pm 0.61 (73)
Kornåker -Cropland	F	0.53 \pm 0.35 (9)	N.P.	0.13 \pm 0.06 (3)

feltsjiktet, jevn nedgang i høyden av busksjikt, som resulterer i at SYN avtar signifikant utover sommeren. Sammenligning av liggeplasser for kalver yngre enn 20 dager i mai, med liggeplasser for like gamle kalver i juni, viser den samme trend, noe som antyder at endringene i liggeplassenes skjulparametre er en følge av vegetasjonens suksesjon og ikke kalvenes alder.

9.2 Rådyrkalvenes habitatseleksjon

Sammenligninger mellom mengden av de ulike habitattyper innen individuelle leveområder og mengde tilgjengelig innen hele studieområdet, viste at det var klare forskjeller, noe som indikerer at leveområdene ikke etableres tilfeldig. En matrise av forskjellene i log verdier gir muligheter til å rangere de enkelte habitattyper:

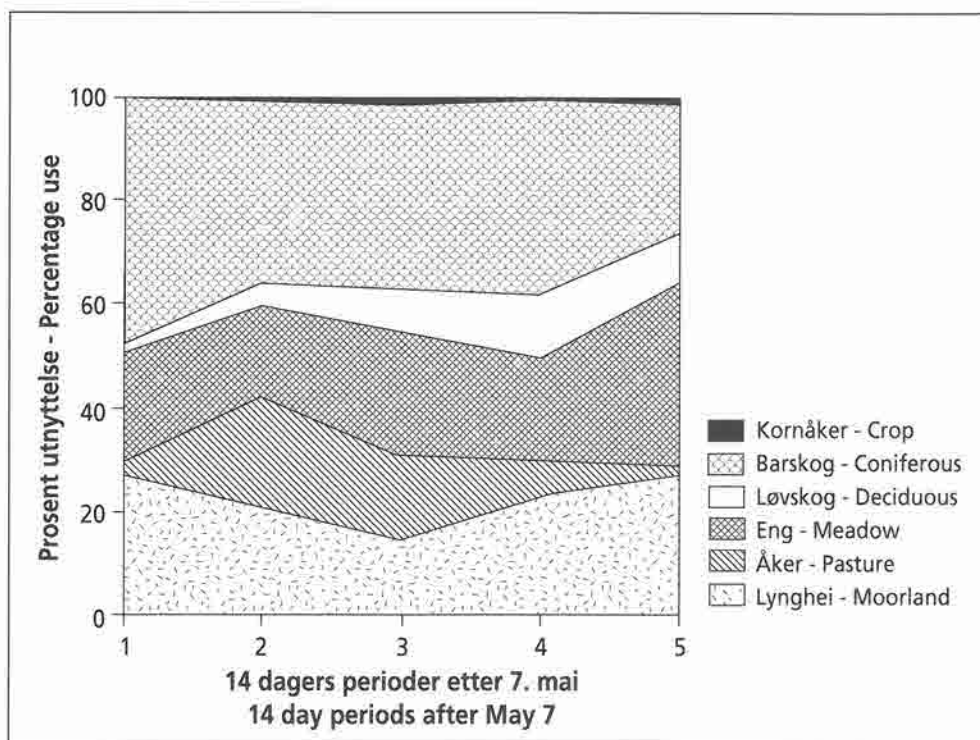
barskog > hei > grasåker > lynghei > kornåker > løvskog

Habitattyper som er understreket er ikke signifikant forskjellige fra hverandre. Det var ingen effekt av kalvens kjønn eller periode på dette nivået av habitat seleksjon.

En generell signifikant forskjell mellom habitatet ved liggeplassene og habitatets tilgjengelighet innen leveområdet ble funnet (P < 0.001), og følgende rangering kan settes opp,

barskog > hei > løvskog > lynghei > grasåker > kornåker.

Det var ingen signifikant forskjell mellom kjønn (Hotellings T2 = 0.13, P = 0.74) men forskjeller mellom perioder (Hotellings T2 = 0.51, P = 0.03) på dette nivået av habitat seleksjon. Ved å skille de to periodene om sommeren, ble det funnet følgende range-

**Figur 14**

Prosentvis bruk av 6 ulike habitattyper som liggeplasser for rådyrkalver på Storfosna, sommeren 1992. - Percentage use of six different habitat types for bedsites of roe deer fawns during the summer 1992 on Storfosna.

ring av liggeplassenes habitattyper tidlig på sommeren;

barskog > hei > lynghei > løvskog > grasåker > kornåker

mens det for sen sommer ble funnet følgende rangering;

løvskog > barskog > hei > lynghei > kornåker > grasåker.

9.3 Diskusjon

Tatt i betraktning den tilpasningsevne og fleksibilitet rådyret har til ulike habitattyper, er det ikke overraskende at kalvenes liggeplasser ble funnet i alle tilgjengelige habitattyper, inkludert hauger og kornåker, men resultatene viste tydelig at habitattypene ikke blir benyttet i samme grad som de finnes.

Utviklingen i bruken av de ulike habitattyper (**figur 14**), reflekterer vegetasjonsutviklingen gjennom sommeren. Tidlig i mai var grasåkrene lite utviklet, samtidig som det var liten utvikling av planter på heiområdene, og i løvskogen. I denne perioden er derfor de fleste av liggeplassene i barskog eller lynghei, hvor deknningen var best. Utover i mai vokste grasåkrene raskt, og i månedsskiftet mai/juni nådde de maksimal høyde, og i denne perioden ble denne habitattypen mye benyttet. Dette er derfor en periode hvor kalvene er meget utsatt for å bli drept av grashøstere, fordi mange av kalvene ennå ikke hadde utviklet fluktnesponsen tilstrekkelig (se **kapittel 8**). Senere i juni etter at åkrene var blitt kuttet, var bruken av grasåker lav og holdt seg lav resten av sommeren. På denne tiden var feltsjiktet på heiene og i løvskogen godt utviklet, og disse habitattypene ble derfor mye benyttet. Utover sommeren økte høyden på feltsjiktet i alle habitattyper, og ga dermed kalvene bedre skjul. Ved en økende høyde på feltsjiktet ble det funnet en reduksjon i høyden på busksjiktet, noe

som avspeiler en reduksjon i kalvenes behov for et tett busksjikt. Uavhengig av habitattype, valgte kalvene liggeplasser hvor graden av skjul var god. Med utgangspunkt i en gjennomsnittlig SYN avstand på 0.5 m, er det innenfor en flate på ca 0.8 m² at en rev vil være i stand til å oppdage en trykkende rådyrkalv. Dette er atskillig lavere enn for andre hider-arter (Byers & Byers 1983, Garner et al. 1983).

Fordelingen av habitater innen leveområdet avvek signifikant fra det som var tilgjengelig innen studieområdet. Det var imidlertid liten forskjell på preferansen for de tre mest selekterte habitattypene barskog, hei og grasåker, men rådyrene selekterte klart for disse habitattypene, på bekostning av områder dominert av løvskog, lynghei og kornåker. Kalvenes leveområder er i stor grad bestemt av rågeitenes valg av leveområder, og kalvenes valgmuligheter er derfor i betydelig grad bestemt av geitenes krav til habitater med godt beite. Om ikke direkte territoriale, slik som f.eks. hvit-hale hjort (Ozoga et al. 1982, Schwede et al. 1993), så sprer rågeitene seg ut i terrenget i tiden like før og etter fødsel. Hvor mye dette påvirker geitenes seleksjon for leveområder er uklart. Men tatt i betraktning områdets heterogenitet og de store avstander det kan være mellom geit og kalv (se **kapittel 8**), og mellom de enkelte kalver i en søskengruppe, vil vi anta at dyrene i stor grad velger sine leveområder uavhengig av andre dyr i området (i **kapittel 16** viser vi da også at ved økende tetthet av dyr øker overlappingen av geitenes leveområder).

Hele sommeren sett under ett, var barskogsområdene sterkest preferert som habitat for liggeplassene, og åkrene minst preferert. En økt preferanse for løvskogsområder sent på sommeren, reflekterer de økte skjulmuligheter utover sommeren i disse områdene. Sent på sommeren var i tillegg feltsjiktet i løvskogen høyt nok til å skjule kalvene, selv om de var aktive. Tilsvarende preferanse for skogsområder som liggeplasser er også funnet for

wapiti (Wallace & Krausman 1992) og mule deer (Riley & Dood 1984). Det faktum at alle tilgjengelige habitater ble benyttet som liggeplasser, kan være en god anti-predator strategi, idet en predator derfor må søke gjennom alle tilgjengelige habitater på letting etter kalver. Selv om store deler av skogsområdene ikke nødvendigvis ga den beste skjulmulighet for kalven, vil det komplekse felt og busksjiktet hindre en predator i å se rågeita i de perioder hvor hun oppsøker kalven for å die. Områdene må derfor gjennomføres systematisk. En helt annen situasjon inntrer hvor kalvene ligger meget godt skjult i grasåkre, men hvor en predator lett kan observere geita. Det er derfor ikke uventet at predasjonsrisikoen for kalver som hovedsakelig benytter grasåkre er høyere enn for kalver som hovedsakelig benytter skogsområder (se kap 6).

Et kulturlandskap som er oppstykket med små skog- og heiområder, gir derfor det beste kalvingsområde for rådyr. Kalvingsperioden for rådyr strekker seg over ca 30 dager, og kalvene trenger skjulhabitat i opptil 2 måneder etter fødsel. Det optimale område må derfor kunne tilfredsstille rådyrkalvenes ulike krav til habitater i hele denne perioden. Av stor betydning er det at det finnes barskogsområder som kan gi skjulmuligheter i den tidlige fase etter fødsel, før vegetasjonen på heiområdene og i løvskogen er tilstrekkelig utviklet. Det er også i denne perioden at kalvene er mest utsatt for klimatiske forhold. Det er derfor viktig at det finnes tilgang på liggeplasser som gir et godt mikro-klima (Barrett 1981, Gaillard & Delorme 1989). Dette har ellers vist seg å være av betydning for voksne rådyrs valg av liggeplasser (Ockenfels & Brooks 1994, Armstrong et al. 1983), og vil derfor høyst sannsynlig også være av stor betydning for kalver, som ikke har den samme grad av temperatur toleranse.

10 Sosial organisering og atferd hos rådyr i et kulturlandskap

10.1 Hva har atferd å gjøre med forvaltning?

Kunnskap om et individs bruk av rom, med hensyn til habitat og andre artsfrender, er like viktig for en effektiv forvaltning av en art som informasjon om reproduksjon og dødelighet. I effektivt forvaltede områder er det nødvendig med estimater på sesongmessige og årlig størrelse på leveområder. Bare da kan en forvaltningsstrategi oppnå en viss grad av biologisk relevans. Denne informasjonen er spesielt relevant med hensyn til den nåværende forsøksordning med å forvalte rådyret som et småvilt innenfor avgrensede områder. Det er viktig å vite hvor knyttet dyra er til sitt leveområde, og om regelmessige sesongtrekk forekommer eller ikke. Innenfor et "forvaltningsområde" er det nødvendig med en forståelse av den sosiale strukturen i bestanden da dette er avgjørende for om dyra skal forvaltes som individer eller grupper. Hvis mor-avkom båndene er sterke, og varer i en lang periode, kan det ha ulik effekt å skyte mødre med kalv enn om tilknytningen mellom mor og avkom varer en kortere periode. Den sosiale strukturen er også viktig når man skal forutsi spredningsmønstre i bestanden. Spredning kan være en viktig komponent angående bestandsdynamiske aspekter: Hvis spredningen er direkte tetthetsavhengig kan den opptre som en sikkerhetsventil for å unngå for høye tettheter. På den annen side, hvis spredningen er invers tetthetsavhengig kan den skape ustabilitet i bestanden, men samtidig kan dette øke effekten av lokale viltstiltak ved at dyrene ikke vandrer ut fra et godt forvaltet område til et område hvor uttaket av dyr har vært for høyt. En god forståelse for individenes habitatseleksjon vil være til stor nytte for en effektiv forvaltning av habitatet på både landskapsnivå og i mindre skala. I et kulturlandskap vil aktiv habitatforvaltning være et reelt virkemiddel for å øke eller senke tettheten av rådyr.

10.2 Sosial organisering hos rådyr, det klassiske synspunktet og dets problemer

De tidlige klassiske studiene fokuserte på rådyr som solitære skogslevende dyr, og mente at de hadde liten eller ingen gruppestruktur. Ettersom rådyret er et relativt lite klauvdyr med små kjønnsforskjeller, ble det antatt at de levde adskilte liv alene i tette skoger, på lik linje med de evolusjonært primitive "muntjac" og muskushjort i Asia. I de tidlige studiene ble det lagt vekt på den territorielle atferd til bukkene gjennom sommerens brunstperiode. Rådyr har generelt blitt oppfattet som territoriale på bakgrunn av bukkenes territoriehevdelse gjennom sommeren. Det ble fokusert lite på atferden til hunnene om sommeren eller begge kjønns atferd gjennom vinteren, våren og høsten. Fokuseringen på bukkene førte til "sosial regulerings hypotesen" til Strandgaard (1972) og Bobek (1977). Denne hypotesen antar at aggresjon fra eldre og etablerte bukker vil drive ut de unge bukkene som var overflødige. De forventet i tillegg at de

samme mekanismene gjaldt for hunner, selv om ingen territorial atferd har blitt vist blant hunnene. Man bør ha i minne at disse ideene kom før det fantes opplysninger om spredningsatferd basert på radio-merkede rådyr. Fra andre studier ble det imidlertid snart klart at rådyr viste en relativt høy grad av intra-spesifikk variasjon i atferd, i det minste med hensyn til gruppestørrelse og habitatbruk. Det såkalte "field roe deer" i Sentral- og Øst-Europa ble lagt merke til på grunn av deres store beitegrupper, hvor opp til 100 dyr samlet seg for å beite på de åpne slettene. Det nært beslektede Sibirske rådyr ble funnet å foreta enorme trekk på over 100 km. mellom vinter- og sommerområdene. Dette hadde aldri blitt sett innen skoghabitatene i Europa. Mange studier i Europa har dokumentert ulike aspekter i atferden til rådyr - fra skoger i middelhavsområdet til Finlands taiga. Disse studiene har påvist mange generelle trekk som gjelder i alle studieområdene, men de har også påvist at sosiale tilpasninger har forekommet slik at rådyrene har kunnet utnytte diversiteten i habitatene innenfor denne artens utbredelsesområde.

10.3 Hvorfor studerte vi atferd på Storfosna?

Den tilsynelatende variasjonsrikdom i atferd fikk oss til å stille spørsmål om anvendbarheten av tradisjonell kunnskap om rådyr, innhentet fra Sentral-Europa, gjelder under norske betingelser. Det var spesielt viktig med en nærmere undersøkelse av rådyr's sosiale organisering i et habitat som verken var slette eller skog, men et habitat bestående av en heterogen mosaikk av skog og dyrket land. Slike habitater er vanlige i Norge, og det er i disse habitatene at rådyr når de høyeste tetthetene og hvor de også har det største potensiale som en høstbar ressurs. Observasjoner av sesongmessige forandringer i atferd og romslig bruk av radio-merkede individer er den mest nyttige tilnærmingen for å besvare disse spørsmål. På Storfosna ble det derfor lagt stor vekt på å følge de radio-merkede dyra gjennom vinteren, kalveperioden og brunstperioden. Hovedmålet med dette studiet på en bestand med høy tetthet i et heterogent kulturlandskap, var å kunne definere brukbare forvaltningsenheter, studere habitatbruk, sosial struktur, sesongmessige forflytninger og å se om spredning kunne operere som en regulerende faktor. Forskjellig fra de tidlige studiene så planla vi å studere sosial organisering fra voksne hunner og deres avkom sin synsvinkel, og på hvilken måte de unge individene ble integrert i den voksne bestanden. Det mest interessante aspektet angående de unge hannene var hvordan de ville integreres inn i den eksisterende territorialstrukturen til de etablerte hannene, og i hvilken alder de ville oppnå parringer.

Dataene i de neste kapitlene er presentert ved å bruke størrelsen på dyras leveområde. Størrelsen på leveområdene ble estimert ved å bruke de konkave polygoner som en grense, og en "multi-nuclear cluster" analyse for kjerneområder. Interaksjoner mellom individene er målt på bakgrunn av overlapp mellom leveområdene.

11 Mor-avkom forhold og spredningsatferd hos norsk rådyr

Forståelsen for hvordan dyr sprer seg ut og etablerer nye leveområder er viktig, fordi det berører ikke bare artens sosiale organisering, men også populasjonsdynamikken (Woolf & Lundy 1985, Woolf 1994). En stor grad av bofasthet (philopatry) er en forutsetning for dannelse av familiegrupper, mens spredning teoretisk kan være en viktig komponent av bestandens reguleringsmekanisme. Tidlige studier av spredning benyttet dyr med synbare merker, eller merking- remerkingsmetoder, for å studere ungdyrs etablering av leveområder. Disse teknikkene ga ofte ikke de riktige data, fordi spredningsdistansen i alle tilfeller ble bestemt av to lokaliseringer; merkeplass og gjenfangstplass (f.eks. Strandgaard 1972). Slike metoder er heller ikke i stand til å skille mellom spredning og trekk mellom f.eks. atskilte sommer- og vinterområder, og gir heller ikke informasjon om dyrets bevegelser etter merking, men skiller grovt sett mellom to ulike tilstander; spredning eller bofasthet.

De fleste hjorteviltarter viser mordyret en stor grad av avkompleie (Clutton-Brock 1992), som ofte strekker seg utover selve di-eprioden, ofte opp til flere år (Clutton-Brock et al. 1982). I denne perioden er det komplekse interaksjoner mellom mor og avkom, som i tillegg kan skifte med sesong og tid. Som et resultat av dette bør vi se spredning som en gradvis prosess av utviklingen av mor-avkom forholdet. Dette forholdet er opprettholdt gjennom hele livet for dyr med en sterk grad av bofasthet, mens det hos andre arter avsluttes ved at ungdyr har en spredningsfase, og etablerer nye leveområder. For å studere dette forholdet hos norsk rådyr, skal vi presentere data hvor to årganger ble fulgt fra fødsel til 2 1/2 års alder.

Siden Strandgaard (1972) presenterte sine data fra Kalø i Danmark, er det blitt antatt at rådyr viste en slags form for sosial regulering av populasjonstettheten (Bobek 1977). Dette medfører at når bestanden øker, vil spredningen øke for å balansere denne veksten, og dermed hindre dyrene i å overstige områdets bærenivå. For å studere dette forholdet vil vi se på spredningsatferd til rådyr på Storfosna, i en periode hvor tettheten av dyr ble nærmere 4-dobbellet. Hvis den sosiale reguleringsteorien er korrekt, vil spredningen være tetthetsavhengig.

11.1 Metoder

Alle kalvene i undersøkelsen ble radiomerket like etter fødsel om sommeren, eller fanget i kanonnett den påfølgende vinter. Eldre dyr ble kun fanget om vinteren. Dyrene ble lokalisert, og fulgt intensivt i 5 eller 10-dagers perioder hver måned. Leveområdestørrelse ble kalkulert ved bruk av en modifisert minimum konveks polygon metode (Harvey & Barbour 1965). Interaksjoner mellom mor og avkom ble registrert som lineære distanser mellom dyrenes kernel aktivitets-sentre (Worton 1989) for de ulike sesonger, samt ved prosent assosiasjon mellom mor og avkom, uttrykt som andelen av peilinger hvor dyrene ble peilet i den samme 50x50m flate. Dyr som svømte fra øya, eller druknet under forsøk på svømming fra øya, ble registrert.

Fra sommeren 1990 til sommeren 1994 økte bestanden på Storfosna fra 100 til over 400 dyr. Gjennom hele denne perioden var produksjonen høy (se **kapittel 3**), og en de fleste av 2-års og 3-års geiter fødte kalver hvert år. Vektene på kalver vinteren 1993/94, da tettheten var på det høyeste, var lavere enn i de foregående år.

11.2 Alders-relaterte endringer i mor-avkom assosiasjoner for 1991 og 1992 årgangen

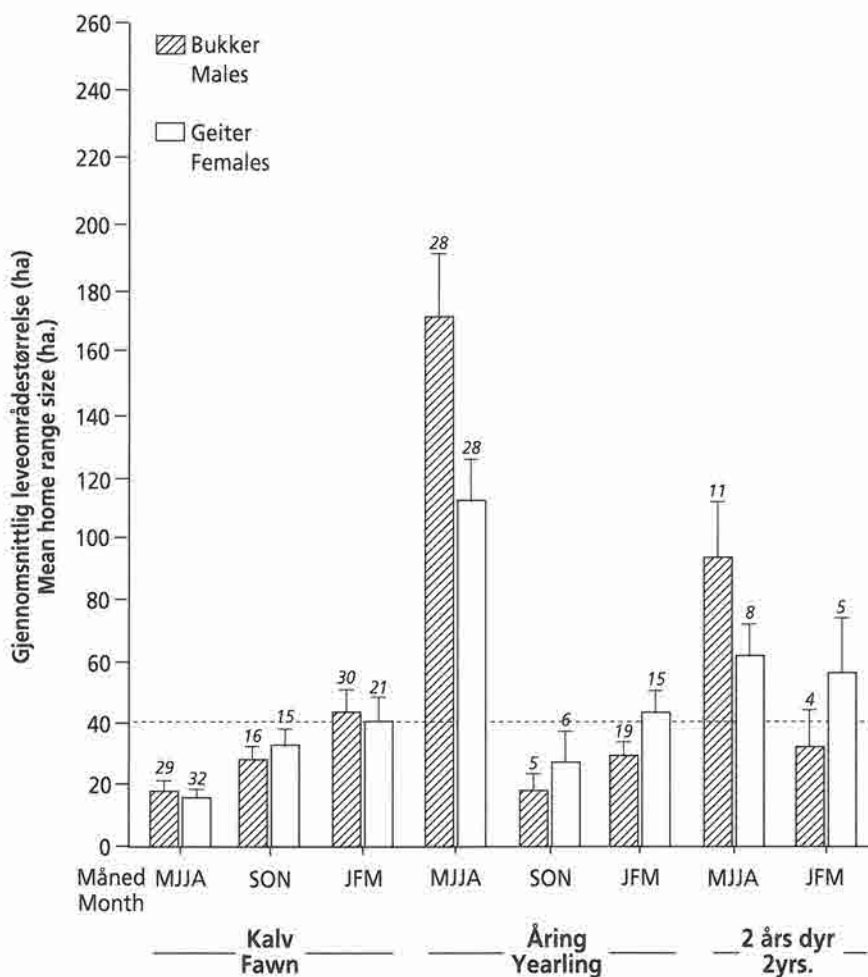
Sitt første leveår tilbringer alle kalvene i nærheten av mora. Leveområdene til kalvene er av samme størrelse som moras, og overlapping er nesten 100 % (**figurene 15,16,17**). Etter april, når kalvene nærmer seg 1-års alderen, starter bindingene å løses opp, og åringene økte sine leveområder i forbindelse med undersøkende vandring, sentrert rundt sitt oppvekstområde. I løpet av sin andre sommer opprettholdt åringene store leveområder, aktivitetssenterene til mor og avkom ble skilt, og det var generelt en liten grad av assosiasjon. All utvandring av dyr fra populasjonen skjedde i perioden juni-juli. Om høsten, og i den påfølgende vinter avtok åringenes leveområder, deres aktivitetssenter

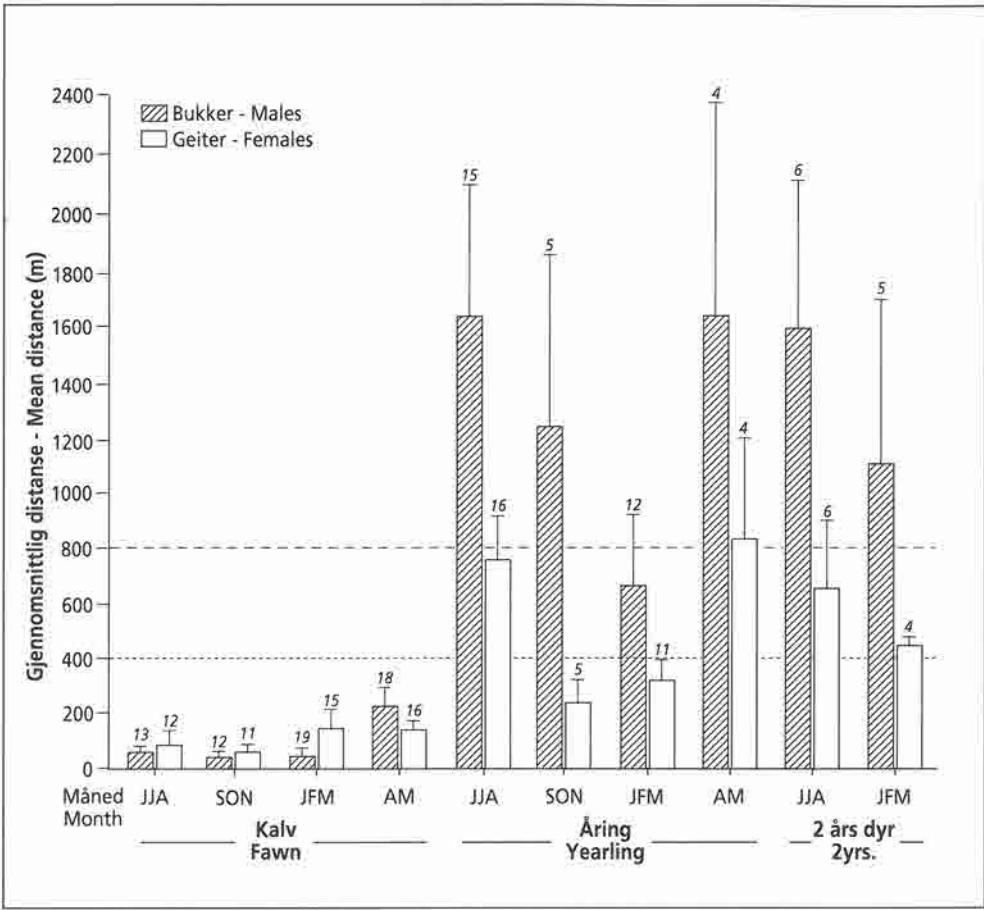
tre kom igjen nærmere moras, og vi fikk igjen en viss grad av assosiasjon mellom mor og avkom. Denne trenden var spesielt klar for de unge geitene, men kunne også ses hos de unge bukkene.

I den påfølgende vår, da dyrene nærmet seg 2-års alder, gjentok det samme mønster seg. Størrelsen på leveområdene økte, senter for deres aktivitet fjernet seg fra moras, og assosiasjonen mellom mor og avkom avtok igjen. Den påfølgende vinter gjenopptok de 2 år gamle dyrene igjen en del av kontakten med sin mor, men ikke i samme grad som året før. Dette sesongmessige mønster av assosiasjonsgrad, fra sterk binding mellom mor-avkom, til avtagende, for deretter å øke igjen, gjenspeiles i **figur 18**, hvor det er vist prosentvis andel av avkom som har sitt aktivitetssenter mindre enn diameteren av et gjennomsnitts leveområde vekk fra sin mor.

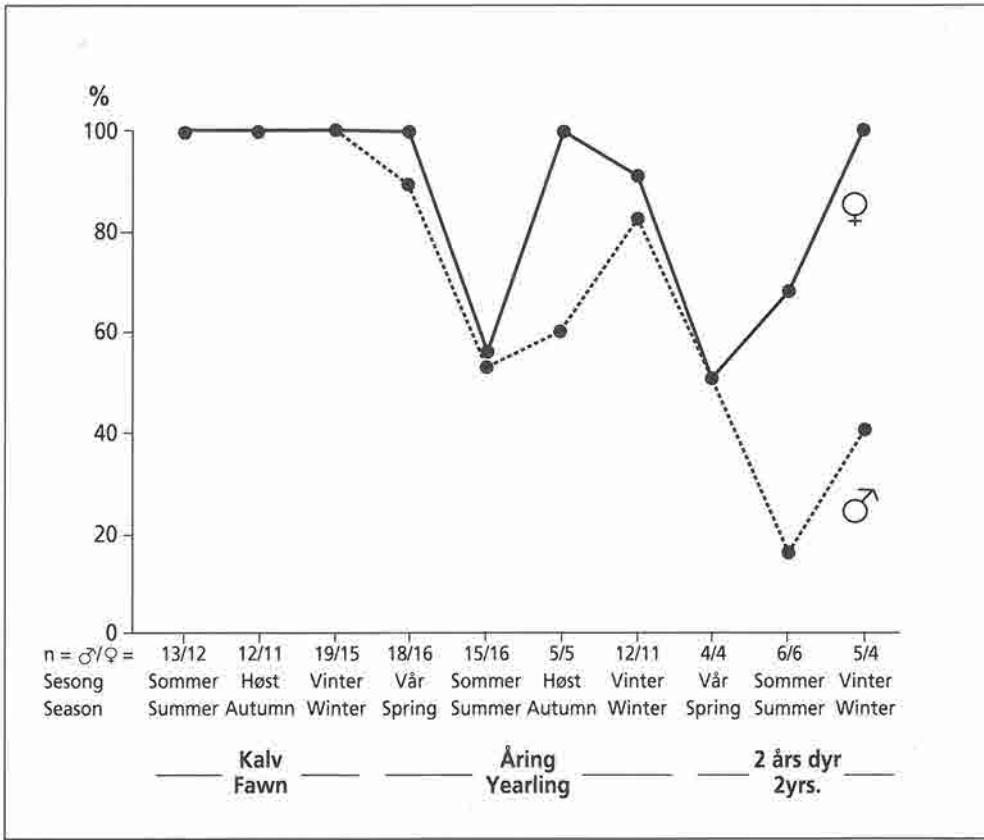
Figur 15

Utvikling av leveområde størrelse (+ SE) for bukker og geiter fra fødsel til 2.5 års alder. Prikket linje indikerer gjennomsnittlig leveområde størrelse til eldre geiter. N = antall dyr. Dyr som forlot øya er ekskludert. - Development of home range size for male and female roe deer from birth to 2.5 years of age. Dashed line indicates the mean home range of adult does. Error bars are one standard error. The sample size refers to the number of animals. Animals that leave the deme are excluded.

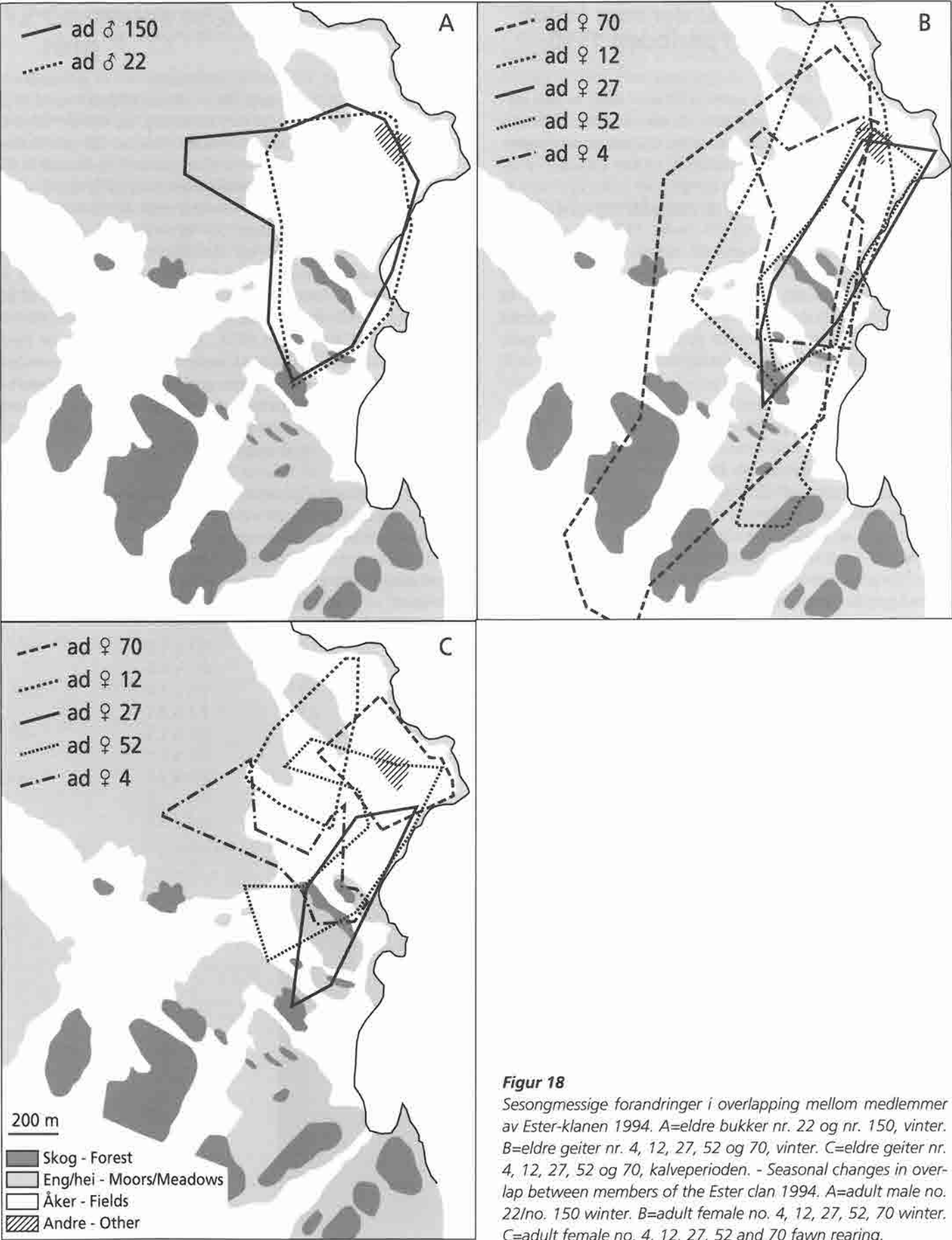




Figur 16
Gjennomsnittlig avstand (+ SE) mellom aktivitetssentre til mor-avkom par fra fødsel til 2.5 års alder. Prikket linje indikerer radius til et gjennomsnittlig leveområde, og stiplet linje indikerer diameteren. N=antall dyr. Dyr som forlot øya er ekskludert. - Mean distance (+SE) between activity centers of doe-fawn dyads from birth to 2.5 years. Dotted line represent the radius of a mean home range, and dashed line indicates the diameter of a mean home range. The sample size refers to the number of animals. Animals that leave the deme are excluded.



Figur 17
Andelen av bukke og geite avkom som har sine aktivitetssentre innenfor diameteren på et leveområde (800 m) fra mora. N= antall dyr av hvert kjønn til de ulike tider. - Percentage of male and female offspring with their activity centers within one range diameter (800m) of their dam. Sample size are the number of individuals.



Figur 18

Sesongmessige forandringer i overlapping mellom medlemmer av Ester-klanen 1994. A=eldre bukker nr. 22 og nr. 150, vinter. B=eldre geiter nr. 4, 12, 27, 52 og 70, vinter. C=eldre geiter nr. 4, 12, 27, 52 og 70, kalveperioden. - Seasonal changes in overlap between members of the Ester clan 1994. A=adult male no. 22/no. 150 winter. B=adult female no. 4, 12, 27, 52, 70 winter. C=adult female no. 4, 12, 27, 52 and 70 fawn rearing.

11.3 Endringer i andel dyr som forlot populasjonen i perioden 1990-1994

Totalt forsøkte fem åringer å svømme fra øya i løpet av hele studieperioden (1990-1993 årgangene). Av diss var det kun én som overlevde, og etablerte seg på fastlandet. Et 2-års dyr som svømte fra øya, og etablerte seg på fastlandet er ikke inkludert i analysene. Andelen av våre merkede åringer som forlot øya hvert år var: 0% (n=8, 1990 årgangen), 11% (n=17, 1991 årgangen), 5% (n=40, 1992 årgangen) og 2% (n=47, 1993 årgangen). Av dyrene som druknet, svømte en bukk over 5 km ut til et skjær, returnerte til Storfosna, for deretter å svømme vekk igjen, og ble senere funnet druknet. En annen bukk svømte 1 km ut til Kråkvåg, deretter la den på svøm vestover og druknet. De eneste to overlevende dyrene som forlot øya, svømte sør og østover, som gir den korteste avstand til fastlandet.

11.4 Diskusjon

Resultatene viser at mor-avkom forholdet er komplekst og langvarig, og kan pågå opptil 3 år for en del individers vedkommende. Disse resultatene er således i tråd med tidligere studier av rådyr (Bideau et al. 1993). Mest overraskende er den sesongmessige syklisitet i mor-avkom assosiasjonen. Forklaringen på dette ligger i de unge dyrenes etableringsmønster, hvor leveområdene er nærliggende eller endog delvis overlappende med moras leveområde, noe som gir de unge dyrene en mulighet til å justere sin tilhørighet til mora. Vi vil anta at om vinteren, under dannelse av større grupper som benytter det åpne kulturlandskapet, vil det være en fordel å danne slektskapsgrupper, hvor trade-offs mellom kostnader og fordeler med beiting i grupper kan justeres. Når dyrene om vinteren beiter på disse store, homogene grasåkrene, vil konkurransen mellom dyrene være minimal. I tillegg er det vist at det enkelte dyr reduserer sin tid brukt til årvåkenhet, når det beiter sammen med andre dyr. På Storfosna har vi derfor fått dannelse av såkalte klaner (se **kapittel 12**).

Om sommeren er situasjonen en annen; bukkene er territoriale, og de reproduktive geitene forsøker å spre seg ut over et større område i kalvenes tidlige gjemme-fase. Unge dyrs etablering av leveområder i nærheten av sitt fødested, reduserer assosiasjonen om sommeren, reduserer kostnadene forbundet med spredning, samtidig som det gjør dem lett i stand til å danne grupper om vinteren. Slike komplekse, langsiktige interaksjoner mellom mor og avkom er også vanlige hos hjort (Albon et al. 1992) og hvithale hjort (Nelson 1993), og bekrefter at spredning er en kompleks prosess som ikke kan måles som lengden mellom to punkter.

Under hele studieperioden var det en liten utvandring av ungdyr, og trenden var at andelen dyr som forlot øya avtok med økende bestandstetthet. Dette er stikk i strid med hva som kunne forventes ut fra en sosial-regulerings hypotese, og impliserer at økt spredning ikke er en selvregulerende mekanisme for bestanden som sådan. Selv om vårt studieområde er en øy, var det fullt mulig for dyrene å svømme inn til fastlandet, noe en del også gjorde. Andre svømte strekninger som ville brakt dem inn til fastlandet, og bestanden på Storfosna er etablert av individer som na-

turlig har svømt dit fra fastlandet. Kostnadene med spredning er derimot påvirket av at området er omringet av sjø.

Vi vil anta at ved en økende bestandstetthet vil kondisjonen (kroppsvekt) til åringene avta, de vil være dårligere i stand til å takle kostnadene forbundet med spredning, og dermed velge å etablere seg nærmere fødselsområdet. Selv om åringsbukkene blir utsatt for mye aggresjon fra eldre etablerte territoriale bukker, er ikke spredning den eneste måten å unngå dette på. Våre resultater viser at unge bukker kan oppholde seg i området ved å benytte suboptimale habitater, og "lommer" mellom territoriene. En annen faktor er at når tettheten av åringer øker, øker presset på de eldre bukkene, og det blir vanskeligere for disse å opprettholde klart avgrensede territorier. En annen faktor er at hvis aggresjonen mot åringsbukkene er proporsjonal med deres gevirstørrelse (Strandgaard 1972), og gevirstørrelsen avtar med økende tetthet av dyr, vil også dette redusere aggresjonsnivået ovenfor de unge bukkene. Det er av disse grunner klart at en invers tetthetsavhengig spredning ikke er så uventet, som tidligere antatt. Resultater som støtter dette syn er også presentert av Woolf (1994) og Allan & Sargeant (1993).

Som en konklusjon vil vi påpeke at det eksisterer svært komplekse mor-avkom forhold, som ofte varer flere år, og at spredningen av dyrene bort fra populasjonen ikke var i stand til å motvirke den raske veksten i bestanden, men tvert imot så ut til å avta med økende tetthet. Dette medfører at vi må tenke igjennom de tidligere "sannheter" om rådyrets sosiale organisering, og de sosiale reguleringsmekanismer.

12 Geitenes sosiale organisering

Sesongmessige variasjoner i sosial organisering forekommer hos alle arter klauvvilt ettersom ingen arter har stabile parbindinger, eller andre former for stabile bindinger dyrene imellom. Den ulike tilgang på, og fordeling av føde vinter og sommer nødvendiggjør atferdsmessige og sosiale tilpasninger. Den mest synlige endring hos de fleste arter er en økt gruppestørrelse om vinteren, og oppsplitting i grupper bestående av bare ett kjønn (Skogland 1989, Main & Coblentz 1990, Pérez-Barbera & Nore 1994).

Rådyrene på Storfosna viste betydelige variasjoner i gruppestørrelse og sosial atferd fra vinter til sommer (**tabell 20**). Det sam-

Tabell 20. Gjennomsnittlig gruppestørrelse hvor eldre geiter var involvert, og prosentvis andel av enslige geiter observert på Storfosna fra vinter til høst. N= antall grupper sett. Hver måned er delt i tidlig (< 15.ende) og sent (>15.ende). - The mean group size in which adult females were seen and the percentage of solitary females observed on Storfosna (1993) from winter through to summer on Storfosna. Sample size is the number of groups seen. Each month is broken into two periods early (≤15th) and late (≥16th).

Måned	Gruppest.	% Enslige	N
Mars	3.3 ± 1.5	9.7	155
	3.5 ± 1.6	5.2	58
April	3.4 ± 2.5	11.6	69
	2.9 ± 1.5	16.6	223
Mai	2.3 ± 1.3	29.3	116
	1.7 ± 1.0	59.2	91
Juni	1.2 ± 0.5	87.3	65
	1.1 ± 0.3	92.8	97
Juli	1.2 ± 0.5	78.5	223

me er også registrert i andre rådyrbestander (Bresinski 1982, Stuwe & Hendrichs 1984, Cibien et al. 1989). Mest markert er dette for rådyr i åpne landskapsområder, som danner store grupper om vinteren, men opptrer hver for seg om sommeren.

Her skal vi se nærmere på rågeitenes sosiale organisering om vinteren (januar - mars) og i kalveperioden (mai - juni).

12.1 Vinterklanene på Storfosna

Ikke overraskende dannet rådyrene på Storfosna større grupper av dyr som beitet sammen om vinteren. Vi ønsket å se nærmere på gruppestruktur og interaksjoner mellom dyrene i gruppen. Fra observasjoner av merkede dyr i bestanden ble det raskt klart at gruppene ikke besto av tilfeldige kombinasjoner av dyr. Eksempelvis ble et stort åkerområde sentralt på øya benyttet av 3 ulike klaner fra tre ulike deler av de omkringliggende skogsområder. Overlappingen i leveområder for disse klanene var betydelig, men aldri ble et "klansmedlem" observert sammen med andre klaner. Den sosiale strukturen kommer best fram om vi sammenligner tre klaner, Skoleklanen, Myraklanen og Esterklanen, (Nicolaysen & Gangås 1993). Mens det var stor overlapping av de enkelte klanmedlemmers leveområder, var overlappingen mellom klanene liten i sammenligning (**tabell 21**).

Hver klan besto av minst 2 eldre geiter, flere åringer og kalver og opptil 2 eldre bukker. Disse bukkene var nesten alltid observert sammen med andre medlemmer av klanen, og kun observert enslige i 8% av tilfellene. Assosiasjonen mellom søskenkalver og mellom geit og kalv var stor (henholdsvis 86.4% og 76.4%), og geitene ble også ofte observert sammen med sine kalver fra året før (19% av observasjonene). Områdene disse tre klanene benyttet varierte mellom 47 og 178 ha.

Selv om ikke alle klan-gruppene var like oversiktlige som de tre nevnt ovenfor, var vi istand til å relatere alle merkede individer til en bestemt klan, basert på %-vis assosiasjon med andre indivi-

Om vinteren organiseres rådyrene i klaner, eller slektsgrupper. Disse dyrene holder sammen innenfor et begrenset område hele vinteren.



Tabell 21. Leveområdeoverlapping og % tilknytning innen og mellom klanene. -
Overlapping of home range and percentage association within and between clanes.

Klaner	Overlapp (%)	SD ¹⁾	n (par)	Tilknytning (%)	SD	n (par)
Innen Skole-klanen	68.0	8.1	15	28.2	24.7	28
Innen Ester-klanen	58.0	6.9	21	30.2	23.6	55
Innen Myra-klanen	70.5	5.6	10	34.1	27.8	35
Mellom Skole- og Ester-klanen	5.8	7.8	42	0.03	0.28	88
Mellom Skole- og Myra-klanen	9.5	16.6	30	0.35	1.37	63
Mellom Ester- og Myra-klanen	11.8	15.5	35	0	0	99

¹⁾Standard avvik

Tabell 22. Sosial tilknytning innen klanene. - Social interaction within the different clanes.

SKOLE-KLANEN											
	45	58	63	55	130	247	255	244			
Eldre geit	45	24	4	16	17	90	69	4			
Åring, bukk	58		22	13	44	31	19	22			
Eldre geit	63			14	41	9	24	96			
Åring, bukk	55				21	16	7	14			
Åring, geit	130					22	12	40			
Geit-kje	247						71	9			
Geit-kje	255							19			
Bukke-kje	244										
MYRA-KLANEN											
	41	43	25	31	34	259	260	203	245		
Eldre geit	41	25	21	9	0	93	95	34	44		
Eldre geit	43		17	12	50	26	28	83	11		
Eldre geit	25			26	40	21	23	23	96		
Eldre bukk	31				33	13	10	6	28		
Eldre bukk	34					0	0	50	*		
Geit-kje	259						97	31	39		
Bukke-kje	260							38	44		
Bukke-kje	203								29		
Geit-kje	245										
ESTER-KLANEN											
	12	4	52	64	27	104	22	261	285	283	284
Eldre geit	12	46	18	33	8	12	60	76	67	17	19
Eldre geit	4		10	23	22	5	53	50	45	22	23
Åring, geit	52			61	3	17	12	24	20	3	9
Åring, bukk	64				5	10	27	35	30	10	17
Eldre geit	27					19	25	18	15	83	86
Åring, geit	104						17	17	18	23	23
Eldre bukk	22							55	60	29	27
Geit-kje	261								89	19	21
Geit-kje	285									16	17
Bukke-kje	283										93
Bukke-kje	284										

*Nr. 34 og nr. 245 ble aldri peilet innen en time.

der. En analyse av overlappingen i eldre geiters leveområder viser at det er betydelig større overlapping mellom geiter i samme klan enn med geiter i andre klaner (A12.1). **Figur 21** viser et eksempel på hvordan leveområdene til 2 eldre bukker og 5 eldre geiter i Esterklanen overlappet vinteren 1994.

Medlemsskap i en klan medførte ikke at dyrene var sammen hele tiden, det medførte snarere at antall individer klansmedlemet hadde kontakt med var begrenset. **Tabell 22** viser %-vis assosiasjon mellom de ulike individene i 3 klaner vinteren 1993. Bortsett fra den sterke assosiasjon mellom geitene og deres kalver, var det kun få assosiasjoner som var over 50%. Dette viser at gruppestørrelsen varierte raskt. For å forstå årsaken til denne gruppedannelsen, undersøkte vi hvorvidt det var fordeler for dyrene å opptre i grupper om vinteren.

12.2 Er det energetiske fordeler med gruppedannelse?

Gruppestørrelsene kan variere fra time til time (Barrette 1991), og ved å se på hvordan dyrene justerer sin atferd i forhold til gruppestørrelsen, kan vi dermed illustrere fordelene med gruppedannelse generelt (Lima & Gill 1990).

I 1993 studerte vi tidsbudsjettene til individer i grupper av ulik størrelse, mens dyrene beitet på åpne åkerområder. Vi skilte mellom 4 typer atferd; årvåkenhet, gåing, matsøk og beiting. Det var en raskt økning i beiteeffektivitet med økende gruppestørrelse, noe som skyldes en markert nedgang i årvåkenhet (**figur 20**). Nedgangen i årvåkenhet var imidlertid ikke proporsjonal med økningen i gruppestørrelse, noe som medfører at gruppen som helhet brukte mere tid på årvåkenhet enn enslige dyr. Store grupper favoriserer derfor individene på minst to måter; (i) beiteeffektiviteten øker, (ii) sjansen for å bli tatt av rovdyr avtok pga. en større årvåkenhet for gruppen som helhet, samt at et individs sannsynlighet for å bli tatt av rovdyr generelt avtar med økende gruppestørrelse. Tilsvarende effekter av gruppestørrelse er også funnet for andre klauvdyr (Berger 1978, Lipetz & Bekoff 1982). Ulempene i form av økt beitekonkurranse, antas å være minimale i slike store homogene åkerområder.

Gruppestørrelsen påvirket imidlertid ikke alle individer på samme måte (**figur 21**). Eldre geiter som beitet sammen med sine kalver hadde et høyere årvåkenhetsnivå (og dermed redusert beiteeffektivitet) enn eldre bukker, kalver og geiter uten kalv. Bare åringene hadde den samme grad av årvåkenhet som geiter med kalv. Kalveførende geiters større årvåkenhet kan derfor ses på som en form for forlenget omsorgsperiode (Büttner 1991).

12.3 Kalvingsperioden - en periode med isolasjon

Når våren nærmer seg blir geitene stadig oftere observert allene (**tabell 20**), og det tidligere så stabile geit-kalv forholdet begynner å brytes ned (**se kapittel 11**). Samtidig avtar størrelsen på geitenes leveområder, spesielt i 1993 og 1994, da tettheten var høy (**kapittel 14**). Denne reduksjon i størrelse av leveområde medførte en generell nedgang i overlappingen med andre individers leveområder

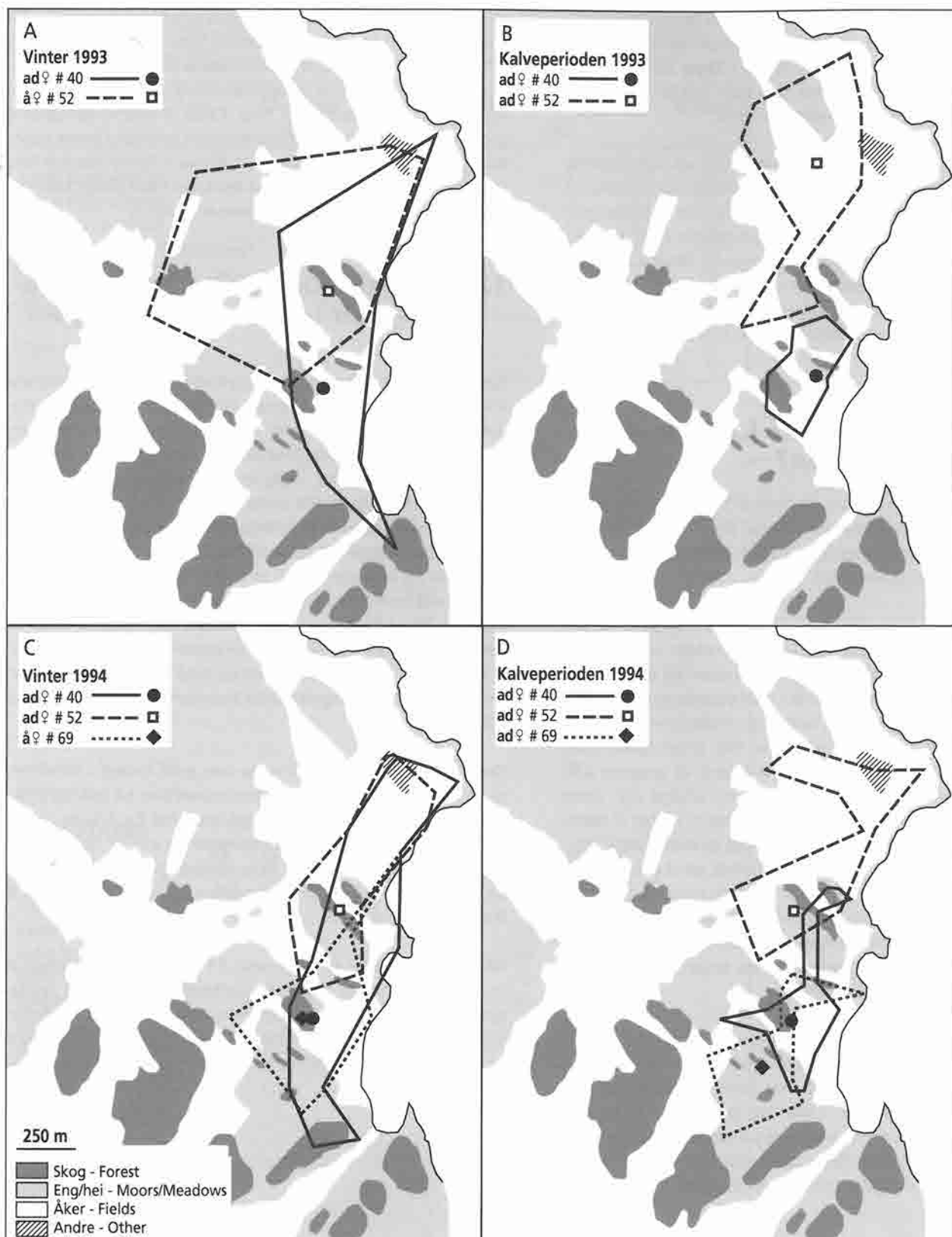
(A12.2), og spesielt avtok overlapping av områder med individer fra andre klaner (A12.3). Geiter fra samme klan hadde imidlertid fortsatt betydelig overlapping av leveområdene (**figur 19**), uten at dette medførte observasjoner av aggressiv atferd mellom geitene i denne perioden (i motsetning til Prior 1968). Imidlertid var geitene spredt utover, og aldri ble geitene registrert sammen i denne perioden. Denne atferden står i kontrast til hva vi finner hos hvit-hale hjort, hvor hunnene etablerer små territorier i den tidlige kalvingsperioden (Ozoga et al. 1982, Schwede et al. 1993).

12.4 Adaptive betydning av årstidsvariasjoner i geitenes sosiale system

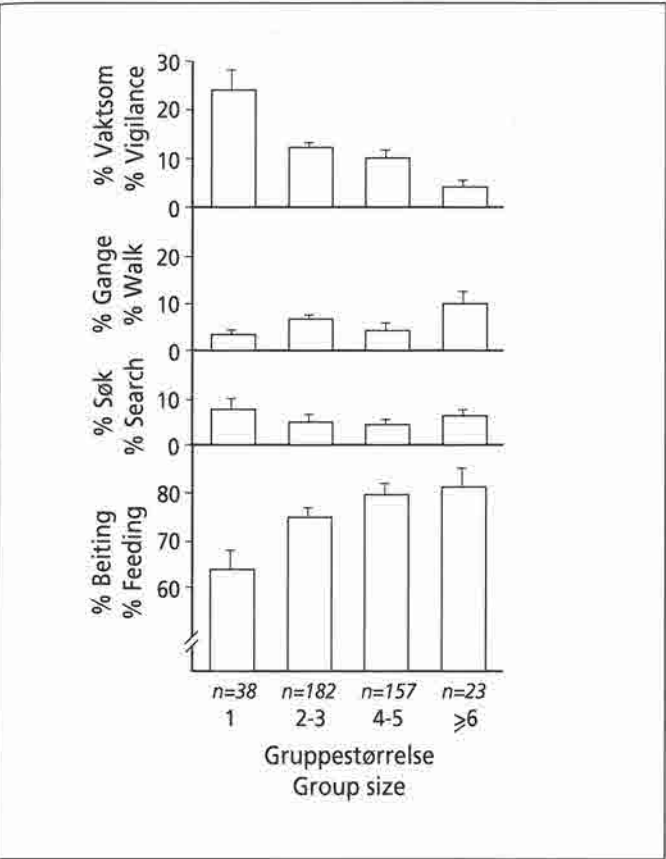
Forandringene i geitenes sosiale system kan forklares med endringer i fødebehov og geitenes atferdsendringer i kalveperioden. Om vinteren er behovet for å øke beiteeffektiviteten og samtidig redusere predasjonsrisikoen, forenelig med beiting i større grupper. Spesielt viktig er gruppedannelsen i områder hvor det finnes avgrensede områder med godt beite, som f.eks. på åkrene. Den samme type argumentasjon benyttes for å forklare rovdyns gruppedannelser (Woodroffe & Macdonald 1993). Størrelsen og homogeniteten av åkrene reduserer beitekonkurransen, noe som ikke er tilfelle i skogsområder hvor mindre og mer spredte områder med føde forekommer. I slike områder er det da heller ikke sett dannelse av større grupper om vinteren (Cibien et al. 1989). Å beite sammen med kjente individer må vi anta også reduserer aggresjonen individene i mellom (Thouless 1990).

Om sommeren er beiteressursene mer jevnt fordelt i terrenget, og rådyret skifter fra en grasdominert diett over på felt- og busksjikt arter. Dette diettskifte gir også grunnlag for å beite allene, samtidig som områdene beiteressursene finnes i gir rådyret godt skjul. I tillegg krever rådyrets hider-strategi av kalver (**kapittel 8**) en spredning av dyrene for å oppnå maksimal effekt (Byers & Byers 1983, Geist 1981).

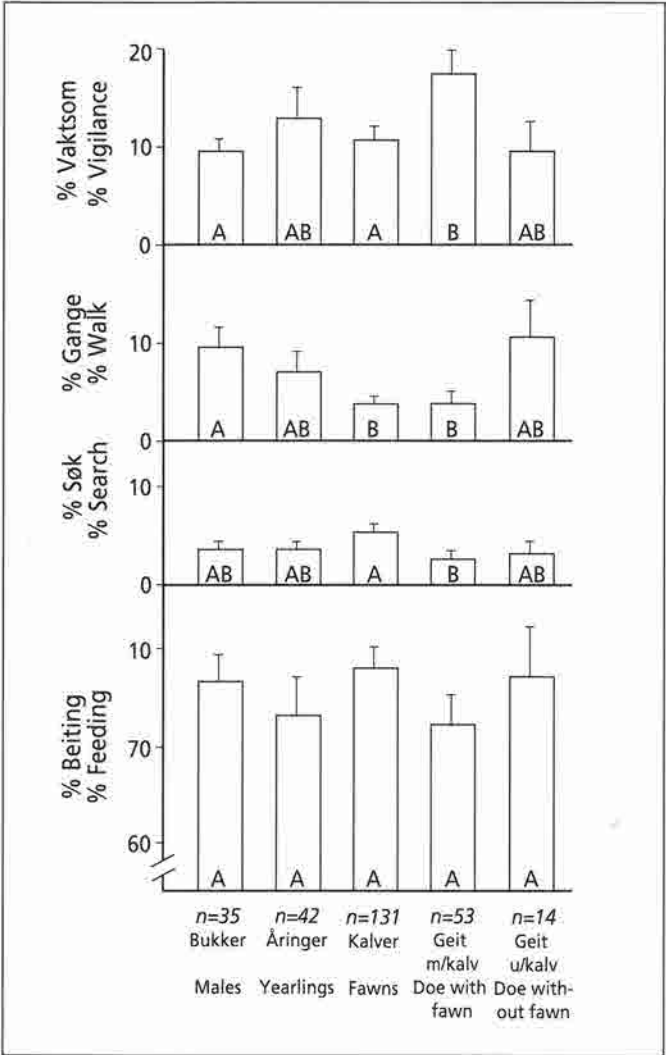
Rågeitene har derfor evnen til raskt å tilpasse sin sosiale atferd til endrede miljøforhold, slik at beiteeffektiviteten økes og predasjonsrisikoen reduseres både for dem selv og kalvene. Forskjellige årstider krever forskjellige strategier, og dette er bare et annet eksempel på rådyrets tilpasningsevne til ulike landskap og habitat.

**Figur 19**

Sesongmessige og årlige forandringer i leveområde (konkave polygon), overlapping og posisjon av aktivitetssenter mellom en eldre geit (nr. 40) og hennes geitekalver (nr. 52, født 1991 og nr. 69 født 1992). A=overlapping mellom nr. 40 og nr. 52, vinteren 1993. B=overlapping i kalveperioden mellom nr. 40 og nr. 52, 1993. C=overlapping mellom nr. 40, nr. 52 og nr. 69, vinteren 1994. D=overlapping mellom nr. 40, nr. 52 og nr. 69, sommer 1994. - Seasonal and annual changes in home range (concav polygon) overlap position of activity center between an adult female (no. 40) and her female offspring (no. 52-born 1991 and no. 69-born 1992). A=winter overlap between no. 40 + no. 52 1993. B=fawn rearing overlap between no. 40 + no. 52 1993. C=Winter overlap between no. 40, no.52 + no. 69 1994. D=summer overlap between no. 40, no.52 + 69 1994.



Figur 20
Sammenhengen mellom gruppestørrelse og vakt som, gange, søk og beiting for rådyr som beiter i åpne områder om vinteren. Kap 12. - The relationship between group size and vigilance, walking, searching and feeding for roe deer feeding on pastures during winter.



Figur 21
Vakt som, gange, søk og beitetider for ulike kategorier rådyr som beiter i grupper på 2-5 dyr i åpne områder om vinteren. Kategorier som har den samme bokstav er ikke signifikant forskjellige fra hverandre. Kap 12. - Vigilance, walking, searching and feeding times for different categories of roe deer feeding in groups (2-5 individual) on open pasture during winter. Categories sharing the same letters are not significantly different from each other. Error bars are one standard error.

13 Bukker og geiters atferd under brunsten

13.1 Ulike former for parringssystem

Hos en rekke pattedyr, inkludert klauvilt har hannenes atferd og sosiale system vist seg å være bestemt av hunnens fordeling og gruppestørrelse (Jarman 1974, Gosling 1976, Davis 1992), som igjen er bestemt av ressurs fordelingen. Hunnens respons på ressurs fordelingen er igjen avhengig av deres kroppsstørrelse, beitestrategi og anti-predator strategier. To hovedtyper parringssystem finnes blant klauvilt; (i) Hannene følger hunnene og forsvaret enslige hunner eller grupper av hunner (f.eks hjort, Clutton-Brock et al. 1982), (ii) Hannene er territoriale, og forsvaret et område, og parrer seg med hunner som benytter dette området.

De fleste hanner som har type (ii) forsvaret ressurser som hunnene prefererer. I tillegg må disse områdene kunne tilby hannene nok ressurser til å overleve den territoriale perioden. Hos noen arter, som impala, hvor hunnene har store leveområder som dekker flere territorier, har hannene kun tilgang til hunnene når de passerer hans territorium (Jarman 1979). Hos andre arter, som klippespringer, er hunnene solitære og benytter små leveområder som kun dekkes av et territorium (Dunbar & Dunbar 1980).

Det finnes imidlertid mye variasjon innenfor en og samme art når det gjelder parringssystem. Dåhjort har f. eks. i enkelte områder et "leik-lignende" system, forsvaret harem eller følger enslige hunner og okkuperer små brunst-territorier i andre områder (Thirgood 1990, Buschhaus et al. 1990, Clutton-Brock et al. 1993), alt avhengig av bestandstetthet og habitattipe. Tilsvarende variasjon i parringssystem er også funnet for pronghorn (Maher 1994) og flere andre antilope arter (Gosling 1986).

13.2 Rådyrets territorielle system

Selv om territorialitet er vanlig blant antiloper og bovider, er rådyret det eneste av hjorteviltet som har dette systemet. Både dåhjort og hjort er territoriale i kortere perioder i endel bestander (Carranza et al. 1990, Thirgood 1990), men rådyret er den eneste arten som aktivt forsvaret et territorium flere måneder før parringstiden starter. Forsvaret råbukken ressurser som rågeita vil ha, eller forsvaret den selve geita? Det er ikke observert at bukkene utenom parringstiden "gjeter" geitene, så mest sannsynlig forsvaret råbukken ressurser. De tidligste studier av Cumming (1966), Bramley (1970), Strandgaard (1972), Ellenberg (1978) og Sempere (1980) betraktet territoriegrensene som faste grenser mellom bukkene, og hevdet at unge bukker som ikke greide å etablere territorium ble presset ut i andre områder. Dette var bakgrunnen for konseptet om sosial regulering av rådyrbestandene. Alle disse studiene ble utført i skogsdominerte områder, hvor bestandstettheten var moderat. Det er blitt utført få studier som har forsøkt å bedre vår forståelse for rådyrets sosiale system, ved å se på alle kategorier dyr i en bestand.

I dette studiet ønsket vi å studere rådyrets territorielle atferd i en voksende bestand, for å se hva som skjedde i et fragmentert, heterogent kulturlandskap. Hos andre arter av klauvilt er det rapportert skifte i parringssystem relatert til endringer i habitat og tetthet av dyr, vi ønsket derfor å teste hvordan modellen "ingen territorieoverlapping hos rådyr i skogsområder med moderat tetthet", stemte i vårt studieområde, som har en høyere tetthet og et helt annet landskapsbilde. Hunnens atferd bestemmer i stor grad hannens parringsatferd, og vi så det derfor naturlig å legge like stor vekt på oppfølging av rågeitene i denne perioden.



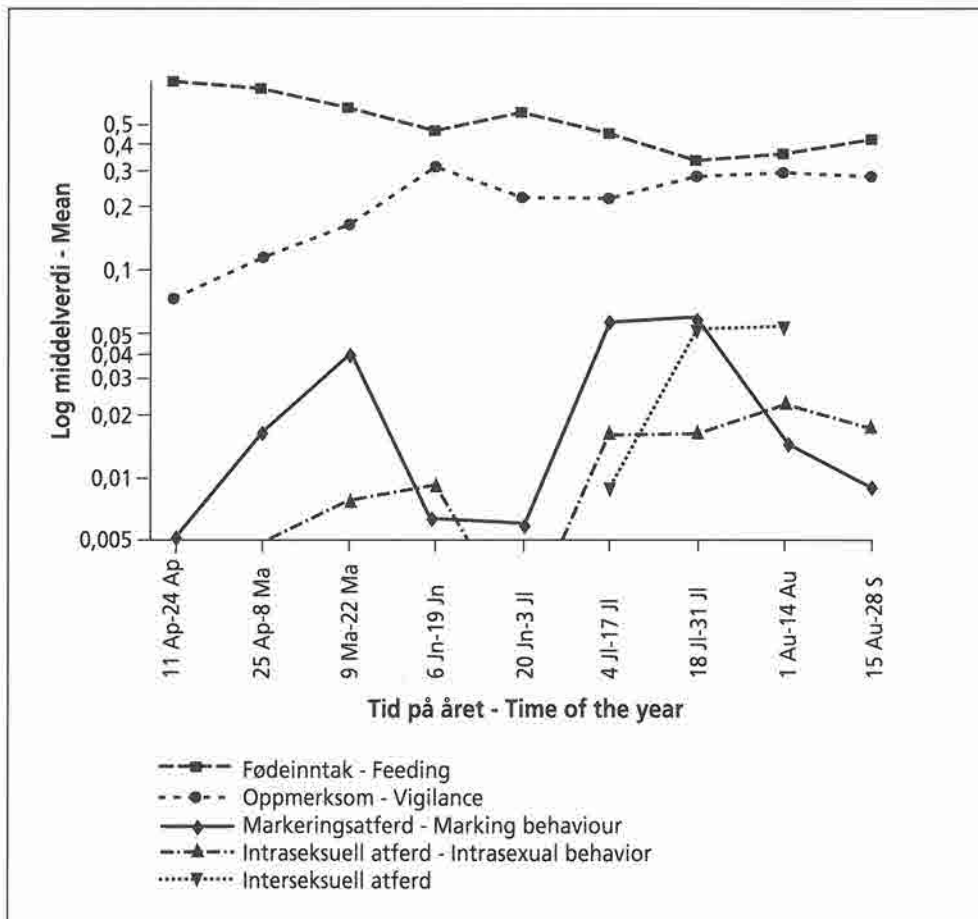
Sommerens Don Juan. Bukkene bruker sommeren på å markere sine territorier. Det er ofte stor overlapping mellom bukkens territorier, men alle bukker har et kjerneområde som ingen andre bukker gis adgang til.

13.3 Utviklingen av territoriell atferd

Etter en periode med relativt mye sosial atferd innenfor klanene (**kapittel 12**), endrer de eldre bukkene atferd i april. Det første som registreres er en markeringsatferd, inkludert skraping av trær og duftmarkering innenfor det området som skal bli territoriet (**figur 22**). Noen uker senere blir bukkene også aggressive ovenfor andre eldre bukker, selv før de har kastet basten på geviret. Denne atferden pågår utover i hele mai måned. Åringsbukkene får gå i fred i starten av denne perioden, antagelig fordi åringene selv ikke opptreer aggressivt før de har kastet basten, noe som skjer først rundt midten av juni (16 juni \pm 10 dager), mot 1 mai (\pm 5 dager) for eldre bukker. I hele juni måned opphører nesten all territoriell aktivitet og aggressiv atferd mot andre bukker, og starter ikke opp før i begynnelsen av juli måned hvor først markeringsatferden øker, for så å bli etterfulgt av en ny økning i aggressiv atferd mot andre bukker. Denne pausen i territoriell atferd midt på sommeren er også blitt observert i andre bestander (Perco et al., in press). I første uke av juli ser vi også de første tegn til at bukkene starter oppvarmingen av geitene. Denne aktiviteten øker mot en topp i de 2 siste ukene av juli og første uke av august. Denne aktiviteten går på bekostning av beitetiden, som avtar gradvis gjennom hele sommeren (**figur 22**).

Den proksimate årsak til denne pausen i territoriell aktivitet i juni skyldes hormonsyklusen, som viser en nedgang i testosteron produksjon i juni, fra en liten topp i april/mai, før en ny kraftigere topp bygges opp i brunstperioden i juli/august (Semperé &

Lacroix 1982). Dette gjør at bukkene får muligheter til å bygge opp kroppskondisjonen i løpet av juni, etter at den første territorielle markering er over, og før brunsten starter. Hvorfor etablerer så bukkene et territorium hele 3 måneder før brunsten starter? Starten på den territorielle aktiviteten faller sammen med geitenes kalvingsperiode, og det kan tenkes at bukkene prøver å forsvare prefererte kalvingsområder for geitene. Ettersom kalvene har en hiding-atferd helt opp mot brunstperioden (**kapittel 8**), er det derfor sannsynlig at geitene forblir innen det samme område hele sommeren. I en trekkende bestand i Sør-Norge (Bjar et al. 1991), var det bukkene som først startet trekkingen til sommerområdene, noe som støtter hypotesen om at den beste strategi for bukkene er å ankomme kalvingsområdene tidlig, og sikre seg et område som blir foretrukket av drektige geiter (Walther 1972). Denne hypotesen er det imidlertid vanskelig å teste på Storfosna, fordi praktisk talt hvert eneste ha. av land var deler av en bukks territorium eller en geits kalvingsområde. Dette bør testes i et område med lavere tetthet hvor både bukkene og geitene mer fritt kan velge oppholdsområde.



Figur 22

Utvikling av bukkenes territorielle atferd. - Development of territorial behaviour of roe deer bucks.

13.4 Overlapping av territorier i perioden 1990-94

Ved begynnelsen av prosjektet viste registreringene klart at territoriene overlappet betydelig. En enkel måte å uttrykke dette på er ved å se på %-vis overlapping med nabobukker (**tabell 23**). Det var ingen signifikante forskjeller mellom år for noen av variablene. Selv om det totale territoriet overlappet mellom 11 og 24% i gjennomsnitt, var det svært liten overlapping av kjerneområdene. I **figur 23** kan vi se at fra et mer eller mindre kaotisk mønster når det gjelder overlapping av hele territoriet, fås et mye ryddigere bilde når vi betrakter kjerneområdene (hvor 80% av observasjonene er gjort), selv om også kjerneområdene kan overlappes (**figur 24**), slik vi finner det for bukk nr. 60, 64 og 150.

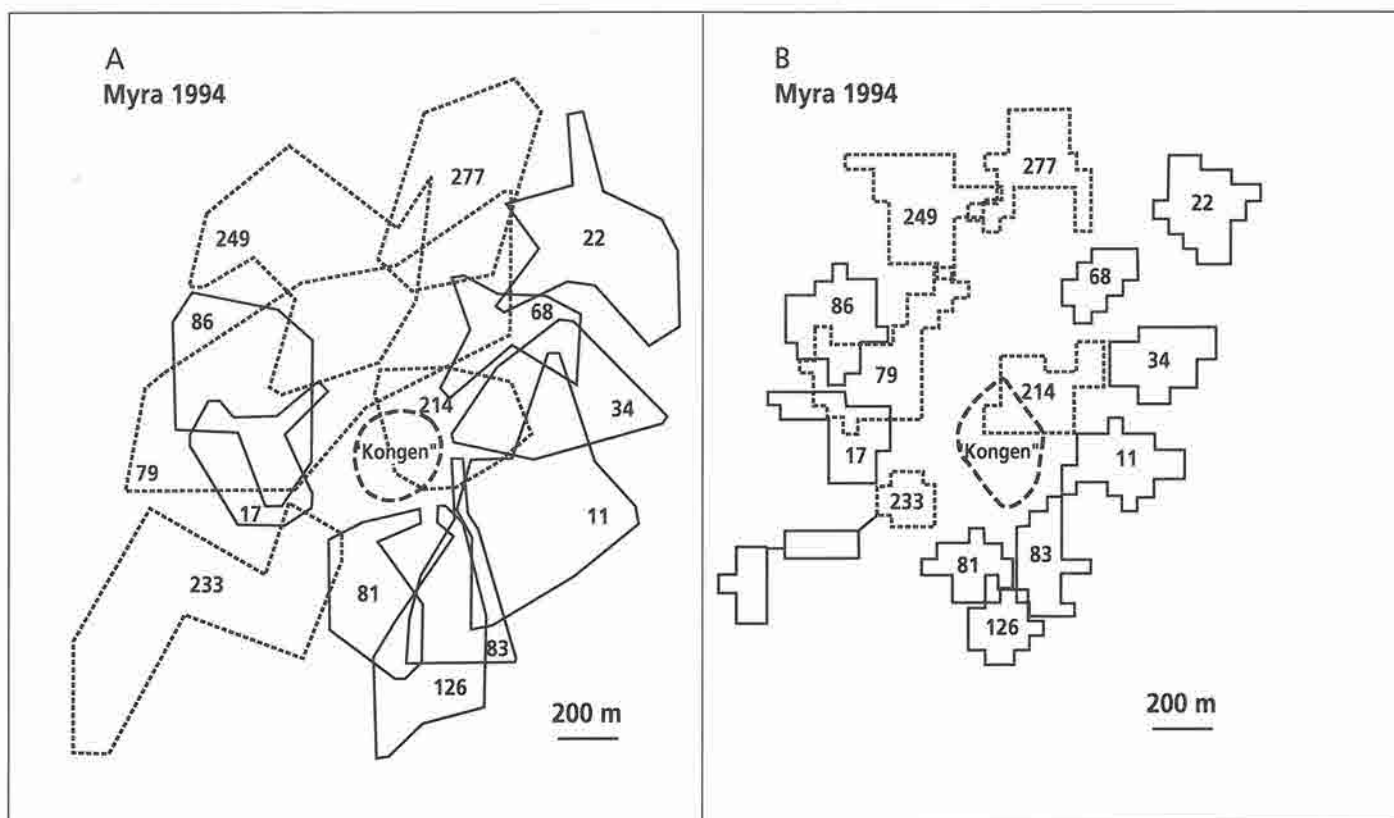
Denne analysen inkluderte alle 2-åringene som ikke forlot øya, og alle eldre bukker. I tillegg må vi huske at i det samme området har vi hvert år åringbukker, da svært få av disse forlot øya (**kapittel 11**). I tillegg var ikke alle bukkene merket.

13.5 Stabilitet og plassering av territorier

Eldre bukker viser en stor grad av stedstrohet mot sine sommerområder (**kapittel 15**), og aktivitetssentrene forandres bare et par hundre meter fra ett år til et annet. Ingen bukker forlot eller mistet sitt territorium, selv om justeringer av grenser skjedde når territoriell bukker døde (som for Bjar et al. 1991). Av de fire territoriell radiomerkede bukkene i 1990 forsvarte alle det samme område i 1994. Av de ti bukkene vi hadde i 1991, var alle de 7

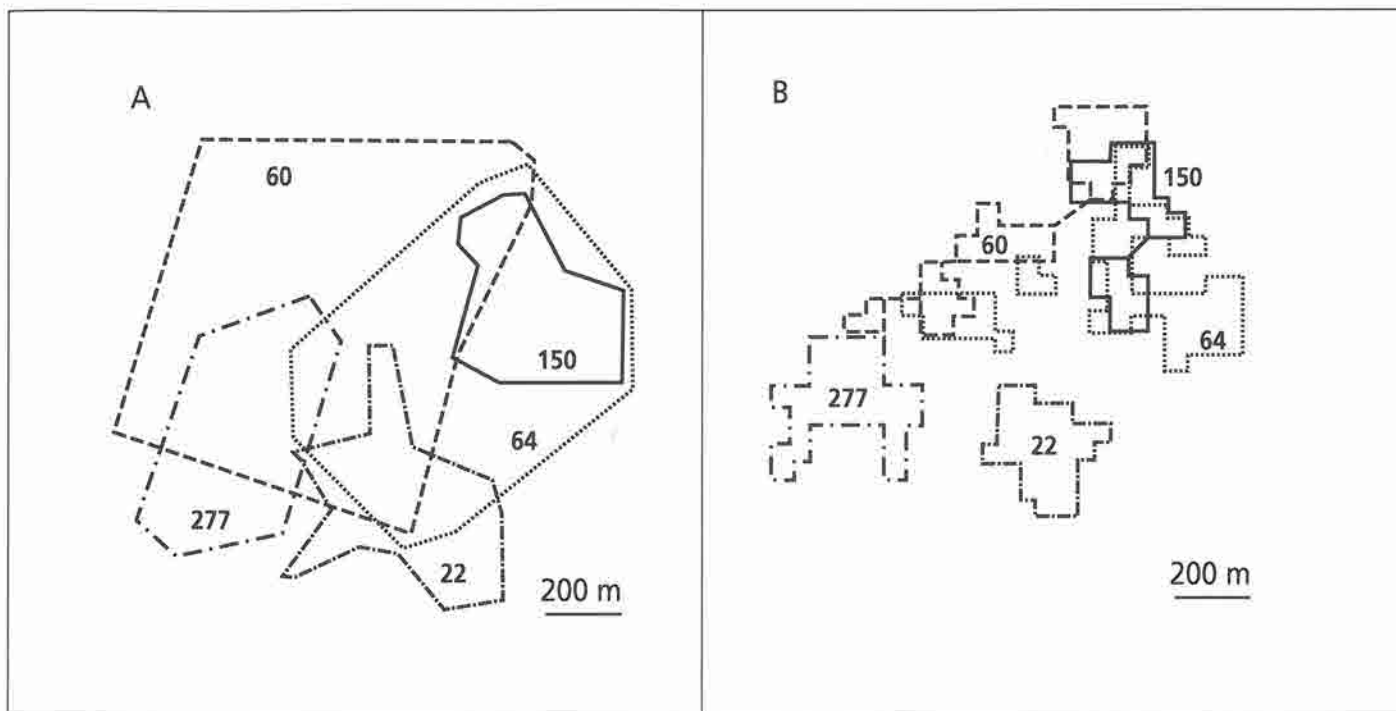
Tabell 23. Prosentvis overlapping av territoriene til rådyr bukker på Storfosna i perioden 1991-94. Verdier for konkav polygon grenser og 80% "multi-nuclear cluster" grenser er gitt.
- The percentage of territory overlap between neighbouring adult bucks on Storfosna. Values for concave polygon boundaries and 80% multi-nuclear cluster cores.

	1991	1992	1993	1994
Hele territoriet	11 ± 11(9)	19 ± 21 (16)	24 ± 22(25)	19 ± 22 (48)
80% kjerneområde	0 (9)	6 ± 10 (16)	6 ± 13 (25)	7 ± 15 (48)



Figur 23

Overlapping av eldre (≥ 2 år) bukkers territorier i området rundt Myra på Storfosna i 1994. A=overlapping av konkave polygon. B=overlapping i 80% kjerneområder. — = ≥ 3 år. - - - = 2 år. - Overlap in adult (≥ 2 yrs) buck's territories in the Myra area of Storfosna 1994. A=overlap in concave polygons. B=overlap in 80% multi-nuclear cluster polygons. — = ≥ 3 yrs. - - - = 2 yrs.



Figur 24

Eksempler på ekstreme overlappinger av territorier til 5 eldre bukker på Storfosna 1994. A=konkave polygon. B= 80% kjerneområde. - Example of extreme overlap between rutting territories of 5 bucks in an open area of Storfosna 1994. A=concave polygon, B=80% multi-nuclear polygon.

overlevende i det samme område fram til 1994. Det samme gjelder 12 overlevende bukker registrert første gang i 1992.

Vi registrerte kun et tilfelle hvor en bukke mistet dominansen over et område. Bukk nr. 60 ble fanget vinteren 1992, og var på det tidspunkt gammel, da den manglet det meste av fortenner. Han var dominant i 1992 og 1993, men etter vinteren 1993/94 var han i svært dårlig kondisjon. Han overlevde, og returnerte til sitt vanlige territorium, men hadde mistet dominansen over bukk nr. 64 og en annen nabo. I løpet av sommeren oppførte han seg som en åringsbuk (han hadde også geviropsats som en åring), og benyttet kun grenseområdene mot de andre territoriene, og unngikk all konflikt med andre bukker (**figur 24**).

Noen få territorier manglet permanent skjul i form av skogsområder. Disse territoriene ble imidlertid også benyttet av geiter. Bruken av disse sub-optimale områdene viser klart den kampen det er om gode områder i høytetthets bestander, men viser også den store grad av tilpasning rådyret viser i kulturlandskapet.

13.6 Geitenes atferd under brunsten

Som beskrevet i **kapittel 14** var det ingen forskjell i størrelsen på geitenes leveområder om sommeren (fra 20 til 37 ha.) sammenlignet med bukkenes territoriестørrelse. Men sammenlignet med de små områder benyttet i kalvingstiden i 1993-94, representerte geitenes brunstområder en betydelig arealutvidelse. Fra tidligere studier i England (Loudon 1979) og pågående studier i Sverige (Liberg et al. 1993) er det for geitene rapportert kortvarige ekskursjoner utenfor de normale leveområder. For å kartlegge dette i detalj gjennomførte vi et peileprogram i 1992-94 som

medførte at alle geiter ble lokalisert 2-3 ganger pr. dag i perioden 1. juli til 15. august. På denne måten fikk vi sammenlignet geitens leveområder før og under brunsten, samtidig som vi kunne kartfeste ekskursjoner av mer enn 12 timers varighet utenfor de normale oppholdsområder.

I 1991 var peileintensiteten ikke like intensiv som i 1992-94, men vi registrerte at en eldre geit forlot sitt leveområde og vandret 2.2 km nord for sitt normale område. Ingen av de øvrige 7 geiter ble registrert å ha samme type atferd. Derimot ble det i perioden 1992-94 funnet at mellom 47% og 52% av alle geitene hadde "brunst-ekskursjoner" utenfor sine normale leveområder (**tabell 24**). Kart som viser geitenes ekskursjoner i 1992-94 er vist i **figur 25**.

For åtte av geitene er det observert kurtise-atferd med en fremmed bukk, og for åtte andre er det registrert parring. De øvrige geiter var det ikke mulig å observere like godt. Et eksempel på en ekskursjon som ble godt registrert, og resulterte i parring er vist i **figur 26**.

For å forklare disse ekskursjonene kan vi sette opp tre hypoteser (hvor den ene ikke ekskluderer den andre):

- (i) Ekskursjonene kan være en atferd som hindrer innavl, i de tilfeller hvor geitas leveområde overlapper med farens eller brorens territorie. Dette er mulig sett på bakgrunn av den beskjedne grad av utvandring funnet for både geiter og bukker. Hvis dette er tilfelle vil det være en god strategi for geitene å oppnå fordelene ved bofasthet samtidig som de genetiske kostnader i form av innavl reduseres.



Bukk møter geit og søt musikk..... I tette rådyrbestander greier ikke bukkene å varte opp alle geitene innenfor sitt territorium, og en stor andel av geitene vandrer ut av sine normale leveområder for å parre seg med "fremmede" bukker.

Tabell 24 Andelen av eldre geiter som foretok "brunst-ekskursjoner" i løpet av 1992-94, antall geiter registrert samt varighet og lengde av ekskursionene. - The proportion (%) of adult female roe deer making rutting excursions during 1992-94 with the number of females monitored, the mean duration and mean maximum distance reached from the edge of the normal home range.

År Year	Andel Proportion	n	Varighet(timer) Duration (hrs)	Lengde (m) Distance (m)
1992	52.4	21	80 ± 129	1042 ± 676
1993	46.9	32	39 ± 34	773 ± 349
1994	47.2	36	32 ± 23	901 ± 980

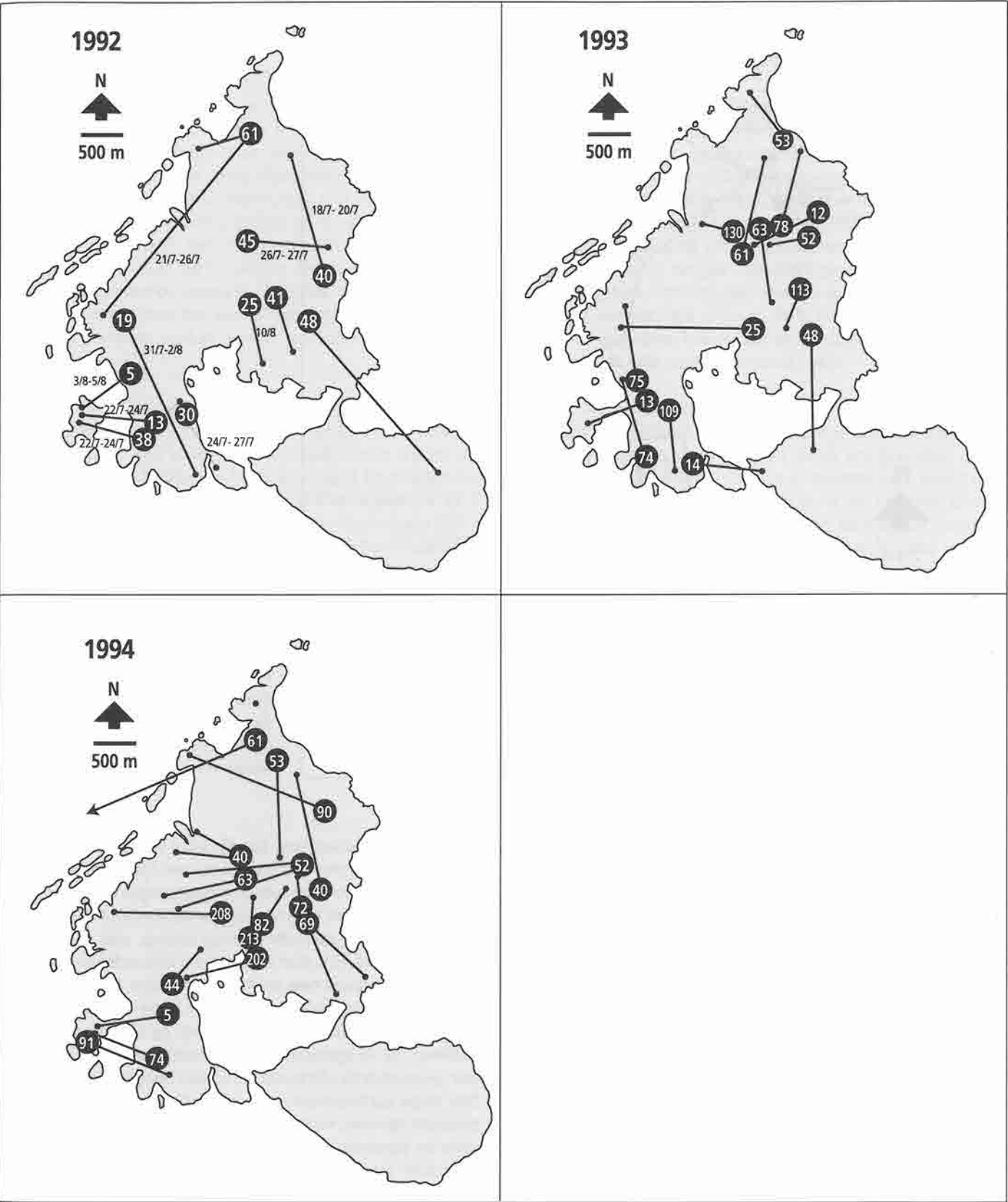
(ii) Ekskursjonene kan også komme som en følge av at geitene velger bukker. Geviroppsats og kroppsvekt skulle derfor kunne være relatert til parringssuksess for bukkene. Hvis geitene aktivt velger bukker, bør bukkenes territorielle system vurderes i et helt nytt lys. Dette impliserer at bukkene har små fordeler av å etablere store territorier, og gir grunn til å sette spørsmål ved hvorfor ikke bukkene kun forsvare et territorium som er stort nok til at parring kan skje uten forstyrrelse fra andre bukker.

(iii) Konkurransen om make. I en raskt voksende bestand hvor geitene er parringsaktive som 1-åringer, og hvor de fleste bukkene ikke etablerer territorier før de er 2 og 3 år, vil det i ekspansjonsfasen bli et stadig sterkere underskudd av territorielle bukker. Rådyret er mono-estrus, og må parres i løpet av 36 timer. Det er derfor svært sannsynlig at en geit som registrerer at "hennes" bukk er opptatt med kurtise/parring med en annen geit, må forlate sitt normale leveområde for å finne ledige bukker. Tatt i betraktning rådyrets lange kurtiseperiode, er det sannsynlig at denne hypotesen i det minste kan forklare en stor del av de observerte ekskursioner.

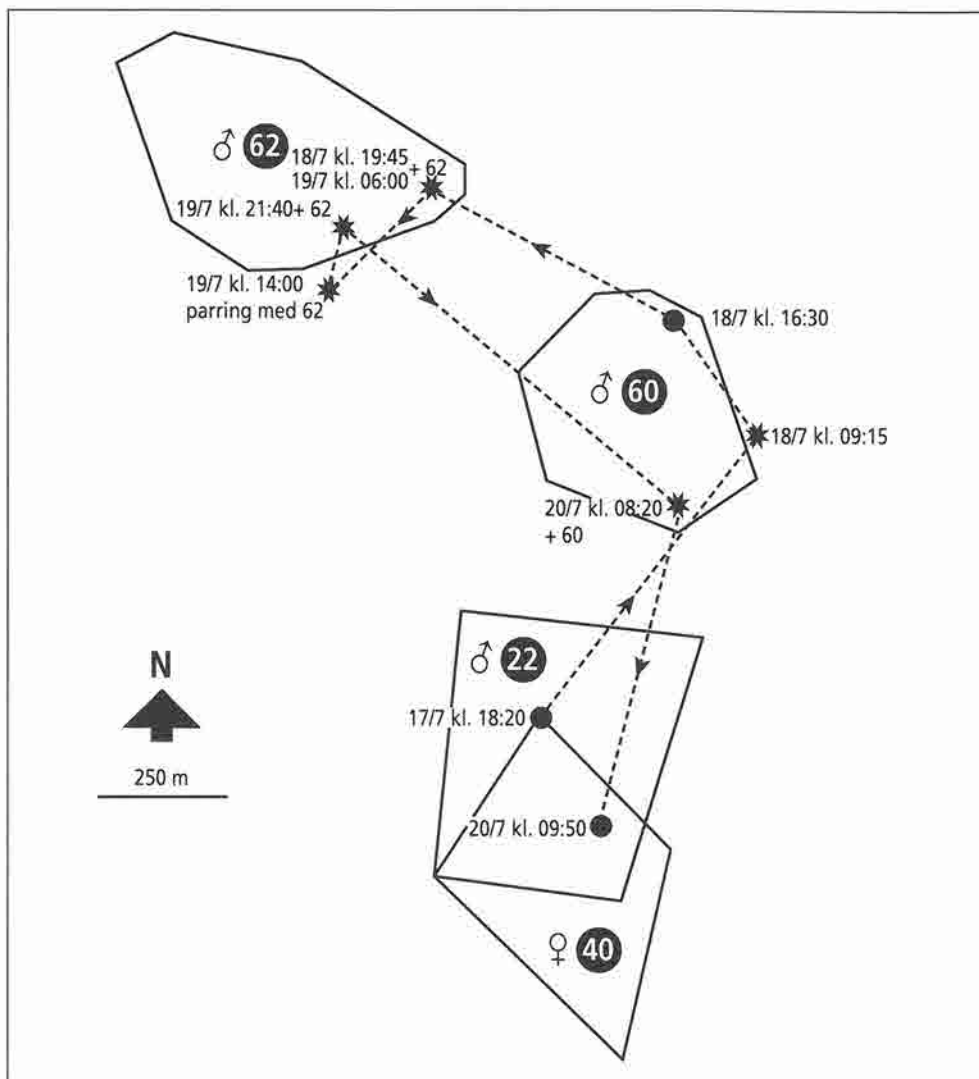
Våre data gir ikke gjenstand for en klar testing av disse hypotesene. Hva registreringene imidlertid forteller oss er at geitene er forberedt på å være svært mobile for å finne seg make. Denne fleksibiliteten kan teoretisk gjøre dem istand til å unngå innavl, velge den beste bukken eller sikre dem en ledig make om deres "egen" bukk er opptatt. Dette impliserer at hvis deres "normale" bukk er fraværende fra området på grunn av påkjørsler, predasjon eller av andre årsaker, vil denne atferdsmekanismen gjøre rådyret istand til å opprettholde den høye befruktningsandelen av geitene til tross for at de er mono-estrus.

13.7 Mot ett nytt syn på rådyrets territorialitet

Fire underliggende forhold for en ressursbasert territorial atferd må være tilstede i følge Gosling (1986): (i) Hunnene må være innenfor et begrenset område i lange perioder (ii) Alle geitene må være parringsvillige i løpet av en kort periode, (iii) Opphold innenfor permante territorier må gi hannene anti-predator fordeler og (iv) Kostnadene ved å forsvare et territorium er mindre enn



Figur 25
Brunstekskursjoner hos eldre geiter på Storfosna 1992-94. - Rutting excursions made by adult females on Storfosna 1992-94.



Figur 26

Eksempel på en brunsteksursjon utført av geit nr. 40 i 1992. - Example of a rutting excursion made by adult female no. 40 in 1992.

kostnadene ved andre strategier. Disse forhold er alle oppfylt når det gjelder rådyr. Men kan vi fortsatt betrakte rådyret som ressurs forsvarende? Vil ikke den store grad av overlapping mellom territoriene ødelegge vår definisjon av et territorium? Eller er vårt syn på rådyrets territorialitet påvirket av vårt ønske om at våre dat skal passe Bramley's modell, med ikke-overlappende territorier og utjaging av unge bukker?

I kulturlandskapsområder hvor tettheten av rådyr kan bli høy, som på Storfosna, er det behov for å tenke litt nytt når det gjelder territoriets funksjon. Ser vi på territoriell antilope i høytetthets bestander i Øst-Afrika (Jarman 1979, Murray 1982b, Walther et al. 1983), blir hannens områder her ikke sett på som eksklusive områder, men som områder hvor en hann er dominant. Nabo hanner blir tolerert å overlape området, det samme gjelder sub-dominante hanner, så lenge de aksepterer at eieren av området er den dominante. Fordi det også blandt territoriell antilope er en stor grad av stabilitet når det gjelder størrelse og lokalitet av hannenes områder, vil en tidlig etablering av territoriet kunne medføre at prosessen med å etablere dominansforholdene bukkene imellom kan løses tidlig i sesongen, og dermed redusere kostbare slåsskamper senere i sesongen. Territoriet er derfor et tegn på dominans, og ikke nødvendigvis et område fritt for konkurranse fra andre individer.

Ved høye bestandstettheter kan det være vanskelig å hindre andre hanner i å utnytte området, til og med kjerneområdene kan være vanskelig å forsvare fullt ut. Aksepteringen av at andre territoriell hanner kan benytte deler av territoriet kan selvfølgelig betraktes som en alternativ parrings-strategi, eller kun som et eksempel på hva som skjer i høytetthets bestander hvor kostnadene med å forsvare hele territoriet mot andre hanner er større enn fordelene som oppnås. Så lenge de andre hannene aksepterer eierens dominans innenfor området, og så lenge territorieholderen har et kjerneområde hvor kurtise og parringsaktivitet kan gjennomføres uforstyrret, vil et slikt system kunne fungere. Den lange kurtiseperioden og det faktum at ingen bukker ble observert sammen med mer enn ei geit samtidig, kan i seg selv være en tilpasning til situasjonen på Storfosna, som i vesentlig grad skiller seg fra det observerte mønster i Sverige (Cederlund & Liberg 1995) hvor endel bukker kurerer flere geiter samtidig. I områder hvor de eksklusive kjerneområdene er små, og forstyrrelser fra nabobukker er hyppige, vil en "få parringer- stor grad sikkerhet for farskap"- strategi kunne være den beste (Gosling 1986).

I skogsområder med høy tetthet av rådyr fant Bramley (1970) at bukkene hevdet små, eksklusive territorier, alle mindre enn 10 ha. Det fragmenterte landskapet på Storfosna kan ha gjort en

slik startegi lite vellykket, fordi et lite område ikke ville gitt bukkene tilstrekkelige beiteressurser.

Hvordan påvirker geitenes brunst-ekskursjoner vårt bilde av territorialiteten? Vi kan for det første sette spørsmålstegn ved en strategi som medfører at en bukk forsvaret et område med flere geiter, for så å se dem dra ut av området i de viktigste 36-timers perioden hvor parring er mulig. Disse geitene kom imidlertid alltid til en annen bukk, så for den bukken som fikk besøk av geita, var det ingen sammenheng mellom territoriestedet og hans egen parringssuksess. Den utbredte vandringsatferd til geitene i denne perioden, kan derfor være en annen årsak til at bukkene tillater overlappende territorier. Bukkene forsvaret derfor ikke bare et område hvor han kan få tilgang på "sine egne" geiter, men han forsvaret også et område som kan tiltrekke vandreende geiter.

For å oppsummere, rådyrbestanden på Storfosna viste eksempler på flere egenskaper som var signifikant forskjellig fra de klassiske rådyr systemer som er studert andre steder. Dette skyldes sannsynligvis en kombinasjon av høy tetthet og et fragmentert landskap, og viser den store grad av fleksibilitet rådyret har for endrede miljøforhold. Dette har gjort denne arten i stand til å ta i bruk mange ulike typer habitater, og samtidig har fleksibiliteten i parringsstrategier gjort rådyret i stand til å opprettholde en høy produksjonsevne.

14 Sesongmessige og årlige forandringer i leveområde

Av hjorteviltet har rådyret de minste leveområdene, og det eksisterer estimater om størrelsen av områdene fra en rekke ulike habitater. Variasjonen er stor, spesielt når det gjelder vinterområdenes størrelse, fra 11 ha. til over 500 ha. er rapportert fra Frankrike (Janeau et al. 1981, Cibien & Aine 1990). Variasjonen ser ut til å være relatert både til graden av habitatfragmentering og områdets produktivitet. Studier i England har vist en sammenheng mellom størrelsen av leveområdene og mengden nitrogen tilgjengelig (Johnson 1984), og man har også funnet at sikten innenfor leveområdet påvirker størrelsen (Cumming 1966, Johnson 1984). Et annet spørsmål er om bukkenes og geitenes leveområder er like store, og om de blir påvirket på samme måte når tettheten av dyr øker.

Her skal vi presentere størrelsen på leveområdene til bukker og geiter på Storfosna. Leveområdene er blitt kalkulert ved bruk av konkav polygon metoden, som gir de ytre grensene, mens en "multi-nuclear cluster" metode er benyttet for å beregne dyrenes kjerneområder. For eldre bukker er det beregnet to sesongmessige leveområder, et for perioden juli - august under brunsten, og et annet for vinteren januar - mars. For eldre geiter leveområdenes størrelse beregnet for tre ulike perioder; leveområde under brunsten (juli - august), under tidlig kalveperiode (mai - juni) og vinterområde (januar - Mars).

14.1 Hvordan varierte bukkenes territorier og leveområder med årstid og bestandstetthet?

I alle år var vinterområdene og kjerneområdene til eldre bukker noe større enn territoriene om sommeren, men dette var signifikant bare i 1991, da størrelsen av leveområdene var på det største. Gjennom hele perioden var det store individuelle forskjeller i både vinterområde og territoriestedet. Vinterområdene varierte fra 8 ha. til over 100 ha., mens territoriestedet varierte fra 13 ha. til over 80 ha. i noen ekstreme tilfeller. De fleste var imidlertid under 40 ha. (**tabell 25**). I løpet av studieperioden 1990-1994 var det ingen signifikante endringer i størrelsen av vinterområder eller territorier, til tross for store endringer i tetthet av dyr i denne perioden. Selv om mange 2-årige bukker brukte et noe større leveområde både om vinteren og sommeren enn de eldre bukkene, var dette aldri signifikant (**tabell 25**).

14.2 Hvordan varierte geitenes leveområder med årstid og bestandstetthet?

Det var ingen signifikante forskjeller i leveområdestørrelse mellom 2-års og eldre geiter, men det var store individuelle variasjoner. Vinterområdene varierte mellom 20 ha. og 170 ha. og kalveområdene varierte mellom 20 ha. og 220 ha. Hvilke faktorer som forklarer denne variasjonen er behandlet i **kapittel 16**.

I motsetning til bukkene, viste geitene sterke årstids- og årlige endringer i størrelsen på leveområdene. I perioden 1991-1994

Tabell 25. Vinter, kalvingsområde, brunstområde og kjerneområder for eldre geiter, og vinterområder og territoriesteder for eldre bukker på Storfosna i 1990-94. Verdier er gjennomsnitt (ha.) (\pm SE). N=antall dyr. - Winter, fawn rearing and rutting home ranges and core areas for adult female, and winter home range and summer territories for adult male roe deer on Storfosna 1990-94. Values are mean home range size (ha.) \pm standard error. Values for the concave polygon, and multi-nuclear cluster polygon (core areas) are given.

	1990	1991	1992	1993	1994
Konkav polygon - Concave polygon					
Vinter - Winter					
≥ 2 års bukk - Bucks		62 \pm 35 (10)	35 \pm 26 (12)	35 \pm 18 (9)	39 \pm 20 (14)
≥ 2 års geit - Does		39 \pm 26 (4)	59 \pm 39 (11)	46 \pm 48 (20)	52 \pm 24 (22)
Åring bukk - Yearling bucks			55 \pm 43 (2)	40 \pm 21 (7)	39 \pm 17 (7)
Åring geit - Yearling does		45 \pm 16 (2)	39 \pm 16 (8)	71 \pm 57 (7)	51 \pm 40 (10)
Kalveområde - Fawn rearing					
≥ 3 års/yr. geit - Does		44 \pm 26 (5)	57 \pm 57 (13)	24 \pm 14 (15)	18 \pm 11 (24)
2 års/yr. geit - Does		35 \pm 10 (2)	39 \pm 45 (8)	26 \pm 12 (8)	21 \pm 11 (11)
Brunstområde - Rutting					
≥ 3 års/yr. bukk - Bucks	35 \pm 20 (4)	29 \pm 13 (12)	22 \pm 12 (15)	34 \pm 20 (10)	29 \pm 21 (17)
≥ 3 års/yr. geit - Does	20 \pm 13 (2)	28 \pm 18 (5)	37 \pm 45 (13)	32 \pm 19 (23)	28 \pm 16 (25)
2 års/yr. bukk - Bucks				56 \pm 40 (8)	33 \pm 17 (11)
2 års/yr. geit - Does		20 \pm 1 (2)	40 \pm 35 (8)	49 \pm 33 (10)	38 \pm 17 (11)
Kjerneområder - Multinuclear cluster cores					
Vinter - Winter					
≥ 2 års/yr. bukk - Bucks		14 \pm 6 (10)	9 \pm 3 (12)	10 \pm 3 (9)	9 \pm 4 (14)
≥ 2 års/yr. geit - Does		8 \pm 4 (4)	12 \pm 4 (11)	11 \pm 4 (20)	11 \pm 4 (22)
Åring bukk - Yearling bucks			12 \pm 3 (2)	11 \pm 4 (7)	12 \pm 6 (7)
Åring geit - Yearling does		8 \pm 1 (2)	12 \pm 3 (8)	14 \pm 5 (7)	13 \pm 8 (10)
Kalveområde - Fawn rearing					
≥ 3 års/yr. geit - Does		10 \pm 3 (5)	10 \pm 5 (13)	7 \pm 3 (15)	6 \pm 3 (24)
2 års/yr. geit - Does		11 \pm 4 (2)	10 \pm 6 (8)	7 \pm 3 (8)	6 \pm 2 (11)
Brunstområde - Rutting					
≥ 3 års/yr. bukk - Bucks	10 \pm 9 (4)	6 \pm 4 (12)	7 \pm 4 (15)	10 \pm 5 (9)	7 \pm 3 (17)
≥ 3 års/yr. geit - Does	4 \pm 2 (2)	5 \pm 1 (5)	7 \pm 5 (13)	8 \pm 4 (23)	7 \pm 3 (24)
2 års/yr. bukk - Bucks				11 \pm 7 (8)	10 \pm 6 (11)
2 års/yr. geit - Does		6 \pm 2 (2)	7 \pm 4 (8)	10 \pm 3 (10)	9 \pm 4 (11)

Tabell 26. Oversikt over de statistiske forskjeller i størrelser på leveområder og kjerneområder i de ulike sesonger og år for eldre bukker og geiter på Storfosna. - Summary of the statistical differences between home range and core area size for different seasons and years for adult male and female roe deer on Storfosna.

		1991	1992	1993	1994
Eldre geiter					
Vinter vs. kalveområder	Konkav polygon	ns	ns	*	***
	Kjerneområder	ns	ns	***	***
				vinter>kalveområder	
Vinter vs. brunstområder	Konkav polygon	ns	ns	ns	**
	Kjerneområder	*	***	**	**
				vinter> brunstområder	
Kalveområder vs brunst	Konkav polygon	ns	ns	**	***
	Kjerneområder	**	*	ns	**
				brunst>kalv.	
				kalv.>brunst	
Eneste årlige variasjon er en signifikant nedgang i kalvingsområde.					
Eldre bukker					
Vinter vs. brunst	Konkav polygon	0.057	ns	ns	ns
	Kjerneområder	***	ns	ns	ns
Ingen signifikant årlig variasjon i vinterområder eller territorier. Ingen forskjell mellom unge og eldre bukker.					

var det ingen årlige forskjeller i størrelsen på vinterområdene eller brunstområdene (**tabell 26**). Det var imidlertid en sterk nedgang i størrelsen på områdene brukt under tidlig kalveperiode og kjerneområdene i denne tiden, med økende tetthet av dyr i området. Dette medførte at i 1993-94 var kalvingsområdene og kjerneområdene i denne perioden betydelig mindre enn geitenes vinterområder. Dette førte også til at mens kjerneområdene under brunsten i 1991-92 var mindre enn kalvingsområdene, var dette forholdet omvendt i 1993-94.

Størrelsen på de totale leveområder og kjerneområder til bukker og geiter var ikke signifikant forskjellige i noen sesonger eller noen år.

14.3 Rådyrets leveområder på Storfosna sammenlignet med andre områder

Sammenlignet med andre studier i Europa ligger størrelsen på rådyrets leveområder på Storfosna midt på skalaen. Dette gjelder både sommer og vinterområdene. De største vinterområdene finner vi intensivt brukte åkerlandskap i Øst-Europa, Frankrike og Skottland, hvor over 200 ha.'s områder er rapportert (Zedja & Bauerova 1983, Maublanc 1986, Idris 1990), og fra skogsområder i Sverige (Cederlund 1983) hvor leveområdene, avhengig av vinterforholdene varierte mellom 100 og 200 ha. Til tross for at dyrene på Storfosna i stor grad benyttet åkerlandskapet om vinteren, og dannet klaner (se **kapittel 12**), medførte heterogeniteten i landskapet at dyrene hadde tilgang på både skjul og bei-

te innenfor små områder. De var derfor ikke nødt til å foreta lange trekk mellom ulike typer habitater for å utnytte ressursene.

Sommerområdene til eldre geiter på Storfosna var på samme nivå som i England, Skottland, Frankrike og Danmark, hvor et typisk sommerområde er mellom 20 til 50 ha. (Janeau et al. 1981, Maublanc 1986, Idris 1990, Jeppesen 1990, Chapman et al. 1993). Bruken av generelt mindre områder under tidlig kalveperiode er også rapportert i England og sørlige deler av Norge (Bjar et al. 1991, Chapman et al. 1993).

Til tross for den høye tetthet av dyr på Storfosna, er størrelsen på bukkenes territorier, 20-40 ha., på samme nivå som rapportert tidligere (Sempere 1980, Bjar et al. 1991, Chapman et al. 1993). Men det er fra lavtetthets-bestander i Sverige rapportert territorier opp mot 90 ha., mens det i små skogsområder i England er vist at territorier under 10 ha. er vanlige. Tar vi i betraktning den store individuelle variasjon i territoriestørrelser på Storfosna, er det klart at faktorer som oversiktighet innen territoriet (Cumming 1966), føde kvalitet (Loudon 1979) og bestandstetthet må vurderes for å få en god forståelse for variasjonen.

15 Rådyrets stedstrohet og sesong trekk

I **kapittel 14** så vi en side av rådyrenes bevegelsesmønster; størrelsen på dyrenes leveområder og territorier i de ulike sesonger. Her skal vi se på to andre aspekter; avstanden mellom de ulike områdene dyrene benytter, og graden av stedstrohet til disse områdene.

15.1 Sesongmessige trekk og stedstrohet hos andre klauvdyr

Trekk mellom ulike sommer og vinterområder er velkjent hos hjortevilt, og ofte er trekkene relatert til endringer i vegetasjonsutviklingen (f.eks. Albon og Langvatn 1992). Mens endel arter trekker over lange distanser (f.eks. caribou Edmonds 1988), kan andre trekke bare noen få kilometer (f.eks. Hvit-hale hjort, Nixon et al. 1991), mens andre igjen bare skifter intensiteten i bruken av ulike deler av det samme leveområdet.

Kjennskap til sitt eget leveområde blir som oftest ansett å være en fordel, fordi dyrene her lettere kan unnsnippe predatorer (Clarke et al. 1993), beite mer effektivt og forutse endringer i plantekvaliteten. Det bør derfor være viktig å benytte de samme områder hvert år. Men er området av dårlig kvalitet, bør det også være lønnsomt å skifte område om et bedre er tilgjengelig. Denne formen for spredning som ikke må forveksles med ungdyrenes spredning (som vi har diskutert i **kapittel 11**), er velkjent blant fugler (Andersson 1980) men lite påaktet hos pattedyr. Klauvdyr er generelt svært stedstro til sine sommer- og vinterområder (Murray 1982, Cameron et al. 1986, Sweanor & Sandegren 1989, Nixon et al. 1992), selv om områdenes kvalitet reduseres (Andersen 1991).

Her presenterer vi data fra Storfosna som undersøker dyrenes forflytninger fra vinter til kalvingsområde (geiter) og brunstområder (begge kjønn), og i hvor stor grad dyrene er stedstro til sine sommer- og vinterområder. Vi benytter avstanden mellom de ulike områdenes aktivitetssentre som en indeks for forflytning. Kun eldre dyr behandles her, åringenes forflytninger er behandlet i **kapittel 11**.

15.2 Fravær av trekk på Storfosna

Tre ulike bevegelsesmønster ble registrert på Storfosna; 1) sommerområdene var innenfor vinterområdene, 2) sommerområdene overlappet delvis med vinterområdene, og 3) sommer- og vinterområdene var adskilt.

De fleste dyrene på Storfosna hadde korte trekk mellom sine ulike sesongområder (**tabell 27**), idet det de fleste sommer og vinterområder overlappet helt eller delvis. For eldre geiter var avstanden mellom aktivitetssentrene til kalvingsområdet og vinterområdet mindre enn 400 m fra hverandre, og brunstområdene var også innenfor ca 500 m. Det var ingen signifikante årlige variasjoner. Bukkene hadde en noe større avstand mellom aktivitetssentrene til vinter og sommerområdene, alle over 500 m,

men det var ingen årlige forskjeller. Disse forflytningene var for begge kjønn alle kortere enn 800 m, som er diameteren på et gjennomsnittlig leveområde, og viser at dyrene på Storfosna i løpet av året benytter det samme område, men har ulik bruk av de forskjellige deler av leveområdet.

Bare en geit hadde klart atskilte sommer- og vinterområder. Geita etablerte dette trekket som morløs åring i 1991, og opprettholdt det samme mønster i 1992-94 da hun produserte kalver. Hennes søster hadde derimot ikke dette mønstret. Dette viser at trekkmønster ikke nødvendigvis må læres. Flere andre geiter viste tilsvarende skiftninger i aktivitetssentre, men disse hadde alle store vinterområder, og endringene i områdebruk skjedde innenfor dette området.

Kun i fem tilfeller ble det registrert at bukker trakk til vinterområder som ikke overlappet med deres territorier. Ingen bukker viste denne type vandringsmønster i mer enn ett år, og må derfor betraktes som en enkeltstående utnyttelse av temporært gode vinterbeiter.

15.3 Hjem, kjære hjem.

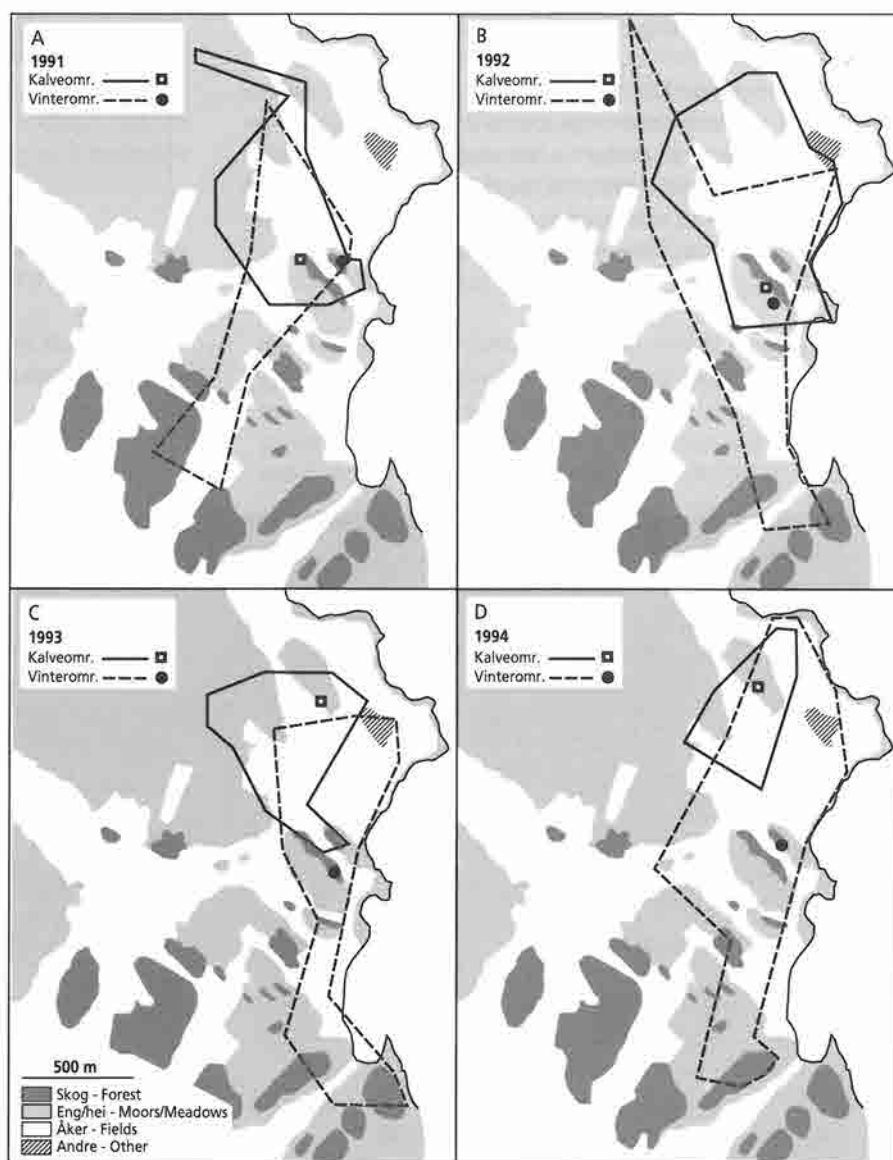
Ingen av de eldre geitene vi fulgte forlot fullstendig sitt leveområde i løpet av studiet, selv om det var ganske betydelige endringer i deres aktivitetssentre fra år til år (**figur 27, tabell 27**). I gjennomsnitt var det mindre enn 350 m mellom de påfølgende års aktivitetssentre innenfor et leveområde. Det var ingen endringer i stedstrohet i løpet av studieperioden, og det var ingen forskjell mellom bukker og geiter når det gjaldt stedstrohet. For bukkene var det fra ett år til et annet mindre enn 250 m mellom deres aktivitetssentre innenfor det samme territorium.

Innenfor sitt totale utbredelsesområde viser rådyret mange former for sesongmessige vandring, fra det Sibirske rådyrets (annen art enn det norske) trekk på opptil 200 km (Danilkin upubl. ms.), vertikale vandring relatert til snøforhold (Thor 1990) og kortere horisontale vandring i områder som mangler miljøgradienter (Strandgaard 1972, Bjar et al. 1991, Whalström & Liberg, in press). I områder hvor vinterforholdene er akseptable, velger imidlertid rådyrene å utnytte det samme området året rundt, og skifter kun intensiteten i bruken av de ulike deler av området. Men samtidig har rådyret evnen til å foreta trekk hvis forholdene endres tilstrekkelig.

Den generelle mangel på sesong trekk gjenspeiles i den store grad av stedstrohet rådyret har til sine leveområder, noe som ble påpekt av Strandgaard allerede i 1972. Det må tydeligvis være store fordeler forbundet med en slik stedstrohet. Samtidig har rådyret fleksibilitet nok til å utvide leveområdene hvis det er muligheter for temporært gode beiter. Denne type atferd må vi anta er av stor betydning i kulturlandskapet, hvor ressursfordelingen kan skifte raskt mellom år. I et såpass heterogent landskap som Storfosna kan slike endringer i leveområdet skje uten at dyrenes kjerneområder blir endret. Hva som skjer når store deler av kjerneområdene endres skal vi se nærmere på i **kapittel 17**.

Tabell 27. Avstander (i meter, gjennomsnitt \pm SD) mellom aktivitetssentre i de ulike sesongområder (V=vinterområde, K=kalvingsområde, B=brunstormråde/territoire) innen et år (Trek-kavstander), og mellom år for de samme sesongområder (Stedstrohet). - Distances moved (in meters, mean \pm sd) between the activity centers of seasonal home ranges (V = winter range, K= fawn rearing home range, B = rutting home range / territory) within the same year (migration) and between the same seasonal range in different years (fidelity).

Trek-kavstand Migration		1991	1992	1993	1994	Alle år All years
Geiter - female	V - K	350 \pm 366 (5)	271 \pm 280 (12)	309 \pm 315 (23)	392 \pm 397 (26)	373 \pm 343 (66)
	V - B	520 \pm 372 (5)	392 \pm 232 (12)	334 \pm 326 (22)	370 \pm 326 (24)	374 \pm 310 (63)
Bukk - male	V - B	739 \pm 941 (9)	317 \pm 311 (12)	483 \pm 663 (8)	538 \pm 727 (17)	511 \pm 677 (46)
Stedstrohet Site fidelity		1991-92	1992-93	1993-94	Alle år All years	
Geiter - Female	V	230 \pm 348 (5)	200 \pm 144 (7)	260 \pm 193 (15)	239 \pm 210 (27)	
	K	313 \pm 331 (8)	247 \pm 284 (19)	248 \pm 227 (24)	240 \pm 231 (49)	
	B	319 \pm 358 (8)	224 \pm 214 (19)	225 \pm 194 (22)	258 \pm 262 (51)	
Bukk - Male	V	638 \pm 767 (8)	200 \pm 138 (7)	999 \pm 1237 (5)	575 \pm 804 (20)	
	B	110 \pm 139 (10)	222 \pm 248 (9)	242 \pm 284 (12)	194 \pm 235 (31)	



Figur 27

Sesongmessige skiftninger i leveområde og stedstrohet hos en eldre geit (nr. 12) 1991-94. A=vinter - kalveområde 1991. B=vinter - kalveområde 1992. C=vinter - kalveområde 1993. D=vinter - kalveområde 1994. - Seasonal shifts and range fidelity of an adult female (no. 12) 1991-94. A=winter-fawn rearing range 1991. B=winter-fawn rearing range 1992. C=winter-fawn rearing range 1993. D=winter-fawn rearing range 1994.

16 Rågeitenes valg av leveområder i et kulturlandskap

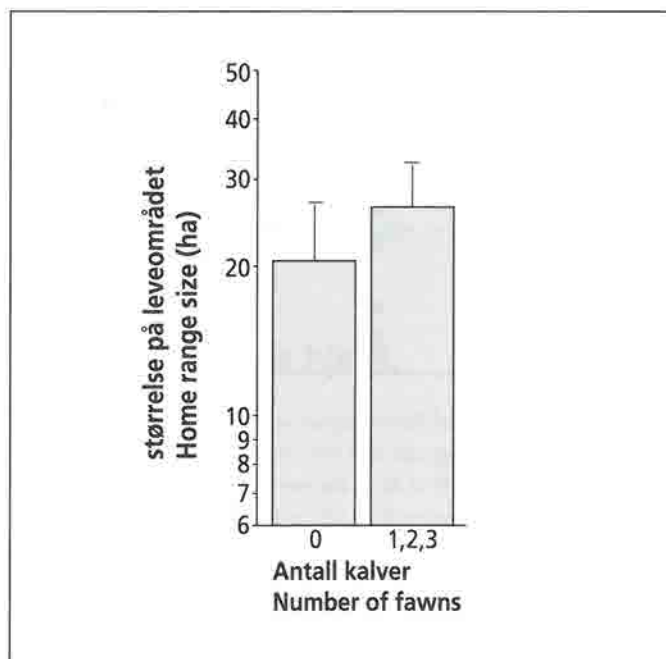
Tidligere studier av rådyr (Strandgaard 1972, Bobek 1977), konkluderer med at størrelsen på rådyrenes leveområder er bestemt av mengden mat tilstede om sommeren, og at denne dermed bestemmer bestandens sosiale bæreevne. En hypotese er at dyrene benytter et minimums område med en viss produktivitet, som inneholder nok energi ressurser (Harestad et al. 1979). Variasjoner i leveområde, kan dermed skyldes både ulike energikrav, f.eks. mellom geiter med og uten kalv, og ulikheter i produktiviteten.

Andre mekanismer kan også påvirke størrelsen på leveområdet. Vi har vist (se **kapittel 7**) at i kulturlandskapsområder kan rødreven lete systematisk etter rådyrkalver, og medføre opptil 50% dødelighet på denne aldersgruppen. For at det skal være en god strategi å gjemme sine kalver må i) rågeita søke å minimalisere informasjonen om hvor kalvene er gjemt ved å holde seg så langt som mulig bort fra den som mulig, og ii) samtidig være nær nok til å jage vekke en eventuell predator (Byers & Byers 1983). Siden begge disse forhold vil avhenge av synbarheten i terrenget, vil avstanden til kalven(e) og dermed størrelsen på leveområdet kunne avhenge av synbarheten innen leveområdet.

Habitat heterogenitet kan også være viktig for rådyrets valg av leveområde. De fleste studier har sett på effekten av habitat heterogenitet ved å se på bruken av kantvegetasjonen (Wetzel et al. 1975, Lyon & Jensen 1980, Kirchhoff et al. 1983, Laurence & Yensen 1991). Her vil vi vurdere hvordan habitat heterogeniteten påvirker størrelsen av hele leveområdet.

16.1 Variasjon i størrelse av leveområder

Totalt ble leveområdene til 35 forskjellige geiter kartlagt. Det var en klar sammenheng mellom fødetilgang og størrelsen på geiternes leveområder (**figur 28**). Men f.eks. en doubling av fødetilgangen førte ikke til en halvering av leveområdet, noe som indikerer at geitene bare delvis justerer sine leveområder i forhold til beitetilgangen. På samme tid er størrelsen sterkt påvirket av sikten i leveområdet, noe som støtter vår hypotese om at geita vil



Figur 28

Leveområde størrelse til geiter med og uten kalver på Storfosna.
- Home range size of roe deer does with and without fawns.



Om sommeren beiter geita gjerne i kantsonen, men prøver samtidig å være så nær kalven at den kan jage eventuelle predatorer unna.

ha en viss distanse til kalven. Faktisk økte leveområdestørrelsen kvadratisk med sikten. Dette betyr at diameteren på et leveområde er proporsjonal til den gjennomsnittlige distanse en kan ha fri sikt fra et tilfeldig punkt innen leveområdet. Hvis det også er viktig for geita å kunne se en predator som nærmer seg kalven, da vil avstanden til kalven også være proporsjonal til den gjennomsnittlige avstand med fri sikt innen leveområdet.

Geiter med kalver hadde signifikant større leveområder enn geiter uten kalver (**figur 29**). Antall kalver i kullet hadde imidlertid ingen innvirkning på størrelsen av leveområdet. De tyngste geitene hadde mindre leveområder enn lette, noe som antyder at tyngre geiter (i god kondisjon) er bedre i stand til å "forsvare" sine leveområder og føderessurser (selv om vi kun én gang har sett aggressiv atferd mellom geiter om sommeren), enn geiter i dårligere kondisjon. Med økende tetthet registrerte vi en økende overlapping i geitenes leveområder, noe som medførte at vi ikke fikk en reduksjon, men snarere enn økning i leveområdestørrelse med økende tetthet av dyr.

Som antatt benyttet geitene mye tid i kantsonene, mens vi ikke var i stand til å registrere noen effekt av selve habitat-heterogeniteten, muligens fordi variasjonen i heterogenitet var for liten. Ikke bare hadde vi forventet en reduksjon i leveområdestørrelse med økende grad av heterogenitet, vi skulle også forvente at rågeitene valgte sine leveområder på en måte som inkluderte flest mulig habitattyper. Det finnes imidlertid ikke metoder som kan teste hvorvidt heterogeniteten innenfor et leveområde er høyere enn hva som skulle forventes ved et tilfeldig valg av leveområde (Lyon 1983, Turner & Gardner 1990).

Mens seleksjonen av habitattyper innenfor et leveområde var tilfeldig, var det en klar seleksjon for leveområder innenfor studi-

eområdet. På dette nivået var seleksjonen for de ulike habitattyper følgende:

Barskog>Løvsog>Lynghei>Hei>Grasåkre

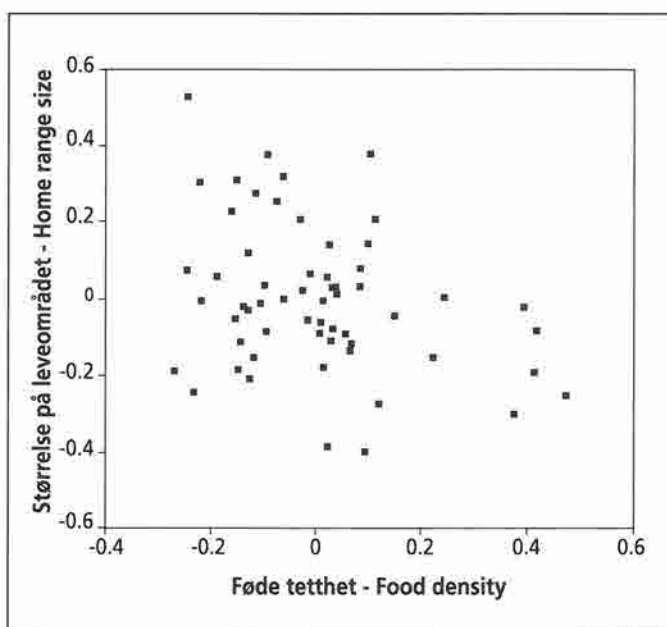
Habitattyper som ikke er signifikant forskjellige er understreket. Størrelsen på leveområdene avtok når mengden prefererte habitater innen leveområdet økte.

16.2 Kobling mellom valg av leveområder og bestandsregulering ?

Flere faktorer påvirker størrelsen på rågeitenes leveområder om sommeren, men sikten innen området forklarer en stor del av de observerte variasjoner. Tidligere studier har påpekt betydningen av at mødrene reduserer informasjonen om kalvens liggeplass til et minimum. Byers & Byers (1983) konkluderte også at distansen pronghorngeitene hadde til sine kalver, gjorde at det var energetisk mer profitabelt for coyoter å lete etter alternative byttedyrarter. Tilsvarende viser studier utført av Fitzgibbon (1990, 1993) på Thomson's gasele og cheeta, at det ikke lønte seg for predatorer å søke rundt hunndyrene. Imidlertid viser våre studier at i svært tette habitattyper, har rågeitene en svært liten avstand til sine kalver, slik at de til enhver tid er i stand til å jage eventuelle predatorer unna. I tidligere studier av rådyr (Strandgaard 1972, Cibien & Sempere 1989, Jeppesen 1989) antas det at bruken av skjul kun er relatert til dyrets egen overlevelse, og ikke til kalven. Men rødreven, som er den viktigste predator innen kulturlandskapsområdene, har ingen betydelig innvirkning på sommeroverlevelsen av rådyr, derfor må vi kunne anta at bruken av skjul, relatert til kalvens sjangse til å overleve, også er en faktor som påvirker rågeitenes habitatbruk.

Ifølge Strandgaard (1972) og Bobek (1977) skulle mengde tilgjengelig føde om sommeren bestemme leveområdestørrelse for geitene og territoriestedstørrelse for bukkene, ved at dyr som ikke greide å skaffe seg områder forlot bestanden. Bobek testet dette ved å se på sammenhengen mellom fødetilgang og bestandstetthet. Imidlertid er det kun bukkene, som utgjør mindre enn 25% av bestanden, som er territoriale, og dermed prøver å ekskludere andre bukker fra sine områder. Geitene svarer på økende bestandstetthet med å øke overlappingen og størrelsen av sine leveområder, og i løpet av hele studieperioden er det kun registrert aggressiv atferd mellom geiter én gang.

Rådyrets "hider" atferd kan påvirke fordelingen av geiter i terrenget, og dermed også bukkenes fordeling og atferd. Generelt blir det antatt at fordelingen av hunndyr er påvirket av fordelingen av ressurser, predasjon og kostnader/fordeler ved å leve i sosiale grupper (Davies 1991). For "hiders" vil et liv i sosiale grupper om sommeren føre til en tettere konsentrasjon av kalver, noe som kan øke predasjonsrisikoen. Dette kan forklare den regelmessige fordelingen av rågeiter i terrenget. I forhold til rådyret har hjortekalvene en kortere gjemme-fase, og hindene lever derfor kun isolert i en kort periode etter fødselen, før de igjen danner større sosiale grupper, noe som muliggjør et haremssystem for denne arten (Clutton-Brock et al. 1982).



Figur 29

Sammenheng mellom leveområde størrelse for eldre geiter på Storfosna og fødetetthet innen leveområdet. - Relationship between home range size for roe deer does and food density within their home ranges.

17 Hva betyr endringer innen rådyrets leveområde ?

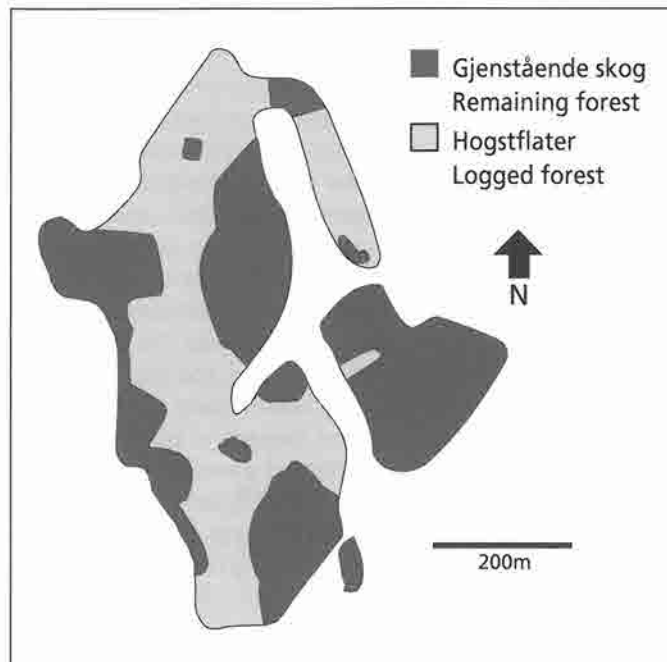
Rådyr er tolerante ovenfor forstyrrelser som orienteringsløp og jakt med kort-bente hunder (Jeppesen 1987a, Herbold 1990, Cederlund & Kjellander 1991). Det er imidlertid ingen studier som viser hvordan dyrene blir påvirket av permanente endringer i leveområdene som følge av skogsdrift.

Hvilke kort- og langsiktige effekter skogsdrift har på områdeutnyttelse til elg (Peek et al. 1976, Payne et al. 1988), wapiti (Edge et al. 1985, Witmer & deCalesta 1985, Skovlin et al. 1989, Czech 1991) og hvit-hale hjort (Tierson et al. 1985) er godt undersøkt i Nord-Amerika. Tilsvarende undersøkelser mangler stort sett for europeisk hjortevilt. I tillegg er de fleste studier gjort i store sammenhengende skogsområder, og kun et fåtall studier er utført under typiske europeiske forhold hvor vi ofte finner fragmenterte skogsområder i et kulturlandskap.

Fragmentering av skogen i mindre, isolerte bestander, har vist seg å påvirke en rekke skogslevende dyr (Wiens 1990, Zhang & Usher 1991). Isolering av bestander er ikke noe stort problem for store, mobile dyr som rådyret. Tvert imot, er slike store, åpne områder ofte viktige beiteområder for rådyr (Zedja & Homolka 1980, Aulak & Babinska-Werka 1990). Problemet er derfor ikke relatert til fødesituasjonen, men heller til tilgangen av skjul, som rådyret er svært avhengig av. Vi skulle derfor anta at forstyrrelser og habitatendringer som medfører reduksjon av skjulmuligheter vil påvirke rådyrets bruk av slike områder.

17.1 Når skjulet forsvinner

Innenfor et 24 ha. stort skogs- og åkerområde på Storfosna, ble store deler av skogen stormskadet i januar 1992, og hele området ble ryddet i 1993. Dette ga oss en mulighet til å se på de kortsiktige effektene av forstyrrelser og habitatendringer på en gruppe radiomerkede rådyr innen dette området, som hovedsakelig besto av furu, en del bjørk og noen bestander av rogn. Under oppryddingen i 1993, ble 8 ha skog fjernet, dette utgjør 50 % av det opprinnelige skogsareal (**figur 30**).



Figur 30

Forandringer innen studieområdet som følge av skogrydding. - The change in the study woodlot due to the logging operation.

Til tross for at det ikke er noen sosiale barrierer som hindrer dyrene i å utnytte områdene om vinteren, samt at det var tilgang på tilsvarende habitater i nærliggende områder, registrerte vi kun små endringer i habitatbruk, områdestørrelse og forflytninger som følge av forstyrrelser og skogavvirking (**tabell 28**). Kun en familieguppe forlot området under hogsten, men returnerte straks hogsten var avsluttet. Dyrene som sto igjen i skogen under hogsten, utnyttet de gjenværende skogsområder som skjul, men reduserte bruken av de åpne områdene på dagtid. Etter at hogsten var avsluttet var det ingen endring i områdebruk sammenlignet med før start av hogst, og lokalisering av flere aktivitetssentre utenfor skogsområdet etter hogsten må ses i sammenheng med en generelt større bruk av åkerområdene utover våren.

Tabell 28. Rådyrets bruk av skogsområder i perioden juli 1992 til april 1993 før, under og etter at 50% av tilgjengelig skog innenfor leveområdene til 4 familiegupper og 3 individer var fjernet. Forskjeller mellom de ulike perioder er beregnet ved 1-veis ANOVA. - One way ANOVA of home range variables of roe deer, four family groups and three individuals, before, during and after logging activity on Storfosna from July 1992 to April 1993.

	Før	Under	Etter	F	df	P
Skogsareal innenfor leveområdet (ha)	9.81.5	7.42.5	9.11.1	0.47	2	0.64
Prosentvis andel av skog innen leveområdet	50.610.5	58.915.5	41.510.4	0.51	2	0.61
Prosentvis andel av lokaliseringer i skog	65.57.8	53.513.9	45.311.2	0.90	2	0.43

Tidligere studier har vist at rådyr har korte fluktavstander og returnerer raskt tilbake til sitt normale leveområde etter å ha blitt forstyrret (Jeppesen 1987a, Herbold 1990, Cederlund & Kjellander 1991). I tillegg er det vist (Tierson et al. 1985) at dyrene returnerte til sine normale vinterområder til tross for stor skogavvirking. Når det gjelder reaksjonene på menneskelige forstyrrelser innenfor områdene til hjort og wapiti fant Edge et al. (1985) ingen reaksjoner på stor hogstaktivitet, mens Kuck et al. (1985) fant at mødre med kalv forlot sine sommerområder i forbindelse med mineringsaktivitet. I Danmark fant Jeppesen (1987b) at hjort som ble forstyrret flyktet i gjennomsnitt 3.5 km unna, for så å vende tilbake i løpet av 2-3 dager. Tidligere undersøkelser på elg (Andersen 1991a,b) har vist at denne arten er lite påvirket av habitatendringer innenfor sine sommerområder, og at tradisjonelle trekkruiter opprettholdes til tross for at disse har mistet sin adaptive verdi. Reinen er derimot mer påvirket av slike endringer (Skogland 1986, Chubbs et al. 1993). Men generelt synes hjortevilt å tolerere store endringer innenfor sine leveområder før disse forlates, noe som indikerer at det er av stor verdi å ha en stor grad av stedstrohet til sine områder (Clarke et al. 1993).

Mens de kortsiktige effektene av skogshogst var minimale i dette studiet, kan vi kun spekulere på de mer langsiktige effekter, men tidligere studier av wapiti (Edge et al. 1985, Skovlin et al. 1989) har funnet små langsiktige negative effekter av skogshogst, muligens fordi slike områder vil produsere godt beite etter kort tid (Takatsuki 1989). For vårt studie forventer vi de samme effekter; hogstflatene vil på kort sikt gi godt beite, og den gjenværende skogen vil gi tilstrekkelige skjulmuligheter til at det fortsatt opprettholdes en høy tetthet av rådyr, til tross for en halvering av skogsarealet innenfor dyrenes leveområder.

18 Populasjonsgenetikk hos skandinaviske rådyr

Tidligere studier i Italia, Sveits, Østerrike og Ungarn har vist at rådyr har en større genetisk variasjon enn de fleste andre klauvdyr (Hartl & Reimoser 1988, Hartl et al. 1991, Lorenzine et al. 1993). Dette har vært tolket å være et resultat av de store og levedyktige bestandene som har eksistert i sentral Europa siden istiden. Høy genetisk variasjon er ønskelig i ville bestander (Dratch & Pemberton 1992), men tidlige studier på skandinavisk rådyr har indikert liten genetisk variasjon (Gyllensten et al. 1980, Baccus et al. 1983). Den tilsynelatende mangel på genetisk variasjon er ikke overraskende når vi vet at skandinavisk rådyr var begrenset til en enkelt eiendom, Övedskloster i Skåne, på 1800 tallet, og at alle dagens norske og svenske rådyr nedstammer fra denne bestanden. Vi skal imidlertid ikke glemme at rådyr ble importert fra Danmark i 1910, og satt ut på Salsnes i Nord-Trøndelag, og er derfor høyst sannsynlig "stamfedre" til rådyrene vi har arbeidet med på Jøa (se **kapittel 7**). I Norge har hjorten vist den samme massive ekspansjon i sine leveområder i det siste århundret, og denne arten mangler fullstendig genetisk variasjon sammenlignet med andre kontinentale bestander (Gyllensten et al. 1983). Da de to tidlige rådyrstudiene bare undersøkte noen få enzymsystemer bestemte vi oss for å undersøke, ved bruk av flere enzymsystemer, nivået av genetisk variasjon hos en rekke bestander med skandinavisk rådyr.

Vevsprøver fra 71 rådyr ble samlet fra seks ulike steder i perioden 1989-91. Prøvene kom fra tre fastlandsområder, sentralt sør i Sverige (Grimsö), sentralt sør i Norge (Hedmark) og midt Norge (Sør-Trøndelag), og fra tre øyer i Midt-Norge, Storfosna (Sør-Trøndelag), Ytterøya (Nord-Trøndelag) og Mitsund (Møre og Romsdal). Ved å bruke en standardteknikk, stivelses-gel-elektroforese, undersøkte vi totalt 12 enzym-loci som tidligere hadde blitt funnet å være polymorf i andre europeiske bestander. Fire av de 12 loci viste signifikant variasjon (**tabell 29**).

Denne variasjonen, selv om den er redusert sammenlignet med hva vi finner i sentraleuropeiske bestander, er fortsatt betydelig. Den reduserte variasjonen reflekterer den historiske "flaskehals", såvel som eldre "flaskehals" gjennom koloniseringsfasen etter istiden. Faktum er at enhver gjenværende variasjon skyldes "flaskehalsens" korte varighet, og spesielt den raske ekspansjonen av bestandene i ettertid. Det er velkjent at "flaskehals" har en større effekt på antall av sjeldne alleler enn på de mer vanlige alleler, og de gjenværende alleler er de vanligste i Europa.

Disse resultatene, selv om de er basert på et mindre antall individer i hver bestand, påpeker noen interessante mønstre. Fastlands-Norge er sammenlignbart med Sverige med hensyn til genetisk variasjon og de spesifikke genfrekvenser. Sammenligningen mellom fastlands-Norge og øyene avslører at de tre øyene ikke mangler genetisk variasjon, og at det er en høy grad av variasjon i genfrekvenser mellom øyene og fastlandet. Dette indikerer at øyene ble kolonisert av et stort antall immigranter med en betydelig genetisk variasjon, men spredningen av gener mellom de ulike øyene og fastlandet har ikke vært stor nok til å hindre at genetisk drift har forekommet. Dette betyr at genflyten

Tabell 29. Genotype-frekvenser og gjennomsnittlig observert heterozygositet for de fire polymorfe loci i de seks undersøkte rådyrbestandene. - Genotype frequencies and mean observed heterozygosity for the four polymorphic loci in the six Scandinavian roe deer populations examined.

Loci	Genotype	Grimsö	Hedmark	Trøndelag	Storfosna	Mitsund	Ytterøya
ACP-1*	200/200	1	1	3	1	0	2
	100/200	6	4	4	6	1	5
	100/100	3	10	7	3	11	2
	(n)	(10)	(15)	(14)	(10)	(12)	(9)
AK-1*	-10/-10	1	3	1	0	4	1
	-100/-10	7	7	8	8	7	1
	-100/-100	3	5	5	2	1	5
	(n)	(11)	(15)	(14)	(10)	(12)	(7)
DIA-2*	118/118	0	0	0	0	0	0
	100/118	2	7	5	4	3	5
	100/100	8	8	8	3	9	4
	(n)	(10)	(15)	(13)	(7)	(12)	(9)
PEP-2*	115/115	0	3	6	4	4	4
	100/115	7	8	6	3	6	3
	100/100	4	3	1	1	1	2
	(n)	(11)	(14)	(13)	(8)	(11)	(9)
Hm		0.52	0.46	0.42	0.58	0.36	0.31

mellom øyer og fastland skjer i begrenset omfang. Denne genetiske differensieringen hos rådyrbestander skilt av fysiske barrierer har også blitt funnet i sentrale deler av Europa, hvor alpene og "jernteppet" har vært barrierer mot genflyt.

En utvidelse av arbeidet på genetisk differensiering og genflyt mellom rådyrbestander vil være til stor hjelp i utviklingen av biologiske forvaltningsstrategier, og samtidig hjelpe til med å kartlegge den historiske spredningen av rådyr i Norge.

19 Forvaltning av rådyr i kulturlandskapsområder

19.1 Rådyrbestandenes vekstevne - høstingsgrunnlaget

Undersøkelsen viser at rådyrbestander i kulturlandskapsområder kan ha en vekstrate opp mot $\lambda=2.0$, og dermed dobles i løpet av ett år. Dette gjelder imidlertid i områder hvor rødreven mangler, og hvor tettheten av dyr er moderat. Det ble imidlertid funnet klare endringer i endel bestandsdynamiske faktorer så som økt tidlig kalvedødelighet og nedgang i andel kalveproduserende geiter.

Kalvedødeligheten de 5 første dager etter fødsel kan utgjøre opptil 80% av dødeligheten fram mot høsten. Geitenes kondisjon og de klimatiske forhold i kalveperioden vil derfor i stor grad påvirke bestandenes vekstevne. Rådyrgeitene har en svært høy investering i produksjon av kalver og i den påfølgende dieperioden, og vil av den grunn være svært følsomme for endringer i tilgang på høykvalitets beite. Reduksjoner i beitetilgang kan skyldes både økninger i tetthet av dyr, og fysiske endringer av dyrenes beitebiotoper. I vår undersøkelse har vi i studieperioden hatt en nærmere 4-dobling av bestandstettheten, men allerede i 1992, ved moderate tettheter av dyr registrerte vi en økning i dødelighet blant kalver den første måneden. Dette indikerer at i åkerlandskap dominert av grasproduksjon, inntreffer tetthetsavhengige faktorer når bestandstettheten overstiger 10-15 dyr pr. km². Dette støttes av undersøkelsene på Jøa, hvor tettheten var lav, og hvor en svært liten andel av kalvene døde av andre årsaker enn rødrev-predasjon.

19.2 Hvordan registrere bestandenes vitalitet?

Undersøkelsen viste at til tross for en vintertetthet av dyr opp mot 40 dyr pr km² var det mindre endringer i dyrenes vintervekter. Generelt er det for rådyr funnet at de voksne dyrene i gode beiteområder har evnen til å opprettholde stabile kroppsvekter, til tross for høye tettheter av dyr. Et annet kjennetegn i gode områder er at kalver og åringer har en rask vekst, og kan oppnå 70% og 95% av voksenvekten i løpet av sin første og andre vinter, henholdsvis. Imidlertid er det blant disse årsklasser vi først kan registrere vektendringer som følge av redusert beitetilgang. En redusert vektøkning på åringer vil medføre at en mindre andel av denne årsklassen vil produsere kalver som 2-åringer. Ved moderate tettheter, og gode beiteforhold kan opptil 90-100% av 2-åringene produsere kalver (og like mange kalver som de eldre geitene). Det synes derfor klart at endringer i denne årsklassens produksjonsevne i vesentlig grad vil påvirke bestandens vekstevne. Det vil derfor være et bra mål på en bestands vitalitet å registrere forholdet mellom voksenvekt og åringsvekt i jaktmaterialet.

I områder hvor slaktevekter ikke er tilgjengelige, bør det undersøkes hvorvidt det er mulig å generelt relatere kjevevekst til kroppsvekst, slik at målinger av kjeveutviklingen kan avspeile dyrenes vekstmønster.

Det ble registrert relativt små endringer i antall produserte kalver pr. geit i studieperioden. Dette betyr at ovarieanalyser av rådyr, hvor avlesninger av antall befruktninger er det primære mål, er relativt lite følsom for endringer i bestandens vitalitet og vil kreve et betydelig antall prøver før reelle endringer kan fastslås. Ovarieanalysene kan imidlertid benyttes til å undersøke andelen reproduserende geiter i aldersgruppene < 2 år og eldre geiter. Dette kan være en mer robust metode, selv om den kan være beheftet med endel feilkilder. Vi vet blant annet ikke hvor mange av parringene som leder til levedyktig kalv. I endel bestander i England kan opptil 10-15% av geitekalvene ovulere, uten at dette leder til produksjon av levedyktig avkom. Det kan derfor være stor forskjell mellom andel åringsgeiter som ovulerer, og andel 2-åringer som produserer kalv.

En annen metode for å registrere bestandens produksjonsevne, vil være å registrere antall kalver pr. geit om høsten. Her bør man registrere både antall kalver pr. kalveførende geit og antall kalver pr. geit, noe som også vil inkludere åringsgeiter. Har man begge disse estimat, og samtidig kunnskap om hvorvidt bestanden øker eller avtar (noe som vil påvirke andelen åringsgeiter i materialet), kan man på en relativt presis måte vurdere det årlige vekstpotensialet. Denne metoden kan gjennomføres før jakten starter, og dermed danne basis for årets avskyting.

Innen vårt studieområde på Storfosna gjennomførte vi estimeringer av totalt antall dyr om våren, ved å telle umerkede og merkede dyr vi så fra vei. I vårt tilfelle var dette en meget presis metode fordi vi til enhver tid hadde mellom 30 og 50% av bestanden merket med synlige sendere. Basert på våre erfaringer finner vi at det er en relativt stor variasjon i andel av dyrene som blir observert de ulike dager, og antall observasjonsdager bør derfor ikke være mindre enn fem. De samme områder må observeres hver dag, til samme tidspunkt og under samme værforhold. I gjennomsnitt, basert på 5 tellerunder, observerte vi i 1991 og 1992 32% av den totale bestand, mens 44% av den totale bestand ble registrert i 1993 og 1994. Denne økningen fra perioden 1991/92 til 1993/94 kan forklares med at en større andel av dyrene var energetisk stresset på grunn av de høye tettheter av dyr, og dermed eksponerte seg mer på åpne beiteområder. Andelen dyr som observeres vil selvfølgelig variere med topografi, mengde åpne beiteområder, tetthet av veinett o.l., men i åpne kulturlandskapsområder kan våre registreringer av andel dyr i det minste gi en pekepinn om hvor stor andel av den totale bestand man observerer.

19.3 Hva kjennetegner et godt rådyrområde?

Et fragmentert landskap bestående av små skogsområder omkranset av grasåkre, hei og eng, vil tilfredsstille de ulike krav til biotoper rådyrene setter, fra god tilgang på beite i åkerområdene om vinteren, til gode skjulbiotoper for kalvene tidlig på sommeren. Lett tilgang på skjul til alle årstider, og produktive kantsoner med høykvalitetsbeite om sommeren.

Våre undersøkelser har vist at i et slikt område kan tettheten av dyr holdes på opptil 40 dyr pr. km². Ved slike tettheter vil man imidlertid ha betydelige tetthetsavhengige effekter på vekstev-

nen til bestanden, samtidig som presset på naturgrunnlaget blir høyt. Tettheter noe under dette bør derfor være en målsetning.

Den viktigste biototypen i et slikt landskap er utvilsomt grasåkrene. Dette er en biotype hvor ressursene fornyes hvert år uavhengig av beitepress. Tilgang på slike områder er derfor av vital betydning for at dyrene skal greie å opprettholde sin kroppskondisjon, og dermed produksjonsevne. I kulturlandskap hvor kornproduksjon dominerer, og dyrene er nødt til å finne meste parten av vinterbeitet i feltsjiktet (lyngarter er her viktige), vil man ikke kunne greie å ha stabile bestander med tettheter opp mot de vi har registrert i vårt område. Dette demonstreres tydelig ved undersøkelser i andre områder, hvor tilgangen på grasåkre er mer begrenset. Det er derfor en forutsetning for etablering av tette rådyrbestander at det ikke gjennomføres høstpløying av åkrene.

Selv om det nå er godt dokumentert at predasjon kan forårsake store tap av kalver hos våre hjorteviltbestander, har det likevel ofte vært uklart om predasjonen er additiv eller om predatorer tar kalver som ellers ville omkommet av andre årsaker. For rådyrets vedkommende er det nå klart at predasjonen er additiv. Opptil 80% av kalvedødelighetene fram mot 3 måneders alder skjer i løpet av kalvens 5 første dager. I denne aldersgruppen tar reven et svært lite antall kalver. Rådyrets hider-strategi fungerer godt fram til kalvene er ca 10 dager gamle. Ved denne alder er det meste av den naturlige dødeligheten overstått, og kalver som prederes etter denne alder har ellers en stor sjangse til å vokse opp. Foreliggende data synes å antyde at rødreven i det minste er i stand til å hindre betydelig vekst i en rådyrbestand. Hvorvidt rødreven har den samme innflytelse i mer tette bestander av rådyr er uvisst, men i områder hvor man vil satse på å høste av tette rådyrbestander, må rødrevens innvirkning på vekstevnen vurderes.

19.4 Krav til størrelsen på et forvaltningsområde

Prøveordningen med en kvotefri rådyrjakt innenfor områder på mer enn 500 ha, trådte i kraft i endel områder fra 1994. Er størrelsen på dette arealet tilfredsstillende? I kulturlandskapsområder med tilfredsstillende biotoper (se 19.3), er svaret ubetinget ja. Våre undersøkelser viser at man innenfor et slikt område kan ha en høstbar bestand på over 200 dyr, som alle kan finne tilfredsstillende biotoper til de ulike tider av året. Man kan innenfor et slikt område ha muligheter for dannelse av stabile klaner på vinterstid, samtidig som 15-20 territorielle bukker og 25-35 kalveproduserende geiter kan finne sommerområder.

I såpass tette bestander antyder våre resultater at spredningen av ungdyr ut av området vil være liten. Hvis andelen dyr som forlater området er inverst relatert til tettheten, har dette stor forvaltningsmessig betydning. Godt forvaltede områder kan greie å holde en stabil høy bestand, uten at en stor del av dyrene forlater området til fordel for områder som med lavere tetthet grunnet feilaktig forvaltning.

Våre resultater er representative for et kulturlandskap. I innlandsområder med en mer variert topografi, større sesongmessige og

geografiske variasjoner i snødybde og klima, vil sannsynligvis rådyrene benytte langt større områder enn det vi har sett i dette studiet. Sesongmessige trekk vil være vanlige, beitegrunnlaget vil generelt være dårligere, vinterdødeligheten høyere, og muligheten for å oppnå så tette bestander at spredningen av dyr blir inverst tetthetsavhengig er liten. I slike områder vil forvaltningsområder på 5 km² ikke være tilstrekkelige.

19.5 Avskytningsstrategier

Et generelt trekk ved rådyret, er at det er relativt langtlevende (ca 10 år) i forhold til sin størrelse, og at geitenes produksjonsevne opprettholdes i mange år. Dødeligheten blant de eldre dyr er lav, og endres ikke vesentlig selv om tettheten øker. Selv om ikke bestandens vekstevne er like følsom for endringer i overleven blant eldre dyr som f.eks. elg, betyr generelt endringer i voksenoverlevelse 3.5 ganger mer for bestandens vekstevne enn endringer i kalveoverlevelse (11 ganger mer for elg). Dette betyr at rådyrbestandene er mindre følsomme for en økt avskyting av eldre geiter, enn en tilsvarende bestand av elg. Imidlertid bør det i enhver avskytningsplan søkes å holde avskytingen av eldre geiter så lav som mulig.

Våre undersøkelser har vist at rågeitene er svært fleksible i valg av strategier i parringstiden. Til tross for at rågeita brunster kun en gang hvert år, er det i alle undersøkte bestander en svært høy andel av geitene som produserer kalv. Det faktum at opptil 50% av geitene foretok såkalte "brunstekskursjoner" i parringstiden, viser at det finnes mekanismer som kan oppveie en lav relativ tetthet av bukker, f.eks. som følge av hard bukkejakt. En annen faktor som også kan dempe effektene av en stor avskyting av eldre bukker, er det faktum at unge bukker fullt ut er i stand til å reproducere. Av 26 parringer observert på Storfosna hvor bukker med kjent alder var involvert, ble 10 utført av bukker som var 2 år eller yngre.

Generelt bør imidlertid avskytingen være størst blant de yngste aldersgruppene. I jaktperioden vil det være mulig å skille kalver fra andre aldersgrupper, mens åringer og voksne praktisk talt ikke kan skilles. Unntaket her er selvfølgelig åringbukker med dårlig geviropsats tidlig i jakta. Imidlertid finnes mange eksempler på at åringbukker fremstår som sekstaggere, og vanskelig kan skilles fra de eldre kapitalbukkene.

Det hersker ingen tvil om at i kulturlandskapsområder med høye tettheter av dyr, kan bestandene jaktes så hardt at det fører til lokal utryddelse, med mindre det gjennomføres tilfredsstillende forvaltningsplaner. Uansett forvaltningsplan, vil det imidlertid være riktig i områder som er lett jaktbare (noe som er typisk for områder med høy tetthet på grunn av det fragmenterte landskapet), å avgrense endel mindre skogsområder hvor det ikke tillates jakt. Disse områdene vil tjene som "bufferområder", og langt på vei hindre lokal utryddelse. Tilsvarende strategier er med stort hell benyttet i forvaltningen av hvit-hale hjort i USA.

20 Forvaltningsmessige tilrådinger og forskningsbehov

Rådyret er Norges mest tallrike hjortevilt, og de siste par år har antall felte dyr langt oversteget 50 000 individer. Kjøttavkastningen er på samme nivå som for hjort, og 3-4 ganger høyere enn for villrein. Rådyret er også den arten som etterstrebes av flest jegere; hele 35% av jegerne som løste villtrygdavgiftskort i sesongen 1993/94 jaktet rådyr. Samtidig er det grunn til å anta at potensialet for en langt større bestand av rådyr er tilstede i mange områder. Hvorfor er da ikke rådyret gitt den samme "status" i forvaltningssammenheng som de øvrige hjorteviltarter?

Årsakene til dette er flere:

1. Inntil nylig, generelt liten interesse for rådyrjakt.

Med unntak av en del sentrale øst- og sørlandsområder, har jegerne interesse for rådyrjakt vært beskjeden. Dette skyldes god tilgang på jakttilbud på de øvrige hjorteviltarter, og samtidig en dårlig tilrettelegging av rådyrjakta generelt. Den økende bestand av rådyr de siste 5-6 år har imidlertid fått en stor andel av jegerne til å interessere seg for denne arten, samtidig som stadig flere jaktrettighetshaverne har innsett at rådyret også utgjør en betydelig økonomisk ressurs.

2. Rådyret er lite "økonomisk kontroversiell".

Sammenlignet med elg og hjort, har rådyret forårsaket små skader på skog og innmark, og utbetalte erstatninger for rådyrskader gjelder hovedsakelig skader på grønnsaker, frukttrær og prydevekster i et fåtall områder. Selv om antall trafikkdrepte rådyr langt overstiger tilsvarende tall for elg (3 000 vs 1 500 i 1992/93), er de personmessige skader og økonomiske konsekvenser generelt betydelig mindre.

3. Færre valgmuligheter for forvaltningsstrategier.

Ingen er i dag i tvil om at en av de viktigste årsaker til den kraftige veksten i våre elg- og hjortestammer skyldes rettet avskyting. En forutsetning for en slik forvaltningsstrategi er selvfølgelig at jegerne har mulighet til å skille mellom de ulike type dyr i de perioder hvor uttaket skjer. Hos rådyr kan vi i beste fall skille mellom voksne bukker, voksne geiter og kalver. Å plukke ut åringsdyr under jakten er umulig, likeså uttak av svært gamle individer. Det kan for den enkelte jeger endog være vanskelig nok å skille bukker fra geiter sent i jakten, hvor bukkene har felt geivret, og sent på året kan det også være vanskelig å skille kalver fra øvrige dyr. Spesielt gjelder dette hvis kalven kommer allene på post, noe som kan skje både under drivjakt og jakt med hund. Mulighetene for en rettet avskyting er derfor mindre for rådyr enn for de øvrige hjorteviltarter.

4. Store årlige variasjoner i bestandstetthet.

Vintre med stor snøakkumulasjon forårsaker ofte en stor vinterdødelighet, og opptil 40% av dyrene kan dø i enkelte vintre (Cederlund 1982). I tillegg kan predasjon fra rødvov og gaupe gjøre store innhogg i bestandene. Holdningen til rådyrforvaltning avspeiler ofte disse forhold; skyt så mye som mulig i år hvor det er gode bestander, slik at vi utnytter dyrene før vinterdødeligheten setter inn.

Etter at viltlovens § 16 ble endret i 1993, er det fra 1994 igangsatt en forsøksordning med kvotefri rådyrjakt i en del fylker. Denne ordningen skal evalueres i 1998. Ordningen går i korthet ut på at det innenfor godkjente vald på mer enn 5 000 daa kan utøves rådyrjakt uten fellingstillatelser, men enkelte fylker krever en godkjent driftsplan. I følge handlingsplanen "Forvaltning av hjortevilt mot år 2000" (DN 1995), er hensikten at det "skal utvikles et forvaltningssystem for rådyr som i størst mulig grad forener målsettinger om en økt, men biologisk forsvarlig beskatning og et bedret jakttilbud".

Selv om handlingsplanen hevder at "nøkkelen til bedre utnytting og tilbud av rådyrjakt går gjennom økt grunneiersamarbeid og bedre tilrettelegging for jakt på større enheter..", vil vi påpeke at dette bare bør være en del av den totale forvaltningsstrategi. Etter vår mening gjenstår det fortsatt å skaffe tilstrekkelig kunnskap om de biologiske ressurser som skal forvaltes, slik at man på et bedre grunnlag kan vurdere effektene av miljøforhold (hovedsakelig klimaforhold og predasjonstrykk), de ulike viltstelltiltak og avskytningsstrategier.

Vi vil derfor nevne en del områder hvor en økt forskningsinnsats kan gi et bedre grunnlag for en mer presis forvaltning, samtidig som vi vil påpeke betydningen av økt kunnskap på en del felt som det i fremtiden vil være behov for.

A. Inventering av rådyrbestanden

En forutsetning for all forvaltning av hjorteviltbestander er at man har kjennskap til antall dyr man forvalter, alternativt, at man har et mål på hvordan bestanden endrer seg fra et år til et annet avhengig av avskytningsstrategi. Det hjelper ikke å ha klare strategier på %-vis fordeling av dyr av de ulike kategorier i uttaket, så lenge man ikke kjenner bestandstettheten. I en bestand som underbeskattes sterkt kan det felles 100% geiter uten at dette påvirker vekstevnen til bestanden nevneverdig. I mange miljøer er det fortsatt holdningen at en rådyrbestand ikke kan overbeskattes, og at hovedproblemet er at man høster for lite. Dette er en klar misforståelse, som dessverre ofte kan hindre en fornuftig langsiktig forvaltning.

I en del avgrensede områder har man gjennomført tellinger av rådyr på utmark om våren, ved at man hvert år kjører de samme veier og teller antall dyr man kan se fra veien. Man får på denne tiden også et inntrykk av andel bukker i bestanden. Problemet med denne metoden er at værforholdene i stor grad påvirker rådyrenes bruk av slike åpne områder, noe som kan gi store årlige variasjoner i antall registrerte dyr uten at dette nødvendigvis reflekterer den egentlige bestand.

Utlekking av flater for tellinger av pellethauger.

Dette er en metode som i korthet går ut på å legge ut prøveflater i terrenget, for deretter å telle opp alle pellethauger fra rådyr innenfor rutene. Metoden er benyttet i flere land, og senest i Sverige, med godt resultat (Cederlund & Liberg 1995). Metoden forutsetter at man vet:

- antall pellethauger rådyret produserer pr. dag,
- at rådyrene er stasjonære innenfor området hele året
- antall dager pellethaugene er akkumulert over.

Det siste punktet kan løses ved at man merker faste flater i terrenget, og at disse prøveflatene ryddes for all rådyrmøkk sent på høsten like før første snøfall. Dette er mer arbeidskrevende, men vil samtidig gi et mer presist estimat. Hvis den foreslåtte prøveordning for rådyrforvaltning gjennomføres i større målestokk etter 1998, mener vi dette er en metode som kan være velegnet innenfor klart avgrensede områder som har klare målsettinger for sin avskyting. Problemet med metoden rent statistisk, er at den gir et estimat uten noen form for varians. Dette gjør det selvfølgelig vanskeligere å vurdere presisjonen i estimatet.

“Råobs” – Telling av rådyr under jakt.

Innenfor områder hvor organiseringen av jakta er god, og hvor det ofte er de samme jaktlag eller enkeltpersoner som jakter på de samme områder år etter år, ligger alt vel til rette for å prøve ut tilsvarende rapporteringssystem som “sett-elg”. Noe avhengig av jaktform, vil værforholdene kunne påvirke rådyrenes observerbarhet en del, men dette er allikevel en metode som bør vurderes.

B. Rettet avskyting av rådyr

Rådyrgeita har et stort produksjonspotensiale (**kapittel 3**), og er langtlivende i forhold til sin størrelse. I tillegg er rådyret i de fleste områder polygame, og bukkene har muligheter til å parre mer enn en geit. Det er derfor muligheter til å øke antall felling av rådyr ved å rette avskytingen mot bukker og kalv, selv om vekstraten i en rådyrbestand er mindre påvirket av endringer i overlevelsen til produksjonsdyrene sammenlignet med f.eks en elgbestand (**kapittel 19**).

Beregninger utført av Cederlund og Liberg (1995) viser at det største uttak av en bestand oppnås hvis 85% av dyrene er kalver, og bukk utgjør 90% av uttaket av eldre dyr. Dette er selvfølgelig hverken en ønskelig eller praktisk gjennomførbar forvaltningsstrategi. Mer gjennomførbart er imidlertid en avskyting av 60 % kalv, noe som i følge Cederlund & Liberg (1995) vil gi muligheter for 60% voksen bukk blant de voksne dyrene.

Fra flere steder i Norge og Sverige uttrykkes det nå fra jegerhold bekymring over effektene av den intensive bukkejakten. I enkelte områder har man i flere år hatt over 70% bukk blant eldre dyr i avskytingen, og forutsatt at jakten har beskattet bestandene i forhold til tilveksten, kan dette gi en så skjev kjønnsfordeling at det går ut over bestandens produksjonsevne. Når vi vurderer uttaket av bukk, må vi også huske på at bukkene generelt har en noe høyere naturlig dødelighet enn geitene (**kapittel 3**).

Det vil være en styrke for en fremtidig rådyrforvaltning å skaffe mer kunnskap om effektene av en rettet avskyting.

C. Rådyrets spredningsbiologi og sesongmessige vandringer

Vi har tidligere i **kapittel 11** beskrevet rådyrets spredningsatferd innen vårt studieområde. Vi har også drøftet disse resultatene i forhold til tidligere undersøkelser på andre hjortedyr, og satt en del spørsmålsteget ved tidligere etablerte “sannheter” når det gjelder sammenhengen mellom bestandstetthet og spredningsatferd.

Det er ingen tvil om at en rådyrbestand kan beskattes for hardt, noe som kan føre til store variasjoner i tetthet innenfor et begrenset geografisk område. Hvordan de individuelle rådyr vil reagere på slike tetthetsvariasjoner, gjennom utvandring av ungdyr eller skifte av leveområder, er fortsatt ukjent. Hvis spredningsraten er høy og tetthetsavhengig, vil ledige områder raskt fylles opp. Dette vil medføre at enkelte grunneiere kan skyte hardt på sin egen bestand, og samtidig få tilførsel av dyr fra nærliggende områder, noe som igjen vil vanskeliggjøre andre grunneieres målsetting om å oppnå en stabil høy bestand.

Hvis på den andre siden spredningsraten er lav og invers tetthetsavhengig (noe vi har grunn til å tro), vil lokal overbeskatning av rådyrstammen ikke kompenseres med en større innvandring, og det vil derfor ta tid før en høy tetthet igjen kan etableres. Det finnes i dag ingen informasjon om rådyrets spredningsatferd i lavtetthetsbestander i innlandet. Slike data kan lett skaffes fra radiomerkede dyr i ulike habitat og fra ulike tettheter. Manipuleringseksperimenter vil her være særlig aktuelt.

Rådyr i kystområder med milde vintre viser generelt ingen klare sesongmessige trekk, antagelig på grunn av mangel på økologiske gradienter å følge. Det er imidlertid kjent at også rådyr i kulturlandskapsområder i Sør-Norge har regelmessige sesongvandringer. Hvor lange og regelmessige slike trekk er, samt hva det er som utløser trekkene, vil ha en betydelig innvirkning på forvaltningsstrategien. I de mest ekstreme tilfeller kan den samme trekkende bestanden bli jaktet på innenfor flere ulike jaktområder, og hvor hvert jaktområde tror de jakter på “sin egen” bestand. Av stor betydning er å vite når trekket fra sommer til vinterområdet starter, og når dyrene ankommer vinterområdene. Kan grunneiere som investerer i foringstiltak om vinteren høste av “sine egne” dyr, eller blir de høstet på andre jaktområder? Er trekket en respons på fødesituasjonen, eller må vi også ta i betraktning at dette kan være en anti-predator strategi?

D. Rådyr og rovdyr

Få felter innen økologien er mer omdiskutert enn temaet rovdyr-byttedyr, spesielt gjelder dette om jaktbare arter er involvert. I Norge har vi et økosystem hvor mellomstore og store rovdyr kan forventes å ha en begrensende eller regulerende virkning på byttedyrbestandene. Rødreven og gaupe har det til felles at de er generalister, og at tilgangen på alternativ føde dermed vil forårsake store variasjoner i predasjonen på de enkelte arter. Ved å registrere predator-byttedyr interaksjonene gjennom smånagersykluser vil vi oppnå kunnskaper om hvilke faktorer som begrenser de ulike artenes bestandsvekst, og om interaksjoner mellom artene oppover i økosystemet, fra smånagere, hare, rådyr, rødrev og opp til gaupe.

Av mer konkrete problemstillinger kan nevnes:

- Sammenligne betydning av predasjon på rådyrkalver i forhold til andre mortalitetsfaktorer (sult, sykdom, jakt etc.), og undersøke i hvor stor grad predasjonen er kompensatorisk eller additiv. Dette bl.a. ved å måle tap til predasjon ved ulike tettheter av rødrev.
- Undersøke sammenhengen mellom tilgang på alternative byttedyr for rødrev og gaupe, og predasjonsraten på rådyr. Her er tilgangen på smånagere og hare et sentralt punkt.

- Er det trekk ved rågeita som har betydning for overlevelsen til hennes avkom. Dette med hensyn på forsvar, årvåkenhet m.m.
- Hvilken sammenheng er det mellom fødselsynkronitet og predasjon. Med andre ord - er predasjonsraten innen en sesong tetthetsavhengig eller tetthetsuavhengig.
- Hva er bestemmende faktorer for kjønns-skjev predasjon på rådyrkalver.
- Finnes det individer av rødrev og gaupe som temporært spesialiserer seg på rådyr.
- Hvilken betydning har god tilgang på rådyr for revens og gaupas egen produksjonssuksess.

E. Interaksjoner mellom rådyr og andre viltarter

Rådyret kan påvirke andre viltarter gjennom næringskonkurranse, konkurranse om leveområde, og gjennom sykdomssmitte. I Norge gjennomføres det i dag et studie vedrørende beitekonkurranse mellom hare og rådyr. Bakgrunnen for dette studiet er observasjoner om at i områder hvor rådyret etablerer høye tettheter, avtar harebestanden drastisk. Foreløpig kjenner vi ikke årsaksforholdet. Imidlertid vil det være av stor generell interesse å få undersøkt hvorvidt trypsin-hemmer hypotesen til Seldal, Andersen & Høgstedt (1994) kan være en aktuell forklaringsmodell. I såfall vil dette ha store konsekvenser for våre betraktninger om samspillet mellom de ulike viltarter.

Selv om rådyret stadig etablerer seg i nye områder på Vestlandet, er det fortsatt en del ubesatte områder, og i en del av disse områder er det stor interesse for å introdusere rådyret. Enkelte frykter imidlertid konkurranse med de stedegne hjortestammene. Av de øvrige hjorteviltarter, er det mest nærliggende å tro at rådyret kan konkurrere næringsmessig nettopp med hjorten. Hvorvidt det også kan være konkurranse i form av leveområde og parasitoverføringer vet vi ikke, men dette er forhold det vil være av interesse å undersøke nærmere. Generelt vil en bedre kartlegging av parasittfaunaen til alle våre hjorteviltarter være av interesse og betydning. Vi vet fra Nord-Amerikanske studier at parasitoverføringer fra hvit-halehjorten til elg, har medført kraftig nedgang i elgbestanden.

F. Effekter av ulike viltstell-tiltak

Vinterforing av rådyr har et stort, og økende omfang både i Norge og Sverige, men hittil er det ikke undersøkt på en skikkelig måte hvilke effekter denne utforingen har på rådyrbestanden. Erfaringer fra Tyskland gjenspeiler hva som kan skje i ekstreme tilfeller hvor vinterforing gjennomføres i så stort omfang at tettheten av rådyr blir så stor at skadene på øvrig vegetasjon blir store. På den annen side er det i Norge flere områder hvor store snømengder vanskeliggjør rådyrets mattilgang, slik at vinterforing i enkelte tilfeller er en nødvendighet. Relevante spørsmål som fortsatt er ubesvart er; trekker foringsplasser til seg dyr fra omkringliggende områder?, hvordan er overlevelse og produksjonsevne til vinterfórede dyr sammenlignet med dyr som ikke har tilgang på foringsplasser?, hvordan er predasjonsrisiken til dyr som samles rundt faste foringsplasser?. Slike spørsmål kan besvares ved å radiomerke dyr på vinterforingsplasser og følge den påfølgende dødelighet, produksjon og spredningsatferd.

G. Økte rådyrbestanders innvirkning på skadeomfang

I Sør-Sverige er rådyret i en del områder betraktet som en større skadegjører i furuskogen enn elgen. Liknende tilstander har ennå ikke blitt rapportert her til lands, annet enn rent lokalt. Imidlertid er det større oppmerksomhet og usikkerhet med hensyn til hvilke effekter tette rådyrbestander i kulturlandskapsområder har på skader på åker og grønnsaksproduksjon. Det er nettopp i slike områder at rådyret har et stort produksjons- og høstningspotensiale, og i en rekke kystområder er det nå en bevisst satsing på utnyttelse av rådyret som kjøttressurs, rekreasjonsobjekt og trivselselement i kulturlandskapet. For de grunneiere og grunneierlag som ønsker å satse aktivt på en bedre utnyttelse og tilrettelegging av rådyrjakt, vil det i slike områder være av betydning å ha kunnskap om hva den "økonomiske bæreevne" er.

21 Litteratur

- Aebischer, N. J., Robertson, P. A. & Kenward, R. E. 1993. Compositional analysis of habitat use from animal radio-tracking data. - *Ecology*, 74:1313-1325.
- Albon, S. D. & Langvatn R. 1992. Plant phenology and the benefits of migration in a temperate ungulate. - *Oikos*, 65:502-513.
- Albon, S. D., Clutton-Brock, T. H. & Langvatn, R. 1992. Cohort variation in reproduction and survival: implications for population demography. - I: *The Biology of Deer*, Brown, R. D. red. New York: Springer Verlag. s. 15-21.
- Albon, S. D., Staines, H. J., Guinness, F. E. & Clutton-Brock, T. H. 1992. Density dependent changes in the spacing behaviour of female kin in red deer. - *J. Anim. Ecol.*, 61:131-137.
- Aldredge, A. W., Deblinger, R. D. & Peterson, J. 1991. Birth and fawn bed site selection by pronghorns in a sagebrush-steppe community. - *J. Wildl. Manage.*, 55:222-227.
- Allen, S. H. & Sargeant, A. B. 1993. Dispersal patterns of red foxes relative to population density. - *J. Wildl. Manage.*, 57:526-533.
- Andersen, R. 1991. Habitat deterioration and the migratory behaviour of moose (*Alces alces* L.) in Norway. - *J. App. Ecol.*, 28:102-108.
- Andersen, R. 1991. Habitat changes in moose ranges: effects on migratory behaviour, site fidelity and size of summer home range. - *Alces*, 27:85-92.
- Andersson, M. 1980. Nomadism and site tenacity as alternative reproductive tactics in birds. - *J. Anim. Ecol.*, 49:175-184.
- Armstrong, E., Euler, D. & Racey, G. 1983. Winter bed site selection by white-tailed deer in central Idaho. - *J. Wildl. Manage.*, 47:880-884.
- Aulak, W. & Babinska-Werka, J. 1990. Preference of different habitats and age classes of forest by roe deer. - *Acta Theriol.*, 35:289-298.
- Aulak, W. & Babinska-Werka, J. 1990. Use of agricultural habitats by roe deer inhabiting a small forest area. - *Acta Theriol.*, 35:121-127.
- Austrheim, G. 1995. Vegetasjon på Storfosna, Sør-Trøndelag. Vegetasjonskartlegging og biomassemåling som grunnlag for studier av rådyr. - NINA Fagrapport, 9:1-36.
- Autenrieth, R. E. 1986. Antelope-feral horse-livestock range relations. - Idaho Department of Fish and Game, Final Report Project W-160-R, 1-85.
- Baccus, R., Ryman, N., Smith, M. H., Reuterwall, C. & Cameron, D. 1983. Genetic variability and differentiation of large grazing mammals. - *J. Mamm.*, 64:109-120.
- Barrett, M. W. 1981. Environmental characteristics and functional significance of pronghorn fawn bedding sites in Alberta. - *J. Wildl. Manage.*, 45:120-131.
- Barrett, M. W. 1984. Movements, habitat use and predation on pronghorn fawns in Alberta. - *J. Wildl. Manage.*, 48:542-550.
- Barrette, C. 1991. The size of axis deer fluid groups in Wilpattu national park, Sri Lanka. - *Mammalia*, 55:207-220.
- Bartmann, R. M., White, G. C. & Carpenter, L. H. 1992. Compensatory mortality in a Colorado mule deer population. - *Wildl. Monogr.*, 121:1-39.
- Berger, J. 1978. Group size, foraging and antipredator plays: an analysis of bighorn sheep decisions. - *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 4:91-99.
- Bideau, E., Gerard, J. F., Vincent, J. P. & Maublanc, M. L. 1993. Effects of age and sex on space occupation by European roe deer. - *J. Mamm.*, 74:745-751.
- Bjar, G., Selås, V., Lund, L. O. & Hjeljord, O. 1991. Movements and home range dynamics of roe deer, *Capreolus capreolus* L., in southeastern Norway. - *Fauna norv.*, Ser. A 12:12-18.
- Bjerke, J., Aanes, H. & Hoel, A. 1990. Vegetasjonskartlegging og biomasseestimering på Storfosna.
- Bobek, B. 1977. Summer food as the factor limiting roe deer population size. - *Nature*, 268:47-49.
- Bon, R., Dardaillon, M. & Estevez, I. 1993. Mating and lambing periods as related to age of female mouflon. - *J. Mamm.*, 74:752-757.
- Boutin, J. M., Gaillard, J. M., Delorme, D., Van Laere, G., Doitran, B. B. & Bodard, S. 1992. Home ranges and movements of roe deer fawns (*Capreolus capreolus*). - I: *Ongulés / Ungulates* 91, Spitz, F., Janeau, G., Gonzalez, G. & Aulanger, S., red. s. 277-278.
- Boutin, S. 1992. Predation and moose population dynamics: a critique. - *J. Wildl. Manage.*, 56:116-127.
- Bramley, P. S. 1970. Territoriality and reproductive behaviour of roe deer. - *J. Reprod. Fert.*, 11:43-70.
- Braza, F., San Jose, C. & Blom, A. 1988. Birth measurements, parturition dates, and progeny sex ratio of *Dama dama* in Donana, Spain. - *J. Mamm.*, 69:607-610.
- Bresinski, W. 1982. Grouping tendencies in roe deer under agrocenosis conditions. - *Acta Theriol.*, 27:327-447.
- Bunnell, F. L. 1982. The lambing period of mountain sheep: synthesis, hypotheses, and tests. - *Can. J. Zool.*, 60:1-14.
- Buschhaus, N. L., Lagory, K. D. & Taylor, D. H. 1990. Behavior in an introduced population of fallow deer during the rut. - *Am. Midl. Nat.*, 124:318-329.
- Büttner, K. 1991. Investigations on the danger scenting behaviour of roe deer in closed forest areas with special consideration of the doe fawn relationship. - *Z. Jagdwiss.*, 37:107-115.
- Byers, J. A. & Byers, K. Z. 1983. Do pronghorn mothers reveal the locations of their hidden fawns? - *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 13:147-156.
- Cameron, R. D., Whitten, K. R. & Smith, W. T. 1986. Summer range fidelity of radio collared caribou in Alaska's Central Arctic Herd. - *Rangifer*, Special Issue 1:51-55.
- Carl, G. R. & Robbins, C. T. 1988. The energetic cost of predator avoidance in neonatal ungulates: hiding versus following. - *Can. J. Zool.*, 66:239-246.
- Carranza, J., Alvarez, F. & Redondo, T. 1990. Territoriality as a mating strategy in red deer. - *Anim. Behav.*, 40:79-88.
- Carroll, B. K. & Brown, D. L. 1977. Factors affecting neonatal fawn survival in southern-central Texas. - *J. Wildl. Manage.*, 41:63-69.
- Case, T. J. 1978. On the evolution and adaptive significance of postnatal growth rates in the terrestrial vertebrates. - *Quart. Rev. Biol.*, 53:243-282.
- Cederlund, G. 1989. Activity patterns in moose and roe deer in a north boreal forest. - *Holarct. Ecol.*, 12:39-45.
- Cederlund, G. 1981. Daily and seasonal activity pattern of roe deer in a boreal habitat. - *Viltrevy*, 11:315-353.
- Cederlund, G. 1983. Home range dynamics and habitat selection by roe deer in a boreal area in Central Sweden. - *Acta Theriol.*, 28:443-460.

- Cederlund, G. 1982. Mobility response of roe deer (*Capreolus capreolus*) to snow depth in a boreal habitat. - *Viltrevy*, 12:37-68.
- Cederlund, G. & Kjellander, P. 1991. Effects of chasing by hunting dogs on roe deer. - *Trans. 20th IUGB Congress, Gödöllő, Hungary*, 363-370.
- Cederlund, G. & Liberg, O. 1995. Rådjuret: viltet, ekologin och jakten. - Svenska Jägareförbundet.
- Chapman, N. G., Claydon, K., Claydon, M., Forde, P. G. & Harris, S. 1993. Sympatric populations of muntjac (*Muntiacus reevesi*) and roe deer (*Capreolus capreolus*): a comparative analysis of their ranging behaviour, social organisation and activity. - *J. Zool. Lond.*, 229:623-640.
- Chubbs, T. E., Keith, L. B., Mahoney, S. P. & McGrath, M. J. 1993. Responses of woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) to clear cutting in east-central Newfoundland. - *Can. J. Zool.*, 71:487-493.
- Cibien, C. & Sempere, A. 1989. Food availability as a factor in habitat use by roe deer. - *Acta Theriol.*, 34:111-123.
- Cibien, C., Bideau, E., Boisaubert, B. & Maublanc, M. L. 1989. Influence of habitat characteristics on winter social organisation in field roe deer. - *Acta Theriol.*, 34:219-226.
- Cibien, C., Bideau, E., Boisaubert, B., Biran, H. & Angibault, J. M. 1995. Seasonal diet and habitat use in field roe deer (*Capreolus capreolus*) in the Picardie region. - *Gibier Faune Sauvage*, 12:37-49.
- Clarke, M. F., da Silva, K. D., Lair, H., Pocklington, R., Kramer, D. L. & McLaughlin, R. L. 1993. Site familiarity affects escape behaviour of the eastern chipmunk, *Tamias striatus*. - *Oikos*, 66:533-537.
- Clutton-Brock, T. H. 1991. The Evolution of Parental Care. - New Jersey: Princeton University Press.
- Clutton-Brock, T. H. & Albon, S. D. 1989. Red deer in the Highlands. - Oxford: Blackwell Scientific.
- Clutton-Brock, T. H. & Iason, G. R. 1986. Sex ratio variation in mammals. - *Quart. Rev. Biol.*, 61:339-374.
- Clutton-Brock, T. H., Deutsch, J. C. & Nefdt, R. J. C. 1993. The evolution of ungulate leks. - *Anim. Behav.*, 46:1121-1138.
- Clutton-Brock, T. H. & Guinness, F. E. 1975. Behaviour of red deer (*Cervus elaphus* L.) at calving time. - *Behaviour*, 55:287-300.
- Clutton-Brock, T. H., Guinness, F. E. & Albon, S. D. 1982. Red Deer. Behaviour and Ecology of Two Sexes. - Edinburgh: Edinburgh University Press.
- Cumming, H. G. 1966. Behaviour and dispersion in roe deer (*Capreolus capreolus*). - PhD thesis, University of Aberdeen.
- Curio, E. 1976. The Ethology of Predation. - Berlin: Springer-Verlag.
- Czech, B. 1991. Elk behavior in response to human disturbance at Mount St. Helens National Volcanic Monument. - *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 29:269-277.
- Davies, N. B. 1991. Mating systems. - I: Behavioural Ecology, Krebs, J. R. & Davies, N. B., red. London: Blackwell Scientific Publications. s. 263-294.
- Dixon, K. R. & Chapman, J. A. 1980. Harmonic mean measure of animal activity areas. - *Ecology*, 61:1040-1044.
- Dratch, P. A. & Pemberton, J. M. 1991. Application of biochemical genetics to deer management: What the gels tell. - I: Biology of Deer, Brown, R. D. red. New York: Springer Verlag. pp.
- Dunbar, R. I. M. & Dunbar, E. P. 1980. The pairbond in klip-springer. - *Anim. Behav.*, 28:219-229.
- Edge, W. D. & Marcum, C. L. 1985. Movements of elk in relation to logging disturbances. - *J. Wildl. Manage.*, 49:926-930.
- Edge, W. D., Marcum, C. L. & Olson, S. L. 1985. Effects of logging activities on home range fidelity of elk. - *J. Wildl. Manage.*, 49:741-744.
- Edmonds, E. J. 1988. Population status, distribution, and movements of woodland caribou in west central Alberta. - *Can. J. Zool.*, 66:817-826.
- Elgar, M. A. 1989. Predator vigilance and group size in mammals and birds: a critical review of the empirical evidence. - *Biol. Rev.*, 64:13-33.
- Ellenberg, H. 1978. The population ecology of roe deer (*Capreolus capreolus* L. Cervidae) in central Europe. - *Spixiana Suppl.*, 2:5-211.
- Errington, P. L. 1946. Predation and vertebrate populations. - *Quart. Rev. Biol.*, 21:144-177.
- Espmark, Y. 1969. Mother-young relations and development of behaviour in roe deer (*Capreolus capreolus* L.). - *Viltrevy*, 6:461-540.
- Espmark, Y. & Langvatn, R. 1985. Development and habituation of cardiac and behavioural responses in young red deer calves (*Cervus elaphus*) exposed to alarm stimuli. - *J. Mamm.*, 66:702-711.
- Fisher, R. A. 1930. The genetical theory of natural selection. - Oxford: Oxford University Press.
- Fitzgibbon, C. D. 1990. Anti-predator strategies of immature Thomson's gazelles: hiding and the prone response. - *Anim. Behav.*, 40:846-855.
- Fitzgibbon, C. 1993. Antipredator strategies of female Thomson's gazelles with hidden fawns. - *J. Mamm.*, 74:758-762.
- Gaillard, J. M., Pontier, D., Allainé, D., Lebreton, J. D., Trouvilliez, J. & Clobert, J. 1989. An analysis of demographic tactics of birds and mammals. - *Oikos*, 56:59-76.
- Gaillard, J. M., Delorme, D. & Jullien, J. M. 1993. Effects of cohort, sex, and birth date on body development of roe deer (*Capreolus capreolus*) fawns. - *Oecologia*, 94:57-61.
- Gaillard, J. M., Delorme, D. & Jullien, J. M. 1993. Effects of cohort, sex and birth date on body development of roe deer (*Capreolus capreolus*) fawns. - *Oecologia*, 94:57-61.
- Gaillard, J., Delorme, D., Boutin, J., Laere, G. V., Boisaubert, B. & Pradel, R. 1993. Roe deer survival patterns: a comparative analysis of contrasting populations. - *J. Anim. Ecol.*, 62:778-791.
- Gaillard, J. M. & Delorme, D. 1989. Sélection des sites de repos par les jeunes chevreuils (*Capreolus capreolus*). - *Acta Oecologia Oecol. Gener.*, 10:411-418.
- Gaillard, J. M., Delorme, D., Jullien, J. M. & Tatin, D. 1993. Timing and synchrony of births in roe deer. - *J. Mamm.*, 74:738-744.
- Gaillard, J., Sempere, A. J., Boutin, J. M., Laere, G. V. & Boisaubert, B. 1992. Effects of age and body weight on the proportion of females breeding in a population of roe deer (*Capreolus capreolus*). - *Can. J. Zool.*, 70:1541-1545.
- Gangås, L. & Nicolaysen, K. 1993. Rådyrets leveområder og sosiale organisering om vinteren. - Semesteroppgave, Høgskolen i Hedmark avd. Evenstad, 25pp.
- Geduldig, H. L. 1981. Summer home range of mule deer fawns. - *J. Wildl. Manage.*, 45:726-728.

- Geist, V. 1974. On the relationship of social evolution and ecology in ungulates. - *Amer. Zool.*, 14:205-220.
- Geist, V. On the reproductive strategies in ungulates and some problems of adaptation. - I: *Evolution Today, Proceedings of the Second International Congress of Systematic and Evolutionary Biology*, Scudder, G. G. E. & J. L. Reveal, red. s. 111-132.
- Gomendio, M. 1988. The development of different types of play in gazelles: implications for the nature and function of play. - *Anim. Behav.*, 36:825-836.
- Gosling, L. M. The evolution of the mating strategy in male antelopes. - I: *Ecological aspects of social evolution*, Rubenstein, D. I. & Wrangham, R. W. red. New Jersey: Princeton University Press. s. 244-281.
- Green, W. C. H. 1992. The development of independence in bison: pre weaning spatial relations between mothers and calves. - *Anim. Behav.*, 43:759-773.
- Guinness, F. E., Albon, S. D. & Clutton-Brock, T. H. 1978. Factors affecting reproduction in red deer (*Cervus elaphus*) hinds on Rhum. - *J. Reprod. Fert.*, 54:325-334.
- Gyllensten, U., Reuterwall, C., Ryman, N. & Ståhl, G. 1980. Geographical variation of transferrin allele frequencies in three deer species from Scandinavia. - *Hereditas*, 92:237-241.
- Gyllensten, U., Ryman, N., Reuterwall, C. & Dratch, P. 1983. Genetic differentiation in four European subspecies of red deer (*Cervus elaphus*). - *Heredity*, 51:561-580.
- Halle, S. 1993. Diel pattern of predation risk in microtine rodents. - *Oikos*, 68:510-518.
- Hartl, G. B. & Reimoser, F. 1988. Biochemical variation in roe deer (*Capreolus capreolus* L.): are r-strategists among deer less variable than K-strategists? - *Heredity*, 60:221-227.
- Hartl, G. B., Reimoser, F., Willing, R. & Köller, J. 1991. Genetic variability and differentiation in roe deer (*Capreolus capreolus*) of Central Europe. - *Genet. Sel. Evol.*, 23:281-299.
- Harvey, M. J. & Barbour, R. W. 1965. Home range of *Microtus ochrogaster* as determined by a modified minimum area method. - *J. Mamm.*, 46:398-402.
- Herbold, H. 1990. Reactions of roe deer to human disturbance (In German). - *Trans. 19th IUGB Congress, Trondheim, Norway*, pp. 414-420.
- Hölzenbein, S. & Schwede, G. 1989. Activity and movements of female white-tailed deer during the rut. - *J. Wildl. Manage.*, 53:219-223.
- Huegel, C. N., Dahlgren, R. B. & Gladfelter, H. L. 1986. Bedsite selection by white tailed deer fawns in Iowa. - *J. Wildl. Manage.*, 50:474-480.
- Idris, A. 1990. Ecology of roe deer in Scottish farmland. - PhD thesis University of Aberdeen.
- Ims, R. A. 1990. The ecology and evolution of reproductive synchrony. - *Trends Ecol. Evol.*, 5:135-140.
- Ims, R. A. 1990. On the adaptive value of reproductive synchrony as a predator swamping strategy. - *Am. Nat.*, 136:485-498.
- Jackson, R. M., White, M. & Knowlton, F. F. 1972. Activity patterns of young white tailed deer fawns in south Texas. - *Ecology*, 53:262-270.
- Jacobsen, N. K. 1979. Alarm bradycardia in white-tailed deer fawns (*Odocoileus virginianus*). - *J. Mamm.*, 60:343-349.
- Janeau, G., Quéré, J. P., Spitz, F. & Vincent, J. P. 1981. Étude par radiotracking des variations saisonnières de l'étendue du domaine vital de cinq chevreuils (*Capreolus capreolus* L.). - *Biol. Behav.*, 6:291-304.
- Jarman, P. J. 1974. The social organisation of antelope in relation to their ecology. - *Behaviour*, 48:215-266.
- Jarman, M. V. 1979. Impala social behaviour: territory, hierarchy, mating, and the use of space. - *Advances in Ethology*, 21:1-92.
- Jeppesen, J. L. 1987. Impact of human disturbance on home range, movement and activity of red deer (*Cervus elaphus*) in a Danish environment. - *Dan. Rev. Game. Biol.*, 13:1-38.
- Jeppesen, J. L. 1987. The disturbing effects of orienteering and hunting on roe deer (*Capreolus capreolus*). - *Dan. Rev. Game. Biol.*, 13:1-24.
- Jeppesen, J. L. 1989. Activity patterns of free ranging roe deer (*Capreolus capreolus*) at Kalø. - *Dan. Rev. Game. Biol.*, 13:1-32.
- Jeppesen, J. L. 1990. Home range and movements of free ranging roe deer (*Capreolus capreolus*) at Kalø. - *Dan. Rev. Game. Biol.*, 14:1-14.
- Johnson, T. H. 1984. Habitat and social organisation of roe deer (*Capreolus capreolus*). - PhD thesis, University of Aberdeen.
- Jungius, H. 1970. Studies on the breeding biology of the reedbuck (*Redunca arundinum* Bobbaert, 1785) in the Kruger National Park. Z. - *Saugetierkunde*, 35:129-146.
- Kirchhoff, M. D., Schoen, J. & Wallmo, O. 1983. Black-tailed deer use in relation to forest clear cut edges in southeastern Alaska. - *J. Wildl. Manage.*, 47:497-501.
- Kuck, L., Hompland, G. L. & Merrill, E. H. 1985. Elk calf response to simulated mine disturbance in southeast Idaho. - *J. Wildl. Manage.*, 49:751-757.
- Langvatn, R. 1994. Climate associated variation in the resource base for red deer (*Cervus elaphus*), - relationships to body size and reproductive performance within and between cohorts. - PhD thesis, University of Oslo.
- Laurence, W. F. & Yensen, E. 1991. Predicting the impacts of edge effects in fragmented habitats. - *Biol. Conserv.*, 55:77-92.
- Lent, P. C. 1991. Maternal infant behaviour in muskoxen. - *Mammalia*, 55:3-21.
- Lent, P. C. 1974. Mother-young relationships in ungulates. - *IUCN Publications new series*, 24:14-55.
- Liberg, O., Axen, A., Johansson, A. & Wahlström, K. Mating tactics in the male roe deer. - I: *Biology of Deer*, Brown, R. D. red. New York: Springer Verlag. s. 353.
- Liberg, O., Johansson, A., Lockowandt, S. & Wahlström, K. 1992. Density effects in roe deer demography. - *Trans. 20th. Congress IUGB*, pp. 125-130.
- Lima, S. L. & Dill, L. M. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. - *Can. J. Zool.*, 68:619-640.
- Lindström, E. 1989. The role of medium-sized carnivores in the Nordic forest. - *Finnish Game Res.*, 46:53-63.
- Lindström, E. R., Andrén, H., Angelstam, P., Cederlund, G., Hörnfeldt, B., Jäderberg, L., Lemnell, P. A., Martinsson, B., Sköld, K. & Swenson, J. E. 1994. Disease reveals the predator: sarcoptic mange. Red fox predation and prey populations. - *Ecology*, 75:1042-1049.
- Linnell, J. D. C. 1994. Reproductive tactics and parental care in Norwegian roe deer. - PhD thesis, National University of Ireland.

- Lipetz, V. E. & Bekoff, M. 1982. Group size and vigilance in pronghorns. - *Z.Tierpsychol.*, 58:203-216.
- Lorenzini, R., Patalano, M., Apollonio, M. & Mazzone, V. 1993. Genetic variability of roe deer *Capreolus capreolus* in Italy: electrophoretic survey on populations of different origin. - *Acta Theriol.*, 38:141-151.
- Loudon, A. S. I. 1979. Social behaviour and habitat in roe deer (*Capreolus capreolus*). - PhD thesis, University of Edinburgh.
- Loudon, A. S. I. & Kay, R. N. B. 1984. Lactational constraints on a seasonally breeding mammal: the red deer. - *Symp. zool. Soc. Lond.*, 51:233-252.
- Lyon, J. G. 1983. Landstat-derived land-cover classifications for locating potential kestrel nesting habitat. - *Photo. Eng. Rem. Sen.*, 49:245-250.
- Lyon, L. J. & Jensen, C. E. 1980. Management implications of elk and deer use of clear cuts in Montana. - *J. Wildl. Manage.*, 44:352-362.
- Maher, C. R. 1994. Pronghorn male spatial organization: population differences in degree of non-territoriality. - *Can. J. Zool.*, 72:455-464.
- Main, M. B. & Coblenz, B. E. 1990. Sexual segregation among ungulates: a critique. - *Wildl. Soc. Bull.*, 18:204-210.
- Maublanc, M. L. 1986. Utilisation de l'espace chez le chevreuil (*Capreolus capreolus*) en milieu ouvert. - *Gibier Faune Sauvage*, 3:297-311.
- McGinnes, B. S. & Downing, R. L. 1977. Factors affecting the peak of white-tailed deer fawning in Virginia. - *J. Wildl. Manage.*, 41:715-719.
- Mishra, H. R. & Wemmer, C. The comparative breeding ecology of four Cervids in Royal Chitwan National Park. - I: Biology and Management of the Cervidae, Wemmer, C. red. Washington: Smithsonian. s. 259-271.
- Murray, M. G. 1982. Home range, dispersal and the clan system of impala. - *Afr. J. Ecol.*, 20:253-269.
- Murray, M. G. 1982. The rut of impala: aspects of seasonal mating under tropical conditions. - *Z. Tierpsychol.*, 59:319-337.
- Nelson, M. E. 1993. Natal dispersal and gene flow in white tailed deer in northeastern Minnesota. - *J. Mamm.*, 74:316-322.
- Nelson, T. A. & Woolf, A. 1985. Birth size and growth of deer fawns in southern Illinois. - *J. Wildl. Manage.*, 49:374-377.
- Nixon, C. M., Hansen, L. P., Brewer, P. A. & Chelsvig, J. E. 1991. Ecology of white-tailed deer in an intensively farmed region of Illinois. - *Wildl. Monogr.*, 118:1-77.
- Nixon, C. M., Hansen, L., Brewer, P. A. & Chelsvig, J. E. 1992. Stability of white-tailed doe parturition ranges on a refuge in east-central Illinois. - *Can. J. Zool.*, 70:968-973.
- Ockenfels, R. A. & Brooks, D. E. 1994. Summer diurnal bed sites of Coues white-tailed deer. - *J. Wildl. Manage.*, 58:70-75.
- Ozoga, J. J., Verme, L. J. 1985. Comparative breeding behaviour and performance of yearling vs. prime-age white-tailed deer bucks. - *J. Wildl. Manage.*, 49:363-372.
- Ozoga, J. J., Verme, L. J. & Bienz, C. S. 1982. Parturition behaviour and territoriality in white-tailed deer: impact on neonatal mortality. - *J. Wildl. Manage.*, 46:1-11.
- Peek, J. M., Urich, D. L. & Mackie, R. J. 1976. Moose habitat selection and relationships to forest management in north-eastern Minnesota. - *Wildl. Monogr.*, 48:1-65.
- Perco, F., Petrucco, R. & Jogan, L. in press. Fraying and scraping behaviour of roe deer. - *Proceedings of the Second European Roe Deer Conference*.
- Pérez-Barberia, F. J. & Nore, C. 1994. Seasonal variation in group size of Cantabrian chamois in relation to escape terrain and food. - *Acta Theriol.*, 39:295-305.
- Pontier, D., Gaillard, J. M. & Allainé, D. 1993. Maternal investment per offspring and demographic tactics in placental mammals. - *Oikos*, 66:424-430.
- Prior, R. 1968. The Roe Deer of Cranborne Chase. - Oxford: Oxford University Press.
- Promislov, D. E. L. & Harvey, P. H. 1991. Mortality rates and the evolution of mammal life histories. - *Acta Oecol.*, 12:119-137.
- Rachlow, J. L. & Bowyer, R. T. 1991. Interannual variation in timing and synchrony of parturition in Dall's sheep. - *J. Mamm.*, 72:487-492.
- Rice, W. R. 1989. Analyzing tables of statistical tests. - *Evolution*, 43:223-225.
- Richter, A. R. & Labisky, R. F. 1985. Reproductive dynamics among disjunct white-tailed deer herds in Florida. - *J. Wildl. Manage.*, 49:964-971.
- Riley, S. J. & Dood, A. R. 1984. Summer movements, home range, habitat use and behavior of mule deer fawns. - *J. Wildl. Manage.*, 48:1302-1310.
- Robbins, C. T. & Robbins, B. L. 1979. Fetal and neonatal growth patterns and maternal reproductive effort in ungulates and subungulates. - *Am. Nat.*, 114:101-116.
- Rutberg, A. T. 1984. Birth synchrony in American bison (*Bison bison*) response to predation or calving ?. - *J. Mamm.*, 65:418-423.
- Rutberg, A. T. 1987. Adaptive hypotheses of birth synchrony in ruminants: an interspecific test. - *Am. Nat.*, 130:692-710.
- Sadler, R. M. F. S. 1969. The ecology of reproduction in wild and domestic animals. - Methuen, London.
- Sadler, R. M. F. S. Reproduction of female cervids. - I: Biology and Management of the Cervidae, Wemmer, C. red. Washington: Smithsonian Institution Press. s. 123-144.
- San Jose, C. & Braza, F. 1992. Antipredator aspects of fallow deer behaviour during calving seasons at Doñana National Park (Spain). - *Ethol. Ecol. Evol.*, 4:139-149.
- Schwede, G., Hendrichs, H. & McShea, W. 1993. Social and spatial organization of female white-tailed deer, *Odocoileus virginianus*, during the fawning season. - *Anim. Behav.*, 45:1007-1017.
- Schwede, G., Hendrichs, H. & Wemmer, C. 1994. Early mother-young relations in white-tailed deer. - *J. Mamm.*, 75:438-445.
- Seldal, T., Andersen, K. J. & Högstedt, G. 1994. Grazing induced proteinase inhibitors: a possible cause for lemming population cycles. - *Oikos*, 70:3-11.
- Sempere, A. Territorial behaviour of the roe buck as determined by radio tracking: Qualitative and quantitative analysis of territorial movements. - I: A handbook of biotelemetry and radiotracking, Amlaner, C. J. & McDonald, D. W. red. Oxford: Pergamon Press. s. 679-684.
- Semperé, A. J. & Lacroix, A. 1982. Temporal and seasonal relationships between LH, testosterone and antlers in fawn and adult male roe deer (*Capreolus capreolus* L.): a longitudinal study from birth to four years of age. - *Acta Endocrinol.*, 99:295-301.
- Sinclair, A. R. E. 1977. The African Buffalo. - London: University of Chicago Press.

- Skogen, A. 1965. Flora og vegetasjon i Ørland herred, Sør-Trøndelag. - Universitetet i Trondheim, DKNVS, Museet, Miscellanea 18:13-124.
- Skogland, T. 1989. Comparative social organisation of wild reindeer in relation to food, mates and predator avoidance. - *Advances in Ethology*, 29:1-74.
- Skogland, T. 1985. The effects of density-dependent resource limitations on the demography of wild reindeer. - *J. Anim. Ecol.*, 54:359-374.
- Skogland, T. 1986. Movements of tagged and radio-instrumented wild reindeer in relation to habitat alteration in the Snøhetta region, Norway. - *Rangifer Special Issue*, 1:267-272.
- Skogland, T. 1990. Villreins tilpassning til naturgrunlaget. - NINA Forskningsrapport, 10:1-33.
- Skovlin, J. M., Bryant, L. D. & Edgerton, P. J. 1989. Timber harvest affects elk distribution in the Blue Mountains of Oregon. - Research Paper PNW-RP-415. Portland, OR: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station. 10pp.
- Sokal, R. R. & Rohlf, F. J. 1981. Biometry. - New York: W. H. Freeman and Company.
- Stearns, S. 1992. The Evolution of Life Histories. - New York: Oxford University Press.
- Steigers, W. D. & Flinders, J. T. 1980. Mortality and movements of mule deer fawns in Washington. - *J. Wildl. Manage.*, 44:381-388.
- Strandgaard, H. 1972. The roe deer (*Capreolus capreolus*) population at Kalø and the factors regulating its size. - *Dan. Rev. Game. Biol.*, 7:1-205.
- Strandgaard, H. 1972. An investigation of corpora lutea, embryonic development and time of birth of roe deer (*Capreolus capreolus*) in Denmark. - *Dan. Rev. Game. Biol.*, 6:1-22.
- Stüwe, M. & Hendrichs, H. 1984. Organisation of roe deer (*Capreolus capreolus*) in an open field habitat. - *Z. Saugetierkunde*, 49:359-367.
- Sweaner, P. Y. & Sandegren, F. 1989. Winter-range philopatry of seasonally migratory moose. - *J. Appl. Ecol.*, 26:25-33.
- Sæther, B., Solbraa, K., Sødal, D. P. & Hjeljord, O. 1992. Sluttrapport Elg-Skog-Samfunn. - NINA forskningsrapport, 28:1-153.
- Takatsuki, S. 1989. Edge effects created by clear cutting on habitat use by sika deer on Mt. Goya, Northern Honshu, Japan. - *Ecol. Res.*, 4:287-295.
- Thirgood, S. J. 1990. Alternative mating strategies and reproductive success in fallow deer. - *Behaviour*, 116:1-10.
- Thor, G. 1989. How can does get more food than bucks? Habitat use of roe deer in the Bavarian Forest. - *Trans. 19th IUGB, Trondheim*, pp. 49-52.
- Thouless, C. R. 1990. Feeding competition between grazing red deer hinds. - *Anim. Behav.*, 40:205-111.
- Tierson, W. C., Mattfeld, G. F., Sage, R. W. & Behrend, D. F. 1985. Seasonal movements and home ranges of white tailed deer in the Adirondacks. - *J. Wildl. Manage.*, 49:760-769.
- Tinbergen, N., Impekova, M. & Franck, D. 1967. An experiment on spacing out as a defence against predation. - *Behaviour*, 28:307-321.
- Trainer, C. E., Willis, M. J., Keister, G. P. & Sheehy, D. P. 1983. Fawn mortality and habitat use among pronghorn during spring and summer in southeastern Oregon. - Oregon Department of Fish and Wildlife, Wildlife Research Report, 12:1-117.
- Treisman, M. 1975. Predation and the evolution of gregariousness I. Models for concealment and evasion. - *Anim. Behav.*, 23:779-800.
- Turner, D. C. Exploitation of agricultural areas by roe deer: Behavioural and ecological adaptations. - I: *Biology and Management of the Cervidae*, Wemmer, C. red. Washington: Smithsonian.
- Turner, M. G. & Gardner, R. H. 1990. Quantitative methods in landscape ecology. - New York: Springer Verlag.
- Vogt, T. 1926. Undersøkelser av den underdevoniske konglomerat-sandsteineses-serie i Yttre Trønderlagen. - Oslo: Aschehoug.
- Wallace, M. C. & Krausman, P. R. Neonatal elk habitat in Central Arizona. - I: *Biology of Deer*, Brown, R. D. red. New York: Springer-Verlag. s. 69-75.
- Walther, F. R. 1972. Social grouping in Grant's gazelle (*Gazella granti* Brooke 1827) in the Serengeti National Park. - *Z. Tierpsychol.*, 31:348-403.
- Walther, F. R., Mungall, E. C. & Grau, G. A. 1983. Gazelles and their relatives. - Park Ridge, New Jersey: Noyes Publications.
- Wetzel, J. F., Wambaugh, J. R. & Peek, J. M. 1975. Appraisal of white-tailed deer winter habitats in northern Minnesota. - *J. Wildl. Manage.*, 39:59-66.
- White, G. C., Garrott, R. A., Bartmann, R. M., Carpenter, L. H. & Alldredge, A. W. 1987. Survival of mule deer in Northwest Colorado. - *J. Wildl. Manage.* 51:852-859.
- Wiens, J. A. 1990. Habitat fragmentation and wildlife populations: the importance of autecology, time and landscape structure. - *Trans. 19th IUGB Congress, Trondheim, Norway*, pp. 381-391.
- Wolff, J. O. 1994. More on juvenile dispersal in mammals. - *Oikos*, 71:349-352.
- Wolff, J. O. & Lundy, K. I. 1985. Intra-familial dispersion patterns in white-footed mice, *Peromyscus leucopus*. - *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 17:381-384.
- Woodroffe, R. & Macdonald, D. W. 1993. Badger sociality - models of spatial grouping. - *Symp. zool. Soc. Lond.*, 65:145-169.
- Worton, B. J. 1989. Kernel methods for estimating the utilization distribution in home range studies. - *Ecology*, 70:164-168.
- Zejda, J. & Bauerová, Z. 1983. Variability of field roe deer home range size in seasons and years. - *Trans. 16th IUGB Congress*, pp. 214-216.
- Zejda, J. & Homolka, M. 1980. Habitat selection and population density of field roe deer (*Capreolus capreolus*) outside the growing season. - *Folia Zool.*, 29:107-115.

Appendiks

Appendiks 1 Statistiske tester og beregninger

Kapittel 4

En GLM analyse av residualverdiene viste at kalvenes kroppskon-disjon, i tillegg til å variere mellom år, også var påvirket av tids-punkt for fødsel ($F= 31.7$, $P=0.001$), kjønn ($F= 5.7$, $P= 0.0175$), samt at det var en signifikant år*kjønn interaksjon i kroppskon-disjon ($F= 5.2$, $P= 0.0014$).

Tabell A1. GLM test for heterogenitet i helningsvinkler til vek-straten hos rådyrkalver på Storfosna i perioden 1991-1994. - GLM procedure, test for heterogeneity of slopes for growth rate of roe deer fawns at Storfosna in the period 1991-1994.

Faktor	df	Type I SS	F-verdi	P verdi
Source	df	Type I SS	F-value	P-value
Kullstørrelse - Litter size	2	5859.7	4.61	0.011
År - Year	3	2857.5	1.50	0.216
Kullst.*År - Litt.*Year	5	1984.5	0.62	0.682

- A4.1 Forskjeller i vekstrate mellom kullstørrelser: $F = 3.13$, $P = 0.027$, $df. = 3,220$
- A4.2 Kjønnforskjeller i vektøkning; GLM prosedyre, $F=0.12$, $P= 0.73$
- A4.3 Årlige variasjoner i vektøkning; $F = 1.68$, $P = 0.087$, $df. = 10,220$
- A4.4 Kullstørrelsens innvirkning på kalvenes vekstrate den første måneden ($F=4.61$, $P = 0.011$).
- A4.5 År har ingen innvirkning på vekstraten for noen kullstørrel-ser ($F=1.50$, $P= 0.216$).
- A4.6 Det er ingen signifikante forskjeller på vekstrate/kullstørrel-se forholdet for noen år ($F=0.62$, $P= 0.682$).

Tabell A2. En " GLM least square mean" (LSMEAN) analyse av residualverdiene for vekt/alder regressjonen, og forskjeller mellom år for disse. - A GLM Least Square Mean (LSMEAN) analysis of the residuals for the weight/age regression, and le-vel of significance between years.

Residual LSMEANS	År/År Year/Year			
	1992	1993	1994	
233.2	1991	0.0035	0.0001	0.0001
86.4	1992	0.2349	0.0001	
32.4	1993	0.0001		
-162.8	1994			

Kapittel 6

- A6.1 Kolmogorov-Smirnov test for "goodness of fit"; $z = 0.826$, $P = 0.503$
- A6.2 1-veis ANOVA; $df = 3$, $F = 2.186$, $P = 0.092$
- A6.3 Kolmogorov-Smirnov 2-sample test; $z = 0.994$, $P = 0.277$ (1991 vs 1992), $z = 0.772$, $P = 0.591$ (1991 vs 1993), $z = 0.707$, $P = 0.699$ (1992 vs 1993), $z = 0.486$, $P = 0.972$ (1991 vs 1994), $z = 1.141$, $P = 0.148$ (1992 vs 1994) og $z = 0.968$, $P = 0.306$ (1993 vs 1994).
- A6.4 2-åringer vs eldre geiter; $t = -0.33$, $df = 75$, $P = 0.746$
- A6.5 1-veis ANOVA, $F = 1.85$, $df = 2$, $P = 0.161$
- A6.6 $t = -0.84$, $df = 291$, $P = 0.404$

Kapittel 7

Metoder

Undersøkelsen ble gjennomført ved bruk av radiotelemetri. Lokaliserte kalver ble undersøkt og radiomerket på funnstedet, vanligvis innen 5 minutter. Kjønn og vekt ble notert for hvert in-divid. Gjennomsnittlig estimert alder på lokaliserte kalver var 7.0 ± 0.6 dager (se under for estimering av alder). For å minimalisere eventuelle effekter av merkeprosedyren ble bl.a. latexhan-sker brukt, og vekstrate ble ikke målt fordi dette ville medføre mer behandling av hver kalv. Totalt ble 45 kalver radiomerket og ingen ble frastøtt av sine mødre.

Alder på radiomerkede kalver ble beregnet ut fra kroppsvekt ved merketidspunkt og kjent gjennomsnittlig vekstrate. En fødsels-vekt på 1500 g og en vekstrate på 160 g/dag ble brukt ved tilba-keberegningen da dette gjennomsnittet for rådyr ved midlere tettheter (se **kapittel 4**, denne rapport).

Alle kalver ble radiopeilet daglig inntil de ble 60 dager gammel. Ved lokalisering ble det notert hvorvidt kalvene var i live og hvil-ken vegetasjonstype de oppholdt seg i.

Dødsårsak til kalvene ble bestemt etter undersøkelse på funnstedet og obdusering (utført av veterinær) av de kadavre som var i en slik tilstand at dette var mulig.

Smågnagere er en hovedkomponent i dietten til rødrev (Lindström 1989), og deres relative tetthet ble målt i begge stu-dieårene. Klappfeller ble plassert i to ulike habitattyper etter Kålås et al. (1991). Totalt 1480 felledøgn (740 hvert år) avslørte ingen forskjell mellom år i relativ tetthet av smågnagere. Faktisk ble bare en markmus fanget hvert år, og en kan dermed anta at tettheten av smågnagere var lav i begge studieår.

- A7.1 Wilcoxon matched-pairs signed rank test; $Z = -0.06$, $P = 0.95$
- A7.2 test for goodness of fit; $G = 1.81$, $df = 1$, $P = 0.18$
- A7.3 to-veis tabell; $G = 12.59$, $df = 1$, $P < 0.001$
- A7.4 Mann-Whitney U test; $Z 0 -0.80$, $P = 0.42$
- A7.5 Mann-Whitney U test; $Z = -1.61$, $P = 0.11$
- A7.6 Kolmogorov-Smirnov 2-sample test; $Z = 1.38$, $P < 0.05$
- A7.7 to-veis tabell; $G = 3.38$, $df = 1$, $P < 0.04$, en-halet
- A7.8 Wilks' lambda = 0.68, exact $F = 9.75$, $df = 2,41$, $P < 0.001$

A7.9 Wilks' $\lambda = 0.96$, exact $F = 0.78$, $df = 2, 41$, $P = 0.41$
 A7.10 Wilks' $\lambda = 0.88$, exact $F = 1.28$, $df = 4, 80$, $P = 0.29$

Kapittel 8

Metoder

Aktivitetsmønstre

Halvparten av radiosenderne vi benyttet på kalvene i 1993 var aktivitetssendere, som reduserte antall slag pr. tidsenhet når kalven var aktiv. Loggeren var programmert til å registrere aktivitetsdata på 3 kalver samtidig. Hver kalv ble registrert i 2 minutter, før loggeren skiftet over til neste kalv. Vi fikk derfor 2 minutters registreringer av hver kalv hvert 6. minutt. Vi antok at disse to minuttene var representative for hele 6-minutters perioden. Fra en papirutskrift av signalene ble lengden av kalvenes aktivitets- og hvileperioder bestemt.

Analyse av aktivitetsdata

For analyser av endringer i aktivitetsnivå, ble antall minutter aktiv pr. hele time benyttet for alle komplette registreringer. For beregning av lengden på aktivitetsperiodene, ble alle komplette perioder benyttet, uavhengig av lengden og intervallet mellom periodene. En synkronitetsindeks ble beregnet for hver time, i de tilfeller vi gjorde samtidige registreringer av søsken, ved at antall 6-minutters perioder hvor begge var aktive ble delt på totalt antall 6-minutters perioder registreringer forløp over.

Fluktatferd og arealbruk

Etter merking ble kalvene oppsøkt fra en gang pr. dag, til en gang hver 5. dag. Kalvenes liggeplasser ble beskrevet, samtidig som kroppsposisjon og fluktavstand ble registrert. Avstanden mellom søsken, og mellom søsken og geit ble bestemt til nærmeste meter. Under enkelte forhold senere på sesongen når kalvene ble mer aktive, oppnådde vi ikke synskontakt med kalvene, og avstanden mellom søsken og kalv-geit var i slike tilfeller nøyaktige til ± 50 meter. De mest nøyaktige data ble analysert separat.

Ved analyse av leveområdestørrelse ble nøyaktigheten på lokaliseringene satt til ± 50 meter. Avstand mellom to peileposisjoner, ble kun benyttet som en indeks på kalvens "bevegelse", og er ikke tenkt å representere nøyaktige daglige bevegelser. Minimum konveks polygon metoden ble benyttet ved beregning av leveområdestørrelse.

Kapittel 9

Metodikk

Området består av en mosaikk av flere forskjellige habitattyper (Austrheim et al. 1995), men i dette studiet er det betraktet 6 ulike habitattyper. Dekningsgraden for disse er gitt i **tabell 1**. I undersøkelsesperioden (1992), var tettheten av rådyr ca 20 dyr pr. km². 62 rådyrkalver ble radiomerket, og pålimt en 10-grams sender på ryggen de første 10 dager etter fødsel. Ved ca 10-14 dagers alder (kalvevekt ca 3 kg), ble kalvene påmontert en 80 grams ekspanderende radiosender. Kalvene ble peilet 2-3 ganger pr. uke, men aldri mer enn en gang pr. dag.

Tabell A3 Relative dekning (% tilgjengelighet) av de 6 ulike habitattyper innen studieområdet, og rådyrkalvenes %-vise bruk og antall registreringer i hver habitattypen på Storfosna i 1992. - The relative abundance (% avail.) of the six different habitat types in the study site, and the frequency and percentage of use of each by roe deer fawn for bedsites, on Storfosna in 1992.

Habitat	Tilgjengelighet %	Bruk %	Antall obs
Lynghei (dominert av røsslyng)	33	21.2	213
Åker (for grasproduksjon)	32.6	12.0	120
Hei-områder	18.5	23.7	238
Barskog (hovedsakelig furu)	9.9	34.9	350
Løvsog (hovedsakelig bjørk)	2.4	7.4	74
Kornåker	3.6	0.9	9

Ved hver lokalisering ble det registrert habitattypen, høyde på vegetasjon, og artssammensetning i felt- og busksjikt. I tillegg ble det kalkulert gjennomsnittlig maksimal avstand kalven kunne oppdages på, sett i 35 cm høyde over bakken (ca høyde av rødrevens hode) fra nord, sør, øst og vest (**SYN i tabell 2**).

Ved analyse av kalvenes habitatseleksjon, er det benyttet en "compositional analyse teknikk", utviklet av Aebischer et al. (1993). Denne teknikken overviner mange av de problemer mer tradisjonelle metoder har vært beheftet med, som for eksempel avhengighet i observasjoner. Denne teknikken benytter dyret, og ikke den enkelte lokalisering, som enhet, og teknikken muliggjør også analyser av grupper av dyrs habitatseleksjon. Små verdier ble benyttet for å erstatte 0-verdier (Aitchison 1986). For å se på variasjoner i løpet av sommeren, ble undersøkelsesperioden delt i to ved 12 juni. Størrelse av kalvenes leveområder ble beregnet ved å bruke 95% isoklinen av Kernel metoden, og en ad hoc tilpasningsfaktor (Wooten 1989). Den eksakte fordeling av de ulike habitattyper innen studieområdet, ble kalkulert ved bruk av ARCINFO.

A9.1; Hotellings $T^2 = 0.13$, $P = 0.74$

A9.2; Hotellings $T^2 = 0.51$, $P = 0.03$

Kapittel 16

Lokalisering av dyr

Totalt ble 35 radiomerkede rågeiter lokalisert enten hver 6. time i 5-dagers perioder, eller hver 12. time i 10-dagers perioder hver måned om sommeren (juni - august). I gjennomsnitt ble hver geit peilet 115 ganger hver sommer. For at alle tider på døgnet skulle være representert, ble peiletidspunktene forskjøvet 1 time pr. dag. For å kvantifisere graden av avhengighet mellom peilingene, ble Swihart & Slade's (1985) autocorrelasjons indeks Y kalkulert, og inkludert i regresjonsanalysene.

Estimering av fødetilgang, synbarhet og populasjonstetthet
 Habitatene ble klassifisert på to måter; ved plantesammensetning (Fremstad & Elven 1987), og ved synbarhet. Tidligere studier på Storfosna (Bjerke, Hoel & Aanes 1990), har estimert tilgjengelig biomasse i de ulike habitattypene. For hvert leveområde ble mengden biomasse tilgjengelig kalkulert.

I 11 ulike habitattyper bestemte vi synbarheten, ved å måle avstanden det var mulig å se, før sikten ble blokkert av trær eller busker. Dette ble gjort systematisk i alle fire himmelretninger fra punkter langs tilfeldige transekter i hver habitattype. For beregning av synbarheten se Tufto (1994).

Populasjonstettheten ble beregnet ved visuelle fangst - gjenfangst teknikker (Seber 1982) om høsten og våren. Ved å telle antall merkede dyr og totalt antall dyr, samtidig som vi kjenner antall merkede dyr kunne vi beregne tettheten ved hjelp en metode beskrevet av Bartmann et al. (1987).

Beregning av størrelse og variasjon i leveområdene, samt habitatseleksjon

Størrelsen på leveområdene ble beregnet ved hjelp av en adaptiv kernel metode (Silverman 1986, Worton 1989). Habitattyper, biomasse og synbarhet innen hvert leveområde, ble kalkulert ved hjelp av ARC/INFO. Multipl regresjon ble benyttet for å se på variablenes innflytelse på leveområdene. For å se hvordan habitatheterogeniteten påvirket størrelsen på leveområdene ble det benyttet en ikke-lineær regresjonsmodell (se Tufto 1994). Habitatseleksjon ble beregnet ved bruk av en "compositional" analyse teknikk, utviklet av Aebischer et al. (1993).

Kapittel 17

Etter at hogsten var avsluttet, ble dyrene fulgt i 2 uker for å avdekke eventuelle endringer i stedstrohet. Størrelsen på leveområdet ble beregnet etter minimum konveks polygon-metoden (White & Garrot 1990) ved bruk av Ranges IV dataprogram (R.Kenward, ITE, England). For hver gruppe ble det beregnet 3 forskjellige leveområder; før hogsten (sommer/høst 1992), inder hogst (mars 1993), og etter hogst (mars/april 1993). Det harmoniske gjennomsnitts-senter (Dixon & Chapman 1980, Lair 1987), ble brukt som en indikator for dyrenes aktivitetssenter. En gruppes overlapping av leveområde fra en periode til en annen, ble beregnet både som prosentvis arealoverlapp, og som prosentvis andel av lokaliseringer innenfor det tidligere leveområde. Når mer enn et individ fra en familiegruppe var radiomerket, ble lokaliseringene fra alle individene slått sammen til å representere familiegruppens leveområde. Under analyseringen av dataene, ble et 24 ha stort konveks polygon antatt å utgjøre grensen for studieområdet. Student's t-test og 1-veis ANOVA ble benyttet ved bearbeidingen.

Appendiks 2

Latinske navn på arter nevnt i teksten

Norske navn	English name	Latinsk navn
Klauvdyr		
Hjort	Red deer / wapiti	<i>Cervus elaphus</i>
Rådyr	Roe deer	<i>Capreolus capreolus</i>
Hvit-hale hjort	White-tailed deer	<i>Odocoileus virginianus</i>
Impala	Impala	<i>Aepyceros melampus</i>
Pronghorn	Pronghorn	<i>Antilocapra americana</i>
Klippespringer	Klipspringer	<i>Oreotragus oreotragus</i>
Dåhjort	Fallow deer	<i>Dama dama</i>
Thompson's gasalle	Thompson's gazelle	<i>Gazella thompsoni</i>
Cuvier's gasalle	Cuvier's gazelle	<i>Gazella cuvieri</i>
Grant's gasalle	Grant's gazelle	<i>Gazella granti</i>
Elg	Moose	<i>Alces alces</i>
Rein	Reindeer / caribou	<i>Rangifer tarandus</i>
Siberisk rådyr	Siberian roe deer	<i>Capreolus pygargus</i>
Muntjac	Muntjac	<i>Muntiacus spp.</i>
Moskushjort	Musk deer	<i>Moschus spp.</i>
Gnu	Gnu	<i>Connochaetes taurinus</i>
Fjellsau	Bighorn sheep	<i>Ovis canadensis</i>
Steinbock	Ibex	<i>Capra ibex</i>
Moskox	Muskoxen	<i>Ovibos moschatus</i>
Bison	Bison	<i>Bison bison</i>
Mulhjort	Mule deer	<i>Odocoileus hemionus</i>
Reedbuck	Reedbuck	<i>Redunca arundinum</i>
Rovdyr		
Puma	Cougar	<i>Felis concolor</i>
Svartbjørn	Black bear	<i>Ursus americana</i>
Rødrev	Red fox	<i>Vulpes vulpes</i>
Bjørn	Brown bear	<i>Ursus arctos</i>
Coyote	Coyote	<i>Canis latrans</i>
Gaupe	Lynx	<i>Lynx lynx</i>
Andre		
Alligator	Alligator	<i>Alligator mississippiensis</i>

ISSN 0805-469X
ISBN 82-426-0589-0

010

NINA
FAGRAPPORT

NINA Hovedkontor
Tungasletta 2
7005 TRONDHEIM
Telefon: 73 58 05 00
Telefax: 73 91 54 33

NINA
Norsk institutt
for naturforskning