



Norges miljø- og
biovitenskapelige
universitet

Masteroppgave 2021 60 stp

Fakultetet for miljøvitenskap og naturforvaltning

Jakt på svalbardrein – kompenseres lokalt høyt jakttrykk gjennom innvandring?

Harvest of Svalbard reindeer – is locally high
hunting pressure compensated through
immigration?

Ingvild Lande Sørensen

Master Naturforvaltning

Forord

Masteroppgaven er skrevet i forbindelse med masterstudiet Naturforvaltning ved NMBU (Norges miljø og biovitenskapelige universitet). Oppgaven bygger videre på prosjektet SUSTAIN, som studerer effektene av jakt på svalbardrein, med mål om å sikre en bærekraftig forvaltning av denne endemiske underarten av villrein på Svalbard. Masteroppgaven er finansiert gjennom Svalbards Miljøvernfond, og legger grunnlaget for en sluttrapport som skal leveres til miljøvernfondet med forvaltningsrelevant kunnskap om jakt på svalbardrein og videre anbefalinger til Sysselmannen.

Jeg vil rette en stor takk til min veileder, Leif Egil Loe ved NMBU, som har bidratt med mye kunnskap og gode diskusjoner, både i felt og på digitale møter. Videre ønsker jeg å takke Ingvild Øyjordet, naturforvalter hos Sysselmannen, for hyggelig samtale og oppdatert informasjon om dagens forvaltningspraksis. Også stor takk til Oda Slotnes for grundig gjennomlesning og kommentarer på oppgaven, og til familie og kjæreste for tålmodighet og god hjelp!

Trondheim, mai 2021

Ingvild Lande Sørensen

Sammendrag

Kunnskap om områdebruk hos høstede bestander er nødvendig for å sikre forvaltning på riktig romlig skala. Et viktig forvaltningsspørsmål er hvor store områder som bærer belastningen av lokalt høyt jakttrykk. I henhold til det overordnede miljømålet for svalbardrein skal hverken bestandsstørrelse eller alders- og kjønnsfordeling i bestanden endres som følge av jakt. Formålet med dette studiet er å undersøke om lokalt høyt jaktuttak i Colesdalen blir kompensert gjennom innvandring fra lavintensitets jaktområdet Reindalen og jaktfritt område, men også spesielt om skjev avskyting mot bukk kompenseres gjennom høyere innvandring av bukk enn simle. Undersøkelser er basert på romlige data bestående av 25 år med bestandsregistreringer om høsten før jakt (av både merkede og umerkede dyr), samt fellingsstatistikk. Forflytningen av merkede dyr fra en høst til neste ble antatt å representere forflytningsraten mellom områdene, under antagelsen at de merkede dyrene er et tilfeldig utvalg av den ikke-merkede bestanden. Kernel-metoden ble brukt på fellingslokaliteter for å finne romlige ulikheter i jakttrykk. Om dyr forflyttet seg til områder med høyere jakttrykk mellom år, ble studert ved parvis t-test der inngangsdata var jakttrykk ved individers posisjoner i ulike år. Ved bruk av digitale forvaltningsområdekart, ble det identifisert om merkede dyr byttet område mellom år. Årlig kompensasjonsgrad ble beregnet ut fra årlig avskyting i Colesdalen og netto flyt inn. Om forflytningen var aldersavhengig, ble undersøkt med kjiqvadrat-test, hvor antall individer som forflyttet seg per aldersklasse ble sammenliknet med aldersfordelingen i bestanden. Tetthetsavhengighet i forflytningen ble testet ved lineær regresjon, hvor årlig forflytning ble testet mot endring i bestandsstørrelse.

Jeg fant at det var høyest jakttrykk ved kysten i Colesdalen (enkeltilgang med båt) og lavere jakttrykk i Reindalen (jegere ankommer til fots). Det foregikk signifikant kompensasjon hos begge kjønn av svalbardrein, med netto flyt av dyr til Colesdalen. Gjennomsnittlig kompensasjonsgrad for simler var på 11% og for bukker 10%, dvs. at for hvert 10. skutte dyr vandret det i snitt ett dyr inn i Colesdalen. Det var høyere netto flyt av bukk enn simle til Colesdalen, hvor unge bukker var overrepresentert. Forflytningen var negativ tetthetsavhengig, med økt forflytning ved bestandsnedgang. Kompensasjon og tetthetsavhengighet var derimot avhengig av få enkeltår tidlig i studiet. Mitt studium er det første som viser at forflytning til Colesdalen delvis kompenserer for jaktuttaket, noe som tyder på at det foregår kilde-sluk dynamikk (eng: source-sink), hvor det jaktfrie området og Reindalen (lavt jakttrykk) fungerer som en kildebestand for Colesdalen (høyt jakttrykk), som fungerer som en sluk. Mine funn viser også at forflytningen ikke gir en jevn årlig kompensasjon, men at enkeltårene med stor forflytning, trolig tilknyttet bakkeisingsperioder, gir kompensasjon over mange år. For forvaltningen betyr dette at bestanden i Colesdalen med lokalt høyt jakttrykk er noe mindre utsatt for overhøsting, da den inngår i kilde-sluk dynamikk, men det må påpekes at graden av kompensasjon er lav. Det betyr videre at forvaltningen ikke kan regne med en fast årlig kompensasjonsgrad ved fastsetting av kvoter.

Abstract

Knowledge of dispersal patterns of harvested populations is necessary to ensure management at correct spatial scales. To achieve this, it is important to take into account the size of the area affected by locally high hunting pressure. The management goal for Svalbard reindeer states that neither the population size, nor the age and sex distribution should be altered due to harvest. This study aims to investigate whether locally high harvest rates in Colesdalen are compensated through immigration from Reindalen (low hunting intensity) and hunting-free area, and to determine if the biased harvest offtake towards males is compensated through higher immigration of males than females. This was investigated using spatial data with 25 years of population census in the autumn before hunting (of both marked and unmarked animals), and hunting statistics. The movement of marked animals from one autumn to the next was assumed to represent the migration rate between the areas, based on the assumption that the marked individuals are a random selection of the non-marked population. The kernel method was used at hunter kill sites to understand spatial variation in hunting pressure. To determine if animals moved to areas with higher hunting pressure between years, t-tests were used. The dispersal pattern was found by identifying whether marked individuals changed management area between years. The annual degree of compensation was calculated using the net immigration into Colesdalen and the annual harvest offtake. Age dependence in the migration was studied using a chi-squared test, comparing number of movements within each age class with the age distribution of the population. Finally, density dependence in the migration was investigated using linear regression, where the proportion of annual migration was tested against changes in population size.

I found that hunting pressure was highest along the coast in Colesdalen (easy access by boat), and lower in Reindalen (hunters mainly arrive by foot). For both sexes of reindeer, significant compensation occurred, with a net flow of animals to Colesdalen. The average compensation degree for females was 11%, and 10% for males. There was a higher net flow of males than females, where young males were overrepresented. The dispersal was negative density dependent, with high movement associated with population declines. Both compensation and density dependence were contingent on a few years early in the study period. My study is the first to demonstrate that flow to Colesdalen partially compensates for harvest offtake. This indicates the presence of source-sink dynamics, with the hunting-free area and Reindalen functioning as source populations for Colesdalen, which acts as a sink. My findings also show that there are large variations in annual compensation, where a few individual years provide compensation over a longer period. Management implications are that the population in Colesdalen with high hunting pressure, is less exposed to over-harvesting than the population would be without compensation. At the same time, managers cannot expect an even degree of annual compensation when setting quotas. However, it must be pointed out that the degree of compensation is low.

Innhold

1. Innledning	1
2. Materiale og metode.....	5
2.1 Studieområde	5
2.2 Studieart	6
2.2.1 Områdebruk og adferd	7
2.2.2 Forvaltning og jakt	8
2.3 Datainnsamling og bearbeiding av datamateriale	9
2.3.1 Merking og bestandsregistrering	9
2.3.2 Jaktstatistikk	10
2.3.3 Kartdata	11
2.4 Statistiske analyser	11
2.4.1 Beregning av jakttrykk.....	11
2.4.2 Analyser av forflytning.....	11
2.4.3 Analyser av kompensasjon	12
2.4.4 Analyser av aldersavhengighet og tetthetsavhengighet i forflytningen	12
3. Resultater	13
3.1 Romlig variasjon i jakttrykk	13
3.2 Forflytningsmønster	14
3.3 Grad av kompensasjon gjennom forflytning	15
3.4 Faktorer som påvirket sannsynlighet for forflytning.....	16
4. Diskusjon	19
4.1 Jegernes preferanser ut fra tilgjengelighet skaper romlige forskjeller i jakttrykk	19
4.2 Kilde-sluk dynamikk.....	20
4.3 Kompensasjonen avhenger av noen få enkeltår	21
4.4 Ekstremår med bakkeising kan gi negativ tetthetsavhengig forflytning.....	22
4.5 Høyere netto flyt av bukker enn simler til Colesdalen	22
4.6 Feilkilder	24
5. Konsekvenser for forvaltningen av svalbardrein.....	26
6. Litteratur.....	27

1. Innledning

Ulike faktorer påvirker de bærekraftige forvaltningsstrategiene for bestander som det drives jakt på. Strategien utfordres ofte av komplekse økologiske og miljømessige interaksjoner, i tillegg til sosiale, kulturelle, politiske og økonomiske forhold (Gordon et al., 2004). For forvaltningen er et viktig spørsmål hvorvidt jaktdødeligheten er additiv, dvs. at den kommer i tillegg til den naturlige dødeligheten hos bestanden, eller alternativt om jaktdødeligheten blir kompensert for. Kompensasjon kan skje gjennom tetthetsavhengige endringer i fødselsrate, alder ved kjønnsmodning, overlevelse eller forflytning (Nichols et al., 1984; Conroy & Kremenetz, 1990; Lebreton, 2005). Tetthetsavhengig forflytning kan indusere kilde-sluk dynamikk (eng: source-sink), men dette er det få empiriske studier som dokumenterer. Videre kan variasjon i jaktinnsats og preferanser hos jegere føre til romlig og demografisk variasjon i jakttrykk (Solberg et al., 2000; Mockrin et al., 2011) og usikkerhet rundt effekten av forvaltningsstrategier (Bischof et al., 2012). For å sikre en bærekraftig forvaltning av jaktede bestander basert på riktig romlig skala, er det nødvendig med kunnskap om i hvilken grad jakt fører til en kilde-sluk dynamikk mellom områder, og hvor store områder som dermed tar belastningen av et lokalt høyt jakttrykk.

I dag er mange bestander av klovdyr sterkt regulert av jakt (Apollonio et al., 2010). Både økologisk kunnskap, økonomisk fortjeneste og jegernes preferanser har bidratt til implementering av selektive jaktregimer (f.eks., Ginsberg & Milner-Gulland, 1994; Solberg et al., 1999). Ut fra forvaltningsmål fordeles ofte kvoter ut fra kjønn og/eller aldersklasser, eller spesifikke individklasser basert på eksempelvis morfologi (Festa-Bianchet & Mysterud, 2018). Avhengig av kjønns- og aldersklasse, bidrar individene ulikt til bestandsdynamikken (Gaillard et al., 2000), noe som fremmer slike selektive forvaltningstilnærminger. Samtidig kan jaktinnsatsen variere mye mellom kjønn og aldersklasser som følge av jegernes adferd (Rivrud et al. 2014) og preferanser (Ginsberg & Milner-Gulland, 1994). Selektiv jakt på bestander som er kjønnsdimorfe og strukturert etter alder eller kroppsstørrelse, kan føre til endringer i bestanders demografiske struktur (Langvatn & Loison, 1999; Milner et al., 2007). Dette kan forstyrre paringssystemet og slik undertrykke reproduksjonen (se Milner et al., 2007). Jakt har videre potensiale til å endre bestanders vekstrate (Gamelon et al., 2012; Stubberud et al., 2019), romlig dynamikk (Engen et al., 2018) og evolusjonære responser (Coltman et al., 2003; Festa-Bianchet & Mysterud, 2018).

Innenfor et lokalt område kan det være store variasjoner i konsekvensene av jakt og forvaltningsregimer (Péron et al., 2012; Mysterud et al., 2020). Jegernes innsats under jakten er ofte konsentrert i enkelte områder, noe som kan gi romlige forskjeller i jakttrykk. Disse romlige forskjellene kan være en følge av forvaltningsbestemmelser (Bishop et al., 2005), terrenget og tilgjengeligheten til jaktområdet (Mockrin et al., 2011; Plante et al., 2017; Bruke et al., 2019) og tetthet av jegere (Mysterud

et al, 2020). Det forventes at jegere vil prioritere bruk av tid og penger på selve jakten, og benytte minst mulig ressurser på transport og innmarsj til jaktområdet. Dette medfører at det lokale jakttrykket synker med økende avstand til veg og vanskeligere framkommelighet grunnet ulendt terrenget, mens jakttrykket ofte er høyere i lettgått terreng med god oversikt og enkel tilkomst (Stedman et al., 2004; Mockrin et al., 2011; Plante et al., 2017). Jakttrykket er i et større romlig perspektiv ofte høyere der det er kortere avstand til nærmeste by (Burke et al., 2019; Mysterud et al., 2020). Også den demografiske sammensetningen hos den jaktede bestanden kan variere romlig, hvor individer eksempelvis kan være fordelt etter alder, kjønn, reproduksjonsstatus eller grad av filopatri (Loe et al. 2006; Campioni et al., 2012; Ofstad et al., 2020). Lokale ulikheter i jakttrykk kan dermed føre til et skjevfordelt jakttrykk på de ulike demografiske gruppene, og føre til usikkerhet når det gjelder effektene av forvaltningsstrategier (Bischof et al., 2012).

Ved høyere dødelighet enn reproduksjonsrate i en bestand, vil bestandsstørrelsen reduseres, med mindre nedgangen kompenseres gjennom netto innvandring. Dersom dette er tilfellet kan det induseres kilde-sluk dynamikk gjennom tetthetsavhengig spredning. Dvs. at kilde- og sluk-områder er koblet sammen gjennom migrasjon, hvor kilde-området er produktivt nok til å opprettholde sin bestandsstørrelse og samtidig ha et overskudd av dyr som migrerer til andre områder, mens sluk-området er avhengig av innvandringen fra kilde-området for å opprettholde sin bestandsstørrelse (Pulliam, 1988). Romlige forskjeller i jakttrykk kan påvirke den romlige variasjonen i vekstrate hos bestander (Péron et al., 2012). Dette kan gjennom tetthetsavhengig spredning føre til kilde-sluk dynamikk, og resultere i økt migrasjon fra områder med lavt til områder med høyt jakttrykk (Péron et al., 2012). For forvaltningen vil det bety at belastningen av lokalt høye jakttrykk fordeles på et større område, ettersom innvandring fra omkringliggende områder kan bidra signifikant til rekruttering hos intensivt jaktete bestander (f. eks., Allen & Sargeant, 1993; Slough & Mowat, 1996). Bestander som inngår i kilde-sluk dynamikk er dermed mindre utsatt for utryddelse enn isolerte bestander, ettersom utryddelse kan bli unngått gjennom innvandring (Brown & Kodric-Brown, 1977; Stacey & Taper, 1992).

Forflytningsgraden kan være sterkt kjønns- og aldersspesifikk, avhengig av paringssystem (Greenwood, 1980; Dobson, 1982). Hos høyt polygyne pattedyr er det ofte størst forflytning blant hanndyr, samtidig som unge individer ofte står for en stor del av forflytningen (Greenwood, 1980). Ved å endre kilde-sluk dynamikken gjennom romlige ulikheter i jakttrykk, kan derfor den romlige variasjonen i kjønns- og aldersstruktur hos bestander endres (Péron et al., 2012). Kunnskap om romlige spredningsmønstre er dermed avgjørende for forståelse av bestandsdynamikken over tid (Pulliam, 1988).

Svalbardrein (*Rangifer tarandus platyrhynchus*) er en underart av rein endemisk til Svalbard, og Norge har derfor et viktig forvaltningsansvar med hensyn på bærekraftig jakt. I tillegg er svalbardrein

klassifisert som en prioritert art for overvåkning av terrestrisk fauna på Svalbard i miljøovervåkningssystemet «Miljøovervåkning Svalbard og Jan Mayen - MOSJ» (Sander et al. 2006). Forvaltningen av svalbardrein må følge det overordnede prinsippet lovfestet i Svalbardmiljøloven §24 (2001), hvor arters naturlige produktivitet, mangfold og leveområder skal bevares. Videre reguleres jakt på svalbardrein gjennom «Forskrift om høsting på Svalbard» (2002) og «Forskrift om jakt på Svalbard» (2003), samt «Plan for forvaltning av Svalbardrein» (Sysselmannen på Svalbard, 2009). Det overordnede miljømålet for forvaltningen av svalbardrein er ifølge forvaltningsplanen: «Bestandene av svalbardrein skal få utvikle seg naturlig uten at menneskelig innvirkning har nevneverdig effekt på utbredelse, bestandssammensetning, tilvekst og naturlig dødelighet» (Sysselmannen på Svalbard, 2009, punkt 1.1.). Videre fastsettes det at høsting kan foregå så lenge det ikke er i konflikt med dette overordnede målet (punkt 3.1). Dette innebærer at hverken enkeltbestander eller enkeltområder kan ha bestandsnedgang eller endringer i den demografiske sammensetningen som følge av jakt. Forvaltningen har derfor som mål å «skyte gjennom bestanden», noe som vil si å fordele kvoter i henhold til den naturlige alders- og kjønnsammensetningen i bestanden.

Det foregår jakt på svalbardrein i seks definerte fellingsområder, hovedsakelig til rekreasjonsformål. Sysselmannen fastsetter kvotene etter årlige helikoptertellinger. Jakten er vurdert til å ha ubetydelig effekt på bestandenes vekstrate, basert på årlig jaktuttak vurdert mot bestandsstørrelsen (Stien et al., 2012a). Stien et al. (2012a) vurderte derimot ikke eventuelle demografiske ulikheter i jaktuttaket eller jegernes adferd, og heller ikke hvordan effekten av slike demografiske ulikheter varierer romlig. Nylig er det funnet at bukker og åringer utgjør en større andel av jaktuttaket enn den demografiske fordelingen i bestanden tilsier (Peeters et al., under andregangs revisjon). For å sikre en forvaltning i tråd med miljømålene, er det derfor nødvendig med kunnskap om områdebruk og eventuell kompensasjon av jaktuttaket gjennom innvandring, spesielt blant bukker. Svalbardrein har tradisjonelt vært antatt å bruke små leveområder og forflytte seg lite (Tyler & Øritsland, 1989). Nyere studier har derimot vist at svalbardreinen forflytter seg mer enn først antatt, spesielt i forbindelse med perioder med varme vintertemperaturer og mye bakkeising (eng: «rain-on-snow») (Stien et al., 2010; Nedberg, 2012; Meland, 2014; Loe et al., 2016). Omfattende bakkeising med isdekt beite fører til utvandring, ofte helt ut av individenes hjemmeområder (Stien et al., 2010). Når våren kommer, vil disse individene kunne vurdere ressursgrunnlaget i det nye området mot det forventede tilbudet i det gamle hjemmeområdet. Lokalt høye jaktuttak kan bidra til et høyt ressursgrunnlag i enkelte områder og dermed bidra til at flere individer velger å bli, i stedet for å forflytte seg tilbake.

Formålet med dette studiet er å undersøke om høyt lokalt jaktuttak av svalbardrein kompenseres gjennom innvandring fra andre områder med lavere jakttrykk/uten jakt. Dette har stor forvaltningsrelevans fordi dersom det viser seg at det ikke foregår kompensasjon på tvers av

områdene, kan det være nødvendig med tiltak for å fordele det lokalt høye jakttrykket, eksempelvis ved å dele inn jaktområdet i mindre jaktsoner. Hvis det lokalt høye jakttrykket derimot kompenseres gjennom innvandring fra de andre områdene (med lavere/ingen jakt), jakter man i praksis på en stor bestand koblet sammen gjennom migrasjon, og jakttrykket kan opprettholdes. Kunnskap om eventuell kompensasjon av jaktuttaket i de hardest jaktete områdene er etterspurt i flere forskningsrapporter (Stien et al., 2012a; Pedersen et al., 2014; Loe et al., 2017), samt i «Forvaltningsplan for svalbardrein» (Sysselmannen på Svalbard, 2009). Ved hjelp av 25 år med bestandsregistrering og fangstdata vil jeg undersøke om høyt jaktuttak i Colesdalen kompenseres gjennom innvandring fra lavintensitets jaktområdet Reindalen og det jaktfrie området mellom disse, både hos simler og bukker. Disse to jaktområdene står for ca. 40% av dagens jaktuttak. Tidligere studier har vist at reinen forflytter seg mellom disse områdene (Stien et al., 2012a; Loe et al., 2017), så muligheten for kompensasjon er til stede.

Samtidig er et viktig aspekt for forvaltningen, å vite hvilke kjønns- og aldersgrupper som forflytter seg mest. Ettersom en høyere andel voksen bukk tas ut, enn den naturlige andelen bukk i bestandene tilsier (Peeters et al., under andregangs revisjon), er en høyere netto innvandring nødvendig for å oppnå tilsvarende eventuell kompensasjonsgrad som hos simle. Mens tidligere studier for områdebruk hos svalbardrein har undersøkt spredningsmønsteret for simler, er forflytning blant bukker ikke studert foreløpig. Kjønnsspesifikk kompensasjon er å forvente, ettersom det blant pattedyr oftest er størst forflytning blant unge hanner (såkalt natal spredning: Greenwood, 1980). Fra annet hjortevilt vet man at unge hanner ofte forflytter seg til områder med bedre næringstilgang og lavere konkurranse om hunner (Loe et al., 2009). Økt kunnskap om spredningsmønster og kompensasjon gjennom innvandring vil gi grunnlag for å vurdere om dagens forvaltningsregime med hensyn til kvotesetting er forenelig med miljømålene, eller om det lokalt høye jakttrykket burde fordeles jevnere over større områder.

Med dette som utgangspunkt vil jeg teste følgende hypotese:

H1: Lokalt høyt jaktuttak på svalbardreinen blir kompensert for gjennom innvandring fra områder med lavere jakttrykk og/eller uten jakt. Kompensasjonen vil være kjønnsspesifikk fordi de har ulike næringspreferanser og bukker forventes i tillegg å velge område ut fra konkurransesituasjon og tilgang til simler. Ut fra dette vil jeg teste følgende prediksjoner:

P1: Det er netto flyt av individer til høyintensitets jaktområdet Colesdalen fra omkringliggende områder med lavt jakttrykk/ingen jakt.

P2: Det er høyere netto flyt av bukker enn simler til Colesdalen gjennom kompensatorisk forflytning, ettersom en større andel av bukkene tas ut under jakten.

P3: Unge bukker forflytter seg oftere enn andre kjønns- og aldersgrupper.

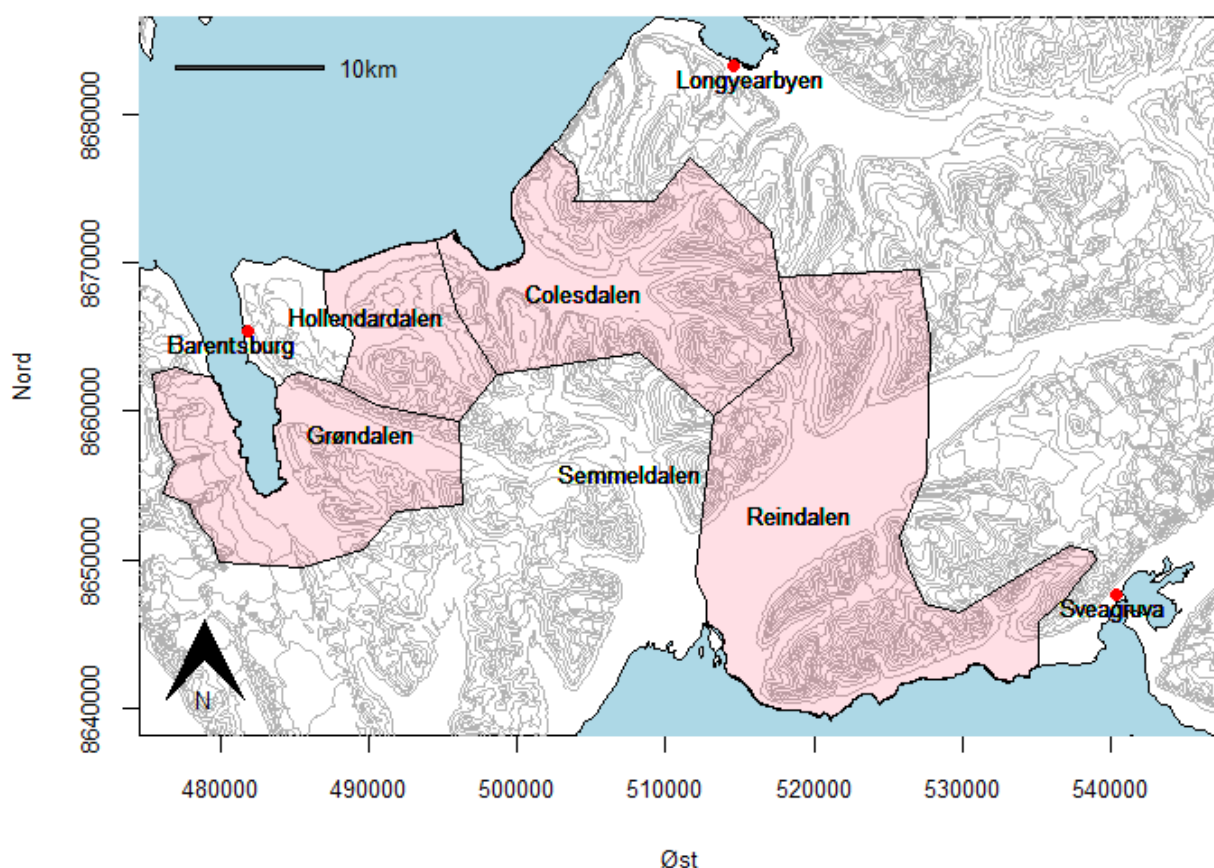
2. Materiale og metode

2.1 Studieområde

Studieområdet ligger på Nordenskiöldland (78°2' N, 17°2' Ø), og består av hoveddalene Colesdalen, Reindalen og Semmeldalen, samt mindre sidedaler med høye pass (figur 1). Mens Colesdalen og Reindalen er jaktområder, utgjør Semmeldalen og omkringliggende område et jaktfritt område. Området bærer preg av glasiale prosesser, med brede, forholdsvis frodige u-daler, bratte fjellsider og fjellplatåer på opptil 1000moh. Det er ingen veier i området, og en forholdsvis lav menneskelig tilstedeværelse. Plantegeografisk blir vegetasjonen i området medregnet i den mellomarktiske tundrasonen, hvor det veksler mellom moser, urter og grasdominerte vegetasjonstyper fragmentert av løsmasser uten vegetasjonsdekke (Elvebakk, 2005). Dette landskapet, med brede daler og lav vegetasjon som er omgitt av bratte fjell, gir gode forhold for å oppdage reinsdyr ved jakt og under den årlige tellingen. Landskapet skaper samtidig markante innfallsporter for jegerne, og gir grunn til å forvente en sterk jaktgradient.

Normalt er det snødekke fra oktober/november til midten av juni på Svalbard (Langvatn et al., 1999). Normaltemperatur i varmeste måned (juli) er 5,8°C, og -13°C i kaldeste måned (februar) (normalperioden 1981-2010) (Nordli et al., 2014). Det er generelt lite nedbør på Svalbard, normalt mellom 190mm og 440mm årlig for samme periode (Førland et al., 2012). Samtidig som årlig gjennomsnittstemperatur har økt på Svalbard det siste århundret (Nordli et al., 2014), er det forventet at bakkeising vil forekomme hyppigere og i større utstrekning fremover (Rennert et al., 2009; Hansen et al., 2014).

Det er totalt 2939 innbyggere på Svalbard (per jan. 2020), hvor den største andelen er bosatt i tettstedene Longyearbyen og Barentsburg (Statistisk sentralbyrå, 2020), henholdsvis nordøst og vest for mitt studieområde (figur 1). Fram til 2016 har det også vært en bosetning sørvest for studieområdet ved Sveagruva. Jaktområdene kan kun nås med båt eller til fots. Det tar omtrent 6 timer å gå fra Longyearbyen til det nærmeste jaktområdet, Colesdalen, mens turen kan ta under en time med båt.



Figur 1: Fellingsområdene Reindalen og Colesdalen samt det jaktfrie området mellom (deriblant Semmeldalen) utgjør studieområdet på Svalbard. Colesdalen grenser også til fellingsområdet Hollendardalen som igjen grenser til fellingsområdet Grøndalen. Jaktområdene er skravert rosa. Befolkede tettsteder rundt studieområdet er Longyearbyen, Barentsburg og tidligere også Sveagruva (røde punkter). Aksene representerer UTM-koordinater.

2.2 Studieart

Svalbardrein er det eneste store herbivore pattedyret i et forholdsvis enkelt terrestrisk næringsnett med få arter. De er tilpasset et predatorfritt miljø (Vanderknaap, 1989) og reagerer mindre på forstyrrelser fra mennesker enn rein på fastlandet (Coleman et al., 2001). Svalbardreinen opptrer alene eller i små, ofte seksuelt segregerte grupper (Loe et al., 2006), og har et polygynt paringssystem (Tyler, 1987). De er å finne i de fleste områder på Svalbard som er isfrie med et minimum av planteproduksjon (Le Moullec et al., 2019).

Variasjon i bestandsstørrelse og alders- og kjønns sammensetning hos svalbardreinen påvirkes hovedsakelig av bestandstetthet og klimafaktorer (Peeters et al., 2017; Hansen et al., 2019a,b). Vinteren er den begrensende perioden for svalbardreinen, med snødekke over lang tid, lave temperaturer og perioder med bakkeising (Reimers, 1983; Aanes et al., 2000). Årlig variasjon i vekstrate er direkte negativt korrelert med mengden nedbør på vinteren (Aanes et al., 2000). Ved høy tetthet samtidig med isblokkert beite på vinteren, følger høy dødelighet grunnet sult (spesielt hos de yngste og eldste individene), redusert vekstrate og lav reproduksjonsrate den påfølgende sommeren (Hansen et al., 2011; 2019a; Stien et al., 2012b; Albon et al., 2017). Kjønns sammensetningen i bestanden utgjøres av en større andel simler (55-65%) enn bukker (Stien et al., 2012a; Peeters et al., 2017). Denne kjønnsfordelingen skyldes trolig ulik naturlig dødelighet (Reimers, 1977), hvor dødeligheten øker med alder for bukker på over tre år, mens den for simler øker fra en alder på åtte år (Reimers, 1983; Douhard et al., 2016).

2.2.1 Områdebruk og adferd

Svalbardreinen bruker små leveområder og er tradisjonelt regnet som en underart av villrein som ikke migrerer (Tyler, 1987; Tyler & Øritsland, 1989). Bratte fjell, isbreer og brede fjorder utgjør naturlige barrierer for migrasjon og begrenser forflytning mellom ulike dalsystem, noe som resulterer i genetisk isolerte bestander (Yannic et al., 2014). Likevel er det funnet at individ kan vandre ut av leveområdet ved særlig vanskelige vinterforhold (Tyler & Øritsland, 1989; Hansen et al., 2010). Bakkeising kan resultere i økt utvandring fra leveområdet grunnet is som hindrer tilgang til beite (Stien et al., 2010; Loe et al., 2016). Utvandringsgraden er også foreslått å variere betydelig mellom år (Tyler & Øritsland, 1999). Denne utvandringen alene forklarer sjeldent bestandsreduksjon, men er oftere funnet å være en forklarende faktor til nedgangen sammen med naturlig dødelighet (Tyler, 2010).

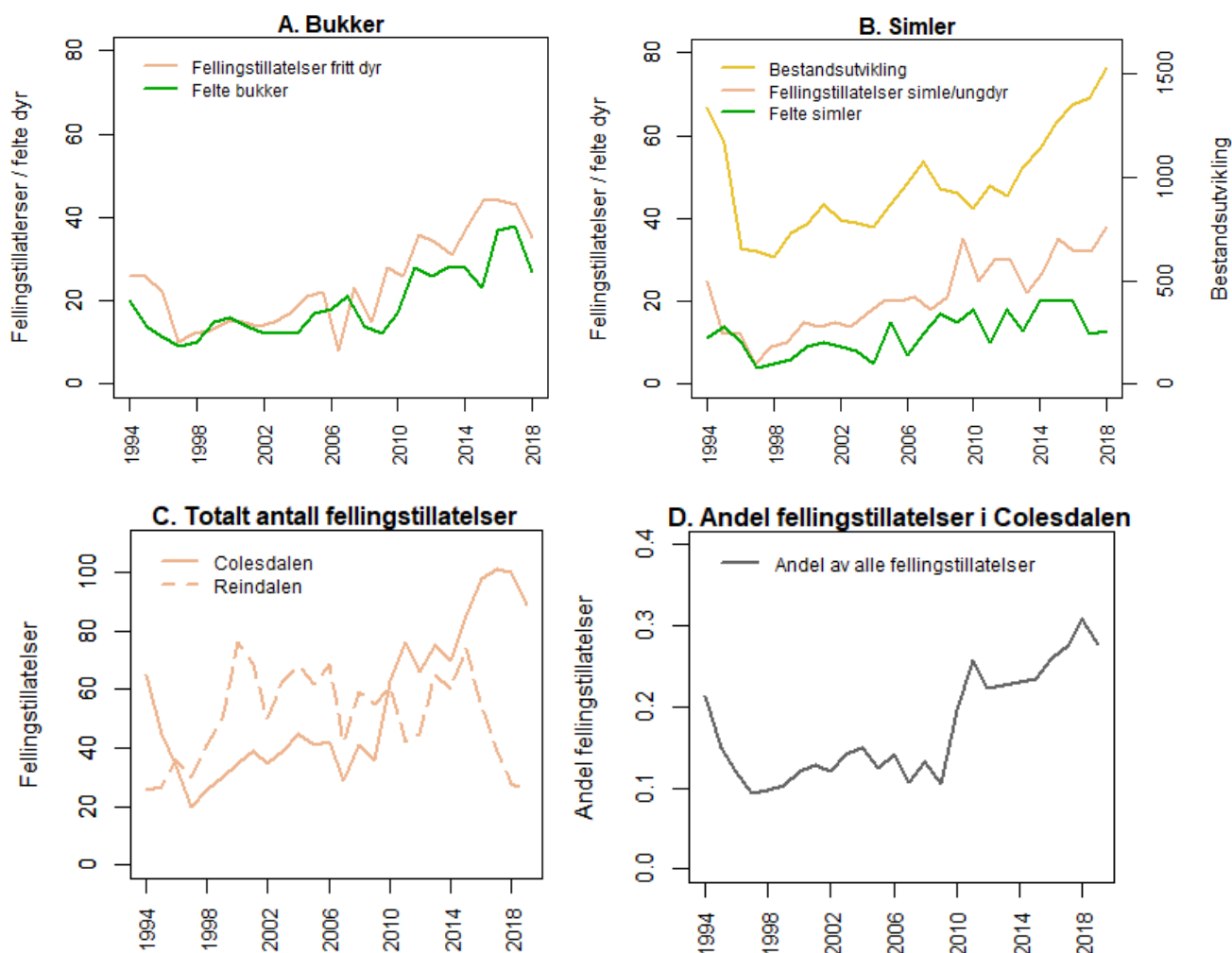
Svalbardrein ikke er territorielle, så migrasjon påvirkes sannsynligvis ikke av sosiale barrierer. Avgjørelsen om å forflytte seg skjer trolig på individnivå, ettersom svalbardreinen oppholder seg i små grupper eller alene (Loe et al., 2006). Fordi svalbardreinen hverken er betydelig påvirket av predasjon, interspesifikk næringskonkurranse eller insektplager, er den største driveren for forflytning trolig valg av beite, med unntak av ved kalving (Tyler, 1987; Skogland, 1989) og brunst (Skogland, 1989). Områdebruk og størrelse på leveområde viser en sterk sammenheng med habitatkvalitet, -kvantitet og -tilgjengelighet (Hansen et al., 2009). Som følge av dette gjennomfører noen individ sesongmessige vandring til områder med næring av høyere kvalitet (Hansen et al., 2010).

2.2.2 Forvaltning og jakt

I 1925 ble svalbardrein fredet grunnet uregulert jakt og fangst over flere år, noe som hadde ført til en stor reduksjon av bestanden (Lønø, 1959). Etter betydelig bestandsvekst og rekolonisering av områder hvor svalbardreinen var blitt utryddet, ble det i 1983 åpnet for jakt til forskningsformål og i 1989 for fastboende (Overrein, 2003). Mens det i 1983 ble felt 117 dyr, har det vært en økende trend i antall felte dyr de siste tiårene, med et toppår i 2009 med 238 felte dyr (Sysselmannen på Svalbard, 2021). I dag er det omtrent 22 400 individer av svalbardrein (Le Moullec et al., 2019). Uttaket av den totale bestanden på Svalbard er dermed svært lavt, på rundt 1%, og antatt å ha ubetydelig effekt på populasjonsdynamikken (Stien et al., 2012a).

Fastboende kan tildeles fellingstillatelse på ett dyr per år av Sysselmannen på Svalbard (Forskrift om jakt på Svalbard, 2003, §3). Ved innvilgning av fellingssøknad får jegeren fellingstillatelse innenfor ett av seks jaktområder, for enten kalv, simle/ungdyr eller fritt dyr (Forskrift om høsting på Svalbard, 2002, §33). For å fastsette kvotene gjennomfører Sysselmannen helikoptertelling innenfor jaktområdene sent i juli/tidlig august langs fastsatte ruter hvert år (Sysselmannen på Svalbard, 2009). Her registreres dyr i klassene kalv, simle/ungdyr, voksen bukk og ukjent, samt antall kadaver fra foregående vinter. Fordelingen av fellingstillatelser mellom de ulike jaktområdene fastsettes på bakgrunn av helikoptertellingen samt antall fellingssøknader. Jakten foregår i perioden 15. august til 20. september. Av utstedte fellingstillatelser er fellingsprosenten ca. 60% (Stien et al., 2012a). Avgjørende for fellingsresultatet er trolig jegernes motivasjon for å jakte, værforhold under jakten og om området er lett tilgjengelig (Pedersen et al., 2014).

Årlig avskytning av bukk (ett år og eldre) i Colesdalen varierte mellom 9 (1997) og 38 (2017) i perioden 1994-2018, mens avskytningen av simler har variert mellom 4 (1997) og 20 (2015, 2016) for samme periode (figur 2A og B). Voksen bukk kan kun skytes på fellingstillatelse for fritt dyr, mens voksen simle kan felles på kort for både simle/ungdyr og fritt dyr. Det er en tendens til at avskytning av bukk har økt mer enn avskytning av simler de siste årene (figur 2A og B). Videre har det siden 2010 har det vært en økning i andel fellingstillatelser for Colesdalen i forhold til totalt antall fellingstillatelser i alle jaktområdene (figur 2D), mens antall fellingstillatelser gitt for Reindalen har sunket (figur 2C).



Figur 2: Felte bukker og tildelte fellingstillatelser for fritt dyr i Colesdalen (A), felte simler, tildelte fellingstillatelser for simle/ungdyr i Colesdalen, og bestandsutviklingen for simler i Colesdalen, Reindalen og det jaktfrie området (B), totalt antall tildelte fellingstillatelser i Colesdalen og Reindalen (C) og andelen fellingstillatelser gitt for Colesdalen av totalt antall gitt i alle jaktområdene på Svalbard (D). For felte bukker og simler er kalv ekskludert.

2.3 Datainnsamling og bearbeiding av datamateriale

2.3.1 Merking og bestandsregistrering

Det har blitt gjennomført merking av bestanden gjennom fangst siden 1994. I 1994 ble merkingen gjennomført i august fra helikopter ved hjelp av «dart gun» med bedøvelsespiler, mens fra 1995 ble fangingen og merkingen gjennomført på servinteren (oftest april/mai) ved hjelp av et håndholdt nett mellom to snøscootere. Siden 1995 har det foregått systematisk merking av simler, hovedsakelig som kalv, mens den systematiske merkingen av bukker først begynte i 2003. Tidligere foregikk det kun sporadisk merking av kjønnsmodne bukker. Fangede individer ble merket med et øremerke i hvert øre (ca. 5 cm bredt) samt et plastikkhalsbånd (ca. 3,5 cm bredt). Disse øremerkene og halsbåndet var

fargekodet etter kohort og hadde et unikt individnummer påskrevet. Kjønn og aldersklasse ble registrert ved merking. I perioden 1994-2019 har 1044 simler og 219 bukker blitt merket. For videre analyser antas det at de merkede individene er representative for de umerkede individene i bestanden med samme alder og kjønn.

I perioden 1995-2020 har det også blitt gjennomført bestandsregistrering i studieområdet. Den foregår langs et fastsatt linjetransekt gjennom Reindalen, Colesdalen og Semmeldalen (se Solberg et al., 2001), samt i ulike sidedaler innen studieområdet. Registreringen har blitt gjennomført hvert år sent i juli/tidlig august, hvor to eller flere personer går og registrerer observasjoner av individ ved hjelp av kikkert og teleskop. Kønns- og aldersbestemmelse er mulig å registrere i denne perioden, ettersom bukker har nesten fullt utviklet gevir. Alle umerkede individer langs transektet ble registrert (som kalv, simle åring, bukk åring, simle voksen, bukk voksen, uklassifisert åring eller uklassifisert voksen), mens alle observasjoner av merkede individ ble registrert, uavhengig av om de ble observert langs transektet eller ikke. Eksempel på det siste kan være at en observatør søkte etter merka dyr i en sidedal som ikke inngikk i transektet, eller sporadiske observasjoner f.eks. ved hytta om kvelden. Det ble i gjennomsnitt observert 1 merket per 21 observerte bukk (2003-2018), og 1 merket per 4 observerte simle (1996-2018). Koordinatene for hver observasjon ble registrert med håndholdt GPS (UTM med datum ED50 i de første årene og senere WGS84). Svalbardrein kan oppdages på flere kilometers avstand grunnet det åpne landskapet, uavhengig om de er merket eller ikke, og det er sjeldent at ID til merkede individ ikke kan leses (Lee et al., 2015). Gjennomsnittlig oppdagelsessannsynlighet (sannsynlighet for at et merket dyr ble sett, gitt at det var i live) under bestandsregistrering var 43% (95% konfidensintervall [38 %, 48%]).

Ut fra fangst for merking og bestandsregistreringen ble det ved hjelp av fangst-merke-gjenfangst metodikken beregnet bestandsstørrelse (Lebreton et al., 1992). Ettersom få bukker er merket sammenliknet med simler, var det ikke datagrunnlag for å beregne bestandsstørrelse for bukker. For videre analyser (tetthetsavhengighet i sannsynlighet for forflytning mellom områder) antar jeg derfor at svingninger i bestandsstørrelsen av simler reflekterer hele bestanden.

2.3.2 Jaktstatistikk

Under jakta i perioden 2017-2019 ble koordinater for fellingssted rapportert inn til Sysselmannen av jegere (n=138, 2017: n=66, 2018: n= 26, 2019: n=46). Disse var fordelt mellom de seks fellingsområdene, hvorav 50 fellingslokasjoner ble rapportert i Colesdalen, 17 i Reindalen og 20 i Hollendardalen.

Det ble også brukt oversikt fra Sysselmannen for Colesdalen på årlig antall felte bukker (2003-2018, n=520) og simler (1996-2018, n=330). Kalver ble utelatt (n=135), siden ingen fra kalvekullet enda var

merket på det tidspunktet jakten foregikk på, og dermed ikke inngår i den merkede delen av bestanden som videre analyser tar utgangspunkt i. De med ukjent alder ble inkludert ($n=14$), siden disse trolig ikke var kalver da jegere enkelt ser forskjell på kalv (ca 3 måneder gamle) og individer på 1 år eller eldre. Jakt sesongen har foregått på samme tidspunkt gjennom hele studieperioden.

2.3.3 Kartdata

Forflytning mellom Colesdalen, Reindalen og det jaktfrie området ble identifisert ved hjelp av digitale kart med fellingsområde-grensene. Områder utenfor fellingsområdene ble kategorisert som «Utenfor». Forflytningen ble undersøkt ved å kombinere kartdataene med koordinatene for de observerte merkede individene fra bestandsregistreringen. Ved hjelp av R-pakken *Raster* ble kartet omgjort til raster og områdenavn ble ekstrahert til hver koordinat-posisjon for de observerte individene. Forflytning mellom områder ble identifisert ved endring av forvaltningsområde fra august år 1 til august det neste året individet ble observert.

2.4 Statistiske analyser

Statistiske analyser ble gjennomført i programmet R versjon 3.5.1 (R Core Team, 2018).

2.4.1 Beregning av jakttrykk

For å undersøke romlige ulikheter i lokalt jakttrykk innen studieområdet ble kernel-metoden brukt (Worton, 1989). Ved hjelp av funksjonen *kernelUD* i R-pakken *adehabitatHR* (Calenge, 2006), ble det ut fra koordinater for fellingssteder estimert romlig variasjon i jakttrykk. Ad hoc-metoden hrf ble brukt for å estimere glattingsfaktoren h (eng: smoothing factor). Produktet er et heldekkende kart som gir antall skutte individer per arealenhet, heretter kalt jakttrykk. Verdiene for jakttrykk ble deretter rasterifisert og ekstrahert for koordinatene til alle observerte individ fra bestandsregistreringen. Ettersom koordinatsystemet UTM som er brukt ved kernelanalysen, er metrisk, ble kernelverdiene multiplisert med 1000^2 og deretter delt på gjennomsnittlig antall dyr skutt årlig, slik at verdiene i kartet representerer årlig antall dyr skutt per km^2 .

2.4.2 Analyser av forflytning

For å undersøke forflytning mellom år, ble matriser laget ved hjelp av funksjonen *xtabs* i pakken *stats* (R Core Team, 2020). Matrisene ble laget med utgangspunkt i de merkede individene fra bestandsregistreringen som ble observert flere år. Dersom disse var observert flere ganger per år, ble bare siste observasjon et gitt år brukt. Fra matrisen ble det funnet antall individer som gjennomførte de ulike kombinasjonene av forflytning mellom Colesdalen, Reindalen og «Utenfor», samt antall individer som forble i samme område. Dette ble gjennomført både for hele studieperioden samlet og for hvert år.

2.4.3 Analyser av kompensasjon

Parvis tosidig t-test ble benyttet for å undersøke om lokalt høyt jakttrykk ble kompensert gjennom innvandring. I praksis vil det si hvorvidt jakttrykket på individenes lokalitet i august år 2 var signifikant høyere enn jakttrykket på individenes lokalitet i august år 1 - noe som vil bety et signifikant netto tilsig til områder med høyt jakttrykk. Alle individer observert to eller flere år ble inkludert. T-testen ble kjørt separat for hvert kjønn. For å undersøke om kun enkeltår med høy forflytning sto for den signifikante kompensasjonen gjennom hele studieperioden, ble testen også gjentatt med enkeltår utelatt.

For å finne den årlige graden av kompensasjon i Colesdalen, ble både netto flyt inn i Colesdalen, andelen merka individ av bestanden og antall felling er brukt. Årlig netto flyt ble beregnet ved å identifisere antall individer som ved år t ble observert i Colesdalen, men ved forrige observasjon var observert «Utenfor» eller i Reindalen, for så å subtrahere tilsvarende antall for motsatt forflytning. Andel merka dyr av bestanden per år ble beregnet ved å finne antall observerte merkede individer langs transektet (tilfeldige observasjoner av merkede dyr utelatt) delt på det totale antallet individer observert langs transektet det gjeldende året. Andelen merkede dyr ble så multiplisert med netto flyt inn i Colesdalen for å få et estimat på netto forflytning av totalt antall dyr (både merkede og umerkede) som immigrerte til Colesdalen for det gjeldende året. Dette antallet, dividert på antall skutte dyr det året, gav årlig prosentvis grad av kompensasjon. Beregningen ble gjort separat for begge kjønn. Ettersom systematisk merking av bukker ikke startet før i 2003, ble grad av kompensasjon kun beregnet fra 2003 for bukker.

2.4.4 Analyser av aldersavhengighet og tetthetsavhengighet i forflytningen

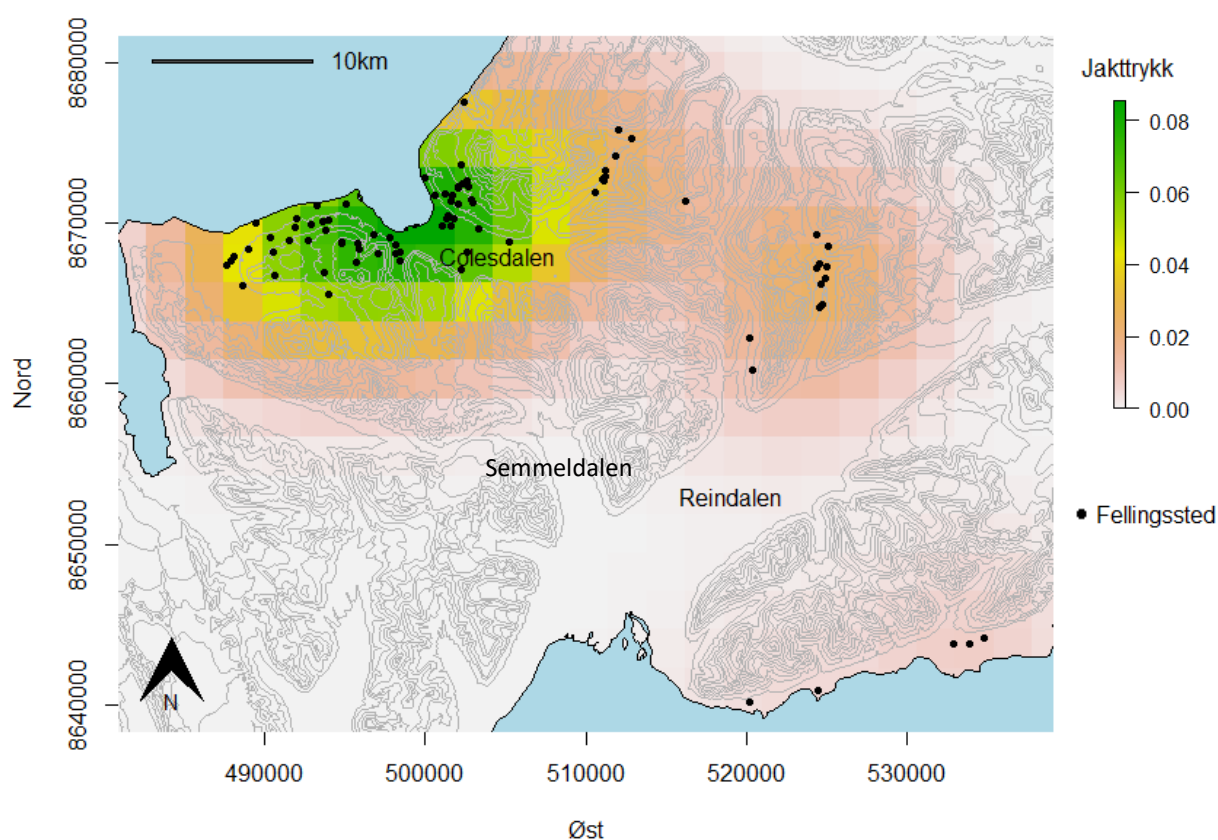
For å undersøke om forflytningen var aldersavhengig, ble Pearsons kjikvadrat-test brukt for å sammenlikne om antallet som forflyttet seg i hver aldersklasse var signifikant forskjellig fra aldersfordelingen i bestanden. Dette ble testet separat for begge kjønn. For å være sikker på alderen til individene ved forflytning, ble kun de merkede individene observert to år på rad med kjent alder inkludert. Alder ved år 1 av forflytningen ble benyttet som aldersklasse.

Om forflytningen som gav kompensasjon var tetthetsavhengig, ble undersøkt ved bruk av lineær regresjon gjennom funksjonen «lm», med gaussisk link-funksjon, der residualene var forventet å være normalfordelte. Responsvariabelen «andel årlig forflytning» ble testet mot både forklaringsvariabelen «bestandsstørrelse» og mot «prosentvis endring i bestandsstørrelse mellom år». Andel årlig forflytning ble funnet ved å dele antall merkede individer som forflyttet seg, på antallet merkede individer som både forflyttet seg og forble i samme område. For å sikre at året for forflytningen var kjent, ble kun observasjoner to år på rad inkludert.

3. Resultater

3.1 Romlig variasjon i jakttrykk

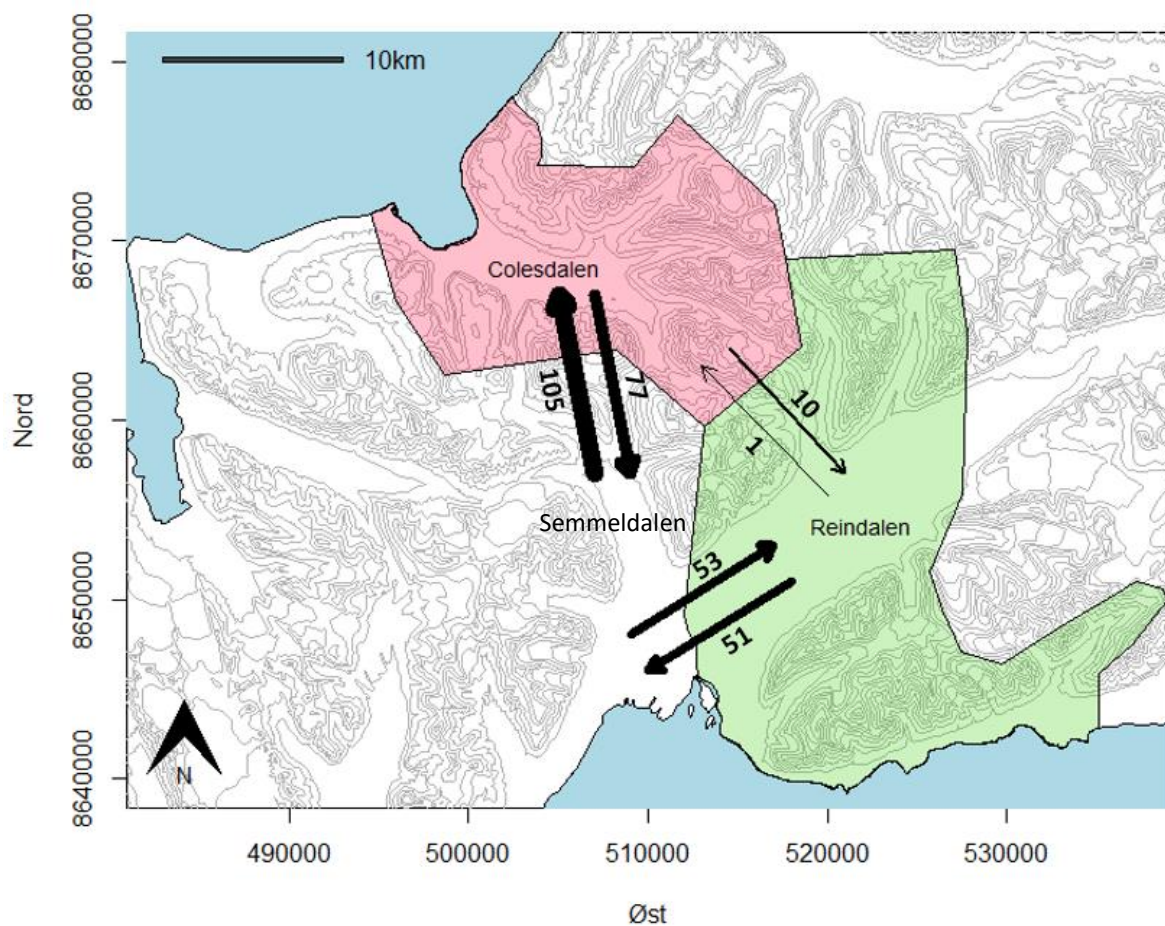
Romlig analyse av fellingsteder viste at det var høyest jakttrykk langs kysten i Colesdalen (figur 3), hvor jegere kunne nå jaktområdet med båt. Til forskjell var det i jaktområdet Reindalen høyest jakttrykk i de mindre sidedalene som ligger nærmest Longyearbyen og som jegere når til fots, mens det var noe lavere jakttrykk langs kystlinjen (figur 3). Ut fra de romlige forskjellene i tetthetsfordelingen av jegere, kan Colesdalen klassifiseres som et høyintensitets jaktområde, mens Reindalen er et lavintensitets jaktområde.



Figur 3: Romlig variasjon i jakttrykk på svalbardrein, fra høyest jakttrykk i grønt til lavest jakttrykk i hvitt (det vil si kernel estimatet av tetthetsfordelingen) og romlig fordeling av fellingsteder (2017-2019). Jakttrykk-verdiene viser gjennomsnittlig årlig antall dyr skutt per km².

3.2 Forflytningsmønster

Migrasjonsmønsteret viser at det var størst flyt av svalbardrein mellom Colesdalen og det jaktfrie området, lavere flyt mellom Reindalen og det jaktfrie området og lavest flyt mellom Colesdalen og Reindalen (figur 4). 106 individer forflyttet seg fra det jaktfrie området og Reindalen til Colesdalen, mens 87 individer gikk motsatt veg (1995-2019). Som predikert (P1), gir dette en positiv netto flyt inn i Colesdalen. Dette gjelder både isolert sett for simler og bukker (tabell 1). At det er netto flyt inn til høyintensitets jaktområdet Colesdalen støtter hypotesen (H1) om at det foregår kompensatorisk migrasjon fra omkringliggende områder med lavere jakttrykk/uten jakt.



Figur 4: Antall forflytninger av merkede individer av svalbardrein mellom Colesdalen (rød), Reindalen (grønn) og det jaktfrie området (1995-2019). Piler indikerer forflytningsretning og antall individer (pilens bredde). Antall individer er også oppgitt i tall. Inkluderer kun forflytninger mellom år.

Tabell 1: Matriser som viser forflytning av merkede individer av svalbardrein mellom områdene Colesdalen, Reindalen og det jaktfrie området i perioden 1995-2019. Den viser forflytning fra observasjon i år 1 og neste år individet ble observert (år 2), for kun bukker (A) og kun simler (B). Uthevede celler oppgir antall individer som forble i samme område mellom to observasjoner

A. Bukker

Forvaltningsområde år 1	Forvaltningsområde år 2		
	Colesdalen	Utenfor	Reindalen
Colesdalen	46	4	1
Utenfor	14	100	2
Reindalen	0	4	10

B. Simler

Forvaltningsområde år 1	Forvaltningsområde år 2		
	Colesdalen	Utenfor	Reindalen
Colesdalen	735	73	9
Utenfor	91	921	51
Reindalen	1	47	118

3.3 Grad av kompensasjon gjennom forflytning

Det var signifikant kompensasjon langs jakttrykk-gradienten over hele 25 års perioden for både simler ($t=2,25$; $df=2045$; $p=0,02$) og bukker ($t=2,43$; $df=180$; $p=0,02$). På tross av statistisk signifikans var gjennomsnittsverdiene for forskjell i jakttrykk på individene mellom år i praksis null (forskjell i jakttrykk på 0,0006 og 0,003 dyr skutt per km² for henholdsvis simler og bukker). Det viser at de fleste merkede individene beveger seg uavhengig av jaktgradienten. Allikevel er det mange nok individer som beveger seg på tvers av forvaltningsområder til at de har betydning for grad av kompensasjon. Gjennomsnittlig ble 11% av jaktuttaket i Colesdalen kompensert gjennom innvandring hos simler for perioden 1996-2018 (median=0; 75% konfidensintervall [-35, 57]). For bukker ble gjennomsnittlig 10% av jaktuttaket kompensert gjennom innvandring i perioden 2003-2018 (median=0; 75% konfidensintervall [-5, 24]).

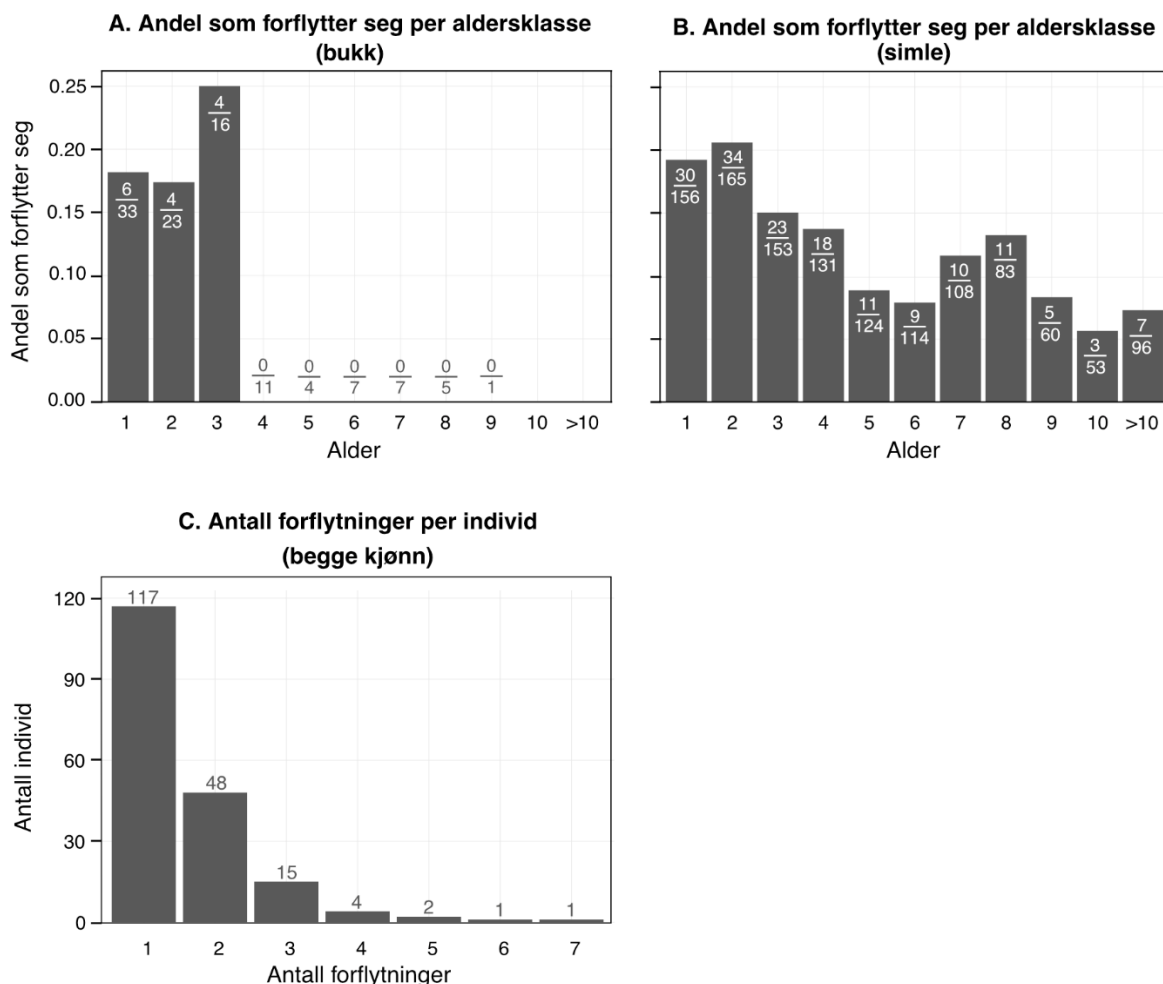
Kompensasjonen var en følge av positiv årlig gjennomsnittlig netto flyt til Colesdalen fra Reindalen og det jaktfrie området hos begge kjønn. Som predikert (P2) ble det funnet en høyere netto flyt til Colesdalen av bukker (gjennomsnitt årlig=2 individer; median=0; 75% konfidensintervall [-1, 4]) enn simler (gjennomsnitt årlig=1; median=0; 75% konfidensintervall [-4, 6]). Dette gav relativt lik kompensasjonsgrad, som følge av en høyere avskytningsgrad av bukker enn simler (kalv ekskludert, felt bukker: årlig gjennomsnitt=22; min=12; maks=38, felt simler: årlig gjennomsnitt=12; min=4; maks=20). I samsvar med hypotesen (H1) viser signifikant kompensasjon, positiv netto flyt inn i Colesdalen og positiv gjennomsnittlig kompensasjonsgrad for jaktuttaket i Colesdalen, at svalbardrein av begge kjønn over en 25 års periode (1994-2019) forflyttet seg til områder med høyere jakttrykk og økt risiko for å bli skutt.

Signifikant kompensasjon for hele perioden var derimot avhengig av enkeltår. For simler var det ikke signifikant kompensasjon langs jakttrykk-gradienten dersom forflytningen i 1995-1996 ($t=0,97$; $df=1998$; $p=0,33$) eller forflytningen i 1998-1999 ble utelatt ($t=1,51$; $df=1894$; $p=0,13$). For bukker gjaldt det samme dersom forflytningen i 1996-1997 ble utelatt ($t=1,82$; $df=172$; $p=0,07$). Videre var det store årlige variasjoner i netto flyt til Colesdalen både hos bukker og simler, noe som igjen ga store forskjeller i årlig kompensasjonsgrad. Mest ekstremt var det da 21 merkede simler migrerte til Colesdalen fra det jaktfrie området i 1995-1996, mens ingen forflyttet seg ut av Colesdalen, noe som gav en kompensasjonsgrad av jaktuttaket på 733% for simler i Colesdalen det året. Dersom dette enkeltåret utelates ved beregning av gjennomsnittlig årlig kompensasjon ble kompensasjonsgraden -22% for resterende år (1997-2018).

3.4 Faktorer som påvirket sannsynlighet for forflytning

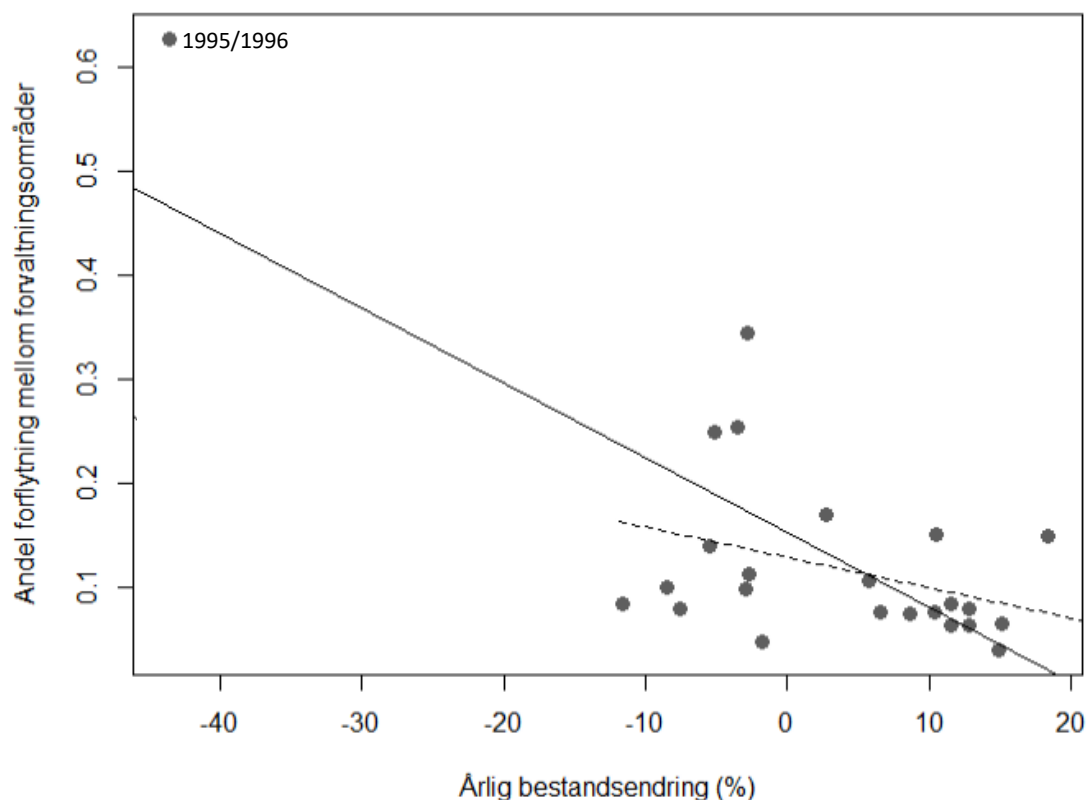
For bukker fant jeg at mens de tre yngste aldersklassene (1-3 år) hadde en prosentvis forflytning på henholdsvis 18%, 17% og 25%, var det ingen individer i de eldre aldersklassene som forflyttet seg (figur 5A). Dette viser at det er en tendens til at unge bukker bidrar mer til forflytningen mellom Colesdalen, Reindalen og det jaktfrie området enn de øvrige aldersklassene, i samsvar med prediksjonen at unge bukker forflytter seg mer enn andre aldersklasser (P3). Allikevel var det ikke signifikant støtte for at unge bukker er overrepresentert, grunnet liten utvalgsstørrelse av bukker som flyttet seg ($n=14$; $\chi^2=18$; $df=14$; $p=0,21$). Hos simler ble det heller ikke funnet signifikant aldersavhengig forflytning (figur 5B) ($\chi^2=165$; $df=154$; $p=0,26$). Det var en langt større utvalgsstørrelse for simler (individer som forflyttet seg: $n=162$), så mens bukkenes manglende signifikans nok skyldes lav utvalgsstørrelse, gjenspeiler trolig resultatet hos simlene en reelt lavere alderseffekt på forflytning.

Forflytningen mellom forvaltningsområder i dette studiet skyldtes ikke at et fåtall enkeltindivid forflyttet seg mye mellom forvaltningsområdene, men heller at mange forflyttet seg 1 til 3 ganger (figur 5C). Mindre enn 5% av alle individene forflyttet seg mer enn 3 ganger, og de sto til sammen for 13% av alle forflytningene.



Figur 5: Andel merkede svalbardrein i hver aldersklasse som forflyttet seg mellom Colesdalen, Reindalen og det jaktfrie området, av totalt antall observerte merkede individer hos bukk (A) og simle (B). Brøk viser antall individer som forflyttet seg, av totalt antall individer (både de som forflyttet seg og de som forble i samme område). Kun de merkede individene som ble observert to år på rad er inkludert. Alderen oppgitt er ved år 1 av forflytningen. Videre illustreres totalt antall forflytninger gjennomført av hvert enkeltindivid (C), som også inkluderer forflytninger med mer enn ett år mellom observasjoner av individene.

Mellom områdene Colesdalen, Reindalen og det jaktfrie området ble det funnet at andel årlig forflytning var signifikant negativt korrelert med prosentvis endring i bestandsstørrelse gjennom lineær regresjon (figur 6 (heltrukken linje): $\beta = -0,007$; $p < 0,001$; $R^2 = 0,5$). Forflytningen mellom områdene var dermed negativt tetthetsavhengig, med større andel forflytning ved bestandsnedgang. Den lineære modellen var derimot avhengig av forflytningen 1995/1996 for å være signifikant (1995/1996 ekskludert, figur 6 (stiplet linje): $\beta = -0,003$; $p = 0,1$; $R^2 = 0,12$).



Figur 6: Andel forflytning årlig mellom forvaltningsområdene Colesdalen, Reindalen og det jaktfrie området hos merkede individer som ble observert påfølgende år, mot prosentvis endring i bestandsstørrelse for påfølgende år. Heltrukken regresjonslinje som viser beste tilpasning for perioden 1995-2019. Stiplet linje viser regresjonslinjen ekskludert forflytningen 1995-1996.

4. Diskusjon

Denne masteravhandlingen har evaluert om det foregår kompensatorisk forflytning til et intensivt jaktet område fra omkringliggende områder med lavere jakttrykk/uten jakt gjennom en periode på 25 år. Mitt studium er det første som har vist at bestandene av svalbardrein i jaktområdene Colesdalen, Reindalen og det jaktfrie området mellom utviser kilde-sluk dynamikk. Deler av jaktuttaket kompenseres gjennom negativ tetthetsavhengig forflytning, hvor Colesdalen med høyt lokalt jakttrykk fungerer som et sluk, med netto forflytning inn fra Reindalen med lavere jakttrykk og det jaktfrie området. Videre fant jeg relativt lik årlig kompensasjonsgrad for bukker og simler, på henholdsvis 10% og 11%. Ettersom bukker opplever en høyere avskyting, ble dette kompensert gjennom en større årlig netto forflytning enn blant simler, med spesielt høy forflytning blant yngre aldersklasser hos bukk. Kompensasjonen hos begge kjønn var derimot avhengig av få enkeltår med forhøyet forflytning, til tross for en studieperiode på hele 25 år. Dette skyldes trolig en effekt av ekstremår med mye bakkeising og derav høy forflytning, men aspekter ved studiedesignet kan heller ikke utelukkes å ha betydning. Mitt studium belyser hvilke områder som bærer belastningen av lokalt høyt jakttrykk gjennom kilde-sluk dynamikk i bestander av rein viktig i jaktsammenheng på Svalbard, og bidrar til økt generell kunnskap om effektene av jakt på bestander i et landskap med romlige ulikheter i jakttrykk.

4.1 Jegernes preferanser ut fra tilgjengelighet skaper romlige forskjeller i jakttrykk

Romlige forskjeller i jakttrykk kan oppstå som følge av ulike forvaltningsregimer (Bishop et al., 2005), tetthet av jegere (Mysterud et al., 2020), tilgjengelighet til jaktområdet og landskapets topografi (Mockrin et al., 2011; Plante et al., 2017; Burke et al., 2019). Jakttrykket på svalbardrein ble i dette studiet funnet å være høyest langs kysten i Colesdalen, og lavest i de delene av Reindalen som man kun kan nå til fots over lange avstander (se Peeters et al., under andregangs revisjon). Denne romlige fordelingen reflekterer jaktområdenes tilgjengelighet for jegerne. Ettersom det kun er bilveger i nærheten av Longyearbyen, bruker ofte jegere båt for å nå jaktområder. Colesdalen er det jaktområdet på Svalbard som er lettest tilgjengelig med båt fra Longyearbyen. Samtidig blir hytter ofte brukt som utfartspunkt under jakten, og det er størst forekomst av hytter langs kystlinjen i Colesdalen innen studieområdet. At jakt ofte foregår i nærheten av hytter, er også vist for jakt på lirype (*Lagopus lagopus*: Brøseth & Pedersen, 2000). Ettersom det er en lang båttur til Reindalen, gikk de fleste jegerne til fots inn til sidedalene i Reindalen som er nærmest Longyearbyen. Jakttrykket langs kystlinjen i Reindalen var trolig høyere før 2017, da Sveagruva fortsatt var i drift og hadde en fast bosetning. Innmelding av fellingssteder, som beregning av jakttrykk er basert på, startet først i 2017.

De romlige forskjellene i jakttrykk indikerer at Colesdalen er mer populært blant jegere enn Reindalen. Dette samsvarer med at færre av fellingstillatelsene gitt for Reindalen blir utnyttet enn for Colesdalen

(Peeters et al., under andregangs revisjon). Samtidig har andelen fellingstillatelser gitt for Colesdalen, av totalt antall fellingstillatelser, vist en økende trend, mens det for Reindalen har vært en nedgang (Peeters et al., under andregangs revisjon). Dette kan indikere et skifte i forvaltningsregime, hvor forvaltningen i større grad tilpasser fellingstillatelsene etter jegernes preferanser ut fra tilgjengelighet, heller enn å la fellingstillatelsene reflektere bestandsutviklingen. Et slikt skifte vil bidra til ytterligere lokalt høyt jakttrykk i Colesdalen. De romlige forskjellene i jakttrykk kan påvirke lokal bestandstetthet og den romlige dynamikken hos ulike demografiske grupper (Péron et al., 2012; Haus et al., 2020), og kan videre påvirke romlig synkronitet i populasjonssvingninger (Engen et al., 2018). Et forvaltningsregime som gir fellingstillatelser i favør for jegernes preferanser og bidrar til romlig variasjon i jakttrykk, kan dermed utfordre det overordnede miljømålet som fastsetter at jakt ikke skal ha nevneverdig effekt på bestandsdynamikken eller utviklingen til bestandene av svalbardrein.

4.2 Kilde-sluk dynamikk

Kilde-sluk dynamikk kan induseres gjennom tetthetsavhengig spredning, med flyt av individer fra områder med lavt jakttrykk til områder med høyt jakttrykk (Péron et al., 2012). Et økende antall studier undersøker kilde-sluk dynamikk hos bestander, men mange av disse studiene undersøker ikke forflytning som et kriterium for å identifisere kilde- og slukbestander (se Runge et al., 2006, Liu et al., 2011). Få tidligere studier har funnet empiriske bevis for enten kilde- eller slukbestander (Diffendorfer, 1998). Slike studier utgjør fortsatt et fåtall i dag (Furrer & Pasinelli, 2016). Gjennom litteraturstudium av bærekraftig jakt i Mellom- og Sør-Amerika foreslo Novaro et al. (2000) at spredning til de hardt jaktede områdene fra omkringliggende områder kunne være signifikant. På tross av disse funnene, viste de at det var få av studiene om bærekraftig jakt som inkluderte mulige effekter av spredning av dyr fra områder uten jakt til jaktområder (Novaro et al., 2000). Etter empirisk testing av kilde-sluk dynamikk hos den søramerikanske reven culpeo (*Pseudalopex culpaeus*) i Argentina, konkluderte Novaro et al. (2005) at denne dynamikken forekom mellom storfebruk hvor det ikke foregår jakt på culpeo (kildebestand), og sauebruk hvor det foregår jakt (slukbestand). For klovdyr antydte Naranjo og Bodmer (2007) at Lecandon Forest reservatet i Mexico (med begrenset jakt), fungerer som et kilde-habitat for jaktede bestander i omkringliggende områder med høyere jakttrykk. I likhet med disse studiene fant også jeg indikasjoner på kilde-sluk dynamikk indusert av jakt.

At det foregår kilde-sluk dynamikk i Colesdalen, Reindalen og det jaktfrie området, er i tråd med tidligere studier som har vist at det foregår flyt av svalbardrein mellom disse områdene (Stien et al., 2012a; Loe et al., 2017). Studier av GPS-merkede simler viste at det var stor overlapp i områdebruk og utveksling av simler mellom disse områdene (Loe et al., 2017), med betydelig forflytning av individer fra det jaktfrie området til Colesdalen (Stien et al., 2012a). Mitt studium er det første som viser at slike

forflytninger bidrar til kompensasjon mellom et høyintensitets jaktområde og nærliggende områder uten jakt og med lavt jakttrykk.

4.3 Kompensasjonen avhenger av noen få enkeltår

Gjennom mitt studium har jeg funnet at signifikant kompensasjon gjennom forflytning hos svalbardrein over en 25 års periode var avhengig av noen få enkeltår. Mens kompensasjonen hos simler var avhengig av at forflytningen i 1995-1996 og 1998-1999, var kompensasjonen hos bukker avhengig av forflytningen i 1996-1997. Samtidig var signifikant negativ tetthetsavhengig forflytning avhengig av forflytningen og bestandsendringen i 1995-1996 for å bli signifikant. Dette skyldes trolig en sammenblandingseffekt av ekstreme år med mye bakkeising og i den forbindelse høy forflytning som sørger for kompensasjon over en lengre periode, samt studiedesign (se kapittel 4.6).

Tidligere studier har dokumentert økt forflytning blant svalbardrein etter varme perioder på vinteren med påfølgende bakkeising hos svalbardrein (Stien et al., 2010; Nedberg, 2012; Meland, 2014; Loe et al., 2016). Mengden bakkeising varierer mye mellom år (Van Pelt et al., 2016; Meland, 2014), og er også funnet å variere betydelig mellom dalene innen studieområdet (Meland, 2014, Loe et al., 2016). Stien et al. (2010) foreslo at økt forflytning i forbindelse med bakkeising var et opportunistisk forsøk på å finne bedre vinterbeite. Dette kan være en mekanisme for å oppdage ikke bare nye vinterområder, men også påfølgende nye sommerområder.

Ett av toppårene for bakkeising på Svalbard var vinteren 1996 (Van Pelt et al., 2016). Som følge av dette, kan man forvente økt forflytning fra august 1995 til august 1996. Dette samsvarer med observasjonene av merkede simler i 1995-1996, med den høyeste årlige netto flyten til Colesdalen gjennom hele studieperioden for simler denne vinteren. At det ikke ble observert en tilsvarende netto forflytning motsatt veg påfølgende år, tyder på at mange etablerte seg i Colesdalen, heller enn å returnere. Loe et al. (2016) fant gjennom studie av GPS-merkede simler at under to vintre med bakkeising (2009/2010 og 2011/2012) var det fordelaktig å migrere fra Reindalen til Colesdalen, ettersom det var bedre beiteforhold med mindre is- og snødekke i Colesdalen. Rein her viste lavere tap av kroppsvekt, lavere dødelighet og høyere reproduksjonsevne. I motsetning til forflytningen 1995-1996, var forflytningen til Colesdalen disse isingsvintrene midlertidig, og alle returnerte påfølgende sommer før kalving (Loe et al., 2016).

Det kan være store tetthetsforskjeller påfølgende vår etter bakkeisingsvintre, noe som avhenger av omfanget av bakkeisingen og den opprinnelige bestandstettheten (Hansen et al., 2019a). Avhengig av hvor stor dødelighet bakkeisingen medfører, kan det derfor være stor variasjon i graden av konkurranse om preferert beite i Colesdalen våren etter bakkeising. Disse tetthetsforskjellene vil kunne påvirke om individene som forflytter seg dit under bakkeisingen velger å forbli i området, eller

alternativt om de returnerer til sitt opprinnelige hjemmeområde. Dette kan forklare noe av forskjellen mellom irreversibel forflytning til Colesdalen i 1996, og midlertidig forflytning i de senere isingsvinterne.

4.4 Ekstremår med bakkeising kan gi negativ tetthetsavhengig forflytning

Effekten av forflytning på graden av kompensasjon, er avhengig av mengden forflytning og om den er tetthetsavhengig eller tetthetsuavhengig (Milner-Gulland et al., 2000). Egenskapene til den tetthetsavhengige spredningen kan ha signifikante konsekvenser for kilde-sluk dynamikken. Hos klovdyr er det tidligere både dokumentert tetthetsuavhengig forflytning (Gaillard et al., 2008), positiv tetthetsavhengig forflytning (Clutton-Brock et al., 2002; Fan et al., 2003; Catchpole et al., 2004) og negativ tetthetsavhengig forflytning (Loe et al., 2009). Når bestander er koblet sammen gjennom negativ tetthetsavhengig forflytning, vil konsekvensene av jakt i den ene bestanden avhenge av tettheten i den andre, og de tetthetsavhengige forskjellene i bestandene vil jevnes ut (Milner-Gulland et al., 2000). Forflytningen ble i dette studiet funnet å være signifikant negativ tetthetsavhengig, med høyere grad av forflytning i de årene med bestandsnedgang.

Værforholdene på vinteren kombinert med bestandstettheten påvirker variasjonen i bestandsstørrelse hos svalbardrein (Peeters et al., 2017; Hansen et al., 2019a,b). Ved lave bestandstettheter når næringskonkurransen er liten, er effekten av bakkeising på bestandens vekstrate mindre enn ved høye bestandstettheter og større konkurranse om næring (Hansen et al., 2019a). Altså er det i forbindelse med høye bestandstettheter de største bestandsnedgangene forekommer. Den negativt tetthetsavhengige forflytningen kan derfor forklares av ekstremår med bakkeising ved høye bestandstettheter, som fører til bestandsnedgang og økt forflytning.

Negativ tetthetsavhengig forflytning kan både gi positive og negative konsekvenser for kilde-sluk systemet. Det kan gi positive konsekvenser ved at det kan føre til høyere vekstrate hos sluk-bestanden når den har lav bestandsstørrelse sammenliknet med isolerte bestander (Amarasekare, 2004). Dermed kan negativ tetthetsavhengig forflytning øke artens evne til bestandsvekst, selv i sluk-områder med kritisk lav bestandsstørrelse, og på den måten minke utrydningsrisikoen (Holt, 1993). Samtidig kan negativ tetthetsavhengig forflytning føre til lavere vekstrate ved høyere bestandsstørrelser i kilde-områder, sammenliknet med isolerte bestander (Amarasekare, 2004).

4.5 Høyere netto flyt av bukker enn simler til Colesdalen

Det tetthetsavhengige forflyttingsmønsteret kan variere mye mellom kjønn i høyt polygyne arter (Loe et al., 2009). Dette studiet er det første til å demonstrere kjønnsforskjeller i forflytningsmønsteret hos svalbardrein, hvor bukker hadde en høyere årlig netto forflytning inn i Colesdalen enn simler. Høyere forflytning hos hanner enn hunner er tidligere også funnet hos hjort (*Cervus elaphus*). Loe et al. (2009)

fant at det foregikk negativ tetthetsavhengig spredning blant bukker og ikke koller i Snillfjord i Norge, mens Clutton-Brock et al. (2002) fant at det foregikk positiv tetthetsavhengig spredning blant bukk på Rum i Skottland mens det generelt var lav forflytning blant koller. Loe et al. argumenterte med at dette skjedde grunnet kjønns- og tetthetsavhengig natal spredning hos bukkene (dvs. forflytning fra natal området, til nytt hjemmeområde for reproduksjon), i samsvar med at det i bestanden på Rum var høyest sannsynlighet for spredning blant unge aldersklasser (Fan et al., 2003). At jeg fant en høyere netto flyt av bukker enn simler, og videre at det for bukk kun var de yngste aldersklassene som sto for forflytningen, tyder på at kjønns- og aldersavhengig natal spredning også i mitt studium kan være en forklarende faktor.

Blant klovdyr er unge hanndyr forventet å velge områder med høy næringstilgang for å maksimere kroppsveksten sin, slik at de oppnår en konkurransedyktig kroppsstørrelse som er nødvendig i kamp med andre hanner for å sikre vellykket reproduksjon (Clutton-Brock et al., 1988). Dermed spiller lokal konkurranse om næring trolig en viktig rolle i dette livsstadiet for bukker, og det kan lønne seg å unngå områder med høy tetthet gjennom forflytning. Videre har svalbardrein en av de største kjønnsforskjellene med hensyn til kroppsstørrelse blant klovdyr (Short & Balaban, 1994). Dette kan gi ulikt næringsbehov, hvor bukker prefererer beite med høyere biomasse enn simler, men ikke er like følsomme for kvalitet, pga. sin større kroppsstørrelse (Jarman-Bell prinsippet: Bell, 1971; Jarman, 1974; Demment & Van Soest, 1985). I tråd med dette har Loe et al. (2006) funnet at bukker valgte andre vegetasjonstyper enn simler hos svalbardrein. Lokal konkurranse om næring og ulik beitepreferanse kan derfor ha ført til kjønns spesifikk forflytning hos svalbardreinen, med høy forflytning blant unge bukker i søk etter god næringstilgang.

Forflytning hos bukkene kan også forventes i forbindelse med brunsten. Gjennom størstedelen av året opptrer svalbardreinen kjønnsadskilt, med unntak av under brunsten hvor bukker og simler samler seg (Loe et al., 2006). I forbindelse med brunsten kan det derfor forventes en refordeling av bukker i landskapet etter tilgjengeligheten av simler. Dette kan være en plausibel forklaring på hvorfor kompensasjonen hos bukkene er avhengig av forflytningen året etter simlene, i 1996-1997. Ettersom bestandsregistreringen gjennomføres i august, mens brunsten foregår i september/oktober, vil forflytning i forbindelse med bakkeisingen vinteren 1996 fanges opp i perioden august 1995-1996, mens forflytning i forbindelse med brunsten etter bakkeisingen vil fanges opp august 1996-1997. Tidligere er det vist at variasjon i overlevelse hos kjønnene ikke er synkron hos svalbardrein (Peeters et al., 2017). Ekstreme vintre med mye bakkeising påvirker kjønnene ulikt, og bakkeising er funnet å ha en sterkere effekt på dødelighet hos bukker enn simler (Peeters et al., 2017). En høy dødelighet av voksne bukker i 1995-1996 kan derfor ha ført til høy innvandring til Colesdalen i de påfølgende årene, da ungbukker ble haremsdannende bukker. Det var svært lav bukkeandel i bestanden i Colesdalen

etter isingsvinteren 1996 (Leif Egil Loe, pers. med.). Den forbedrede konkurransesituasjonen for yngre bukker kan derfor ha medvirket til høyere forflytningsrater i landskapet i retning områder med høy tetthet av simler.

Forflytning for å utforske nye områder før etablering av nytt hjemmeområde er vanlig hos pattedyr (f. eks. rådyr, *Capreolus capreolus*: Van Moorter et al., 2008). Når dyr avgjør om de skal forflytte seg bort fra sitt natalområde kan det derfor forventes at informasjonen innhentet gjennom utforsking også spiller en rolle. At det var høy forflytning blant de tre yngste aldersklassene hos bukk i dette studiet, tyder på at det var unge bukker som begynte å komme i reproduktiv alder som vurderte hvor de skulle etablere seg, trolig basert på næringstilgang, men også delvis på tilgangen på simler.

4.6 Feilkilder

I dette studiet kan det ikke utelukkes at kompensasjon også foregår fra andre omkringliggende områder med lavt jakttrykk/ingen jakt. Det er tidligere funnet at dyr har forflyttet seg fra Colesdalen til Adventdalen og til jaktområdene Hollenderdalen og Grøndalen (Stien et al., 2012a), samt forflytning inn og ut av Reindalen mot vest (Loe et al., 2017). Jeg har bare vurdert flyt av individer inn og ut av Colesdalen og områdene lenger sør. Områdene i øst og vest kan være med å bidra til kompensasjon i Colesdalen, til tross for at flyten er antatt å være lavere enn fra sør, med bakgrunn i områdebruken til GPS-merkede rein (Loe et al., 2017).

At flere statistiske analyser i dette studiet er avhengige av enkeltår tidlig i studieperioden for å få et signifikant resultat, til tross for at det er brukt en dataserie på 25 år, kan være påvirket av studiedesignet. En påvirkende faktor kan være at det under vintermerking de første årene ble merket en større andel rein i Semmeldalen, som inngår i det jaktfrie området, enn i resten av studieområdet. Vintermerkingen gjennomføres på snøscooter med base på hytte i Reindalen eller Semmeldalen. Svalbardreins oppholdssted i merke-perioden og områdets tilgjengelighet for scooter, avgjør hvor dyrene merkes. Enkelte år har derfor en høy andel dyr blitt merket i Semmeldalen av totalt antall merkede dyr. Eksempelvis ble 96% av merkingene gjort i Semmeldalen i 1995. Det er sannsynlig at disse simlene forble i Semmeldalen til det ble ekstrem bakkeising vinteren 1996 og da forflyttet seg, noe som bidro til en høy forflytning i 1995-1996 som trolig ikke representerer forflytningsgraden det ville vært med mer jevnt fordelt merkeinnsats (uten denne forflytningen ville det for simler blitt netto flyt ut av Colesdalen for resterende studieperiode). Det er samtidig viktig å påpeke at dersom disse simlene hadde vandret tilbake senere år ville det motvirket kompensasjonseffekten, noe som ikke skjedde. Allikevel kan man ha hatt en diffusjonseffekt ut av Semmeldalen som ikke kunne motvirkes av en diffusjonseffekt fra Colesdalen, siden man ikke hadde tilsvarende merkeinnsats der.

Det er også et element av tilfeldighet om et merket dyr observeres under bestandsregistreringen eller ikke. Dette gjelder spesielt for bukker, siden få av dem er merket sammenliknet med simler. Tilfeldigheten kan gi høyt utslag på netto flyt inn i Colesdalen og videre på kompensasjonsgraden. Dette er fordi antallet merkede dyr som blir observert i et område, gir stort utslag på resultatet, ettersom dette tallet multipliseres med andelen merkede dyr i bestanden for å finne forflytningsgraden som også inkluderer de umerkede individene. For å undersøke kompensasjonen burde det ideelt sett vært brukt en state-space modell på fangst-gjenfangst dataene. Dette er en modell som kan brukes til å undersøke demografiske parameter i bestanden samtidig som man tar hensyn til ufullstendig oppdagelse under bestandsregistrering (King, 2012). Ved hjelp av denne modellen kunne man delt inn observasjonene av dyr, i områdene Colesdalen, Reindalen og det jaktfrie området, og samtidig inkludert en parameter for oppdagelsesrate. Slik ville man funnet emigrasjons- og immigrasjonsraten mellom områdene, og ut fra dette og bestandsstørrelsen, fått en mer korrekt kompensasjonsrate. Denne metoden var derimot ikke realistisk å benytte i dette studiet sett i lys av studiets omfang.

5. Konsekvenser for forvaltningen av svalbardrein

Forvaltning av jaktete bestander avhenger av oppdatert informasjon om bestanders demografi og områdebruk, og videre hvordan de påvirkes av romlige ulikheter i jakttrykk, alders- og kjønnsespesifikke fellingskvoter og tetthetsavhengighet. Dette studiet er det første som belyser kilde-sluk dynamikken hos bestander av svalbardrein i et landskap med romlige ulikheter i jakttrykk. Negativ tetthetsavhengig forflytning, trolig i forbindelse med bakkeising, sørger for kompensasjon for deler av jaktuttaket i høyintensitets jaktområdet Colesdalen over en 25 års periode. Dette betyr at bestanden i Colesdalen som utsettes for lokalt høyt jakttrykk vil være i bedre stand til å håndtere negativ bestandsutvikling som følge av jakt, ettersom også Reindalen og det jaktfrie området bærer noe av belastningen av jaktuttaket gjennom kompensatorisk forflytning. Mer spesifikt betyr det at Colesdalen, som fungerer som en sluk for denne tetthetsavhengige forflytningen, er i bedre stand til bestandsvekst ved lave bestandsstørrelser, enn den ville vært uten kilde-sluk dynamikken. Selv lave nivåer av forflytning kan være tilstrekkelig til å opprettholde bestander i slukområder (Pullian, 1988). Samtidig betyr det at bestandene i Reindalen og det jaktfrie området som fungerer som et kildeområde, trolig vil ha noe lavere vekstrate etter omfattende bakkeising, ettersom forflytningen til Colesdalen da er høyest. Samtidig må det bemerkes at en kompensasjonsgrad på rundt 10% er forholdsvis lavt, og videre at kompensasjonen var helt avhengig av enkeltår med høy forflytning. At få enkeltår med høy forflytning sørger for kompensasjon gjennom en lang periode, betyr at forvaltningen ikke kan regne med en jevn årlig kompensasjonsgrad ved fastsetting av kvoter hvert år. I forbindelse med harde vintre med omfattende bakkeising kan forvaltningen forvente økt forflytning og større kompensasjon, mens det de fleste andre år ikke vil forekomme kompensatorisk forflytning.

Evaluerings av bærekraftig jakt i kilde-sluk systemer med variasjoner i jakttrykk burde gjennomføres på en landskapsskala stor nok til å inkludere både hardt jaktete områder og mulige kildebestander (Novaro et al., 2000). Dette betyr at forvaltningen av svalbardrein burde basere seg på en stor romlig landskapsskala i forbindelse med årlige helicoptertellinger og vurderinger av kvotesetting, som inkluderer både jaktområdene Colesdalen og Reindalen, samt det jaktfrie området mellom, noe som ikke er praksis i dag (Ingvild Øyjordet, naturforvalter hos Sysselmannen, pers. med.). Det er fortsatt hensiktsmessig å fordele kvotene på Colesdalen og Reindalen, for ikke å få ytterligere økt jakttrykk i Colesdalen. Forvaltningen sikrer da at Reindalen og det jaktfrie området kan fungere som refugier, og slik være en sikkerhet ved eventuell sterk bestandsnedgang i Colesdalen som følge av jakt (Stien et al., 2012a; Loe et al., 2017). Mitt studium bidrar med økt kunnskap om svalbardreinens forflytningsmønster og bestandsdynamikk i et område med romlige ulikheter i jakttrykk, og bidrar med nødvendig dokumentasjon for å sikre bærekraftig jakt på en endemisk underart av rein hvor det er lovbestemt at jakt ikke skal ha nevneverdig effekt på bestandene.

6. Litteratur

- Aanes, R., Sæther, B. E. & Øritsland, N. A. (2000). Fluctuations of an introduced population of Svalbard reindeer: the effects of density dependence and climatic variation. *Ecography*, 23 (4): 437-443.
- Albon, S. D., Irvine, R. J., Halvorsen, O., Langvatn, R., Loe, L. E., Ropstad, E., Veiberg, V., van der Wal, R., Bjørkvoll, E. M., Duff, E. I., Hansen, B. B., Lee, A. M., Tveraa, T. & Stien, A. (2017) Contrasting effects of summer and winter warming on body mass explain population dynamics in a food-limited Arctic herbivore. *Global Change Biology*, 23 (4): 1374-1389.
- Allen, S. H. & Sargeant, A. B. (1993). Dispersal patterns of red foxes relative to population density. *Journal of Wildlife Management*, 57 (3): 526-533.
- Amarasekare, P. (2004). The role of density-dependent dispersal in source–sink dynamics. *Journal of Theoretical Biology*, 226 (2): 159-168.
- Apollonio M., Andersen R., Putman R. (2010) *European ungulates and their management in the 21st century*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Bell, R. H. V. (1971). A grazing ecosystem in the Serengeti. *Scientific American*, 225 (1): 86–89.
- Bishop, C. J., White, G. C., Freddy, D. J. & Watkins, B. E. (2005). Effect of limited antlered harvest on mule deer sex and age ratios. *Wildlife Society Bulletin*, 33 (2): 662-668.
- Bischof, R., Nilsen, E. B., Brøseth, H., Männil, P., Ozoliņš, J., Linnell, J. D. C. & Bode, M. (2012). Implementation uncertainty when using recreational hunting to manage carnivores. *Journal of Applied Ecology*, 49 (4): 824-832.
- Brown, J. H. & Kodric-Brown, A. (1977). Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology*, 58 (2): 445–449.
- Brøseth, H. & Pedersen, H. C. (2000). Hunting effort and game vulnerability studies on a small scale: a new technique combining radio-telemetry, GPS and GIS. *Journal of Applied Ecology*, 37 (1): 182-190.
- Burke, C. R., Peterson, M. N., Sawyer, D. T., Moorman, C. E., Serenari, C. & Pacifici, K. (2019). A method for mapping hunting occurrence using publicly available, geographic variables. *Wildlife Society Bulletin*, 43 (3): 537-545.
- Calenge, C. (2006). The package “adehabitat” for the R software: A tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling*, 197 (3-4): 516-519.
- Campioni, L., Lourenco, R., Delgado, M. D. & Penteriani, V. (2012). Breeders and floaters use different habitat cover: should habitat use be a social status-dependent strategy? *Journal of Ornithology*, 153 (4): 1215-1223.
- Catchpole, E. A., Fan, Y., Morgan, B. J. T., Clutton-Brock, T. H. & Coulson, T. (2004). Sexual dimorphism, survival and dispersal in red deer. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*, 9 (1): 1–26.
- Clutton-Brock, T. H., Albon, S. D. & Guinness, F. E. (1988). Reproductive success in male and female red deer. I: Clutton-Brock, T. H. (red.) *Reproductive success*, s. 325–343. Chicago: The University of Chicago Press.
- Clutton-Brock, T. H., Coulson, T. N., Milner-Gulland, E. J., Thomson, D. & Armstrong, H. M. (2002). Sex differences in emigration and mortality affects optimal management of deer populations. *Nature*, 415 (6872): 633–637.
- Colman, J., Jacobsen, B. W. & Reimers, E. (2001). Summer response distances of Svalbard reindeer Rangifer tarandus platyrhynchus to provocation by humans on foot. *Wildlife Biology*, 7 (3): 275-283.

- Coltman, D. W., O'Donoghue, P., Jorgenson, J. T., Hogg, J. T., Strobeck, C. & Festa-Bianchet, M. (2003). Undesirable evolutionary consequences of trophy hunting. *Nature*, 426 (6967): 655-658.
- Conroy, M. J. & Kremenetz, D. G. (1990) A review of the evidence for the effects of hunting on American black duck populations. *Transactions of the North American Wildlife and Natural Resources Conference*, 55: 501–517.
- Demment, M. W. & Van Soest, P. J. (1985). A nutritional explanation for body size patterns of ruminant and nonruminant herbivores. *American Naturalist*, 125 (5): 641–672.
- Diffendorfer, J. E. (1998). Testing models of source–sink dynamics and balanced dispersal. *Oikos*, 81 (3): 417–433.
- Dobson, S. F. (1982). Competition for mates and predominant juvenile male dispersal in mammals. *Animal Behavior*, 30 (4): 1183-1192.
- Douhard, M., Loe, L. E., Stien, A., Bonenfant, C., Irvine, R. J., Veiberg, V., Ropstad, E. & Albon, S. D. (2016). The influence of weather conditions during gestation on life histories in a wild Arctic ungulate. *Proceedings of the Royal Society B*, 283 (1841).
- Elvebakk, A. (2005). A vegetation map of Svalbard on the scale 1: 3.5 mill. *Phytocoenologia*, 35 (4): 951-967.
- Engen, S., Cao, F. J. & Sæther, B-E. (2018). The effect of harvesting on the spatial synchrony of population fluctuations. *Theoretical Population Biology*, 123: 28-34.
- Fan, Y., Morgan, B. J. T., Cathpole, E. A. & Coulson, T. N. (2003). *Modelling the survival and dispersal of red deer using mark-recapture-recovery data*. Technical report UKC/IMS/03/19. Canterbury, England: University of Kent
- Festa-Bianchet, M. & Mysterud, A. (2018). Hunting and evolution: theory, evidence, and unknowns. *Journal of Mammalogy*, 99 (6): 1281-1292.
- Forskrift om høsting på Svalbard (2002). *Forskrift om høsting på Svalbard*. Tilgjengelig fra <https://lovdata.no/dokument/SF/forskrift/2002-06-24-712?q=Forskrift%20om%20h%C3%B8sting%20p%C3%A5%20Svalbard> (lest 20.10.20).
- Forskrift om jakt på Svalbard (2003). *Forskrift om lokal regulering av jakt på svalbardrype og svalbardrein på Svalbard*. Tilgjengelig fra <https://lovdata.no/dokument/SF/forskrift/2003-08-04-1005> (lest 20.10.20).
- Furrer, R. D. & Pasinelli, G. (2016). Empirical evidence for source–sink populations: a review on occurrence, assessments and implications. *Biological Reviews*, 91 (3): 782-795.
- Førland, E. J., Benestad, R., Hanssen-Bauer, I., Haugen, J. E. & Skaugen, T. E. (2011). Temperature and Precipitation Development at Svalbard 1900–2100. *Advances in Meteorology*, 2011.
- Gaillard, J-M., Festa-Bianchet, M., Yoccoz, N. G., Loison, A. & Toigo, C. (2000). Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31 (1):367-393.
- Gaillard, J. M., Hewison, A. J. M., Kjellander, P., Pettorelli, N., Bonenfant, C., Van Moorter, B., Liberg, O., Andren, H., Van Laere, G., Klein, F., Angibault, J.-M., Coulon, A. & Vanpé, C. (2008). Population density and sex do not influence fine-scale natal dispersal in roe deer. *Proceedings of the Royal Society B*, 275 (1646): 2025–2030.
- Gamelon, M., Gaillard, J-M., Servanty, S., Gimenez, O., Toïgo, C., Baubet, E., Klein, F. & Lebreton, J.-D. (2012). Making use of harvest information to examine alternative management scenarios: a body weight-structured model for wild boar. *Journal of Applied Ecology*, 49 (4): 833-841.

- Ginsberg, J. R. & Milner-Gulland, E. J. (1994). Sex-biased harvesting and population dynamics in ungulates: Implications for conservation and sustainable use. *Conservation Biology*, 8 (1): 157-166.
- Gordon, I. J., Hester, A. J. & Festa-Bianchet, M. (2004). The management of wild large herbivores to meet economic, conservation and environmental objectives. *Journal of Applied Ecology*, 41 (6): 1021–1031.
- Greenwood, P. J. (1980). Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behavior*, 28 (4): 1140-1162.
- Hansen, B. B., Herfindal, I., Aanes, R., Sæther, B-E. & Henriksen, S. (2009). Functional response in habitat selection and the tradeoffs between foraging niche components in a large herbivore. *Oikos*, 118 (6): 859-872.
- Hansen, B. B., Aanes, R. & Sæther, B-E. (2010). Partial seasonal migration in high-arctic Svalbard reindeer (*Rangifer tarandus platyrhynchus*). *Canadian Journal of Zoology*, 88 (12): 1202-1209.
- Hansen, B. B., Aanes, R., Herfindal, I., Kohler, J. & Sæther, B.-E. (2011). Climate, icing, and wild arctic reindeer: past relationships and future prospects. *Ecology*, 92 (10): 1917-1923.
- Hansen, B. B., Isaksen, K., Benestad, R. E., Kohler, J., Pedersen, Å. Ø., Loe, L. E., Coulson, S. J., Larsen, J. O. & Varpe Ø. (2014). Warmer and wetter winters: characteristics and implications of an extreme weather event in the High Arctic. *Environmental Research Letters*, 9 (11).
- Hansen, B. B., Gamelon, M., Albon, S. D., Lee, A. M., Stien, A., Irvine, R. J., Sæther, B.-E., Loe, L. E., Ropstad, E., Veiberg, V. & Grøtan, V. (2019a). More frequent extreme climate events stabilize reindeer population dynamics. *Nature Communications*, 10 (1): 1-8.
- Hansen, B. B., Pedersen, Å. Ø., Peeters, B., Le Moullec, M., Albon, S. D., Herfindal, I., Sæther, B.-E., Grøtan, V. & Aanes, R. (2019b). Spatial heterogeneity in climate change effects decouples the long-term dynamics of wild reindeer populations in the high Arctic. *Global Change Biology*, 25 (11): 3656–3668.
- Haus, J. M., Webb, S. L., Strickland, B. K., McCarthy, K. P., Rogerson, J. E. & Bowman, J. L. (2020). Individual heterogeneity in resource selection has implications for mortality risk in white-tailed deer. *Ecosphere*, 11 (4): e03064.
- Holt, R. D. (1993). Ecology at the mesoscale: the influence of regional processes on local communities. I: Ricklefs, R. E. & Schluter, D. (red.) *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*, s. 77-88. Chicago: University of Chicago Press.
- Jarman, P.J. (1974). The social organisation of antelope in relation to their ecology. *Behaviour*, 48 (3/4): 215–266.
- King, R. (2012). A review of Bayesian state-space modelling of capture–recapture–recovery data. *Interface Focus*, 2 (2): 190-204.
- Langvatn, R. & Loison, A. (1999). Consequences of harvesting on age structure, sex ratio and population dynamics of red deer *Cervus elaphus* in central Norway. *Wildlife Biology*, 5 (1): 213-223.
- Langvatn, R., Albon, S. D., Irvine, R. J., Halvorsen, O. & Ropstad, E. (1999). Parasitter, kondisjon og reproduksjon hos svalbardrein. I: Bengtson, S.-A., Mehlum, F. & Severinsen, T. (red.) *Svalbardtundraens økologi: Terrestrisk økologisk forskningsprogram på Svalbard. Meddelelser nr. 150*, s.139-148. Tromsø: Norsk Polarinstitutt.
- Lebreton, J.-D., Burnham, K. P., Clobert, J. & Anderson, D. R. (1992). Modeling Survival and Testing Biological Hypotheses Using Marked Animals: A Unified Approach with Case Studies. *Ecological Monographs*, 62 (1): 67-118.

- Lebreton, J-D. (2005). Dynamical and statistical models for exploited populations. *Australian and New Zealand Journal of Statistics*, 47(1): 49–63.
- Lee, A., Bjørkvoll, E., Hansen, B. B., Albon, S. D., Stien, A., Sæther, B.-E., Engen, S., Veiberg, V., Loe, L. E. & Grøtan, V. (2015). An integrated population model for a long-lived ungulate: more efficient data use with Bayesian methods. *Oikos*, 124 (6): 806–816.
- Le Moullec, M., Pedersen, Å. Ø., Stien, A., Rosvold, J. & Hansen, B. B. (2019). A century of conservation: The ongoing recovery of Svalbard reindeer. *Journal of Wildlife Management*, 83 (8): 1676–1686.
- Liu, J., Hull, V., Morzillo, A. T. & Wiens, J. A. (2011). Sources, Sinks and Sustainability. Cambridge: Cambridge University Press.
- Loe, L. E., Irvine, R. J., Bonenfant, C., Stien, A., Langvatn, R., Albon, S. D., Mysterud, A. & Stenseth, N. C. (2006). Testing five hypotheses of sexual segregation in an arctic ungulate. *Journal of Animal Ecology*, 75 (2): 485–496.
- Loe, L. E., Mysterud, A., Veiberg, V. & Langvatn, R. (2009). Negative density-dependent emigration of males in an increasing red deer population. *Proceedings of the Royal Society B*, 276 (1667): 2581–2587.
- Loe, L. E., Hansen, B.-B., Stien, A., Albon, S. D., Bischof, R., Carlsson, A., Irvine, R. J., Meland, M., Rivrud, I. M., Ropstad, E., Veiberg, V. & Mysterud, A. (2016). Behavioral buffering of extreme weather events in a high-Arctic herbivore. *Ecosphere*, 7(6): e01374.
- Loe, L. E., Øyjordet, I., Veiberg, V., Pedersen, Å. Ø., Hansen, B. B. & Stien, A. (2017). *Jakt på svalbardrein - hva er naturlige grenser for fellingsområdene?* Rapport til Svalbards Miljøvernfond.
- Lønø, O. (1959) Reinen på Svalbard. *Fauna*, 12(2): 40–70.
- Meland, M. (2014). *Partial migration as a response to ground icing events in a high arctic ungulate*. Masteroppgave. Ås: Norges miljø- og biovitenskapelige universitet.
- Milner, J. M., Nilsen, E. B. & Andreassen, H. P. (2007). Demographic side effects of selective hunting in ungulates and carnivores. *Conservation Biology*, 21 (1): 36–47.
- Milner-Gulland, E. J., Coulson, T. N., & Clutton-Brock, T. H. (2000). On harvesting a structured ungulate population. *Oikos*, 88: 592–602.
- Mockrin, M. H., Rockwell, R. F., Redford, K. H. & Keuler, N. S. (2011). Effects of landscape features on the distribution and sustainability of ungulate hunting in northern congo. *Conservation Biology*, 25 (3): 514–525.
- Mysterud, A. (2011). Selective harvesting of large mammals: how often does it result in directional selection? *Journal of Applied Ecology*, 48 (4): 827–834.
- Mysterud, A., Rivrud, I. M., Gundersen, V., Rolandsen, C. M. & Viljugrein, H. (2020). The unique spatial ecology of human hunters. *Nature Human Behaviour*, 4 (7): 694–701.
- Naranjo, E. J. & Bodmer, R. E. (2007). Source-sink systems and conservation of hunted ungulates in the Lacandon Forest, Mexico. *Biological Conservation*, 138 (3–4): 412–420.
- Nedberg, T. (2012). The effect of ground icing events on Svalbard reindeer (*Rangifer tarandus platyrhynchus*) space use and habitat selection. Masteroppgave. Ås: Norges miljø- og biovitenskapelige universitet.
- Nichols, J. D., Conroy, M. J., Anderson, D. R. & Burnham, K. P. (1984) Compensatory mortality in waterfowl populations: a review of the evidence and implications for research and management. *Transactions of the North American Wildlife Conference*, 49: 535–554.

- Nordli, Ø., Przybylak, R., Ogilvie, A. E. J. & Isaksen, K. (2014). Long-term temperature trends and variability on Spitsbergen: the extended Svalbard Airport temperature series, 1898–2012. *Polar Research*, 33 (1).
- Novaro, A. J., Redford, K. H. & Bodmer, R. E. (2000). Effect of hunting in source-sink systems in the Neotropics. *Conservation Biology*, 14 (3): 713–721.
- Novaro, A. J., Funes, M. C. & Walker, R. S. (2005). An empirical test of source–sink dynamics induced by hunting. *Journal of Applied Ecology*, 42 (5): 910–920.
- Ofstad, E. G., Markussen, S. S., Sæther, B.-E., Solberg, E. J., Heim, M., Haanes, H., Røed, K. H. & Herfindal, I. (2020). Opposing fitness consequences of habitat use in a harvested moose population. *Journal of Animal Ecology*, 89 (7): 1701–1710.
- Overrein, Ø. (2003). Mye vassing og tunge bører, men en fantastisk naturopplevelse. *Villreinen*, 17: 6–10.
- Pedersen, Å. Ø., Bårdsen, B. J., Veiberg, V. & Hansen, B. B. (2014). *Jegernes egne data, Analyser av jaktstatistikk og kjevemateriale fra svalbardrein*. Kortrapport 27. Tromsø: Norsk Polarinstitut.
- Peeters, B., Veiberg, V., Pedersen, Å. Ø., Stien, A., Irvine, R. J., Aanes, R., Sæther, B.-E., Strand, O. & Hansen, B. B. (2017). Climate and density dependence cause changes in adult sex ratio in a large Arctic herbivore. *Ecosphere*, 8 (2): e01699.
- Peeters, B., Pedersen, Å. Ø., Veiberg, V., Hansen, B. B. (under andregangs revisjon). Reindeer harvest challenges ambitious management goals in a stochastic environment. *Climate Research*.
- Péron, G., Ferrand, Y., Choquet, R., Pradel, R., Gossmann, F., Bastat, C., Guénézan, M., Bauthian, I., Julliard, R. & Gimenez, O. (2012). Spatial heterogeneity in mortality and its impact on the population dynamics of Eurasian woodcocks. *Population Ecology*, 54 (2): 305–312.
- Plante, S., Dussault, C. & Côté, S. D. (2017). Landscape attributes explain migratory caribou vulnerability to sport hunting. *The Journal of Wildlife Management*, 81 (2): 238–247.
- Pulliam, H. R. (1988). Source, sinks, and population regulation. *American Naturalist*, 132 (5): 652–661.
- R Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing (Versjon 3.5.1). R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Tilgjengelig fra: <https://www.R-project.org/>.
- R Core Team (2020). R: A language and environment for statistical computing (Versjon 3.5.1). R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Tilgjengelig fra: <https://www.R-project.org/>.
- Reimers, E. (1977). Population dynamics in two subpopulations of reindeer in Svalbard. *Arctic and Alpine Research*, 9 (4): 369–381.
- Reimers, E. (1983). Mortality in Svalbard reindeer. *Holarctic Ecology*, 6 (2): 141–149.
- Rennert, K. J., Roe, G., Putkonen, J. & Bitz, C. M. (2009) Soil Thermal and Ecological Impacts of Rain on Snow Events in the Circumpolar Arctic. *Journal of Climate*, 22 (9): 2302–2315.
- Rivrud, I. M., Meisingset, E. L., Loe, L. E. & Mysterud, A. (2014). Interaction effects between weather and space use on harvesting effort and patterns in red deer. *Ecology and Evolution*, 4 (24): 4786–4797.
- Runge, J. P., Runge, M. C. & Nichols, J. D. (2006). The role of local populations within a landscape context: defining and classifying sources and sinks. *American Naturalist*, 167 (6): 925–938.
- Sander, G., Hansen-Bauer, I., Bjørge, A. & Presterud, P. (2006). *The Environmental Monitoring of Svalbard and Jan Mayen - MOSJ - Documentation of the system and the first assessments of the state of the environment*. Tromsø: Norsk Polarinstitut.

- Short, R. V. & Balaban, E. (1994). The Differences Between the Sexes. *Journal of Evolutionary Biology*, 8 (4): 531-536.
- Skogland, T. (1989). Comparative social organization of wild reindeer in relation to food, mates and predator avoidance. *Advances in ethology*, 29: 1–74.
- Slough, B. G. & Mowat, G. (1996). Lynx population dynamics in an untrapped refugium. *Journal of Wildlife Management*, 60 (4): 946-961.
- Solberg, E. J., Sæther, B-E., Strand, O. & Loison, A. (1999). Dynamics of a harvested moose population in a variable environment. *Journal of Animal Ecology*, 68 (1): 186–204.
- Solberg, E. J., Loison, A., Sæther, B-E. & Strand, O. (2000). Age-specific harvest mortality in a Norwegian moose *Alces alces* population. *Wildlife Biology*, 6 (4): 41-52.
- Solberg, E. J., Jordhøy, P., Strand, O., Aanes, R., Loison, A., Sæther, B.-E. & Linnell, J. D. C. (2001). Effects of density-dependence and climate on the dynamics of a Svalbard reindeer population. *Ecography*, 24 (4): 441-451.
- Stacey, P. B. & Taper, M. (1992). Environmental variation and the persistence of small populations. *Ecological Applications*, 2 (1): 18–29.
- Statistisk sentralbyrå (2020). *Befolkningen på Svalbard*. Tilgjengelig fra: <https://www.ssb.no/befolkning/statistikker/befsvsvalbard/halvaar> (lest 17.11.20).
- Stedman, R., Diefenbach, D. R., Swope, C. B., Finley, J. C., Luloff, A. E., Zinn, H. C., San Julian, G. J. & Wang, G. A. (2004). Integrating wildlife and human-dimensions research methods to study hunters. *Journal of Wildlife Management*, 68 (4): 762-773.
- Stien, A., Loe, L. E., Myrsetrud, A., Severinsen, T., Kohler, J. & Langvatn, R. (2010). Icing events trigger range displacement in a high-arctic ungulate. *Ecology*, 91 (3): 915–920.
- Stien, A., Bårdsen, B. J., Veiberg, V., Andersen, R., Loe, L. E. & Pedersen, Å. Ø. (2012a). *Jakt på svalbardrein - kunnskapsstatus og evaluering av aktuelle forvaltningsmodeller*. Rapport til Svalbards Miljøvernfond.
- Stien, A., Ims, R. A., Albon, S. D., Fuglei, E., Irvine, R. J., Ropstad, E., Halvorsen, O., Langvatn, R., Loe, L. E., Veiberg, V. & Yoccoz, N. G. (2012b). Congruent responses to weather variability in high arctic herbivores. *Biology Letters*, 8 (6): 1002-1005.
- Stubberud, M. W., Vindenes, Y., Vøllestad, L. A., Winfield, I. J., Stenseth, N. C. & Langangen, Ø. (2019). Effects of size- and sex-selective harvesting: An integral projection model approach. *Ecology and Evolution*, 9 (22): 12556-12570.
- Svalbardmiljøloven (2001). *Lov om miljøvern på Svalbard*. Tilgjengelig fra <https://lovdata.no/dokument/NL/lov/2001-06-15-79> (lest 20.10.20).
- Syssemlannen på Svalbard (2009). *Plan for forvaltning av Svalbardrein, kunnskaps- og forvaltningsstatus*. Rapport 1/2009. Longyearbyen: Syssemlannen på Svalbard.
- Syssemlannen på Svalbard (2021). *Antall felte rein. Miljøovervåking Svalbard og Jan Mayen (MOSJ)*. Tilgjengelig fra: <http://www.mosj.no/no/pavirkning/jakt-fangst/uttak-svalbardrein.html> (lest 18.01.21).
- Tyler, N. J. C. (1987). *Natural limitation of the abundance of the high Arctic Svalbard reindeer*. Doktoravhandling. Cambridge, UK: University of Cambridge.
- Tyler, N. J. C. & Øritsland, N. A. (1989). Why don't Svalbard reindeer migrate? *Holarctic Ecology*, 12 (4): 369-376.
- Tyler, N. J. C. & Øritsland, N. A. (1999). Varig ustabilitet og bestandsregulering hos svalbardrein. I: Bengtson, S.-A., Mehlum, F. & Severinsen, T. (red.) *Svalbardtundraens økologi: Terrestrisk*

- økologisk forskningsprogram på Svalbard. Meddelelser nr. 150, s. 125–138. Tromsø: Norsk Polarinstitut.
- Tyler, N. C. J. (2010). Climate, snow, ice, crashes, and declines in populations of reindeer and caribou (*Rangifer tarandus* L.). *Ecological Monographs*, 80 (2): 197–219.
- Vanderknaap, W. O. (1989). Past Vegetation and Reindeer on Edgeoya (Spitsbergen) between C-7900 and C-3800 Bp, Studied by Means of Peat Layers and Reindeer Fecal Pellets. *Journal of Biogeography*, 16 (4): 379-394.
- Van Moorter, B., Gaillard, J. M., Hewison, A. J. M., Said, S., Coulon, A., Delorme, D., Widmer, O., Cargnelutti, B. & Angibault, J. M. (2008). Evidence for exploration behaviour in young roe deer (*Capreolus capreolus*) prior to dispersal. *Ethology Ecology & Evolution*, 20 (1): 1–15.
- Van Pelt, W. J. J., Kohler, J., Liston, G. E., Hagen, J. O., Luks, B., Reijmer, C. H & Pohjola, V. A. (2016). Multidecadal climate and seasonal snow conditions in Svalbard. *Journal of Geophysical Research: Earth Surface*, 121 (11): 2100–2117
- Yannic, G., Pellissier, L., Ortego, J., Lecomte, N., Couturier, S., Cuyler, C., Dussault, C., Hundertmark, K. J., Irvine, R. J., Jenkins, D. A., Kolpashikov, L., Mager, K., Musiani, M., Parker, K. L., Røed, K. H., Sipko, T., Þórisson, S. G., Weckworth, B. V., Guisan, A., Bernatchez, L. & Côté, S. D. (2014). Genetic diversity in caribou linked to past and future climate change. *Nature Climate Change*, 4 (2): 132–137.
- Worton, B. J. (1989). Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. *Ecology*, 70 (1): 164-168.



Norges miljø- og biovitenskapelige universitet
Noregs miljø- og biovitenskapelige universitet
Norwegian University of Life Sciences

Postboks 5003
NO-1432 Ås
Norway