

869 Fjellryper

En kunnskapsoversikt

NINA Rapport

Erlend B. Nilsen
Simen Pedersen
Henrik Brøseth
Hans Chr. Pedersen



NINAs publikasjoner

NINA Rapport

Dette er en elektronisk serie fra 2005 som erstatter de tidligere seriene NINA Fagrapport, NINA Oppdragsmelding og NINA Project Report. Normalt er dette NINAs rapportering til oppdragsgiver etter gjennomført forsknings-, overvåkings- eller utredningsarbeid. I tillegg vil serien favne mye av instituttets øvrige rapportering, for eksempel fra seminarer og konferanser, resultater av eget forsknings- og utredningsarbeid og litteraturstudier. NINA Rapport kan også utgis på annet språk når det er hensiktsmessig.

NINA Temahefte

Som navnet angir behandler temaheftene spesielle emner. Heftene utarbeides etter behov og serien favner svært vidt; fra systematiske bestemmelsesnøkler til informasjon om viktige problemstillinger i samfunnet. NINA Temahefte gis vanligvis en populærvitenskapelig form med mer vekt på illustrasjoner enn NINA Rapport.

NINA Fakta

Faktaarkene har som mål å gjøre NINAs forskningsresultater raskt og enkelt tilgjengelig for et større publikum. De sendes til presse, ideelle organisasjoner, naturforvaltningen på ulike nivå, politikere og andre spesielt interesserte. Faktaarkene gir en kort framstilling av noen av våre viktigste forskningstema.

Annen publisering

I tillegg til rapporteringen i NINAs egne serier publiserer instituttets ansatte en stor del av sine vitenskapelige resultater i internasjonale journaler, populærfaglige bøker og tidsskrifter.

Fjellryper

En kunnskapsoversikt

Erlend B. Nilsen

Simen Pedersen

Henrik Brøseth

Hans Chr. Pedersen

Nilsen, E. B., Pedersen, S., Brøseth, H. & Pedersen, H.C. 2012.
Fjellryper – En kunnskapsoversikt – NINA Rapport 869. 38 s.

Trondheim, juni 2012

ISSN: 1504-3312

ISBN: 978-82-426-[2464-2]

RETTIGHETSHAVER

© Norsk institutt for naturforskning

Publikasjonen kan siteres fritt med kildeangivelse

TILGJENGELIGHET

Åpen

PUBLISERINGSTYPE

Digitalt dokument (pdf)

REDAKSJON

Erlend B. Nilsen

KVALITETSSIKRET AV

Torgeir Nygård

ANSVARLIG SIGNATUR

Forskningssjef Inga E. Bruteig (sign.)

OPPDRAKSGIVER(E)

Direktoratet for naturforvaltning

KONTAKTPERSON(ER) HOS OPPDRAGSGIVER

Erik Lund

FORSIDEBILDE

© Per Jordhøy

NØKKELOORD

Fjellryper, kunnskapsstatus, småvilt, viltforvaltning, overvåking

KEY WORDS

Rock ptarmigan, state of knowledge, small game, wildlife management, monitoring

KONTAKTOPPLYSNINGER

NINA hovedkontor

Postboks 5685 Sluppen
7485 Trondheim
Telefon: 73 80 14 00
Telefaks: 73 80 14 01

NINA Oslo

Gaustadalléen 21
0349 Oslo
Telefon: 73 80 14 00
Telefaks: 22 60 04 24

NINA Tromsø

Framsenteret
9296 Tromsø
Telefon: 77 75 04 00
Telefaks: 77 75 04 01

NINA Lillehammer

Fakkeltgården
2624 Lillehammer
Telefon: 73 80 14 00
Telefaks: 61 22 22 15

Sammendrag

Nilsen, E. B., Pedersen, S., Brøseth, H. & Pedersen, H.C. 2012. Fjellryper – En kunnskaps-oversikt – NINA Rapport 869. 38 s.

Fjellrype (*Lagopus muta*) er en karakterart i høyfjellet, og er den eneste herbivore fuglearten som bor i høyfjellet gjennom hele året. Vi har i denne rapporten gått gjennom og sammenstilt sentrale deler av den forskningsbaserte litteraturen som omhandler fjellrypas økologi og bestandsstatus. Fjellrypa har en vid sirkumpolar utbredelse, men innenfor det meste av utbredelsesområdet er det relativt lite kunnskap om bestanden. Likevel tyder datagrunnlaget på at bestandsutviklingen har vært negativ i flere områder. I Norge er den eneste tilgjengelige informasjonen basert på jaktstatistikk, og denne antyder en relativt sterk tilbakegang etter årtusenskiftet. Hvorvidt denne nedgangen i avskytingsstatistikken er en indikasjon på en like sterk bestandsnedgang er ukjent.

På verdensbasis er fjellrypa relativt lite studert sammenliknet med de fleste andre arter av skogshøns (tetraonider). Likevel finnes det fra ulike deler av artens utbredelsesområde studier som har fokusert på habitatvalg, demografi og bestandsdynamikk. Fra fastlandet i Skandinavia har det så langt ikke blitt gjennomført større forskningsprosjekter som har fokusert på fjellrypas biologi eller bestandsdynamikk.

På grunnlag av den sammenstilling av vitenskapelig litteratur som her er foretatt framkommer tre sentrale områder hvor det er behov for å øke kunnskapen om fjellrypa innenfor den nordeuropeiske delen av utbredelsesområdet. For det første er det et klart behov for å skaffe til veie en bedre forståelse av fjellrypas bestandsstatus. For det andre vil en kartlegging av habitatbruken være sentral for å bedre kunne forutsi hvordan fjellrypa vil respondere på klimaendringer. For det tredje er det behov for detaljerte studier av fjellrypas demografi og hvilke miljøfaktorer som påvirker denne.

Erlend B. Nilsen, Henrik Brøseth & Hans Chr. Pedersen, Norsk institutt for naturforskning, Postboks 5685, 7485 Trondheim, erlend.nilsen@nina.no

Simen Pedersen, Høgskolen i Hedmark, Avdeling for anvendt økologi og landbruksfag, Evenstad, 2480 Koppang

Abstract

Nilsen, E. B., Pedersen, S., Brøseth, H. & Pedersen, H.C. 2012. Rock ptarmigan – State of knowledge – NINA Report 869. 38 pp.

Rock ptarmigan (*Lagopus muta*) is a characteristic species inhabiting alpine and arctic tundra regions. Its distribution is circumpolar, but is separated into several non-continuous sub-populations. In this report we summarize the main scientific literature on the ecology and population status of the species. Across most of its distribution there is sparse knowledge about population status, but there are several indications pointing at declining populations. In Norway, the only available data comprising larger areas is the hunting bag statistics. Since the turn of the century, there has been a strong decline in the harvest bag, but to which extent this reflects a similar decline in abundance is unclear.

Compared to other tetraonid species, relatively few studies have focused on rock ptarmigan ecology and population dynamics. Yet, several studies have described rock ptarmigan habitat selection, demography and population dynamics from study areas scattered across its distributional range. From mainland Fennoscandia, no large scale studies have focused on rock ptarmigan ecology so far.

We point out three areas that need increased focus in the future. Firstly, there is a clear need to obtain robust monitoring of population status in Fennoscandia. Secondly, more detailed studies of rock ptarmigan habitat use is needed to be able to predict how rock ptarmigan distribution will respond to ongoing climate change. Lastly, there is a need for detailed individual-based studies to increase our understanding of rock ptarmigan demography and how it relates to important environmental variables.

Erlend B. Nilsen, Henrik Brøseth & Hans Chr. Pedersen, Norwegian Institute for Nature Research, P.O. Box 5685, NO-7485 Trondheim, Norway, erlend.nilsen@nina.no

Simen Pedersen, Hedmark University College, Faculty of Applied Ecology and Agricultural Sciences, Evenstad, NO-2480 Koppang, Norway

Innhold

Sammendrag	3
Abstract	4
Innhold	5
Forord	6
1 Innledning	7
2 Utbredelse og bestandsstatus	8
2.1 Globalt utbredelsesområde	8
2.2 Globale populasjonstrender	8
2.3 Utbredelse og utviklingstrender i Norge	9
3 Fjellrypas biologi	15
3.1 Generell biologi	15
3.2 Fjellrypas habitatvalg	16
3.3 Fjellrypas demografi og livshistorie	17
3.3.1 Demografiske rater	17
3.3.2 Fjellrypas demografi satt i sammenheng	19
3.4 Genetikk	20
4 Overvåkning av fjellryper	21
4.1 Metoder for overvåkning og bestandsestimering for fjellrype	21
4.1.1 Rapporterte tettheter	23
5 Miljømessige drivere av fjellrypas bestandsdynamikk	25
5.1 Klimaendringer	25
5.2 Jakt	26
5.3 Annen menneskelig påvirkning	26
5.4 Konkurransen, predasjon og parasitter	27
6 Kunnskapsbehov og anbefalinger	29
6.1 Overvåkning av bestandsstatus og utbredelse	29
6.2 Studier av fjellrypas habitatvalg	30
6.3 Demografiske og miljømessige drivere av bestandsendringer	30
7 Referanser	31

Forord

Fjellrypa er en karakterart for høyfjellet, og dens tilstedeværelse vekker stor glede hos mange småviltjegere, fjellvandrere og ornitologer. Siden årtusenskiftet har imidlertid avskytingsstatistikken for fjellrypa gått sterkt tilbake, men vi mangler så langt systematisk innsamlede data for å analysere i hvor stor grad dette faktisk reflekterer en sterk tilbakegang i bestanden, og hva dette i så fall skyldes. Vi har derfor i denne rapporten gått gjennom og sammenstilt forskningslitteratur som omhandler fjellrypas økologi og bestandsdynamikk. Vi håper denne sammenstillingen kan spore til økt kunnskapsinnhenting om denne særegne og hardføre arten. Dette prosjektet er i sin helhet finansiert av Direktoratet for naturforvaltning, og vi takker for støtten.

Erlend B. Nilsen
Trondheim, juni 2012

1 Innledning

Norge er et land som i første rekke er karakterisert av store fjellområder. Livet i fjellet har i alle tider satt sitt preg på vår livsførsel, og spesielt i tidligere tider hentet mange sitt utkomme fra dette karrige miljøet. Men livet i fjellet har alltid utsatt så vel mennesker som planter og dyr for til dels ekstreme påkjenninger, særlig fra et ugjestmildt klima. Organismene utsettes for blant annet klimatiske stressfaktorer som lave temperaturer, uttørking, vind, kort vekstsesong, is- og snødekket mark om vinteren, men også ungt og lite utviklet jordsmonn, samt relativt liten tilførsel av næringsstoffer (Pedersen & Eide 2010). Selv om artene vi finner i fjellet generelt er godt tilpasset disse ekstreme forholdene, kan endringer i livsbetingelser på relativt kort tid få store konsekvenser for artenes overlevelse og utbredelse. Endringer vi har observert gjennom de siste 100 årene i fjellet, skyldes hovedsakelig menneskelig påvirkning; gjennom arealbruk som setring, turisme, utbygging av vei og jernbane, kraftutbygging, forurensning, jakt og fangst (UNEP 2001), samt klimaendring med global oppvarming og utvidelse av vekstsesongens lengde (Karlsen et al. 2009).

En av karakterartene i fjellet er fjellrypa (*Lagopus muta*). Sammen med herbivore pattedyr som rein (*Rangifer tarandus*), lemmen (*Lemmus lemmus*) og andre smågnagere er fjellrypa den eneste herbivore fuglearten som tilbringer hele året i høyarktisk og høyalpin tundra i Skandinavia. I motsetning til sin nære slektning lirypa (*L. lagopus*) er fjellrypa lite studert her. Imidlertid er fjellrypa studert i Nord-Amerika (Weeden 1965, Wilson & Martin 2008, Wilson & Martin 2010), Russland (Potapov & Potapov 2011, Summers & Underhill 1996), Japan (Sawa et al. 2011), i arktiske strøk på Svalbard (Pedersen et al. 2012, Pedersen et al. 2005, Steen & Unander 1985, Stokkan et al. 1985, Unander & Steen 1985) på Island (Gardarsson 1988, Nielsen 1999, Nielsen 2011, Nielsen & Petursson 1995), i alpine strøk i Alpene og Pyreneene (Novoa et al. 2008, Scherini et al. 2003) og i Storbritannia (Watson 1987, Watson & Moss 2008, Watson et al. 1998, Watson et al. 2000). Men også på verdensbasis er fjellrypa relativt lite studert sammenliknet av med de øvrige skogshønsene (tetraonider, og i en nylig sammenstilling av vitenskapelige publikasjoner var fjellrype og jerpe (*Bonasa bonasia*) de to skogshønsartene som det på verdensbasis finnes minst kunnskap om, målt i antall vitenskapelige publikasjoner (Moss et al. 2010).

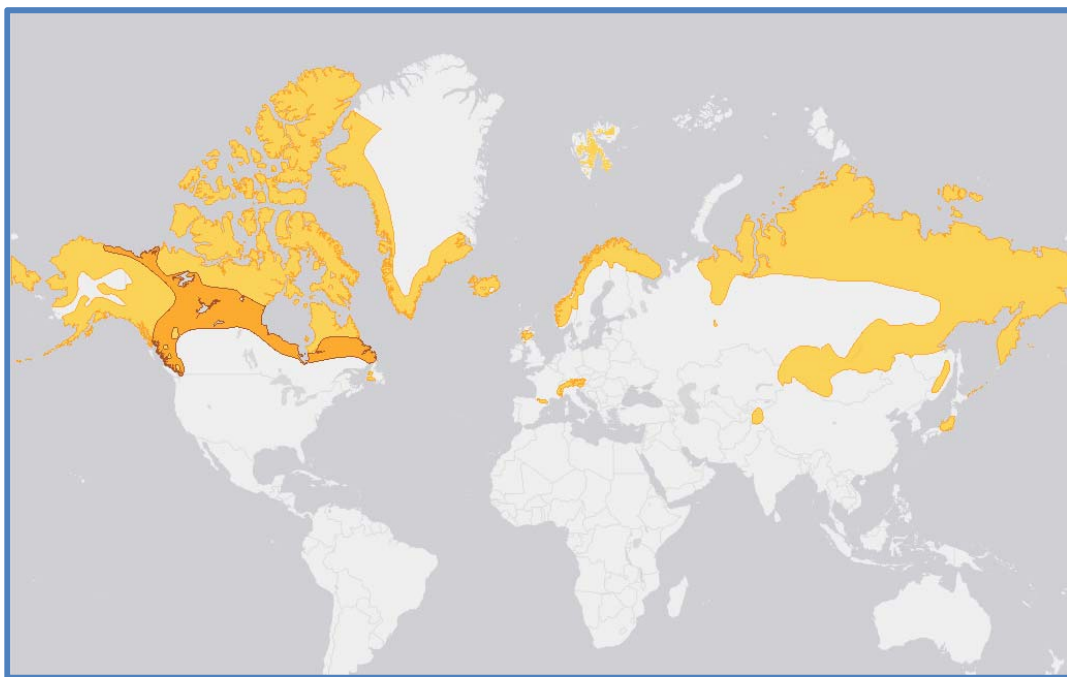
I utarbeidelsen av en Naturindeks for Norge (Nybø 2010) ble fjellrype valgt som en av indikatorartene som skal representere tilstanden i fjelløkosystemet. Sammen med lirype, smågnagere og villrein representerer fjellrypa gruppa herbivorer i dette arbeidet. Selv om vi har en noenlunde god kunnskap om fjellrypas biologi og årlig jaktuttak, som er grunnlaget for å kunne etablere en referanseverdi og bestandsstørrelse for fjellrype, er dette kunnskapsgrunnlaget allikevel beheftet med betydelig usikkerhet. For eksempel viser de siste års jaktstatistikk en betydelig nedgang i antall skutte fjellryper (www.ssb.no). Sett i lys av dette ble fjellrypas status inngående diskutert ved siste revidering av Rødlista (J.A. Kålås, pers. medd.). Dagens kunnskap om fjellrypebestandens størrelse og utvikling er fragmentarisk, men ikke desto mindre helt sentral for å kunne foreta en best mulig faglig vurdering av hvordan arten bør forvaltes i årene som kommer. Vi ønsker derfor her å sammenstille nasjonal og internasjonal forskningsbasert kunnskap om fjellrypa. I denne rapporten fokuseres det primært på fjellryper i fastlands-Norge og på tema som er relatert til fjellrypas bestandsstatus, inkludert tilgjengelig informasjon om utbredelse og utviklingstrender, overvåkningsmetoder, mulige demografiske faktorer og miljøfaktorer som påvirker populasjonsutviklingen. Avslutningsvis kommer vi til å peke på de viktigste kunnskapshullene som det er viktig å få belyst gjennom framtidig overvåking og forskning.

2 Utbredelse og bestandsstatus

2.1 Globalt utbredelsesområde

Fjellrypa har en vid, sirkumpolar utbredelse (Johnsgard 1983, Storch 2007, Watson & Moss 2008), som strekker seg fra Ellesmereøya (82° nord) til fjellområder i Japan (35° nord) (**figur 1**). Blant skogshønsene har fjellrypa størst utbredelse målt i antall breddegrader (Storch 2007). Mens den i de nordlige delene av utbredelsesområdet kan finnes over store sammenhengende områder, er den i den sørlige delen av utbredelsen begrenset til høyereliggende fjellområder isolert fra hovedutbredelsesområdet. Slike isolerte populasjoner finnes i Alpene, Pyreneene og Skottland. Det er identifisert over 20 underarter eller raser av fjellrype (Storch 2007, Watson & Moss 2008), og det finnes blant annet flere endemiske underarter i øyrekken Aleutene mellom fastlands-Alaska og Kamtsjatka-halvøya i det nordlige Stillehavet (Johnsgard 1973). Svalbardrypa (*L. muta hyperborea*) er en egen underart med særlige fysiologiske tilpasninger og finnes utelukkende på Svalbard og Franz Josef Land (Pedersen et al. 2005). Fjellrypa på Fastlands-Norge tilhører den endemiske underarten skandinavisk fjellrype (*L. muta muta*) som finnes i fjellområder i Sør-Skandinavia, samt arktiske strøk i Nord-Fennoskandia og på Kolahalvøya (Johnsgard 1983).

I arktisk Russland, Nord-Amerika og på Grønland er fjellrypene vesentlig mer nomadiske enn i Fennoskandia. Regulære trekk fra hekkeområdene til vinteroppholdsområder lengre sør foregår mange steder, og trekk på 500 km i Russland og over 1000 km i Nord-Amerika er påvist (Pedersen & Karlsen 2007). I likhet med lirypene kan fjellrypene i arktisk Canada følge flokkene av rein på deres trekk og nyttiggjøre seg vegetasjon som hjortedyra sparker fram fra snøen. Også på Island trekker fjellryper som hekker på nordkysten lengre sørover til spesielle vinteroppholdsområder (Pedersen & Karlsen 2007).



Figur 1: Fjellrypas utbredelse på verdensbasis. Lys: hekkende, mørk: ikke hekkende (basert på utbredelseskart tilgjengelig på www.iucnredlist.org.)

2.2 Globale populasjonstrender

Populasjonstrenden på global skala ser ut til å være nedadgående, men på grunn av sin store utbredelse er fjellrype er likevel ikke klassifisert som sårbar (www.iucnredlist.org, besøkt 12.04.12). Innenfor det meste av utbredelsesområdet er bestandsstatusen ukjent, men i en nyere sammenstilling ble det vist at av de 24 landene hvor fjellrypa finnes naturlig var bestan-

den redusert i minst 14 av disse (Storch 2007). Enkeltpopulasjoner har blitt utryddet på grunn av klimaendringer og overbeiting fra sau (Storch 2007). Tellingene av fjellrypestegger på våren på Island viser 11-12 års sykliske svingninger, men størrelsen på populasjonstoppene har blitt redusert med ca. 4 % årlig siden starten av 1980-tallet (Nielsen 2011, Nielsen 2011). Også i de sveitsiske alpeene har fjellrypebestanden vist en negativ trend det siste tiåret (Revermann et al. 2012), og en bestandsmodellering fra de franske alpeene og de franske Pyreneene viste at de observerte demografiske ratene det siste tiåret trolig har medført en bestandsreduksjon (Novoa et al. 2011). Videre er det funnet at bestanden i deler av Japan er redusert de siste 30 årene som en mulig følge av økt predasjon, klimaendringer og konkurranse fra sikahjort (*Cervus nippon*) og japanmakaker (*Macaca fuscata*) (Nakamura 2007). I Russland er fjellrypebestanden oppdelt i flere områder, men det er tilnærmet ingen kjennskap om bestandsstatusen (Potapov & Potapov 2011).

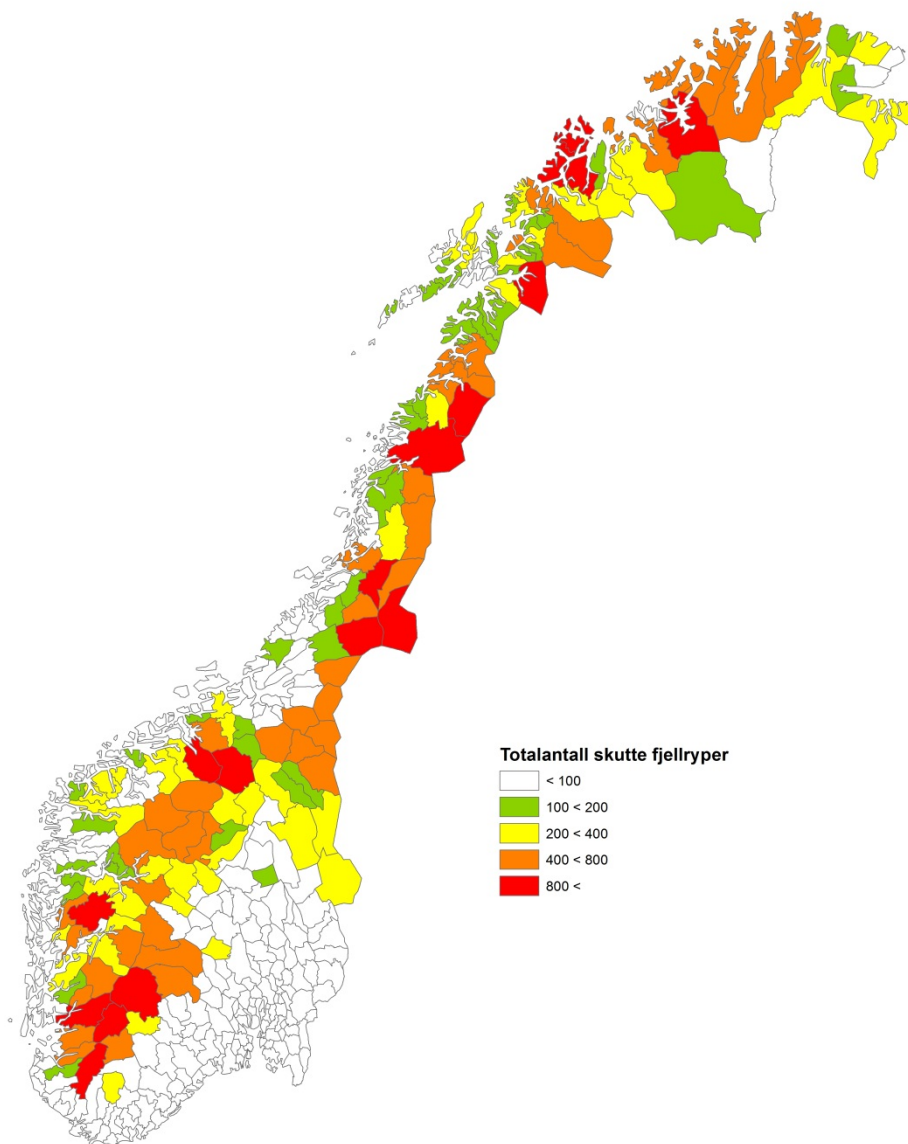
2.3 Utbredelse og utviklingstrender i Norge

Det foreligger ingen nøyaktig beskrivelse av fjellrypas utbredelse i Norge, men observasjoner rapportert i artsobservasjoner.no (www.artsobservasjoner.no) samt fellingsstatistikken¹ (www.ssb.no) viser at fjellrypa har en vid utbredelse i norske fjellområder (**figur 2**). Den kan finnes hekkende fra Vest-Agder i sør til Finnmark i nord. I Sør-Norge finner vi fjellrypa hekkende i 1200-1400 meters høyde (Pedersen 1991), men den sørligste lokaliteten vi kjenner til er Hekkfjell i Vest-Agder hvor fjellrypa ikke hekker høyere enn 600 moh. På Vestlandet hekker den ned til ca. 400 moh., og jo lengre nordover vi går jo lavere finner vi den. På Ringvassøy i Troms er det vanlig å finne fjellryper så lavt som 100 moh., og i Sør-Varanger finnes fjellrypa nesten bare på fjellene langs kysten (Pedersen & Karlsen 2007).

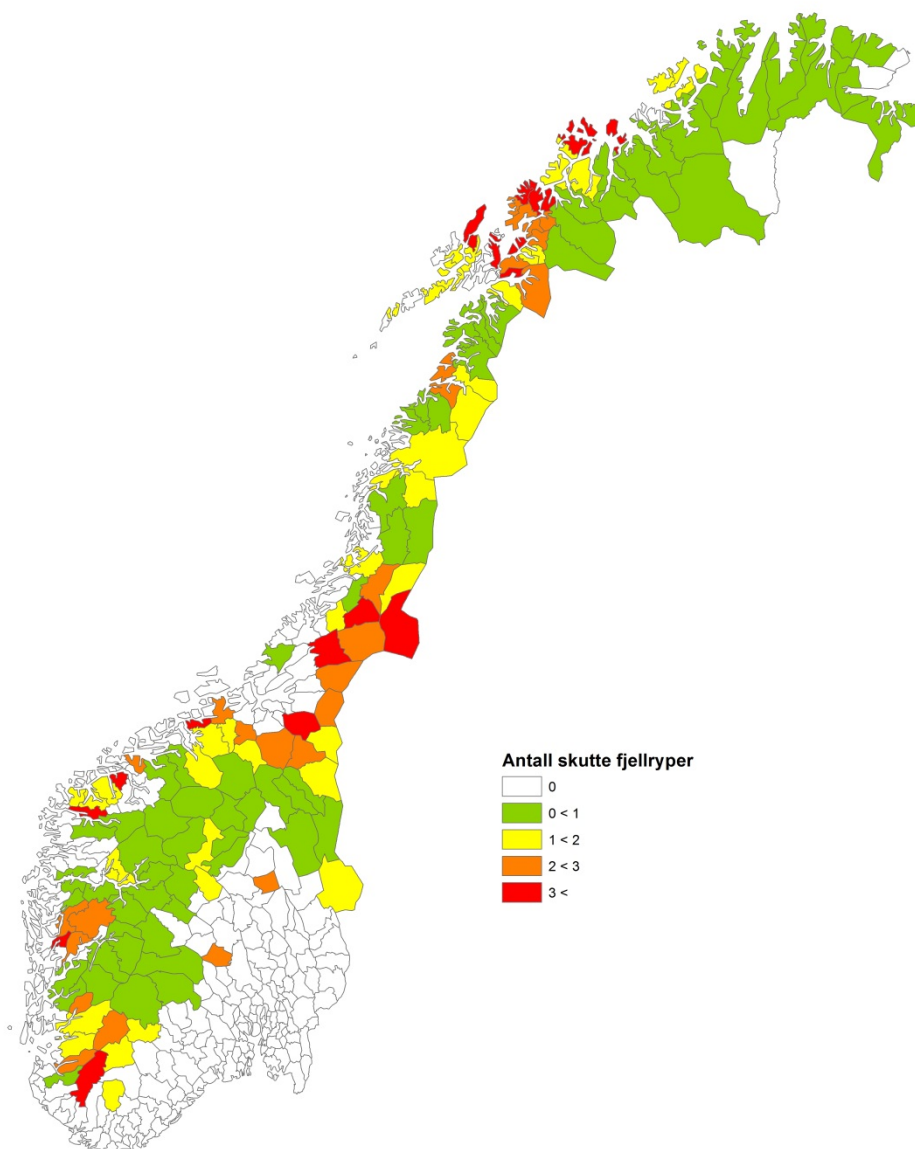
I **figur 2** tas det ikke hensyn til hvor stort fjellrypeareal som faktisk finnes i hver enkelt kommune. Dersom man fordeler antall skutte fjellryper (jakt sesongen 2010/2011) på beregnet fjellrypeareal i hver enkelt kommune (basert på beregninger fra Naturindeks for Norge (Gjershaug et al. 2010, Pedersen & Eide 2010)) ser man også nå at fjellrypa har en vid utbredelse i norske fjellområder (**figur 3**). Men i forhold til **figur 2**, som ikke tar hensyn til aktuelt fjellrypehabitat i hver enkelt kommune, ser vi at spesielt områder i Finnmark og nordlige fjellområder Østafjells kommer dårligere ut når man også tar hensyn til potensielt fjellrypehabitat (**figur 3**). Det er likevel enkelte områder som fortsatt skiller seg ut som relativt gode fjellrypeområder; indre deler av Nord-Trøndelag, samt grensetraktene mellom Nordland og Troms, i tillegg til enkelte kommuner på Vestlandet (**figur 3**).

Vi kan få en idé om hva den norske fjellrypebestanden potensielt kunne ha vært ved å beregne mengden potensielt fjellrypehabitat på samme måte som i Naturindeks for Norge (se over), og ved å bruke informasjon om tettheter og reproduksjon i uforstyrrede habitater fra litteraturen (Gjershaug et al. 2010, Pedersen & Eide 2010). Den potensielle utbredelsen er betraktelig større (**figur 4**) enn hva dagens jaktstatistikk viser (**figur 2 og 3**). På bakgrunn av en slik teoretisk tilnærming ser vi at de eneste områdene som er uegnet for fjellrype synes å være lavereliggende områder på Østlandet (**figur 4**). Likevel må man ta med i betraktning at denne måten å beregne potensiell bestandsstørrelse for fjellrype gjør at kommuner med stort areal vil få en høyere verdi enn kommuner med lite areal. Det er også interessant å merke seg at de områder som også i dag peker seg ut som relativt gode fjellrypeområder finnes igjen i dette teoretiske kartet. På den annen side ble det i 2010/2011 registrert >100 skutte fjellryper i 35 % av landets kommuner, mens hele 73 % av landets kommuner har noe potensielt fjellrypehabitat. Selv om disse beregningene inneholder en rekke antagelser og derfor må tolkes deretter, gir de et bilde av dagens situasjon, samt hvordan den kunne vært for fjellryper under optimale forhold.

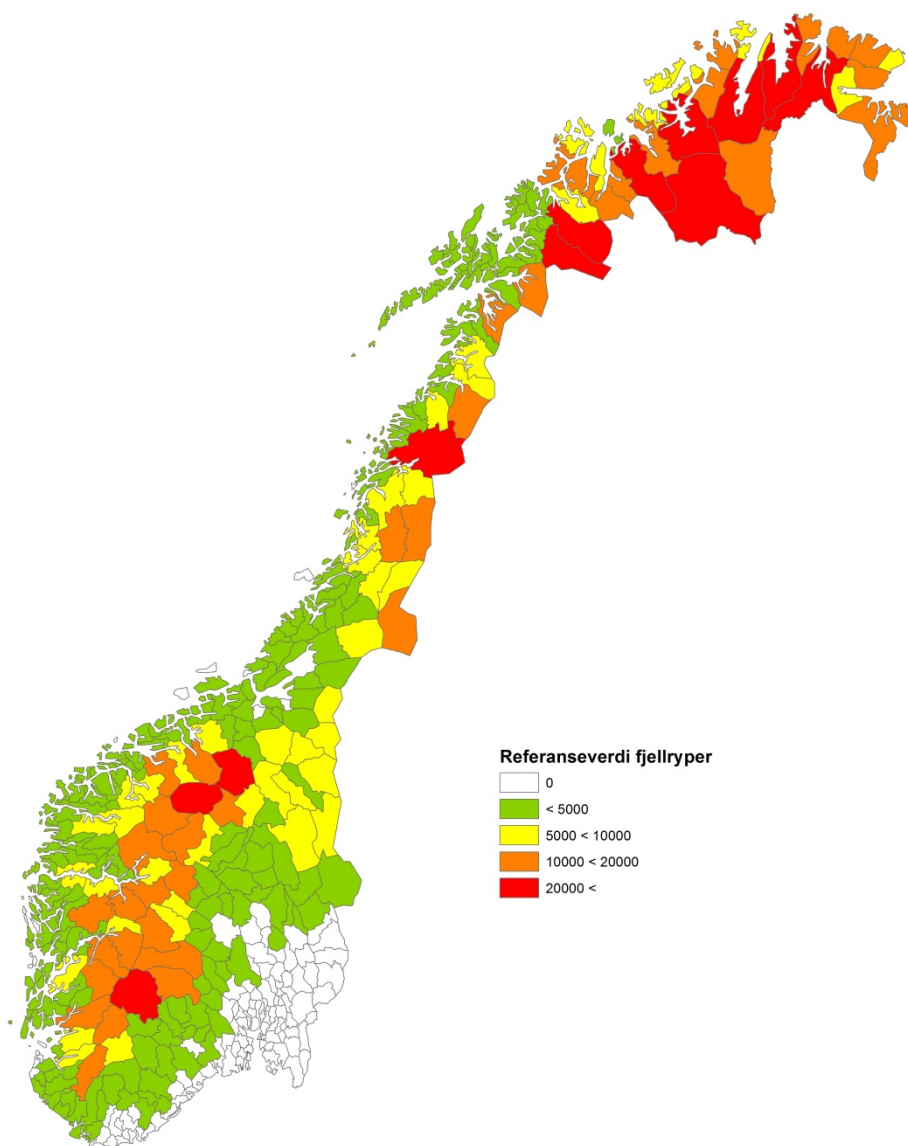
¹ Statistisk sentralbyrå oppgir kun kommuner med mer enn 100 skutte ryper i sin tilgjengelige statistikk (www.ssb.no).



Figur 2. Totalt antall skutte fjellryper jaktåret 2010/2011 på kommunenivå (jaktstatistikk hentet fra www.ssb.no).

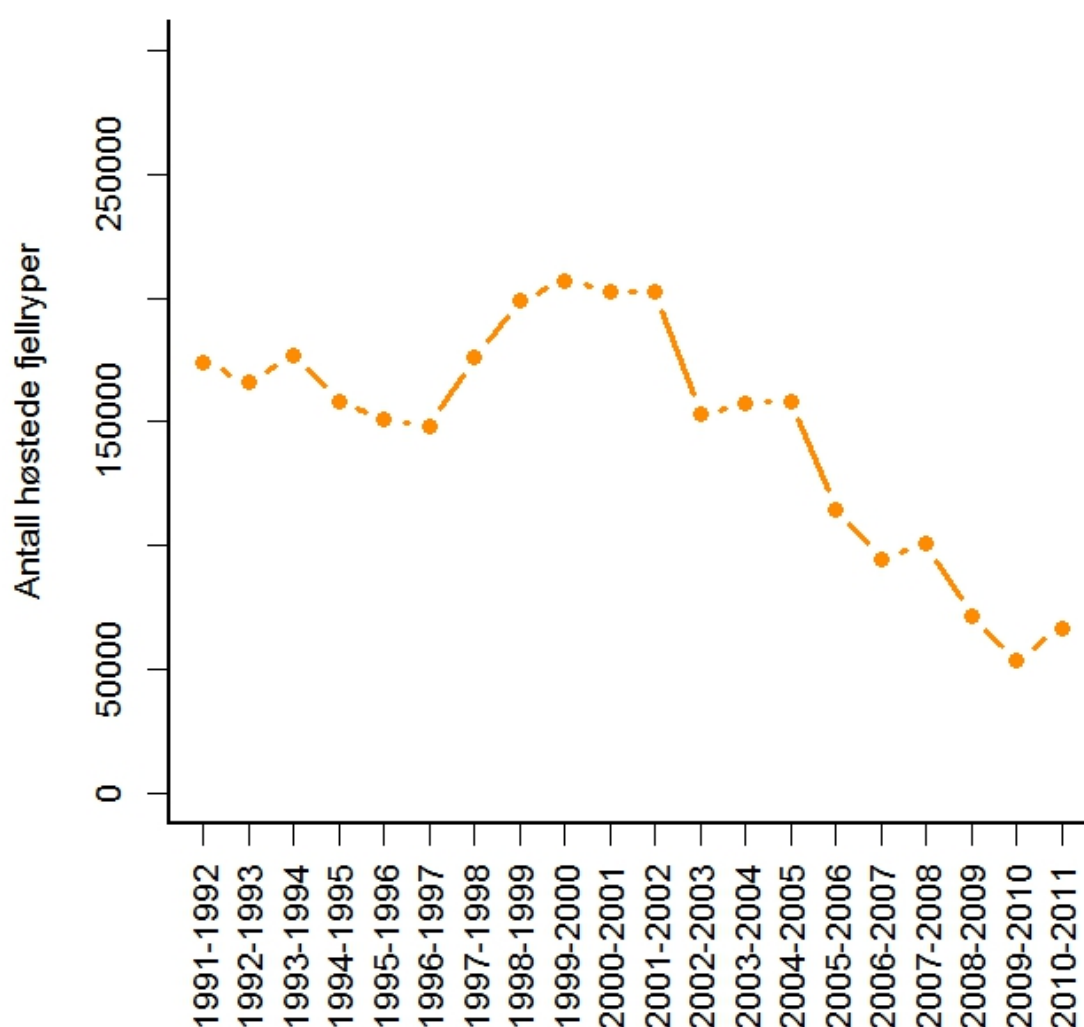


Figur 3. Antall skutte fjellryper per km² av potensielt fjellrypehabitat på kommunenivå i jaktåret 2010/2011 (jaktstatistikk hentet fra www.ssb.no, og potensielt fjellrypehabitat beregnet som i Gjershaug et al. (2010)).

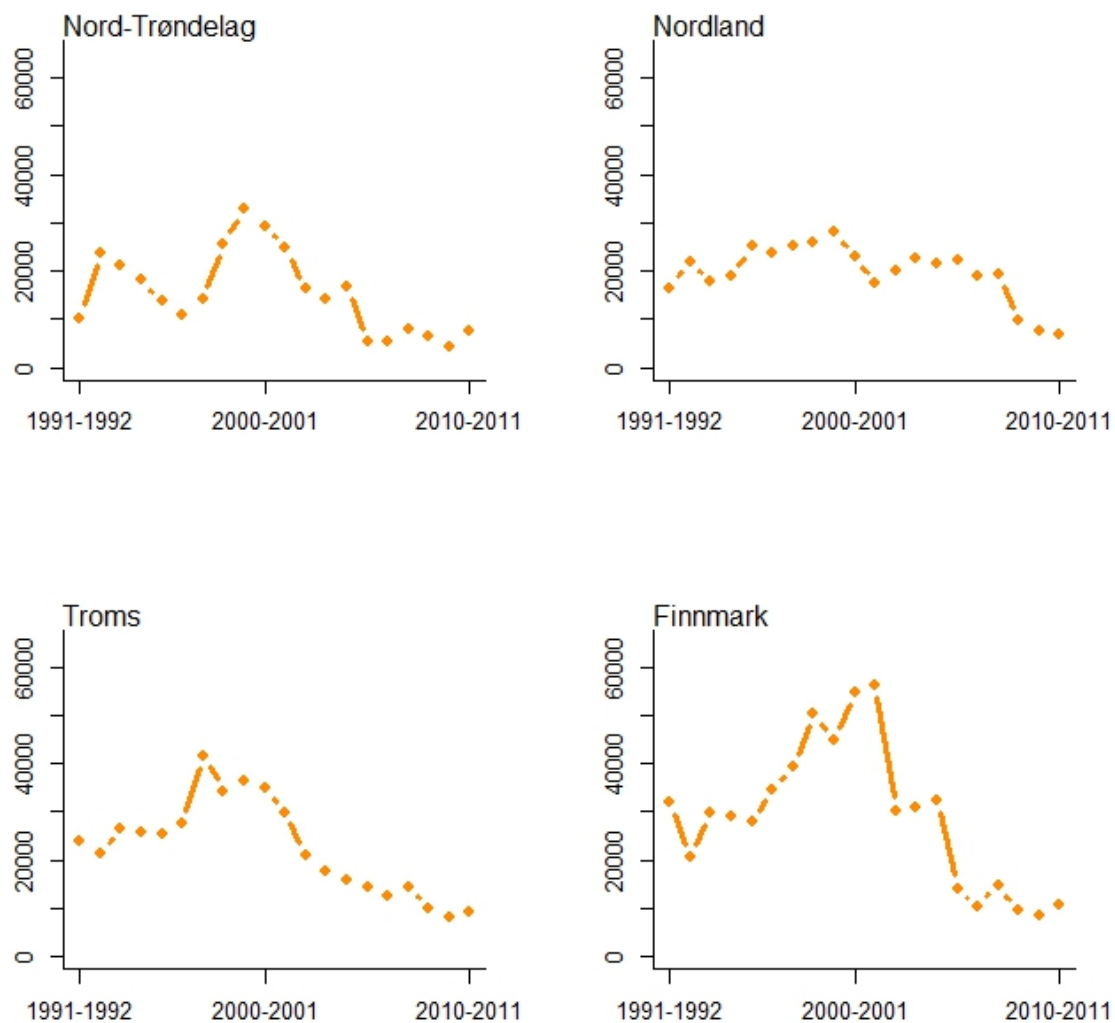


Figur 4. Potensielt antall fjellryper på høsten før jakt innen landets kommuner i en teoretisk optimal situasjon. Beregnet ut fra antall ryer i uforstyrrede miljø og potensielt fjellrypehabitat (beregnet som i Gjershaug et al. (2010)).

I Fastlands-Norge foregår det i dag ingen systematisk overvåkning av fjellrypebestanden (se også kapittel 4). Av denne grunn hersker det stor usikkerhet rundt fjellrypas bestandssituasjon. Ved bruk av jaktstistikk som en indeks for bestandsendringer gjør man en rekke antagelser (se kapittel 4; (Brainerd et al. 2005)), men dersom man antar at jaktstatistikken i store trekk fanger opp storskala endringer i bestandsstatus indikerer denne at det har vært en klar nedgang på landsbasis siden årtusenskiftet (**figur 5**). Det er også funnet at slike storskala endringer i avskytingen samvarierer godt med resultater fra mer systematisk overvåkning for lirype (H.C. Pedersen, upubliserte data). Om vi ser på de fire fylkene hvor det gjennom de siste to årtiene har blitt skutt flest fjellryper finner vi en tilsvarende utvikling (**figur 6**). Siden det i Finnmark tradisjonelt sett har blitt felt mange ryper vil nedgangen der naturligvis også ha en stor innvirkning på tallene på landsbasis. I hvor stor grad endringer i jaktuttaket kan forklares av endringer i jakttrykk og kvotebegrensninger er ukjent og vanskelig å kvantifisere uten annen type data.



Figur 5: Avskytingsstatistikk for fjellrype i Norge i perioden 1991/1992 – til 2010/2011 (www.ssb.no).



Figur 6: Avskytingsstatistikk for fjellryper i de fire fylkene hvor det gjennomsnittlig er blitt felt flest fjellryper i perioden 1991/1992 – til 2010/2011 (data hentet fra www.ssb.no).

Bortsett fra jaktstatistikk finnes lite andre typer bestandsdata tilgjengelig for fjellryper, med unntak av ulike anekdotiske observasjoner fra ulike områder. Et mer systematisk innsamlet datasett er imidlertid innsamlet i forbindelse med oppsyn under reinsjakta (fra 20. august - 15. september) på Dovrefjell, hvor det er registrert antall fjellryper observert per gått km gjennom de siste 16 årene (med noen unntak) (Tord Bretten upubl. data). Før årtusenskiftet ble det observert ca. 1,5 fjellryper per km, etter dette har det vært en gradvis nedgang, og de siste to årene er det observert mindre enn 0,2 fjellryper per km. Dette er en reduksjon på ca. 80 %. Mange jegere har den samme oppfatningen, men få har systematisk samlet data på observasjoner (H.C. Pedersen, pers. medd.). Om slike observasjoner gjenspeiler en reell bestandsnedgang eller ikke, er selvfølgelig vanskelig å si. Selv om grunnlaget for å trekke en konklusjon er svakt peker både jaktstatistikk, observasjoner og jegernes oppfatning i samme negative retning når det gjelder utviklingen til fjellrypebestanden siden årtusenskiftet.

3 Fjellrypas biologi

3.1 Generell biologi

Som nevnt innledningsvis foreligger det lite forskningsbasert kunnskap om fjellrype i Nord-Europa. Allikevel finnes en del mer eller mindre veldokumentert fragmentarisk kunnskap om fjellrypas generelle biologi. Dette er kunnskap av naturhistorisk art og i liten grad forskningsbasert. Generelt ser fjellrypa ut til å være svært godt tilpasset miljøet i høyfjellet, og viser flere trekk som er utviklet som en respons på miljøet den lever i. Blant annet skifter fargen på fjærdrakta mellom årstidene, fra hvit vinterdrakt til gråbrun sommerdrakt. Siden begge rypeartene er praktisk talt helhvite i vinterdrakt kan det være vanskelig å skille fjellrype fra lirype. Men fjellrypesteggen har en svart strek, eller «tøyle», fra nebbrota til litt forbi øyet, som lirypesteggen mangler. Denne mangler også som oftest hos fjellrypehøna, men kan finnes dårlig utviklet hos enkelte individer. Fjellrypehøna er derfor svært vanskelig å skille fra lirypa bare på utseende, men fjellrypas nebb er spinklere og artene kan derfor skilles ved å måle nebbhøyden (lirype; 12-14 mm høyt, fjellrype; 8-9 mm) (Pedersen 1991, Pedersen & Karlsen 2007).

Fjellrypesteggene etablerer sine territorier fra begynnelsen av mai, stort sett etter samme mønster som hos lirype. Men fjellrypenes territorier er vanligvis vesentlig større enn lirypas og kan være helt opptil 1 km². Fjellrypesteggene virker ofte mer aggressive enn lirypesteggene, og i områder hvor det er overlapp mellom fjellrypas og lirypas hekkeområder oppstår konfrontasjoner mellom de to artene. Ofte ender dette med at lirypesteggene trekker seg tilbake ved slike anledninger (H.C. Pedersen, upubl. data). I denne overlappingssonen er det man oftest også kan påtreffe krysningskull mellom fjell- og lirype (Johnsgard 1983, Pedersen & Karlsen 2007).

Pardannelsen hos fjellrypa foregår om våren etter at steggene har etablert sine territorier og reiret plasseres alltid på bakken i lyng, under en busk, inntil eller under en stein eller av og til helt åpent. Fjellrypa legger vanligvis 7-11 egg i juni som ruges i 21-23 døgn før kyllingene klekkes. Fjellrypa har bare ett kull, men hvis eggene blir tatt kan enkelte høner legge et nytt eggkull. I rugetida sitter ofte steggen på en utkiksplass hvor han holder øye med alt som skjer i territoriet. I motsetning til lirypesteggen forlater fjellrypesteggen territoriet så snart kyllingene er klekt. Den kan da slå seg sammen med andre stegger i småflokker oppe i lavregionen. I slike flokker av voksenfugl kan det også være stegger som ikke fikk noen make eller høner som ikke har egg eller kyllinger (Pedersen & Karlsen 2007).

På seinhøsten og vinteren danner ofte fjellrypene større eller mindre flokker fra 3-5 individer opptil 20-30 individer. Etter gode produksjonsår kan flokkstørrelsen komme opp i 4-500 individer, men rapporter om flokker på over 1000 individer er heller ikke sjelden. Så langt vi har kjennskap til oppholder fjellrypene seg i Norge stort sett i samme området året rundt, kun med vertikale forflytninger i forbindelse med store snøfall og uvær (Pedersen & Karlsen 2007). Imidlertid finnes mange beretninger om store forflytninger av fjellrype vinterstid, spesielt fra grensestrøkene mot Sverige samt langs kysten hvor fjellrypene kan trekke ut til øyer. Men i hvor stor grad dette skjer og eventuelt i hvor stort omfang vites ennå ikke.

Voksne fjellryper blir utsatt for predasjon hovedsakelig av kongeørn (*Aquila chrysaetos*) og jaktfalk (*Falco rusticolus*), men også fjellrev (*Alopex lagopus*) og rødrev (*Vulpes vulpes*) tar fjellryper i alle utviklingsstadier (Bergerud & Gratson 1988, Pedersen & Karlsen 2007). Undersøkelser fra Skottland og Alaska tyder på at predasjon på kyllinger den første uka etter klekking er hovedårsaken til variasjoner i kyllingproduksjon og dermed høstbestand mellom år (Watson et al. 1998, Weeden 1965), Røyskatt (*Mustela erminea*), snømus (*M. nivalis*) og kråkefugl (corvider), er viktig predator på så vel kyllinger som egg (Bergerud & Gratson 1988). Mange undersøkelser har sett på været som en viktig faktor for kyllingenes overlevelse (Bergerud & Gratson 1988) og kullstørrelser (Wilson & Martin 2010), men i hvor stor grad dette forklarer bestandsfluktuasjonene hos fjellrype er ukjent.

Grønne plantedeler av krekling (*Empetrum nigrum*) utgjør vinterstid hele 30-50 % av næringen. Vinterkosten består også av rakler og skudd av bjørk (*Betula* spp.), vierskudd (*Salix* spp.),

tyttebærlyng (*Vaccinium vitis-idaea*) og enkelte urter som reinrose (*Dryas octopetala*). Etter hvert som snøen forsvinner utover våren beiter fjellrypene mye på små vierarter som museøre (*S. herbacea*) og polarvier (*S. polaris*). Andelen urter øker utover forsommeren og harerug (*Bistorta vivipara*) er svært ettertraktet. Etter som urtene forsvinner utover høsten går fjellrypene over på små vierarter som museøre, polarvier og rynkevier (*S. reticulata*). Kyllingene spiser hovedsakelig insekter og edderkoppdyr den første uka etter klekking, men går raskt over på plantekost som vierblad, bærlyngblomster og urter som harerug (Pedersen 1991).

I Norge er det antatt at fjellrypebestanden stort sett endrer seg i takt med bestanden av lirype (Kvasnes et al. 2010), og at de derfor til en viss grad påvirkes av de samme miljøfaktorene. Fram til midten av 1980-tallet varierte høstbestandene av lirype i takt med smågnagerbestandene og nådde en topp hvert 3.- 4. år. Det samme mønsteret ble normalt funnet hos fjellrype, men svingningene var ofte mer dempet enn hos lirypa. Årsaken til dette er ikke kjent, men en forklaring kan være at liryper i større grad blir utsatt for stort predasjonstrykk når smågnagerbestanden bryter sammen. Fjellrypebestanden blir sannsynligvis utsatt for et mindre predasjonstrykk enn lirypa, spesielt på egg- og kyllingstadiet, og bestandsendringene fra topp- til bunnår blir derfor ikke så store hos fjellrypene (Pedersen & Karlsen 2007).

3.2 Fjellrypas habitatvalg

Innenfor det meste av sitt utbredelsesområde er fjellrypa sterkt knyttet til arktisk eller alpin tundra (Johnsgard 1983, Watson & Moss 2008), hvor den store delen av året lever over tre-grensa (se for eksempel Revermann et al. 2012). Fjellrypa lever som regel i områder med begrenset høyde på vegetasjon, men bruker stein og eksponert berggrunn som skjul. I områder hvor fjellrypa er den eneste rypearten, slik som på Island, bruker fjellrypa også typisk lirypehabitat (Watson & Moss 2008). Fjellrypas habitatvalg er ikke studert i detalj på fastlandet i Fennoskandia, så vi vil her gi en oppsummering av studier fra andre deler av artens utbredelsesområder.

Habitatseleksjon er avhengig av hvilken geografisk målestokk man studerer fenomenet på (se f.eks. Johnson 1980). I en ny undersøkelse fra de sveitsiske alpine fant man at ulike faktorer var av betydning på liten (ca. 0,1 km² - tilsvarende et territorium) og stor (100 km²) skala når det gjaldt å forklare fjellrypenes fordeling om våren (Revermann et al. 2012). Generelt ser klimatiske faktorer (temperatur, nedbør osv.) ut til å være viktige på stor skala, mens ulike habitatvariable (f.eks. buskvegetasjon vs. skog) er viktige på liten skala. På liten skala selekterte fjellrypene områder med en nordvestlig- eller nordøstlig helning og områder med en variert topografi, og unngikk i hovedsak områder med en rik urtevegetasjon slik som beitemark samt habitater med vesentlig innslag av trær og høyere buskvegetasjon (Revermann et al. 2012). På Svalbard, hvor mye av arealet består av uproduktiv blokkmark, ser det ut til at svalbardrypa om våren fortrekker områder med en høy grad av terrengheterogenitet (områder karakterisert av stor variasjon av orientering av helning og bratthet), relativt tett vegetasjon, sammenliknet med de omkringliggende arealene, og som generelt ligger lavere enn gjennomsnittet for studieområdet (Pedersen et al. 2007). Videre ser det ut til at NDVI (et mål på fotosynteseaktiviteten) fungerer som en god beskrivelse på habitatvalget, dog ikke like godt som lokale habitatvariable (Pedersen et al. 2007). Terrengvariable (orientering av helning og bratthet) var generelt viktigere på stor skala (1000 m), mens habitatvariable var viktigere på liten skala (200 m) (Pedersen et al. 2007). Senere studier har vist at det var territorielle stegger til stede i de mest prefererte habitatene stort sett hvert år, mens det var territorielle stegger til stede i de mindre prefererte områdene kun i år hvor rypebestanden i området var høy (Pedersen et al. 2012). I de østerrikske alpine har også fjellrypas habitatseleksjon blitt studert, og her selekterte den om sommeren (basert på funn av ekskrementer) områder med et visst innslag av lave busker (20-50 %) (Schweiger et al. 2012). I en undersøkelse av habitatseleksjon basert på radiomerkede fjellryper i de italienske alpine fant man at det ikke ble etablert hekketerritorier i områder med blokkmark, næringsrike gressenger eller myr, men i områder med en rik dvergbuskvegetasjon hvor snøsmeltingen skjer tidlig (Favaron et al. 2006). Dette siste er i kontrast til andre områder i Alpene hvor dvergbuskvegetasjonen danner et definert belte mellom tregrensa og de mer alpine områdene, og denne vegetasjonstypen unngås (se referanser i Favaron et al. 2006).

Så vidt vi kan se, er valg av reirhabitat kun studert i Yukon, Canada og i Japan. I Yukon ble det vist at fjellrypene foretrakk arealer som lå mellom områder benyttet av hvithalertype (*L. leucura*) og lirype både når det gjelder gjennomsnittlig høyde over havet (lirype: 1512 moh., fjellrype: 1728 moh., hvithalertype: 1827 moh.) og gjennomsnittlig bratthet (lirype: 6°, fjellrype: 18°, hvithalertype: 30°), og at fjellrypene foretrakk å hekke i områder med en viss buskvegetasjon og innslag av gress (Wilson & Martin 2008). Det ble også konkludert med at de enkelte artenes nisje var innskrenket på grunn av mellomarts-territorialitet. I Japan ble det funnet at reirene ble plassert i vegetasjon som var betydelig lavere enn gjennomsnittet for den omkringliggende vegetasjonen, og at vegetasjonen var relativt åpen i minst en retning (Sawa et al. 2011). Dette ble tolket som en antipredatorstrategi, da det øker sjansen for at en predator oppdages.

Det er verdt å merke seg at i motsetning til hva som er tilfellet for en rekke andre arter, i særlig grad hjortedyr og større rovdyr, er de fleste av disse studiene (med unntak av Favaron et al. 2006) ikke basert på radiomerkede individer, men observasjoner av umerkede individer i felt. Ofte er disse observasjonene basert på spillende stegger om våren, men i enkelte tilfeller er habitatpreferanser basert på funn av ekskrementer (Schweiger et al. 2012) eller reir (se ovenfor). I alle slike studier er det alltid en fare for at oppdagbarheten varierer mellom år (Pedersen et al. 2012) eller habitater (MacKenzie et al. 2006). Det er åpenbart at dersom oppdagbarheten varierer mellom habitater vil dette påvirke resultatene dersom dette ikke blir tatt hensyn til (se imidlertid Pedersen et al. 2012 for et godt eksempel hvor oppdagbarheten modelleres eksplisitt). Mindre intuitivt er det at en oppdagbarhet på mindre enn 100 % også vil påvirke resultatene selv om oppdagbarheten er lik mellom habitater (Kéry & Schaub 2012). Fremtidige studier av fjellrypas habitatvalg bør derfor enten basere seg på radiomerkede individer eller eksplisitt ta høyde for at oppdagbarheten er mindre enn 100 %.

3.3 Fjellrypas demografi og livshistorie

3.3.1 Demografiske rater

Alle fluktuasjoner i bestandsstørrelsen hos en lukket bestand skjer gjennom endringer i alders- og kjønns-spesifikke overlevelseshastigheter og reproduksjonsrater (Smith & Smith 2009). I en åpen bestand med kontakt med omkringliggende bestander vil immigrasjon og emigrasjon også påvirke bestandsfluktuasjonene (Caswell 2001, Smith & Smith 2009). Sammenliknet med lirype finnes relativt få studier som rapporterer demografiske rater for fjellrype. Oversikten under er basert på en sammenstilling av Kaler et al. (2010), og oppdatert med to seinere studier. Sammenliknet med antallet studier som har estimert overlevelseshastigheter hos fjellrype er det flere studier tilgjengelig når det gjelder eggantall og kullstørrelser (**tabell 1**), samt alderssammensetning (vanligvis målt som andel kyllinger på seinsommeren/høsten) i bestanden (**tabell 1**). Dette skyldes i stor grad at det er langt mer tid- og ressurskrevende å estimere overlevelseshastigheter, da dette oftest fordrer at man er i stand til å følge livshistorien til individer. Vi ser også at estimater på demografiske rater er fraværende fra fastlandet i Fennoskandia.

Tabell 1: Estimerte demografiske parametere for fjellrype fra ulike studieområder. [Kullstørrelse = antall egg produsert, Reir-overlevelse er sannsynligheten for at minst ett egg fra et reir klekker, Kull-overlevelse=sannsynligheten for at minst ett avkom blir flyvedyktig (ca. to-tre uker). Årlig overlevelse = sannsynligheten for årlig overlevelse, hvor alder ikke er tatt hensyn til. Aldersstruktur - høst = andel kyllinger i bestanden i august].

Område	Bredde-grad.	Kullstørrelse	Reir-overlevelse	Kull-overlevelse	Aldersstruktur - høst	Årlig overlevelse	Kilde
Japan	36° N	6,0	0,85				(Sawa et al. 2011)
Pyreneene, Frankrike	42° N	5,9	0,68	0,66	7-42 %	0,43-0,86	(Novoa et al. 2008, Novoa et al. 2011)
Alpene, Italia	46° N	6,8	0,50	0,18-0,67	~30 %		(Scherini et al. 2003 og referanser der)
Alpene, Frankrike	45° N	6,5	0,40	0,55	~30 %	0,44-0,75	(Novoa et al. 2011)
Aleutene, USA	53° N	8,3	0,59	0,47		0,38-0,75	(Kaler et al. 2010)
Skottland	57° N	6,6	0,90	0,62	~52 %		Watson 1965
Island	66° N	>10,4	>0,90		~75 %	0,26-0,82	Gardarsson 1988
Svalbard	78° N	7,5	0,44		~73 %		(Steen & Unander 1985)
Alaska, USA	65° N	7,0	0,67	0,81	~67 %	0,26-0,71	(Weeden 1965) (Weeden & Theberge 1972)
NWT, Canada	68° N	8,8					(Brodsky 1986, Brodsky 1988)
NWT, Canada	69° N	8,7	0,64	0,53	~72 %	0,43-0,82	(Cotter 1991, Cotter 1999)

3.3.2 Fjellrypas demografi satt i sammenheng

Hvor stor innvirkning en endring i en gitt demografisk parameter (f.eks. overlevelse gjennom det første året) har på bestandens vekstrate kan kvantifiseres ved hjelp av såkalte sensitivitets- eller elastisitets-analyser (Caswell 2001). Kort fortalt er sensitivitet et mål på hvor mye en gitt endring i en demografisk rate vil påvirke vekstraten i bestanden, mens elastisitet er et tilsvarende mål på relativ skala (Caswell 2001). Slike analyser er mye benyttet innenfor populasjons- og evolusjonsbiologien for å isolere hvilke faktorer som potensielt sett er av størst betydning for organismens «fitness»² eller bestandens vekstrate (Tuljapurkar et al. 2003). Slike analyser er gjennomført for alle de tre rypeartene i Nord-Amerika (lirype, fjellrype og hvithalerype) (Martin & Wilson 2011). For lirype finner man generelt at overlevelsen gjennom det første året er den mest betydningsfulle faktoren, sammen med fekunditeten hos førstegangshekkende fugl (Sandercock et al. 2005). Lirypene har generelt en kort generasjonstid, lav overlevelse, høy fekunditet, og aldersstrukturen i vårbestanden er ofte dreid i retning av 1 år gammel fugl (Martin & Wilson 2011, Sandercock et al. 2005, Sandercock et al. 2005). Fjellrypa er som tidligere sagt langt mindre studert enn lirype, og man har derfor langt færre bestander hvor man har de nødvendige demografiske data til å gjennomføre denne typen analyser. I en nylig publisert studie (Martin & Wilson 2011) hvor demografien hos de tre rypeartene ble sammenliknet, ble det vist hvordan disse nært beslektede artene divergerer når det gjelder livshistoriestrategi. Sammenliknet med lirype har fjellrypa en langsommere livssyklus, kjennetegnet med høyere generasjonstid, høyere overlevelse og lavere fekunditet (Martin og Wilson, 2011). Dette fører også til at det vil være et høyere innslag av eldre fugl i bestanden sammenliknet med lirype (Martin & Wilson 2011, Novoa et al. 2011). Overlevelse hos fugl eldre enn 2 år samt overlevelse gjennom det første året har den høyeste potensielle effekten på bestandens vekstrate, mens fekunditeten for alle aldersgrupper har lavere elastisitet (Martin & Wilson 2011). I denne sammenheng er det interessant å merke seg at fjellrypa er noe mindre enn lirype, og generelle økologiske mønstre skulle derfor tilsi at den derfor hadde en raskere livssyklus (Gaillard et al. 2005). Slike livshistorie-forskjeller mellom rypeartene er trolig tilpasninger til ulike miljø, hvor fjellrypa og hvithalerypa gjerne lever i mer karrige områder enn lirype.

Hvilke demografiske rater som faktisk forårsaker variasjonen i bestandens vekstrate er ikke bare avhengig av hvor sterkt de er linket til vekstraten (se over), men også av hvor mye de varierer i tid og rom. For mange villlevende arter er perioden fra fødsel til de rekrutteres inn i den reproduserende delen av bestanden kjennetegnet med en lav og variabel overlevelse, og slik er det også for hønsefugl generelt (Hannon & Martin 2006). Ofte er de også særlig sårbare i perioden fra klekking fram til to ukers alder (Hannon & Martin 2006). Ofte vil predasjon representere den viktigste dødsårsaken i denne perioden. Overlevelse gjennom denne perioden er også avgjørende for bestandsdynamikken (Sandercock et al. 2005). I spredningsfasen om høsten (Brøseth et al. 2005) vil man også ofte observere en høyere dødelighetsrisiko. Unge individer har ofte høyere dødelighet enn voksne individer om høsten, trolig på grunn av høyere risiko for å bli tatt av rovfugl (Sandercock et al. 2012). I nylig publiserte studier fra Island ble det også pekt på hvordan dødeligheten gjennom det første året (høst og vinter) var en avgjørende faktor for å forklare de sykliske svingningene man observerer (Nielsen 2011; O.K. Nielsen, pers. med). Dette skyldes at denne aldersklassen er særlig utsatt for predasjon fra jaktfalk, og dette er en av hovedårsakene til at bestanden på Island er syklisk (Nielsen 1999, Nielsen 2011). Interessant nok var vinterdødeligheten i denne aldersklassen på sitt høyeste 2-4 år etter en bestandstopp, og dette er trolig forklart med at en høy rypebestand vil danne grunnlag for en god ungeproduksjon hos jaktfalk, og at disse vil nå kjønnsmoden alder 2-4 år seinere. Når det gjelder den negative langtidstrenden man har observert hos fjellrypebestanden på Island er det trolig en økning i dødeligheten hos alle aldersklasser (også de eldre fuglene) som er årsaken. Da rypejakta ble stengt på Island i 2003 og 2004 avtok dødeligheten betraktelig (Nielsen 2011). Andelen årsgammel fugl i bestanden om våren (rett før hekking) ser derfor ut å fungere som en god indeks på bestandsutviklingen, hvor en lav andel ungfugl tilsier at bestanden er nedadgående (OK Nielsen, pers. medd.). På Island blir denne raten estimert ved at alderen på

² Fitness er et mål på genetisk bidrag til fremtidige generasjoner – gjennom overlevelse og reproduksjon.

hekkende fugl bestemmes fra foto tatt med kraftige telelinser (OK Nielsen, pers. medd.). På Island finner man også at ungeproduksjonen (målt på seinsommeren når avkommene er flyvedyktige) er lavest to år etter en bestandstopp hos fjellryper, og relaterer dette igjen til predasjon fra jaktfalk (Nielsen 2011). Estimer av alderssammensetningen om våren finnes ikke fra mange studieområder for sammenlikning, men studier av ungeproduksjon målt på høsten finnes fra flere områder (**tabell 1**). Dersom man kun måler alderssammensetningen om våren får man ikke informasjon om viktige demografiske parametere knyttet til overlevelsen gjennom høsten og vinteren for unge- og eldre fugl. Generelt ser det også ut til at produksjonen (målt som andelen kyllinger i bestanden i august) øker når man beveger seg nordover (Novoa et al. 2008). En liknende trend finner man dersom man sammenlikner kullstørrelser (Kaler et al. 2010). Dette kan igjen antyde at fjellryper i nordlige strøk har en noe raskere livssyklus enn tilsvarende populasjoner lengre sør. Å overføre funn direkte fra andre områder til norske forhold kan derfor føre til usikre eller feilaktige konklusjoner.

3.4 Genetikk

I Sør-Skandinavia er fjellrype en alpin fugl, noe som fører til at potensielt habitat er fragmentert ved at høyfjellsområder er avgrenset av mellomliggende lavereliggende områder. Dette kan føre til redusert migrasjon og dermed genflyt mellom fjellrypepopulasjoner. Fra flere andre arter er det kjent at innavl kan ha negativ effekt på reproduksjon (Bensch et al. 2006, Liberg et al. 2005). Som en følge av global oppvarming kan det bli økt habitatoverlapp mellom lirype og fjellrype, da lirypehabitat vil utvides i høyden, mens fjellrypehabitat blir redusert (Quintela et al. 2010). Quintela et al. (2010) fant noe hybridisering mellom lirype og fjellrype i Sverige, og konkluderer med at hybridisering kan være en av flere faktorer som påvirker fjellrype i fremtiden. Studier av fjellrypas populasjonsgenetikk ville derfor være veldig nyttig for å bedre forstå flyt av gener og individer og dermed spredningsmønstre, habitatkonnektivet og levedyktighet til bestander (Storch 2007 og referanser deri), gjennom for eksempel levedyktighetsanalyser (Borecha 2011).

4 Overvåkning av fjellryper

Som nevnt tidligere foregår det ingen systematisk overvåkning av fjellryper på fastlandet i Norge i dag, mens man på Svalbard har gjennomført årlige takseringer av spillende stegger på våren siden 2000 (Pedersen et al. 2012). Også i enkelte andre deler av utbredelsesområdet foregår det ulike former for overvåkning (**tabell 2**). I motsetning til fjellrype har man for lirype gjennomført bestandsregistreringer basert på linjetakseringer og «Distance sampling» siden midten av 1990-tallet, og i en del områder har man gjennomført ulike former for linjetakseringer også før dette. Selv om områdene som takseres ikke følger et statistisk begrunnet studiedesign har man likevel i dag en langt bedre kjennskap til lirypas bestandsstatus enn hva som er tilfellet for fjellrype. Det er imidlertid flere utfordringer knyttet til å overføre dagens opplegg for lirype til også å omfatte fjellrype. For det første vil fjellrypene ofte befinne seg i uveisomt og vanskelig tilgjengelig terreng, noe som gjør det logistisk vanskelig å oppnå en god dekningsgrad. For det andre trykker fjellrypene generelt dårligere for stående fuglehund, og flere av forutsetningene for å kunne benytte «Distance sampling» vil derfor trolig bli brutt. Følgelig kan det også forventes at interessen for denne type takseringer blant jegere og fuglehundeiere er lavere enn hva som er tilfellet for lirype.

Som tidligere nevnt er det god grunn til å anta at den storskala nedgangen i avskytingsstatistikken man har observert for fjellrype siden tusenårsskiftet henger sammen med en generell bestandsnedgang. Ofte er jaktstatistikk det eneste tilgjengelige datagrunnlaget når det gjelder en høstet bestands status (Kvasnes et al. 2010), og avskytingsstatistikken har i flere studier vist seg å korrelere godt med andre mål på bestandsstørrelsen (Cattadori et al. 2003, Grøtan et al. 2005, Mysterud et al. 2007). Det er imidlertid flere utfordringer knyttet til å benytte avskytingsstatistikken som en metode for å overvåke bestanden på (Sutherland 2001, Willebrand et al. 2011) og det har i en rekke sammenhenger blitt understreket viktigheten av å overvåke bestanden og ikke kun det som tas ut av bestanden i form av jakt. For det første vil man, dersom man benytter seg av avskytingsstatistikk, ikke være i stand til å foreta en evaluering av bestandsstatus i forkant av jakta. Dette kan være av særlig stor betydning for arter med store bestandssvingninger slik som hos mange av de høstbare småviltartene. For det andre vil avskytingsstatistikken ikke avspeile reelle endringer i bestandsstørrelser dersom faktorer knyttet til innsats og fangstsuksess varierer. I en nylig publisert studie fra Sverige ble det funnet at endringer i jegerinnsatsen (antall dager jaktet pr. km²) forklarte mer av variasjonen i jaktuttak hos lirype enn variasjonen i bestandsstørrelse (Willebrand et al. 2011). Dette skyldes at jegerinnsatsen økte med økende tetthet i større grad enn jaktsuksessen. Disse analysene ble gjennomført på jaktfeltnivå, og det kan være grunn til å tro at sammenhengen mellom jaktuttak og bestandsstørrelse blir noe bedre dersom man gjennomfører analysene over en større geografisk skala (Pedersen et al., upubl.). Dersom man ikke har mål på jegerinnsatsen blir det imidlertid vanskelig å kontrollere for denne. Videre er det verdt å merke seg at dersom forvaltningsregimer og kvoteordninger endrer seg over tid, vil dette også ha en innvirkning på jaktuttaket. I en studie gjennomført av Ranta et al. (2008) ble det undersøkt hvorvidt man ville trekke de samme konklusjoner når det gjelder bestandsdynamikken om man baserte analysene på henholdsvis avskytingsstatistikk og takseringer for jerpe, orrfugl (*Tetrao tetrix*) og storfugl (*T. urogallus*) i Finland. Selv om det var en positiv korrelasjon mellom avskytingsstatistikk og takseringer viste analysene at disse ikke økte i et 1:1 -forhold. Det ble derfor konkludert at analyser av populasjonsdynamikk i tid og rom kan bli forskjellig avhengig av om de er basert på jaktstatistikk eller takseringer (Ranta et al. 2008). På lik linje med tidligere studier (Sutherland 2001) vil vi derfor advare mot å benytte fellingsstatistikken som eneste overvåkningsmetode for våre fjellrypebestander.

4.1 Metoder for overvåkning og bestandsestimering for fjellrype

Systematiske metoder for å estimere bestandstettheter, utbredelse og eventuelle endringer i disse over tid baserer seg i all hovedsak på data samlet inn langs linjer (*linjetransekt*) og på punkt (*plott-metoder*). Det finnes en rekke gode bøker som dekker disse emnene på en fyldig og god måte (se for eksempel Buckland et al. 2004), og vi gir her kun en beskrivelse av aktuelle metoder som er eller har blitt benyttet for fjellryper. Vi vil heller ikke dekke den rike litteratu-

ren som finnes hvor man baserer seg på fangst-gjenfangst av kjente individer (Amstrup et al. 2005, Southwood & Henderson 2000), da dette i de fleste tilfeller vil være lite egnet til å overvåke fjellrypebestander over større områder. Man kan dog tenke seg at man innenfor mindre områder kan overvåke fjellrypebestander ved å benytte seg av fangst-gjenfangst basert på DNA ekstrahert fra avføringen (Kindberg et al. 2011).

I motsetning til lirype og en lang rekke andre arter (Brainerd et al. 2005, Buckland et al. 2004, Pedersen et al. 2004), hvor linjetransekt er mye benyttet, er bestandsovervåking for fjellryper oftest basert på plottakseringer (**tabell 2**). Hvorvidt dette i alle tilfeller skyldes et bevisst valg eller i enkelte tilfeller var basert på tilfeldigheter er uklart, men en analyse gjennomført i Alpene (Andorra og Frankrike) konkluderte med at plott-baserte metoder var mer egnet for fjellryper (se Marty & Mossoll-Torres 2012 og referanser deri). Lorentzen (2004) sammenlignet linjetaksering til fots uten hund på høsten med snøskuter på våren. Han konkluderte med at forutsetningene for å benytte linjetaksering er vanskelige å oppfylle ved bruk av snøskuter på grunn av at man må forlate takseringslinja når denne krysser terreng uegnet for snøskuter. Alternativt kan man gå av snøskuteren for å takserer utilgjengelige deler til fots. Videre gir taksering til fots sikrere tetthetsberegninger, men skutertaksering er mer tidsbesparende. Likevel kan snøskutertaksering være å foretrekke dersom terrenget er relativt flatt og tilgjengelig med snøskuter (Lorentzen 2004), men generelt ser plottakseringer ut til å være det foretrukne valget for fjellryper.

Tidspunktet for bestandsestimering varierer også noe mellom områder, men «telling» av spillende stegger om våren er den mest benyttede tilnærmingen (**tabell 2**). Igjen er det trolig flere årsaker til dette, men en viktig årsak er at man på den tiden ofte har god tilgang til relativt store fjellområder (med snøskuter eller ski), samt at fjellrypene er mer synlige og lettere å oppdage enn resten av året. I tillegg vil dette forventes å gi en god representasjon på antallet og fordelingen av territorier. I enkelte tilfeller er det også benyttet avspilling av lyden til spillende stegger for å øke oppdagbarheten (Hörnell & Willebrand 1998). Vi kjenner ikke til noen større evaluering av hvilken betydning dette har. Ved å basere bestandsestimeringen på bestandsstatus om våren vil man kunne oppnå et direkte (tetthets-) eller indirekte (indeks-basert) mål på hekkefuglbestanden. Dersom produktiviteten varierer mye mellom år som følge av variasjon i kyllingproduksjonen, vil dette i mindre grad fanges opp dersom dette ikke manifesteres som økte tettheter den neste våren. I enkelte områder er vår-takseringer av spillende stegger derfor kombinert med estimering av bestandsstruktur på høsten (**tabell 2**). Disse takseringene er ofte i liten grad designet for å estimere bestandstettheter (hverken direkte eller indirekte). På Island kombineres bestandsestimering om våren med estimering av aldersstrukturen i bestanden før hekkesesongen starter (OK Nielsen, pers. medd.). Dette gjøres ved at man aldersbestemmer territorielle stegger (samt deres høner) basert på digitale foto. Dette krever at man har tilgang til en kraftig telelinse og et kamera med høy oppløsning, samt at fuglen er relativt enkel å komme på fotohold av. I tillegg blir aldersstrukturen estimert på høsten (**tabell 2**). Hvorvidt slik fotografering vil fungere under norske forhold er foreløpig ikke undersøkt.

Studier som har undersøkt oppdagbarhet av spillende stegger har konkludert med at denne avtar bratt 100-200m fra observatøren (Marty & Mossoll-Torres 2012, Pedersen et al. 2012). I tillegg kan det være store forskjeller mellom år som følge av klimavariasjoner (Pedersen et al. 2012) og f.eks. variasjoner i graden av snøsmelting som kan påvirke den territorielle atferden og adferden generelt (Pedersen & Karlsen 2007). Dersom man ikke modellerer denne variasjonen i oppdagbarhet eksplisitt har man liten mulighet til å konkludere om endrete «tettheter» er reelle eller oppstår som følge av variasjonen i nettopp oppdagbarheten. Mens enkle indekser ikke tar hensyn til denne variasjonen (**tabell 2**) vil nyere metoder for bestandsestimering eller graden av tilstedeværelse modellere oppdagbarhet eksplisitt. Disse baserer seg på at oppdagbarheten (gitt tilstedeværelse) oftest er lavere enn 100 % (MacKenzie et al. 2006). Av de mest aktuelle metodene som benyttes for hønsefugl finner vi såkalte «Occupancy-modeller» (MacKenzie et al. 2006) og «Distance sampling» metoder (Buckland et al. 2004). Distance-sampling-metoden gir et tetthetsestimat, og baserer seg på at sannsynligheten for å oppdage en fugl er en funksjon av avstanden fra (i dette tilfellet) takseringspunktet (se f.eks.

Pedersen et al. 2012 og referanser deri). Occupancy modeller gir sannsynligheten for tilstedeværelse i et gitt takseringsplott, og er basert på gjentatte takseringer av samme punktet og dermed data på tilstedeværelse/ ikke-tilstedeværelse (MacKenzie et al. 2006). At fjellrypa ikke oppdages kan være et resultat av at fjellrypa faktisk ikke var i takseringsområdet, men også at den var tilstede, men ikke ble oppdaget. Occupancy modeller tar hensyn til begge disse faktorene.

Tabell 2: Oversikt over metoder og takseringsopplegg benyttet for å estimere tettheter eller overvåke fjellrypebestander.

Område	Plott- eller linjebasert	Overvåkningsmetode	Analysemodeller	Referanse
Svalbard	Plott	Taksering av spillende stegger om våren	«Distance sampling» Occupancy modeller	(Pedersen et al. 2012)
Island	Plott	Taksering av hekkende fugl om våren Taksering av aldersstruktur om våren Taksering av aldersstruktur om høsten	Sum av alle territorielle stegger gir bestandsindeks	(Nielsen 1999, Nielsen 2011)
Skottland	Plott	Taksering av stegger og høner om våren (territoriekartlegging)	Tetthet basert på sum av antall individer registrert/areal	(Watson 1965, Watson et al. 1998)
	Linje	Taksering av voksenfugl på transektlinjer om sommeren (med hund)	Indeks basert på antall voksenfugl sett/distanse gått	
Alpene (Andorra og Frankrike)	Plott	Taksering av spillende stegger om våren	Tetthet basert på antall stegger registrert/areal	(Marty & Mossoll-Torres 2012)
Østerrike	Plott	Taksering av spillende stegger om våren	Antall spillende stegger totalt, og andel «okkuperte» plott	(Zohmann og Wöss 2008; Nopp-Mayer og Zohmann 2008)

4.1.1 Rapporterte tettheter

Fra ulike deler av fjellrypas utbredelsesområde er det også rapportert tettheter. I de fleste tilfeller er det tettheten av spillende stegger eller par om våren som er estimert (**tabell 4**). Fra fastlandet i Fennoskandia er det praktisk talt ikke gjennomført studier hvor tettheter er estimert, men på Svalbard er det gjort for spillende stegger om våren. Generelt varierer tetthetene fra <1 pr km^2 til $>10\text{km}^2$ (**tabell 4**), og de høyeste tetthetene er rapportert fra Skottland og Island. De

rapporterte forskjellene i tettheter er trolig et resultat av reelle forskjeller i tettheter men også at både estimeringsmetoder og studiedesign varierer mellom områder.

Tabell 4. Oversikt over vårtettheter av fjellrype fra ulike områder innenfor artens utbredelsesområde.

Område	Par/territorielle stegger pr. km ²	Metode	Kilde
Svalbard	1,3-3,1	Distance sampling – basert på spillende stegger om våren	(Pedersen et al. 2012)
Alpene, Østerrike	5,4	Telling av spillende stegger	(Zohmann & Woss 2008)
Alpene, Sveits	4-6,4		Se referanser i Zohmann og Woss (2008)
Alpene, Italia	0,35-1,60	Territorielle stegger om våren	(Favaron et al. 2006)
Island	1,6-21,9	Telling av spillende stegger	(Nielsen 1999)
Pyreneene, (Andorra og Frankrike)	10,4	Telling av spillende stegger	(Marty & Mossoll-Torres 2012)
Alpene, Østerrike	1,5-6,7	Telling av spillende stegger	(Nopp-Mayr & Zohmann 2008)
Alaska, Nord-Amerika	2,3-4,4	Telling av spillende stegger	(Johnsgard 1983, Weeden 1963)
Skottland	3,8-67,5	Telling av spillende stegger	(Watson et al. 1998)

5 Miljømessige drivere av fjellrypas bestandsdynamikk

Avskytningsstatistikk for fjellrype og lirype er synkron på fylkesnivå, regionnivå og landsbasis (Kvasnes et al. 2010), og både klimatiske forhold og predasjon kan være en synkroniserende faktor mellom ulike populasjoner (Kvasnes et al. 2010). I tillegg har andre faktorer, først og fremst parasitter, blitt foreslått som synkroniserende faktor mellom li- og fjellrype i Norge (Holmstad et al. 2005). I tillegg er det en rekke andre miljøfaktorer som kan påvirke fjellrypenes demografiske rater, og derigjennom påvirke populasjonsstørrelsen.

5.1 Klimaendringer

Effekter av klimaendringer er lite studert hos skogshøns generelt (Moss et al. 2010). Studier fra andre deler av verden viser at fjellrypa blir påvirket av klimaendringer (Booms et al. 2012, Revermann et al. 2012), og det vil være viktig å studere hvilken betydning et endret klima vil ha for skandinaviske fjellryper under områdespesifikke klimamodeller. Selv om fjellrypa er en art som potensielt kan bli kraftig påvirket av klimaendringer på grunn av sin arktiske/alpine utbredelse er dette nesten ikke undersøkt i Skandinavia (med unntak av en hovedfagsoppgave (Haakenstad 2003)). I Fastlands-Norge har årlig gjennomsnittstemperatur økt gjennom de siste 100 år (Hanssen-Bauer et al. 2009, RegClim 2005), og siden 1965 har temperaturen økt med omtrent 0,4 °C per tiår. Økningen har vært sterkest om våren, og lengden på vekstsesongen har også økt (Hanssen-Bauer et al. 2009). Selv om ulike klimamodeller og scenarioer for framtidig klimagassutslipp gir ulike resultater for hvor høy temperaturøkning som kan forventes, er det trolig at det vil skje en økning med opptil flere grader fram mot 2100 (RegClim 2005). Temperaturen forventes å øke mest i innlandet og i nord, og i tillegg til økt temperatur kan man forvente at det i fremtiden vil bli mer nedbør (RegClim 2005). Hvilke effekter dette vil ha for fjellrypa er usikkert, men fjellrypa er på grunn av sin arktisk/alpine utbredelse ekstra utsatt for klimaendringer sammenlignet med andre arter som lettere kan følge habitat etter hvert som det trekker seg opp i høyden. Fjellrypa kan påvirkes enten direkte gjennom økt temperatur og nedbør som direkte påvirker demografien, eller indirekte gjennom habitatendringer og endringer i de trofiske interaksjoner som påvirker fjellrypas bestandsdynamikk.

Fjellrypas habitat er begrenset til arktisk eller alpin tundra, og med varmere klima er det antatt at vegetasjonsgrenser vil forflytte seg oppover i høyden og nordover. Fjellrypa vil dermed følge etter eller bli presset foran denne endringen i vegetasjonssoner. Ved å bruke klimamodeller og antatte endringer i vegetasjon som en følge av endret klima predikerte Revermann et al. (2012) fremtidig utbredelse av fjellrype i de sveitsiske alene. Man fant at fram mot år 2070 vil potensielt fjellrypehabitat reduseres med to tredjedeler og samtidig forflytte seg opp i høyden. I Nord-Amerika har tilsvarende studier anslått at utbredelsesområdet vil reduseres betydelig (Booms et al. 2012). Studier publisert i det nylige utgitte klimatiske atlas for fremtidig utbredelse av europeisk hekkefugl vist at fjellrypa kan forvente en dramatisk tilbakegang i Norge (se <http://www.birdlife.no/internasjonalt/nyheter/?id=284>).

Tidspunkt for snøsmelting og lengden på vekstsesongen kan også forventes å fortsatt endre seg med et endret klima (Hanssen-Bauer et al. 2009, Karlsen et al. 2009), og dette kan igjen påvirke fjellrypas hekkesuksess. I Alpene og Pyreneene fant man at tidlig snøsmelting om våren hadde en positiv effekt på hekkesuksess, mest sannsynlig fordi at tidlig snøsmelting førte til tidlig plantevekst og gode næringsforhold for fjellrypehøner (Novoa et al. 2008). Snøsmelting startet seinere på tross av økende temperaturer gjennom studieperioden, noe som betyr at andre faktorer enn temperatur bestemmer snøsmelting (for eksempel snødybde og regn om våren) (Novoa et al. 2008). I det samme studiet fant man også noe støtte for at nedbør etter klekking kan ha en negativ effekt på hekkesuksess, ved å redusere kyllingoverlevelsen (Novoa et al. 2008). Videre fant Wilson og Martin (2010) i en undersøkelse fra Yukon at de nært beslektede artene hvithalerype og fjellrype viste ulik respons på gjennomsnittstemperatur om våren. Både hvithalerype og fjellrype startet hekking tidligere ved økende temperatur, men mens kullstørrelse hos hvithalerype var relativt upåvirket av temperaturen, var gjennomsnittlig kullstørrelse hos fjellrypene over tre egg mer i milde sammenlignet med kalde vårer (Wilson & Martin 2010). Dette tyder på at resultater av klimaeffekter på andre arter kan ha liten overfø-

ringsverdi til fjellryper i Fennoskandia. Hos orrfugl er det vist at endret klima har ført til redusert hekkesuksess. Årsaken til dette er at varmere klima om våren (april) førte til at tidspunkt for egglegging/ruging ble framskyndet omtrent ti dager i perioden 1964-2009 (Ludwig et al. 2006). Imidlertid ble det ikke observert en tilsvarende endring i klima om våren etter klekking, og dette medførte at temperaturen generelt var lavere ved klekketidspunkt de seinere år. Dette førte igjen til høyere dødelighet blant kyllingene, reduksjon i hekkesuksess og populasjonsstørrelse over de siste fire tiårene. Disse studiene tyder på at bortfall av regulære bestandssykluser hos orrfugl i Finland kan være forklart av dette misforholdet (Ludwig et al. 2006).

En av de mest studerte hypotesene om årsakene til sykliske svingninger i skogshønspopulasjoner er frislipp fra predasjonstrykk i år med høye smånagertettheter (Hagen 1952). Som en følge av endret klima kan tidligere tiders regulære smånagersykluser forsvinne, og dette kan ha følger for hele økosystemet (Ims et al. 2008). Kausrud et al. (2008) finner støtte for at klimaendringer gjennom de siste 40 årene har ført til endrede snøforhold, med økte innslag av mildvær og isdannelse som medfører dårligere forhold for smånagere under snøen. Dette førte igjen til at smånagertoppene forsvant eller ble mindre regelmessige, noe som videre vil kunne ha en stor betydning for blant annet fjellryper, da de ikke lenger slipper fri fra predasjonstrykket i smånagerårene (Kausrud et al. 2008).

5.2 Jakt

Jakt og fangst av fjellryper har lange tradisjoner i Norge, spesielt som støkkjakt uten hund, men også gjennom snarefangst. Hvor stor betydning jaktdødeligheten har på fjellrypebestanden vet vi strengt tatt ikke, men det er grunn til å tro at de samme forholdsregler bør tas ved utøvelse av jakt på fjellryper som på lirype. I dag vet vi at jakt kan ha en betydelig påvirkning på lirypepopulasjoner (Pedersen et al. 2004, Sandercock et al. 2011). Effekten av jakt på lirype har vært grundig studert i Norge gjennom blant annet Rypeforvaltningsprosjektet (www.skoginfo.no, besøkt 24.5.2012). Det er påvist at jakt på lirype kan være delvis kompensatorisk i forhold til naturlig dødelighet (jaktuttak reduserer naturlig dødelighet) ved relativt lavt jakttrykk (Pedersen et al. 2004, Sandercock et al. 2011), men graden av kompensasjon ser ut til å bli lavere når jaktuttaket øker (Sandercock et al. 2011). Sandercock et al. (2011) diskuterer hvordan forbud mot vinterjakt eller innføring av vinterkvoter vil fungere i forhold til å redusere effekten av jaktuttaket. Både i områder med og uten jakt har liryper som overlever til november større sannsynlighet for å overleve fram til starten av hekkesesongen enn liryper i september (Sandercock et al. 2011). Brøseth et al. (2012) undersøkte tankegangen om særskilte vinterkvoter gjennom å sammenligne to lirypepopulasjoner i hhv Meråker (innland) og Smøla (kyst) med stor forskjell i årlig overlevelse på grunn av ulikt predasjonstrykk fra rovfugler. I begge populasjonene beregner de en kvotejusteringsfaktor som beskriver hvor mye man må redusere antatt høstkvote med dersom man ønsker å felle rypene seinere på året. Dersom man ønsker å skyte alle rypene siste jaktuke i stedet for ved jaktstart må man redusere kvoten med 21 % og 51 % for hhv. Meråker og Smøla. På samme måte som jakt har innvirkning på lirypepopulasjoner, er det tenkelig at den også kan påvirke fjellryper, men dette har som sagt ikke blitt studert. På grunn av fjellrypas langsommere livssyklus enn lirypa (se kapittel 3.3.2) kan man også forvente at fjellrypa i sterkere grad enn lirypa påvirkes av høyt jaktuttak.

5.3 Annen menneskelig påvirkning

I Skottland førte etablering av alpinanlegg til en økning i bestanden av kråke (*Corvus cornix*), med påfølgende lav hekkesuksess for fjellryper (Watson & Moss 2004). I tillegg til økt reirpredasjon kom høy voksendødelighet på grunn av kollisjoner med kabler. Kombinasjonen av disse to faktorene førte til lokal utryddelse av fjellryper i 17 somre mellom 1979 og 1995 fra de mest utbygde områdene. Imidlertid ble døde fjellryper likevel funnet under skiheiskabler i disse områdene om vinteren (Watson & Moss 2004). Det mest utbygde området fungerte sannsynlig som et «populasjonssluk» eller drenasje hvor de fjellrypene som trakk inn fra omkringliggende områder døde. Alpinanlegg med mindre menneskelig aktivitet opprettholdt en høyere tetthet av fjellryper (Watson & Moss 2004). Fra Alpene har det blitt pekt på muligheten av at fjellryper kan bli forstyrret av alpinanlegg, og at dette kan føre til midlertidig tap av habitat i deler av året hvor aktiviteten er stor (Menoni & Magnani 1998, Zeitler & Glanzer 1998). Menneskelig aktivitet i

forbindelse med alpinanlegg vil også i Skandinavia kunne tenkes å påvirke fellrypebestanden negativt, men disse effektene vil mest sannsynlig være relativt lokale, noe studiet til Watson og Moss (2004) indikerer. Likevel kan all intensiv bruk av fjellområder (for eksempel snøskuterkjøring, kiting, fjellvandring) potensielt ha en forstyrrende effekt på fjellryper.

Kollisjoner med kraftledninger og reingjerder kan gjøre store innhugg i populasjoner av hønsfugl (Bevanger 1995, Bevanger & Broseth 2000). Reingjerder i Finnmark har blitt beregnet til å ta livet av 1,4 ryer (både li- og fjellryper) per km gjerde. (Bevanger & Broseth 2000). Selv om reingjerder isolert sett antagelig ikke har noen stor effekt på ryepopulasjonen, kan den kumulative effekten av gjerder, jakt, økt predasjon og klima ha stor betydning.

Det er få kjente studier på forurensning i fjellrype i Skandinavia. Fire fugler ble undersøkt for bromerte flammehemmere³ (Ciesielski et al. 2008), og det ble gjort undersøkelser av radiocesium i fjellryper på Dovrefjell etter Tsjernobylulykken (Pedersen et al. 1998). I begge studiene ble det funnet relativt lave forurensningsverdier hos fjellryper. Fra Rogaland ble det funnet relativt høye verdier av kadmium i fjellrype, disse verdiene var betydelig høyere enn liryper fra samme område, og nivåene tilsvarte nivåer funnet i fiskepisende storjo (*Stercorarius skua*) (Fimreite et al. 1990). Nivået av forurensning i liryper i Skandinavia og i fjellryper i andre deler av utbredelsen er derimot bedre undersøkt, men overføringsverdien er liten da nivået av forurensning varierer både mellom arter og geografiske områder (AMAP 1998, Pedersen et al. 2006).

5.4 Konkurransen, predasjon og parasitter

Beiting fra store herbivorer kan føre til både endringer i habitat og mattilgang for små herbivore som ryer. Liryper er nært knyttet til vier og flere nyere studier har knyttet sammen graden av reinbeite med mengden vier og ryer (Ehrich et al. 2012, Henden et al. 2011, Ims et al. 2007). Ims et al. (2008) fant en negativ sammenheng mellom tilstedeværelse av rein og rype (li- og fjellryper samlet), og samtidig en negativ sammenheng mellom rein og mengden storvokst vier, og finner dermed støtte for at rein gjennom å redusere mengden vier har en negativ effekt på ryer. I områder med lite vierdekke på landskapsskala finner både Ehrich et al. (2012) og Henden et al. (2011) at tilstedeværelse av liryper er positivt knyttet til dekning av vier og negativt til graden av fragmentering av vier, og begge studiene knytter dette til reinbeite. Fjellryper er ikke knyttet til vier på samme måte som liryper, men i områder med høye tettheter av rein kan denne potensielt beite ned matplanter for fjellryper og gi mindre tilgang til skjul mot predatorer.

I tillegg til konkurranse fra andre planteetere kan fjellryper også være under press fra flere predatorer enn tidligere. Generalistpredatorer som kråkefugl og rødrev kan utøve et betydelig press på fjellrypepopulasjonen. Dagens høye hjorteviltbestander kan gi en økt næringsmengde for generalistpredatorer gjennom kadavre og slakteavfall (Jahren 2012), og dette kan potensielt føre til en økning i populasjonen av disse. Ved å gå gjennom tidligere studier fant Jahren (2012) en økning fra gjennomsnittlig 15-20 % predasjon på skogsfuglreir fra før 1976 til gjennomsnittlig 40-45 % etter 1976. Resultater fra kamerafeller i årene 2009-2011 viser en gjennomsnittlig reirpredasjon på 45-75 % hvorav 43 % ble tatt av rødrev, mens kråkefugl sto for 17 % (Jahren 2012). Rødrevbestanden har igjen tatt seg opp etter reveskabben på 1980-tallet, noe som også kan ha ført til et økt predasjonstrykk på fjellryper. Det finnes ingen undersøkelser på effekten av predasjon fra rødrev, men konkurranse fra rødrev er en av hypotesene for hvorfor fjellreven har problemer med å reetablere seg i Skandinaviske fjellområder (Tannerfeldt et al. 2002). Dette betyr at rødreven må oppholde seg – og jakte i fjellområder hvor fjellreven og dermed fjellryper også holder til, og at rødreven slik sett kan ha en negativ effekt på fjellryper. Generalister som rødrev og kråkefugl vil antagelig ha størst innvirkning på kyllingproduksjon gjennom reir- og kyllingpredasjon (Jahren 2012). Jaktfalk, som er en rypespesialist vil derimot ha liten effekt på kyllingproduksjon da den heller prederer på voksen- og ungfugl. På Island har

³ Bromerte flammehemmere er stoffer som tilsettes produkter som ikke skal brenne (for eksempel mobiltelefoner, datamaskiner, tekstiler og bygningsmateriale). Disse stoffene spres i miljøet og kan ha en rekke uheldige effekter på organismer hvor de påvirker blant annet fruktbarhet og nervesystem (www.miljostatus.no, 27.04.12).

man funnet at jaktfalken begrenser fjellrypepopulasjonen (Nielsen 1999), og er trolig årsaken til de 11-12 års sykluser man ser hos fjellrype på Island (Nielsen 2011). Hvor stor innvirkning rovfugl har på fjellrypepopulasjonen i Skandinavia er usikkert. Selås og Kålås (2007) finner ingen støtte for at rovfugl kan føre til populasjonssvingninger hos li- og fjellrype i Norge, mens Sandercock et al. (2011) finner at jaktfalkpredasjon er en av de viktigste naturlige dødelighetsfaktorene for voksne liryper. Det er også påvist en sammenheng mellom andelen av vellykkede hekkinger hos jaktfalk i Midt-Sverige og reproduksjonsraten hos lirype året før, og svingningene følger en treårssyklus (Falkdalen et al. 2012). Gjennom året er det to toppe i naturlig dødelighet hos lirype; den første sammenfaller med lirypas økte eksponering i forbindelse med territoriell aktivitet om våren i tillegg til starten av hekkesesongen til jaktfalk, mens den andre sammenfaller med ungfuglmigrasjon hos lirype og forflytninger av unge jaktfalker. På vinteren finner Sandercock et al. (2011) lav voksendødelighet hos lirype i innlandet, og på denne tiden oppholder en viss, men ukjent stor del av ungfuglandelen av jaktfalkpopulasjonen trekker ut til kysten om høsten (Nygård et al. 2012). Man kan anta at fjellrype påvirkes lignende av jaktfalk, men dette er ikke studert i detalj da det ikke er gjennomført studier basert på merkede fjellryper.

Parasitter kan være en mulig forklaring på synkron populasjonsdynamikk til fjell- og lirype (Holmstad et al. 2005). Holmstad et al. (2005) finner noe støtte for at parasitter kan føre til populasjonssvingninger hos lirype i Troms. Fjell- og lirype deler mange parasitter og Holmstad et al. (2005) antar at populasjoner av både lirype og fjellrype påvirkes av parasitter, og at de variasjonene vi ser fra år til år er forårsaket av parasitter. Effekten av parasitter hos fjellrype i Nord-Europa er imidlertid lite undersøkt.

6 Kunnskapsbehov og anbefalinger

Mye tyder på at det er en nedgang i fjellrypepopulasjonen siden tusenårsskiftet, men datagrunnlaget er relativt svakt, og det er derfor et klart behov for forskningsbasert kunnskap og en mer intensiv overvåkning av fjellryper i den nordeuropeiske populasjonen for å kunne avdekke årsakene til dette. Det er derfor viktig 1) å øke kunnskapsgrunnlaget og vår forståelse av fjellrypas bestandsstatus og 2) å belyse hvilke faktorer som har størst effekt på bestandsutviklingen i fjellrypebestanden. For forvaltningen bør det være av særlig interesse å få en bedre forståelse av hvilke faktorer det er mulig å påvirke, slik at man kan fatte godt begrunnede forvaltningstiltak.

I en gjennomgang av den forskningen som er gjennomført på skogshøns i verden fant Moss et al. (2010) at habitatbruk, reproduksjon og adferd var de temaene som var mest studert, mens forurensning, klimaendringer og menneskelig forstyrrelse var de temaene man hadde minst kunnskap om. For fjellrypa er spesielt effektene av klimaendringer (Booms et al. 2012, Revermann et al. 2012), jaktuttak og endrede trofisk interaksjoner de viktigste områdene å få mer kunnskap om, da dette er faktorer man kan anta har sterk effekt på fjellrypepopulasjonen.

6.1 Overvåkning av bestandsstatus og utbredelse

Et overvåkningsprogram skal tjene flere hensyn. For det første øker det kunnskapen om artens utbredelse og antall, og eventuelle endringer i disse. Nyere forskning omkring overvåkning av naturressurser har også pekt på hvordan nytten av et overvåkningssystem kan øke betraktelig dersom man i benytter en design hvor de (antatt) viktigste driverne bak endringer i populasjonsstørrelsen hos den aktuelle arten og overvåkes (Lindenmayer & Likens 2010). For å ha nytte av et overvåkningsprogram er det også avgjørende at studiedesignen som benyttes har nok styrke til at vesentlige endringer i den overvåkede artens bestandstetthet og/eller utbredelse fanges opp (Lindenmayer & Likens 2010). For høstede viltbestander vil et effektivt overvåkningsprogram i tillegg være et nyttig verktøy når eventuelle fangstregler og kvotebegrensninger skal fastsettes. Dette regnes som et av kjernepunktene for en bærekraftig høsting (Sutherland 2001).

I 2010 ble Ekstensiv overvåkning av hekkefugl (TOV-E) startet, hvor man takserer hele landet gjennom 500 tilfeldig fordelte 1,5 x 1,5 km telleruter (www.tov-e.nina.no). Her registrerer man en rekke fuglearter, deriblant fjellrype. I 19 av 500 ruter ble fjellrype registrert i 2010 (Framstad 2011), og av disse 500 rutene kan anslagsvis 80 betegnes som innenfor fjellrypehabitat, dessverre er mange av disse rutene langt fra veg og man regner med at ikke alle kan bli taksert hvert år, men at man vil få inn takseringsdata fra ca. 50 av disse per år (JA Kålås, pers. medd.). I tillegg foregår takseringa på en tid på året når fjellrypa i stor grad viser en kryptisk atferd fordi den ligger på reir. Slik sett er TOV-E ikke egnet til å overvåke bestandsstørrelser og utbredelse, men kan kanskje bli benyttet for å overvåke populasjonstrender for de rutene som blir taksert regelmessig.

Vi anbefaler å benytte occupancy-modeller (MacKenzie et al. 2006) som grunnlag for å overvåke bestandssituasjonen for fjellrype, da dette gjør det mulig å eksplisitt ta hensyn til at oppdagbarheten vanligvis er mindre enn 100 % og at denne kan variere i tid og rom. Andelen av takseringsruter hvor man finner en art innenfor en gitt geografisk enhet er en viktig parameter i bestandsovervåkingen av minst to grunner. For det første er en arts utbredelse en nøkkelparameter i forhold til hvordan de påvirkes av de rådende miljøforhold. For det andre vil det vanligvis være en sammenheng mellom bestandsstørrelsen og andelen av et studieområde hvor man finner en gitt art (MacKenzie et al. 2006). Man kan ved denne metoden beskrive bestandssituasjonen, og hvordan denne endrer seg i tid og rom. Occupancy-modeller har nylig blitt benyttet til å analysere takseringsdata fra fjellryper på Svalbard (Pedersen et al. 2012), og erfaringer derfra bør kunne implementeres også på fastlandet. Vi anbefaler videre at denne overvåkingen foregår ved å registrere spillende stegger om våren, og at den dekker sentrale deler av fjellrypas utbredelsesområde i Norge.

6.2 Studier av fjellrypas habitatvalg

Selv om vi vet at fjellrypa er mer knyttet til høyfjellet enn liryra (se f.eks. kapittel 3.1) er det så langt ikke publisert studier av fjellrypas habitatvalg innenfor den nordeuropeiske delen av utbredelsesområde. En bedre og mer detaljert forståelse av fjellrypas habitatvalg er helt avgjørende for å kunne forutsi hvordan fjellrypa vil respondere på framtidige og pågående klimaendringer (Booms et al. 2012, Revermann et al. 2012). Slike studier kan med fordel knyttes opp mot en eventuell overvåkning eller kartlegging av bestandsstatus som beskrevet over. Man må imidlertid være klar over at habitatvalget kan varierer gjennom året, og dersom man baserer studiene på umerkede individer vil man kun være i stand til å studere habitatvalg i den sesongen overvåkningen finner sted. Som et supplement kan det derfor anbefales at man også gjennomfører mer intensive studier basert på radiomerkede individer. Ulempen med den siste tilnærmingen er at den kan være meget ressurskrevende, og man derfor kun vil være i stand til å studere habitatvalg innenfor et relativt begrenset geografisk område. Gitt den vide utbredelsen fjellrypa har i Norge er det grunn til å tro at habitatvalget til en viss grad kan variere mellom områder.

6.3 Demografiske og miljømessige drivere av bestandsendringer

Som tidligere omtalt i kapittel 3 er endringene i en fjellrypepopulasjon fra ett år til et annet bestemt av forholdet mellom reproduksjon, dødelighet, innvandring og utvandring. Hvor faktorene reproduksjon og innvandring fører til flere individer i bestanden, mens dødelighet og utvandring gir færre individer. En årlig overvåking vil som nevnt tidligere gi informasjon om eventuelle endringer i bestandsstørrelsen, mens sammenhengene mellom endringer i bestandsvekst og miljøfaktorer vil i første rekke være korrelative. For å oppnå en bedre mekanistisk forståelse for hvordan ulike miljøfaktorer påvirker fjellrypas demografi og bestandsdynamikk er det å anbefale at man gjennomfører studier basert på radiomerkede individer. Liknende studier gjennomført på liryra har ført til at vi har økt vår kunnskap om den arten betraktelig (se f.eks. Sandercock et al. 2011).

Det er så langt gjennomført kun et fåtall individbaserte studier av fjellrype i artens utbredelsesområde. Ingen av disse er fra den isolerte nordeuropeiske populasjonen (se **figur 1**). Med tanke på den store geografiske variasjonen man ser i demografiske rater hos fjellrype er det liten overføringsverdi i eksisterende individbaserte studier til vår populasjon. Skal man få kunnskap om de demografiske parameterne som trengs for å identifisere årsaker til bestandsendringene må det settes i gang forskningsbaserte studier av dette i denne delen av utbredelsesområdet.

Radiomerking er den metoden som i størst grad stand til å fremskaffer kunnskap om i hvor stor grad hver enkelt av de fire tidligere nevnte faktorene påvirker bestandsendringene hos fjellrype. I tillegg til å identifisere betydningen av disse faktorene, vil detaljstudier av merkede individer kunne avdekke hvilke alders- og kjønnsklasser som skaper størst endring. Er det f.eks. slik at det er dødelighet av ungfugl eller voksenfugl som gir denne effekten, eller er det tap på reir- og/eller kyllingstadiet som har størst effekt? I tillegg vil man gjennom slike individbaserte studier kunne avdekke viktige dødelighetsfaktorer og hvordan dødeligheten er fordelt gjennom året. Dette vil være kunnskap som er viktig for forvaltningen av fjellrypa i den nordeuropeiske populasjonen, hvor man har lang tradisjon for å utnytte fjellrypa som en utmarksressurs.

7 Referanser

- AMAP. 1998. Heavy metals. - I AMAP Assessment Report: Arctic Pollution Issues. Arctic Monitoring and Assessment Programme (AMAP), Oslo. S. 373, 396-400, 407-411, 437, 440-443.
- Amstrup, S. C., McDonald, T. L. & Manly, B. F. J. 2005. Handbook of capture-recapture analysis. - Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Bensch, S., Andrén, H., Hansson, B., Pedersen, H. C., Sand, H., Sejberg, D., Wabakken, P., Åkesson, M. & Liberg, O. 2006. Selection for Heterozygosity Gives Hope to a Wild Population of Inbred Wolves. - Plos One 1: e72.
- Bergerud, A. T. & Gratson, M. W. 1988. Adaptive strategies and population ecology of northern grouse. s. University of Minnesota Press, Minneapolis.
- Bevanger, K. 1995. Estimates and population consequences of tetraonid mortality caused by collisions with high tension power lines in Norway. - Journal of Applied Ecology 32: 745-753.
- Bevanger, K. & Broseth, H. 2000. Reindeer Rangifer tarandus fences as a mortality factor for ptarmigan Lagopus spp. - Wildlife Biology 6: 121-127.
- Booms, T. L., Lindgren, M. & Huettmann, F. 2012. Linking Alaska's predicted Climate, Gyrfalcon, and Ptarmigan distribution in space and time: A unique 200-year perspective. - I Watson, R. T., Cade, T. J., Fuller, M. R., Hunt, G. & Potapov, E., red. Gyrfalcons and Ptarmigans in a Changing World, Volume 1. The Peregrin Fund, Boise, Idaho
- Borecha, D. E. 2011. Population viability analysis of Swedish and Norwegian rock ptarmigan Lagopus muta populations. - Faculty of Forestry and Wildlife Management, Hedmark University College.
- Brainerd, S. M., Pedersen, H. C., Kålås, J. A., Rolandsen, C., Hoem, S. A., Storaas, T. & Kastdalen, L. 2005. Lokalførankret forvaltning og nasjonal overvåking av småvilt. En kunnskapsoppsummering med anbefalinger for framtidig satsing. 73 s. NINA.
- Brotsky, L. M. 1986. Correlates and consequences of the mating tactics of male rock ptarmigan (Lagopus mutus). Queen's University Kingston.
- Brotsky, L. M. 1988. Mating tactics of male rock ptarmigan Lagopus mutus: a conditional mating strategy. - Animal Behaviour 36: 335-342.
- Brøseth, H., Tufto, J., Pedersen, H. C., Steen, H. & Kastdalen, L. 2005. Dispersal patterns in a harvested willow ptarmigan population. - Journal of Applied Ecology 42: 453-459.
- Buckland, S. T., Anderson, D. R., Burnham, K. P., Laake, J. L., Borchers, D. L. & Thomas, L. T. 2004. Advanced distance sampling. - Oxford University Press, Oxford.
- Caswell, H. 2001. Matrix population Models: Construction, analysis and interpretation. 2. utg. - Sinauer Associates Inc., Massachusetts.
- Cattadori, I. M., Haydon, D. T., Thirgood, S. J. & Hudson, P. J. 2003. Are indirect measures of abundance a useful index of population density? The case of red grouse harvesting. - Oikos 100: 439-446.
- Ciesielski, T., Jenssen, B. M., Pedersen, H. C., Bæk, K., Skaare, J. U. & Ringsby, T. H. 2008. Decabrominated diphenyl ether in ptarmigans and sparrows in Norway. - Organohalogen Compounds 70: 1181-1184.

Cotter, R. C. 1991. Population attributes and reproductive biology of rock ptarmigan (*Lagopus mutus*) in the central Canadian Arctic, University of Alberta, Edmonton.

Cotter, R. C. 1999. The reproductive biology of rock ptarmigan (*Lagopus mutus*) in the central Canadian Arctic. - *Arctic* 52: 23-32.

Ehrich, D., Henden, J. A., Ims, R. A., Doronina, L. O., Killengren, S. T., Lecomte, N., Pokrovsky, I. G., Skogstad, G., Sokolov, A. A., Sokolov, V. A. & Yoccoz, N. G. 2012. The importance of willow thickets for ptarmigan and hares in shrub tundra: the more the better? - *Oecologia* 168: 141-151.

Falkdalen, U., Hörnell-Willebrand, M., Bergström, T., Lind, G., Nordin, A., Nygård, T. & Warensjö, B. 2012. Relations between Willow Ptarmigan density and Gyrfalcon breeding performance in Jämtland, Sweden. - I Watson, R. T., Cade, T. J., Fuller, M., Hunt, G. & Potapov, E., red. *Gyrfalcon and Ptarmigan in a changing world II*. Boise, Idaho. Feb. 1-3 2011. S. 171-176.

Favaron, M., Scherini, G. C., Preatoni, D., Tosi, G. & Wauters, L. A. 2006. Spacing behaviour and habitat use of rock ptarmigan (*Lagopus mutus*) at low density in the Italian Alps. - *Journal of Ornithology* 147: 618-628.

Fimreite, N., Barth, E. K. & Munkejord, A. 1990. Cadmium and selenium levels in tetranoids from selected areas in Norway. - *Fauna norv. Ser. C. Cinculus* 13: 79-84.

Framstad, E. 2011. Natur i endring. Terrestrisk naturovervåking i 2010: Markvegetasjon, epifytter, smågnagere og fugl. 132 s. NINA, Trondheim.

Gaillard, J. M., Yoccoz, N. G., Lebreton, J. D., Bonenfant, C., Devillard, S., Loison, A., Pontier, D. & Allaine, D. 2005. Generation time: A reliable metric to measure life-history variation among mammalian populations. - *American Naturalist* 166: 119-123.

Gardarsson, A. 1988. Cyclic population changes and some related events in rock ptarmigan in Iceland. - I Bergerud, A. T. & Gratson, M. W., red. *Adaptive strategies and population ecology of northern grouse. Population studies. 1*. University of Minnesota Press, Minneapolis. S. 300-329.

Gjershaug, J. O., Lorentsen, S. H., Pedersen, H. C., Nygård, T., Strann, K. B., Thingstad, P. G., Husby, M. & Dale, S. 2010. Fugl. - I Nybø, S., red. *Datagrunnlaget for Naturindeks 201. DN-utredning 4- 2010*

Grøtan, V., Sæther, B. E., Engen, S., Solberg, E. J., Linnell, J. D. C., Andersen, R., Brøseth, H. & Lund, E. 2005. Climate causes large-scale spatial synchrony in population fluctuations of a temperate herbivore. - *Ecology* 86: 1472-1482.

Haakenstad, K. K. 2003. Ungfuglproduksjon av liryte *Lagopus lagopus* og fjellryte *Lagopus mutus* i Hattfjelldal, Grane og Vefsn - effekten av klima og predasjon [Chick production in Willow Ptarmigan *Lagopus lagopus* and Rock Ptarmigan *Lagopus mutus* in Hattfjelldal, Grane and Vefsn - The effect of climate and predation]. Cand.scient Thesis. - Institutt for Biologi og Naturforvaltning, Norges landbrukshøgskole, Ås. 42 pp.

Hagen, Y. 1952. Rovfuglene og viltpleien. - Gyldendal norsk forlag, Oslo.

Hannon, S. J. & Martin, K. 2006. Ecology of juvenile grouse during the transition to adulthood. - *Journal of Zoology* 269: 422-433.

- Hanssen-Bauer, I., Drange, H., Førland, E. J., Roald, L. A., Børsheim, K. Y., Hisdal, H., Lawrence, D., Nesje, A., Sandven, S., Sorteberg, A., Sundby, S., Vasskog, K. & Ådlandsvik, B. 2009. Klima i Norge 2100. Bakgrunnsmateriale til NOU Klimatilplassing. s. Norsk klimasenter, Oslo.
- Henden, J. A., Ims, R. A., Yoccoz, N. G. & Killengreen, S. T. 2011. Declining willow ptarmigan populations: The role of habitat structure and community dynamics. - *Basic and Applied Ecology* 12: 413-422.
- Holmstad, P. R., Hudson, P. J., Vandvik, V. & Skorpung, A. 2005. Can parasites synchronise the population fluctuations of sympatric tetraonids? - examining some minimum conditions. - *Oikos* 109: 429-434.
- Hörnelli, M. & Willebrand, T. 1998. Censusing spring population of willow grouse and rock ptarmigan. s. Länsstyrelsen i Västerbotten, Umeå.
- Ims, R. A., Henden, J. A. & Killengreen, S. T. 2008. Collapsing population cycles. - *Trends in Ecology & Evolution* 23: 79-86.
- Ims, R. A., Yoccoz, N. G., Brathen, K. A., Fauchald, P., Tveraa, T. & Hausner, V. 2007. Can reindeer overabundance cause a trophic cascade? - *Ecosystems* 10: 607-622.
- Jahren, T. 2012. Nest predation in capercaillie and black grouse - increased losses to red fox and pine martin. - Faculty of Applied Ecology and Agricultural Sciences, Hedmark University College, Evenstad.
- Johnsgard, P. A. 1973. Grouse and quails of North America. - University of Nebraska, Lincoln.
- Johnsgard, P. A. 1983. The grouse of the world. - Croom Helm, Kent.
- Kaler, R. S. A., Ebbert, S. E., Braun, C. E. & Sandercock, B. K. 2010. Demography of a Reintroduced Population of Evermann's Rock Ptarmigan in the Aleutian Islands. - *Wilson Journal of Ornithology* 122: 1-14.
- Karlsen, S. R., Høgda, K. A., Wielgolaski, F. E., Tolvanen, A., Tømmervik, H., Poikolainen, J. & Kubin, E. 2009. Growing-season trends in Fennoscandia 1982-2006, determined from satellite and phenology data. - *Climate Research* 39: 275-286.
- Kausrud, K. L., Mysterud, A., Steen, H., Vik, J. O., Østbye, E., Cazelles, B., Framstad, E., Eikeset, A. M., Mysterud, I., Solhøy, T. & Stenseth, N. C. 2008. Linking climate change to lemming cycles. - *Nature* 456: 93-U3.
- Kéry, M. & Schaub, M. 2012. Bayesian population analysis using WinBUGS: a hierarchical perspective. - Academic Press, Waltham, MA.
- Kindberg, J., Swenson, J. E., Ericsson, G., Bellemain, E., Miquel, C. & Taberlet, P. 2011. Estimating population size and trends of the Swedish brown bear *Ursus arctos* population. - *Wildlife Biology* 17: 114-123.
- Kvasnes, M. A. J., Storaas, T., Pedersen, H. C., Bjork, S. & Nilsen, E. B. 2010. Spatial dynamics of Norwegian tetraonid populations. - *Ecological Research* 25: 367-374.
- Liberg, O., Andren, H., Pedersen, H. C., Sand, H., Sejberg, D., Wabakken, P., Åkesson, M. & Besch, S. 2005. Severe inbreeding in a wild wolf (*Canis lupus*) population. - *Biology letters* 1: 17-20.
- Lindenmayer, D. & Likens, G. E. 2010. Effective ecological monitoring. - CSIRO publishing.

- Lorentzen, E. 2004. Tetthetsberegning av fjellryper - sammenligning av metoder for linjetaksering. - Evenstad, Høgskolen i Hedmark. 41.
- Ludwig, G. X., Alatalo, R. V., Helle, P., Linden, H., Lindstrom, J. & Siitari, H. 2006. Short- and long-term population dynamical consequences of asymmetric climate change in black grouse. - *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 273: 2009-2016.
- MacKenzie, D. I., Nichols, J. D., Royle, J. A., Pollock, K. H., Bailey, L. L. & Hines, J. E. 2006. *Occupancy Estimation and Modeling: Inferring Patterns and Dynamics of Species Occurrence*. - Elsevier Press.
- Martin, K. & Wilson, S. 2011. Ptarmigan in North America: Influence of life history and environmental conditions on population persistence. - I Watson, R. T., Cade, T. J., Fuller, M., Hunt, G. & Potapov, E., red. *Gyrfalcons and Ptarmigan in a Changing World*. 1. The Peregrine Fund, Boise, Idaho, USA
- Marty, E. & Mossoll-Torres, M. 2012. Point-count method for estimating rock ptarmigan spring density in the Pyrenean chain. - *European Journal of Wildlife Research* 58: 357-363.
- Menoni, E. & Magnani, Y. 1998. Human disturbance of grouse in France. - *Grouse News* 15: 4-8.
- Moss, R., Storch, I. & Muller, M. 2010. Trends in grouse research. - *Wildlife Biology* 16: 1-11.
- Mysterud, A., Meisingset, E. L., Veiberg, V., Langvatn, R., Solberg, E. J., Loe, L. E. & Stenseth, N. C. 2007. Monitoring population size of red deer *Cervus elaphus*: an evaluation of two types of census data from Norway. - *Wildlife Biology* 13: 285-298.
- Nakamura, H. 2007. Rock Ptarmigan *Lagopus mutus japonicus*. - *Jpn. J. Ornithol* 56: 93-114.
- Nielsen, O. K. 1999. Gyrfalcon predation on ptarmigan: numerical and functional responses. - *Journal of Animal Ecology* 68: 1034-1050.
- Nielsen, O. K. 2011. Gyrfalcon population and reproduction in relation to rock ptarmigan numbers in Iceland. - I Watson, R. T., Cade, T. J., Fuller, M., Hunt, G. & Potapov, E., red. *Gyrfalcons and Ptarmigan in a Changing World*. The Peregrine Fund, Boise, Idaho, USA
- Nielsen, O. K. 2011. Harvest and population change of rock ptarmigan in Iceland. - I Watson, R. T., Cade, T. J., Fuller, M., Hunt, G. & Potapov, E., red. *Gyrfalcons and Ptarmigan in a Changing World*. The Peregrine Fund, Boise, Idaho, USA
- Nielsen, O. K. & Petursson, G. 1995. Population fluctuations of gyrfalcon and rock ptarmigan: Analysis of export figures from Iceland. - *Wildlife Biology* 1: 65-71.
- Nopp-Mayr, U. & Zohmann, M. 2008. Spring densities and calling activities of Rock Ptarmigan (*Lagopus muta helvetica*) in the Austrian Alps. - *Journal of Ornithology* 149: 135-139.
- Novoa, C., Besnard, A., Brenot, J. F. & Ellison, L. N. 2008. Effect of weather on the reproductive rate of Rock Ptarmigan *Lagopus muta* in the eastern Pyrenees. - *Ibis* 150: 270-278.
- Novoa, C., Desmet, J.-F., Brenot, J.-F., Muffat-Joly, B., Arvin-Bérod, M., Resseguir, J. & Tran, B. 2011. Demographic traits of two alpine populations of rock ptarmigan. - I Sandercock, B. K., Martin, K. & Segelbacher, G., red. *Ecology, Conservation, and Management of Grouse*. University of California Press. S. 267-280.

- Nybø, S. (red.). 2010. Naturindeks for Norge 2010. DN-utredning 3-2010. 161 s.
- Nygård, T., Falkdalen, U. & Engstöm, H. 2012. The dispersal of satellite-tagged juvenile Gyrfalcons (*Falco rusticolus*) from an area of wind-farm development in the Swedish mountains. - I Watson, R. T., Cade, T. J., Fuller, M., Hunt, G. & Potapov, E., red. Gyrfalcon and ptarmigan in a changing world II. Boise, Idaho. Feb. 1-3 2011. S. 161-170.
- Pedersen, A. O., Bardsen, B. J., Yoccoz, N. G., Lecomte, N. & Fuglei, E. 2012. Monitoring Svalbard rock ptarmigan: Distance sampling and occupancy modeling. - *Journal of Wildlife Management* 76: 308-316.
- Pedersen, A. O., Jepsen, J. U., Yoccoz, N. G. & Fuglei, E. 2007. Ecological correlates of the distribution of territorial Svalbard rock ptarmigan (*Lagopus muta hyperborea*). - *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* 85: 122-132.
- Pedersen, A. O., Overrein, Ø., Unander, S. & Fuglei, E. 2005. Svalbard Rock Ptarmigan (*Lagopus mutus hyperboreus*) – a status report. 20 s. Norsk Polarinstitut, Tromsø.
- Pedersen, H. C. 1991. Hønsefugler. - I Hogstad, O., red. Norges Dyr. Fugler 2. Cappelen Forlag, Oslo. S. 7-64.
- Pedersen, H. C. & Eide, N. E. 2010. Fjell. - I Nybo, S., red. Naturindeks for Norge 2010. DN Utredning 3-2010. Direktoratet for Naturforvaltning, Trondheim. S. 109-123.
- Pedersen, H. C., Fossoy, F., Kalas, J. A. & Lierhagen, S. 2006. Accumulation of heavy metals in circumpolar willow ptarmigan (*Lagopus l. lagopus*) populations. - *Science of the Total Environment* 371: 176-189.
- Pedersen, H. C. & Karlsen, D. H. 2007. Alt om rypa. - Tun Forlag, Oslo.
- Pedersen, H. C., Nybo, S. & Varskog, P. 1998. Seasonal variation in radiocaesium concentration in willow ptarmigan and rock ptarmigan in central Norway after the Chernobyl fallout. - *Journal of Environmental Radioactivity* 41: 65-81.
- Pedersen, H. C., Steen, H., Kastdalen, L., Brøseth, H., Ims, R. A., Svendsen, W. & Yoccoz, N. G. 2004. Weak compensation of harvest despite strong density-dependent growth in willow ptarmigan. - *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 271: 381-385.
- Potapov, R. & Potapov, E. 2011. Willow and rock ptarmigan monitoring in Russia: an historic overview. - I Watson, R. T., Cade, T. J., Fuller, M., Hunt, G. & Potapov, E., red. Gyrfalcons and Ptarmigan in a Changing World. The Peregrine Fund, Boise, Idaho, USA
- Quintela, M., Thulin, C. G. & Hoglund, J. 2010. Detecting hybridization between willow grouse (*Lagopus lagopus*) and rock ptarmigan (*L. muta*) in Central Sweden through Bayesian admixture analyses and mtDNA screening. - *Conservation Genetics* 11: 557-569.
- Ranta, E., Lindstrom, J., Linden, H. & Helle, P. 2008. How reliable are harvesting data for analyses of spatio-temporal population dynamics? - *Oikos* 117: 1461-1468.
- RegClim. 2005. Norges klima om 100 år Usikkerheter og risiko. s.
- Revermann, R., Schmid, H., Zbinden, N., Spaar, R. & Schröder, B. 2012. Habitat at the mountain tops: how long can Rock Ptarmigan (*Lagopus muta helvetica*) survive rapid climate change in the Swiss Alps? A multi-scale approach. - *Journal of Ornithology* (published online).

Sandercock, B. K., Martin, K. & Hannon, S. J. 2005. Demographic consequences of age-structure in extreme environments: population models for arctic and alpine ptarmigan. - *Oecologia* 146: 13-24.

Sandercock, B. K., Martin, K. & Hannon, S. J. 2005. Life history strategies in extreme environments: Comparative demography of Arctic and alpine Ptarmigan. - *Ecology* 86: 2176-2186.

Sandercock, B. K., Nilsen, E. B., Broseth, H. & Pedersen, H. C. 2011. Is hunting mortality additive or compensatory to natural mortality? Effects of experimental harvest on the survival and cause-specific mortality of willow ptarmigan. - *Journal of Animal Ecology* 80: 244-258.

Sawa, Y., Takeuchi, Y. & Nakamura, H. 2011. Nest site selection and nesting biology of Rock Ptarmigan *Lagopus muta japonicus* in Japan. - *Bird Study* 58: 200-207.

Scherini, G. C., Tosi, G. & Wauters, L. A. 2003. Social behaviour, reproductive biology and breeding succes of Alpine Rock Ptarmigan *Lagopus mutus helveticus* in northern Italy. - *Ardea* 91: 11-23.

Scherini, G. C., Tosi, G. & Wauters, L. A. 2003. Social behaviour, reproductive biology and breeding success of alpine Rock Ptarmigan *Lagopus mutus helveticus* in northern Italy. - *Ardea* 91: 11-23.

Schweiger, A.-K., Nopp-Mayr, U. & Zohmann, M. 2012. Small-scale habitat use of black grouse (*Tetrao tetrix* L.) and rock ptarmigan (*Lagopus muta helvetica* Thienemann) in the Austrian Alps. - *European Journal of Wildlife Research* 58: 35-45.

Selås, V. & Kålås, J. A. 2007. Territory occupancy rate of goshawk and gyrfalcon: no evidence of delayed numerical response to grouse numbers. - *Oecologia* 153: 555-561.

Smith, T. M. & Smith, R. L. 2009. Elements of ecology. 7th. utg. - Pearson Benjamin Cummings, Glenview.

Southwood, T. R. E. & Henderson, P. A. 2000. Ecological Methods. - Blackwell Science, London.

Steen, J. B. & Unander, S. 1985. Breeding Biology of the Svalbard Rock Ptarmigan *Lagopus-Mutus-Hyperboreus*. - *Ornis Scandinavica* 16: 191-197.

Stokkan, K. A., Harvey, S., Klandorf, H., Unander, S. & Blix, A. S. 1985. Endocrine Changes Associated with Fat Deposition and Mobilization in Svalbard Ptarmigan (*Lagopus-Mutus-Hyperboreus*). - *General and Comparative Endocrinology* 58: 76-80.

Storch, I. 2007. Grouse: Status Survey and Conservation Action Plan 2006-2010. WBA/BirdLife/SSC/ Grouse Specialist Group. - IUCN, Gland and Cambridge, and the World Pheasant Association, Reading.

Summers, R. W. & Underhill, L. G. 1996. The dispersion of Arctic breeding birds according to snow-free patch dimensions during the spring thaw in the north eastern Taimyr Peninsula, Russia. - *Polar Biology* 16: 331-333.

Sutherland, W. J. 2001. Sustainable exploitation: a review of principles and methods. - *Wildlife Biology* 7: 131-140.

Tannerfeldt, M., Elmhagen, B. & Angerbjörn, A. 2002. Exclusion by interference competition? The relationship between red and arctic foxes. - *Oekologia* 132: 213-220.

- Tuljapurkar, S., Horvitz, C. C. & Pascarella, J. B. 2003. The many growth rates and elasticities of populations in random environments. - *American Naturalist* 162: 489-502.
- Unander, S. & Steen, J. B. 1985. Behavior and Social-Structure in Svalbard Rock Ptarmigan *Lagopus-Mutus-Hyperboreus*. - *Ornis Scandinavica* 16: 198-204.
- UNEP. 2001. Nellemann, C., Kullerud, L., Vistnes, I., Forbes, B. C., Husby, E., Kofinas, G. P., Kaltenborn, B. P., Rouaud, J., Magomedova, M., Bobiwash, R., Lambrechts, C., Schei, P. J., Tveitdal, S., Grøn, O., Larsen, T. S. GLOBIO. Global methodology for mapping human impacts on the biosphere. UNEP/DEWA/TR.01-3.
- Watson, A. 1965. A population study of ptarmigan (*Lagopus muta*) in Scotland. - *Ecology* 34: 135-172.
- Watson, A. 1987. Weight and sexual cycle of Scottish rock ptarmigan. - *Ornis Scandinavica* 18: 231-232.
- Watson, A. & Moss, R. 2004. Impacts of ski-development on ptarmigan (*Lagopus mutus*) at Cairn Gorm, Scotland. - *Biological Conservation* 116: 267-275.
- Watson, A. & Moss, R. 2008. Grouse. Watson, A. & Moss, R., red. - Collins, Hong Kong.
- Watson, A., Moss, R. & Rae, S. 1998. Population dynamics of Scottish Rock Ptarmigan cycles. - *Ecology* 79: 1174-1192.
- Watson, A., Moss, R. & Rothery, P. 2000. Weather and synchrony in 10-year population cycles of Rock Ptarmigan and Red Grouse in Scotland. - *Ecology* 81: 2126-2136.
- Weeden, R. B. 1963. Management of ptarmigan in North-America. - *Journal of Wildlife Management* 27: 673-683.
- Weeden, R. B. 1965. Breeding success and mortality of rock ptarmigan at Eagle Creek, central Alaska, from 1960-64. - *Transactions of the North American Wildlife Conference* 30: 336-348.
- Weeden, R. B. 1965. Grouse and ptarmigan in Alaska. Their ecology and management. s. Alaska Dept. of Fish & Game, Juneau, Alaska.
- Weeden, R. B. & Theberge, J. D. 1972. The dynamics of a fluctuating population of rock ptarmigan in Alaska. - *Proceedings of XV International Ornithological Congress*: 91-106.
- Willebrand, T., Hornell-Willebrand, M. & Asmyhr, L. 2011. Willow grouse bag size is more sensitive to variation in hunter effort than to variation in willow grouse density. - *Oikos* 120: 1667-1673.
- Wilson, S. & Martin, K. 2008. Breeding habitat selection of sympatric White-tailed, Rock and Willow Ptarmigan in the southern Yukon Territory, Canada. - *Journal of Ornithology* 149: 629-637.
- Wilson, S. & Martin, K. 2010. Variable reproductive effort for two ptarmigan species in response to spring weather in a northern alpine ecosystem. - *Journal of Avian Biology* 41: 319-326.
- Zeitler, A. & Glanzer, U. 1998. Skiing and grouse in the Bavarian Alps. - *Grouse News* 15: 8-12.

Zohmann, M. & Woss, M. 2008. Spring density and summer habitat use of alpine rock ptarmigan *Lagopus muta helvetica* in the southeastern Alps. - *European Journal of Wildlife Research* 54: 379-383.



Norsk institutt for naturforskning (NINA) er et nasjonalt og internasjonalt kompetansesenter innen naturforskning. Vår kompetanse utøves gjennom forskning, utredningsarbeid, overvåking og konsekvensutredninger.

NINAs primære aktivitet er å drive anvendt forskning. Stikkord for forskningen er kvalitet og relevans, samarbeid med andre institusjoner, tverrfaglighet og økosystemtilnærming. Offentlig forvaltning, næringsliv og industri samt Norges forskningsråd og EU er blant NINAs oppdragsgivere og finansieringskilder.

Virksomheten er hovedsakelig rettet mot forskning på natur og samfunn, og NINA leverer et bredt spekter av tjenester gjennom forskningsprosjekter, miljøovervåking, utredninger og rådgiving.

ISSN:1504-3312
ISBN: 978-82-426-[2464-2]

Norsk institutt for naturforskning

NINA Hovedkontor

Postadresse: Postboks 5685 Sluppen, NO-7485 Trondheim

Besøks/leveringsadresse: Tungasletta 2, NO-7047 Trondheim

Telefon: 73 80 14 00, Telefaks: 73 80 14 01

E-post: firmapost@nina.no

Organisasjonsnummer 9500 37 687

<http://www.nina.no>

Samarbeid og kunnskap for framtidens miljøløsninger