

NINAs strategiske instituttprogrammer 1991-95

Store rovdyrs økologi i Norge
Sluttrapport



NINA Temahefte 8



NINA•NIKU

Norsk institutt for naturforskning

NINAs strategiske instituttprogrammer 1991-95:
Store rovdyrs økologi i Norge. Sluttrapport. - NINA Temahefte 8: 1-208.

Trondheim, september 1998

ISSN 0804-421X
ISBN 82-426-0850-4

Forvaltningsområde:
Norsk: Bærekraftig høsting, vilt
Engelsk: Sustainable harvest, wildlife

Rettighetshaver ©:
NINA•NIKU Stiftelsen for naturforskning
og kulturminneforskning

Publikasjonen kan siteres fritt med kildeangivelse

Redaksjon:
Tor Kvam
Bror Jonsson
NINA•NIKU

Design, layout og redigering:
Eva Marie Schjetne
Tegnekontoret NINA•NIKU

Sats: NINA•NIKU
Repro: Trondheim Repro AS
Trykk: Strindheim Trykkeri AL

Opplag: 1000

Trykt på miljøpapir

Kontaktadresse:
NINA•NIKU
Tungasletta 2
7005 Trondheim
Tel: 73 80 14 00
Fax 73 80 14 01

Omslagsfoto

- 1: Peter Kirkby
- 2: Tycho Anker-Nilssen
- 3: Oddvar Hanssen
- 4: Arnfinn Langeland
- 5: Torgeir Nygård
- 6: Gary Fry

Illustrasjoner:
s. 18: Silhuett etter foto av Per Jordhøy
" 81: Peter Sunde
" 179: Catherine North

Sitat på omslagets bakside:
Fra boken "Klatremus og de andre dyrene i Hakkebakkeskogen"
(Thorbjørn Egner).
- "men sånn har det vært bestandig. Man spiser hverandre - og så ferdig med det!", svarer Bestemor Skogmus når Morten Skogmus klager over at det er synd at det skal være slik at noen dyr i skogen spiser de som er svakere.

NINAs strategiske instituttprogrammer 1991-95

I perioden 1991-95 har NINA gjennomført seks instituttprogrammer. Programmene, som har bestått av langsiktig og målrettet forskning, framkom gjennom en dialog mellom NINA og Nasjonal komité for miljøvernforskning (NMF) under Norges allmennvitenskapelige forskningsråd (NAVF). Som strategiske programmer har programmene vært grunnleggende for opprettholdelse og videreutvikling av fagkompetanse i NINA rettet mot miljøforvaltningen. Hensikten har vært å styrke instituttets fagkompetanse innen områder der NINA tradisjonelt har vært sterke, og å utvikle kompetanse innen nye områder der forvaltningen trenger naturforskning. Dette har vært gjort både gjennom kompetanseoppbygging av egne forskere og ingeniører og rekruttering av nye medarbeidere, der dette har vært nødvendig og/eller ønskelig. I programmene har man lagt vekt på å publisere resultatene i internasjonale fora etter hvert som de har fremkommet, så vel som å gjøre dem kjente i relevante, nasjonale sammenhenger. På denne måten har programmene vært vesentlige for å sikre instituttets stilling i markedet spesielt, og styrke vår nasjonale kompetanse innen miljøforskning generelt.

De seks programmene har omhandlet innsjøers produktivitet, bevaring av genressurser, forurensningsøkologi, store rovdyr økologi, landskapsøkologi og kystøkologi. I tillegg har instituttet hatt et sjuende program om fritidsbruk av natur, som er avsluttet tidligere. I en rekke på seks rapporter gir vi herved en samlet fremstilling av hovedresultatene så langt. Forskning er imidlertid en langsiktig, intellektuell prosess. Selv om feltarbeid og analyser nå i hovedsak er avsluttet, venter vi at nye publikasjoner fortsatt vil komme, basert på de studier som her er utført. Fordi kunnskaps- og kompetanseoppbygging er en kontinuerlig prosess, skal man ikke se på disse sluttrapportene som endelige, selv om de markerer en nyttig avrundning av arbeidet så langt.

Programmene har vært viktige i NINAs nasjonale og internasjonale forskningssamarbeid, og forskere fra mange institusjoner og flere land har deltatt. Den økonomiske støtten har også vært flersidig. Mange av delprosjektene har fått ekstern økonomisk støtte, f.eks. fra forskningsråd, EU og/eller forvaltning, i tillegg til den støtten som har vært bevilget over programmene. Dette har økt omfanget av prosjektene, og gitt dem nyttig kvalitetssikring underveis, f.eks. ved søknads- og framdriftsevaluering. I tillegg har dette vært med på å sikre relevansen for samfunnet av den forskningen som har vært utført, både i nasjonalt og europeisk perspektiv. Denne flersidigheten ved finansieringen har vært vesentlig for å gi prosjektene det volumet som har vært nødvendig for gjennomføring av moderne miljøforskningsprogrammer i stor skala. Vi mener dette er en god modell som videreføres i de nye instituttprogrammene NINA nå har startet.

Det er vårt håp og tro at forvaltning og samfunn vil finne sluttrapportene nyttige og interessante. Ønsker man å gå dypere inn i enkeltresultatene, er det ved slutten av hver rapport et appendiks der referanser til de separate studiene er gitt. Dette er ment som inngangsport til videre fordypning i f.eks. metodikk, forsøksbetingelser eller statistiske analyser. Enkeltarbeidene gir også et bedre bilde av omfanget av arbeidet som ligger bak denne oppsummeringen, og sikkerheten i de konklusjonene som er trukket. Vi mener at dette kan være til god støtte ved bruken av rapportene.

Det er med glede vi gir denne oppsummeringen av de enkelte programmene, og retter en stor takk til alle som har bidratt til å gjøre dem vellykkede.

Eivin Røskaft
direktør

Referat

NINAs strategiske instituttprogrammer 1991-95: Store rovdyrsk økologi i Norge. Sluttrapport. - NINA Temahefte 8: 1-208.

Jerv

Jerven reetablerte seg i Snøhettaområdet i 1976-79 etter et fravær på mer enn 50 år. Dette er det sørligste og eneste området hvor jerv lever sammen med vill fjellrein i Vest-Europa. Selv om villrein er viktig føde for jerv om vinteren, er den ingen dyktig villreinjeger og bare i liten grad blir villreinstammen påvirket av jerv ved dagens tettheter av jerv. Faktisk er forekomsten av smågnagere viktig for jervens reproduksjonssuksess. Det var imidlertid negativ sammenheng mellom reinskalvenes tilvekst og registrerte jervehi, og jerven påvirket alderssammensetningen hos villrein.

Jerven dreper mange sauer. I Snøhetta økte sauetapene ikke med jervtetthet, men med økende antall sau på beite. Felling av jerv førte til at tapsprosenten hos lam gikk ned samme år som fellingene skjedde, men effekten av fellingene avtok raskt. Dette tyder på rask reetablering av jerv. Noen saueraser greide seg bedre enn andre. Dalasau var mest utsatt, mens tapet av Spælsau og Pelssau var mindre. Lam var mer utsatt for å bli drept av jerv enn voksne søyer. Det er sammenheng mellom ynglinger av jerv og tapsprosenten av lam i området. Sau synes lite viktig som mat for jerv, og en stor del av jervens predasjon på sau er overskuddsdreping.

Forvaltningsmessig er Snøhetta, Rondane og Reinheimen et totalfredet kjerneområde med et potensiale for ca. 36-50 jerver dersom det blir like mye jerv over hele kjerneområdet som i Snøhetta i dag. Fordi jerven tidvis forlater området kan den likevel bli skutt. På seinvinter og sommer vil jakt i området utenfor kjerneområdet kunne føre til felling av lokale dyr, mens en ved jakt seinhøstes og tidlig på vinteren kan felle jerver fra kjerneområdet, fordi jerven i denne perioden oftere beveger seg i randområdene av sitt leveområde. Bestanden i kjerneområdet kan likevel overleve hvis det foregår utveksling av individer med populasjonen i nordøst og fredningen i kjerneområdet blir opprettholdt.

Fjellrev

Fjellreven har mye mindre leveområder enn jerven, og kjønnene har like store leveområder. Fjellrev som tilhører samme familiegruppe har mer overlappende leveområde enn rever fra forskjellige familier. I sommersesongene brukes hiene av enslige rever, monogame par eller par med en eller flere valper fra tidligere kull. Eldre valper (hjelpere) kan holde seg i foreldrenes leveområde i år hvor foreldrene ikke reproducerer. Det er tispene som hovedsakelig bringer mat til hiene, og som bruker mest tid sammen med valpene. Valpene forlater foreldrenes leveområde i løpet av første vinter etter ca. 6 måneder. De synes å holde seg innen 4 mil fra foreldrenes område.

Smågnagere er svært viktig føde for fjellreven i Snøhettaområdet. I betydning som byttedyr følger deretter rein, hare, fugler og vegetasjon. Fugler og vegetasjon betyr mer om sommeren enn om vinteren. Andelen rein og fugler er mindre i år

med god tilgang på smågnagere. Valpeproduksjon og andelen smågnagere i dietten økte i smågnagerår. Syklisiteten i mattilgangen kan således være årsak til variasjonen i fjellrevens kullstørrelse. Bestandsstørrelsen sank raskt etter sammenbrudd i smågnagerbestanden. Antallet voksne varierte mindre enn totalbestanden varierte. Dette skyldes at innvandrede rever eller unge rever fra området erstatter de territorielle revene når disse dør.

Hvor store bestandsvariasjonene er varierer mellom områder. De bestandene som varierte minst hadde liten eller ingen bestandsøkning selv i smågnagerår, og graden av bestandsvariasjon økte med bestandsstørrelsen. Bestander som lå langt fra hverandre, viste mindre grad av samvariasjon enn nærliggende bestander.

Snøhettaområdet synes å passe for fjellrev, men bestanden har ikke økt etter mer enn 66 års totalfredning. En sannsynlig forklaring er konkurranse med rødrev. Mange gamle fjellrevhi brukes i dag av rødrev. Disse hiene ligger gjennomgående lavt i fjellheimen, og lavere enn de hiene fjellreven bruker i dag. For å overleve på lang sikt er fjellreven avhengig av utveksling av individer mellom bestandene. Sterk desimering av bestanden tidlig på 1900-tallet gjorde at arten forsvant fra mange fjellområder, og denne fragmenteringen av utbredelsesområdet har forhindret senere bestandsvekst til tross for lang tids fredning.

Undersøkelse av to sør-norske fjellrevbestander viste at disse har mindre genetisk variasjon enn fjellrev fra Kola-halvøya, Svalbard og Taimyr i Sibir. Dette kan være resultat av hardt jakttrykk på norsk fjellrev ved starten av dette århundret. Estimater av den effektive bestandsstørrelsen tyder på at den skandinaviske bestanden består av noen hundre individer. Det er ikke påvist at den lave bestandsstørrelsen med liten genetiske variasjonen har gitt innavlsdepresjon. Kullstørrelsen i skandinaviske fjellrevbestander er imidlertid blitt mindre i løpet av de siste 20 årene, og er signifikant mindre enn andre, sammenlignbare stammer.

Norsk fjellrev løper i dag høy risiko for å dø ut, og overlevelse hos voksne er den mest kritiske faktoren. Sjansen for utdøing øker med tiden mellom gode reproduksjonsår. Et tiltak mot utdøing vil være å øke bestandsstørrelsen. Dette kan skje gjennom utsetting av nye individer, gjennom økt voksenoverlevelse, eller økt muligheten for utveksling av individer mellom restbestander.

Bjørn

Norge har en bjørnebestand på mellom 25-55 bjørner. Utbredelsen henger sammen med den svenske bjørnestammen. I Sverige er det omtrent 1000 individer. Hos bjørn i østre Nord-Trøndelag og nordvestre Jämtland er klauvdyr og maur de viktigste næringsementene om våren. På svensk side var sommerdietten dominert av klauvdyr, urter og maur, mens sau var dominerende på norsk side. Av 1231 sau sluppet på beite i Lierne, Nord-Trøndelag, døde 229 (18,6 %) i undersøkelsesperioden. Bjørn var årsak til 96 % av dødeligheten hos søyene og 42 % hos lammene. Bjørnen tok søyer framfor lam. Bjørnen synes å foretrekke søyer med bjelle framfor søyer uten bjelle. Unge søyer med overvekt av værlam i kullet var også spesielt utsatt for predasjon. Blant lammene tok bjørnen en overvekt av små indi-

vider. Disse ble trolig hengende etter når flokken ble angrepet, eller jaget av bjørn.

Om høsten var bær viktigste næring på svensk side, mens bjørnen i Norge åt mye sau. Svensk bjørn fikk henholdsvis ca. 52, 20, 14 og 9% av energien fra bær, klovdyr, urter og maur, mens den hos oss fikk henholdsvis 62, 23, 6 og 7% av energien fra klovdyr (mest sau), bær, urter og maur. I Jämtland og Dalarna ble 22% av elgkalvene ble tatt av bjørn. Fra 2 års alder tok den i gjennomsnitt 5,6-6,5 elgkalver i løpet av mai-juni. Høyere ungeproduksjon hos skandinavisk enn nord-amerikansk brunbjørn er ikke primært et resultat av mer næringsrik diett.

Sauetapene i Holand beiteområde i Nordli har i løpet av de siste årene økt fra moderate til betydelige. Metoden for å registre tap endret seg fra funn av tilfeldige kadavre til intensivt søk etter radiomerkede individer. I et bjørneskadeområde blir imidlertid ikke fordelingen av tapsårsaker ved bruk av telemetri forskjellig fra fordelingen ved vanlig kadaverleting. Tapsomfanget på sau i et område hvor bjørn er etablert uten noen form for reguleringer blir svært stort og ikke til å leve med, selv med svært stor menneskelig aktivitet i terrenget.

Bjørn kan drepe bjørn. Voksen bjørn og hanner i særdeleshet dreper bjørnunger de ikke er i slekt med. Ungedødeligheten skyldes ikke at deres mødre er i dårlig kondisjon eller har lite mat til avkommet. Når en voksen hannbjørn dør kan en ny, ikke-beslektet hann etablere seg i området. I slike tilfelle vil bjørnunge i området kunne bli drept av den nye hannen, som vil ha binna til å komme i brunst. Høstingsmodeller må ta hensyn til denne negative effekten for populasjonen av å felle voksne hannbjørner, i tillegg til effekten av å felle voksne binner. Dette betyr at bjørn er enda mer ømfintlig for jakt enn tradisjonelle modeller viser.

Unge binner i Nord-Sverige vandret over større områder enn binner i Mellom-Sverige (sør). Hos begge gruppene utvandret dyrene over en lang periode fram til en alder på ca. 4 år. Ni radiomerkete binner ble fulgt fra fødsel til de selv fødte unger. Tre av disse etablerte leveområder som ikke overlappet med moras leveområde. Av standen til moras leveområde var 0,3 til 48 km. Hanner viste samme mønster i Nord- og Mellom-Sverige; de utvandret gradvis til etablering ved 5 eller 6 års alder. Alder ved etablering hos hannbjørner er bare kjent for to individer. Binner utvandret lengre i Skandinavia enn i Alaska.

Gaupe

Den norske bestanden av gaupe er god. Den har en landsdekkende forekomst på minst 5-600 dyr. Hjortedyr (rådyr og rein) er viktig næring. Hannene tar forholdsvis mer hjortedyr og mindre småvilt (hare og skogsfugl) enn hunngaupene. Voksen gaupe som lever av hjortedyr, er tynge enn de som spiser småvilt, men kjønnnet er viktigste faktor for byttedyrvalget. Byttedyrvalget synes å være et resultat av individuelle forskjeller i bevegelsesmønster mellom dyrene.

I Nord-Trøndelag har rådyr og rein nokså lik betydning som bytte for gaupa. Andelen hjortedyr i dietten endret seg ikke med avstanden fra innmark. Utnyttelsesgraden av kadavrene avhang av årstid og snøforhold: ved vanskelige snøforhold, da rådyr var

sterkt utsatt for gaupepredasjon, ble lite spist av kadavrene. Ekskrementprøver fra radiomerket gaupe i Nord-Trøndelag viser at hjortedyr utgjorde 89% av vinterdietten og 69% av sommerdietten. Rådyr dominerte innen 1,5 km fra innmark, mens rein var eneste hjortedyrart påvist som bytte for gaupe lengre vekk fra innmark enn 1,5 km. Alle funn av rådyrkadavre drept av gaupe lå mindre enn 800 m fra innmark.

Gaupa i Nord-Trøndelag benyttet større områder enn det som tidligere er vist i andre studier av eurasiatisk gaupe lenger sør i Europa. Dette kan skyldes at en stor del av habitatet er marginalt og byttedyrtettheten liten i forhold til situasjonen på kontinentet. Voksne hanner benyttet totalområder på mer enn 3000 km², mens unge hanner brukte ca. 1600 km². Gjennomsnittlig størrelse på aktivitetsområdene til de voksne hanner og hanner var henholdsvis 264 og 849 km². Totalområdet til voksne gauper overlappet hverandre i relativt stor grad, mens det var lite overlapping mellom gaupenes aktivitetsområder, bortsett fra mellom unge hanner og voksne hanner. Voksne hanner brukte de minste områdene og forflyttet seg lite. Gjennomsnittlig forflytning pr. døgn for voksne og unge hanner var henholdsvis 2,0 og 3,4 km. Tilsvarende tall for voksne hanner var 5,3 km.

Gaupa prefererer sørboreal og mellomboreal vegetasjon og unnviker nordboreal og alpine vegetasjonssoner. Det vil si at den foretrekker de frodigste områdene. Dette skyldes antakelig at gaupa, som smygjeger, har størst jaksuksess i tett vegetasjon. Den unnviker åpne områder. Nordboreale områder blir mer brukt sommer enn vinter, idet gaupene holder seg lengre nede i dalene om vinteren. Gaupene ble ikke lokalisert mer innenfor enn utenfor kartlagte beiteområder for sau og tamrein. De fulgte heller ikke (med unntak av ei ung hunngaupe) hovedmengden av tamrein når disse flyttet mellom sine beiteområder. Tamrein og sau holder i hovedsak til i områdene som gaupene unngår (nordboreal og alpin sone). Resultatene våre indikerer derfor at gaupa velger leveområde etter habitattypen og ikke etter forekomst av sau og tamrein.

Gaupa prefererer habitat med høy vertikal dekningsgrad og lav horisontal sikt (bar- og blandingskog). Fordelingen av hare har signifikant betydning for gaupas bruk av terrenget.

Undersøkelse av rovdyrskader på tamrein i Vestre Namdal reinbeitedistrikt viste et totaltap på over 30% per år, rovdyrandelen av tapene var 65 %. Gaupa tok mye mer kalv enn voksen rein. Lette kalver var mer utsatt enn tynge kalver, men kalver drept av gaupe hadde ikke signifikant dårligere kondisjon enn andre kalver. Hvite kalver var mer utsatt for gaupepredasjon enn kalver med mørkere pelsfarge. Blant voksen rein var ulykker den mest hyppige dødsårsaken (32 %). Gaupepredasjonen var dominerende dødsårsaken blant kalver (60 %) og den nest viktigste for voksne (29 %). Tapet var høyest i september, november og januar.

Howdan rovdyr kan virke inn på en bestand ble undersøkt ved å holde deler av en flokk i rovdyrfrie områder. Rein som overvintret på tradisjonelle reinbeiter med rovdyr på fastlandet, hadde mye færre kalver ved kalvemerking i juli-august neste sommer enn rein som overvintret på de rovdyrfrie øyene Otterøya og Vikna. Predasjon var sannsynlig hovedårsak til forskjellen i kalve-

tap. Kroppsvekt hos kalven sommer og høst hadde ingen betydning for predasjonsrisiko utover høsten. Resultatene tyder på at kondisjon hos simlene om vinteren og våren var viktig for pre- og postnatal dødelighet hos kalver.

Vitalitet er viktig for overlevelse hos lam på beite i områder der det ikke er registrert store rovdyrskader. Også lam fra små kull hadde større sannsynlighet for å gå tapt i slike områder. I områder med store predasjonsproblemer på grunn av bjørn eller gaupe, har ikke generell vitalitet så mye å bety. Her kommer atferdsmønster hos sau og rovdyr inn og overskygger: Værlam og lam med unge mødre er overrepresentert i sauetap i gaupeområder, mens lav vårvekt slår ut negativt for lam i bjørneskadeområder. Fordi bjørnen først og fremst slår søyer, blir det mange morløse lam i et bjørneområde. Effekten av lav vårvekt på overlevelsesnivåen blir trolig større for morløse lam enn for lam i intakte familiegupper.

Jaktkvoten på gaupe i Norge ble fordoblet fra 1995 til 1996, og den ble ytterligere øket til 140 dyr i 1997. Dette har forårsaket sterke reaksjoner fra verneinteresserte i Norge og Europa forøvrig. På grunnlag av jaktstatistikk og andre opplysninger er det sannsynliggjort at tamrein er basis for gaupestammen i Norge når naturlige byttedyrarter som hare og skogsfugl går tilbake. Økningen av gaupe på 1990-tallet skyldes sannsynligvis økningen av rådyr og sauehold. Gaupas ekspansjon i Nord-Norge har sammenheng med rådyrets ekspansjon nordover, selv om tamrein er grunnlaget for gaupe i Nord-Norge.

Emneord: Brun bjørn, Jerv, Gaupe, Fjellrev, økologi, predasjon, utbredelse, habitatbruk, arealbruk.

Tor Kvam, Norsk institutt for naturforskning, Tungasletta 2, N-7005 Trondheim.

Bror Jonson, Norsk institutt for naturforskning, Dronningens gt. 13, Postboks 736 Sentrum, N-0105 Oslo.

Abstract

NINA's Strategic Institute Programmes 1991-1995: The ecology of large predatory mammals in Norway. End report. - NINA Temahefte 8: 1-208. (In Norwegian, English abstract).

Wolverine

Wolverines *Gulo gulo* recolonized the Snøhetta area in southern Norway in 1976-79 after an absence of over 50 years. This is the southernmost area with wolverines and the only area where wolverines interact with wild mountain reindeer *Rangifer tarandus* in western Europe. The other and larger predators in the Scandinavian ecosystem, the wolf *Canis lupus*, lynx *Lynx lynx* and brown bear *Ursus arctos*, have been absent from the area since the beginning of this century. We tested a hypothesis that wolverines affected reindeer by selectively killing calves and old animals, by comparing reindeer population data in Snøhetta with another area without wolverines (Hardanger Plateau). We also monitored wolverine reproduction and diet during the denning period. The main factor influencing wolverine reproduction was abundance of small rodents and not that of reindeer. We found no significant difference in reindeer calf recruitment between the two populations over a 17-year period, and no correlation between the number of reindeer and reproduction of wolverines. However a negative correlation between reindeer calf production and number of denning wolverines and the presence of fewer females in the oldest cohorts in Snøhetta than on the Hardanger Plateau, suggested that wolverines had some impact on age structure. Although wolverines prey on reindeer, and reindeer is an important food species, the wolverine appeared not to be an effective predator that did affect the reindeer population substantially at present densities. The wolverine was an important predator on sheep *Ovis aries*, but we found no evidence that sheep are an essential part of the wolverine diet, and at least some of the sheep predation could be considered as surplus killing.

Loss of domestic sheep grazing unattended on mountain range was studied in the Snøhetta Area of Southern Norway during 1979-94. We tested four hypotheses: (1) that increased number of sheep in an area with a stable wolverine population will result in higher losses, (2) that there were differences in loss among breeds of sheep, (3) that killing wolverines would reduce losses of sheep, and (4) that loss of sheep was greatest in areas where wolverines had their young. The results showed that the number of sheep registered in organised grazing districts increased five-fold during the study-period and that losses increased proportionally. Differences in loss among municipalities and grazing districts was probably due to differences in breed of sheep and variation in wolverine density. The heavy breed «Dala» suffered most loss, whereas the lighter breeds «Spæl» and «Norwegian fur sheep» were lost less than expected. Killing of wolverines resulted in reduced loss of lambs during the same year, but no effect was found the following year, suggesting that new wolverines rapidly established themselves in the area. Lambs were preferred over ewes by wolverines. We found a correlation between wolverine reproduction and loss of lambs near wolverine natal dens. The study was not able to reveal

whether certain individual wolverines killed more sheep than others.

Due to wolverine predation pressure on domestic sheep, wolverines will probably be confined to a series of Core Conservation Areas (CCA). The southern Norwegian wolverine CCA (13505 km²) consists of three mountain plateaus, Snøhetta, Rondane and Reinheimen, separated by forested valleys that contain transport corridors and human settlement. At present densities (0.28-0.36 wolverines per 100 km²), the CCA surrounding Snøhetta can contain from 36 to 50 wolverines. Male and female wolverines showed clear differences in the seasonal pattern of excursions away from their range centre. Because of this the timing of hunting or predator control outside a CCA will greatly affect the probability of killing an animal normally resident within the CCA. Late winter and summer harvest is much more likely to remove animals resident in a given area than early winter harvest. The population should be able to survive, given some degree of contact with other populations, if management is able to protect the individuals inside the CCA and time the harvest in adjacent areas to minimise the risk of killing individuals from the CCA.

Arctic fox

Arctic foxes *Alopex lagopus* on the Snøhetta Plateau and surrounding mountains in south-central Norway, used much smaller annual home ranges than the wolverines, whose home ranges were among the largest yet reported for the species. In contrast to wolverines, males did not use larger areas than females. Arctic foxes used a much narrower range of altitude than wolverines, and were found higher up, always above the tree line. Wolverine used lower altitudes in winter than in summer. Both species showed an ability to cross at least some transport corridors (road, rail, human settlement) in the area.

Family structure, home range use, parental investment and dispersal was studied in three arctic fox family groups during a period of eight successive years. A total of 25 arctic foxes were radio-collared, some of these foxes were followed for five years. Annual home ranges were calculated for 11 different arctic foxes. Foxes younger than one year and single adult foxes (>1 year old) had annual home ranges five times larger than the area used by resident foxes. Foxes belonging to the same family group had overlapping home ranges, whereas different families overlapped less. During summer the three territories were occupied by single foxes, monogamous pairs and a pair plus one or several cubs from a previous litter. Auxiliary foxes also stayed at their parent's home range in years when the residents failed to reproduce. Food for cubs was mainly provided by the females, which also spent more time at the den. All radio collared cubs left their parental range during the first winter, in average at an age of 6 months (min = 3, max = 10). The longest distance to the parental den was 40 km during the first winter. The results are discussed in relation to different hypotheses providing explanations to the evolution of social behaviour in carnivores.

Radio collaring of 25 arctic foxes and monitoring of a small arctic fox population at Snøhetta in south central Norway showed that the total population size declined sharply during the low phase of a rodent cycle, whereas the resident part of the popu-

lation declined less because young foxes were able to replace dead residents. Analysis of the temporal fluctuation of five arctic fox populations showed that the level of cyclicity measured by the *S* index varied significantly between populations (*S* min = 0.29, *S* max = 0.81). This, most probably because the populations with the smallest *S* index failed to respond numerically in several years with high rodent densities. Although our data only represent five populations we found a high correlation between average population size and the calculated *S* indexes (*r* = 0.97). By comparing the synchrony in the different populations we found that the coincidence in the cycles declined at larger geographical distances (*r* = 0.58). We argue that the naturally fragmented habitat of the Scandinavian arctic fox, its social organisation and population dynamics predisposes this populations to have some metapopulation like features. One reasonable explanation to the lack of response to more than 60 years of total protection, is that the intense hunting efforts in the early 1900s forced the population down to a level where it disappeared from parts of its earlier distribution matrix. This may have pushed the population below a threshold where it fails to recover.

Between 1988 and 1995, three adjacent arctic fox territories were monitored in a high alpine environment in central Norway. Scats were collected in both winter and summer, and the number of adults residents and pups emerging were counted each summer. Small rodents were the most frequently consumed prey, and made up the greatest volume of scats, in all seasons and at all stages of the rodent cycle. They were followed by reindeer, hares *Lepus timidus*, birds and vegetation. Birds and vegetation were more common in the summer diet than in the winter diet, reflecting their seasonal availability. The occurrence of reindeer and birds decreases with increasing rodent abundance. Increased pup production was associated with high rodent abundance and a high occurrence of rodents in the diet. The number of adults were not associated with rodent abundance.

The habitat available at Snøhetta appears suitable for arctic foxes and does not explain the failure of the population to recover during 66 years of total protection. Competition between arctic and red foxes is one possible mechanism responsible for the lack of recovery in the arctic fox there as elsewhere in Fennoscandia. Our data showed that a significant proportion (26/156) of the old arctic fox dens were used by red foxes *Vulpes vulpes*. The dens being occupied by red foxes were found at a lower altitude compared to dens occupied by arctic foxes. This corresponds with tracking data from radio collared arctic foxes in Snøhetta, where the arctic foxes had a clear preference for the higher altitudes of the available habitat. We claim that competition through the use of a common resource (denning areas) might be a partial explanation to the lack of recovery. But the effects of competition must be seen in connection with processes working in small and fragmented populations.

Habitat fragmentation and modification of demographic parameters are other possible explanations to continued decline in the Scandinavian Arctic fox despite 66 years of total protection. We aimed at evaluating the possible fate of populations of arctic fox based on the current estimates of demographic parame-

ters, using demographic models including both demographic and environmental variability. The first question we asked was whether a population, taken as an isolated unit, is at a high risk of extinction inside the range of its possible parameters. The second question was to determine which parameters the extinction probability is most sensitive to. The main demographical feature of arctic fox in Scandinavia is the dependency of the reproductive performances on the abundance of rodents, which show cyclic availability. We included this variability in the reproduction parameters using time series available for three Scandinavian populations. We compared different ways for modelling the temporal variability of reproduction by taking or not into account the possible autocorrelations. Whatever the modelling of the reproductive performances, the populations of arctic foxes in Scandinavia have high risks of extinction for the range of adult survival rates assumed in our models. The extinction probabilities are very sensitive to adult survival rates and depend on the modelling of the variability of reproductive performances. Populations with the longest duration between two successful reproductions are at the greatest risks of extinction. The time elapsed during two successful reproductions may depend on failures to track lemming peaks. Practical measures to prevent extinction of arctic foxes should allow populations to avoid these failures (e.g. by increasing the population size by adding individuals), to increase the adult survival, or the possibilities for exchanges among populations. The vulnerability of arctic foxes may come from its specific life history features. Indeed, its generation time is similar to the average time period of rodents cycles in Scandinavia. The cyclicity of food availability for arctic fox may have been at the origin of the flexibility of litter size, but may also be at the origin of a fine-tuned and fragile dynamic system.

Tissue samples of arctic foxes were collected from two locations in Norway, and the genetic variability revealed from multi-locus fingerprinting and the D-loop of mt-DNA were compared to samples obtained from larger populations in Russia (Taimyr and Kola peninsulas) and Svalbard. Our results showed that the Norwegian foxes were genetically deprived compared to the arctic populations both on a nuclear and mitochondrial level. This was suggested to be a result of the lasting bottleneck caused by the decline and later lack of recovery in the Scandinavian arctic fox population. Estimates of the effective population size (N_e) concurred with independent estimates of the adult population size. The most generous estimates suggest the present population to count 123-158 animals. To what extent the lasting bottleneck, and the reduced genetic variability are followed by an inbreeding depression is not known. The litter size of the Scandinavian arctic fox has declined over the last decades, and is significantly smaller (1.3 cubs pr litter) than in other comparable populations. The smaller litter size might also be caused by differences in food availability and adaptations to differences in the variability of the environment, measurements of other characters which is less influenced by environmental variations, might provide information which can be quantified in terms of fitness.

Brown bear

In 1994, the predation on domestic sheep was studied by means of mortality radio collars in a brown bear area in municip-

ality of Lierne, Central Norway. The total loss of sheep out of 1231 released on summer pastures was 229 (18,6 %). Bears accounted for 96 % of the losses of radio-collared ewes, and 42 % of the radio-collared lambs. The selection of sheep was studied by means of comparing sex, weight, age, litter size and health of the individual sheep. The bear selected ewes before lambs, in accordance with optimal foraging theory. Ewes with bells suffered a higher predation risk than ewes without bells. The selection of young ewes with male dominated litter can partly be explained according to parental investment theory. In addition there was a selection for the smallest lambs. Low vitality in lambs can be expected to have severe effects in bear predation areas, where ewes are heavily predated, and many lambs are left motherless.

Survival of the young-of-the-year (cubs) of radio-marked female brown bears was documented in Northern Sweden during 1984-1996 and in Central Sweden during 1985-1996. We tested three hypotheses that have been proposed to explain which factors are important in influencing the survival of bear cubs: (1) the condition of the mother, (2) abandonment of single cubs to increase lifetime reproductive success, and (3) sexually selected infanticide, where males, primarily immigrating males, kill young that they are not related to. Our data did not support the first two hypotheses, but clearly supported the hypothesis of sexually selected infanticide. Harvesting models must consider the negative effects of killing adult male bears, in addition to the negative effects of killing adult females. This means that bears are more sensitive to hunting than traditional models have shown.

We have studied the dispersal of 70 radio-marked brown bears of known origin in northern and central Sweden, but most of them have not yet established a permanent home range. Young females in the north moved over larger areas than those in the south, but dispersal occurred gradually in both groups till an age of about 4 years. Nine females have been followed from birth to reproduction. Three of these established home ranges that did not overlap with their mothers and were from 0.3 to 48 km from their mothers' home ranges. Males showed the same pattern in the north and the south; they dispersed gradually until establishing themselves at the age of 5 or 6 years of age. However, age of establishment was only determined for two males. The females dispersed significantly farther in Scandinavia than in Alaska.

Seasonal variation in the diet of brown bears in Central Scandinavia (eastern Nord-Trøndelag, Norway and north-western Jämtlands län, Sweden) was estimated based on analysis of 266 scats. The study area was divided into a Norwegian and a Swedish portion, because free-ranging sheep were only present on the Norwegian side of the borderline. In spring, ungulates and ants, measured as assimilated energy, were the most important food items in both areas. The summer diet was dominated by ungulates, forbs, and ants on the Swedish side, and by sheep on the Norwegian side. In autumn, berries were most important on the Swedish side, but sheep were still most important on the Norwegian side. The relative contribution of the various food items was estimated for the total annual assimilated energy. In the Swedish area, it was 52, 20, 14, and 9%

from berries, ungulates, forbs, and ants, respectively. In the Norwegian area, it was 62, 23, 6, and 7% from ungulates (mostly sheep), berries, forbs, and ants, respectively.

The bear's role as a predator on moose *Alces alces* calves was also estimated in Jämtland and Dalarna, Sweden, by documenting the cause of death of radio-marked moose calves. About 22% of the moose calves were killed by bears, and each bear \geq 2 years old took on average 5.6-6.5 moose calves during May-June. We conclude that the higher reproductive rate of Scandinavian brown bears, compared with North American brown bears, is not primarily a result of a more nutritious diet.

Lynx

Based on data primarily collected during the hunting season (primarily February-March), diet patterns of 380 lynxes of known sex, age, weight and condition, were analysed. Of independent (<1 year) lynx (n= 253), males preyed proportionally more upon cervids (primarily roe deer (*Capreolus capreolus*) and semi-domestic reindeer, compared to small game (mountain hare and tetraonids) than did females. 4.4 % of the variation in prey preference between small game and cervids could be explained by sex. In a logistic regression model, no additive effect of weight or any other parameter was found after sex had been included. However, adult individuals (\geq 2 years) who had foraged on cervids, were slightly heavier than those that had foraged on small game without revealing differences in general condition. We found no tendency for predator body size to have any influence on prey choice, but propose that prey segregation by Norwegian lynx is a result of individual behavioural differences. Fine scale studies of free ranging animals, including life history data are needed for a better understanding of the predatory behaviour of the lynx.

During a 1.5 year of telemetry-based field study, the diet composition of European lynx was recorded by fecal analysis. Based on 83 quantifiable portions of unbiased lynx scats, cervids (roe deer and semi-domestic reindeer) were estimated to make up 89 % (95 % conf.int.: 82-95 %) of the winter diet and 69 % (95 % confidence interval: 48-84 %) of the summer diet. Roe deer and reindeer were preyed on in distinct habitats: Roe deer dominated in scats collected closer than 1.5 km from farmland, reindeer was the only cervid recorded in scats on locations remote from farmland. This habitat partitioning was also reflected in the situation of kills: All (36) slain roe deer were killed within 800 m from cultivated fields. The cervid proportion in the diet did not differ between locations < 1.5 km from cultivated land, and more remote areas. The spacing of radiocollared lynx in relation to farmland suggests that the two cervid species are evenly important food sources for the lynx population. The carcass utilization was dependent on season and probably also on snow depth and snow structure: The more severe snow conditions, the lower carcass consumption. It is supposed that the roe deer may be seriously subject to lynx predation under severe snow conditions.

Reindeer mortality in relation to large carnivore abundance, body weight, vitality and ethology of semidomestic reindeer was investigated by means of mortality radio-collars. The total losses in the investigated reindeer-herd was approximately 30%

per year; 65% of this total loss was due to predation. The Eurasian lynx selected calves before adult reindeer, small calves before big calves, white calves before darker coloured calves, and calves in slightly lower general condition than calves slaughtered by the owners. Accidents was the most common cause of mortality in adults (32%). Lynx predation was the most common death cause in calves (60%), and second most common in adults (29%). The losses of reindeer were most severe in September, November and January. It was shown that Golden eagle *Aquila chrysaetos* was capable of killing adult reindeer in normal condition.

The investigation of losses of semidomestic reindeer in Vestre Namdal reindeer herding area in 1995 was continued in 1996. Special focus was directed to the effect of different winter conditions for the hinds on the summer weight of calves and different herding intensities during the calving period on summer mortality. The herd was divided into three parts at the beginning of December 1995. One portion was kept on the mainland and the others were taken to the carnivore free islands of Otterøya and Vikna, respectively. In late July 1996 the mainland sub-herd had significantly fewer calves per adult hind (0.35) than the Otterøya sub herd (0.75) and the mainland calves were considerably lighter in weight. After mortality transmitters had been attached to 238 calves, predation was found to be the main cause of mortality (65%), but calf weights had no effect on the predation risk. Our results indicate that the winter and spring fitness of hinds may considerably affect the pre- and post-natal survival of calves. The effects of predator abundance and herding on calf mortality are discussed.

5215 sheep in 23 flocks were studied with respect to life-history variables. The flocks grazed in three areas in a West-East transect in Trøndelag (Central Norway) in 1994. (1) 'Bear area' with bear predation on livestock common (1605 sheep, 6 flocks), (2) 'Lynx area' with lynx predation commonly reported (1472 sheep, 5 flocks), (3) 'Carnivore-free area' where carnivore predation was not reported in 1985-1994 (2138 sheep, 12 flocks). The weight, age, sex and litter size of each sheep were recorded before the flocks were released onto upland pastures in spring. On their return in autumn, the losses and the respective repeated life-history variables of the survivors were reported by the owners.

The parameters affecting the loss in the 'carnivore-free area', were weight in spring, daily weight gain from birth to weighing in spring, and weight at birth. The lightest lambs were lost. This confirms that vitality is an important factor for sheep losses in areas without carnivore predation. Also lambs from small litters had higher probability of dying in this area.

The oldest ewes were lost in the «bear area». This overall loss of older ewes can be explained by the optimal foraging theory, where the bear will select the animal that gives the highest possible energy and nutritious profit. No other significant relationship was found when testing was carried out for the parameters weight, ewes with bell and litter size. In the 'bear area', the spring weight was the only significant factor affecting mortality of lambs.

In the 'lynx area', losses among male lambs and lambs with young mothers dominated. This can be explained by the behaviour of male lambs, which makes them more disposed to predation, and the young mothers' lack of experience in caring for lambs.

Data on winter habitat use in European lynx were collected by tracking, and control data on available habitat was obtained by following random transect lines. A total of 21 lynx tracks were followed in 1994/95 (51 905 m) and 48 250 m of transect lines dependent of adjacent investigated lynx tracks. Approximately 5-7 different unmarked lynx were tracked. During winter 1994, 6 lynx (5 females and 1 male) were radio-collared. These were used to collect information on use of altitude-zones. Crossing tracks of potential prey species were registered along lynx tracks and transect lines.

In 1995/96 new additive data on lynx habitat use were recorded. A total of 50 716 m of lynx tracks (25 different lynx tracks) were investigated. Habitat availability and prey distribution were registered by means of 20 transects of 2 kms evenly distributed in the study area. These transects were independent of the investigated lynx tracks.

Habitats with high vertical cover and low horizontal sight (coniferous and mixed forest) were preferred significantly higher than open habitats (bogs, agricultural land, areas above the treeline), and there was a strong tendency to avoid clear-cuts. The distribution of prey animals is a significant factor concerning lynx habitat preference, as track frequencies of mountain hare and tetraonides was significantly higher along lynx tracks than in the habitat transects. Significant overlap was found between lynx and mountain hare habitat preferences. The snow was significantly harder along lynx tracks than along transect lines, and negative correlation was found between preference for habitat and snow depth. Roads were significantly preferred. The results suggest that the lynx tend to move in areas with light snow conditions to optimize the energy-use. Altitudes from 0 to 200 m above sea level were preferred, whereas higher altitudes were avoided. No significant preferences were found concerning exposure or inclination.

From January 1994 to November 1995, 13 Eurasian lynx were caught and radio-instrumented in Northern parts of Nord-Trøndelag county, Central Norway. Area use and movement patterns were studied based on 3 adult females, 4 sub-adult females and 3 adult males. The results indicate that the lynx in this area use considerably larger areas than reported from other studies of Eurasian lynx area use. The reason for this is supposed to be more marginal habitats and lower density of prey animals in this area compared to other studies. One adult male covered more than 3000 km², while mean activity range size was 849 km² for males and 264 km² for females. Young females made occasional excursions as far as 50 kms from their normal activity ranges. This made their total ranges large (\bar{x} =1600 km²). The individual total ranges overlapped a great deal, but the overlap between individual activity ranges were less evident. The only registered overlap in core areas, were between adult males and sub-adult females. Adult females showed smallest activity rang-

es, and they also covered shorter distances per day (\bar{x} =2.0 km) than sub-adult females (\bar{x} =3.4 km) and adult males (\bar{x} =5.3 km).

Habitat use and area use of 10 lynx (3 adult females, 4 subadult females and 3 adult males) were monitored concerning availability of sheep and domestic reindeer. The study area was divided in 4 vegetation zones: southern boreal zone, central boreal zone, north boreal zone and alpine region. Sheep and reindeer grazing areas were mapped. Area use in relation to vegetation zones and distribution of sheep and reindeer was studied by comparison of availability of these factors. The results demonstrate preference of the southern boreal and central boreal vegetation zones, and avoidance of the northern boreal zone and the alpine regions. The reason for this is supposed to be better hunting success for the lynx in dense vegetation, as it typically hunts by stealth. Other possible explanations, as avoidance of open areas, are discussed. The northern boreal zone is used more in summer than in winter, indicating that the lynx tend to stay more in the valleys in winter, possibly as a result of migration of the most important prey species. The frequencies of lynx plots in sheep or reindeer grazing areas were not different from expectations based on available grazing areas for these two species. The lynx did not (except one sub-adult female) follow the migrations of the main reindeer herds. This is in correspondence with the results obtained concerning use of vegetation zones: Sheep and reindeer graze mainly in the northern boreal - and alpine zones, which were avoided by the lynx. The results indicate the habitat to be more important for lynx than availability of sheep and reindeer. What is of most interest to the lynx, the main reindeer herds, or stray reindeer? Our method did not give any final answer to that question. The obtained results could also be dependent of social organisation of the lynx population and intraspecific competition.

The hunting quota for Eurasian lynx was doubled from 1995 to 1996, and it was further increased to 140 in 1997. This has brought about strong reactions from protectionists, and from the rest of Europe, where people are used to consider the lynx as vulnerable, or even endangered. Based on hunting statistics and other information from the Central Bureau of Statistics of Norway, semidomestic reindeer has been found to be the basic food resource for the lynx in Norway in periods of decreasing density of natural prey species, like mountain hare and tetraonids. The remarkable increase of the lynx population in the 1990s seem to be dependent of the strong and rapid increase in the roedeer, which is a new species to Norway. (Roedeer hunting was opened as late as 1927). The increase in sheep husbandry also seems to play a role. The lynx expansion in northern Norway seem to be related to the northward expansion of the roedeer. But since the abundance of roedeer in northern Norway is not very high, the reindeer has to be the basis for the relatively dense lynx populations here, although the roedeer was the reason for lynx expansion to the far north.

Key words: brown bear, wolverine, Eurasian lynx, arctic fox, ecology, predation, distribution, habitat use, area use.

Forord

NINAs strategiske instituttprogram «Store rovdyrs økologi i Norge» har bestått av tre hoved-prosjekter med forskjellige forhistorier og faglig grunnlag ved starten.

Det skandinaviske bjørneprosjektet hadde allerede pågått i omtrent ti år ved starten i 1991, og man hadde mye informasjon om brunbjørn fra Nord-Amerika å bygge på. Dataene er samlet inn ved langtidsbruk av radiotelemetri, og resultatene har vekket nasjonal og internasjonal interesse.

Høgfjellsøkologiprojektet er bygget på Terje Skoglands villreinforskning som hadde pågått fra 1970-tallet. Forskningen på jerv startet i 1986. Høgfjellsøkologiprojektet ble igangsatt i 1990.

Rovdyrprosjektene i Nord-Trøndelag, som «Gaupas økologi» og «Rovdyrpredasjon på sau og tamrein» er deler av, ble startet i 1992. Metodeutvikling for telemetri på gaupe ble gjennomført i 1987 og 1988.

Selv om de forskjellige prosjektene var i forskjellig framdriftsfase ved starten, har alle brakt fram viktig kunnskap. Hovedsiktemålet med programmet «Store rovdyrs økologi i Norge» var - å *gi forvaltningen et vesentlig bedre kunnskapsgrunnlag for for-*

valtningen av store rovdyr i Norge. Når det har gått så lang tid som 5-6 år siden starten, er allerede mye kunnskap fra instituttprogrammet tatt i bruk i forvaltningen, uten at man tenker på hvor den nye kunnskapen kom fra, eller at de nye erkjennelsene er så nye som de er. Som eksempel kan nevnes bjørneforvaltningen, og fastsetting av kvoter for gaupejakta, som nå kan gjøres på et langt sikrere grunnlag enn tidligere. Erstatningsordningen for rovdyrskade på sau og tamrein er også satt i fokus innenfor dette instituttprogrammet. Også her har forvaltningen tatt konsekvensen av den nye kunnskapen før den formelt er presentert i sluttrapporten.

Alle prosjektene er videreført i nye instituttprogrammer for perioden 1996 -1999, fordi prosjektene er viktige for løsninger av de forvaltningsproblemene som våre store rovdyrarter medfører, som overlevelse av rovdyrbestander eller rovdyrskader på bufe og rein og konkurranse med mennesket om naturressurser.

I 1994 døde Terje Skogland, og vi mistet ikke bare en faglig autoritet og inspirasjonskilde, men også en nær venn og kollega. Denne rapporten er derfor tilegnet Terje.

Trondheim, januar 1998

Tor Kvam
programkoordinator



Foto: Per Jordhøy

Innhold

Referat	4
Abstract	6
Forord	11
1 Store rovdyrs økologi i Norge	13
1.1 Bevaring av artsmangfoldet er hovedmålet	13
1.2 Hva er undersøkt?	14
1.3 Enkeltprosjektene	16
2 Høyfjellsøkologiprojektet	18
2.1 Jerven og dens byttedyr i Snøhettaområdet	19
2.2 Jerv og sau i Snøhettaområdet	26
2.3 Sosial organisering hos fjellrev	34
2.4 Bruk av leveområder hos to truede arter i fjelland- skapet: jerv og fjellrev	42
2.5 Rødrevens fortrenging av fjellrev: interspesifikk konkurranse i naturlig fragmentert habitat	50
2.6 Fjellrevens bestandsdynamikk: betydningen av asynkrone bestandsfluktuasjoner i et fragmentert landskap	55
2.7 Fjellrevens svar på endringer i smånagertetthet	61
2.8 Genetisk variasjon i små fjellrevbestander	65
2.9 Bevaring av skandinavisk fjellrev: inkludering av syklisitet i levedyktighetsanalyse	70
2.10 Finnes det en fellesnevner for bevaring av villrein, jerv og fjellrev?	78
3 Rovdyrprosjektene i Nord-Trøndelag	81
3.1 Bjørnens predasjon på sau	82
3.2 Byttedyrvalg hos gaupe: betydningen av kjønn for byttedyrstørrelsen	89
3.3 Matvaner hos gaupe i Nord-Trøndelag	94
3.4 Gaupas habitatbruk i Namdalen	105
3.5 Tap av rein i et rovdyrområde	110
3.6 Tap av sau i et bjørneområde i Midt-Norge	119
3.7 Arealbruk og vandringsmønster hos gaupe i Nord-Trøndelag	132
3.8 Arealbruk hos gaupe i Nord-Trøndelag i forhold til sau og tamrein på beite	142
3.9 Faktorer som påvirker tap av sau i utmark med ulik forekomst av store rovdyr	151
3.10 Gaupas habitatbruk i forhold til potensielle byttedyr	156
3.11 Effekten av simlas vinterbeite og gjeting på vekt og overlevelse hos reinkalv	168
3.12 Hva er årsaken til økningen i gaupestammen?	173
4 Det skandinaviske bjørneprosjektet	179
4.1 Bjørnunge oppvekstvilkår: Hvilke faktorer er viktige for overlevelse av årssunger?	180
4.2 Bjørnunge spredningsdynamikk	185
4.3 Næringsvalg hos brunbjørn i Sør-Skandinavia	189
5 Litteratur	196
6 Publikasjoner fra instituttprogrammet	206

1

Store rovdyrs økologi i Norge



Foto: Peter Kirkby

Instituttprogrammet har hatt som mål å bedre kunnskapsgrunnlaget for forvaltningen av våre store rovdyr. Vi har studerte artenes biologi og krav til livsmiljø, med spesiell vekt på populasjonsdynamikk (reproduksjon og dødelighet) og atferdsøkologi (sosial organisering, arealbruk, vandringsmønster og utvandring av ungdyr). Siden byttedyrtilgang er viktig for rovdyrenes levetilstand, har vi også undersøkt deres forhold til naturlige næringsressurser og til bufe og rein på beite. Stortingsmelding 27 (1991-1992) «Rovdyrmeldingen» var retningsgivende for utformingen av programmet.

Etter at skuddpremie på store rovdyr ble etablert i 1845, gikk fellingstallene raskt nedover for bjørn, ulv, jerv og gaupe (Myrberget 1970, Sørensen & Kvam 1984), og gaupe var på kanten av utryddelse rundt 1930-40 (Olstad 1945). Etter den tid har stammen tatt seg opp igjen (Kvam 1990b). Jakt og fangst antas å ha vært en hovedårsak til tilbakegangen, men andre forhold som habitatfragmentering og -ødeleggelse kan ha vært medvirkende årsaker. Etter som de fredede rovdyrstammene igjen er i økning, har et nytt problem dukket opp: - rovdyrskader på bufe og rein.

1.1 Bevaring av artsmangfoldet er hovedmålet

Viltloven av 29. mai 1981 med senere endringer er i dag den sentrale lov for vern og forvaltning av norsk fauna. Av viltlovens formålsparagraf går det fram at hovedmålet for norsk viltforvaltning er å bevare artsmangfoldet og sikre overlevelse av de artene som naturlig hører heime i norsk fauna. De internasjonale avtalene som Norge har sluttet seg til, først og fremst Bern-konvensjonen og Washingtonkonvensjonen støtter opp om det overordnede målet: - Bevaring av mangfoldet i norsk fauna.

Forvaltningen av bjørn, jerv, ulv og gaupe er behandlet i St. meld. nr. 27 (1991-92) og St. meld. nr.35 (1996-97) som begge er blitt kalt «Rovdyrmeldingen». Rovdyrene er gitt strengt vern i sine sentrale leveområder (kjerneområder). I kjerneområdene skal artene sikres mulighet for reproduksjon og overlevelse. Det kan likevel utstedes fellingsløyve for enkelt dyr som gjør vesentlig skade på bufe og tamrein, forutsatt at rowiltbestandene ikke settes i fare. Utenfor kjerneområdene skal det være lettere å få fellingstillatelse. Men det forutsettes likevel at rovdyrene kan forekomme også andre steder hvor de ikke medfører vesentlig skade.

Ved siden av felling av skadegjørende rovdyr, kan det tillates lisensjakt dersom artene har nådd et nivå som tilsier at veksten i bestanden bør reguleres for å unngå store konflikter. Innholdet i Rovdyrmeldingen medfører store utfordringer på forvaltningssiden, og det er kontinuerlig en krevende oppgave å finne den rette balansen mellom vern og beskatning. Kvaliteten på beslutninger om dette avhenger av hvilke kunnskaper man har om bestandsstørrelser og økologi hos rovdyr og byttedyrarter.

1.2 Hva er undersøkt

1.2.1 Leveområder

Følgende aspekter ved leveområder og artenes bruk av dette er undersøkt:

- Forholdet mellom næringstilgang og størrelse på leveområder for jerv, bjørn, gaupe og fjellrev.
- Overlapping og deling av leveområder mellom rovdyr av samme art.
- Perifere dyr (hjelpere) og deling av leveområder.
- Konkurransen og samliv mellom rovdyr av forskjellige art.

Vi bruker begrepet leveområde om det området artene benytter. Rovdyrenes kravet til leveområdet størrelse øker med deres kroppsstørrelse (Lindstedt et al. 1986). Rovdyrartene er ikke territoriale i tradisjonell forstand (sensu Brown 1982) ved at de forsvarer sine næringsressurser.

Overlappende leveområder er beskrevet hos jerv (Banci & Harestad 1990) (**Kap 2.4**), bjørn (Sørensen og Kvam 1984, Wabakken og Maartmann 1994) (**Kap 4.2**) og gaupe (Haglund 1966) (**3.7, 3.8**). Jerv, brunbjørn og gaupe lever vanligvis enkeltvis (solitære), men forplantningsmessig er de polygame. I Skandinavia er jerv og gaupe topp-predatorene i sine systemer. I Nord-Amerika er forekomsten av rovdyr rikere og de lever sammen med fjell-løve, svartbjørn og ulv.

1.2.2 Byttedyr

Tidligere undersøkelser tyder på at det hos villrein spesielt er syke og svake dyr som blir drept av jerv om vinteren (Skogland 1988, 1989). Dette bekreftes delvis i våre undersøkelser (**Kap 2.1**). Med dagens tetthet av rein synes imidlertid ikke jervens predasjon å ha vesentlig innvirkning på villreinbestandens alderssammensetning og helsetilstand. Også gaupe tar ofte svake individer blant byttedyrartene (Haglund 1966, Breitenmoser & Haller 1987, for reinkalv se **Kap 3.5**).

Ved predasjon på elg tas ofte små og gamle individer (Peterson & Page 1983, Peterson et al. 1984). Resultatene fra instituttprogrammet viser imidlertid at dette avhenger av størrelsesforholdet mellom predator og byttedyr. Bjørn tar like gjerne svake som sterke individer av sau (**Kap 3.1, 3.6, 3.9**), mens gaupa tar svake reinkalver. For lam er det ikke påvist at gaupa velger ut svake individer som bytte (**Kap 3.5, 3.9**). Det er imidlertid vist at hanngauper og hunngauper er forskjellige i valg av størrelsen på byttedyr. Dette har delvis sammenheng med kjønn, delvis med predatorens kroppsstørrelse (**Kap 3.2**).

1.2.3 Mattilgang og reproduksjon

Hos jerv øker ungekullenes størrelse med smånagertilgangen (Myrberget & Sørungård 1979). Dette bekreftes av resultatene fra dette instituttprogrammet (**Kap 2.1**). Smånagere utgjør en betydelig del av næringen for jerv i sommerhalvåret. Det er ikke påvist liknende sammenheng mellom smånagerforekomst og kullstørrelse hos gaupe (Kvam 1990c). Hjortedyr utgjør en overveiende del av gaupas mattilgang i vinterhalvåret, mens smånagere antakelig er av betydning som bytte om sommeren (Birkeland & Myrberget 1980, men se også **Kap 3.3**).

Jerv, bjørn og gaupe opptrer ofte enkeltvis og deres sosiale organisering er antatt å være et resultat av hunndyrenes mattilgang (Sandell 1989). Alle tre har små ungekull: **Jerv**: 1-4, med et gjennomsnitt på 2,5 hvalper (Landa & Skogland 1989). **Bjørn**: 1-4, med gjennomsnitt på 2,4 (Det skandinaviske bjørneprosjektet). **Gaupe**: 2-3, gjennomsnittlig 2,8 unger (Kvam 1979a, 1991). Hos alle artene er hunnen alene om oppfostringen av ungene. Fordi størrelsen på leveområdet i hi-perioden er avgjørende for energiforbruk, dieinnsats og vern av avkom under oppfostringen, kan hamstrede energireserver være bedre enn lange, og hyppige næringsøk. Kroppslig lagring av fettreserver som sikrer reproduksjonen er en universell tilpasning hos klauvdyr, trekkfugl (spesielt gjess), og sjøpattedyr i klimatisk sett sterkt sesongvariable områder (Thomas 1990). Bjørnen følger samme mønster (Sørensen og Kvam 1984). Men slik kroppslig «hamstring» er ikke vanlig eller hensiktsmessig hos utpregede rovdyr som jerv og gaupe, som må innhente bytte ved løping.

Hos jerv, bjørn og gaupe minker størrelsen på leveområdet til hunner med unger i yngletiden (Bjårvall 1982, Banci & Harestad 1990, Haglund 1966, Sørensen og Kvam 1984, Wabakken og Maartmann 1994, se også **Kap 2.4, 3.7**). Reduksjonen av områdets størrelse kan være et resultat av energimessige kostnader i forbindelse med reproduksjonen. Forplantningen krever at hunnene hamstrer næring i nærheten av hiet (jerv) eller at de legger yngleplasser til næringsmessig sett rike områder (bjørn og gaupe). Bjørnebinner med årsunger opptrer imidlertid ofte i fattige områder i brunsttida. Ved å gjøre dette kan ungene redusere sjansen for predasjon (infanticid) fra hannbjørner.

1.2.4 Fjellreven, et sosialt rovdyr

Fjellreven er et lite rovdyr, og artens populasjonsdynamikk reflekterer svingningene i smånagerbestandene (**Kap 2.6, 2.7, 2.9**). Braestrup (1941) og Hersteinsson (1984) har begge påpekt sammenhengen mellom fluktuasjoner i næringsgrunnlaget og kullstørrelse hos fjellrev. I Canada varierer bestandsstørrelsen hos sekundære predatorer som fjellrev med caribou-bestandens (rein) størrelse (Hillis & Mallory 1989). Bakgrunnen for dette er endringer i bestandene av primære predatorer med utviklingen i caribou-bestanden. Hos oss er det ikke funnet belegg for at dynamikken i smånagerpopulasjonene påvirker fjellrevens arealbruk.

Fjellrevenes hitilknytning og hibruk bestemmes av konkurranse og mattilgang (**Kap 2.5, 2.6, 2.7, 2.9**). Ved stor bestandstetthet blir hitettheten høy. Det samme gjelder de energimessige kostna-

dene til hiforsvar (McNamara & Houston 1987). I år med næringsmangel blir det ledige arealer (åpninger) mellom de enkelte familiegruppens leveområder. Tilgangen til og konkurransen om hiplasser blir således en viktig populasjonsregulerende faktor.

Dagens atskilte fjellrevbestander kan opprinnelig ha vært knyttet sammen i en stor metapopulasjonsstruktur der det var utveksling av individer bestandene imellom. En årsak til at fjellreven ikke har økt i antall etter mer enn 60 års fredning, kan være at det sterke jakttrykket ved starten av vårt århundre førte til at arten forsvant fra mange fjellområder. Dermed har bestanden kommet under den terskelverdien som er nødvendig for at bestanden igjen skal øke (**Kap 2.6, 2.8, 2.9**).

Hos mange pattedyr opptrer kjønnsmodne individer innenfor territoriene til de reproduserende parene. Slike perifere dyr, eller «satellitdyr» kan fungere som «hjelpere» og er være indirekte tilknyttet reproduksjonen. Fjellrevens monogame, men fleksible paringsystem, der både hannen og andre kjønnsmodne individer opptrer i mindre familiegrupper, og flere tisper lever sammen i samme hi, kan svære en tilpasning til den sterkt varierende tilgangen på smågnagere (Moehlman 1979,1986, Hersteinsson 1984, Macdonald 1983, **Kap 2**).

1.2.5 Sosial organisering av rovdyrpopulasjoner

Følgende aspekter ved sosial organisering av rovdyrpopulasjoner er undersøkt:

- Sosial regulering hos jerv, gaupe og fjellrev
- Effekten av ressursbegrensning på utvandring og valg av reproduksjonsstrategier

I et polygamt reproduksjonssystem utvandrer hannene før de er kjønnsmodne, trolig på grunn av konkurranse fra voksne hanner (Greenwood 1980, Shields 1987). Kunnskap om rovdynenes atferd og konkurranse individene imellom er viktig for forvaltning av isolerte bestander, fordi oppdeling av populasjonene kan ha vidtrekkende genetiske konsekvenser (Peterson 1990, O'Brien et al. 1990). Kunnskap om utvandring av ungdyr er også av betydning for å forstå hvorfor og når rovdyr dreper sau og rein, og en nødvendig forutsetning for å komme fram til effektive forebyggende tiltak mot rovdyrskader.

Solitær yngleteatferd hos jerv og gaupe fører til konkurranse om attraktive leveområder. Unge kjønnsmodne hunner uten eget leveområde vil være utsatt for dominans, og må utvandre hvis de ikke klarer å overta et leveområde. Fordi avkommet ikke deltar i oppfostring av neste generasjon, slik som hos hundedyrene, må de utvandre. Vanligvis skjer dette før eller ved kjønnsmodning. Hos bjørn blir særlig unge binner værende lenge i moras leveområde, og etablerer seg i nærheten av mora når de blir kjønnsmodne.

Hos gaupe og bjørn er unger av kjente mødre blitt fulgt ved hjelp av radiosender til de etablerer et leveområde. Hos gaupa tar dette et og et halvt til to år, mens det hos bjørn kan ta fem år (**Kap 4.1, 4.2**). Denne typen studier er av grunnleggende

betydning både for den generelle forståelsen av de faktorer som virker under spredning av ungekull (Moehlmann 1989, Woolard & Harris 1990).

Forholdet mellom en predators hovedbyttedyr og alternative byttedyr står i et gitt forhold til byttedyrenes populasjonsstørrelse og populasjonsvekslinger (Erlinge 1987, Angelstam et al. 1984,1985). Rosenzweig & MacArthur (1963) har laget en modell som forutsier stabilitet i predator- byttedyr interaksjoner. Modellen har følgende forutsetninger:

- Rovdyrene har tilgang på alternative byttedyr
- Rovdyrene har lav fangsteffektivitet
- Rovdyrene er territoriale (ekskluderer artsfeller fra leveområdet)

For jerv, gaupe og bjørn er den første forutsetningen oppfylt både i forhold til ville byttedyr, sau og tamrein. Den andre forutsetningen oppfylles for jerv i forhold til rein og for bjørn i forhold til elg, men ikke for gaupe i forhold til rein og rådyr. Den tredje forutsetningen er ikke oppfylt for noen av artene. Det er derfor mulig at man ikke kan vente stabilitet i forholdet mellom de store rovdynene og sau og rein.

Tilgangen på mat er begrensende for kullstørrelse hos jerv, som produserer flest avkom i toppår for småvilt (Landa et al. 1997, Myrberget & Sørungård 1979) (**Kap 2.1**). Tilsvarende samsvar er ikke funnet hos gaupe (Kvam 1990), som har vist seg å skifte byttedyrart når den primære byttedyrarten i distriktet kommer under et visst nivå (switching) (Murdoch og Oaten 1975, Kvam in press) (**Kap 3.12**). Forvaltningsmessig er det viktig å fastslå i hvilken grad sau er et alternativt byttedyr for jerv, bjørn og gaupe om sommeren. Det er ikke funnet belegg for at jerv aktivt oppsøker sau. (**Kap 2.1**).

Hos gaupe og bjørn er det store individuelle forskjeller i byttedyrvalg. Enkelte individer oppsøker sauekonsentrasjoner, mens andre holder seg borte fra slike. Generelt synes predasjon på sau å forekomme tilfeldig ved at sauen oppholder seg i samme område som rovdynene (**Kap 3.1, 3.4, 3.6, 3.7, 3.8, 3.9, 3.10**). I dårlige år kan sau være et alternativt byttedyr for hunngauper med unger under oppfostring. Med dagens høye tetthet av sau kan det være enkelt for en del hunngauper å fø fram ungene sine, og dette har antakelig vært viktig for gaupas sterke ekspansjon i senere år (**Kap 3.12**). Sau bør imidlertid ikke anses som en naturlig byttedyrart for gaupa. Gaupeungene er ikke med mora på jakt før sauen er i hus om høsten. Derfor omfattes ikke jakt på sau den lærdommen ungene får fra mora. Rein er derimot tilgjengelig når gaupeungene starter sin jakt-trening i november (**Kap 3.12**).

Bjørn trenger ikke sau som en del av sin næring for å greie seg i Norge i dag. Når sau finnes, er den imidlertid et lett bytte, og foretrekkes framfor bær til oppbygging av fettlager til neste overvintring (**Kap 4.3**).

1.2.6 Effekter av næringsbegrensning og predasjon

Følgende aspekter ved næringsbegrensning og predasjon er undersøkt:

- Størrelse og vitalitet hos sau og tamrein som slippes i områder med store rovdyr
- Tapsårsaker for sau og rein på beite
- Dødsårsaker og dødsfrekvens i forhold til byttedyrenes alder, kondisjon og vitalitet
- Sammenliknende undersøkelser av dødsårsaker hos sau og rein i områder med ulik forekomst av rovdyr
- Betydningen av tetthetsavhengig predasjon og næringsbegrensning for villrein
- Predasjon er studert ved hjelp av sporing av rovdyr med radiosendere og undersøkelse av kadaverfunn
- Mageinnhold hos skutte rovdyr
- Bjørnens næring i tilgrensende områder med og uten sau

Matbegrensning og rovdyr anses som de to viktigste faktorene for regulering av populasjoner av herbivore (planteetende) dyr (Skogland 1985, 1988, 1989, 1990a, 1991, Sinclair 1989). Tetthetsavhengig matbegrensning kan regulere villreinstammer, mens rovdyrenes bestandsregulerende betydning for klauvdyr er dårlig dokumentert (Skogland 1991). Arealmessig og sesongmessig variasjon i habitatbruk kan imidlertid tidvis beskytte bytteartene mot predasjon.

De fleste studier av predasjon på klauvdyr har prøvd å påvise populasjonsregulering ved å manipulere med rovdyrstammen (Sinclair 1989). Ingen studier på rovdyr og klauvdyrstammer har imidlertid pågått over lang nok tid til at slik regulering er påvist.

For tamrein og sau er rovdyrs overskuddsdrøpning et stort problem (Kruuk 1972, Curio 1976). Mange ville klauvdyr kan ha unngått dette ved å trekke vekk fra predatorer gjennom naturlige, sesongmessige vandringer. Menneskeskapte hindringer har mange steder stoppet slike sesongvandringer, og økt predasjonsfaren for disse. Studier av de største, migratoriske, ville klauvdyrstammer i verden i dag, slik som George River caribou-stammen i Canada, gnu-stammen i Serengeti, Tanzania og antiloper i Sudan har vist at det er migrasjoner som gjør at de distanserer rovdyrene og reduserer predasjonsfaren under reproduksjonen (Sinclair et al 1985, Fryxell 1987, Fryxell et al 1988, Messier et al. 1988, Dublin et al. 1990).

Det er en viss sammenheng mellom rovdyrs predasjon, byttedyrenes antipredator atferd (f.eks. årvåkenhet og flokkstørrelse), deres kondisjon, læring og genetikk. Tap av tamrein forårsaket av rovdyr kan skyldes nedsatt antipredator atferd, endret flokkstruktur og nedsatt varslings/årvåkenhet hos domestiserte dyr. De samme prinsippene gjelder for sau som gjennom mange generasjoner har vært avlet med hensyn på andre faktorer enn antipredator-atferd (Jobman 1972). Predasjonstrykket fra store rovdyr har sannsynligvis vært viktig for utvikling av byttearters og predatorers arealkrav, oppførselsmønster og sosial organisering hos både predatorer og byttedyr. Dette blir gjerne omtalt som et rustningskappløp eller våpenkappløp mellom de to (Edmunds 1974). For sau og tamrein har mennesket grepet inn i

dette kappløpet og påvirket utviklingen i andre retninger enn det som er viktig for å unngå predasjon i naturen.

1.3 Enkeltprosjektene

1.3.1 Høgfjellsøkologiprojektet

Den norske faunaen særpreges av de alpine områdene som også demonstrerer nærheten til arktis. Fjellområdene i Norge har gjennomgått betydelige endringer i løpet av de siste hundre årene. Utbygging av veinett, kraftutbygging og endrete bruksmønstre sammen med at enkeltarter, deriblant de store rovdyrene er blitt mer eller mindre utryddet, er viktige eksempler på dette. Målsettingen med høgfjellsøkologiprojektet var å studere tre av de opprinnelige artene i fjellet, villrein, jerv og fjellrev. Man ville studere hvordan artene påvirker hverandre, og hvilke faktorer som er viktige for deres langsiktige overlevelse.

Villrein er planteeter, fjellrev og jerv er kjøtteter, og de har tilpasset seg sitt naturgrunnlag på ulike måter. Alle tre har imidlertid status som sårbare; villrein på grunn av sin tilpasning til et seintvoksende beitegrunnlag, jerv og fjellrev på grunn av tidligere overbeskatning. Villreinen var også i en periode under sterk overbeskatning og har vært fredet i to perioder i dette århundret. I dag forvaltes villrein i 26 forskjellige villreinområder, hvorav bestanden rundt Dovrefjell (Rondane, Knutshø og Snøhetta) regnes for å være av den mest opprinnelige fjellreinen. Forvaltningen av villrein har i dag en overordnet målsetting om høsting som bidrar til å holde bestandene på et nivå som hindrer overbeiting, og som tillater en tilnærmet naturlig kjønns- og alderssammensetning. Jerv og fjellrev er fredet og regnes som sårbare eller direkte truet av utrydding i Skandinavia. Jerven ble fredet i 1973 i Sør-Norge og totalfredning ble innført i hele landet i 1982. Arten har etter dette klart å rekolonisere enkelte fjellområder i Sør-Norge, men den er fortsatt sterkt utsatt på grunn av skader på bufe. Fjellreven er fortsatt fåtallig, og har forsvunnet fra mange fjellområder til tross for fredning allerede i 1930.

Utfordringene som forvaltningen har vedrørende villrein, jerv og fjellrev gjelder spesielt artenes forhold til sine viktigste matkilder: Villreinen står i fare for å overbeite sine vinterbeiter. Jerv og fjellrev er prisgitt sine viktigste byttedyr: For jervens del skyldes dette i hovedsak konfliktene knyttet til skader på bufe. Fjellreven derimot, har høy sårbarhet på grunn av sin tilpasning til smågnager-svingningene og sterke bestandsoppdeling på grunn av jakt ved starten av dette århundret. De tre artene representerer ulike økologiske tilpasninger som krever ulike forvaltningsløsninger. De demonstrerer mange av de utfordringene man står ovenfor i forhold til bevaring av biologisk mangfold og de siste restene av den opprinnelige fjellfaunaen.

1.3.2 Rovdyrprosjektene i Nord-Trøndelag

Rovdyrprosjektene i Nord-Trøndelag ble initiert av Fylkesmannen i Nord-Trøndelag, Reindriftskontoret i Nord-Trøndelag og organisasjoner innen saue- og reinnæringen i fylket. Man ønsket å kvantifisere predasjonsproblemet og skaffe ny kunnskap om rovdyrenes økologi, for å legge grunnlaget for en bedre rovdyr-

forvaltning. Prosjektene ble igangsatt i 1992. Data fra et tilgrensende prosjekt «Bjørnens forhold til sau på beite» har vært tilgjengelig for prosjektet, selvom dette ble gjennomført utenfor rammen av instituttprogrammet. I dette delprosjektet fulgte man bjørner i grensestrøkene ved Lierne mot Sverige der mortalitetssendere var påmontert sau på beite.

1.3.2.1 Gaupas økologi

Utvikling av metodikk for telemetri på gaupe ble gjennomført i 1987-1988. 1992 var planleggingsår før feltarbeidet startet i 1993. Hovedmålet var å forstå hvilke faktorer det er som er viktige for kvaliteten på artens leveområder, sosiale reguleringsmekanismer og næringsvalg. Ny kunnskap om artens biologi skal danne grunnlag for å sikre overlevelse og holde skader på husdyr og tamrein nede.

1.3.2.2 Rovdyrpredasjon på sau og tamrein

Prosjektet kartla, ved hjelp av telemetri, variasjon i dødelighet hos tamdyr i forhold til forekomst av store rovdyr. Såkalte «mortalitetssendere» som gir signal når dyret har vært i absolutt ro i to timer, gir mulighet for å finne byttedyrene kort tid etter at de er drept. De gir et godt utgangspunkt for å fastslå dødsårsaken til dyret. Prosjektet, som undersøkte tap av sau i et bjørneområde, startet i Lierne i 1992. Fra 1995 ble mortalitetssenderne flyttet over på rein i vestre Namdal reinbeitedistrikt, idet man endret fokus fra bjørn-sau til gaupe-rein.

1.3.3 Det skandinaviske bjørneprosjektet

Det skandinaviske bjørneprosjektet begynte i 1984 i Norrbotten, Sverige. I 1985 startet også feltarbeid i et sørlig studieområde i Kopparbergs län. Arbeid har pågått i begge områder siden, med en utvidelse mot vest til Hedmark i 1987, da Norge kom med i prosjektet gjennom skandinavisk samarbeid.

Prosjektet er basert på radiomerking av bjørn. Det er satt radiosendere på 190 bjørner, hvilket gjør at dette er ett av de største telemetriprosjektene med bjørn i verden. Prosjektets langsiktighet har vært avgjørende for gjennomføringen, idet det har vært mulig å følge mødre, avkom og barnebarn over lang tid.

Prosjektets hovedmål har endret med gjennomføringen etter ønske fra myndigheter og bidragsgivere, selvom følgende felter har vært sentrale gjennom hele prosjektperioden: overlevelse, forplantning, spredning, og arealbruk. Det arbeides videre med predasjon på elg og sau, bestandsstørrelse og vekst, fare for mennesker, næringsøkologi, levedyktighet, populasjonsgenetikk og sosial organisering. Prosjektets resultater har hatt stor betydning for bjørneforvaltningen av bjørn i Sverige og Norge.

Tor Kvam

2

Høgfjellsøkologiprojektet

Høgfjellsøkologiprojektet er en videreføring av Terje Skoglands arbeid med villrein og dens naturgrunnlag, og starten av arbeidet kan spores tilbake til 1970-tallet. Studier av jerv kom i gang i Snøhettaområdet i 1979, og fjellrevstudier ble satt i gang i 1988.

Villrein er planteeter, fjellrev og jerv er kjøttetere, og de har tilpasset seg sitt naturgrunnlag på ulike måter. Alle tre har imidlertid status som sårbare; villrein på grunn av sin tilpasning til et seintvoksende beitegrunnlag, jerv og fjellrev på grunn av tidligere overbeskatning.

Fjellområdene i Norge har gjennomgått betydelige endringer i løpet av de siste hundre årene. Utbygging av veinett, kraftutbygging og endrete bruksmønstre sammen med at enkeltarter, deriblant de store rovdyrene er blitt mer eller mindre utryddet, er viktige eksempler på dette. Målsettingen med høgfjellsøkologiprojektet var å studere tre av de opprinnelige artene i fjellet, villrein, jerv og fjellrev. Man ville studere hvordan artene påvirker hverandre, og hvilke faktorer som er viktige for deres langsiktige overlevelse.

Resultatene som er oppnådd, er blitt tatt i bruk av forvaltningen før de er blitt publisert. Store deler av arbeidet er videreført i NINAs instituttprogram "Høsting av bærekraftige bestander" i perioden 1996–1999.



2.1

Jerven og dens byttedyr i snøhettaområdet

A. Landa, O. Strand, J.E. Swenson, P. Jordhøy og
T. Skogland

Etter fravær på mer enn 50 år reetablerte jerven seg i Snøhettaområdet 1976-79. Dette er det sørligste området med jerv og det eneste området hvor jerv samspiller med vill fjellrein i Vest-Europa. Forekomst av smågnagere er viktig for jervens reproduksjonssuksess. Selv om villrein er viktig føde for jerv om vinteren, er den ingen dyktig reinjeger og bare i liten grad blir villreinstammen påvirket av jerv ved dagens tettheter. Den dreper mange sauer, men sau er lite viktig som mat. En del av jervens predasjon på sau er overskuddsdreping.

2.1.1 Innledning

Jerven er det største mårdyret på land og blir sett på som ett av fire store rovdyr i Skandinavia. De andre tre er bjørn, ulv og gaupe. De store rovdyrene har tradisjonelt blitt betraktet som en plage fordi de dreper husdyr og tamrein og konkurrerer med mennesket om jaktbare hjortedyr. Jaktstatistikker over utbetalte fellingspremier fra staten viser en dramatisk nedgang for alle store rovdyr over mer enn ett århundre inntil fredningen på 1970 og 80-tallet. Ulv og bjørn er nærmest utryddet (Sørensen et al. 1986, Swenson et al. 1995) og har så langt ikke fått reetablere seg.

Jerven fantes inntil begynnelsen av dette århundret i skog og fjellområder til Sørlandet (Johnsen 1928), og Värmland i Sverige (Lönnberg 1936). Arten ble totalfredet i Sverige i 1968 og i Sør-Norge i 1973. I Nord-Norge ble den fredet i yngletida fra 1975 og totalfredet i hele landet fra 1982. Fredningen var nødvendig fordi jerven da var fåtallig og i fare for utryddelse (Myrberget & Sørungård 1975, Ahlén 1977). Populasjonen har økt siden fredningen (Heggberget & Myrberget 1980, Ahlén 1981, Landa & Skogland 1995). I dag finnes jerven først og fremst i skog- og fjellområder i de nordlige delene av Norge og Sverige.

Hos klauvdyr er dødeligheten høyest blant kalver og gamle dyr (Caughley 1966). Nylig ble det vist at rovdyrpredasjon kan påvirke klauvdyrbestanders alderssammensetning (Van Ballenberghe 1987). Predasjon kan påvirke overlevelsesrater hos kalver (Bergerud & Ballard 1988, Larsen et al. 1989) og gamle individer (Peterson et al. 1984). Jervens jakt på villrein er lite undersøkt og så langt er det bare vist til noen isolerte tilfeller i Snøhettaområdet, der den foreløpige konklusjonen er at jerven selektivt har drept typisk gamle reinsdyrsimler i dårlig kondisjon (Skogland 1989, Skogland et al. 1991, Skogland 1994). Ellers har jerven utviklet seg til åtselspiser på store klauvdyr (Haglund 1966), og utbredelsen sammenfaller med tamrein og villrein, som er antatt å være dens viktigste matressurs om vinteren (Pulliainen 1968, 1988, Myhre & Myrberget 1975, Semenov-Tyan-Shanskij 1987).

Jerven har også evnen til å utnytte andre byttedyr. Hare, rype og smågnagere er alle viktig føde (Pulliainen 1968, Myhre & Myrberget 1975, Myrberget & Sørungård 1979, Magoun 1987). Jerven er forholdsvis liten og store dyr tas hovedsakelig som åtsler (Magoun 1987). Jerven dreper imidlertid mye tamrein (Björvall et al. 1990) og sau på sommerbeite (Olstad 1945, Myrberget & Grotnes 1969, Kvam et al. 1988, Mortensen 1995, Børset 1995).

Hovedformålet ved denne undersøkelsen var å undersøke betydningen av smågnagere, reinsdyr og sau som byttedyr for jerven. Videre testet vi hypotesen om at jerv påvirker villreinstammen i Snøhetta-området ved selektivt å drepe kalver og gamle individer.



Foto: Arild Landa

2.1.2 Materiale og metoder

2.1.2.1 Jerv og byttedyr

Jervestammen har blitt talt ni ganger siden 1979 basert på sporinger på snø (Kvam 1979b, 1980, Kvam & Sørensen 1981, 1983, Overskaug et al. 1986, Sørensen & Kvam 1986, Røskaft 1988, Landa & Skogland 1989, Loen 1991). Etter 1990 har tellingene blitt støttet med data fra jerver med radiosendere i området. Alle synsobservasjoner av jervens jakt eller åtselspising ble samlet inn, og når reinsdyr ble drept av jerv samlet vi kjever og aldersbestemte reinen fra tennene (Grue & Jensen 1979).

Alle jervehi og observasjoner av hunner med unger, eller unger aleine i perioden mai til september har blitt registrert årlig siden 1979, da den første hiaktiviteten ble registrert. Alle observasjoner fra publikum (ikke vitenskapelig personell) ble vurdert ved at vedkommende ble intervjuet. For å studere mulige effekter av reinsdyr på jerv testet vi om det var noen sammenhenger mellom antall reinsdyr, antall jerver og jervens registrerte reproduksjon. For å finne eventuelle effekter av lagrede rester (rester fra reinsjakt) på jerv, testet vi om det var noen sammenheng mellom antall reinsdyr skutt om høsten og antall jerv og registrert jervevngling påfølgende vinter.

En indeks for smågnagerforekomsten ble funnet ved å evaluere feltobservasjoner utført av fjelloppsynsmenn og vitenskapelig personell ved en subjektiv vurdering av forekomst lemen, fjellvåk, jordugle, myrhauk og tårnfalk. Fra 1991 har denne indeksen blitt støttet med data fra det terrestriske overvåknings programmet (TOV) som inkluderer et felt sentralt i Snøhettaområdet (Kålås et al. 1995). Denne indeksen, gitt fra 1 (lavest) til 3 (høyest), ble testet mot antall registrerte jervehi og registrert antall jervunger sett i perioden mai-september hvert år mellom 1979 og 1995.

2.1.2.2 Diett hos jerv i hiperperioden

For å estimere effekten av variasjon i forekomst av smågnagere på jervens reproduksjon og samtidig kontrollere for potensielle effekter av tidligere reproduksjoner på antall unger produsert i et bestemt år, benyttet vi følgende autoregressjons-modell

$$[1] \quad X_t = aX_{t-1} + by_t + c_t + \varepsilon_t$$

(Box et al. 1994) der X_t er antall unger fra hvert hi/år, og y_t er smågager indeksen, i er hi nummer A, B,...I og a , b , og c_t er parametre. Dette fjerner mulig avhengighet mellom påfølgende år i X_t . Lang tids gjennomsnitt i ungeantall ble representert ved c_t i hi i . Vi testet også for effekter av tidligere reproduksjoner X_{t-1} og effekter av andre variabler (hjordedyr). Variabler ble fjernet fra modellen når $p > 0.10$. Modellen antar at slumpmessig endring ε i antall unger mellom påfølgende år i antall unger mellom påfølgende år er normalfordelte, hvilket er diskutabelt for adskilte data som disse. I tilfeller der data fra et tidligere år manglet, antok vi at ingen reproduksjon hadde skjedd. Noen jervtisper var aktive på hi uten at de produserte unger. Autoregressjonsmodellen tilsvarende [1] ble benyttet for å teste for mulige effekter av reinsdyr på antall aktive hi og i tillegg antall jerver. Vi benyttet samme tilnærming som over med antall jerver og antall aktive hi respektive som X_t på smågnager indeksen, reinsdyr vinterpopulasjon, og antall skutte (høstede) reinsdyr. Fordi reinsdyrjakta utøves om høsten og derfor trolig er mest viktig for jerv-

ven som lagrede ressurser (slakteavfall), benyttet vi reinsjakt data fra høsten året før hiperperioden og resultat fra jervtelling som variabel i [1].

I juni, etter at hiene var forlatt av jervetispa og hennes overlevende unger, samlet vi inn hiskitt og rester av byttedyr fra alle registrerte hi i området. Ekskrementene ble analysert etter en frekvensforekomst-metode (Myhre og Myrberget 1975) og frekvensforekomst av identifiserbare bein, hår eller fjær ble klassifisert som enten reinsdyr, smågnagere, fugl, sau eller hare. Medianverdiene av prosentforekomst av smågnagere fra innsamlende hi ble plottet mot smågnagerindeksen.

2.1.2.3 Villrein og betydning av jerv

Snøhetta villreinområde i Sør-Norge har vært rekolonisert av jerv siden ca. 1979 (Kvam 1980). Med unntak av spredte forekomster av gaupe langs hoveddalførene rundt Snøhettaområdet er jerven det eneste store rovdyret i dette området. Dette er også det eneste gjenværende området hvor jerv lever sammen med villfjellrein i Skandinavia. Vi sammenlignet aldersfordeling og kalveproduksjon hos villrein i dette området hvor jerv finnes og et lignende område lengre sør uten jerv (Hardangervidda). Villreinstammene på Hardangervidda og Snøhetta har hatt en parallell utvikling de siste 30 åra. Begge bestandene overbeitet kraftig på sekstitallet, og en mindre overbeiting fulgte i begge områdene i første del av åttitallet. I begge områder har gamle reinsdyr slitte tenner og derfor redusert mattilgang noe som er beskrevet i detalj av Skogland (1985, 1989 og 1990). Kalvetilveksten har blitt fulgt ved årlige tellinger fra 20 juni - 20 juli fra 1979 - 1995 ved å estimere kalv/100 simle 1 år og eldre (Skogland 1985). Kalvetilveksten ble funnet ved hjelp av foto som ble tatt fra småfly eller helikopter (Skogland 1985, Jordhøy et al. 1996). Aldersfordeling ble funnet ved å bestemme alder fra tenner i reinkjeve som ble samlet inn fra Snøhetta i 1982 og fra begge områder i 1983, 1984, 1986 og 1991. Vi antok at jegerne valgte likt blant simler i begge områdene og testet om eldre simler var mindre forekommende i Snøhetta-stammen enn i Hardangervidda-stammen. Vi testet også om kalveproduksjonen varierte mellom de to villreinstammene på en måte som kunne indikere at jerv drepte mange nyfødte kalver.

2.1.3 Resultater

2.1.3.1 Bestandsutvikling hos jerv

Det finnes få rapporter om jerv i fra Snøhettaområdet fra midten av dette århundret (Olstad 1945). Nisja (1932) skrev en serie artikler om jakt i Snøhetta villreinområde og fastslo at jerven var utryddet fra området ved begynnelsen av dette århundret. Likevel ble det skutt to voksne hannjerver på 1950-tallet. Disse var mest trolig streifdyr, og det finnes ingen dokumentasjon på fast tilhold av jerv i området mellom 1900 og 1978. I 1976-78 viste økt antall observasjoner av jerv og en oppstart av jerveskade på sau, at jerven var i ferd med å reetablere seg fra øst i Rondane og Knutshømrådet. I 1979 ble de to første jervehiene registrert i Snøhettaområdet. Reetableringen av jerv i Snøhettaområdet skapte konflikt med saueholdet og fra 1979 og fram til 1988 ble 10 jerver lovlig avlivet. Fire av disse var gravide eller hunner som låg i hi og en kan regne en avgang av minimum av 6 jervunger i tillegg til det legale uttaket. Det finnes offisielle rapporter om tre illegale uttak, en i 1980 og to i 1990 og vi har i tillegg verifiserte

opplysninger om ett illegalt uttak i 1985 og ett i 1992. På tross av legale og illegale uttak har jervestammen vært relativt stabil gjennom hele undersøkelsesperioden. I dag er dette området det sørligste der jerv regelmessig reproducerer i Europa. Talt antall jerv, hi, suksessfulle ynglinger og antall unger er presentert i **tabell 2.1.1**. I det jervfrie området vi sammenligner med (Hardangervidda villreinområde), ble jerv sist rapportert å reproducere regelmessig ved begynnelsen av dette århundret (Johnsen 1928).

2.1.3.2 Små pattedyr

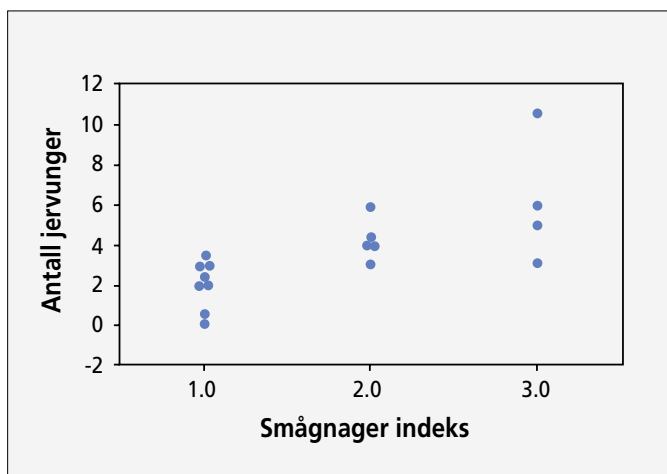
I studieperioden registrerte vi 48 hi med aktive tisper. Disse var lokalisert på 9 geografisk adskilte og jevnt fordelte lokaliteter i studieområdet. Den oftest benyttede hilokaliteten produserte et gjennomsnitt pr år på 1,35 unger over 17 år, mens den minst produktive hilokaliteten bare ble brukt en gang og produserte 0

unger. Et maksimum av 4 aktive hi ble observert i et gitt år. Suksessfull reproduksjon hos jerv i et gitt år var påvirket av hilokalitet, mens antall unger produsert foregående år ikke viste noen påvirkning, og som derfor ble tatt ut av modellen. Likevel, smågnagerindeksen var positivt korrelert til antall overlevende jervvalper (**tabell 2.1.2, figur 2.1.1**). Smågnagerindeksen var imidlertid ikke positivt korrelert med antall jerver eller antall aktive hi. Frekvensen av smågnagere, veid av antall ekskrementer fra hvert hi, var i gjennomsnitt 34 %, men var høyere i hi med overlevende unger (51%) enn hi som ikke produserte unger (15%). Frekvensen av smågnagere i ekskrementer var også positivt korrelert med smågnagerindeksen (**figur 2.1.2**).

Hare var en betydelig del av jervens diet i hiperioden og forekom i 24 % av ekskrementene. Forekomsten av hare i ekskrementer var relativt stabil blant hiene (**tabell 2.1.2**), og vi fant ingen korrelasjon til det årlige antall aktive hi, eller antall overlevende unger.

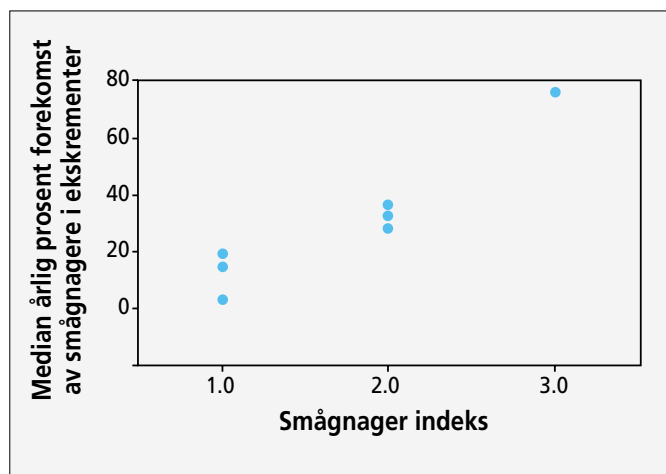
Tabell 2.1.1. År og registrert antall jerv, hi, suksessfulle ynglinger, antall unger i mai-september, legale og illegalt avlivede jerver og naturlig dødelighet i Snøhettaområdet. - Year and recorded number of wolverines, recorded number of dens, number of successful breeding attempts, number of cubs, legally and illegally killed wolverines and recorded natural mortality of wolverines in Snøhetta area.

År	Antall jerv	Antall hi	Ynglinger med suksess	Antall registrerte jerv unger	Antall legalt og illegalt drepte jerv	Registrert naturlig dødelighet	Smågnager indeks
1979	7	2	0	0	0	0	1
1980	-	2	2	4	1 med ukjent kjønn og alder, + 1 hann på 10 mnd	0	2
1981	12	3	3	5	1 hunn på 34 mnd, prepartum, + 1 hann på 10 mnd.	0	3
1982	-	3	2	3	0	0	1
1983	-	2	2	3	1 hunn på 35 mnd.	0	1
1984	14	3	0	0	1 hunn på 46 mnd., postpartum, + 1 hunn på 35 mnd.	hann, 36 mnd.	1
1985	9	3	2	3	1 hunn på 23 mnd., postpartum, + 1 voksen hunn	0	3
1986	-	2	2	4	1 hunn på 11 mnd. + 1 hunn på 66 mnd., postpartum	0	2
1987	11	4	2	2	1 hann på 6 mnd.	0	1
1988	-	3	3	6	0	hann, 28 mnd.	3
1989	12	4	4	11	0	0	3
1990	-	3	1	2	1 hann med ukjent alder, + 1 med ukjent kjønn og alder	0	1
1991	16	2	2	4	0	0	2
1992	12	2	2	6	1 med ukjent kjønn og alder	0	2
1993	-	3	2	3	0	0	1
1994	-	3	1	2	0	1 unge, 2 mnd.	1
1995	17	4	2	4	0	2 unger, < 3 mnd.	2



Figur 2.1.1

Sammenhengen mellom smågnagerindeks om sommeren og antall registrerte jervunger i Snøhettaområdet i perioden mai - september, 1979-1995. - The relationship between summer small mammal abundance and number of surviving wolverine cubs in Snøhetta in May - September, 1979-1995.



Figur 2.1.2

Sammenhengen mellom smågnagerindeks om sommeren og median frekvensforekomst av smågnagere i ekskrementer samlet i hi. - The relationship between summer small mammal abundance and median frequency occurrence of small rodents in scats collected at dens.

Tabell 2.1.2. Resultater av autoregressjonsmodellen, hvor det er kontrollert for effekt av tidligere reproduksjoner på antall unger produsert i de enkelte år og gjennomsnittlig forskjell i unger mellom hi (A-I). - Results of the autoregression model, controlling for effects of previous reproductions on number of cubs produced in a particular year and average difference in cub numbers between dens (A-I). (LR statistics for type 3 analysis).

Parameter	d.f.	Estimat	Std Err	F	Pr>F
Intersept	1	-1.6019	1.1046		
b (Smågnager indeks)	(1, 37)	0.5904	0.1411	17.51	0.0002
c _A (Gj.snitt i hi A)	(8, 37)	1.6645	0.8512	3.00	0.0106
c _B	1	0.5085	0.8668		
c _C	1	1.2509	0.8634		
c _D	1	1.4652	0.9149		
c _E	1	0.8033	0.8822		
c _F	1	0.2919	1.1387		
c _G	1	0.0420	0.8774		
c _H	1	1.7076	1.0047		
c _I	0	0	0		
Reinsdyr vinterpopulasjon	(1, 37)	0.0004	0.0003	1.75	0.19

2.1.3.3 Villrein

Vinterstammen av villrein i Snøhettaområdet ble redusert ved jakt fra 3200 dyr i 1981 til ca 2100 dyr i 1984 og har ved jakt blitt holdt på ca 2000 vinterdyr siden da. Jervestammen økte fra ca. 7 individer i 1979 til 14 i 1984, men minket året etter, og har variert mellom 11 og 17 individer siden 1987. Et vintergjennomsnitt har vært en jerv pr. 170 reinsdyr. Vi fant ingen positiv sammenheng mellom reinsdyr vinterpopulasjon og antall jerv, eller mellom reinsdyr vinterpopulasjon og registrert antall aktive jervehi.

Antallet reinsdyr skutt under jakta om høsten var ikke positivt korrelert med jervens antall, eller med antall overlevende jervval-

per, og heller ikke med antall aktive jervehi. De 5 jervdrepte reinsdyra vi fant var simler mellom 11 og 14 år gamle og hadde alle nedslitte tenner (Skogland 1988).

Byttedyrrester som ble samlet inn fra jervehi (dvs. fra februar til mai) var i hovedsak fra reinsdyr, (inkludert kalver). Gjennomsnittlig forekomst av rein veid av antall møkkprøver fra hvert hi viste at rein forekom i 86% av 347 analyserte møkkprøver (fra 12 hi). Vi fant også forekomst av elg, hjort og rådyr, (**Tabell 2.1.3**).

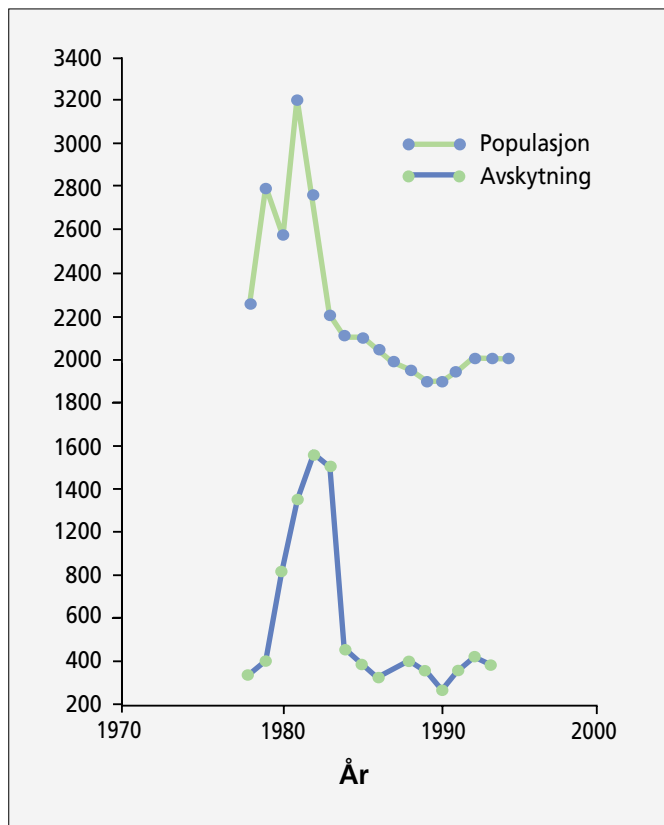
2.1.3.4 Jerv og dens betydning som jeger på villrein

Det var ingen statistisk forskjell mellom kalveproduksjon i Snøhetta villrein-område (gjennomsnitt 38.6 kalv/100 simle ett år og eldre) og kontrollpopulasjonen på Hardangervidda (gjennomsnitt 40.2 kalver/100 simle ett år og eldre). Det gjennomsnittlige jaktuttaket var 49% av utstedte fellingsløyver i Snøhettaområdet og 46% på Hardangervidda, noe som indikerte at det ikke var noen store forskjeller i jegernes mulighet til å oppnå kvoten. Kalvereproduksjon hos villrein var negativt korrelert med antall registrerte hi, men ikke med registrert antall overlevende unger.

Villreinårsklassene mellom 2 og 7 år og eldre i Snøhettaområdet hadde i gjennomsnitt mindre tannslitasje (7.7mm) enn villrein på Hardangervidda (6.9mm). Grad av tannslitasje med alder var likevel ikke forskjellig mellom de to populasjonene. Begge villrein-stammene hadde nylig vært gjennom perioder med høye antall og påfølgende overbeiting av vinterbeiter (Figur 2.1.3, 2.1.4). Det var forskjeller mellom simlenes aldersfordeling mellom de to områdene. I Snøhettaområdet var bare 1.2% av de eldre simlene 10 år eller eldre, noe som var signifikant færre enn de 3% funnet i Hardangerviddaområdet. De fem jervdrepte reinsdyrene vi fant var mellom 11 og 14 år og hadde nedslitte tenner.

2.1.3.5 Sautetap

Tilsyn i beiteområdene har medført at mellom 10 og 20% av savnede sauer blir funnet. Av disse står jervpredasjon for 50-80% av dødsårsakene (Børset 1995, Mortensen 1995). Dette betyr at mellom 800 og 1600 lam blir drept årlig av 11 - 17 jerver. Økt antall sau på beite forklarer økte tap i området (Figur 2.1.5). Sautetapene synes ikke å ha noen effekt på jervens reproduksjon. Det var heller ingen statistisk målbar sammenheng mellom smågnagerindeksen og tapsprosent hos søyer eller lam i Snøhetta (Figur 2.1.6a,b) som indikerte at det ikke ble drept mer sau når det var lite smågnagere i leveområdet til jerven. Forekomst av sau i jervens ekskrementer fra hi var i gjennomsnitt 13% i 12 undersøkte hi. Rester av storfe ble også funnet.



Figur 2.1.3

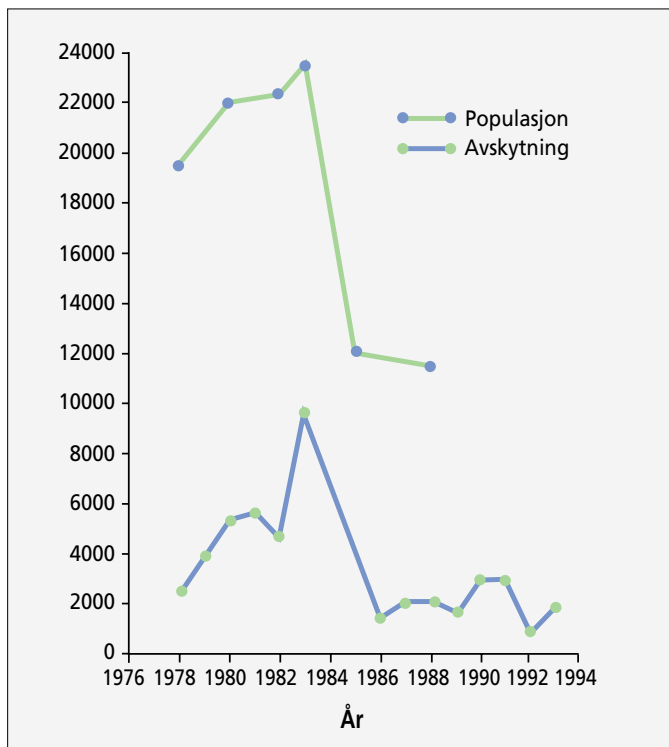
Vinterpopulasjon og antall skutte reinsdyr i perioden 1978-1994 i Snøhettaområdet. - Winter population and number of hunter-killed reindeer during 1978-1994 in the Snøhetta area.

Tabell 2.1.3. Prosentvis forekomst av forskjellige byttedyr funnet i innsamlede ekskrementer fra registrerte hi i perioden 1989-1995. - Per cent occurrence of different prey as revealed by analysis of scats collected at den sites during 1989-1995.

Hi	År	N	Villrein	Smågnagere	Hare	Sau	Fugl	Annet/Merknader
A	1989	22	100	86	14	0	10	3 unger
C	1989	21	100	60	23	14	0	3 unger
E	1989	30	100	78	30	07	0	2 unger
C	1990	33	91	15	32	12	0	2 unger
B	1990	33	100	21	18	0	3	Ikke sett med unger ^a
D	1990	12	85	0	15	0	0	Ikke sett med unger ^a
E	1991	33	36	33	33	18	15	2 unger
E	1992	36	100	38	46	0	0	2 unger
F	1993	33	83	0	0	36	0	Ikke sett med unger ^a
E	1994	33	63	18	48	33	0	Ikke sett med unger ^{ab}
E	1995	31	68	45	29	13	0	Ikke sett med unger ^a
D	1995	30	83	10	0	17	0	En unge som døde i juni

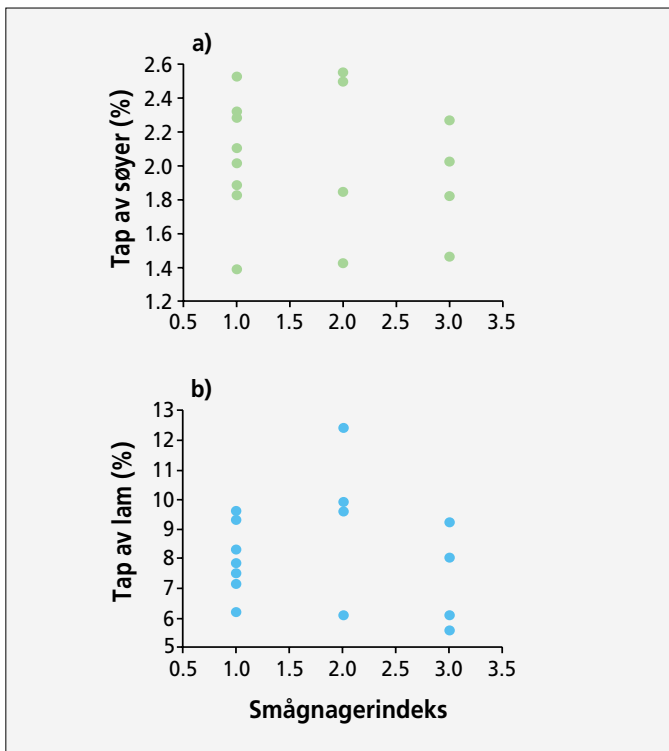
^a Perioden mai-september.

^b Hadde min. en unge som ble funnet død og delvis oppspist i hiet.



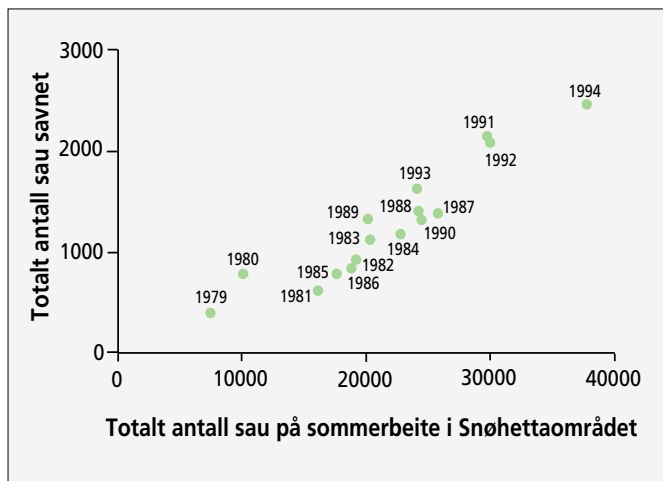
Figur 2.1.4

Sommerpopulasjon og antall skutte reinsdyr på Hardangervidda i perioden 1978-1994. - Summer population and number of hunter-killed reindeer during 1978-1994 in the Hardangervidda plateau.



Figur 2.1.6

Sammenheng mellom smågnagerindeks og prosenttapet av sau på beite i Snøhetta 1979-1995; a) søyer, b) lam. - The relationship between summer small mammal abundance and percentage sheep loss; a) ewes, b) lambs.



Figur 2.1.5

Sammenhengen mellom antall sau på beite og tap. - The relationship between number of sheep on summer pasture and sheep lost.

2.1.4 Diskusjon

Dagens jervestamme i Snøhettaområdet etablerte seg i tidsrommet 1976-79. Stammen har variert mellom 9 og 17 individer siden da, med en svak økning de siste årene. Jerv har økende kullstørrelse med alder, mens frekvensen mellom kullene avtar med alder (Banci & Harestad 1988). Antall unger som blir produsert og antall aktive hi blir derfor påvirket av hunnens aldersfordeling. Over tid vil imidlertid forskjeller som skyldes dyrenes alder bli utjevnet, og de kan ikke forklare forskjeller i ungeproduksjon mellom hilokaliteter i vårt tilfelle fordi dataene ble samlet inn over lang tid. Den mest sannsynlige forklaringen er derfor at den observerte variasjonen skyldes variasjoner i kvaliteten på hilokalitetene, noe som også har blitt funnet via radiotelemetri studier (Magoun 1985).

Smågnagernes betydning som mat for mellomstore til store rovdyr er lite omtalt i faglitteraturen. Teoretisk har det blitt hevdet at jerven er for stor til å kunne overleve på smågnagere (Banci 1994). Myrberget & Sørungård (1979) fant imidlertid positiv sammenheng mellom forekomst av smågnagere og kullstørrelse hos jerv i Nord-Norge mellom 1960-1972, og Magoun (1987) rapporterte at smågnagere var den viktigste dietten for jerv unnatt midtvinters. Våre resultater er sammenfallende med disse og viser at selv om jervproduksjon varierer mellom hilokaliteter så økte jervens ynglesuksess med økt tilgang på smågnagere.

Mangel på andre store rovdyr i et økosystem som Snøhettaområdet kan være en årsak til at jerven er mer avhengig av toppene i smågnagerbestandene enn hva man kan forvente i et mer intakt system. Bjørvall & Lindström (1991) spekulerte i at utryddelsen av de mer effektive predatorer som ulv fra det Skandinaviske økosystemet hadde hatt en negativ effekt på jervens tetthet fordi det nå er mindre rester etter byttedyr for typiske åtsel-spisere som jerv. Dette ble støttet av Landa & Skogland (1995) som fant at økende populasjoner av jerv trolig var årsaken til mindre

kroppsstørrelser hos jerv (mindre mat pr. individ), selv ved mye lavere tettheter av jerv enn på midten av forrige århundre.

Overvekten av rein i ekskrementer fra jervehi i Snøhettaområdet er sammenfallende med hva som er funnet i tilsvarende undersøkelser annensteds i Fennoskandia (Haglund 1966, Myrberget 1968, Pulliainen 1968, Myrberget et al. 1969, Myhre & Myrberget 1975). Forekomst av byttedyr basert på avføring og mageanalyser viser neppe den relative mengden av kjøtt fra ulike arter byttedyr. Ved diettanalyser av mage og ekskrementer blir de forskjellige artene oftest bestemt fra funn av hår. Jerven utnytter alle typer av rester fra døde dyr og kan ofte spise rester av skinn f. eks. fra rein (Landa upubl. data). Det er derfor sannsynlig at den forekomst av klauvdyr som blir funnet ved analyser av avføring fra åtselspisere som jerv overestimerer den relative betydningen av rein i jervens diett.

Vi fant ingen positiv sammenheng mellom antall jerv eller jervens yngling og vinterstammen av rein. Hver høst observerer villreinjegere jerv som samler skinn og slakteavfall etter jakta. I hilotkalitetene har vi funnet rester fra storvilt som er skutt om høsten og dessuten rester av husdyr (sau og storfe). Dette viser at tispene begynner å lagre mat over et halvår før de får unger i februar/mars. Det kan derfor se ut til at villrein ved dagens tettheter fungerer som en viktig føde for jerv i Snøhettaområdet, mens den relative mengden er trolig mindre enn tidligere antatt.

På tross av stor feltinnsats, så fant vi overraskende lite bevis for at jerv drepte villrein. Våre resultater viste heller ikke lavere kalveproduksjon i dette området sammenlignet med Hardangervidda villreinområde som er uten jerv. Villrein i fjellområder har utviklet en strategi der simpleflokkene oppsøker høgaltine områder i kalvingstida (Skogland 1989) og enkeltindivider går ut av flokken og gjemmer seg under selve fødselen (Espmark 1971, Bergerud et al. 1984, Bergerud 1985, Skogland 1989). Dette (f. eks. Skogland 1989), og den korte og relativt synkrone perioden kalvingen foregår (Estes 1976, Geist 1981), er antatt å være en tilpassing for å unngå å bli drept av rovdyr. Likevel, jervens hi ligger ofte nært opp til kalvingsområder for villrein ($n=7$ av 9 kjente hilotkaliteter) og det er rapportert seks tilfeller av jerv som har drept simler rett før, eller under kalving (Skogland 1989). Dessuten viste rester fra byttedyr ved jervehiene at reinkalver forekom i dietten i denne perioden og vi fant at antall registrerte jervehi tilsynelatende påvirket kalveproduksjon negativt. Det var likevel ingen sammenheng mellom kalveproduksjon og hvor mange valper jervtispene fikk fram. Fordi jervens hipperiode overlapper med paringsperioden (f. eks. Rausch & Pearson 1972) blir hiområdene regelmessig besøkt av voksne hanner og i tillegg unge jerver fra tidligere kull (Magoun 1985). Den tilsynelatende negative effekten antall jervehi har på villrein sin kalveproduksjon er derfor mest trolig et resultat av høy jervtetthet i kalvingsområdene og ikke hitispa aleine. Dette er også vår eneste målbare antagelse på at jerv tar reinkalver.

Det var forholdsvis færre gamle simler hos villrein i Snøhetta sammenlignet med Hardangervidda. Selv om vi bare fant fem tilfeller der jerv hadde drept rein i studieperioden, så var alle eldre simler. Jerven er kjent for å lagre (f.eks. Haglund 1966), og vanligvis gjemmer jerven byttedyr eller åtsel så snart det er drept eller funnet. Dette medfører at det er vanskelig å finne rester etter

byttedyr selv med stor innsats. Det totale antall eldre simler tatt av jerv basert på vår observerte forskjell mellom Snøhettaområdet og Hardangerviddaområdet kan ut fra bestandsantall og aldersfordeling hos de to stammene av villrein beregnes til å være i gjennomsnitt 22 eldre simler pr. år, noe som ikke er mange.

Det er liten tvil om at jerven i Snøhettaområdet er en betydelig predator på lam (f.eks. Mortensen 1995, Børset 1995, Gudvangen et al. dette volumet). Det ser likevel ut til at sau har liten effekt på bestandsstørrelse og reproduksjon hos jerv. Vi fant heller ikke noe forhold mellom antall smågnagere og sauetap som kunne tyde på at det ble tatt flere sauer når det var lite smågnagere. Sauen blir sluppet på fjellbeite i juni og beiter uten gjeting fram til midten av september da de blir sanket. Børset (1995) og Mortensen (1995) fant at de fleste dokumenterte tilfeller hvor jerv drepte lam skjedde dette i løpet av de siste ukene av beitesesongen. Dette tidspunktet faller sammen med tiden for jervens lagringsatferd (Haglund 1966), som øker sterkt i forkant av vinteren, og generell matmangel.

Sau er ikke noen viktig næringsemne for jervtispene i den perioden de ligger i hi. Det kan argumenteres at sau som byttedyr ikke vil bli registrert ved analyser av ekskrementprøver fordi ulla lett faller av sauekadavre som har ligget lagret siden høsten og delvis er råtnet. Sau som byttedyr kan derfor bli undervurdert ved studier som dette. Likevel, jerv dreper flest lam (70-100 lam pr. jerv/beitesesong) noe som er mye mer enn hva en skulle forvente de ville bruke. Mangelen av sammenhenger mellom jervens antall eller reproduksjon kan imidlertid komme av at store deler av jervens sauedreping er "overskuddsdreping" (Oksanen et al. 1985). Jerven er med andre ord ikke tilpasset en situasjon hvor det plutselig opptrer store mengder byttedyr som er lette å fange i dens leveområde. Det at jerven ikke drepte flere sauer når det var lite smågnagere, og at jervens ynglesuksess ble mindre slike år, tyder på at sau ikke er noe alternativt bytte til smågnagere. Vi tror derfor at deler av jervens dreping av sau kan klassifiseres som overskuddsdreping og at sau trolig ikke er viktig for jervens antall eller reproduksjon.

2.1.5 Konklusjon

Selv om villrein er en viktig matressurs, spesielt om vinteren, så synes forekomsten av smågnagere å være den viktigste faktoren for jerven sin ynglesuksess. Våre resultater tyder videre på at jerven ikke er en effektiv jeger på vill fjellrein. Ved dagens tettheter har jerven liten effekt på villrein, unntatt på kalver og gamle simler i Snøhettas villreinområde. Jerven synes ikke å være i stand til å øke i antall eller reproduksjon i forhold til antallet i villreinstammen eller sau på sommerbeite.

Anerkjennelse

Denne artikkelen er et resultat av praktisk hjelp fra en rekke personer som er engasjert i villrein, sau og jervforskning. Spesielt vil vi takke Sverre og Eli Jenstad, Eistein Grødal, Torleif Nisja, Jon Nørstebø, Arne J. Mortensen, Egil Soglo, Terje Dalen, Sigurd K. Bø, Trond Tollnes, Ove Eide, Christian Klemetsen, Ingolf Røtvei, Rolf Nerhoel, Tord Bretten, Simen Bretten, Lars Bergersen, Idar Hansen, Roy Andersen, Anja Wannag og John Linnell.

2.2

Jerv og sau i Snøhettaområdet

K. Gudvangen, A. Landa, J. Swenson & E. Røskaft

Sauetapene til jerv i Snøhettaområdet (1979-1994) økte med antall sau på beite. Fellingene av jerv førte til at tapsprosenten hos lam gikk ned samme år som fellingene skjedde, men effekten av fellingene avtok raskt. Dette tyder på rask reetablering av jerv. Noen saueraser greide seg bedre enn andre. Dalasau var mest utsatt, mens tapet av Spælsau og Pelssau var mindre. Lam var mer utsatt for å bli drept av jerv enn voksne søyer. Det er sammenheng mellom ynglinger av jerv og tapsprosenten av lam i området.

2.2.1 Innledning

Jerven har i lange tider angrepet buskap i Norden (Brehm 1873, Johnsen 1928, Myhre & Myrberget 1975, Bjärvall et al. 1978, Kvam et al. 1988) og i følge St.meld. nr. 27 har antall anmeldte jerveskader økt etter innføringen av erstatningsordningen. Det er særlig sau og tamrein som er utsatt for angrep fra de store rovdyrene (Pavel 1977). Jervens angrep på sau har variert mye i tid og rom, men enkelte områder har vært faste skadeområder.

At jerv dreper sau på utmarksbeite er godt dokumentert fra Snøhettaområdet og fra Nord-Norge de siste 20 åra.

Tettheten av byttedyr har innvirkning på rovdyrs atferd. Dette er bl.a. vist gjennom en rekke forsøk med rev. Lugton (1993) viste at rev i Australia begynte å drepe og spise sau når naturlig føde ble en mangel, eller når tettheten av rev var høy og når eldre rever var dominerende i populasjonen. Thompson og Colgan (1990) påviste at dietten hos mår *Martes americana* varierte med variasjon i antall byttedyr. Resultatene fra Clevenger et al. (1994) indikerte at bjørn var opportunistisk og ikke tok byttedyr i spesielle budskapstyper eller aldersklasser, men drepte flest av den mest vanlige buskapstypen. Kvam et al. (1994) fant imidlertid at bjørn foretrakk søyer fremfor lam i Nord-Trøndelag. Boggess et al. (1978) fant ingen sammenheng mellom antall sau drept av prærieulv *Canis latrans* og antall drept av hunder i Iowa, USA. De fant imidlertid en positiv sammenheng mellom antall sau drept av hunder og antall sau i området, og de viste også at det var en positiv sammenheng mellom årlig antall lam født og antall lam drept av rovdyr. De foreslo at tapene var et resultat av tilgjengeligheten av sau og ikke antall rovdyr.

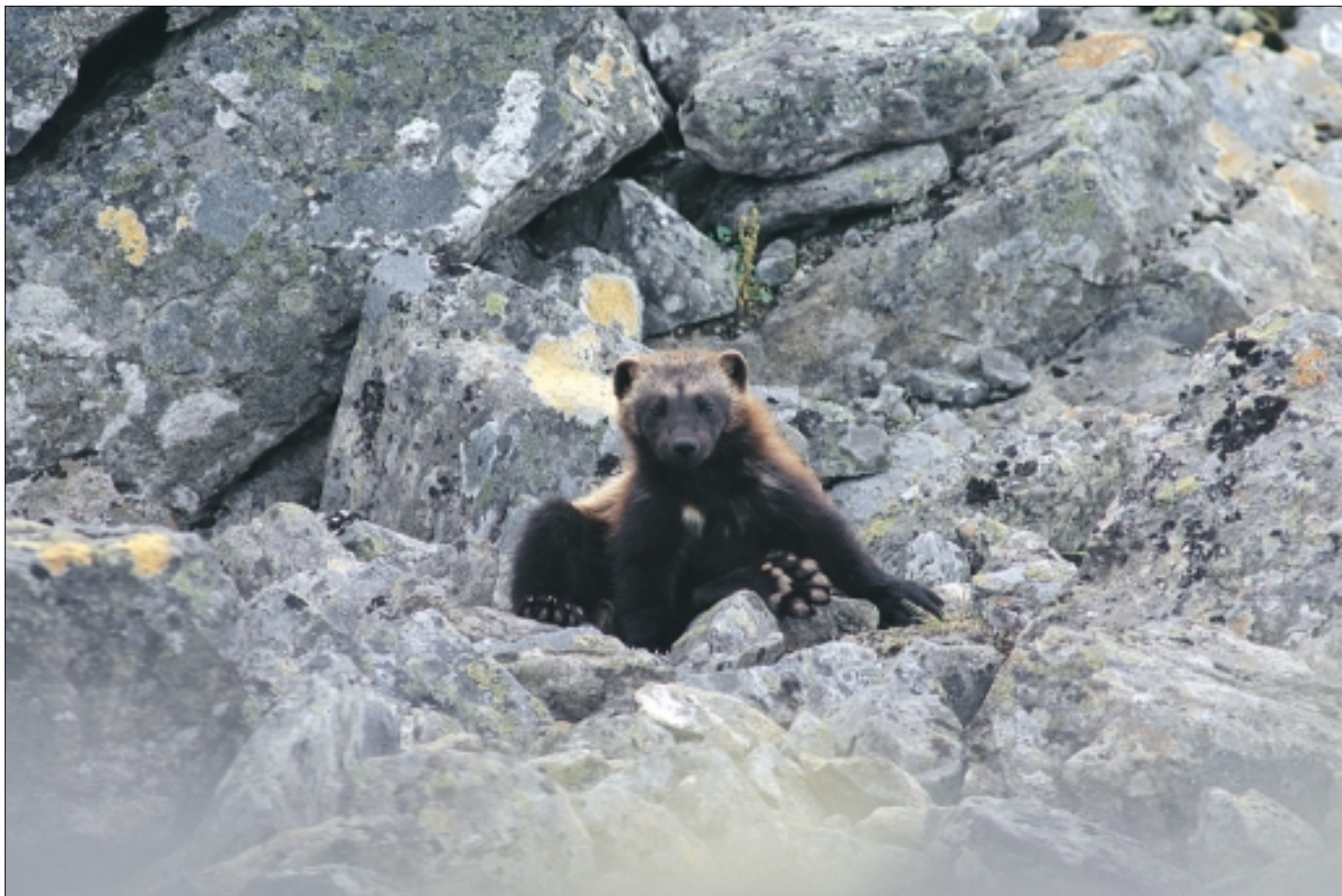


Foto: Roy Andersen

Haglund (1966) beskrev to tilfeller hvor en jerv drepte henholdsvis 7 og 10 rein innenfor et begrenset område. Begge disse tilfellene skjedde under det Haglund (1966) karakteriserer som vanskelige snøforhold for reinen. I Ultevis-området, Sverige, drepte én eller maksimum to jerver 31 rein på under tre dager (Björvall et al. 1978). Björvall et al. (1978) forklarte dette som hamstringsatferd. De antok at jerven er en så dårlig jeger at den ikke kan la en jaktmulighet gå fra seg selv om den har rikelig tilgang på lagret mat. Pulliainen (1988) hevdet at under spesielle snøforhold kan én jerv drepe så mange som 10 rein på et sted og forlate dem, for senere å returnere for å spise. Jervens evne til å utnytte mange forskjellige matkilder (Haglund 1968) og dens evne til å lagre mat (Björvall et al. 1978) gjør det trolig at jervepredasjon på sau vil variere med antall sau på beite. Dersom dette er tilfelle og bestanden av jerv er stabil skal en forvente at økt antall sau på beite medfører økt predasjon. En reduksjon i rovdyrstammen vil derimot forventes å redusere mengden av sau drept av jerv.

Hvilke individtyper av jerv som står for predasjon på sau er hittil ubeskrevet, men det har ofte blitt hevdet at store sauetap forekommer i områder hvor det har vært jerveynglinger. Fordelingen av enslige jervtisper er trolig avhengig av mattilgangen (Erlinge & Sandell 1986), der de hele tiden er stilt ovenfor et kompromiss mellom sitt eget energibehov og reproduksjon (Shine 1988). Hunnenes leveområde er avgrenset i ungeoppfostringsperioden (Hornocker & Hash 1981, Banci & Harestad 1990). Fordi yngleperioden sammenfaller med parringstiden (Rausch & Pearson 1972), vil et hiområde bli besøkt av voksne hanner (Sandell 1989). Ungjervene fra tidligere ungekull og spesielt hunnlig avkom vil periodevis oppholde seg i den ynglende tisper sitt leveområde (Magoun 1985). I tillegg til hunnenes økte energibehov ved ungeoppfostring vil jervens hiområde fungere som en «trafikksentral» for alle kategorier av jerv og trolig inneholder disse områdene den høyeste jervetettheten i en populasjon (Landa et al. 1995). Ut i fra dette forventet vi at det prosentvise sauetapet i slike områder øker i år med jerveyngling.

Vi testet følgende prediksjoner: 1) økt antall sau på beite i et område med en stabil jervebestand vil føre til større tap, 2) det er forskjeller i tap mellom ulike saueraser, 3) felling av jerv reduserer tap av sau på beite, og 4) tap av sau er størst i områder hvor jerv yngler.

2.2.2 Materiale og metoder

2.2.2.1 Område

Området for datainnsamling omfattet kommunene Rauma, Nesset og Sunndal i Møre og Romsdal, Lesja og Dovre i Oppland og Oppdal i Sør-Trøndelag. Undersøkellesområdet ble avgrenset i nord langs Driva ned til Sunndalsøra, i øst av E6 over Dovre, i sør av E-69 mellom Dombås og Åndalsnes, det såkalte Snøhettaområdet.

2.2.2.2 Jervebestanden

Siden 1979 har det vært flere bestandstillinger av jerv i Snøhettaområdet. Bestandstillingene ble utført på vinteren og

på grunnlag av sporobservasjoner (Kvam 1979, 1980; Kvam & Sørensen 1981, 1983; Overskaug et al. 1986; Sørensen og Kvam 1986; Kvam et al. 1987; Røskaft 1988; Landa & Skogland 1989; Loen 1991). Etter 1990 ble bestandstillingene supplert med radiopeilinger av radiomerkede jerver. Bestands-tall i år det ikke var sporinger fant vi ved å ekstrapolere verdiene før og etter. Sporingene ble utført i regi av Viltforskningen ved Direktoratet for Naturforvaltning, senere Norsk Institutt for Naturforskning og fra 1990 i regi av Fylkesmennene. Direktoratet for Naturforvaltning har utstedt fellingstillatelser og 10 jerver ble felt i perioden 1980-1987. I perioden 1980-1993 ble fem jerver registrert illegalt avlivet og tre jerver ble funnet døde av naturlige årsaker (**tabell 2.2.1**).

Tabell 2.2.1. Registrert antall jerv, legalt og illegalt drepte jerv og registrert naturlig dødelighet i Snøhettaområdet i perioden 1979-1995. "m" = Hann. "f" = Hunn. "mnd" = Alder i måneder. "kj" = kjønn, "ald" = alder og "ukj" = ukjent. - Recorded number of wolverines, legally and illegally killed wolverines and recorded natural mortality in the Snøhetta area during 1979-1995. "m" = male, "f" = female, "mnd" = age in months, "kj" = sex, "ald" = age and "ukj" = unknown.

År	Antall jerv	Lovlig og ulovlig avskyting	Naturlig død
1979	7	0	0
1980	10a	kj og ald ukj (illegal) m, 10 mnd	0
1981	12	m, 10 mnd f, 34 mnd	0
1982	13a	0	0
1983	13a	f, 35 mnd	0
1984	14	f, 46 mnd f, 35 mnd	m, 36 mnd
1985	9	f, 23 mnd f, (illegal)	0
1986	10a	f, 11 mnd f, 66 mnd	0
1987	11	m, 6 mnd	0
1988	12a	0	m, 28 mnd
1989	12	0	0
1990	14a	m, ald ukj (illegal) 1, kj og ald ukj (illegal)	0
1991	16	0	0
1992	12	1, kj og ald ukj (illegal)	0
1993	12b	0	0
1994	15a	0	1 unge, 2 mnd
1995	17	0	2 unger, < 3 mnd

a Ekstrapolert.

b Bestands anslag basert på felldata (ikke ordinær sporing).

2.2.2.3 Antall sau og tap

Den norske stat gir stønad til organisert beitebruk. Søknadene fra sankelagene om økonomisk støtte til organisert beitebruk viste antall søyer og lam som hvert sankelag slapp på beite og det antall som forsvant i Snøhettaområdet. Søknadene var arkivert hos landbrukskontorene, og kopier av disse søknadene var det mulig å innhente fra Fylkesmenn og kommunale landbrukskontor. Saueiernes oppslutning i organisert beitebruk var mellom 70 og 95% i Snøhettaområdet. Dette betydde at totalt antall sau som var på beite i området i realiteten var noe høyere enn det antall vi benyttet i denne undersøkelsen. Vi fikk data om sauerasene fra Snøhettaområdet i perioden 1989-1993 fra Husdyrkontrollen, Norske Meierier, Ås.

2.2.2.4 Antall sau drept av jerv

Jerven ble fredet i Sør-Norge fra 1973 og det ble samtidig opprettet erstatningsordning for tap av bufe. Søknader om erstatning av sau ble inntil 1993 sendt til Direktoratet for Vilt og Ferskvannsfisk (nå Direktoratet for Naturforvaltning). Ansvaret for utbetalingene ble delegert til Fylkesmennene fra og med 1993. Vi benyttet antall søyer og lam erstattet som grunnlag for sammenhenger mellom bestanden av jerv og tapet av sau. I analysen av forventet og observert tap av søyer og lam benyttet vi dokumenterte tilfeller av jervedrepte sauer i perioden 1991-1993. Undersøkelser fra Snøhettaområdet viste at 50-85% av de døde saueiene som ble funnet igjen kunne dokumenteres som jervedrept (Børset 1995; Mortensen 1995). På bakgrunn av dette benyttet vi det totale antall lam som forsvant på beite i analysen av tap hos de forskjellige sauerasene.

2.2.2.5 Sauetap og ynglinger hos jerv

Alle hi og observasjoner av hunner med unger, eller unger alene, fra mai til september har årlig blitt registrert siden 1979. Yngleområdene ble avgrenset på grunnlag av feltdata fra radio-merket jerv, spor og yngle-observasjoner i perioden 1990-1995. For å få et mest mulig korrekt bilde av ynglingenes effekt på tapet benyttet vi kun de sankelagene hvor det hadde vært observert tisper med unger i perioden 1979-1993. Yngleområde 1 strakk seg fra vestenden av Aursjøen ned til Lesjaskog og vest-

over. I dette området ble det i perioden observert tisper med unger i Eikesdal sausankelag og Lesjaskog sausankelag. Yngleområde 2 var området mellom Aursjøen og E69 fra Dombås til Åndalsnes. Her ble det observert tisper med unger i Sørhella sankelag/Merrabotn sankelag og Aursjøhø saubeitelag. Yngleområde 3 går inn Åmotsdalen til Sättjøn, rundt Svarthaugen og nord for Soløyfjellet. Her ble det observert tisper med unger i sankelag 2 (Soløyfjellet) og 8 (Dindalen).

2.2.3 Resultater

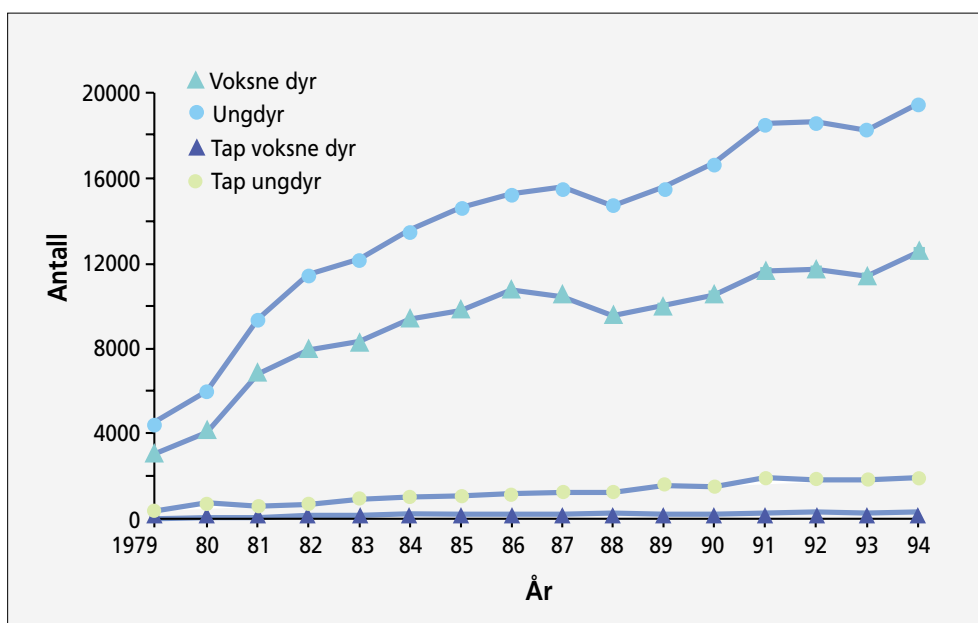
2.2.3.1 Jervbestanden

Bestandsregistreringene som ble utført i Snøhettaområdet viste at jervbestanden synes å ha vært ganske stabil med en svak økning de siste årene (**tabell 2.2.1**).

2.2.3.2 Antall sau på beite og tap

Saueholdet via organisert beitebruk har blitt mer enn 5-doblet fra 1979-1994 i Snøhettaområdet (**figur 2.2.1**). Økningen i antall sau på beite var forskjellig fra kommune til kommune. Det var flest sau i Oppdal og Lesja kommune. Oppdal hadde et nok så jevnt antall dyr på beite i Snøhetta, mens Lesja hadde en kraftig økning fra 1979 og til 1994. Tap av sau på utmarksbeite økte gjennom hele undersøkelsesperioden (**figur 2.2.1**). Tapene varierte og var knyttet til enkelte områder. Det var derfor ofte de samme saueierne som hadde store tap.

Analysen fra Snøhettaområdet som helhet viste en signifikant positiv sammenheng mellom sau tapt og antall sau på utmarksbeite. Tapet økte målbart både hos søyer og lam, men tapet var relativt størst hos lam (**figur 2.2.2 a, b**). Det var ingen statistiske sammenhenger mellom erstattede søyer eller lam og antall jerv i Snøhetta sett under ett (**figur 2.2.3 a, b**). Tapet ble forklart av antall sau på beite og ikke av bestanden av jerv (**figur 2.2.3 c,d, tabell 2.2.2**). Antall dyr tapt på beite fra år til år varierte med antall dyr på beite. Tapsprosenten varierte ikke målbart mellom år for området totalt eller når materialet ble splittet på hver enkelt kommune (**tabell 2.2.3**).



Figur 2.2.1

Antall søyer og lam på beite og antall søyer og lam savnet i Snøhettaområdet i perioden 1979-1994. - Number of ewes and lambs on summer pasture and number lost in the Snøhetta area during 1979-1994.

Tabell 2.2.2. Resultater fra en statistisk test av om antall jerv eller antall sau på beite best forklarer tapene (trinnvis multipl regressjon). - The number of sheep released on summer pasture and number of wolverines tested against losses (stepwise multiple regression).

	N	Variabel	Koeffisient	r ²	df	F	p
Søyer	15	Konstant					
		Antall ut	0.95	0.89	13	119.4	<0.000
		Bestanden av jerv					>0.05
Lam	15	Konstant					
		Antall ut	0.90	0.79	13	54.7	<0.000
		Bestanden av jerv					>0.05

Tabell 2.2.3. Forskjell i tapsprosent hos sau mellom ulike år i perioden 1979-1994 i Snøhettaområdet totalt og fordelt på kommuner (ingen statistisk forskjell når p>0.05). - Differences in percentage sheep lost between the years during 1979 - 1994 in the Snøhetta area, in total and split on communities. (Kruskal-Wallis test).

	df	Tap totalt	Tap søyer	Tap lam
Hele området	14	p=0.548; $\chi^2=12.73$	p=0.650; $\chi^2=11.45$	p=0.778; $\chi^2=9.78$
Lesja	12	p=0.482; $\chi^2=11.56$	p=0.560; $\chi^2=10.64$	p=0.440; $\chi^2=12.08$
Nesset	10	p=0.551; $\chi^2=8.81$	p=0.837; $\chi^2=5.73$	p=0.746; $\chi^2=6.78$
Oppdal	14	p=0.116; $\chi^2=20.49$	p=0.873; $\chi^2=8.31$	p=0.085; $\chi^2=21.71$
Rauma	14	p=0.737; $\chi^2=10.34$	p=0.690; $\chi^2=10.96$	p=0.650; $\chi^2=11.46$
Sunndal	12	p=0.446; $\chi^2=12.00$	p=0.446; $\chi^2=12.00$	p=0.446; $\chi^2=12.00$
Hele området	14	p=0.548; $\chi^2=12.73$	p=0.650; $\chi^2=11.45$	p=0.778; $\chi^2=9.78$

2.2.3.3 Tap hos ulike saueraser

I perioden 1989-93 var det 13 saueraser på utmarksbeite i Snøhettaområdet. Det var ingen statistisk sammenheng mellom de ulike rasene og tap av lam. Dala hadde høyere tap, mens Spæl og Norsk pelssau hadde lavere tap enn forventet (**tabell 2.2.4**).

2.2.3.4 Suetap etter fellinger av jerv

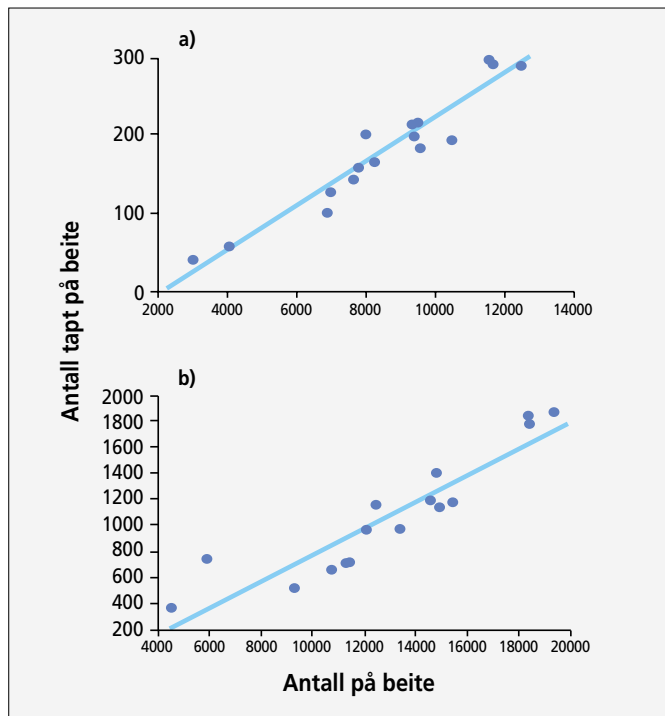
Samme året som det vart felt jerv var det målbar mindre sauetap for Snøhettaområdet sett under ett. Effekten avtok raskt og det var ingen målbar effekt av fellinger påfølgende år (**tabell 2.2.5**). Det var derfor målbar lavere tap av lam og totalt antall sauer i år med felling av jerv enn i år uten felling, og ingen forskjell i påfølgende år (**tabell 2.2.6**). Når materialet ble splittet kommunevis var Oppdal den eneste enkeltkommunen hvor det var signifikant lavere tap i år med felling av jerv (**tabell 2.2.6**). Det ble ikke felt jerv i Rauma og Nesset kommune i undersøkellesperioden.

2.2.3.5 Jervpredasjon på lam kontra søyer

Jerven valgte å ta lam fremfor søyer (23 søyer og 209 lam dokumentert drept av jerv i perioden 1991-1993). Fordelingen av antall søyer og lam på beite og dokumenterte tap viste at lam var 6 ganger mer utsatt for å bli drept av jerv enn de voksne søyene.

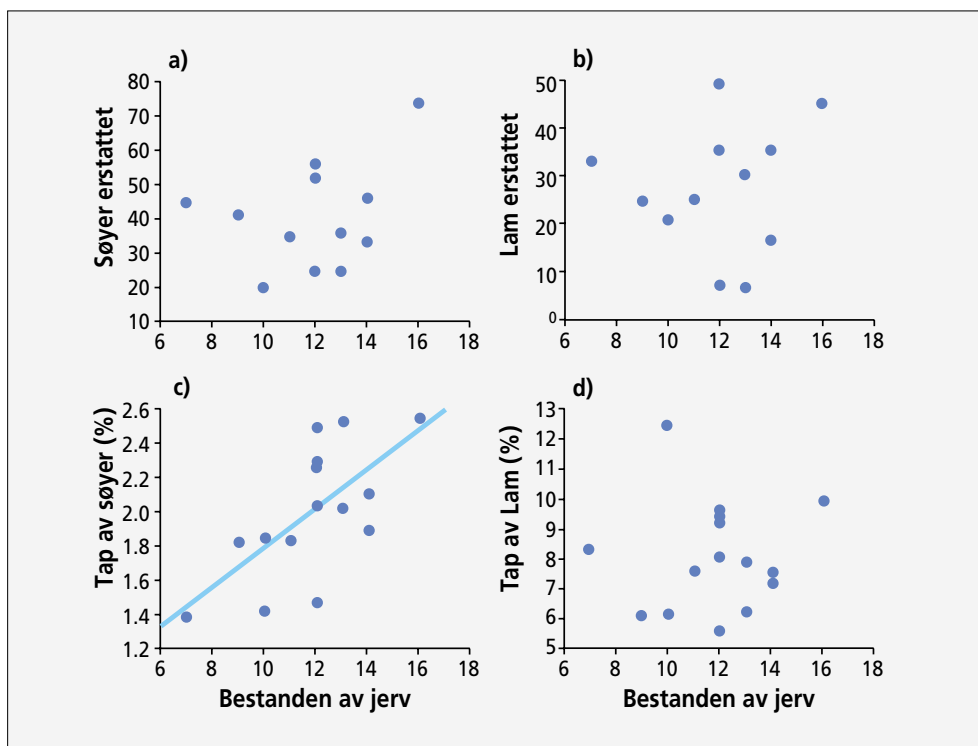
2.2.3.6 Ynglinger hos jerv og sauetap

Tapsprosenten økte med ynglinger hos jerven (**tabell 2.2.7**). Når materialet ble splittet områdevis viste analysen at det var forskjell i tapsprosent på søyer mellom de ulike yngleområdene, men ikke



Figur 2.2.2

Antall søyer og lam på beite og det totale tap av sau på utmarksbeite i perioden 1979-1994; - Number of sheep on summer pasture and number of sheep lost during 1979-1994. ((a) søyer/ewes, $r=0.89$, $p=0.000$, $n=16$), ((b) lam/lambs, $r=0.93$, $p=0.000$, $n=16$).

**Figur 2.2.3**

Sammenheng mellom bestanden av jerv i Snøhettaområdet og antall sauer erstattet som jervdrept (a, b) og mellom jervbestanden og prosenttap hos sau (c, d). - The relationship between the wolverine population in the Snøhetta area and the number of sheep compensated (a, b) and between wolverine population and percentage sheep lost (c, d). ((a) søyer/ewes, $r=0.22$, $p=0.482$, $n=12$), ((b) lam/lambs $r=0.12$, $p=0.710$, $n=12$), ((c) ewes, $r=0.71$, $p=0.003$, $n=15$), og/and ((d) lam/lambs, $r=0.06$, $p=0.831$, $n=15$).

Tabell 2.2.4 Tap hos de mest vanlige sauerasene; Dala, Rygja, Spæl og Norsk pelssau av et totalt antall på 7972 lam på beite i Snøhettaområdet i perioden 1989-1993. Tapsprosenten er gitt i parentes. (Bonferonni-Z test). "H" = Signifikant høyere tap enn forventet, "L" = Signifikant lavere tap enn forventet og "I" = Ikke signifikant. - Loss within the most frequent breeds of sheep; Dala, Rygja, Spæl and Norwegian fur-sheep from a total number of 7972 lambs on summer pasture in the Snøhetta area during 1979-1993. Loss in percent in brackets. (Bonferonni-Z test). "H" = Significantly higher losses than expected, "L" = Significantly lower losses than expected and "I" = Not significantly different from expectations.

Rase	Antall lam på beite	Andel av totalt antall lam på beite	Observerte tap	Forskjell fra forventet
Dala	3877	0.486	403 (10.4%)	H
Rygja	428	0.054	28 (6.5%)	I
Spæl	2986	0.375	225 (7.5%)	L
Norsk pelssau	681	0.085	33 (4.9%)	L
Total	7972		689 (8.6%)	

lam. Det var imidlertid ikke signifikante forskjeller i tapsprosent mellom år med yngling og år uten yngling. Yngleområde 1 hadde høyere tap av søyer enn både yngleområde 2 og 3.

2.2.4 Diskusjon

Denne undersøkelsen viste at tapene økte proporsjonalt med antall sau på beite. Tapene av sau ble redusert samme år som det ble felt jerv, men ikke senere år. Lam var mer utsatt for å bli drept av jerv enn voksne søyer. Lette saueraser som Norsk pels-sau og Spæl var mindre utsatt for å bli drept enn tunge saueraser som Rygja og Dala. Det var høyere sauetap i år med mange jervunger enn i år med færre jervunger i Snøhettaområdet.

2.2.4.1 Antall sau på beite og tap

Den proporsjonale sammenheng mellom antall dyr som ble sluppet ut og antall dyr som gikk tapt på utmarksbeite viser at en økning i antall sau på beiteområder med en stabil jervebestand, vil føre til større tap, men ikke prosentvis større tap. Studier som tar for seg tap av buskap over en lengre periode er få. Scrivner et al. (1985) utførte en undersøkelse av sauetap i California over en 11-års periode. I hans undersøkelse var antall sau på beite nokså stabilt i perioden, mens det var en målbar økning i tapstallet. Scrivner et al. (1985) gav flere grunner til at det var en økning i tapet, blant annet at nabogårder la ned produksjonen slik at rovdryrtrykket økte på studieområdet og at det hadde vært en økning i bestanden av prærieulv som følge av forbudet mot gift. Bogess et al. (1978) og Clevenger et al. (1994) hevdet at tapene

Tabell 2.2.5 Sammenhengen mellom antall felte jerv og tapsprosent hos sau i Snøhettaområdet 1979-1993 (Spearman rang test, en-halet). - The relationship between number of wolverines killed and percentage sheep losses in the Snøhetta area during 1979-1993 (Spearman rank test, one-tailed).

	Samme år	Året etter	To år etter
Søyer	r=0.08 N=14 p=0.385	r=0.08 N=15 p=0.392	r=-0.12 N=13 p=0.351
Lam	r=-0.55 N=15 p=0.017	r=-0.30 N=14 p=0.151	r=0.02 N=13 p=0.470
Totalt	r=-0.54 N=15 p=0.019	r=-0.35 N=14 p=0.114	r=-0.01 N=13 p=0.493

av buskap mer vil avhenge av hvor tilgjengelig buskapene er enn av rovdyr tetthet, noe som samsvarer med våre resultater.

2.2.4.2 Tapsprosent i ulike år

Vi fant ikke variasjon i tapsprosenten mellom årene i undersøkelsesperioden for Snøhetta som helhet. Det samme viste resultatene fra hver av kommunene. Andre undersøkelser (Brøderud et al. 1982, Douglas & Leslie 1986, Warren & Mysterud 1990) viste at klimaet på forskjellige tidspunkter i beitesesongen kunne ha en effekt på overlevelse hos lam og at dette skapte årlige variasjoner i tapsprosent. Snøhettaområdet er så stort at variasjonen i været trolig ikke har innvirkning på området som helhet. I tillegg hadde de dominerende sauekommunene Oppdal og Lesja stabile tap og utjevnet derfor de årlige forskjellene som var vestover i Snøhettaområdet.

2.2.4.3 Saueraser og antall drept av jerv

Av de 13 sauerasene som beitet i Snøhettaområdet i perioden 1989-1993 ble de fire som var mest tallrik valgt ut for analyse. Utvalget ble gjort for å redusere eventuelle effekter av klumpvis fordeling av de minst utbredte rasene. Resultatene våre viste at Spæl og Norsk pelssau hadde et lavere tap enn Dala.

Tabell 2.2.6 Tapsprosent for sau i år med og uten felling i Snøhettaområdet totalt. Prosenttapet er gjennomsnittsverdien i årene med og uten felling av jerv. Standardavviket er gitt i parentes. - Percentage loss for sheep in years with and without killed wolverines in the Snøhetta area. The percentage loss is mean values from years with and without killing of wolverines (predation control). Standard deviation is given in parentheses. (Mann-Whitney U test, df=1, en-halet, -one-tailed).

Område		Samme år	Året etter	To år etter uten felling	Prosenttap i år med felling	Prosenttap i år uten felling
Lesja	Totalt	p=0.250 U=11.0	p=0.368 U=13.0	p=0.433 U=14.0	4.8 (1.4)	5.2 (0.6)
	Søyer	p=0.368 U=13.0	p=0.433 U=14.0	p=0.433 U=14.0	2.0 (0.5)	2.0 (0.3)
	Lam	p=0.199 U=10.0	p=0.368 U=13.0	p=0.500 U=15.0	7.2 (0.8)	6.5 (1.8)
Oppdal	Totalt	p=0.045 U=3.0	p=0.072 U=4.0	p=0.347 U=9.0	5.4 (1.5)	3.6 (0.6)
	Søyer	p=0.198 U=8.0	p=0.500 U=12.0	p=0.162 U=6.0	1.7 (0.3)	1.5 (0.4)
	Lam	p=0.045 U=3.0	p=0.072 U=4.0	p=0.347 U=9.0	7.8 (2.5)	5.0 (0.7)
Sunndal	Totalt	p=0.215 U=7.0	p=0.277 U=8.0	p=0.415 U=9.0	5.0 (2.5)	4.0 (0.2)
	Søye	p=0.215 U=7.0	p=0.084 U=4.0	p=0.334 U=8.0	2.1 (0.7)	1.6 (0.0)
	Lam	p=0.215 U=7.0	p=0.277 U=8.0	p=0.334 U=8.0	6.8 (3.5)	5.6 (0.2)
Hele området	Totalt	p=0.019 U=10.0	p=0.055 U=12.0	p=0.238 U=16.0	6.0 (0.8)	5.4 (1.2)
	Søyer	p=0.322 U=24.0	p=0.475 U=24.0	p=0.159 U=17.0	2.2 (0.4)	1.9 (0.3)
	Lam	p=0.014 U=9.0	p=0.071 U=13.0	p=0.284 U=14.0	8.6 (1.2)	7.8 (2.0)

Tabell 2.2.7 Sammenheng mellom antall registrerte jervunger (mai-september) og tap av sau i yngleområdene 1979-1993. (Spearman rang, en-halet). - The relationship between number of recorded wolverine cubs (May-September) and loss of sheep within the denning areas during 1973-1993. (Spearman rank test, one tailed).

	Yngleområdene samlet	Yngleområde nr. 1	Yngleområde nr. 2	Yngleområde nr.3
Søye	r=0.41 N=15 p=0.063	r=0.38 N=12 p=0.112	r=-0.22 N=13 p=0.240	r=0.17 N=14 p=0.285
Lam	r=0.49 N=15 p=0.032	r=0.10 N=12 p=0.379	r=-0.29 N=13 p=0.172	r=0.45 N=14 p=0.056
Totalt	r=0.53 N=15 p=0.022	r=0.15 N=12 p=0.319	r=-0.24 N=13 p=0.213	r=0.43 N=14 p=0.064

Sosial binding mellom søyer og lam på utmarksbeite var høyere for Spæl enn for Dala (Pedersen 1993). Sammenhengen mellom sosial atferd og tap var uklart i Pedersens undersøkelse selv om tapstallene hos de to rasene viste at Spæl hadde lavere tap av lam enn Dala. Aktivitetsnivået var høyere hos Spællam etter fødselen, og de hadde også større vektøkning i perioden fra fødsel til utslipp, fra utslipp til høstvekt og for den totale vektøkningen fra fødsel til høst.

Søyer foretrekker spesifikke beiteområder av fjellet (leveområder), og valg av beiteområdet kan forklares som sosial overføring (Tømmerberg 1985). Ettåringene foretrekker å beite sammen med voksne sauer, og knytter seg dermed til stedet de benytter som beite i løpet av de to første leveårene. Resultatene fra Tømmerberg (1985) viser at søyer fra forskjellige fjøs kan ha overlappende beiteområder, mens søyer fra forskjellige beiteområder kan unngå hverandre. Størrelsen på beiteområdet påvirkes av mengde og kvalitet på vegetasjonen (Tømmerberg 1985). Forskjeller i rasesammensetting og sauens bruk av terrenget i forhold til jerv kan forklare variasjonen i tap mellom sankelag og beiteområder i vår undersøkelse.

2.2.4.4 Jervpredasjon og antall erstattede dyr

Jerven ble fredet i Sør-Norge til og med Sør-Trøndelag i 1973. I resten av landet ble den fredet i første del av yngletiden (1.3-31.5). Totalfredning av jerv kom i 1982. Samtidig med dette ble en offentlig erstatningsordning for tap av bufe innført. Etter at fredningen trådte i kraft har søknader om erstatning for tap av sau og lam økt.

Vi fant ingen sammenheng mellom antall jerv og erstattede søyer eller mellom antall jerv og lam erstattet som jerv drept i Snøhettaområdet. Viljen til å gi erstatning har variert etter de retningslinjer som har vært gitt fra sentralt hold. Dette kan ha påvirket sammenhengen mellom erstattede dyr og bestanden av jerv. Bestandstillingene av jerv i Snøhettaområdet er utført vinterstid (Landa & Skogland 1989). Springere om vinteren registrerer bare jerver som er ett år eller eldre. Dette medfører at antall jerv kan variere relativt mye mellom vinter og sommer da sauen er på beite og analysen kan derfor være feil.

Bare en beskjeden del av tapte dyr blir som regel funnet igjen (Myrberget & Grotnes 1969, Brøderud et al. 1982, Loen 1991), og enda færre blir funnet igjen i en slik tilstand at det er mulig å fastslå dødsårsaken med sikkerhet (Myrberget & Grotnes 1969, Brøderud et al. 1982). I en intensiv undersøkelse i Namdalseid (Mysterud et al. 1993) kunne ikke dødsårsaken påvises hos 40% av de tapte lammene som ble funnet og 10% av de tapte lammene ble ikke funnet. I de senere årene har 10-20% av savnede lam i Snøhetta blitt funnet. Av disse ble det dokumentert at jerv hadde drept 50-85% (Børset 1995; Mortensen 1995). En del dyr «forsviner» fordi jerven lagrer dem slik at de ikke blir funnet (Haglund 1966, Bjärvall et al. 1978). I tvilstilfeller hvor man bare kan slå fast at det er rovdyr som har drept sauen erstattes disse uten spesifisering om hvilket rovdyr det dreier seg om. Dermed gir ikke mengden erstattede dyr eller totaltapene nødvendigvis et korrekt bilde av hvor mye sau som jerven egentlig tar.

2.2.4.5 Suetap etter fellinger av jerv

Undersøkelser av tap av buskap etter fjerning av rovdyr ble utført av blant andre Bjørge & Gunson (1985) og Reynolds et al. (1993). Bjørge & Gunson (1985) fant at utryddelse av ulv fra et område i Alberta, Canada førte til rask reetablering av ulv fra nærliggende områder. Utryddelse av ulv reduserte bare tapet av buskap i en kort periode. Med en reetablering må man vente at problemene med tap kommer tilbake etter kort tid, og at utryddelse dermed bare gir en kortvarig effekt med mindre populasjonen som utryddes er isolert. Bjørge og Gunson (1985) påpekte også at utryddelse med påfølgende reetablering var ufordelaktig. Reynolds et al. (1993) fant at rev reetablerte seg i løpet av samme sesong som det ble fjernet rev fra området.

Vår undersøkelse viste en reduksjon i tapsprosenten hos lam samme år som felling av jerv skjedde, men ikke i påfølgende år. Med tanke på resultatene til Reynolds et al. (1993) er det naturlig at effekten av felling blir kortvarig. Bjørge og Gunson (1985) fant en nedgang i tapet i de to påfølgende årene etter fellingen. Våre resultater viser ikke den samme tendensen fordi det kun var i samme år som fellingen skjedde at felling hadde

en effekt. Grunnen til dette kan være at det i Snøhetta for det meste ble felt enkeltdyr, mens det i Bjorge og Gunsons (1985) undersøkelse var snakk om lokal utryddelse av ulvebestanden. Fordi jerven kan tilbakelegge store avstander (Hornocker & Hash 1981) er potensialet for reetablering stort. Våre resultater støtter derfor hypotesen om at felling av «problemjerv» fører til at tapet av sau går ned, men bare på kort sikt.

Undersøkelsen viste også at det var lavere tap i år hvor jerv ble felt enn i år uten felling. Våre resultater er i samsvar med Myrberget og Grotnes (1969) som fant at tapene av sau ble mindre i 1965 enn i 1964 etter felling av flere jerver senhøstes 1964 og tidlig våren 1965 i Jotunheimen. På kommunenivå var det kun Oppdal kommune som viste forskjell i tapsprosent i år med felling og i år uten felling. Grunnen til dette kan være at leveområdene til jerv er store (Landa et al. dette volumet) og oftest strekker seg over flere kommuner. Endringer i tap etter felling av jerv vil derfor ofte fordele seg over flere kommuner.

2.2.4.6 Sautap og ynglinger hos jerv

Undersøkelsen viste positiv sammenheng mellom framgangsrrike ynglinger og tapsprosenten av lam eller den totale tapsprosenten for området sett under ett. Jerven blir kjønnsmoden etter to år (Banci & Harestad 1988, Landa 1992) og jervetispenes brunst og parringstid sammenfaller med yngletiden (f.eks. Rausch & Pearson 1972, Bjärvall et al. 1978).

Jervetispenes bruk av området er svært avgrenset når de har avhengige unger (Banci 1994). Dette medfører trolig at det er flest jerver i yngleområdene. Dette kan forklare hvorfor det var en sammenheng mellom ynglinger og tap av sau i yngleområdene samlet. Resultatene gav støtte til hypotesen om at det er større tap av sau i yngleområder med jerveynglinger.

Undersøkelsen har imidlertid ikke belyst hvilke spesielle individtyper av jerv som tar mer sau enn andre.

På grunn av at materialet ikke kunne inndeles mer enn til sanke-lag, ble også besetninger som ikke beitet innenfor de omtrentlige yngleområdene tatt med i analysen. Steder for observasjoner av jervetisper med unger varierte også fra år til år og følgelig kan definisjonen av yngleområdene være feil. Fordi materialet ikke tillot en isolering av tap innen klart definerte yngleområder kan dette ha medvirket til at vi ikke fant sammenhenger mellom ynglinger og tap når vi splittet materialet på yngleområder. Dessuten viser jervens jakt og spisevaner (Pulliainen 1968, Myhre & Myrberget 1975, Magoun 1987) at jerven er opportunistisk og utnytter ett vidt spekter av mat i dietten. Disse egenskapene setter jerven i stand til å jevne ut fluktuasjoner i mattilgangen. Denne evnen kan føre til at det økte energibehovet som oppstår ved yngling fordeles på flere matressurser. Dermed vil en sammenheng mellom sauetapet og ynglinger hos jerv og mellom smågnagerår og sauetap bli vanskeligere å finne.

2.3

Sosial organisering hos fjellrev

O. Strand, A. Landa, B. Zimmermann, J.D.C Linnell & T. Skogland

Rever som tilhører samme familiegruppe har mer overlappende leveområde enn rever fra forskjellige familier. I sommersesongene brukes hiene av enslige rever, monogame par og par med en eller flere valper fra tidligere kull. Eldre valper kan oppholde seg innen foreldrenes leveområde. Det er tispene som i hovedsak bringer mat til hiet og bruker mest tid sammen med valpene. Valpene forlater foreldrenes leveområde i løpet av første vinter. De holder seg innen ca 4 mil fra foreldrenes område.

2.3.1 Innledning

Det er stor variasjon i hundedyrenes sosiale organisering (Geffen et al. 1996). Små og mellomstore arter som fjellrev, sjakaler *Canis mesomelas* og *C. auresus* og Blanford's rev *Vulpes cana* er monogame, mens større arter som ulv og jakthund kan leve i større flokker med ett reproduserende par (Moehlmann

1989). Den sosiale organiseringen varierer imidlertid innen artene (Moehlmann 1989, Gittlemann 1989). Både monogame par og større familieenheter som omfatter "ekstra foreldre" (Emlen 1983 a,b) er funnet hos rødrev, fjellrev, fennek rev *Fennecus zerda*, sjakaler (Macdonald 1979) og prærieulv *Canis latrans* (Gittlemann 1989, Moehlman 1989, Nowak 1991, Geffen et al. 1996). Hos familieenheter som omfatter mer enn ett reproduserende par kan kjønnsmodne individer utsette eller undertrykker egen reproduksjon (Emlen 1983 a,b, Hersteinsson & Macdonald 1982, Macdonald 1983, von Schantz 1984).

Det er framsatt flere alternative hypoteser for å forklare utviklingen av sosial atferd hos små rovdyr (< 6kg) (Emlen 1983 a,b, Gittleman 1989, Geffen 1996). Hypotesene tar utgangspunkt i at tilgang på mat eller andre essensielle ressurser varierer med tid og sted. Få studier har imidlertid fulgt artene over flere år og ved skiftende mattilgang.

Fjellrevens miljø og muligheter for reproduksjon varierer sterkt fra år til år. I områder med smågnagere har fjellreven en be-



Foto: Olav Strand

standsdynamikk som følger svigningene i smågnager-bestandene (Macpherson 1969, Angerbjörn et al. 1995, Kaikusalo & Angerbjörn 1995). De store svigningene i fjellrevbestandene skyldes for en stor del artens store kullstørrelse med opptil 10-12 valper i ett kull i smågnagerår. I forhold til tispenes kroppstørrelse har fjellreven det største reproduksjonspotensialet blant rovpattedyrene (Bekoff et al. 1981, Moehlman 1989).

Fjellreven kan leve i familier med mer enn ett reproduserende par (Frafjord 1991, Hersteinsson & Macdonald 1982), og er en art som egner seg til å studere sammenhengen mellom mattilgang, miljø variasjon og sosial organisering. Til nå har arten blitt studert i relativt stabile miljøer uten smågnagere på Island og Svalbard (Hersteinsson & Macdonald 1982, Prestrud 1992), på dyr som ikke har vært individuelt merket (Frafjord 1991) eller studert over få år (Garrott et al., 1984).

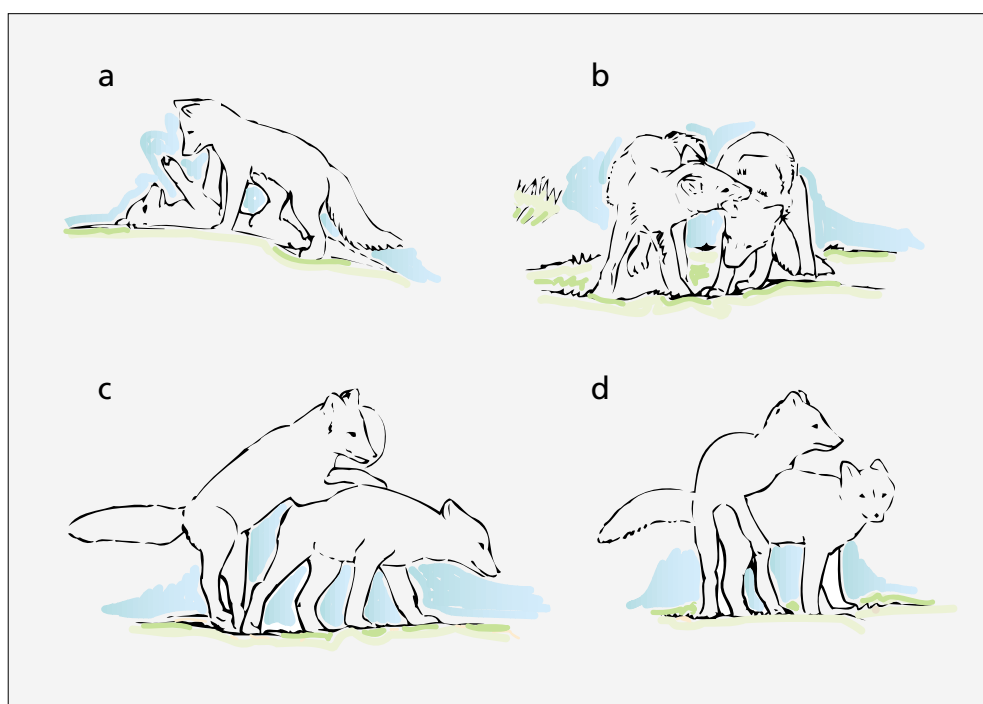
Her beskriver vi arealbruk og sosial organisering hos tre fjellrevfamilier som ble fulgt gjennom 8 år. Vi undersøkte familiegruppens dynamikk, valpenes utvandring fra foreldrenes leveområde og de voksnes mating av avkommet på individnivå. Resultatene er diskutert i forhold til hypoteser som forklarer utviklingen av sosial atferd i forhold til variasjoner i mattilgang.

2.3.2 Materiale og metoder

Tre familiegrupper (A; B og C) har blitt studert med hjelp av radiomerking og observasjoner av reproduserende revers atferd i perioden 1988-1995. De første atferdsstudiene ble gjennomført sommeren 1988. Vi hadde da ennå ikke radiomerket voksne fjellrev. I atferdsstudiene fra 1988 og 1989 gjenkjente vi revene på røyteflekker og fargeforskjeller. *Totalt ble 8 voksne fjellrev og 17 valper radiomerket*, åtte av valpene ble fulgt fram til kjønnsmodning og videre.

Figur 2.3.1

Valpenes atferd ble blant annet beskrevet som frekvensen av fire kategorier som enten uttrykker dominans eller underlegenhet. Atferd som å blotte strupen, og pares (a og b) er atferd som uttrykker underlegenhet, mens atferd som biting, lukt markering og seksuell dominans (b, c og d) uttrykker dominans. - Behavioural interactions between cubs were categorised as the frequency of four easily recognisable behaviours each expressing dominant or submissive behaviour. Behaviours, exposing the throat, and being mounted (a and b) are recognised as submissive behaviour whereas biting, scent marking and sexually dominant behaviour (b, c and d) are recognised as dominant behaviour.



Smågnagertetthet er beskrevet som en relativ indeks, med tre nivåer; høy, intermediær og lav. Data på smågnagere ble hentet fra felt observasjoner, fellefangst og andre tilgjengelige kilder som blant annet fjelloppsynsmenn, detaljer er gitt i **kap. 2.1**.

Revene ble fanget i feller ved hiene og andre områder som de brukte mye. Voksne individer var vanskelige å fange i yngleperioden: De fleste av de voksne ble derfor fanget om vinteren. Valpene, som ble fanget på hiene, ble utstyrt med radiosendere fra en kroppsvekt på 1300 gr. Radiosenderne var utstyrt med et slitasjeledd som virker slik at senderne faller av revene etter ca 2 år, tilsvarende batterikapasiteten på radiosenderne. Radiosenderne hadde fargekoder for lettere å atskille individene. Valpenes radiosendere hadde fleksibelt halsbånd. Leveområdenes størrelse ble studert fra småfly og fra bakken, og beregnet etter en metode kalt minimum konvekse polygoner (Harris et al., 1990). I beregningen av størrelsene benyttet vi et standardprogram (Ranges ver. 5 Kenward & Hodder 1995).

Foreldreinvestering og atferd ble studert ved at vi overvåket hiene i juli og august. Valpene var da 6-12 uker gamle. Atferdsstudiene ble gjort fra et kamuflasjetelt som var plassert 100-400 meter fra hiene. Atferdsstudiene ble utført i perioder på tre timer, med unntak av perioder med dårlige siktforhold. I studiene av valpenes atferd valgte vi en valp så tilfeldig som mulig og registrerte et sett bestemte atferdskategorier i løpet av 4 minutter. I analysen av dominans konsentrerte vi oss om fire atferdskategorier: «avslutte en interaksjon» (valpen går eller løper unna partneren). «eksponerer strupen» (legger seg på ryggen foran partneren, og viser fram strupepartiet), «bites» og «pares» (**figur 2.3.1**). Disse atferdskategoriene er beskrevet som typisk underlegne eller "ikke aggressiv atferd" hos hundedyr, mens atferd som «biter» og «parer» regnes for å være typisk aggressiv atferd (Fox & Clark 1971; Biben 1983).

2.3.3 Resultater

2.3.3.1 Familiegruppens størrelse og dynamikk

Antall kjønnsmodne rever ved de tre hiene var relativt konstant i første del av studieperioden: de revene som ble merket ved hiene ble gradvis byttet ut, enten ved at de unge revene overtok hiene (tispe nr 39, 27 og hann nr 5), ved at nye dyr kom til (hann nr 115 og 120), eller ved at overlevende valper tok over et nabo territorium (tispe nr 54 **figur 2.3.2**). De samme revene brukte sine leveområder og hi i flere påfølgende år. Etter utvandring returnerte enkelte valper til sitt oppvekstområde slik at enkelte familiegrupper besto av tre kjønnsmodne individer. En av valpene (hann nr 5) vandret gjentatte ganger ut fra foreldrenes leveområde **figur 2.3.1**). Voksne, territorielle rever ble erstattet med ungdyr eller rev utenfra med ca 0.3 pr. familie pr. år. I fem av sommersesongene var et av territoriene i bruk av enslige individer, mens sju av de årlige familiene besto av et monogamt par og åtte av familiegruppene med tre individer.

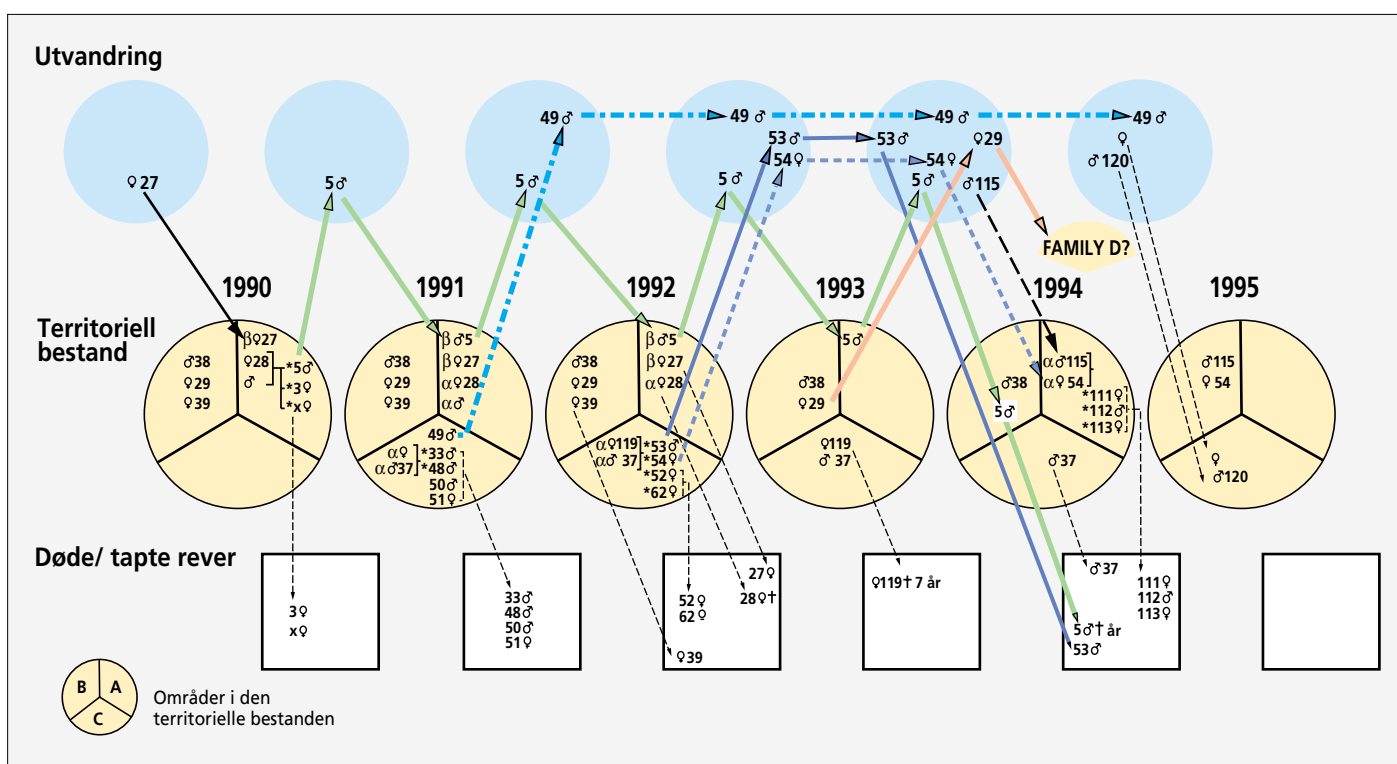
Samtlige familiegrupper besto av en hann og en tispe sammen med et avkom fra året før (**figur 2.3.2**). Fire av i alt 10 reproduserende familier besto av tre kjønnsmodne individer. Også i år hvor familiene ikke hadde unger besto enkelte familier av tre kjønnsmodne rever ($n = 4$). Seks av de reproduserende familiene besto av to voksne individer.

2.3.3.2 Leveområdenes størrelse

Vi beregnet årlig leveområder for 11 fjellrever, flere av disse ble fulgt over flere år. Leveområdenes størrelse varierte, det minste var 9 km², det største var 201 km². Tispens områder var gjennomgående mindre enn hannenes. Ungdyr og enslige voksne rever som hadde mistet partneren, brukte fem ganger større områder enn stedfaste rever (**tabell 2.3.1, figur 2.3.3**). Leveområdene var omtrent like store i år med lite eller middels tetthet av smånagere (**tabell 2.3.1**). Rever fra samme familiegruppe hadde høy grad av overlappende leveområder (**figur 2.3.5**), og mer overlappende områder enn individer fra forskjellige familiegrupper. Når ikke-beslektede rever hadde overlappende områder skyldes dette som regel endret bruk der enkelt dyr inkluderte deler av et annet leveområde etter at en familiegruppe var gått i oppløsning. Et eksempel på dette er rev nr 29 og nr 5 som begge utvidet sine leveområder etter at de ble alene i sine områder (**figur 2.3.5**). På tross av at leveområdene overlapper litt mellom familiegruppene, observerte vi ikke at noen av de voksne dyra oppholdt seg ved et hi som var i bruk av en annen familiegruppe.

2.3.3.3 De voksne revenes rollefordeling og hibruk i yngletida

Det var betydelige forskjeller på hvordan tisper og hanner brukte hiet i yngletida. Reproduserende hanner var mer tid borte fra hiet enn tispene (**tabell 2.3.2**), bare unntaksvis var hannene



Figur 2.3.2

Schematisk framstilling av sammensetningen av de tre familiegruppene i perioden 1990-1995. De store og tredelte sirklene illustrerer de tre hiområdene med de omliggende leveområdene, mens de skraverte små rundingene illustrerer de dyrene som har oppholdt seg utenfor de etablerte familiegruppene og vært på vandring. De åpne firkantene symboliserer dyr som har dødd (markert med ett kors) eller som vi har mista kontakten med. Pilene mellom de enkelte symbolene viser hvordan de enkelte individene har endret status i løpet av studieperioden. - Composition and changes in three arctic fox family groups during the study. Large circles illustrate the three territories, with its surrounding home ranges, whereas the small and shaded circles illustrates the pool of floating or dispersing foxes. Open squares indicate dead foxes or foxes with which we lost radio contact. Arrows between symbols gives movements or changes in social status of the different foxes.

inne i hiet mens valpene var små. Tispene brukte mye tid ved og i hiet (**tabell 2.3.2**). I tre av reproduksjonsforsøkene var det også unge rever i foreldrenes leveområder. Unge rever brukte lite tid ved hiet. Ved 42 anledninger så vi at revene kom med mat til hiet (**tabell 2.3.3**). Cirka 56 prosent av matingene ble utført av tisper, mens 40% ble utført av hanner (**tabell 2.3.3**). Vi så bare i to tilfeller (4%) at ungene (hjelperne) hadde med mat til hiet. Etter mating kunne valpene tigge om mer mat. De holdt halen og bakkroppen lavt mens de forsøkte å slikke den voksne i munnvikene. Omtrent en tredjedel ($n = 26 / 77$) av tiggingen førte til at voksne hunner gulpet opp mat til valpen. Vi observerte også at valpene tagg hannene, men ingen av hannene gulpet opp mat som respons på dette. Ingen av «hjelperne» gulpet opp mat til valpene.

2.3.3.4 Valpenes dominans og utvandring

Av de 45 valpene som ble sett ved hiene, ble 31 påsatt øremer-

ker og 17 av disse ble merket med radiosendere. Etter 1990 ble samtlige valper som ble funnet ved hiene radiomerket. Ni av de radiomerkede valpene ble påvist utenfor sine foreldres leveområde i løpet av første vinter. Av de øvrige åtte valpene ble fem funnet døde innen foreldrenes leveområder før de hadde fylt seks måneder, mens vi mistet kontakten med tre av de radiomerkede valpene uten at de var påvist utenfor foreldrenes områder.

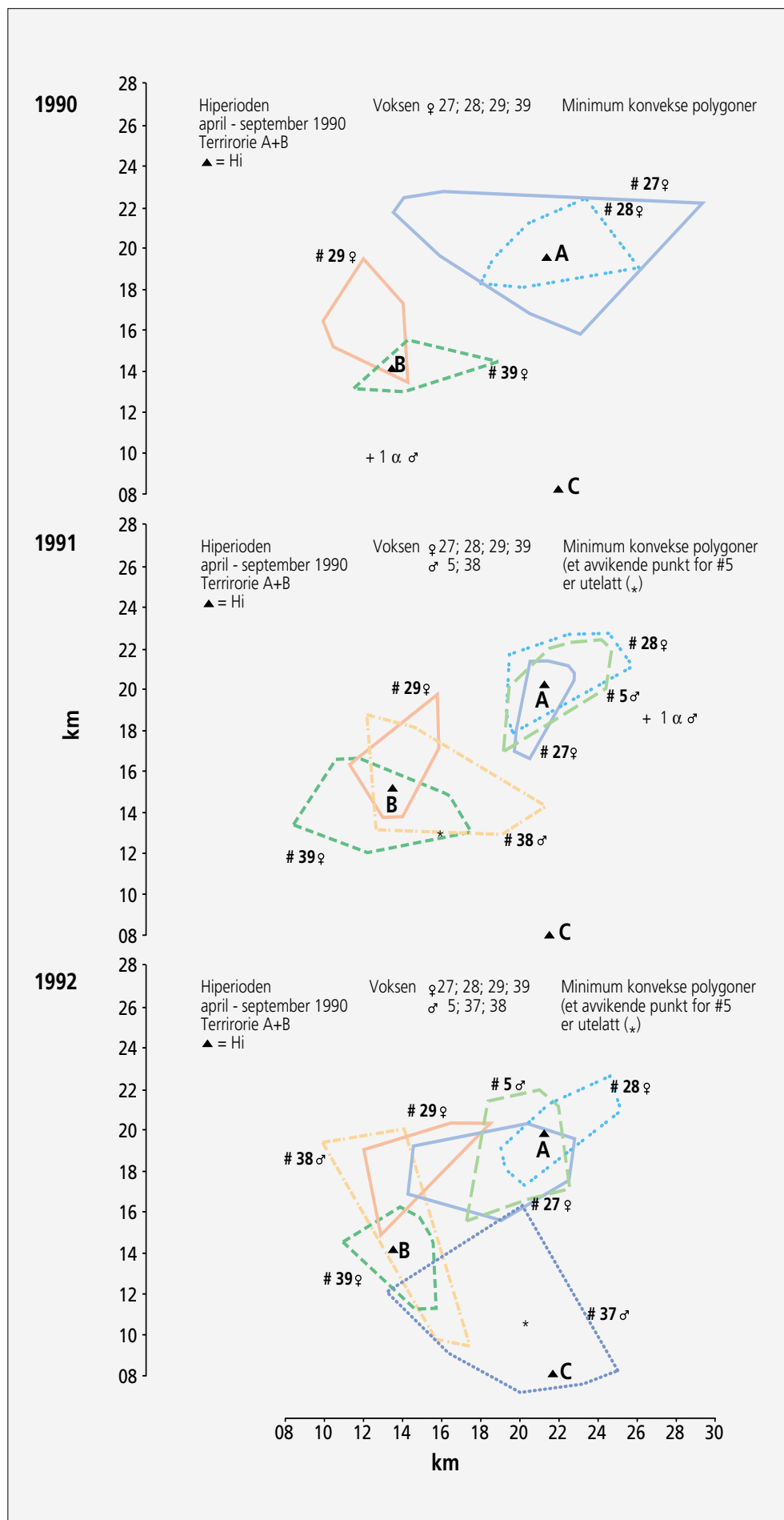
Dominansforholdene ble studert i to valpekull (territorie C i 1991 og 1992). Det var ingen vesentlig forskjeller på hvor ofte de enkelte valpene var involvert i interaksjoner med andre valper (**tabell 2.3.4**). Underlegen atferd hadde samme hyppighet valpene imellom. Derimot var det forskjellig grad av seksuell atferd. Tidspunkt for utvandring varierte en del, fra 3 måneders alder (valp nr 52 og nr 54 i 1992) til 10 måneder (valp nr 50 i 1991). Gjennomsnitt utvandret valpene når de var seks måneder gamle.

Tabell 2.3.1 Estimert størrelse på leveområder (km^2) (minimum konvekse polygoner) i hiperioden (april-oktober) med standardavvik (SD) for fjellrevhanner og tisper med ulik sosial status i år med lav og intermediær smågnager tetthet (N =antall rever). - Estimated home range size (km^2) (minimum convex polygons) during the denning period (April-October) (SD=standard deviation) for arctic fox males and females with differing social status in years with low and intermediate density of microtine mammals (N =no of foxes).

	Tisper			Hanner			Ungdyr			Utvandrende voksne		
	Km^2	SD	N	Km^2	SD	N	Km^2	SD	N	Km^2	SD	N
Smågnagere												
Lav	27	22	6	28	13	2	94	-	1	143	-	1
Intermediær	16	6,5	10	37	24	3	27	-	1	167	-	2

Tabell 2.3.2 Tidsbudsjetter for voksne fjellrever i hver av de reproduserende familiegruppene samt total observasjonstid for atferdsstudiene. - Time budgets of arctic foxes in each of the reproducing family groups.

Familie	År	Rev nr.	Kjønn	Borte fra hi (%)	Ved hi (%)	Inne i hi (%)	Valpene alene ved hiet (%)	Observasjonstid i minutter
B		901	Hunn	54	20	26		
B		902	Hunn	100	0,2	0		
B	1988	903	Hann	77	17	6	40	2751
A		904	Hunn	55	20	25		
A		905	Hunn	64	25	11		
A	1988	906	Hann	90	10	0	51	6018
B		37	Hann	100	0	0		
B	1989	29	Hunn	100	0,1	0,3	ca 100	2417
A		28	Hunn	71	19	10		
A	1989		Hann	99	1	0,1	71	3140
A		28	Hunn	75	0,2	24		
A		27	Hunn	100	0	0		
A	1990		Hann	100	0	0	75	2225
C		119	Hunn	87	12	2		
C	1991	37	Hann	95	5	0	82	3978
C		119	Hunn	90	10	0		
C	1992	37	Hann	100	0,1	0	89	5296
A		54	Hunn	79	21	0		
A	1994	115	Hann	91	9	0,2	79	1820
Totalt tisper				75	14	11		
Totalt hanner				94	5	0,8		
Totalt ungdyr				100	0	0		

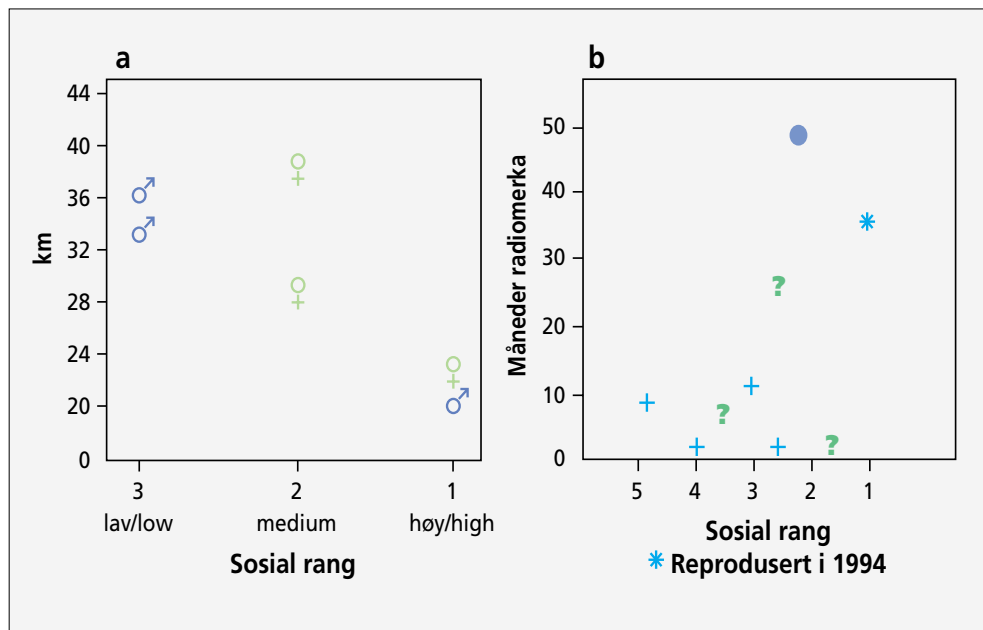


Figur 2.3.3

Estimerte leveområder i hi-perioden (april- september) for fjellrever i tre nærliggende familiegrupper. Rever som tilhører forskjellige familier har leveområder som i liten grad overlapper ($X = 2.9\%$, $sd = 10$, $n = 92$), mens rever innen de samme familiene i stor grad har overlappende leveområder ($X = 37\%$, $sd = 29$, $n = 32$). Sentralt i hvert leveområde er ynglehiene som er markert med trekanter i figuren. Rever som ikke er radiomerka er symbolisert i tynn skrift, eks alfa hann ved familie B i 1990. - Estimated arctic fox home ranges in the denning period (April-September) for foxes belonging to three adjacent family groups. Foxes belonging to different families have home range areas with extensive overlap ($X = 37\%$, $sd = 29$, $n = 32$), whereas foxes belonging to the same families overlap significantly less ($X = 2.9\%$, $sd = 10$, $n = 92$). Breeding dens are located in the centre of each families home range area, and are marked with a solid triangle.

Figur 2.3.4

a. Avstand til foreldrenes leveområde ved ett års alder plottet mot sosial rang, indikerer at de mest dominante valpene i størst grad oppholder seg i nærheten av oppvekstområdet. **b.** Dette har også en sammenheng med at vi klarte å opprettholde kontakt med de høyest rangerte valpene over lengst tid, og at flere av de lavest rangerte valpene døde før ett års alder. Døde valper er symbolisert med kors, ukjente med spørsmålstegn. - **a.** Distance to the natal den at age of one year plotted against social status in the litter suggests that the most dominant cubs stay closest to the natal area. **b.** And time for which we were able to follow each cub plotted against social status.



Tabell 2.3.3 Observasjoner av i hvilken grad de voksne revene kommer inn til hiet med eller uten mat. - Observations showing the frequency with which adult arctic foxes return to the den with, or without food.

Territorium	År	Hanner		Tisper		Ekstra foreldre	
		Med mat	Uten mat	Med mat	Uten mat	Med mat	Uten mat
B	1988	5	0	4	2	2	0
A	1988	3	1	2	2	0	0
A	1989	1	3	15	2	0	0
C	1991	6	1	1	6	0	0
C	1992	0	1	3	2	0	0
Totalt		15/21		25/39		2	0

Tabell 2.3.4 Resultater fra atferdsstudiene ved familie C i 1991 og 1992, tabellen viser den individuelle valpens sosiale aktivitet (% av interaksjonene), dens relative dominans i forhold til sine kullsøsken, % av tiden som er brukt alene, og alder ved første observasjon utenfor foreldrenes leveområde. - Results from the behavioural studies at family C in 1991 and 1992, the table gives each cub's social activity (% of interactions), its relative dominance to litter mates, the time spent alone at the den, and age when first observed outside the natal home range.

Valp nr.	År	Kjønn	% av interaksjoner	Dominans rang	% tid alene	Alder v. utvandring
33	1991	Hann	22	3,5	0,5	6
48	1991	Hann	21	1,6	0,5	?
49	1991	Hann	17	2,1	2	6
50	1991	Hann	23	4,8	9	10
51	1991	Tispe	18	3,0	10	6
52	1992	Tispe	26	2,5	8	4
53	1992	Hann	22	2,5	14	6
54	1992	Tispe	19	1	18	4
62	1992	Tispe	34	4	11	6

Det var sammenheng mellom sosial rang og alder ved utvandring: de mest dominante valpene forlot foreldrenes hiområde tidligere enn valper med lav rang. Videre synes de mest underlegne valpene å vandre lengst (**figur 2.3.4a**). Vi beholdt kontakt med de høyest rangerte valpene over lengst tid. Dette var fordi de lavest rangerte valpene døde tidlig (symbolisert med kors i **figur 2.3.4b**).

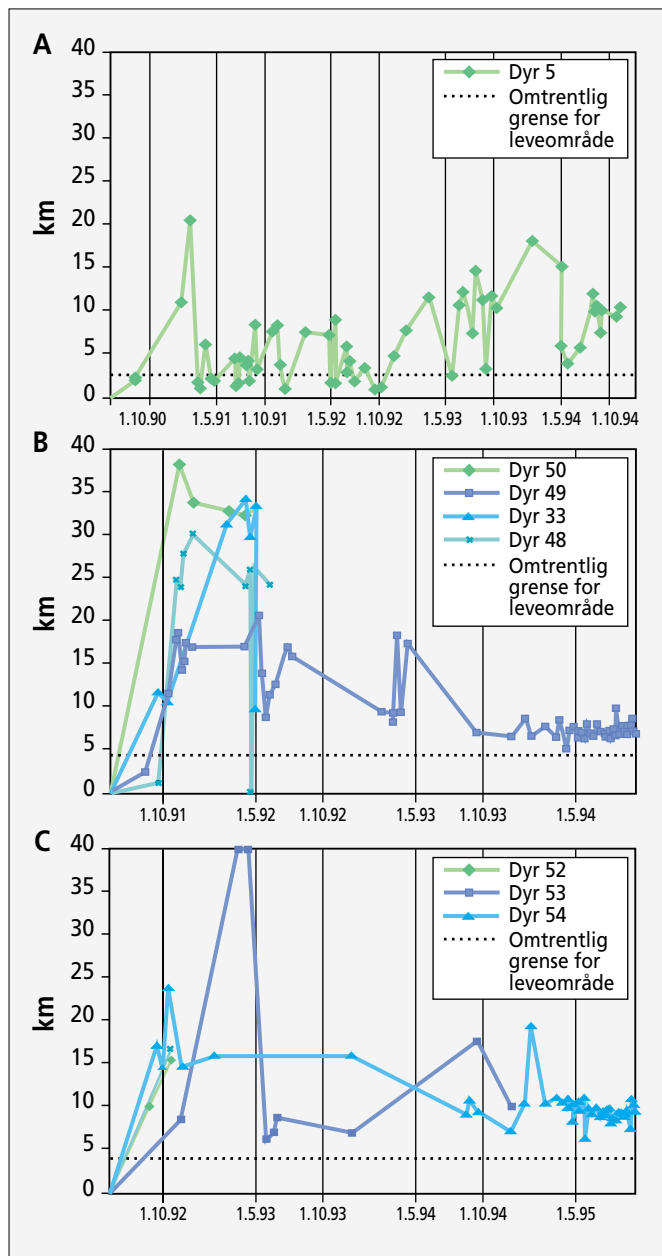
Avstanden valpene beveget seg bort fra sitt fødested økte betydelig i løpet av den første vinteren, største avstand til foreldreområdet var 40 km, minste var 20 km (**figur 2.3.5**). Enkelte valper (tispe nr 27, hann nr 5 og hann nr 51) returnerte til foreldreområdet etter å ha vært utenfor i lange perioder. Dette er tydeligst hos hann nr 5. Den utvandret vinteren 1990, 1991, 1992 og 1993, men returnerte hver vår og sommer til foreldreområdet. Først ved årsskifte 1993/1994, og etter at hi B var blitt ledig (**figur 2.3.1**) slo han seg ned ved dette hiet. Et liknende mønster så vi hos hann nr 51. Han kom tilbake til foreldrehiet etter ett år. Vi mistet kort tid etter kontakten med denne reven. Et tilsvarende mønster hadde tispe nr 54. I 1994 klarte hun å etablere seg på hi A (**figur 2.3.1** og **figur 2.3.5**).

2.3.4 Diskusjon

Dette er den første undersøkelsen der individuelle fjellrever følges over flere år, og deres livshistorie klarlegges. Kjønnsmodne rever som etablerte seg i et hiområde, brukte sine hi gjennom hele året. Videre brukte revene de samme hiene og områdene over flere år. Bare i ett år med lav mattilgang og sviktende reproduksjon ble denne kontinuiteten brutt. To enslige voksne rever og ett voksent par forlot da sine yngleområder, enten for å finne nye make eller bedre mulighetene for reproduksjon. Det faktum at disse dyra forlot sine områder og at territorium A i likhet med territorium B ble okkupert på nytt etter at de stedfaste revene enten døde eller at enslige rever forlot områdene, viser at det er viktig for en stamme å ha flere unge individer som "flyter" i populasjonen.

Små rovdyr lever ofte i familiegrupper i yngletida. Det er et begrenset samarbeid mellom de voksne (Moehlmann 1989). Slik atferd har vært forklart utfra fordelingen av mat og andre ressurser av betydning for reproduksjon og overlevelse (Moehlmann 1989, Geffen et al. 1996). Von Schantz (1986) laget en modell der størrelsen på et territorium er konstant mellom år mens bytedyrtilgangen varierte. Modellen forutsier at sosiale grupper vil kunne oppstå hvis foreldrene tillater unge individer å bli hjemme når mattilgangen er så stor at foreldrenes territorium har ressurser nok til flere voksne.

Hundedyrene føder ungene i et underjordisk hi. Vellykket yngling forutsetter at hiet er godt med et forholdsvis rikt omliggende territorium. Hi og territorium kan ha stor betydning for hundedyras sosiale organisering. Lindstrøm (1986) foreslo at seleksjonen for sosiale grupper kan være en måte foreldrene forsikrer seg om at territoriet arves av sine egne avkom, og ungdomra unngår risikoen ved tidlig å måtte vandre ut i et ukjent miljø. En tredje forklaring på slik sosial atferd kan ha sammenheng med foreldreinvesteringen i tida etter fødsel, og at oppfostringen forutsetter samarbeider mellom flere voksne om matingen



Figur 2.3.5 Avstand til oppveksthiet plottet mot valpenes alder for hann nr 5 (a), valpene fra familie C i 1990 (b) og 1991 (c). Figuren viser hvordan den geografiske avstanden til foreldrenes leveområde (markert med en stiplede horisontal linje) øker den første vinteren, for å minske neste sommer, eks. valp nr 5 (figur 5a) og rev nr 49 i figur 5b, og rev 53 og 54 i figur 5c. - Distance to the natal den plotted against cub age for male no 5, and the cubs born at territory C in 1990 (b) and 1991(c). The figure demonstrates how the geographical distance to the parental home range (dotted horizontal line) increases the first winter, and thereafter decreases the next summer, e.g. no 5 in (fig. 5a), fox no. 49 in (b), and fox 53 and 54 in (c).

(Bekoff et al. 1981, Emlen 1983 a, b) eller beskyttelse mot andre rovdyr (Brown 1982).

De tre alternative hypotesene er bare delvis eksklusive. Von Schantz modell forutsier at «hjelpere» eller sosiale enheter bare kan oppstå hvis mattilgangen er høy, eventuelt ved at de unge dyra velger andre byttedyr enn sine foreldre, og derved unngår konkurranse. Lindstrøms hypotese forutsier at unge individer vil være tilstede ved territoriet uavhengig av mattilgang, men forutsier i likhet med de andre forklaringene at det er et nært slektskap mellom dyra i ei slik gruppe. I motsetning til de andre hypotesene stiller ikke Lindstrøms hypotese krav til at «hjelperne» skal bidra i oppfostringen av valpene. Den siste hypotesen om behovet for foreldreomsorg forutsier at de unge individene bidrar med en betydelig del til fostringen, og at det er et nært slektskap mellom foreldre og «hjelper».

Våre resultater gir mest støtte til Linstrøms forklaringsmodell. Vi bygger denne påstanden på at vi i tre av åtte reproduksjonsperioder fant en kjønnsmoden fjellrev i tillegg til det reproduserende paret i samme familiegruppe. Forekomsten av ekstra individer var uten sammenheng med spesielt høy mattilgang. Flere voksne fjellrever og to reproduserende tisper i samme hi ble også påvist av Hersteinsson (1984) og Frafjord (1991), og det samme ble funnet hos rødrev av Macdonald (1979), von Schantz (1981) og av Harris og White (1992). I kontrast til studiene på rødrev og i likhet med Frafjord (1991), kunne vi ikke dokumentere at de dyra som ikke hadde unger selv hadde noen målbar investering i valpene i form av mating eller bruk av tid ved ynglehiet. I fem av åtte sesonger uten reproduksjon delte de etablerte parene hi og leveområder med 1-2 ekstra voksne unger av begge kjønn. De ikke-reproduserende dyra var unger fra tidligere kull.

Hos arter som har flere avkom pr. kull vil oppvekstvilkår og den enkelte valps muligheter til å etablere seg i nye territorier ha betydning for atferd og sosial organisering (Bekoff 1989, Emlen

1983 a, b). Samtlige valper forlot foreldrenes leveområde i løpet av den første høsten eller vinteren. Det synes å være de mest dominante valpene som i første rekke etablerer seg i nærheten av sine foreldres leveområder. Legger vi Lindstrøms hypotese til grunn, vil verdien av å arve et territorium kunne overstige fordelene ved å vandre ut i et risikofyllt miljø, slik at det beste en valp kan håpe på er å arve foreldrenes territorium. Alternativt kan det være slik at de valpene som ikke klarer å etablere seg på nye territorier blir hos foreldrene, og «reproduserer» ved å øke overlevelse hos sine søsken (Emlen 1983 a, b). De svakeste valpene, som ikke klarer en nyetablering i et nytt territorium, skulle i så fall bli værende i foreldreterritoriet. Vi finner ikke støtte for en alternativ forklaring. Det er de mest dominante valpene som returnerer til sine foreldres leveområder, og alle valpene vandret ut før de eventuelt returnerte til foreldrenes leveområde.

De skandinaviske fjellområdene har fluktuerende smågnagerbestander. Spesielt lemen har bestander som svinger med periodisk syklisitet (Stenseth & Ims 1993). Nyere studier har påpekt betydningen av at bestanssvingningene ikke er synkrone over store geografiske avstander (Mackin-Roglska & Nabalgo 1990, Ims & Steen 1990, Henttonen & Kaikusalo 1993, Stenseth & Ims 1993, Lindstrøm et al. 1996) og den mulige bestandsregulerende effekten slik variasjon kan ha (Hanski & Gilpin 1991; Harrison & Hastings 1996).

Fjellreven bestandsstørrelse varierer med smågnagersvingningene (Macpherson 1969; Angerbjörn et al. 1995; Kaikusalo & Angerbjörn 1995), med en periodisitet på 3-5 år mellom hver bestandstopp (Angerbjörn et al. 1995; kap 2.6). At alle valpene vandret ut fra foreldrenes områder kan skyldes de mulighetene dette skaper som følge av smågnagersvingningene. Fjellrevens utvandring, og grunnlaget for utviklingen av sosiale grupper, kan derfor være at valpene utprøver mulighetene for selvstendig reproduksjon. Dersom dette ikke lykkes, returnerer de til foreldrenes leveområde der de oppnår fordelene med kjente omgivelser og muligheter til å arve foreldrenes territorium.

2.4

Bruk av leveområde hos to truede arter i fjellandskapet: jerv og fjellrev

A. Landa, O. Strand, J.D.C. Linnell & T. Skogland

Fjellrev benytter mye mindre leveområder enn jerv. Hos jerv, og fjellrev har hannene større områder enn tispene. Snøhettaområdet synes å passe for fjellrev, og det er vanskelig å forklare hvorfor bestanden ikke har økt etter mer enn 66 år med totalfredning. Snøhetta, Rondane og Reinheimen er det totalfredede kjerneområdet for jerv i Sør-Norge med plass til 36-50 jerver. Fordi jerven tidvis forlater området kan den likevel bli skutt. Senvinter og sommer vil jakt i området utenfor kunne felle lokale dyr, mens den seinhøstes og tidlig på vinteren kan felle jerver fra kjerneområdet. Bestanden i kjerneområdet kan overleve hvis det foregår utveksling av individer med populasjonen i nordøst og forvaltningsmyndighetene opprettholder jervefredningen i kjerneområdet.

2.4.1 Innledning

Fjellrev og jerv har sirkumpolar utbredelse på tundra og tundra-taiga. Ingen av dem regnes som direkte truede (Ginsberg & Macdonald 1990, Banci 1994), og mange steder blir de høstet for sin vakre pels. Selv om det er stor forskjell i kroppsstørrelse mellom dem (fjellrev 3-4 kg, jerv 8-18 kg) og de tilhører forskjellige systematiske grupper (hundedyr og mårdyr), har de liknende diett med smågnagere, hare *Lepus timidus*, fugl og åtsler som viktige byttedyr. Jerven kan i tillegg drepe store byttedyr som rein hvis snøforholdene er gunstige. Det er allment kjent at fjellrevens reproduksjon avhenger av bestandstoppene hos smågnagerne i området. Mindre kjent er det at jervens reproduksjon i Sør-Norge øker i smågnagerår (**Kap. 2.1**). Det sosiale systemet er forskjellig mellom mårdyr og hundedyr. Mårdyrene er mer solitære enn hundedyrene (Powell 1979, Moehlan 1989, Sandell 1989).

Fjellrev og jerv i Skandinavia finnes i en rekke fjellområder omgitt av barskog, men overbeskatning av fjellrev og forfølgelse av jerv på grunn av dens skade på sau og tamrein har ført til sterk tilbakegang av artene (Landa & Skogland 1995). Fjellreven blir regnet som sårbar og har vært totalfredet siden 1928 i Sverige og 1930 i Norge. Jerv er regnet som sårbar i Sverige og sjelden i Norge. I Sverige har jerv vært totalfredet siden 1968, i Sør- og Nord-Norge siden henholdsvis 1973 og 1982. I Skandinaviske økosystem i høgfjellet er det i dag disse to rovdyrartene som er mest i søkelyset med hensyn til en framtidig bevaring. I senere tid har jerven økt i antall og utbredelse (Landa & Skogland 1995), og siden 1993/94 har det vært tillatt en begrenset lisensjakt på jerv i våre tre nordligste fylker. Fjellreven har derimot vist liten respons på mer enn 60 års fredning (**Kap. 2.6**).

Ved planlegging av forvaltning og bevaring av arter i fragmenterte bestander og habitater, er kunnskaper om dyrenes bevegelsesmønster, leveområdenes størrelse og mulighetene til ut- og innvandring viktige. Det er nødvendig å finne tettheten av dyr, og terrengets bæreevne samt artenes kapasitet eller evne til å bevege seg mellom de ulike områdene. Likeledes, er deres valg av habitat viktig å forstå for å kunne fastslå hvilken andel av hvert område som har potensiale som et passende leveområde.

I tillegg til at jerv har økologiske avgrensninger ble dens leveområde i Norge klassifisert som områder innen og utenfor såkalte kjerneområder for forvaltning i 1994. I Sør-Norge ble jervens kjerneområde fastlagt til Snøhetta og omliggende fjellområder i sør og øst. Avgrensning av kjerneområder for jerv er ment for å sikre levedyktige bestander.

Dette studiet har som formål å studere størrelse på leveområder, muligheten for ut- og innvandring, status og valg av habitat hos jerv og fjellrev i et høgfjellsområde i Sør-Norge. Målet var å



Foto: Arild Landa

sammenligne deres rommelige krav i forhold til økologiske krav- og forvaltning i forhold til det tilgjengelige habitatet innen et fragmentert økosystem.

2.4.2 Materiale og metoder

2.4.2.1 Studieområde

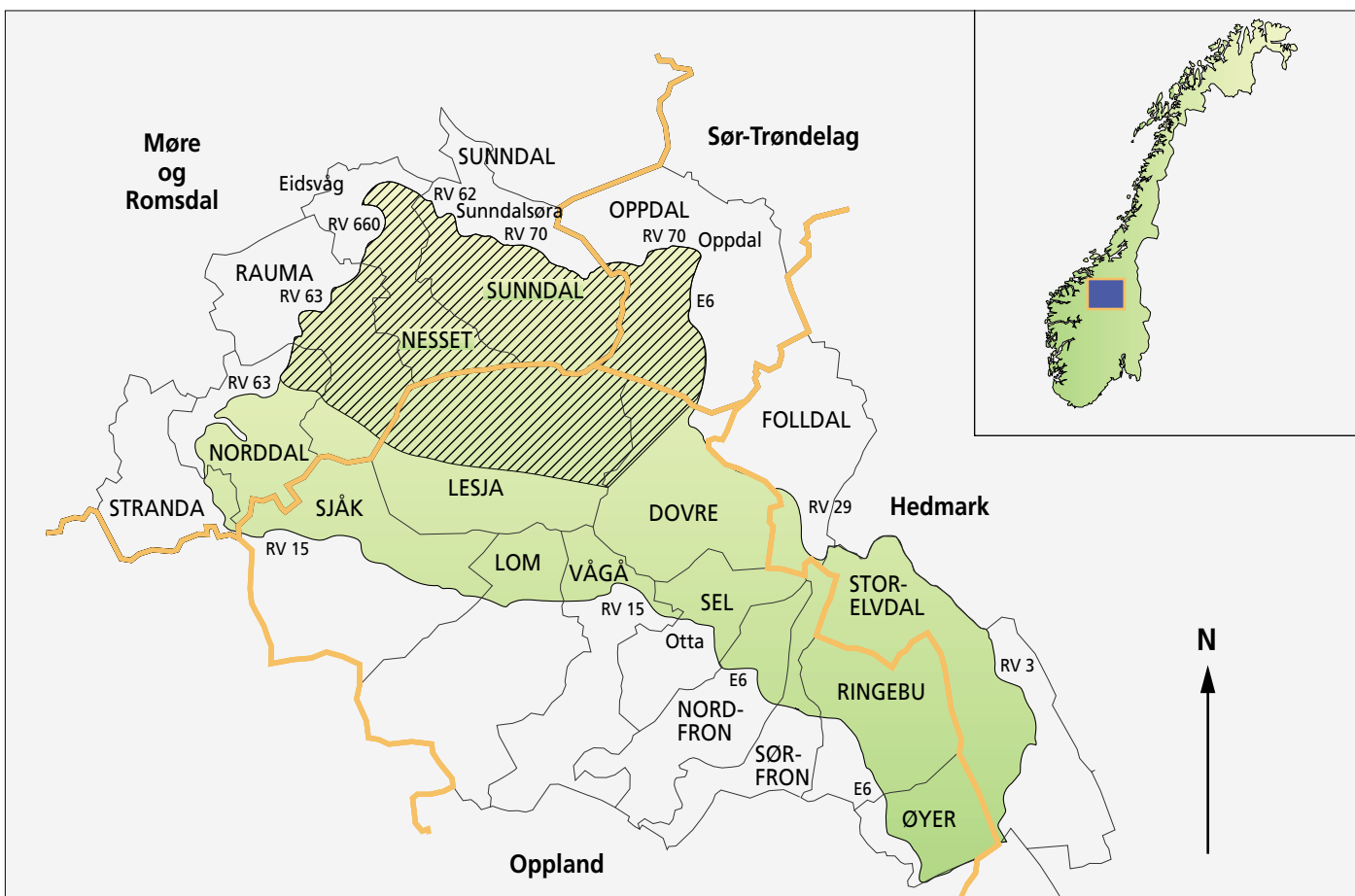
Kjerneområdet for jerv i Sør-Norge er ca. 13,505 km² stort. Området inkluderer deler av fire fylker med respektive forvaltnings administrasjoner (Sør-Trøndelag, Møre & Romsdal, Oppland og Hedmark). Området består av tre forskjellige fjellområder, (Snøhetta 4400 km², Rondane 4850 km² og Reinheimen 4200 km²) Hvert område har egen villreinstamme. De tre områdene er høgfjellsplatåer med topper over 2000 m over havet, gjennomskåret av bratte fjelldaler dominert av fjellbjørkeskog *Betula pubescens*. De lavereliggende områdene har innslag av fjellfuru *Pinus sylvestrus* og gran *Picea abies*. Dalene har veier, fjellgarder og hyttebyer. De tre platåene er atskilt av lågere dal-fører med riksveier, bosetting, gårdsdrift og annen menneskelig aktivitet. Oppdelingen er spesielt markert mellom Reinheimen og de to andre fjellområdene. Andre fjellområder ligger inntil kjerneområdet både i nord, øst og sør (Figur. 2.4.1). Disse er

oppdelt på samme måte som kjerneområdet med daler og veier med tilhørende bebyggelse og aktivitet. Klimaet er kyst påvirket (fuktig) i vest der tregrensa går ved ca. 800 høyde, og til innlandsklima i øst der tregrensa går ved ca. 1000 m høyde. Hovedaktivitetene i området er fotturisme, skiturisme, småvilt- og storviltjakt (reinsjakt), militære øvelser og frittstående sauer på sommerbeite. To nasjonalparker (NP), Dovrefjell NP (256 km²) og Rondane NP (580 km²) ligger innenfor grensen til kjerneområdet. Det er planer om å binde sammen disse to parkene i en større nasjonalpark på ca. 6000 km².

Vi utførte storparten av våre studier i Snøhettaområdet (Figur 2.4.1). Snøhetta og omliggende fjell i Sør-Norge er i dag det eneste høgfjellsøkosystemet i Vest-Europa der jerv, fjellrev og villrein lever sammen. Villreinen i Snøhettaområdet er en av de få stammene av opprinnelig fjellrein i Barentsregionen (Røed 1985, Skogland 1994).

2.4.2.2 Fangst og radiomerking

Vi fanget og radiomerket 25 fjellrever i standard burfeller av netting. Sytten var valper som ble merket ved hiet i overgangen juli/august. Åtte voksne fjellrever ble fanget i områder med sporaktivitet på ettervinteren. Om vinteren ble fellene ettersatt dag-



Figur 2.4.1

Avgrensingen til kjerneområdet for jerv i Sør-Norge. Skravert område viser vårt studieområde i Snøhetta (4400 km²). Hele området omfatter 1476 km² av Hedemark, 7685 km² av Oppland, 3582 km² av Møre og Romsdal og 762 km² av Sør-Trøndelag fylke. Totalt område er 13 505 km². - The borders of core area for wolverines in Southern Norway. Chattered area is our study area Snøhetta (4400 km²). Total area includes 1476 km² of Hedemark, 7685 km² of Oppland, 3582 km² of Møre og Romsdal and 762 km² of Sør-Trøndelag County. Total area is 13 505 km².

lig, om sommeren var de under kontinuerlig oppsyn fra avstand. Ti jerver ble fanget i boksfeller av stein eller tre med falluke av skifer. En jerv ble fanget ved hjelp av gummierte fotsakser, og tre valper ble fanget i/ved hiet. All fangst av jerv ble utført med automatisk radio-varslingsystem. Jerven ble bedøvd, fjellrevene ble håndtert uten bedøvelse. Voksne jerver og fjellrever ble utstyrt med radiosendere festet med halsbånd. Fjellrevvalpene fikk radiosenderen påmontert ved et ekspanderende halsbånd. En jervunge ble utstyrt med samme sender som fjellrevvalpene og to jervunger fikk sendere implantert i bukshulen. Klassifisering av ungdyr og kjønnsmodne individ ble bedømt fra tannutvikling, utvikling av testikler hos hanner, og melk i pletter hos hunndyrene.

2.4.2.3 Radiopeiling og analyser

Dyrene ble i hovedsak lokalisert ved hjelp av peilinger fra småfly, men også fra bakken. Om vinteren var det vanskelig å gjennomføre regelmessige flypeilinger på grunn av værforholdene, og det var perioder da vi ble nektet å fly i området på grunn av militærøvelse. Fra noen områder fikk vi derfor få datapunkter.

Leveområde ble målt ved å benytte ytre konveks polygoner (Worton 1987, Harris et al. 1990). Materialet ble inndelt i to sesonger, sommer (mai-september) og vinter (oktober-april). Fjellrev forplanter seg om sommeren, for jerven er sommeren den tiden da ungene forlater hiet.

2.4.2.4 Overvåking

Fjellrevs hi er lett kjennlige strukturer som kan ha vært i bruk i flere tiår og endatil århundrer (MacPherson 1969). Alle kjente fjellrevhi ble overvåket siden 1989, noen hi ble fulgt siden 1970-tallet ved at man undersøkte tegn på aktivitet i parringstida (mars-april) og mens ungene forventes å være til stede (juli-august).

Jervestammen ble talt ni ganger siden 1979 fra sporing på snø (Kvam 1979, 1980, Kvam & Sørensen 1981, 1983, Overskaug et al. 1986, Sørensen & Kvam 1986, Kvam et al. 1987, Røskraft 1988, Landa & Skogland 1989, Loen 1991). Fra 1989 er sporingene utført etter et fast system med løyper i terrenget hvor hele området ble sporet samtidig. Etter 1990 har tellingene blitt støttet med data fra radiomerket jerv.

Alle jervhi og observasjoner av hunner med unger, eller unger aleine mellom mai og september ble årlig registrert fra 1979, da den første hiaktiviteten ble registrert. Fra 1989 var det systematisk leting etter og registrering av jervhi (Landa & Skogland 1989, Landa & Tømmerås 1996).

2.4.2.5 Habitatbruk

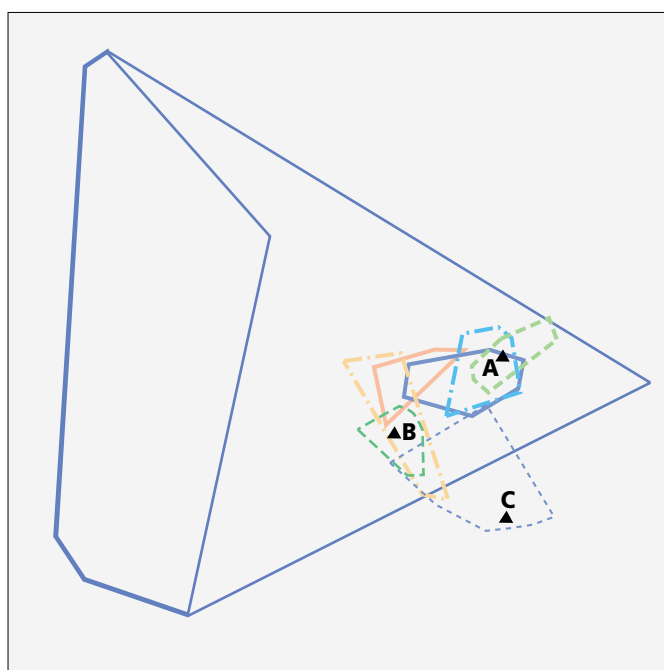
Vi testet valg av habitat ved å sammenligne individenes områdebruk i høyde over havet i forhold til tilgjengelig som et indirekte mål på habitat ved hjelp av standard statistisk analyse. Forskjell i bruk av habitat mellom sommer og vinter innen art og forskjeller mellom jerv og fjellrev ble funnet ved at alle dyrene innen hver art, uavhengig av alder og kjønn ble slått sammen til en gruppe og gjennomsnittenes fordelinger testet. For sammenligning mellom høyde funnet ved radiopeilinger med tilgjengelig fjell innen Snøhettaområdet ble 2571 systematiske punkt avlest fra 1: 50 000 kart av området.

2.4.3 Resultater

2.4.3.1 Arealbruk

Fjellrevområdene hadde et sentralt hi eller serier av hi. Sosialt var gruppen organisert rundt et voksent, reproduserende par med andre voksne ikke-reproduserende individer i tillegg (Kap. 2.3). Stedbundne tisper hadde små leveområder med et gjennomsnitt på 28 km² (variasjon fra 14-49 km²). I hiperperioden (april-september) var leveområdene enda mindre; 16 km² i gjennomsnitt (variasjon fra 9-44 km²). Områdene til stedbundne hanner var større enn områdene til tispene med et gjennomsnitt på 335 km² (variasjon fra 9-65 km², og i hiperperioden med et gjennomsnitt på 45 km² (variasjon 6-60 km²). I tillegg til å være stedbundne var det noen hanner som vekslet mellom å være stedbundet til hi og det og ikke være stedbunden. Noen ungdyr av begge kjønn var ikke-stedbundne. Fjellrever som ikke var stedbundne brukte mye større leveområder gjennom året enn stedbundne dyr; gjennomsnittlig 132 km² (variasjon 60-206 km²). I hiperperioden brukte disse dyrene også store områder, gjennomsnittlig 136km².

Jerven hadde større leveområde enn fjellreven (figur 2.4.2, tabell 2.4.2). Voksne hunner med nyfødte unger var de eneste som benyttet et hi for en periode av noen få måneder (februar til mai). Ellers benyttet ikke jervene noe sentralt område innen de respektive leveområdene til hvert enkelt individ. Voksne hannjerver benyttet svært store områder gjennom året, gjennomsnitt 663 km² (502 km²-942 km²), mens leveområdene til hun-



Figur 2.4.2
Eksempel på områdebruk hos en voksen hannjerv om sommeren (heltrukket linje) og gjennom et år (stiplet linje) og områdebruk hos tre fjellrevfamilier fordelt på på hi A, B og C gjennom sommeren (data er fra 1991).- Example of home range use of one adult wolverine during summer (unbroken line) during whole year (broken line) versus home range use of three resident arctic fox families distributed on den A, B and C during summer (data from 1991 only).

nene var mindre og hadde et gjennomsnitt på 335 km² (273-397 km², **figur 2.4.4**). Voksne hunner reduserte ikke områdebruken om sommeren. Områdebruk hos voksne varierte lite mellom år. To valper som ble merket i hiperperioden benyttet et område på 61 km² gjennom sommeren **tabell 2.4.2**). Mora til disse var ikke radiomerket slik at det ikke var mulig å fastslå om hun også benyttet et like avgrenset område som valpene.

Hos jerv varierte aktivitetsområdets størrelse med sesongen (**figur 2.4.4**). I februar-mars var hannenes område større enn hunnens. Hannenes område minket gradvis mot sommeren til et minimum i september. Leveområdet til voksne hunner økte raskt om våren etter at de mistet ungene, men minket fra midtsommers til et minimum i september. Unger økte gradvis sine aktivitetsområder utover sommeren, men benyttet mindre områder enn voksne tisper som hadde mistet ungene.

2.4.3.2 Habitatvalg

Blant de tilgjengelige områdene i Snøhetta valgte fjellreven de høyreliggende områdene. Den var like høyt oppe i terrenget sommer (gjennomsnitt 1459 m over havet) som vinter (gjennomsnitt 1471 m over havet). Høydevariasjonen på fjellrevens område var mye smalere enn jervens (**figur 2.4.5**).

Høyden på området jerven benyttet var ikke forskjellig fra tilgjengelig fjell i området. Den brukte imidlertid høyere områder om sommeren (1266 m over havet) enn om vinteren (1117 m over havet). Den benyttet et vidt spekter av høgdelag som omfattet fra høyalpine til lavalpine områder såvel som bjørk og fjellskogen.

2.4.3.3 Hilokaliteter

Fra Snøhetta kjenner vi 20 fjellrevhi som har vært brukt i dette århundret. Hiene, som ligger over tregrensa i lav- til mellomalpin sone (gjennomsnittlig 1285 m over havet), består av kompliserte gangsystemer utgravd i sand- og grusavsetninger. Mange av hiene har vært brukt i tiår og endatil hundreår.

Vi registrerte ti jervehi, ni var i Snøhetta og ett i Rondane. De var plassert mellom 960-1300 m over havet med et gjennomsnitt på 1120 m. To hi lå i bjørkebeltet, fire lå på grensen mellom bjørkebeltet og lavalpin sone, og fire lå i den lavalpine sone. Selv om flere av hiene ble brukte flere år på rad, var de midlertidige strukturer gravd inn i snø på steder med en undervegetasjon av vier i bratte dalsider med grov ur. De var ofte gravd ned langs 3-4 m høye berghellere. Bare to av de 10 hiene var innen 10 km fra grensen til kjerneområdet.

2.4.3.4 Bestandsstørrelser

Fjellrevhiene ble klassifisert som aktive eller inaktive. De fleste ble kontrollert i april og i juli-august. I perioden har antall aktive hi variert fra 2 av 5, 3 av 6, 3 av 6, 3 av 6, 2 av 9, 5 av 12, 5 av 14, og 4 av 14 pr år. Basert på hiene og antall dyr vi har hatt kontakt med var minimumsbestanden av fjellrev i Snøhettaområdet 5-24 individer mellom 1989 og 1996.

Jervbestanden økte fra et sannsynlig antall på 7 individer i 1979 da den reetablerte seg i området, til 14 i 1984. Siden har be-

standen variert mellom 11 og 17 individer inntil 1995 (**kap. 2.1**, Landa & Tømmerås 1996, Landa et al. i trykk). Tetthet var 0,28-0,38 jerver pr 100 km².

2.4.3.5 Ut- og innvandring mellom områdene

Ung fjellrever av vandret ut av områdene der de hadde vokste opp i løpet av sine første 6 levemåneder. Seks radiomerkede valper hadde maksimum registrerte avstander på mellom 20 og 40 km fra hiet de ble født og de to andre var mer enn 10 km fra hiet sitt. Det var bare én fjellrev som forlot Snøhetta. Den vandret sørover til Rondane. De fleste valpene vendte tilbake til hiet for å leve der sammen med sine foreldre (**kap. 2.3**).

En voksen hannjerv hadde to turer inn i Trollheimen. Dette er bare 20 km i luftlinje, men den måtte krysse en dyp dal (Gråura) og en riksveg (R 16 mellom Oppdal og Sunndalsøra). Turene foregikk i paringstida (mai og juni 1994) (Rausch & Pearson 1972). En ung hannjerv utvandret fra Snøhetta sommeren 1995 til Reinheimen i sør. Den krysset en dyp dal, jordbruksbebyggelse, en jernbaneline (Raumabanen) og Europavegen (E 69) (**figur 2.4.3**). Den brukte et område på minst 3617 km². Avstanden til ytterkanten av Snøhettaområdet var 25 km da han sist ble lokalisert i september 1995.

Siden 1979 har jerv eller spor av jerv som har krysset Europaveien over Dovre og riksveiene nord og sør for Snøhettaområdet (Knutshø/Rondane, Trollheimen og Reinheimen) vært observert. Våren 1996 ble en ett år gammel jervetispe påkjørt av en lastebil og drept idet hun krysset riksveg 16 ved Gjøra i Sunndal.

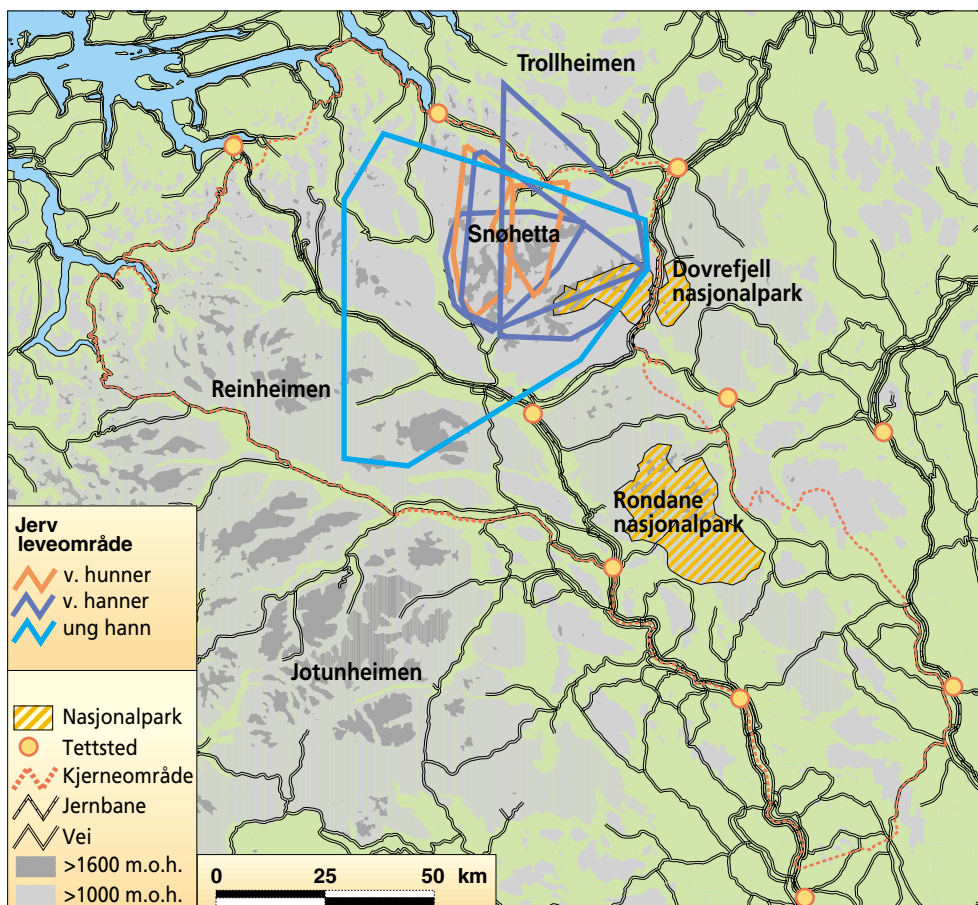
2.4.4 Diskusjon

2.4.4.1 Økologi

Dette er den første undersøkelsen av arealbruk hos fjellrev har blitt gjennomført med radio-telemetri over flere år i et høyfjellsområde. De fleste andre fjellrevstudier er fra kyst- og tundraområder (Hersteinsson & Macdonald 1982, Prestrud 1992, Birks & Penford 1990).

På Snøhetta varierte områdebruken mye, avhengig om fjellreven var bundet til hi eller ikke. Den brukte ikke større områder i hiperperioden enn det som er funnet annensteds. På kysten av Island brukte fjellrev i hiperperioden gjennomsnittlig 12.5 km² (Hersteinsson & Macdonald 1982), på Svalbard brukte den i gjennomsnitt 48 km² om sommeren (Presterud 1992), i Alaska 21 km² i hiperperioden (Ebenhart et al. 1982) og på Grønland henholdsvis 9.7 og 13.7 km² hos to hitisper (Binks & Penford 1990).

Tendensen til at kjønnsmodne individer blir ved hiet om vinteren ble også funnet hos fjellrev i Alaska (Eberhardt et al. 1983). Hiene ble benyttet som ly og dagleier resten av året. Hersteinsson (1984) og Ebenhart et al. (1982) viste at fjellrevene er territoriale og forsvare sine hi og territorier mot fremmede rever. Dette, og at fjellreven sine hi var svært gamle, understreker betydningen av hiene som en viktig faktor i fjellrevens økologi (Strand et al. kapittel 2.3, 2.5).



Figur 2.4.3

Årlige leveområder hos jerver i Snøhettaområdet sammenlignet med størrelsen av eksisterende Dovre og Rondane nasjonalparker og kjerneområdet for jerv i Sør-Norge. - Annual home ranges of wolverines in the Snøhetta sub-area compared with the size of the existing Dovrefjell and Rondane National Parks and the wolverine core conservation area (CCA).

Selv om fjellreven benyttet store områder var habitatet «smalt.» Den brukte høytliggende områder både sommer og vinter. Det finnes ikke sammenlignbare data på bruk av høydalag, men fjellrev finnes alltid nord for, eller over tregrensa (Garrott & Eberhardt 1987). Det var bare en fjellrevvalp som vandret ut av området, men annensteds er det hos valper vist lange vandringar fra vest i Alaska til øst i Canada og fra Sibir til Alaska, dvs. over 1000 km i luftlinje (Eberhardt & Hanson 1978).

Ungeproduksjon hos fjellrev har direkte sammenheng med forekomsten av smågnagere (Macpherson 1969, Angerbjörn et al. 1995, Kaikusalo & Angerbjörn 1995), og sosial organisering og stabilitet ser ut til å ha en sammenheng med tilgangen på mat (Strand et al. kapittel 2.3).

Jerven på Snøhetta er i øvre delen av områdebruk i Alaska, Yukon og Montana (Hornocker & Hash 1981, Magoun 1985, Whitman et al. 1986, Banci & Harestad 1990) og foreløpige resultat rapportert fra nord Sverige (Lindén et al. 1996). De store leveområdene til jerven i Snøhetta kan skyldes at bestanden er under etablering og ikke stabil (Ream et al. 1985), men området kan ha en relativt låg bæreevne (Landa & Skogland 1995). Tilgjengelige data på jervs leveområde og bruk av høydalag annensteds er summert av Banci (1994).

Hannene har større områder enn tispene. Selv om alle hanndyrene benyttet store områder (**tabell 2.4.2**), var kontrasten størst mellom en ung hann som vandret vidt omkring før den utvandret til Reinheimen, og en ung hunn som var stedbunden til et

mindre område. Våre data på hunner med unger er begrenset til to unger i en familie i 1995 og disse benyttet de minste områdene av alle våre jerver. Det er ikke sikkert at mora til disse benyttet et så avgrenset område som ungene i den samme perioden, ettersom det er kjent fra Alaska at hunner forlater ungene på forskjellige steder mens de jakter (Magoun 1985). Data fra Sverige og Troms tyder på at hunner som har unger også benytter små områder (Lindén et al. 1996, Andersen & Landa 1997).

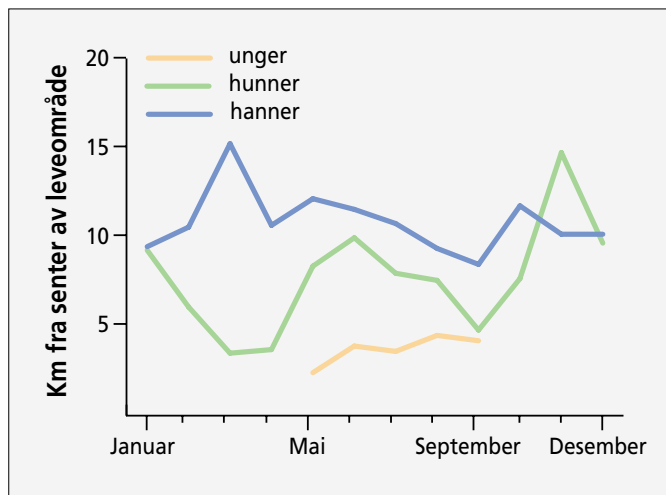
Den sesongmessige byttingen til lavere høydalag om vinteren har også blitt funnet hos jerv i Alaska og Montana (Hornocker & Hash 1981, Whitman et al. 1986) og er trolig fordi det er større tilgang på små byttedyr og åtsel der.

Hi i snøtunneler i bratte dalsider er typisk for jerv i fjellområder (Myrberget 1968, Pulliainen 1968). Mange hilokaliteter ble benyttet flere år på rad og med ulik produksjon av unger. Dette tyder på at det er relativt få egnede hiområder (Landa et al. 1997).

Tettheten av jerv i Snøhetta mindre enn det som har blitt rapportert fra Nord-Amerika, og bare halvparten av hva som har blitt rapportert de fleste andre steder (Hornocker & Hash 1981, Magoun 1985, Becker 1991). Bare fra Yukon er det rapportert lavere tettheter (Banci 1994). Den lave tettheten kan skyldes at snøhettastammen er nyetablert, eller at området har lav bæreevne (Landa & Skogland 1995). Selv om villreinstamme i Snøhetta er solid, er det uklart hvor mye av denne som er tilgjengelig for jerv (Landa & Skogland 1995).

2.4.4.2 Jerv sammenlignet med fjellrev

Selv om de er stor forskjell i størrelse (fjellrev 3-4 kg, jerv 8-18 kg) og systematikk (hundedyr mot Mårddyr), deler artene mange likheter som en diett bestående av smågnagere, hare, fugl og åtsler (Landa et al. 1997, Myhre & Myrberget 1975, Magoun 1987, Strand et al. in prep). Begge artene reproduserer mest i smågnagerår (Angerbjörn et al. 1995, Myrberget & Sørungård 1979, Landa et al. 1997). De er forskjellige ved at jerven jerven er mer solitær enn fjellreven slik mårddyr vanligvis skiller seg fra hundedyr (Powell 1979, Moehlman 1989, Sandell 1989), og den er i stand til å drepe større byttedyr som vill- og tamrein og sau. Jervens mulighet til å drepe villrein er trolig begrenset (**Kap 2.1**). Jerv og fjellrev benytter det tilgjengelige habitatet på forskjellige måter og i forskjellige målestokk (**tabell 2.4.1 og 2.4.2**). Jerven veier omtrent fem ganger så mye som fjellreven, og har leveområder som er 10-20 ganger større. Dette støtter i hvert fall indirekte Hersteinsson og Macdonalds (1992) teori om fjellrevens lave energibehov er årsak til at den kan overleve i et så ekstremt miljø. Jerven har relativt større energibehov (f.eks. Iversen 1972, Casey et al. 1979, McNab 1989), som de dekker ved å vandre over store områder på jakt etter åtsler (Hornocker & Hash 1981, Weaver et al. 1996). Fjellrev er også forskjellig fra



Figur 2.4.4

Månedlig variasjon i median vandringsradius fra geografisk senter av årlige leveområder i km hos forskjellige individtyper av jerv. - Monthly variation in the mean activity radii (distance from geographical centre of annual home range in km) of different classes of wolverines in the Snøhetta sub-area.

Tabell 2.4.1 Leveområde (km²) årlig (Ann.) og i hiperperioden (Den) hos fjellrev i Snøhettaområdet. 100 % minimum konveks polygon metode (MCP) og 95 % kjernemetode (Kernel) N = Antall telemetriplott. - Arctic fox home ranges (km²) during the whole year (Ann.) and during the denning/summer period (Den). 100% minimum convex polygon (MCP) and 95% kernel methods. N = No. of telemetry fixes.

	Id. nr.-år	Ann. MCP	Ann. Kernel	N	Den MCP	Den Kernel	N
Bofaste hanner	5-1991	-	-	-	27	16	45/19
	5-1992	65	44	17/17	39	28	14/14
	5-1994	-	-	-	19	9	10/10
	37-1992	62	52	15/15	60	40	12/12
	38-1991	60	34	37/37	34	8	29/15
	38-1992	-	-	-	12	26	6/6
	49-1995	9	3	36/36	6	3	30/30
Bofaste hunner	27-1991	47	14	52/30	9	3	37/15
	27-1992	22	11	19/14	22	10	14/14
	27-1993	14	4	12/12	9	4	9/9
	28-1990	-	-	-	21	5	88/17
	28-1991	49	25	71/40	20	17	48/19
	28-1992	24	11	18/18	16	9	15/15
	29-1990	-	-	-	17	7	81/9
	29-1991	21	16	18/15	12	9	11/8
	29-1992	27	15	21/21	16	7	16/16
	39-1990	-	-	-	10	7	41/5
	39-1991	32	18	32/29	29	19	15/12
	39-1992	-	-	-	14	9	15/15
54-1995	17	6	36/36	9	4	30/30	
119-1993	49	31	7/7	44	28	5/5	
Flytere	5-1991	161	42	64/38	-	-	-
	5-1993	206	154	16/16	133	62	12/12
	5-1994	132	80	16/16	-	-	-
	27-1990	-	-	-	65	39	128/23
	38-1993	-	-	-	201	236	10/10
	49-1993	-	-	-	94	74	9/9
115-1995	143	84	35/35	143	81	30/30	

Tabell 2.4.2 Leveområde (km²) årlig (Ann.) og i hiperperioden (Den) hos jerv i Snøhettaområdet. 100% minimum konveks polygon metode (MCP) og 95% kjernemetode (Kernel). N = Antall telemetriplott. - Wolverine home ranges (km²) during the whole year (Ann.) and during the denning/summer period (April-September). 100% minimum convex polygon (MCP) and 95% kernel methods. N = No. of telemetry fixes.

	Id. no. År	Ann. MCP	Ann. Kernel	N	Den MCP	Den Kernel	N
Voksne hanner	02-1991	502	230	26/15	420	145	22/11
	02-1992	942	564	26/24	427	376	14/14
	05-1994	568	382	45/35	425	333	34/25
	07-1994*	-	-	-	1281	642	36/29
	07-1995	641	437	53/47	563	388	45/39
	11-1995	-	-	-	646	408	47/24
Ung hann	09-1995	3617	2433	34/33	3504	2784	24/24
Unger (hanner)	12-1995	-	-	-	74	53	71/43
	13-1995	-	-	-	47	44	47/35
Voksne hunner	01-1991**	273	198	38/32	241	142	22/20
	04-1993***	-	-	-	194	167	33/30
	08-1994***	-	-	-	513	647	43/29
	08-1995***	397	139	45/44	284	125	32/31
Ung hunn	01-1990	153	124	33/21	141	115	27/15

* Leveområde inkluderer to turer over i Trollheimen 1994. mai-juni.

** Hadde ikke unger.

*** Hadde unger, men mistet dem.

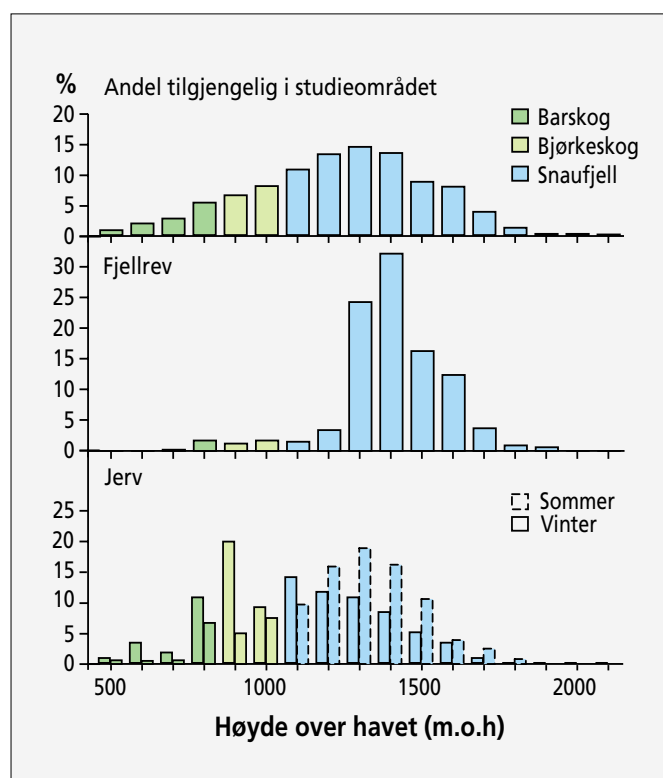
jerv ved at den gjennom hele året er bundet til en serie med hi, og lever i mer høytliggende områder om vinteren. Jervens habitat blir derfor mer variert (både høgfjell og fjellskogsområder), og den har et videre register av økologiske tilpasninger enn fjellreven.

2.4.4.3 Betydning for bevaring og forvaltning av fjellrev

Teoretisk er det plass til mange flere fjellrever i Snøhettaområdet enn det som finnes der i dag. Omtrent 50% (eller 2200 km²) av Snøhettaområdet synes egnet som habitat for fjellrev, og de fleste av de kjente og tidligere benyttede hiene er fortsatt ubenyttede. Det er ikke mangel på hi som er årsaken til hvorfor fjellrevbestanden er lav. Selv om ungdyr kan vandre fra Snøhetta til Rondane, har en hittil ikke sett at noen fjellrev har krysset de mer markerte dalførene i nord eller sør. Det er mulig at disse dalførene reduserer mulig ut- og innvandring. En oppgave for videre fjellrevforskning er å forklare hvorfor fjellrevbestanden ikke har klart å ta seg opp igjen etter mer enn 66 års totalfredning.

Fordi jerven i Snøhetta benyttet et vidt spekter av habitater og går ned i skogsområder har den antakelig mindre problem enn fjellreven med å krysse dalfører mellom fjellområdene. Vi tror derfor at det er utveksling av individer mellom de forskjellige delene av kjerneområdet slik at dette kan derfor forvaltes som en enhet.

Selv om det ikke er klare retningslinjer for forskjellig forvaltning av jerv innenfor og utenfor kjerneområdet, er konflikten mellom jerv og sauehold så stor (Landa & Tømmerås 1996, Aanes et al. 1996) at det trolig er liten toleranse for mye jerv utenfor kjerneområdet. Videre, økte kostnader med ulike tiltak for å forhindre at jerv tar sau (Linnell et al. 1996, Mysterud et al. 1996) vil



Figur 2.4.5

Fordeling av tilgjengelige høgdelag i Snøhettaområdet og hvordan jerven og fjellrev brukte tilgjengelig fjell i perioden 1990-1995. - Altitude use by wolverines and arctic foxes at Snøhetta, based on the distribution of radio-tracking locations compared with the proportion of land available at different altitudes within the study area.

avgrense områder for jerv. Det er derfor sannsynlig at kjerneområder vil bli mer og mer viktige for jerven i forhold til områdene utenfor.

Ved dagens tetthet er det plass til mellom 36 og 50 stedfaste jerver innenfor det sør-norske kjerneområdet. Dette lave antallet i et såpass stort område viser hvor store områder forvaltning av store rovdyr krever (Mills 1991), og viktigheten av å finne effektive virkemiddel for bevaring av rovdyr på private og offentlige områder (Maehr 1990).

Hvor godt kjerneområdet er for rovdyrene avhenger også av at de dyrene som vanligvis er innenfor området ikke avlives når de kommer utenfor grensene. Risikoen for å bli avlivet er lav for dyr som har leveområder et stykke fra kjerneområdets grenser, og større for dyr som lever nært opp til grensene (Knick 1990). Kunnskap om sesongvariasjoner av bruken av leveområde kan være til hjelp når en fastsetter tidspunkt for fellinger slik at tap av dyr som hører hjemme i kjerneområdet kan unngås. Hannjerv benytter ytterkantene av sine leveområde fra midtvinters og fram til våren. Det er da risiko for at de kan bli skutt utenfor kjerneområdet. Denne perioden sammenfaller med økt produksjon av kjønnshormon og starten av paringstida (Rausch & Pearson 1972, Mead et al. 1991). Hos hunnene var det motsatt. De starter utviklingen av embryo og er knyttet til en hilokalitet om våren (Rausch & Pearson 1972, Banci & Harestad 1990, Lee & Niptanatiak 1996). De vandrer mest om høsten (Mead et al. 1991). De leter da muligens etter gode hilokaliteter eller mat for lagring av fettreserver (Pond et al. 1994). Hilokalitetene ble ofte benyttet flere år på rad (Lee and Niptanatiak 1996, Landa et al. i trykk).

Lisensjakt på jerv i Nord-Norge og rundt det sør-norske kjerneområdet forekommer mellom 1. oktober-15. februar. Voksne hunner som normalt befinner seg innenfor et kjerneområde, men foretar sine lange vandringer i november, står da i fare for å bli skutt. Videre, jakt utenfor et kjerneområde fra midtvinters fram til våren kan redusere antall hanner som er hjemmehørende i kjerneområdet. Om sommeren benyttet både hanner og hunner uten unger, senteret av sine leveområde og har få lange

turer. Den tydelige nedgangen i aktivitet i september sammenfaller med fall i kjønnshormonnivå (Mead et al. 1991) og i tillegg til økt tilgang på mat som rester fra den årlige reinsjakta. Selv om moren til de to radiomerkede valpene ikke hadde radiosender, så er det trolig at bevegelsene til ungene reflekterer morens leveområde (Landa, upubliserte data). Dette betyr at i sauebeitesesongen er det normalt liten fare for å felle dyr som er utenfor kjerneområdet (spesielt hunner med unger), med mindre deres normale leveområde grenser til kjerneområdet. Det er viktig å ta hensyn til slike faktorer når en fastsetter tidspunkt for fellinger av jerv i områder inntil kjerneområder. Alle kjente hiområder innen det sør-norske kjerneområdet er langt nok fra ytterkantene av kjerneområdet til at det er lite sannsynlig at noen hunner som har hi innenfor kjerneområdet risikerer å bli funnet utenfor kjerneområdet i sommerhalvåret. De fleste grensene for kjerneområdet følger dessuten dalfører med bosetting og transportkorridorer (Weaver et al. 1996). Det er trolig at også dette reduserer muligheten for at individer har leveområde som går over grensen til kjerneområdet.

Det ser ut til at kjerneområdet kan inneholde en god bestand av jerv så lenge jakten rundt området blir lagt til sommerhalvåret. På lengre sikt vil bestandens levedyktighet trolig avhenge av hvor stor kontakt det er med den større jervestammen i nordøst, og hvorvidt en kan redusere konfliktnivået mellom sau og jerv innefor kjerneområdet (Linnell et al. 1996). Nord-Amerikanske erfaringer indikerer at jervebestander har liten evne til å reetablere seg, og at de er følsomme for forstyrrelse (Weaver et al. 1996). Det er derfor viktig å overvåke kjerneområdet slik at nedgående trender i bestanden eventuelt kan oppdages i tide.

Anerkjennelse

Dette studiet har blitt støttet av Direktoratet for naturforskning, Norsk institutt for naturforskning, Norges Forskningsråd og fylkesmennene i Oppland, Møre & Romsdal og Sør-Trøndelag. Vi takker Jon Nørstebø, Eistein Grødal, Idar Hansen, Sverre Jenstad, Lars Bergersen, Anja Wannag, Ingmund Halgunseth og Roy Andersen for verdifull innsats under feltarbeidet. Stein Arild Hoem og Knut Kringstad tegnet figurer. Jon Swenson har gitt kommentarer på et tidligere utkast av rapporten.

2.5

Rødrevens fortrenkning av fjellrev: interspesifikk konkurranse i naturlig fragmentert habitat

O. Strand, A. Landa, J.D.C Linnell & T. Skogland

Konkurranse med rødrev kan påvirke fjellrevens bestandsutvikling i Fennoskandia. Mange gamle fjellrevhi brukes i dag av rødrev. Disse hiene ligger gjennomgående lavere enn de hiene fjellreven nå bruker. Konkurranse gjennom utnyttning av hiene kan bidra til å forklare noe av fjellrevens tilbakegang, men effektene av konkurransen med rødrev må også sees i forhold til andre prosesser som påvirker små bestander.

2.5.1 Innledning

Er fjellrevens utbredelse mot sør bestemt av konkurranse med rødrev? Dette ble foreslått av Hersteinsson & Macdonald (1992). De to artenes utbredelse overlapper betydelig i Skandinavia hvor fjellreven fortsatt er fåtallig etter over 60 års fredning (Hersteinsson et al. 1989). Rødreven har ekspandert i arktiske områder. Denne nordlige ekspansjon kan bidra til å forklare hvorfor fjellreven ikke har økt i antall etter fredningen.

Ifølge Hersteinsson & Macdonald's (1992) hypotese er rødrevens nordlige utbredelse bestemt av byttedyrtilgjengeligheten mens

fjellrevens sørlige utbredelse er bestemt av konkurranse med rødrev. Ifølge modellen kan rødreven overleve og reproducere i tundraområder i år med mye smågnagere, men den har ikke nok byttedyr i år med lite smågnagere. Følgelig må rødreven vandre ut eller dø av matmangel i år med lite smågnagere. Rødrevpopulasjonene i disse områdene avgrenses ifølge hypotesen av vandringsavstand og mulighet for kolonisering fra et miljø hvor mattilgangen er stor og stabil nok til å tillate en fast rødrevbestand. Rødrevens ekspansjon i tundraområdene kan således skyldes en generell temperaturheving de siste 100 år (Hersteinsson & Macdonald 1992). Mot sør forekommer rødreven til 30°N. Utbredelsen til de to revartene overlapper i grenselandet mellom skog og tundra. I Sør-Norge er de to artenes naturlige habitat en overlappende mosaikk med skarpe habitatgrenser idet fjellområdene er naturlig fragmentert på grunn av daler og skogkledde områder.

Vi har her tatt utgangspunkt i Hersteinsson & Macdonalds (1992) argumentasjon om et mulig konkurranseforhold mellom fjellrev og rødrev, og setter fram følgende prediksjoner: (1) Rødrevens utbredelse har økt i fjellet, men avtar langs høgdegradienten opp i høgfjellet, (2) Fjellreven i Skandinavia er begrenset til de høyere



Foto: Arild Landa

elligende områdene, og er forsvunnet fra de lavereliggende områdene der rødreven har fått innpass. Rødrevens ekspansjon i fjellet har ført til økt konkurranse med fjellrev.

2.5.2 Materiale og metoder

2.5.2.1 Reproduksjon og utbredelse

Vi har overvåket utbredelse og reproduksjon hos fjellrev ved å kartlegge gamle fjellrevhi (Figur 2.5.1). Gjennom årvis overvåking av hiene har vi samlet opplysninger om fjellrevens tilstedeværelse og reproduksjon. Hienes status er klassifisert som: (1) ikke i bruk, dvs ingen synlige spor tegn etter fjellrev eller rødrev. (2) Vært i bruk, dvs som ut fra spor tegn viste tydelige tegn på å være i bruk, men hvor vi etter 24 timers overvåking ikke kunne påvise hvalper er klassifisert som "aktive". (3) Hi med valper. Hiene er i hovedsak besøkt i månedsskifte juli/ august. I enkelte tilfeller har vi ikke sett rever på hiene, og har da brukt hårprøver og spor tegn for å fastslå om hiet har vært i bruk av fjellrev eller rødrev. Ved 4 av i alt 156 hi er vi ikke sikker på hvilken art som har brukt hiet, disse er utelatt fra de statistiske analysene. Hi med

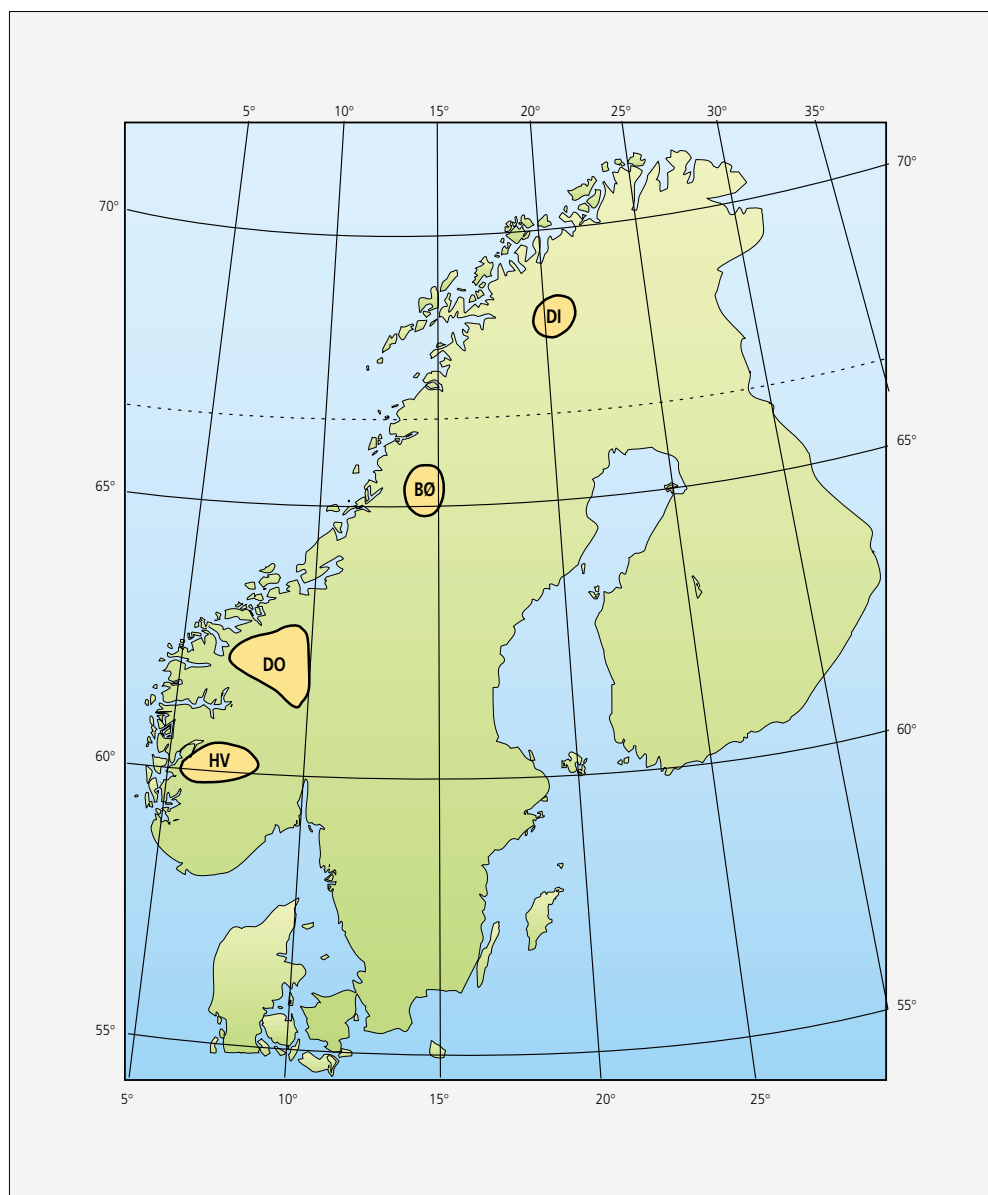
valper ble overvåket fra kamuflasje telt i minst 24 timer for å fastslå minimum kullstørrelse. Hienes beliggenhet er plottet på kart i målestokk 1:50 000 og hienes beliggenhet i forhold til høgda over havet er lest fra disse kartene.

2.5.2.2 Radiomerking og test av habitatpreferanse

Vi fanget inn og radiomerket 25 fjellrever, 17 av disse var valper ved første radiomerking, 11 av de radiomerka revene ble fulgt i mer enn 12 måneder. Valpene ble fanget inn på hiene i juli og august, og påsatt radiosendere med et ekspanderende halsbånd. Voksne fjellrever ble enten fanget i nærheten av ynglehiene eller i feller utsatt i terrenget. De fleste revene ble fanget flere ganger i løpet av prosjektet, radiosenderen ble da ettersatt og eventuelt byttet ut. Peiling og lokalisering av radiomerkede rever ble i hovedsak gjort fra småfly, men også fra bakken. Revens habitatpreferanse er testet ved å sammenligne høgden over havet ved hver lokalisering med høyden på områdets tilgjengelige habitat. Terrenget og tilgjengelig habitat er beskrevet ved at vi har lest transekter på kartene og avlest høgden over havet i krysningspunktene på en kilometers UTM rutenettet. Høgden over havet er avlest for hver femte kvadratkilometer.

Figur 2.5.1

Vi har registrert gamle fjellrevhi i alt 10 fjellområder innenfor Hardangervidda (Hardangervidda og Nordfjella), Dovrefjell (Rondane sør og nord, Knutshø, Ottadalen, Snøhetta og Forelhogna), Børgefjell og Dividalen. - Arctic fox dens were monitored in 10 different mountainous areas within Hardangervidda (Hardangervidda and Nordfjella), Dovrefjell (Rondane south and north, Knutshø, Ottadalen, Snøhetta and Forelhogna), Børgefjell and Dividalen.



2.5.2.3 Utbredelse, høyden over havet og fjellområdenes størrelse

Vi har delt materialet i fire områder: (1) Hardangervidda og Nordfjella; (2) Rondane, Nord Ottadalen, Knutshø, Sølennkletten, Trollheimen, Snøhetta og Forelhogna (Dovrefjellsregionen); (3) Børgefjell; (4) Dividalen (**figur 2.5.1**). Graden av fragmentering og områdenes størrelse ble beregnet ved hjelp av programpakken ARCINFO.

2.5.3 Resultater

2.5.3.1 Fjellrevens utbredelse og terreng preferanse

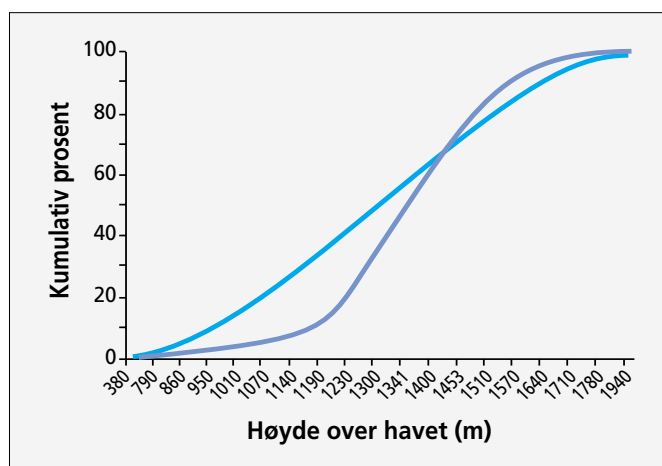
Når alle hiene plottes mot høyda over havet ser vi at samtlige av de 152 hiene (fire hi med usikker artsbestemmelse er utelatt) befinner seg mellom 0-820 m over skoggrensa. De 50 hiene som har vært bebodd av fjellrev ligger signifikant høyere enn medianen for samtlige hi. Dersom vi antar at alle hiene representerer fjellrevens tidligere utbredelse viser dette at hovedtyngden av dagens fjellrevbestand bruker hi som ligger vesentlig høyere enn tidligere (**tabell 2.5.1**). Hi med unger lå for en stor del i de lavere fjellområdene. Datasettet som ligger bak dette resultatet er relativt sparsomt, og en må derfor må være forsiktig med fortolkningen av resultatet. Vi fant ingen statistisk sammenheng mellom høyda over skoggrensa og kullstørrelsen ved avvenning.

Undersøkelsene av terrengpreferansen hos fjellreven i Snøhetta-området viser at både de lavereliggende områdene og områder som er høyere enn 1600 meter i Snøhetta brukes mindre enn forventet dersom revene brukte terrenget tilfeldig etter tilgjengelighet. Dette resultatet bygger på analyse av 629 punkter hvor radiomerka fjellrever var lokalisert enten fra småfly eller fra bakken. Hele 95% av det terrenget som ble brukt av fjellrevne mellom 1990-1994 lå mellom 1100 og 1600 meter over havet (**figur 2.5.2**), dette høgdeområdet utgjør bare 62% av det totale fjellarealet i Snøhetta (**figur 2.5.3**).

2.5.3.2 Tilgjengelig habitat og utbredelse

I alt 26 av de 156 undersøkte fjellrevhiene ble brukt av rødrev og ynglet i 13 av disse. Hiene som ble benyttet av rødrev ligger lavere enn median for alle hiene (**tabell 2.5.1**), og støtter prediksjonen om at det er i de lavereliggende områdene rødreven har størst innpass.

Halvparten av hiene (76) ble verken brukt av rødrev eller fjellrev, 43 av disse ligger lavere enn median og 32 høyere enn median



Figur 2.5.2

Terrengpreferansen uttrykt som kumulativ prosent av i alt 629 peilepunkter hos 26 radiomerka fjellrever (mørk blå linje) viser en signifikant større preferanse for arealet mellom 1100 og 1600 m enn det som er forventet fra det tilgjengelige arealet i Snøhetta (lys blå linje $N = 2571$) - Habitat selection (altitude) expressed as the cumulative percentage of 629 tracking observations (dark blue line) in 26 radio collared arctic foxes, show a significantly higher preference on the area between 1100 and 1600 m compared to the available habitat in Snøhetta (light blue line).

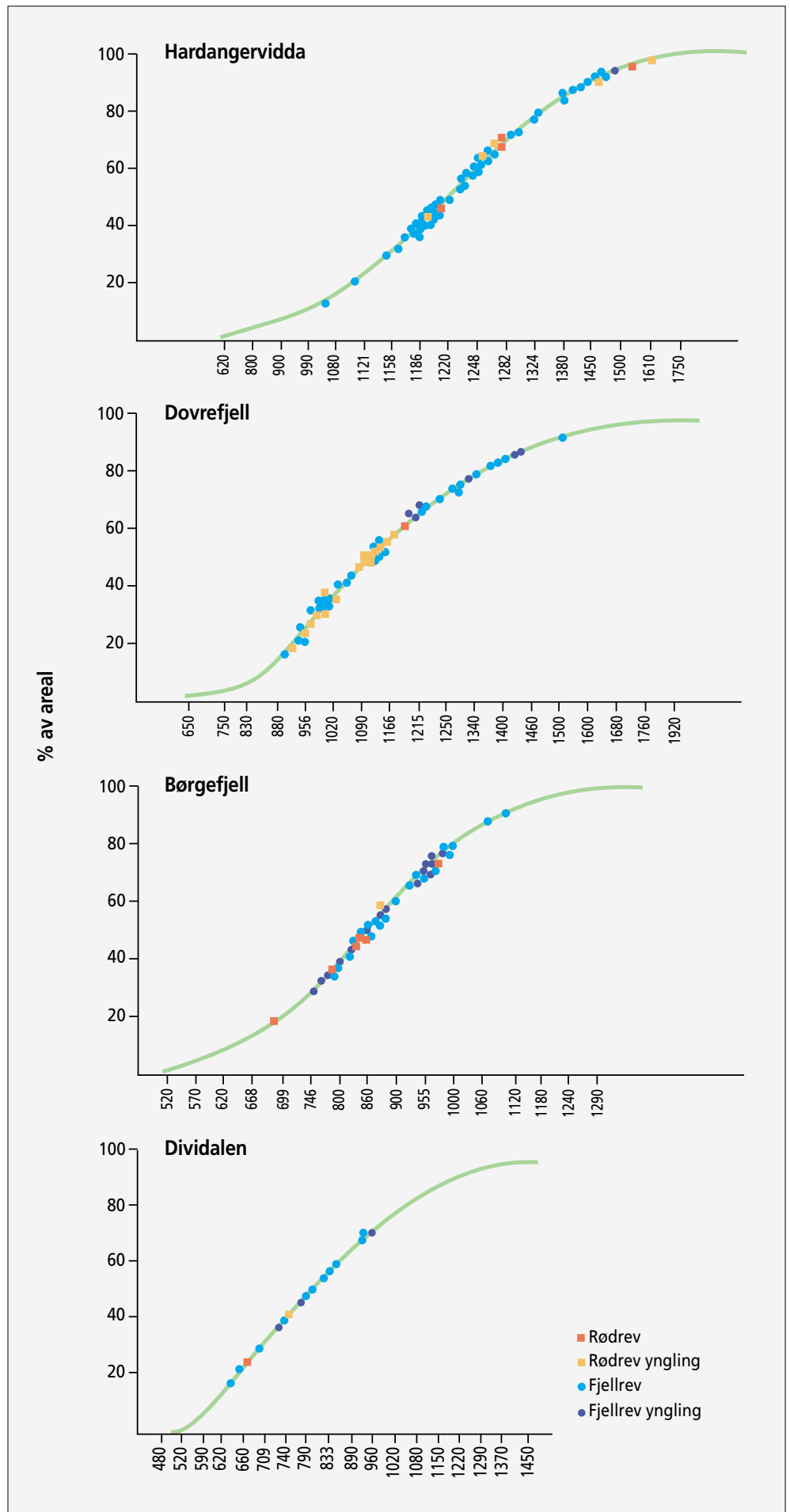
en for alle hi. De hiene som rødreven hadde overtatt lå i gjennomsnitt 200 m over skoggrensa (165 m i Børgefjell, 183 m i Forelhogna, Snøhetta 144, Hardangervidda 402 m, Dividalen 108 m).

2.5.4 Diskusjon

Rødrev dominerer over fjellrev i direkte interaksjoner og i enkelte tilfeller også kan den også drepe fjellrev (Bailey 1992; Frafjord et al. 1989, Haglund & Nilsson 1977, Rudzinski et al. 1982, Schamel & Tracy 1986, Schmidt 1995). Dette kan den gjøre som et tyngre og sterkere dyr. Det virker således rimelig at konkurranse og predasjon fra rødrev kan begrense fjellrevens sørlige eller nedre utbredelse i forhold til høyden over havet. Utbredelsen av rødreven mot nord og oppover i fjellet bestemmes antakelig av mattilgang i forhold til sitt energibehov som er knyttet til dens større kroppstørrelse.

Tabell 2.5.1 Fordeling av fjellrevhi i forhold til høyden over havet (M_{oh}) i de enkelte studieområdene og i hvilken grad hiene har vært i bruk av fjellrev eller rødrev ($SD =$ standardavvik, $N =$ antall hi). - Den distribution and occupancy by red and arctic foxes in relation to altitude (M_{oh}) in the different study areas ($SD =$ standard deviation, $N =$ number of dens).

Område	I bruk av fjellrev			I bruk av rødrev			Totalt		
	Moh	SD	N	Moh	SD	N	Moh	SD	N
Hardangervidda	1324	160	11	1242	43	6	1279	125	38
Dovrefjell	1274	90	11	1111	73	11	1166	155	56
Børgefjell	913	72	19	848	91	7	909	85	42
Dividalen	820	96	9	730	56	2	793	95	16



Figur 2.5.3

Prosentvis fordeling av tilgjengelig habitat over skoggrensen i de ulike studieområdene, hi som var i bruk av rødrev er merket med røde firkanter, mens hi som var brukt av fjellrev er merket med mørkeblå sirkler, hi som ikke var i bruk av noen av artene er merket med lys blå sirkler - Percentage distribution of habitat above tree line in the different study areas, dens in use by red fox denoted as filled squares, whereas dens used by the arctic fox are denoted as dark blue circles, unused dens as open light blue circles.

Rødreven har kolonisert fjellområder i Norge. Vi vet imidlertid ikke i hvilken grad antall rødrev eller om tettheten av rødrev i fjellet har endret seg i løpet av det siste århundret. All tilgjengelig informasjon, både historisk, og nyere, indikerer imidlertid at det har vært en betydelig økning i rødrevbestanden i fjellet (Østbye et al. 1978). Rødreven har overtatt gamle fjellrevhi, både som dagleier og som ynglehi. Dette er i seg sjøl bevis på begrensning eller fortrenning av fjellrev. Det er også grunn til å påpeke at rødrev i flere tilfeller forekommer i områder hvor fjellrevpopulasjonene er gode (Eberhart 1977, MacPherson 1969, Smits et al. 1989).

Vår hovedargument for at rødrev begrenser og fortrenner fjellrev til støtte for Hersteinsson og Macdonalds (1992) hypotese kommer fra hvordan de to artene bruker gamle fjellrevhi. Våre data inkluderer alle kjente fjellrevhi innen studieområdene. Idet fjellrevhiene kan være opptil flere hundre år gamle (MacPherson 1969) skulle dette materiale representere utbredelsen til arten i området i det siste århundret. Observasjonene av at rødreven i størst grad har brukt de fjellrevhiene som ligger lavest er som forventet hvis utbredelsen er begrenset av den lave primærproduksjonen i de høyereliggende områdene, og at rødreven derfor foretrekker de lavereliggende områdene er i samsvar med prediksjon 1. Det resultat at fjellreven i hovedsak bruker høyereliggende deler av sine tidligere områder kan skyldes at den er fortrent fra lavereliggende områder av rødrev (prediksjon 2). Til tross for dette fant vi reproduserende fjellrev hovedsakelig i de lavereliggende hiene. Disse kan derfor være fordelaktige med tanke på reproduksjon. Disse resultatene er de første som representerer en direkte test av Hersteinsson og Macdonalds hypotese med data fra Europa.

Observasjoner av at rødrev dominerer fjellrev har ført til at flere forfattere har diskutert i hvilken grad økende rødrevbestander kan ha bidratt ikke bare til å begrense fjellrevens sørlige utbredelse, men også vært en direkte årsak til nedgangen i fjellrevbestandene i både Russland og Skandinavia (Chirkova 1969, Hersteinsson et al. 1989, Skrobov 1960, Østbye et al. 1978). Den indirekte støtten til disse antagelsene er betydelig. Vi vil derfor stille følgende spørsmål: Hva er mekanismene bak en slik prosess, og er effektene av konkurransen med rødrev så sterk at det kan forårsake den dramatiske nedgangen i fjellrevbestanden?

Både konkurranse gjennom utnyttelse av felles ressurser og gjennom fortrenning mellom de to artene er dokumentert tidligere (Frafjord et al. 1989, Frafjord 1995). Mulighetene for overlappende diett er høy i det enkle arktiske og alpine økosystemet (Hersteinsson & Macdonald 1982). Matkilder som kadavre, gnagere, vadefugler og hønsfugler inngår i dietten til begge når disse er tilgjengelige (Birks & Penfjord 1990; Eberhardt 1977; Prestrud 1992). Det kan imidlertid være visse forskjeller i diettpreferanse om sommeren (Frafjord 1995, Smiths et al. 1989). Eksperimenter der fjellrev ble tilført ekstra mat førte til høyere reproduksjon og høyere tidlig overlevelse hos valpene uten at det ble observert større rekruttering. Mattilgang synes derfor ikke alene å være begrensende for fjellrevens bestandsvekst (Angerbjörn et al. 1991, Kaikusalo & Angerbjörn 1995, Tanerfeldt et al. 1994). Hiplasser, som kan være begrensende i denne type miljøer (Meia & Weber 1992), kan være en ressurs under konkurranse. Det er imidlertid fortsatt mange hiområder som ikke brukes

verken av fjellrev eller rødrev i de Norske fjellområdene. Denne situasjonen ser også ut til å være normal for fjellrev i tundraområder hvor andelen av okkuperte hi varierer mellom 6% og 67% i naturlige miljøer (Antony 1996, Chesemore 1969, Eberhardt et al. 1983). Basert på disse resultatene virker det som om utnyttelse gjennom bruk av felles ressurser alene (for mat eller hiområder) ikke skulle være nok til å redusere fjellrevbestanden over større områder, eller forhindre at fjellreven fortsatt skulle kunne bruke de gamle hiområdene i de lavalpine områdene.

Konkurranse mellom rødrev og fjellrev er påvist både i form av dominans og begrensning av tilgang til kadavre (Haglund & Nilsson 1977), lagring av mat, aggresjon, og direkte predasjon på valper (Frafjord et al. 1989, Rudzinski et al. 1982, Schamel & Tracy 1986). Selv om rødrev er dominant i direkte interaksjoner, er det få observasjoner av interaksjoner med dødelig utgang (Polis et al. 1989). Resultatet av interaksjonene kan imidlertid være at fjellreven unngår områder med sterk konkurranse fra rødrev. Dette er observert hos andre konkurrerende rovdyrarter (Johnson & Franklin 1994, Major & Shereburne 1987, Sargeant et al. 1987, Voight & Earle 1983). Dette er brukt til å forklare reduserte rødrevbestander i områder med mye prærieulv *Canis latrans* (Sargeant et al. 1987). Fjellreven kan trekke ut fra fragmenterte fjellområder med rødrev fordi små fragmenter vil ha relativt lengre grenser mot lavereliggende rødrevområder enn mer kontinuerlige områder. Selv om forskjellige rovdyrarter med overlappende utbredelse ofte unngår hverandre, er det ingen eksempler på at noen arter har vært i stand til totalt å fortrenge en annen (Linhart & Robinson 1972, Litvatis & Harrison 1989, Nuley 1978, Robinson 1953, 1961). Den påviste evnen som introdusert rødrev har hatt til å redusere introduserte fjellrevbestander på øyer i Aleutene representerer en unaturlig situasjon for begge arter (Bailey 1992).

Konkurranse om felles ressurser skulle alene ikke være nok til å undertrykke en sunn fjellrevbestand. Når fredningen av den Norske fjellrevbestanden trådte i kraft i 1930 var imidlertid bestanden allerede kraftig desimert som følge av overbeskatning, som medførte lokal utdøing av enkelte bestander. Konkurranse med rødrev kan i denne situasjonen ha fått ekstra sterk effekt og forhindre fjellrevbestanden i å øke til sin tidligere størrelse.

Klimaendringer og endringer i ressurstilgang og fordeling, (mer mat som følge av menneskelige aktiviteter) i de alpine områdene kan også ha bidratt til rødrevens ekspansjon. Det faktum at fjellrevbestanden ikke økte etter at skabb-epidemien som startet på syttitallet hadde redusert rødrevbestanden vesentlig, kan også tyde på at andre mekanismer er av betydning. (Strand et al. in prep.)

Våre data støtter Hersteinsson & Macdonalds (1992) hypotese om at fjellrevens bestandsutvikling er negativt påvirket av konkurranse fra rødrev. Rødreven har i hovedsak okkupert de lavereliggende fjellrevhiene nærmest tregrensa. Restbestanden av fjellrev prefererer mer høyereliggende områder. Vi finner imidlertid ikke støtte for antagelsene om at rødreven er den direkte årsaken til en generell og dramatisk nedgang i de skandinaviske fjellrevbestandene. Rødrev synes å være en av flere faktorer som har bidratt til å forhindre fjellreven i å øke til sin tidligere utbredelse som følge av fredningen.

2.6

Fjellrevens bestandsdynamikk: betydningen av asynkrone bestandsfluktuasjoner

O. Strand, A. Landa, & E. Solberg

Bestanden av fjellrev synker raskt etter et år med mye smågnagere. Antallet voksne varierer mindre enn totalbestanden fordi enkelte av de unge revene, og innvandrende rever, erstatter de territorielle revene som dør. Analyser av bestandsfluktuasjoner i fem fjellrevbestander viste at bestandene varierte minst viste ingen bestandsøkning selv i smågnagerår. Graden av bestandsvariasjon økte med bestandsstørrelsen. Bestander som ligger langt fra hverandre viste mindre grad av samvariasjon enn nærliggende bestander. For å overleve på lang sikt er fjellreven avhengig av utveksling av individer mellom bestandene. Det er mulig at en sterk desimering av bestanden tidlig på 1900-tallet gjorde at arten forsvant fra mange fjellområder, og har forhindret senere bestandsvekst til tross for lang tids fredning.

2.6.1 Innledning

Flere av de skandinaviske rovdyr som fjellrev, ble dramatisk redusert som følge av overbeskatning i siste del av forrige århundre. Disse artenes utbredelse er i dag begrenset til små, atskilte delbestander.

Bestandsdynamisk forskning har i økende grad fokusert på den bestandsregulerende effekten populasjoners rommelige dynamikk (inn- og utvandring, utdøing, rekolonisering) har på lokale populasjoner (MacArthur & Wilson 1967, Hanski & Gilpin 1991, Harisson & Hastings 1996, se rammeartikkel om metapopulasjonsdynamikk). Lokale populasjoner vil for eksempel mot bli skjermet mot utdøing dersom det er geografisk heterogenitet i bestandenes dynamikk (Pacala et al., 1990; Hanski & Gilpin 1991). Få studier har imidlertid kunnet påvise betydningen av lokal utdøing eller regionale bestandsvariasjoner i naturlige



Foto: Olav Strand

bestander (Harrison 1991). I enda mindre grad er slike teoretiske betraktninger blitt benyttet for å øke forståelsen for bestandsdynamiske prosesser hos pattedyr (Verboom et al. 1991, Harrison 1991).

Svingninger i tettheten av smånagere er viktig for fjellrevens bestandsdynamikk (reproduksjonssuksess og overlevelse) (Mac Pherson 1969, Angerbjörn et al. 1995, Kaikusalo & Angerbjörn 1995). I Skandinavia er det variasjon i tetthet av smånagere fra atskilte områder (Stenseth & Ims 1993, Henttonen & Kaikusalo 1993). Hos oss er fjellrevens naturlige habitat sterkt oppdelt (fragmentert) av daler og skogstrekninger. Skoggrensa danner et skarpt skille mot rødrevisens naturlige habitat (Hersteinsson & Macdonald 1989; Strand et al., kap 2.5).

Flere hypoteser er framsatt for å forklare fjellrevens manglende respons på mer enn 60 års fredning (Hersteinsson et al., 1989). Så langt har det imidlertid vært lagt liten vekt på den potensielle betydningen artens rommelige bestandsstruktur har på dette. Vi vil derfor se på dette ved å studere sosial organisering og analysere bestandsdynamiske data. Vi mener redusert innvandring til isolerte bestander kan ha ført til fjellrevens manglende bestandsvekst til tross for mer enn 66 års fredning.

2.6.2 Metoder og materiale

2.6.2.1 Familiegruppens dynamikk

Familiegruppens sammensetning og varighet ble studert på Dovrefjell 1990-5. Årlig overvåking av reproduksjon og bestandsstørrelse startet i 1989. Vi merket 25 fjellrev med radiosendere. To familiegrupper ble studert i 1990, tre familier ble studert 1991-5. Revenes arealbruk, reproduksjon og tilknytning til hiene ble studert over en femårs periode (**Kap. 2.3 og 2.4**). Revene ble kjønnsbestemt og påsatt radiosendere med fargekoder som lettet gjenkjenningen av individene. De fleste revene ble fanget flere ganger i løpet av studieperioden, radiosenderne ble ettersett og eventuelt byttet ut dersom batterikapasiteten var lav. Peilinger og lokalisering av de radiomerkede revene ble gjort fra bakken og småfly.

2.6.2.2 Bestandsdata

Data som viser bestandsvingninger og utvikling i de lokale stammene er hentet fra tilgjengelig litteratur (Pedersen & Østbye 1983, Kålås et al. 1994, 1995, 1996, Angerbjörn et al. 1995, Kaikusalo & Angerbjörn 1995), egne overvåkingdata fra Dovrefjell og opplysninger fra andre som har drevet tilsvarende overvåking (Tegenpelt pers. medd.). Vi har analysert data som omfatter bestandsestimater for mer enn 15 år fra fem lokale populasjoner (Kilpisjärve i nord Finland (FI) (Kaikusalo & Angerbjörn 1995), Norrbotten (NB), Vesterbotten (VB) og Jemtland (JE) i Sverige (Angerbjörn et al. 1995), Hardangervidda (HV) (Pedersen & Østbye 1983). I tillegg til dette har vi analysert egne overvåkingsdata fra Snøhetta (SN) og Børgefjell (BF). Analysene av lokale bestandsvariasjoner omfatter bare populasjoner med dataserier for mer enn 15 år. Fra BF og SN er dataseriene imidlertid kortere. Disse områdene er derfor utelatt fra analysene av autokorrelasjonsfunksjonene og enkeltbestanders variasjon. Det er imidlertid overvåkingsdata som viser årlig

ungeproduksjon også i disse områdene. Disse dataseriene er registreringer av fjellrevhi som har vært i bruk og antall valper ved avvenning. Dataseriene bygger på undersøkelser i juli og august av kjente fjellrevhi. Antall voksne rever og unger ble registrert gjennom overvåking av hi som var i bruk av fjellrev, hiene ble overvåket i minst 24 timer for å fastslå kullstørrelse (Angerbjörn et al. 1995, Kaikusalo & Angerbjörn 1995, Strand et al. 1996).

2.6.2.3 Syklisitet i de lokale bestandene

Graden av syklisitet i bestandene ble evaluert på to måter. (1) For hver populasjon beregnet vi autokorrelasjoner med en tidsforsinkelse på 0-10 år for log-transformerte estimater for bestandsstørrelsen om sommeren. Populasjoner med sykliske bestandsvingninger har autokorrelasjonsfunksjoner med gjentatt mønster, de svinger rundt lengden av tiden mellom fasene i syklus (May 1981, Royama 1993). (2) Graden av syklisitet ble gitt ved hjelp av en syklisitetsindeks (S) (Henttonen et al. 1985, Stenseth & Ims 1993, Hansson & Henttonen 1985, 1988). Syklisitetsindeksen (S) er standardavviket til den naturlige logaritmen av antall dyr i i hver populasjon om sommeren (Lewontin 1966; Stenseth & Framstad 1980).

2.6.2.4 Synkronitet i bestandsvariasjonene

Graden av synkronitet i bestandsvariasjonene mellom populasjoner ble testet ved at vi rekodet bestandsdataene før vi beregnet krysskorrelasjoner mellom de lokale bestandene. Tilfeldigheter i bestandsfluktuationene ble redusert ved at vi kalte toppene i bestandssyklus for +1 dersom det samtidig ble funnet flere store kull hos fjellrev og bestanden viste en klar økning i størrelsen innenfor området. År uten betydelig reproduksjon og økning i bestandsstørrelsen er kodet som 0, bunnåra i syklus er kodet som -1. Geografisk variasjon i bestandsvingningene ble testet ved parvise sammenligninger av sju fjellrevbestander (**figur 2.6.1**). Sammenfallet i de enkelte populasjonene ble testet på to måter: (1) Ved å beregne krysskorrelasjoner mellom bestandsfluktuationene i de enkelte bestandene. En eventuell effekt av geografisk avstand på graden av synkronitet i bestandsdynamikken er testet ved å beregne korrelasjonen mellom de enkelte krysskorrelasjonene og geografisk avstand. Geografisk avstand er definert som den korteste avstand i luftlinje mellom yttergrensene til de respektive områdene. (2) Ved å sammenligne korrelasjonskoeffisienter har vi beregnet en logistisk regresjon for sammenfallet i bestandssyklus der geografisk avstand mellom de lokale bestandsenhetene ble brukt som forklaringsvariabel.

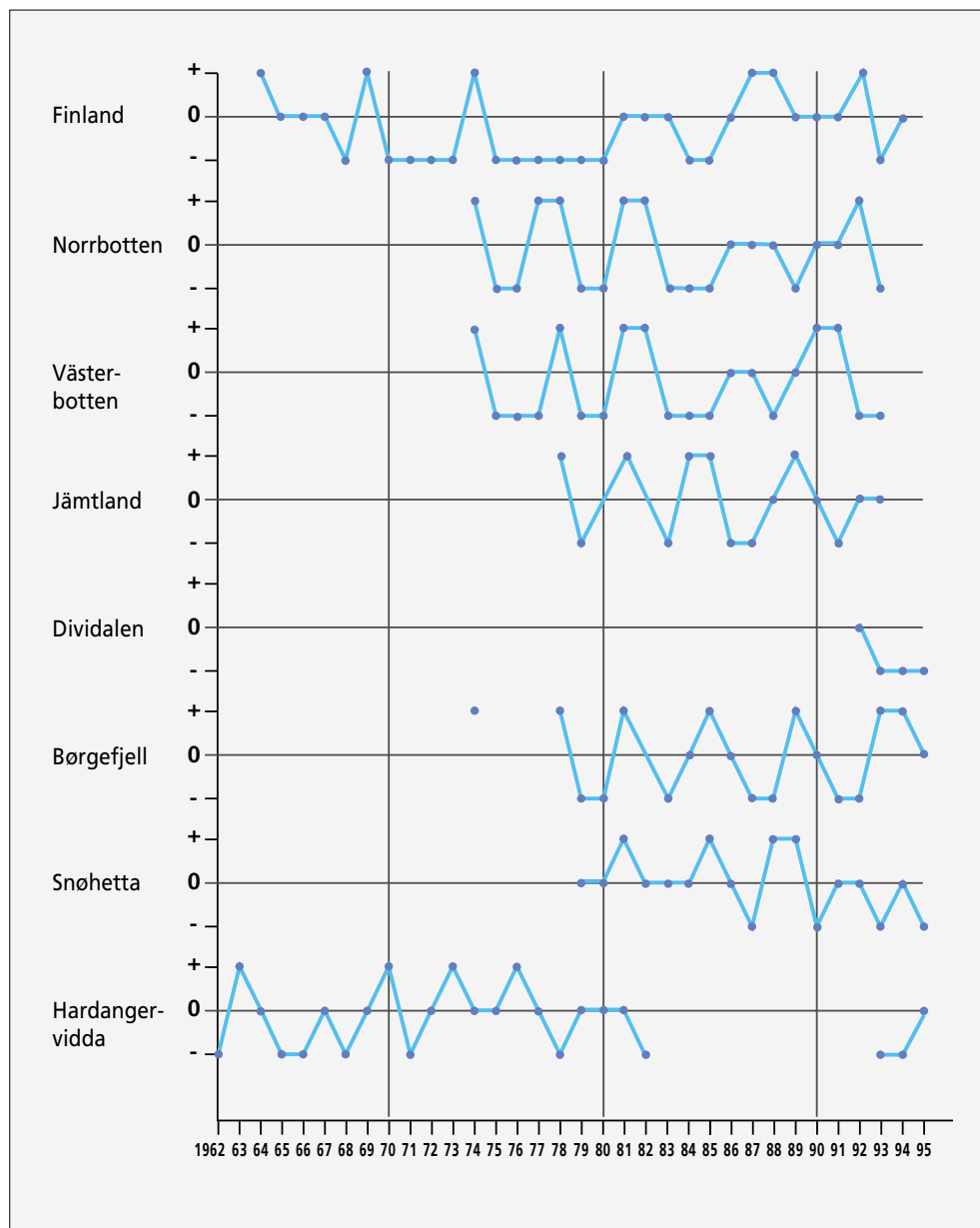
2.6.3 Resultater

2.6.3.1 Sosial struktur og dynamikk på lokalt nivå

Voksne rever brukte hiene gjennom hele året, og at de samme revene holdt seg for en stor grad de samme hiene (se kapittel 2.3). Valpene forlot foreldrenes leveområde i løpet av den første høsten og vinteren. Sommeren 1988 var det minst 24 fjellrev (inkludert valper) ved de tre hiene, men etter 1992 foregikk det ingen reproduksjon (**figur 2.6.2a**). Antall kjønnsmodne rever ved hiene var relativt konstant, mens antall valper og unge dyr som ikke hadde en permanent tilknytning til noen av

Figur 2.6.1

Transformerte dataserier som viser bestandsfluktuationene i sju skandinaviske fjellrevbestander. År med sterk oppgang i bestandsstørrelsen og betydelig reproduksjon er kodet som 1, mens år med ingen reproduksjon (bunn av syklus) er kodet som -1, år i den intermediære fasen er kodet som 0. - Transformed data series from seven Scandinavian arctic fox populations. Years with significant increase in AF numbers and high reproduction are coded as 1, whereas years with no reproduction and low population densities are coded as -1. Intermediate years are given the intermediate value 0.

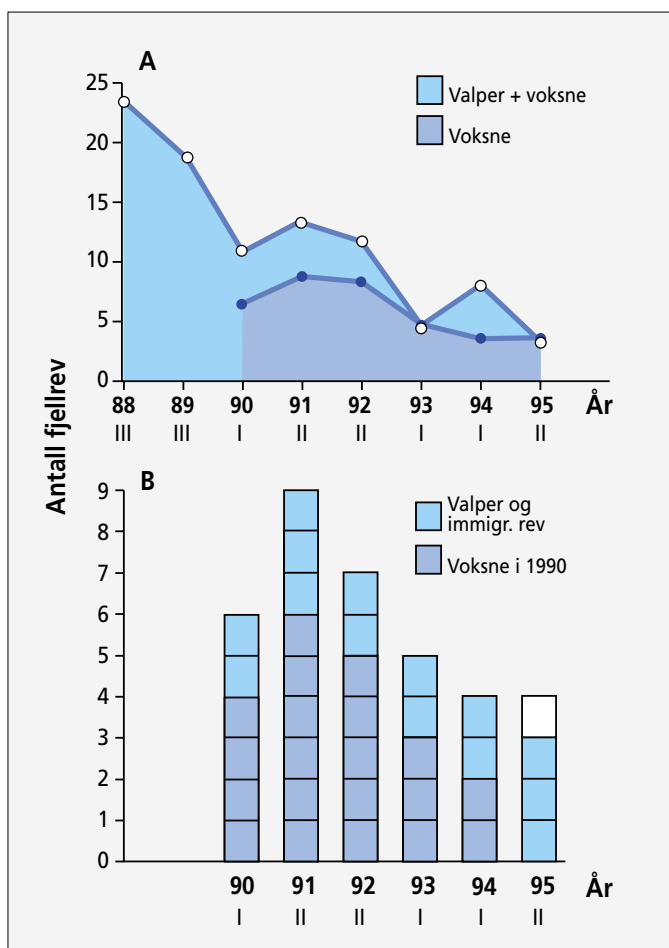


familiegruppene sank etter som flere av de unge dyrene erstattet territoriale rever som døde. Flere av de ungdirene utvidet sine områder og vandret over større avstander hver vinter, men kom seinere tilbake til sine oppvekstområder (Kap. 2.3). Den sosiale strukturen endret seg ved at det stedbundne dyra gradvis bli byttet ut, enten med valper som er produsert i de tre familiegruppene (F) eller erstattet av rever av ukjent opphav (I) (figur 2.6.2b). Fjellreven har således en antallsmessig respons på smånagersyklus gjennom endringer i den sosiale strukturen ved at de ung dyrene gradvis oppnår sjølstendig status. Bestandsstørrelsen sank raskt etter år med mye smånagerer, men den territoriale delen av bestanden var relativt konstant.

2.6.3.2 Synkronitet i graden av bestandsvariasjon

Beregninger av autokorrelasjoner til den logaritmirte bestandsstørrelsen ($X_t = \ln_t$) viser at graden av syklisitet varierte (figur 2.6.3). De mest utpregede sykliske bestandsforløpene fant vi i tidsseriene fra JE, VB og NB. Disse bestandene hadde standardavvik for logaritmen med grunntall 10 til bestandsstør-

relsen (S) på henholdsvis 0,61; 0,81 og 0,70. Bestanden på HV og FI har lavere standardavvik og viste i mindre grad av syklisk bestandsforløp ($S = 0,29$ og $0,53$). Det sykliske bestandsforløpet framgår også tydelig av autokorrelasjonskoeffisientene ved tidsforsinkelser fra 1-10 år (figur 2.6.3). Et annet særtrekk ved bestanden på HV og FI er at begge utelot å øke i antall enkelte år med mye smånagerer. For eksempel; smånagerer i det finske studieområdet økte til en topp i syklus både i 1979 og i 1993 uten at det ble påvist reproduksjon og vekst i fjellrevbestanden (Kaikusalo & Angerbjörn 1995). Tilsvarende ble det ikke funnet noen betydelig økning i fjellrevbestanden på Hardangervidda i 1967, 1981 og i 1993 (Pedersen & Østbye 1983; Kålas et al., 1994). De svenske fjellrevbestandene i VB, NB og JE økte i motsetning til dette i smånagerår (Angerbjörn et al., 1995). Antallet rever gjennom syklus varierer mye. Pedersen og Østbye (1983) fant at bestanden på Hardangervidda varierte mellom 2-22 dyr, mens den finske bestanden varierte mellom 0 og 48 dyr. Antall rever som ble påvist i NB varierte i løpet av perioden mellom 1974 og 1993 mellom 0 og



Figur 2.6.2

Bestandsstørrelsen i Snøhetta varierte betydelig gjennom studieperioden. På tross av at totalbestanden sank raskt, var antall rever ved de respektive familienes ynglehi relativt konstant (skravert felt i **figur 2.6.1a**). Den stedfaste delen av bestanden ble opprettholdt ved at unger som var født i tidligere år eller ukjente rever, erstattet de revene som var radiomerket i første del av studiet. - The number of arctic foxes at Snøhetta varied strongly during the study. In spite that the total population declined from 24 to five individuals, the number of resident animals at the breeding dens remained relatively constant (part a). This were possible because young foxes, mainly cubs and one unknown fox from earlier reproductions, could replace the dead residents who were marked in the start of the study.

67 dyr, mens antall dyr i VB i samme tidsperiode varierte mellom 2 og 118 dyr. Det synes å være sammenheng mellom graden av syklisitet i bestandene (S indeks) og bestandenes gjennomsnittsstørrelse ($k' = 0,97$, $n = 5$, $p < 0,01$).

Beregning av krysskorrelasjoner mellom bestandsforløpet i de enkelte populasjonene viste at korrelasjonen mellom bestandene varierer mye. Den største korrelasjonskoeffesienten fant vi mellom bestandene i JE og VB ($k' = 1$), og den minste mellom BF og HV ($k' = 0,34$). Korrelasjonen mellom de transformerte populasjonssyklusene var svakest mellom bestandene som ligger langt fra hverandre ($k = 0,58$, $n = 21$, $p < 0,01$; **figur 2.6.4**). Vi så også på graden av sammenfall mellom de lokale

bestandsvariasjonene ved å teste sammenfallet mellom toppårene i hvert område. Også denne viste at nærliggende bestander har et mer likt bestandsforløp enn mer fjerntliggende bestander (logistisk regresjon; $W = 19,5$, $df = 1$, $p < 0,001$).

2.6.4 Diskusjon

2.6.4.1 Sosial struktur og lokal dynamikk

Revene bruker de samme leveområdene i flere år uavhengig av smågnagersituasjonen (**Kap 2.3**). Stedfaste fjellrev på Snøhetta levde i områder på mellom 16- 37 km² (gjennomsnitt for begge kjønn i sommerhalvåret). Det var lite overlapp mellom familiegruppens leveområder. Det var derfor plass til et begrenset antall familiegrupper innen et område.

Bestandsstørrelsen kan synke med 80-90% sank kraftig etter smågangerår. Dette ble funnet her såvel som i andre undersøkelser (Bannikov 1970, Hersteinsson et al. 1989, Angerbjörn et al. 1995, Kaikusalo & Angerbjörn 1995). Bestanden av stedfaste rever ble delvis opprettholdt ved at rever som "flyter" (ikke-revirhevende) i bestanden erstatter territorielle dyr som dør.

De estimerte bestandsstørrelsene varierte mellom 0-20 rever i år uten reproduksjon (Angerbjörn et al., 1995, Kaikusalo & Angerbjörn 1995). Dette betyr at risikoen for utryddelse og bestandenes evne til å svare på økt mattilgangen varierer. Korte intervaller mellom toppårene eller innvandring fra andre områder gjør at flere rever er i stand til å utnytte en kortvarig smågnagertopp. Dette reduserer bestandens utdøingsrisikoen, spesielt når innvandringen skjer i bunnfasen av syklus (**Kap 2.9**).

2.6.4.2 Bestandsfluktuasjoner

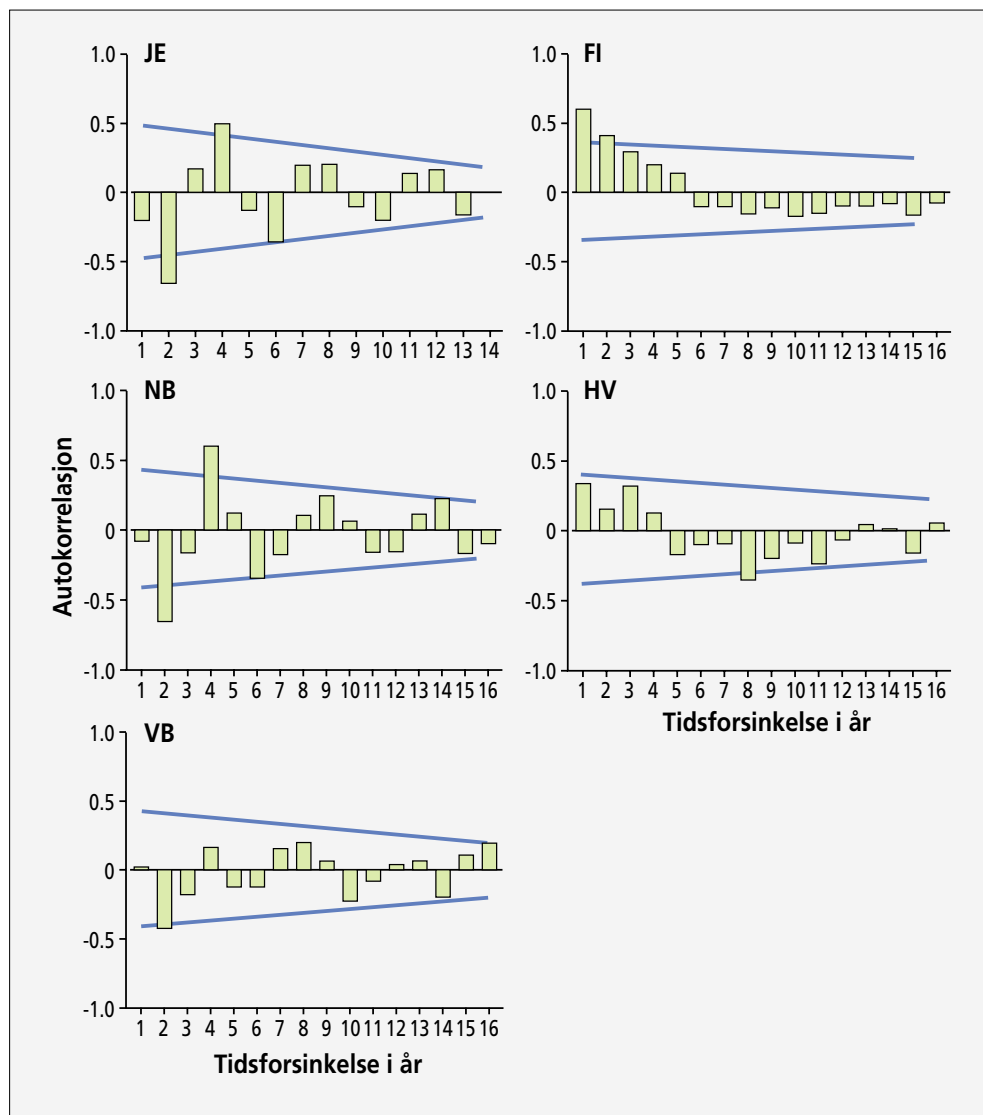
I områder med smågnagere følger fjellrevens bestandsdynamikk langt på vei variasjonene i smågnagernes bestandsstørrelse (Macpherson 1969; Bannikov 1970; Ermakov 1988; Fay & Rausch 1992; Angerbjörn et al., 1995; Kaikusalo & Angerbjörn 1995). På grunn av sitt store reproduksjonspotensiale (Bekoff et al. 1981) svarer den raskt på økning i næringstilgang (Macpherson 1969; Fay & Rausch 1992; **Kap 2.7**). Det er imidlertid variasjon mellom bestander. Tre av de analyserte bestandene var sykliske med en periodisitet på ca 4 år. De to andre, **FI** og **HV**, var mindre sykliske. Dette står i motsetning til Kaikusalo & Angerbjörns (1995) analyser. På bakgrunn av de samme data-seriene konkluderte de med at den finske bestanden hadde en femårig syklus. De transformerte imidlertid ikke sitt datasett, og resultatene blir følgelig i større grad være påvirket av tilfeldigheter på grunn av de store bestandsvariasjonene ($n_{min} = 0$ - $n_{max} = 48$). (Hvis vi bruker ikke-log-transformerte data kommer vi til samme konklusjon som Kaikusalo & Angerbjörn 1995). I tillegg til analysene som var basert på autokorrelasjons funksjoner fant vi at S-indeksen (som et relativt mål på syklisitet) ga samme resultat, og konkluderer derfor med at bestanden på **HV** og **FI** er midre sykliske enn de øvrige bestandene. Bestanden på **HV** og **FI** var de minste, og kanskje derfor de som hadde dårligst evne til å svare på økt næringstilgang.

2.6.4.3 Et historisk tilbakeblikk

Fjellrev ble fredet i Sverige i 1928, i Norge i 1930 og i Finland i 1940. Sterkt jakt var den viktigste årsaken bestandsnedgangen

Figur 2.6.3

Autokorrelasjonsmatriser med tidsforsinkelse fra 0-10 år i fem skandinaviske fjellrevbestander FI = Kilpisjärve i Finland, NB = Norrbotten, VB = Vesterbotten, JE = Jämtland; HV = Hardangervidda. - Autocorrelations with time lags from 0-10 year in five Scandinavian arctic fox populations FI = Kilpisjärve i Finland, NB = Norrbotten, VB = Vesterbotten, JE = Jämtland; HV = Hardangervidda.



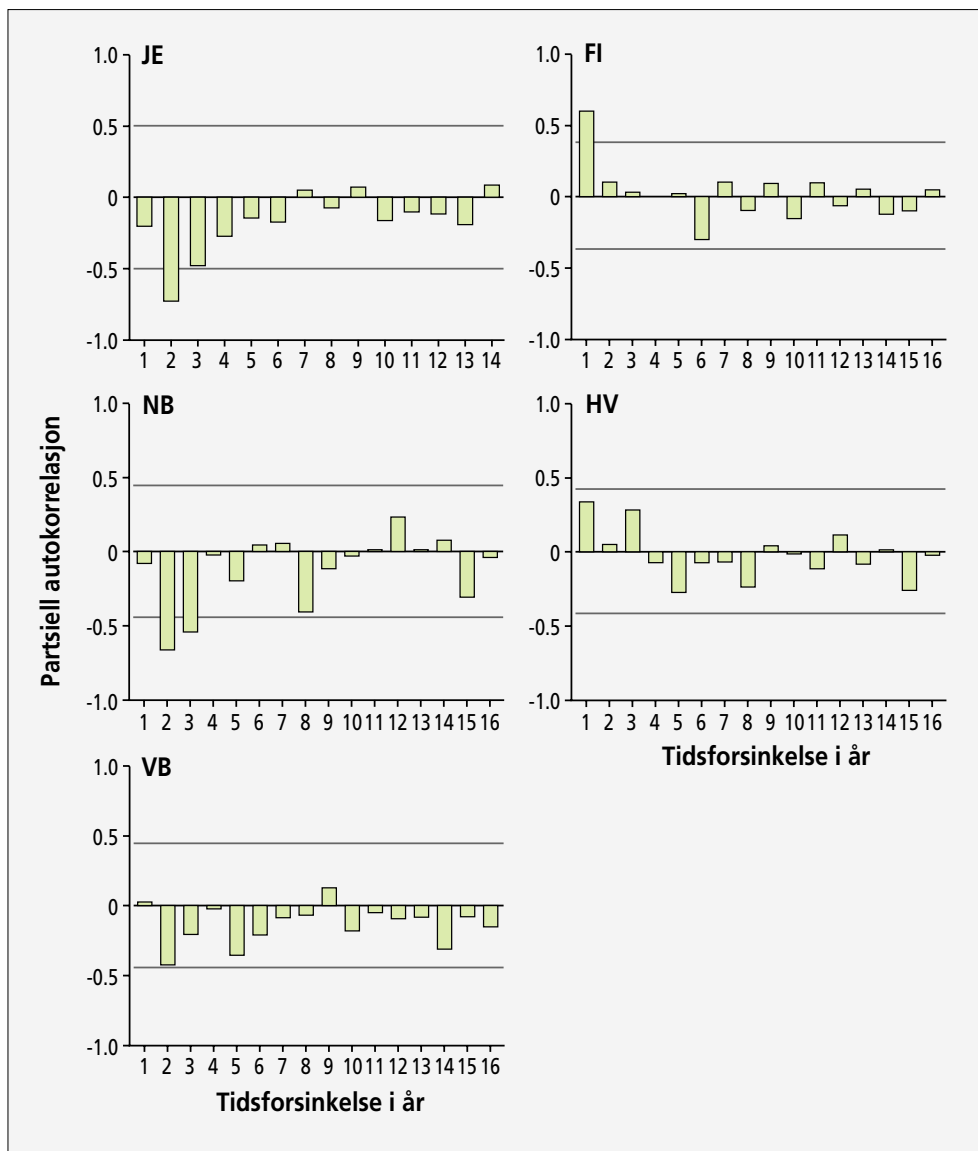
forut for fredningen (Lönnberg 1936; Høst 1935). Collet (1912) beskrev det harde jakttrykket idet så mye som 2000 rever ble fangstet årlig i Norge i perioden mellom 1879 og 1911. Også Lönnberg (1936) beskrev hvordan arten ble jaget før århundreskiftet, og hevdet at bruk av giftåter var viktig for bestandsnedgangen.

Etter lang tids fredning er fortsatt den Skandinavisk fjellreven fåtallig. Angerbjørn et al. (1995) antydnet at den finske bestanden kunne være nede på 100 individer i 1994. Tilsvarende har Strand et al. (Kap 2.8) estimert den sør-norske bestanden til å være 14-158 individer. Rundt Snøhetta har gamle fjellrevhi vært inventert i en årrekke. Disse undersøkelsene har ikke kunnet påvise fjellrev i større fjellområder som tidligere hadde betydelige bestander. Dette gjelder Knutshø, Trollheimen, Forelhogna og delvis Rondane og Ottadalen. Disse områdene ligger innenfor den avstanden utvandrende fjellrevvalper fra Snøhetta kan tilbakelegge (Kap 2.3).

Vi har bare analysert variasjoner i fjellrevens bestandssyklus og ikke bestandsvariasjoner hos de byttedyra som forårsaker variasjonene. En svakheten ved dette kan være at tilsynelatende brudd i synkroniteten i bestandsfluktuationene kan skyldes tilfeldigheter hos de små fjellrevbestandene og ikke i fjellrevens

miljømessige muligheter for reproduksjon. Til støtte for vår konklusjon finnes det imidlertid en rekke skandinaviske undersøkelser som viser at fjellrevens byttedyrarter har bestandsfluktuationer hvor graden av synkronitet avtar med geografiske avstand (Stenseth & Ims 1993; Steen et al., 1996; Lindstrøm et al., 1996;).

Fjellrevbestandene har en bestandsstruktur og sosial organisering med stedfaste familiegrupper i et sterkt variabelt livsmiljø. Dyrenes generasjonstid er svært nær periodene i bestandssyklusene (4 år). Familiegruppens kontinuitet og evne til å svare på økt smånagertilgang avhenger av om det er ungdyr i bestanden. Bestandsvariasjonen er ikke synkron over større områder. Innvandring av dyr vil derfor kunne dempe svingningene, og variasjoner i smånageryklus kan fanges opp i deler av bestanden. På grunn av sterk jakt kan fjellrevbestanden ha blitt utryddet fra mange fjellområder, og på grunn av sin stedtrohet har de ikke kommet tilbake. Bestanden kan således ha kommet under en terskelverdi hvor den vanskelig øker i antall.

**Figur 2.6.4**

Spearman korrelasjonskoeffisienter beregnet som parvise krysskorrelasjoner mellom de transformerte dataseriene plottet mot geografisk avstand hos fem skandinaviske fjellrevbestander, se figur 2.6.3. - Spearman correlation coefficient calculated as cross correlation between the transformed data series plotted against geographical distance for five scandinavian arctic fox populations, see figure 2.6.3.

Metapopulasjonsdynamikk

Utgangspunktet for tilnærmingen til betydningen av rommelige bestandsdynamikk ble første gang påpekt av MacArthur & Wilson (1967). De klassiske øymodellene ble seinere utdypet til det vi i dag forbinder med teori knyttet til metapopulasjonsdynamikk. Disse populasjonsmodellene kjennetegnes ved at lokal utdøing og rekolonisering er de drivende populasjonsdynamiske faktorene (Hanski & Gilpin 1991). Seinere utdyping og empirisk testing av modellene har påpekt at naturlige populasjoner også har andre mekanismer for regulering som sammen med variasjoner i bestands størrelse og inn og utvandring vil føre til at naturlige bestander har mer karakter av MacArthus øymodell framfor en klassisk metapopulasjonsmodell (sammen- drag i Harisson 1991). Fragmentering av bestander, enten som følge av tapt habitat eller lokal utrydding vil imidlertid kunne bidra til å gi en større og kontinuerlig bestand egenskaper av en metapopulasjon ved at graden av inn og utvandring mellom de lokale bestandsenhetene blir av større betydning for totalbestandens overlevelse (Hanski & Gilpin 1991, Harisson 1991, Harisson & Hastings 1996). Målsetningen med dette arbeidet var å vurdere betydningen av en rommelig bestandsstruktur i de Skandinaviske fjellrevbestandene.

2.7

Fjellrevens svar på endringer i smånagertetthet

O. Strand, J.D.C Linnell, S. Krogstad & A. Landa

Smågnagere var viktigste byttedyrgruppe for fjellrev i Snøhettaområdet, dernest fulgte reinsdyr, hare, fugler og vegetasjon. Fugler og vegetasjon var mer vanlig i dietten om sommeren enn om vinteren. Andelen reinsdyr og fugler i dietten var redusert i år med stor smånagertetthet. Valpeproduksjon og betydningen av smågnagere i dietten økte i smågnagerår. Det var ingen sammenheng mellom antall voksne rever i bestanden og smånagertilgjengelighet.

2.7.1 Innledning

Sammensetningen av fjellrevens diett varierer gjennom artens utbredelsesområde. Den eter så forskjellig mat som gangere, sjøfugl, vadere, kadavre fra land- og havlevende pattedyr, og fisk (Frafjord 1995; Hersteinsson & Macdonald 1996; Macpherson 1969; Nielsen 1991; Prestrud 1992). Fjellrevens habitat i Skandinavia er alpine "øyer" separert med daler og skogkledd terreng. På tross av den markerte sesongvariasjonen i disse områdene er det få studier som har presentert data fra mer enn en sesong. Videre, og på tross av at det er flere studier som har dokumentert et nært forhold mellom smånagertetthet og reproduksjon hos fjellrev (Angerbjörn et al 1991; 1995; Fay & Rausch 1992; Kaikusalo & Angerbjörn 1995; Macpherson 1969) er det få som har studert både diett og reproduksjon i samme studieområde over flere år.

Vi har studert fjellrevens sommer- og vinterdiett, og reproduksjon i tre fjellrevterritorier på Snøhetta 1988-95. Vårt studium er det første som følger diettvariasjonen til fjellrev gjennom flere årstider og påfølgende år i en smågangersyklus.

2.7.2 Materiale og metoder

2.7.2.1 Klima og geografi

Studiet ble gjennomført i den østlige delen av det 4400km² store Snøhetta-plataet med gjennomsnittlig høyde over havet på 1300 m, men med topper opp mot 2200 m. Skoggrensa er mellom 900 og 1000 m over havet. Fra tregrensa til ca. 1500 m består landskapet av alpine myrenger i en blanding med ulike lavsamfunn. Over 1500 meter er det lite vegetasjon. Selve fjellplataet er atskilt fra nærliggende fjellområder av smale, men dype dalstrekninger med skog (i hovedsak barskog) på nesten alle sider. Klimaet er kontinentalt med middeltemperatur på -0,3°C.

2.7.2.2 Potensielle byttedyr

Reinsdyr er det største pattedyret i området som kan være mat for fjellreven. Disse er tilgjengelig som mat enten som kadaverrester etterlatt av jerv og i form av skadde dyr som dør eller slakteavfall som er etterlatt av jegere. Sau beiter i området hver

sommer. En del av disse dør og blir tilgjengelige som kadavre for fjellreven (Landa et al 1997). Hare og rypere er vanlige gjennom hele året, men begge varierer mye i antall mellom år. Eneste overvintrende spurvefugl er snøspurv. Om sommeren har området en rekke spurve- og vadefugler (Kålås et al. 1995). Området har flere småpattedyr med fjellrotte og lemen som de mest vanlige. Forekomsten av disse artene varierer syklisk eller kvasisyklisk med en periodisitet på omtrent 4 år (Myrberget 1973). Andre potensielle matkilder for fjellreven er avfall fra menneskelig aktivitet i området samt vegetasjon. Jerv, røyskatt og rødrev er de konkurrerende rovpattedyra.

2.7.2.3 Overvåking av hiene

Vi overvåket alle kjente fjellrevhi i de østlige delene av Snøhetta 1988-95 med vekt på tre nabo-territorier, her kalt område A, B og C. Det ble fanget 25 fjellrever (8 som voksne og 17 valper), som fikk påsatt radiosendere (**Kap 2.3 og 2.4**). Hver sommer overvåket vi antall voksne fjellrever ved hiene og antall valper ved avvenning. De sentrale hiene i territoriene A, B og C var eneste hvor vi påviste valper. Fjellrevekskriverter ble samlet inn



Foto: Olav Strand

ved hvert hi i juli-august og januar-april. Vi har behandlet de tre territoriene som en gruppe. Ingen av revene som ble radiomerket i disse tre områdene etablerte seg eller reproduserte utenfor disse områdene i løpet av studiet (**Kap 2.3**). Vi har ikke detaljerte estimater av smågnagertettheten, men basert på fellefangst og feltobservasjoner angir vi denne som lav, medium og høy (Landa et al. 1997).

2.7.2.4 Analyser av diett sammensetning

Ekskrementrestene ble avlest og klassifisert i seks kategorier: smågnagere, reinsdyr, hare, fugler, vegetasjon og annet. Prøvene ble bestemt under disseksjonsmikroskop. Vi klassifiserte ikke fugler eller smågnagere til art. I de statistiske analysene har vi brukt ikke-parametriske metoder på frekvens fordelte data.

2.7.3 Resultater

2.7.3.1 Forekomst av næringsemner

Totalt ble 675 ekskrementprøver fra fjellrev (464 fra sommeren og 211 fra vinteren) analysert (**tabell 2.7.1**). Smågnagere var dominerende næringsemne, fulgt av vegetasjon, reinsdyr, hare og fugl

(**tabell 2.7.2**). Sau og søppel ble også tatt, men begge betydde lite som næring. De fleste prøvene inneholdt rester av mer enn en av de seks byttedyrkategoriene. Den typiske prøven inneholdt rester fra 3 byttekategorier, og bare 12% av prøvene inneholdt rester fra bare en kategori. Rester av 2, 3, 4 og fem kategorier ble funnet i henholdsvis 28%, 39%, 16% og 5% av prøvene.

2.7.3.2 Variasjoner i diett sammensetning mellom sesonger og år

Det var betydelig variasjon i fjellrevs diett mellom sesonger og år med forskjellig smågnagertilgjengelighet (**figur 2.7.1, tabell 2.7.3**). Volummessig var smågnagere alltid det viktigste næringsemnet. Andelen smågnagere økte i år med stor smågnagertilgjengelighet på bekostning av reinsdyr i vinterdietten, fugler og hare i sommerdietten. Fugler betydde mer i dietten om sommeren enn om vinteren I år med middels tilgang på smågnagere var reinsdyr den dominerende gruppen. Andelen harer i maten varierte lite gjennom året.

2.7.3.3 Antallsmessig svar på økt tilgang av smågnagere

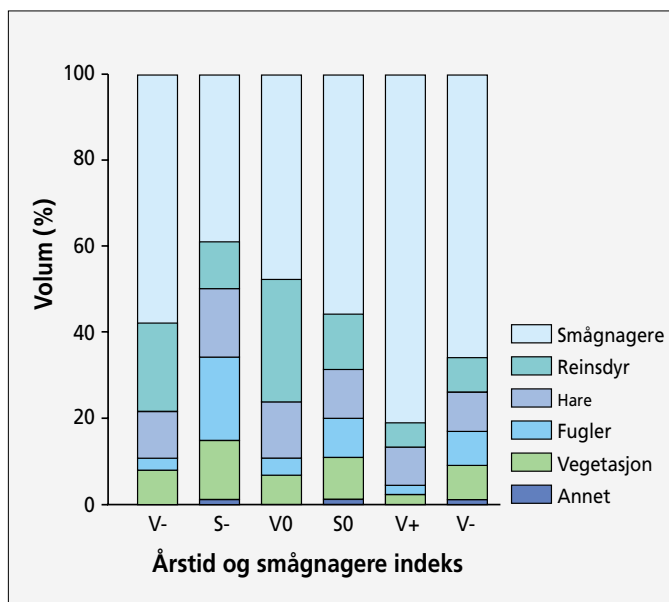
Fjellreven fødte valper i minst ett av territoriene i sju av åtte år, i to tilfellene døde imidlertid valpene svært unge (**tabell 2.7.4**).

Tabell 2.7.1 Antall møkkprøver analysert fra de tre fjellrev-territoriene (A-C) fra ulike årstider (V= vinter; S = sommer) med ulik smågnager tetthet. - Number of scats collected from different arctic fox territories (A-C) during different seasons (V = winter, S = summer) and years from eastern Snøhetta, with the annual small rodent abundance index.

År	Fjellrev-territorie						Smågnager indeks
	A		B		C		
	V	S	V	S	V	S	
1988		80					3
1989	40			40			3
1990	40	80		40			1
1991	10			40	40	72	2
1992		10	40			44	2
1993	2	2		36		4	1
1994	20					16	1
1995			19				2

Tabell 2.7.2 Frekvens- og volumprosent av ulike bytte-rester i 675 møkkprøver fra tre fjellrev-territorier i Snøhetta, og andelen av prøver hvor en byttetype utgjorde mer enn 50 % og 100 % av volumet. - The frequency of occurrence and percentage volume of different prey items in 675 arctic fox scats from three territories in Snøhetta, and the percentage of scats in which a given prey item made up more than 50%, and 100% of the volume.

Type av bytte	Frekvens	Volum	Prosent av prøver hvor en byttetype utgjør:	
			> 50 % av vol.	> 100 % av vol.
Smågnagere	85.2	54.7	51.1	7.7
Reinsdyr	43.4	13.3	8.7	1.8
Hare	26.2	12.0	9.3	2.4
Fugler	39.7	9.8	4.6	0
Vegetasjon	76.0	9.5	1	0
Annet	2.1	0.6	1	0



Figur 2.7.1

Variasjon i diett sammensetning (volum prosent i møkk prøver) hos fjellrev fra sommer og vinter og fra sesonger gjennom smågnagersyklus i Snøhetta. - Variation in the diet composition (percentage volume in scats) of arctic foxes from winter and summer seasons during cycles of rodent abundance in Snøhetta, Norway.

Minst en voksen tisper døde rett etter at hun hadde født valper i mai. I disse tilfellene var revene ikke tilstede ved inventeringene i juli og er derfor ikke med i de videre analysene.

Vi fant signifikant korrelasjon mellom andelen gangere i dietten og antallet valper som ble født samme år. Det var også signifikant sammenheng mellom antall valper som var født og tilgangen på smågnagere. Antall voksne rever korrelerte ikke med noen av diettkategoriene, og det var ingen signifikant sammenheng mellom antall voksne rever og smågnaverindeks.

2.7.4 Diskusjon

Diettsammensetningen varierte både mellom årstider og i forhold til tilgangen på smågnagere (funksjonell respons), og antall valper produsert økte med tilgangen på smågnagere (numerisk respons).

Alle tilgjengelige næringsemner ble benyttet av fjellreven (store og små pattedyr, fugler, vegetasjon og søppel). Dette er i samsvar med tidligere studier (Hersteinsson & Macdonald 1996; Kennedy 1980; Nielsen 1991; Prestrud 1992). Artens brede næringsvalg bekreftes også av at mer enn en byttedyrgruppe forekom i nesten alle prøvene. Den lave andelen av sau i dietten er noe overraskende tatt i betraktning det store tilbudet på døde sauer i området (enten fra ulykker eller på grunn av at jerven hadde drept sau). Dette kan skyldes at fjellreven hovedsakelig oppholder seg høyere opp i fjellet enn sauen (Landa et al. 1997; Landa et al. submitted).

Tabell 2.7.3 Statistiske tester for årlig og sesong avhengig variasjon i andelen av de ulike byttekategoriene (volumprosent) som ble funnet i møkkprøver fra fjellrev på Snøhetta. Test for forskjeller mellom år er Kruskal-Wallis 1 veis ANOVA, mens test for effekter av sesongvariasjoner er Mann-Whitney U-tester. - Statistical tests for annual and seasonal differences in the percentage volume that prey groups were found in arctic fox scats from Snøhetta. The small rodent index represents an increasing density of rodents. Tests for differences between years are Kruskal-Wallis 1-way ANOVA, tests for seasonal differences are Mann-Whitney U-tests.

Gnager indeks	Vinter	Sommer	U	P	Vinter	Sommer	U	Å
	Smågnagere				Reinsdyr			
I	57.7	39.2	3738	<0.001	19.8	10.2	3858	<0.001
II	48.1	56.4	6510	0.09	28.2	12.6	4818	<0.001
III	80.7	65.8	2443	0.001	6.6	7.8	3500	0.9
c2	38.7	41.5			20.4	0.4		
Å	<0.001	<0.001			<0.001	0.8		
	Hare				Fugler			
I	11.2	16.0	5285	0.6	2.7	18.8	3760	<0.001
II	12.5	10.7	7234	0.5	4.5	9.7	5932	0.001
III	9.1	9.5	3361	0.5	1.9	8.1	2071	<0.001
c2	2.0	12.9			6.0	8.2		
Å	0.370	0.002			0.049	0.017		
	Vegetasjon							
I	8.7	14.6	4768	0.1				
II	6.8	10.2	5768	0.002				
III	1.7	7.5	1346	<0.001				
c2	28.9	2.8						
Å	<0.001	0.3						

Tabell 2.7.4 Minimum antall valper ved avvenning og antall voksne fjellrev i august og gjennomsnittlig innhold (volumprosent) av smågnagere i møkkprøvene og smågnagerindeks. - The minimum number of pups at weaning and the minimum number of adults present within the study area in late summer, with the average percentage volume of small rodents in the annual diet and the annual small rodent abundance index.

	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995
Antall valper	17	15	5	51	4	0 ¹	3	0
Antall Voksne	6	4	6	9	8	4 ²	4	4
% gnagere i diett	55	92	45	48	64	41	44	52
Smågnager indeks	III	III	I	II	II	I	I	II

1 = Restene etter minst en valp som ikke har levd fram til den rutinemessige overvåkingen er funnet i disse årene.

2 = En voksen hunn døde i løpet av våren etter å ha født valper og før den rutinemessige overvåkingen.

Til tross for at det ikke var noen naturlige rovdyr (med unntak av jerv som er en lite effektiv predator på villrein; Landa et al 1997) som drepte villrein i området, var reinsdyr den nest viktigste diettkomponenten. Det meste av disse reinsdyra må ha stammet fra slakteavfall fra jakta eller komme fra dyr som har dødd av skader i løpet av høsten eller vinteren. Fjellreven kan ha fått redusert mattilgang fordi det i dag er mindre tilgang på kadaverrester fra store rovdyr som har slått villrein (Haglund & Nilsson 1977; Hersteinsson et al 1989). Vi finner lite støtte for dette. Selv i områder med lite rovdyr er reinsdyr viktig fjellrevnæring (for eksempel studier fra Finland, Svalbard og Vest-Grønland; Kaikusalo & Angerbjörn 1995; Prestrud 1992; Birks & Penford 1990).

Smågnagere var fjellrevens viktigste næringsemne. Dette er i overensstemmelse med undersøkelser fra andre områder, og spesielt der revene ikke har tilgang til kystområder (Fay & Stephenson 1989). Smågnagere (og reinsdyr) var mest vanlig mat om vinteren. Om sommeren tok den en større andel av fugler og vegetasjon. I år med høy smågnagertilgjengelighet var smågnagere relativt sett viktigere enn i år med lite smågnagere. Forskjellen i smågnagernes betydning sommer og vinter var mindre i smågnagerår enn i år med lite smågnagere. Utnyttelse av reinsdyr og fugler økte i år med lite smågnagere til kompensasjon for reduksjonen i smågagertetthet (Macpherson 1969). Sammenhengen mellom smågnagertetthet og antall valper ved rekruttering er også påvist i flere tidligere studier (Kaikusalo & Angerbjörn 1995; Macpherson 1969) og hos andre hundedyr som rødvov (Gaszczynski 1989; Eglund 1970). Tidligere fjellrevstudier har antydning at matbegrensning av fjellrevbestandene kan redusere valpenes overlevelse mer enn kullstørrelsen ved fødsel (Fay & Rausch 1992; Macpherson 1969).

På tross av den nære sammenhengen mellom forekomsten av smågnagere i dietten og i omgivelsene, ble det også produsert valper i år med liten smågnagertetthet. Dette skyldes antakelig at den har tilstrekkelig stor tilgang på andre byttedyr, eks fugler og kadavre av rein og sau.

Antall voksne rever i territoriene var relativt stabilt gjennom studieperioden, og var ikke korrelert til tettheten av smågagere. Disse forskjellene mellom voksne og unge rever er vanlig i fjellrevbestander (Macpherson 1969; Zabel & Taggart 1989). På tross av de betydelige endringene i smågnagertetthet og at revene ikke reproduserte i flere av sommersesongene, var det ingen av de voksne fjellrevene som forlot studieområdet (kapittel 2.3). Det virker som om fjellreven "sitter å venter" på gunstige ernæringsforhold innen territoriet framfor å vandre annensteds i håp om å finne et rikere, ledig område (Meia & Weber 1995; Switzer 1993). Det var en svak økning i smågnagerbestanden i siste del av studieperioden. Likevel kunne vi ikke påvise fjellrevrekruttering. Vi har ingen direkte forklaring på dette, men antall voksne rever ved hiene har blitt noe redusert i løpet av studieperioden, og enkelte av revene kan ha hatt problemer med å finne en make. Økningen i smågnagertetthet kan også ha kommet for seint i sesongen til å gi grunnlag for reproduksjon.

2.7.5 Konklusjon

- (1) Fjellrev kan reprodusere både i år med høy og middels smågnagertetthet. Dette tyder på at de problemene fjellrevbestanden har med å øke ikke skyldes matmangel alene.
- (2) Den store variasjonen i rekruttering og mattilgang mellom år betinger at overvåkingen av arten må være langsiktig slik at man kan fange opp denne variasjonen.
- (3) På grunn av den fluktuerende reproduksjonen og lave bestandsstørrelsen er bestandsstørrelsen ved neste topp i smågnagersyklus, og bestandens mulighet til å overleve, være svært følsom ovenfor voksen overlevelse i årene mellom toppene i smågnagersyklus.
- (4) Dersom voksen overlevelse er for lav, eller at bestanden når en for lav tetthet samtidig som den er isolert, blir familieguppen sårbar for utryddelse.

2.8

Genetisk variasjon i små fjellrevbestander

O. Strand, J.E. Stacy, N.S. Wiadyaratne, I. Mjølnerød og K.S. Jakobsen

Undersøkelse av to sør-norske fjellrevbestander viste at disse har mindre genetisk variasjon enn fjellrev fra Kola halvøya, Svalbard og Taimyr. Dette kan være resultat av hardt jakttrykk på norsk fjellrev ved starten av dette århundret. Estimer av den effektive bestandsstørrelsen tyder på at bestanden består av noen hundre individer. Om den lave bestandsstørrelsen med liten genetiske variasjonen har gitt innavlsdepresjon er ikke kjent. Kullstørrelsen i skandinaviske fjellrevbestander har imidlertid blitt mindre i løpet av de siste 20 årene, og er signifikant mindre enn andre sammenligningsbare stammer. Den lave kullstørrelsen kan også skyldes forskjeller i mattilgang og miljøvariabilitet.

2.8.1 Innledning

Et av de mest sentrale postulatene innen bevaringsbiologisk forskning er betydningen av genetisk variasjon i små bestander (Charlesworth & Charlesworth 1987; Lacky et al. 1993). Minsket bestandsstørrelse øker sannsynligheten for parring mellom nære

slektninger, og dermed økt sannsynlighet for at skadelige resessive alleler kommer til uttrykk (Mitton 1993). Bestandens evne til å svare på seleksjon reduseres også fordi den genetiske variasjonen blir mindre (Franklin 1980). Innavlsdepresjon er godt kjent fra dyr i fangenskap og avlsarbeid på husdyr (Ralls et al. 1979; Ralls et al. 1988; Lacky et al. 1993). Kjennskapet til slike effekter i ville bestander er mer begrenset (Mitton 1993; Smith 1993).

I Skandinavia ble fjellrev på det nærmeste utryddet ved starten av dette århundret. Etter over 65 års fredning er fjellrevbestanden fortsatt liten og regnet for å være sårbar eller direkte truet av utryddelse (Hersteinsson et al. 1989). Arten er imidlertid vanlig i Sibir og andre områder i Arktis.

Vi ønsket å besvare følgende tre spørsmål: (1) Er fjellrev fra to norske bestander genetisk forskjellig fra andre populasjoner i artens hovedutbredelsesområde i Arktis? (2) Har de norske bestandene mindre genetisk variasjon enn de store bestandene i Arktis? (3) Er de norske bestandene genetisk isolert fra hverandre? Disse spørsmålene ble forsøkt besvart gjennom analyser av dyrenes DNA.



Foto: Olav strand

2.8.2 Materiale og metoder

Vi har analysert kjerne DNA (fingerprint) og mitokondrielt (mt-) DNA variasjon hos fjellrev fra seks forskjellige lokaliteter. Totalt ble 89 individer undersøkt ved fingerprint-analyser, mens mt-DNA ble sekvensert fra 84 rever. Prøver av skinn ble samlet inn fra levendefanget fjellrev fra lokaliteter i Norge; Børgefjell (n=25) og Snøhetta (n = 13). I tillegg ble det samlet inn vevsprøver fra skinn eller musklatur fra fjellrev som var samlet inn hos profesjonelle jegere på Kola (n=13), og Dixon på Taimyr (n = 30) (begge i Russland) og fra Svalbard (n = 17).

DNA ble isolert og analysert som beskrevet av Strand et al (ubemiddelt).

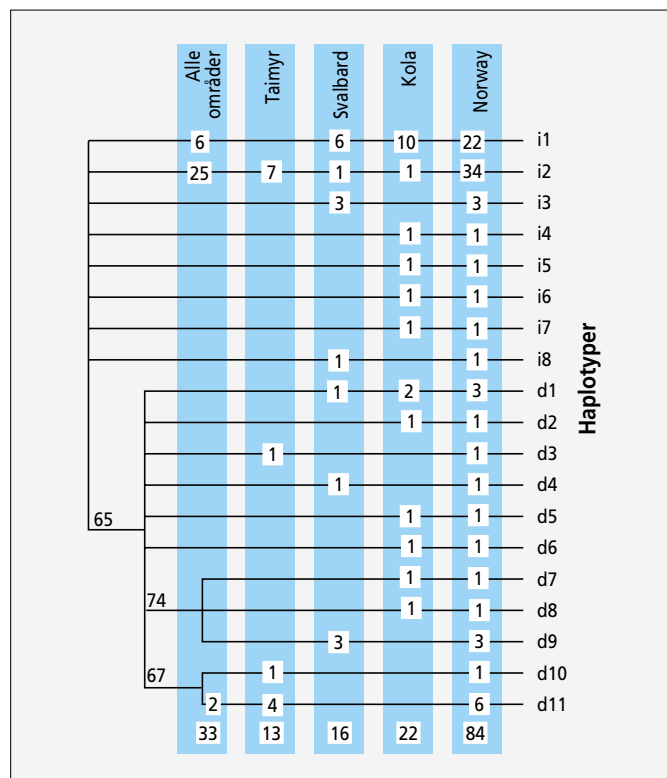
2.8.3 Resultater

2.8.3.1 Variasjon i mitokondrie-DNA

Fordelingene av mt-DNA haplotypene varierte signifikant mellom Norge og de andre undersøkte områdene (**figur 2.8.1**). Hovedårsaken til dette er at haplotypen *i2*, som er vanlig i Norge, var uvanlig i Taimyr og Svalbard. Også den høye frekvensen av *d11* haplotypen i materialet fra Kola bidrar til forskjellen fra norsk fjellrev (**figur 2.8.2**). Den greina i treet som utgjøres av *d*-haplotypene er underrepresentert i Norge sammenlignet med de andre regionene. Dette tyder på at det har vært lite utveksling av fjellrev mellom Skandinavia og de andre områdene.

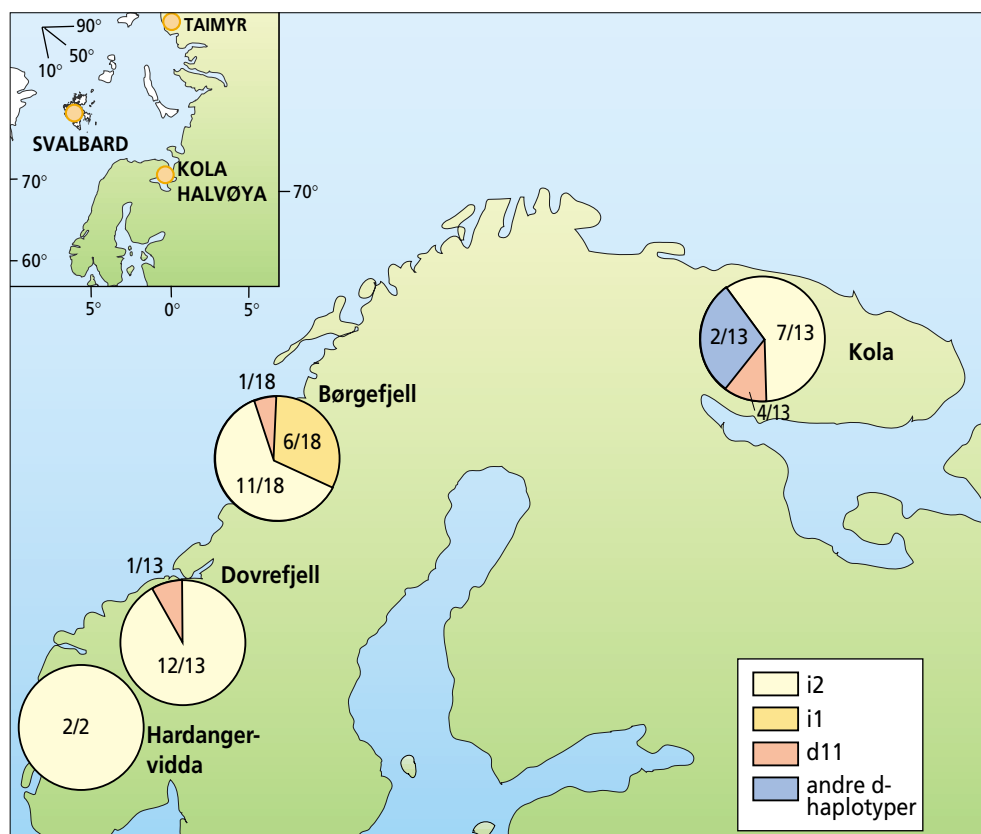
2.8.3.2 Multilokus DNA-fingerprint: variasjon innen og mellom områder

Det var liten variasjon i DNA-fingerprint-dataene fra Norge, men det er en viss differensiering mellom de undersøkte bestandene



Figur 2.8.1

Forholdet mellom de forskjellige D-loop haplotypene avledet fra PAUP (de insatte verdiene indikerer støtten for treet fra en bootstrap analyse), og de ulike haplotypenes fordeklning i undersøkelsesområdene. - Relationship between mitochondrial D-loop haplotypes as deduced by PAUP (values at nodes indicate bootstrap support), and the distribution of these over the indicated regions (values arranged in columns across branches).



Figur 2.8.2

Kart over de ulike haplotypenes fordeling i Norge og på Kola-halvøya, beskrivelse av de enkelte haplotypene er gitt i **tabell 2.8.1**, og **figur 2.8.1**. - Map of mitochondrial D-loop haplotype distributions in Norway and Kola (see **table 2.8.1** and **figure 2.8.1** for haplotype descriptions).

Tabell 2.8.1 Beskrivelse av de forskjellige mitokondrie-haplotypene som ble brukt i undersøkelsen*. - Description of mitochondrial D-loop haplotypes in terms of bases observed at variable positions*.

	26	39	40	67	140	143	148	154	221	228	229	289
i1	c	c	g	t	t	c	t	a	t	c	t	t
i2	c	c	g	t	t	c	t	a	t	t	c	t
i3	c	c	g	t	t	c	t	a	t	c	c	t
i4	c	c	g	t	t	c	t	g	t	c	t	t
i5	c	t	g	t	t	c	t	a	t	c	t	t
i6	c	a	g	t	t	c	t	a	t	c	c	t
i7	c	a	a	t	t	c	t	a	t	c	t	t
i8	c	c	g	t	t	c	t	a	t	t	t	t
d1	d	c	g	t	t	c	t	a	t	c	t	c
d2	d	c	g	t	t	c	t	a	c	c	t	c
d3	d	c	g	t	t	c	t	a	t	t	t	c
d4	d	c	g	t	t	c	t	a	c	t	t	c
d5	d	c	g	t	t	c	t	a	c	c	c	c
d6	d	c	g	c	a	c	c	a	c	c	c	c
d7	d	c	g	c	a	c	c	a	t	c	c	c
d8	d	c	g	c	a	c	c	a	t	c	t	c
d9	d	c	g	c	a	c	t	a	t	c	t	c
d10	d	a	g	t	t	t	t	a	t	c	t	c
d11	d	a	g	t	t	t	c	a	t	c	t	c

* Navnene som er satt på i første kolonne er identisk med de som er brukt i **figur 2.8.1**.
- Haplotype labels appear in the first column, and are identical to those used in **Figure 2.8.1**.

Tabell 2.8.2 Generelle mål på populasjonsdifferensiering mellom de ulike undersøkelsesområdene basert på bånddelingsfrekvenser (S) lest fra DNA-fingerprint. - General measure of differentiation between regions as means of DNA fingerprint band-sharing (S index).

Gel #	S innen	S mellom	Å*	Områder
1	0.427	0.387	0.0000	D(7), B(5), S(7), T(7)
2	0.468	0.307	0.0000	D(7), B(5), S(7), T(6)
3	0.454	0.401	0.0015	D(5), B(9), T(7)
4	0.494	0.301	0.0000	D(5), B(9), K(4), T(7)
5	0.434	0.246	0.0000	B(6), S(5), K(3), T(5)

§ D = Dovre, B = Børgefjell, K = Kola, S = Svalbard, T = Taimyr, N er vist i parantes.

(**tabell 2.8.2**). Det var også klar genetisk forskjell mellom fjellrev fra Snøhetta og Børgefjell (**tabell 2.8.3**). Testene på de regionale forskjellene i **tabell 2.8.2** og **tabell 2.8.3**, tillater imidlertid ikke en direkte vurdering av den genetiske variabiliteten mellom Norge og de andre områdene. Vi estimerte derfor graden av bånddeling og den assosierte variasjonen rundt hver middelvei for hver region, i **figur 2.8.3** er disse resultatene summer på tvers av alle de analyserte gelene. Bånddelingsfrekvensen (S) er størst mellom Snøhetta og Børgefjell i gel 1 og 2, mens resultatene fra gel 3, 4 og 5 viser at gjennomsnittsbånddelingen for de norske områdene faller innenfor 95% konfidensintervallet for Taimyr. Den store likheten mellom de norske områdene er også indikert av resultatene gitt i **tabell 2.8.4**.

Ved sammenligning av materialet fra Snøhetta og Børgefjell til sammen mot de andre områdene fant vi at den gjennomsnittlige likheten (bånddeling) mellom de to norske bestandene er lavere enn i hvert av de norske områdene separat. Resultatene fra gel 1 og 2 viste at de norske dyra er mindre variable enn dyr fra de andre områdene (**Figur 2.8.5**).

2.8.3.3 Effektiv populasjons størrelse (Ne)

I de genetiske analysene har vi behandlet Dovre og Børgefjell som separate populasjoner, og den største og minste S-verdien som ble funnet i disse områdene (se **figur 2.8.3**) ble brukt for å gi et anslag på de effektive bestandsstørrelsen. Våre estimatene antyder største effektiv bestandsstørrelse på 123-158 individer, mens det laveste estimatet antyder 14 fjellrev ved Snøhetta.

Tabell 2.8.3 Differensiering mellom Snøhetta og Børgefjell målt i form av DNA-fingerprint likhetsindekser (S). - Differentiation between the Norwegian regions of Dovre and Børgefjell as means of DNA fingerprint band-sharing.

Gel #	S innen	S mellom	Å*
1	0.534	0.476	0.0242
2	0.653	0.481	0.0000
3	0.463	0.410	0.0197
4	0.545	0.471	0.0129

2.8.4 Diskusjon

Fjellrev fra Snøhetta og Børgefjell hadde mindre genetisk variasjon enn fjellrev fra de andre områdene, og de synes genetisk isolert fra bestandene i Russland. Det synes også å være en viss grad av isolasjon mellom de norske bestandene.

2.8.4.1 Variasjon innen og mellom områder

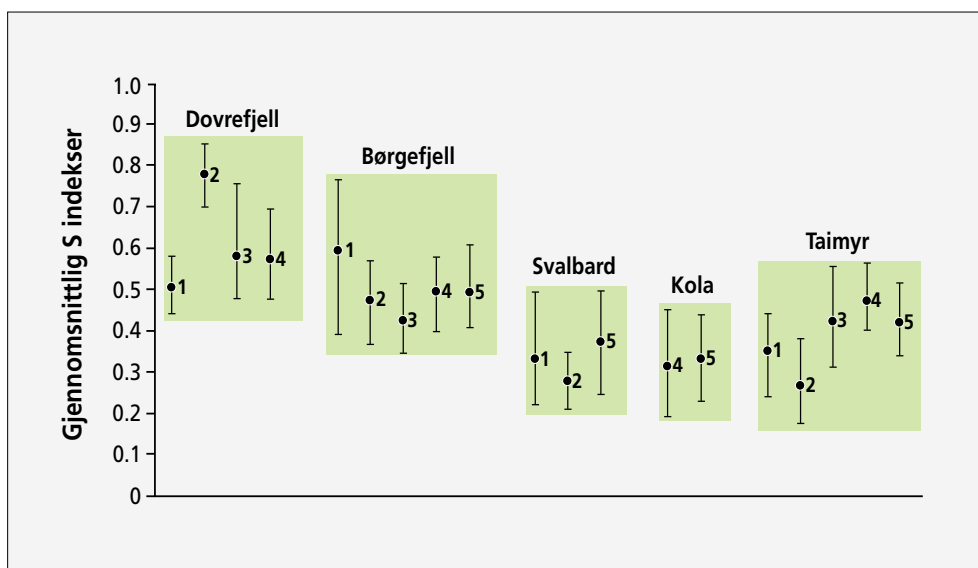
I hvilken grad små bestander taper genetisk variasjon avhenger av populasjonenes effektive størrelse, graden av oppdeling i delbestander og graden av seleksjon (Lackey 1987). De skandinaviske fjellrevbestandene har vært små side første del av dette århund-

Tabell 2.8.4 Rangering av DNA bånddeling-gjennomsnitt for de ulike studieområdene basert beregnet fra bootstrap-replikater. - Ranking of DNA fingerprint band-sharing means for regions supported by bootstrap replicates.

	Dovre				Børgefjell					Svalbard			Kola		Taimyr				
	1	2	3	4	1	2	3	4	5	1	2	5	4	5	1	2	3	4	5
Greatest	349	1000	581	785	641	0	402	158	791	10	0	53	0	13	0	0	17	57	143
2 nd	618	0	395	193	328	991	525	445	170	23	3	133	2	143	31	6	80	360	554
3 rd	26	0	24	22	28	9	73	391	32	335	539	578	25	156	611	452	903	562	234
4 th	7	0	-	0	3	0	-	6	7	632	458	236	973	688	358	542	-	21	69

Tabell 2.8.5 Bootstrap-analyse for rangeringen av gjennomsnittlig bånddeling for de norske bestandene når Snøhetta og Børgefjell er analysert som en bestand. - Bootstrap support for ranking of means of band-sharing values for Dovre and Børgefjell pooled as "Norway".

	Norway				Svalbard		Kola	Taimyr			
	1	2	3	4	1	2	4	1	2	3	4
Greatest	980	1000	811	309	17	0	20	3	0	189	671
2 nd	20	0	189	577	371	541	117	609	459	811	306
3 rd	0	0	-	114	612	549	863	388	541	-	23



Figur 2.8.3

Gjennomsnittlige likhetsindekser (S indeks) avlest fra DNA multilokus fingerprint i hvert av undersøkelsesområdene. De enkelte gjennomsnittsverdiene er merket korrespondende til den gelen de tilhører, og 95% konfidensintervall for gjennomsnittet er gitt for hver gjennomsnittsverdi. - DNA fingerprint band-sharing means calculated for each of the regions. The means are labeled (1 to 5) to indicate from which DNA fingerprint they originate. The bars below and above each mean represent a 95% interval based on 1000 bootstrap-replicates performed on the mean.

dret (eller mer enn 25 generasjoner), og arten har forsvunnet fra flere fjellområder i Sør-Norge der den tidligere var vanlig. Dette gjelder også større fjellområder mellom Snøhetta og Børgefjell. De bestandsstørrelsene vi estimert ut fra DNA fingerprintmønstret (**tabell 2.8.6**) sammenfaller med andre uavhengige undersøkelser som har konkludert med at den skandinaviske fjellrevbestanden består av et hundretalls individer (Angerbjörn et al. 1995). Liten bestandsstørrelse, utbredelse begrenset til habitatoyer og sosial struktur der unge rever er sammen med sine foreldre som hjelpere og kan arve sine foreldres leveområder virker begrensende på den genetiske variasjonen i bestandene.

2.8.4.2 Genetisk variasjon og levedyktighet

Vi vet ikke om at liten genetisk variasjon hos norsk fjellrev har ført til innavldepresjon. Kullstørrelsen hos fjellrev i Finland og i Sverige er imidlertid redusert i løpet av de siste 20 årene (Angerbjörn et al. 1995; Kaikusalo & Angerbjörn 1995). Kullstørrelsen ved avvenning er 5,44 valper. Hvilket er 1,3 valper færre enn i Canada (MacPherson 1969) og Taimyr (Kuksov 1989). Valberg (1983) fant at en økning i graden av innavl (Falconer 1989) på 10% resulterte i en reduksjon i kullstørrelse ved fødsel hos fjellrev i oppdrett på 0.7- 0.4 valper pr kull ved fødsel. Han kunne imidlertid ikke påvise effekter av dette innavlsnivået på kullstørrelsen ved avvenning. Kullstørrelsen hos fjellrev varierer imidlertid betydelig, og kullstørrelsen hos fjellrev på Svalbard er av samme størrelse som på det norske fastlandet tross for høyere genetisk variasjon (Prestrud 1992).

Tabell 2.8.6 Estimer av effektiv bestandsstørrelse i de norske fjellrevbestandene basert på DNA fingerprint-data. - Estimates of effective sizes of Norwegian populations based on DNA fingerprint data.

	Dovre		Børgefjell	
	Max	Min	Max	Min
S	0.779	0.505	0.596	0.430
$Ne=(1-S)/(4\mu S)$	14	49	34	66
$Ne=(4-3S)/(8\mu S)$	53	123	93	158

S = Gjennomsnittlig bånddelings-frekvens, μ = Mutasjonsraten = 0.005.

Temporær variasjon i kullstørrelse kan oppstå som følge av variasjon i mattilgang (Kaikusalo & Angerbjörn 1995; se Kap. 2.6 og 2.7 i denne rapporten). Slik variasjon kan skyldes variasjoner i tilgangen på smågnagere. Det er også foreslått at kullstørrelsen hos fjellrev kan variere som følge av ulik variabilitet i miljøet, dette som en forklaring på de mer stabile bestandene på Svalbard og deler av Grønland (Braestrup 1941; Prestrud 1992). De observerte forskjellene i kullstørrelse må derfor tolkes med varsomhet, og vi har ikke data som gjør det mulig å avgjøre om skandinavisk fjellrev lider av innavlsdepresjon.

2.9

Bevaring av skandinavisk fjellrev: inkludering av syklisitet i levedyktighetsanalyse

A. Loison og O. Strand

Norsk fjellrev har høy risiko for utdøing. Utdøingsrisikoen er sensitiv for voksen overlevelse. Sjansen for utdøing øker med tiden mellom år med god reproduksjon. Økt bestandsstørrelse kan være et tiltak mot utdøing. Dette kan skje ved å sette ut nye individer, øke voksen overlevelsen, eller øke muligheten for utveksling av individer mellom restbestander. Fjellrevens sårbarhet avhenger delvis av artens livshistorietrekk fordi fjellrevens generasjonstid er tilnærma lik perioden mellom gode smågnagerår. Syklisiteten i mattilgangen kan være en årsak bak fleksibiliteten og variasjonen i fjellrevens kullstørrelse.

2.9.1 Innledning

Det har i løpet av de seinere åra blitt utviklet en lang rekke simuleringmodeller og standardprogrammer for å evaluere enkeltbestanders levedyktighet (Boyce 1992; Burgman et al. 1993). Slike modeller er av størst interesse for små bestander fordi effektene av tilfeldige variasjoner der er størst (Goodman 1987; Lande 1987, 1993), og fordi det er vanskelig å skaffe pre-

sise estimater for de mest vitale bestandsvariablene der (Boyce 1992; Burgman et al. 1993; Walsh 1995). I områder der smågnagere følger fjellrevens bestandsutvikling gnagernes bestands-svingninger (Angerbjörn et al. 1995; Kaikusalo & Angerbjörn 1995).

Den første målsetningen med dette arbeidet er å undersøke den forventede levedyktigheten til små og isolerte fjellrevbestander, under et definert sett av vitale rater og variasjon i fjellrevens evne til å reproducere. Dernest ønsket vi å finne de parametrene som den simulerte bestanden's utdøingsrisiko var mest sensitiv for. Resultatene fra disse simuleringene blir diskutert i forhold til utviklingen av fjellrevens kullstørrelse, generasjonstiden lengde og betydningen av resultatene for forvaltning av fjellrev.

Vi studerte hvordan autokorrelasjoner i kullstørrelse virker inn på en levedyktighetsanalysen. Videre kunne vi skille ut konsekvensene av variabilitet i de demografiske parametrene ved å anvende elastisitetanalyse. Betydningen av disse resultatene diskuteres i forhold til betydningen av temporær variabilitet for livshistorie-strategier og bevaringsbiologi. Vi evaluerte ulike hypoteser som har vært framsatt for å forklare fjellrevens bestandsutvikling i



Foto: Olav Strand

Skandinavia det siste hundreåret. Avslutningsvis diskuterer vi hvordan våre resultater kan spore til framtidige studier av fjellrevens populasjonsbiologi og en mer generell tilnærming til forholdet mellom livshistorie trekk, miljøvariasjon og sårbarhet.

2.9.2 Metoder

2.9.2.1 Utbredelse og økologi

Fjellreven har en sirkumpolar utbredelse nord for Taigabeltet (Hersteinsson & Macdonald 1992), og utenfor Skandinavia lever den fortsatt i store og kommersielt utnyttede bestander. Hos oss er arten knyttet til enkelte fjellområder, spesielt grenseområder mellom Norge og Sverige. Dette området er naturlig fragmentert av et rekke dal- og skogstrekninger, hvor antakelig konkurranse fra rødvrev begrenser den til en mosaikklignende utbredelse i høyfjellet (Hersteinsson & Macdonald 1982;1992; Frafjord 1989).

Fjellreven lever i små familiegrupper som kan bestå av et monogamt par eller tre kjønnsmodne individer (Frafjord 1991) knyttet til et leveområde med ett eller flere gamle ynglehi sentralt i området. Valpene blir normalt født midt i eller i første del av juni. Kullstørrelsen ved avvenning varierer betydelig (0-14 valper). Den har få alternative byttedyr, med smågnagere som de viktigste (Angerbjörn et al. 1995; Kaikusalo & Angerbjörn 1995). Fjellrevens reproduksjon følger smågnagersvingningene med et syklisk forløp med en periodisitet på 3-5 år. Begge kjønn tilfosteringen av valpene. Valpene vandrer ut fra sitt oppvekstområde ved en alder på 6-10 måneder. Enkelte av valpene returnerer til oppvekstområdet å bli der sammen med sine foreldre. Data på kullstørrelse i ulike faser av bestandssyklus er hentet fra overvåkingsdata fra Fennoskandisk fjellrevbestander (Østby & Pedersen 1978; Angerbjörn et al. 1995; Kaikusalo & Angerbjörn 1995; Kålås et al. 1994; 1995; Strand et al. 1996). I tidsserieanalysene som ble foretatt for å beskrive bestandsvariasjoner over tid, har vi brukt data fra Hardangervidda (Østbye & Pedersen 1978), Børgefjell (Strand et al. 1996; Strand upublisert) og fra Finland (Kaikusalo & Angerbjörn 1995).

2.9.2.2 Demografiske variabler

Estimater av overlevelse er bare tilgjengelig fra et fåtall bestander og år. Vi har derfor brukt alternative verdier for overlevelse i våre modeller. Valpeoverlevelse (S0; fra avvenning til ett års alder) har vi satt til 0,5, 0,6 og 0,7, mens vi har latt voksen overlevelse (S2) variere mellom 0,5 og 1. Overlevelse fra ett til to år er kalt S1.

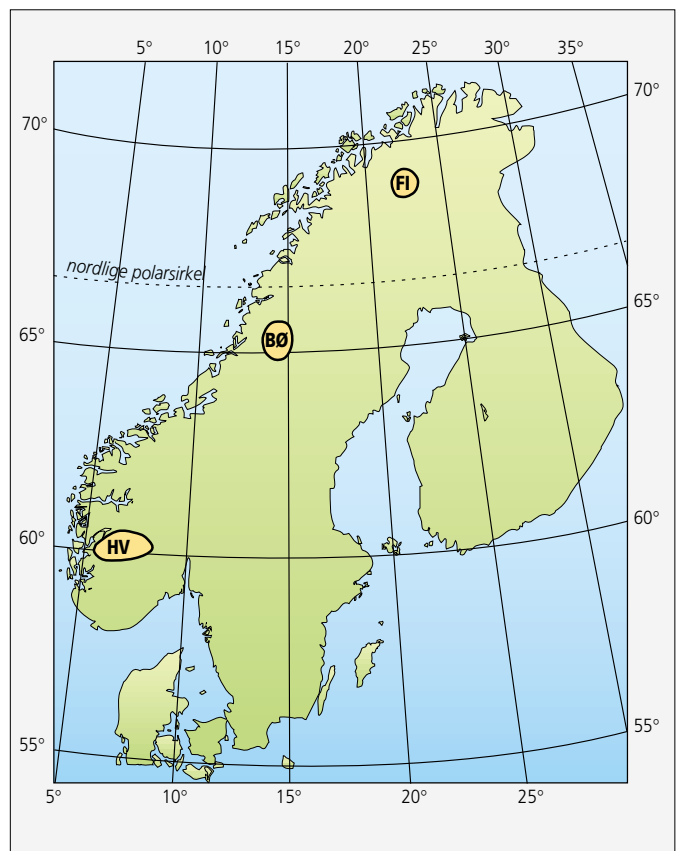
Fennoskandisk fjellrev er karakterisert av sterk bestandsvariasjon fra ett år til det neste, der antall hunner (f) som reproduserer og antallet valper ved avvenning (m) samvarierer med tilgangen på smågnagere. For hver av de tre populasjonene som vi har studert (Finland = FI; Børgefjell = BF og Hardangervidda HV) har vi skilt mellom gode (G), intermediære (I) og dårlige (D) år for reproduksjon. År med flere kull med mer enn 3 valper er klassifisert som gode, år med 1-3 valper i kullet som intermediære og år med enkeltvalper, eller ingen sikre reproduksjoner som dårlige (**tabell 2.9.1**). Andelen av tispene som reproduserer i gode, intermediære og dårlige år er gitt av andelen av de okkuperte hiene som hadde reproduserende tisper. Basert på de tidsseriene som er gitt

i **figur 2.9.2**, har vi beregnet frekvensen av de ulike nivåene i syklus i hvert område (**tabell 2.9.2**).

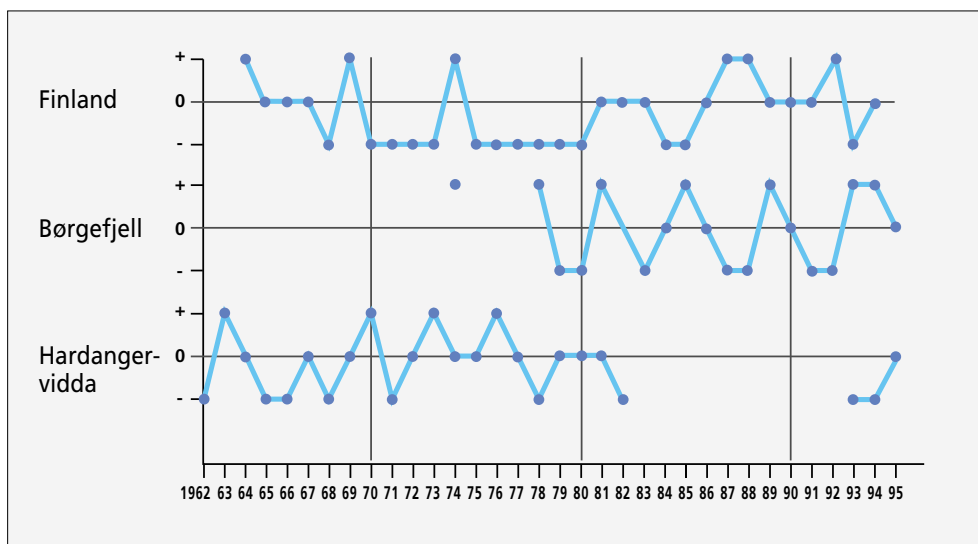
Betydningen for utdøingsrisikoen av tidsmessig variasjon i reproduktive trekk er analysert for fire situasjoner (**tabell 2.9.1**): I den første er sannsynligheten for at en tisper får valper er konstant over tid, i den andre forekommer frekvensen av gode (G), intermediære (I) og dårlige (D) år tilfeldig (men med samme frekvens som i de sykliske modellene). I den tredje introduseres autokorrelasjoner ved å la frekvensen av G, I og D år følge en perfekt fireårs syklus. I den fjerde har vi latt suksesjonen av G, I og D år følge den observerte variabiliteten i de tre områdene.

Tabell 2.9.1 Gjennomsnittlig kullstørrelse (m = antall tisper-valper i hvert kull) og sannsynligheten for at en tisper har valper (f) i år med lav, intermediær og høy smågnagertetthet. - Mean values of the litter size (m = number of female cub per litter) and of the probability for a female of having cubs (f) during bad, intermediate and good rodent years.

Type år	m	F
Lav (B)	0.1	0.04
Intermediære (I)	2.5	0.27
Høy (G)	6	0.83



Figur 2.9.1 Kart over Skandinavia med populasjonene i Børgefjell, Finland og Hardangervidda som ble brukt som grunnlag for bestandssimuleringene. - Map of Scandinavia and location of the population of Børgefjell, Finland, and Hardangervidda used as case studies.



Figur 2.9.2

Tidsserier som viser skiftingen mellom gode (+), intermediære (0) og dårlige (-) år for reproduksjon. - Time series of the reproduction in Børgefjell, Finland and Hardangervidda in bad (-), intermediate (0) and good (+) years for reproduction.

Tabell 2.9.2 Frekvens av dårlige (B) intermediære (I) og gode år (G), og gjennomsnittlig varighet mellom to G år (\pm standard avvik) fra de simulerte tidsseriene i Finland, Børgefjell og Hardangervidda, basert på overgangs-sannsynligheter mellom 2 tidstrinn. Gjennomsnittsverdier for f (andel av territorielle tisper som reproducerer) og m (gjennomsnittlig kullstørrelse). Verdier for f og m som er estimert for intermediære år i modellene med perfekte sykler. - Frequency of bad (B), intermediate (I) and good years (G), and mean duration (\pm standard deviation) between 2 good years resulting from the simulation of time series in Finland, Børgefjell and Hardangervidda, based on the transition probabilities with a 2-years time-step. Long-term average values for f (proportion of females with a den that reproduce) and m (litter size). Values of f and m estimated for intermediate years of perfect cycles, to adjust the average long term values of f and m to averages.

	Finland	Børgefjell	Hardangervidda
B	0.52	0.40	0.36
I	0.27	0.31	0.46
G	0.21	0.29	0.18
Varighet mellom to G år	4.8 \pm 2.4	3.5 \pm 0.8	5.3 \pm 1.7
Gjennomsnittsverdier for f	0.268	0.340	0.288
Gjennomsnittsverdier for m	1.99	2.56	2.27
Modifisert verdi for f (fi)	0.101	0.246	0.141
Modifisert verdi for m (mi)	0.92	2.06	1.48

For å kunne modellere de observerte tidsseriene har vi simulert de observerte tidsseriene (**figur 2.9.2**) ved å bruke en annenordens Markov-kjede. Overgangssannsynlighetene fra hvert tinn i syklus ble først beregnet for hvert område (**tabell 2.9.4**). Tidsseriene ble deretter simulert over tidsperioder på 4000 år og χ^2 -tester ble brukt for å teste om de simulerte seriene var forskjellig fra de observerte dataseriene. For modellen med tilfeldig variasjon (uten autokorrelasjoner) har vi brukt frekvensen av G, I og D år som den gjennomsnittlige sannsynligheten for de respektive nivåene i syklus, mens de konstante modellene (ingen temporær variasjon) har brukt gjennomsnittet for kullstørrelse og andelen av hunner som reproducerer i de simulerte dataseriene. De tre modellene var bare forskjellige med hensyn til tidsmessig variasjon, mens gjennomsnittsverdiene for kullstørrelse og andelen av reproduserende tisper var like. Et problem oppsto i den modellen som reflekterer en perfekt fireårs syklus fordi frekvensen av G, I og D år har en fiksert sannsynlighet på 0,25, 0,5 og 0,25 uansett populasjon, med gjennomsnittsverdier for f og

m på henholdsvis 0.3525 og 2.775. Modellen med den teoretiske syklen er dermed forskjellig fra de andre modellene både i temporær variabilitet og gjennomsnittsverdiene for f og m . Vi har sett på denne modellen som en referanse for da andre modellene under forutsetning av hva som ville skjedd dersom miljøet hadde en perfekt 4-års syklus, og at fjellrevbestandene fulgte disse syklene perfekt. For å begrense modellen med 4-års sykler til å ha de samme gjennomsnittsverdiene for f , G og m som de øvrige modellene, var det eneste alternativet å justere disse verdiene slik at de samsvarte med de verdiene, som er brukt i de øvrige modellene. Vi justerte verdiene for f og m i de intermediære årene (I) slik at alle modellene har like verdier for f og m i de endelige simuleringene (**tabell 2.9.3**).

2.9.2.3 Modellens demografiske struktur

Fjellrev får unger en gang i året. Vi har derfor laget en modell som har diskrete tidstrinn. Som en første tilnærming valgte vi å lage modeller som bare tok hensyn til tispene i bestanden. Den

Tabell 2.9.3 Oppbygging og rekkefølge i analysene. - Steps of the analysis.

Målsetning	Trinn	Analyser
I. Beskrivelse av tidsseriene	1	Etablere sekvensene av G, I og B år
	2	Beregning av overgangssansynlighet mellom G, I og B år med to tidstrinn
II. Simulering av tidsseriene	1	Simulering av tidsserier basert på disse overgangssansynlighetene
	2	Estimere frekvensen av G, I, og B år i de simulerte tidsseriene og sammenligne disse resultatene med de observerte tidsseriene
	3	Estimere lengden mellom to gode (G) år i de simulerte tidsseriene og sammenligne dette med de observerte tidsseriene
III. Beregning av reproduksjons parametre	1	Estimere gjennomsnittsverdiene for f og m i de simulerte tidsseriene og verdiene av f og m som er vist i tabell 2.9.4
	2	Justering av verdiene for f og m i intermediære år (I) for modellene som representerer en perfekt syklus
IV. Estimering av utdøings risiko i monte-carlo simuleringer	1	Gjennomføre simuleringer som var basert på modellen uten miljø variasjon
	2	Gjennomføre simuleringer hvor G, I og B år forekommer på en tilfeldig måte og med en sannsynlighet som tilsvarer det som ble funnet i de simulerte tidsseriene
	3	Gjennomføre simuleringer der G, I og B år har en sannsynlighet som følger de estimerte overgangssansynlighetene
	4	Gjennomføre simuleringer med en perfekt fireårs syklus og justerte verdier for f og m i intermediære år (I)
	5	Gjennomføre simuleringer med en perfekt fireårs syklus med gjennomsnittsverdier for f og m (se tabell 2.9.2)

simulerte bestanden var lukket, dvs at vi ikke har sett på effektene av inn- og utvandring. De demografiske parametrene i modellen er reproduksjonsrate og dødsrater (**tabell 2.9.5**). Vi laget modellen enkel for å studere hvordan gjennomsnittsverdiene for disse variablene sammen med ulike former for temporær variasjon påvirket risikoen for utdøing.

I små bestander vil demografisk variabilitet (individuelle avvik fra populasjonens gjennomsnittlige kullstørrelse og overlevelse) være viktig for overlevelsen (Schaffer 1981; Burgman et al. 1993). Vi har modellert denne variasjonen med hjelp av binominal sannsynlighet, som i ett gitt år bestemte (1) antall produserte valper, basert på andelen av reproduserende tisper, antall tisper og kullstørrelsen, (2) antall ettåringer, bestemt av antall valper i bestanden året før og deres overlevelse, (3) antall voksne rever, basert på antall voksne rever og ettåringer året før samt deres overlevelse. I simuleringene brukte vi et standardprogram ULM (Unified Life Models, Legendre et al. 1995).

Fjellrevtispene må ha ynglehi for å reproducere. Antall tilgjengelige hi kan derfor være begrensende for bestanden (MacPherson 1969). Vi har sett på antall tisper som potensielt kan reproducere som antall hunner i bestanden mellom 0 og antall tilgjengelige hi. Denne tetthetsavhengigheten rammer bare det antall tisper som overstiger antall tilgjengelige hi og er eneste form for tetthetsavhengighet i våre modeller.

For å beregne utdøingsrisikoen har vi brukt en fiksert tidshorisont. Det vil si at alle modellene er simulert over et fast tidsrom (antall år). Vi har gjort 1000 montecarlo-simuleringer over 50 år.

Bestandsstørrelsen ved starten av simuleringene ble satt til 20 tisper, fordelt på 10 åringer og 10 voksne tisper, mens antall tilgjengelige ynglehi (territorier) ble satt til 20. Vi har kontrollert konsekvensene av disse størrelsene med å simulere et sett modeller (ingen variabilitet, perfekte sykler og den observerte syklisiteten i Finland) med tidshorisonter på 10, 20, 40, 60 og 100 år, og med antall tilgjengelige territorier (nmax) på 10, 20, 30 og 50. Bestandsstørrelsen ved starten av simuleringene på 10, 40, 60 og 100 individer, og med 100%, 75%, og 25% og 0% voksne rever (**tabell 2.9.6**).

2.9.2.4 Elastisitetsanalyse og resultatenes robusthet

Vi brukte elastisitetsanalyse til å studere hvordan endringer i de demografiske parametrene og bestandens sammensetning ved starten av simuleringene påvirket utdøingsrisikoen (konferer Caswell 1989; McCharty et al. 1995).

Vi beregnet statiske elastisiteter (den relative sensitiviteten som vekstraten har til voksen overlevelse og reproduksjonsvariablene; De Kroon et al. 1986, Caswell 1989) og gjennomsnittlig generasjonslengde (Lebreton 1980) i en modell der vi har brukt gjennomsnittsverdier for de demografiske variablene uten at det var knyttet demografisk eller temporær variabilitet til disse. Deretter beregnet vi elastisiteten for utdøingsraten til de demografiske variablene, variasjonen i tidsseriene og den simulerte bestandens sammensetning ved oppstart av simuleringen. Denne analysen ble gjort ved å tilpasse resultatene til logistiske regresjonmodeller. Vi har brukt den standardiserte regresjonskoeffesienten som mål på utdøingsrisikoens sensitivitet for variablene (McCarthy et al. 1995), med voksen overlevelse (0,5- 1),

Tabell 2.9.4 Overgangssansynligheter mellom to tidstrinn estimert fra de observerte tidsseriene fra Finland, Børgefjell og Hardangervidda (B = år med lite reproduksjon, I = intermediære år og G = år med høy reproduksjon). - Transition probabilities with two time-steps estimated from the observed time series in Finland, Børgefjell and Hardangervidda-B=bad year, I=intermediate year, G=good year.

Rekkefølge	Finland	Børgefjell	Hardangervidda
B.B.B	0.67	0	0
B.B.I	0.11	0	0.5
B.B.G	0.22	1	0.5
B.I.B	0	0	0.25
B.I.I	0.5	0	0.25
B.I.G	0.5	1	0.5
B.G.B	1	0	0
B.G.I	0	0.67	1
B.G.G	0	0.33	0
I.B.B	0.5	0.67	0.33
I.B.I	0	0.33	0.67
I.B.G	0.5	0	0
I.I.B	0.33	0.5	0.33
I.I.I	0.5	0	0.33
I.I.G	0.17	0.5	0.34
I.G.B	0.5	0	0.33
I.G.I	0	1	0.67
I.G.G	0.5	0	0
G.B.B	0.67	1	0
G.B.I	0.33	0	1
G.B.G	0	0	0
G.I.B	0	1	0.67
G.I.I	1	0	0.33
G.I.G	0	0	0
G.G.B	0	0	0
G.G.I	1	1	1
G.G.G	0	0	0

overlevelse hos ungdyr (0,6 og 0,7), modell type (konstant, tilfeldig, perfekte sykler og observerte sykler) og populasjon (dataserie fra Børgefjell, Hardangervidda og Finland): Kovariansanalyse ble benyttet for å studere effektene på utdøingsansynligheten med overlevelsesratene som kontinuerlige variabler, mens type modell og populasjon var kategoriserte med henholdsvis 3 og 4 modaliteter. Analysene tillot interaksjoner mellom type modell og populasjon. På grunn av at forskjeller i gjennomsnittsverdiene for f og m, har vi gjentatt analysen og erstattet kategoriserte variablene «populasjon» med en kontinuerlig variabel som representerte kullstørrelse (1,99-2,6).

I andre del av analysene undersøkte vi hvor robuste resultatene var i forhold til de verdiene vi brukte ved starten av simuleringen, ved å beregne utdøingsrisikoens elastisitet for bestandsstørrelsen, andel voksne rever, lengde på simuleringene og antall tilgjengelige hi.

Tabell 2.9.5 Notasjon og beskrivelse av modellenes parametre. - Notation used and meaning of the parameter.

Parameter	Betydning
n	Totalt antall hunner i populasjonen
n0	Antall tisper etter fødsel
n1	Antall tisper som er ett år gamle om våren
n2	Antall voksne tisper om våren
s0	Overlevelse hos valper fra fødsel til ett års alder
s1	Overlevelse hos ettåringer fram til 2 års alder
s2	Årlig overlevelse hos voksne
f	Sannsynligheten for at en tise (med ynglehi) har valper
m	Kullstørrelse
nmax	Maksimalt antall tilgjengelige ynglehi i bestanden

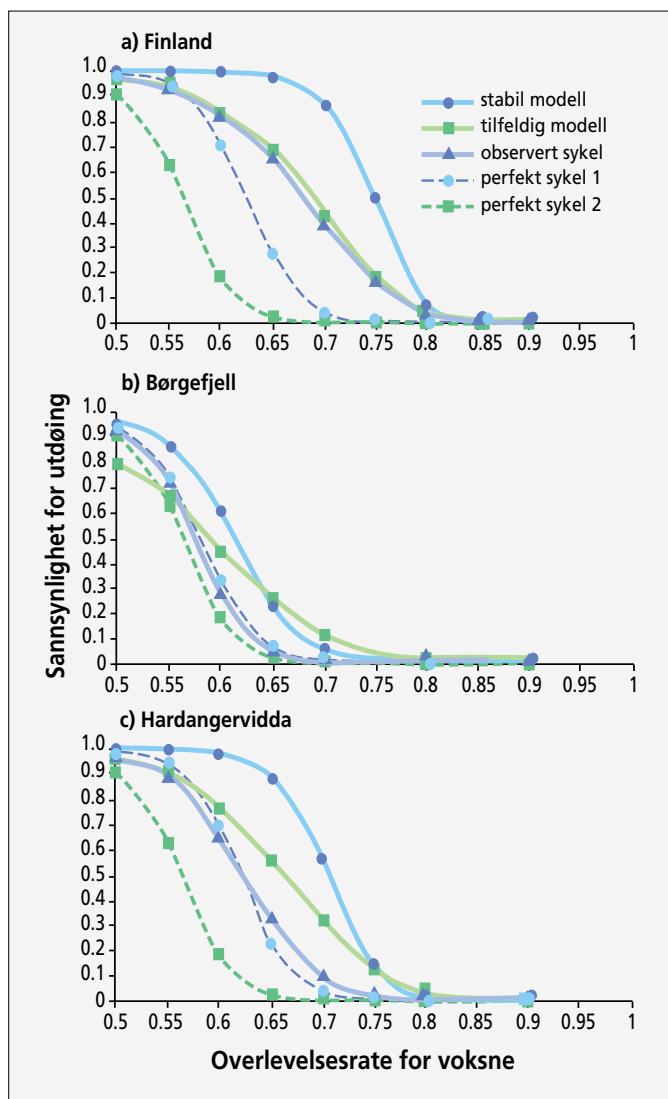
2.9.3 Resultater

2.9.3.1 Temporær variabilitet, reproduksjon og utdøing

Tidsseriene fra Børgefjell, Finland og Hardangervidda (**figur 2.9.2**) ble brukt til å beregne sannsynligheten for at G, I og D år er avhengig av hvilket år bestanden hadde ett og to år tidligere (**tabell 2.9.4**). Fra simuleringene av disse tidsseriene (over 4000 år) og frekvensen av G, I og D år fra disse, var like (χ^2 -test) de observerte frekvensene av G, I og D år i alle områdene. Videre var antall tidstrinn mellom to gode år (**tabell 2.9.3**) i de simulerte tidsseriene like de observerte seriene.

Utdøingsansynligheten er en avtagende og sigmoid funksjon av den voksne overlevelsen (**figur 2.9.3**). Med unntak av i den tilfeldige modellen for Børgefjell, vil en økning i voksen overlevelse med 10-20 % redusere utdøingsrisikoen ved 50 år fra 90 til 10%. Dette betyr at utdøingsansynligheten er følsom for endringer i voksen overlevelse, og at selv små endringer i voksen overlevelse vil ha konsekvenser for bestandens utdøingsrisiko.

For å kunne sammenligne estimert utdøingsrisiko med observert variabilitet, har vi beregnet overlevelsen som korresponderer med en utdøingsansynlighet på 50% og 10% i alle modellene. Vi beregnet deretter forskjellene mellom en overlevelse på 50% og 10%. Positive forskjeller indikerer overestimert utdøingsrisiko, mens negative forskjeller indikerer at den er underestimert (**figur 2.9.4**). Analysen viser at hvis vi ikke tar hensyn til temporær variasjon i f og m (stabil modell) får vi overestimert av utdøingsansynligheten. Å overse temporær autokorrelasjon (tilfeldig modell) gir samme resultat, med unntak av modellen som representerer Finland. Simulering av perfekt fireårssyklus gir underestimert av utdøingsrisikoen, dette er minst uttrykt i Børgefjell. Sammenligningen av modellene blir forskjellig hvis voksen overlevelse er 50 og 10%. Dette skyldes at forholdet mellom utdøingsrisiko og overlevelse (S_2) er forskjellig i de tre bestandene. Variabiliteten i Børgefjell og Hardangervidda ligger nærmere et syklisk forløp enn i Finland der modellene for tilfeldig bestandsforløp og observerte data ga lignende estimater av utdøingsrisiko.



Figur 2.9.3

Sannsynligheten for utdøing etter 50 år som en funksjon av voksen overlevelse når variabiliteten i reproduksjon er modellert på fem forskjellige måter (ingen variabilitet, tilfeldig variasjon, perfekte sykler med modifiserte verdier for f og m i intermediære år). - Extinction probability with a 50 years time horizon as a function of adult survival rate when the variability of reproductive performances is modeled in 5 different ways (no variability, random variability, perfect cycles with unmodified values of f and m , perfect cycles with modified values of f and m during the intermediate years, observed cycle).

2.9.3.2 Sensitivitetsanalyse av demografiske variabler og bestandsstruktur

Sensitivitetsanalysene viste at den statiske elastisiteten til vekstraten er større overfor voksen overlevelse enn overfor kullstørrelse (tabell 2.9.7). Desto større voksen overlevelse, desto større er vekstratens sensitivitet overfor denne. Elastisiteten er imidlertid forskjellig områdene og modellene imellom. Utdøings-sannsynligheten påvirkes både av hvordan variabiliteten i reproduksjon er modellert (interaksjon mellom voksen overlevelse og type modell), og i hvilken grad variabiliteten i disse parametrene følger et syklisk mønster (interaksjon mellom område og overle-

velsesrate og overlevelseshrate og mellom type modell og område). Elastisiteten til utdøingsraten og bestandsstrukturen (antall rever og alderssammensetning) var liten sammenlignet med elastisiteten til voksen overlevelse (figur 2.9.5).

2.9.4 Diskusjon

2.9.4.1 Miljøvariasjon, livshistorier og utdøingsrisiko

Temporær variasjon i bestandsstørrelse og reproduksjon hos fjellrev er et produkt av miljøvariasjon (hovedsakelig smågnager-svingninger) og fjellrevens evne til å svare på variabiliteten. Konsekvensen av slik variabilitet er redusert langsiktige vekstrate og økt utdøingsrisikoen i populasjonen (Tuljapurkar 1982; 1990). Autokorrelasjoner og ukorrelert variasjon knyttet til reproduksjon har motsatt effekt ved at utdøingssannsynligheten reduseres. Betydningen av dette kan knyttes til likheten mellom perioden i det sykliske miljøet og fjellrevens generasjonstid, som sammen skaper en spesiell situasjon hvor den temporære variabiliteten ikke reduserer den langsiktige vekstraten (Tuljapurkar 1990). Uoverenstemmelsen mellom varigheten mellom to gode år (G) i Finland og Hardangervidda kan forklares med at dette ikke representerer tidsrommet mellom to topper i smågnagersyklus, men det faktum at begge bestandene ved flere anledninger ikke har vist en numerisk respons på økninger i smågnagertilgangen (to år i Finland og tre år på Hardangervidda) de siste 25 årene (Kap 2.6). Dette forklarer de høyere utdøingssannsynlighetene i disse bestandene.

Fjellreven reproducerer i de få årene mattilgangen tillater det. Både den korte perioden mellom toppene i bestandssyklus og fleksibiliteten i fjellrevens livshistorie er stor sammenlignet med andre rovdyr (Bekoff et al. 1981; Moelhman 1989), selvom mange andre rovdyrbestander har sterke temporære variasjoner eller sykler. Variabiliteten i populasjonsfluktasjoner er et resultat både av variabilitet i demografiske variabler og demografisk stokastisitet. Utdøingsrisikoen var mest sensitiv for voksen overlevelse og i mindre grad kullstørrelse og valpenes overlevelse. En bør imidlertid merke seg at vi i mangel på feltdata har neglisjert muligheten for at overlevelsen varierer gjennom syklus. I simuleringene er variasjonen i bestandsstørrelse bare skapt av variasjonen i andelen reproduserende tisper, kullstørrelse og demografisk variasjon.

2.9.4.2 Forvaltningsbetydning

Våre data fra Snøhetta viser årlig voksenoverlevelse på ca 70%, mens data fra Sverige har antydning at overlevelsen ikke var større enn 60% pr år (Tannerfeldt & Angerbjörn 1996). På tross av at begge datasettene er basert på få dyr og forbundet med betydelig usikkerhet, viser dette at utdøingsrisikoen er av en størrelsesorden som er sensitiv for endringer i de voksne dyras overlevelse.

Dette er et viktig resultat både med tanke på å kunne evaluere mulige mekanismer som har ført til at fjellreven etter mer enn 65 år med fredning ikke har økt i antall, og for å kunne foreslå andre forvaltningstiltak i tillegg til fredning. På den ene side er spørsmålet i hvilken grad endringer i fjellfaunaen har ført til en reduksjon i de voksne fjellrevens overlevelse, og på den annen side om det finnes forvaltningstiltak kan øke overlevelsen. Om vinteren vil fjellreven kunne dra nytte av kadavre som er etterlatt av andre rovdyr eller fra dyr som dør av andre årsaker. I Sør-

Norge er det hovedsakelig to faktorer som kan ha bidratt til at tilgangen på kadavre har blitt mindre. (1) Store rovdyr som ulv og jerv er nesten blitt utryddet i løpet av første del av dette århundret. (2) En effektiv forvaltning av villreinstammene har gjort at våre villreinstammer overveiende er i god kondisjon med lite vinterdødelighet. Dette kan muligens forhindre fjellreven fra å øke i antall.

Et umiddelbart forvaltningstiltak derfor være å øke overlevelsen hos voksen fjellrev ved mating om vinteren. Eksperimenter for å teste effekten av vintermating har gitt motstridende resultater. På den ene siden har overlevelsen økt og en større andel av fjellrevhiene blitt bebodd. Kullstørrelsen ved avvenning endret seg imidlertid ikke (Angerbjörn et al. 1991). På den annen side har erfaringer fra Finland vist at tilførsel av ekstra mat har gitt rødrev større innpass og fortrenge fjellrev fra enkelte hi. Rødreven er også smittebærer av reveskabb som i minst et tilfelle har blitt overført til fjellrev i Børgefjell. Selvom økt voksenoverlevelse umiddelbart kan gi inntrykk av å være det mest effektive for å styrke bestanden, er det viktig å merke seg at svært små og

negative endringer i voksen overlevelse, for eksempel gjennom økt konkurranse med rødrev og smitte med skabb, kan ha en dramatisk negativ effekt i små fjellrevbestander. Dersom fjellrevforvaltningen skal være effektiv og etisk forsvarlig, må tiltaket ha positiv effekt også etter at tiltaket er gjennomført. Dersom utviklingen i fjellrevbestanden skyldes omfattende endringer i forholdet mellom fjellreven og andre rovdyr vil ikke kortvarige tiltak kunne forventes å endre disse. Det er derfor viktig at eventuelle tiltak eller endring vurderes nøye, både med hensyn til effektivitet og muligheter for utilsiktede og negative effekter.

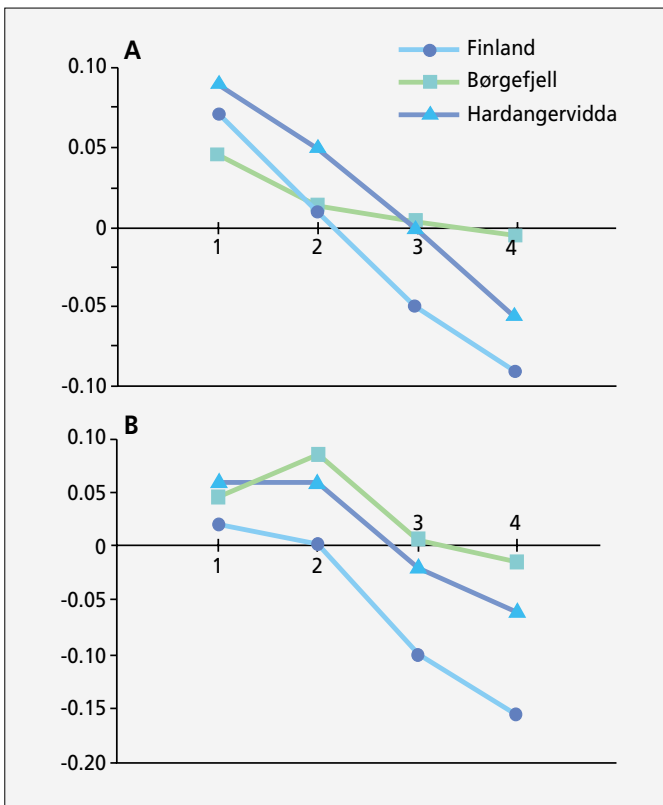
Selv om voksen overlevelse var den mest følsomme variabelen i våre analyser, kan andre, mindre sensitive parameter som forvaltere kan påvirke enten ved mindre kostnad eller mindre risiko, også være interessante. En forståelse av årsakene til at fjellreven ikke har økt i enkelte år med mye smågnagere kan være en slik innfallsvinkel. En nærliggende hypotese er at bestander under en viss størrelse, og som følge av de økte effektene av demografisk stokastisitet, vil ha problemer med å beholde intakte familieggrupper, hvilket bidrar til å skape en Allee-effekt i populasjonen

Tabell 2.9.6 Verdier for valpenes og de voksne revenes overlevelse som ble brukt i de ulike modellene, modellene er beskrevet i metodekapitlet. - Values of juvenile survival rates and adult survival rates used to estimate the extinction probabilities under the four types of models (see text for the meaning of models).

Populasjon	Overlevelse hos valper (s_0)	Voksen overlevelse (s_2)	Modell
Finland	0.6	0.5 til 0.9, med 0.05	1, 2, 3, 4
($m=1.987$, $f=0.268$)	0.5, 0.7	0.5 til 0.8, med 0.1	1, 2, 3, 4
Børgefjell	0.6	0.5 til 0.9, med 0.05	1, 2, 3, 4
($m=2.555$, $f=0.3404$)	0.5, 0.7	0.5 til 0.8, med 0.1	1, 2, 3, 4
Hardangervidda	0.6	0.5 til 0.9, med 0.05	1, 2, 3, 4
($m=2.266$, $f=0.288$)	0.5, 0.7	0.5 til 0.8, med 0.1	1, 2, 3, 4

Tabell 2.9.7 Statisk elastisitet for vekstraten i forhold til valpenes overlevelse (s_0), og voksen overlevelse (s_2) og generasjonslengde i Finland, Børgefjell og på Hardangervidda, for en voksen overlevelse på 0.6 og 0.7. Raten av elastisitet til de voksne og valpenes overlevelse er gitt som en indeks i forhold til den relative elastisiteten som vekstraten har til voksen overlevelse. Varigheten mellom to G år i de respektive populasjonene er også vist. - Static elasticities of the multiplication rate to juvenile (s_0) and adult survival (s_2) and generation time in the populations of Finland, Børgefjell and Hardangervidda, assuming either an adult survival rate of 0.6 or of 0.7. The ratio of the elasticity to adult vs juvenile survival rate is given as an index of the relative elasticity of the annual multiplication rate to adult survival rate. The observed duration between two successful reproduction (G-G duration) is recalled.

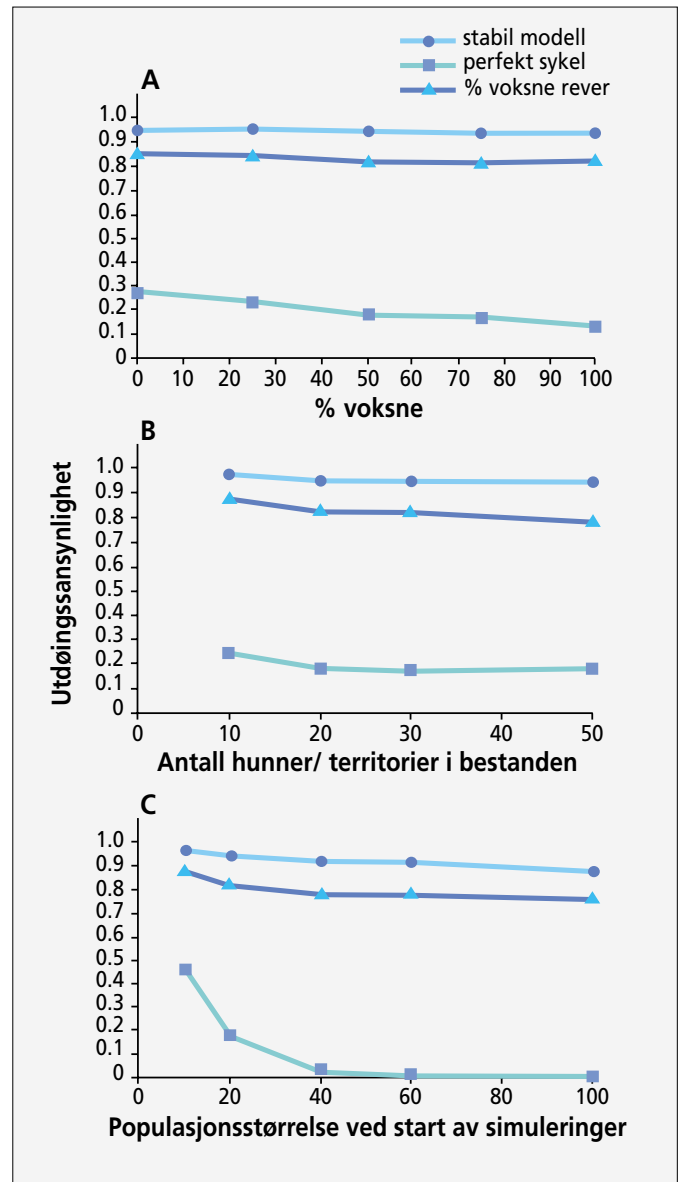
G-G varighet		Finland	Børgefjell	Hardangervidda
		4.8±2.4	3.5±0.8	5.3±1.7
$s_2=0.6$	T	4.4	3.6	4.0
	$e(s_0)$	0.54	0.45	0.50
	$e(s_2)$	0.23	0.27	0.25
	$e(s_2)/e(s_0)$	2.4	1.7	2
$s_2=0.7$	T	5.0	4.1	4.6
	$e(s_0)$	0.60	0.51	0.56
	$e(s_2)$	0.20	0.25	0.22
	$e(s_2)/e(s_0)$	3	2.1	2.5



Figur 2.9.4
 Forskjeller i overlevelsesrater som samsvarer til en risiko for utdøing på henholdsvis 0.5 (A) og 0.1 (B) mellom modeller med den observerte variabiliteten i reproduksjonsparametrene og i fire andre modeller (1 observert variabilitet i forhold til stabil modell, 2 observert variabilitet i forhold til tilfeldig variabilitet 3 observert variabilitet i forhold til perfekte sykler med modifiserte verdier for henholdsvis f og m , og 4 observert variabilitet i forhold til perfekte sykler uten at verdiene for f og m er justert). En positiv forskjell i overlevelsesraten indikerer at de studerte modellene fører til en overestimering av risikoen for utdøing i forhold til modellen som innehar observert variabilitet, mens negative verdier indikerer underestimering av utdøingssjansen. - Difference in the survival rates corresponding to a 0.5 (A) or a 0.1 (B) extinction probability between the model with the observed variability in reproductive performances and the 4 other types of models (1=observed vs stable, 2=observed vs random, 3=observed vs perfect cycles with modified m and f values, 4= observed vs perfect cycle without modified m and f values). A positive difference indicate that the model considered lead to an overestimation of the extinction probability compared to the observed model, whereas negative values indicate an underestimation.

(forholdsvis lav rekrutteringsrate når bestandstettheten er lav). Økning eller opprettholdelse av den voksne bestanden i form av immigranter var trolig en naturlig prosess før bestandsnedgangen og fragmenteringen av fjellrevbestanden.

Fjellrevvalpene utvandrer fra oppvekstområdet i løpet av den første levetiden (Tannerfeldt & Angerbjörn 1996; **Kap 2.3**). På grunn av at fjellrevbestandene gjennomgår sterke periodiske fluktuasjoner, vil utvandring fra et område skje i år etter at det har vært vellykkede reproduksjoner. Fordi bestandsvariasjonene ikke er perfekt korrelert over geografiske avstander (kapittel 2.6),



Figur 2.9.5
 Utdøingsansynligheter som en funksjon av (A) alderstrukturen ved simuleringenes start (andel voksne tisper), (B) maksimalt antall tilgjengelige territorier (n_{max}) og (C) populasjonsstørrelsen i inngangspopulasjonen. - Extinction probabilities as a function of (A) the initial age structure (proportion of adults), (B) the maximum number of dens available (n_{max}), and (C) the initial population size.

vil innvandring til enkelte delbestander kunne skje når bestandstettheten er lav. Denne formen for asynkronitet mellom reproduksjon og bestandstetthet i inn- og utvandringmønster (ukorrelerte miljøer) bidrar til å skjerme totalbestanden mot utdøing på tross av at de lokale bestandsenhetene er ved en konstant høy risiko for utdøing (Gilpin 1991). Økning av bestandsstørrelsen ett år før økning i lemenbestanden kan derfor bidra både til å øke bestandsstørrelsen og mulighetene for at bestandstettheten øker i smågnagerår. Det bidrar også til at bestanden har flere okkuperte territorier og dermed er bedre rustet til å fange opp lokale variasjoner (og økninger) i byttedyrtilgang.

2.10

Finnes det en fellesnevner for bevaring av villrein, jerv og fjellrev?

O. Strand, A., Landa og T. Skogland

Høgfjellsøkologi-prosjektet skulle skaffe kunnskap om grunnleggende økologi hos villrein, jerv og fjellrev. Prosjektet startet i 1990 og feltarbeidet ble avsluttet høsten 1995. Vi gir her en kort oppsummering av de viktigste resultatene og diskuterer betydningen av disse for forvaltning av villrein, jerv og fjellrev.

2.10.1 Innledning

Tap av naturlig habitat og fragmentering av tidligere sammenhengende bestander blir ansett for å være de viktigste truslene mot bevaring av arter og biologiske mangfold (Caughley 1994). Problemene knyttet til bestandsfragmentering har i hovedsak vært knyttet til egenskaper hos små bestander, og i mindre grad



Foto: Olav Strand

til effekter av habitattap eller fragmentering i bestander med høy vekstrate og evne til å påvirke sitt eget næringsgrunnlag (f. eks. hjortevilt: Sinclare 1997).

De fleste studiene av sårbare arter bygger ofte på et spinkelt datagrunnlag fordi bestandene er fåtallige og materialinnsamlingen krevende. Ofte blir de gjennomført fordi en art har blitt så fåtallig at den står i fare for å dø ut, og man trenger forvaltningsmessig "førstehjelp" raskt (Caughley & Gunn 1996). Det er mangel på økologiske studier som setter sårbare arter inn i et økologisk perspektiv, og som har studert avhengighetsforhold mellom arter og i hvilken grad egenskaper ved artene kan predisponere for sårbarhet (May 1991; Pimm 1991; Caughley 1994; Caughley & Gunn 1994). For å oppnå en mer helhetlig tenkning i forvaltning og bruk av fjellområdene er det derfor viktig å bedre forståelsen for artenes behov i forhold til sine leveområder.

Biologisk diversitet kan forklares ved samspillet mellom vekst, reproduksjon og dødelighet og de begrensningene som mattilgang og ytre påvirkninger som klima og menneskelige aktiviteter setter for de demografiske ratene (Urban et al 1992). Det er nødvendig å forstå både det mangfoldet av tilpasninger som ulike arter og bestander har utviklet i forhold til sitt leveområde, og de begrensningene miljøet setter for diversiteten, inkludert de endringer menneskets bruk av naturen påfører miljøet (Pimm 1991).

I Høgfjellsøkologiprojektet studerte vi villrein, jerv og fjellrev. Disse artene tilhører to trofiske nivåer tilpasset sitt naturgrunnlag på ulike måter. De har status som sårbare; villrein på grunn av sin tilpasning til et seint voksende beitegrunnlag, jerv og fjellrev på grunn av tidligere overbeskatning. Villreinen var også i en periode under sterk overbeskatning og har vært fredet i to perioder i dette århundret. Jerv og fjellrev er i dag fredet og regnet for å være sårbare eller direkte truet av utrydding i Skandinavia. Jerven ble fredet i 1973 i Sør-Norge og totalfredning ble innført i hele landet i 1982. Jerven har kommet tilbake til enkelte fjellområder i Sør-Norge, men er fortsatt sterkt utsatt idet den dreper bufe. Fjellreven er fortsatt fåtallig og har forsvunnet fra mange fjellområder på tross av at den ble fredet allerede i 1930.

2.10.2 Bakgrunn og målsetning

Summen av tekniske inngrep, trafikkårer, endrede bruksmønstre og økt ferdsel har bidratt til at fjellet har gjennomgått store forandringer i løpet av det siste århundret. I løpet av samme tidsrom har de store rovdyra som ulv, jerv, bjørn og gaupe blitt utryddet fra Sør Norge. I perioden mellom 1976 og 1979, kom jerven tilbake til Snøhettaområdet. Snøhetta er i dag det eneste området i Vest-Europa der villrein, jerv og fjellrev lever sammen.

Målsetningen med Høgfjellsøkologi-prosjektet var å studere de tre artene i samme området, for på den måten å lære mer om artenes økologi, hvordan de påvirker hverandre, og hvilke krav som må settes til framtidig forvaltning.

På grunn av den sterke menneskelige påvirkningen av Snøhetta-området og fordi jerv og fjellrev er fåtallige og vanskelige å studere har vi brukt forskjellig og til dels svært ulik metodikk i gjennomføringen av arbeidet. Forut for Høgfjellsøkologi-prosjektet ble villreins tilpasning til naturgrunnlaget studert. Vår forståelse av villreins økologi bygger derfor på resultater fra studier gjennomført forut dette prosjektet.

2.10.3 Resultater og diskusjon

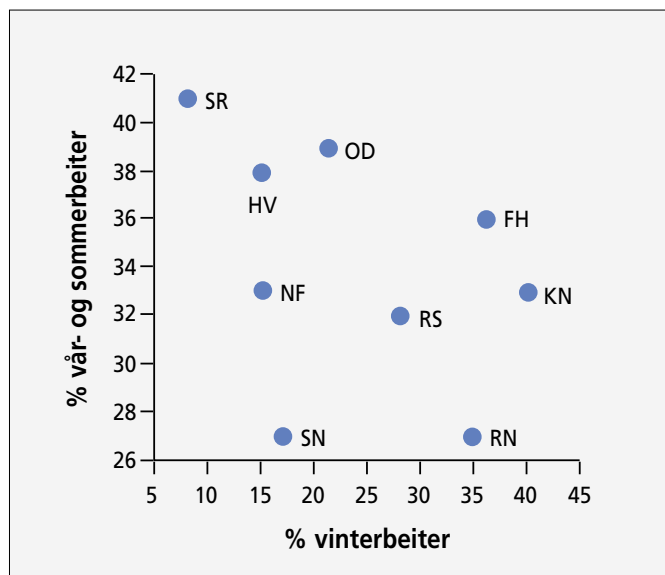
De studerte artene lever over tregrensa i fjellområdene som fremstår som 'økologiske øyer' omgitt av skog, daler og bebodde områder. Til sammen bidrar topografien og menneskelig aktivitet til barrierer som bryter kontinuiteten i artenes utbredelse. For eksempel skiller de sør-norske villreinbestandene seg vesentlig fra arktisk villrein.

Villrein i Sør-Norge har nomadisk livsførsel mens stammene i Arktis er migratoriske (Skogland 1989). På Hardangervidda har imidlertid villrein småskala-vandringer mellom sesongbeiter. Dette skyldes topografi og klima som gjør at vinterbeitene blir i de østlige delene av Hardangervidda, mens vestområdene blir sommerbeiter. Dovrefjell har en lignende fordeling av beitearealene. Snøhettaområdet har, med unntak av områder som ligger innenfor skytefeltet på Hjerkin og Soløyfjellet, svært lite vinterbeitearealer, mens Rondane har betydelige vinterbeiter og tilsvarende lite sommerbeitearealer. På grunn av veiene over Dovrefjell har er det svært liten eller ingen utveksling av rein mellom forskjellige deler av området som Snøhetta, Knutshø og Rondane. Beitetilbudet for rein varierer betydelig mellom områder av Dovrefjell (**figur 2.10.1**). Endringen i beitesammensetningen som denne oppstykkningen av området har medført er tydelig. Figur 10.1 viser også fordelingen av vinter og sommerbeiter i de øvrige villreinområdene, og illustrerer deler av den miljøgradienten som villrein lever under i Norge.

Skogland (1985, 1989, 1990) viste hvordan tetthet av rein på vinterbeite påvirker dyras kondisjon og reproduksjon. Økt bestandstetthet medførte redusert kondisjon og økt dødelighet hos nyfødte kalver på grunn av økt konkurranse om mat og økt tannslitasje hos simlene.

Endringer i en bestands livsbetingelser vil kunne gi endringer i livshistorie og bestandsdynamikk. Fragmentering av et større område vil kunne føre til endret fordeling av matressursene og muligheter for beskyttelse i de gjenværende delene. For villreins, som tradisjonelt har utnyttet sommer og vinter beite i forskjellige deler av fjellet, har barrierene over Dovrefjell skapt nye bestander i områder med meget skjev fordeling av vinter og sommer føde. Konsekvensene av slike endringer på reinens bestandsdynamikk er fortsatt bare delvis kjent.

Med habitatfragmenteringen og skjevheten mellom sommer og vinterbeiter endrer områdets bæreevne med effekter for dyna-



Figur 2.10.1

Prosentvis fordeling av vår og sommerbeiter i ulike villreinområder (SR = Setesdal-Ryfylkeheiene, HV = Hardangervidda, NF = Nordfjella, RS = Rondane sør, SN = Snøhetta, OD = Ottadalen Nord, FH = Forelhogna, RN = Rondane nord og KN = Knutshø, Skravert område tilsvarer Dovrefjell (RN+RS+KN+SN) som helhet. (Grunnlagsdata til figuren er hentet fra Jordhøy et al. 1996). - Percentage distribution of spring – Summer and winter pastures in different wild reindeer areas (SR = Setesdal-Ryfylkeheiene, HV = Hardangervidda, NF = Nordfjella, RS = Rondane sør, SN = Snøhetta, OD = Ottadalen Nord, FH = Forelhogna, RN = Rondane nord og KN = Knutshø). Shaded area corresponds to Dovrefjell in total (RN+RS+KN+SN). (Data obtained from Jordhøy et al. 1996).

mikk og regulering av reinens bestandsstørrelse. Økt sannsynlighet for overbeiting reduserer områdets framtidige bæreevne. Villrein, som lever i et svært årstidsvarierte miljø med seintvoksende lav som den eneste betydelig matkilde om vinteren, vil ved overbeiting redusere sitt næringsgrunnlag betraktelig, med muligheter for ytterligere overbeiting som følge (May 1981; Skogland 1990; McCulloch 1997).

Forvaltningen av villrein har som mål å opprettholde en ballanse mellom antall rein og vinterbeiteressursene. For å nå dette ønsker man å hindre ytterligere inngrep og nedbygging av villreinområdene. Fragmenteringen av Dovrefjell som villreinhabitat understreker dette behovet, forutsatt at stammene skal holdes på dagens nivå uten svekkelse av dyrenes vitalitet og reproduksjonsevne.

Jerv krever store leveområder. Vi har funnet at det er plass til mellom 36-50 jerv innen det foreslåtte kjerneområdet i Sør-Norge. Jervens store arealkrav har sammenheng med tilgangen på åtsler. Den er en relativt lite effektiv predator på villrein, men den kan ta enkelte gamle dyr (simler). Ved siden av smågnagere er tilgang til reinkadavre og gamle dyr den viktigste matkilden for jerven. Vi har ikke kunnet dokumentere at jerv utnytter tilgang på sau til reproduksjon. Den kan imidlertid drepe store mengder sau i enkelte år. Antall sau på beite i registrerte beite-

bruk ble mer enn femdoblet i perioden mellom 1979 og 1994. Skadeomfanget forårsaket av jerv økte proporsjonalt med dette. Sauetapene varierte mellom sauerasene. Tapet av dalasau var større enn tapet av spælsau og pelssau. Felling av jerv førte til at tapsprosenten for lam, som er den mest utsatte gruppen, gikk ned samme året som fellingene var utført. Felling av jerv hadde liten eller ingen effekt på tapet av sau året etter.

På grunn av store leveområder og det lille antall jerv som det er plass til innenfor det foreslåtte kjerneområdet, avhenger jervens framtidige eksistens i området av fortsatt beskyttelse, selv om den kan gi skader på bufe. Fordi jervens habitat er stort, spesielt om vinteren, er det fare for at vinterfelling av jerv inntil kjerneområdet kan fjerne jerv med sommertilhold i kjerneområdet.

Jerv bruker mer lavtliggende deler av fjellet enn fjellrev om vinteren, også områder under tregrensa. Jerv har større evne til å vandre mellom de forskjellige fjellområdene enn fjellrev. Fjellrevs terrengbruk samsvarte med data fra hiovervåking. Denne viste at fjellreven i første rekke bruker de mest høgtliggende hiene. Gamle fjellrevhi som brukes av rødvrev, ligger vesentlig lavere.

Genetiske undersøkelser av fjellrev viste isolasjon mellom stammene på Børgefjell og Snøhetta. Videre har norsk fjellrev (fra Hardangervidda, Snøhetta og Børgefjell) mindre genetisk variasjon enn rev fra andre områder i Arktis (Kola halvøya, Svalbard og Taimyr).

Reproduksjon hos fjellrev avhenger av forekomsten av smågnagere. Smågnagere er artens viktigste næringsemne, også om vin-

teren og i år med lite smågnagere. I dårlige smågnagerår er hare, ryper og reinsdyr også viktige næringsdyr. Mangelen på reproduksjon og rekruttering i år med lite smågagere mellom 1990 og 1995 førte til at bestandsstørrelsen ble redusert med 83%, mens antallet voksne rever sank med 53%. I samme periode ble flere av de unge revene residente ved ynglehiet. Dette betyr at både diettsammensetning (funksjonell respons), reproduksjon (numerisk respons) og dyrenes sosiale status påvirkes av variasjon i smågnagertetthet. Endringene i bestandsstørrelse som følge av synkronitet til smågnager-svingningene, gjør fjellrevbestandene syklisk varierende med en periodisitet på 4-5 år. Graden av syklisitet varierer innen og mellom bestander.

Sør-norsk fellrev har naturlig en høy risiko for utdøing. Simuleringsstudier viste at den lokale utdøingsrisikoen var mest følsom for endringer i voksen overlevelse og for innvandring til lokale bestander i bunnfasen av syklus. Det er nær sammenheng mellom fjellrevens bestandsdynamikk, sosiale organisering og det sykliske miljøet som skapes av svingningene i smågnagerbestandene. Det er mulig at fjellrevens høye sårbarhet i disse bestandene som er begrenset til enkelte isolerte fjellområder, skyldes artens livshistorieegenskaper, med en generasjonstid som er nærmest identisk med perioden i smågnagersyklene.

En forutsetning for å bevare bærekraftige bestander av villrein, jerv og fjellrev er at de tillates å ha store leveområder. Med bærekraftighet mener vi at villrein skal kunne opprettholdes på dagens nivå uten reduksjon i dyrenes vitalitet eller reproduksjonsevne (DN 1995), mens jerv og fjellrev skal kunne være på et nivå med moderat risiko for utdøing, hvilket innebærer en økning av dagens bestander.

3

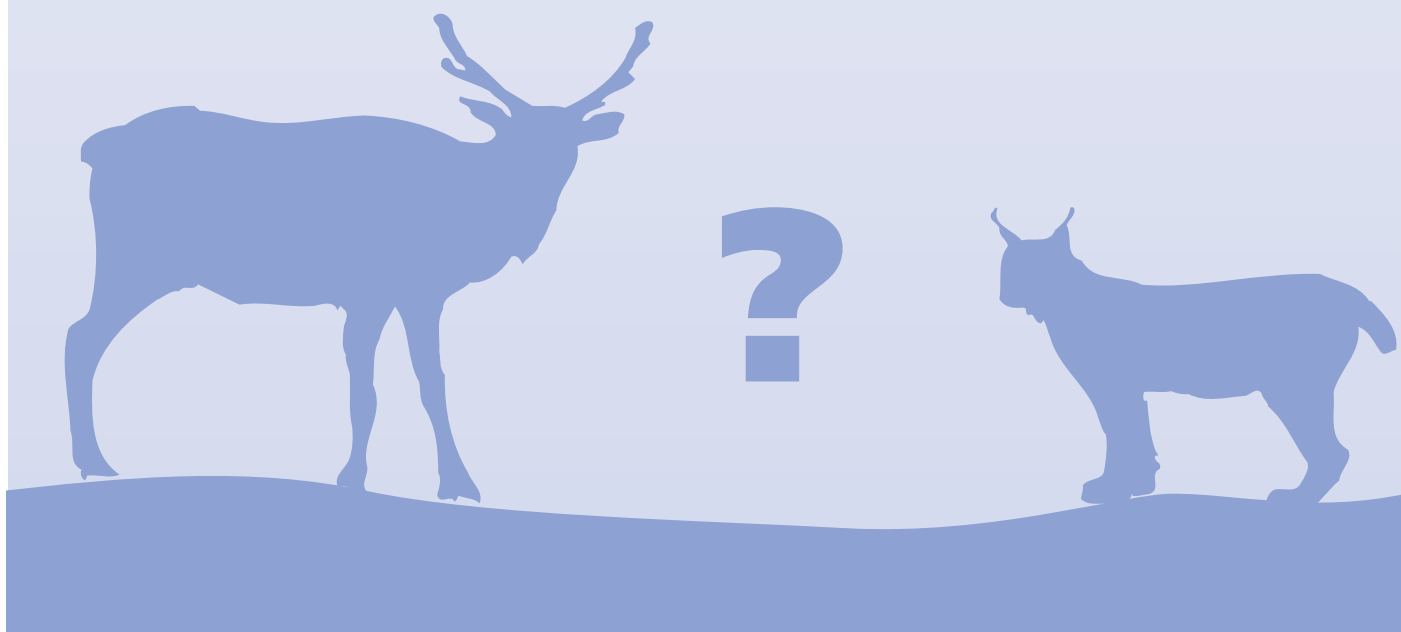
Rovdyrprosjektene i Nord-Trøndelag

Initiativet til "Rovdyrprosjektene i Nord-Trøndelag" kommer fra en arbeidsgruppe sammensatt av representanter for Fylkesmannen i Nord-Trøndelag, Reindriftsadministrasjonen, og næringsorganisasjonene i sau- og reindrift i fylket.

Bakgrunnen for initiativet er den sterke økningen i tap av sau og rein som ble registrert fra slutten av 1980-tallet. Rovdyrstammene i tråd med gjeldende bestemmelser innebærer sikring av overlevelse for rovdyrstammene samtidig som tapet av sau og rein skal holdes lavt. Dette ambisiøse målet for forvaltningen krever best mulig basiskunnskap om de store rovdyrenes biologi og kjennskap til omfang og årsaker til tap av dyr på beite.

Metodeutvikling for fangst av gaupe ble gjennomført av NINA i 1987-88. Rovdyrprosjektene i Nord-Trøndelag ble satt i gang i 1992. Store deler av arbeidet er videreført i NINAs instituttprogram "Høsting av bærekraftige bestander" i perioden 1996-1999.

Resultatene er for lengst tatt i bruk, og har vært viktige bl. a. for erstatningsordningene for tap av sau og tamrein.



3.1

Bjørnens predasjon på sau

V.A. Knarrum, O.J. Sørensen, T. Kvam & T. Eggen

Av 1231 sau sluppet på beite i Lierne, Nord-Trøndelag, var tapet 229 (18,6 %). Bjørn var årsak til 96 % av dødeligheten hos søyene og 42 % hos lammene. Bjørnen tok søyer framfor lam. Bjørnen synes å foretrekke søyer med bjelle framfor søyer uten bjelle. Unge søyer med overvekt av værlam i kullet var også spesielt utsatt for predasjon. Blant lammene tok bjørnen en overvekt av små individer. Disse ble trolig hengende etter når flokken ble angrepet/jaget av bjørn.

3.1.1 Innledning

Bjørnen er et av de største landlevende pattedyrene. Dens næringsbiologi er allsidig og opportunistisk: Den spiser det som er mest tilgjengelig og gir mest mulig energioverskudd (Eagle & Pelton 1983). Kostholdet varierer med årstiden. Vår og sommer spiser den maur, fjorårsbær og kadavere. I tillegg jakter den på større byttedyr som elg, hjort og rein (Haglund 1974; Nieminen & Leppäluoto 1985; Hamer & Herrero 1991; Adams et al.

1995). Sommer og høst er bær den viktigste ressursen, men den tar også maur, veps og humler (Servheen 1983; Mattson et al. 1991; Elgmork & Kaasa 1992; Frackowiak & Gula 1992).

Bjørn vokser raskt hvis de får rikelig med animalsk føde. Størrelsen på fettlagrene når bjørnen går i hi om høsten er vitalt for overlevelse og reproduksjons-suksess (Elowe & Dodge 1989). I motsetning til steder der elg, hjort og rein er den viktigste kjøttkilden, eter norsk bjørn mye sau (Mysterud 1974; Kvam et al. 1993; Wabakken & Maartmann 1994), og sauedrapene synes å øke utover høsten (Sørensen & Kvam 1984; Wabakken & Maartmann 1994). Sau er lett bytte for middels store og store rovdyr, deriblant bjørn (Shelton 1973; Connolly et al. 1976; O'Gara et al. 1977; Mysterud 1980; Wikan 1981).

Sentralt i en studie av en predators byttedyrvalg, er optimal ernæringsteori. Dyr er selektert for å maksimere overlevelse og reproduksjon («fitness»). Dette innebærer blant annet at de er selektert for å maksimere energiinntak pr. tidsenhet (Turner 1982).



Foto: Ole J. Sørensen

Mange faktorer kan innvirke på byttedyrvalg og jakt suksess, for eksempel størrelse og flukthastighet. Store predatorer har større utvalg av byttedyr enn mindre, motsatt store byttedyr har færre fiender enn mindre. Har byttedyret stor flukthastighet er det mindre utsatt for predasjon enn om hastigheten er lavere (Schaller 1972; Edmunds & DPhil 1974). Byttedyrets investering i avkompleie og kjønn vil kunne innvirke på predators valg. Graden av foreldreinvestering har tendens til å øke med mors alder og eventuelt med kullstørrelsen (Trivers 1974; Clutton-Brock et al. 1982; O'Conner et al. 1985; Mortensen 1990) og investering i form av aktivt forsvar kan øke predasjonsrisikoen (Kruuk 1972; Edmunds & DPhil 1974; Berger 1978). Hanndyr er ofte mer utsatt for predasjon enn hunner. Dette kan være fordi de oftere opptrer alene (Estes & Goddard 1967), er mindre oppmerksomme, har kortere fluktlengde (Fitzgibbon 1990) eller mer utsatt for sykdom og utmagring (Taber & Dasmann 1954; Flook 1970; Huggard 1992). Byttedyrets antipredatoratferd påvirker predators valg. Tidlig oppdagelse av predator og god unnslipeevne gir mulighet for å unngå predasjon (Dimond & Lazarus 1974; Krebs & Davies 1984).

Tamsau er et lett bytte for store rovdyr, og ofte er det livskraftige dyr som blir tatt (Klebenow & McAdoo 1976). Mange predatorer foretar overskuddsdreping, og tar byttedyr uten å fortære dem. Her har vi undersøkt tap av sau i et bjørneskadeområde i Holandsfjellet i Lierne kommune, Nord-Trøndelag. Området har mye sau og årvisst forekomst av bjørn. Vi registrerte sauetap og bjørnens seleksjon av byttedyr, for å finne mulige forebyggende tiltak mot bjørneskadene i området (Knarrum 1996; Kvam et al. 1996).

3.1.2 Materiale og metoder

Tre saueiere slapp 516 søyer, 708 lam og 7 voksne værer i Holandsfjellet beiteområde sommeren 1994. Besetningene besto av både dala- og spælsau. Av disse ble et utvalg på 234 søyer, 339 lam og 4 voksne værer merket med mortalitetssendere for å lette og sikre gjenfunn ved dødsfall. Studien bygger i hovedsak på disse radiomerkede sauene.

Før beiteslipp ble alle sauene veid og kontrollert for sykdommer/lyter. Ved funn av døde sauer ble det tatt prøver fra hjerte, lunger, nyrer, milt, tarm og ledd for bakteriologisk undersøkelse. Dyrenes kondisjonen ble anslått. Nærmere informasjon om materiale og metoder er beskrevet i Knarrum (1996).

3.1.3 Resultater

3.1.3.1 Dødelighet og overlevelse

Av søyene overlevde 73,8 %, mens 26,2 % døde eller ble meldt savnet (tabell 3.1.1). Blant lammene overlevde 87,3 %, mens 12,7 % døde eller ble meldt savnet. Av de fire radiomerkede værene ble tre drept, mens en overlevde. En av tre umerkede værer ble meldt savnet på beite, to overlevde.

Bjørnen var den viktigste dødsårsaken (tabell 3.1.2) og blant radiomerkede dyr ble 21,8 % av søyene, 75 % av de voksne værene og 4,1 % av lammene drept av bjørn i løpet av sommeren 1994.

Dødelighet og predasjonsrisiko varierte ikke mellom saueraser verken hos søyer og lam. Dalasau og spælsau er derfor slått sammen i den videre behandlingen. Alle værene var spælsau. Bjørnen drepte en signifikant større andel søyer og voksne værer, enn lam. Materialet av værer var imidlertid lite. Bjørnen åt bryst- og/eller jurfett oftere hos søyer enn lam (tabell 3.1.3).

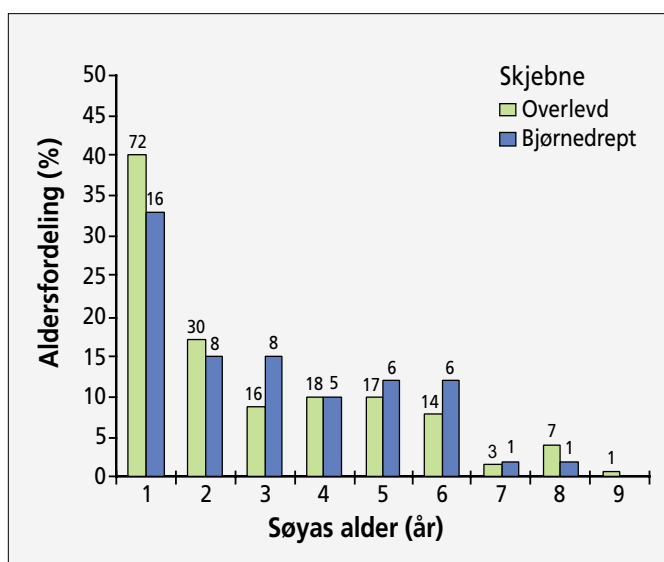
3.1.3.2 Radiomerkede søyer drept av bjørn

Veterinærmedisinsk undersøkelse av indre organer av de bjørnedrepte søyene viste at disse hadde god allmenntilstand.

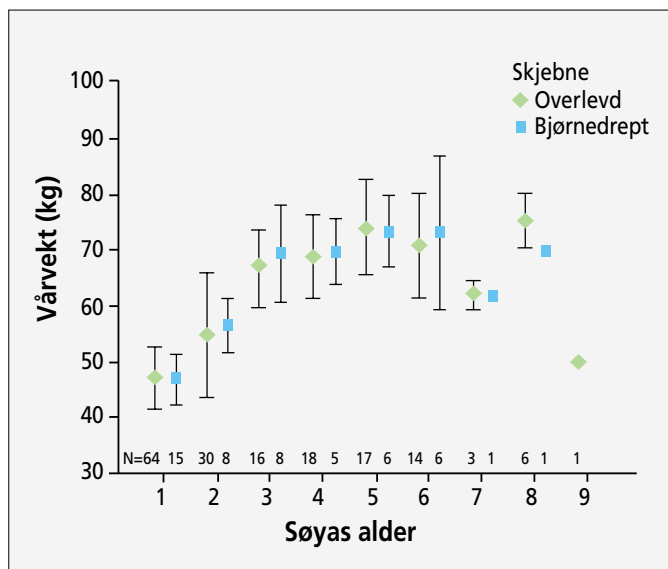
Alder og vârvækt. Søyenes alder påvirker ikke predasjonsrisikoen fra bjørn (figur 3.1.1). Det kunne heller ikke påvises noen sammenheng mellom søyas vârvækt og predasjonsrisiko (figur 3.1.2).

Kullstørrelse og kullets kjønnssammensetning. Av søyer med lam overlevde 161 mens 48 ble drept av bjørn. Til sammenligning overlevde 17 søyer uten lam, mens 3 ble drept av bjørn. Det var ingenting forskjell i predasjonsrisiko for søyer med eller uten lam. Søyas kullstørrelse hadde heller ikke betydning for predasjonsrisiko fra bjørn (figur 3.1.3). Det var heller ingen forskjell innen aldersgruppene (1: 1-3 år, 2: 4-6 år, 3: 7-9 år).

Det var en tendens til at bjørnedrepte søyer med alder 1-3 år, hadde høyere andel værlam i kullene sine enn overlevende søyer (figur 3.1.4). Denne forskjellen var bare signifikant for ettårige søyer. For å kontrollere om søyas overlevelse kunne være påvirket av både kullets størrelse og kjønnssammensetning samtidig,

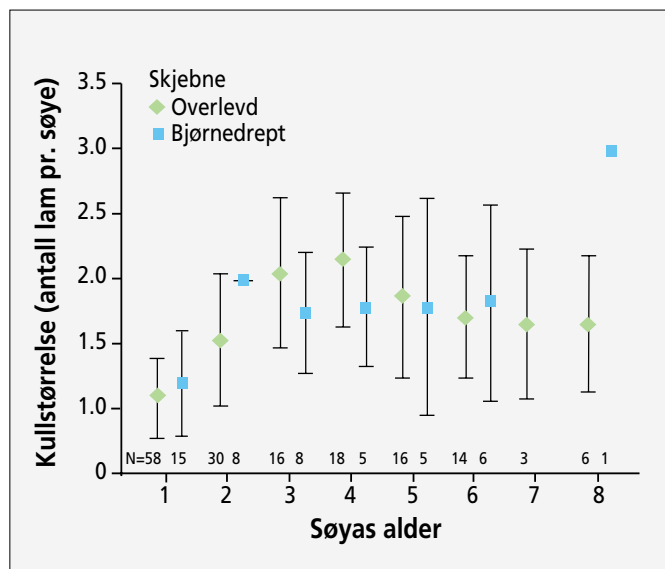


Figur 3.1.1 Aldersfordeling (%) hos bjørnedrepte ($n = 51$) og overlevende radiomerkede søyer ($n = 178$). Verdien over søylene angir utvalgsstørrelsen. - Age distribution (%) in radiocollared ewes killed by brown bear ($n = 51$) and in radiocollared surviving ewes. No. of cases above the columns.



Figur 3.1.2

Gjennomsnittlig vårvekt (kg) hos bjørnedrepte ($n = 51$) og overlevende radiomerkede søyer ($n = 169$). Vertikale linjer viser standardavvik, N angir utvalgsstørrelsen. - Mean weight in spring (kg) in radiocollared bear killed ewes ($n = 51$) and surviving ewes ($n = 169$). Vertical lines indicate SD, N indicates no. of cases.



Figur 3.1.3

Gjennomsnittlig kullstørrelse hos bjørnedrepte ($n = 48$) og overlevende radiomerkede søyer ($n = 161$). Vertikale linjer viser standardavvik, N angir utvalgsstørrelsen. - Mean litter size in radiocollared bear killed ewes ($n = 48$) and surviving ewes ($n = 161$). Vertical lines give standard deviation and N gives no. of cases.

Tabell 3.1.1 Overlevelse hos radiomerkede og umerkede søyer og lam sluppet på beite. - Survival of radiocollared and unmarked ewes and lambs released on mountain pastures.

	Søyer				Lam			
	Umerket		Radiomerket		Umerket		Radiomerket	
	N	%	N	%	N	%	N	%
Overlevd sommeren	201	71.3	180	77.0	316	85.6	302	89.4
Død, kjent årsak	41	14.5	53	22.6	12	3.3	32	9.5
Død, ukjent årsak	0	0	1	0.4	2	0.5	4	1.1
Savnet, ikke gjenfunnet	40	14.2	0	0	39	10.6	0	0
Sluppet på beite	282	100	234	100	369	100	338	100

Tabell 3.1.2 Kjente dødsårsaker hos radiomerkede og umerkede søyer og lam sluppet på beite. - Known death causes in radiocollared and unmarked ewes and lambs released on mountain pastures.

	Søyer				Lam			
	Umerket		Radiomerket		Umerket		Radiomerket	
	N	%	N	%	N	%	N	%
Drept av bjørn	39	95.2	51	96.2	7	58.3	14	42.4
Drept av gaupe	0	0	0	0	0	0	2	6.1
Drept av ukjent rovdyr	0	0	0	0	0	0	1	3.0
Drept av kongeørn	0	0	0	0	0	0	1	3.0
Drept av kråkefugl	0	0	0	0	1	8.3	0	0
Død av sykdom	1	2.4	2	3.8	2	16.7	12	36.4
Død av uhell	1	2.4	0	0	2	16.7	3	9.1
Sum	41	100	53	100	12	100	33	100

* I tillegg ble tre radiomerkede voksne værere drept av bjørn.

ble det benyttet logistisk regresjonsanalyse. Denne viste ingen signifikant sammenheng.

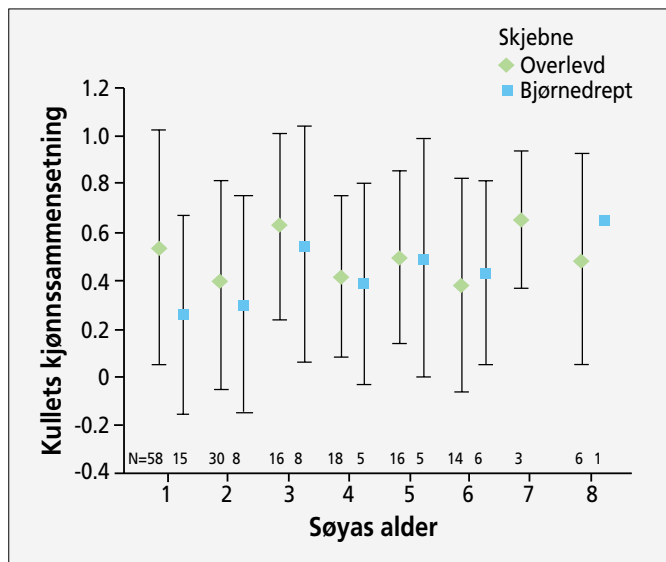
Bruk av sauebjelle og besetning. Effekten av sauebjelle i forhold til risikoen for å bli drept av bjørn ble studert for en besetning. Av de bjørnedrepte søyene hadde 10 bjelle mens 7 var uten. Til sammenligning hadde 9 av de overlevende søyene sauebjelle mens 26 var uten. Det var således positiv sammenheng mellom bruk av bjelle og drapsrisiko. Det ble ikke påvist noen forskjell mellom besetningene når det gjelder andel bjørnedrepte, søyer (**tabell 3.1.4**).

3.1.3.4 Radiomerkede lam drept av bjørn

Veterinærmedisinsk undersøkelse av indre organer av bjørnedrepte lam viste at lammene var i god allmenntilstand:

Lammets kjønn og besetning. I løpet av beitesesongen ble 9 værlam drept av bjørn, mens 161 overlevde. Fem søyelam ble drept, mens 141 overlevde. Forskjellen mellom kjønnene er ikke statistisk signifikant, og materialet er derfor behandlet som en gruppe. Lammene følger i stor grad sine mødre. Det var ingen forskjell i predasjonen på lam mellom eierene (**tabell 3.1.5**).

Betydningen av mors alder, vårvekt og kullstørrelse. Det var ingen signifikant sammenheng mellom mors alder eller vårvekt og lammets risiko for å bli drept av bjørn (**tabell 3.1.6**).



Figur 3.1.4 Gjenomsnittlig kjønnssammensetning (søyelam / kullstørrelse) i kullene hos bjørnedrepte (n = 48) og overlevende radiomerkede søyer (n = 161). Vertikale linjer viser standardavvik, N angir utvalgsstørrelsen. - Mean sex ratio (female lambs / litter size) in radiocollared bear killed ewes (n = 48) and surviving ewes (n = 169). Vertical lines indicate standard deviation. N indicate no. of cases.

Tabell 3.1.3 Bjørnens spisemønster fordelt på drepte søyer, værer og lam. "Ekstrem": Ekstrem næringsseleksjon. Bare bryst- og/eller jurfett spist. "Konsum-usikker": Dyret var påspist, og en var usikker på om ekstrem næringsseleksjon hadde forekommet, i motsetning til "konsum". - Predating bear's consumption pattern on killed ewes, rams and lambs. "Ekstreme": Only fat and udder eaten. "Consume": Normal consumption. "Consume unsure": Small amounts of flesh eaten.

Spiseatferd	Søye		Vær		Lam	
	N	%	N	%	N	%
Ikke spist på	0	0	0	0	1	6.7
Ekstrem	35	68.6	1	33.3	3	20.0
Konsum usikker	8	15.7	0	0	3	20.0
Konsum	8	15.7	2	66.7	8	53.3
Sum	51	100	3	100	15	100

Tabell 3.1.4 Bjørnedrepte og overlevende radiomerkede søyer fordelt mellom besetningene. - Bear killed and surviving radiocollared ewes distributed by owner.

Besetning	Bjørnedrept		Overlevd	
	N	%	N	%
1	17	33.3	44	24.4
2	17	33.3	57	31.7
3	17	33.3	79	43.9
Sum	51	100	180	100

Tabell 3.1.5 Bjørnedrepte og overlevende radiomerkede lam fordelt mellom besetningene. - Bear killed and surviving radiocollared lambs distributed by owner.

Besetning	Bjørnedrept		Overlevd	
	N	%	N	%
1	5	35.7	94	31.1
2	7	50.0	95	31.5
3	2	14.3	113	37.4
Sum	14	100	302	100

Tabell 3.1.6 Gjennomsnittlig (\bar{X}) moralders (år) og morvekt (kg) hos bjørnedrepte og overlevende radiomerkede lam (Morvekt = mors vekt ved vårveiding). N = antall, SD = standardavvik. - Mean (\bar{X}) age and weight of mother in bear killed and surviving radiocollared lambs. N = No. of cases, SD = standard deviation.

	Bjørnedrept			Overlevd		
	N	\bar{X}	SD	N	\bar{X}	SD
Mors alder	14	3.4	2.5	302	3.4	2.0
Mors vekt	14	62.1	13.7	301	62.1	11.9

Gjennomsnittlig kullstørrelse til de 14 spællammene som ble drept av bjørn var 1,8 lam og til de 302 overlevende lammene var gjennomsnittlig kullstørrelse 1,9 lam. Forskjellen var ikke statistisk signifikant.

Lammets fødselsvekt, vårvekt og tilvekst fødsel-vår. Fødselsvektene hos bjørnedrepte og overlevende lam var ikke signifikant forskjellige (**tabell 3.1.7**). Vårvekt og tilvekst fra fødselstid til vårveidato var imidlertid lavere for bjørnedrepte enn overlevende lam.

3.1.4 Diskusjon

3.1.4.1 Omfanget av bjørnepredasjonen

Denne undersøkelsen avdekte et stort sauetap (totalt 18,6 %) i Holandsfjellet beiteområde i 1994, der 26,2 % av søyene, 57,1 % av de voksne værene og 12,7 % av lammene gikk tapt på beite. Sautetapet var enda høyere året før (totalt 19,4 %). Da gikk 27,7 % av søyene og 14,5 % lammene tapt (Strand 1994).

Den viktigste, kjente dødsårsaken blant sauer i dette beiteområdet var predasjon fra bjørn. Blant radiomerket sau sluppet på beite ble 21,8 % av søyene, 75 % av voksne værer og 4,1 % av lammene drept av bjørn. Bjørn drepte en større andel søyer og voksne værer, enn lam. Utvalgsstørrelsen for værer var imidlertid lav. Også tidligere undersøkelser har avdekket at bjørn i stor grad dreper søyer (Mysterud 1974; Kvam et al. 1994; Warren & Mysterud 1995), men ingen har påvist tap av voksne værer, siden det er uvanlig å slippe disse på beite.

Undersøkelser fra andre bjørneområder i Norge har ikke avdekket et slikt tapsomfang. Det mest sammenlignbare er Warren & Mysteruds (1995) resultater fra et område i Østerdalen, som har tilnærmet lik sauetetthet. Undersøkelsen konstaterte at 9,1 % av søyene og 7,2 % lammene gikk tapt på beite, og de fleste ble drept av bjørn. Hovedgrunnen til denne forskjellen er trolig at Lierne grenser til det mest bjørnerike området i hele Sverige (Swenson et al. 1994).

3.1.4.1 Sauen som byttedyr for bjørn

Få av de bjørnedrepte sauene var i dårlig kondisjon. Ofte tar predatorer helst sårbare eller svake individene, antakelig for disse er enklest å fange. Men sett i forhold til at bjørnen med letthet kan nedlegge store og raske byttedyr som elg (Haglund

1974; Wikan 1981; Boertje et al. 1987; Bangs et al. 1989; Ballard 1992), må sauen betegnes som et lett byttedyr for bjørn, slik at den antakelig kan drepe hvilken som helst sau den vil.

Ifølge optimal ernæringsteori skal predator spise det byttedyret som gir størst utbytte (MacArthur & Pianka 1966; Pyke et al. 1977), i dette tilfelle det som gir størst energimessig gevinst og ignorerer mindre profitable individer. Maccracken & Hansen (1987) fant at prærieulv *Canis latrans* i Nord-Amerika rangerte sine byttedyr med hensyn på energiinnhold, proteininnhold og størrelse, og at de hele tiden spiste det mest profitable byttedyret. I vår undersøkelse tok bjørnen en større andel søyer og værer fremfor de mindre og mer energifattige lammene. Når det i tillegg er stor og lett tilgang på byttedyr, lønner det seg kun å spise det mest verdifulle på byttet (Sih 1980). Blant bjørnedrepte sauekadavre forekom bryst- og/eller jurfett-spising hyppigst på søyer.

Siden sau er et lett byttedyr og opptrer i stor mengde, og søyene og værene i tillegg har større energi- og proteininnhold enn lam, valgte bjørnen sitt byttet i tråd med optimal ernæringsteori. Sammenligner en tapsbildet flere år tilbake, kan det synes som om andelen av de mest profitable byttedyrene (søyer) i bjørnens diett har økt (Kvam et al. 1993, 1994). Det kan skyldes at de bjørnene som årlig besøker beiteområdet har fått økt erfaring.

3.1.4.2 Søyer drept av bjørn

Søyas alder og vårvekt. Søyenes alder påvirket ikke predasjonsrisikoen fra bjørn. Tidligere studier uten bruk av mortalitetssendere, har derimot vist at bjørn drepte større andel eldre søyer (Kvam et al. 1994; Warren & Mysterud 1995). I denne undersøkelsen var det tre forhold som kan ha forstyrret en eventuell aldersavhengig dødelighet.

Beitested: Ved hjelp av territorial atferd og dominans kan eldre søyer oppholde seg lenger i gode beitelokaliteter enn yngre søyer (Squires 1975). Tidligere kan dette ha ført til at eldre søyer oppholdt seg mer i de gode beitelokaliteter på toppen av Holandsfjellet der de var eksponert for predasjon fra bjørn. I 1994 trakk imidlertid sauene i stor grad ned mot bygda og langs veier for å beite, med lik fare for predasjon for unge og gamle søyer.

Fluktrespons: Søyenes fluktrespons ved fare kan avhenge av deres alder. Ser de predatorer før den angriper flykter de 4-5 år gamle søyene flykter først (Mortensen 1990). Ved angrep fra prærieulv blir sauer som tidlig bryter ut av flokken ofte tatt (Connolly et al. 1976). Hvis gamle søyer er de første som forlater flokken ved møte med bjørn, kan dette være en forklaring på den aldersavhengige dødeligheten man tidligere har funnet. I 1994 beitet sauene i områder med tett ungsog slik at bjørn og sauer hadde dårlig oversikt. Sauene merket antakelig lite til bjørnen før den angrep. Gamle søyer kan ha unngått å vekke spesiell oppmerksomhet slik at faren for angrep ble redusert i forhold til tidligere.

Forsvar av avkom: Sauenes gjennomsnittsalder sank fra 3,6 år i 1992 (Kvam et al. 1993) til 2,9 år i 1994. Dette kan bety at viljen til å forsvare lammene kan ha blitt lavere. Flere studier har vist at morens forsvarsvilje øker med alderen (Trivers 1974;

Tabell 3.1.7 Gjennomsnittlig (\bar{X}) fødselsvekt (kg), vårvekt (kg) og tilvekst fra fødselsdato til vårveidedato (gram pr. dag) hos bjørnedrepte og overlevende radiomerkede lam. (N = antall, SD = standardavvik, *=Statistisk signifikant forskjell). - Mean (\bar{X}) birth weight (kg), weight in spring and weight gain per day from birth to weighing in spring in bear killed and surviving radiocollared lambs. (N = No. of cases, SD = standard deviation, *=Statistical significant difference).

	Bjørnedrept			Overlevd		
	N	\bar{X}	SD	N	\bar{X}	SD
Fødselsvekt	14	3.6	0.8	302	3.9	0.9
Vårvekt	14	6.9	1.6	301	8.8	1.8*
Tilvekst fødsel - vår	14	171.2	77.9	301	233.7	73.1*

Hewson & Verkaik 1981; Clutton-Brock et al. 1982; Ozoga & Verme 1982; O'Conner et al. 1985; Ozoga & Verme 1986; Mech & McRoberts 1990; Mortensen 1990). Gjennom forsvar av avkom kan søyene utsettes for predasjon under bjørneangrep. Få personer har sett bjørn angripe sau, men felles for disse er at sauene har sprunget panisk avsted. Mortensen (1990) fant at søyene investerte mest i avkommet når de var 4-5 år gamle. På Holandsfjellet i 1993 var gjennomsnittsalderen på bjørnedrepte søyer 4,4 år (Kvam et al. 1994), mens den i 1994 var 3,0 år. Siden gjennomsnittsalderen i besetningene er blitt lavere, kan dette har ført til at investeringsvilje har sunket og det har blitt mer tilfeldig hvilken søye bjørnen drepte.

Søyenes størrelse påvirket ikke predasjonsrisikoen fra bjørn. Vårvekten til de radiomerkede søyene varierte fra 47 til 73 kg. Dette hadde ingen innvirkning på hvilke sau som ble tatt. Predatorens suksess påvirkes av i hvilken grad predatoren kan konsentrere seg om og følge ett byttedyr (Walther 1969). Sauer som flykter i flokk vanskeliggjør dette, og bjørnen kan lettest skille store fra små, som søyer fra lam. Å skille mellom søyene er trolig vanskelig.

Søyas kullstørrelse og kulllets kjønnssammensetning. Søyer uten lam hadde samme predasjonsrisiko fra bjørn som søyer med lam. Kullstørrelse var også uten betydning for predasjonsrisikoen. O'Conner et al. (1985) antydte at søyas investering i avkommet øker med kullstørrelsen, men ingen har studert graden av investering ved møte med bjørn. Mortensen (1990) fant imidlertid at søyas fluktrespons og investeringsgrad ikke endret seg med kullstørrelsen når den ble konfrontert med utstøpt jerv.

Det var tendens til at unge, bjørnedrepte søyer hadde høyere andel værlam i kullene enn overlevende søyer. Sauen er polygyn (en vær har flere søyer), og i polygyne populasjoner vil søyene kunne øke sin reproduktive suksess ved å investere mer i sønne slik at disse blir store og sterke. Dette betyr større kostnader forbundet med å oppdra hann- enn hunnavkom (Taber & Dasmann 1954; Flook 1970; Clutton-Brock et al. 1982, 1985; Skogland 1986). Søyene investerer mer i vær- enn søyelam i form av lengre dieperioder (Etnestad 1984). Hunner i god kondisjon er vanligvis i stand til å investere mer i reproduksjon enn næringsstressende hunner, og de kan enkelt yte ekstrainsats i oppdragelsen av hannavkom (Clutton-Brock 1984; Trillmich 1990). Relativt sett, vil imidlertid næringsstressede mødre investere mer

ressurser i et hannavkom (Skogland 1986; Silk 1988). Dette kan være årsaken til hvorfor det var overvekt av yngre søyer med værlam blant de bjørnedrepte dyra. Unge søyer er lettere enn eldre og den relative kostnaden ved å oppdra et værlam vært større. Muligens investerte de yngste søyene relativt mest i hannavkommet, og de ble derfor mest utsatt for bjørnepredasjon. Kanskje var de mer villige til å redusere sin flukthastighet for å få med seg lammet og/eller bevege seg mellom bjørnen og lammet for å beskytte det.

Eldre mødre er bedre til å oppdra ungene enn unge mødre (Trivers 1974; Hewson & Verkaik 1981; Clutton-Brock et al. 1982; Ozoga & Verme 1982, 1986; O'Conner et al. 1985; Mech & McRoberts 1990; Mortensen 1990). Det kan tenkes at en ung mor vil gi ungeflokkens spillerom der en eldre mor vil holde seg nær avkommet og holde familiegruppen samlet (Hewson & Verkaik 1981). Hannavkom er mer vågale og mindre knyttet til mora enn hunnavkom (Clutton-Brock et al. 1982; Bjärvall et al. 1990; Warren & Mysterud 1995), og vil kunne oppholde seg lenger vekk fra en ung enn en gammel mor. Ved fare kan det derfor tenkes at det tar lenger tid for unge enn gamle mødre å samle ungeflokkens og flykte.

Bruk av sauebjele og besetning. Bruk av sauebjele og økte risikoen for å bli drept av bjørn (se også Eggen 1995). Årsaken til dette er ukjent. Det er imidlertid mulig at bjørn assosierer bjelleklang med mat. En assosiasjon mellom lyd og gevinst er fullt mulig; et kjent eksempel er Ivan Pavlovs hunder. Gjennom læring assosierte hundene ringing i en bjelle med å få mat, og de startet umiddelbart å sikle når de hørte lyden (Drickamer & Vessey 1992). Det er bare voksen sau som bruker bjelle, og dersom bjørnen assosierer bjelleklang med mat, vil sauer med bjelle tiltrekke bjørnen raskere enn de som går uten.

En del av søyene i de ulike besetningene gikk blandet i beiteområdet, men de fleste oppholdt seg på sine spesielle plasser avhengig av eierskap og slippsted. Likevel var det ingen forskjell i andelen bjørnedrepte søyer mellom eierene. Predasjonstrykket synes derfor tilnærmet likt for hele beiteområdet.

3.1.4.3 Lam drept av bjørn

Lammets kjønn og besetning. Det var ingen forskjell i predasjonsrisiko mellom søyelam og værlam. Mange andre undersøkelser på klauvdyr har avdekket høyere dødelighet hos hanner

enn hunner. De vanligste grunnene til hanndødeligheten er sykdom og utmagring (Taber & Dasmann 1954; Schaller 1972; Huggard 1992), mindre tilknytning til mora (Clutton-Brock et al. 1982), og at de er mer vågale og uoppmerksomme (Schaller 1972; Bjärvall et al. 1990; Fitzgibbon 1990; Warren & Mysterud 1995). Kvam et al. (1994) og Mysterud & Warren (1995) antyder at værlam er mer utsatt for bjørnepredasjon enn søyelam på grunn av kjønnsbunden atferd. Værlammene er også større enn søyelammene, og dermed mer attraktive byttedyr for bjørn.

Moras alder, vårvekt og lammets kullstørrelse. Det var ingen signifikant sammenheng mellom morens alder eller størrelse og lammets risiko for å bli drept av bjørn. Det var heller ingen sammenheng mellom kullstørrelse og predasjonsrisiko. Hos klauvdyr og sau er det tidligere funnet negative sammenhenger mellom morens alder (og vekt) og avkommets dødelighet (Guinness et al. 1978; Lutnæs 1982; Festa-Bianchet 1988; Lobben 1994; Warren & Mysterud 1995). Årsaken er at eldre mødre kan gi avkommet mer næring, og beskyttelse enn yngre (Hewson & Verkaik 1981; Lobben 1994; Warren & Mysterud 1995).

Lammets fødselsvekt, vårvekt og tilvekst. Fødselsvektene hos bjørnedrepte og overlevende lam var like. Fødselsvekten er imidlertid viktig for dødelighet like etter fødselen (Purser & Young 1964; Eggen 1995; Warren & Mysterud 1995), før lammene ble sluppet på beite (Purser & Young 1964).

Vårvekt og tilvekst pr. døgn fra fødselsdato til vårveiedato var imidlertid høyere hos overlevende enn bjørnedrepte lam.

Lammene blir antakelig helst drept under jag, og siden de drepte lammene hadde lav vitalitet, kan de muligens sakke akterut i forhold til den flyktende saueflokk. De kan derfor bli lett bytte for bjørnen, som ofte fulgte flokken videre etter at lammet ble drept (pers.obs.).

3.1.4.4 Voksne værer drept av bjørn

Utvalgstørrelsen for voksne værer var lav, men 75 % av dem drept av bjørn etter kort tid på beite. Det er spesielt to årsaker som kan forklare den høye predasjonen.

Forsvarsatferd. Værer av både tamsau- og villsau kan jage vekk mellomstore predatorer som prærieulv og gauper (Connolly et al. 1976; Shank 1977), selv om søyer av tamsau lett bli drept av de samme rovdyrene (Shelton 1973; Connolly et al. 1976). Når søyer sammen med voksne værer blir angrepet av prærieulver, avverget væren angrepene (Connolly et al. 1976). Forsvar av søyer kan imidlertid gjøre den selv mer utsatt (Kruuk 1972; Schaller 1972; Edmunds & DPhil 1974). Værens rolle som beskytter av en gruppe sauer kan derfor ha økt dens predasjonsrisiko under et angrep fra bjørn.

Lav oppmerksomhet og fluktrespons. To av de tre værene som ble drept av bjørn, hadde trolig liten erfaring med bjørn fra tidligere. De var avlsværer som stort sett hadde beitet på innmark. Liten tidligere erfaring med bjørn, sammen med det faktum at voksne hanndyr kan være mindre oppmerksomme og opptre alene oftere (Walther 1969; Flook 1970; Schaller 1972), øker deres predasjonsrisiko i forhold til bjørn.

3.2

Byttedyrvalg hos gaupe: Betydningen av kjønn for byttedyrstørrelsen

T. Kvam, P. Sunde & K. Overskaug

Hanngaupe tar forholdsvis mer hjortedyr (rådyr og rein) og mindre småvilt (hare og skogsfugl) enn hunngaupe. Voksen gaupe som har spist hjortedyr, er tyngre enn de som har spist småvilt. Men kjønn er viktigst for byttedyrvalget. Byttedyrvalget synes å være et resultat av individuelle forskjeller i bevegelsesmønster mellom dyrene.

3.2.1 Innledning

Rovdyrs matvaner varierer med kjønn- og alder (Fritts & Selander 1978; Erlinge 1979, 1981; Moors 1980; Litvaitis et al. 1984, 1986; Birks & Dunstone 1985; Matlack & Evans 1992; Heggberget & Moseid 1994; Pulliainen et al. 1995). Årsaker til dette kan være at hanner er større enn hunner, og gamle er større og mer erfarne enn unge individer (Kvam 1990; Breitenmoser & Haller 1993).

Undersøkelse av mage og tarm hos felte dyr er en viktig metode for å studere matvaner og sosial økologi hos rovdyr. Ved denne metoden kan man undersøke deres matvaner i forhold til deres kjønn, kroppstørrelse, kondisjon og alder. Selvom mange har studert rovdyrers matvaner og byttedyrvalg, har få undersøkt kjønnsforskjeller i matvanene, antakelig fordi få har hatt et tilstrekkelig stort datagrunnlag til å gjøre dette.

De fleste studiene av kjønns- og størrelsesforskjell i byttedyrvalg hos solitære rovpattedyr er utført på mårdyr. Innenfor kattedyrene er slike undersøkelser utført innen gaupeslekta på bobcat *Lynx rufus* (Fritts & Sealander 1978; Litvaitis et al. 1984, 1986; Maehr & Brady 1986; Matlack & Evans 1992) og europeisk gaupe *Lynx lynx* (Birkeland & Myrberget 1980; Pulliainen et al. 1981; Pulliainen et al. 1995). Forskjeller i byttedyrstørrelse er blitt statistisk testet ved en-faktor analyser. Dette betyr at faktorer som henger sammen, som kjønn og størrelse eller alder og størrelse, ikke er blitt atskilt. Dette betyr at spørsmålet om hvilken faktor som har mest å si for byttedyrvalget, vanskelig kan besvares.

Vi har her undersøkt byttedyrvalg hos gaupe med hensyn på betydningen av årstid samt rovdyreneres kjønn, alder, kroppsvekt og kondisjon. Hos gaupe er hannene større enn hunnene og de fleste av byttedyrene er store i forhold til gaupas kroppstørrelse. Det er også markert størrelsesforskjell mellom unge og voksne gauper.

3.2.2 Materiale og metoder

Fra 1845 til 1980 ble det utbetalt statlig skuddpremie på gaupe i Norge. Fra 1960 til 1980 var det en betingelse for utbetaling av skuddpremie at den flådde skrotten ble innsendt til Statens Viltundersøkelser (senere DVF Viltforskningen) for undersøkelse og attestasjon.

Fra 1988 til 1993 ble skuddpremien erstattet med et innsendingsvederlag for gaupeskrorter innsendt til vitenskapelig undersøkelse. Siden 1994 skal lovlig skutte gauper sendes til NINA for undersøkelse. Fallvilt (dyr funnet døde, påkjørt eller lignende, samt ulovlig skutte dyr) er i følge loven Viltfondets eiendom, og har hele tiden siden 1960 vært innsendt uten vederlag.

Gaupe kunne jaktes året rundt helt fram til 1982, da den ble gitt yngletidsfredning gjennom Viltloven. Gaupejakta foregår nå 1. februar-31. mars. Det er i denne perioden de fleste gaupene ble skutt også før yngletidsfredning ble innført. Vårt gaupemateriale



Foto: Peter Kirkby

er derfor hovedsakelig fra vintermånedene, og mer enn 90% av dyrene skutt under jakt. Resten av dem er påkjørt, tatt i båsfeller (nå forbudt), eller tatt på giftåte (lovlig på 1960-tallet).

Mageinnhold ble undersøkt på innsendte gaupeskratter mellom 1960 -1966 (n=136) og 1988 -1995 (n=159). Gaupe ble også innsamlet mellom 1967-1986, men mageinnholdet ble ikke undersøkt. I alt er 1085 gauperskratter mottatt fra 1960 til 1995. Mageundersøkelsen fra den første perioden er tidligere behandlet av Birkeland og Myrberget (1980). Byttedyrrester i mage eller tarm ble identifisert makroskopisk ved funn av tenner eller klør, eller ved mikroskopisk undersøkelse av hår eller fjær. Analysene for perioden 1966-1987, da mageinnhold ikke ble undersøkt, er basert på 74 rapporter fra jegere som hadde identifisert rester av bytte langs gaupesporet før gaupa ble skutt. Jegerrapportene kunne kontrolleres mot påvist mageinnhold i 45 tilfeller. Rapportene stemte i 93% av tilfellene (n=42), og vi har derfor funnet også å kunne bruke dette materialet med rimelig sikkerhet. I de tilfeller mer enn et bytte ble funnet ved sporing, ble bare det sist drepte inkludert. Ved analysene av byttedyrvalg brukte vi bare gaupe som var ett år eller eldre, siden disse helt sikkert jager på egen hånd. Vi kalte dyr på 1-2 år for subadulte, og eldre dyr for adulte eller voksne.

Generell kondisjon hos dyrene er bestemt fra tykkelse av underhudsfettet, angitt som en indeks fra 1= utmagret til 5= fet. Utmagrede dyr ble ikke inkludert i analysen. Alder ble bestemt ved å telle årringer i tannsementen på hjørnetennene (Grue & Jensen 1979; Kvam 1984).

Vi brukte årstidsinndelingen til Birkeland & Myrberget (1980), med vinter fra november til april, og sommer fra mai til oktober. Hunngaupa får vanligvis unger for første gang som 2-åringer (Kvam 1991). Gaupa spiser stort sett bare dyr den selv dreper (Haglund 1966). Gaupas diett omfattet et lite antall byttedyrarter (**tabell 3.2.1**), og materialet kunne hovedsakelig grupperes i hjortedyr (rådyr og rein) og småvilt (hare og hønsfugler). Smågnagere er lite viktige som bytte, og i de tilfellene andre rovdyr er drept, kan dette være av andre grunner enn næringsbehov (Palomares et al. 1996).

Hjortedyrene rådyr og rein har forskjellig utbredelse: Rådyret er vidt utbredt i Sør-Norge opp til Saltfjellet, mens tamrein er utbredt over hele Nord-Norge sørover til Nord-Trøndelag og langs svenskegrensen til Femund. Andelen hjortedyr i gaupemagen viser liten geografisk variasjon. Kjønnforholdet hos rådyr og rein i mageinnholdet er testet for Midt-Norge (Sør- Trøndelag og Nord-Trøndelag).

Gaupas byttedyrpreferanse varierer gjennom Europa med nesten 100% hare og annet småvilt, til over 80% hjortedyr som ekstremene (Jedrzejewski et al. 1993). Hare, som er gaupas viktigste byttedyr blant småviltet, veier mellom 2,5 kg og 5,8 kg (Pedersen 1968; Siivonen 1968; Myrberget 1990), eller omtrent 1/4 av gaupas gjennomsnittvekt. Rådyr veier mellom 14 og 30 kg (Cederlund & Liberg 1995), eller omtrent like mye som ei gaupe, mens en reinkalv veier fra 1 til 4 ganger så mye som ei gaupe. Det er således betydelige forskjeller på størrelsen til hjortedyr og småvilt som gaupa spiser.

Tabell 3.2.1 Forekomst av byttedyrarter: Største byttedyr funnet i magesekk/tarmkanal eller siste bytte i følge jegerrapport. Bare hjortedyr og småvilt er tatt med i kvantitativ analyse. - Food item occurrence: largest prey item in stomachs and intestines or last killed prey in hunter's reports. Only cervids and small game are considered in the quantitative analyses.

Byttedyrart	Datakilde			Jegerrapport	Sum	Aldersgruppe *)	
	Mager 60-66	Mager 87-95	Tarminnh 90-95			Under 1 år	Over 1 år
Rådyr	30	60	1	24	115	34	80
Rein	51	28	1	27	107	27	73
Elg	2	1	0	0	3	0	3
Hjortedyr ubest.	6	21	5	1	32	6	23
Hjortedyr totalt	89	110	7	52	257	67	179
Hare	27	40	1	8	76	21	48
Storfugl	0	1	1	0	2	1	1
Orrfugl	1	2	0	0	3	0	1
Rype/jerpe	2	0	0	3	5	0	5
Fugl ubest.	6	1	0	1	8	2	6
Småvilt totalt	36	44	2	12	94	28	61
Rødrev	0	0	0	6	6	3	3
Rovdyr ubest.	6	0	0	0	6	0	5
Gnagere	3	3	0	0	6	3	2
Kadaver/avfall	1	1	7	0	9	8	1
Katt/hund	1	1	0	0	2	0	2
Totalt antall	136	159	9	77	380	109	253
Antall med i analysene	125	154	9	64	351	95	240

*) Utmagrede dyr (Kondisjonskode 1 er sett bort fra (N = 7))

3.2.3 Resultater

3.2.3.1 Vekt og kondisjon

Gaupa er fullvoksne ved 2 års alder, hannene er 24% tyngre enn hunnene både sommer og vinter (**tabell 3.2.2**), og subadulte er 10% lettere enn voksne av samme kjønn. Kroppsvektene overlapper mye mellom kjønnene (**figur 3.2.1**). Ca 30% av variasjonen i kroppsvekt hos subadulte og adulte gauper kunne forklares ut fra kjønn.

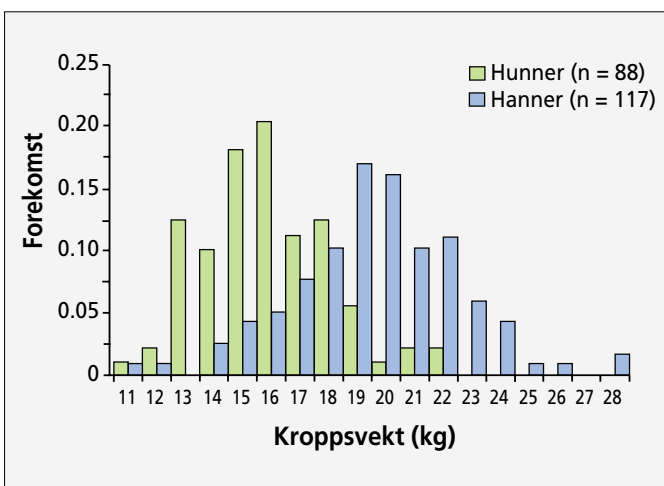
3.2.3.2 Byttedyrvalg

Magesekken til 81% av gaupene som var ett år eller eldre, og 75% av gaupeungene, inneholdt byttedyrrester. Av hjortedyr ble det registrert rådyr (115 tilfelle), rein (106 tilfelle), elg (3 tilfelle) og hjort (1 tilfelle) og 31 uidentifiserte hjortedyr. Av småvilt ble det registrert hare (76 tilfelle) og hønefugler (18 tilfelle) (**tabell 3.2.1**). I tillegg omfattet materialet 12 mager med rester av rovdyr, og 6 der smågnagere var største byttedyr. Til sammen utgjorde hjortedyr og småvilt 94% av materialet.

Homogenitetstester innen hver byttedyrkategori avslørte ingen sammenheng mellom kjønn, alder eller kroppsvekt når det gjelder valg av art. Hanner og hunner fra Midt-Norge spiste like mye rein som rådyr, og hanner og hunner fra hele landet spiste like mye fugler som hare. Gaupeungenes byttedyrvalg skilte seg ikke fra voksne hunndyrs byttedyrvalg (**figur 3.2.2**).

Alle gauper, uansett kjønn eller alder, spiste mer hjortedyr enn småvilt (**tabell 3.2.2**, **figur 3.2.2**). Hanndyr foretrakk hjortedyr sterkere enn hunndyr, men forskjellen var liten. Totalt kunne 4,4% av variansen i byttedyrvalg forklares av predatorens kjønn (logistisk regresjonsmodell) (**tabell 3.2.3**). Alder og årstid har liten innvirkning på byttedyrvalg, det samme gjelder dyrens kondisjon.

Vekten av mageinnholdet var ikke forskjellig om det besto av hjortedyr eller småvilt.



Figur 3.2.1

Kroppsvekt av skutte gauper i aldersgruppen 1 år og eldre som er med i den logistiske regresjonsmodellen. - Body weight distribution of independent lynxes ≥ 1 yr. in the logistic regression model.

3.2.4 Diskusjon

3.2.4.1 Metoden

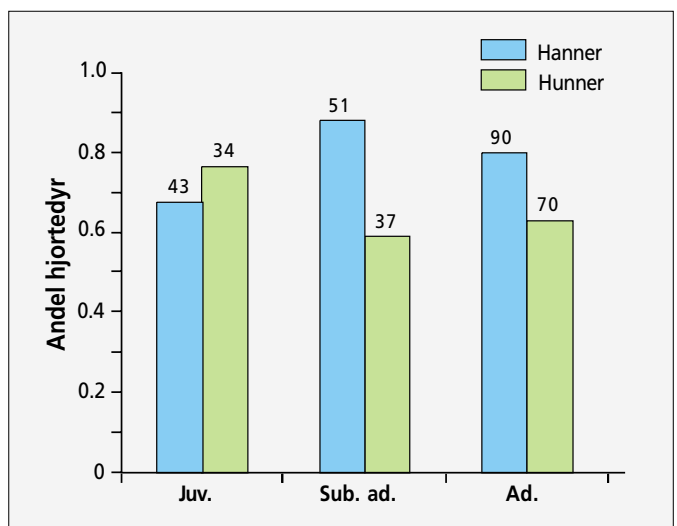
Kjønn, alder og årstid er uavhengige av byttedyrvalget. Det er vanskelig å avgjøre om kroppsvekt og kondisjon er avhengige av byttedyrvalget, siden begge kan være effekter så vel som årsaker til byttedyrvalget (Holmes & Powels 1994). Pulliainen et al. (1995) viste at en gaupepopulasjon som levde bare av småvilt, hadde lavere gjennomsnittlig kroppsvekt og mindre kropps fett enn gaupe som også tok hvithalehjort *Odocoileus virginianus*.

En mulig svakhet ved denne undersøkelsen er at den er foretatt med dyr fra hele Norge, hvilket innebærer at man har undersøkt gaupe med varierende livsbetingelser. Når man inndeler byttedyrene så vidt som hjortedyr og småvilt, blir imidlertid forholdet mer likt landet over. Det ble heller ikke funnet regionale forskjeller i byttedyrvalget med en slik inndeling.

3.2.4.2 Byttedyrvalg og energigevinst

Hjortedyr er en større, mer energirik ressurs enn småvilt. En hjortedyr er mat for ei gaupe i flere dager, mens en hare kan blir fortært i et enkelt måltid (Haglund 1966). På grunn av denne næringsmessige gevinsten skulle man kanskje vente at hjortedyr ville være preferert næring (Pianka 1983). Matlack og Evans (1992) fant eksempelvis at bobcat som hadde spist hjortedyr, var i bedre kondisjon enn de som hadde spist småvilt, og Fritts & Sealander (1978) noterte at bobcat-mager som inneholdt hjortedyr, var fullere enn de som inneholdt rester av andre dyregrupper. Vi fant imidlertid ingen slik forskjell i magevolum hos gaupe med hjortedyr eller småvilt i magen.

Forskjeller i kroppsvekt eller kondisjon kunne ikke føres tilbake til forskjeller i magevolum. En mulig forklaring på dette kan være at alle gauper i Norge har tilgang til begge byttedyrtyper,



Figur 3.2.2

Andelen av hjortedyr blant byttedyrene fordelt på kjønn i aldersklassene "Juv" = Unger under 1 år, "Sub ad." = 1 - 2 år og "Ad." = Voksne fra 2 år og oppover. Antall dyr er angitt over hver søyle. - Cervid proportion of diet of age classes. Juv. = cubs: < 1 yr.. Sub.ad. = subadults: < 2 yr. Ad. = Adults: ≥ 2 yr. The number of observations is shown above the bars.

Tabell 3.2.2 Totalvekt (kg) av uflådde gauper. SD = standardavvik, SE = standardfeil, N = antall dyr, Sex-Dim = vektforskjell mellom kjønn (%), Vinter = november-april, Sommer = mai-oktober, Juv. = unger under 1 år, Sub.ad = Ungdyr 1-2 år, Ad.= voksne over 2 år. - Total weight of unskinned lynx carcasses (Vekt) with standard deviation (SD), standard error (SE) and sample size (N). Sex-Dim. = sexual dimorphism in per cent. Hanner = Males, Hunner = Females, Vinter = november-april, Sommer = May-October, Juv. = Juveniles (<1 year), Sub. ad. = Sub-adults (1-2 years), Ad. = Adults (>2 year).

	Hanner				Hunner				Sex-Dim
	Vekt	SD	SE	N	Vekt	SD	SE	N	%
Vinter									
Juv.	9.5	2.9	0.3	82	9.7	2.7	0.3	69	-2
Sub ad.	17.9	2.6	0.3	71	15.4	2.4	0.3	47	16
Ad.	20.2	2.7	0.2	144	16.2	2.5	0.2	118	25
Sommer									
Sub ad.	16.9	2.3	0.6	14	13.6	2.35	0.8	8	24
Ad.	18.3	2.6	0.6	22	14.8	2.0	0.5	17	24

Tabell 3.2.3 Effekten av faktorer vedrørende gaupenes byttedyrvalg satt inn i en trinnvis logistisk regresjonsmodell. Bare kjønn hadde signifikant virkning på byttedyrvalget, og ble tatt med i den avsluttende modellen når alle faktorene forelå. Kursiv betyr at variabelen ikke ble tatt med i modellen. R² angir hvor mye av variasjonen i byttedyrvalg som blir forklart av den uavhengige variable. - The effect of various factors on lynx prey choice, included step-wise into a logistic regression model. Only sex had significant influence on prey choice, and was included in the final model when all factors were available. Italics indicate that a variable is not included into the model. The squared value of R annotates the approximate part of the variation in diet choice explained by the independent variable.

Variabel	Variabler betraktet enkeltvis			Variabler betraktet sammen (N = 173)	
	P	R ²	N	P	R ²
Kjønn	0.0003 ***	0.201	235	0.0091**	0.153
Vekt	0.0057 **	0.156	206	<i>0.1824</i>	<i>0.000</i>
Kondisjon	<i>0.1083</i>	<i>0.049</i>	204	<i>0.1190</i>	<i>0.000</i>
Årstid	<i>0.9288</i>	<i>0.000</i>	237	--	--
Alder	<i>0.9336</i>	<i>0.000</i>	240	--	--

slik at mageinnholdet representerer individets siste byttedyrvalg mer enn den eventuelt foretrukne byttedyrgruppen.

3.2.4.3 Alder og erfaring

Vi fant ingen indikasjoner på at hjortedyr som rådyr og rein var vanskelige bytter for gaupe, og det var ingen tegn på at byttedyrvalget endret seg med gaupas alder. Dette kan tyde på at både hjortedyr og småvilt er lette å fange selv for dyr uten erfaring. Alternativt kan muligens ungdyr, når de blir skutt på vår vinteren allerede være erfarne jegere, slik at hjortedyr da er forholdsvist enkelt for dem å felle. Vi vet at gaupa er godt i stand til å drepe store byttedyr. Vi har registrert at en utmagret (radio-merket) unngaupa på mindre enn 12 kg som alene har drept fullvoksne reinsimpler på 65 kg.

3.2.4.4 Betydningen av kroppsvekt og kjønn

Det er gjort få undersøkelser av kjønnsforskjeller i byttedyrvalget hos solitære rovdyr. Der dette er gjort har man registrert at han-

nene, som er størst, kan ta større byttedyr enn hunnene (Birks & Dunstone 1985; Erlinge 1979; Moors 1980). Tidligere undersøkelser av gaupe og bobcat har vist at hannene tar en større andel hjortedyr enn hunnene (Fritts & Sealander 1978; Matlack & Evans 1992, Pulliainen et al. 1995). Slike kjønnsforskjell i byttedyrstørrelse har blitt forklart med at hannene er kraftigere og kan drepe større byttedyr, eller alternativt som hos mårdyr, at hunnene tar byttedyr som hannene ikke får tak i (King 1989). En slik positiv sammenheng mellom størrelsen hos predator og bytte er vist hos puma (Iriarte et al. 1990) og røyskatt *Mustela erminea* (Erlinge 1987). Hos bobcat har Litvaitis et al. (1984, 1986) funnet positiv sammenheng mellom andelen hjortedyr i dietten og kroppsstørrelse, uavhengig av kjønn eller alder.

Gaupe skiller ikke mellom alders- eller størrelsesklasser av rådyr som bytte (Jedrzejewski et al. 1993; Okarma et al. 1995). Når det gjelder større byttearter, som rein (Haglund 1966) og hjort foretrekker gaupa kalver og hunddyr foran voksne hanner.

Likeledes favoriseres rådyr framfor større hjortedyr. Store hjortedyr, som elg, blir gjerne unngått, eller bare tatt under spesielle omstendigheter (Kvam et al. 1995). Hvis hannenes større andel hjortedyr i dietten skyldtes at de er bedre i stand til å drepe store dyr enn hunngaupene, skulle man vente at hannene drepte forholdsvis flere store hjortedyr enn hunnene. Dette burde for eksempel bety at hannene skulle ta større andel rein (vintervekt 50 -90 kg) i forhold til rådyr (vintervekt 16-30 kg) enn hunnene. Vi fant ingen støtte for dette.

På den annen side fant Haglund (1966) at jakt suksessen om vinteren var positivt korrelert med byttedyrstørrelsen: 71% ved angrep på rein, 65% ved angrep på rådyr, 35% ved angrep på hare, og 29% ved angrep på hønsfugler lyktes. Byttedyrene var altså lettere å ta dess større de var. I den grad det er vektrelaterte forskjeller i jakt suksess, kan dette like gjerne komme av at store, tunge hanndyr er for trege til suksessfull jakt på småvilt, som at hannene er bedre i stand til å drepe store dyr.

Kjønnsdimorfisme (størrelsesforskjell mellom hann og hunn) er vanlig hos solitære rovdyr. Man har antatt at dette er et resultat av konkurranse mellom hannene om tilgang til hunner, der større individer har fordel. Hunnens størrelse derimot selekteres i forhold til hva som er optimalt for forsørgelse av avkommet (Erlinge 1979; Holmes & Powell 1994; Moors 1980; Pulliainen 1981). Kjønnsdimorfisme er også blitt framstilt som en faktor som reduserer konkurranse mellom kjønnene (Dayan et al. 1989, 1990; Dayan & Simberloff 1994).

Hanngaupas leveområde er 1-3 ganger større enn hunnens (Breitenmoser et al. 1993, Kvam et al. 1996), en forskjell som er større enn kroppsdimorfien skulle tilsi (Sandell 1989). Hannene går også lenger pr. døgn. En slik atferdsforskjell kan påvirke byttedyrvalget. Sjansen for å treffe et bestemt byttedyr vil øke dess lenger predatoren går. Særlig i hi-perioden må hunndyrene oppholde seg i små områder. Dette kan føre til at de må jakte på lokale arter, gjerne småvilt, mens hannene kan møte hjortedyr langs den lengre ruta de tilbakelegger.

I vår undersøkelse var kjønn eneste faktoren som hadde innvirkning på byttedyrvalget: Hanner drepte noe flere hjortedyr enn hunner. Hvis størrelse hadde vært en virksom faktor, hadde vi ventet en additiv effekt av kroppstørrelse i den logistiske regresjonsmodellen. Vi fant ingen slik effekt. Vi hadde også ventet at unge ungdyr (subadulte), som i gjennomsnitt er 2 kg lettere enn

voksne av samme kjønn, skulle drepe en lavere andel hjortedyr enn voksne. Noen slik sammenheng ble heller ikke funnet (**figur 3.2.2**). Vår konklusjonen må derfor bli at valg av byttedyrstørrelse hos gaupe ikke er påvirket av gaupas kroppsvekt.

3.2.4.5 Videre undersøkelser

Forskjeller i gaupas byttedyrstørrelse kan forklares av følgende hypoteser:

- (1) *Forskjeller i predasjonsmønstre hos hann- og hunngauper er resultat av kjønnsforskjeller i habitatvalg og arealbruk, hvilket gir forskjellig sjanse for å treffe en byttedyrtype.*
- (2) *Forskjeller i byttedyrstørrelse skyldes forskjeller i kroppstørrelse.*

Før en endelig konklusjoner kan trekkes, må finskala sporing av radiomerkede individer gjennomføres. Ut fra den første hypotesen ville vi vente at hanner møtte hjortedyr oftere enn hunner. Med bakgrunn i den andre hypotesen ville vi vente at hannene har større jakt suksess overfor hjortedyr enn hunnene, spesielt overfor store hjortedyr, mens hunnene og ungdyr vil ha større jakt suksess overfor småvilt.

Hittil har ingen undersøkt mulige kjønnsrelaterte forskjeller i finskala bevegelsesmønstre og habitatbruk ved sporing på snøføre av kjente, radio-instrumenterte individer. Det er heller ikke noen som har undersøkt jakt suksess hos hanner og hunner på byttedyr av forskjellige størrelser. Slike undersøkelser av jakt suksess ville også kunne identifisere betydningen av erfaring hos unger, ungdyr og voksne. Gaupeungers sjanse til å overleve etter å ha mistet sin mor før vanlig tid (10-11 måneders alder), ville også bli belyst ved en slik undersøkelse.

Fremtidige studier av gaupas diett og jaktatferd bør ikke bare være beskrivende, men også forklarende: Man trenger å kjenne årsaks-virkningsforholdene og vite hvorfor dyrenes valg er som det er. Moderne rovdyrforvaltning krever høy grad av beskyttelse for rovdyrbestandene, samtidig som skadeomfanget på bufe skal være lavt. Når spesielle rovdyr skal felles, må dette vurderes mot mulige positive og negative effekter av fellingene. For å skaffe riktig kunnskap om dynamikken mellom gaupa og byttedyrene, trengs finskala-undersøkelser av gaupa predasjonsbiologi, og det er nødvendig å skille mellom variabler som tidligere ikke er studert hver for seg som størrelse og kjønn. En kunnskapsbasert forvaltning trenger kunnskaper om artens predasjonsmønstre og dens mulighet til å tilpasse seg endrede leveforhold i framtida.

3.3

Matvaner hos gaupe i Nord-Trøndelag

T. Kvam, P. Sunde & K. Overskaug

Ekskrementprøver fra radiomerket gaupe i Nord-Trøndelag viser at rådyr og rein (hjortedyr) utgjorde 89% av vinterdietten og 69% av sommerdietten. Rådyr dominerte innen 1,5 km fra innmark, mens rein dominerte lenger vekk. Alle funn av rådyrkadavre lå mindre enn 800 m fra innmark. Andelen hjortedyr i dietten endret seg ikke med avstanden fra innmark. Rådyr og rein hadde nokså lik betydning som bytte for gaupa. Utnyttelsesgraden av kadavrene avhang av årstid og snøforhold: Ved vanskelige snøforhold, da rådyr er sterkt utsatt for gaupepredasjon, ble lite spist av kadavrene.

3.3.1 Innledning

Gaupe, som er et middels stort kattedyr, er utbredt over store deler av Skandinavia (Heggberget & Myrberget 1980; Jonsson 1983; Kvam 1996). Gaupe er det eneste store rovdyret som forekommer i livskraftige populasjoner over storparten av landets skogområder. Umiddelbart før jaktseongen 1996, ble minimum populasjonsstørrelse beregnet til 600 gauper (Kvam 1996b).

Norske gaupe var på kanten av utryddelse i 1930-1940-årene (Olstad 1945), men den spredte seg over det meste av landet mellom 1960 og 1990 (Heggberget & Myrberget 1980; Kvam 1996). Denne spredningen har gått parallelt med spredningen av rådyr (Jonsson 1986, Kvam in press). Rådyret begynte å ekspandere i Norge i første halvdel av dette århundre etter å ha vært borte i flere hundre år på grunn av kaldere klima, spesielt på 1700-tallet. Rådyr er knyttet til kulturlandskap, og antallet har svingt sterkt med forholdene vinterstid (Hagen 1969; Raiby 1968; Cederlund & Liberg 1995).

Gaupa livnærer seg på middels store hjortedyr. Telemetriundersøkelser i Alpene og i Jura-fjellene i Sveits (Breitenmoser & Haller 1987, 1993; Liberek 1992), og i Polen (Jedrzejewski et al. 1993) har vist ca 90% av næringen besto av hjortedyr med mindre årstidsendringer. I disse undersøkelsene var rådyr hovedbyttet. Nordlige og østlige populasjoner av gaupe lever mer av småvilt, spesielt hare. I disse områdene er middels store hjortedyr sjeldne eller fraværende (Jedrzejewski et al. 1993; Pulliainen et al. 1995). Ved siden av mennesket er gaupa den viktigste predatoren på rådyr i Norge.



Foto: Tor Kvam

Gaupa tar også rein og sau, og til tross for gaupas betydning som predator både på ville og tamme dyr, har ingen omfattende feltundersøkelser av ernæringsøkologien til gaupe vært gjennomført. I Norden har undersøkelser av gaupas næringsvaner stort sett vært basert på biopsi av skutte gauper (Birkeland & Myrberget 1980; Pulliainen 1981; Pulliainen et al. 1995) og sporing av umerkede individer på snøføre og biopsi av byttedyrrester (Haglund 1966; Dunker 1988). Disse undersøkelsene er hovedsakelig gjennomført på vår-vinteren, da sporing er lettest å gjennomføre og gaupejakta foregår. Gaupas sommerdiett er lite undersøkt, men man har antatt at småvilt er viktigere om sommeren enn om vinteren (Birkeland & Myrberget 1980).

Vi vil presentere resultater fra en feltundersøkelse av næringsmønsteret hos gaupe i Nord-Trøndelag, der gaupa kan ta to middels store hjortedyr, rådyr og tamrein. Vi har undersøkt gaupas predasjonsmønstre overfor de to artene, og estimert predasjonsrate for hjortedyr i området. Økologiske og økonomiske konsekvenser av gaupepredasjon blir diskutert.

3.3.2 Materiale og metoder

3.3.2.1 Studieområde

Studieområdet ligger i Namdalen nord i Nord-Trøndelag (**figur 3.3.1**). I kommunene Høylandet og Grong har vi merket 13 gauper med radiohalsband. Disse gaupene har benyttet et område på over 6000 km². Distriktet er tynt befolket (Under 2 innb.pr. km²) og landskapet er dominert av granskog med tydelig preg av skogsdrift. De høyeste fjelltoppene går opp i 1100 m over havet. Skoggrensen ligger omkring 300-400 m over havet. Landskapet er preget av terrengdekkende myr. Jordbruksarealene finnes stort sett i elvedalene. Snødybde og lengden på den snødekkede perioden varierer med høyden over havet og avstanden til havet. Vinteren 1994-1995 lå snøen ved kysten fra 15. desember til 15.

mai. På senvinteren var snødybden over 1 meter. Med "sommer" mener vi her barmarkssesongen, og med "vinter" mener vi perioden med permanent snødekke.

Rådyr kom til området i 1950-årene (Hagen 1969; Cederlund & Liberg 1995). Arten er nå vanlig i nærheten av dyrket mark. Tamrein beiter det meste av året over tregrensen. Den forekommer i lavlandet spesielt i forbindelse med de årlige flyttingene. Elg er vanlig i området, mens hjort bare er lokalt utbredt. Hare, hønsefugl og rødrev er utbredt under tregrensen. Jerv er fåtallig, men finnes sammen med tamrein i fjellområdene. Bjørn forekommer som streifdyr. Begge arter var nær utryddelse i første halvdel av vårt århundre, men har senere ekspandert. De siste ulvene ble skutt i 1940-årene, og arten regnes som utryddet fra området. Om sommeren slippes sau på beite uten daglig tilsyn, og hentes inn fra fjellbeitene i september.

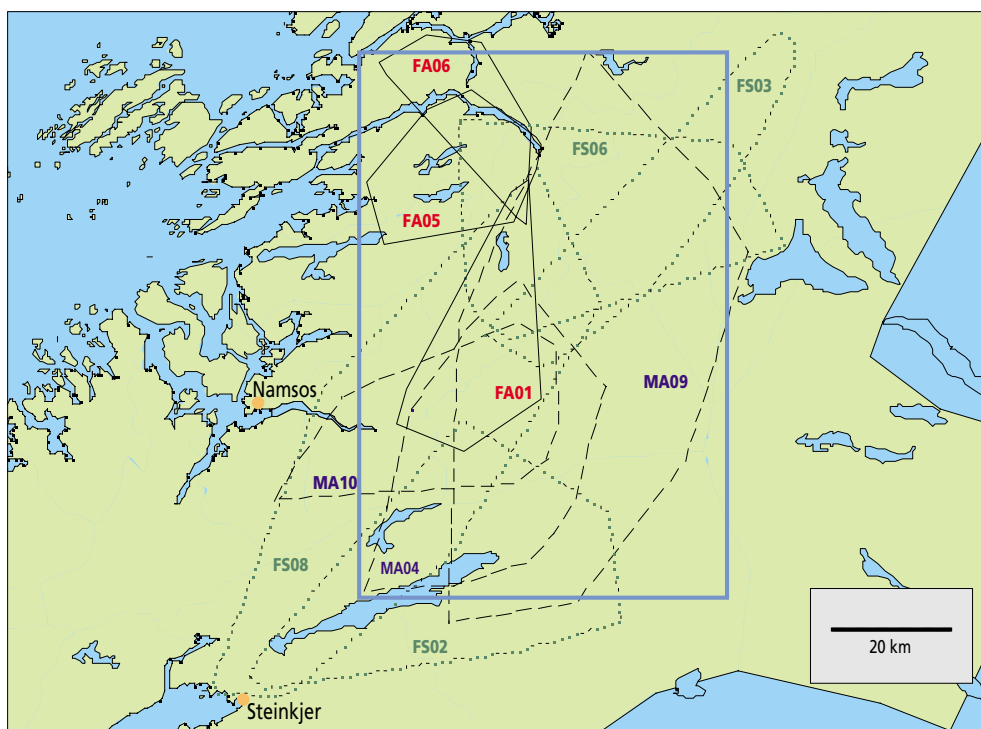
3.3.2.2 Materiale

De radiomerkede gaupene ble fanget i fotsnarer og fotsakser når de returnerte til bytte de selv hadde nedlagt, eller i båsfaller uten åte. Begge disse fangstmetodene er godkjent til levendefangst i forskningsøyemed av Landbruksdepartementets Forsøksdyrutvalg. Ved fangst ble dyrene påmontert radiohalsband som veide ca 200 g. I løpet av vinteren og våren 1994 ble 6 gauper radiomerket. I mars og april 1995 ble det merket tre til (**tabell 3.3.1**).

De radiomerkede gaupene brukte områder på mellom 270 og 1212 km² (90% minimum convex polygon, Mohr 1947), og gjennomsnittlig vandringslengde pr. dag var 1,4-3,4 km for hunndyr og 3,8-6,6 km for hanndyr. Næringsvalgundersøkelsen er basert på ekskrementer innsamlet fra januar 1994 til august 1995. Data om kadavre av gaupedrepte dyr er innsamlet fra januar 1994 til november 1995. På grunn av store feilkilder ved innsamling av kadavermateriale, blir ekskrementene brukt til å kvantifisere individuelt matinntak.

Figur 3.3.1

Kart over Nord-Trøndelag med studieområdet. Polygonene markerer total arealbruk for hvert radiomerket individ (100% convex polygons) (Mohr 1947) i undersøkelsesperioden. Rektanglet (ca. 6000 km²) markerer området der materiale om matvaner ble innsamlet. -Map of Nord-Trøndelag county with the study area. Polygons represent total area use of the radio-collared individuals (100% convex polygons) (Mohr 1947) in the investigation period. The rectangle (app. 6000 km²) represent the area of regular sampling of foraging data.



Tabell 3.3.1 Matvaner hos gaupe basert på ekskrementer av gauper fulgt fra januar 1994 til august 1995 og fordeling av peilinger fra fly fra februar 1994 til oktober 1995. "V"= Vinter. Årstid med permanent snødekke. "S"= Sommer. Årstid uten permanent snødekke. "Kulturmark"= Områder nærmere innmark enn 1.5 km. "Utmark"= Skog og fjell lenger enn 1.5 km fra innmark. - Distribution of foraging data based on scats from lynxes monitored from Jan. -94 through August -95, and distribution of aerial locations obtained from fixed-winged aircrafts from February -94 through October -95. "V" = "Winter": Season of permanent snow cover. "S" = "Summer": Season of no snow cover. "Kulturmark" = Areas < 1.5 km from cultivated fields. "Utmark" = Remote woodland or sub-alpine vegetation zone ≥ 1.5 km from cultivated fields.

Gaupe nr	Kj	Ald*	Periode fulgt:		Antall uavhengige byttedyrforekomster i ekskrementer					Antall peilinger fra fly			
					Kulturmark		Utmark		Total	Kulturmark		Utmark	
					V	S	V	S		V	S	V	S
1	F	Ad.?	16.01.94	15.04.94**	3	-	-	-	3	2	5	0	2
2	F	Juv.	22.1.94	Jan. 95	-	-	-	-	0	6	13	3	3
3	F	S.ad.	9.02.94	Des. 94	1	3	-	-	4	2	7	3	6
4	M	Ad.	2.4.94	25.09.94	1	8	-	-	9	3	8	0	3
5	F	Ad.	7.4.94	1.9.95	1	-	3	38	42	4	2	7	29
6	F	S.ad.	21.4.94	1.9.95	4	2	-	1	7	3	11	5	23
8	F	Juv.	5.3.95	1.9.95	14	2	3	-	19	2	17	2	5
9	M	Ad.	19.3.95	1.9.95	1	-	-	-	1	2	3	2	14
10	M	S.ad.	15.4.95	1.9.95	1	-	-	-	1	1	10	1	5
Umerket el. Uidentifisert gaupe								19	1	2	-		22
Total					45	16	8	39	106	25	76	23	90

*) Alder ved førstegangs fangst. "Ad."= Voksen (>2 år.). "S.ad."= (Sub-adult) ungdyr (1-2 år.). "Juv."= Unge under 1 år.

**) Senderfeil. 7 flypeilinger av en unge som ble fanget 21.8.95 og som var sammen med mora, er inkludert i tabellen.

3.3.2.3 Metoder

Flypeiling av gaupe og habitatinnndeling. Når gaupene ikke kunne lokaliseres ved bakkepeiling brukte vi i 1994 flypeiling. Fra april 1995 ble alle gaupene ukentlig fulgt ved flypeiling hvis været tillot det. På grunn av korte dager og vanskelige værforhold er det perioder av vinteren da kontakt med de dyr som oppholdt seg langt fra folk var vanskelig. Nøyaktigheten ved flypeilinger er stort sett 1 km basert på blindtester ved hjelp av utplasserte radiosendere. Observasjoner som ble ansett å være mer usikre enn innenfor 1 km², ble ikke tatt med ved analysene. Under normale værforhold ble i gjennomsnitt 95% av de radiomerkede gaupene lokalisert ved hver flypeiling. Hvis nøyaktig posisjon til ei gaupe var kjent like før flypeiling, ble denne gaupa vanligvis ikke peilet fra luften. For hver dag med flypeiling ble en dag-posisjon for hver gaupe valgt ut. Hvis gaupa var lokalisert flere ganger samme dag, ble den mest nøyaktige posisjonen valgt. Fra disse lokaliseringene ble avstanden til innmark målt på kart M-711. Landskapet ble delt opp i «kulturmark» (K), innmark og skog nærmere innmark enn 1,5 km og «utmark» (U), alt landskap lengre unna innmark enn 1,5 km, inkludert snau-fjell. Kulturmark dekker ca 15 -25% av totalarealet. Innmark omfatter bare 3% av arealet.

Innsamling av data. Om sommeren kunne radiomerkede gauper bli lokalisert nøyaktig nok til at man kunne lete etter ekskrementer. Men tett vegetasjon kunne vanskeliggjøre oppgaven. Gaupas bevegelsesmønster med stadig forflytning, særlig hos hanner og ikke-ynglende hunner, vanskeliggjorde også innsamlingen. Om vinteren kunne man lettere finne nøyaktige posisjoner, og ekskrementer og kadavre av drepte dyr kunne finnes ved sporing i snø. Ski og truger ble brukt ved sporing. Hvis ei

gaupe oppholdt seg lengre enn et par km fra nærmeste veg eller snøscooterløype, ble den bare unntaksvis sporet på bakken. I tillegg til de radiomerkede gaupene ble også umerkede gauper sporet. Spor av umerkede dyr ble funnet tilfeldig der de krysset veg. Sporingen, særlig etter umerkede dyr, foregikk som oftest nær bebyggelse, på grunn av at det her var høyere tetthet av vegger og fordi gaupeaktiviteten var høyere der enn i mer avsidesliggende områder.

Ekskrementanalyse. Gaupeekskrementer kan i dette området ikke forveksles med annet enn ekskrementer av rødvov, men disse er tynnere. Om vinteren, når ekskrementene ble funnet ved sporing, var ikke artsbestemmelsen noe problem. Sommerekskrementer ble identifisert ved hjelp av: funnsted, lukt, utseende og diameter etter tørking i varmeskap. Ekskrementer med diameter over 23 mm ble ansett å være fra gaupe hvis de ikke kunne bestemmes på noen annen karakterer. Ekskrementer ble funnet enkeltvis eller flere sammen. De kunne ligge etter hverandre langs et spor, fra et enkelt dyr eller fra flere dyr som gikk sammen. En del ekskrementer ble funnet ved kadavre. Disse ble ikke tatt med i beregningene hvis kadaveret var funnet ved hjelp av radiopeiling eller ved aktiv kadaverleting, fordi størrelsen på kadaveret ville utgjøre en feilkilde. Ekskrementer funnet ved kadaver under sporing av gaupe ble ikke ansett å utgjøre feilkilder i materialet.

Ekskrementene ble inndelt i statistisk uavhengige observasjoner; dvs. at hver observasjon kom fra forskjellig bytteindivid. Hvis to ekskrementer kunne mistenkes å komme fra samme byttedyr, ble de slått sammen. Hvis en ekskrementprøve inneholdt rester av flere byttedyrarter, ble restene av hver art behandlet hver for

seg. Kriteriet for at to observasjoner skulle behandles som atskilte observasjoner, var at de var atskilt i tid med minst to dager. I henhold til dette ble mange ekskrementer funnet på samme sted om sommeren, behandlet som en observasjon. Men i tilfelle da ei gaupe oppholdt seg lenge på samme sted i forbindelse med yngling, ble alle ekskrementer fra terrenget omkring behandlet som atskilte observasjoner, hvis de ikke tydelig kom fra samme byttedyrindivid. I mange tilfelle kunne graden av dekomposisjon gjøre det mulig å skille mellom forskjellige ekskrementer. Ekskrementene ble innsamlet i plastposer, og nedfrosset til de kunne analyseres på laboratoriet. De ble tørket i varmeskap ved 70°C i minst 72 timer. Etter veiing ble ekskrementene brukt i biter. Hvis prøven inneholdt rester av mer enn en art, ble delene veiet hver for seg. Byttedyrartene ble identifisert ved undersøkelse av tenner og klør i materialet og undersøkelse av hår. En referansesamling av hårprøver fra norske dyr og skinn av fugler ble benyttet. Det var mulig å se forskjell på hår fra voksen rein og fra små kalver (5-15 kg). Restene etter forskjellige byttedyrarter var som oftest enkle å identifisere, siden de som regel stammet fra måltider inntatt til forskjellig tid, og fordøyelsesprosessen da hadde kommet ulike langt. Av mindre byttedyr var det som oftest bare spor igjen, i form av hårballer, enkelthår eller fjær. Beinrester ble ikke funnet som sporrester, men bare sammen med store hårballer og ufordøyelige rester. Kvantifiserbare rester av byttedyr(>1g) ble multiplisert med korreksjonsfaktorer («CF») som konverterte tørrvekt til fordøyet levendevekt (Sunde et al. 1996). Rein ble gitt samme CF som rådyr. Ekskrementer med rester etter små reinkalver (5-15kg) ble gitt korreksjonsfaktor 45, funnet ved følgende uttrykk:

$$CF = 10.29 (BW)^{0.637}$$

der kalvens levendevekt («BW») var satt til 10 kg.

Kadaverinnsamling. Kadavre ble funnet på samme måte som ekskrementer. Om sommeren ble kadavre av hjortedyr og sau drept av gaupe også funnet tilfeldig, ved bruk av hund, ved observasjon av kråke og ravn, eller ved rapportering fra reineier eller saueeier. Når et kadaver ble funnet, ble andelen som var oppspist av gaupe anslått og habitat- og snøparametre ble notert. Bare kadavre funnet ved regulær sporing på snøføre (ikke funnet på grunn av størrelse og oppdagbarhet) eller ved intensiv leting på gaupas liggeplasser etter at den har gått videre, er tatt med ved beregning av forholdet mellom byttedyrartene. Utnyttelsesgraden ble bare analysert i tilfelle der gaupe hadde forlatt kadaveret og ikke hadde vært forstyrret av menneskelig aktivitet. Overskuddsdreping (Kruuk 1972) ble utelatt fra beregningene.

3.3.3 Resultater

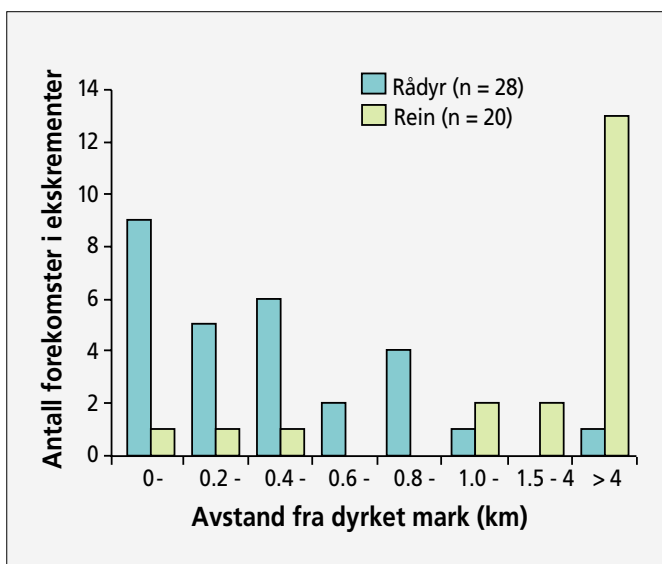
3.3.3.1 Gaupas bruk av habitatsoner

Ved 48 flypeilinger i vinterperioden og 166 i sommerperioden ble det funnet at de 9 gaupene som ble undersøkt oppholdt seg i kulturlandskap (K) i 47% av tilfellene og i utmark (U), som er alt landskap lenger enn 1,5 km fra innmark i 53% (tabell 3.3.1). Av vinterpeilingene var 52% i kulturlandskap, mens 46% av sommerpeilingene var i dette habitatet. Forskjellene mellom habitatene var ikke signifikante.

3.3.3.2 Fordeling av byttedyrarter

Gaupe spiser meget sjelden kadaver av dyr den ikke selv har drept. Bare 1 av 129 kadavre av hjortedyr som gaupe hadde spist på, var med sikkerhet ikke drept av gaupe. Dette gjaldt en 1 år gammel elg med brukket bein. Rester av vegetasjon i gaupeekskrementene utgjorde mindre enn 0,5 % av tørrvekten av materialet.

Totalt ble 131 ekskrementprøver av gaupe innsamlet. Etter at prøver som kunne forårsake feilkilder fordi de var funnet ved kadavre var utelatt, og interkorrelerte observasjoner var slått sammen, var det igjen 82 observasjoner av kvantifiserbar, fordøyd masse (Q) og 108 observasjoner av forekomst. Bare tre ekskrementprøver inneholdt mer enn en observasjon av kvantifiserbar, fordøyd masse. Gjennomsnittlig antall observasjoner av forekomst pr. ekskrementprøve var 1,1 fra vinteren og 1,7 fra sommeren. Forskjellen mellom kulturlandskap og utmark var at rådyr manglet omtrent helt i prøvene fra utmark (figur 3.3.2, tabell 3.3.2). Rådyret utgjorde ca 92% av de identifiserte hjortedyrrestene i gaupeekskrementer fra kulturlandskapet. Andelen rester av hjortedyr var ikke forskjellig mellom de undersøkte habitatene, og de er behandlet samlet ved analyse av forholdet mellom hjortedyr og småvilt i ekskrementmaterialet.



Figur 3.3.2

Gaupeekskrementer som inneholdt rester av rådyr og rein fordelt i forhold til avstand til nærmeste kulturmark. - Distribution of lynx scats containing traces of roe deer or reindeer, respectively, in relation to distance to nearest cultivated field.

Tabell 3.3.2 Byttedyr funnet i gaupe ekskrementer. "Sommer": Snøfri del av året. "Vinter"= Del av året da marka normalt er snødekt. "K"= Innmark eller skog nærmere innmark enn 1.5 km. "U"= Skog eller fjell lenger enn 1.5 km fra innmark. "CF"= Korreksjonsfaktor for transformasjon av tørrvekt av ekskrement til levendevekt av byttedyr. - Prey Items found in non-biased lynx scats. "K" = Areas < 1.5 km from cultivated land. "U" = Remote woodland and sub-alpine areas ≥ 1.5 km from cultivated land. "Vinter" = Season of snowcover. "Sommer" = Snowfree season. "CF" = Correction factor transforming scat dry weight to prey live weight.

Byttedyrarter	Antall forekomster				Kvantifisert del av dietten %-biomasse					
	Vinter		Sommer		Vinter		Sommer		CF	
	K	U	K	U	K	U	K	U		
Rein	5	3	1	3	6	64	18	33	65	
Reinkalv	-	-	0	8	-	-	0	39	45	
Rådyr	24	0	2	1	71	0	31	0	65	
Elg	0	0	1	1	0	0	0	0		
Hjortedyr ubest.	4	2	2	1	10	31	0	0	65	
Hjortedyr totalt	33	5	6	14						
Prosent hjortedyr	(70)	(83)	(40)	(72)	(87)	(94)	(48)	(72)		
Hare	11	1	5	7	11	6	52	14	18	
Smågnagere	1	0	2	4	0	0	0	0	10	
Mår	1	0	0	0	0	0	0	0	15	
Fugler	1	0	2	12	1	0	0	13	19	
Fugleegg	-	-	0	2	-	-	0	0	-	
Total	47	6	15	39	99	100	100	100		
					N=44	N=6	N=6	N=26		

Hjortedyr utgjorde 89% av vinterdietten og 69% av sommerdietten (**tabell 3.3.2** og **3.3.3**). Hvis vi anser små reinkalver (5 - 15 kg) som småvilt, besto sommerdietten av 45% hjortedyr. Hare var viktigste småvilt i gaupas diett. Fugler, som var nest viktigst, utgjorde en større del om sommeren enn om vinteren. Smågnagere hadde liten betydning i sommerdietten, og ble nesten ikke registrert i vintermaterialet.

Rester av sau ble ikke funnet i materialet når ekskrementprøver funnet ved kadavre var utelatt, men mange sauer ble funnet drept av gaupe (**tabell 3.3.4**). Fire av disse ble funnet ved å følge radiomerkede gauper. De fleste gaupedrepte sauene ble funnet av eierne og ved kadaverleting med hund. En radiomerket, ung hunngaue som holdt seg mye i saubeiteområder sommeren 1995, drepte og spiste sau. En voksen hunn ynglet like ved en mindre saueflokk. I alt 14 av de 17 lammene i denne saueflokken forsvant sporløst, og ble trolig drept av gaupa. All sau registrert som drept av gaupe, var lam.

3.3.3.3 Utnyttelse av drepte byttedyr og fordeling av kadavre på habitasjoner

I alt ble 157 kadavre av dyr drept av gaupe funnet mellom januar 1994 og november 1995, 82 ved sporing eller leting på steder der radiomerket gaupe var peilet (**tabell 3.3.4**).

De stedfestede rådyrkadavre ble funnet mindre enn 800 m fra innmark (**figur 3.3.5**), og 56% nærmere enn 20 m fra innmark. Gjennomsnittlig avstand fra rådyrkadaver til innmark var

110 m om vinteren og 290 m om sommeren. De fleste reinskadavrene ble funnet mindre enn 15 km fra nærmeste bebodde sted, men noen ble funnet lengre unna.

3.3.3.4 Utnyttelse av kadavre

Småvilt ble som regel helt oppspist (**tabell 3.3.4**). Større dyr, som rådyr, rein og sau, ble enten helt oppspist, eller bare så vidt rørt (**figur 3.3.6** og **3.3.7**). Graden av utnyttelse var ikke signifikant forskjellig for rådyr og rein. Utnyttelsesgraden av hjortedyrkadavre var større om sommeren (81 %) enn om vinteren (55 %).

Sju rådyrkadavre og to reinkadavre som ble funnet vinterstid, ble i gjennomsnitt påspist i 2,2 dager (Range:0-6 dager). Et rådyr ble vanligvis helt oppspist på 4 dager av en gaupe, og på 2 dager av en familiegruppe (besøkt en gang etter at dyret ble nedlagt). Utnyttelsesgraden av rådyr-kadavre var nær negativt korrelert med snødybden (**tabell 3.3.5**, **figur 3.3.7**). Utnyttelsesgraden av reinkadavre var derimot uavhengig av snødybden. Snøstrukturen kan også ha betydning. Utnyttelsesgraden av hjortedyrkadavre synes negativt korrelert med snøens fasthet.

Det ble registrert tre tilfelle av overskuddsdrøpning, der flere dyr ble drept men lite utnyttet. I to tilfelle gjelder det rådyrgeit med kje som ble drept samtidig, og i et tilfelle drepte en radiomerket gaupe ti lam. Det var bare det dyret som ble drept først som ble spist på.

Tabell 3.3.3 Hjortedyrandel (prosent) av gaupas diett beregnet ut fra ekskrementvekt og observasjonsfrekvens. Andelen er ikke forskjellig mellom soner (kulturmark "K", og Utmark "U") innenfor hver sesong. Konfidensgrenser = 95-prosentilen av 5000 bootstrap estimater. Diff. = Forskjell i hjortedyrandel i dietten mellom "sommer" og "vinter". P-verdiene for årstidsvariasjon er funnet ved randomiseringstest (8000 randomiseringer). - Cervid proportion of lynx diet (%), estimated from scat weight and frequency of occurrence, respectively. The proportions do not differ between the zones, within each season. "K" = Areas < 1.5 km from cultivated land. "U" = Remote woodland and sub-alpine areas ≥ 1.5 km from cultivated land. Summer = season of no snow cover. Winter = season of snow cover. Conf. limits = the 95-percentile of 5000 bootstrap estimates. Diff. = Seasonal difference from summer to winter in percentage cervid proportion of diet. The P-values of the seasonal differences are found by randomization tests (8000 randomizations).

Kvantifisert andel	% -del	Sommer		% -del	Vinter		Diff.	P
		Konfidens grenser	N		Konfidens grenser	N		
"K" -<1.5 km fra innmark	48	0-88	6	87	77-95	44		
"U" ->1.5 km fra innmark	72	52-88	26	94	75-100	6		
Begge soner	69	48-84	32	89	82-95	50	-20	0.028*
Observert frekvens								
"K" -<1.5 km fra innmark	40	13-67	15	70	60-83	47		
"U" ->1.5 km fra innmark	36	21-51	39	83	50-100	6		
Begge soner	39	26-52	54	72	61-83	54	-33	0.001***

3.3.4 Diskusjon

3.3.4.1 Materiale og metoder

Habitater. Delingen av studieområdet i to habitater ble gjort for å kompensere for ujevn fordeling av feltinnsatsen vinters tid, og for å beregne den relative betydningen av rådyr og rein i gaupas diett. Grunnlaget for å definere de to habitater, er fordelingen av gaupeskrementer med rester av rådyr. En stor del av «utmarksonen» har fjellvegetasjon, of fra fly er radiomerkede gauper lokalisert helt inne på snaufjellet. Man kunne derfor ha brukt fjell som et tredje habitat. Vi har imidlertid så få observasjoner fra fjellet at vi fant dette lite hensiktsmessig.

Ved flypeiling er det få feilkilder vedrørende gaupenes fordeling i terrenget. Når man definerer et habitat til 1,5 km fra innmark, vil en radiomerket gaupe som oppholder seg i denne sonen lett bli registrert. Gaupa finner seg gjerne et dagleie i bratt terreng. Den tolererer menneskelig nærvær svært nær dagleiet. En gaupe som jakter på rådyr helt inntil innmarka, vil ofte holde seg i kulturlandskapet også neste dag.

De forskjellige individene har forskjellig tilbud av habitater innenfor sine leveområder, og de har ikke vært peilet like lenge. Vi kan derfor ikke utføre fornuftige statistiske beregninger av habitatbruk hos de enkelte individene, og fordelingen av flypeilinger gir et grovt bilde av gaupenes bruk av de to habitatene. Alle gaupene ble radiomerket i kulturlandskapssoenen. Individuer som har lite av denne sonen innenfor sitt leveområde, slik som gaupe nr 5 (tabell 3.3.1), er forholdsvis vanskelig å fange for radiomerking. Bruken av kulturlandskapssoenen kan derfor være lavere hos gauper flest enn hos de radiomerkede individene.

Materialstørrelse og innsamlingssteder for byttedyrdata.

Begrenset antall dyr er et problem ved undersøkelser av store rovdyr som forekommer i lave tettheter. Videre kan forskjellige individer ha forskjellig byttedyrvalg på grunn av habitat, kjønn, alder, eller spesiell preferanse av andre grunner. For å minimali-

sere slike feilkilder, må undersøkelsen dekke en relativt lang tidsperiode, og konklusjonene må trekkes på bakgrunn av informasjoner om flest mulige individer. Vår undersøkelse dekker en periode på 1 1/2 år. På så kort tid får man oversikt over byttedyrmønsteret hos den studerte populasjonen, men man kan ikke garantere at resultatet er allmenngyldige.

Vår undersøkelse lider i tillegg av ujevn innsamlingsintensitet i forskjellige habitater til forskjellige årstider. Byttedyrmønsteret om sommeren fra utmark er basert på resultater fra en enkelt gaupe, hovedsakelig innsamlet fra et yngleområde på noen få kvadratkilometer der denne gaupa oppholdt seg vår og sommer to år på rad.

Byttedyrmønsteret er i stor grad bygd på opplysninger om hunner. Det er få radiomerkede hanner, og det er mer ressurskrevende å følge hannedyr på grunn av lange og hyppige vandringene. Hannene synes å ta noe mer hjortedyr enn hunnene (Sunde og Kvam 1997), og de utnytter kadavrene dårligere (Jonsson 1983, pers. obs), men vårt materiale er basert på så få individer at statistisk testing av slike kjønnsforskjeller ikke er mulig. Kjønnsforskjellene er under ingen omstendighet store.

Ved studier av ekskrementer vil det ofte være usikkerhet omkring uavhengigheten mellom de ulike prøvene. Man vil ikke kunne få vilkårlig innsamling av ekskrementer fra dyr som vandrer over store områder, og til dels oppholder seg i avsidesliggende og lite tilgjengelig terreng vinterstid. Ekskrementene er ofte blitt funnet i begrensede områder eller i spesielle habitater, enten mange sammen eller etter hverandre langs samme sporløype. Vi mener imidlertid at vi ved restriktiv sammenslåing av ekskrementer som kan høre sammen, har redusert denne feilkilden så langt vi kan. Det er imidlertid vanskelig å få til jevn fordeling av materiale fra hver gaupe og mellom habitater. Selv om vi har prøvd å spre innsamlingsintensiteten, har vi ikke lykkes helt, og framtidige undersøkelser bør spesielt vektlegge innsamling av materiale fra fjerntliggende områder på vinteren, og konsentrere innsatsen mer om sommeren.

Gaupas diett. Ved de metoder som benyttes for å registrere gaupedrepte kadavre, kan man lett overrepresentere store kadavre fordi disse er lettest å finne, og de er registrerbare over lenger tid enn kadavre av små dyr. Ved estimater av byttedyrvalg basert på ekskrementprøver, står man overfor det motsatte problem: Det er lettere å registrere små og sjeldne byttedyrtyper. Dess bredere størrelsesspekter i byttedyrutvalget er, dess er større faren for et skjevt resultat. Ved denne undersøkelsen spenner byttedyrstørrelsen fra orrhøne til voksen rein. Det vil si omtrent en faktor på 100. Konversjonsfaktorer er derfor påkrevet (Sunde et al. 1996). Et bruk av konversjonsfaktorer må man imidlertid passe på at feil i ekskrementanalysen ikke blir lagt til feil ved innsamlingen (Reynolds og Aebischer 1991), mens sikkerhetsestimaterne (**tabell 3.3.3**) bare tar hensyn feil ved til innsamlingen. Det brede størrelsesspekteret og hjortedyrenes tydelige dominans i gaupas diett gjør at denne mulige feilkilden har liten betydning i den foreliggende undersøkelsen.

Forskjellige byttedyr gir forskjellig energiutbytte. Powers et al. (1989) fant at snøskohare ga lavere energiutbytte enn hvithalehjort når den ble fordøyd av en bobcat. Vi kjenner ikke energiinnholdet for de aktuelle bytteartene, og betrakter dem derfor som likeverdige.

3.3.4.2 Matressurser

Uansett habitat er hjortedyr hovedbyttedyr for gaupa både sommer og vinter. Dette er i samsvar med resultater fra andre steder der middels store hjortedyr er tilgjengelige. Det er estimater på mellom 95 og 69 % hjortedyr i dietten til gaupe fra Polen (Jedrzejewski et al. 1993), de sveitsiske Alpene (Breitenmoser & Haller 1987, 1993) og Sverige (Haglund 1966).

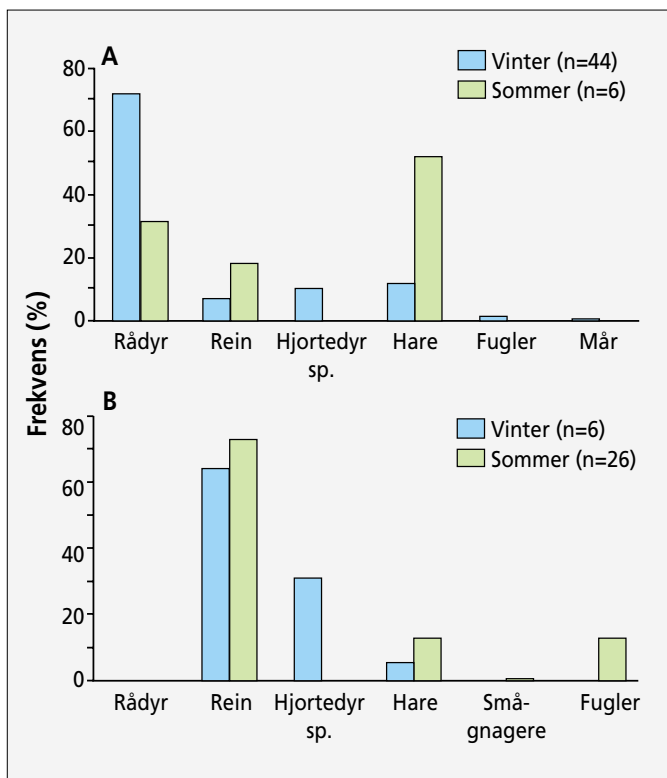
Fordelingen av hjortedyrarter varierer mellom de studerte habitattene. Rådyr er viktigst nær innmark, mens rein er eneste hjortedyret som er drept lenger borte fra innmark (**figur 3.3.2** og **3.3.3**).

Tabell 3.3.4 Antall kadaver drept av gaupe funnet fra januar 1994 til november 1995. De fleste sauer og rein som ikke bar radiosender, er innrapportert fra andre enn prosjektmedarbeiderne. Data om utnyttelse av kadaver omfatter kadavre etter at de er forlatt av gaupa. "Sporet"= Kadavre funnet ved sporing. "Telemetri"= Kadaver funnet ved presis lokalisering av radiomerket gaupe. - Number of carcasses found killed by lynx from January 1994 through November 1995. The major proportion of domestic sheep and reindeer without radio-collar were reported by non-project personel. Carcass utilization data are from carcasses after being left by the lynxes. "Sporet"= Carcass found by snow tracking. "Telemetri"= Carcass found by precise triangulation of the position of the radiocollared lynx.

Art	Tot. Antall kadavre		Målbar m.h.t.størrelse				Kadaverutnyttelse	
	S	V	Sporet		Telemetri		%	N
			S	V	S	V		
Rådyr	24	28	11	22	6	1	72	14
Rein	30	19	1	8	2	2	63	15
Sau	27	-	0	-	4	-	87	13
Hare	4	13	1	12	1	1	97	8
Storfugl	3	1	0	1	3	0	100	3
Orrfugl	1	0	0	0	1	0	100	1
Rype	0	1	0	1	0	0	100	1
Spurvefugler	2	0	0	0	1	0	100	2
Rødrev	2	0	1	0	0	0	38	2
Smågnagere	1	1	0	2	0	0	100	2
Total	94	63	15	45	18	4		

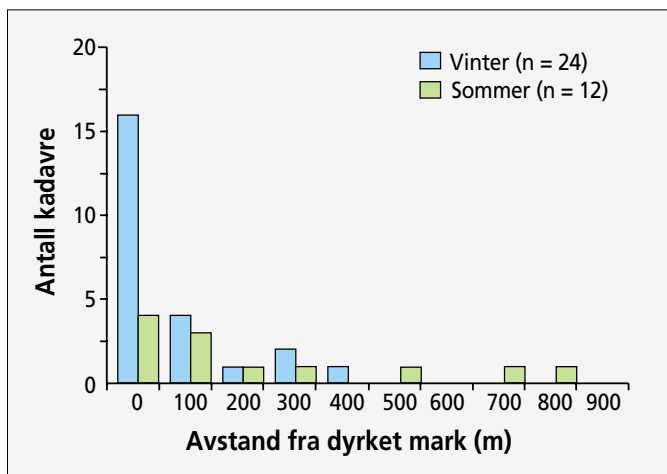
Tabell 3.3.5 Sammenheng (Spearman's rank correlation coefficient) mellom gaupas kadaverutnyttelse og snøforholdene. Bare kadavre man er sikker på var forlatt av gaupa uten forstyrrelse fra folk er tatt med. - Correlation (Spearman's rank correlation coefficient) between carcass utilization by lynx and snow parameters. Only carcasses known to have been left by the lynx without being disturbed by man, are included.

Arter	Snødybde			Snøens hardhet		
	r_s	P	N	r_s	P	N
Rådyr	-0.595	0.054 ns	11	-0.423	0.132ns	14
Rein	0.007	0.983 ns	11	-0.263	0.344 ns	15
Begge	-0.302	0.172 ns	22	-0.360	0.055 ns	29



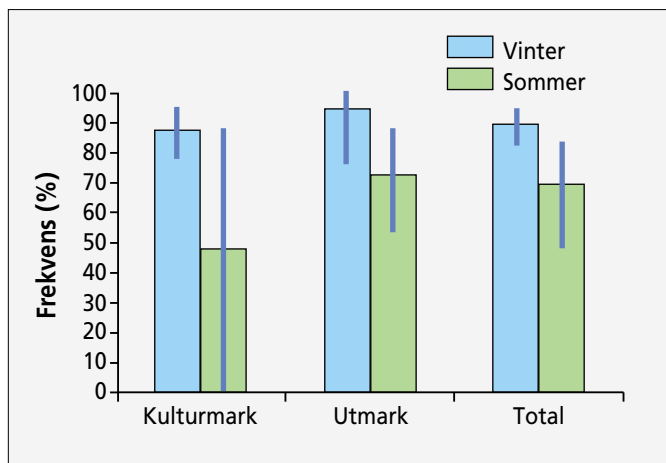
Figur 3.3.3

Konsumert masse fordelt på byttedyrarter om sommeren (snøfri del av året) og om vinteren (del av året med snødekke). A: Innmark og skog nærmere innmark enn 1,5 km. B: Skog og fjell lenger enn 1,5 km fra innmark. For konfidensintervaller for estimatene: Se **tabell 3.3.4**. - Lynx diet proportion quantified in amount ingested body mass in summer (snow free season) and winter (season of snow cover), respectively. A: Farmland and woodland less than 1.5 km from cultivated fields. B: Remote woodland and sub-alpine habitats more than 1.5 km from cultivated fields. For confidence limits of the estimates, see **table 3.3.4**.



Figur 3.3.5

Fordeling av rådyr drept av gaupe i forhold til avstand fra innmark. "Sommer": Snøfri del av året. "Vinter": Del av året da marka normalt er snødekt. - Distribution of lynx killed roe deer in relation to cultivated fields. "Vinter" = Season of permanent snow cover. "Sommer" = Season with no permanent snow cover.



Figur 3.3.4.

Prosentvis andel hjortedyr (rådyr og rein) i gaupas diett. "Kulturmark": Innmark eller skog nærmere innmark enn 1,5 km. "Utmark": Skog eller fjell lenger enn 1,5 km fra innmark. "Sommer": Snøfri del av året. "Vinter": Del av året da marka normalt er snødekt. 95% konfidensintervaller er basert på 5000 bootstrap-estimer. - Relative proportion (mass eaten) of lynx diet made up by cervids (roe deer and reindeer). "Kulturmark" = Land closer than 1.5 km from cultivated fields. "Utmark" = Remote woodland and sub-alpine areas at least 1.5 km from cultivated fields. "Summer" = Snow-free season, "winter" = Snow-covered season. 95 % confidence intervals based on 5000 bootstrap estimates..

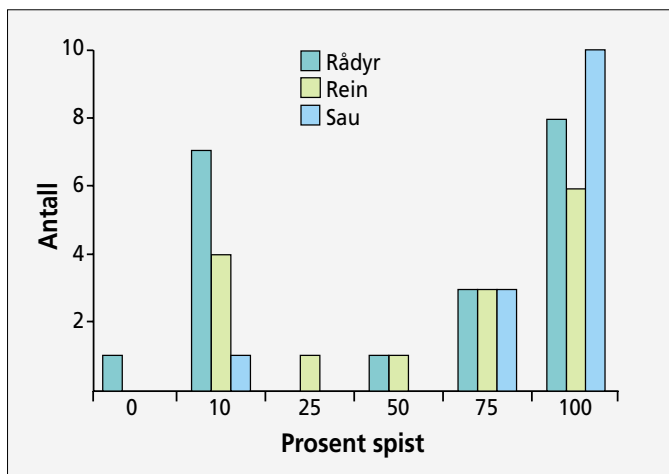
Fordelingen av flypeilinger fra kulturlandskap og utmark tyder på at disse to habitatene har omtrent lik betydning, og de to hjortedyrartene har også omtrent samme betydning som byttedyr. Siden kulturlandskapet bare dekker en liten del av studieområdet, er gjennomsnittlig tetthet av gaupe høyere der enn i resten av området. Tettheten av rådyr i kulturlandskapet er trolig større og mer forutsigbar enn tettheten av rein i utmark.

Det ble ikke funnet årstidsvariasjon i utnyttelse av habitatene. Hvis rådyr virkelig blir tatt sjeldnere i den snøfrie delen av året, slik resultatene tyder på, må andre matressurser, f. eks. småvilt eller sau, utnyttes isteden. Vi har imidlertid ikke her datagrunnlag til å trekke en bastant konklusjon om dette.

3.3.4.3 Utnyttelse av kadavre

Gaupa utnytter ikke alltid fullt ut kadavrene av dyr den dreper. Graden av kadaverutnyttelse er trolig avhengig av tilgjengelighet av andre byttedyr og hvor sulten gaupa er. En utmagret unggaupe som vi fulgte seint på våren, spiste opp alle byttedyrene helt. På den annen side ble kadaverene liggende urørt ved et tilfelle av overskuddsdreping. Ifølge Haglund (1966) er utnyttelsesgraden lav ved overflod av byttedyr. Når store reinflokker befinner seg i nærheten oppfattes det tydeligvis av gaupa som overflod.

Hvis utnyttelse av kadavre kan brukes som indeks på byttedyrtilgjengelighet, er rådyrenes sjanse for å bli tatt av gaupe avhengig av snødybde, mens det ikke er slik for rein. Rådyr er lite



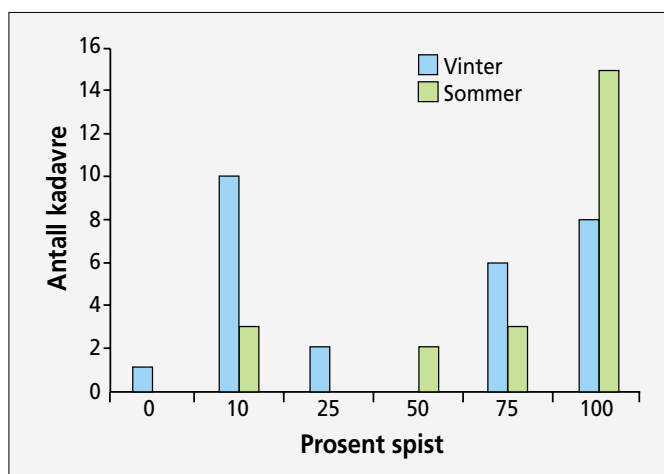
Figur 3.3.6

Utnyttelse av hjortedyrkadavre. Alle sauene er drept om sommeren. Utnyttelsesgraden av rådyr og rein, som blir drept året rundt, er ikke forskjellig (Rand.-test: $P=0.59$). - Utilisation of ungulate carcasses. All sheep are killed during summer. The utilisation of roe deer and reindeer, which are killed year round, do not differ (Rand.- test: $P = 0.59$).

tilpasset å bevege seg og finne mat i dyp snø (Raiby 1968; Cederlund & Liberg 1995). Utnyttelsesgraden av hjortedyr er generelt mindre når snøen er løs. Den er også mindre vinter enn sommer. Dette kan tyde på at det er lettere for gaupa å jakte på hjortedyr om vinteren enn om sommeren. Det er muligens lettere for gaupe å finne rådyr når snøen er dyp fordi rådyrene da er henvist til relativt små arealer nær innmark hvor beiteforholdene er best. Reinens habitatutnyttelse synes lite påvirket av snøforholdene. Den kan likevel være mer utsatt for gaupangrep i dyp snø på grunn av sin større kroppsvekt enn gaupa (jmfør Haglund 1966). Andre faktorer som påvirker gaupas kadaverutnyttelse er nærvær av åtselere (kongjørn, ravn og jerv), eller at kadaveret fryser i vinterkulda.

3.3.4.4 Hvor mange hjortedyr tar ei gaupe?

De radiomerkede gaupene ble bare periodevis peilet kontinuerlig over lang tid, og frekvensen av byttedyrfellinger kan bare estimeres indirekte. Gaupa spiser i gjennomsnitt 2,2 døgn pr. hjortedyrkadaver. Med en ekstra jakt dag imellom, vil en gaupe som har den observerte hjortedyrandelen i dietten, drepe ca 90 hjortedyr pr. år. Hvis man isteden antar at ei gaupe spiser på hvert hjortedyrkadaver i 3,5 døgn, slik Jedzowski et al. (1993) kom fram til i Polen, og ikke har store problemer med å finne og drepe byttedyr, vil den drepe et hjortedyr hver femte dag eller 73 i året hvis den bare lever av hjortedyr. Hvis vi så tar andelen hjortedyr i dietten i betraktning, vil resultatet bli at hver gaupe dreper omtrent 58 hjortedyr pr. år. Utnyttelsen av kadaver er høyere om sommeren enn om vinteren, og frekvensen av drepte byttedyr antakelig noe lavere enn våre høyeste estimater. Det riktige tallet for hvor mange hjortedyr ei gaupe feller årlig vil antakelig ligge mellom 58 og 90 (inkludert sau). I utmarkssonen vil det meste av dette være rein, i kulturlandskap vil det være mye rådyr. Om sommeren tar gaupa også sau. Vi vet ikke hvor stor del av dietten dette utgjør. Overskuddsdrøpning er ikke med i beregningene.



Figur 3.3.7

Gaupas utnyttelse av hjortedyrkadavre (rådyr, rein og sau) om sommeren og om vinteren (Rand.-test: $P = 0.032$). "Sommer": Snøfri del av året. "Vinter": Del av året da marka normalt er snødekt. - Utilisation of ungulate carcasses (Roe deer, rein deer and sheep) by lynx during winter and summer. "Vinter" = Season of permanent snow cover. "Sommer" = Season with no permanent snow cover.

3.3.4.5 Gaupas innvirkning på rådyrstammen

I Øst-Polen anså Jedzowski et al. (1993) at gaupe var ansvarlig for 25% av dødeligheten hos rådyr, mens den i de sveitsiske Alpene tar 6-9% av rådyrene og 2-3% av chamois i området (Breitenmoser & Haller 1987). I Jura- fjellene i Sveits er det funnet at 7% av rådyrene ble tatt av gaupe hvert år (Liberek 1992). I Ilmensky- reservatet i de sørlige Ural- fjellene i Russland, var høyeste registrerte årlig avgang i rådyrbestanden på grunn av gaupas predasjon 9%, mens gjennomsnittet over 35 år var 0,75% (Filonov 1980).

Vi kan ikke gi annet enn et kvalitativt bilde av hvor intens gaupas predasjon på rådyr er, men dataene tyder på at rådyrpredasjonen fra gaupe i Nord-Trøndelag kan være høyere enn i andre undersøkte deler av Europa. Det blir hevdet fra lokalbefolkning en at gaupa til tider kan utrydde små rådyrpopulasjoner i løpet av en vinter. Gaupa kan være en meget effektiv predator når byttedyrene klumper seg sammen (Gossow & Honsig-Erlenburg 1982) og har derfor stor innvirkning på rådyrpopulasjonen, særlig når det er dyp snø og dyrene holder seg nær innmark.

3.3.4.6 Følger av gaupepredasjon på rein

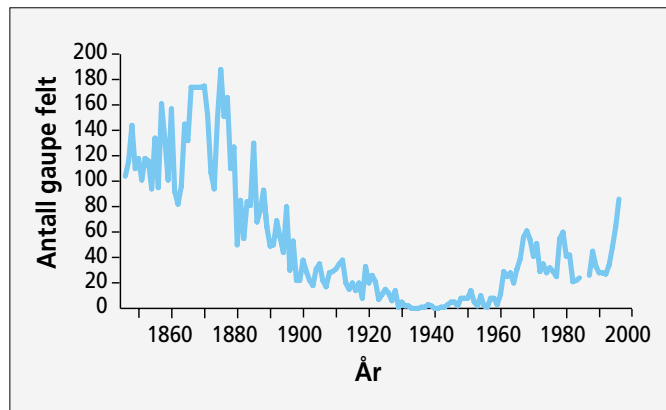
Gaupa gjør hvert år stor skade på rein og sau. Rovdyrskade på rein blir erstattet med kr 1625 for kalv og kr 5125 for voksne simler (1994/95 Direktoratet for Naturforvaltning). Hvis en gaupe tar 58-90 rein, vil dette med en gjennomsnittlig erstatning på kr 2000 pr. dyr, årlig koste samfunnet mellom kr 116 000 og kr 180 000 pr. gaupe som bare tar rein. Totalt innmeldt tap av rein for reindriftsåret 1995/1996 er 4570 rein. Hvis man går ut fra samme fordeling av tapsårsaker som registrert på Høylandet ved hjelp av radiomerket rein i 1995 og 1996 (Kvam et al. 1996), vil tapet av gaupedrept rein være på ca 1735 dyr. Erstatningsverdien av disse dyrene vil være 3,8 mill. kr.. I reindriftsåret 1994/1995 ble det i Nord-Trøndelag utbetalt kr 1,4 mill kr i erstatning for rein drept av gaupe.

3.3.4.7 Har gaupa fordel av mennesket?

Store rovdyr blir ofte forbundet med uberørt villmark. Den gaupefamilien som her er undersøkt, livnærer seg imidlertid for en stor del av sau, tamrein og rådyr i kulturlandskap. Både sau og tamrein er antakelig enkle å ta for gaupa, ikke minst på grunn av menneskets seleksjon som ikke har premiert naturlig anti-predator atferd hos artene (Haglund 1966).

Ulven har gått sterkt tilbake i Skandinavia i løpet av de siste 100 år på grunn av intens jakt (St. meld. Nr. 27 1991-1992, Vaag et al. 1986). Konkurransen fra ulv kan i tidligere tider ha holdt gaupa borte fra snaufjellet. Det er nedskrevet et stort antall rapporter om ulv som dreper gaupe (Hepner & Sludskij 1972), på samme måte som gaupa i Skandinavia nå lokalt desimerer rødrevstammen (Haglund 1966; Bjørvall & Lindström 1984).

Spørsmålet er: Ville gaupefamilien ha vært mindre hvis tilgjengeligheten av bytte ikke hadde vært påvirket av mennesker? I siste halvdel av forrige århundre var antall felte gauper pr år sammenlignbar med dagens tall (skuddpremiestatistikken etter 1846). I Sør-Norge gikk gaupefellingene raskt nedover etter århundreskiftet (**figur 3.3.8**). Dette gjelder alle fylker sør for Saltfjellet, som før ca 1950 var de eneste gaupedistrikter med omfattende tamreindrift, har bestandsutviklingen hos gaupe vært mer stabil (**figur 3.3.9**). Nord-Trøndelag var eneste distriktet med regulær forekomst av gaupe i nedgangsperioden 1930 -1950 (Myrberget 1970; Kvam 1996). På 1800-tallet fantes ikke rådyr i Norge, og elg og hjort forekom i mye lavere antall enn i dag (Statistisk sentralbyrå 1978). I Nord-Trøndelag og Nordland sør for Saltfjellet hadde gaupa tamrein å leve av. Men i resten av landet var det opplagt småvilt, og framfor alt hare, som var hovedbyttedyr, slik det er vanlig i andre områder uten mellomstore hjortedyr (Haglund 1966; Jedrzejewski et al. 1993; Pulliainen 1981). Pulliainen et al. (1995) fant at gauper fra Øst- Finland, hvor gaupefamilien levde utelukkende av småvilt, var i dårligere kondisjon enn gauper fra områder der hjortedyr var tilgjengelig for gaupa. Haglund (1966) fant at gau-

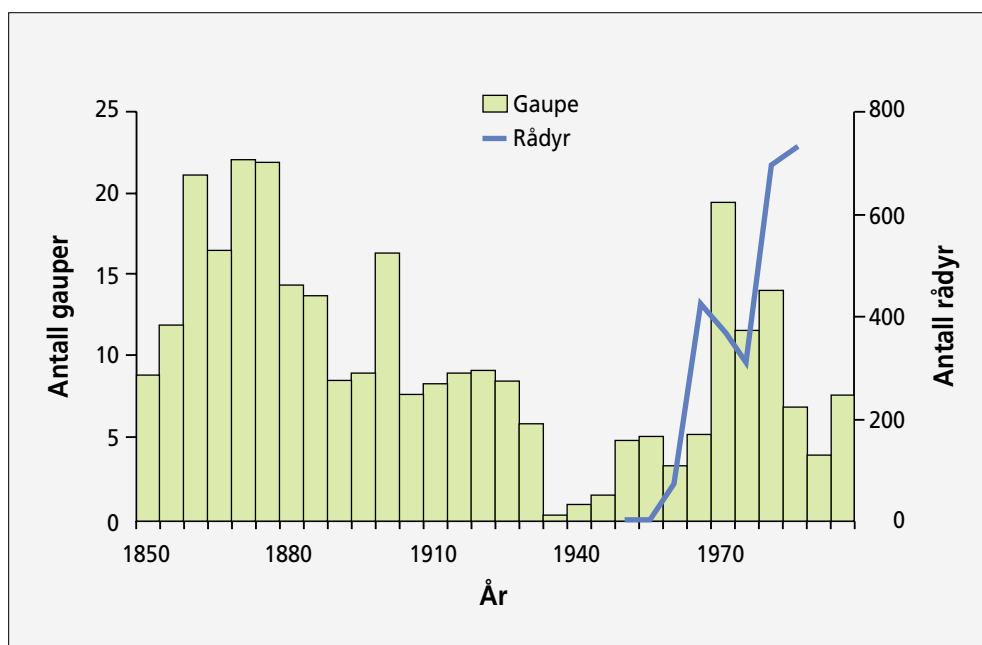


Figur 3.3.8

Jaktstatistikk for gaupe i Norge 1845 - 1996. - Hunting statistics for the European lynx (*Lynx lynx*) in Norway in 1845 -1996.

per i områder uten hjortedyr hadde lav fangstfrekvens pr. dag, og trolig levde på sultegrensen. Han registrerte mye lavere tetthet av gaupe i «småviltområder» enn i områder med hjortedyr.

Tettheten av hare og hønsfugl i Fennoskandia har gått markert ned i dette århundre. Moderne skagbruk er antakelig hovedgrunnen til dette: Granplanteletter inneholder mye større tetthet av smågnagere enn gammelskog (Ims 1991), hvilket gir grunnlag for høyere tettheter av små og mellomstore rovdyr, spesielt rødrev (Lindström 1989). Tettheten av rødrev og småvilt er inverst korrelert når tettheten av rødrev er avhengig av andre faktorer enn mattilgang (Angerbjörn 1989; Danell & Hörnfeldt 1987; Lindström et al. 1994). Mosaikk av granplanteletter av forskjellig alderstrinn ser også ut til å gi mindre skjul for hønsfugler mot predatorer (Andrén & Angelstam 1988, Rolstad & Wegge 1989). Selv om småvilt før i tiden utgjorde hoveddelen av mattilfanget for gaupefamilien over store deler av landet, er småviltbestandene i dag trolig ikke store nok til å holde dagens gaupefamilien med mat.



Figur 3.3.9

Jaktstatistikk for gaupe og rådyr i Nord-Trøndelag fylke 1945 - 1996. - Hunting statistics for lynx and roe deer in Nord-Trøndelag county 1945 - 1996.

Mennesket har forbedret næringsgrunnlaget for gaupa ved å sørge for alternative byttedyr:

- Da gaupestammen begynte å ta seg opp i 1950-årene var rådyret kommet inn som ny byttedyrart. Selv om rådyret er et vilt dyr, er det avhengig av kulturlandskapet for å overleve.
- Reintallet i de nord-samiske reindriftsområdene er mer enn fordoblet siden århundreskiftet (Vaag et al. 1986, Stortingsmelding 35.1996-1997).
- Sauedrift basert på fjellbeite uten tilsyn er en ny driftsform som har vokst fram i den perioden da rovdyrbestandene var ubetydelige som trussel for sauen.
- Ulven er så og si utryddet, slik at gaupa kan utnytte alternative byttedyr og bruke habitater den tidligere ikke kunne utnytte effektivt.

Fra å være en småviltjeger i skyggen av ulven, er gaupa nå, ved siden av mennesket, kommet inn i rollen som topp-predator på små og middels store hjortedyr.

3.3.4.8 Videre undersøkelser

Den undersøkte gaupestammen i Nord-Trøndelag lever i stor utstrekning av tamrein og rådyr. Dette har både økologiske og økonomiske konsekvenser som man må ta i betraktning ved utformingen av erstatningsordninger og forvaltningsplaner.

Økonomiske vurderinger av kostnadene ved å ha rovdyrbestander blir nå tatt i betraktning (Boman 1995), men man har til nå bare hatt et visst oversyn over gaupas økologiske rolle. Innsamling av data omkring gaupas matvaner bør fortsette, både fra kulturlandskap og utmark. Gaupas predasjonsrate på hjortedyr er fremdeles ikke kvantifisert, og artens avhengighet av snøforhold under jakten er heller ikke avklart. I senere undersøkelser bør man legge vekt på gaupas predasjon på små reinkalver tidlig på sommeren. Den canadiske gaupa har vist seg å spille en viktig rolle for overlevelse hos reinkalv på New Foundland (Bergerud 1983).

Fortsatt sporing av gauper med radiosendere vil kunne framskaffe kvantifiserbar kunnskap om gaupenes bruk av terrenget, og derved også hvilke byttmengder gaupa spiser.

Topografi, klima og lange vandringer vanskeliggjør bruk av strømlinjede innsamlingsrutiner. Men mer innsats i kontinuerlig sporing av individer flere dager på rad, kan særlig om vinteren, gi gode muligheter for å beregne predasjonsfrekvensen. Selv om diettsammensetningen ikke varierer særlig mye mellom kjønnene (Sunde et al. 1997), kan det vise seg at hanner og hunner dreper og utnytter bytte forskjellig. Populasjon-økologiske studier av bytteartene er nødvendig for å kunne stadfeste gaupas virkning på disse.

3.4

Gaupas habitatbruk i Namdalen

M. Kjørstad, K. Nybakk, T. Kvam & K. Overskaug

Gaupa er selektiv i sitt habitatbruk om vinteren. Den unngår myrer, innmark, blandingsskog og hogstflater, mens den foretrekker å ferdes langs vei og i områder med godt skjul av vegetasjon, og der det er gunstige snøforhold. Gaupa oppholder seg mest i områder under 200 m over havet.

3.4.1 Innledning

3.4.1.1 Utbredelse og status

Gaupa skiller seg så mye fra andre kattedyr at den er plassert i en egen slekt *Lynx* (Guggisberg 1975). Mye kan tyde på at gaupa ikke helt har tilpasset seg det atlantiske klima i Vest-Europa. Den er ikke spesielt vanlig i kystområder verken i Norge eller ellers i Europa, hvor den var å finne i bronsealderen. Nå finner vi den mest i tilknytning til det nordlige barskogsbelte som går fra Atlanterhavet og østover til Stillehavet og Beringstredet.

Gaupa regnes for å være et typisk skogsdyr, men den er å finne i mange forskjellige habitater (Guggisberg 1975). Den spiser i hovedsak små til mellomstore pattedyr og fugler. Rundt 1930-1940 var gaupa på kanten av utryddelse i Norge, men siden det har bestanden økt over det meste av landet.

3.4.1.2 Jaktteknikk

Gaupa lever solitært (Bailey et al. 1986; Haller & Breitenmoser 1986), i den forstand at flere individer ikke går sammen om å fostre opp unger, jakte eller forsvare seg mot predatorer. Gaupa er en smygjeger (Haglund 1966; Parker et al. 1983; Eisenberg 1989; Jedrzejewski et al. 1993) som de fleste ville kattedyr. Unntaket er geparden (Haglund 1966; Ewer 1973). Gaupa ansees ikke for å være særlig utholdende (Haglund 1966), og er avhengig av å komme så tett innpå byttet som mulig før angrepet settes inn (Parker et al. 1983). Jaktuksessen er negativt korrelert med avstanden til byttet når angrepet settes inn (Matjushkin et al. 1977; Van Orsdol 1984), og Haglund (1966) fant at i 67% av gaupas vellykkede jaktforsøk var jaktavstanden mindre enn 20 meter.

3.4.1.3 Gaupas habitatbruk

Habitatseleksjon. Bevegelige dyr vil velge sitt leveområde (Alcock 1979, Krebs 1985). Graden av samsvar mellom de ideelle habitatkravene og den faktiske habitatbruken kan imidlertid variere (Lack & Venables 1939; Smith 1966; Wiens & Rotenberry 1981). Fleksibiliteten i habitatbruk har sammenheng med at ikke alle faktorer i omgivelsene er like viktige (Hutto 1985). Gode habitater gir muligheter for yngling, furasjering og beskyttelse mot predatorer og vær og vind (Alcock 1979), og sansemessig påvirkning bestemmer valget (Harris 1952). Også psykologiske faktorer kan påvirke et individs valg av habitat, men dette er lite kjent (Wecker 1964; Krebs 1985).

Morfologiske og fysiologiske tilpasninger. Gaupa viser tilpasninger til et liv i snørike områder. Den har store poter og relativt lange bein i forhold til kroppsvekten slik at den lett kan ferdes i områder med mye snø. Gaupa er som kattedyr generelt tilpasset et liv i tilknytning til skog. (Koehler et al. 1979; Parker 1981; Eisenberg 1986; Thompson et al. 1989; Weigl 1993; Murray et al. 1994).

Sosiale faktorerers innvirkning på habitatbruk. Sesongmessige variasjoner i sosial organisering kan føre til forandringer i individers atferd (Owen-Smith 1977; Ellenberg 1978; Erlinge & Sandell 1986). Det ser ut til at den viktigste årsaken til slik sosial omorganisering er skifte i hva som er begrensende ressurs. Hos polygame/promiskuøse arter vil den begrensende ressurs for hannene i parringstida være tilgangen på hunner, mens den ellers vil være mat (Sandell 1989). Man vil derfor forvente en forandring i atferd i parringstida som også gir seg utslag i habitatbruk. Både Haglund (1966) og McCord (1974) diskuterer hvordan sosiale



Foto: Peter Kirkby

interaksjoner kan påvirke gaupas atferd. Mange arter viser stor variasjon i sosial struktur/omorganisering mellom populasjoner og mellom kjønn, men slike variasjoner er ikke funnet hos gaupe.

Skjul. De fleste kattedyrs jaktsuksess avhenger av habitatets skjulmuligheter (Kruuk 1986; Sundquist & Sundquist 1989). Jedrzejewski et al. (1993) beskriver hvordan gaupa drar fordel av tett vegetasjon for å snike seg innpå byttedyr. Det er viktig at skogen har høy dekningsgrad i kronesjiktet eller undervegetasjonen. Flere har funnet at gaupe foretrekker tett skog med høy vertikal dekning (Koehler et al. 1979, Koehler 1990, Parker 1981; Murray et al. 1994). Store, åpne områder som f.eks hogstfelt, unngås (Stephenson 1986; Weigl 1993; Murray et al. 1994).

Topografi. Gaupa velger ofte å bruke spesielle høydesoner i terrenget (Steinset & Krempig 1993; Weigl 1993). Weigl (1993) fant også at sørvendte, bratte (mer enn 30°) og ulendte områder blir preferert. Tilsvarende fant Koehler og Hornocker (1991) at bobcat i Idaho i USA prefererer sørvendte helninger og ulendt terreng om vinteren.

Snøforhold. Snøforholdene er viktige for gaupas jaktsuksess (Haglund 1966). Gaupa prøver å unngå å ferdes hvor det er mye og løs snø (Murray & Boutin 1991). Om vinteren bruker den skogsbilveier, stier, skiløyper og lignende (Haglund 1966; Parker 1981; Murray & Boutin 1991; Jedrzejewski et al. 1993). Dette forklares med at den prøver å redusere synkedybden, og dermed lette bevegelsen i snø. Jedrzejewski et al. (1993) hevder imidlertid at dette gjelder bare når gaupa ikke er på jakt.

3.4.2 Metoder og materiale

3.4.2.1 Innsamling

Gaupas habitatbruk er undersøkt ved å følge gaupespor. Gaupespor ble funnet ved å se etter krysninger langs bilveier, eller ved at lokale personer meldte fra om observerte spor. Sporene ble oftest fulgt i samme retning som gaupa hadde gått (framspor).

Habitatdata ble registrert fortløpende langs gaupesporet; Sporløyper, takseringslinjer, dagleier og gaupedrepte kadaver ble inntegnet på økonomiske kart (Ø.K) i målestokk 1:5000. Ved sporingens start ble de aktuelle habitatparametrene registrert og når disse endret seg, med unntak av høyde over havet, ble det startet på et nytt registreringsintervall. Denne metoden ble utviklet fordi den gjorde det mulig å foreta kontinuerlige registreringer av alle parametrene, og dermed hente inn så mye data som mulig om gaupas habitatbruk.

For å kunne gi et representativt bilde av habitattilbudet ble det registrert like mange kilometer takseringslinjer gjennom studieområdet som det var registrert gaupespor. Helningsretning og høyde over havet ble registrert ut fra sporløypenes plassering i studieområdet. Sporløypene ble forbundet i ytterpunktene, og det ble lagt en bufferson på 1,5 kilometer på utsiden av dette avgrensede området. Det arealet som befant seg innenfor buffersonen var habitattilbudet. Det ble lagt et nett med ruter på 2 x 2 km over det inntegnede området. Høyde over havet ble så avlest der hvor linjene i rutenettet krysset hverandre.

3.4.2.2 Materiale

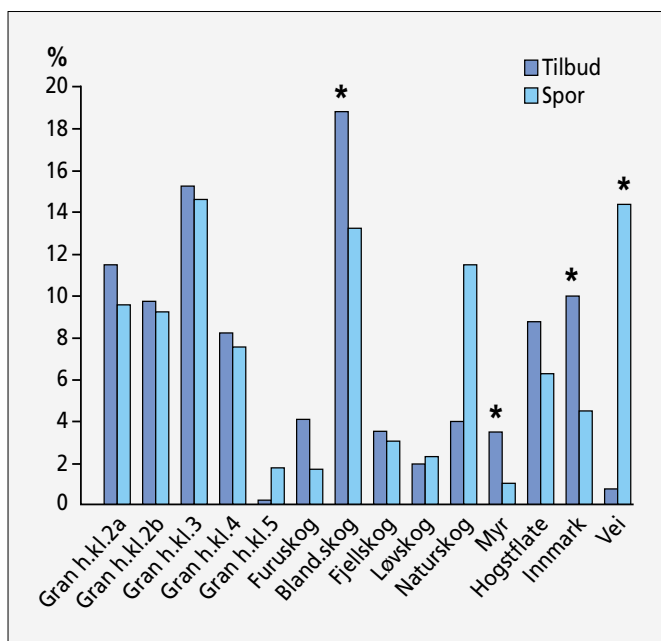
Det ble sporet 51 905 m, fordelt på 21 sporløyper, og gått 48 250 m med takseringslinjer. Disse 21 sporløypene tilhørte mellom 5 og 7 forskjellige gauper. Seks av sporene tilhørte 3 radiomerkede individer. For kartlegging av bruk av høydesoner og helningsretning ble data fra 6 radiomerkede gauper brukt. Alle peileplotene var fra perioden 23 januar til 15 april 1994.

3.4.3 Resultater

3.4.3.1 Markslag og hogstklasser.

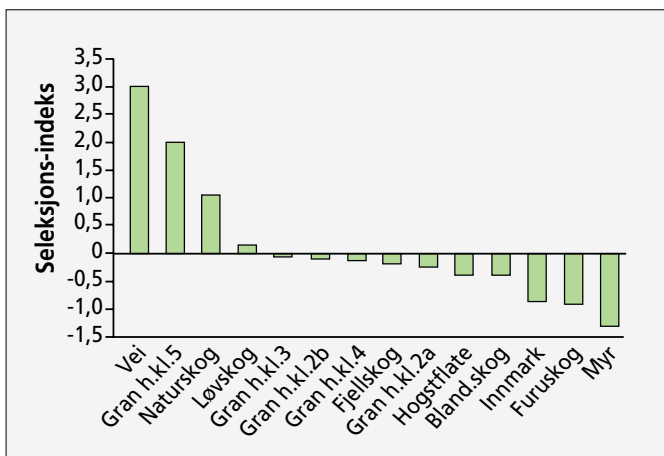
I området, der granskog utgjorde 44,7% av tilbudet (**figur 3.4.1**), viste gaupa selektiv habitatbruk. Den unnvek innmark, hogstflater og blandingsskog, men prefererte vei. Det var en betydelig prosentvis forskjell mellom bruk og tilbud av gran i hogstklasse 5, men materialet var så lite (880 meter/n=3 spor, 120 meter/n=1 takseringslinje) at resultatet kan skyldes tilfeldigheter. Prosentvis er det en betydelig forskjell mellom bruk og tilbud av naturskog, men på grunn av få registreringer er denne forskjellen ikke statistisk signifikant.

Terrenget ble gruppert utfra den prosentvise fordelingen av sporløypene i hvert markslag i forhold til tilbudet (**figur 3.4.2**). Markslag som ble brukt mer enn forventet ut fra tilbudet, har positiv verdi, mens markslag som ble brukt mindre enn forventet, har negativ verdi.



Figur 3.4.1

Gaupas seleksjon av markslag vinteren 1994. De ulike markslagene ble ikke brukt i samsvar med tilgjengeligheten (chi-square: $\chi^2=36,6$; $df=13$; $p<0,001$). * indikerer statistisk signifikant ($p<0,05$) seleksjon eller unnvikelse av markslag. - Lynx habitat selection winter 1994. Habitats were not used according to availability (chi-square: $\chi^2=36,6$; $df=13$; $p<0,001$). * indicate statistical significant ($p<0,05$) preference or avoidance of habitat types.



Figur 3.4.2

Seleksjonsverdier for de forskjellige markslagene brukt av gaupe vinteren 1994. Verdiene er funnet ved å ta den naturlige logaritmen (\ln) av forholdet mellom prosentvis bruk og tilgjengelighet. Positiv verdi angir preferanse mens negativ verdi angir unnvikelse. - Preference indexes for habitat types used by lynx during the winter 1994 estimated as the natural logarithm (\ln) of per cent use divided by availability. Positive values indicate preference, and negative values indicate avoidance.

3.4.3.2 Vertikal dekningsgrad og horisontalsikt

Gjennomsnittlig vertikal dekningsgrad (skjul ovenfra) i sporløypene var ca. 30%, mens den i takseringslinjene var ca. 22%. Myr, hogstflate, innmark, vei, fjellskog og furuskog var de mest åpne habitatene. Granskogen ble tettere med alderen.

Den gjennomsnittlige horisontalsikten (sikt langs bakken) i sporløypene var ca. 20 m, mens den var ca. 30 m langs takseringslinjene. I gran-, blandings- og naturskog var horisontalsikten dårligst. Der var forskjellen i sikt mellom sporløyper og takseringslinjer liten. I løvskog var horisontalsikten bedre i sporløypene enn langs takseringslinjene, mens det i naturskog og blandingskog var liten forskjell. De resterende markslagene følger den generelle trenden med dårligere horisontalsikt i sporløypene.

Den vertikale dekningsgraden var høyere og horisontalsikten dårligere langs gaupesporene enn langs takseringslinjene. Det var negativ sammenheng mellom vertikal dekningsgrad og horisontalsikt.

Det var negativ sammenheng mellom preferanse for markslag og horisontalsikt, en effekt som ble forsterket når vi kontrollerte for snødybde og -konsistens. Dette tyder på at horisontalsikt er viktig for gaupa. Sammenhengen mellom vertikal dekningsgrad og preferanse for markslag var svakere.

3.4.3.3 Høyde over havet

Gaupesporene fordelte seg mellom 5 og 340 meter over havet, mens høydeforskjellene i undersøkelsesområdet var 0-761 meter over havet. De fleste registreringene (85%) ble gjort innenfor høydeklassene 0-99 og 100-199 m over havet (figur 3.4.3), mens høydeklassene 100-199 og 200-299 representerte over 50% av tilbudet i området. Gaupa foretrakk områdene under 200 m over havet (tabell 3.4.1).

3.4.3.4 Snøforhold

Snøkonsistensen var hardere langs sporløypene enn langs takseringslinjene. Til tross for at snøen var generelt hard i den undersøkte blandingskog, var det stor forskjell mellom sporløypene og takseringslinjene. Vår analyse viste at dette ikke kunne skyldes måten materialet ble innsamlet på. Det var ingen sammenheng mellom preferanse for markslag og snøkonsistens.

Gjennomsnittlig snødybde i sporløypene var mellom 40 og 80 cm, mens den var mellom 60 og 100 cm langs takseringslinjene. Blandingskog og vei skilte seg tydelig ut. Det var klart mest snø i takseringslinjene i blandingskog, mens det var relativt lite snø i sporløypene. Det var minst snø på vei.

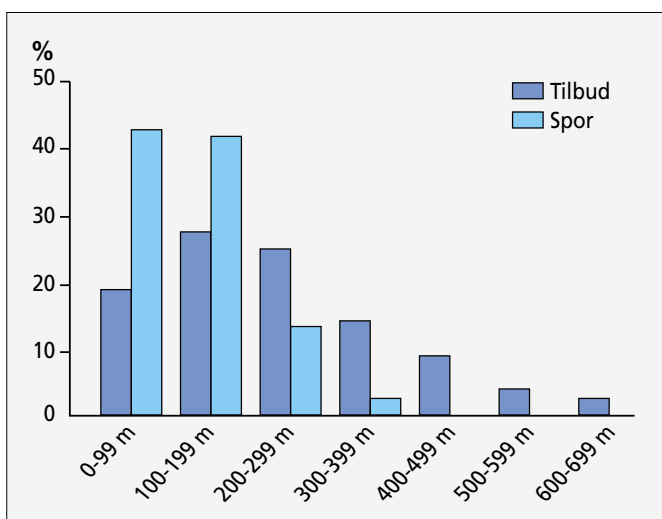
På myr og i fjellskog var det noe mer snø i sporløypene enn i takseringslinjene. I granskog var det mindre snø i de høyeste hogstklassene. Det var for eksempel ca 30 cm mindre snø i hogstklasse 4 enn i hogstklasse 2a, og det var generelt mindre snø i sporløypene enn i takseringslinjene.

Snødybden var ikke statistisk signifikant forskjellig mellom takseringslinjene og sporløypene, men det var tendens til mindre snø med økende preferanse for markslag. En korrelasjonsanalyse viste at det ikke var noen sammenheng mellom snødybde og vertikal dekningsgrad. For å undersøke om vegetasjonsdekket påvirket resultatene ble det kontrollert for horisontalsikt og vertikal dekningsgrad. Sammenhengen mellom snødybde og preferanse for markslag ble da sterkere og statistisk signifikant. Dette tyder på at vegetasjonsdekket kan skjule noe av sammenhengen.

3.4.4 Diskusjon

3.4.4.1 Gaupas seleksjon av markslag

Gaupa bruker habitatet selektivt i samsvar med tidligere undersøkelser (McCord 1974; Parker 1981; Parker et al. 1983; Rolley & Warde 1985; Litvaitis et al. 1986; Thompson et al. 1989; Weigl 1993). Den viste ingen klar preferanse av skogshabitatene, men



Figur 3.4.3

Prosentvis bruk av de ulike høydesonene i studieområdet sett i relasjon til tilbudet. - Per cent usage of elevation zones in relation to availability.

Tabell 3.4.1 Sporregistreringer av gaupe fordelt på høydesoner. ^{a)} Forventet andel registreringer i hver høydesone, (hvis bruken fordeles i samsvar med tilbudet). ^{b)} Regnet ut ved å multiplisere andel p_{io} med n ($0,185 \times 84 = 16$). ^{c)} p_i representerer den teoretiske andel av registreringer og er sammenlignet med korresponderende p_{io} for å bestemme om 0-hypotesen skal forkastes eller ikke. - Tracking of lynx distributed by elevation zones.

Høyde-soner (m)	Tilbud	Forventet andel ^a av tilbud (p_{io})	Antall registreringer	Forventet ^b antall registreringer	Andel obs. hver klasse (p_i)	95% konfidens-intervall på andel av reg. (p_i) ^c
0-99	38	0,185	36	16	0,429	$0,308 < p_i < 0,550$
100-199	56	0,273	35	23	0,417	$0,282 < p_i < 0,552$
200-299	51	0,249	11	21	0,131	$0,043 < p_i < 0,219$
>300	60	0,293	2	24	0,024	$0,000 < p_i < 0,057$
Total	205		84	84		

den unnvek myr, innmark, hogstflater og blandingsskog. Dette stemmer godt overens med tidligere studier (Koehler et al. 1979; Thompson et al. 1989; Koehler 1990; Murray et al. 1994).

Hos canadisk gaupe er blandingsskog det minst prefererte markslaget om vinteren (Parker 1981), selv om snøskohare, som var det viktigste byttedyret, hadde høyest tetthet der. I denne undersøkelsen er bare innmark, furuskog og myr mindre preferert enn blandingsskog. Men til forskjell fra Parker (1981) er sporfrekvensen av byttedyr ikke spesielt høy i blandingsskog. I blandingsskog, som hadde størst gjennomsnittlig snødybde, var snødybden mye mindre langs sporløypene enn langs takseringslinjene. Snøen var generelt hard i blandingsskog.

Snøforholdene har betydning for gaupas veivalg (Murray & Boutin 1991). I denne undersøkelsen synes snødybden å ha større betydning for hvor gaupa går enn snøkonsistensen. Den store snødybden kan være forklaringen på at gaupa unnviker blandingsskog. Forskjellen i snødybde mellom sporløypene og takseringslinjene i blandingsskog, og det faktum at gaupa går der hvor snøens bæreevne er dårligst, kan også tolkes slik at snødybden er viktigere for gaupa enn snøkonsistensen. Parker (1981) gir ingen forklaring på hvorfor canadisk gaupe unnviker blandingsskog, selv om han diskuterer muligheten for at enkelte habitater kan bli unngått fordi de passer dårlig til gaupas jakt- og vandringmønster. Men denne forklaringen tyder på at gaupa unnviker blandingsskog på grunn av mye snø.

Gaupe foretrekker å ferdes langs vei om vinteren. Det er lite og hard snø langs veiene, slik at det er lett å forflytte seg der. Også Murray & Boutin (1991) hevder at gaupa bruker veier fordi synkedybden er liten, og at det er energisparende. Tilsvarende konklusjon har McCord (1974) trukket i en studie av bobcat i Massachusetts, USA. Det er lite som tyder på at vei er gunstig med hensyn på byttedyr, skjul eller andre faktorer som kunne vært med på å forklare preferansen for markslaget.

Naturskog kjennetegnes ved trær av flere typer og størrelser, og finnes oftest på lite produktiv mark i ulendt og bratt terreng. På folkemunne blir naturskog ofte beskrevet å være «gaupeland». Koehler & Hornocker (1991) og Weigl (1993) beskriver at canadisk gaupe prefererer bratt og ulendt terreng. Også denne undersøkelsen tyder på at naturskog foretrekkes i områder der denne marktypen finnes, men på grunn av få registreringer er

denne preferansen ikke statistisk signifikant. I 43% av sporene er ikke naturskog registrert.

Helningsgraden i naturskog er i gjennomsnitt over 20°, og er den bratteste terrenntypen i undersøkelsen. Selv om sporløypene ligger i noe slakere terreng enn takseringslinjene, er nok dette et metodisk problem mer enn en tendens til at området generelt er brattere enn sporløypene. Gaupa går ofte i nærheten av skrenter og bergsider, slik at takseringslinjene, som legges 90° på sporløypene, kan bli brattere enn områdets generelle helningsgrad. I naturskog er horisontalsikten og snødybden liten. Også dette er viktige parametre for gaupas veivalg, og kan dermed være forklaringen på gaupas preferanse for denne terrenntypen.

Det er liten forskjell mellom bruk og tilbud av de øvrige markslagene. Forskjellen i granskog hogstklasse 5 og furuskog kan skyldes tilfeldigheter fordi det er få registreringer i disse markslagene. Flere forfattere beskriver seleksjon av bestemte skogtyper (McCord 1974; Parker 1981; Parker et al. 1983; Litvaitis et al. 1986; Thompson et al. 1989; Weigl 1993). Vi fant ingen statistisk signifikant preferanse for noen skogtyper, men det var i tillegg til naturskog, en svak preferanse for løvskog. Tettheten av rådyr var høy i løvskog, og rådyr regnes for å være et av de viktigste byttedyrene for norsk gaupe (Birkeland & Myrberget 1980; Kvam & Skagen 1990). Vi kan ikke finne andre forhold som skulle tilsi at gaupe prefererer løvskog.

Sytti prosent av sporløypene er gått i gaupas brunsttid, som er fra februar til april (Kvam 1990). Dette kan ha påvirket resultatene. Kjønnsmodne gauper vil i denne perioden være opptatt av å finne maker. Vårt materiale er imidlertid for lite til at vi med noen sikkerhet kan teste eventuelle forskjeller i habitatbruk i og utenom parringstiden. Erlinge & Sandell (1986) diskuterer hvordan sosiale interaksjoner kan påvirke individers atferd, men vi kjenner ikke til noen studier av gaupe som tar for seg eventuelle endringer i habitatbruk på grunn av sosiale interaksjoner i parringstiden.

3.4.4.2 Vertikal dekningsgrad og horisontal sikt

Gaupe foretrekker tett skog (Koehler et al. 1979; Parker 1981; Koehler 1990; Weigl 1993; Murray et al. 1994). Dette vises ved at den vertikale dekningsgraden er høyere og horisontalsikten lavere langs gaupesporene enn langs takseringslinjene. Videre er det en reduksjon i horisontalsikt med økende preferanse for

markslag. Den mest sannsynlige forklaringen på dette er at horisontalsikten har avgjørende betydning for gaupas jaktsuksess.

Gaupas morfologiske og fysiologiske tilpasninger til et liv i kalde strøk kan være en forklaring at vertikal dekningsgrad ikke synes å ha så stor betydning for gaupas energibudsjett. Casey et al. (1979) finner i sitt studie av arktiske pattedyr at den canadiske gaupa ikke øker energiforbruket og holder seg termonøytral helt ned til -30° C. Betydningen av å oppholde seg i områder hvor den vertikale dekningsgraden er høy og utstrålingen liten blir da marginal selv ved meget lave temperaturer. Forhold som snøkonsistens og snødybde får da større betydning for energibudsjettet.

Gaupas preferanse for høy vertikal dekningsgrad kunne skyldes at det var mindre snø og lettere å gå i tett enn glissen skog om vinteren. En partiell korrelasjonsanalyse viste imidlertid at det ikke var noen klar sammenheng mellom vertikal dekningsgrad og snødybde. Dette tolker vi som at gaupa går der hvor det er tettest av andre årsaker enn lite snø.

Gaupas preferanse for liten horisontalsikt skyldes antakelig at den forsøker å unngå å bli oppdaget av byttedyr. Parker et al. (1983) fant at gaupas jaktsuksess var mer avhengig av habitatets mulighet for å gi dekning enn av tettheten av byttedyr, og også Jedrzejewski et al. (1993) påpeker hvor viktig tett vegetasjon er for gaupas jaktsuksess.

Hvis det er slik at gaupa prefererer å gå der hvor det er tettest fordi den forsøker å optimalisere jaktsuksessen, bør horisontalsikt være viktigere enn vertikal dekningsgrad, fordi de fleste av gaupas byttedyr befinner seg på bakken. Hvis vertikal dekningsgrad skulle være viktig, måtte det være for å unngå å bli oppdaget fra luften av fugler som kunne varsle om dens tilstedeværelse. For å undersøke om snøforholdene påvirket resultatene, kontrollerte vi for snødybde og snøkonsistens ved partiell korrelasjonsanalyse. Analysen viste at sammenhengen mellom horisontalsikt og preferanse for markslag da ble sterkere. Det tyder på at noe av sammenhengen er blitt skjult av snøforholdene. Sammenhengen mellom vertikal dekningsgrad og preferanse for markslag ble svakere. Det siste tyder på at snøforholdene er den egentlige årsaken til sammenhengen, og at vertikal dekningsgrad ikke er avgjørende for gaupas seleksjon av markslag. Denne sammenhengen skyldes antakelig at vertikal dekning og horisontal sikt i stor grad henger sammen.

3.4.4.3 Høyde over havet

Gaupa holdt seg hovedsakelig i områder 0-199 m over havet, og unngikk mer høyereliggende områder. Steinsset & Krempig (1993) og Weigl (1993) fant også at gaupe valgte spesielle høydesoner. Dette skyldes at den holder seg i skogsområder. Den klimatiske skoggrensen i studieområdet begynner ved 450 m over havet, og rådyr, hare og skogshøns som er de viktigste byttedyrartene, er alle tilknyttet skogsområder. Dette sammen med gaupas preferanse for lav horisontalsikt kan forklare gaupas preferanse for lavere høydesoner i terrenget.

3.4.4.4 Snøforhold

Snøkonsistensen er hardere langs sporløypene enn langs takse-

ringslinjene, og det er negativ korrelasjon mellom snødybde og preferanse for markslag. Dette viser at snøforholdene er viktige for hvor gaupa velger å gå, og stemmer overens med Murray & Boutins (1991) funn. De rapporterte at det er mindre og hardere snø der hvor canadisk gaupe går enn i terrenget ellers. Våre resultater tyder imidlertid på at snødybden er viktigere enn snøkonsistensen. Dette fordi preferansen for markslag øker med minkende snødybde, mens det ikke er sammenheng mellom snøkonsistens og preferanse for markslag. Murray & Boutin (1991) forklarte snøforholdenes betydning for canadisk gaupe med at den søker å redusere synkedybden. De fant at snødybden ikke har noen innvirkning på synkedybden, men at snøkonsistensen er avgjørende. Den euroasiatiske gaupa er imidlertid betydelig mye større enn canadisk gaupe (Haglund 1966; Stephenson 1986), og det er derfor mulig at snødybden har betydning for synkedybden til den eurasiatiske gaupa.

Preferansen for «gode» snøforhold skyldes etter våre resultater å dømme energisparende atferd. Dette fordi det ikke er noen sammenheng mellom snøforhold og sporfrekvens av potensielle byttedyr langs gaupesporene. En alternativ forklaring kunne være at «preferansen» for lite og hard snø er en sekundær effekt av at den jakter på byttedyr som prefererer steder med lite og hard snø. Dette stemmer imidlertid ikke med at gaupa mest av alt foretrakk å bevege seg langs vei. Vei er ikke viktig med hensyn på jakt. Preferansen for vei kan heller ikke forklares med gode skjulmuligheter, både vertikal- og horisontal dekningsgrad er liten langs veiene

Flere tidligere studier av gaupe beskriver også en preferanse for veier, stier o.l. (Haglund 1966; Parker 1981; Murray & Boutin 1991; Jedrzejewski et al. 1993), og også her konkluderes det med at dette gjøres for å redusere synkedybden og dermed spare energi. Også ulv har en tendens til å benytte veier om vinteren, hvilket Wikan & Mysterud (1982) forklarer med lettere fremkommelighet. Jedrzejewski et al. (1993) mener at veier kun blir fulgt når gaupa ikke er på jakt, altså et veier kun brukes til forflytning. Vi fant at veier ofte blir fulgt over lange strekninger, slik at våre data kan sies å gi støtte til dette synet.

3.4.5 Konklusjon

Gaupa er selektiv i sitt valg av leveområde om vinteren. Det var i Indre Namdalen tendens til at naturskog og løvskog ble preferert, men vei var det eneste markslaget det var statistisk signifikant preferanse for. Gaupa unnviker myr, innmark, blandingskog og hogstfelt.

Undersøkelsen viser at horisontalsikt var meget viktig for gaupas habitatbruk om vinteren, sannsynligvis fordi den har stor betydning for gaupas jaktsuksess. Den vertikale dekningsgraden er mindre viktig for gaupas habitatvalg.

Gaupa bruker mest lavereliggende skogsområder 0-199 m over havet. Gaupa optimaliserer sitt energibudsjett ved å forflytte seg i områder med gunstige snøforhold. Snødybden viste seg å være spesielt viktig. Resultatene ga ingen støtte for at vertikal dekningsgrad har betydning for gaupas energibudsjett.

3.5

Tap av rein i et rovdyrområde

O. Kjelvik, K. Nybakk, T. Kvam, K. Overskaug,
O.J. Sørensen & P. Sunde.

Denne undersøkelsen av dødelighet hos tamrein ved hjelp av dødssendere, er det første av sitt slag i Norge. Det kan være vanskelig å finne kadaver, spesielt på sommeren. Derfor er det viktig med bruk av dødssendere for å kunne finne igjen flest mulig døde rein så tidlig at det er mulig å bestemme dødsårsaken. 709 rein ble ved denne undersøkelsen utstyrt med dødssendere som fungerer slik at når dyret har ligget fullstendig i ro i over 2 timer, aktiveres et radiosignal fra senderen som er festet i et halsband. Ved hjelp av peileutstyr er det da mulig å lete seg fram til det døde dyret.

3.5.1 Innledning

Gjennom 1980- og 1990- årene har tapene av rein i Norge økt uten at man har hatt sikker kunnskap om dødsårsakene. Dette er et problem i forhold til de dokumentasjonskrav som er nødvendig for å få erstatning for rovdyrskader. Dagens tall for tap av rein i Norge er i hovedsak basert på erstatningssøknader for rovdyrskade på rein. Det årlige tapet i Nord-Trøndelag økte fra under 2000 rein i 1991 til over 4500 rein i 1996. I samme periode har reintallet ligget mellom 12 500 og 14 700 dyr.

Kalvedødeligheten kan være stor i mange reinflokker, og predasjon kan utgjøre hoveddelen av tapet (Miller & Broughton 1974, Bergerud 1980, Filonov 1980, Page 1985, Bergerud & Elliot 1986, Miller m.fl. 1988, Hearn & Luttich 1989, Bjärvall m.fl. 1990, Mahoney m.fl. 1990, Whitten m.fl. 1992, Adams m.fl. 1995). Fra Canada er det kjent at caribouflokker kan tape opp til 50 % av kalvene i de seks første månedene etter fødselen (Bergerud 1980). Sykdom og ulykker kan imidlertid også forårsake store reintap. Omfanget av tapene varierer mellom år og områder, variasjon i predatoritet, beiteforhold og klima kan være årsaker til dette.

Mange predator foretrekker umodne framfor kjønnsmodne byttedyr (Kruuk 1972, Schaller 1972, Fitz Gibbon & Fanshave 1989). Dette reduserer byttedyrrekrutteringen og selekterer for rask vekst hos kalvene. Hos hjortedyr er det ofte et U-formet dødelighetsmønster med høy dødelighet hos unge og gamle dyr, og lavere dødelighet i midlere aldersgrupper (Caughley 1966, Miller & Zammuto 1983, Fowler 1987).

Hanner er ofte mer predasjonsutsatt en hunner (Robinette m.fl. 1957, Estes & Goddard 1967, Hornocker 1970, Kruuk 1972, Shaller 1972). Dette kan være fordi hannene opptrer mer på egen hånd eller er i dårligere kondisjon enn hunnene etter paringstida (Hornocker 1970). Robinette m.fl. (1957) foreslo at hanner er mer utsatt for predasjon fordi de er mindre årvåkne og holder seg mer i ytterkanten av flokkene. Dette kan i så fall

skyldes at de kan fokusere på konkurrenter eller potensielle byttemaker, at de kan bli tvunget ut av flokken av dominante individer, eller at de kan forlate flokken frivillig for å søke etter bedre ernæringsforhold (Clutton-Brock 1982).

Rovdyr kan forventes å selektere på svake, lette dyr, spesielt hos de byttearter som er så mye større enn rovdiret at det har vanskeligheter med å drepe byttet (Temple 1987). Fra predasjonsstudier over hele verden rapporteres det at rovdyr som tiger, løver, hyener, ulv, puma og gepard gjerne selekterer på svake individer når de angriper individer fra en bytteart som er relativt vanskelig å jakte på og drepe (Schaller 1967, 1972, Kruuk 1972, Mech 1970, Hornocker 1970, Eaton 1974). Fra de samme studiene rapporteres det om at de samme rovdirene ikke selekterer på svake individer når byttearten er relativt lett å drepe.

Predatorer har ulike predasjonsmønstre. Snikjegere bruker overraskelsesangrep og jaktuksessen avtar med hvor lenge byttet må jages (FitzGibbon 1988). En jagende predator, derimot,



Foto: Karl Brøndbo

baserer seg mer på utholdenhet og jaktsuksessen avtar ikke så fort med jakt-tiden som hos snikende predatorer. Gaupe er en lite utholdende snikjeger som er avhengig av å overraske byttet (Saunders 1963, Haglund 1966). Den søker å avlive byttet etter en kort jakt, ofte med et strupebitt. Jerv er en jagende predator, men også en åtseleter (Haglund 1966, Bjärvall m.fl. 1978, Landa m.fl. 1997). Jerven kan leve godt i områder med mye gaupe fordi gaupa ofte unnlater å ete hele byttet. Som jeger forsøker jerven å komme opp på ryggen av byttet og avlive det med nakkebitt. Det hender også at den biter seg fast i ryggen, i framføttene eller hodet til byttet (Haglund 1966, Myrberget m.fl. 1969).

For bedre å kunne kvantifisere tap av rein på beite og for å bestemme av hvilke årsaker reinen døde, ble NINAs tapsprosjekt på rein oppstartet på Høylandet i desember 1994. Det ble også lagt vekt på å belyse betydningen av faktorene alder, kjønn, vekt, kondisjon og farge for reinens overlevelsessjanser.

3.5.2 Materiale og metoder

3.5.2.1 Området

Studieområdet ligger i nord-vestre deler av Nord-Trøndelag mellom 64°35'-65°00' N og 12°00'-13°00' Ø. Undersøkelsen har foregått i Åarjel-Njaarke (Vestre Namdal) reinbeitedistrikt, med feltbase på Høylandet (Figur 3.5.1). Vinteren 1995-1996 kom den første snøen 1. november ved 400 m o. h., men det var snøsmelting i perioder ved kysten gjennom både november og desember. Ved 800 m o.h. kom snøen i oktober og lå til mai. Granitt og gneis er dominerende bergarter, med innslag av kalkstein, gabbro og fylitt (Sigmond m.fl. 1994). Terrenget går fra havnivå og opp til 1160 m o.h. Ved kysten ligger skoggrensa 300-400 m o.h., mens den er 400-500 m o.h. i indre deler av området. Vegetasjonen er dominert av barskog av varierende alder. Det er stor skogbruksaktivitet i området. Lendet er kupert med djupe, vanskelig kryssbare tverrdaler. Bjørkebeltet mangler for det meste. I det subalpine beltet er det noe furumark med

lyng og lav. I små holt mellom sigevassmyrer forekommer gran helt opp til snaufjellet (Lyftingsmo 1974).

3.5.2.2 Rovdyr

Studieområdet har faste bestander av gaupe, jerv og kongeørn. I forhold til tidligere tider har bestanden av potensielle reinpredatorer som bjørn og ulv vært lav de siste tiårene. Det er ikke dokumentert bjørnedrept rein ved undersøkelsen, men bjørn besøker sporadisk området. Gaupe er den rovdryarten som er mest utbredt i Nord-Trøndelag. Gaupefamilien er estimert til å omfatte ca 120 dyr i hele Nord-Trøndelag i 1996 (Kvam 1996). Jervfamilien i fylket ble i 1992 vurdert til minimum 20 dyr (Kjartan Knudsen, pers. medd.). Kongeørn er utbredt over hele Nord-Trøndelag, men med størst tetthet i indre strøk. I 1996 ble bestanden vurdert til å omfatte ca. 35 hekkende par i hele fylket (Kjartan Knudsen, pers. medd.). Største minimum antall bjørner som benytter areal i Nord-Trøndelag ble i 1994 vurdert til 12 dyr med kjerneområder i Lierne og Snåsa (Kjartan Knudsen, pers.medd.). Ulv ble sist med sikkerhet observert i Nord-Trøndelag fylke i mai 1996 (Kjartan Knudsen, pers. medd.).

3.5.2.3 Materiale

Materialet som inngår i denne undersøkelsen er innsamlet i perioden 15. april 1995-15. april 1996. 709 rein av en flokk på ca. 1300 ble i perioden utstyrt med dødelighetssendere fordelt på 6 forskjellige frekvenser. Av 709 radiomerka rein var 235 voksne (> 2 år), 54 ungdyr (1 åringer), 323 kalver og 97 med ukjent alder (tabell 3.5.1). Fra 15. april 1995-15. april 1996 var disse dyra til sammen ute i 152615 reindøgn (med ett reindøgn menes det at 1 rein har gått med dødelighetssender i ett døgn) (tabell 3.5.2).

I samband med slakting og overflytting til vinterbeite i desember 1994, ble de første reinene merket med nummererte øremerker av plast. Samtlige undersøkte rein ble også veid, alders og kjønnsbestemt. Den 15. april 1995 ble rein for første gang utstyrt med dødelighetssendere. Kalvene ble først radiomerket 6. august 1995. For å holde prøvestørrelsen mest mulig lik gjennom



Figur 3.5.1

Oversikt over studieområdet. - Study area.

Tabell 3.5.1 Oversikt over antall radiomerket rein og antallet rein i den undersøkte flokken fordelt på kjønn og alder. Antallet rein i flokken står i parentes. Tallene for antall rein i flokken er hentet fra årsmeldinga til Reindrifftsforvaltningen Nord-Trøndelag for året 1995-1996. Antallet kalv i flokken er beregnet til like etter kalving. Det er regnet med en kjønnsfordeling blant kalvene på 1:1 ved fødsel. - Total number of reindeer and number of radiocollared reindeer in the monitored reindeer herd distributed by sex and age. (No. of reindeer in brackets). Data on number of reindeer are based on the annual report from the Nord-Trøndelag Reindeer-herding Administration 1995-1996. The number of calves refers to the situation immediately after birth. The sex distribution of the calves is considered to be 1:1 at birth.

Kjønn	Kalv	Ungdyr	Voksne	Ukjent alder	Totalt
Hann	156 (268)	5 (44)	2 (25)	6	169 (337)
Hunn	164 (268)	49 (237)	229 (447)	68	510 (952)
Ukjent	3	0	4	23	30
Totalt	323 (536)	54 (281)	235 (472)	97	709 (1289)

året, ble det ved flere anledninger radiomerka rein innen alle aldersgrupper. I desember 1995 ble den undersøkte flokken delt opp i tre deler der to av delflokkene ble sendt på vinterbeite til øyene Vikna og Otterøya. Resten av flokken gikk på vinterbeite på fastlandet. Bare rein som hadde beite på fastlandet og gikk med sender er med i denne undersøkelsen.

Alderen på de radiomerka dyra ble bestemt i samarbeid med reieneierne. All rein ble påsatt individmerker med farge og bokstavkoder spesielt for hver aldersklasse. Det er merket dyr innen følgende fire grupper: (1) Kalver av begge kjønn. (2) Ettåringer av begge kjønn. (3) Voksne simler. (4) Dyr med ukjent alder, åringer eller simler. Det ble merket få voksne bukker. Alder på død rein er bestemt ved å telle åringer i tannsnitt fra fortennene (Reimers & Nordby 1968). Dyr under 1,5 år ble aldersbestemt ut fra tannutviklingen.

3.5.2.4 Dødsårsaker

Bruk av dødelighetsendere er avgjørende for å kunne finne det

Tabell 3.5.2 Oversikt over antall reindøgn, antall radiomerka rein, antallet døde rein og antallet rein regna som "censored cases" (radiofeil og lignende) totalt i undersøkelsesperioden 15. april 1995-15. april 1996. Alle rein som fortsatt gikk med sender den 15. april 1996 ble regnet som "censored cases" på denne dagen. - Total no. of reindeer days, radiocollared reindeer, lost reindeer and "censored cases" (technical problems etc) in the period April 15 1995 - April 15 1996. All radiocollared reindeer that were still "on the air" on April 15 1996 were counted as "censored cases".

Alder	Reindøgn	Antall radiomerket	Antall døde	"Censored cases"
Voksne	60716	235	37	198
Ungdyr	14455	54	9	45
Kalver	59852	323	89	234
Ukjent alder	17592	97	10	87
Totalt hele året	152615	709	145	564

døde dyret så tidlig at man er i stand til å fastslå dødsårsak. Radiosenderen aktiveres når senderen har ligget stille i 2 timer (Mysterud og Warren 1992). Lokaliseringen av rein skjedde ved krysspeiling og direkte søk i terrenget. I tillegg ble det utført ukentlige flypeilinger for å lokalisere rein med sendere i fjellet. Alle kadaver ble obdusert og dødsårsak ble fastslått. Dødsårsaker ble klassifisert i følgende grupper: 1. predasjon, (i) jerv, (ii) gaupe, (iii) kongeørn, (iiii) ukjent rovdyr, som er en samlekategori for de tilfeller man med sikkerhet kan si at reinen er rovdyrdrept, men hvor man ikke med sikkerhet kan si hvilket rovdyr det er som har drept reinen. 2. Ulykker (fast i ur, falt utfor stup, drept i snørås eller påkjørt av bil). 3. Sykdom. 4. Ukjent dødsårsak. Metodikken for undersøkelsen av kadaver er beskrevet hos Myrberget og Sørensen (1981) og Sørensen m.fl. (1984). Sammen med skader på selve kadaveret, ble spor og spor tegn i området rundt kadaveret vurdert. Alle kadaver ble fotografert og standardiserte obduksjonsskjema ble ført, slik at det i ettertid vil være mulig å kontrollere bestemmelsen av dødsårsak og vurderingen av observasjonens sikkerhet.

3.5.2.5 Dødelighet

Overlevelsesrater er beregnet for perioden 15. april 1995-15. april 1996. Det ble merket rein ved flere anledninger gjennom året. Derfor ble "Kaplan-Meier metoden" (Kaplan og Meier 1958, Cox og Oakes 1984) modifisert av Pollock m.fl. (1989) brukt for å rekne ut årlige overlevelsesrater for de radiomerka dyra. Tilfeller der bare reinens radiosender ble funnet, senderen ble tatt av underveis, senderrein som ble slaktet, og rein som overlevde lengre enn 15. april 1996, ble regnet som "censored cases". Dødelighetsrater fordelt på dødsårsaker med 95 % konfidensintervall ble regnet ut etter en metode beskrevet av Heisey og Fuller (1985). Ved utregningen av dødelighetsrater oppdelt på dødsårsaker for hvert intervall ble dødsårsakene inndelt i tre grupper: "predasjon" (ukjent rovdyr, jerv, gaupe og kongeørn), "andre dødsårsaker" (sykdom og ulykker) og "ukjent dødsårsak". Siden det antas at tapene av reinkalv er store i de første leveukene (Eloranta & Nieminen, 1986, Adams m.fl. 1995), og vi i denne undersøkelsen ikke merket kalvene før 6. august, har vi gjort et estimat på hvor stort det totale kalvetapet vil være. Sommeren -1996 ble kalvetallet registrert ved hjelp av observasjon av simler med klavenummer og optellinger av kalv ved sam-

linger av rein. Drektighetprosenten ble ut fra gjennomsnittsvekta for simlene i flokken (65 kg) satt til 91 % (Lenvik og Aune 1988).

3.5.2.6 Vekt og kondisjon

Rein ble veid ved flere anledninger gjennom studieperioden (desember 1994, januar, april, august og desember 1995). Voksen rein ble veid i kassevekter. Kalver ble veid på badevekt, der personen som holdt kalven veide seg selv og kalven, for så å veie seg selv etterpå. Kalvens vekt ble dermed differansen mellom totalvekta og personens vekt.

Kondisjonen hos død rein ble undersøkt ved hjelp av analyse av fettinnhold i beinmargen. Lårbein og kjeve ble tatt ut av kadaveret og frosset ned til det ble foretatt videre analyse av prøvene. Kjevebeinmargsprøver fra 62 slakta rein fra desember 1995 ble brukt til å sammenligne kondisjonen mellom rovdrydrept rein og et "tilfeldig utvalg rein".

Da det var klar sammenheng mellom fettinnholdet i lårbein og kjeve ble det laget en korreksjonsfaktor som gjorde det mulig å sammenligne lårbeinfettprøver fra kadaver med kjevefett prøver fra slakta rein. Prøvene fra slakta rein ble sammenlignet med prøver fra død rein i perioden november-mars da beinmargsfett fra de døde dyra i denne perioden ikke var signifikant forskjellige mellom måneder verken for kalv eller for voksne.

Ved analyse av beinmargen ble prøver på 1,5 gram tatt ut, veid til nærmeste 0,01 gram og analysert etter Babcock metoden (Hellrick 1990). Fettinnholdet i beinmargen ble uttrykt i prosent og avlest til nærmeste 0,5%.

3.5.2.7 Farge

Det ble bestemt farge på til sammen 197 radiomerka rein. Farge ble anslått til "hvit" hvis hvit var den klart dominerende pelsfargen. En rein med annen dominerende farge enn hvit ble bestemt til "svart/hvit". Ved funn av kadaver ble fargen på skinn bestemt etter samme kriterier som for levende rein.

3.5.3 Resultater

3.5.3.1 Dødelighet

Av 709 radiomerka rein er 145 omkommet i perioden 15. april 1995-15. april 1996. Ettersom den årlige dødeligheten for voksen rein, ungdyr og rein av ukjent alder ikke er signifikant forskjellige (voksne 18,3%, ungdyr 19,9%, ukjent alder 12,1%) er disse gruppene slått sammen til en gruppe som inneholder rein eldre enn et år. Av 386 radiomerka rein over 1 år er 56 omkommet i løpet av undersøkelsesperioden. Dette utgjør en årlig dødelighet på 17,7%. Predasjon utgjør 48,2% av den totale dødeligheten (**tabell 3.5.3**). Av 323 radiomerka kalver er 89 omkommet. Dette utgjør en dødelighet på 35,4% for perioden 6. august-15. april. Predasjon utgjør 75,3% av den totale kalvedødeligheten (**tabell 3.5.4**). Ettersom kalvene først ble merket den 6. august har vi gjort et estimat på hvor stort det totale kalvetapet vil være. Ved kalvemerking den 31/7 -96 var kalveprosenten nede på 75. Interpolert frem til den 6/8 (tilsvarende dato for kalvemerking i 1995) blir det en dødelighet på 20,5% i løpet av 97 dager fra 1. mai. Den totale dødeligheten (D) for kalv gjennom ett helt år vil da bli omlag:

$$D_{\text{småkalv}} =$$

$$1 - (\text{Drektighet} \times \text{Overlevelse}_{(\text{før merking, 1996})} \times \text{Overlevelse}_{(\text{etter merking, 1995})}) = 1 - (0,942 \times 0,795 \times 0,646) = \mathbf{0,516\%} \text{ (51,6\%)}$$

3.5.3.2 Dødsårsaker

Av 145 døde rein ble 94 (64,8%) relatert til predasjon. Av 10 dokumenterte tilfeller av kongeørnpredasjon, er 3 voksen rein. Disse tre ble senere aldersbestemt til 5, 7, og 9 år gamle. De 5 og 7 år gamle simlene veide henholdsvis 65 og 71 kg i desember 1995, og hadde et fettinnhold i beinmargen på 79% og 58 % da de ble funnet døde. Ulykker rammer i all hovedsak voksen rein og ungdyr (**tabell 3.5.5**).

Tabell 3.5.3 Overlevelsesheter og dødelighet pr. dag og pr. intervall for radiomerket rein over 1 år (voksne, ungdyr og rein med ukjent alder) i perioden 15.04.95 - 15.04.96. Dødeligheten er oppdelt i tre grupper (i) rovdyr, andre dødsårsaker (sjukdom og ulykker) og ukjent dødsårsak. Overlevelsesheter og dødelighet er regnet ut for ulike tider på året (intervall). Tallene i parentes står for antall døde rein. - Survival rates per day and per interval of radiocollared female reindeer older than 1 year (adults, semi adults and reindeer of unknown age) from April 15 1995 to April 15 1996.

Intervall	N dager	Reindøgn	Daglige rater			Intervall rater				
			Overlevelse	Mortalitet		Overlevelse	Mortalitet (n)			
				Rovdyr	Andre dødsårsaker		Rovdyr	Andre dødsårsaker	Ukjent	
Apr-Jun	77	14160	0.99993	0.00007	0.00000	0.00000	0.99458	0.00542 (1)	0.00000 (0)	0.00000 (0)
Jul-Sept	91	18219	0.99956	0.00027	0.00005	0.00010	0.96082	0.02449 (5)	0.00489 (1)	0.00979 (2)
Okt-Des	91	25686	0.99949	0.00019	0.00031	0.00000	0.95498	0.01731 (5)	0.02770 (8)	0.00000 (0)
Jan-April	105	34697	0.99902	0.00046	0.00040	0.00011	0.90218	0.04603 (16)	0.04027 (14)	0.01150 (4)
			Årlige rater			0.82331	0.08833 (27)	0.06810 (23)	0.02024 (6)	
			95 % konfidensgrenser			Nedre	0.78159	0.05545	0.04089	0.00346
						Øvre	0.86727	0.12122	0.09531	0.03702

Tabell 3.5.4 Overlevelsesheter pr. dag og pr. intervall for radiomerkede kalver i perioden 06.08.95 - 15.04.96. Dødeligheten er i denne tabellen oppdelt i tre grupper (i) rovdyr, andre dødsårsaker (sykdom og ulykker) og ukjent dødsårsak. Overlevelsesheter og dødelighet er regnet ut for ulike tider på året (intervall). Tallene i parentes står for antall døde rein. - Survival rates per day and per interval of radiocollared reindeer calves from August 6 1995 to April 15 1996.

Intervall	N dager	Reindøgn	Daglige rater				Intervall rater			
			Overlevelse	Mortalitet			Overlevelse	Mortalitet (n)		
				Rovdyr	Andre dødsårsaker	Ukjent		Rovdyr	Andre dødsårsaker	Ukjent
Apr-Jun	77	0	1.00000	0.00000	0.00000	0.00000	1.00000	0.00000 (0)	0.00000 (0)	0.00000 (0)
Jul-Sept	91	15138	0.99815	0.00118	0.00013	0.00052	0.84495	0.09967 (18)	0.01107 (2)	0.04429 (8)
Okt-Des	91	22612	0.99867	0.00114	0.00004	0.00013	0.88620	0.09862 (26)	0.00379 (1)	0.01137 (3)
Jan-April	105	22102	0.99859	0.00104	0.00022	0.00013	0.86297	0.10166 (23)	0.02210 (5)	0.01326 (3)
			Tot. periode			0.64619	0.25913 (67)	0.03082 (8)	0.06384 (14)	
			95 % konfidensgrenser			Nedre	0.58942	0.20482	0.00916	0.03062
						Øvre	0.70842	0.31344	0.05249	0.09706

Tabell 3.5.5 Mortalitet for kalver, ungdyr, voksne og rein av ukjent alder for perioden 15.04.95-15.04.96 fordelt på dødsårsaker. Kalver ble først merket 06.08.95. M står for mortalitet og n for antall døde innen hver gruppe. Det er regnet ut 95 % konfidensintervall for mortalitetsratene. Mortalitetsratene innen hver aldersgruppe kan sammenlignes direkte med hverandre, da de er regnet ut på bakgrunn av antallet reindøgn innen hver gruppe. - Mortality of calves, semiadults, adult females and female reindeer of unknown age from April 15 1995 to April 15 1996 distributed by death causes. Calves were first radiocollared on August 6 1995. M=Mortality, n=no. of lost reindeer in each group. 95% conf. intervals for the mortality rates were calculate. The mortality rates in each age group may be compared directly, as they were based on no. of reindeer days in each group.

Dødsårsak	Kalver		Ungdyr		Voksne		Ukjent alder	
	M (n)	95 %	M (n)	95 %	M (n)	95 %	M (n)	95 %
Ukjent rovdyr	0.048 (12)	0.023-0.080	0.000 (0)	0.000-0.000	0.025 (5)	0.000-0.040	0.011(1)	0.000-0.031
Jerv	0.018 (4)	0.000-0.035	0.026 (1)	0.000-0.076	0.019 (4)	0.003-0.045	0.018 (1)	0.000-0.053
Gaupe	0.169 (45)	0.123-0.215	0.107 (5)	0.018-0.197	0.018 (3)	0.000-0.039	0.032 (3)	0.000-0.067
Kongeørn	0.024 (6)	0.004-0.044	0.000 (0)	0.000-0.000	0.016 (3)	0.000-0.033	0.011 (1)	0.000-0.031
Ulykke	0.020 (6)	0.002-0.031	0.040 (2)	0.000-0.095	0.059 (13)	0.028-0.090	0.021 (2)	0.000-0.005
Sykdom	0.011 (2)	0.000-0.026	0.000 (0)	0.000-0.000	0.022 (4)	0.000-0.044	0.029 (2)	0.000-0.069
Ukjent	0.064 (14)	0.031-0.097	0.026 (1)	0.000-0.076	0.024 (5)	0.003-0.045	0.000 (0)	0.000-0.000
Totalt	0.354 (89)	0.292-0.411	0.199 (9)	0.074-0.308	0.183 (37)	0.127-0.235	0.121 (10)	0.046-0.189

3.5.3.3 Fordeling av død rein gjennom året

Dødeligheten relatert til gaupepredasjon toppet seg i månedene september, november og januar. 49 av 56 gaupedrepte rein (87,5%), ble funnet i perioden september-januar. Av 23 rein som er klassifisert som omkommet i ulykke er 13 (56,5%) omkommet i januar måned. Alle ulykker unntatt 2 (påkjørt) forekom i perioden med snødekke (**tabell 3.5.6**).

3.5.3.4 Alder og kjønn

Gaupe drepte i denne undersøkelsen flere kalver og ungdyr enn voksen rein. Overlevelsesheter for hann og hunnkalver var ikke forskjellige i denne undersøkelsen.

3.5.3.5 Vekt, kondisjon og farge

Gjennomsnittsvekten til simlene (> 2 år) ble i desember 1995 målt til 65.0 kg. Gjennomsnittsvekt for simler over 2 år i 10 reinflokker i Nord-Trøndelag var i perioden 1988-1995 på 65.0 kg (Harald Sletten, pers. medd.).

Ved bruk av en logistisk-regresjonsmodell fant man at kalvevekta i august hadde betydning for overlevelsesheter i perioden 6. august-5. desember. Gaupe som var den viktigste predatorer på kalver i denne undersøkelsen selekterte på lette kalver framfor tyngre kalver. Andre rovdyr (jerv og kongeørn) viste ingen slik seleksjon (**tabell 3.5.7**).

Gaupe valgte ut kalver med dårligere kondisjon enn kalver som ble slaktet. Det var ingen forskjell i kondisjon mellom hann og hunnkalver. Hos voksne var rein omkommet av sykdom den eneste kategorien som var statistisk signifikant magrere enn slakta rein (**tabell 3.5.8**).

Hvite kalver var mer utsatt for predasjon enn kalver av annen farge. Dette kan være en av grunnene til at andelen hvite blant levende kalver er større en andelen hvite blant voksne rein (**tabell 3.5.9**). Gaupe viste klar preferanse for hvite kalver framfor kalver av annen farge (**figur 3.5.2**).

Tabell 3.5.6 Fordelingen av dødsårsaker gjennom året. - Distribution of death causes through the year.

	Ukjent rovdyr	Jerv	Gaupe	Kongeørn	Ulykker	Sykdom	Ukjent	Totalt
April	0	0	0	0	0	0	0	0
Mai	0	0	0	0	0	0	0	0
Juni	0	0	1	0	0	0	0	1
Juli	1	0	0	0	0	0	0	1
August	3	1	1	2	0	1	3	11
September	1	2	11	1	0	2	7	24
Oktober	1	3	3	1	0	0	2	10
November	2	1	12	1	2	3	1	22
Desember	1	1	5	0	3	1	0	11
Januar	1	1	18	3	13	1	2	39
Februar	1	1	3	1	4	0	0	10
Mars	5	0	2	1	1	0	4	13
April	2	0	0	0	0	0	1	3
Sum	18	10	56	10	23	8	20	145

Tabell 3.5.7 Augustvekter for kalver som i perioden 6. august-5. desember 1995 enten har overlevd, er drept av gaupe, andre rovdyr (jerv og kongeørn) eller døde av andre årsaker (sykdom, ulykke og ukjent dødsårsak). - Weights in August of reindeer calves which survived, were killed by lynx or other carnivores, or died of other causes (disease, accidents, unknown death cause), from August 6 1995 to December 5 1995.

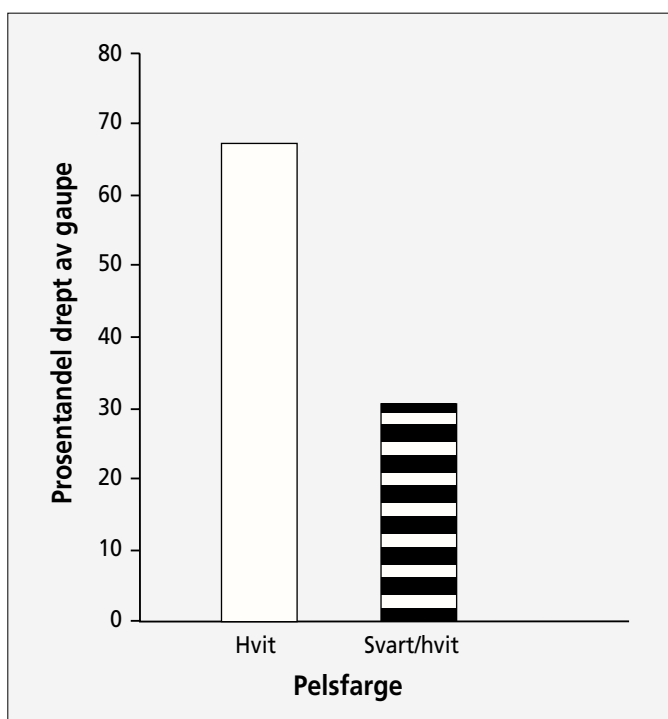
Kjønn	Skjebne	n	Gj.snitt	Max.	Min.	SD
Hann	Overlevd	84	31.1	44.0	23.0	3.97
	Gaupe	10	29.0	35.0	22.0	4.16
	Andre rovdyr	7	30.8	37.0	23.0	5.50
	Andre dødsårsaker	5	29.2	40.0	24.0	6.53
Hunn	Overlevd	104	29.6	40.0	18.0	3.92
	Gaupe	14	27.9	35.0	21.0	3.79
	Andre rovdyr	5	27.6	30.0	24.0	2.19
	Andre dødsårsaker	5	30.8	38.0	25.0	6.06

Tabell 3.5.8 Oversikt over fettverdier i beinmargen for kalver og voksne i perioden 1. november 1995-31. mars 1996. Rein er enten slaktet, drept av gaupe eller andre rovdyr (jerv og kongeørn), omkommet i ulykker eller er død av sykdom. - Bone marrow fat values of calves and adult reindeer from November 1 1995 to March 31 1996. The reindeer were slaughtered by the owners, killed by lynx or other carnivores (wolverine or Golden eagle), died in accidents or from disease.

Aldersgruppe	Skjebne	n	Gj.snitt	Max.	Min.	SE
Kalver	Slakt	43	56.99	77.64	7.90	2.43
	Gaupe	24	51.10	74.00	3.29	2.90
	Andre rovdyr	4	40.95	65.80	17.00	11.80
	Ulykke	7	28.64	72.00	1.00	11.92
	Sykdom	-	-	-	-	-
Voksne	Slakt	14	47.85	73.70	14.48	5.14
	Gaupe	5	46.60	78.00	34.00	7.96
	Andre rovdyr	6	57.00	70.00	50.00	2.99
	Ulykke	8	32.63	75.00	1.00	11.03
	Sykdom	4	3.62	10.53	0.00	2.36

Tabell 3.5.9 Det ble til sammen bestemt farge på 197 radiomerka rein. Farge ble oppdelt i hvit eller ikke hvit. I denne tabellen er disse fordelt på skjebne. Tallene i parantes viser prosentandelen dyrene innen den aktuelle skjebne utgjør av totalt antall dyr innen hver gruppe det er bestemt farge på. - Fur colour was determined for 197 radiocollared reindeer: White and non-white. In this table the material is distributed by fate (survived, killed by lynx or other carnivores, died in accidents, died from disease). No. of cases in each group in brackets.

Skjebne	Kalv		Voksne		Totalt
	Hvit	Ikke hvit	Hvit	Ikke hvit	
Overlevd	1 (7)	34 (50)	0 (0)	77 (72)	112
Gaupe	10 (67)	21 (31)	2 (25)	5 (5)	38
Andre rovdyr	3 (20)	5 (7)	2 (25)	6 (6)	16
Sjukdom/ulykker	1 (6)	4 (6)	3 (37)	15 (14)	23
Ukjent	0 (0)	4 (6)	1 (13)	3 (3)	8
Totalt	15 (100)	68 (100)	8 (100)	106 (100)	197



Figur 3.5.2 Prosentandel av totalt antall radiomerkede hvite og ikke hvite kalver drept av gaupe i perioden 4. august til og med 5. Desember 1995. - Per cent radiocollared white calves and darker calves killed by lynx between August 4 and December 5 1995.

3.5.4 Diskusjon

3.5.4.1 Dødelighet

Dødeligheten for voksne rein (>1år) er i denne undersøkelsen 17.7% (voksne simler 18.3%, ungdyr 19.9% og rein med ukjent alder 12.1%). For voksne utgjør ulykker og sykdom samlet en tapsprosent på 6,8. Selv ved en hypotetisk situasjon uten direkte rovdyrrelatert dødelighet ville simledødeligheten altså være 6,8%.

Kalver har en dødelighet på 35,4% i perioden 6. august-15. april. Av dødeligheten utgjør predasjon 25,9%, andre dødsårsaker 3,1% og ukjent 6,4%. Inkludert et estimat for det tidlige kalvetapet vil den årlige kalvedødeligheten være 51,6%. Dette studiet er utført på samme måte som studiet til Bjärvall m.fl. (1990) på tamrein fra reinbeitedistrikter i Sverige. Kalvedødeligheten i vår undersøkelse er høyere enn tallene fra Bjärvalls undersøkelse (35.4% mot 14.4%) og predasjon utgjør 75.3% av kalvedødeligheten i vår undersøkelse mot 62% i Bjärvalls undersøkelse. Fra studier på caribou er det rapportert at flokker utsatt for predasjon kan tape opptil 50% av kalvetilgangen de første 6 månedene etter kalving (Bergerud 1980) og at predasjon kan utgjøre opptil 93% av den totale dødeligheten (Mahoney m.fl. 1990). Dødelighetstallene i vår undersøkelsen er allikevel høyere enn vist i tidligere lignende studier i Skandinavia og viser at predasjon utgjør hoveddelen av dødeligheten hos rein i Vestre-Namdal.

3.5.4.2 Dødsårsaker

Gaupepredasjon er den klart dominerende dødsårsaken i denne undersøkelsen. Gaupe er ansvarlig for minst 56 av 145 dødsfall, noe som utgjør 38,6% av total dødelighet. Selv om gaupa har tatt livet av simler på opptil 74 kg, som er 3,5-7 ganger dens egen kroppsvekt, foretrekker den kalver fremfor voksne. Gaupa har en tendens til å legge igjen deler av sitt bytte. Denne atferden resulterer i at det blir liggende igjen store mengder ferskt kjøtt som kadaveretere kan dra nytte av. I følge Fylkesmannes miljøvernnavdeling i Nord-Trøndelag er en stor andel gaupedrept rein også en trend for resten av Nord-Trøndelag fylke (Knudsen

og Kjørstad 1996). Hvis man antar at en økning i antall skutte gauper fra 1992 (6) til 1996 (31) gjenspeiler en økning i gaupes-tammen, er det rimelig å anta at en stor gaupebestand i studieperioden er hovedårsak til at den rovdyrrelaterte dødeligheten har vært så stor i denne undersøkelsen.

Jerven står for 6.9 % av den totale dødeligheten ved denne undersøkelsen. Jerven er ofte avhengig av gunstige omstendigheter for at jakten skal lykkes. Først og fremst er den avhengig av snøforhold som hindrer byttet i å flykte (Haglund 1966, Bjärvall m.fl. 1978). Av 10 jervedrepte rein er 4 voksne dyr. Den største simla jerven tok livet av veide i desember 1995 73 kg. Det er sannsynlig at den store gaupebestanden i studieområdet har ført til at jerven har kunnet leve godt på gaupas etterlatenskaper.

I denne undersøkelsen har man dokumentert at kongeørn er i stand til å drepe selv voksen rein i tilsynelatende god kondisjon. Av 10 dokumentert tilfeller av kongeørnpredasjon er 3 voksne rein. Disse tre ble senere aldersbestemt til 5, 7, og 9 år gamle. De 5 og 7 år gamle simlene veide henholdsvis 65 og 71 kg i desember 1995 og hadde et fettinnhold i lårbein-margen på 79% og 58% da de ble funnet døde. Dette viser at kongeørna er i stand til å drepe voksne individer i god kondisjon. Ved funn av en ørnedrept voksen rein finner en ofte skader etter ørnas klør i skallen på reinen. Ørna angriper ofte reinen i hoderegionen og dreper den til slutt ved å presse klørne inn i skallen på dyret. Når ørna jakter reinkalver, kan den også sette inn angrepet på kroppen.

Ulykker var den nest største dødsårsaken for rein i denne undersøkelsen, og den største for voksen rein. Mange av ulykkene skyldtes at rein falt utfor stup, ble tatt av snøras, eller falt ned i bergsprekker dekket av snø. Kategorien "fall utfor stup" kan trolig av og til koples opp mot at kongeørn eller andre rovdyr har skremt reinen utfor stupet. Hvis dette var tilfelle, skulle en tro at deler av den forulykkede reinen i etterkant ville blitt spist. Men i de fleste tilfeller syntes ikke dette å skje. Det er i denne undersøkelsen derfor uklart hvor mye tilstedeværelsen av predatorer påvirker omfanget av ulykker.

For de dyra som har gått seg fast i steinur, ble det ofte observert at reinen i forkant hadde beitet på steinlav i ura og under matsøket gått seg ned i sprekker. Uten sjanser for å komme seg opp igjen omkom de der. Det kunne synes som om reinen oppsøkte steinurer med vilje på de tidspunkter på året da det var mest snø. Det er ofte mindre snø i slike bratte urer. Mattilgangen kan derfor være bedre der enn andre plasser i perioder da mye snø ellers kan gjøre tilgangen til beite vanskelig.

Året 1995 kan ha vært spesielt fordi det da var utbrudd av klauvråte (nordsamisk: slubbo, sørsamisk: gluppe), en alvorlig og svært smittsom sykdom. Mye av årsaken til dette var trolig at reinflokken i sommervarmen ble gående tett sammen på Kvittfjellet vest for Høylandet, før de kom seg over til sommerbeitene. Bare 8 av de radiomerkede dyrene er dokumentert døde av sykdom (5 % av det totale tapet). Deler av gruppen 'ukjent' kan også bestå av rein som er omkommet av sykdom, men det synes som om sykdom ikke har hatt dramatisk innflytelse på tapsomfanget.

Kategorien ukjent dødsårsak utgjør 20 av de 145 dokumenterte dødsfallene (13,8%). Denne kategorien består i hovedsak av kadaver som enten var så kadaverøse eller så oppspiste at man ikke var i stand til å bestemme hva dyret hadde omkommet av.

3.5.4.3 Fordeling av tap gjennom året

Dødeligheten toppet seg i september, november og januar. I september og november skyldtes store deler av tapene gaupe, mens toppen i januar skyldtes ulykker.

Reinens flokkstruktur og habitatbruk varierer gjennom året. Midtsommers går reinen ofte oppe i høyden, ofte på snøfonner for å kjøle seg ned, og for å unngå den verste insektsplagen. På høsten sprer reinen seg utover store områder på jakt etter sopp. Den høye dødeligheten på høsten kan derfor kanskje skyldes at reinen går spredt i sopp-perioden, og at den i større grad enn midtsommers søker ned i skogsterreng. Gaupa er et utpreget skogsdyr og foretrekker skog framfor åpent fjellterreng (Kjørstad og Nybakk 1995, Bolstad og Stener 1997). I de perioder der reinen oppsøker gaupas egne jaktmarker, kan reinen være mer predasjonsutsatt enn til andre tider på året.

Ulykker topper seg i januar. Dette samsvarer med den perioden på året da det kom mest snø i studieområdet. Topografi og beiteforhold i området vil kunne spille inn på tapene, spesielt av voksen rein, da dårlig beitetilgang kan tvinge en sulten rein til å oppsøke høyrisikområder, som bratte helninger, der det er mindre snø og lettere tilgjengelig beite.

3.5.4.4 Alder og kjønn

Selv om gaupa er i stand til å drepe voksen rein, har den i denne undersøkelsen tatt livet av flere kalver og ungdyr enn voksne. Gaupe, kongeørn og jerv er relativt små predatorer og det er rimelig å anta at kalver er lettere bytte enn voksen rein. Unge bukkekalver har ofte enn mer utforskende og uforsiktig atferd enn hunnkalver. Dette kan blant annet føre til at hannkalver blir mer utsatt for predasjon enn hunnkalver. Det er i denne undersøkelsen ingen tendens til at rovdyr selekterte kalver av et kjønn.

3.5.4.5 Vekt og kondisjon

Man har i denne undersøkelsen vist at gaupa selekterte på lette kalver fremfor tyngre kalver og på svake kalver fremfor sterkere kalver målt i beinmargsfettprosent. I denne undersøkelsen er det en tendens til at andre rovdyr enn gaupe (jerv og kongeørn) ikke viser samme tendens til å velge ut svake bytter. Dette strider imot undersøkelser fra Afrika der de store kattedyrene med sin snikjakt, er hevdet å drepe et tilfeldig utvalg av bytter i motsetning til rovdyr med jagende jaktmetoder som er hevdet å selektere på svake individer (Schaller 1967).

Ettersom vektforskjellen og beinmargsfettprosentene i gjennomsnitt mellom rovdyrdrepte og overlevende kalver, bare er på 2 kg og 5.7 % fett, har man vanskelig for å forstå at dette i seg selv vil gjøre kalven mer utsatt for predasjon. Det er vist at lette simler får lettere kalver enn tyngre simler (Lenvik og Aune 1988). Det er også vist at simlas alder og vekt kan påvirke dens status i flokken, og derfor få betydning for dens sosiale rang (Espmark 1964). En høyere predasjonsrisiko for lette kalver kan derfor kanskje skyldes at simler med lav vekt oppholder seg i ytterkanten av flokken, eller blir tvunget ut i mer predasjonsfarlige habitater

(Kjelvik 1997). Kalvene deres kan dermed være mer utsatt for gaupepredasjon enn kalvene til simler med høy status som oftere opptrer sentralt i flokken. Eldre simler vil dessuten kunne tjene mer på å forsvare sine kalver enn unge simler. Unge simler har større potensiell fremtidig fitness enn gamle simler og vil dermed lettere kunne oppgi forsvaret av kalven for i stede å sikre senere reproduksjon (Clutton-Brock m.fl. 1982).

Det er ved denne undersøkelsen vist at rein omkommet av sykdom har lave fettverdier og dette tyder på at de er blitt svekket over en lengre tidsperiode før de har omkommet. Voksne rein omkommet i ulykker, viser lavere fettverdier enn utvalget av slakta voksne. Dette tyder på at rein i næringsnød har oppsøkt høyrisiko beiteområder på jakt etter mat.

3.5.4.6 Farge

Rovdyrs klare preferanse for hvit rein stemmer godt overens med samenes tidligere observasjoner. I følge flere reineiere er det en stor atferdsmessig forskjell mellom mørk og hvit rein. Hvit rein er mer rolig og sedat enn mørk rein. Det er blant annet en utbredt holdning at det er mye lettere å krype opp til en hvit rein som ligger og sover enn en mørk rein. Hvis en slik atferd er utbredt blant hvit rein vil det kunne gjøre hvit rein mer utsatt for predasjon enn mørk rein. Polymorfien i flokken opprettholdes trolig gjennom at hvite bukker får inngå i avlen. Hvit rein har vært populær på grunn av at det hvite skinn er ettertraktet pelsverk, men også p.g.a. sin spesiell mytiske rolle og status hos samene. Gjennom en prosess der rein er blitt domestisert, og der reinen frem til for 40 år siden ble melket for hånd, er det også sannsynlig at hvit rein er blitt avlet fram nettopp på grunn av sin rolige atferd.

Albino rein er meget sjelden i tamreinflokker, men det er mulig at helt hvit rein kan være delvis albinoer (partiell albino) og at en

del av sansene derfor kan være svekket. Hos katter er det påvist at et recessivt gen for albinisme som slår ut i albinisme hos bæreren i dobbel dose (homozygot), også kan gi hvit farge hos bæreren når det forekommer i enkel dose (heterozygot). Det er også vist at det hos denne heterozygoten kan forekomme svekkede sanser, blant annet er det påvist at disse individene hadde dårlig hørsel (Leventhal m.fl. 1985).

3.5.4.7 Konklusjon

Ved denne undersøkelsen ble det dokumentert høy dødelighet og at predasjon utgjorde en stor andel av det totale tapet. Et viktig spørsmål er derfor i hvor stor grad dette øyeblikksbildet er representativt for situasjonen i andre reinbeiteområder. Dette er et vanskelig spørsmål da en sammenligning må baseres på svært mange faktorer. Det er ingen tvil om at rovdyr tetthet og sammensetning av rovdyrfaunaen i området vil påvirke dødelighetsmønsteret for tamrein. Men foruten predasjon vil faktorer som topografien i beiteområdene, klima, beitekvalitet, driftsform, rovdyras tilgang på alternative byttedyr, reins atferd og habitatbruk kunne påvirke tapene.

3.5.4.8 Videreføring

Tapene av rein på beite kan være store, og rovdyr kan stå for en stor del av tapet. I det tapet synes å avhenge av flere ulike forhold vil det være nyttig å utføre tilsvarende tapsundersøkelser annensteds. Foruten dokumentasjon av tapsomfang og fordeling av dødsårsaker, vil det være viktig å undersøke:

- i hvilken grad gjeting virker tapsreducerende
- hvordan beiteforholdene virker på overlevelse og kondisjon hos simler og kalver
- om atferdsmessige trekk og habitatbruk hos rein og predatorer påvirke tapene
- hvordan variasjoner i rovdyr tetthet påvirker tapet av rein.

3.6

Tap av sau i et bjørneområde i Midt-Norge

O.J. Sørensen, T. Kvam, T. Eggen, K. Overskaug,
V. Knarrum & O. Opseth

Sauetapene i Holand beiteområde i Nordli har i løpet av de siste årene økt fra moderate til betydelige. Metoden for å registrere tap endret seg fra funn av tilfeldige kadavre til intensivt søk etter radiomerkede individer. I et bjørneskadeområde blir imidlertid ikke fordelingen av tapsårsaker ved bruk av telemetri forskjellig fra fordelingen ved vanlig kadaverleting. Tapsomfanget på sau i et område hvor bjørn er etablert uten noen form for reguleringer, blir svært stort og ikke til å leve med, selv med svært stor menneskelig aktivitet i terrenget.

3.6.1 Innledning

Stortingsmelding Nr. 27 (1991-92) og Nr. 35 (1996-1997), som skisserer opplegget for framtidig bevaring av levedyktige bestander av bjørn, jerv, ulv og gaupe i Norge, gir artene et spesielt strengt vern i sentrale leveområder (kjerneområder). Ett slikt kjerneområde for bjørn er lagt til indre deler av Nord-Trøndelag fylke der det er regelmessig forekomst av bjørn, med hovedtyngde i Lierne kommune (Andersen et al. 1983; Kolstad et al. 1984;

Knutsen & Pedersen 1987, 1988, 1990, 1991; Sørensen et al. 1990a, Pedersen & Sagør 1996). På svensk side strekker bjørneområdene seg inntil norsk grense i Nordre Jämtland med reproduksjon helt inntil grensen øst for Lierne (Björvall 1978; Swenson et al. 1994).

Bjørneforekomstene i området i begynnelsen av 1990-årene er beskrevet av Kvam et al. (1993, 1994, 1995, 1996), og arealbruk hos 3 radiomerkede bjørner i grenseområdet i Lierne er beskrevet av Tønne & Åberg (1995). Dette gjaldt to unge binner med leveområder inn i Sverige, og en ung hannbjørn som ble fulgt fra Lierne til den etablerte seg i Snåsa og tilgrensende deler av Sverige. I 1995 og 1996 ble tre bjørner radiomerket i Sverige ved grensen mot Lierne. To av bjørnene har ikke besøkt Norge, mens en eldre hannbjørn har hatt et stort leveområde som har strukket seg fra 60 km inn i Sverige til 20 km inn i Norge (Kvam et al. 1996). I 1997 ble ytterligere to nye bjørner, en voksen hannbjørn og en voksen binne, merket i området.

Lierne kommune ligger i sin helhet innenfor kjerneområdet for bjørn. Sauenæringa er viktig i kommunen, som med sine ca. 3 500 vinterforede sauer og 45 sauebruk er den 3. største sauekommunen i Nord-Trøndelag (Pedersen & Sagør 1996). Bjørnepredasjon på sau har forekommet årlig siden 1980, men bare en



Foto: Brit Melting

liten del av de tapte dyrene er blitt gjenfunnet. I mange tilfeller har ikke dødsårsaken latt seg avgjøre med sikkerhet. Dette har gitt rom for spekulasjon om at andre årsaker enn rovdyr kan ha forårsaket tapet.

Arbeidet med undersøkelse av sauetap i bjørneskadeområdet i Nordli ble startet i 1992. Hensikten var å dokumentere tapsomfanget og årsakene i dette spesielt utsatte området. Normalt forsvinner en liten del av sauebesetningen på sommerbeite (normaltap). Årsakene er hovedsakelig sykdom, sult og ulykke. Dersom ikke spesielle forhold som epidemier, forgiftninger, skred eller ekstreme værforhold gjør seg gjeldende, vil tapet av lam være ca. 5%, og tapet av søyer er under halvparten av dette (Eggen 1995). Det er imidlertid store variasjoner mellom distrikter og besetninger. Studiene referert i **tabell 3.6.1** gir et godt bilde av tapsomfanget, men et usikkert bilde av tapsårsaker.

kene. Disse undersøkelsene er utført i en periode eller et område med beskjedne forekomster av store rovdyr.

Når bjørn begynner å beskatte saueflokken er det vanlig med markant økning i tap for både søyer og lam, og søyetapet øker mest (Mysterud 1974; Kvam et al. 1994; Warren & Mysterud 1995; Knarrum 1996). Det er vanskelig å avdekke årsaker til tap av beitedyr på utmarksbeite. Nøyaktigheten avhenger av at man har teknikker som gir rask lokalisering av kadavrene slik at dødsårsak kan fastslås. Når tapet øker mye ut over normalnivået, er som regel predasjon den viktigste årsaken. I områder med rovdyr kan sauetapet på utmarksbeite derfor ble omfattende (**tabell 3.6.2**). Linnell (1994) sammenstilte resultatene fra 73 telemetristudier av predasjon hos ville byttedyr: Juvenil dødelighet fra predasjon var ca 66 % når dødsfall som skyldtes jakt og merketemodikk ble ekskludert.

Tabell 3.6.1 Oversikt over en del studier av sauetap i Norge i perioden fram til 1995. Totaltapet inkluderer dødfødte. Tap på fjellbeite er oppgitt i % av alle fødte lam. X) Materialet til Eggen (1995) omfatter ca 2.8 millioner vinterfora sau og 4.5 millioner lam til sammen i ti år. - Published studies of sheep loss in Norway up to 1995. Total loss includes stillborn lambs. Loss on mountain pasture is given in per cent of all born lambs. X) The data presented by Eggen (1995) cover app. 2.8 million sheep and 4.5 million lambs over a ten-year period.

Kilde	N	Studieområde	År	Totaltap %	Dødfødt %	Fjellbeite
Sæther & Jensen (1957)	2357	Sør-Norge	1955-56	11.9	2.5	-
Nærland & Helle (1958)	19182	Tr.lag/Vestl.	1953-57	12.8	4.0	-
Selsjord (1964)	22800	Sør-Norge	1948-63	9-10	-	-
Ravn (1979)	8032	Rogaland	1978	14.9	-	7.6
Havrevoll (1979)	7200	Gjesdal	1977-78	10.0	-	3.0
Røthe (1981)	8000	Voss/Vaksdal	1973-79	9-18	-	1-6
Eide (1981)	70289	Gloppen	1975-80	-	-	6.2
Lutnæs & Paus (1981)	9040	Alvdal/Rendal	1978-79	9.7	4.0	4.1
Øverås & al. (1985)	13054	N-T/Vest.	1980-82	8.9	4.1	4.4
Sørvig & Bø (1985)	4467	Grane	1984	-	-	8.6
Sørvig (1985)	1392	Grane/Hattfj.	1984	-	-	5.6
Vestvik (1994)	9054	Haugalandet	1991-93	13.6	4.7	3.1
Myhren (1994)	9393	Ulvådalen	1987-93			1.1-3.1
Eggen (1995)	x)	Hele landet	1984-93	9.1	3.0	5.9

Tabell 3.6.2 Resultater av noen tidligere undersøkelser av dødelighet hos sau og rein på beite i Skandinavia. - Total mortality and mortality caused by carnivores in other Scandinavian studies of losses of domestic reindeer and sheep on mountain pastures.

Kilde	Byttedyr	Rovdyr ¹⁾	Rovdyrdrepte i % ²⁾		Totaltap i %		Ant. Drepte ³⁾
			Juv.	Ad.	Juv.	Ad.	
Bjærvall et al. 1990	Rein	Gaupe, jerv	58-65%	- ⁴⁾	14% ⁵⁾	3.5%	131
Mysterud et al. 1989	Sau	Gaupe	63.2%	0%	4.1%	2.0%	22
Mysterud et al. 1990	Sau	Bjørn	60.5%	88.2%	8.8%	2.8%	45
Mysterud et al. 1991	Sau	Ulv, rev	50.0%	-	5.4%	3.8%	12
Mysterud et al. 1992	Sau	Rev, kongeørn	56.3%	0	6.7%	1.6%	19
Mysterud et al. 1993	Sau	Gaupe	Juv. + Ad.	71.4%	4.7%	5.0%	30
Mysterud et al. 1994	Sau	Jerv	Juv. + Ad.	80%	22.5%	4.2%	74

1) Dominerende predator er nevnt først.

2) Dødelighet er regnet i % av utredbare kasus.

3) Antall døde dyr undersøkt av prosjektpersonell.

4) Kadavrene ble stort sett funnet for seint til at undersøkelser lot seg gjennomføre.

5) Anslått perinatal dødelighet (mai-juni): 6 %. Av dette tar rovdyr mellom 50 og 75 %.

3.6.2 Materiale og metoder

3.6.2.1 Område

Undersøkelsen la hovedvekten på tap hos tre saueiere i Holand beiteområde i Lierne kommune, men det er også materiale fra de tilgrensende beiteområdene, Skjellbred og Kvelia (**figur 3.6.1, tabell 3.6.3**). Sauene slippes vanligvis på beite i første halvdel av juni, det meste av beiteområdet ligger opp til den øvre del av bjørkebeltet, med relativt klar avgrensning i arealbruk mellom de forskjellige eiernes besetninger. Før dette kan sauene ha gått en tid på hamne- eller utmarksbeite nær gårdene. Hovedsankingen foregår i første halvdel av september, og de fleste sauene vil være sanket før småvilt- og elgjaktstart 10. september.

3.6.2.2 Topografi, skogstruktur og vegetasjon

Holand beiteområde kjennetegnes av en rolig ås-topografi med lange, slake lier uten vanskelig eller bratt lende. Kvesjøen er laveste punkt (320 m o.h.), Storlifjellet høyeste punkt 728 m o.h. Tregrensen ligger på ca. 650 m o.h., med en øvre barskoggrense ved ca. 600 m o.h. Holandsfjellets topparti på ca. 10 km² har store, lavalpine myrområder med bjørkekratt på tørrere lokaliteter og lesider. Små og mellomstore, åpne myrer kjennetegner åsen, der den høyereliggende barskogen er åpen med betydelig innslag av høystammet bjørk.

Markvegetasjonen er rik på grunn av glimmerskifer og kalkholdige bergarter i blanding. Lågurt- og småbregneskog dominerer på fastmark, men det er også store områder med høystaude- gran og fjellbjørkeskog. Dette gjelder også de mer fuktige delene av området, slik at området har rik mengde og variasjon av intermediere til rike sumpskog- og myrområder. Vegetasjonsmessig er beiteforholdene for sau meget gode.

Barskogområdene er blitt kraftig hogd de siste 40 årene. Spesielt øst og sørsida av Holandsfjellet har flater med god gjenvekst, fra riksveien opp til 550 m o.h., og tette ungsogger av gran med kraftig lauvoppslag karakteriserer skogbildet over flere km².

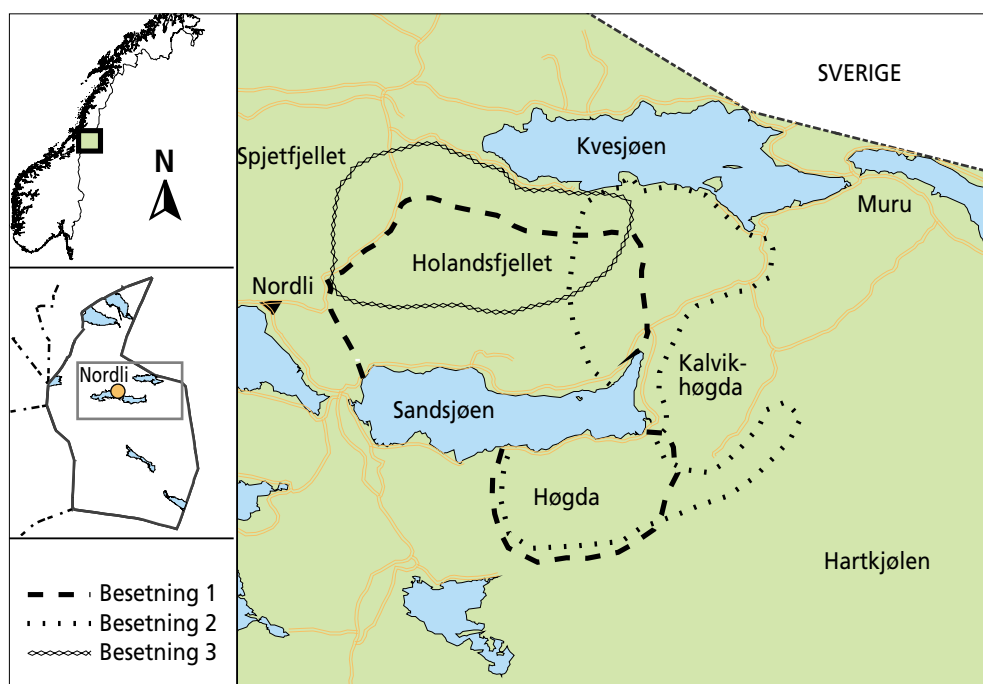
Tabell 3.6.3 Areal og sauetetthet i de undersøkte beiteområdene. (Etter: Kjosnes 1993). – Area and sheep density in the studied sheep herding areas in Lierne.

Beiteområde	Areal km ²	Sauetetthet pr. km ²
Holandsfjellet + Muru	225	7.5
- Holandsfjellet ekskl. Muru	100	10.0
- Holandsfjellet - kjerne	70	15.0
Skjellbred	130	8.0
Kvelia	160	9.5

Nordhellinga mot Kvesjøen er blitt flatehogd noe seinere, slik at skogbildet der har mer markert mosaikk mellom eldre barskog og relativt åpne ungsogger og nye flater. Eldre naturskog av åpen granskog iblandet bjørk kjennetegner det øvre barskogbeltet, og framstår som en «munke(hår)krans» under det åpne topp-platået. Det er bare et par korte skogsbilveier inn i beiteområdet.

3.6.2.3 Menneskelig bruk

Trafikken på riksvei 74 fra Nord-Trøndelag til Strömsund er beskleden, og spesielt om natta kan det gå lang tid mellom hver passerende bil. Riksväg 88 (Indre hovedriksvei) går 150 km fra grensen. Marka er lite belastet med menneskelig ferdsel. Det er imidlertid et lite alpinanlegg ved Holand som i hovedsak benyttes i mars og april. Det er ei oppkjørt skiløype for turgåere i tilknytning til anlegget. Det er noen fiskevann på åsen, men disse ligger ikke langt fra veien til Kvelia og er generelt ikke mye benyttet. Fritidshytter (ca. 60 stk.) er med få unntak lagt i nærhet av eksisterende bebyggelse, hovedveiene og langsmed Sandsjøen og Kvesjøen. Hyttebrukernes utnyttelse av utmarka er beskleden med unntak av skitrafikk i påsken, molteplukking i august og småviltjakt i september. Småviltjakta foregår hovedsakelig i



Figur 3.6.1

Studieområdet med beiteområder for forsøksbesetningene inntegnet. – Map of the study area with pastures of the research sheep herds.

områdene øst for beiteområdet. Elgjakt foregår fra 10. september til ut oktober. Bruken av utmarka i området har hovedsakelig vært prosjektrelatert virksomhet, saueieernes tilsyn og oppsyn av sau i forbindelse med store tap av sau på beite (**tabell 3.6.8**).

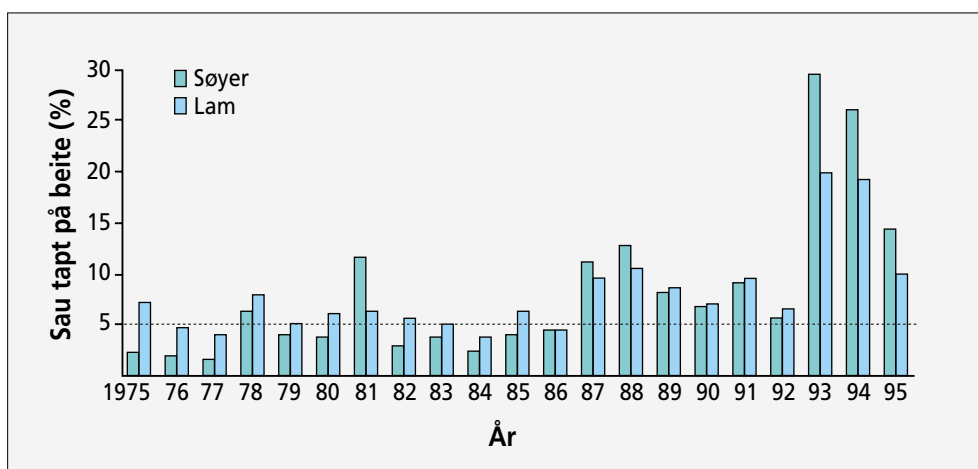
3.6.2.4 Sauehold

Sauehold er en viktig næringsvei i Lierne, der ca. 45 bruk har sauer som hovednæringsvei (**tabell 3.6.4**), og det har vært en gradvis økning i antall sau (**tabell 3.6.5**). Tapene av sau på beite har økt betydelig i de siste årene (**figur 3.6.2-3.6.4**). Et antall bruk tilsvarende som for sauehold, har storfehold og melkeproduksjon som næring. Kombinert med skogbruksaktivitet danner disse virksomhetene grunnlaget for det meste av sysselsetting og infrastruktur i kommunen.

3.6.2.5 Rovdyr

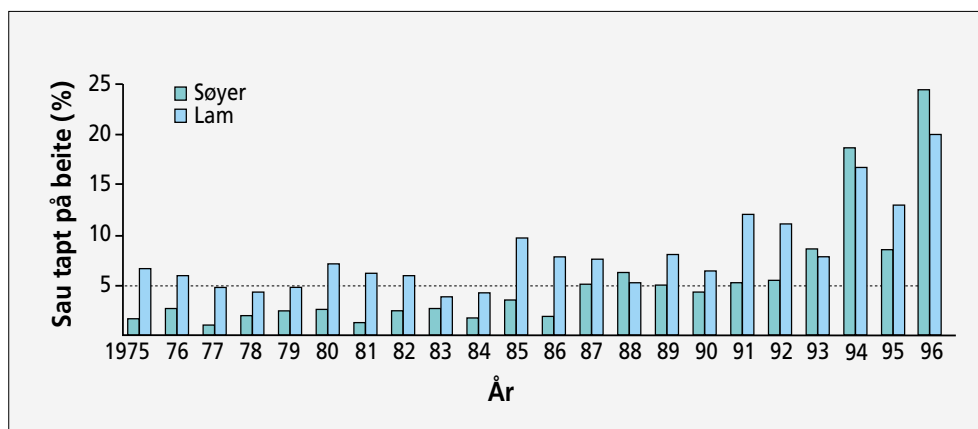
Bjørn forekommer hyppig i området, og antall bjørnebesøk har spesielt økt de siste årene. Flere bjørn er skutt her enn i noen annen del av landet de siste 20 årene (**tabell 3.6.6**). Sammenlignet med andre deler av landet er det felt mange gamle hannbjørner og både unge og kjønnsmodne binner. Dette ligner på situasjonen i områder med en etablert bjørnepopulasjon, og skiller området fra andre norske bjørneområder sør for Finnmark.

Gaupe forekommer regelmessig i Lierne (Knutsen & Kjørstad 1996). Den har sitt viktigste tilhold vest i Sørli og nord for Kvesjøen i Nordli. I Holand beiteområde er gaupa mer sporadisk, men med mer regelmessig tilhold like øst for underøkelsesområdet.



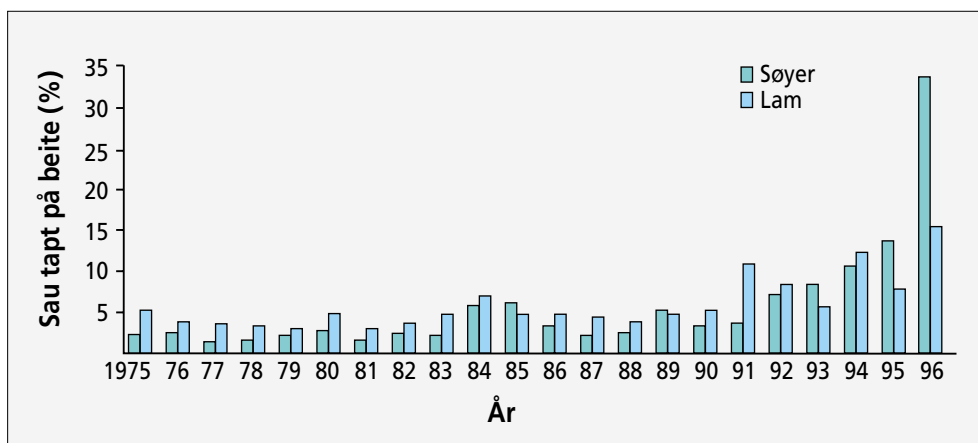
Figur 3.6.2

Tap av sau på beite i Holand beiteområde (%) i perioden 1975-1995. - Per cent annual losses of sheep in Holandsfjellet beiteområde 1975-1995.



Figur 3.6.3

Tap av sau på beite i Skjelbred beiteområde (%) i perioden 1975-1996. - Per cent annual losses of sheep in Skjelbred beiteområde 1975-1996.



Figur 3.6.4

Tap av sau på beite i Kvelia beiteområde (%) i perioden 1975-1996. - Per cent annual losses of sheep in Kvelia beiteområde 1975-1996.

Jerv har de siste årene hatt regelmessig tilhold i Hartkjøl/Hotagsfjällområdet, der yngling ble påvist i 1995, men den har ikke regelmessig tilhold i Lierne. Forekomsten synes å være knyttet til de svenske skogs- og fjellområdene. Vest for Sørli forekommer jerv regelmessig mellom Snåsa og Lierne, hvor det er påvist jervvedrept sau i seinere år (Fylkesmannen i Nord-Trøndelag, Miljøvernnavd. pers. medd.). Regelmessig tilhold av jerv er registrert nord i Lierne ved Tunnsjøen. Jerv og gaupe forekommer mest i de mest brukte reinområdene og opptre bare sporadisk i Holand beiteområde.

Kongeørn hekker spredt i Lierne. Det er få egnede reirplasser i bergvegger og gamle trær. Innen undersøkelsesområdet er det to hekkerevir, men bare det ene ble brukt i undersøkelsesperioden. Paret hadde vellykket hekking i 1993, men det er ikke påvist hekking seinere. Det er flere ganger sett kongeørn på sauekadavre, men uten å være predatoren.

Rødrev forekommer regelmessig, og flere hi ble påvist innen undersøkelsesområdet.

3.6.2.6 Smågnagere

Siden forekomsten av smågnagere påvirker forekomstene av små og mellomstore rovdyr og rovfugler, er det av nytte å vite litt om situasjonen i undersøkelsesperioden. **Figur 3.6.5** viser resultat fra fellefangster i området i perioden 1988-1995. I

Tabell 3.6.4 Utviklingen i saueholdet i Lierne i perioden 1969-1995 fordelt på bruk. - Sheep herding in Lierne distributed by herders 1969 - 1995.

År	Ant. sauebruk	Antall sau	Antall sau pr. bruk
1969	128	5144	40
1979	67	5274	79
1989	45	8748	194
1995	50	8485	170

undersøkelsesperioden var 1992 og 1993 år med lite gnagere, mens 1994 var et utpreget smågnagerår.

3.6.2.7 Daglig tilvekst

Tabell 3.6.7 gir en oversikt over informasjon samlet om sauene i våre forsøk. Ut fra denne informasjon har vi beregnet den viktige parameteren daglig tilvekst pr. dag fra fødsel til vårveiging (Eggen 1995) som dekker vitalitetsforhold for hele familiegruppa. Den avhenger av:

- *Søyas egenskaper;- vitalitet, alder, melkeproduksjon, og generelle morsegenskaper*
- *Lammets egenskaper;- vitalitet, størrelse, kjønn etc.*
- *Antall lam i kullet*
- *Samspillet mellom mor og lam (familiegruppas funksjon)*

Tabell 3.6.5 Utviklingen i saueholdet i Lierne vist som antall søyer og lam sluppet på beite og tapene på utmarksbeite fordelt på Nordli og Sørli. Prosent tap i parentes. - Sheep herding in Lierne (Nordli and Sørli): No. of ewes and lambs released on mountain pastures and no. lost on mountain pastures. (Per cent in brackets).

År	Sluppet på beite						Tap på beite					
	Nordli		Sum	Sørli		Sum	Nordli		Sørli		Sum	
Sau	Lam	Sau		Lam	Sau		Lam					
1975	1634	2004	3638	164	211	375	38	142	180	2	6	8
1976	1583	2198	3781	187	269	456	65	110	175	1	12	13
1977	1610	2299	3909	236	361	597	18	131	149	3	13	16
1978	1620	2412	4032	286	477	763	32	143	175	5	17	22
1979	1799	2596	4395	342	524	866	44	133	177	7	50	57
1980	1950	2245	4195	-	-	1457	59	169	228	-	-	(4.8 %)
1981	2231	3256	5487	-	-	1078	44	147	191	-	-	(4.8 %)
1982	2374	3477	5851	-	-	1501	50	201	251	-	-	(5.9 %)
1983	2565	3916	6481	-	-	1954	63	180	243	35	115	150
1984	2779	4251	7030	865	1366	2231	77	207	284	92	128	220
1985	2558	3974	6532	954	1607	2561	94	252	346	54	159	213
1986	2651	4053	6704	931	1525	2456	153	294	447	37	121	158
1987	2626	4089	6715	914	1535	2449	125	272	397	49	120	179
1988	2530	4106	6636	801	1336	2137	132	232	364	40	119	159
1989	2433	3997	6430	873	1413	2286	129	288	417	110	175	285
1990	2480	4161	6641	748	1232	1980	96	232	328	116	141	257
1991	2565	4396	6961	826	1305	2131	119	380	499	155	222	377
1992	2637	4355	6992	855	1286	2141	217	374	591	103	146	247
1993	2554	4127	6681	821	1303	2124	302	348	650	38	136	174
1994	2694	4202	6898	817	1300	2117	349	532	881	78	204	282
1995	2431	3835	6266	832	1346	2178	235	356	591	206	249	455
1996	2329	3540	5869	752	1115	1867	413	492	905	85	290	375

Tabell 3.6.6 Fellingssted, kjønn og alder for bjørn skutt i Lierne i perioden 1952-1996. Kjønnsmodenhet: Ad. = Kjønnsmoden, Juv. = Ikke kjønnsmoden. Kjønn: M= Hann, F= Hunn. - Killing site, sex and age of bears killed in Lierne 1952 – 1996. Sex: M= Male, F = Female. Fertility: Ad. = Fertile, Juv. = Not fertile.

År	Dato	Kjønn	Alder	Kj.moden	Sted	
1952	—06	M	??	-	Løvsjølia	Nordli
1966	??	M	??	Ad.	Penningkeisen	Sørli
1975	10.07	M	4.5 år	-	Tunnsjøen	Nordli
1980	06.09	M	2.5 år	Juv.	Rømmervatnet	Nordli
1981	20.07	F	2.5 år	Juv.	Skograudberget.	Nordli
1985	08.09	M	8.5 år	Ad.	Skograudberget	Nordli
1985	10.10	M	3.5 år	Juv.	Kariplutten	Sørli
1986	04.06	M	7.5 år	Ad.	Gunnarfjell	Sørli
1987	20.08	M	28.5 år	Ad.	Fiskløyselva	Nordli
1987	29.08	F	4.5 år	Juv.	Holandsfjellet	Nordli
1991	02.08	F	11.5 år	Ad.	Gunnarfjellet	Sørli
1993	07.07	M	4.5 år	Ad.	Kalvikhøgda Rv.74	Nordli
1993	22.08.	F	7.5 år	Ad.	Jakthusfloen Rv.74	Nordli

Tabell 3.6.7 Individuell informasjon fra sauekontrollen samlet inn for besetningene. – Data on individual sheep collected from the sheep herders.

A) Informasjon om søyer

- Individnummer (Øremerkenr.)
- Rase
- Alder
- Veterinærbehandling (Vaksinasjoner m.m.)
- Lyter, skader og sykdom
- Lammedato det enkelte år
- Antall lam i kullet
- Kjønn på lam
- Vårvekt (Like før slipp på beite)
- Høstvekt (Like etter innsanking fra beite)

B) Informasjon om lam

- Fødseldato
- Beiteslippdato
- Mors individnr
- Fars identitet
- Rase
- Antall søsken i kullet
- Kjønn på søsken
- Lyter, skader eller sykdom
- Fødeselvekt (+/- 0.1 kg, like etter fødsel)
- Vårvekt (+/- 0.1 kg, like før slipp på beite)
- Høstvekt (+/- 0.5 kg, tatt like etter innsanking)
- **Dato for veiing**

Dårlig tilvekst fra fødsel til vårveiing vil være et tegn på redusert vitalitet, samt et tegn på at familiegruppa ikke fungerer godt.

Daglig tilvekst fra fødsel til vårveiing:

$$= (\text{Vårvekt} - \text{Fødselsvekt}) / \text{Antall dager}$$

Daglig tilvekst fra beiteslipp til sanking :

$$= (\text{Høstvekt} - \text{Vårvekt}) / \text{Antall dager}$$

3.6.2.8 Registrering på beite

Saueierne registrerte tapene av sau på beite i 1992 og 1993 i tillegg til annet tilsyn og bruk av prosjektpersonell med hund. Det ble registrert både funn av døde dyr og aktivitet av bjørn. Alle sauekadavere ble undersøkt av prosjektpersonell eller Fylkesmannens spesialopplærte rovdyrkontakter i kommunen. I 1994 ble i tillegg til saueiernes oppsyn 600 sau og lam utstyrt med radiosendere med mortalitetsfunksjon. Sauene med radiosender ble peilet hver dag fra saueslipp til sanking i begynnelsen av september. De fleste sauene ble funnet i løpet av ett døgn etter at de var døde. Døde sauer ble obdusert på stedet, men dyrene ble ikke fraktet vekk, med unntak av prøver av indre organer til veterinærmedisinsk vurdering.

3.6.2.9 Undersøkelse av døde sauer

Døde sauer ble obdusert og fotodokumentert (Sørensen et al. 1984). Prøver til veterinærmedisinsk analyse ble tatt av de kadavrene hvor dette var mulig med hensyn til hvor langt framskredet kadaverosen var, og hvor mye som var igjen av kadaveret. Følgende prøver ble tatt:

- Hele organer av hjerte, lunger, lever, milt, nyrer
- Deler av tynntarm og tykktarm med innhold
- Prøve av leddvæske ble tatt ut med sprøyte og injisert i næringsmedium

Oftest ble biter av samme organer fiksert i 10% formalinoppløsning. Prøvene ble umiddelbart sendt til Statens veterinære laboratorium i Trondheim for analyse.

Tabell 3.6.8 Tilsynsaktivitet i Holandsfjellet beiteområde i perioden 1992-1994 regnet i antall dager. - Guarding activity in Holandsfjellet shep herding area 1992-1994 counted as working days.

År	Eiere	Ekstraordinært	Prosjekt	Tilfeldig	Sum
1992	30	-	50	25	100
1993	50	75	100	25	250
1994	30	10	200	25	260

3.6.2.10 Mortalitetssendere

Radiosenderne ble festet rundt halsen på dyrene med ekspanderende klave (Mysterud & Warren 1989). Hver tredje søye med tilhørende lam i eiernes besetningsliste ble påmontert radiohalsband. Lyter som kunne identifiseres ved kontroll av sauene før slipp framgår av **tabell 3.6.9**, mens oversikt over koder for sauenes skjebne og dødsårsaker/sykdommer er gitt i **tabell 3.6.10** og **tabell 3.6.11**.

3.6.2.11 Registrering av rovdyr

Registreringene av rovdyr i Lierne har skjedd i regi av Fylkesmannen i Nord-Trøndelag etter opplegget utarbeidet av Sørensen et al. (1984). I tillegg til tilfeldige observasjoner er det registrert spor av bjørn langs skogsbilveier, samt at noen faste kompasslinjer er gått for å registrere spor etter bjørn. Den gjennomgang som er foretatt (Kvam et al. 1993, 1994, 1995, 1996) brukes som grunnlag for å vurdere tap i forhold til rowiltaktivitet.

I 1993 og 1994 oppholdt radiomerkede bjørner seg i og ved forsøksområdet. Bjørnene ble rutinemessig peilet daglig i perioden fra 25. Mai-10. september i forbindelse peiling etter mortalitetssendere på sau. I fire perioder, (juni, juli, august, september) ble de peilet gjennom hele døgnet i ca. 1 uke. Et betydelig materiale foreligger fra periodene da bjørnene oppholdt seg i sauebeiteområdene.

3.6.2.12 Gjennomføring

1992 var forstudieår. Feltprosedyrer med hensyn til overvåking, roviltrapportering og kadaverundersøkelser ble utprøvd. Det var full gjennomgang av innsamling av data på sauebesetningsnivå, og foreløpige analyser ble utført.

I 1993 ble besetningsregistreringer utført som i 1992 før beiteslipp og etter sanking. Sauene ble kontrollert 7. og 8. juli i en periode med predasjon av bjørn. Til sammen ble 318 sauer eldre enn ett år inkludert 3 værer og 546 lam veid og kontrollert med hensyn på skader, sykdommer og sammensetningen av familiegruppe. En voksen hannbjørn ble merket med radiosender og fulgt fram til juli da den ble skutt under jakt på slagbjørn. 59 kadaver, herav 26 fra forsøksbesetningene, ble undersøkt.

1994 var hovedfeltseong. De voksne dyrene ble veid og besetningsregistreringer ble gjennomført som tidligere. 600 Televilt mortalitetssendere ble påmontert søyer og lam. 171 kadaver ble undersøkt. Tre bjørner fikk radiosendere og oppholdt seg innen forsøksområdet hele, eller deler av sommeren.

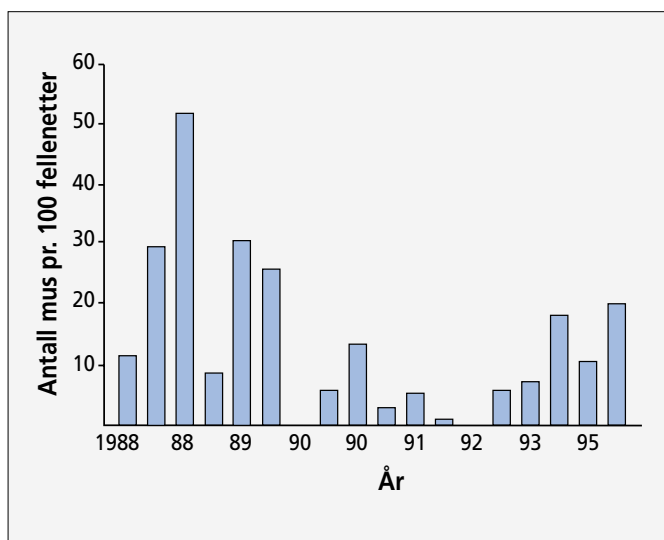
3.6.2.13 Materiale

Undersøkelsen bygger på statistikk over sauetall og tap på beite i perioden 1975-1996 for Lierne (**tabell 3.6.5**). De detaljerte undersøkelsene bygger på statistikk og annen informasjon samlet fra tre forsøksbesetninger i Holandsfjellet beiteområde fra årene 1992-1994 og disse sauenes skjebne på beite disse årene (**tabell 3.6.12**). **Tabell 3.6.13** gir en oversikt over de tre prøvebesetningene og fordelingen av sendere på søyer og lam. Antall registreringssplott for radiomerkede bjørner i 1994 framgår av **tabell 3.6.14**.

3.6.3 Resultater og diskusjon

3.6.3.1 Suetapene 1975 - 1996

De første årene var søyetapet på Sørli og Nordli lavt, mens lammetapet var mer varierende (**tabell 3.6.5**). Tapene økte i begynnelsen av 1980-årene, dette gjelder også andelen søyer i tapene. Det blir dokumentert predasjon fra bjørn (Kvam et al. 1984; Sørensen et al. 1988). Tapene øker på beiteområdenivå fra ca. 2 % før 1980 til ca. 5 % på midten av 1980-tallet og ca. 10 % ved begynnelsen av 1990-årene. I enkeltbesetninger kan tapene av søyer nå opp i ca. 35 % (**figur 3.6.2 - 3.6.4**) etter 1992.



Figur 3.6.5

Resultater av fellefangster av smågnagere i Lierne i perioden 1988-1995. (Antall mus pr. 100 fellenetter). – Small rodent captures in Lierne 1988-1995. (No. of small rodents per 100 trap-nights).

3.6.3.2 Tapsårsaker 1992-1994

Predasjon, spesielt av bjørn, har alle år vært den helt dominerende dødsårsak både for voksne og lam (**tabell 3.6.15, 3.6.16**). I 1994 skyldtes 42,9% (n= 35) av de analyserbare lammetapene og 94,6 % (n= 56) av søyetapene er bjørnepredasjon. Bare en liten andel av tapene som skyldtes andre rovdyr.

Sykdom utgjorde ca. 15 % av tapsårsakene for de radiomerkede dyrene som døde på beite, og bare 2,5 % av antall merkede dyr (3,8 % søyetap og 37,0 % lammetap) døde av sykdom. Dette ligger på nivå med andre norske undersøkelser (Mysterud et al. 1991,1992,1993). De angitte sykdommene er ikke uvanlige eller spesielt smittsomme, men selénmangel ble påvist i 1994. Det var trolig spesielle forhold med tidlig beiteslipp og magert beite den første tida som utløste selénmangelen.

Ulykker betydde lite som tapsårsak, bare 4 % av de undersøkte tilfellene og 0,7 % av de merkede dyrene (1,8 % søyetap og 8,6 % lammetap). Ett tap var forsøksrelatert, og et værlam ble stanget i hjel av et annet lam. Flere av de andre ulykkene kan relateres til uhell induisert av rovdyraktivitet i nærheten, og er antagelig utløst ved at dyrene har vært uheldige under jag eller stress.

Tabell 3.6.9 Koder for lyter på sau for registrering i databasen BÆRTIL. – Codes utilized for input of data into the database called BÆRTIL.

Kode	Lyte
01	Blind på ett øye
02	Tannproblemer
03	Skadet en for- brudd o.l.
04	
05	Betennelse i øret pga. merke
06	Fotstillingsfeil - slakke ledd
07	Klauv-defekt
08	Halvhet - vondt for å gå pga. sår/betennelse
09	Sår på kropp - store
10	Sår på kropp - middels
11	Sår på kropp - små
12	Hengevom (vomfeste løsnet)
13	Brokk
14	Pelstap
15	Jurskade - sår
16	Jurdefekt
17	Spenelekkasje
18	Ekstra spener
19	Hengejur
20	Mager - muskeldystrofi
21	Betennelse i sår
22	
23	Betennelse i spene
24	
25	Amputert jur
26	Puster unormalt
27	Lite melk
28	Feil i kryssset
29	Melkemangel - agalakti
30	Fødselvansker

Ukjent tapsårsak er knyttet til ca. 3 % av de merkede dyrene som døde. Disse ble antakelig drept av rovdyr, men dødsårsaken kunne ikke bestemmes fordi dyrene da de ble funnet, allerede var nesten oppspist. Dette gjelder også mange av de gjenfunne, umerkede dyrene, og det foreligger god indikasjon på at flere av disse ble drept av radiomerkede bjørner, som oppholdt seg i området på det tidspunkt dyrene ble borte.

Det var relativt liten forskjell mellom dødsårsaker på dyr funnet ved vanlig tilsyn og de som ble funnet ved hjelp av dødssendere. Antallet dyr som døde av ukjent årsak var ca. 10 % høyere for umerkede sauer, og dyr som døde av sykdom ble underestimert for de umerkede sauene. Men forskjellene er ikke større enn at vanlig tilsyn med korrekt diagnostisering vil gi et tilnærmet riktig bilde av årsakene til søyetapene og til dels lammetapene i et område med rovdyrskader (**tabell 3.6.16**).

Tapet av merkede lam i Holand beiteområde var lavere enn tapet av umerkede lam i 1994 (**tabell 3.6.16**). Denne forskjellen kan ikke forklares ut fra metodiske forskjeller i utvalget av lam ved merking, og kan skyldes forhold på beitet som ikke gjelder for søyer. En mulig forklaring er at predatorer på lam i en viss grad har unngått å angripe merkede dyr. Predatoren er neppe bjørn, fordi den tydeligvis ikke sorterer bort merkede søyer, men kan være gaupe som ble registrert i området sesongen 1994. Mysterud et al.(1993) har funnet tendenser til at gaupe kan unnlåte å ta merkede lam. Siden det var smågnagerår i 1994, er det lite trolig at rev har tatt særlig mange lam, og rester av dette ble heller ikke funnet ved de hiene som ble undersøkt.

Gjeldende erstatningsordning for rovdyrskade på bufe innebærer eieren har rett til full erstatning for tap forvoldt av fredede rovdyr, der eieren har bevisbyrden. Han må finne kadavret, og det må skje i tide til at sikker diagnose kan stilles. Ved denne undersøkelsen var leteområdet på om lag 70 km² lett og relativt oversiktlig terreng. Letemannskapet var rutinert og hadde meget god terrengkjennskap. Likevel klarte man med meget intensiv innsats (250 dagsverk i løpet av beiteperioden) bare å finne halvparten av søyene som gikk tapt og bare en fjerdepart av de tapte lamene (**tabell 3.6.17**). Det er derfor ikke rimelig å koble erstatning for tap av sau i et bjørneskadeområde til sterkt krav om dokumentasjon av årsak, hvis ikke telemetri er en tilgjengelig metode for å finne igjen kadavre.

Tabell 3.6.10 Koder for skjebner til bruk i databasen BÆRTIL. – Codes for destiny used with the database BÆRTIL.

Kode	Skjebne
01	Savnet på beite
02	Dødfødt
03	Død i fjøs
04	Død på innmark
05	Død på beite - rovdyr
06	Død på beite - sykdom
07	Død på beite - uhell
08	Død på beite - ukjent årsak
09	Slaktet - ordinært
10	Død - forsøksrelatert
11	Avlivet

Tabell 3.6.11 Koder for dødsårsaker og sikkerhet av dødsårsak-bestemmelse i til bruk i databasen BÆRTIL. – Codes for death causes and validity of the determination of death causes used with the database BÆRTIL.

Kode	Dødsårsaker	Kode	Dødsårsaker
01	Ukjent - rester	64	Veisalt-forgiftning
02	Ukjent - død på beite	65	Fullgjødsselforgiftning
03	Manglet analåpning	66	Tungmetallforgiftning
04	Fødselskade	67	Fluelarver
05	Stanget i hjel av sau	68	Leverikter
06	Ligget i hjel	69	Lungeormer
10	KRÅKEFUGL Ubestemt	70	SYKDOMMER Uspesifikt
11	Skjære	71	Munnskurv
12	Kråke	72	Øyebetennelse
13	Ravn	73	Jurbetennelse
15	ROVFUGL Ubestemt	74	Listeriose (hjernebetennelse)
16	Kongeørn	75	Hypomagnesemi
17	Havørn	76	Hypokalsemi
20	ROVDYR Ubestemt	77	Diare
21	Rødrev	78	Pulpanyresyke
22	Fjellrev	79	Pasterulose
23	Hund	80	Alveld
24	Stort hundedyr	81	Tympani
25	Ulv	82	Infeksjoner Uspesifikt
30	Jerv	83	Muskeldystrofi
31	Mår	84	Beinbrudd
35	Gaupe	85	Leddbetennelse
40	Bjørn	86	Selen-mangel
43	Menneske - forsøksrelatert	87	Overanstrengelse - "Sprengt"
44	Menneske - ordinær slakt	88	Lungebetennelse
47	Menneske - uhell o.l.	89	Nyreinfarkt
48	Menneske -Nødslakt - Sykdom	90	Hjertefeil/- infarkt
49	Menneske - Nødslakt - Rovdyr	91	Hjertebetennelse
50	TILFELDIGHETER Uspesifikt	92	Hjertesvikt Uspesifikt årsak
51	Ryggvelt	93	Traume
52	Skårfeste	94	Utfelling i nyrer
53	Fast i vegetasjon	95	Tarmbetennelse
54	Fast i ur/stein/sprekker	96	Hjertesvikt etter anstrengelse
55	Fast i myr	97	Nyresvikt (nefroze)
56	Fast i småpytter (drukning)	98	Påleiringer i hjertet
57	Fast i bekker (drukning)	99	Savnet dyr, - ikke gjenfunnet
58	Drukning i elv/vatn	100	Miltinfeksjon
59	Fall utfor stup o.l.	101	Kreftsvulster
60	Sult - Underernæring	102	Hard fødsel
61	Frost	103	Fordøyelsesproblem (ukjent årsak)
62	Inntak av fremmedlegeme	104	Hudinfeksjon
63	Forgiftning uspesifisert	105	Leverbetennelse.

VURDERINGSKODER:

- **Mulig.** Indikasjoner på at angitt årsak er riktig, men ofte svært sparsomt med rester av dyret til at sikre vurdering er mulig. (Oftest spor og tegn på åsted).
- **Antatt.** Spor og/eller andre tegn av angitt rovdyr finnes på stedet. Aktivt rov virker mest sannsynlig, men kadaveret er oftest i en tilstand som gjør at det er umulig å si om det er drept. (Som regel umulig med veterinære vurderinger).
- **Sannsynlig.** Dyret er med sikkerhet drept av rovdyr, men sikre tegn på åstedet som kan dokumentere at art mangler. Den mest sannsynlige er angitt med denne kode, eventuelt andre mulige vil bli angitt med lavere vurderingskoder. Veterinær undersøkelse har funnet tegn på angitt sykdom, men ikke vurdert den som sikker dødsårsak.
- **Sikker.** Kadaveret ferskt med tegn som viser at det er aktivt drept eller veterinære undersøkelser kan diagnostisere sykdom o.l. som dødsårsak. Spor og tegn av angitt rovdyrart på stedet.

Tabell 3.6.12 Antall søyer og lam sluppet på beite, tapt på beite, tapsprosent og antall døde dyr gjenfunnet i Holandsfjellet beiteområde årene 1992-1994, fordelt på eiere. - Ewes and lambs released on mountain pasture, lost on mountain pasture, per cent loss and no. of carcasses registered in Holandsfjellet sheep herding area 1992-1994.

År	Eier	Sluppet		Tapt		Kadaverfunn	
		Søyer	Lam	Søyer	Lam	Søyer	Lam
1992	1	192	297	3 (1.6)	19 (6.4)	2 (66.6)	2 (10.5)
	2	253	377	0 (0)	21 (5.6)	-	0 (0)
	3	149	264	19 (12.8)	34 (12.9)	4 (21.1)	2 (5.9)
Sum		594	938	22 (3.7)	74 (7.9)	6 (27.3)	4 (5.4)
1993	1	176	265	31 (17.6)	33 (12.5)	14 (45.2)	9 (27.3)
	2	194	298	61 (31.4)	43 (14.4)	28 (45.9)	9 (20.1)
	3	150	280	52 (34.7)	41 (14.6)	33 (63.5)	8 (19.5)
Sum		520	843	144 (27.7)	117 (13.9)	75 (52.1)	26 (22.2)
1994	1	164	264	54 (32.9)	27 (10.2)	36 (66.7)	17 (63.0)
	2	192	247	36 (18.8)	29 (11.7)	32 (88.9)	12 (41.4)
	3	166	197	47 (28.3)	44 (22.3)	36 (76.6)	21 (47.8)
Sum		522	708	137 (26.2)	100 (14.1)	104 (75.9)	50 (50.0)
Sum	3	465	741	118(25.4)	119 (16.1)	73 (61.9)	31 (26.1)
Sum	2	639	922	97 (15.2)	93 (10.1)	60 (61.9)	21 (22.6)
Total	1	532	825	88(16.5)	79(9.6)	52 (59.1)	28 (35.4)
	Sum	1636	2489	303 (18.5)	291 (11.7)	185 (61.1)	80 (27.5)

Tabell 3.6.13 Søyer og lam sluppet på beite i de tre utvalgte besetningene på Holandsfjellet sommeren 1994, og fordelingen av søyer og lam med mortalitetssendere. - Ewes and lambs released on mountain range with and without mortality transmitters in the three sheep herds studied.

Eier	Sluppet				Radiomerket				Umerket			
	Søyer	Lam	Værer	Sum	Søyer	Lam	Værer	Sum	Søyer	Lam	Værer	Sum
1	164	264	4	432	66	118	1	185	98	146	3	247
2	192	247		439	98	131		229	94	116		210
3	166	197		363	67	117		184	99	80		179
Laget			2	2			2	2				0
Sum	522	708	6	1236	231	366	3	600	291	342	3	636

Tabell 3.6.14 Antall peileplott på de radiomerkede bjørnene i 1994 fordelt på måned. - Positions of radiocollared bears registered in 1993 and 1994 distributed by month.

Bjørn	År	Type	Måned								Sum
			April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	
63	94	F Juv.	19	17	58	40	113	38	3	2	290
64	94	F Ad.	4	10	82	40	8	13	3	2	162
65	94	M Juv.	8	5	10	26	8	3	4	2	66

3.6.3.3 Rovdyraktiviteten 1992-1994

I juni 1992 ble det påvist aktivitet av bjørn i Skjelbred og Kvelia, mens det i Holandsfjellet ikke var tegn til bjørn før begynnelsen av juli, da ble de første bjørnedrepte sauene påvist. Noe seinere ble spor av ei binne med unger sett like ved grensen sør for Murusjøen. Denne familiegruppa oppholdt seg sannsynligvis en del på Holandsfjellet i juli og august, der de også ble sett under elgjakta i september. Flest kadaver ble funnet rundt 1. august og sportegnene tydet på at binna (med unger) drev konsumpredasjon på sau i de tette ungskogene mellom Holand og Limannvika. Det var også besøk av en større bjørn seinere på høsten. I 1992 kan det ha vært minst 5-7 bjørn i Nordli, og binna med årsunger hadde tilhold i Muruområdet i lengre tid.

I 1993 kom en voksen hannbjørn til Muru i slutten av april. Bjørnen, som ble radiomerket (Raudbergbamsen I), oppholdt seg i Muru i ca. 2 uker. Den åt på en rein samt en elgokse som høsten før hadde falt utfor et stup. Fra mai til juli var denne bjørnen i Norge en gang. I begynnelsen av juni ble den registrert i fjellet i Bursklumpen. Midt i mai ble den på svensk side sett sammen med en annen bjørn, antagelig ei binne. Annen bjørneaktivitet ble først registrert midt i juni da ferske spor viste at bjørn var kommet til Muru. De første drepte sauene ble funnet 26. juni. Det var en mellomstor bjørn med spormål som passet med skadebjørnen fra året før. Det var også to ungbjørner i området, og ut fra sportegn antar vi at disse holdt seg i Holandsfjellet til slutten av september, da sauene var sanket. De drepte mye sau, men opptrådte tydeligvis alene uten kontakt med større bjørn. I tillegg var en stor bjørn tilstede på forsommeren, og den merkede bjørnen kom til i slutten av juni. Han mistet desverre senderen, og ble skutt 7. juli under los på en annen bjørn. Denne hannbjørnen var mager og uten tegn til sau i magen. Med all sannsynlighet hadde han knapt rørt sau den uka han var i Muru, men isteden fulgt ei brunstig binne. Sauetapene om sommeren fortsatte, med småbjørnene og en mellomstor bjørn som skadegjørerne. Ny jakt ble igangsatt 22. august, og bjørnen, ei stor, nyparret binne ble skutt samme kveld. Sporene passet med hovedskadegjøreren fra denne sommeren og året før. Utover høsten holdt tre bjørner til i området, og de siste sauene ble tatt av bjørn på innmarka i begynnelsen av oktober. Dette betyr at minst 5 bjørner var på besøk i Holandsfjellet beiteområde i løpet av sommeren, hvorav to ble skutt. Ei voksen binne var hovedskadegjører, og under brunst tiltrakk hun seg hannbjørn, men uten at den eller de syntes å ta sau.

I april 1994 ble to ungbjørner radiomerket i Muru, og ei voksen binne ble merket like øst for grensen. Den første var ei ungbinne, kalt Murubinna. Etter merking holdt hun seg i Muru ved kadavre av rein drept av gaupe på vårvinteren. Fra slutten av mai til midten av juni oppholdt hun seg oppe i selve Hartkjølområdet. I begynnelsen av juni var hun i Bursklumpområdet, hvor det var mye rein. Hun kom til Muru den 20. juni og oppholdt seg stort sett innen Holandsfjellet beiteområde til september-oktober. Hun tok mye sau, og hennes aktivitet i denne perioden ble registrert nesten daglig (Tønne & Åberg 1995; Kvam et al. 1995).

Raudbergbamsen (II) ble merket i slutten av april i samme område som Murubinna. Han var en ung hann, som etter å ha hatt tilhold i Muru-traktene til midten av mai trakk opp i fjellet

mot Sørli. I midten av juni gikk den videre til Snåsa. Midt i mai kom andre, store hannbjørner til Muru og utvandringen til Raudbergbamsen (II) kan skyldes fortrenning fra de voksne hannene. Den tok trolig noen få sauer i Sørli før den vandret vestover. Vedal (1997) har beskrevet denne bjørnens aktivitet i Snåsa fram til og med 1996.

Hällingsåbinna ble merket i slutten av april i Sverige ca. 15 km fra grensen. Hun kom til Muru en uke seinere, og leveområdet strakk seg fra merkestedet vestover til Sørli og opp til Nordli, på østsida av riksvegene gjennom Lierne. Hun var ofte i Muru og 12. mai ble hun sett sammen med en stor hannbjørn. Hun var i brunst og følget varte til midt i juni. Flere ganger krysset hun fjellet fra Hällingsåa i øst til Sørli i vest, ca. 45 km i luftlinje, i løpet av et døgn. Hun predaterte en sau på sine besøk i beiteområdet, mest i besetningen til Reidar Kjelvik ved Murusjøen. Hun tok sau i de perifere delene av hovedbeiteområdet, på Høgda sør for Sandsjøen. Ved Murusjøen ble hun observert under angrep på sau, men angrepet ble avverget ved bruk av knallskudd. Flere sauer ble funnet drept de nærmeste dagene, og hun ble jaget vekk fra sauekadavre i følge med en hannbjørn. Kjelviks sauer ble tatt inn fra beite i midten av juli. Etter dette var binna flere ganger på besøk i området, men krysset aldri Rv. 74 for å gå opp i Holandsfjellet. Hun endret ikke leveområde etter at sauen var tatt inn, men oppholdt seg mer på svensk side av grensen.

Tre radiomerkede bjørner hadde tilhold i undersøkelsesområdet i Lierne våren 1994, men en forsvant derfra før sauene kom på beite. I tillegg oppholdt minst ti forskjellige umerkede bjørner seg i området i begynnelsen av mai (Kvam et al. 1995): To store hannbjørner ble ved flere anledninger sporet i området. De tok sau, men trolig i beskjeden omfang. De første sauene ble tatt allerede få dager etter slipp på beite. En liten og en mellomstor bjørn var da aktive, og en liten bjørn tok mye sau på Holandsfjellet i løpet av sesongen. Ei binne med unger ble sporet i Muru, men aldri observert vest for Murubekken. Hun hadde neppe befatning med sauetapene i forsøksområdet, men var kanskje aktiv i forbindelse med de store tapene i besetningen til Reidar Kjelvik (øst for undersøkelsesområdet) tidlig på sesongen. Bjørneaktiviteten var etter dette stor i hele beitesesongen, med innslag av små ungbjørner, ung binne, binne i brunst og store hannbjørner.

Jerv syntes ikke å stå for noen av sauetapene i området om sommeren, selv om dette ikke fullstendig kan utelukkes. Gaupe ble påvist flere ganger ved sporing på vårvinteren i østre deler av beiteområdet, og gaupe tok minst to av forsøkssauene. Ekskrementer av gaupe ble funnet ved noen kadavre på Holandsfjellet i løpet av sommeren, slik at gaupe kan ha stått for større tap enn en kunne påvise, spesielt av lam som ikke var merket med radiosendere.

Tabell 3.6.15 Tapsårsaker på sauer gjenfunnet i Holandsfjellet beiteområde fordelt på tapsårene 1992, 1993 og 1994, sikkerhet i vurderingen og forholdet mellom sau merket med mortalitetsendere og umerkede dyr i 1994. "S"= Søye, "L"= Lam, "V"= Vær. - Death causes of sheep carcasses detected in the Holandsfjellet sheep herding area in 1992, 1993 and 1994. "S"= Ewes, "L"= Lambs, "V"= Rams.

Tapsårsak	Kode	1992		1993		Radiomerket 1994			Umerket 1994	
		S	L	S	L	V	S	L	S	L
		Ukjent	01-1	-	-	6	10	-	-	3
Sau - stanging	05-3	-	-	-	1	-	-	-	-	-
Predasjon										
Kråkefugl	10-3	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Kongørn	16-4	-	-	-	-	-	-	1	-	-
Ukjent art	20-4	-	-	-	-	-	-	1	-	-
Rødrev	21-1	-	2	-	-	-	-	-	-	-
Rødrev	21-4	-	1	-	-	-	-	-	-	-
Gaupe	35-4	-	-	-	-	-	-	2	-	-
Bjørn Mulig	40-1	-	-	1	-	-	-	-	-	-
Bjørn antatt	40-2	-	-	5	3	-	-	-	1	-
Bjørn Sanns.	40-3	-	-	10	3	-	1	2	5	1
Bjørn Dokum.	40-4	5	1	55+1v	11	3	49	12	43	7
Menneske										
- Forsøksrelatert	43-4	-	-	-	-	-	-	1	-	-
- Nødslakt sykdom	48-4	-	-	-	-	-	-	-	1	1
- Nødslakt rovdyr	49-4	-	-	6	-	-	3	1	-	-
Ulykker										
- Ryggvelt	51-4	-	-	-	-	-	1	-	-	-
- Skårfeste	54-4	-	-	-	-	-	-	1	-	-
- Fast i bekk-drukn.	57-4	-	-	-	-	-	-	-	-	1
- Druknet i elv/bekk	58-2	-	-	-	-	-	-	1	-	-
- Druknet i elv/bekk	58-3	-	-	-	1	-	-	-	-	-
- Druknet i elv/bekk	58-4	-	-	-	-	-	-	-	1	-
Sykdom										
- Ubest. sykd.	70-4	-	-	-	1	-	-	-	-	1
- Munnskurv	71-3	-	-	-	1	-	-	-	-	-
- Jurbetennelse	73-3	-	-	-	-	-	1	-	-	-
- Diare	77-3	-	-	-	-	-	-	1	-	-
- Diare	77-4	-	-	-	-	-	-	1	-	-
- Muskeldystrofi	83-4	-	-	-	-	-	-	1	-	-
- Selenmangel	86-2	-	-	-	-	-	-	1	-	1
- Selenmangel	86-4	-	-	-	-	-	-	1	-	-
- Sprengt	87-4	-	-	-	-	-	1	1	-	-
- Lungebetennelse	88-4	-	-	-	-	-	-	4	-	-
- Hjertesvikt	92-4	-	-	-	-	-	-	1	-	-
- Trauma årsak ?	93-4	-	-	-	-	-	-	1	-	-
- Nyresvikt	97-4	-	-	-	-	-	-	-	1	-
- Fordøyelse-svikt	103-4	-	-	-	-	-	-	1	-	-
Sum		5	4	83+1v	31	3	56	38	58	16
Pr. år		9		115		3	171		58	16

3.6.4 Konklusjoner

- (1) Den estimerte fordelingen av årsaker til sauetapene var i hovedtrekk den samme ved bruk av telemetri og kadaverletting.
- (2) Gjenfunnprosenten for tapt sau var moderat ved svært høy leteinnsats uten bruk av telemetri, og det er ikke rimelig å koble erstatningsreglene til sterke krav om årsaksdokumentasjon hvis telemetri ikke er tilgjengelig.
- (3) Bjørnepredasjon var så godt som eneste tapsårsak når det gjaldt voksne sauer, og den dominerende årsak til tap av lam.
- (4) Med unntak av noen tilfeller av jurbetennelse, kunne en ikke påvise at redusert vitalitet kunne forklare tap av voksne sau. Bjørnen velger ikke ut svake sauer framfor friske.
- (5) Det ble påvist seleksjon etter alder på søyer. Dette kan skyldes at foreldreinvesteringen øker med alderen.
- (6) Redusert vitalitet målt som lav fødselsvekt og lav tilvekst etter fødsel hos lam kan disponere for tap.

Tabell 3.6.16 Fordeling av dødsårsaker for radiomerkede og umerkede søyer og lam i Holandsfjellet beiteområde 1992-1994. (Prosent av til totaltap). - Distribution of death causes of radio-collared and unmarked ewes and lambs in Holandsfjellet sheep herding area 1992 – 1994. (Per cent of total loss).

Tapsårsak	Radiomerket 1994		Umerket 1992-1994	
	Søyer	Lam	Søyer	Lam
Rovdyr totalt	96.6	47.4	89.7	56.9
Bjørn	96.6	39.5	89.7	51.0
Fugl	0	2.6	0	2.0
Andre rovdyr	0	2.6	0	5.9
Ulykker	1.8	5.3	0.7	5.9
Sykdom	3.6	34.2	1.4	9.8
Ukjent	0	7.9	8.2	25.5
N =	56	38	146	51

Tabell 3.6.17 Leteinnsats, gjenfunn av kadaver og tapsomfang for søyer og lam på beite i Holand beiteområde i 1992-94. "Tap (%)" er tap i prosent av antall dyr sluppet på beite. "Kadaverfunn (%)" er kadaver gjenfunnet i prosent av antall dyr tapt på beite. – Seaching efforts, registration of carcasses and losses of ewes and lambs in Holand beiteområde 1992 –1994. "Loss (%)" is per cent lost of sheep released on mountain pasture. "Carcass (%)" is per cent found as carcasses of the total no. of lost sheep.

År	Ant. tapt	Tap (%)	Gjenfunn (%)	Feltinnsats (dager)	Tilsynsintensitet
Søyer					
1992	22	3.7	27.3	100	Normalt tilsyn
1993	144	27.7	52.1	250	Intensivt tilsyn
1994	137	26.2	75.9	260	Telemetri *)
Lam					
1992	74	7.9	5.4	100	Normalt tilsyn
1993	117	13.9	22.2	250	Intensivt tilsyn
1994	100	14.1	50.0	260	Telemetri *)

*) Dødssendere på 600 av 1236 dyr. Samtlige merkede dyr ble funnet.

3.6.5 Etterskrift

På grunn av store tap ble sauedrifta avviklet i alle de tre forsøksbesetningene etter forsøksperioden. Tapsomfanget på sau i et område med bjørn ble for stort til å leve med, selv med meget stor menneskelig aktivitet i terrenget. Siden 1994 har omfanget av bjørnepredasjon på sau i Kvelia og Skjeldbred vest for Holandsfjellet økt betydelig, og er i enkelte besetninger større enn hva vi registrerte i Holandsfjellet.

3.7

Arealbruk og vandringsmønster hos gaupe i Nord-Trøndelag

P.F. Moa, A. Negård, T. Kvam og K. Overskaug

Gaupa i Nord-Trøndelag benyttet større områder enn det som tidligere er vist i andre studier av eurasiatisk gaupe. Dette kan skyldes at en stor del av habitatet er marginalt og byttedyrtettheten relativt liten. En voksen hann benyttet et totalområde på mer enn 3000 km², mens unge hunner i gjennomsnitt brukte ca. 1600 km². Gjennomsnittlig størrelse på aktivitetsområdene til de voksne hunnene og hannene var henholdsvis 264 og 849 km². Totalområdet til voksne gauper overlappet hverandre i relativt stor grad, mens det var lite overlapping mellom gaupenes aktivitetsområder, bortsett fra mellom unge hunner og voksne hanner. De voksne hunnene brukte de minste områdene og forflyttet seg lite. Gjennomsnittlig forflytning pr. døgn for voksne og unge hunner var henholdsvis 2,0 og 3,4 km. Tilsvarende tall for de voksne hannene var 5,3 km.

3.7.1 Innledning

Arealbruk og vandringsmønster hos gaupe kan best studeres ved bruk av radioteleometri. Telemetri, er ikke som sporing begrenset til vinteren eller avgrensede områder. Dyrenes kjønn og sosial status er kjent og man kan skille individene fra hverandre (Mech 1980).

Variasjoner i størrelsen på aktivitetsområdet innen og mellom pattedyrarter har i tidligere studier vært relatert til størrelsesavhengig næringsbehov (McNab 1963); evnen til å utnytte tilgjengelig energi avtar med økende kroppsstørrelse og trofisk nivå (Harestad & Bunnell 1979), muligheten til å utnytte tilgjengelig energi minker med økende artsoverlapp (Damuth 1981). Biologisk kritiske perioder som forplantning (Lindstedt m. fl. 1986) kan også påvirke utnyttelse av aktivitetsområdet (Swihart et al.



Foto: Jan P. Bolstad

1988), parbindingsmønster (Sandell 1989) og territorieforsvar (Grant et al. 1992) er også kilder til variasjon. Det samme gjelder variasjoner i næringstilgang (Harestad & Bunnell 1979) og sosiale faktorer som paringstid og yngleperiode (Breitenmoser & Haller 1993).

Hos arter der hannenes bidrag til avkommet kun er spermier (de fleste insekter og pattedyr), er ikke hunnens reproduksjonssuksess begrenset av tilgangen på hanner, men av næring. Hannene har potensiale til å gi opphav til flere avkom enn det en hunn produserer. Hannenes reproduksjonssuksess blir derfor bestemt av tilgangen på kjønnsmodne hunner (Davies 1991). Eisenberg (1986) poengterte at det vanligvis er slik at unge kattedyr tolereres innenfor voksnes aktivitetsområder inntil de når kjønnsmoden alder. Etter dette forlater ungene gjerne oppvekstområdet og kan vandre over store områder inntil de finner et område der de forsøker å etablere seg.

Gaupa lever som enslig, med unntak av hunner med unger og i parringstiden, da hanner og hunner kan gå sammen. Dette betyr ikke at de områdene gaupene benytter er fullstendig eksklusive. I hvilken grad dyrenes områder overlapper hverandre, innvirker på deres arealstørrelser, hvilket er av betydning ved bestandsestimering.

Hvor langt gaupene forflytter seg i løpet av et døgn er viktig for å forstå gaupenes bruk av de områdene de benytter. Kapasiteter i døgnforflytningene er dessuten viktige å kartlegge med tanke på dagens forvaltning av gaupene, dette for sikrere å kunne avgjøre om flere observasjoner av gaupe kan stamme fra den samme gaupa.

Telemetristudier i Sveits har vist at gaupa bruker områder på mellom 44 og 1862 km². På grunn av ulikheter i habitatsammensetning og byttedyrforhold, har imidlertid disse studiene begrenset overføringsverdi til norske forhold.

Vi rapporterer her fra den første studien i Norge hvor det har lyktes å følge flere radioinstrumenterte gauper over en lengre tidsperiode. Vi presenterer arealbruk og vandringsmønster hos radiomerket gaupe som ble fulgt i Nord-Trøndelag fra januar -94 til november -95. Vi belyste størrelse og utnyttelse av de områdene gaupa benyttet, og undersøkte i hvilken grad områdene overlappet med hverandre. Vandringsmønsteret omfatter undersøkelse av døgnforflytninger, og hvor ofte dyrene holdt seg i ro i påfølgende døgn. Resultatene er bearbeidet i forhold til dyrenes kjønn og sosiale status.

3.7.2 Materiale og metoder

3.7.2.1 Område

Undersøkelsen, som hadde base på Høylandet, 64° 35' N og 12°20' Ø i Nord-Trøndelag, dekket et areal på ca 8 000 km² i kommunene Høylandet, Grong, Fosnes, Namsskogan, Nærøy, Overhalla, Snåsa og Steinkjer, samt i deler av Namsos og Røyrvik. I 1994 forsvant snøen fra lavereliggende strøk i begynnelsen av mai og fra midten av november var det igjen sammenhengende snødekke, som i de lavereliggende strøk varte til midten av mai 1995 (Kvam et al. 1995).

3.7.2.2 Fangst og radioteleometri

Gaupene som ble utstyrt med radiosender, ble fanget med gummiarmerte fotsakser i kombinasjon med snarer, eller med kassefeller med falllemmer i begge endene (Nybakk et al. 1997). Fotsaksene ble satt rundt kadavre av dyr som var blitt tatt av gaupe, for å kunne fange gaupa hvis den vendte tilbake til byttet. Kassefellene ble satt opp på steder der det var kjent at gaupa brukte å passere. Begge felletypene var utstyrt med radiovarslingsanlegg slik at feltpersonell og veterinær ble varslet, og kunne være ved dyret innen en time.

Radiolokaliseringene ble i hovedsak utført som peilinger fra bakken med en nøyaktighet av lokaliseringen på 100x100 meter. Gaupe ble også lokalisert fra fly ca. en gang pr. uke. Radiohalsbåndene som ble benyttet var av merkene Televilt (220 g) og Telonics (350 g), og sendte i frekvensområdet 142,0-142,5 MHz. Av mottakere ble det benyttet Televilt's RX-81, RX-900 og RX-8910, samt Telonics' TR-4. Antennene som ble benyttet var korte og lange unipoler som bilantener, samt Televilt's "H-antenne", 6- og 8-elements yagi-antenner.

Det ble satt opp 50 fangstsett bestående av fotsakser, samtidig med at tre kassefeller sto ute permanent. Med dette fanget og radioinstrumentert vi 10 gauper, hvorav en måtte avlives umiddelbart etter immobilisering på grunn av brukket ben. I tillegg ble tre årsunger fanget med nett etter å ha søkt tilflukt i trær (**tabell 3.7.1**).

3.7.2.4 Materiale

Nøyaktigheten. Nøyaktigheten ved peiling fra bakken ble undersøkt i løpet av to påfølgende høstdager i -95. Fem personer peilet med samme type peileenhet (Telonics TR-4 og Televilt's "H-antenne"), fra tre fastlagte posisjoner med en vinkel mellom disse i forhold til senderen på minimum 45°. Radiosendere ble lagt ut tilnærmet 500 og 1000 m unna peileposisjonene, i terrengetypene "tilnærmet flatt terreng" (representert ved myrområder og dyrka mark) og "bratt/kupert terreng" (representert ved skrenter og dalsider) (**tabell 3.7.2**). Ved peiling på sendere i bevegelse gikk en person ei rute på en bestemt tid. Det ble lagt vekt på at peilingene skulle utføres slik at de reflekterte reelle forhold. Peileretningene ble tegnet ned på kart etter standard prosedyre. For peilesier hvor alle tre peileretningene krysset hverandre, ble det regnet ut et avvik i m fra peilet lokalisering til den riktige lokaliseringen. Nøyaktigheten på flypeilingene ble undersøkt mot utlagte radiosendere i terrenget.

Det var ingen statistisk signifikante forskjeller i nøyaktigheten av lokaliseringene fra bakken avhengig av hvilken terrengetype det ble peilet i, peileavstand eller aktivitet på senderen. Ved peiling fra bakken var det et avvik fra reell til peilet posisjon på ca. 300 m. Resultatene fra flypeilingene viste at lokaliseringene i gjennomsnitt avvek med 1025 m fra senderens reelle posisjon, hvilket var signifikant mindre nøyaktig enn peilinger fra bakken.

På bakgrunn av disse resultatene ble flypeilingene utelatt ved beregning av gaupenes områder, dersom gaupene var blitt lokalisert fra bakken samme dag. Flypeilingene ble helt utelatt ved beregning av døgnforflytninger. Ved analysene ble det bare benyttet lokaliseringer fra bakken som hadde en anslått

Tabell 3.7.1 Oversikt over gaupene som ble fanget og radioinstrumentert i studieperioden (januar 1994 til november 1995). Alder er vurdert ut fra tannutvikling og vekt (Jensen & Nielsen 1968). Skjebne pr. 1. desember 1995 er angitt, der "teknisk" indikerer at senderen sluttet å sende på grunn av flatt batteri eller defekt sender, gaupa er senere observert i studieområdet. - Data on lynx caught and radio-instrumented from January 1994 to November 1995. Age is determined based on dental development and body weight (Jensen & Nielsen 1968). "Teknisk" indicate transmitter or battery failure.

Gaupe	Dato	Fangst			Fulgt måned	Skjebne	Antall plott
		Kommune	Alder	Vekt (kg)			
FA01	16.01.94	Grong	3 år	15.0	3	Teknisk	103
FS02	24.01.94	Grong	8 mnd	9.5	14	Teknisk	168
FS03	09.02.94	Høylandet	3 år	15.0	10	Teknisk	219
MA04	02.04.94	Høylandet	4 år	22.5	6	Ulovlig skutt	180
FA05	07.04.94	Høylandet	3 år	16.5	20	Ukjent	184
FS06	22.04.94	Høylandet	2 år	12.5	19	Kontakt	401
FS07	15.02.95	Høylandet	9 mnd	11.5	-	Avlivet	-
FS08	02.03.95	Høylandet	9 mnd	12.3	10	Kontakt	190
MA09	18.03.95	Høylandet	7-8 år	24.0	9	Kontakt	117
MA10	11.04.95	Grong	2 år	20.5	8	Kontakt	124
MJ11	15.08.95	Nærøy	3 mnd	3.0	3	Mistet sender	28
FJ12	15.08.95	Nærøy	3 mnd	3.0	2	Mistet sender	21
MJ13	21.08.95	Høylandet	3 mnd	2.9	3	Kontakt	72

Tabell 3.7.2 Gjennomsnittlig avvik i meter mellom reell posisjon og peileresultat ved peiling fra bakken på utlagte radiosendere i to ulike terrengetyper, og på to ulike peileavstander. Standardavvik (SD) og antall peileserier hvor de tre peileretningene krysset hverandre (n) er angitt. - Mean deviation in meters between actual positions of placed out transmitters and locations obtained from the ground by means of radio-receivers. The transmitters were put in two terrain types, and were located from two standard distances.

Terrengtype	Peileavstand	Sender i ro			Sender i bevegelse		
		Avvik	SD	n	Avvik	SD	n
"Flatt"	500 m	203	187	9	300	130	3
"Flatt"	1000 m	300	197	8			
"Bratt"	500 m	243	150	10	192	76	3
"Bratt"	1000 m	429	156	6			

nøyaktighet på 1x1 km eller bedre. Vi skilte ikke mellom peilinger fra ulike terrenforhold, peileavstander eller gauper med forskjellig aktivitetsnivået.

Avhengighet mellom lokaliseringene (autokorrelasjon). Nøyaktige målinger av arealbruk krever ofte et stort antall lokaliseringer. Radiotelemetri gjør det mulig å få store datamengder på relativ kort tid, men lokaliseringer er ofte avhengige av hverandre (autokorrelerte) (Harris et al. 1990).

Hvorvidt man må ta hensyn til om datamaterialet er autokorrelert eller ikke, avhenger av analysens målsetning. Ønsker man å få kvantitative mål på hvor store områder dyrene bruker (skildre yttergrensene), trenger man ikke å ta hensyn til avhengigheten mellom lokaliseringene. Ønsker man derimot å undersøke om det er enkelte områder som benyttes i større grad enn andre, kan ikke datamaterialet være autokorrelert (Harris et al. 1990). Swihart & Slade (1985b) konkluderte med at avhengighet mellom påfølgende lokaliseringer kan føre til underestimering av arealbruken.

Dyrenes mobilitet i forhold til områdets størrelse påvirker graden av avhengighet mellom påfølgende lokaliseringer (Laundré et al. 1987). Dyret må ha mulighet til å være i alle ytterkantene av sitt område ved den neste lokaliseringen for at en lokalisering skal være uavhengige. Schoeners ratio (Schoener 1981, Swihart & Slade 1985a) ble derfor benyttet for å teste for avhengighet mellom påfølgende lokaliseringer, og for å estimere et tilstrekkelig tidsintervall som gjorde lokaliseringene uavhengige (Swihart & Slade 1985a; Swihart et al. 1988). Andersen & Rongstad (1989) viste at dette tidsintervallet kan bli overestimert hos mobile arter, hvis det beregnes på bakgrunn av arealbruken i hele perioden dyret er fulgt. Vi beregnet derfor tidsintervallene i forhold til arealbruken de ulike gaupene brukte i løpet av tre måneder. Resultatene fra autokorrelasjonsanalysen viste at gaupene måtte lokaliseres med ca. 24 timers mellomrom, for at lokaliseringene kunne sies å være uavhengige. På bakgrunn av dette benyttet vi en lokalisering pr. døgn ved analysene knyttet til aktivitetsområdene. I likhet med studier på gaupe i Sveits (Zimmermann, pers. medd.), valgte vi å bruke lokaliseringene som lå nærmest kl.12.00.

Datamengde. Datamaterialet ble undersøkt for å se om det var tilstrekkelig til å kunne gi et estimat av gaupenes aktivitetsområder. Vi beregnet økningen i størrelsen på aktivitetsområdet for de enkelte gaupene når nye uavhengige lokaliseringer ble lagt til. Ved en utflating av areal-lokaliseringsskurven har man et estimat på størrelsen av dyrets aktivitetsområde (Bowen 1982).

Alle gaupene som ble fulgt i mer enn seks sammenhengende måneder, har flere ganger vendt tilbake til steder de tidligere har hatt tilhold. Dette gjør at vi i henhold til Breitenmoser et al. (1993) kan si at disse gaupene hadde definerte områder, og ikke var nomadiske slik man har funnet i enkelte studier av kanadisk gaupe (Ward & Krebs 1985, Poole 1995).

Størrelsen på aktivitetsområdene ble også beregnet for de dyrene som ikke oppnådde en slik utflating av areal-lokaliseringsskurven, såfremt de ble fulgt i minst seks sammenhengende måneder. Størrelsen på områdene er minimumsestimater for de områdene dyrene ville ha benyttet dersom de hadde blitt fulgt i en lengre periode (Harris et al. 1990).

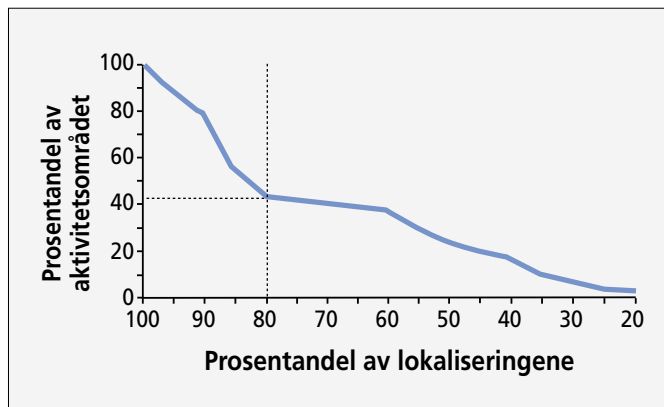
Totalområde. Totalområdet er det området der dyret har blitt lokalisert (Breitenmoser et al. 1993). Dette belyser gaupenes totale arealbruk. Ved analysene ble alle lokaliseringer som oppfylte kravet til nøyaktighet benyttet. Størrelsen og formen på totalområdet er sterkt påvirket av lokaliseringer som ligger langt utenfor hovedtyngden av de andre lokaliseringene ("ekstrempunkter").

Aktivitetsområde. For bedre å skildre det området som dyret faktisk benyttet og oppholdt seg innenfor mesteparten av tiden, benyttes begrepet aktivitetsområde. Aktivitetsområdet defineres som det området dyret benytter i dets normale aktiviteter knyttet til næringssøk, reproduksjon og oppfostring av avkom (Burt 1943). Mange av analysemetodene som er benyttet for å definere et dyrs aktivitetsområde, bygger på en subjektiv utelukkelse av ekstrempunkter (Sandell 1989).

Kjerneområdet. De fleste pattedyr har et område innenfor aktivitetsområdet som benyttes mer intensivt enn andre, såkalte kjerneområder (Spencer & Barrett 1984). Kjerneområdet ble beregnet som det arealet innenfor aktivitetsområdet som har størst prosentvist nivå over en uniform utnyttelsesfordeling (Ackerman m. fl. 1990) (**figur 3.7.1**). Ved analysene knyttet til kjerneområdene brukte vi en lokalisering pr. uke.

Overlapping. Grad av overlapping mellom gaupenes totalområder, aktivitetsområder og kjerneområder ble undersøkt for dyr som ble fulgt i samme periode.

Døgnforflytninger. Døgnforflytningen er hvor langt et dyr forflytter seg i løpet av 24 timer, målt i luftlinje (Marchinton & Jeter 1966). Lokaliseringer fra bakken med et døgn mellomrom ble benyttet i analysene (Marchinton & Jeter 1966, Wabakken & Maartmann 1994). Da det var en fare for at dyrene den første tiden etter merking skulle framvise en unormal atferd, ble døgnforflytningene den første uka etter merking og remerking utelatt fra analysen. Forflytninger hos de voksne hunnene ble utelatt fra analysen så lenge ungene oppholdt seg ved ynglehiet, da de voksne hunnene i denne perioden var avhengige av å



Figur 3.7.1

Eksempel som viser fastsettelse av gaupenes kjerneområder. Kurven viser det prosentvise aktivitetsområdet som en funksjon av antallet lokaliseringer (utnyttelsesfordelingen), hos et tenkt dyr. Kjerneområdet defineres som det arealet hvor denne kurven viser en størst diskontinuitet (Kenward 1987), i dette tilfellet ved 80% av lokaliseringene. Kjerneområdet vil i dette tilfellet utgjøre 43% av aktivitetsområdet. - Example to show how core areas were determined. The curve describe per cent activity area as a function of no. of plots in an imaginary animal. The core area is defined as the area where the curve shows maximum discontinuity (Kenward 1987). In this example that is at 80% of the plots. The core area is 43% of the activity area in this example.

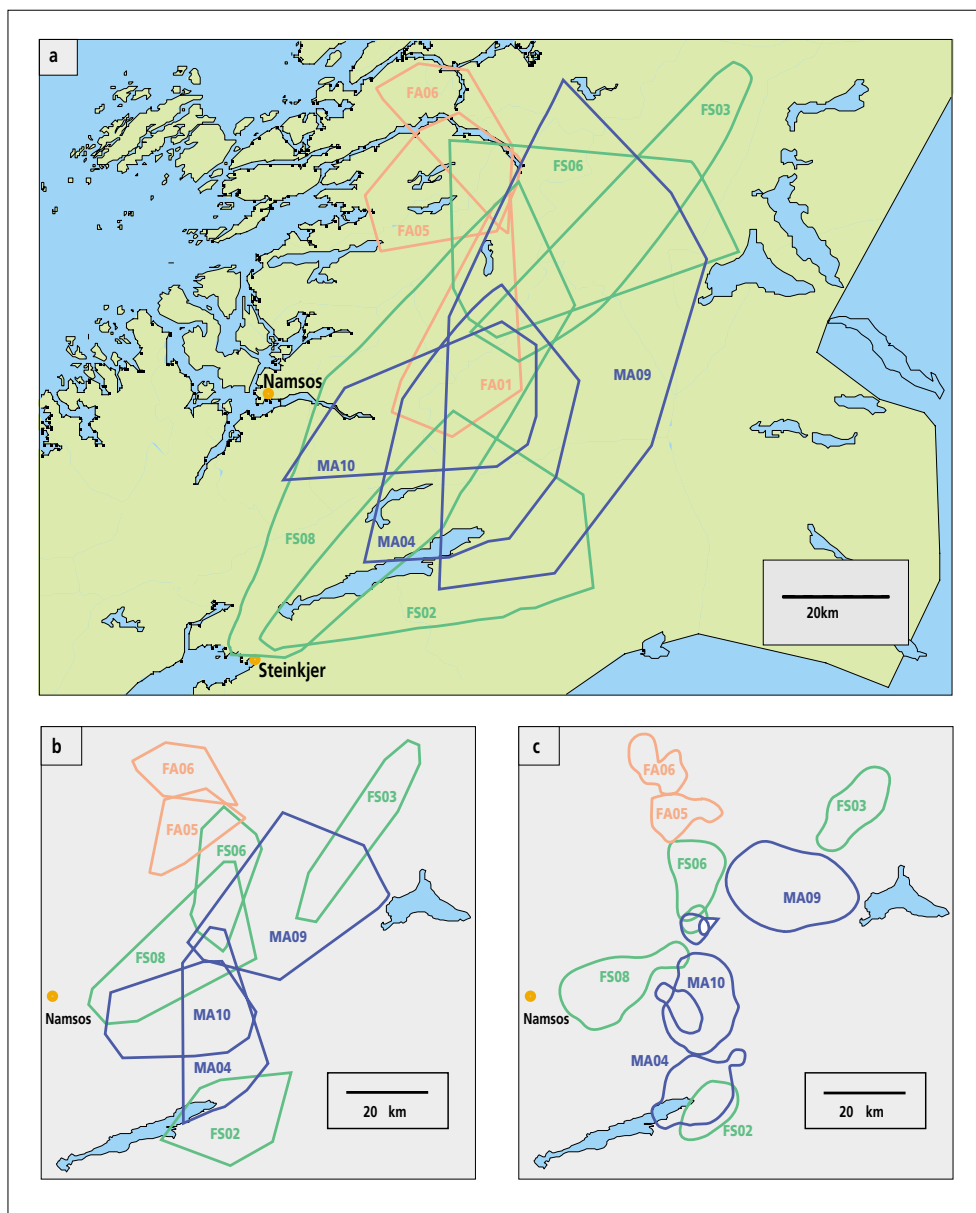
vende tilbake til ynglehiet. Forflytninger som var målt med mindre nøyaktigheten enn 300 m ble utelatt fra analysene (Heezen & Tester 1967). Ved undersøkelse av betydningen av kjønn og sosial status ble bare døgnforflytninger fra mars til november benyttet.

Oppdeling av året. Vi delte året i fire like lange perioder (Kvam 1979): vinter (desember-februar) er den perioden hvor snøen kan begrense gaupenes aktivitet mest, vår (mars-mai) er paringstiden og tiden årsungene forlater mora, sommer (juni-august) er yngletiden for de etablerte hunnene, og høst (september-november) er perioden hvor ungene begynner å følge mora utenfor yngleområdet. Totalområdet ble kun beregnet for de dyrene som var lokalisert i minst ni av periodens tolv uker. Ved estimering av gjennomsnittlig døgnforflytning satte vi krav om at periodene inneholdt minst seks døgnforflytninger pr. dyr.

3.7.3 Resultater

3.7.3.1 Arealbruk

De ti gaupene spredte seg over nesten hele den nordlige delen av Nord-Trøndelag med et samlet areal på ca 6300 km² (**figur 3.7.2**). Totalområder på opptil 3128 km² ble registrert for voksne hanner, 623 km² for voksne hunner og 2477 km² for unge hunner (**tabell 3.7.3**). De voksne hannene hadde de største aktivitetsområdene med gjennomsnitt på 849 km² og kjerneområder på 424 km². De voksne hunnene hadde aktivitetsområder som i gjennomsnitt var på 264 km² og kjerneområder på 128 km², mens de unge hunngaupene i gjennomsnitt brukte aktivitetsområder og kjerneområder på henholdsvis 513 km² og 221 km².



Figur 3.7.2

Totalområder (a), aktivitetsområder (b) og kjerneområder (c) for de radiomerkede gaupene i Nord-Trøndelag, beregnet for hele perioden de ble fulgt. Områdene til de voksne hunnene er angitt med rød linje, de unge hunnene med grønn linje og de voksne hannene med blå linje. - Total areas (a), activity areas (b) and core areas (c) of the radiocollared lynx in Nord-Trøndelag calculated for the entire individual monitoring period. Areas of adult females are indicated by red lines, areas of subadult females by green lines and areas of adult males by blue lines.

De voksne hannene hadde statistisk signifikant større totalområder enn de voksne hunnene. Også de unge hunngaupene benyttet større totalområder enn de voksne hunnene, mens det var ingen signifikant forskjell i størrelsen på totalområdene til de voksne hannene og de unge hunnene (**figur 3.7.3**).

Det var ikke signifikant forskjell i størrelsen på aktivitets- eller kjerneområdene til gaupene avhengig av kjønn og sosial status, men det var en ikke-signifikant tendens til at de voksne hunnene benyttet mindre aktivitets- og kjerneområder enn både de voksne hannene og de unge hunnene (**figur 3.7.3**).

De unge hunnene hadde en arealbruk som tydelig bar preg av lange ekskursjoner ut fra sine aktivitetsområder, for så senere å vende tilbake til disse igjen. De lengste ekskursjonene de enkelte gaupene hadde, målt fra ytterkanten av aktivitetsområdene, var på henholdsvis 24 km, 32 km, 38 km og 48 km for hver av dem.

De voksne hunnene syntes å bruke mindre områder om sommeren enn vår og høst (**tabell 3.7.4**). De unge hunnene brukte

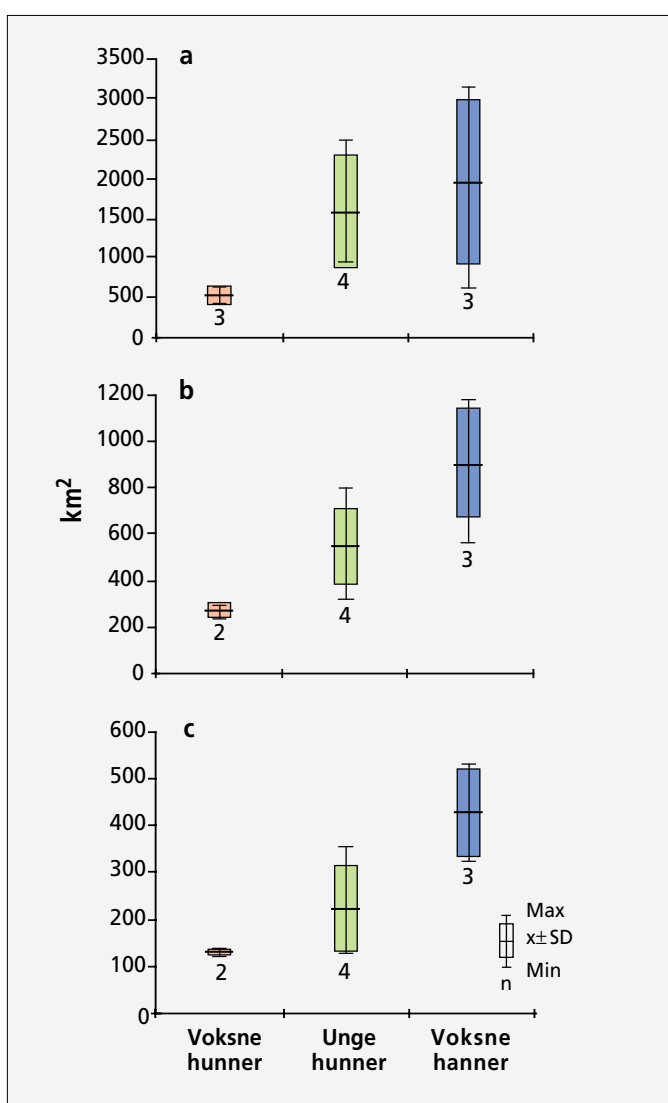
derimot minste områder om våren, da områdene gjennomsnittlig var omtrent halvparten av hva de brukte sommer og høst. Voksne hanner brukte det minste området om sommeren.

For de voksne hunnene utgjorde aktivitetsområdet i gjennomsnitt 57% av totalområdet, mens det hos unge hunner og voksne hanner var henholdsvis 34% og 55% (**tabell 3.7.3, figur 3.7.4**). Kjerneområdet utgjorde i gjennomsnitt 49% av de voksne hunnernes aktivitetsområde, mens for de unge hunnene og de voksne hannene var det samme forholdet henholdsvis 43% og 51% (**tabell 3.7.3, figur 3.7.4**). Det var ingen signifikant forskjell mellom gruppene i hvor stor andel aktivitetsområdene utgjorde av totalområdene, eller hvor stor andel kjerneområdene utgjorde av aktivitetsområdene. Det var derimot en tendens til at aktivitetsområdene til de unge hunnene utgjorde en mindre andel av totalområdene, enn hva forholdet var for de voksne hunnene og hannene.

Det var en stor grad av overlapp mellom gaupenes totalområder, uavhengig av kjønn og sosial status (**figur 3.7.2**), beregnet ut fra hvor mye hver gaupe overlappet områdene til de

andre gaupene. Størst overlapping var det der hvor de unge hunnene overlappet de andre gaupene, og hvor de voksne hannene overlappet de andre gaupene (**tabell 3.7.5**).

Det var betydelig færre tilfeller og mindre grad av overlapping mellom gaupenes aktivitetsområder enn mellom totalområder (**figur 3.7.2**). Hos de gaupene som overlappet hverandre, var det størst overlapping mellom de unge hunnene og mellom de voksne hannene og de unge hunnene. To voksne hunner overlappet aktivitetsområdene til hverandre med 10%, mens ingen overlapping ble registrert mellom de voksne hannene og de voksne hunnene, eller mellom de voksne hannene innbyrdes (**tabell 3.7.5**). Mellom kjerneområdene var det lite overlapping mellom gaupene (**figur 3.7.2**). Den eneste overlappingen som kunne påvises var gjensidig overlapping mellom de unge hunnene og de voksne hannene (**tabell 3.7.5**).



Figur 3.7.3

Gjennomsnittlig størrelse (\bar{x}) på totalområdene (a), aktivitetsområdene (b) og kjerneområdene (c) (km^2) avhengig av kjønn og sosial status. Antall dyr som er med i beregningene (n), minimum (Min), maksimum (Max) og standardavvik (SD) er i tillegg angitt. - Mean size (\bar{x}) of total areas (a), activity areas (b) and core areas (c) in km^2 of sex and age-groups.

3.7.3.2 Vandringsmønster

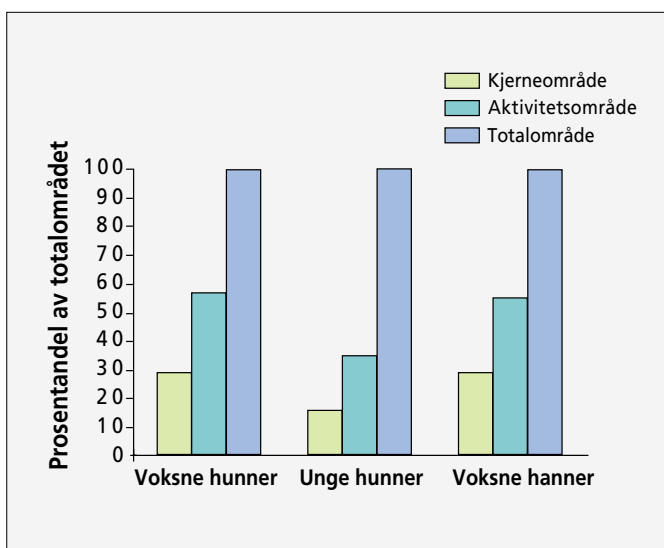
Voksne hunner lå oftere i ro på samme sted påfølgende dager enn voksne hanner og unge hunner. Det var ingen forskjell mellom de unge hunnene og de voksne hannene (**tabell 3.7.6**). Lengste døgndeflytning hadde en voksen hann som flyttet seg 23,5 km.

Voksne hunner flyttet seg gjennomsnittlig 2,0 km pr. døgn fra mars til november, unge hunner flyttet seg 3,4 km og de voksne hannene 5,3 km (**figur 3.7.5**). Forskjellen mellom voksne hanner og hunner og mellom unge og voksne hunner var signifikant. Den ene voksne hunngaupa som ble fulgt vår, sommer og høst viste nedgang i døgndeflytninger om sommeren (**tabell 3.7.7**). De unge hunnene hadde en relativt jevn døgndeflytning gjennom hele året, mens de voksne hannene hadde størst døgndeflytning om sommeren.

3.7.4 Diskusjon

3.7.4.1 Metode

Radiotelemetri. Mech (1983) pekte på at bruk av radiotelemetri kan påvirke dyrene og føre til feil i vurderingen av resultatene. Vekten og synligheten av radiosenderen kan påvirke dyrets aktiviteter og stadig nærvær av personer kan forstyrre dyrene. Radiosenderne vi brukte veide mindre enn 3% av dyrene. Dette, samt at de dyrene som ble merket hadde økt i vekt siden første merking, i tillegg til at tre kull med unger ble oppfostret av de radiomerkede voksne hunnene, gjør at vi likevel antar at radiosenderne ikke hadde nevneverdig påvirkning på dyrenes kondisjon og atferd. Peilingene i denne undersøkelsen ble hovedsakelig utført på mellom 500 og 1000 m avstand, slik at det antageligvis utgjorde liten forstyrrelse for dyrene.



Figur 3.7.4

Forholdet mellom gjennomsnittlig størrelse på totalområdene, aktivitetsområdene og kjerneområdene hos de enkelte statusgruppene, angitt som prosentverdier av størrelsen på totalområdene. - Mean activity areas and core areas of sex and age-groups in relation to total areas of the same group.

Tabell 3.7.3 Størrelse (km²) på og utnyttelse (%) av områdene de enkelte gaupene i Nord-Trøndelag brukte i hele perioden de ble fulgt. Vann/innsjøer som er større enn 10 km² innenfor gaupenes aktivitets- og kjerneområder, er angitt (km²). Aktivitets- og kjerneområde ble ikke beregnet for FA01 fordi hun ble fulgt i mindre enn seks sammenhengende måneder. - Total area (km²) and usage (%) of individual ranges. Water / lakes larger than 10 km² in individual activity ranges and core areas are listed. Activity range and core area size of FA01 were not calculated, since she was monitored for less than 6 months.

Gaupe	År	Totalområde		Aktivitetsområde		Kjerneområde		
		(km ²)	(km ²)	Vann (km ²)	% av total-omr.	(km ²)	Vann (km ²)	% av aktiv.-omr.
FA01	94/95	623	-	-	-	-	-	-
FA05	94/95	536	287	36	54	132	-	46
FA06	95	405	241	22	60	124	11	51
FS02	94/95	1593	451	27	28	129	-	29
FS03	94	864	417	-	48	206	-	49
FS06	94/95	1464	383	10	26	191	10	50
FS08	95	2477	799	34	32	356	13	45
MA04	94	1318	693	22	53	406	27	59
MA09	95	3128	1174	-	38	529	-	45
MA10	95	918	679	-	74	336	-	49

Tabell 3.7.4 Gjennomsnittlig størrelse (\bar{x}) på totalområdene (km²) til gaupene avhengig av kjønn og sosial status, beregnet for våren (mars-mai), sommeren (juni-august) og høsten (september-november). Standardavvik (SD) og antall gauper i hver gruppe (n) er angitt. - Mean total ranges (km²) in age and sex groups in spring (March - May), summer (June - August), and fall (September - October).

Sosial status	Vår			Sommer			Høst		
	\bar{x}	SD	n	\bar{x}	SD	n	\bar{x}	SD	n
Voksne hunner	191	76	2	38	28	2	265	74	2
Unge hunner	243	158	3	460	219	4	464	246	4
Voksne hanner	1230	995	2	434	122	2	483	47	2

Tabell 3.7.5 Gjennomsnittlig prosentvis overlapp mellom de voksne hunnene (FA), de unge hunnene (FS) og de voksne hannene (MA) sine totalområder, aktivitetsområder og kjerneområder. Gauper i kolonnene overlappet de i radene med en gjennomsnittlig prosentandel som angitt. Antall tilfeller der to gauper har overlappet hverandres områder er angitt i parentes (n). - Mean per cent overlap between total ranges, activity ranges and core areas of adult females (FA), subadult females (FS) and adult males (MA). The groups in the columns overlap with those in the rows as shown.

Status	Totalområde						Aktivitetsområde						Kjerneområde					
	FA	(n)	FS	(n)	MA	(n)	FA	(n)	FS	(n)	MA	(n)	FA	(n)	FS	(n)	MA	(n)
FA	17	(6)	33	(7)	33	(5)	10	(2)	16	(1)	-	-	-	-	-	-	-	-
FS	10	(7)	33	(4)	26	(7)	12	(1)	37	(2)	20	(4)	-	-	-	19	(4)	-
MA	17	(5)	31	(7)	30	(2)	-	-	17	(4)	-	-	-	7	(4)	-	-	-

I senere tid har det vært rettet spesiell oppmerksomhet mot en mulig effekt av selve radioinstrumenteringen (fangst og immobilisering). Studier på coyote og rødrev har vist at en større andel av de radiomerkede dyrene ble fanget utenfor eller i grenseområdene av sine aktivitetsområder (Hibler 1976, Travaini et al. 1993). Travaini et al. (1993) mente at deres resultater kunne tolkes på to måter. For det første at disse grenseområdene ble brukt mindre, slik at dyrene her var tilnærmet ukjente og dermed utøvde en mer undersøkende atferd, som lettere førte til at de ble fanget. Eller at dyrene opplevde selve radioinstrumenteringen som et så stort stress at de senere unngikk dette området. Hvis dyr skifter område som følge av radioinstrumenteringen, kan dette få store konsekvenser for bruksverdien av datasettet. Undersøkelser foretatt på tre av våre gauper, viste imidlertid at alle ble fanget og merket innenfor kjerneområdene som de benyttet både før og etter merkingen. Dette indikerer at gaupene i vår studie ikke har skiftet område som følge av radioinstrumenteringen. Vi kan likevel ikke utelukke at problemer knyttet til radiotelemetri, kan ha påvirket våre resultater.

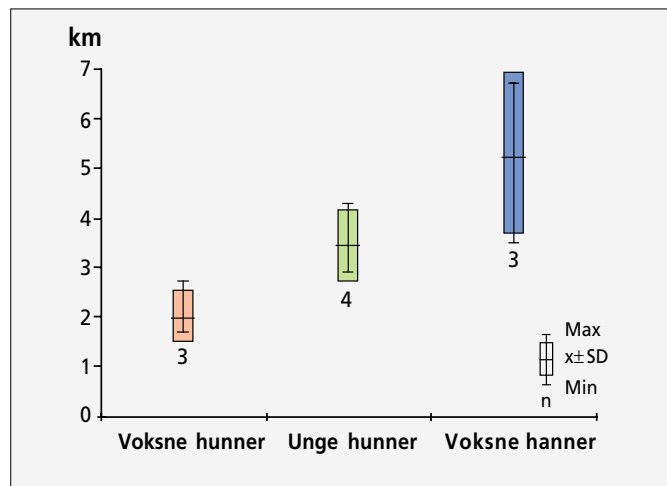
3.7.4.2 Arealbruk og vandringmønster

Flere artikler (Jennrich & Turner 1969, Anderson 1982, Harris et al. 1990, Gautestad & Mysterud 1996) diskuterer hvorvidt man kan snakke om en definert arealbruk når dyrene ikke er fulgt over en tilstrekkelig lang tidsperiode. Et metodisk problem knyttet til definisjonen av det området dyret benyttet, er at størrelsen i stor grad er avhengig av datamengden (White & Garrott 1990). Klassisk teori forutsier at det beregnede aktivitetsområde vil nærme seg den sanne verdien ved 100-200 uavhengige observasjoner. Gautestad & Mysterud (1996) undersøkte gyldigheten av denne antakelsen og fant at problemene knyttet til definisjonen av et område, ikke bare er av metodisk art. Det må derfor presiseres at arealbruken hos gaupene i vår studie bare er en beskrivelse av de områdene gaupene benyttet i den perioden de ble fulgt, det er ikke en undersøkelse av deres totale eller livslange arealbruk.

Hvis ei gaupe forflytter seg langt i løpet av et døgn, kan den være vanskelig å finne igjen ved peiling fra bakken. Wabakken & Maartmann (1994) poengterte derfor i sitt studie på bjørn at datamaterialet kan bli overrepresentert av tilfeller der dyrene har forflyttet seg lite. Dette var vanligvis ikke et så stort problem hos våre gauper fordi de flyttet seg forholdsvis kort pr. døgn, og mye kortere enn bjørn (Wabakken & Maartmann 1994). Unntaket var voksne hanngauper, som spesielt i paringstiden, kunne være vanskelig å lokalisere to påfølgende dager. Siden forflytningen ble målt i luftlinje er de observerte avstandene minimumsestimater (Laundré et al. 1987).

3.7.4.3 Arealbruk

Arealstørrelse og utnyttelse. De observerte gaupene benyttet store områder i forhold til tidligere undersøkte gauper. Totalområdene og kjerneområdene var omtrent dobbelt så store som rapportert fra Sveits (Breitenmoser & Haller 1993, Breitenmoser et al. 1993). Dersom primærproduksjonen i grove trekk minker jo lengre nord en kommer, kan det forventes at størrelsen på aktivitetsområdet til en gitt art vil øke langs samme gradient (Harestad & Bunnell 1979). Redusert primærproduksjon vil føre til mindre tetthet av potensielle byttedyr for gaupene, som igjen må bruke relativt store områder for å sikre nærings-



Figur 3.7.5

Gjennomsnittlig døgnsforflytning (km) for gaupene avhengig av kjønn og sosial status, for perioden fra og med mars til og med november. Antall dyr som er med i beregningene (n), minimum (Min), maksimum (Max) og gjennomsnittsverdier (\bar{x}) med standardavvik (SD) er angitt. - Mean distance travelled per day (kms) in sex and age groups from March to November.

tilgangen. Gaupenes store arealbruk kan derfor skyldes en stor andel marginale habitater i vårt studieområde, og en relativt mindre tetthet av potensielle byttedyr. I flere studier av kanadiske gauper er det observert negative sammenhenger mellom størrelsen på aktivitetsområdene og tetthet av snøskohare (Parker et al. 1983, Ward & Krebs 1985, Poole 1995).

I Sveits og Nord-Trøndelag var hjortedyr viktigste bytte (Haller 1992, Sunde 1996), slik at forskjeller i størrelsen på byttedyrene sannsynligvis ikke kan forklare forskjellen i arealstørrelsen mellom de to områdene (Gittleman & Harvey 1982). Også i forhold til gaupene i Nord-Sverige (Lindén m. fl. 1995) benyttet gaupene i vår studie relativt store områder, til tross for at studieområdet i Sverige ligger enda lengre nord enn Nord-Trøndelag. Vi kjenner ikke årsaken til dette.

Resultatene viste at det var forskjeller i hvor store områder gaupene benyttet, avhengig av kjønn og sosial status. Voksne hanner hadde store total- og aktivitetsområder i forhold til de voksne hunner. Dette stemmer godt overens med resultater fra Sveits (Breitenmoser & Haller 1993, Breitenmoser et al. 1993) og Canada (Mech 1980, Carbyn & Patriquin 1983, Bailey et al. 1986), samt studier av andre solitære kattedyr (Sandell 1989).

Forskjeller i vekt og metabolske krav er tidligere benyttet som forklaring på kjønnsforskjellene i størrelsen på de områdene gaupene benytter (Harestad & Bunnell 1979). Hanngaupene i dette studiet er i gjennomsnitt omtrent 1,5 gang så tung som de voksne hunnene, mens de benyttet aktivitetsområder som i gjennomsnitt var 3,2 ganger større. Forskjellene i kroppsstørrelse og energibehov er derfor i følge Harestad & Bunnell (1979), ikke store nok til å forklare hele kjønnsforskjellen. Hunnene har dessuten trolig et lignende, eller større energibehov enn hannene, på grunn av deres kostnader knyttet til reproduksjon og oppfostering av unger. Sunde & Kvam (1996) viste at hunngauper med unger oftere enn hanner spiste opp hele kadaveret av felte dyr.

Tabell 3.7.6 Gjennomsnittlig døgnsforflytning (\bar{x}) og lengste døgnsforflytning (Max) i kilometer, samt antall døgnsforflytninger, er angitt for de enkelte gaupene i hele perioden de er fulgt. "Antall i ro" angir observasjoner hvor gaupene ikke har forflyttet seg i løpet av ett døgn (forflytning < 300 m). - Mean (\bar{x}) and max. distance in kms covered per day for each lynx and no. of daily travels monitored. "Antall i ro" indicate no. of observations with no movement within one day (24 hours).

Gaupe	Døgnsforflytninger			Antall i ro
	\bar{x}	Max	n	
FA01	2.7	11.4	45	8
FA05	2.2	9.2	22	7
FA06	1.7	6.0	25	3
FS02	3.9	16.0	55	5
FS03	4.2	15.0	48	-
FS06	2.8	13.8	47	5
FS08	3.0	16.3	49	8
MA04	5.5	18.5	27	2
MA09	3.4	23.5	19	-
MA10	6.7	21.6	24	1

Det vil si at hunnene utnyttet næringsressursene bedre, og av den grunn kunne klare seg med et mindre område enn hannene. Men resultatet indikerer også at hannene har en arealbruk som ikke er bestemt av energibehov alene.

En mer sannsynlig forklaring av kjønnsforskjellene, er derfor at de skyldes gaupas parbindingsmønster. Ifølge Sandell (1989), vil hannene forsøke å overlape områdene til flere hunner som de senere kan pare seg med. Hannene streifer ofte over store områder i paringstiden (Haglund 1966, Zheltukin 1984, Haller & Breitenmoser 1986, Haller 1992). Det må imidlertid være en reproduktiv gevinst for hannene ved å opprettholde et stort område gjennom hele året og ikke bare i paringstiden. Dette kan tyde på at det vil koste mer for en hann å bekjempe en rival hvis denne fikk være tilstede på forhånd å kunne gjøre seg kjent i området (Breitenmoser & Haller 1993). I tillegg kan det tenkes at hannene bidrar til økt overlevelse av unger de selv er far til ved å holde andre gauper borte fra hunnens aktivitetsområde, og dermed reduserer konkurransen om næringsressursene.

Periodevis kan unge hunngauper foreta lange ekskursjoner bort fra sine opprinnelige områder. Når gaupene når kjønnsmoden alder vil de antageligvis ikke lenger bli tolerert innenfor de voksne gaupenes aktivitetsområder, som vist hos andre solitære kattedyr (Sandell 1989). Tidligere beskrivelser av unge, uetablerte gauper (Breitenmoser et al. 1993, Lindén et al. 1995) har vist at de kan foreta lange ekskursjoner fra sine fødselsområder, for å finne seg et eget område. Totalområdene til de unge hunngaupene blir derfor større enn for de voksne hunnene, mens det ikke trenger å være noen store forskjeller mellom størrelsen på kjerneområdene til de to, slik våre resultater viser. Det var en tendens til at aktivitetsområdene til de unge hunnene utgjorde en mindre del av totalområdene, enn hva forholdet var hos de voksne. Dette skyldes at unge hunner får store totalområder på grunn av de gjentatte utfluktene.

Tre av de unge gaupene i dette studiet trakk mot kysten da de ble kjønnsmodne. Dette kan indikere at tettheten av gaupe trolig var større i innlandet enn ved kysten, der det kunne være ledige områder å etablere seg i. En ble i de indre delene av studieområdet. Bortfall av etablerte gauper, enten som følge av jakt eller av naturlige årsaker, kan føre til at områder blir ledige, som andre gauper kan overta (Breitenmoser et al. 1993). Dette kan være grunnen til at den ene hunnen ble i området, uten at vi vet dette med sikkerhet.

Forskjeller i arealstørrelse gjennom året. De voksne hunnene benyttet mindre områder om sommeren, enn om våren og høsten. Dette skyldtes antakelig at de ynglet og fikk begrenset aksjonsradius fordi de stadig vendte tilbake til ungene ved hiet. Unge hunner syntes å ta i bruk større områder utover sommeren og høsten. Dette kan skyldes at næringstilgangen blir bedre utover sommeren, noe redusert matstresset og muliggjorde utflukter. Det kan også tenkes at snøforholdene om våren virket begrensende på lange ekskursjoner, eller at gaupene etter hvert som de blir eldre i mindre grad ble tolerert i områdene til voksne. En hann som ble radioinstrumentert i midten av mars -95, benyttet i løpet av våren (paringstiden) et område som var nesten fire ganger så stort som det han benyttet i de to andre periodene. Det var imidlertid store forskjeller mellom denne hannen og den andre hannen, som var mindre og muligens mindre i stand til å konkurrere om kjønnsmodne hunner.

Disse resultatene stemmer godt overens med det de fant i Sveits, der gaupene viste sesongmessige forskjeller i størrelsen på aktivitetsområdene, som en konsekvens av paringstiden (ekskursjon av hannene) og yngling (begrenset bevegelse for hunnene) (Breitenmoser et al. 1993). Bailey et al. (1986) rapporterte om en canadagaube hann som i parringstiden overlappet områdene til to hunner.

Overlapping mellom gaupenes områder. Det var overlapping mellom totalområdene til voksne hunner og hanner, men ingen overlapping mellom deres aktivitetsområder. To voksne hunner hadde overlappende aktivitetsområder med ca. 10%, og kan i henhold til Sandell (1989) betraktes som eksklusive i forhold til hverandre. Det ble ikke beregnet et aktivitetsområde for den tredje voksne hunngaupa, da hun bare fulgt i et kort tidsrom. Mye tydet imidlertid på at hun var nabo med de to andre fordi de hadde overlappende totalområder. Totalområdet hennes overlappet imidlertid ikke med aktivitetsområdet til de to andre. Dette forsterker inntrykket av at hunngaupene har eksklusive aktivitetsområder.

Dette stemmer med resultatene fra Sveits (Breitenmoser & Haller 1993, Breitenmoser m. fl. 1993) og Polen (Jedrzejewski m. fl. 1996), og studier av andre solitære kattedyr (Eisenberg 1986). Dette var også bakgrunnen for at Breitenmoser et al. (1993) hevdet at hos gaupe skildrer aktivitetsområdene bestandstettheten i området godt fordi de gjenspeiler områdene som dyrene kontrollerer, mens kjerneområdene illustrerer utnyttelsen av aktivitetsområdene. Enkelte gaupestudier har imidlertid rapportert om stor overlapping mellom hunnens aktivitetsområder (Mech 1980, Ward & Krebs 1985, Lindén et al. 1995).

Tabell 3.7.7 Gjennomsnittlig døgnsforflytning (\bar{x}) i kilometer for gaupene avhengig av kjønn og sosial status, beregnet for vinteren (desember-februar), våren (mars-mai), sommeren (juni-august) og høsten (september-november). Standardavvik (SD) og antall gauper i hver gruppe (n) er angitt. - Mean (\bar{x}) distance in kms covered per day by sex and age groups. Calculations are made for winter (December - February), spring (March - May), summer (June - August) and fall (September - November).

Sosial status	Vinter			Vår			Sommer			Høst		
	\bar{x}	SD	n	\bar{x}	SD	n	\bar{x}	SD	n	\bar{x}	SD	n
Voksne hunner	2.6	-	1	2.3	0.3	3	1.4	-	1	2.1	1.0	3
Unge hunner	4.5	-	1	3.3	0.5	4	3.5	0.7	4	3.6	0.8	4
Voksne hanner	-	-	-	4.0	2.2	3	7.0	1.6	3	5.1	2.5	3

Mangel på overlapp mellom aktivitetsområdene til voksne hunner og hanner antar vi skyldes at det var flere hunner i hannenes aktivitetsområder, som det ikke lyktes å radiomerke. Flere tidligere studier av gaupe har vist at hannene kan overlappe hunnenes aktivitetsområder (Parker et al. 1983, Breitenmoser & Haller 1993, Breitenmoser et al. 1993, Lindén et al. 1995), og trolig skyldes dette at hannene kontrollerer områdene som blir brukt av en hunn for senere å lette konkurransen om paringen.

Et territorium er et eksklusivt område som opprettholdes gjennom åpenbart forsvar eller avertering (Noble 1939). Overlappende områder oppstår når kostnadene ved å forsvare det blir for store (Eisenberg 1986). For gaupene som benytter store områder, er et aktivt forsvar lite trolig. Områdene forsvares sannsynligvis passivt gjennom urin- og ekskrementmarkering (Jedrzejewski et al. 1989, Poole 1995). Dette er imidlertid antagelser, vi vet lite om hvordan kattedyr tolererer hverandre (Sundquist & Sundquist 1989).

3.7.4.4 Vandringsmønster

Døgnsforflytninger. Hanngaupene i Nord-Trøndelag flyttet seg omtrent dobbelt så langt pr. døgn som det som er rapportert fra Sveits (Breitenmoser & Haller 1993), selv om hannene ble fulgt relativt lite i paringstiden (Breitenmoser m. fl. 1993). Hunnene derimot, flyttet seg omtrent like langt pr. døgn som hunnagaupene i Sveits (Breitenmoser & Haller 1993).

Avstanden gaupene flyttet seg pr. døgn varierte med kjønn og sosial status. De voksne hunnene forflyttet seg mindre pr. døgn og lå oftere på samme sted som dagen før enn voksne hanner og de unge hunner. I likhet med forskjeller i størrelsen på områdene gaupene benyttet, kan forskjeller i kroppstørrelse og energibehov, heller ikke her forklare hele forskjellen mellom kjønnene. Det er derimot godt samsvar mellom størrelsen på gaupenes aktivitetsområder og lengden på døgnsforflytningene, som begge er omtrent tre ganger større hos hannene enn hos hunnene. Forskjellene i døgnsforflytning mellom kjønnene stemmer godt overens med det man har funnet for canadagaupen (Bailey 1974) og bobcat (Kitchings & Story 1984, Fendley & Buie 1986). Breitenmoser & Haller (1993) fant ingen slik forskjell mellom kjønnene hos voksne gauper i Sveits.

Variasjoner i det arealet hunnene bruker mellom ulike studieområder er tidligere forklart med ulik byttedyrtetthet. Ved min-

kende byttedyrtetthet ventes økt arealstørrelse, det samme burde gjelde døgnsforflytningene (Ward & Krebs 1985). Brand et al. (1976) fant derimot ved sporing av canadagaupen på snø, at døgnsforflytningene ikke økte med minkende tetthet av snøskohare. Forfatterne antydte at endret jakttaktikk, der antall hvileplasser og tiden som ble tilbrakt på hver plass økte, og at dette kunne forklare hvorfor gaupene ikke flyttet seg lengre pr. døgn ved lav byttedyrtetthet. Dette kan være grunnen til at vi ikke finner noen forskjeller i døgnsforflytninger mellom hunnagaupene i Nord-Trøndelag og Sveits.

Bedre utnyttelsen av kadavrene kan være med å forklare hvorfor hunner mer enn hanner ligger i ro samme sted over flere døgn (Sunde & Kvam 1996). Døgnsforflytningene til voksne hunner kan i tillegg være begrenset av at de har med seg unger, eller at disse blir lagt igjen og senere måtte returneres til. Dette kan også forklare noe av forskjellen mellom voksne og unge hunner. Unge hunner kan i tillegg ha en mer utforskende atferd for kunne finne områder der de kan etablere seg (Breitenmoser et al. 1993).

Variasjoner i døgnsforflytning gjennom året. Det var ingen markerte variasjoner i gaupenes døgnsforflytninger gjennom året. Studier av canadagaupen (Parker et al. 1983) og bobcat (Bailey 1974, Fendley & Buie 1986) har vist endret aktivitet i yngleperioden for hunnene og paringstiden for hannene. Vi kunne bare beregne døgnsforflytningene om sommeren (yngeperioden) hos ei voksen hunnagaupen. Det var vanskelig å følge hannene i paringstiden. Det er derfor mulig at vi underestimerte deres forflytning i denne perioden. Jonnson (1986) rapporterte at hannene i paringstiden kunne gå langt i løpet av få døgn, for så å være i ro på samme sted i opptil en uke hvis de fant en brunstig hunn. Gjennomsnittlige vandingsavstand i paringstiden behøver derfor ikke være mye lengre enn resten av året.

3.7.5 Konklusjon

Vi har fulgt for få dyr til å kunne trekke slutninger om de enkelte gaupenes toleranse for andre gauper innen sitt område og om de viser sterk territorialitet. Den sosiale organiseringen blant gauper i Nord-Trøndelag viser et lignende mønster som hos gauper i Sveits og Polen, og andre solitære kattedyr forøvrig. De dyrene vi studerte benyttet imidlertid større områder og forflyttet seg lengre pr. døgn enn tidligere gaupestudier har vist.

3.8

Arealbruk hos gaupe i Nord-Trøndelag i forhold til sau og tamrein på beite

A. Negård, P.F. Moa, T. Kvam og K. Overskaug

Gaupa foretrekker sørboreal og mellomboreal og unnviker nordboreal og alpin vegetasjonssone. Dette skyldes antakelig at gaupa som smygjeger har størst jakt suksess i tett vegetasjon. Den unnviker åpne områder. Nordboreale områder blir mer brukt sommer enn vinter, idet gaupene holder seg lengre nede i dalene om vinteren. Gaupene ble ikke lokalisert oftere enn normalt innenfor kartlagte beiteområder for sau og tamrein. De fulgte heller ikke (med unntak av ei ung hunngaupa) hovedmengden av tamrein mellom deres beiteområder. Tamrein og sau holdt i hovedsak til i områdene som gaupene unngikk (nordboreal og alpin sone). Resultatene våre indikerer derfor at gaupa velger habitat framfor forekomster av sau og tamrein.

som har utviklet sine driftsform i fravær av store rovdyr. Forvaltningsmessig står man overfor store utfordringer. På den ene siden skal gaupa forvaltes i tråd med Viltloven¹, Stortingsmelding nr. 27² og internasjonale avtaler Norge har sluttet seg til (Bern-konvensjonen³, Washington-konvensjonen⁴). På den annen side skal det være mulig å drive næringsvirksomhet med tamdyr i utmark.

I tillegg til lowerket hviler forvaltningens avgjørelser på deres kunnskap om rovdyrenes og byttedyrenes økologi. Kattedyrs bruk av områder er vanligvis vurdert i forhold til byttedyrtetthet (Parker et al. 1983; Ward & Krebs 1985), byttedyrart (Gittleman & Harvey 1982), kjønn, sosial status og kroppsvekt (Eisenberg 1986; Harestad & Bunnell 1979, Moa & Negård 1996), sosiale forhold (Sandell 1989) og habitatbruk (Litvaitis et al. 1986).

3.8.1 Innledning

Etter sin lave forekomst rundt 1930, har den voksende gaupebestanden igjen inntatt de områdene der de tidligere hadde tilhold. I tillegg har utbredelsen blitt utvidet mot nord (Kvam, in press). Dette har ført til konflikter med sauehold og reindrift,

Gaupa prefererer skogsområder (Koehler et al. 1979; Parker 1981; Thompson et al. 1989; Weigl 1993; Murray et al. 1994; Kjørstad & Nybakk 1995). Dette er gjennomgående forklart med byttedyrenes habitatpreferanser og gaupas jaktstrategi. Gaupa er smygjeger og avhengig av å komme nært innpå byttet for å øke sin jaksuksessen (Haglund 1966). Hos canadisk gaupe bobcat



Foto: Jan P. Bolstad

har man funnet forskjeller i habitatbruk mellom sommer og vinter (Koehler 1990; Koehler & Hornocker 1991), og det samme kan være tilfelle for vår gaupe.

Det er antatt at gaupe kan skifte bytteart når hovedbyttet kommer under ett visst nivå, eller tilbudet av et annet overstiger dette nivået (Murdoch & Oaten 1975). Gaupas tilbud av tamrein blir endret når reinen trekker mellom ulike områder eller når sau slippes i utmarka om sommeren. Dette kan påvirke dens diett. Birkeland & Myrberget (1980) viste at rein og rådyr utgjorde de viktigste næringssementene for gaupe, spesielt om vinteren. Gaupe er en viktig predator på sau og spesielt lam (Mysterud & Warren 1989; Mysterud et al. 1992).

I denne underøkelsen studerte vi faktorer som påvirker gaupas arealbruk ved telemetristudier i Nord-Trøndelag mellom januar 1994 og november 1995. Studieområdet er relativt heterogent, og vi undersøkte gaupas preferanse for eller unntakelse av spesielle vegetasjonssoner. I området beitet det tamrein og sau, og vi ville vite om disse artene påvirke gaupas habitatbruk, som det er vist for bjørn i Sørøst-Norge (Wabakken & Maartmann 1994), og coyote i California (USA) (Shivik et al. 1996). Vi hadde følgende fem hypoteser: (1) Gaupe vil ikke bruke vegetasjonssonene i samsvar med tilbudet, men være selektive i sine valg av vegetasjonssoner. (2) Gaupe vil bruke terrenget forskjellig sommer og vinter. (3) Gaupe vil preferere områder med sau på beite. (4) Gaupe vil ha overlappende områder med tamrein. (5) Gaupe vil preferere områder med tamrein.

3.8.2 Materiale og metoder

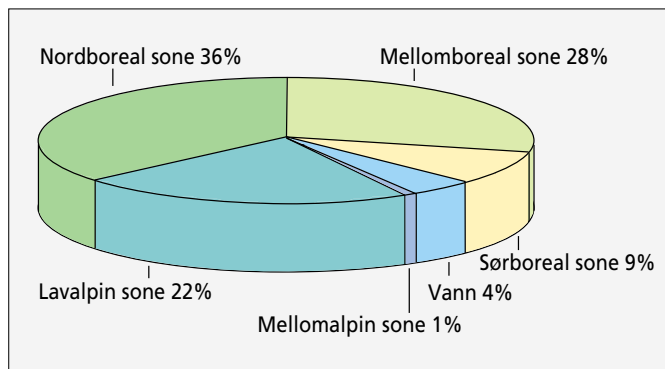
3.8.2.1 Område

Studieområdet ligger nord i Nord-Trøndelag. Vi hadde base på Høylandet, 64° 35' N, 12° 20' Ø. Landbruk, herunder sauehold, utgjør en viktig del av næringsgrunnlaget i kommunene, og store deler av utmarka benyttes til beiteområder for både sau og tamrein (Moa & Negård 1996). Området strekker seg fra fjæra til 1160 m over havet. Ved kysten ligger klimatisk skoggrens mellom 3-400 m o. h., i indre deler er den 4-500 m o. h. Området er dominert av barskog og fjellskog (Dahl et al. 1986, **figur 3.8.1**).

3.8.2.2 Materiale

Vi fanget og satte radiosender på 13 gauper fra januar 1994 til november 1995 (Moa & Negård 1996). Vi kartla områdene med tanke på ni av gaupenes habitat samt nærvær av sau og tamrein på beite. Ei ung hunngaue ble kjønnsmoden i studieperioden og skiftet leveområde. Vi beregnet derfor to separate områder for denne. Data fra en gaupeunge studert høsten 1995 var avkom av en tidligere radiomerket gaupe, og de to ble derfor studert i sammenheng (Moa & Negård 1996).

Beiteområder for sau ble kartlagt innenfor Snåsa, Grong, Namsskogan, Høylandet, Overhalla, samt deler av Fosnes, Nærøy, Røyrvik og Steinkjer kommuner. Nord-Trøndelag er delt i seks reinbeitedistrikter. De radiomerkede gaupene har vært i fire av disse: Skaehkere (Skjækerfjell), Låarte (Luru), Luvlie-Nåavmesje (Østre Namdal) og Åarjel-Njaarke (Vestre Namdal). Kart i målestokk 1:50 000 over beiteområder, trekkruiter og



Figur 3.8.1

Fordeling av vegetasjonssoner gitt i prosent av totalt studieområde i Nord-Trøndelag. - Distribution of vegetation zones in per cent of the total area of the study area.

samlingsplasser for tamrein, er utarbeidet av Reindriftkontoret i Nord-Trøndelag i samarbeid med lederne for de enkelte reinbeitedistriktene (Sletten, i brev). Kartene er digitalisert på oppdrag fra Fylkesmannen i Nord-Trøndelag.

Vi benyttet en lokalisering av gaupene pr. døgn (så nær kl. 12.00 som mulig), målt med en nøyaktighet på 1x1 km eller mindre (Moa & Negård 1996). Dette ga følgende tidsfordeling: 7% var fra mellom kl. 00-08, 60% mellom kl. 08-16 og 33% mellom kl. 16-24, 62% ble tatt mens gaupene var i bevegelse. Gaupenes arealer ble beregnet ved bruk av "minimum convex polygon" metoden (Mohr 1947).

3.8.2.3 Habitatbruk

Gaupenes habitatbruk ble undersøkt i forhold til arealtilbudet innen sørboreal, mellomboreal, nordboreal og alpin sone. De ulike sonene utgjør ofte belter som avløser hverandre med endret høyde over havet, eller av isolerte delarealer. Den sørligste sonen er nederst i dalene (Dahl et al. 1986). Denne klassifiseringen er grov, og det kan være store variasjoner i vegetasjonen i de ulike sonene. Gaupelokaliseringen var imidlertid ikke mer nøyaktig enn at dette var den fineste oppdelingen vi kunne benytte.

Det meste av den sørboreale sonen bestod av dyrket mark med kantvegetasjon av bartrær eller løvskog. Mellomboreal sone var dominert av barskog, men myr dekker også store arealer. Nordboreal sone, som strekker seg opp til skoggrens, var dels dominert av bjørkeskog, dels av lavvokst, glissen barskog. Jordvannmyrer dekket store områder. Alpin sone utgjøres av lavalpin (99 %) og mellomalpin (1 %) sone. Blåbærhei og vier-samfunn er karakteristiske samfunn i den lavalpine og grashei- og snøleiesamfunn dominerte i mellomalpin sone (Dahl et al. 1986).

Vi undersøkte først forekomsten av de ulike vegetasjonssonene i de områdene gaupene brukte med tilbudet i hele studieområdet. Deretter ble fordelingen av lokaliseringer i områdene sammenlignet med andelen de enkelte vegetasjonssonene utgjorde av totalområdene. Det er viktig at man belyser områdebruken på begge disse nivåene for å avdekke eventuelle preferanser (Thomas & Taylor 1990).

Vi kalte tiden fra juni til oktober sommer og desember til april vinter, mai og november ble utelatt fordi de er overgangsfaser mellom sommer og vinter (Fendley & Buie 1986). Beiteperioden for sau er satt til perioden fra 1. juni til 30. september for kommunene Snåsa, Grong, Namsskogan, Røyrvik, og Overhalla. For kommunene Fosnes, Nærøy og Høylandet er beiteperioden satt til perioden fra 1. mai til 30. september. For tamrein er beitesesongen 1994 og 1995 vært delt i vinterbeite fra januar og ut april, vårbeite (med kalvingsområde) i mai og juni, sommerbeite fra juli til ut august, høstbeite i september og oktober, og høst/vinterbeite i november og desember. Noen individuelle tilpasninger var imidlertid nødvendig, fordi det forekom variasjoner mellom distriktene.

Antall beiteperioder hvor det var overlapp mellom gaupenes totalområder og beiteområdene for rein ble kartlagt. I analysen ble beiteperioder hvor beiteområdene ikke var et tilbud for gaupa utelatt. Andelen lokaliseringer av gaupene som lå innenfor kartlagte beiteområder for rein i den aktuelle perioden, ble sammenliknet med den andelen beiteområdene utgjorde av gaupenes totalområder i perioden.

I 1994 og 1995 ble 205 reinkadavre funnet i de berørte reinbeitedistriktene, der dødsdato var sikker. Av disse ble 24% funnet utenfor de kartlagte beiteområdene, såkalte "strørein". De kartlagte områdene, viser med andre ord bare hvor hovedkonsentrasjonen av rein oppholdt seg.

3.8.3 Resultater

3.8.3.1 Habitatbruk

Nordboreal sone utgjorde den største andelen av studieområdet, mens mellomboreal sone utgjorde hoveddelen av gaupenes totalområder (tabell 3.8.1). Mellomboreal sone ble mest benyttet både vinter og sommer. Alpin sone ble lite brukt. Nordboreal sone ble brukt omtrent dobbelt så mye om sommeren som om vinteren.

Andelen de ulike vegetasjonssonene utgjorde innenfor gaupenes totalområder var forskjellig fra tilbudet i studieområdet (figur 3.8.2). Det var signifikant preferanse for mellomboreal og unnvikelse av nordboreal og alpin sone, mens det ikke var

signifikant forskjell på andelen av sørboreal sone av totalområdene og tilbudet i studieområdet.

Fordelingen av lokaliseringene innenfor totalområdene viste at det var preferanse for mellomboreal og sørboreal sone, og unnvikelse av nordboreal og alpin sone (figur 3.8.3).

Det var individuelle forskjeller mellom gaupenes preferanse. Ei av hunngaupene viste f.eks. preferanse for nordboreal sone.

Det var prosentvis en større andel lokaliseringer i nordboreal sone om sommeren enn om vinteren (figur 3.8.4). Det ble ikke funnet statistisk signifikante forskjeller i bruk av de andre vegetasjonssonene mellom sommer og vinter.

3.8.3.2 Arealbruk i forhold til sau på beite

Innenfor det kartlagte området var det 40 atskilte beiteområder for sau hvor det ble sluppet ca. 20 000 sau i 1994-95, med en gjennomsnittlig tetthet på 2,5 sau/km². Beiteområdet dekket 27% av arealet i studieområdet. Det meste av beitene lå høyere enn 250 m over havet i de nordboreale og alpine sonene. Alle de radiomerkede gaupene var innenfor dette området i løpet av beitesesongen (figur 3.8.5).

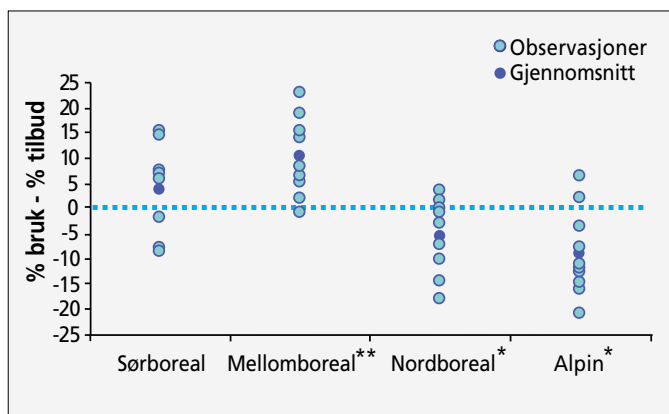
Beiteområdet utgjorde fra 5% til 63% av de enkelte gaupenes områder i perioden, i gjennomsnitt 31% (tabell 3.8.2). De ti gaupene ble i gjennomsnitt lokalisert en gang pr. tredje dag, 25 % av lokaliseringene lå innenfor beiteområdet. Bare to av gaupene var mer innenfor beiteområdene (5 og 6% mer) enn forventet ut fra tilbudet, de åtte andre brukte saueområdene mindre enn forventet (i gjennomsnitt 10%).

Antall lokaliseringer av gaupe i beiteområdene var som ventet fra tilbudet, og de syntes således ikke å preferere områder med sau.

Det ble dokumentert at fire av de radiomerkede gaupene til sammen hadde tatt 4 sauer eller 22 lam i løpet av beiteperiodene i 1994 og 1995. I mai -94 ble en hunn observert på et kadaver av lam. Senere på sommeren var hun i fire døgn i et område på Høylandet hvor hun tok sju lam og sannsynligvis minst tre til. Året etter la denne gaupa ynglehiet sitt i et saueområde nord for Foldereid i Nærøy kommune (figur 3.8.5). Av

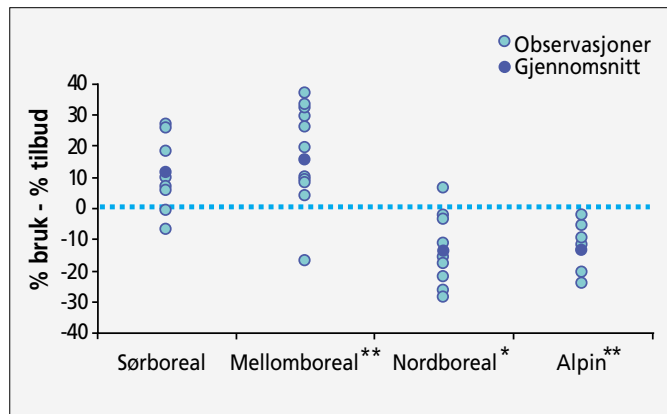
Tabell 3.8.1 Gjennomsnittlig prosentandel tilbud og bruk av de enkelte vegetasjonssonene innenfor studieområdet, og innenfor ti gaupers totalområder er angitt. I tillegg er gjennomsnittlig bruk av vegetasjonssonene om sommeren i forhold til bruk om vinteren for sju gauper angitt. Vann er utelatt. - Mean per cent available and used of the vegetation zones in the study area, and in the total ranges of ten lynx. Mean use of vegetation zones by 7 lynx in summer compared to winter is also presented.

Veget. Sone	Studieområdet		Totalområdet		Habitatbruk	
	Tilbud	Bruk	Tilbud	Bruk	Sommer	Vinter
Sørboreal	11	14	14	25	16	26
Mellomboreal	29	39	39	55	58	61
Nordboreal	37	32	32	18	24	12
Alpin	23	15	15	2	2	1



Figur 3.8.2

Prosentandel vegetasjonssonene utgjorde innenfor gaupenes totalområder (bruk), minus den prosentandelen sonene utgjorde i studieområdet (tilbud) for hver av de ti gaupene i Nord-Trøndelag, samt gjennomsnittsverdier er vist. Figuren viser forskjeller i preferanse mellom sonene og individene. * og ** indikerer statistisk signifikant preferanse for eller unnvikelse av vegetasjonssonen (*= $p < 0,050$ og **= $p < 0,010$, Wilcoxon Matched-Pair Signed Ranks Test). - Per cent distribution of vegetation zones in individual total areas minus per cent coverage of each vegetation zone in the entire study area. Mean values are indicated by filled circles. The figure shows different preferences between individuals and between vegetation zones. * and ** indicate statistical significant preference for or avoidance of the vegetation zone. (*= $p < 0,050$ and **= $p < 0,010$, Wilcoxon Matched-Pair Signed Ranks Test).



Figur 3.8.3

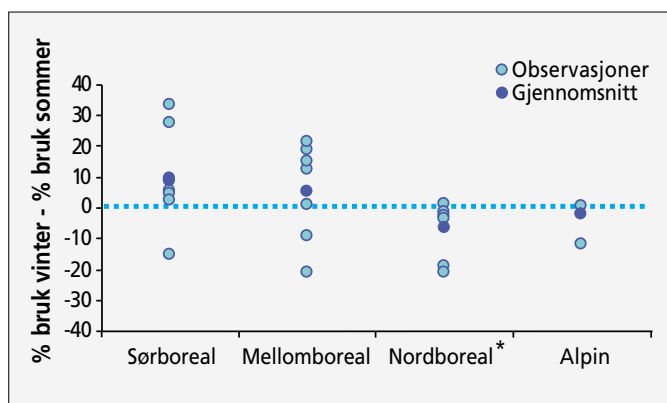
Prosentandel lokaliseringer i de ulike vegetasjonssonene (bruk), minus prosentandelen de ulike sonene utgjorde av gaupenes totalområder (tilbud) for hver av de ti gaupene i Nord-Trøndelag, samt gjennomsnittsverdier er vist. Figuren viser forskjeller i preferanse mellom vegetasjonssonene og individene. * og ** indikerer statistisk signifikant preferanse for eller unnvikelse av vegetasjonssonen (henholdsvis $p < 0,050$ og $p < 0,010$, Wilcoxon Matched-Pair Signed Ranks Test). - Per cent distribution of plots in vegetation zones in individual total areas minus per cent coverage of each vegetation zone in the individual total areas. Mean values are indicated by filled circles. The figure shows different preferences between individuals and between vegetation zones. * and ** indicate statistical significant preference for or avoidance of the vegetation zone. (*= $p < 0,050$ and **= $p < 0,010$, Wilcoxon Matched-Pair Signed Ranks Test).

en besetning på 12 sauer og 17 lam, manglet 14 lam ved saue-sanking. Bare fire av disse ble funnet og var sannsynligvis drept av gaupe. Senere på høsten ble det funnet et lam som var tatt av denne gaupa. I løpet av de to siste ukene av september samme året, ble det funnet to lam og fire sauer innenfor et begrenset område ved Kongsmoen i Høylandet kommune. Alle ble sannsynligvis tatt av en radiomerket hunn som da var i det aktuelle området. I tillegg ble det høsten 1995 funnet tre lam som var tatt av en radiomerket hunn, og i slutten av oktober - 95 ble det under saueleting funnet et lam som var tatt av en radiomerket hann.

Det var individuelle forskjeller i gaupenes preferanse for sau, og en av hunnene så ikke ut til å påvirkes av sau på beite. Denne ble flere ganger lokalisert i et beiteområde i Snåsa uten at den tok sau (figur 3.8.5).

3.8.3.3 Arealbruk i forhold til tamrein på beite

Alle de ti gaupene var innenfor et eller flere av de fire reinbeitedistriktene, men bare to av hunnene holdt seg der hele studieperioden. De andre gaupene var utenfor området i minst en periode (tabell 3.8.3). Reindistriktene hadde til sammen ca. 10 000 rein på beite pr. 1. april, og hvor det var tilgang på ca. 7 500 kalver i mai. Reinbeitene lå hovedsakelig høyere enn 250 m over havet, i nordboreale og alpine soner. Reinen beitet gjennomgående høyere over havet enn om sommeren. Bare en av hunngaupene fulgte etter reinen mellom de ulike beiteområdene (figur 3.8.6). En hunn la ynglehiet til et kalvings-



Figur 3.8.4

Prosentandel bruk av de enkelte vegetasjonssonene om vinteren (desember - april), minus prosentandel bruk om sommeren (juni - oktober), for sju gaupene i Nord-Trøndelag, samt gjennomsnittsverdier er vist. Figuren viser forskjeller i preferanse mellom vegetasjonssonene og individene. * indikerer statistisk signifikant forskjeller i bruk mellom periodene ($p < 0,050$, Wilcoxon Matched-Pair Signed Ranks Test). - Individual per cent usage of vegetation zones in winter (Dec.- Apr.) minus per cent usage in summer (Jun. - Oct.) for seven lynxes. Mean values are indicated by filled circles. The figure shows different preferences between individuals and between vegetation zones. * indicate statistical significant preference for or avoidance of the vegetation zone. (*= $p < 0,050$, Wilcoxon Matched-Pair Signed Ranks Test).

Tabell 3.8.2 Gaupenes bruk av beiteområder for sau i forhold til tilbudet i beiteperioden. FA05 ble fulgt både i beitesesongen i 1994 og -95 og står derfor som henholdsvis FA051 og FA052. - Individual use of sheep grazing areas compared to availability of sheep grazing areas in the grazing season. Lynx FA05 was monitored both in 1994 and 1995. Data from 1994 are labelled FA051, and data from 1995 are labelled FA052.

Gaupe	Totalområde i beiteperioden			Lokaliseringer	
	km ²	Beiteområde (km ²)	Andel beiteområde %	Totalt antall	I beiteområder %
FA051	126	7	6	36	6
FA052	198	70	35	42	33
FA06	365	112	31	55	18
FS02	524	48	9	39	8
FS03	260	11	5	61	10
FS06	1013	563	56	84	35
FS08	1378	471	34	67	30
MA04	1002	417	42	36	17
MA09	670	174	26	30	20
MA10	494	312	63	36	69

Tabell 3.8.3 Gaupenes gjennomsnittlige bruk av beiteområder for rein i forhold til tilbudet, beregnet for det antall perioder hvor beiteområdene var et tilbud for gaupene. Antall perioder hvor beiteområdene ikke var et tilbud for gaupene, er også angitt. FS06 og FA06 er slått sammen i tabellen som F06. - Individual use of reindeer grazing areas compared to availability of reindeer grazing areas for periods when reindeer grazing areas were available to each lynx. No. of periods when no reindeer grazing area was available inside the total area of each lynx. FS06 and FA06 are pooled as F06.

Gaupe	Andel beiteområder % (tilbud)	Beiteområder brukt % (bruk)	Antall beiteperioder	
			Tilbud	Bruk
FA01	26	49	2	0
FA05	73	67	4	4
F06	49	44	7	1
FS02	35	20	2	1
FS03	40	34	5	0
FS08	17	0	1	3
MA04	9	7	2	2
MA09	61	57	3	1
MA10	14	12	2	1

område for rein. Hovedkonsentrasjonen av rein trakk ut av området en måned etter at hun ynglet, uten at hun prøvde å følge etter (**figur 3.8.7**). Gaupenes områder overlappet således ikke med områdene til tamrein i hele den perioden de ble fulgt.

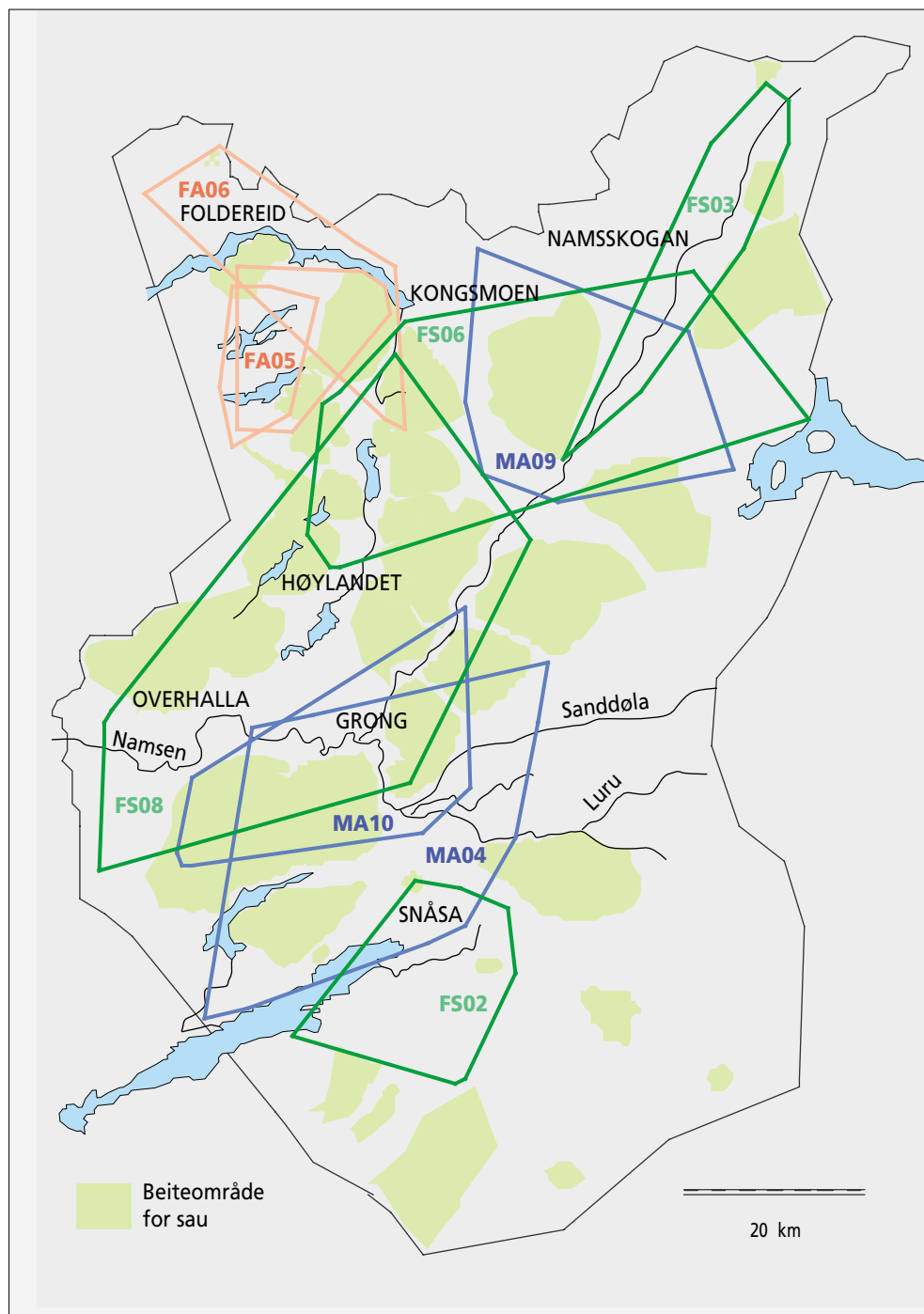
Gaupenes totalområder overlappet med fra 2% til 99% med reinbeiteområdene, og for gaupene sett under ett, utgjorde reinbeitene i gjennomsnitt 36% av deres totalområder (**tabell 3.8.3**). I gjennomsnitt var 32% av lokaliseringene innen reinbeitene, og bare en av hunnene var mer i reinområdene (23% mer) enn forventet ut fra tilbudet, og åtte gauper oppholdt seg mindre i reinbeitene enn forventet (i gjennomsnitt 7% mindre). En hunn var ikke innenfor noen av de kartlagte reinbei-

tene. Gaupene holdt seg i reinbeitene i samsvar med tilbudet, med en tendens til å bruke området mindre enn forventet.

Totalt ble det funnet 13 rein som var tatt av fem av de ti radio-merkede gaupene, fire hunner og en hann. I juni -94 ble en reinkalv funnet i nærheten av Namsskogan som var tatt av en hunn. Hunnen med ynglehiet i reinområdet begge årene tok minst tre rein på sen vinteren og våren -95. Ekskrementene hennes tyder på at rein var en viktig del av kosten hennes gjennom hele året. En annen hunn ble i månedsskifte juni/juli -94 lokalisert ved et oppsamlingsområde for rein på Høylandet. Hun tok minst en rein. Hun fulgte hovedkonsentrasjonen av denne reinflokken (**figur 3.8.6**) og utover høsten og vinteren

Figur 3.8.5

Områder med sau på beite i 1994 og 1995 innenfor det kartlagte området (heltrukken yttergrense). De enkelte gaupenes totalområder i beiteperiodene er vist som polygoner. - Sheep grazing areas in 1994 and 1995 in the study area are shaded. Total areas of lynx during the grazing season are shown as polygons.

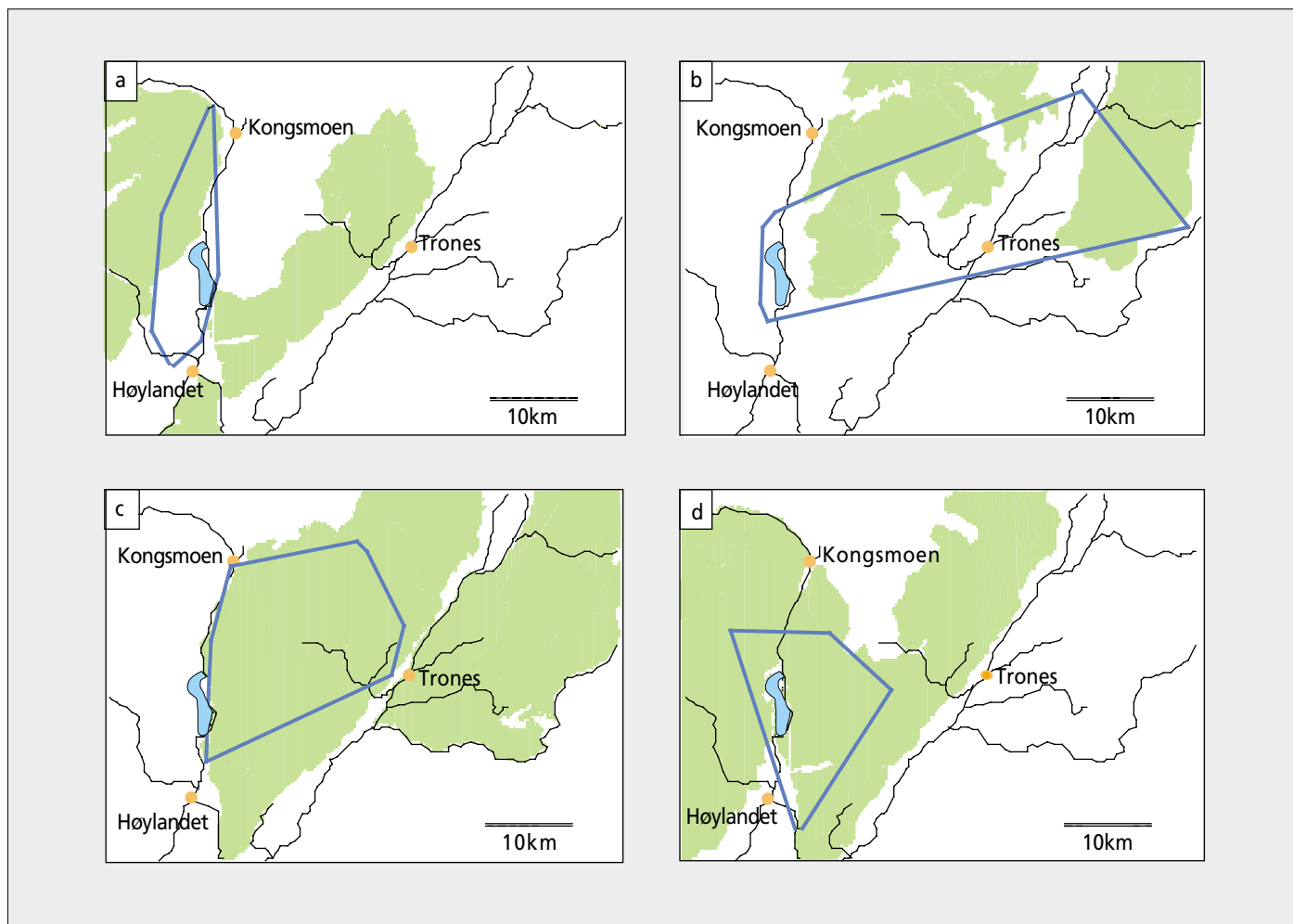


tok hun minst fire rein. Hunnen som ikke ble lokalisert innefor tamreinens beiteområder tok likevel tre rein. På servinteren, da var hun sammen med et søsken (umerket), forsøkte hun å ta rein. Jakten mislyktes, men reinen måtte senere avlives på grunn av skader i halsen. Dette kan være et eksempel på de unge gaupenes mangelfulle jaktferdigheter. I begynnelsen av mai -95 tok hun imidlertid alene ei voksen reinsimle på omtrent 70 kg. Gaupa selv var mager og veide 11 kg. Utover våren tok den to rein til. En hann tok tre rein i et oppsamlingsområde og merkeplass for rein høsten -95.

3.8.4 Diskusjon

3.8.4.1 Metode

Vi bestemte gaupenes tilbud av ressurser, som den andelen denne ressursen utgjør av gaupenes totalområder i perioden. Totalområdene inneholder imidlertid store områder som dyrene aldri benytter, og som derfor kanskje ikke er et reelt tilbud for gaupene. Ved sin plassering av aktivitetsområde kan imidlertid gaupene allerede ha vist preferanse for eller unnvikelse av enkelte av de tilgjengelige ressursene i området (Aebischer et al. 1993). Totalområdet gir derfor et bilde av tilbudet også utenfor de mest brukte områdene, men likevel innenfor et område som gaupa kan kjenne tilbudet i.



Figur 3.8.6

Arealbruk i forhold til beiteområder for rein for FS06, om våren (a), sommeren (b), høsten (c), og høst/vinteren (d) i 1994. Polygonene viser gaupas totalområde, mens de skyggelagte feltene angir beiteområder for rein i de enkelte periodene. Øyvatnet samt veinettet er brukt som referansepunkt. Målestokken er den samme på alle kartene. - Area use of lynx FS06 in spring (a), summer (b) and fall (c) and fall / winter (d) in 1994 compared with reindeer grazing areas (shaded). Polygons indicate total range of the lynx.

Gaupene kan preferere andre ressurser enn de som undersøkes. Det kan tenkes at gaupa prefererer beiteområder for sau, ikke fordi det er sau der, men fordi sau kan ha samme habitatpreferanse som rådyr eller hare som begge er viktige byttedyr. For å undersøke slike skjulte effekter, må gaupas preferanse for området også undersøkes når sauene ikke er tilstede.

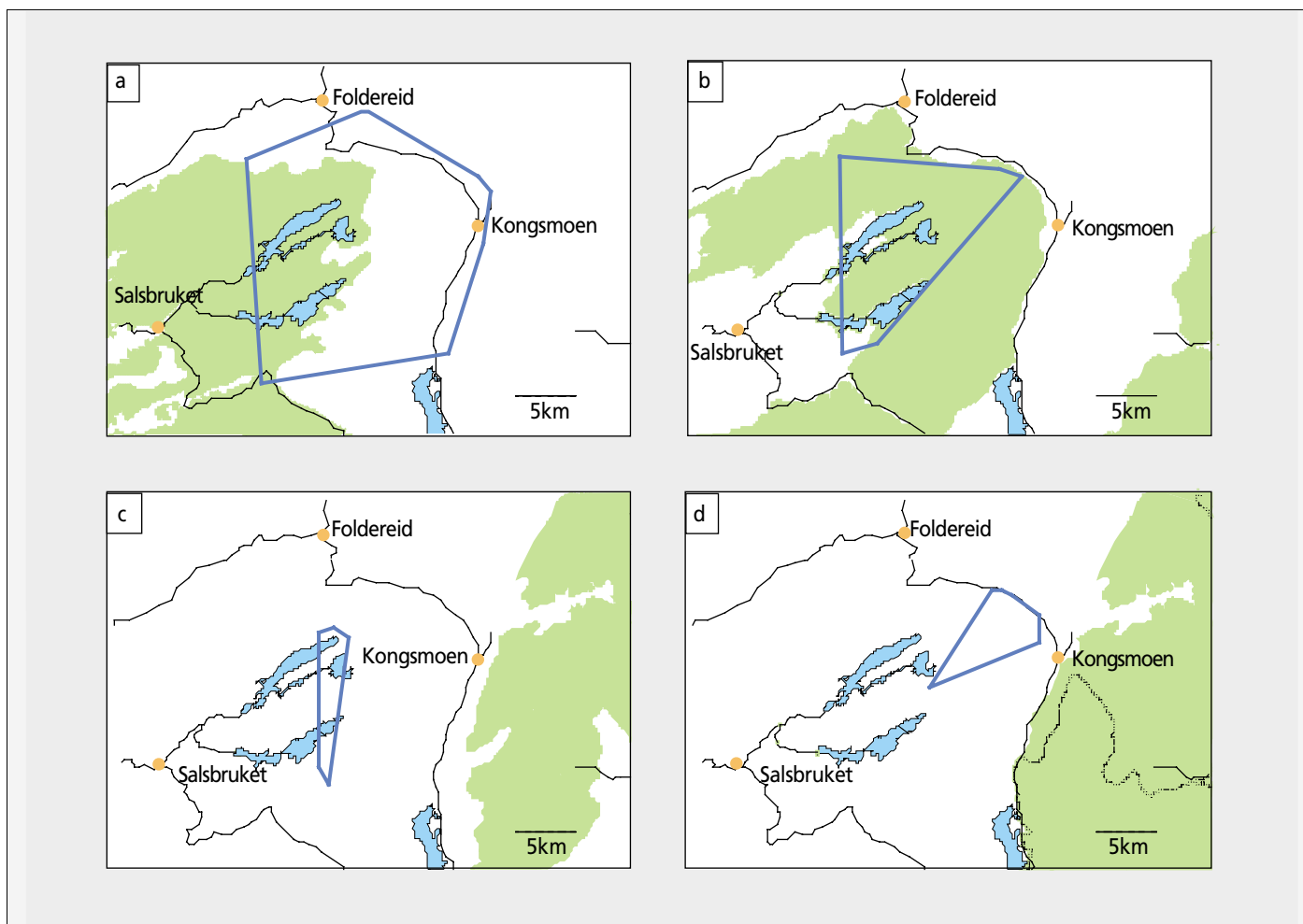
Palomares & Delibes (1992) poengterte at det er sammenheng mellom aktivitetsmønster, atferd og habitatpreferanse. Dyr velger spesielle habitater for å utføre spesielle handlinger. Vi analyserte hovedsakelig gaupenes arealbruk i forhold til habitat, sau og tamrein med en lokalisering pr. døgn, hovedsakelig i dagslys. Det ble ikke skilt mellom gaupenes kjønn, sosiale status eller hvor lenge og når de ble radioinstrumentert. Det ble heller ikke skilt mellom hvorvidt gaupene var aktive eller inaktive. Vi hadde ikke materiale stort nok til å atskille slike forhold selv om de kan ha vært viktige for resultatene (Thomas & Taylor 1990).

I tiden mellom lokaliseringer kan gaupene ha vært innom beiteområder og tatt sau eller rein, og lagt seg i et dagleie utenfor

beiteområdet igjen. Det faktum at 62% av lokaliseringene ble foretatt mens gaupene var aktive, samt at de la sine dagleier mindre enn en kilometer fra større kadavre, gjør imidlertid at vi ikke anser denne problemstillingen som en vesentlig feilkilde. Beiteområder for sau og tamrein er ofte på fjellet. Haglund (1966) viste at gaupa la sine dagleier høyt i liene med god utsikt, mens den er avhengig av tett vegetasjon for å ha høy jaksuksess. Gaupa kan derfor like gjerne ligge i dagleie i beiteområdene høyt i liene, mens den på kvelden og natten jakter i tett skog nærmere dalbunnen.

3.8.4.2 Innvirkningen av habitatet

Gaupa er selektiv i sitt habitatbruk. Den benytter ulike vegetasjonssoner forskjellig fra tilbudet. Dette støtter vår første hypotese og stemmer også godt overens med tidligere undersøkelser (McCord 1974; Parker et al. 1983; Litvaitis et al. 1986; Thompson et al. 1989; Weigl 1993; Kjørstad & Nybakk 1995). Gaupenes var mer i den mellomboreale og mindre av den alpine- og nordboreale sonen enn hva tilbudet skulle tilsa. Dette betyr at de holdt seg nede i de skogkledde dalene, og unngikk den glisne fjellskogen og snaufjellet. Dette inntrykket forsterkes



Figur 3.8.7

Arealbruk i forhold til beiteområder for rein for FA05, om vinteren (a), våren (b), sommeren (c), og høsten (d) i 1995. Polygonene viser gaupas totalområde, mens de skyggelagte feltene angir beiteområder for rein i de enkelte periodene. Vann samt veinett er brukt som referansepunkt. Målestokken er den samme på alle kartene. - Area use of lynx FA05 in winter (a), spring (b), summer (c) and fall (d) 1995. Total range of the lynx in each season is indicated by polygons, and reindeer grazing areas are shaded.

når en ser på hvordan de enkelte gaupene brukte vegetasjonssonene innenfor sine totalområder. De prefererte sørboreale og mellomboreale områder, mens de unngikk nordboreal og alpin sone.

Kjørstad & Nybakk (1995) fant ingen preferanse for habitattype hos gaupe i Nord-Trøndelag. De fant derimot preferanse for liten horisontalsikt og høy vertikal dekningsgrad i terrenget. Preferanse for skog og unnvikelse av åpne områder er tidligere beskrevet av flere (Koehler et al. 1979; Parker 1981; Koehler 1990; Weigl 1993; Murray et al. 1994). Dette forklares med at gaupe er avhengig av tett vegetasjon for å kunne snike seg usett inn på byttet (Haglund 1966; Jedrzejewski et al. 1993). Parker et al. (1983) viste at canadisk gaupe er mer avhengig av god dekning i terrenget enn høy tetthet av byttedyr. Tilsvarende konkluderte Kjørstad & Nybakk (1995) med at gaupa prefererte sitt habitat ut fra andre kriterier enn tilgjengelighet av byttedyr.

Ulv kan drepe gaupe (Heptner & Sludskij 1972), og i tidligere tider kan konkurranse med bjørn og ulv ha virket inn på habi-

tatpreferanse og arealbruk hos gaupe (Connell 1980). Gaupa flykter ofte opp i trær dersom den blir forfulgt, spesielt gjelder dette gaupeunger. At gaupa unngår åpne områder som snau-fjell, kan derfor være antipredatoratferd. Mennesket utgjør i dag den største trusselen for gaupe, og jakt og fangst var antakelig hovedårsaken til bestandsreduksjonen tidlig i dette århundret (Kvam et al. 1993). Sju av åtte radiomerkede gauper som har dødd i Gaupeprosjektet i Nord-Trøndelag (pr. 1. juli 1996) er blitt skutt under jakt. Unnvikelse av åpne områder kan i dag derfor gi beskyttelse mot mennesker.

Gaupa brukte nordboreale områder mer sommer enn vinter i overensstemmelse med vår annen hypotese om at habitatbruken varierer med årstidene. Dette tilsvarer observasjoner fra canadisk gaupe (Koehler 1990) og bobcat (Koehler et al. 1991).

Rådyr er ved siden av rein det viktigste byttedyret for gaupe i Norge, spesielt om vinteren (Birkeland & Myrberget 1980). Rådyr prefererer løvskog om vinteren i Nord-Trøndelag (Kjørstad & Nybakk 1995), og rådyrkadavre lå nærmere innmark vinter enn sommer (Sunde 1996). I tillegg trekker reinen

høyere opp på fjellet om sommeren, blant annet for å unngå insekter (reineier Anti, pers. medd.). Gaupa har tendens til å ta større byttedyr vinter enn sommer (Birkeland & Myrberget 1980; Sunde 1996). Om sommeren slippes det sau på beite. Utover sommeren trekker de opp i den nordboreale og alpine sonen. Byttedyrenes forflytning gjennom sesongen og et mulig diettskifte mellom sommer og vinter, kan påvirke gaupenes bruk av de ulike vegetasjonssonene gjennom året.

3.8.4.3 Innvirkningen av sau

Gaupene var ikke oftere i beiteområdene for sau enn forventet fra tilbudet i motsetning til vår tredje hypotese. Bare to av gaupene var oftere i sauebeitet enn forventet. Dette tyder på at sau på beite i liten grad kan sies å styre gaupas arealbruk.

Wabakken & Maartmann (1994) viste at beiteområder for sau med mer enn 25% av beitet over tregrensen var mindre utsatt for bjørneskade enn områder med større grad av skogsbeite. Sannsynligvis vil dette i enda større grad gjelde for gaupe. Den unngår åpne områder.

Det er sannsynligvis de byttedyrartene som er tilgjengelig hele året som er viktigst for gaupa (Birkeland & Myrberget 1980). Rådyr, rein og hare kan således ha en større innvirkning på gaupenes arealbruk enn sau. Stephenson et al. (1991) viste at predasjonen til canadisk gaupe på "dall sheep" (*Ovis dalli*) var størst når tettheten av snøskohare var begrenset. Brand et al. (1976) konkluderte med at når tettheten av snøskohare var begrenset, viste den canadiske gaupa økt vilje til å benytte alternative byttedyr. Resultatene til Breitenmoser & Haller (1993) indikerte at gaupa tok husdyr før den utvidet sitt aktivitetsområde, når tilgjengeligheten av deres vanlige byttedyr ble mindre etter hvert som de jaktet i et område.

Situasjonen kan være annerledes for unge gauper fordi de antagelig ikke kontrollerer sitt område som de voksne gaupene gjør. Ung gaupe har mindre perfektionert jaktteknikk enn voksne (Jonsson 1986), og sau og spesielt lam er trolig lettere bytte enn ville arter. En ung hunn tok ti lam i løpet av fire sommerdager i -94 som et eksempel på dette. De fleste av disse lammene ble ikke spist på i det hele tatt (overskuddsdreping) (Kruuk 1972).

3.8.4.4 Innvirkningen av tamrein

Gaupa fulgte i liten grad etter reinen mellom de ulike beiteområdene, motsatt av vår fjerde hypotese. De viste heller ingen preferanse for reinbeitene i motsetning til vår femte hypotese. Likevel har Sunde (1996) vist at rein er viktig for gaupas ernæring i dette området, og Nybakk et al. (in press) viste at gaupa er den viktigste predatoren på rein gjennom hele året i det samme området. Årsaken til at vi til tross for dette ikke fant at gaupene tilbrakte mer tid enn ventet i reinområdene, kan være at reinen i hovedsak lå i nordboreale eller alpine vegetasjonssoner som gaupene unngikk. Reinsimlenes valg av kalvingsplasser og fordeling i landskapet under og like etter fødsel, er antakelig utviklet som et resultat av og en reaksjon på predasjon fra jerv (Skogland 1990), ulv og bjørn (Bergerud et al. 1984), og dette kan være et enda mer effektivt forsvar mot gaupe som er avhengig av å smyge seg inn på byttet. Gaupa er ikke spesielt utholdende (Haglund 1966) og må komme tett innpå

byttet før angrepet settes inn (Parker et al. 1983). Haglund (1966) fant at ved 67% av gaupas vellykkede jaktforsøk var avstanden til byttet mindre enn 20 m da angrepet startet. Det synes derfor som om det i hovedsak er de delene av reinbeitet som ligger i områder med muligheter for skjul som er interessante for gaupa.

Det er mange "strørein" (som ikke følger hovedkonsentrasjonen) i området. Rein kan derfor være tilgjengelig bytte for gaupe hele året, selv om dette ikke ble oppfanget med vår metodikk. Dette kjenner vi til fra området til en av de radiomerkede hunnene der det flere ganger ble observert rein selv etter at hovedkonsentrasjonen hadde trukket ut, og hvor ekskrementanalyser viste at hun i hovedsak levde av rein (Sunde 1996). Videre tok en av de andre hunnene tre rein uten at hun i det hele tatt ble lokalisert i beiteområdene, også dette et eksempel på at metoden var utilstrekkelig. Det er derfor mulig at det ikke er hovedkonsentrasjonen, men enkeltrein eller små flokker som er interessante for gaupa. Reinens forsvar mot predasjon kan også være sterkere i større flokker, da det er flere som kan oppdage predatoren (Slater 1985). Haglund (1966) fant en tendens til at rein som ble drept av gaupe hadde dårligere kondisjon enn andre rein i området. Tilsvarende ble vist av Breitenmoser & Haller (1987) ved undersøkelse av hjortedyr i Sveits og av Skogland (1988) ved studium på villrein i Norge. Dette betyr trolig at rein som blir tatt av gaupe, er svake individer som ikke klarer å kjempe seg til en plass i midten av flokken (Hamilton 1971), eller som er nødt til å ta større sjanser for å få tak i mat (Milinski 1986), som for eksempel å trekke ned i områder med tett vegetasjon og derved bli et lettere bytte for gaupa.

I Finland er det funnet at Gaupe som levde av småvilt, var i dårligere kondisjon enn de som levde av hjortedyr (Pulliainen et al. 1995). Haglund (1966) fant at gauper i områder uten hjortedyr hadde lav fangstfrekvens. Dunker (1988) viste at gaupe hadde høyere jakt suksess på rådyr enn mindre byttedyr. I tillegg var jaktutbyttet større. Gaupa bør derfor velge store byttedyr som sau og rein når disse er tilgjengelige i området, men artene utgjør antagelig en for usikker næringstilgang til at de kan styre gaupas arealbruk.

- ¹ Lov om viltet av 29. mai 1981 med endringer av 8. april 1983. Lovens formål er at alt viltet og dets leveområder skal forvaltes slik at naturens produktivitet og artsrikdom bevares.
- ² Også kalt Rowiltmeldingen. Formålet med meldingen er å fremme tiltak som sikrer levedyktige bestander av de fire store rovpattedyrene, samtidig som konfliktene med næringsinteressene blir minst mulig.
- ³ Også kalt Europarådskonvensjonen (Convention on the European wildlife and natural habits). Vern av truede arter av planter og dyr, trekkende arter, samt leveområdene til disse artsgruppene. 15 land har ratifisert konvensjonen, i tillegg har 7 land undertegnet. Norge har ratifisert konvensjonen
- ⁴ Washingtonkonvensjonen (Convention on international trade of endangered species of wildflora and fauna, CITES). Kontroll og regulering av handel med truede arter av planter og dyr. Over 90 kontrakterende parter. Norge er part i konvensjonen.

3.9

Faktorer som påvirker tap av sau i utmark med ulik forekomst av store rovdyr

B. Melting, T. Eggen og T. Kvam

De eldste søyene var overrepresentert blant tapene i et bjørneområde. For lam predisponerte lav vârvækt for dødelighet på beite. I gaupeområdet var værlam og lam med unge mødre overrepresentert i tapet. Vitalitet er viktig for overlevelse hos lam på beite i områder der andre årsaker enn predasjon gjør seg gjeldende. Også lam fra små kull hadde større sannsynlighet for å gå tapt i områder med liten predasjon.

3.9.1 Innledning

Vi ønsket å undersøke eventuelle sammenhenger mellom besetningsforhold og tapsfaktorer for sau i områder med store rovdyr som gaupe og bjørn.

Gaupa er et typisk skogsdyr (Guggisberg 1975), og foretrekker habitater med godt skjul og høy dekningsgrad (Kjørstad & Nybakk 1995). Gaupa spiser små til mellomstore pattedyr og fugler (Kvam 1990), og størstedelen av føden er hjortedyr som

rådyr og reinsdyr vinterstid (Reig & Jedrzejewski 1988; Jedrzejewski et al. 1993; Sunde 1996). Den driver smygjakt og er alene når den jakter (Haglund 1966; Parker et al. 1983). Den er ikke særlig utholdende (Haglund 1966), og er avhengig av å komme tett inn på byttet før angrepet settes inn.

Bjørnen er også smygjeger. Den oppsøker steder der den har lært at en ressurs finnes i rikelige mengder (Eagle & Pelton 1983). Den er ikke et typisk rovdyr, hovedføden er urter, gras, bær, sopp, insekter og maur (Myrberget 1978; Dahle 1996), men den kan også ta elg, sau og rein (Haglund 1974; Mysterud & Warren 1992; Knarrum 1996; Dahle 1996). Kostholdet varierer gjennom året. Til enhver tid spiser den det som er mest tilgjengelig og gir høyest mulig energiprofitt (Dahle 1996). Størrelsen på fettdepotet når bjørnen går i hi om høsten har vital betydning for overlevelse og formering (Elowe & Dodge 1989).

Ved analyse av byttedyrvalg benyttes ofte optimalitetsmodeller. Modellene beskriver (1) valgmulighetene, (2) begrensninger og (3) valutaen ved et valg som et dyr gjør. Naturlig seleksjon er

den drivende prosess i optimalitetsmodellene. Gjennom naturlig seleksjon maksimeres antall levedyktige avkom. På kortere sikt maksimeres energiopptak per tidsenhet (Turner 1982).

Byttedyrets størrelse, oppmerksomhet og flukthastighet vil påvirke predatorers valg (Schaller 1972). Når flukthastigheten er stor hos byttedyret, vil predator bare ta de med redusert hastighet (Schaller 1972; Edmunds & DPhil 1974), og de som sist blir oppmerksom på predator (Clutton-Brock et al. 1982). En predators valg påvirkes også av byttedyrene investering i avkom (foreldreinvestering). Aktivt forsvar av avkom medfører risiko for foreldrene (Schaller 1972, Edmunds & DPhil 1974). Videre er enslige dyr mer utsatt enn dyr i flokk (Krebs & Davies 1993). Det virker også som om hanndyr er mer utsatt for predasjon enn andre fordi de oftere opptre alene eller er mindre oppmerksomme (Estes & Goddard 1967; Schaller 1972; Clutton-Brock et al. 1982).

Sauen er gjennom avl selektert med hensyn på egenskaper som gjør den til et lønnsomt husdyr (økonomisk seleksjon) og ikke for egenskaper som gjør at den greier seg best mulig i naturen (økologisk seleksjon) (Squires 1975). For rovdyr er derfor sau på beite et enkelt bytte. Bjørn tar søyer, og i mindre grad lam (Kvam et al. 1993; Knarrum 1996). Store tap kan skje på kort tid. Bjørnen spiser ofte bare deler av sauen, og tar da hovedsakelig brystfett og jur (Knarrum 1996). I mange tilfelle blir ingenting spist (overskuddsdreping) (Mysterud & Warren 1992). Gaupa på sin side, tar mest lam, og spesielt værlam (Kvam et al. 1993).

Vanskelige terreng- og beiteforhold kan føre til tap av sau på beite. Sjansen for ulykker varierer med topografi og omfanget av myrer, elver, grøfter og bilveier samt ettersyn og stell (Nedkvitne 1965). Tidlig beitesending eller sen innsamling kan gi ekstra tap (Eggen 1995).

3.9.2 Materiale og metoder

Undersøkelsen ble gjennomført i 1994 i tre områder med forskjellig forekomst av store rovdyr: (1) bjørneområde (Lierne kommune), (2) gaupeområde (Osen, Roan og Åfjord kommuner) og (3) referanseområde (Mosvik og Levanger kommuner, der ingen rovdyr tap var meldt). Undersøkelsen omfatter 5215 søyer og lam av dalasau og spælsau fra 23 besetninger (**tabell 3.9.1**). Lammenes fødselsvekt, tilvekst pr.dag fra fødsel til vår-

veiedato, vårvekt, kjønn, kullstørrelse og moralder ble registrert. For søyene ble alder, vårvekt, antall lam og eventuell bjelle registrert. Ved høstsanking ble dyrene veid og savnede dyr ble registrert. Søyetapene er bare analysert for bjørneområdet fordi tapet av søyer var svært lite i de andre områdene.

Alder på søya ble delt i tre grupper, aldersgruppe 1 er 1 år, aldersgruppe 2 er 2-5 år, aldersgruppe 3 er 6-9 år. Aldersgruppe 1 er umoden ungsau, mens aldersgruppe 3 er gammel sau med begynnende tannslitasje og større fettdepoter på kroppen.

3.9.3 Resultater

I referanseområdet hadde vårvekt, kullstørrelse, fødselsvekt og tilvekst pr. dag fra fødsel til vårveiling betydning for tap av lam. Parametrene er gitt med fallende betydning (**tabell 3.9.2**). De som overlevde utmarksbeite, hadde høyere vårvekt, kom fra større kull, hadde høyere fødselsvekt og høyere tilvekst pr.dag enn de som gikk tapt. I bjørneområdet syntes både vårvekt og tilvekst fra fødsel til vårveiling å ha betydning for tapet av lam når de ble testet hver for seg. Testet sammen ble imidlertid bare vårvekt signifikant (**tabell 3.9.3**). De som overlevde utmarksbeite hadde signifikant høyere vårvekt enn de som gikk tapt. I gaupeområdet var morens alder og lammenes tilvekst fra fødsel til vårveiling og kjønn av betydning for overlevelsen. Parametrene er gitt med fallende betydning (**tabell 3.9.4**). De som overlevde i utmark hadde eldre mødre og høyere tilveksthastighet enn de som gikk tapt. Videre hadde værlam større sannsynlighet for å gå tapt enn søyelam.

For søyene var alder den største risikofaktoren (**tabell 3.9.5**). De som overlevde utmarksbeite, hadde signifikant lavere alder enn de som gikk tapt.

3.9.4 Diskusjon

3.9.4.1 Tap av lam

Fødselsvekt og tilvekst: Det var bare i referanseområdet at fødselsvekt var av betydning for tap av lam på utmarksbeite, mens tilvekst fra fødsel til vårveiling har betydning både i referanseområdet og gaupeområdet. I bjørneområdet var det ingen forskjell i tilvekst mellom de som overlevde og de som gikk tapt på utmark.

Tabell 3.9.1 Oversikt over lam og søyer av rasene dalasau og spælsau i materialet fordelt på undersøkelsesområdene. - *Lambs and ewes of the breeds "Dalasau" and "Spælsau" studied in the three study areas.*

	Referanseområdet	Bjørneområdet	Gaupeområdet	Sum
Lam	1407	1014	951	3372
Søyer	731	591	521	1843
Sum	2138	1605	1472	5215

Tabell 3.9.2 Effekten av ulike faktorer for tap av lam i referanseområdet. "Tilvekst"= Tilvekst i gram pr. dag fra fødsel til vårveing. - "Univariate regression"= Regresjon på en variabel. "Stepwise regression"= Stegvis regresjon. Effect of different factors concerning loss of lambs in the control area. "Tilvekst"= Weight gain per day from birth to date of spring weight.

	Univariate regression. n = 117		Stepwise regression n = 1117	
	P	R	P	R
Vårvekt	.000	.356	.000	.338
Kullstørrelse	.001	.111	.005	.086
Fødselsvekt	.000	.269	.020	.066
Tilvekst	.000	.289	.018	.068
Moralder	.144	.000		
Kjønn	.662	.000		

Tabell 3.9.4 Effekten av ulike faktorer for tap av lam i gaupeområdet. "Tilvekst"= Tilvekst i gram pr. dag fra fødsel til vårveing. - "Univariate regression"= Regresjon på en variabel. "Stepwise regression"= Stegvis regresjon. Effect of different factors concerning loss of lambs in the lynx predation area. "Tilvekst"= Weight gain per day from birth to date of spring weight.

	Univariate regression n = 856		Stepwise regression n = 856	
	P	R	P	R
Vårvekt	.000	.187		
Kullstørrelse	.041	.058		
Fødselsvekt	.162	.000		
Tilvekst	.000	.189	.000	.163
Moralder	.000	.197	.000	.189
Kjønn	.011	.082	.017	.075

Lam med lav tilvekst og fødselsvekt vil øke sjansene for å dø av sykdom og sult og er predisponert for å gå tapt på beite (Kvam et al. 1993; Lobben 1994; Warren & Mysterud 1995). Høy fødselsvekt og tilvekst indikerer at lammet er friskt og i god kondisjon (Lobben 1994). Fødselsvekt vil også være viktig for dødelighet like etter fødselen (Purser & Young 1964; Warren & Mysterud 1995).

Forhold som fører til lav fødselsvekt kan også føre til dårlig tilvekst etter fødselen og sjanse for økt mortalitet (Bradford 1972). Lav fødselsvekt og tilvekst hos enkeltlam kan både skyldes tilstanden til besetningen eller lammets egen tilstand (Kvam et al. 1993; Eggen 1995). På besetningsnivå endres fødselsvekten ved endringer i føring og stell (Nedkvitne 1988). Lave fødselsvekter skyldes vanligvis dårlig føring av morsøya i tiden frem mot lamming, mens lav tilvekst kan skyldes dårlig ernæringsbalanse hos morsøya i tiden etter lamming.

Tabell 3.9.3 Effekten av ulike faktorer for tap av lam i bjørneområdet. "Tilvekst"= Tilvekst i gram pr. dag fra fødsel til vårveing. - "Univariate regression"= Regresjon på en variabel. "Stepwise regression"= Stegvis regresjon. Effect of different factors concerning loss of lambs in the brown bear predation area. "Tilvekst"= Weight gain per day from birth to date of spring weight.

	Univariate regression. n = 850		Stepwise regression n = 850	
	P	R	P	R
Vårvekt	.003	.111	.031	.110
Kullstørrelse	.628	.000		
Fødselsvekt	.569	.000		
Tilvekst	.004	.107		
Moralder	.683	.000		
Kjønn	.276	.000		

Tabell 3.9.5 Effekten av ulike faktorer for tap av søyer i bjørneområdet. - "Univariate regression"= Regresjon på en variabel. "Stepwise regression"= Stegvis regresjon. Effect of different factors concerning loss of ewes in the brown bear predation area.

	Univariate regression n = 440		Stepwise regression n = 440	
	P	R	P	R
Alder	.001	.228	.002	.206
Vekt	.825	.000		
Antall lam	.325	.000		
Bjelle	.001	.205		

Morsøye og lam gikk langt, spesielt i referanseområdet, for å komme til beiteområdet. Svake lam kan bli hengende etter saueflokk og er derved mer utsatt. Under gaupejag kan også svake individer bli hengende etter og derved bytte for gaupa. Det er imidlertid vanlig at et voksent individ kommer til slutt i en flyktende flokk, og det er usikkert hvor ofte gaupe tar etterhengende lam ute i terrenget.

Vårvekt: Lammenes vårvekt var av betydning for tap både i referanseområdet og bjørneområdet. Det kan virke paradoksalt at man i bjørneområdet har økt tap av lam med lav vårvekt, da bjørn lett dreper vitale søyer (Knarrum 1996). Bjørnen ser likevel ut til å ta de minste lammene. Lav vårvekt gir økt sjanse for sykdom, sult og predasjon (Kvam et al. 1993, 1994; Warren & Mysterud 1995). Små lam kan ha vanskeligheter med å følge saueflokk og derved bli bytte for bjørn (Knarrum 1996).

Tapet av søyer er markant større i bjørneområdet enn i de to andre områdene. Det er derfor forholdsvis flere morløse lam i bjørneområdet enn i de to andre områdene. Morløse lam vil ha dårligere prognose enn lam i intakte familiegupper. Vi kan derfor ikke slutte at bjørnen prefererer små lam i større grad enn hva som følger av den økte sannsynligheten for å møte svake individer i et område med mange morløse lam.

Utgangsvektene for lam er lavere i bjørneområdet enn i de andre to områdene. Andre faktorer enn bjørnepredasjon kan derfor også ha hatt innvirkning på lammetapet. Små lam kan gå tapt på grunn av sykdom og sult (Hilde 1980; Røthe 1981; Abrahamsen 1985; Vestvik 1994). Data fra Sauekontrollen i Rogaland viser at en både Dalasau og Ryggja fikk halvparten tapet på sommerbeite når vårvekta økte fra 5-10 kg til 17-24 kg (Havrevoll 1979). I referanseområdet var det de med lavest vårvekt som gikk tapt.

Moralder: Det var bare i gaupeområdet at vi fant signifikant sammenheng mellom dødelighet og morens alder. Lam med ung mor har større sannsynlighet for å dø enn lam med eldre morsøyer, tilsvarende er også funnet for ville klovdyr (Purser & Young 1964; Hight & Jury 1970; Lutnæs 1982; Lobben 1994; Warren & Mysterud 1995). Yngre søyer kan mangle erfaring med å oppfostre avkom (Lobben 1994), og de tillater ofte lammet å gå lengre vekk fra seg enn eldre søyer (Mysterud 1974). Søya er best som mor ved 5-årsalderen (Urioste 1986, Eggen 1995).

I referanseområdet og bjørneområdet hadde moralder ingen betydning for dødelighet hos lam. I styrke og raskhet er bjørnen lammet helt overlegen, og man ikke vente å finne sammenheng mellom lammets moralder og predasjonsrisiko fra bjørn (Knarrum 1996). I referanseområdet vil faktorer knytta til vitalitet ha større betydning for tap enn morens alder.

Kjønn: Kjønn hadde bare betydning for tap i gaupeområdet, der værlam hadde større tapsrisiko enn søyelam. I mange andre undersøkelser av klovdyr er det vist høyere dødelighet hos hanner enn hunner (Hight & Jury 1970; Henne 1975; Dalton et al. 1980; Urioste 1986; Kvam et al. 1994; Warren & Mysterud 1995). Hanndyr kan være mindre oppmerksomme, opptre oftere alene, mer aggressive og uvørne (Schaller 1972; Bjärvall et al. 1990), hvilket kan øke predasjonsrisikoen fra gaupe. Værlam går lengre vekk fra mora enn søyelam, og kan på den måten være mer eksponert og lettere å få tak i for gaupa. Værlam reagerer også raskere på begrenset energitilgang enn søyelam (Robertson et al. 1992; Peterson & Danell 1985; Pålson & Verges 1952). Hos fjellgeit utsatt for predasjon fra bjørn, ulv og puma fant Festa-Bianchet et al. (1994) høyere overlevelse hos hunner enn hanner. Tilsvarende hos rein har oksekalver større dødelighet enn simlekalver. Dette settes i sammenheng med høyere aktivitetsnivå og stoffskifte, større nysgjerrighet og tidligere uavhengighet av mora (Bjärvall et al. 1990). Vi fant ingen økt dødelighet hos værlam i bjørneområdet, tilsvarende hva Knarrum (1996) fant i Lierne. Lobben (1994) fant heller ikke utslag for kjønn i sine undersøkelser over lammetap i utmark.

Kullstørrelse: I referanseområdet avtok tapet med økende kullstørrelse. Det er oftest de yngste mødrene som har de min-

ste kullene. Når eldre søyer har små kull, kan søya være mindre vital, og kan på grunn av svekket vitalitet ha økt sannsynligheten for å miste lam.

Tvillinger kan ha stor overlevelse fra fødsel til samlingsdato om høsten. Lutnæs (1982) fant at trillinglam hadde større dødelighet enn enkelt- og tvillinglam. Dersom en korrigerer for fødselsvekt, forsvinner mye av sammenhengen mellom kullstørrelse og tap (Dalton et al. 1980). Purser & Young (1964) hevdet at fødselsvekt, ikke kullstørrelse var avgjørende for overlevelse, mens Vestvik (1994) fant at dødeligheten økte med kullstørrelsen ved fødsel. I dette tilfellet hadde kullstørrelsen størst innvirkning i fjøset før beiteslipp. Den relative svekkelsen i vitalitet med økende kullstørrelse avtar med tida etter fødsel (Eggen 1995).

3.9.4.2 Forhold som påvirker tap av søyer i bjørneområdet

Bare alder virket inn på tap av søyer i bjørneområdet, idet gamle søyer har størst sannsynlighet for å gå tapt. Det er naturlig å vurdere tapsmønstre hos søyer i lys av foreldreinvesteringsteorier og generell antipredatoratferd, sett ut fra at bjørnen står for størstedelen av predasjonen i dette området. Andre undersøkelser i dette området viser at bjørn står for over 95% av alt søyetapet (Kvam et al. 1993, Knarrum 1996).

Eldre søyer har større forsvarsvilje overfor egne lam, og har høyere beredskap enn yngre (Mortensen 1990). Mødre hos mange ville klauvdyr forsvare avkommet ved å stille seg mellom avkom og angriper (Kruuk 1972). Eldre søyer holder seg nærmere lammene sine enn yngre søyer, og de kan muligens i større grad forsvare lammene ved å stå imot en angriper (Mysterud 1974).

På den annen side fant Mortensen (1990) at eldre søyer reagerte raskere og flyktet lengre enn yngre søyer. Flukt har vist seg å kunne stimulere angrep fra rovdyr i forhold til å bli stående. Conolly et al. (1976) fant at sauer som flyktet under angrep fra coyoter lettere ble angrepet enn de som sto i ro. Flyktende sau blir lett innhentet av bjørn. Fluktstrategien kan muligens stimulere bjørnens angrepslyst. Med tidlig flukt skiller søya seg ut fra resten av flokken og unndrar seg eventuelt flokkforvar. Søyer med lam er mer årvåkne enn søyer uten lam. Kruuk (1972) fant at fluktrespons hos gnu er raskere og flukten lenger, når gnuen har omsorg for kalv enn når den er alene. Dette er trolig et vanlig atferdstrekk hos mordyr.

Bjørnen vil antakelig forsøke å få størst mulig energiutbytte av sin jakt. Dette betyr at den helst tar store dyr hvis energiinnsatsen for fangst er omtrent lik. Når gamle søyer blir tatt, kan det skyldes at disse har større fettdepoter enn yngre. En erfaren bjørn vil trolig kunne vite dette. At eldre søyer blir selektert kan også ha med alderssvekkelse å gjøre. Ei søye som er 7-8 år er tregere og slipper vanskeligere unna enn like tunge søyer på 3-4 år.

Bjelle hadde ingen betydning for tapet. Man kan ikke se helt bort fra at søyetap i et bjørneområde påvirkes av bjellebruk selv om vi ikke hadde materiale til å vise dette. Søya vil være lett å lokalisere når den har bjelle. Motsatt kan det imidlertid hevdes

at sau uansett er lett å lokalisere for rovdyr på grunn av høy tetthet, fremtredende lukt, iøynefallende farge og fordi den bruker terrenget på en forutsigbar måte.

Vitalitetsvekkelse er ikke alminnelig hos rovdyrdrept sau. Søylene som gikk tapt i bjørneområdet, hadde ikke lavere vårvekter enn de som overlevde. Søyer uten lam hadde ikke lavere predasjonsrisiko enn søyer med lam. Søyenes kullstørrelse hadde ingen betydning for tap i bjørneområdet, i samsvar med Knarrums (1996) resultater. Søyas fluktrespons og investeringsgrad blir ikke endret med kullstørrelsen når søyer ble konfrontert med en utstoppet jerv (Mortensen 1990).

Avl har redusert effektiviteten i sauens naturlige atferd i forhold til predatorer, og med fortsatt bjørn i et område må man vente at tapene vil holde seg store. Det synes å være lite av generelle miljøtiltak saueiere kan gjøre med sin besetning for å unngå tap. Tilsyn av sau og felling av skadebjørn er i hovedsak de tapsreducerende forvaltningstiltak som er satt inn (Sagør 1995). Men det kan ikke påvises at felling av skadebjørnene har hatt effekt på tapet av søyer året etter fellingene (Sagør 1995).

3.9.5 Konklusjon

I bjørneområdet var det overvekt av tap av eldre søyer, men vitalitetsvekkelse hos rovdyrdrept sau er ikke påvist. Vårvekt hos lam kunne forklare 1 % av variansen hos tapene i bjørneområdet. I gaupeområdet var det lite tap av søyer. Besetningsdata for lam forklarte 6% av tapet, og de viktigste forklaringsfaktorene har med erfaring, atferd og forsvarsstrategier å gjøre: mors alder og lammenes kjønn. Når tilvekst mellom fødsel og vårveiling også virker inn, kan det bety at tapet er påført under jag. I referanseområdet kunne 13% av lammetapet forklares ut fra analyse av besetningsdata relatert til dyrens kondisjon og oppvekstforhold. De minst vitale lammene og lam fra små kull har større sannsynlighet for å gå tapt.

Ut fra besetningsdata kan man gjøre antakelser om hva som er hovedårsaker når høye tap av sau eller lam registreres i beiteområdene. Vitalitet hos lam er generelt viktig. Godt avlsarbeid og gode vinterforhold er derfor normalt vesentlig. Når rovdyr blir hovedårsak til tap av sau, blir imidlertid andre tapsforebyggende tiltak enn miljøforbedringer i inneforingsseasonen mest vesentlige.

3.10

Gaupas habitatbruk i forhold til potensielle byttedyr

J.P. Bolstad, S.Ø. Stener, T. Kvam og K. Overskaug

Gaupa foretrakk habitater med høy vertikal dekningsgrad og lav horisontal sikt (bar- og blandingsskog). Fordelingen av hare og skogshøns synes også å påvirke gaupas bruk av terrenget. Det var overlapp i habitatpreferanse mellom hare og gaupe.

3.10.1 Innledning

Det er lite kunnskap omkring gaupas habitatbruk i forhold til potensielle byttedyr. Kjørstad & Nybakk (1995) fant ingen sammenheng mellom forekomst av byttedyr og habitatvalg. Canadagaupe og bobcat velger imidlertid habitat etter fordelingen av snøskohare (Koehler et al. 1979; Parker et al. 1983; Bailey et al. 1986; Koehler 1990). Vi undersøkte derfor om gaupas habitatbruk kunne forklares ut fra fordelingen til byttedyra, og om eventuelt andre faktorer påvirket habitatvalget. Vi undersøkte også om metoden Kjørstad & Nybakk (1995) benyttet for registrering av habitattilbud og forekomst av byttedyr påvirket resultatet ved deres undersøkelse.

Valg av habitat avspeiler en arts krav til livsmiljøet. Habitatets ressurser skal tilfredsstillende krav til overlevelse og reproduksjon bestemt av klima, tilgangen på næring og skjul, samt nærvær av predatorer og konkurrenter (Morrison et al. 1992). Habitatseleksjon er definert som forskjellen mellom bruk og tilgjengelighet av et habitat (Johnson 1980).

Gaupa har i dag ingen naturlige fiender utenom mennesket og tilgangen på byttedyr og maker er begrensede. Flere gaupeundersøkelser har vist at byttedyrtilgangen er avgjørende for kondisjon, overlevelse og reprodutiv suksess (Brand & Keith 1979; Parker et al. 1983; Kvam 1990; Pulliainen et al. 1995). Tilgang på byttedyr beskrives enten ved den totale tilgangen på byttedyr eller tilgjengeligheten av byttedyr (hvor lett de er å fange) (Bertram 1973). Byttedyrtettheten trenger ikke å representere det reelle næringstilbudet hvis de er vanskelige å fange. For gaupe gjelder dette f.eks. elg.

Rådyr, rein, hare og skogshøns er gaupas viktigste næringsdyr, mens smågangere og mindre rovdyr som mår og rev utgjør en liten del (Haglund 1966; Birkeland & Myrberget 1980; Bjärvall &



Foto: Ola Kjelvik

Lindström 1984; Dunker 1988; Sunde 1996). I Polen, Sveits og Frankrike er rådyr vanligst i dietten, mens hare og smågnagere utgjør en liten del (Herrenschmidt & Leger 1987; Breitenmoser & Haller 1993; Jedrzejewski et al. 1993), i Finland dominerer hvithalehjort og hare (Pulliainen 1981; Pulliainen et al. 1995). For canadagaupe er snøskohare det viktigste byttedyret (Parker 1981; Parker et al. 1983, Koehler 1990; Murray & Boutin 1991; Murray et al. 1994).

Gaupa et skogsdyr med atferdsmessige tilpasninger til jakt i tett vegetasjon der den smyger seg inn på byttet. Den er godt tilpasset norske klimaforhold med tykk pels, korte ører og en kort hale (Guggisberg 1975). Snøforholdene virker inn på energiforbruket, og kan være en begrensning for tilgangen på næring (Telfer & Kelsall 1984), og gaupa benytter gjerne habitater som veier med lite snø under forflytning.

Fordelingen av hannene i parringstida er i stor grad bestemt av fordelingen av hunnene (Sandell 1989), hvilket påvirker den observerte habitatpreferansen (van Horne 1983). Fordelingen av hunner og størrelse på hunnenes leveområder påvirkes av tilgangen på næring (Parker et al. 1983; Ward & Krebs 1985; Litvaitis et al. 1986; Sandell 1989). Tidligere konkurranse med bjørn og ulv, og hardt jaktpress gjennom lang tid kan ha virket inn på gaupas habitatpreferanse i dag (Connell 1980). En undersøkelse av gaupas dagleier i Nord-Trøndelag viste at den valgte bratte og tette habitat (Grongstad & Meosli 1995). Dette kan skyldes gaupas nedarvede antipredatoratferd.

3.10.2 Materiale og metoder

3.10.2.1 Området

Undersøkelsen ble gjennomført i 1994/95 i et område på 321 km² i Nord-Trøndelag som strekker seg fra Gartland i Grong kommune i sør (64° 30' N, 12° 10' Ø) til Kongsmoen i Høylandet kommune i nord (64° 55' N, 12° 30' Ø) (**figur 3.10.1**), der tettheten av gaupe er høy (5,6 ind /1000km²) (Knutsen & Kjørstad 1996). Dalbunnen består av kulturmark mens dalsidene er bevokst med bar- og løvskog. Området strekker seg fra kysten til 750 m over havet. Vintrene er kalde og snørike, somrene er var-

me. Nedbørsmengde er 800-1200 mm pr. år, og vegetasjonen har svakt oseanisk preg (Moen & Odland 1993) (**tabell 3.10.1**).

Området er delt i mellomboreale (100-300 m o.h.), nordboreale (300-500 m o.h.) og sørboreale (0-100 m o.h.) vegetasjonsregioner (Dahl et al. 1986) (**figur 3.10.2**). Klimatisk skoggrense er på 400-500 m o.h. Høyere opp overtar lavalpin region (Moen 1987). I sør- og mellomboreal sone dominerer barskog (gran, furu) og gråorskog. Nordboreal vegetasjonsregion domineres av bjørkeskog og glissen barskog. Lavalpin sone domineres av blåbærhei og viersamfunn.

Område har faste bestander av rådyr, rein, rådyr, hare og skogshøns. Andre hjortedyr er elg, og i den sørvestre delen finnes hjort. Jerv registreres regelmessig, mens bjørn forekommer sporadisk og ulv er sjelden. Det er gode bestander av rev, mår og røyskatt. Grevling og smågnagere er også representert.

3.10.2.2 Metoder

Samme metode som Kjørstad og Nybakk (1995) ble benyttet for å kvantifisere gaupas habitatbruk. I tillegg ble det også foretatt sporregistreringer av potensielle byttedyr i utlagte transekter innenfor studieområdet. Alle registreringer ble gjort vinteren 95/96 ved hjelp av ski eller truger.

Vi registrerte markslag, sikt i horisontalretningen, vertikal dekning, helningsgrad og helningsretning, snøkonsistens og snødybde. Habitatet ble klassifisert etter 13 forskjellige markslag (**tabell 3.10.2**). Vi registrerte i sporløyper i hele området for å unngå at enkelte deler ble utelatt. Gaupespor i området som var taksert vinteren 1993/94 og som lå innenfor studieområdet, ble supplert til materialet (Kjørstad & Nybakk 1995).

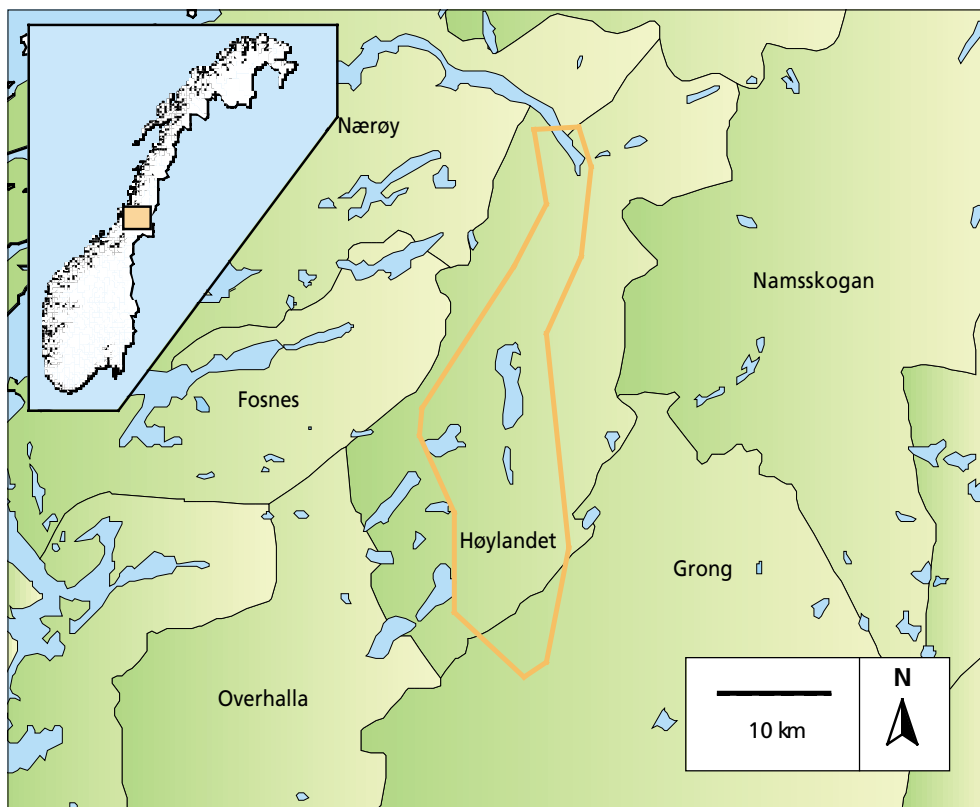
Habitattilbudet ble registrert ved å legge ut 20 tilbudstransekter á 2 km regelmessig innenfor studieområdet (**figur 3.10.3**) vinteren 1994/95. Fordelingen av tilbudstransektene ble bestemt ut fra den totale lengden av horisontale rutelinjer. Tilbudstransektene ble lagt i øst-vest-retning for å utnytte høydegradienten og for å registrere flest mulige markslag pr. tilbudstransekt. Registreringsmetoden for tilbudstransektene var den samme som for sporløyperne.

Tabell 3.10.1 Oversikt over snødybde og temperatur ved værstasjoner i Overhalla kommune (26 m.o.h) og Harran i Grong kommune (118 m.o.h) i studieperioden. (Det norske meteorologiske institutt (DNMI)). - Snow depth and temperature at meteorological stations in Overhalla (Altitude:26 m) and Harran (Altitude 118 m). (The Norwegian meteorological Institute DNMI).

År	Snødybde (cm)			Temperatur (°C)					
	Overhalla		Mars	Harran		Mars			
Jan.	Feb.	Jan.		Feb.	Jan.		Feb.	Mars	
1994	75	75	70	90	90	73	-8.6	-11.3	-1.9
1995	37	61	57	65	135	125	-5.2	-1.5	-0.8
1996	90	78	75	*	*	*	*	*	*
Snitt**	67	71	67	77	112	99	-6.9	-6.4	-1.4

* Manglende verdier i datagrunnlaget (DNMI).

** Gjennomsnittet fra 1994-1996.



Figur 3.10.1
Kart med studieområdet (markert felt). - Map of the study area.

Kryssende byttedyrspor ble registrert både for sporløypene og tilbudstransectene for å undersøke om sporfrekvensen av byttedyr var høyere i sporløypene enn i tilbudstransectene, og om det var overlapp i habitat mellom gaupe og byttedyr. Alle spor ble standardisert til $\text{spor}/\text{km}^{-1}/\text{døgn}^{-1}$ (Thompson et al. 1989).

Vi valgte sju områder der vi undersøkte om sporfrekvens er et godt mål på byttedyrs habitatpreferanse (**figur 3.10.3**). Fem områder ble lagt til dalføret og to til åpne fjellpartier. I hvert område i dalføret la vi to takseringslinjer på 80 meter i de åtte forskjellige markslagene, og i hvert område på fjellet la vi fire takseringslinjer á 200 meter. Alle takseringslinjene ble registrert fem ganger vinteren 1994/95. Våren 1995 registrerte vi vinter ekskrementer etter hare, rådyr, rein og skogshøns på 30m^2 i hver takseringslinje.

Studieområdet til Kjørstad & Nybakk (1995) var ikke definert ut fra en gaupes leveområde. De måtte derfor legge tilbudstransectene 90° på sporløypene for hver 500 meter, og tilbudstransectene ble registrert avhengig av sporløypene. Registrering av habitattilbud og sporfrekvens av byttedyr ble derfor undersøkt på en mindre romlig skala enn vi gjorde fordi vi registrerte tilbudstransecter uavhengig av sporløypene. Vi undersøkte om registrering av habitattilbud på forskjellig skala ga det samme habitattilbudet for gaupa.

Avgrænsningen av studieområdet ble gjort på grunnlag av leveområdet til ei 2 år gammel hunngaue som hadde gått med radiosender i ca åtte måneder (april-desember 1994). Leveområdet ble beregnet ut fra 95% convex polygon (Breitenmoser & Haller 1993).

Aebischer m.fl. (1993) påpeker at habitatpreferanser bør brukes på en relativ skala, dvs. fra minst til mest preferert. Vi beregnet derfor preferanse for et habitat i forhold til de resterende habitatene. Vi registrerte habitatparametre fra tre forskjellige gauper, samt to grupper med ukjente individer. Fordi materialet utviser stor variasjon (**tabell 3.10.3**) og at registreringene er tatt fra forskjellige år, brukte vi hver enkelt sporløype som en uavhengig observasjon.

Siden vi valgte å undersøke gaupas relative habitatpreferanser ble det satt opp en formel etter Aebischer et al. (1993):

$$\text{Relativ preferanseverdi} = \log(\text{bruk}_i / \text{tilbud}_i) - \log(\text{bruk}_j / \text{tilbud}_j)$$

$i = \text{makslag } i, j = \text{markslag } j.$

For å beregne relative preferanseverdier mellom to og to markslag måtte alle markslag i hver sporløype være registrert. På grunn av ulike lengder på sporløypene vektet vi hver sporløype med kvadratroten av lengden. Dette ble gjort for at lange sporløyper skulle telle mer i testene.

3.10.2.3 Materiale

Vi takserte 50 716 m gaupespor (fordelt på 25 sporløyper) og 40 002 meter tilbudstransecter (fordelt på 20 tilbudstransecter). Tre gauper var merket med radiosendere, i tillegg til disse sporet vi ukjente gauper (**tabell 3.10.3**). For å undersøke sammenhengen mellom antall vinter ekskrementer og sporfrekvens i ulike habitater registrerte vi 34 264 m, fordelt på sju områder og 88 takseringslinjer. Registreringer av kryssende byttedyrspor ble foretatt vinteren 1994/95 mens ekskrementtellingene ble foretatt 1.-7. juni 1995. Ved sammenligning av habitattilbudet til Kjørstad & Nybakk (1995) rekalkulerte vi totalt 48 250 m tilbudstransecter registrert vinteren 1993/94.

Tabell 3.10.2 Kriterier for inndeling av markslag. - Habitat type description.

Markslag	Beskrivelse
Skog 1	Hogstflate/plantefelt hvor bartrærne stikker opptil 1/2 meter over snøen.
Skog 2	Barskog mellom 1/2-5 meter.
Skog 3	Barskog mellom 5-10 meter.
Skog 4	Barskog over 10 meter.
Fjell	Områder over den klimatiske skoggrensa.
Løvsog	Rene bestander av løvtrær.
Blandingsskog	Blanding mellom bar- og løvsog, hvor ingen av skogtypene dominerte.
Innmark	Dyrket mark.
Kant	Markert overgang mellom to markslag. Fra 20 m i tett markslag til 5 m i åpent markslag.
Myr	Åpne områder med myrvegetasjon.
Vei	Bilveier, skogsbilveier og kjerreveier.
Vann	Islagte vann og elver.
Annet	Områder hvor en ikke kunne bestemme habitatet til noen markslag. Bebyggelse, industriområder, etc.

3.10.3 Resultater

3.10.3.1 Gaupas habitatpreferanse

Skog 1-4 og blandingsskog var mest representert i sporløypene, mens islagte vann og annet var minst representert. I studieområdet var blandingsskog, skog 4 og islagte vann mest representert, mens annet, vei og kant var minst representert (**figur 3.10.4**). For å undersøke om markslagene innenfor studieområdet var likt fordelt, ble tilbudstransektene delt inn i tre grupper, henholdsvis sør, nord og midt i studieområdet. Resultatet viser ingen signifikant forskjell mellom gruppene.

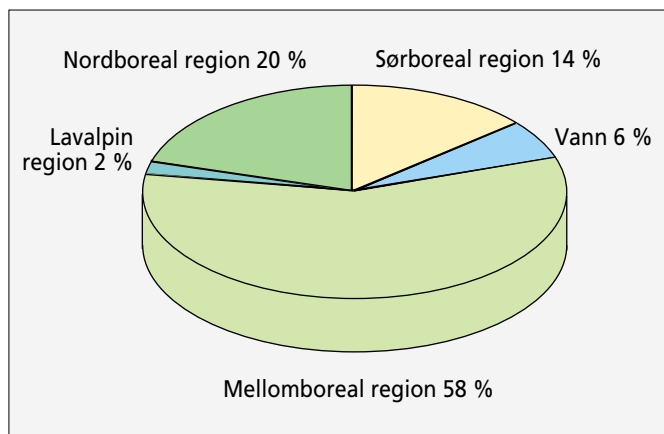
Gaupa er selektiv i sitt valg av markslag, skog 2, 3 og 4 ble mest preferert, mens fjell, vann og myr ble minst preferert (**figur 3.10.5, tabell 3.10.4**).

I sporløypene var det flest rådyrspor på innmark, mens hare var registrert mest i løvsog og blandingsskog (**tabell 3.10.5**). I løvsog i tilbudstransektene var det flest rådyrspor, mens hare ble registrert mest i skog 2. Skogshøns ble kun registrert i skog 4.

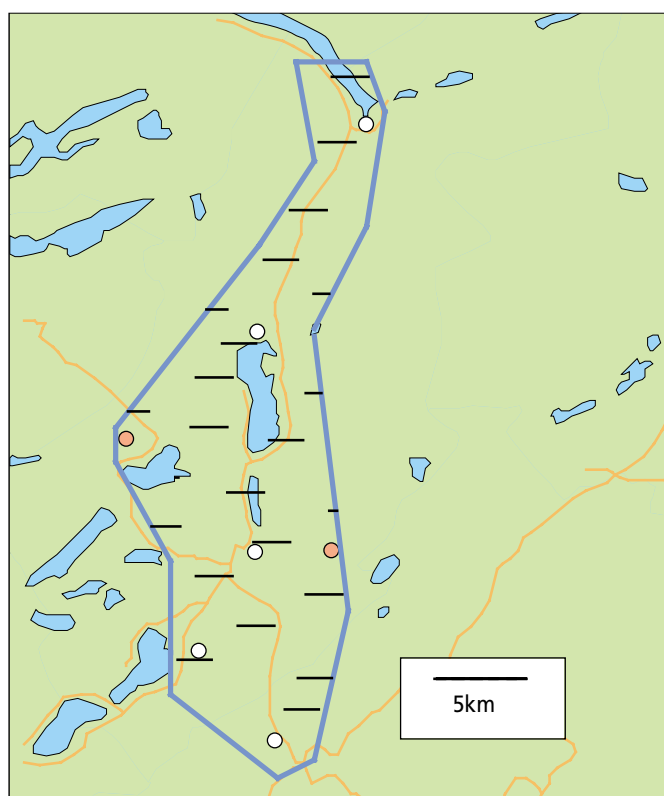
3.10.3.2 Gaupa og byttedyras habitatpreferanser

Det var positiv sammenheng mellom gaupas relative preferanseverdi for markslag og antall harespor i tilbudstransektene (**Figur 3.10.6**). For de resterende byttedyra ble det ikke funnet noen signifikante sammenhenger mellom gaupas relative preferanseverdier og sporfrekvens i tilbudstransektene (**tabell 3.10.6**).

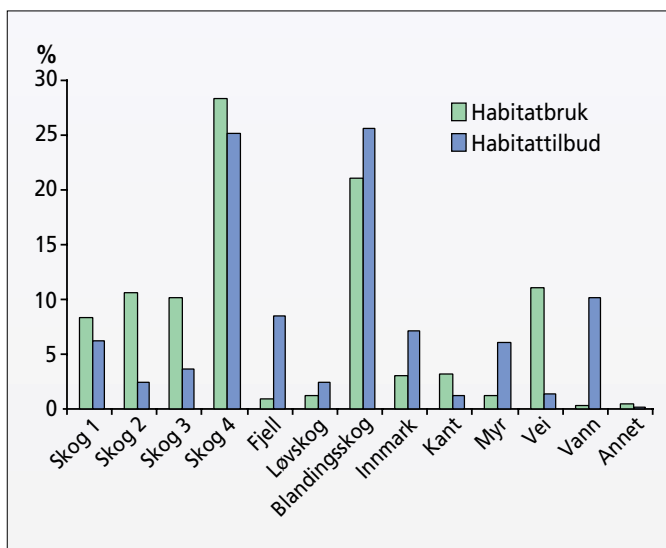
Det var høyere sporfrekvens av hare, skogshøns og smådyr i sporløypene enn i tilbudstransektene (**tabell 3.10.7**). For de resterende byttedyra fant vi ingen forskjeller. Sporfrekvensene er skjevfordelt, både i sporløypene og i tilbudstransektene. Skjevfordelingen var sterkest for rådyr og rein.

**Figur 3.10.2**

Arealfordelingen av de boreale regionene innenfor studieområdet i prosent av studieområdets totale areal. - Distribution of area in the boreal regions in per cent of total area.

**Figur 3.10.3**

Oversikt over fordeling av tilbudstransekter (rette streker, $n=20$). Der hvor tilbudstransektene nådde grensen for studieområdet ble den resterende lengden taksert utfra den andre siden og 10 km lenger nord. Sirklene viser områdene hvor sammenhengen mellom sporfrekvens og ekskrementer ble undersøkt. Hvite sirkler viser områder i dalen ($n=5$), mens røde sirkler angir områder på fjellet, ($n=2$). - Map of the study area with transect lines plotted (horizontal lines $n = 20$). Where the transect lines reached the border of the defined study area, the remaining distance was moved 10 kms north, and to the opposite side of the study area (west or east). Circles indicate sites where density of animal tracks were compared with density of excrement pellets. White circles: Sites in lowland areas ($n = 5$). Red circles: Sites above tree line ($n = 2$).



Figur 3.10.4

Prosentvis fordeling av markslagene langs sporløypene (habitatbruk) og tilbudstransectene (habitattilbud) innenfor studieområdet. - Per cent distribution of habitat types along lynx tracks (habitat use) and along transect lines (Accessible habitat).

3.10.3.3 Horisontalsikt og vertikal dekningsgrad

Det var økende preferanse for markslag med lavere horisontalsikt (**figur 3.10.7**). Det ble ikke funnet forskjell i horisontalsikten innen markslagene mellom sporløypene og tilbudstransectene.

Det var økende preferanse for markslag med økende vertikal dekningsgrad (**figur 3.10.8**). Markslagene i sporløypene var signifikant tettere enn i tilbudstransectene. Det var signifikant negativ sammenheng mellom vertikal dekningsgrad og horisontalsikt.

3.10.3.4 Snøkonsistens, snødybde, hellingsgrad og -retning

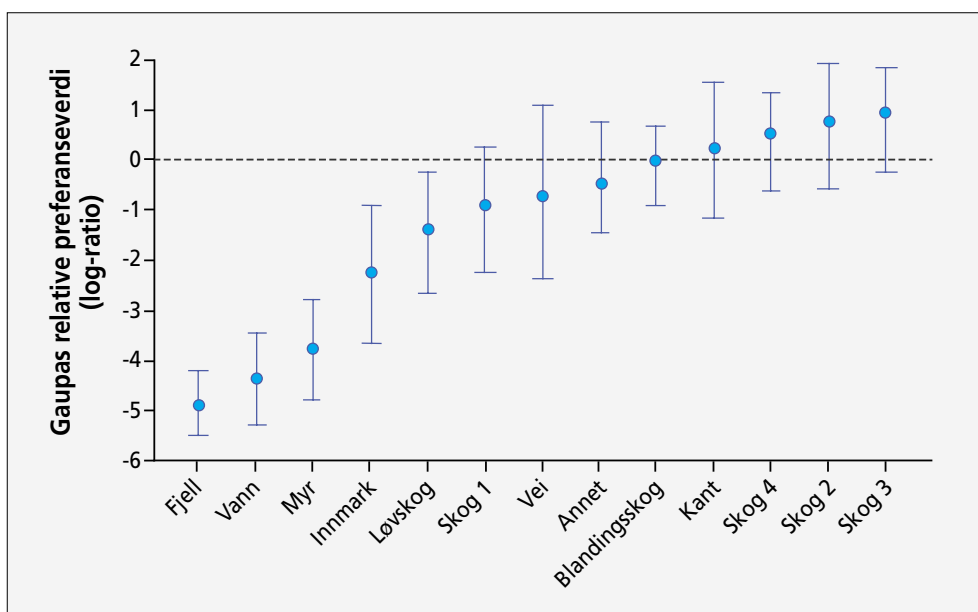
Det ble ikke funnet noen sammenheng mellom gaupas preferanseverdier og snøkonsistensen eller snødybde i sporløypene.

Det var ingen forskjell i hellingsgrad mellom sporløypene og tilbudstransectene. Det var heller ikke signifikant sammenheng mellom gaupas preferanseverdier og hellingsgrad. 21% av hellingsretningene i sporløypene lå i vestlig retning, mens i tilbudstransectene lå 37% i østlig retning. I sporløypene var 5,5% registrert som flatmark, mens i tilbudstransectene var det registrert 2,5% flatmark. Det var ingen preferanse eller unnvikelse for noen av de undersøkte hellingsretningene.

Tabell 3.10.3 Oversikt over gauper som ble sporet i perioden januar–april 1995. - Lynx tracked during January - April 1995.

Gaupe nr	Status	Alder	Ant. sporløyper	Totalt ant. meter
08	Juvenil hunn	ca 1 år	6	8 831
06	Subadult hunn	ca 2 år	6	7 278
05	Adult hunn m/unger	ca 4 år	2	940
Ukjent 95	-	-	6	6 613
Ukjent 94*	-	-	5	27 054

Juvenil; <1 år, Subadult; 1-2 år, Adult; >2 år *supplert til materialet (Kjørstad & Nybakk 1995).



Figur 3.10.5

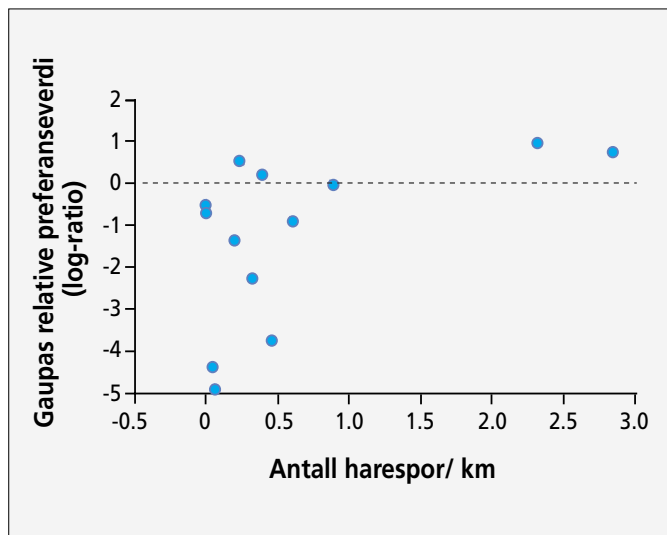
Markslag rangert ut fra gaupas relative preferanseverdier (log-ratio) med 95% konfidensintervall. Blandingskog ble satt som nullpreferanse for å illustrere markslagenes fordeling i forhold til dette. - Habitat types ranged according to obtained preference values (log-ratio) with 95% conf. Int.

3.10.3.5 Kryssende byttedyrspor versus ekskrement tellinger

Tabell 3.10.8 viser registreringer av spor og ekskrementer i ni forskjellige markslag fordelt på syv ulike områder innenfor studieområdet. Det ble ikke funnet ekskrementer av rev, mår og smådyr. Det var signifikant sammenheng mellom vinterekskrementer og sporfrekvens etter rådyr (**figur 3.10.9**), for hare var sammenhengen ikke signifikant (**figur 3.10.10**).

3.10.3.6 Habitattilbud

Det ble ikke funnet noen overordnet forskjell ved sammenligning av habitattilbudet til Kjørstad & Nybakk (1995) og vårt habitattilbud. Imidlertid var skog 3 mer representert i habitattilbudet til Kjørstad & Nybakk (1995), mens fjell og kant var mer representert i vårt habitattilbud (**figur 3.10.11**).



Figur 3.10.6

Sammenhengen mellom gaupas relative preferanseverdi (log-ratio) og antall harespor/km i 13 forskjellige markslag. - Lynx relative preference value (log-ratio) (x-axis) and density of hare tracks per km in 13 habitat types.

Tabell 3.10.4 Matrise for gaupas relative preferanseverdier. Hvert markslag er angitt med en preferanseverdi som angir hvor ofte et markslag blir brukt i forhold til et annet. Matrisen leses fra venstre mot høyre. *): markslag som er signifikant mer preferert, ÷): markslag som er signifikant mindre preferert. NS= $p>0.05$, *= $p\leq 0.05$, **= $p<0.01$, ***= $p<0.001$, ÷÷= $p<0.05$, ÷÷÷= $p<0.01$, ÷÷÷÷= $p<0.001$. - Matrix of relative habitat preferences. Each habitat type is given a preference value, indicating use of that particular habitat type compared to another habitat type. The matrix should be read from the left to the right. *): Habitats which are significantly preferred. ÷): Habitats which are significantly less preferred. NS= $p>0.05$, *= $p\leq 0.05$, **= $p<0.01$, ***= $p<0.001$, ÷÷= $p\leq 0.05$, ÷÷÷= $p<0.01$, ÷÷÷÷= $p<0.001$.

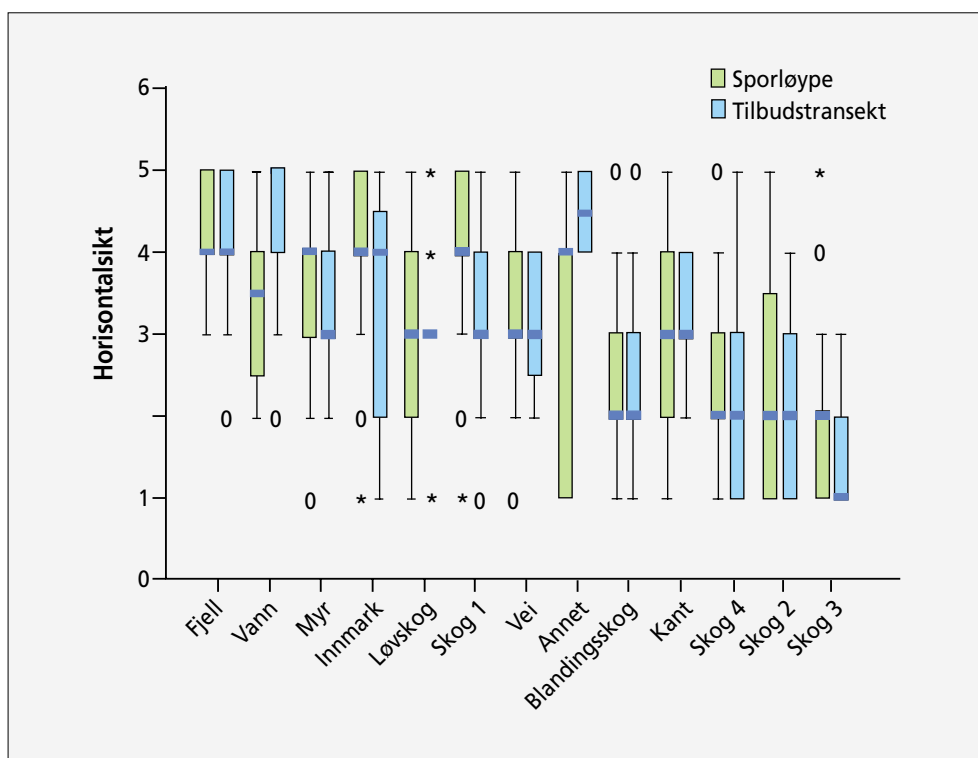
	Skog 1	Skog 2	Skog 3	Skog 4	Fjell	Løvskog	Bland.skog	Innmark	Kant	Myr	Vei	Vann	Annet
Skog 1		0,23	0,25	0,39	82,35	3,02	0,67	7,97	0,53	26,35	0,79	62,54	1,19
Skog 2	4,38 **		1,1	1,69	360,53	13,22	2,94	34,91	2,31	115,35	3,49	273,8	5,21
Skog 3	3,99 *	0,91		1,54	328,64	12,05	2,68	31,82	2,11	105,15	3,18	249,58	4,75
Skog 4	2,59 *	0,59	0,65		213,51	7,83	1,74	20,67	1,37	68,31	2,06	162,15	3,09
Fjell	0,01	0,003	0,003	0,004		0,04	0,01	0,1	0,01	0,32	0,01	0,76	0,01
Løvskog	0,33	0,08	0,08	0,13	27,27		0,22	2,64	0,17	8,72	0,26	20,71	0,39
Bland.skog	1,49	0,34	0,37	0,57	122,64	4,5		11,87	0,79	39,24	1,19	93,14	1,77
Innmark	0,13	0,03	0,03	0,05	10,33	0,38	0,08		0,07	3,3	0,1	7,84	0,15
Kant	1,89	0,43	0,47	0,73	155,85	5,72	1,27	15,09		49,86	1,51	118,36	2,25
Myr	0,04	0,01	0,01	0,01	3,13	0,11	0,03	0,3	0,02		0,03	2,37	0,05
Vei	1,26	0,29	0,31	0,48	103,41	3,79	0,84	10,01	0,66	33,08		78,53	1,5
Vann	0,02	0,004	0,004	0,01	1,32	0,05	0,01	0,13	0,01	0,42	0,01		0,02
Annet	0,84	0,19	0,21	0,32	69,15	2,54	0,56	6,7	0,44	22,13	0,67	52,52	
	NS	÷	÷	NS	***	NS	NS	*	NS	***	NS	***	

3.10.4 Diskusjon

3.10.4.1 Metode

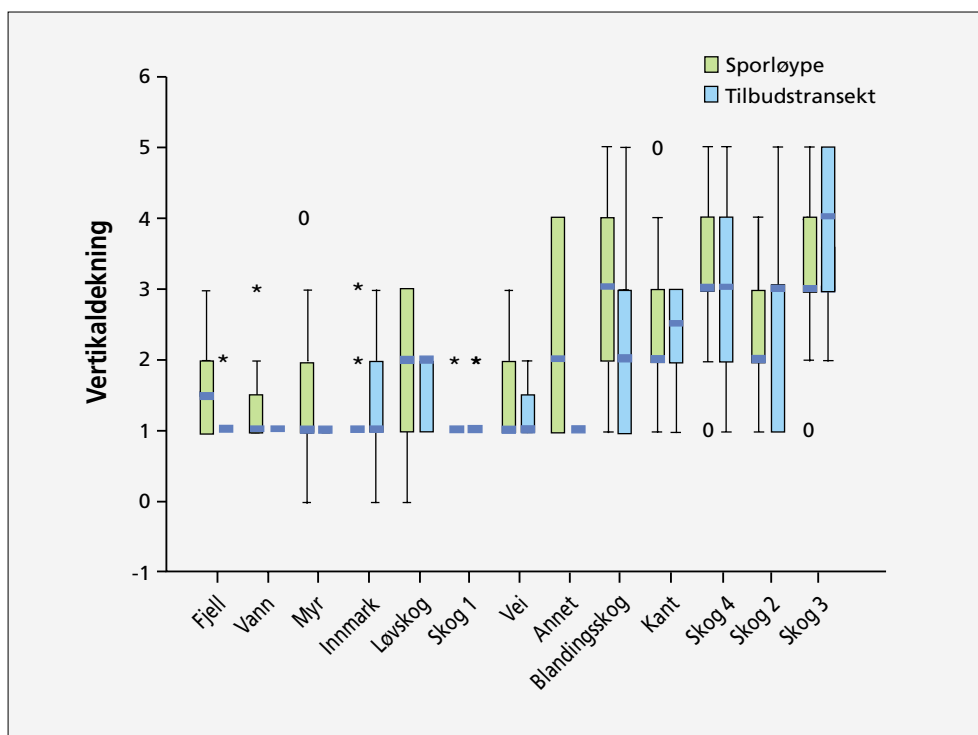
Vi la transektene for bestemmelse av habitattilbudet og byttedyrs habitatbruk uavhengig av sporløypene. Tilfeldige linjer for registrering av byttedyrs habitatbruk er også brukt av Keith & Windberg (1978), Soutiere (1979), Pulliainen (1981), Raine (1981), Thompson et al. 1989 og Murray et al. 1994. For å kontrollere om det registrerte habitattilbudet representerte den reelle habitatsammensettingen i studieområdet, ble den prosentvise fordelingen fra det innsamlede materialet (figur

3.10.4) sammenlignet med den prosentvise fordelingen beregnet ved hjelp av Arc View (figur 3.10.2). Vann ble brukt som sammenligningsgrunnlag pga. veldefinerte grenser. Det viste seg at vann var 4 % mer registrert i tilbudstransektene enn i det beregnede materialet. Forskjellen skyldes mest sannsynlig at vi også registrerte islagte elver og bekker, noe som ikke var mulig å beregne i Arc View, og vi mener at de 20 tilbudstransekter gir et bra bilde av habitattilbudet i området. En randomiseringstest viste at det var lik habitatsammensetting i studieområdet, og de gaupene som ble sporet hadde derfor det samme habitattilbudet. Fordi det ikke var noen forskjell i habitatsam-



Figur 3.10.7

Boxplott for horisontalsikt i hvert markslag langs sporløypene ($n=25$) og tilbudstransektene ($n=20$). Horisontalsikten er rangert i forhold til gaupas relative preferanse for markslag. Tallkodene på y-aksen angir horisontalsikten i meter etter følgende inndeling: 1: 0-10m, 2: 10-20m, 3: 20-50m, 4: 50-100m og 5: >100m. 0=outliers, *=ekstremverdier. - Box plots of horizontal sight in habitat types along lynx tracks ("sporløype") ($n = 25$) and along transect lines ("Tilbudstransekt") ($n = 20$). Horizontal sight is ranged in accordance with lynx relative habitat preference. The values on the y-axis indicate horizontal sight (in meters) 1: 0 - 10m, 2: 10 - 20m, 3: 20 - 50m, 4: 50 - 100m and 5: >100m. 0=outliers, *=ekstreme value



Figur 3.10.8

Boxplott for vertikal dekningsgrad i alle markslag langs sporløypene ($n=25$) og tilbudstransektene ($n=20$). Vertikal dekningsgrad er rangert i forhold til gaupas relative preferanse for markslag. Tallkodene på y-aksen angir den vertikale dekningsgraden i prosent etter følgende inndeling: 1: 0%, 2: 25%, 3: 50%, 4: 75% og 5: 100%. 0=outliers, *=ekstremverdier. - Box plots of vertical cover in habitat types along lynx tracks ("sporløype") ($n = 25$) and along transect lines ("Tilbudstransekt") ($n = 20$). Vertical cover sight is ranged in accordance with lynx relative habitat preference. The values on the y-axis indicate percent vertical cover: 1: 0%, 2: 25%, 3: 50%, 4: 75% og 5: 100%. 0=outliers, *=ekstreme values.

mensettingen, slo vi slå sammen tilbudstransectene i de statistiske beregningene.

De registrerte markslagene i sporløypene ble brukt som kvantitative mål på gaupas bruk av markslagene. Beyer & Haufler (1994) diskuterer hvordan en arts habitatbruk kan bli misvisende dersom metoden ikke tar i betraktning artens ulike habitatpreferanser gjennom døgnet. Det er rimelig å anta at gaupa bruker lengre tid i de forskjellige markslagene når den er på jakt enn under vandring. Imidlertid kunne vi ikke finne at gaupa bevegde seg fortere i enkelte markslag. Tidsbruken i de for-

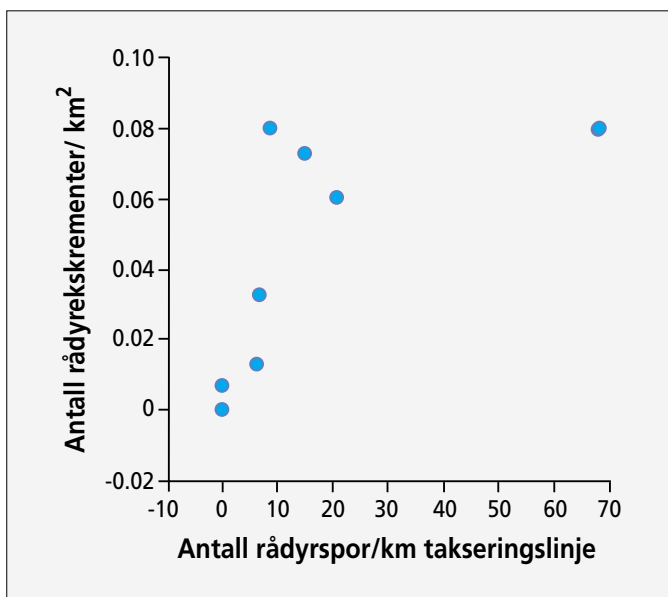
skjellige markslagene er vanskelig å registrere ved sporing. Radiotelemetri er et velegnet redskap til å studere dette, og bør benyttes i senere undersøkelser.

Sporregistreringene blir påvirket av hvor mange dager det er siden siste snøfall. For å ta hensyn til dette ble alle spor standardiserte med antall døgn etter snøfall (Thompson et al. 1989). Standardiseringen forutsetter imidlertid lineær sammenheng mellom antall døgn etter snøfall og antall kryssende dyrespor. Er det mange dager siden siste snøfall, øker sannsynligheten for at sporfrekvensen avtar på grunn av vær og vind. Dette vil spesielt

Tabell 3.10.5 Antall kryssende dyrespor i sporløypene (S) og tilbudstransectene (T) registrert i 13 markslag. Sporene er standardisert til spor $\times \text{km}^{-1} \times \text{døgn}^{-1}$. - Frequencies of crossing animal tracks in lynx tracks (S) and transects (T) in 13 habitat types. The tracks have been standardised to tracks $\times \text{km}^{-1} \times \text{days}^{-1}$.

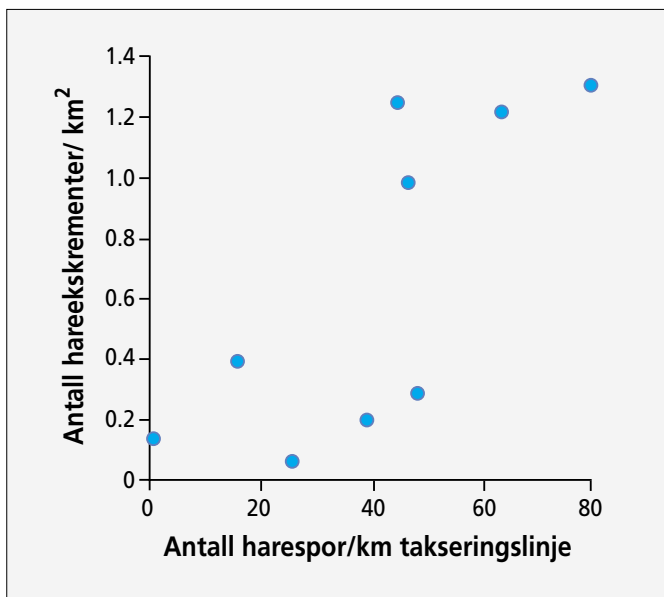
Markslag	Rådyr		Hare		Skogshøns		Rein		Rev		Mår		Smådyr*	
	S	T	S	T	S	T	S	T	S	T	S	T	S	T
Skog 1	0.11		2.31	0.60			0.63		0.33			0.04	0.13	0.16
Skog 2	0.54		1.53	2.84	0.06		0.12		0.13		0.09		0.15	
Skog 3	0.05		1.79	2.31	0.12				0.24	0.14	0.19		0.43	0.07
Skog 4	0.43		3.76	0.24	0.35	0.01	0.31	0.35	0.40	0.06	0.26		0.32	
Fjell				0.06	2.32					0.03				
Løvsog		0.40	8.60	0.20	0.51				0.10					0.90
Blandingsskog	0.04	0.02	5.76	0.89	0.07		0.16	0.02	0.08	0.10	0.06	0.02	0.26	
Innmark	1.42		0.28	0.31				0.10	0.38				0.17	
Kant			2.34	0.40	0.20				0.29	0.40	0.15		0.15	
Myr			3.20	0.45				0.21		0.17	0.11		0.80	0.12
Vei			1.32		0.09		0.27		0.17		0.09		1.16	
Vann			3.10	0.05										
Annet		0.10	2.32											

* Smågnagere, røyskatt og ekorn.



Figur 3.10.9

Sammenhengen mellom tetthet av rådyrskremer og rådyrspor i ni ulike markslag. - Density of tracks (x-axis) and excrements (y-axis) of roe deer in nine habitat types.



Figur 3.10.10

Sammenhengen mellom tetthet av harekremener og harespor i ni ulike markslag. - Density of tracks (x-axis) and excrements (y-axis) of mountain hare in nine habitat types.

gjelde for fugler og små, lette pattedyr med svake spor tegn. Standardiseringen av byttedyrspor burde derfor i større grad tatt hensyn til en utflating av sporfrekvensen.

Ekskrementtelling er en mye brukt for registrering av habitatpreferanser (Angerbjörn 1983; Nilsson & Liberg 1992; Murray et al. 1994; Cederlund & Liberg 1995), og resultatene viser at det er signifikant sammenheng mellom rådyrspor og ekskrementer. Dette tyder på at registrering av sporfrekvens kan gi tilsvarende informasjon om habitatpreferanse som ekskrementtelling gjør. Dette støttes av en canadisk undersøkelse på snøskohare (Murray et al. 1994). Nedbrytningstiden av ekskrementene ble undersøkt i et avgrenset område. I løpet av sommeren ble alle vinterekskrementer brutt ned, hvilket tyder på at de registrerte ekskrementene var fra vinteren 1994/95.

Tabell 3.10.6 Sammenheng mellom gaupas relative preferanseverdi og antall byttedyrspor i tilbudstransektene. - *Relative preference by lynx and frequencies of prey animals in the transects.*

Byttedyr	N*	r_s	p
Hare	13	0.509	0.038
Rådyr	13	-0.271	0.185
Rein	13	-0.027	0.465
Skogsfugl	13	0.309	0.152
Mår	13	0.044	0.444
Rødrev	13	0.269	0.187
Smådyr**	13	-0.004	0.495

* Antall markslag.

** Smågnagere, røyskatt og ekorn.

Vi sammenlignet habitattilbudet med det Kjørstad & Nybakk (1995) fant i sin undersøkelse. De to studiene undersøkte gaupas habitatpreferanser innenfor de samme kommunene i Nord-Trøndelag, men med to forskjellige metoder for registrering av habitattilbudet. Sammenligningen viste imidlertid at begge metodene gir tilnærmet samme resultat.

I metoden til Kjørstad & Nybakk (1995) registrerte man i en korridor langs sporløypene. Dette har fordeler ved undersøkelser av mikrohabitatseleksjon, men det er fare for at man ikke finner preferanser for markslag, fordi prefererte markslag også vil utgjøre en stor del av tilbudet. Den samme effekten kan man få ved registreringer av sporfrekvens. Ved bruk av regelmessige fordelte tilbudstransekter, slik som i denne undersøkelsen, blir registreringene uavhengig av sporløypene, og man unngår problemet.

3.10.4.2 Gaupas habitatbruk

Gaupa prefererte markslagene med best skjul (skog 2-4), mens åpne markslag (fjell, vann og myr) ble mindre preferert. Høy preferanse for skogsområder og lav preferanse for åpne områder støttes av andre studier på gaupas habitatbruk (Koehler et al. 1979; Parker 1981; Parker et al. 1983; Thompson et al. 1989; Koehler 1990; Murray et al. 1994; Kjørstad & Nybakk 1995; Poole et al. 1996). Den lave preferansen for fjell kan være misvisende fordi det foreligger skjevhet i innsamlingen av materialet fordi sporingen ofte startet i dalbunnen. Når sporet gikk mot fjellet var det ofte øket igjen, slik at videre registrering ble umulig. Det er tidligere registrert at gaupa kan gå i fjellet når den flytter seg (Moa & Negård 1996) og ved jakt (Overskaug et al. 1996). Det er derfor trolig at gaupas preferanse for fjell er underestimert i denne undersøkelsen. Kantsoner oftest registrert i områder med kulturmark. Ekskrement- og sporregistreringer viste at det var mest rådyr i løvskog og innmark fordi rådyrene trekker inn mot

Tabell 3.10.7 Statistiske forskjeller mellom kryssende byttedyrspor i sporløypene (S, N=25) og tilbudstransektene (T, N=20). Sporene er standardisert til spor $\times km^{-1} \times døgn^{-1}$. - *Statistical differences between frequencies of crossing animal tracks in lynx tracks (S, N=25) and transects (T, N=20). The tracks were standardised to tracks $\times km^{-1} \times days^{-1}$.*

Byttedyr		Median	Skjevhet	Prosentile		Mann-Whitney U-test (to-halet)																																																																												
				25 %	75 %	z	p																																																																											
Hare	S	2.451	1.832	0.493	5.290	-3.791	<0.001																																																																											
	T	0.200	1.636	0	0.950			Rådyr	S	0	3.963	0	0	-0.206	0.837	T	0	2.325	0	0	Skogshøns	S	0	2.727	0	0.317	-2.771	0.006	T	0	4.472	0	0	Rein	S	0	2.792	0	0	-0.262	0.794	T	0	4.236	0	0	Smådyr*	S	0	3.357	0	0.310	-2.650	0.008	T	0	4.472	0	0	Rødrev	S	0	3.454	0	0.287	-0.570	0.568	T	0.025	1.523	0	0.100	Mår	S	0	2.572	0	0.022	-1.302	0.193	T	0
Rådyr	S	0	3.963	0	0	-0.206	0.837																																																																											
	T	0	2.325	0	0			Skogshøns	S	0	2.727	0	0.317	-2.771	0.006	T	0	4.472	0	0	Rein	S	0	2.792	0	0	-0.262	0.794	T	0	4.236	0	0	Smådyr*	S	0	3.357	0	0.310	-2.650	0.008	T	0	4.472	0	0	Rødrev	S	0	3.454	0	0.287	-0.570	0.568	T	0.025	1.523	0	0.100	Mår	S	0	2.572	0	0.022	-1.302	0.193	T	0	3.436	0	0										
Skogshøns	S	0	2.727	0	0.317	-2.771	0.006																																																																											
	T	0	4.472	0	0			Rein	S	0	2.792	0	0	-0.262	0.794	T	0	4.236	0	0	Smådyr*	S	0	3.357	0	0.310	-2.650	0.008	T	0	4.472	0	0	Rødrev	S	0	3.454	0	0.287	-0.570	0.568	T	0.025	1.523	0	0.100	Mår	S	0	2.572	0	0.022	-1.302	0.193	T	0	3.436	0	0																							
Rein	S	0	2.792	0	0	-0.262	0.794																																																																											
	T	0	4.236	0	0			Smådyr*	S	0	3.357	0	0.310	-2.650	0.008	T	0	4.472	0	0	Rødrev	S	0	3.454	0	0.287	-0.570	0.568	T	0.025	1.523	0	0.100	Mår	S	0	2.572	0	0.022	-1.302	0.193	T	0	3.436	0	0																																				
Smådyr*	S	0	3.357	0	0.310	-2.650	0.008																																																																											
	T	0	4.472	0	0			Rødrev	S	0	3.454	0	0.287	-0.570	0.568	T	0.025	1.523	0	0.100	Mår	S	0	2.572	0	0.022	-1.302	0.193	T	0	3.436	0	0																																																	
Rødrev	S	0	3.454	0	0.287	-0.570	0.568																																																																											
	T	0.025	1.523	0	0.100			Mår	S	0	2.572	0	0.022	-1.302	0.193	T	0	3.436	0	0																																																														
Mår	S	0	2.572	0	0.022	-1.302	0.193																																																																											
	T	0	3.436	0	0																																																																													

* Smågnagere, røyskatt og ekorn.

kulturmark vinterstid (Cederlund 1982; Linnell et al. 1996). Gaupas høye preferanse for kantsoner kan være en følge av rådyras preferanse for kulturmark. Dette støttes av en studie i Nord-Trøndelag hvor 56% av alle gaupedrepte rådyr lå 20 m eller nærmere innmark (Sunde 1996).

Det er tidligere funnet at gaupa preferer vei om vinteren. Dette har vært forklart som energisparende atferd fordi vei ofte har gunstige snøforhold (Haglund 1966; McCord 1974; Murray & Boutin 1991; Jędrzejewski et al. 1993; Kjørstad & Nybakk 1995). Til tross for stor forskjell mellom bruk og tilbud av vei (**figur 3.10.4**), fant vi ingen høy preferanse for vei. Dette kan skyldes at analyseringsmetoden fører til at få og lange enkeltobservasjoner får mindre betydning. Imidlertid tyder lange enkeltobservasjoner på at gaupa benytter vei under vandring, og at dette kan skyldes snøforholdene.

Vår undersøkelse tok ikke hensyn til at feltarbeidet ble utført i deler av gaupas brunsttid (februar-april) (Kvam 1990). Flere forfattere hevder at habitatpreferansene kan forandre seg i brunsttiden siden søken etter maker i dette tidsrommet er viktigere enn tilgangen på mat (Haglund 1966; McCord 1974; van Horne 1983; Sandell 1989). Det kan derfor være nyttig å undersøke byttedyras betydning for gaupas habitatpreferanser utenfor denne brunsttiden.

3.10.4.3 Byttedyras betydning for gaupas habitatpreferanser

Vi forklarer byttedyras betydning for gaupas habitatpreferanser ut fra teorien om optimal furasjering. Modellen er basert på teoretiske forutsetninger og dens mangelfulle beskrivelse av observert atferd er kritisert (Pierce & Ollason 1987). Vår studie kan ikke brukes til optimalitetstesting, men vi benytter filosofien bak ved forklaring av resultatene.

Dersom en antar at gaupas preferanse for markslag er proporsjonal med byttedyras fordeling, burde den ha størst preferanse for markslag med høy sporfrekvens av byttedyr. Vi fant signifikant overlapp mellom gaupas relative preferanse for markslag og sporfrekvens av hare. I undersøkelser av canadagaupe og snøskohare er det også funnet overlapp i habitatpreferanser (Koehler et al. 1979; Parker et al. 1983; Bailey et al. 1986; Koehler 1990). Siden europeisk gaupe er mer generalist i byttedyrvalget enn canadagaupe, burde europeisk gaupe predaterer større byttedyr. Det forventes derfor overlapp i habitatpreferanser med rådyr og rein. Dette ble ikke funnet i vår undersøkelse, og kan skyldes metodiske problemer knyttet til registrering av disse byttedyras habitatbruk.

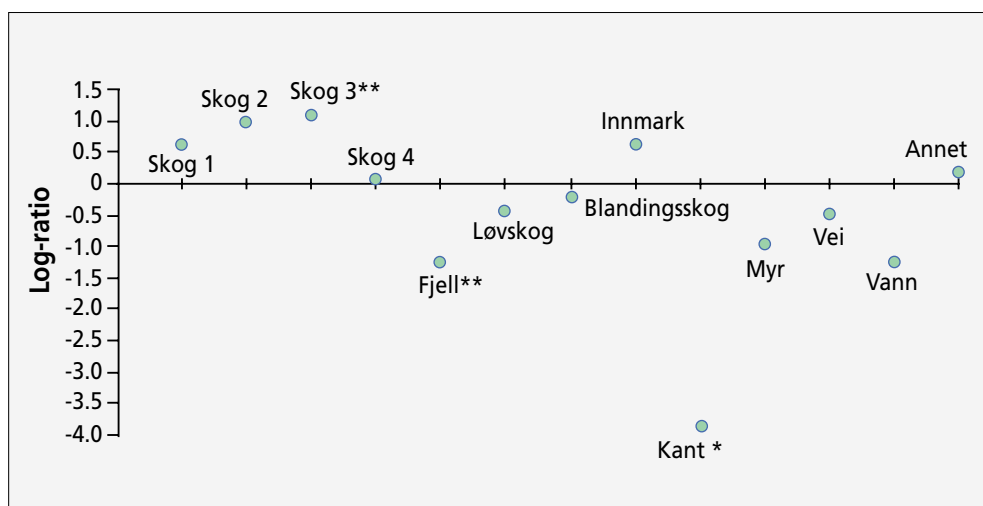
Rådyra har store årsvariasjoner i oppholdssteder. Om vinteren trekker de ofte mot kulturmark (Cederlund 1982; Linnell et al.

Tabell 3.10.8 Antall spor $\times \text{km}^{-1} \times \text{døgn}^{-1}$ og vinterekskrementer $\times \text{m}^{-2}$ registrert i takseringslinjene i ni markslag. - No of tracks $\times \text{km}^{-1} \times \text{days}^{-1}$ (spor) and winter excrements $\times \text{m}^{-2}$ (Ekskr) registered in 9 habitat types.

Markslag	Hare		Rådyr		Skogshøns		Rein	
	Spor	Ekskr.	Spor	Ekskr.	Spor	Ekskr.	Spor	Ekskr.
Skog 1	25.87	0.06						
Skog 2	39.28	0.20	8.75	0.08		0.01		
Skog 3	63.14	1.23		0.01		0.01		
Skog 4	46.19	0.99	6.79	0.03		0.03		
Fjell	1.23	0.14			0.43	0.01		0.07
Løvskog	48.35	0.29	68.08	0.08				
Blandingsskog	78.99	1.31	15.11	0.07	6.53	0.05	4.43	
Innmark	15.93	0.40	20.63	0.06			0.63	
Kant	44.4	1.26	6.35	0.01		0.01		

Figur 3.10.11

Logaritmiske differanser ved sammenligning av to habitattilbud. x-aksen indikerer ingen forskjell mellom habitattilbudene. Alle markslag over x-aksen er representert mer i habitattilbudet til Kjørstad & Nybakk (1995), mens alle markslag under x-aksen er representert mer i vårt habitattilbud. $*=P < 0.05$, $**=P < 0.01$. - Log differences between habitat distributions. Habitats above the x-axis obtained higher values in the study of Kjørstad & Nybakk (1995), and habitats below the x-axis obtained higher values in this study.



1996). Resultatene viser stor skjevfordeling av sporfrekvensen til rådyr. Dette kan skyldes klumpvis fordeling av dataene. Forekomsten av rådyr kan derfor være vanskelig å registrere ved bruk av tilbudstransektorer. Siden rådyret er et viktig byttedyr, bør man i framtidige studier i større grad undersøke rådyras habitatbruk. Radiotelemetri vil være godt bedre egnet til dette. Metodisk sett gjelder samme problem for rein. Til tross for samenes flytting av tamrein til vinterbeiter, forekom det strørein i området. Disse var mest i skog 4, som også er et høyt preferert markslag for gaupa. Også strørein opptrer ofte klumpvis og i mindre grupper, og deres sporfrekvensfordeling blir skjev.

Det ble funnet signifikant mer spor etter hare, skogshøns og smådyr langs sporløypene enn langs tilbudstransektene. Dette tyder på at de gaupene vi har sporet prefererer hare, skogshøns og smådyr mer enn rådyr og rein. Ut fra optimal furasjerings-teori kan dette bety at gaupa foretar et skifte i dietten. Dette er imidlertid lite sannsynlig, da det var store tap både på rein og rådyr gjennom hele perioden (Sunde 1996; Nybakk et al. in press.). Både hare og flere arter av skogshøns foretrekker barskog med godt skjul. Resultatet kan derfor skyldes at både gaupene og bytteartene har preferanse for skjul. Gaupas habitatpreferanse kan imidlertid også ha sammenheng med fordelingen av hare siden arten utgjør 20% av gaupas diett (Birkeland & Myrberget 1980; Sunde 1996). Smådyr, derimot, utgjør bare en liten del av gaupas diett og vil i mindre grad kunne påvirke gaupas habitatpreferanse. Ved bestandstopper kan muligens smågnagere ha en noe større betydning for gaupa. Rev og mår regnes for å være potensielle byttedyr (Haglund 1966; Birkeland & Myrberget 1980; Dunker 1988). Da vi ikke fant overlapp i habitatpreferanser eller jaktforsøk på rev og mår, indikerer imidlertid dette at de ikke har særlig stor betydning.

En årsak til at vi ikke fant en enda sterkere sammenheng mellom gaupas og byttedyras habitatpreferanser kan være at gaupa har flere alternative byttedyrarter. Funn fra Finland viser at fødetilgangen er viktig for gaupas kondisjon. Gauper som hovedsakelig eter hare har dårligere kondisjon og reproducerer senere enn gauper som lever av hare og hvithalehjort (Pulliainen et al. 1995). I Øst-Finland ynglet bare 53% av hunngaupene eldre enn ett år ved lav tetthet av hare. I Norge er det ikke funnet årsvariasjon i ovulasjonsrate hos gauper eldre enn to år (Kvam 1990b), og halvparten av hunngaupene var kjønnsmodne allerede ved 9 måneders alder (Kvam 1991). Forskjellen fra Finland kan skyldes at den norske gaupa har tilgang på flere typer byttedyr.

3.10.4.4 Sammenhengen mellom skjul og gaupas habitat preferanser

Gaupas habitatpreferanser skyldes nødvendigvis ikke bare tilgangen på potensielle byttedyr. Gaupa er avhengig av skjul for å øke sin jaktsuksess (Haglund 1966; Kruuk 1986; Jedrzejewski et al. 1993). Det er vist at jaktsuksessen er god først når avstanden til bytte er under 20 meter (Haglund 1966). Resultatene viser at horisontalsikten ble signifikant lavere ved økende preferanse for markslag. Preferanse for lav horisontalsikt er også vist i tidligere (Koehler et al. 1979; Parker 1981; Koehler 1990; Jedrzejewski et al. 1993; Murray et al. 1994; Kjørstad & Nybakk 1995; Poole et al. 1996). Horisontalsikten var imidlertid ikke

lavere i gaupas sporløyper enn i tilbudstransektene. I vår undersøkelse var den gjennomsnittlige horisontalsikten 15 meter i skog 2, 3 og 4. Dette kan tyde på at horisontalsikten var lav nok til å oppnå økt jaktsuksess, og at gaupa ikke var ytterligere selektiv i forhold til horisontalsikten. Ved sporregistreringene langs tilbudstransektene ble det funnet flest harespor i skog 2 og 3. Kombinasjonen av lav horisontalsikt og god haretilgang kan være viktig for gaupas preferanse for disse markslagene.

Vertikal dekningsgrad var høyere i sporløypene enn i tilbudstransektene. I tillegg økte preferansen for markslag med vertikal dekningsgrad. En av forklaringene på dette kan være gaupas fysiologiske tilpasninger til kalde strøk. Dette habitat har mindre utstråling enn åpne (Thompson & Fritzell 1988; Myrberget & Østbye 1995), hvilket gir gaupa lavere termoreguleringkostnader der. Vi kjenner ikke undersøkelser av mekanismene for gaupas termoregulering, men studier på bobcat har vist at metabolsk raten øker lineært ved temperaturer under $-2,2^{\circ}\text{C}$ (Mautz & Pekins 1989). Forfatterne hevder at høye termoreguleringkostnader kan føre til mikrohabitatseleksjon og solingsatferd. Dette kan også tenkes å gjelde for gaupe.

Vi fant ingen sammenheng mellom vertikal dekningsgrad og snødybde. Dette tyder på at høy vertikal dekningsgrad har større betydning enn lite snø. Det var sammenheng mellom vertikal dekningsgrad og horisontalsikt. Dette betyr at vertikal dekningsgrad var høy ved lav horisontalsikt. Siden de to parametrene henger nøye sammen, kan vi ikke med sikkerhet avgjøre hvilken som har størst betydning. Men, siden jaktsuksess er avgjørende for gaupas overlevelse og reproduksjon, kan lav horisontalsikt være viktigere enn høy vertikal dekning.

Gaupas antipredatoratferd kan også ha betydning for valg av tette markslag. Arten har ofte dagleie i tett og bratt terreng (Grongstad & Meosli 1995). Dette kan være utviklet som et forsvar mot rovdyr som bjørn og ulv. Både ulv og prærieulv kan ta gaupe (Heptner & Sludskij 1972; Dibello et al. 1990). Dette kan også være utviklet og opprettholdt som en følge av menneskenes intensive gaupejakt.

3.10.4.5 Snøforholdenes innvirkning på gaupas habitat preferanser

Vi fant ingen sammenheng mellom gaupas habitatpreferanse og snøforhold. Det er tidligere funnet at snøen er hardere der gaupa ferdes enn i tilbudet forøvrig (McCord 1974; Murray & Boutin 1991; Kjørstad & Nybakk 1995). Kjørstad & Nybakk (1995) fant at gaupa gikk der det var lite snø. Vi undersøkte tilbudstransektene året etter sporløypene. Derfor var derfor ikke mulig å sammenligne snøforholdene i de to. Dette er en metodisk svakhet som kunne vært unngått dersom tilbudstransektene hadde blitt registrert samme dag som sporløypene. En annen metodisk svakhet er måten vi registrerte snøkonsistensen på. Snøens bæreevnen i forhold til vår kroppsvekt er et lite egnet mål fordi vi er mye tyngre enn gaupe. Bruk av fjærpenetrometer ville vært bedre (Østbye & Myrberget 1984), selv om dette er en tidkrevende metode (Kjørstad & Nybakk 1995). Snøforholdene virker inn på gaupas jaktsuksess. I løs snø øker frekvensen av mislykkede jaktforsøk på hare (Haglund 1966; Pulliainen & Hyypiä 1975). Snøkonsistensen kan derfor være

viktig for habitatseleksjonen selv om dette ikke ble funnet med vår metode.

3.10.4.6 Gaupas preferanse for terrengets helningsgrad og helningsretning

Gaupa foretrakk ingen bestemt helningsgrad i terrenget. Andre har imidlertid vist at gaupa benytter bratt og ulendt terreng (Koehler & Hornocker 1991; Weigl 1993). I Nord-Trøndelag velger gaupa brattere terreng ved dagleier enn når den er aktiv. Siden vi ikke fant seleksjon for bratt terreng, kan dette skyldes at vi har registrert helningsgrad i sporløypene og ikke ved dagleiene.

Bobcat viser solingsatferd vinterstid for å redusere termoreguleringkostnader (Mautz & Pekins 1989). Hvis dette gjaldt for gaupa, hadde vi vente at den i stor grad skulle benytte sørvendte ller. Vi fant ingen preferanse for en bestemt helningsretning. Dette kan skyldes metodiske problemer siden tilbudstransectene ble lagt øst-vest i studieområdet slik at disse retningene ble overrepresentert i materialet. På den annen side kan gaupa tenkes å bruke andre termoreguleringmekanismer enn bobcat. En utfordring framover er å undersøke om gaupas termoreguleringkostnader kan påvirke habitatseleksjonen ved lav temperatur.

3.10.5 Konklusjon

Gaupa er selektiv i valg av habitat. Ulike suksesjonstrinn av barskog prefereres framfor åpne områder som innmark, fjell og myr. Gaupas habitatbruk synes hovedsakelig bestemt av fordelingen av potensielle byttedyr. Det er signifikant overlapp i habitatpreferanse mellom gaupe og hare. Det ble også funnet flere spor av hare, skogshøns og smådyr langs sporløypene enn i tilbudstransectene. Gaupas habitatpreferanse kan være tilpasset jakt i tett vegetasjon. Økende preferanse for markslag er forbundet med lavere horisontalsikt.

Gaupa foretrekker områder der energikostnadene er lave. Den benytter markslag med høy vertikal dekningsgrad. Det ble ikke funnet preferanse for lite og hard snø eller bestemte helningsretninger. Siden vertikal dekningsgrad og horisontalsikt er innbyrdes avhengige, tyder dette på preferanse for skjul. Det synes således viktigere for å optimalisere jaktsuksess enn å redusere energikostnadene. Registrering av sporfrekvens langs takseringslinjer gir tilsvarende informasjon om habitatpreferanser som ekskrementtelling. Det var signifikant sammenheng mellom kryssende rådyrspor og antall ekskrementer. Ved bruk av uavhengige tilbudstransecter fant vi overlapp i habitatpreferanser mellom gaupa og potensielle byttedyr.

3.11

Effekten av simlas vinterbeite og gjeting på vekt og overlevelse hos reinkalv

T. Kvam, O. Kjelvik, K. Nybakk og K. Overskaug

Store tap av reinkalv i Vestre Namdal reinbeitedistrikt (Åarjel- Njarke) førte til at det i 1995 ble satt i gang en undersøkelse ved hjelp av radiohalsband med dødsvarslerfunksjon for å kartlegge tapsomfang og tapsårsaker i dette reinbeitedistriktet. Arbeidet ble fulgt opp i 1996, og nå ble det lagt vekt på å undersøke hvordan vinterforholdene, gjeteintensitet og simlenes kondisjon påvirker kalvenes overlevelse.

3.11.1 Innledning

Økende bestander av jerv, bjørn og gaupe har i løpet av de siste ti årene vært årsak til økende konflikt med sauene og rein-drift. Offisiell politikk går ut på å redusere konfliktgraden innenfor de rammer som settes av Bern-konvensjonen om vern av truede arter: Store rovdyr skal finnes i levedyktige bestander. Retten til å drive reindrif er i Norge begrenset til bare å gjelde samer (når man ser bort fra noen få tamreinlag i Sør- Norge). Den sør-samiske minoriteten i Midt- Norge har i sterk grad knyttet sin kultur til reindrif. Siden samene har status som urbefolk-

ning, kommer også ILO-konvensjonen om urbefolknings rettigheter inn i bildet. Økende tap av rein har ført til økonomiske problemer for de sørsamiske reieneierne, og sterkere press på myndighetene for å redusere rovdyrstammene.

Predasjon er den viktigste årsaken til dødelighet blant nyfødte kalver av hjortedyr (Linnell m.fl. 1996). Men dødelighet før fødselen antas også å være viktig for dødelighet hos rein (Skogland 1985, 1990b). Videre kan klima og gjetepraksis ha stor betydning for dødeligheten. Overlevelsessjansen for reinkalver er sannsynligvis avhengig av kroppsvekt og generell kondisjon hos simla (Eloranta & Nieminen 1986; Lenvik & Aune 1988). Simlenes vinterbeite kan derfor ha stor betydning for kalvenes mulighet for å overleve første leveår. Siden predasjon i de fleste tilfeller forårsaker mye av dødeligheten hos reinkalver (Bergerud 1980), vil tapene variere med predator-tettheten.

Dødeligheten hos reinkalver ble i dette studiet undersøkt i tre deler av samme reinflokk som gikk på forskjellig vinterbeite med forskjeller i klima og rovdyrtetthet, og som kalvet i forskjellige områder hvor det ble gjetet med forskjellig intensitet.



Foto: Kai Nybakk

3.11.2 Området

Undersøkelsen foregikk i Åarjel-Njaarke (Vestre Namdal) reinbeitedistrikt, med feltbase på Høylandet, Nord-Trøndelag (**figur 3.11.1**). Granitt og gneis er dominerende bergarter i området, med innslag av kalkstein, gabbro og fylitt (Sigmond m.fl. 1994). Terrenget går fra havnivå til 1160 m over havet. Klimatisk skoggrense ved kysten ligger mellom 300-400 m over havet, i indre deler er den mellom 400-500 m over havet. Vegetasjonen er dominert av barskog. Det er stor skogbruksaktivitet i området. Lendet er kupert med djupe tverrdaler som er vanskelige å krysse både for folk og fe. Bjørkebeltet mangler for det meste. I det subalpine beltet er det furumark med lyng og lav. Gran strekker seg helt opp til snaufjellet i små holt og striper mellom sigevassmyrene (Lyftingsmo 1974). Temperatur og snøforholdene på øyene og på fastlandet er forskjellige (**tabell 3.11.1**). Dette kan virke inn på beiteforholdene for rein, og dermed på dyrenes kondisjon.

Det er gaupe, jerv og kongeørn i beiteområdene på fastlandet, bjørn registreres nesten hvert år og ulv ble sist registrert i 1996. Kongeørn registreres jevnlig på øyene Otterøya og Vikna. Gaupe besøkte Otterøya i en kort periode i 1995. Elg og rådyr er vanlige på fastlandet, men finnes også på Otterøya og Vikna. Hjort er vanlig på øyene, og Otterøya har spesielt stor hjortebestand. Hjorten finnes også i økende tetthet på egnede områder på fastlandet.

3.11.3 Metoder og materiale

Hele reinflokken gikk i samme sommerbeiteområde i 1995 (**figur 3.11.1A**), men flokken ble delt i tre i begynnelsen av desember 1995. En del ble sluppet på fastlandet, i flokkens tradisjonelle vinterbeiteområde, der rovdyr tettheten var stor. De to andre delflokkene ble flyttet til de rovdryrfrie øyene Otterøya og Vikna (**figur 3.11.1B**).

I slutten av april 1996 ble simlene i flokken fra Otterøya undersøkt med hensyn på drektighet i samband med vårflytting fra Otterøya til Aavatsmarka på Høylandet. Undersøkelsen ble foretatt av veterinær i samarbeid med reieneierne, og i tilstiftelse ble blodprøver tatt for å undersøke progesteron-nivået. Undersøkelse av drektighet hos de andre delflokkene ble forsøkt, men kunne ikke gjennomføres på grunn av driftsmessige forhold (Vikna) og vær og føreforhold (Fastlandsflokk). I kalvingsperioden i mai 1996 var de tre delflokkene i forskjellige områder på fastlandet, (**figur 3.11.1C**), der de ble gjenstand for forskjellig grad av tilsyn: Delflokkene fra Otterøya og Vikna ble holdt i

avgrensede beiteområder med jevnlig tilsyn i over en måned etter kalving. Reinen i fastlandsflokken gikk uten tilsyn i kalvingsperioden og fram til den trakk over mot sommerbeiteområdet. Simlene i flokken ble i desember 1995 utstyrt med klaver for individidentifikasjon. Dette gjorde oss i stand til i felt å kontrollere hvilke simler som til en hver tid hadde kalv. Kalveprosent ble observert i flokkene ca hver 14 dag fra kalving og utover sommeren, og beregnet som antall kalver i forhold til antall simler i flokken.

I løpet av juni og juli 1996 ble 241 kalver (111 Otterøyakalver, 70 Viknakalver og 60 fastlandskalver) utstyrt med radiohalsband med dødsvarslerfunksjon. De ble samtidig veid og kjønnsbestemt. All reinen ble sluppet på felles sommerbeiteområde (**figur 3.11.1D**), der de gikk til desember 1996, da de igjen ble flyttet til vinterbeite på Otterøya og Vikna. I hele denne perioden ble flokken overvåket med peileutstyr fra fly hver uke og daglig fra bakken for å finne eventuelle kadavre av døde rein. Det ble foretatt obduksjoner av samtlige døde kalver og sammen med skader på selve kadaveret og spor og sportegn rundt kadaveret vurdert. Dødsårsaken ble klassifisert til (1) predasjon, (i) Jerv, (ii) gaupe, (iii) kongeørn, (iiii) ukjent predator, (2) ulykker, (3) sykdom og (4) ukjent dødsårsak.

Overlevelsesheter på bakgrunn av data fra de radiomerkede kalvene er beregnet for perioden 1. august – 20. desember ved hjelp av Kaplan-Meier metoden (Kaplan og Meier 1958, Cox og Oakes 1984) modifisert av Pollock m.fl. (1989) for bruk på radiomerka dyr. Beregning av mortalitetsrater fordelt på dødsårsaker ble foretatt med dataprogrammet micromort ver. 1.3. Andre statistiske tester ble foretatt ved hjelp av SPSS ver 7.0 for windows. Resultatet av testene ble ansett som signifikante ved 95% sikkerhet.

3.11.4 Resultater

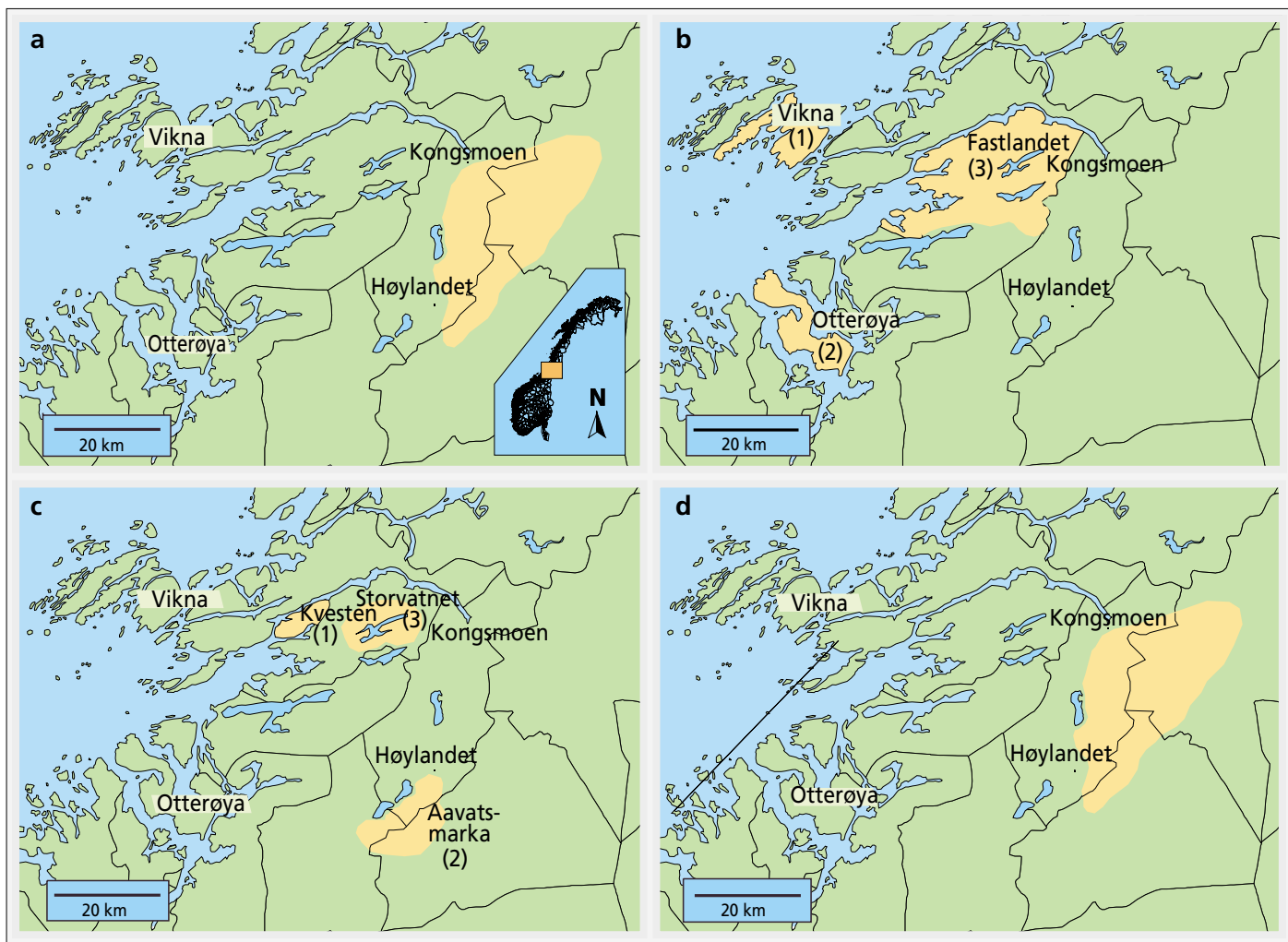
3.11.4.1 Overlevelse av kalv

Forskjellen i antall kalv pr. simle den 23. juli 1996 mellom flokken fra Otterøya (0,75) og flokken fra fastlandet (0,37) var statistisk signifikant (**figur 3.11.2**). I slutten av april 1996 var 94,2% av voksne simler i Otterøya-flokken drektige.

Simlas beiteforhold om vinteren hadde betydning for kalvevektene (**tabell 3.11.2**). Kjønnsfordelingen hos kalver i de tre delflokkene var ikke signifikant forskjellige. Ved hjelp av en logistisk regresjonsmodell fant man at sannsynligheten for at en reinkalv skulle overleve fra 20. juli til 20. desember 1996 ikke var avhengig av kalvens kroppsvekt og simlas vinteroppholdssted.

Tabell 3.11.1 Gjennomsnittstemperatur pr. måned fra januar til desember basert på normalperioden 1961-1990. - Average temperatures per month for January to December based on the normal period of 1961-1990.

Sted	Jan	Feb	Mar	Apr	Mai	Jun	Jul	Aug	Sep	Okt	Nov	Des	År
Vikna	0.6	0.6	1.6	3.7	7.2	10.1	11.9	12.5	10.1	7.3	3.7	1.7	5.9
Otterøya	-2.4	-1.8	0.3	3.4	8.4	12.0	13.3	13.0	9.6	5.2	0.5	-1.5	5.0
Høylandet	-7.1	-6.1	-2.2	1.9	8.0	12.5	13.7	13.1	8.9	4.7	-1.9	-4.8	3.4



Figur 3.11.1

Kart over studieområdet.

a. All rein (ca. 1368 >1 år) delte samme sommer og høst beite i 1995.

b. I desember 1995 ble flokken delt i tre: 514 (> 1 år) rein ble fraktet til Vikna. 540 (> 1 år) rein ble fraktet til Otterøya 314 (> 1 år) ble igjen på de tradisjonelle vinterbeitene på fastlandet.

c. Del flokken fra Vikna kalvet på Kvesten (1). Del flokken fra Otterøya kalvet i Aavatsmarka (2). Fastlandsflokkene kalvet ved Storvatnet (3).

d. All rein beitet på samme sommer og høstbeite 1996.

- Map of study area.

a. All reindeer (1368 >1 year) shared the same summer and autumn pastures in 1995

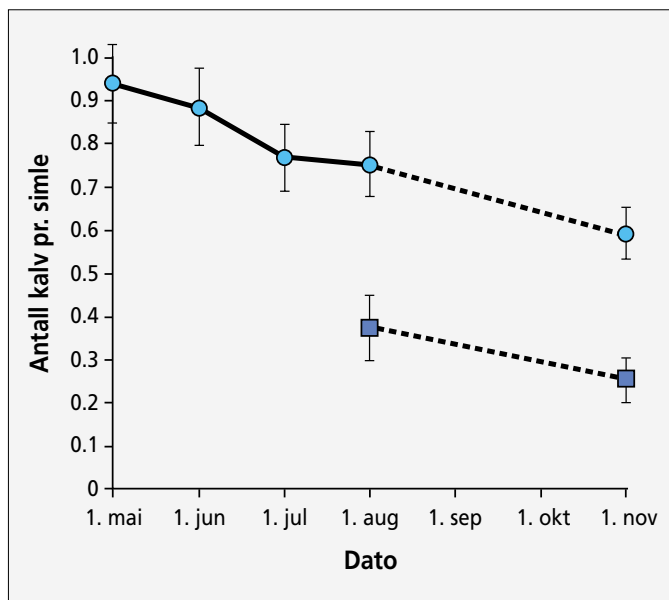
b. In December 1995 the herd was divided into three: 514 (> 1 year) reindeer were taken to the island of Vikna. 540 (> 1 year) reindeer were taken to the island of Otterøya 314 (> 1 year) reindeer stayed on the traditional winter pastures on the mainland.

c. The Vikna sub herd calved at Kvesten (1). The Otterøya sub herd calved at Aavatsmarka (2). The mainland sub-herd calved at Storvatnet (3).

d. All the reindeer were released on the same mainland summer pastures.

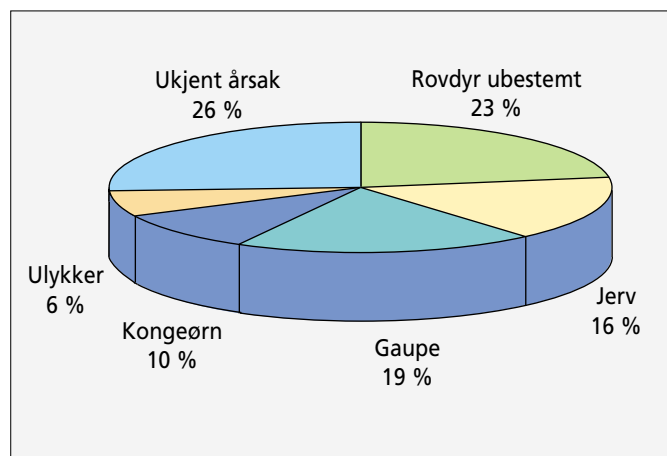
Tabell 3.11.2 Kalvevekt i de tre undersøkte del-flokkene den 23. juli 1996. (B=Hanner, S=Hunner). - Calf weights of the three investigated sub herds on 23 July 1996. (B=Males, S=Females).

Del-flokk	Kjønn	Antall	Mean	Max.	Min.	S.D.
Fastlandet	B	26	26	34	19	4
	S	27	24	29	17	4
Otterøya	B	16	28	37	20	5
	S	16	25	29	19	3
Vikna	B	31	29	37	19	4
	S	37	28	35	20	3



Figur 3.11.2.

Overlevelsesrater for kalver sommeren og tidligvinteren 1996. Kalveprosenten i fastlandsflokken ble ikke registrert før 20. juli på grunn av klimatiske forhold i området. Kalvedødeligheten fra 1. august til 20. desember er regnet ut på bakgrunn av antallet døde senderkalver. - No. of calves per 100 adult females in summer 1996. Calf percent in the mainland sub herd was not registered before 20 July due to climatic conditions in the area. Broken line shows the estimated percentage of calves calculated from the number of dead calves with transmitters.



Figur 3.11.3

Dødsårsaker for reinkalv fra 26. juni til 1. november 1996 (N=31). - Death causes of reindeer calves. Jun. 26 - Nov. 1 1996. (N = 31)

Tabell 3.11.3 Dødsårsaker for kalver fra fastlandsflokken og øyflokkene i perioden 20. juni-20. desember 1996 da alle kalvene gikk sammen på samme sommer og høst beite. - Death causes of calves born on the mainland and on the predator-free islands from June 20 to December 20 1996, when the entire reindeer herd was on common summer and autumn pastures.

Dødsårsak	Fastlandskalver	Øykalver	Totalt
Ukjent rovilt	2	5	7
Jerv	2	5	7
Gaupe	4	10	14
Kongeørn	1	2	3
Ulykker	0	3	3
Ukjent	1	10	11
Totalt	10	35	45

3.11.4.2 Dødsårsaker

Predasjon er årsak til 68% av all dødelighet hos reinkalv med radiosender fra 20. juni til 20. desember 1996. Hvis man ser bort fra tilfeller med ukjent dødsårsak (dvs. man antar at fordelingen på dødsårsaker er lik tilfeller med kjent dødsårsak), er 91% av tapet av kalv tilskrevet predasjon (**tabell 3.11.3**). Tapet av kalv var ikke signifikant forskjellig mellom fastlandsflokken (16.7%) og delflokkene fra øyene (Otterøya og Vikna) (19.4%) i perioden 1. august til 20. desember, da hele reinflokken gikk på samme sommerbeite på fastlandet (**tabell 3.11.4**).

3.11.5 Diskusjon

3.11.4.1 Bakgrunn

I de senere år er større rovdyrfrie øyer på kysten av Nord-Trøndelag brukt som vinterbeite for rein. Disse øyene har noe mildere klima enn de tradisjonelle vinterbeitene på fastlandet innenfor. Mildere klima og fravær av rovdyr medfører bedre beitemuligheter og mindre stress for reinen. Et hovedproblem med

vinterbeite på øyene er faren for overbeiting, samt at grunneierne, særlig på Otterøya, gjerne vil ha størst mulig hjortestamme, og mener reinen fortrenger hjorten fra beitet.

3.11.5.2 Overlevelse av kalv

Reinflokkene fra øyene hadde mye mer kalv enn fastlandsflokken i juli 1996. Når det er påvist 94,2% drektighet hos simlene på Otterøya i slutten av april, like før kalving, innebærer det at det aller meste av tapene i denne delflokken kan tilskrives dødelighet etter fødsel (postnatal dødelighet). Ettersom kalveprosenten i fastlandsflokken ikke lot seg registrere før 23. juli, to måneder etter fødselen, har man ikke mulighet for å si noe om prenatal dødelighet for denne delflokken.

Forskjellene i kalveprosent mellom delflokkene fra øyene og fastlandsflokken kan delvis forklares ut fra forskjellig gjeteintensitet: Fastlandsflokken ble ikke gjetet fram til kalvemerking i juli, mens begge delflokkene fra øyene ble overvåket i avgrensede beitemarker i over en måned etter kalving. Daglig aktivitet av 5 - 10 personer i nærheten av flokken kan ha redusert rovdyraktiviteten

i områdene. Det ble ikke registrert predasjon av reinkalver i løpet av denne måneden.

Det er ikke forskjell i kalvetap i perioden fra radiomerking den 1. august og fram til 20. desember mellom øyflokkene og fastlandsflokkene. Det er dermed grunn til å tro at forskjellen i kalveprosent skyldes at fastlandsflokkene ikke ble gjetet. Forhøyet prenatal dødelighet i fastlandsflokkene på grunn av stress fra rovdyr eller vanskelige klimatiske forhold **kan** ha hatt en additiv effekt. Men det er ikke mulig å måle en slik effekt ut fra de data som foreligger.

Kalver født av simler fra øyflokkene var signifikant tyngre enn kalver fra fastlandsflokkene da de ble veid i juli. Simlene fra øyflokkene var trolig i bedre kondisjon, og kunne dermed investere mer energi i sine kalver. En del av forklaringen kan også ligge i tidligere fødsel hos simlene fra øyflokkene på grunn av bedre kondisjon. Men siden man ikke hadde anledning til å følge fastlandsflokkene i detalj, kan ikke fødselstidspunkt fastslås for denne deflokkene.

3.11.5.3 Dødsårsaker

Predasjon kunne tilskrives 68% av alt tap av radiomerket reinkalv mellom 20. juli og 20. desember 1996. Hvis man antar at dødsårsakene i gruppen "ukjent dødsårsak" fordeler seg likt med de med kjent årsak, vil predasjon kunne tilskrives 91% av

tapet. I 1995 var gaupa ansvarlig for 51% av kalvetapet i samme studieområde (kap 3.5). Ved denne undersøkelsen var gaupa andel 31%, altså atskillig lavere enn året før. Gaupefamilien har de senere årene vært svært stor (Kvam 1996), og har forårsaket store skader på både sau og rein. Avskytingen av gaupe pr. år i Nord-Trøndelag ble nesten tredoblet fra 1995 (12 gauper) til 1996 (31 gauper). Av de 31 gaupene som ble skutt i Nord-Trøndelag i 1996, ble 8 skutt i studieområdet for denne undersøkelsen. Det er grunn til å anta at den intensive gaupejakten har redusert tapene av rein forårsaket av gaupe. Det er av interesse å legge merke til at jervens andel av tapet av rein er høyere i 1996 enn året før. Jerven, som er kjent for å gå spesielt etter kadaver, har tradisjonelt dratt fordel av de mange reinkadavrene som gaupa har etterlatt seg. Når gaupefamilien er redusert, blir jerven trolig nødt til å sørge for seg selv. Det ble dessuten registrert yngling av jerv innenfor studieområdet våren 1996. Det er grunn til å anta at dette vil føre til økt tap av rein i området på grunn av jerv i årene som kommer.

3.11.6 Konklusjon

Resultatene fra denne undersøkelsen tyder på at tap av rein i dette studieområdet kan reduseres ved å bruke rovdyrfrie øyer til vinterbeite, og ved å gjete reinen intensivt under kalving og i den første perioden etter kalving.

Tabell 3.11.4 Dødelighet for radiomerkede kalver fra fastlandsflokkene og øyflokkene i perioden 1. august-20. desember 1996 når alle kalvene var samlet på samme sommer og høst beite. Gruppen "predasjon" er rein drept av jerv, gaupe, kongeørn og ukjent predator. Gruppen "andre dødsårsaker" består av rein omkommet i ulykker, sykdom og av ukjent dødsårsak. - Mortality of radiocollared reindeer calves from the the mainland and predator-free islands from June 20 to December 20 1996, when the entire reindeer herd was on common summer and autumn pastures.

Måned	Dager	Radiodøgn	Overlevelse	Fastlandskalver			Radiodøgn	Overlevelse	Øykalver		
				Predasjon	Andre	Ukjent			Predasjon	Andre	Ukjent
August	31	1756	0.915	0.068 (4)	0.000 (0)	0.017 (1)	5253	0.899	0.056 (10)	0.011 (2)	0.034 (6)
September	30	1650	1.000	0.000 (0)	0.000 (0)	0.000 (0)	4833	0.982	0.019 (3)	0.000 (0)	0.000 (0)
Oktober	31	1682	0.982	0.018 (1)	0.000 (0)	0.000 (0)	4886	0.969	0.013 (2)	0.000 (0)	0.020 (3)
November	30	1590	0.927	0.073 (4)	0.000 (0)	0.000 (0)	4584	0.955	0.032 (5)	0.006 (1)	0.006 (1)
Desember	20	1000	1.000	0.000 (0)	0.000 (0)	0.000 (0)	2955	0.987	0.014 (2)	0.000 (0)	0.000 (0)
		Tot. periode	0.833	0.150 (9)	0.000 (0)	0.017 (1)		0.806	0.122 (22)	0.0167 (3)	0.056 (10)
		95 % konf.- grenser									
		Nedre	0.744	0.060	0.000	0.000		0.750	0.074	0.000	0.022
		Øvre	0.933	0.240	0.000	0.050		0.866	0.170	0.035	0.089

3.12

Hva er årsaken til økningen i gaupestammen?

T. Kvam

Jaktkvoten på gaupe i Norge ble fordoblet fra 1995 til 1996, og den ble ytterligere øket til 140 dyr i 1997 og 155 i 1998. Dette har forårsaket sterke reaksjoner fra verneinteresser i Norge og Europa forøvrig. På grunnlag av jaktstatistikk og andre opplysninger er det sannsynliggjort at tamrein er basis for gaupestammen i Norge når naturlige byttedyrarter som hare og skogsfugl går tilbake. Økningen av gaupe på 1990-tallet skyldes sannsynligvis økningen av rådyr og sauehold. Gaupas ekspansjon i Nord-Norge har sammenheng med rådyrets ekspansjon nordover, selv om tamrein er hovedgrunnlaget for gaupa også i Nord-Norge.

3.12.1 Innledning

Hjortedyr er vanligvis gaupas hovedbytte, og der rådyr finnes er dette vanligvis viktigste bytteart. Hare er viktigere i nord enn lenger sør i Europa (Jedrzejewski et al. (1993) (figur 3.12.1). I Sørvest-Finland, der hvithalehjort er hovedbyttet, er gaupene i bedre kondisjon enn i resten av Finland, der hare er gaupas hovedbytte (Pulliainen et al. 1995). Store hjortedyr blir også tatt av gaupe, men da helst svake eller unge dyr (Jedrzejewski et al. 1993).

Nordlige deler av Skandinavia, hvor det drives reindrift, er et unntak fra dette mønsteret. Her er rein like viktig i gaupas diett som rådyret, og gaupa er derfor til plage for reieneierne i enkelte områder (Bjärvall et al.1990; Kvam in press, **Kap 3.5**).

Høy predasjons-andel av tapet kan tolereres av eierne og av samfunnet så lenge totaltapet er lavt. Men slik det har vært i Midt-Norge i midten av 1990-årene, frykter samene at reindriften som næring og deres kultur er i fare.

3.12.2 Historisk tilbakeblikk

3.12.2.1 Europa

Før siste istid fantes gaupa over hele Europa, også i Storbritannia. Etter istiden har den ikke vært å finne i de vestligste landene i Europa ut mot Atlanterhavet. På vår egen vestlandskyst har den vært mer sjelden enn lenger inne i landet, men jaktstatistikken viser at gaupa fantes i livskraftige bestander på Vestlandet på 1800-tallet. Fram til 1700- og 1800-tallet fantes gaupa i de fleste fjellstrøk i Europa. Men intens skogsdrift og økt jakt, gjorde at gaupa forsvant fra det ene fjellområdet etter det andre. Årsaken til dette var både jakt på gaupa og dens byttedyr. I Sveits har man funnet at årsaken til viltets tilbakegang ligger i nedhugging av skogen til ved og byggematerialer. Uten skog ble det færre hjortedyr, og de som var igjen ble lett bytte for jegere. Når hjortedyrene forsvant, forsvant også næringsgrunnlaget for gaupa, slik

at den også forsvant (Eiberle 1972). I vår tid har Sveitserne gjort mye for å få skogen tilbake, og med den kom hjortedyrene tilbake. Men gaupa måtte settes ut for å komme i gang på nytt (Breitenmoser & Baettig 1992). Utsettingene av gaupe på 1970-tallet i Sveits har vært svært vellykkete, og det er nå etablert gaupbestandene også i Frankrike som resultat av dette (Breitenmoser & Breitenmoser-Würsten 1990; Herrenschildt et al. 1987).

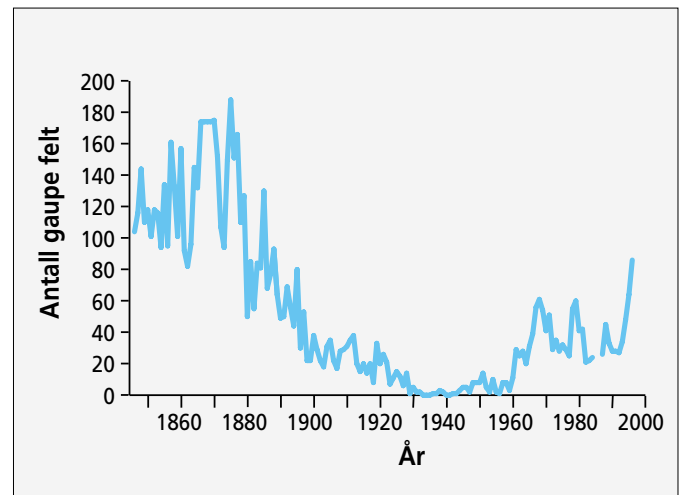
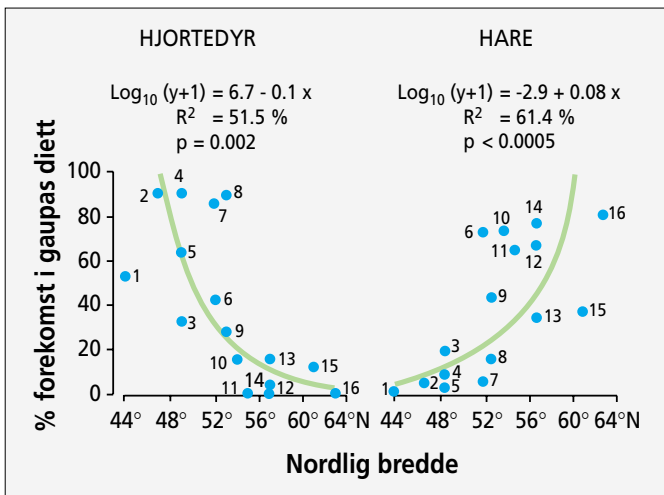
3.12.2.2 Norge

Fra 1845 til 1980 var det statlig skuddpremie for gaupe i Norge. Det var ingen begrensninger på gaupejakt. Gaupa var ikke en gang omfattet av julefredning, slik som andre viltarter. Det ble gjennomsnittlig skutt 127 gauper pr. år i løpet av de første 25 årene med skuddpremie (fram til 1880) (Johnsen 1929; Olstad 1945) (figur 3.12.2).

Før århundreskiftet var gaupe vanlig over storparten av Norge sør for Saltfjellet. Antall skutte gaupe sank raskt i løpet av de første ti-årene av 1900-tallet. Rundt 1930 var gaupa så godt som borte i Sør-Norge. Men i Nord-Trøndelag var den fremdeles å finne (Johnsen 1929; Olstad 1945; Myrberget 1970) (figur 3.12.3).



Foto: Lars Holt Hansen



Figur 3.12.1

Forholdet mellom breddegrad og forekomst av ville hjortedyr og hare i mageinnhold hos skutte gauper eller i ekskrementer og byttedyrrester etter gaupe (Etter Jedrzejewski et al.1993. Kilder: (1): Caucasian reserve (Kotov 1958). (2): Alpene (Breitenmoser og Haller 1987). (3): Karpatene (Lindemann 1956). (4): Vestlige Karpatene, Slovakia (Hell 1978). (5): Bayerisher wald (Hucht - Ciorga1988). (6): Vestlige Zabaykalé (Smirnov 1978). (7): NV Altai fjellene (Dulkeit 1953). (8): Vestre Bialowieza, Polen (Jedrzejewski et al 1993). (9): Østre Bialowieza, Hviterussland (Nikitenko og Kozlo 1965).(10): Ilmen reservatet, sør Ural (Davydov 1979). (11): Tatar SSR (Popov 1952). (12): Tomsk området, vest Sibir (Subin 1967). (13): Sentale Ural (Malafeev et al 1986). (14): Central skog reservat, Volga - Vestre Dvina vannskille (Zetuhin 1979). (15): Karelen, St. Petersburg, Pskov og Novgorod (Danilov 1979). (16): Sørøst-Finland (Pulliainen og Hyypiä 1975).

Figur 3.12.2

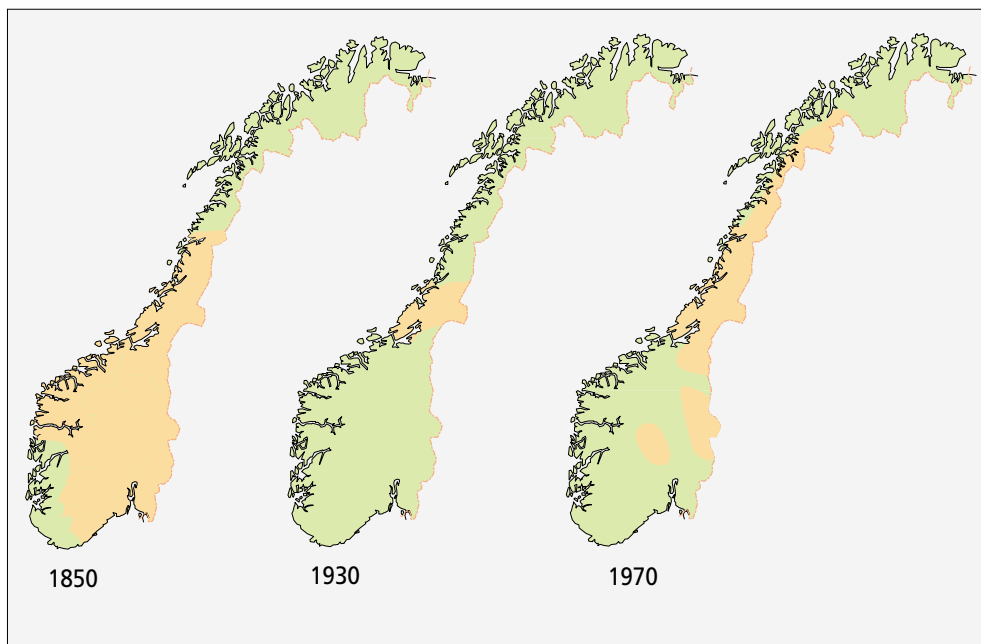
Jaktstatistikk for gaupe i Norge 1845-1997. Data for 1986 og 1987 mangler på grunn av manglende for disse årene fra vilt-nemndene til Statistisk sentralbyrå. - Hunting statistics for the European lynx in Norway in 1845-1997. Data from 1986 and 1987 are unavailable due to the lack of reports from the municipal game boards to the Central Bureau of Statistics.

Tabell 3.12.1 Jaktkvoter og avskyting av gaupe i 1994, 1995,1996, 1997 og 1998. "Fri" under kvote for 1998 betyr at jakta ikke var kvotebegrenset. *) Den delen av Fosen som ligger i Sør-Trøndelag, er lagt til Nord-Trøndelag når det gjelder jaktstatistikk for gaupe. - Lynx hunting quotas and hunting results in 1994, 1995, 1996, 1997 and 1998. "Kvote"= Quota, "Avskyting"= hunting result. *) The part of Sør-Trøndelag north of Trondheimsfjorden is included in Nord-Trøndelag as regards the lynx hunting statistics. "Fri" means no bag limit.

Fylke	1994		1995		1996		1997		1998	
	Kvote	Avskyting	Kvote	Avskyting	Kvote	Avskyting	Kvote	Avskyting	Kvote	Avskyting
Finnmark	-	-	-	-	-	-	4	0	3	2
Troms	12	12	12	8	11	4	15	5	12	8
Nordland	14	14	13	12	16	16	19	16	22	16
Nord-Trøndelag	9	9	14	14	31	31	40	39	32	25
Sør-Trøndelag*)	-	-	-	-	3	2	10	3	10	7
Møre og Romsdal	-	-	-	-	-	-	-	-	2	0
Hedmark	6	4	6	7	11	10	12	9	18	14
Oppland	-	-	2	2	5	4	6	5	13	11
Buskerud	-	-	-	-	5	3	6	4	8	5
Telemark	6	2	5	5	10	9	15	10	21	21
Aust-Agder	-	-	2	2	6	3	9	4	14	3
Vest-Agder	-	-	-	-	3	2	6	0	Fri	3
Rogaland	-	-	-	-	3	1	4	0	Fri	2
Total	47	41	54	50	104	85	146	95	155	117

Figur 3.12.3

Utbredelse av gaupe i Norge omkring 1850, 1930 og 1970. Utbredelseskartene er basert på offisiell jaktstatistikk og opplysninger fra Johnsen (1929), Olstad (1945) og Myrberget (1970). - Distribution of the European lynx (*Lynx lynx*) in Norway in 1850, 1930 and 1970. The map is based on hunting statistics and S. Johnsen (1929), O. Olstad (1945) and S. Myrberget (1970).



Fredning av gaupa i Sverige fra 1928 til 1943 kan ha hatt positiv innflytelse på gaupas utbredelse også på norsk side av grensen. Ekspansjon nordover og sørover fra Nord-Trøndelag, og spesielt i Sør-Norge samtidig med ekspansjon fra Sverige, har resultert i den landsdekkende forekomsten av gaupe opp til Vest-Finnmark. Reproduksjon av gaupe er også registrert i Øst-Finnmark (Kvam 1996) (figur 3.12.4). Den norske gaupebestanden er nå minst på 5-600 dyr (Kvam 1996).

3.12.3 Gaupa og byttedyrene

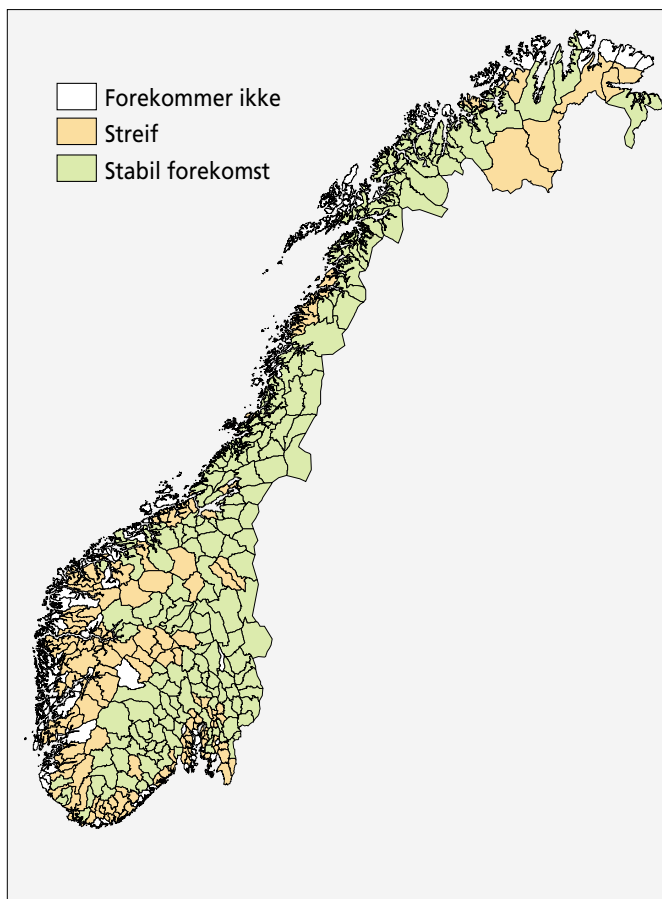
3.12.3.1 Rådyrets ekspansjon

Gaubebestanden har hatt positiv utvikling fra slutten av 1950-tallet, trolig på grunn av rådyrets ekspansjon. Rådyr var i Middelalderen vidt utbredt i Skandinavia, men gikk tilbake på 1400 tallet på grunn av jaktpress, beitekonkurranse fra sau og storfe og kaldere klima. Spesielt på 1700 tallet var klimaet kaldt (den lille istid). Rådyrene overlevde i et lite område i Skåne (Övedskloster). Derfra ekspanderte de nordover fra omkring 1850. Sannsynligvis var årsaken til dette at arten var fredet for jakt, og at ulven etterhvert forsvant fra Skandinavia.

I Norge ble jakt på rådyr åpnet i 1927, og rådyret ble jaktet i økende antall i Midt-Norge fra omkring 1950. Rådyret passerte Saltfjellet i 1960-årene, og nå finnes arten i Nord-Norge i mindre bestander i gunstige områder i fjordbotner og skogkledde daler (figur 3.12.5).

I Hedmark ble det årlig felt et stort antall gauper i forrige århundre. Arten var på nippet til å bli utryddet i første halvdel av 1900-tallet. Fra 1960 registrerte man så økende bestand i takt med rådyrets ekspansjon (figur 3.12.6).

Den sterke økningen i antall skutte gauper i Nord-Norge nord for Saltfjellet fra 1960-årene, må ses i sammenheng med rådyrets ekspansjon nordover (figur 3.12.7), men rådyr kan ikke alene

**Figur 3.12.4**

Gaupas utbredelse i Norge i 1996. Kartet er basert på offisiell jaktstatistikk og informasjon fra Miljøvernmyndighetene i fylkene. - Present distribution of the lynx in Norway. Based on hunting statistics and information from the Department of Environmental Affairs in the County Governors' offices.



Figur 3.12.5

Kart over Skandinavia med rådyrets ekspansjon etter 1850 inntegnet (Etter Cederlund og Liberg 1996) - Map of Scandinavia with the expansion of the roe deer since 1850 (After Cederlund and Liberg 1996).

være grunnlaget for den store bestandsøkningen i Nord-Norge fordi rådyrbestanden har begrenset størrelse, spesielt nord for Salten.

Det eneste fylket der jaktstatistikken for gaupe har holdt seg forholdsvis stabil siden 1845 er Nord-Trøndelag, selv om avskytingen var lavere i 1930-årene. Jaktstatistikken er noenlunde lik på slutten av 1800 tallet og på slutten av 1900 tallet (**figur 3.12.8**). Et minimumsanslag på bestandsstørrelsen for gaupe i Nord-Trøndelag er 120 dyr (Kvam 1996).

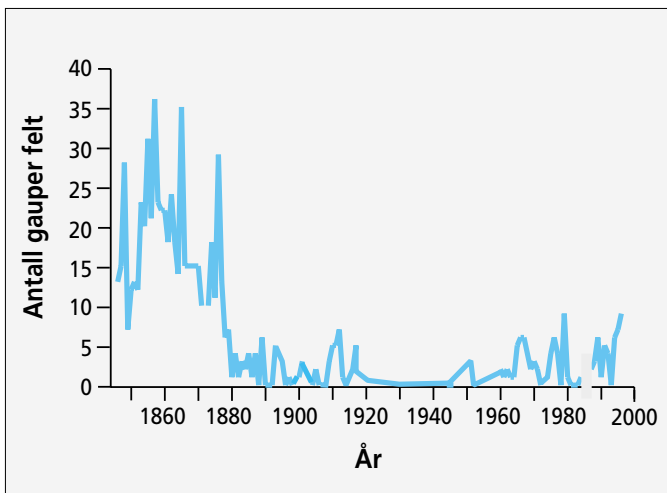
3.12.3.2 Var gaupebestanden i Sør-Norge på 1800 tallet basert på småvilt?

Rådyret fantes ikke i Norge på 1800 tallet, og bestandene av hjort og elg var små. Den tette gaupebestanden i Sør-Norge på 1800 tallet må derfor være basert på småvilt. Andre byttedyr i

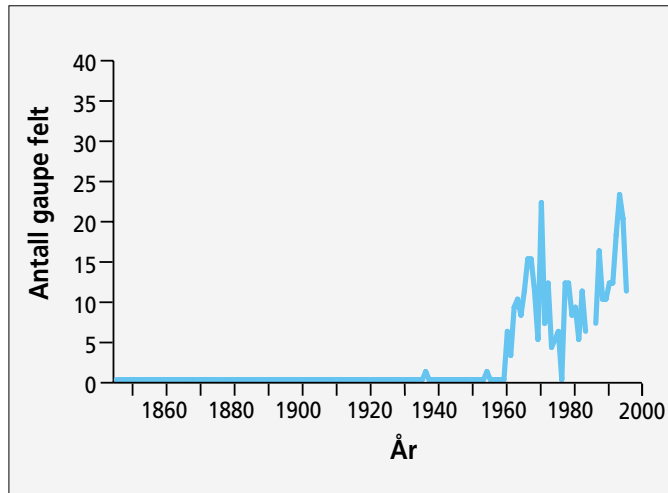
tilstrekkelig antall fantes ikke. Småviltbestandene varierer i antall med smånageryklus. Når småviltet gikk tilbake, og gaupa ikke hadde alternative byttedyr som monnet, gikk gaupebestanden også tilbake i takt med det høye jaktpresset som store skuddpremier forårsaket. Over hele landet foregikk gaupejakta året rundt. Den relativt stabile bestanden i Nord-Trøndelag må derfor ha en spesiell årsak. Det er ingen grunn til å anta at jegerne der var mindre flinke enn ellers i landet. Den spesielle årsaken ser til å ha vært tamrein som alternativt byttedyr. Tamreindrift er mest utbredt i Nord-Norge sørover til Nord-Trøndelag. I Sør-Norge er reindriften med noen få unntak å finne langs Svenskegrensen (**figur 3.12.9**).

3.12.3.3 Jaktuksess og byttedyrets størrelse

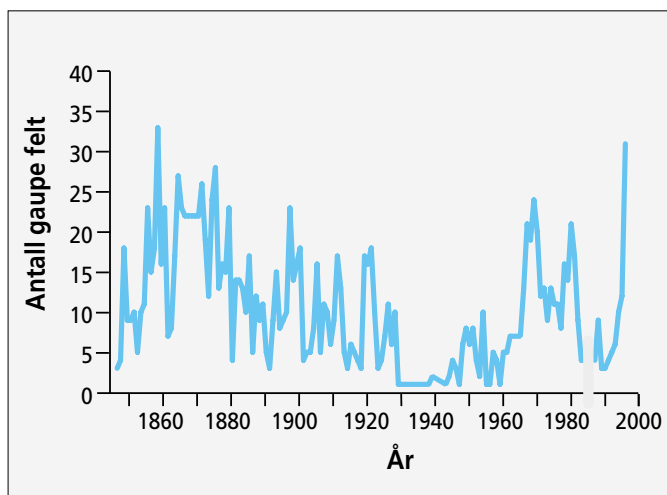
Bertil Haglund (1966), som studerte gaupe i Sverige på 1960-tallet fant at gaupas jaktuksess om vinteren har positiv sammenheng



Figur 3.12.6
 Jaktstatistikk for gaupe i Hedmark 1845-1997. Data for 1986 og 1987 mangler på grunn av manglende for disse årene fra viltnemndene til Statistisk sentralbyrå. - Hunting statistics for the European lynx in Hedmark county 1845-1997. Data from 1986 and 1987 are unavailable due to the lack of reports from the municipal game boards to the Central Bureau of Statistics.



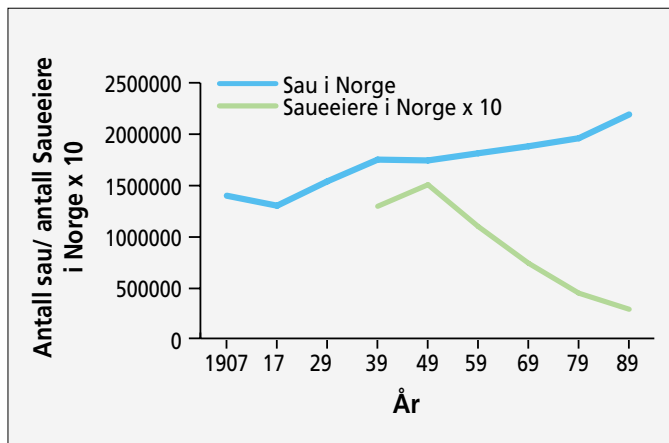
Figur 3.12.7
 Jaktstatistikk for gaupe i Nord- Norge (nord for Saltfjellet) 1845 -1997. Data for 1986 og 1987 mangler på grunn av manglende for disse årene fra viltnemndene til Statistisk sentralbyrå. - Hunting statistics for the European lynx in Northern Norway (Nordland county north of Saltfjellet, Troms and Finnmark counties) 1845-1997. Data from 1986 and 1987 are unavailable due to the lack of reports from the municipal game boards to the Central Bureau of Statistics.



Figur 3.12.8
 Jaktstatistikk for gaupe i Nord- Trøndelag 1845 -1997. Data for 1986 og 1987 mangler på grunn av manglende for disse årene fra viltnemndene til Statistisk sentralbyrå. - Hunting statistics for the European lynx in Nord-Trøndelag county 1845 -1997. Data from 1986 and 1987 are unavailable due to the lack of reports from the municipal game boards to the Central Bureau of Statistics.



Figur 3.12.9
 Kart over Norge. Områder med tamreindrift er markert. - Map of Norway with reindeer herding areas.



Figur 3.12.10

Utviklingen i saueholdet i Norge fra 1907 til 1994 basert på opplysninger fra Statistisk sentralbyrå. - Development of sheep farming in Norway 1907-1994 based on information from the Central bureau of statistics of Norway.

med byttedyrstørrelsen: Sporing av gaupe viste at gaupa klarte å ta tamrein ved 71% av de registrerte jaktforsøkene. Ved jaktforsøk på rådyr resulterte 65% i at bytte ble nedlagt, mens jaktsuksessen på skogsfugl var 29%. Dette tyder på at rein faktisk kan være hovedbyttedyr for gaupa under gitte forhold. Et hjortedyr betyr mat for flere dager for ei gaupe, mens en hare eller en skogsfugl vil være oppspist i ett måltid.

3.12.3.4 Økningen i saueholdet

Økningen i saueholdet er en ny faktor når det gjelder gaupebestanden. Mens de store rovdyrene bare forekom i små antall fra 1920 til 1960, økte saueholdet betraktelig i mange områder. Men den største endringen i saueholdet i vårt århundre er overgangen fra mange små saueflokker som ble gjetet intenst, til store saueflokker som i flere tiår ikke trengte gjeting siden rovdyrene var så godt som borte. Antall sau i Norge økte med 41% fra 1939 til 1994, mens antall saueiere sank med 79% i samme periode (**figur 3.12.10**).

I de fleste landsdeler går sauen på utmarksbeite hele sommeren uten daglig tilsyn (Stortingsmelding 35 96/97). De økende jerv- og gaupebestemmene skaper store problemer for saueierne, og gjør det uten tvil lettere for en del gaupemødre å livberge ungene over sommeren (Kvam et al. 1996; Negård et al. 1996; Nettet 1997).

3.12.4 Ikke sau, men tamrein er naturlig bytte for gaupe

Bjørneunger går sammen med mora i flere år før de blir selvstendige. De har god tid til å lære hva som er riktig bjørnemat. Det er stor sjanse for at bjørnunge lærer at sau er passelig mat hvis mora regelmessig tar sau. Gaupeunger går også lenge sammen med mora og lærer av henne. De holder sammen til langt ut på våren, nesten et år gamle. De lever bare av morsmelk de 2 første månedene, og slutter ikke å die før de er 5 måneder. Gaupeunger er ikke med mora på jakt før utpå høst-

ten, når beitesesongen for sau nesten er slutt, og de jakter ikke selv før nærmere november (Kvam 1997). De lærer derfor ikke at sau er naturlig mat for dem. Det må den enkelte unngaupa finne ut på egen hånd.

Når gaupeunger begynner å lære seg å jakte, er det hare, rådyr eller rein de trener mest på, avhengig av hvor i verden de vokser opp. I Nord-Trøndelag, der det er mye tamrein i områder med gaupe, vil det være naturlig at de trener på å ta rein, og senere oppfatte rein som et naturlig byttedyr. Dette er vel også forklaringen på at reindrifftsområdene i Nord-Trøndelag ble det området i landet der gaupa overlevde i relativt tette bestander i første del av 1900-tallet, da den norske gaupefamilien var i ferd med å dø ut (Olstad 1945).

3.12.5 Konklusjon

Gaupa finnes i levedyktige bestander i Norge i dag. Men som topp-predator kan tettheten aldri bli stor. De resultatene som er presentert om dødsårsaker hos tamrein i et gaupeområde (**Kap 3.5, 3.11**), viser at man står overfor store forvaltningsproblemer, som krever løsninger basert på best mulig kunnskap. Man kan uten tvil se på utviklingen i bestandene av rådyr og sau som hovedårsakene til dagens høye gaupebestand. Av gaupas potensielle byttedyrarter er det disse som har endret status i vårt århundre. Tamreinen har alltid vært tilgjengelig i noenlunde samme tetthet og utbredelse i gaupas tradisjonelle utbredelsesområde. I nedgangstiden i første del av 1900 tallet, var det trolig tamreinen som dannet basis for at gaupa overlevde i Norge. Gaupas ekspansjon nordover er også basert på tamrein, selv om det er rådyret som ser ut til å ha vært den direkte årsaken til gaupeekspansjonen nordover.

4

Det skandinaviske bjørneprosjektet

Det skandinaviske bjørneprosjektet begynte i 1984 i Norrbotten, Sverige. I 1985 startet også feltarbeid i et sørlig studieområde i Gävleborgs län. Arbeid har pågått i begge områder siden, med en utvidelse mot vest til Hedmark i 1987, da Norge kom med i prosjektet gjennom skandinavisk samarbeid.

Overlevelse, forplantning, spredning, og arealbruk har hele tiden vært de sentrale hovedmål for prosjektet. Innenfor instituttprogrammet har bjørneungers oppvekstvilkår og spredningsdynamikk vært hovedemne. Prosjektets langsiktighet har vært avgjørende for gjennomføringen, idet det har vært mulig å følge mødre, avkom og barnebarn over lang tid.

Det er et av de største telemetribaserte brunbjørneprosjekter i verden, både når det gjelder antall bjørner og antall år. Prosjektets resultater har hatt stor betydning for forvaltningen av bjørn i Sverige og Norge. Arbeidet blir videreført i NINAs instituttprogram "Bevaring av biologisk mangfold, fra gener til landskap" i perioden 1996–1999.



4.1

Bjørneungers oppvekstvilkår: Hvilke faktorer er viktige for overlevelse av årsunger?

J.E. Swenson, F. Sandegren, A. Bjärvall, P. Wabakken, R. Franzén og A. Söderberg

Voksne bjørner og hanner i særdeleshet dreper bjørnunger de ikke er i slekt med. Ungedødeligheten skyldes ikke at deres mødre er i dårlig kondisjon eller har lite mat. Høstingsmodeller må ta hensyn til de negative effektene for populasjonen av å felle voksne hannbjørner i tillegg til effekten av å felle voksne binner. Dette betyr at brunbjørnen er enda mer ømfintlig for jakt enn tradisjonelle modeller viser.

4.1.1 Innledning

Det er stor variasjon i overlevelse av årsunger mellom stammer av både brunbjørn og svartbjørn i Nord-Amerika (Garshelis 1994; McLellan 1994). Betydning av årsungenes overlevelse for stammens vekst viser også variasjon bestander imellom (LeCount 1982; Eberhardt et al. 1994). Uansett hvilken betydning denne overlevelse har for en bestands dynamikk, er det viktig å dokumentere dødelighetens omfang og årsaker (Promislow & Harvey 1991) for eventuelt å påvise tetthetsavhengige forhold som regulerer bestandsstørrelsen (sammenfatning i Taylor 1994).

Det er tre hovedhypoteser om faktorer som påvirker overlevelse av årsunger i bjørnestammer: (1) dårlig overlevelse blant årsunger fordi deres mødre er i dårlig kondisjon eller har lite å ete (Lindsey et al. 1983; Rogers 1987; Stringham 1983), (2) bevisst oppgivelse av kull med én unge som en reproduktiv strategi for å øke egen livstidsreproduksjon (Tait 1980); dette er en form for ungedrap (indirekte infanticid) (Hrady & Hausfater 1984), og (3) seksuelt selektert ungedrap (direkte infanticid) der voksne bjørner, først og fremst hanner, dreper unger som de ikke er i slekt med (Bunnell & Tait 1981; Hrady & Hausfater 1984; LeCount 1987; Rogers 1987; Taylor 1994; Wielgus & Bunnell 1994b).

Fødetilgangen påvirker vekst, alder ved første reproduksjon, kullstørrelse, og tiden mellom hvert kull hos bjørn (Bunnell & Tait 1981; Stringham 1990a, 1990b; Schwartz & Franzmann 1991). Lindsey et al. (1983) forklarte høy ungeproduksjon og -overlevelse med gode næringsforhold hos svartbjørn i Pennsylvania, i et område med mange store hannbjørner. Overlevelse hos årsunger av svartbjørn er også av andre satt i positiv sammenheng med god fødetilgang innen (Rogers 1987) og mellom områder (Schwartz & Franzmann 1991), men i et område er et negativt forhold også påvist (Elowe & Dodge 1989).

Tait (1980) har gjennom modellering vist at det kan være lønnsomt for binner å forlate én unge, hvis hun har god sjanse til å kunne produsere to eller tre unger året etter. Hvis det er sannsynlig at hun kan bare produsere én eller ingen unge neste år, er det ulønnsomt å forlate ungen. Forlatelse av enslige unger er mest lønnsomt om hun har høy overlevelsessannsynlighet, unger

i stammen har en høy overlevelsessannsynlighet, og kullstørrelse er stor. En forutsetning i modellen er at det ikke er sammenheng mellom hvor mange unger forskjellige binner produserer. Tait's (1980) modell er ikke tidligere testet.

Bjørn av begge kjønn kan dra fordeler av å drepe andre bjørner. De kan spise den drepte og fjerne en konkurrent til seg selv og avkommet. Men, dreping av en annen bjørn innebærer fare for skade, slik at det burde vanligvis være store bjørner som forsøker å drepe mindre bjørner (Rogers 1987). Det kan også lønne seg for hanner å drepe ungene til binner som de ikke pare seg med året før, fordi binner blir raskt brunstige igjen, hannen kan få muligheten til å pare seg med henne (Stringham 1980; Packer & Pusey 1984). Dette kalles for seksuelt selekterte ungedrap (Hardy & Hausfater 1984). Bunnell & Tait (1981) har hevdet at drap av unge bjørner kan være en viktig faktor i bjørnestammens dynamikk, og en litteraturstudie har vist at alle brunbjørner av kjent kjønn og alder som drepte andre brunbjørner (N=27) var voksne, og 78% var hanner. Ofrene (N=57) var ofte årsunger (44%), men flere var voksne binner (18%) (McLellan 1994).



Foto: Petter Wabakken

LeCount (1987) dokumenterte 58% overlevelse blant svartbjørn-årsunger i Arizona og at 50% av dødligheten var forårsaket av andre bjørner. Clark (1991) fant lavere overlevelse blant svartbjørnårsunger i et område med høy andel voksne hanner enn i et område med færre hannbjørner, og Miller (1994) foreslo at overlevelsen hos svartbjørnårsunger var lavere i ett område enn et annet på grunn av høyere andel drap utført av andre bjørner (intraspesifikk predasjon). Videre fant Wielgus & Bunnell (1994a) større forekomst av unge brunbjørnhanner etter at flere store, voksne hannbjørner var skutt, og antok at infanticid var en viktig årsak at ungeproduksjonen var lav. Det er dessuten dokumentert at kjønnsmodne binner unngår steder som brukes av hannbjørner, antakelig fordi disse kan være farlige for årsungene (Wielgus & Bunnell 1995).

Den beste analysen av årsungeoverlevelse hos brunbjørn er fra Yellowstone nasjonalpark, der bjørnene tidligere samlet seg på søppelplasser. Både Stringham (1980) og McCullough (1981) fant at ungeoverlevelsen sank med økende antall voksne hannbjørner. Flere hanner kan imidlertid ha kommet til søppelplassene i år med lav tilgang på naturlig føde, som også kan ha påvirket ungeoverlevelsen uavhengig av antall hannbjørner (Stringham 1983). Få tilfeller av infanticid var dessuten dokumentert i nasjonalparken (Craighead et al. 1995a). I flere andre studier av brunbjørn har andelen av voksne hannbjørner vært negativt korrelert med fødetilgangen, og det har vært umulig å skille mellom ungedrepende hannbjørner og næring som årsaker til variasjoner i ungeoverlevelsen (Stringham 1983). Det er ukjent om eventuelle ungedrepende hannbjørner er unge, innvandrende bjørner eller gamle hannbjørner (Miller 1990a), men hypotesen om seksuelt selektert ungedrap forutsetter at det er innvandrende bjørner som dreper unger (Welgus & Bunnell 1994b).

Det er således uklart hva som er årsaken til variasjon i årsungeoverlevelse hos bjørn, ikke minst fordi det er vanskelig å dokumentere dødsårsaken hos unge rovdyr (Packer & Pusey 1984). Vi har tidligere rapportert at ungeoverlevelsen hos brunbjørn i Skandinavia er lavere i syd enn i nord (Swenson et al. 1994). Vi vil her teste de tre hypotesene beskrevet ovenfor.

Tilgang til næring: Vi kan ikke sammenligne næringstilgangen mellom områdene direkte, bortsett fra observasjoner av at bjørner i nord har en større tilgang på hjorteviltkadavre. (Swenson et al. upubl.). Vi har derfor brukt vekt av voksne binner og ettåringer, alder ved første reproduksjon, og kullstørrelse som faktorer som viser positiv sammenheng med næringstilgangen (Bunnell & Tait 1981; Stringham 1990a, b; Garshelis 1994; McLellan 1994).

Forlating av årsunger: (1) Dødligheten skal være større for unger i kull med én unge enn i større kull. (2) Tap av kull med én unge bør forekomme hyppigst i området der det er: (a) høyere overlevelse av voksne binner, (b) høyere overlevelse av årsunger i kull større enn én, og (c) kullstørrelsen (medregnet kull med 0 unger) er større (Tait 1980).

Seksuelt selekterte ungedrap: (1) Unger bør oftest forsvinne i brunsttida (Hrdy & Hausfater 1984). (2) Overlevelsen bør være

lavere etter at voksne hanner dør og unge hanner uten arve-messig tilknytning til lokale unger (Rogers 1987, Welgus & Bunnell 1994b) kommer til.

4.1.2 Materiale og metoder

Studieområdene, beskrevet i Swenson et al. (1994), var det nordlige Kvikkjokk-Sarek nasjonalpark området i Norrbottens län. Det sydlige området strekte seg over nordlig Kopparbergs län, sydlig Jämtlands län, vestlig Gävleborgs län og østlig Hedmark fylke. Studieperioden var 1984-vår 1996 i nord og 1985-vår 1996 i syd.

I begge områdene fulgte vi radiomerkte binner med årsunger hvert år siden 1988, for å dokumentere deres forplantninger. Binnene ble radiomerket før de gikk i hiet om høsten og kullstørrelse ble dokumentert så snart som mulig etter at ungene forlot hiet med mora om våren. For binner som var 5 år eller eldre og ikke hadde ett- eller toåringer med seg i hiet, fikk kullet verdien '0', som anbefalt av Tait (1980). Overlevelse av årsunger ble dokumentert ved tellinger like etter familien forlot hiet på våren, like før de gikk i hiet om høsten, og når de kom ut neste vår. Vi talte årsunger i slutten av juni for å vite om de forsvant i brunsttida (mai-juni) eller senere. Vi dokumenterte drap av radiomerkte ettåringer forvoldt av andre bjørner. Overlevelse ble regnet fra utgang fra hiet et år til utgang neste år etter metoden beskrevet av Pollock et al. (1989). I noen tilfeller forsvant radiomerkete binner uten at senderen hadde vist tegn til problem, under mistenkelige forhold. Vi antok at disse binnene var felt ulovlig.

Kroppsvektene er fra bjørner skutt i Sverige om høsten mellom 1981-94. Totalvekten ble beregnet ifølge Swenson et al. (1995), hvis bare andre vekter enn totalvekt forelå. Vekter fra bjørner skutt i Norge var ikke inkludert fordi de som oftest var skutt om sommeren i forbindelse med skader på sau. Alder ble bestemt fra antall årsringer i roten til tann PM₁ eller PM¹ (Stoneberg & Jonkel 1966) av Matson, Inc., Milltown, Montana, USA. Voksne bjørner er 5 år eller eldre. Vi dokumenterte år da voksne hannbjørner ble drept i området der vi har fulgt radiomerkte binner med årsunger fra den obligatoriske kontrollen av skutte bjørn (sør), og ett tilfelle av antatt ulovlig felling av en radiomerket voksen hannbjørn (nord).

4.1.3 Resultater

4.1.3.1 Overlevelse

Overlevelse av årsunger i alle kull var høyere i nord (0,980) enn i sør (0,716). I det sydlige området var overlevelsen lavere hos årsunger født av førstegangsfødende binner (0,333) enn de født til andre binner (0,793), mens dette ikke var tilfellet i nord. Førstegangsfødende i sør var 4 og 5 år gamle; i nord var de 5 og 6 år gamle.

Analysen omfatter bare unger som hadde forlatt hiet med mora. Vi har dokumentert følgende tilfeller der mora forlot unger i eller ved hiet: Ei 8-årig binne i nord gikk fra 2 levende unger, ei 7-årig binne med 3 levende unger i sør gikk fra en død

unge i hiet, ei 4-årig førstegangsfødende binne i sør fødte to unger, men én ble funnet død av underernæring ved hiet, og ei 8-årig binne som overvintret med sin ett-åring i sør fødte en unge som døde om vinteren. Alle binnene i sør som mistet unger i eller ved hiet hadde byttet hi eller gått fra og kommet tilbake til hiet i løpet av vinteren.

4.1.3.2 Næring

Prediksjonene om bjørningene døde av underernæring ga et blandet, men for det meste negativt resultat (**tabell 4.1.1**). Ettårige binner og hannbjørner skutt på høsten var tyngre i nord enn i sør. Men, det var ingen signifikant forskjell mellom områdene i voksne binneres vekt, intervall mellom framgangsrike kull eller i kullstørrelse, mens alder ved første fødsel var lavere i sør enn i nord. Som nevnt tidligere, var overlevelsen til årsunger født av førstegangsfødende binner lavere enn for de som ble født av andre binner i det sydlige området. Men, førstegangsfødendes kullstørrelse var ikke mindre (2,4) enn hos kull til andre binner i sør (2,4).

4.1.3.3 Forlating av unger

Årsungene forsvant fra alle de 4 kullene med én årsunge i det sydlige område. Dette ga lavere overlevelse enn for unger i større kull (0,757). Alle enslige årsunger overlevde i det nordlige området, og overlevelsen var ikke statistisk forskjellig fra hva vi fant for unger i større kull (0,978). Ingen av de andre prediksjoner stemte (**tabell 4.1.1**). Det var ingen statistisk forskjell mellom områder i overlevelse av binner, eller i kullstørrelse av årsunger,

med eller uten kull med ingen årsunger. Det var en stor forskjell i overlevelse av årsunger i kull med flere enn én unge, men overlevelsen var høyere i nord enn i sør, det motsatt av modellens prediksjon. Våre data viste videre at en viktig forutsetning for modellen var feil. Det var sammenheng mellom antall unger produsert i et kull og antallet som ble produsert i det foregående kullet (**tabell 4.1.2**, $r_s=0,422$).

4.1.3.4 Seksuelt selekterte ungedrap

Vi kjente til tidspunktet da 20 årsunger forsvant; 75% av disse ble borte i brunsttida (mai-juni). Brunsttida utgjør en tredjedel av tida binner med unger er ute av hiet (mai-oktober). Ungene forsvant signifikant oftere i brunsttida enn tidas lengde skulle tilsi.

Mellom 1985-1995 ble voksne hannbjørner (5+ år) skutt lovlig om høsten i det sørlige området i følgende år: én i 1989, én i 1990, to i 1991, og én i 1992. En ble drept i trafikken på våren i 1996, hvilket tilsvarer en felling i 1995. I nord har vi to mistenkte ulovlige fellinger, begge i 1988. Overlevelse av årsunger var signifikant lavere i sør våren etter at en voksen hannbjørn ble skutt, men forskjellen var mye større og mer signifikant 1,5 år etterpå (**tabell 4.1.3**). I nord var materialet relativt lite, men der var det også en signifikant lavere overlevelse 1,5 år etter voksne hannbjørner forsvant fra området. Vi har bare dokumentert bjørnedrept ettåringer i det sydlige området. Når vi ser på bjørndrap som eneste dødsårsak, var overlevelsen også hos ettåringene signifikant lavere 1,5 år etter en voksen bjørn ble skutt (**tabell 4.1.3**). Det var ingen signifikante forskjeller i overlevelse

Tabell 4.1.1 Parametrene anvendt som prediksjoner om næring og overlatelse som forklaring på hvorfor det er forskjell i årsunge-overlevelse hos brunbjørn mellom det sydlige og nordlige studieområdene. - Parameters used as predicitions from the nutrition and abandonment hypotheses to explain the difference in brown bear cub-of-the-year survival between the southern and northern study areas.

Hypotese	Parameter	Område		Statistikk test	P	Som forventet?
		Sør	Nord			
Næring	Vekt - voksne binner	122 kg (N=12)	132 kg (N=14)	t=1,00	0,17	Nei
	Vekt - ettårige binner	56 kg (N=5)	72 kg (N=4)	t=2,04	0,04	Ja
	Vekt - ettårige hannbjørner	56 kg (N=8)	72 kg (N=13)	t=1,77	0,046	Ja
	Alder ved første fødsel (år)	4,4 (N=10)	5,3 (N=7)	t=3,56	0,003 ^a	Nei
	Kullinterval (år) ^b	2,3 (N=9)	2,8 (N=5)	t=1,60	0,14 ^a	Nei
" + Overlatelse	Kullstørrelse (med 0)	1,9 (N=38)	2,1 (N=25)	t=0,54	0,59 ^a	Nei
	Kullstørrelse (uten 0)	2,4 (N=31)	2,4 (N=22)	t=0,04	0,97 ^a	Nei
Overlatelse	Voksen binne overlevelse	0,967 (N=18)	0,923 (N=15)	log-rank=0,93	0,34	Nei
	Årsungeoverlevelse (kull >1)	0,757 (N=70)	0,979 (N=47)	log-rank =10,36	0,001 ^a	Nei

^aTohalet P er angitt når resultat går i motsatt retning av forventningen.

^bIntervall mellom kull som overlevde første leveåret, N er antall binner.

2,5 år etter en voksen hannbjørn ble fjernet fra området i noen av sammenligningene.

En sammenligning av overlevelse hos årsunger til førstegangsfødende og andre binner i forhold til hvor lang tid det var siden en voksen hannbjørn ble skutt, viste at førstegangsfødende binner mistet flere årsunger både 0,5 og 1,5 år etter, men forskjellen var størst etter 1,5 år (**tabell 4.1.4**). Ingen signifikant forskjell ble funnet etter 2,5 år. Vi fulgte ingen førstegangsfødende binner i nord 0,5, 1,5 eller 2,5 år etter en voksen hannbjørn ble skutt, og kunne derfor ikke utføre denne testen i nord.

Kjønnsfordeling hos ettåringer som vi har merket på våren i dette studie var 53% binner både i nord og sør, selv om ungeoverlevelsen var signifikant høyere i nord. De kombinerte dataene var ikke signifikant forskjellig fra en lik kjønnsfordeling (1:1). Dette tyder på at dødeligheten til årsunger var lik for begge kjønn. Det samme gjaldt for ettåringer drept av bjørn; overlevelsen var 0,952 for hannbjørner og 0,857 for binner, hvilket ikke var statistisk forskjellig.

4.1.4 Diskusjon

Våre resultater ga et blandet, men mest negativt svar til næringshypotesen. Det var raskere vekst og bedre kondisjon blant ungebjørner i nord. Den bedre kondisjonen kan ha gitt høyere overlevelse. Dessuten fant vi én unge, av et kull på to, som var underernært ved hiet i sør. Den andre ungen døde senere. Indirekte mål på kondisjon hos voksne binner, basert på kroppsvekt og reproduksjonsparametre, viste derimot ingen tegn til dårligere

Tabell 4.1.2 Antall årsunger i to påfølgende kull hos brunbjørn i Sverige. - Number of cubs-of-the-year in subsequent litters of brown bears in Sweden.

Antall unger i kull nr 1	Antall unger i kull nr 2			
	1	2	3	4
1	1	3		
2	2	7	2	1
3	1	1	6	1
4		1		

kondisjon i sør. Selv om førstegangsfødende binner i sør hadde større tap av årsunger, hadde de ikke lavere kullstørrelse enn andre binner. Alt tatt i betraktning, kan næringshypotesen ikke aksepteres som en forklaring på forskjellen i ungeoverlevelse mellom nord og sør.

Våre resultater støttet heller ikke Tait's (1980) modell om forlating av enslige unger som en reproduktiv taktikk. Selv om vi observerte signifikant høyere tap av årsunger i kull med én unge i sør, stemte ingen av de andre parametrene med modellens prediksjoner. Dette tyder på at forlating av unger i små kull ikke var grunnen til høyere tap blant årsunger i sør. Våre data viste også at antall unger produsert i et kull og det påfølgende kull var korrelert, i motsetning til modellens forutsetning. Dette er en viktig forutsetning fordi Tait (1980) fant at binner kunne tjene på å forlate én unge hvis sannsynligheten var høy for at hun kunne få større kull neste år. Hvis kullstørrelse for hver binne er relativt konstant, faller forlating som en lønnsom reproduktiv taktikk.

Tabell 4.1.3 Overlevelse av brunbjørn-årsunger og ettåringer i forhold til om en voksen hannbjørn var skutt i område 0,5, 1,5 eller 2,5 år tidligere. - Survival of brown bear cubs of the year and yearlings in relation to whether an adult male was shot in the area with time lags of 0.5, 1.5 and 2.5 years.

Tid siden en voksen hannbjørn ble felt	Overlevelse (SE, N) og område		
	Årsunger - sør	Årsunger - nord	Bjørnedrepte ettåringer - sør
0,5 år			
Felt	0,610 (0,076, 41)	1,000 (-, 4)	0,952 (0,046, 21)
Ikke felt	0,848 (0,062, 33)	0,978 (0,022, 46)	0,857 (0,076, 22)
log-rang test	5,40	0,09	1,14
P	0,01	0,77	0,28
1,5 år			
Felt	0,580 (0,070, 50)	0,800 (0,179, 5)	0,840 (0,073, 25)
Ikke felt	1,000 (-, 24)	1,000 (-, 45)	1,000 (-, 18)
log-rang test	13,36	9,00	2,90
P	0,0001	0,003	0,04
2,5 år			
Felt	0,723 (0,065, 47)	1,000 (-, 5)	0,871 (0,060, 31)
Ikke felt	0,704 (0,088, 27)	0,978 (0,022, 45)	1,000 (-, 11)
log-rang test	0,03	0,11	1,50
P	0,86	0,74	0,11

Tabell 4.1.4 Overlevelse hos brunbjørnårsunger til førstefødende og andre binner i det sydlige studieområdet i forhold til om en voksen hannbjørn ble felt der 0,5, 1,5 og 2,5 år tidligere. - Survival of brown bear cubs-of-the-year born to first-time mothers and other mothers in relation to whether an adult male was shot in the area 0.5, 1.5 and 2.5 years previously.

År siden hannbjørn ble felt	Overlevelse av årsunger (SE, N)		Statistikk	
	Førstefødende	Andre binner	log rang	P
0,5	0,250 (0,153, 8)	0,697 (0,080, 33)	5,96	0,014
1,5	0,200 (0,126, 10)	0,675 (0,074, 40)	6,84	0,002
2,5	0,500 (0,250, 4)	0,744 (0,066, 43)	0,73	0,392

Resultatene ga støtte til ungedrøphypotesen, selv om vi ikke har direkte observasjon på dette. Men, vi påviste drap av ettåringer av andre bjørner og mønsteret var det samme som hos årsunger. Som hypotesen forutsier, døde årsunger oftere i brunstida, når hannbjørner eventuelt kan pare seg med binner etter at ungene er borte. Det samme er funnet i andre bjørnstudier (LeCount 1982; Elowe & Dodge 1989). Men, ungene var også yngre da, og mer utsatt for flere dødsårsaker.

Resultatene for årsunger i begge områdene og bjørnedrepte ettåringer i sør var entydige: ungeoverlevelsen gikk dramatisk ned 1,5 år etter at en voksen hannbjørn var skutt i området. Ettåringer i sør var kanskje mer utsatt for predasjon enn de fra nord fordi 97% ble atskilt fra moren om våren som ettåringer, mens bare 39% separerte som ettåringer i nord. At førstegangs fødende binner hadde større tap av årsunger enn andre binner etter at en voksen hannbjørn ble skutt, forsterker vår mistanke om at det var hannbjørner som drepte ungene. Det er rimelig å tro at unge og uerfarne binner er dårligere til å forsvare sine unger. Også Blanchard & Knight (1991) observerte at førstegangs fødende binner hadde større ungetap. Flere forskere har dessuten funnet at binner, spesielt binner med unger, unngår områder som hannbjørner bruker ofte (Pearson 1975; Mattson et al. 1987; Blanchard & Knight 1991; Wielgus & Bunnell 1994a, 1995).

Hypotesen om seksuelt selektert infanticid forutsetter at det er innvandrende, unge hannbjørner som oftest drepte årsungene (LeCount 1987, Wielgus & Bunnell 1994b). Vi tolker våre resultater slik at det tar ca. 1,5 år før en innvandrende hannbjørn har etablert seg. Da dreper han årsungene og ettåringene som han ikke kan være far til. Den nye stabile sosiale organisasjonen er ikke etablert og merkbar i ungeoverlevelsen før om lag 2,5 år etter at hannbjørnen ble skutt. I seksuelt selektert ungedrap, er hanner vanligvis konservative og unngår å drepe unger som de kan ha vært faren til, dvs. unger til hunner som de har pare seg med (Hrdy & Hausfater 1984). Binner parer seg ofte med flere hannbjørner (Craighead et al. 1995b, egne obs.). For hunner å pare seg med eldre hanner i sitt hjemmeområde kan således redusere sannsynligheten for ungedrap. Dette forutsetter stabile forhold i stammen.

Jaktens indirekte innflytelse på ungeoverlevelse hos bjørn er omstridt (Miller 1990a). Høyt jakttrykk fører ofte til økt dødelighet blant eldre hannbjørner (Miller 1990b), hvilket kan lede til

en høyere innvandring av unge hannbjørner (Young & Ruff 1982). Denne endring kan føre til økt ungedødelighet, selv om dokumentasjonen i litteraturen ikke er entydig (Stringham 1980; LeCount 1982, 1987; Miller 1990a; Wielgus & Bunnell 1994b). Miller (1990a) fant konstant ungeoverlevelse på ca. 69% med økende jakttrykk og minskende andel hannbjørner i Alaska. Andre har hevdet at jakt på voksne hannbjørner kan virke kompensatorisk, og øke ungeoverlevelse (McCullough 1981, 1986; Stringham 1983; McLellan 1989; Clark 1991). Våre data viste at tap på 1-2 voksne hannbjørner var nok til å redusere overlevelsen av årsunger og ettåringer dramatisk. Dette tyder på at det er selve utskiftingen av voksne hannbjørner som er viktig, og ikke nødvendigvis andelen som er tapt. Det har ingen mening å sammenligne andel eller antall voksne bjørn i en stamme med ungeoverlevelse, som Stringham (1980, 1983), McCullough (1981) og Clark (1991) har gjort.

En minskning av overlevelse fra 1.000 til 0.580 for årsunger og 1.000 til 0.840 for ettåringer av begge kjønn etter en voksen hannbjørn er skutt har dramatiske konsekvenser for populasjonen. I vårt sydlige område var det mulig å beregne «kostnaden» for stammen av å felle en voksen hannbjørn. Vi har estimert at ca 21 binner på 3 år eller mer fantes på et område på 4100 km² i sør (Swenson et al. 1995). Hvis vi går ut ifra at disse produserer i gjennomsnitt 1,00 unge pr år, blir det ca. 21 årsunger og 20,4 ettåringer (overlevelse når dødelighet forårsaket av bjørn ikke var med var 0,973. Etter én voksen hannbjørn er skutt, døde 8,8 årsunger og 3,3 ettåringer, eller 12,1 unge bjørner. Med en lik kjønnsfordeling blant døde unger, betyr dette at å skyte en voksen hannbjørn i det sydlige området førte til at ca. 6 unge binner ble drept, hvilket en gjennomsnittlig binne bruker 12 år på å produsere. Vi har også kalkulert populasjonstilveksten med disse to overlevelsesseratene og andre reproduksjons- og overlevelsesserater for bjørn i det sydlige området. Tilveksten avtok fra 1,204 til 1,120, dvs nesten en halvering av tilveksten. Våre resultater støtter Wielgus & Bunnells (1994b) konklusjon om at felling av voksne hannbjørner kan virke negativt for ungeoverlevelse og bidra til populasjonsreduksjon i en liten, perifær stamme. Tidligere populasjonsmodeller har vist at en brunbjørnестamme er ømfintlig for felling av voksne binner (Miller 1990b; Knight & Eberhardt 1985). Våre data viser at slike modeller i tillegg må ta hensyn til de negative effektene for populasjonen som felling av voksne hannbjørner har. Dette betyr at brunbjørnen er enda mer følsom for jakt enn tradisjonelle modeller viser.

4.2

Bjørningers spredningsdynamikk

J.E. Swenson, F. Sandegren, P. Wabakken, A. Bjärvall,
A. Söderberg, R. Franzén og P. Segerström.

Unge binner i Nord-Sverige (nord) vandret over større områder enn binner i Mellom-Sverige (sør). Hos begge gruppene utvandret dyrene over en lang periode fram til en alder på ca. 4 år. Ni radiomerkete binner ble fulgt fra fødsel til de selv fødte unger. Tre av disse etablerte hjemmeområder som ikke overlappet med moras, 0,3 til 48 km fra moras område. Hanner viste samme mønster i nord og sør; de utvandret gradvis til etablering ved 5 eller 6 års alder. Alder ved etablering hos hannbjørner er bare kjent for to individer. Binner utvandret lengre i Skandinavia enn i Alaska.

4.2.1 Innledning

Den skandinaviske bjørnestammen er i sterk vekst og øker både i antall og utbredelse fra fire reproduksjonsområder, som sannsynligvis er reststammer der bjørn overlevde det store utryddelsesforsøket i forrige århundre (Swenson et al. 1995). Denne økning er problematisk fordi folk i områder der bjørn er i ferd med å etablere seg i ikke er vant til å leve med bjørn (Swenson et al. i trykk). Problemet er størst når det gjelder sauedrift, fordi sauetapet øker raskt med økende antall bjørn (Sagør et al. 1995). Det er derfor viktig for forvaltningsmyndighetene å vite hvordan etableringer foregår for å kunne forebygge negative virkninger av at bjørn etablerer seg.

Mekanismen bak reetablering er spredning. Å forstå spredningsdynamikken er nyttig både for forvaltning og forskning. Dette er en meget viktig økologisk prosess i en arts økologi som påvirker utbredelse, tallrikhet, tetthetsfordeling, genetisk struktur, sosial organisasjon, parringsystem, og populasjonsdynamikk (Stenseth & Lidicker 1992; Chepko-Sade & Halpin 1987; Johnson og Gaines 1990). Det finnes teoretiske modelleringsstudier av spredning, men ingen empiriske tester av modellene, og lite er gjort for å undersøke om spredning er adaptiv (Johnson & Gaines 1990). Spredningsprosessen varierer mellom arter, hvilket framkommer ved sammenligninger av arters og populasjoners ekspansjonsfronter (Lubina og Levin 1988, Helle og Kauhala 1991, Hartman 1995).

Vi vet lite om spredning hos bjørner, og mekanismene ved bjørner reetablerer seg i tidligere bebodde områder er ukjent. En viktig årsak til dette er at det er få steder i verden hvor en bjørnestamme øker i antall og utbredelse (Servheen 1990). McLellan (1994) konkluderte i en litteratursammenstilling om brunbjørn, at nesten ingen ting er publisert om spredning, men resultatene av et godt studium blir snart publisert (Reynolds i trykk). Spredning hos svartbjørn er bedre kjent (Alt 1978; Rogers 1987; Schwartz & Franzmann 1992). Hos bjørner generelt etablerer unge binner

seg nesten alltid i eller like ved moras hjemmeområde, mens hannbjørner nesten alltid utvandrer, vanligvis veldig langt (Alt 1978; Rogers 1987; Blanchard & Knight 1991; Schwartz & Franzmann 1992 & Reynolds i trykk). Flere forskere har derfor advart mot å overbeskatte binner, fordi det tar så lang tid for binner å vandre inn og etablere seg i et område (Beecham 1980; Schwartz & Franzmann 1992; Reynolds i trykk). Disse studiene er utført i områder med sammenhengende utbredelse av brun- eller svartbjørner. Spredning i en økende stamme som etablerer seg er ikke studert tidligere.

Årsaken til at det finnes så lite data om spredning hos brunbjørn, er at studiene er kostbare og tidkrevende, og det er vanskelig å



Foto: Jon Swenson

få finansiering for slike prosjekt (Reynolds i trykk). Selv om Det skandinaviske bjørneprosjekt har pågått siden 1985, er det bare i de siste par årene vi har begynt å dokumentere etablering av bjørner som vi har fulgt siden fødselen. Siden prosjektet er planlagt å fortsette ut 1999, er denne rapport er underveisrapport om hittil oppnådde resultater. Målet er ikke bare å dokumentere spredning hos binner og hannbjørner av kjent opprinnelse, men også å analysere resultatene ut fra et livshistorieperspektiv: hvem utvandrer (i forhold til alder ved separasjon fra mora, vektutvikling, kvaliteten av moras leveområde, bestandstetthet, avstand til ledig habitat) og om spredning er adaptiv (forplantningsframgang, overlevelse og vektutvikling hos de som utvandrer i forhold til de som ikke gjør det).

4.2.2 Område og metoder

4.2.2.1 Området

Undersøkelsen ble foretatt i to områder: (1) Et nordlige i Kvikkjokk-Sarek nasjonalpark i Norrbottens län. (2) Et sydlige over nordlig Kopparbergs län, sydlig Jämtlands län, vestlig Gävleborgs län og østlig Hedmark fylke (Swenson et al. 1994). Studieperioden var 1984-1995 i nord og 1985-1995 i sør.

4.2.2.2 Metoder

Voksne binner, som ble fanget ved å bedøve dem fra helikopter, ble merket med radiosendere. Bjørnene ble peilet ukentlig. Vi undersøkte når og hvor binnene fikk unger. Binnene ble ikke bedøvet mens de hadde årsunger, men vi bedøvet hele familien etter de kom ut av hiet da ungene var ett år gamle. De fikk radiosendere og ble bedøvet hver vår til 5-års alderen for å bytte sendere og veie og måle dem. Etter 5 år ble ikke senderen byttet så ofte, ettersom voksen størrelse var blitt nådd.

Vi fulgte utvandringen av ungbjørner fra hjemmeområdene. Her har vi beskrevet utvandringen ved: (1) Sammenligning av størrelsen av kumulative leveområder, dvs. bjørnens arealbruk gjennom hele livet. (2) Måling av avstanden fra hiet der binnene ble født til hiet der hun selv fødte unger og om dette hi og hennes hjemmeområde da overlappet moras hjemmeområde.

4.2.3 Resultater

4.2.3.1 Økning i kumulativt leveområder med økende alder

Antall radiomerkede bjørn som ble fulgt fra fødselen avtok raskt med økende alder, 70 ble fulgt som årsunger, 47 som ettåring, 29 som toåring, 19 som treåring, 14 som fireåring, 8 som femåring og 6 som seksåring (**tabell 4.2.1**). Nedgang skyldes delvis tap av sendere og dødelighet, delvis at bjørnene fremdeles er unge, og arbeidet langt fra avsluttet.

Varianseanalyse av kumulative leveområder viste signifikant områdeseffekt hos binner, men ikke hos hanner. Det var signifikant alderseffekt hos begge kjønn. Dette var ventet fordi ungene utvandret. På grunn av områdeseffekten hos binner, har vi sett på økning av det kumulative leveområde med økende alder hos alle hannbjørner samlet, og hos binner i hvert område for seg.

I nord hadde binnene jevn økning i sine leveområder til 4 års alder (1 500 km²), men det var bare signifikant forskjell på områdenes størrelse mellom 0-1, 1-2 og 2-3 år. Vi har fremdeles lite data, hvilket forklarer manglende signifikans hos binner mellom 3 og 4 år (**figur 4.2.1**). Avflatingen ved 4 år skyldes i hovedsak én bjørn som vi fulgte i lang tid.

Binnene i sør viste et lignende mønster, med økende leveområder til 4 års alder (**figur 4.2.1**). Forskjellen var signifikant mellom 0-1, 1-2 og 3-4 år. Platået fra 4 år og etter var ikke så klart som i nord.

Økning i kumulative leveområder hos hanner var mye større enn hos hunner (**figur 4.2.2**). Hos hannene økte kumulativt leveområde fra 0 til 3 år; alle forskjeller var signifikante. Selv om økningen fra 4 og 5 år var stor, er ikke forskjellen statistisk signifikant. Kumulative leveområder for 5- og 6-åringe hannbjørner var basert på to bjørner, kullsøsken. Den ene etablerte seg sannsynligvis som 5-åring med et kumulativt leveområde

Tabell 4.2.1 Kumulative leveområder hos brunbjørn som ble fulgt siden fødsel i to studieområder i Skandinavia til og med 1995. - Cumulative home ranges of brown bears followed since birth in two study areas in Scandinavia, results including 1995.

Studie område	Kjønn	Alder	Kumulative leveområdets størrelse i km ²		
			Gjennomsnitt	SD	N
Nord	Hannbjørn	0	326	140	10
		1	489	162	9
		2	920	369	6
		3	3919	3017	4
		4	2005		1
		4	2005		1
	Binne	0	302	190	16
		1	469	214	10
		2	662	339	6
		3	892	440	4
		4	1350	149	3
		5	1394	163	3
Sør	Hannbjørn	0	277	168	24
		1	339	173	15
		2	1814	2419	9
		3	7544	6402	6
		4	9953	11962	5
		5	19103	17174	2
	Binne	0	28350	30252	2
		0	204	71	20
		1	317	169	13
		2	488	402	8
		3	888	948	5
		4	977	1000	5
5	559	242	3		
6	494		1		

på ca. 7 000 km². Den andre, som var i et område med få eller ingen binner, vandret til et område med mange binner som 6-åring og mistet senderen der. Han hadde da et kumulativt leveområde på ca. 50 000 km². Neste år, som 7-åring, ble han skutt i samme område. Det er mulig at han hadde etablert seg der som 6-åring.

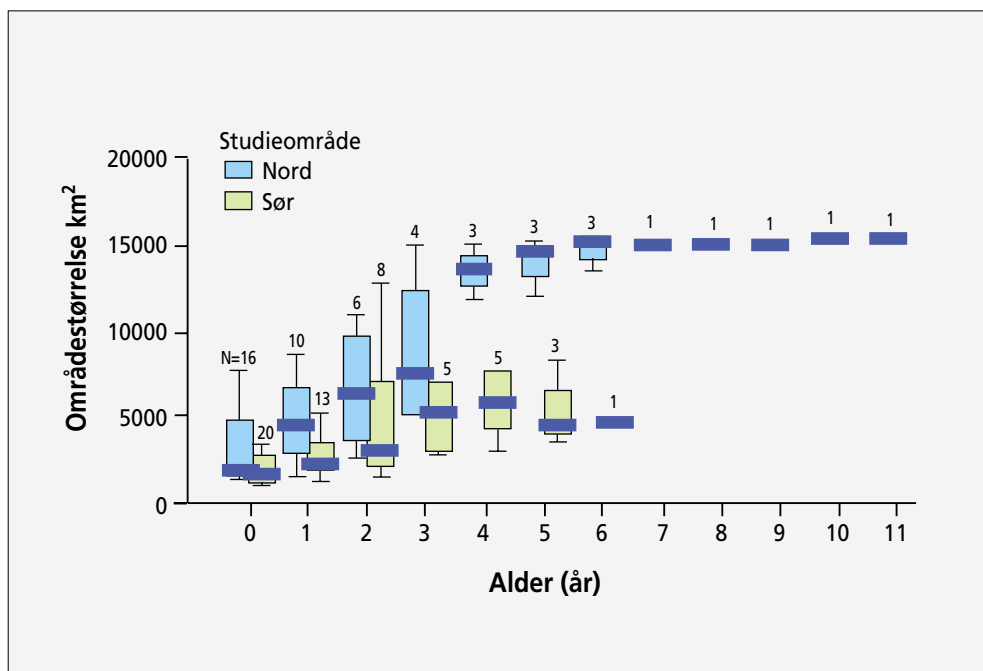
4.2.3.2 Etablering av binner

Vi har fulgt 9 binner fra hiet der de ble født til hiet der de selv har født sine første unger (**tabell 4.2.2**). Fire av disse fødte for første gang i 1995. Avstanden mellom hiene varierte fra 0,3 til

48,2 km. Tre av hunnene fødte utenfor moras hjemmeområde og hadde et hjemmeområde som ikke overlappet med moras. For to av dem overlappet ikke hjemmeområdet året før de fødte med området de hadde som årsunge; den tredje hadde litt overlappende område, ca. 10%.

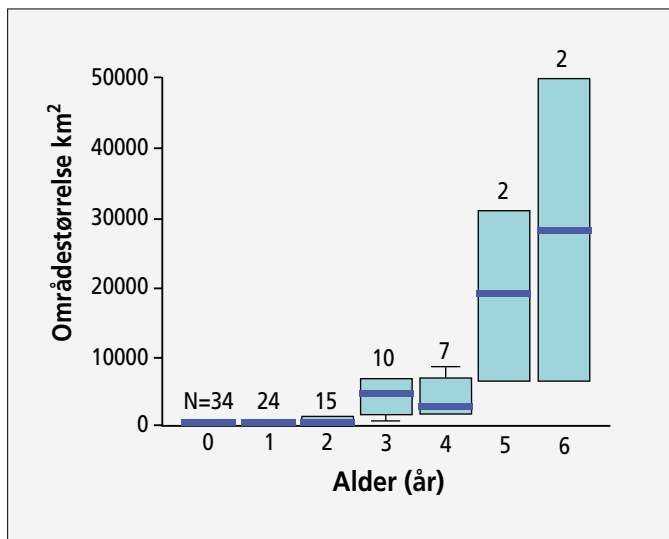
Det finnes tre søskenpar i **tabell 4.2.2**; W9101 og W9102, W9207 og W9208, og BD24 og BD25. Alle kullsøsknene viste samme atferd med hensyn til etablering i forhold til moras område. Men W9306 har samme mor som W9101 og W9102 og viste en annen atferd.

Figur 4.2.1 Økning i kumulativt leveområde med økende alder for binner i de to studieområder. - Increase in cumulative home ranges with increasing age for male brown bears; data presented separately for the northern (= nord) and southern (= sør) study areas.



Tabell 4.2.2 Utvandring og etablering av unge binner i forhold til hiet der de ble født, hiet der de fæder sine første kull, og moras leveområde. - Dispersal and establishment by female brown bears measured as distance from natal den to den where they first gave birth to young and in relation to their mother's home range.

Område og binne	År født	Alder ved første kull (år)	Avstand fødestedsplass til hiet der første kull ble født (km)	Innenfor moras leveområde?
Sør				
Jöllmyr W9003	1989	5	7.5	Ja
Griffel W9101	1990	6	8.7	Ja
Majgrop W9102	1990	5	4.5	Ja
Koska W9207	1991	4	16.0	Nei
Barka W9208	1991	5	48.2	Nei
Ava W9306	1992	4	19.7	Nei
Nord				
Pia BD 24	1988	5	10.0	Ja
Mia BD 25	1988	6	0.3	Ja
Tjuolta BD 37	1991	5	14.0	Ja



Figur 4.2.2 Økning i kumulativt leveområde med økende alder for hannbjørner fra begge studieområdene (gjennomsnitt ± standardavvik). - Increase in cumulative home ranges with increasing age for male brown bears; data combined from both study areas.

4.2.4 Diskusjon

Vi har data fra 9 binner og 1 hannbjørn med kjent fødested som har etablert seg. Fire av de 9 binnene fødte første gang i 1995. Hannbjørner er vanskeligere å studere fordi de vandrer lengre, etablerer seg senere, og mister senderne oftere enn binnene.

Det finnes bare ett studium av spredning hos brunbjørn som det er naturlig å sammenligne med. Dette er et langtidsstudium fra Alaska (Reynolds i trykk). Der hadde ingen av 22 binner forlatt moras område ved en alder på 4-6 år. Hos oss hadde 3 av 9 binner overlappende hjemmeområde med mora da de fødte, mens 2 av 9 var helt utenfor hjemmeområdet som årsunge. Den tredje viste kun 10% overlapp. Forskjellen i utvandring var signifikant.

Det var høyere andel av unge binner som vandret ut fra moras hjemmeområde i Skandinavia enn i Alaska. Vi vet ikke om forskjellen skyldes tilstedeværelse av ubebodde, men høvelige områder i Skandinavia, men ikke i Alaska. Uansett årsak, er det klart at resultatene om brunbjørnens utvandring i Alaska ikke er direkte overførbare til skandinaviske forhold.

Det er usikkert hvorfor binnene i nord hadde dobbelt så store områder som de i sør (**figur 4.2.1**). En forklaring kan være at de nordlige området er i fjellverden med en del høyfjell inkludt, mens binnene mest bruker de skogkledde dalene (Bjærval et al. 1990).

4.3

Næringsvalg hos brunbjørn i Sør-Skandinavia

B. Dahle, J.E. Swenson, O.J. Sørensen. og E.H. Wedul

Hos bjørn i østre Nord-Trøndelag og nordvestre Jämtland var klauvdyr og maur de viktigste næringssementene om våren. På svensk side var sommerdietten dominert av klauvdyr, urter og maur, mens sau var dominerende på norsk side. Om høsten var bær viktigst på svensk side, mens bjørnen i Norge åt mye sau. Svensk bjørn fikk henholdsvis ca 52, 20, 14 og 9% av energien fra bær, klouvdyr, urter og maur, mens den hos oss fikk henholdsvis 62, 23, 6 og 7% av energien fra klouvdyr (mest sau), bær, urter og maur. I Jämtland og Dalarna ble 22% av elgkalvene ble tatt av bjørn, men netto-tapet var lavere p.g.a. øket forplantning året etter at elgkua tapte kalv(ene). Fra 2 års alder tok den i gjennomsnitt 5,6-6,5 elgkalver i løpet av mai-juni. Høyere ungeproduksjon hos skandinavisk enn nord-amerikansk brunbjørn er ikke primært et resultat av mer næringsrik diett.

4.3.1 Innledning

Kunnskapen om næringsvalg hos brunbjørn i Skandinavia er begrenset og bygger i hovedsak på studiet av en nå utryddet bjørnестamme i Vassfaret fra 1971-1979 (Elgmork & Kaasa 1992), og et kvalitativt studie i Sverige (Haglund 1968).

Flere studier har vist sterk sammenheng mellom næringsstilgang og ungeproduksjonen hos brunbjørn (Bunnell & Tait 1981; Stringham 1986; Reynolds & Garner 1987; McLellan 1994) og nord-amerikansk svartbjørn (Rogers 1976, 1987; Miller 1994). Sammenlignet med ungeproduksjonen til brunbjørn andre steder (McLellan 1994), har den skandinaviske brunbjørnen den høyeste produksjonshastigheten (reproduksjonsraten) som er målt (Sæther et al. i trykk) Er denne høye reproduksjonsraten et resultat av en spesielt næringsrik diett?

I Yellowstone Nasjonalpark varierer grizzlybjørnens diett mellom år: Bjørnen beveger seg over større arealer, trekker mot befolkede områder og har høyere dødelighet i år med liten næringsstilgang (Mattson et al. 1992). Det er betydelige forskjeller i bruk av viktige næringssementer hos nærliggende bestander av grizzlybjørn (Mace & Jonkel 1986), hvilket understreker behovet for å undersøke næringsopptak i forskjellige populasjoner som grunnlag for utarbeidelsen av retningslinjer for forvaltningen av bjørn og deres habitat.

I Nord-Amerika er det vist høy predasjon på hjortedyrkalver de første månedene etter fødselen, med bjørn som den viktigste predatoren (Franzmann et al. 1980; Ballard 1981; Boertje et al. 1988; Larsen et al. 1989; Schwartz & Franzmann 1991; Kunkel & Mech 1994). Lite er kjent om bjørnens rolle som predator på

hjordedyrkalver i Europa. I Sverige har bjørnестammen økt fra 350-450 dyr på midten av 1960 tallet til omtrent 1000 individer i dag (Swenson et al. 1994, 1995, unpubl.), og det er en økende uro blant jegere om den potensielle effekten av bjørnepredasjon på elg (Swenson pers. medd.). Ifølge Mysterud og Mysterud (1995) vokser denne uroen også i Norge til tross for at vi bare har 25-55 bjørner ved lave tettheter (Swenson unpubl.).

Hensikten med dette studiet var å: (1) Undersøke dietten til brunbjørnen i den nest sørligste populasjonen i Skandinavia og om mulig peke på fødeemner som kan forklare den høye reproduksjonsraten hos skandinavisk brunbjørn. (2) Estimere bjørnens rolle som predator på elgkalver i Dalarna og Jämtland i Sverige.



Foto: Peter Segerström

4.3.2 Materiale og metoder

4.3.2.1 Området

Studiet av næringsvalg ble foretatt i et sammenhengende område fra østre deler av Nord-Trøndelag til nordvestre deler av Jämtland i Sverige (**figur 4.3.1**). Området er dominert av barskog med gran som viktigste treslag. Elgkalver ble radiomerket i Jämtland og nordre deler av Kopparbergs län i Sverige (**figur 4.3.1**). Nærmere beskrivelse av områdets vegetasjon, fauna, klima og topografi er gitt i Dahle (1996).

4.3.2.2 Ekskrementanalyse

266 ekskrementer ble samlet inn i 1987-88 og 1993-1995. Nesten alle de 142 ekskrementene fra 1987-88 ble samlet langs takseringslinjer på svensk side som ble gått flere ganger begge år. De fleste ekskrementene fra 1993-95 ble funnet i Norge, mange av dem i forbindelse med tap av sau. Innsamling og analysemetoder er gitt i Dahle (1996).

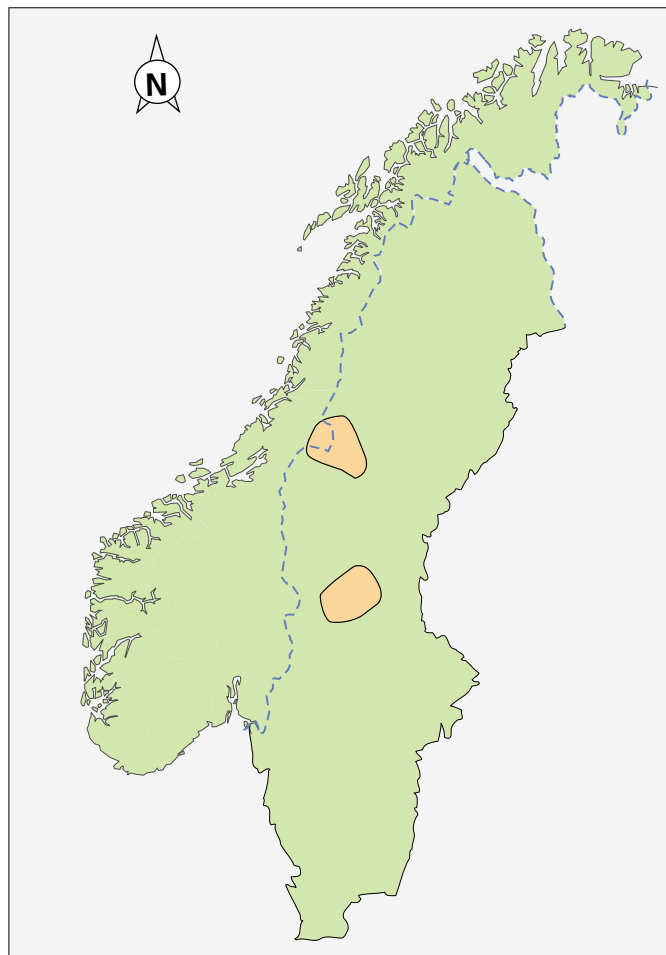
Bjørnens aktive periode ble delt i tre, vår (april-mai), sommer (juni-juli) og høst (august-oktober). Rester av næringsemner man finner i ekskrementer kan gi misvisende bilde av emnenes relative betydning fordi forskjellig mat har ulike fordøyelighet og næringsverdi (Mealey 1980; Pritchard & Robbins 1990). Vi brukte derfor korreksjonsfaktorer (Hewitt & Robbins 1996) og energifordøyelighets-estimat (Pritchard & Robbins 1990) for å estimere relativ andel av energien som kom fra forskjellige næringsemner (Dahle 1996).

Fra vår til høst gjennomgår bjørnen 3 biokjemiske og fysiologiske stadier (Nelson et al. 1979) med lavt næringsinntak (hypophagia) om våren og høyt næringsinntak (hyperphagia) om høsten (Nelson et al. 1979, 1983). Dette fysiologiske skiftet indikeres av en negativ eller liten vektøkning fra våren til ut på sensommeren (Jonkel & Cowan, 1971; Pearson 1975 sitert i Stringham 1990b; Beeman & Pelton 1980) og en rask vektøkning fra sensommer til bjørnen går i hi senhøstes. Basert på variasjon i avføringsrate (antall ekskrementer per døgn) mellom måneder (Roth 1980) og sesongenes lengde ble de ulike næringsemnenes relative bidrag til totalt energiopptak estimert (Dahle 1996).

4.3.2.3 Predasjon på elgkalver

50 elgkyr ble bedøvd med Immobilon fra helikopter og påmontert radiosendere. Elgkyrne ble forsøkt observert fra bakken hvert tredje døgn under kalvingsperioden og hvis kalver var tilstede ble disse forsøkt fanget. Elgkalvene ble veid, alders- og kjønnbestemt og påsatt 29g radiosender som endret puls-frekvens ved mortalitet. For å fastslå eventuell dødsårsak ble kalvene radiopilett hver dag den første måneden, deretter annen hver dag de neste to ukene. Umerkede kalver til radiomerkede elgkyr utgjorde kontrollgruppen. Kontrollkalvene ble regelmessig observert for å beregne dødelighetsrate og tidspunkt for død (Dahle 1996).

Bjørnens predasjonsrate på elgkalver i Dalarna (Kopparbergs Län) fra slutten av mai til begynnelsen av juli ble estimert fra produksjonen av elgkalver (356 kalver/1000 km², Wallin & Cederlund pers. medd.), bjørnetetthet (20-24 bjørner/1000 km², Swenson pers. medd.) og andelen av elgkalvene som ble tatt av bjørn.



Figur 4.3.1
Kart over Skandinavia med studieområdene inntegnet. - Map of Scandinavia showing the study areas.

4.3.3 Resultater

4.3.3.1 Ekskrementanalyse

Det var stor variasjon i størrelsen på ekskrementene, fra 30-1500 ml. Ekskrementer som inneholdt mer enn 50% plante-føde (bær urter og gress) (gjennomsnittlig 399 ml) var større enn ekskrementer som inneholdt mer enn 50% klauvdyr eller maur/maurtuemateriale (gjennomsnittlig 270,7 ml). Dette er det tatt hensyn til for ikke å underestimere betydningen av vegetabilisk føde.

Bjørnen gravde ut maurtuer for å få tak i skogmaur, og om sommeren og høsten ble gammel ved og stubber gjennomsoekt etter storkmaur. Maurtue-materiale, kvister og ved ble spist av og til tidlig om våren, antakelig for å få fart på tarmsystemet etter hiperperioden. Maurtue-materiale og ved som følger med når bjørnen spiser maur er samlet i kategorien annet. Denne gruppens bidrag til energiopptaket er ubetydelig.

4.3.3.2 Jämtland

Om våren utgjorde gress og starr hovedmengden av ekskrementvolumet, men energibidraget til kostholdet var lite (**tabell 4.3.1**). Energimessig dominerte rein og elg fulgt av maur, bær og gress. Urter, og spesielt turt, som ble satt til livs i store

Tabell 4.3.1 De ulike fødeemners prosentvise forekomst (PF), prosentdel av ekskrementvolum (EV) og relativt energibidrag (RE) basert på analyse av 148 ekskrementer fra Jämtland. Fødeemner som forekommer, men utgjør mindre enn 0.5 % av EV eller RE er merket tr (trace). - The percent occurrence (PF), percent of scat volume (EV), and relative energy contribution (RE) of different food items of brown bears in Jämtland, Sweden, based on the analysis of 148 scats. Food items that were found, but comprised less than 0.5% of EV or RE are given as tr (trace). Seasons are spring (vår), summer (sommer), and autumn (høst).

Fødeemne	Vår N = 25			Sommer N = 52			Høst N = 71		
	PF	EV	RE	PF	EV	RE	PF	EV	RE
Sopp							9	2	1
Moser/lav	8	1		tr			tr		
Sneller				tr					
Gress og starr	36	33	9	13	1		tr		
Urter	16	6	2	98	84	37	51	19	7
Turt	8	6	2	75	68	30	33	18	7
Uspesifiserte urter	tr			25	16	7	18	1	
Bær	16	6	6	15	1	2	85	75	82
Villbringbær							tr		
Tyttebær	4			tr			27		1
Blåbær				tr			46	22	24
Krekling	16	6	6	13	1	1	87	52	58
Insekter	32	6	12	67	17	18	58	2	4
Tovinger (larver)				tr			tr		
Biller	tr			tr			tr		
Humler/veps				tr			tr		
Maur	32	6	12	62	7	18	32	2	4
Skogmaur	8	3	6	12	1	3	tr		
Stokkmaur				10	1	2	3	1	1
Stokkmaur/skogmaur	24	3	6	44	5	13	25	1	2
Sommerfugler				tr			tr		
Firfisler				tr					
Fugler				tr			9	1	5
Smågnagere				tr					
Uspesifiserte pattedyr				2		2			
Klovdyr	60	31	70	17	3	40	5		1
Elg	4	1	3				tr		
Rein	20	10	23	10	1	11	tr		
Elg/rein	36	19	45	8	2	29	tr		
Annet (maurt. mat. etc.)	89	17	-	92	3	-	95	1	-

mengder om sommeren og funnet i 98 % av ekskrementene, utgjorde 84% av ekskrementvolumet og bidro med 37 % av energien. Til tross for lavt innhold av elg og rein i ekskrementene fikk bjørnen 40 % av sin energi fra disse. Maur var også viktig om sommeren. Blåbær og krekling modner i begynnelsen av august og dominerte dietten utover høsten. Turt og maur ble spist i august, men i mindre mengder utover høsten.

4.3.3.3 Nord-Trøndelag

Om våren var elg, rein, sau (tilgjengelig som kadavre fra året før) og til en viss grad maur viktig føde (**tabell 4.3.2**). Om sommeren utgjorde urter, spesielt turt, det meste av ekskrementvolumet, men energimessig var sau viktigst. Volum- og energimessig utgjorde maur lite selv om halvparten av ekskrementene inne-

holdt maur. Også om høsten var sau viktigst, men dette skyldes delvis at de fleste ekskrementene ble innsamlet i august når sau fremdeles er tilgjengelig. Dette kan også forklare det høye innholdet av urter i ekskrementene. Krekling, blåbær og villbringbær bidro med til sammen 36 % av energien. Sopp ble funnet i 28 % av ekskrementene, men utgjorde bare 1 % av energien.

Proteinrik føde som klauvdyr og insekter utgjorde det meste av energiopptaket både i Sverige og Norge, med henholdsvis 28 og 69% av totalt energiopptak, mens bær som er rike på karbohydrat utgjorde henholdsvis 52 og 23% i de samme områdene (**figur 4.3.2**). På norsk side fikk ikke bjørn mer enn 7% av energien fra lav-kvalitets mat som gress og urter. På svensk side var det tilsvarende tallet 15 %.

Tabell 4.3.2 De ulike fødeemners prosentvise forekomst (PF), prosentdel av ekskrementvolum (EV) og relative energibidrag (RE) basert på analyse av 118 ekskrementer fra Nord-Trøndelag. Fødeemner som forekommer, men utgjør mindre enn 0.5 % av EV eller RE er merket tr (trace). - The percent occurrence (PF), percent of scat volume (EV), and relative energy contribution (RE) of different food items of brown bears in Nord-Trøndelag, Norway, based on the analysis of 148 scats. Food items that were found, but comprised less than 0.5% of EV or RE are given as tr (trace). Seasons are spring (vår), summer (sommer), and autumn (høst).

Fødeemne	Vår N = 28			Sommer N = 58			Høst N = 32		
	PF	EV	RE	PF	EV	RE	PF	EV	RE
Sopp	tr			tr			28	5	1
Moser og lav	11	3		tr			tr		
Sneller				tr			tr		
Gress og starr	43	10	2	29	2		42	1	
Urter	36	11	3	91	57	7	67	27	7
Turt				53	48	6	25	16	4
Kvann/sløke							3	3	1
Uspesifiserte urter	36	11	3	47	11	1	43	8	2
Bær	18	5	4	16	2	1	84	45	36
Molte							tr		
Villbringbær							9	4	4
Blåbær	tr			tr			47	6	5
Krekling	14	5	4	12	2	1	78	35	26
Insekter	46	9	13	53	5	3	69	5	8
Tovinger (larver)	7	1	1	tr			22		1
Biller	tr			tr					
Humler/veps				tr			22		1
Maur	46	8	11	44	4	3	53	4	6
Skogmaur	18	2	2	19	1	1	31	3	4
Stokkmaur				22	3	2	21	1	2
Eitermaur				tr			tr		
Skogmaur/stokkmaur	29	6	9	9	1				
Sommerfugler				tr			tr		
Fugler	tr			tr					
Smågnagere	7		1						
Klovdyr	84	46	77	67	29	89	31	7	48
Elg	4	2	2	tr			3	1	10
Rein	21	12	20						
Elg/rein	29	15	24	9	2	7	tr		
Sau	21	18	30	57	27	82	25	6	39
Annet (mourt. mat. etc.)	79	14	-	64	3	-	53	6	1

4.3.3.4 Predasjon på elgkalver

Resultatene fra Dalarna i 1994 og Jämtland i 1995 (**tabell 4.3.3**) er slått sammen fordi det ikke var noen forskjell i dødelighet mellom radiomerkede kalver i Jämtland og Dalarna, og ingen forskjell i dødelighet mellom kontrollkalver i Jämtland og Dalarna. 24 kalver ble merket med radiosender, men 6 kalver (fra 4 elgkyr) ble forlatt av elgkyrne, antakelig som et resultat av forstyrrelsen i forbindelse med merkingen. Av de 18 gjenværende kalvene ble 8 kalver fra 6 kull tatt av bjørn i en alder av mellom 3 og 32 døgn (gjennomsnittlig 11 døgn). 3 kalver døde av ukjent årsak, (hvorav 1 sannsynligvis var bjørnepredasjon og 2 var mulige predasjon) og 1 kalv druknet. Av de 18

kalvene i kontrollgruppen døde 5 kalver, alle av ukjent årsak ettersom ingen av kalvene ble funnet igjen.

Dødeligheten blant radiomerkede kalver (67%) var høyere enn dødeligheten blant kalvene i kontrollgruppen. I følge Linnell et al. (1996) har ingen studier vist en effekt av merking på overlevelse. Men Swenson et al. (i trykk) fant signifikant høyere dødelighet blant radiomerkede elgkalver med sender montert i øret enn umerkede kalver og kalver merket med øremerke i andre områder i Sverige uten bjørn eller andre store rovdyr. Det var ingen signifikant interaksjon mellom merketype og tilstedeværelse av bjørn (Swenson et al. i trykk). Dette tyder på at

Tabell 4.3.3 Antall kontroll og radiomerkede elgkalver og dødsårsak hos disse i løpet av de tre første månedene etter fødsel i Dalarna i 1994 og Jämtland i 1995. - The number and fates of radio-marked and unmarked moose calves during their first three months of life in Dalarna in 1994 and Jämtland in 1995.

	Radiomerket				Umerket Kontroll			
	1994	1995	1994-1995		1994	1995	1994-1995	
	N	N	N	%	N	N	N	%
Kalver	12	12	24		10	8	18	
Frastøtt	2	4	6*	25				
Gjenværende	10	8	18	100				
Dødsårsak								
Bjørn	5	3	8	44				
Ukjent	2	1	3	17	2	3	5	28
Drukning	1		1	6				
Alle årsaker	8	4	12	67	2	3	5	28

*6 kalver fra 4 kull.

radiomerkning ikke predisponerer kalvene til predasjon, men til høyere dødelighet. Vi antar derfor at det relative bidraget til dødeligheten fra ulike kilder blant umerkede kalver var det samme som blant merkede kalver.

Predasjon fra bjørn utgjorde minst 67% (og 92% hvis en antar at bjørn er ansvarlig for all dødelighet med usikker årsak) av total dødelighet blant radiomerkede kalver. På grunnlag av dette ble et estimert at gjennomsnittlig 22% (19-25%) av elgkalvene tatt av bjørn (67-92 % dødelighet blant radiomerkede kalver multiplisert med 28 % dødelighet blant umerkede kalver). Foreløpige resultat fra Dalarna i 1995 og 1996 støtter at estimatet er rimelig. I tillegg er dødeligheten blant kontrollkalver og kalver merket med øremerke i 5 andre områder i Sverige 18 % høyere i områder med bjørn enn områder uten bjørn (Swenson et al. i trykk). Predasjonsraten i elgkalvenes første levemåned av bjørn på 2 år eller mer var 1 kalv/4,9-5,8 bjørnedager, eller gjennomsnittlig 5,6-6,5 elgkalver i løpet av mai-juni.

4.3.4 Diskusjon

4.3.4.1 Ekskrement innsamling og korreksjonsfaktorer

Det er vanskelig å samle inn ekskrementer uten at det oppstår skjevheter i materialet, spesielt når ikke alle ekskrementer er like lette å finne (Ims & Yoccoz 1996). Siden bare en liten andel av de tilgjengelige ekskrementene ble samlet inn, kan det oppstå betydelig skjevhet ved at man samler inn en uforholdsmessig stor andel ekskrementer ved foretrukne matkilder, eller ved et tidspunkt en spesiell matkilde er foretrukket (Craighead et al. 1995a).

Mange av ekskrementene ble samlet inn når man gjorde annet feltarbeid, og det var en tendens til at man leitet mest etter ekskrementer der de forventes å finnes, som i nærheten av kadavre drept og/eller spist av bjørn. I Nord-Trøndelag ble trolig en uforholdsmessig stor andel av ekskrementene funnet i

områder med store sauetap under leiting etter sau tatt av bjørn. Videre stammer de fleste høst-ekskrementene fra august mens sau fremdeles var tilgjengelig. Et mer tilfeldig utvalg gjennom året ville trolig redusert betydningen av klauvvilt, spesielt sau, men dette er vanskelig å kvantifisere.

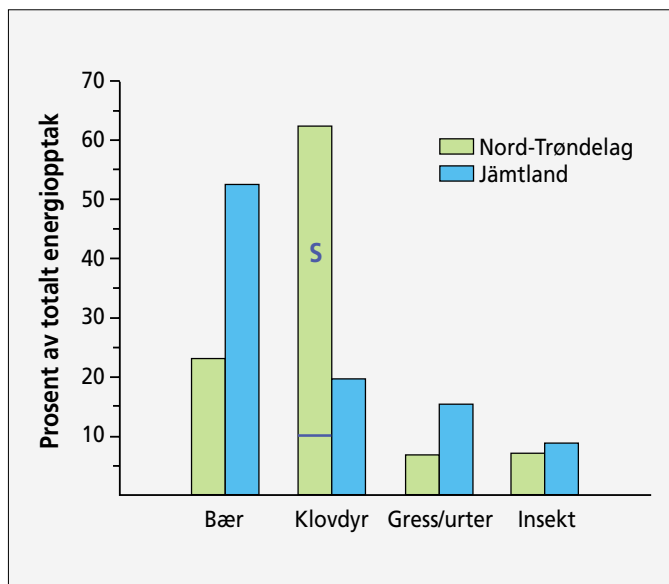
I tillegg til oss er Elgmork & Kaasa (1992) og Craighead et al. (1995) de eneste som har brukt korreksjonsfaktorer i diettanalyser hos bjørn. Siden animalsk føde fordøyes lettere og har høyere energiinnhold enn plantemateriale har de fleste andre studier (f.eks. Mace & Jonkel 1986; Clevenger et al. 1992) underestimert betydningen av animalsk materiale i dietten. Dette illustreres ved forskjellen mellom et fødeemnes andel av ekskrementvolumet (EV) og det relative energibidraget (RE) i **tabell 4.3.1** og **tabell 4.3.2** (Dahle 1996).

4.3.4.2 Sammenligning mellom områder og med andre studier

Den minimale bruken av gress og starr spesielt om sommeren, tyder på at urter er det foretrukne plante-føret. Urter holder bedre kvalitet enn gress og starr utover i vekstsesongen (Cook 1972; McLellan & Hovey 1995). Sau var bare tilgjengelig for bjørn på norsk side, der det var tap av søyer på 22 % og lam på 4 % i det mest belastede området (Knarrum 1996). Bare bryst og jurfett ble spist med en gang på 69 % av søyene, men bjørnen vendte ofte tilbake og spiste det meste av kjøttet (Knarrum 1996; Sørensen pers. medd.).

Dietten vår og sommer, spesielt på norsk side, var proteindominert (klauvdyr og maur). Proteinrik mat er viktig for strukturell vekst hos ungdyr, og gjør diende hunner i stand til å bygge opp kroppsreserver. Om høsten var bjørnens fettlagring på svensk side mest et resultat av stort inntak av karbohydratrike bær om høsten. På norsk side bidrog både sau og bær til lagringen av fettreserver.

Føde med høyt innhold av lettfordøyelige karbohydrater omsettes lettere til fett enn proteinrik mat (McDonald et al. 1981



Figur 4.3.2

De ulike fødekategoriens relative bidrag til totalt energioptak hos brunbjørn i Nord-Trøndelag og Jämtland. "S" angir andelen av klovdyr som utgjøres av sau i Nord-Trøndelag. - Relative contribution of different food categories to the total annual assimilated energy for brown bears in Nord-Trøndelag, Norway, and Jämtland, Sweden. "S" shows the proportion of the ungulates comprised of sheep in Nord-Trøndelag. Bær = berries, klovdyr = ungulates, gress/urter=grass/herbs, insekt=insects.

sitert i Mattson et al. 1991). Hos svartbjørn fant Brody & Pelton (1988) økning i assimilasjonen av karbohydrater og fett og redusert assimilasjon av proteiner om høsten. Dette gjelder sannsynligvis også for brunbjørn ettersom den på Kodiak Island ble tiltrukket av bær når disse var modne, selv om det fortsatt var stor tilgang på laks (Clark 1957), som i elvene om høsten har lavt fettinnhold.

En hovedforskjell mellom dietten til brunbjørner ved høye og lave breddegrader i Eurasia er mangel på nøtter av bøk, kastanje, eik, og hassel i nord. I de nordvestre områdene feiter seg opp på bær (Elgmork & Kassa 1992; Vaisfeld 1993, dette studiet på svensk side), mens brunbjørner lengre sør spiser mye nøtter, bær, plommer og epler (Berducou et al. 1983; Cicnjak et al. 1987; Clevenger et al. 1992; Frackowiak & Gula 1992). De store frøene til whitebark pine og limber pine i Nord-Amerika og Siberian stone pine og dwarf Siberian pine på den russiske taigaen er viktig mat for brunbjørn i disse områdene (Kendall 1983; Chernyavskiy et al. 1993; Shubin 1993; Ustinov 1993).

Maur er et viktig mat for brunbjørn i store deler av Eurasia, f. eks. Spania (Clevenger et al. 1992), Bulgaria (Atanassov 1983), Skandinavia (Elgmork & Kaasa, dette studiet) Kazakhstan (Baidavletov, 1993), nordøstre del av europeisk Russland (Vaisfeld 1993), Belarius (Lavov 1993), Volga-Kama (Loskutov et al. 1993), Ukraina (Slobodyan 1993) og Kaukasiske og Sayanske fjell (Boltunov 1993). Maur er ikke så viktig i Nord-Amerika, men unntak kan forekomme (Mattson et al. 1991;

McLellan & Hovey 1995). Dette skyldes kanskje at store maurkolonier er vanligere i Eurasia enn i Nord-Amerika (Elgmork & Kaasa 1992). I Dalarna var det omtrent 9 kg maur/ha, hvilket var 5 ganger høyere enn biomassen av elg (Jansson 1996).

Selv om noen eurasiske studier har rapportert om utgraving og bruk av røtter og andre underjordiske lagringsorgan hos planter (Pulliainen 1986; Frackowiak & Gula 1992; Slobodyan 1993; Lavov 1993) er dette vanligere i Nord-Amerika. Vi fant bare i et tilfelle at bjørnen hadde spist røtter. Den åt disse i tillegg til reinsdyrkjøtt.

Elgmork & Kaasa's (1992) bjørneundersøkelse i Vassfaret ble utført i et område sammenlignbart med vårt. Forskjellig fra våre resultater fant de at vassfarbjørnen åt rakler av bjørk og selje/vier om våren, brukte mindre maur om sommeren. Rester av ville klauvdyr manglet også i ekskrementene, og sau ble bare spist i juli-august.

4.3.4.3 Reproduksjonsrate og diett

Reproduksjonsraten er positivt korrelert med kroppsstørrelse blant nordmerikanske brunbjørner (Stringham 1990b). Den skandinaviske brunbjørnen er middelsstor sammenlignet med nordamerikanske innlandspopulasjoner, men har en høyere reproduksjonsrate både innlands- og kystpopulasjoner i Nord-Amerika (Swenson et al. upubl). I Sverige, hvor reproduksjonsdataene er hentet fra, skiller ikke dietten seg så mye fra næringsforholdene i Nord-Amerika at dette kan forklare den høyere reproduksjonsraten i Sverige (se Dahle 1996). I Nord-Trøndelag med stor tilgang på energi- og proteinrik føde som sau, er det rimelig å anta at bjørnens reproduksjonspotensiale er fullt utnyttet. Antall binder er imidlertid fortsatt så lavt at vi ikke kan skaffe slike data fra norsk side.

Hos svartbjørn i det sentrale Sør-Alaska fant Schwartz & Franzmann (1989, 1991) og Miller (1994) at produktiviteten i tre svartbjørnpopulasjoner økte med konsumet av elgkalver om våren/forsommeren, som igjen økte med tilgangen på elgkalver. Det samme var tilfellet i tre brunbjørnpopulasjoner i Nord-Alaska hvor reproduksjonsraten var korrelert med tilgangen på reinkalver (Reynolds & Garner 1987).

Konsumet av elgkalver hos bjørn i Dalarna var tilsvarende eller høyere enn det som er funnet hos brunbjørn i Nord-Amerika (Dahle 1996). De 5,6-6,5 elgkalvene som i gjennomsnitt blir drept av hver bjørn på 2 år eller mer forsyner en 90 kg bjørn (gjennomsnittlig vårvekt for voksen binne) med energi i 20-46 dager (kalkulert etter Schwartz & Franzmann 1991: appendix G).

4.3.4.4 Predasjon på elgkalver og kompensatoriske effekter

All predasjon på elgkalver skjedde i løpet av kalvenes 5 første leveuker. Samme mønster er tilligere funnet hos svartbjørn (Franzmann & Shwartz 1986) og brunbjørn (Ballard et al. 1981). Kjønnfordelingen blant bjørnedrepte kalver var lik, og det var ingen forskyvning mot tvillingkalver blant bjørnedrepte kalver.

Swenson et al. (i trykk) rapporterte en kalvedødelighet 18 % høyere i områder med enn uten bjørn. Utvalget var for lite til å avgjøre om bjørnepredasjonen var kompensatorisk eller ikke, men de fleste studier på klauvdyrkalver har konkludert med at dødeligheten fra predasjon var additiv (Linnell et al. 1996). Predasjonstapet hos oss kan ha vært delvis kompensatorisk, siden overlevende kalver synes å være noe tyngre enn de som døde. Vektøkning hos elgkyr avhengiger av hvor mange kalver de oppfostrer fram til høsten, og oppfostring av to kalver medfører til og med en vektreduksjon (Sand 1996). Et resultat av predasjon på årskalver, spesielt tvillingkalver, kan derfor være tyngre elgkyr. Sand (1996) fant ingen korrelasjon mellom nåværende reproduksjonsstatus (antall kalver oppfostret til høsten) og framtidig fekunditet, målt som antall gule legemer i eggstokkene. Dette kan være et utilstrekkelig mål på framtidig fekunditet fordi antall avkom kanskje blir regulert tidlig i drektighetsperioden eller under fødsel og tidlig dieperiode. Kvaliteten på neste års avkom kan også påvirkes av reprodutiv investering i inneværende år, ettersom denne påvirker vekt og kondisjon. Videre vil den gjenværende kalven i et tvillingkull hvor den ene tas av bjørn, kunne få høyere høstvekt på grunn av den manglende konkurransen om melk. Alle disse effektene kan kompensere for noe av bjørnepredasjonen på elgkalver. Studier har fortsatt i Dalarna, og en analyse av elgkyrne i perioden 1994-97 har vist at kyr som mistet sin(e) kalv(er) får 1,5 ganger flere kalver året etter, sammenlignet med de som ikke har mistet en kalv (Busk 1998). Dette betyr at bjørnepredasjon er delvis kompensert gjennom denne økte forplantningsframgangen.

4.3.5 Konklusjon

Den skandinaviske bjørnen har høyere reproduksjonsrate enn nord-amerikanske kystpopulasjoner med nesten ubegrenset tilgang på fisk. Den kan ikke skyldes større tilgang på proteinrik føde. På svensk side eter ikke bjørnen mer protein fra klauvdyr enn innlandspopulasjonene i Nord-Amerika. Den har heller ikke høyere inntak av insekter enn i Nord-Amerika. Alternative forklaringer kan være:

1. Nord-amerikansk brunbjørn lever sammen med svartbjørn i store deler av sitt utbredelsesområde, og det er nisjeseparasjon mellom artene. Nord-amerikansk svartbjørn har en høyere reproduksjonsrate enn nord-amerikansk brunbjørn, nesten lik den vi finner hos skandinavisk brunbjørn.
2. I løpet av en 100-års periode ble skandinaviske bjørn utsatt for sterk jakt. Dette reduserte populasjonen fra 4000-5000 dyr rundt 1850 til ca 130 rundt 1920 (Swenson et al. 1995). Den høye reproduksjonsraten kan være en livshistoriestrategi som øker overlevelsessjansen under sterke forfølgelse. Tidlig kjønnsmodning kan også bli favorisert i en ekspanderende populasjon (Stearns 1992). Dette har vært situasjonen de siste 60 år (Swenson et al. 1994).
3. Topografien og det stabile klimaet i Skandinavia forhindrer antakelig total svikt i bærproduksjon, noe som ofte finner sted i mer kontinentale områder. Dette kan gi binnene mulighetene til å bygge opp tilstrekkelige fettreserver til ungeproduksjon annenhvert år. Ingen av disse alternative forklaringene er gjensidig ekskluderende.

5 Litteratur

- Abrahamson, T. 1985. Årsaker til tap av sau på utmarksbeite i Valsøyfjord. - Hovedoppgave ved Institutt for husdyrernæring, Norges Landbrukskole.
- Ackerman, B. B., F. A. Leban, M. D. Samuel & E. O. Garton. 1990. Users manual for program Home Range. - Technical report 15. Moscow, University of Idaho.
- Adams, L.G., Singer, F.J. & Dale, B.W. 1995. Caribou calf mortality in Denali National Park, Alaska. - J. Wildl. Manage. 59(3): 584-594.
- Aebischer, N. J., P. A. Robertson & R. E. Kenward. 1993. Compositional analysis of habitat use from animal radio-tracking data. - Ecology, 74: 1313-1325.
- Ahlen, I., 1977. Om bevarande av hotade djurarter i Sverige. Skogshögskolan - Faunavård, Naturvårdsverket, Stockholm
- Ahlen, I., 1981. Hotade och sällsynta ryggradsdjur i Sverige 1980. - Statens naturvårdsverk. Solna. SNV PM 1431
- Albon, S.D. & Langvatn, R. 1992. Plant phenology and the benefits of migration in a temperate ungulate. - Oikos 65: 502 - 513.
- Alcock, J. 1979. Animal behaviour: An evolutionary approach. Second edition. - Sinaur Associates, Inc. s. 261-271.
- Alexander, G. D. Stevens, L. R., Bradley & Barwick, S. A.. 1990. Maternal behaviour in Border Leicester, Glen Vale (Border Leicester derived) and Merino sheep. - Aus. J. Exp. Agric. 30: 27-38.
- Allaby, M. 1994. The concise Oxford dictionary of ecology. - Oxford university press. s 187.
- Alt, G. L. 1978. Dispersal patterns of black bears in northeastern Pennsylvania - a preliminary report. - Proceedings of the Eastern Workshop on Black Bear Management and Research 4: 186-199.
- Altman, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. Behaviour, 227-265.
- Andersen, D. E. & O. J. Rongstad. 1989. Home-range estimates of red-tailed hawks based on random and systematic relocations. - J. Wildl. Manage., 53:802-807.
- Andersen, R., Jordhøy, P., Overskaug, K., Sørensen, O.J. Kvam, T., & Kjos-Hanssen, O. 1983. Rovviltundersøkelser i Snåsa, Grong og Lierne kommuner, Nord-Trøndelag. - DVF-Ru, Rapport 1983-2; Del 1: 1-48.
- Andersen, R. & Landa, A. 1997. Jervforskning i Troms - Villreinen 1997: 120 -123.
- Anderson, E. M. 1982. The home range: A new non-parametric estimation technique. - Ecology, 63:103-112.
- Andrén, H. & Angelstam, H. 1988. Elevated predation rates as an edge effect in habitat islands: experimental evidence. - Ecology 69 (2): 544 - 547.
- Angelstam, P., Lindström, E. & Widen, P. 1984. Role of predation in short - term population fluctuations of some birds and mammals in Fennoscandia. - Oecologia 62: 199- 208.
- Angelstam, P., Lindström, E. & Widen, P. 1985. Synchronous short- term population fluctuations of some birds and mammals in Fennoscandia, Occurrence and distribution. - Holarct. Ecol. 8: 285- 298.
- Angerbjörn, A. 1983. Reliability of pellet counts as density estimates of mountain hares. - Finnish Game Research, 41: 13-20.
- Angerbjörn, A. 1989. Mountain hare populations on islands: effects of predation by red fox. - Oecologia 81: 335 - 340.
- Angerbjörn, A., Arvidson, B., Norén, E., & Strömberg, L. 1991 The effect of winter food on reproduction in the arctic fox, *Alopex lagopus*: a field experiment. - Journal of Animal Ecology, 60, 705-714.
- Angerbjörn, A., M. Tannerfeldt, A. Bjärvall, M. Ericson, J. From and E. Norén. 1995. Dynamics of the arctic fox population in Sweden. Ann. Zool. Fenn., 32:55 - 67.
- Anthony, R. M. 1996. Den use by arctic foxes *Alopex lagopus* in a subarctic region of western Alaska. Can.J.Zool., 74:627- 631.
- Aronson, Å., & Eriksson, P. 1992. Dyrespor og kunsten å spore. - J.W. Cappelen Forlag, Oslo.
- Atanassov, N. 1983: Der Einflub von Braunbären *Ursus arctos* L. auf die Nester von Waldameisen der Gattung *Formica* in Bulgarien. - Waldhygiene 15: 7-14.
- Aulak, W; & Babinska-Werka, J. 1990. Use of agricultural habitats by roe deer inhabiting a small forest area. - Acta Theriol. 35: 121-127.
- Avise, J.C., Ball, R.M. & Arnold, J. 1988. Current versus historical population sizes in vertebrate species with high gene flow: a comparison based on mitochondrial DNA lineages and inbreeding theory for neutral mutations. - Mol. Biol. and Evol. 5: 331- 344.
- Baidavletov, R. Zh. 1993: To the ecology and practical significance of the brown bear in Eastern Kazakhstan. - In: Bears of Russia and adjacent countries - state of populations Vol. 1, Proceedings of the 6th Conference of Specialists, Studying Bears, Central Forest Reserve, Tver oblast, Russia. pp. 16-22.
- Bailey, E. 1992. Red foxes, *Vulpes vulpes*, as biological control agents for introduced arctic foxes, *Alopex lagopus*, on Alaskan Islands. - Canadian Field Naturalist, 106:200-205.
- Bailey, T. N. 1974. Social organization in a bobcat population. - J. Wildl. Manage., 38:435-446.
- Bailey, T.N., Bangs, E.E., Portner, M.F., Malloy, J.C., & McAviney, R.J. 1986. An apparent overexploited lynx population on the Kenai Peninsula, Alaska. - J. Wildl. Manage. 50(2): 279-290.
- Ballard, W.B. 1992. Bear predation on moose: a review of recent North American studies and their management implications. - Alces supplement 1: 162-176.
- Ballard, W. B., Spraker, T. H. & Taylor, K. P. 1981: Causes of neonatal moose calf mortality in south central Alaska. - J. Wildl. Manage. 45: 335-342.
- Ballard, W. B., Sterling, D. M. & Whitman, J. S. 1990: Brown and black bear predation on moose in southcentral Alaska. - Alces 26: 1-8.
- van Ballenberghe, V. 1987. Effects of predation on moose numbers: a review of recent North American studies. - Swedish Wildlife Research, Suppl. 1: 431-460.
- Banci, V. 1994. Wolverine. In: Ruggiero, L. F., K. B. Aubry, S. W. Buskirk, L. J. Lyon and W. J. Zielinski (Eds.); The scientific basis for conserving forest carnivores, american marten, fisher, lynx and wolverine, USDA Forest Service General Technical Report RM - 254.
- Banci, V. & Harestad, A. 1988. Reproduction and natality of wolverine *Gulo gulo* in Yukon. - Ann. Zool. Fenn.. 25: 265-270.
- Banci, V. & Harestad, A.S. 1990. Home range and habitat use of wolverines *Gulo gulo* in Yukon. - Holarct. Ecol. 13: 195- 200.
- Banfield, A.W.F. 1951. The barren ground caribou. - Can. Wildl. Serv., Dept. Resources Develop., Ottawa. 56 pp.
- Bangs, E.E, Bailey, T.N. & Portner, M.F. 1989. Survival rates of adult female moose on the Kenai Peninsula, Alaska (USA). - J. Wildl. Manage. 53(3): 557-563.
- Bannikov, A. G. 1970. Arctic fox in the U.S.S.R.: Biological premises of productivity. - IUCN Publications New Series, 16:121-130.
- Beaulieu, R. 1984: Moose calf mortality study. - Saskatchewan Parks and Renewable Resources, Wildlife Population Manage Information Base, 84-WPM-8. Saskatoon : 5 pp.
- Becker, E. F. 1991. A terrestrial furbearer estimator based on probability sampling. J. Wildl. Manage., 55:730-737.
- Beecham, J. J. 1980. Some population characteristics of two black bear populations in Idaho. - Proceedings of the International Conference on Bear Research and Management 4: 201-204.
- Beeman, L. E. & Pelton, M. R. 1980: Seasonal foods and feeding ecology of black bear *Ursus americanus* in the Smoky Mountains. - International Conference on Bear Research and Management 4: 141-147.
- Bekoff, M. & Daniels, T.J. 1984. Life history patterns and the comparative social ecology of carnivores. - Ann. Rev. Ecol. Syst. 15: 191-232.
- Bekoff, M. 1989. Behavioral development of terrestrial carnivores. In: Gittleman, J. L., Carnivore behavior, ecology and evolution, - Cornell University Press, New York.
- Bekoff, M., Diamind, J. & Mitton, J.B. 1981. Life history patterns and sociality in canids: Body size, reproduction, and behaviour. - Oecologia 50: 386- 390.
- Bekoff, M. & Wells, M. C.. 1982. Behavioral ecology of coyotes: Social organization, rearing patterns, space use, and resource defense. - Zeitschrift fuer Säugetierkunde, 60:281-305.
- Berducou, C., Faliu, L. & Barrat, J. 1983: The food habits of the brown bear in the national park of the western Pyrenees (France) as revealed by faeces analysis. - Acta Zoologica Fennica 174: 153-156.
- Berger, J. 1978. Maternal defensive behavior in bighorn sheep. - J. Mammal. 59 3): 620-621.
- Bergerud, A.T. 1980. A review of the population dynamics of caribou and wild reindeer in North America.. In: E. Reimers, E. Gaare, & S. Skjennberg, (Eds.); Second international reindeer/caribou symposium.- DVF, Trondheim, Norway: 556-581
- Bergerud, A.T. 1983. Prey switching in a simple ecosystem. - Sci. Am. 249: 116 - 124.
- Bergerud, A.T. 1985. Antipredator strategies: dispersion along shorelines. - Can. J. Zool. 63:1324 - 1329.
- Bergerud, A.T. & Ballard, W.B. 1988. Wolf Predation on Caribou: The Nelchina Herd Case History, A different Interpretation. - J. Wildl. Manage. 52: 344-357.
- Bergerud, A.T.; Butler, H.E.; & Miller, D.R. 1984. Antipredator tactics of calving caribou: Dispersion in mountains. - Can. J. Zool. 62: 1566 - 1575.
- Bergerud, A.T. & Elliot, J.P. 1986. Dynamics of caribou and wolves in Northern British Columbia. - Can. J. Zool. 64: 1515 -1529.
- Bertram, B.C.R. 1973 . Lion population regulation. - East African Wildlife Journal 11: 215 - 225.
- Beyer, J.D.E., & Haufler, J.B. 1994 . Diurnal versus 24-hour sampling of habitat use. - J. Wildl. Manage. 58: 178-180.
- Bibien, M. 1983. Comparative ontogeny of social behaviour in three South American canids, the maned wolf, crab-eating fox and bush dog: implications for sociality. - Animal Behaviour, 31: 814-826.
- Binks, J.D.S. & N. Penford. 1990. Observations on the ecology of arctic foxes *Alopex lagopus* in Eqaummiut Nunaat, west Greenland. - Meddelelser om Grønland, Bioscience, 32:3-27.
- Birkeland, K.H. & Myrberget, S. 1980. The diet of the lynx *Lynx lynx* in Norway.- Fauna norv. Ser. A 1: 24-28.
- Birks, J.D. & Dunstone, N. 1985. Sex-related differences in the diet of the mink *Mustela vison*. - Holarct. Ecol. 8: 245-252.
- Bjorge, R.R. & J.R. Gunson. 1985. Evaluation of wolf control to reduce cattle predation in Alberta. - Journal of Range Management, 38:483-487.
- Bjärvall, A. 1978. Björnen i Sverige. - Statens naturvårdsverk, Stockholm.:123s.
- Bjärvall, A. 1982. A study of the wolverine female during the denning period. - Trans. XIV. Int. Cong. Game Biol. Dublin 1979: 315- 322.
- Bjärvall, A, Franzén, R. & Nilsson, E. 1978. Järven, enstöring i norr. Forskning och Framsteg. 1:21-29.
- Bjärvall, A., Fransén, R., Nordkvist, M. & Åhman, G. 1990. Renar och rovdjur. Rovdjurens effekt på rennärigen. - Naturvårdsverket förlag, Sverige.
- Bjärvall, A. & Lindström, D. 1984. Lodjuret i Norrbottens fjällvård. - Fauna och flora (79): 213 - 226.
- Bjärvall, A. & Lindström, D. 1991. Vinterens daggdjur och fåglar i fjällvärden. En 10-årig skoterinventering i Nordbotten övan odlingsgränsen. - Rap. No 3919, Naturvårdsverket, Stockholm.

- Björvall, A. & Nilsson, E. 1976. Surplus killing of reindeer by wolves. - *J. Mamm.* 57:585.
- Björvall, A., Sandegren, F. & Wabakken, P. 1990. Large home ranges and possible early sexual maturity in Scandinavian bears. - Proceedings of the International Conference on Bear Research and Management 8: 237-241.
- Blanchard, B. M. & Knight, R. R. 1991. Movements of Yellowstone grizzly bears. - *Biological Conservation* 58: 41-67.
- Boertje, R.D., Gasaway, W.C., Grangaard, D.V. & Kellyhouse, D.G. 1987. Predation on moose and caribou by radio-collared grizzly bears in east central Alaska. - *Can. J. Zool.* 66: 2493-2499.
- Boggess, E.K., Andrews, R.D. & Bishop, R.A. 1978. Domestic losses to coyotes and dogs in Iowa. - *J. Wildl. Manage.*, 42:362 - 372.
- Bolstad, J. P. & Stener, S. Ø. 1997. Gaupas (*Lynx lynx*) habitatbruk i forhold til potensielle byttedyr i Nord-Trøndelag. - Cand scient oppgave. Zoologisk Institutt, NTNU, Trondheim.
- Boltunov, A. N. 1993: Brown bear diet in southern Russian mountains. - In: Bears of Russia and adjacent countries - state of populations, Vol. 1, Proceedings of the 6th Conference of Specialists, Studying Bears, Central Forest Reserve, Tver oblast Russia. pp. 44-62. (In Russian with English summary).
- Boman, M. 1995. Estimating Cost and Genetic Benefits of Various Sizes of Predator Populations: The case of Bear, Wolf, Wolverine and Lynx in Sweden. - *J. Envir. Manage.* 43: 349 - 357.
- Boutin, S. 1992: Predation and moose population dynamics: a critique. - *Journal of Wildlife Management* 56: 116-127.
- Bowen, D. W. 1982. Home range and spatial organization of coyotes in Jasper National Park, Alberta. *J. Wildl. Manage.*, 46:201-216.
- Boyce, M. 1992. Population Viability analysis. - *Annu. Rev. Syst.* 23: 481- 506.
- Box, G. E. G., Jenkins, G. M. & Reinsel, G. C. 1994. Time series analysis forecasting and control. - Prentice-Hall Inc., Englewood cliffs, N.J.
- Bradford, G. E. 1972. The role of maternal effects in animal breeding. VII: Maternal effects in sheep. - *J. Anim. Sci.* 35: 1324-1334.
- Braestrup, F. W. 1941. A study on the arctic fox in Greenland. - *Meddelelser om Grønland* 131.4:1- 98.
- Brand, C. J., & Keith, L. B. 1979. Lynx demography during a snowshoe hare decline in Alberta. - *J. Wildl. Manage.*, 43: 827-849.
- Brand, C. J., Keith, L. B. & Fischer, C. A.. 1976. Lynx responses to changing snowshoe hare densities in Central Alberta. - *J. Wildl. Manage.*, 40:416-428.
- Brehm, A. E. 1873: *Pattedyrenes liv*. - P.G. Philipens Forlag, København, Denmark.: 279- 281
- Breitenmoser, U. & Baettig, M. 1992. Wiederansiedlung und Ausbreitung des Luchses im Schweizer Jura.- *Revue suisse Zool.* 99: 163- 176.
- Breitenmoser, U. & Breitenmoser-Würsten, C. 1990. Status, conservation needs and reintroduction of the lynx in Europe.- *Nature and environment series No. 45. Conc. Of Europe, Strasbourg:* 43pp.
- Breitenmoser, U. & Haller, H. 1987. Zur Nahrungsökologie des Luchses *Lynx lynx* in den schweizerischen Nordalpen. - *Z. Säugertierkunde* 52: 168-191.
- Breitenmoser, U. & Haller, H. 1993. Patterns of predation by reintroduced European lynx in the Swiss alps. - *J. Wildl. Manage.* 57 (1): 135-144.
- Breitenmoser, U., Kavczensky, P., Dötterer, M., Breitenmoser-Würsten, C., Capt, S., Bernhart, F. & Liberek, M. 1993. Spatial organization and recruitment of lynx *Lynx lynx* in a re-introduced population in Swiss Jura Mountains.- *J. Zool., Lond.* 231: 449-464.
- Brody, A. J. & Pelton, M. R. 1988: Seasonal changes in digestion in black bears. - *Canadian Journal of Zoology* 6: 1482-1484.
- Brown, L.J. 1982. Optimal group size in territorial mammals. - *J.Theor. Biol.* 95: 793- 810.
- Brøderud, E., Kvam, T. & Sørensen, O.J. 1982. Tapsårsaker for sau på utmarksbeite, Nord-Møre 1981. - *Vilt rapport* 22.
- Bunnell, F. L. & Tait, D. E. N. 1981. Population dynamics of bears - implications. - In: Fowler & T. D. Smith (ed.). *Dynamics of large mammal populations*.- John Wiley & Sons, New York.: 75 - 98.
- Burgman, M. A., Ferson, S. & Akcakaya, H. R. 1993. Risk assessment in conservation biology. - *Population and Community Series 12.* Chapman and Hall, London.
- Burt, W. H. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. - *Journal of Mammalogy*, 24:346-352.
- Busk, H. 1998. Brown bear *ursus arctos* predation on moose *Alces alces* calves in a Swedish boreal forest. - Examensarbete nr. 15, Inst för naturvårdsbiologi, Grimsö forskningsstation.
- Børset, A. 1995. Forvaltning av freda rovilt i Møre og Romsdal 1991-94.- *Fylkesmannen i Møre og Romsdal Rapport* 10: 1-45.
- Carbyn, L. N. & D. Patriquin. 1983. Observation on Home Range Sizes, Movements and Social Organization of Lynx, *Lynx canadensis*, in Riding Mountain National Park, Manitoba.: *Canadian Field-Naturalist*, 97:262-267.
- Casey, T.M.; Wither, P.C. & Casey, K.K. 1979. Metabolic and respiratory response of arctic mammals to ambient temperature during the summer. :*Comparative biochemistry and physiology.* : 331-341.
- Caswell H. 1989. Life histories strategies. In: Cherrett, J.M. Ed., *Ecological concepts*. -Blackwell Scientific Publications: 285-308.
- Caughley, G. 1966. Mortality patterns in mammals. - *Ecology*, 47:906 - 918.
- Caughley, G. 1994. Directions in Conservation Biology. - *J. Animal Ecology*.63:215-244.
- Caughley, G. & Gunn, A. 1995. *Conservation Biology in theory and practice*. - Blacwell Science, Oxford.
- Cederlund, G. 1982. Mobility response of roe deer *Capreolus capreolus* to snow depth in a boreal habitat. - *Viltrevy*, 12: 37-68.
- Cederlund, G. & Liberg, O. 1995. Rådjuret. Viltet, ekologin och jakten.- Svenska jägare förbundet.
- Charlesworth, D. & Charlesworth, B. 1987. Inbreeding and its evolutionary consequences. *Ann. Rev. Syst.* 18: 237-268
- Charnov, E.L. 1976. Optimal foraging: The marginal value theorem. - *Theoretical Population Biology*, 9: 129-136.
- Chepko-Sade, B. D. & Halpin, Z. T. 1987. Mammalian dispersal patterns, the effects of social structure on population genetics. - University of Chicago Press, Chicago.
- Chernyavskiy, F. B., Krechmar, A. V. & Krechmar, M. A. 1993: The North of the Far East. - In: Vaisfeld, M. A. & Chestin, In: E. (Eds.); Bears: brown bear, polar bear, Asian black bear. - Nauka, Moscow. :318-348. (In Russian with English summary).
- Chesemore, D.L. 1969. Den ecology of the arctic fox in northern Alaska. - *Can.J.Zool.*, 47:121-129.
- Chirkova, A.F. 1968. The relationship between arctic fox and red fox in the far north. -*Problems of the North*, 11:129-132.
- Cicnjak, L., Huber, D., Roth, H. U., Ruff, R. L. & Vinovski, Z. 1987: Food habits of brown bears in Plitvice Lakes National Park, Yugoslavia. - International Conference on Bear Research and Management 7: 221-226.
- Clark, J. D. 1991. Ecology of two black bear *Ursus americanus* populations in the interior highlands of Arkansas. - PhD thesis, University of Arkansas, Fayetteville.
- Clark, W. K. 1957: Seasonal food habits of the Kodiak bear. - *Transactions North American Wildlife Conference* 22: 145-151.
- Clevenger, A.P., M.A., Campos & Hartasanchez, A. 1994. Brown bear *Ursus arctos* predation on livestock in the Cantabrian Mountains, Spain. - *Acta Theriologica*, 39:267-278.
- Clevenger, A. P., Purroy, F. J. & Pelton, M. R. 1992: Food habits of brown bears *Ursus arctos* in the Cantabrian Mountains, Spain. - *Journal of Mammalogy* 73: 415-421.
- Clutton-Brock, T.H. 1984. Reproductive effort and terminal investment in iteroparous animals. - *Am. Nat.* 123: 212-229.
- Clutton- Brock, T.H., Albon, S.D. & Guinness, F.E. 1984. Material dominance, breeding success and birth sex ratios in red deer. - *Nature* 308: 58-360.
- Clutton-Brock, T.H., Albon, S.D. & Guinness, F.E. 1985. Parental investment and sex differences in juvenile mortality in birds and mammals. - *Nature* 313: 131-133.
- Clutton-Brock, T.H., Guinness, F.E. & Albon, S.D. 1982. Red deer: Behaviour and Ecology of two sexes. - The University of Chicago Press, USA.
- Collet, R. 1912. *Norges virveldyr*. Bd. 1, Norges pattedyr- Aschehaug & Co., Kristiania.
- Connell, J. H. 1980. Diversity and the coevolution of competitors; or, the ghost of competition past. *Oikos*, 35: 131-138.
- Connolly, G.E., Timm, R.M., Howard, W.E. & Longhurst, W.M. 1976. Sheep killing behavior of captive coyotes. - *J. Wildl. Manage.* 40(3): 400-407.
- Cook, W. C. 1972: Comparative nutritive values of forbs, grasses and shrubs. - In: McKell, C. M., Blaisdell, J. P. & Gordon, J. R. (Eds.); *Wildland shrubs- their biology and utilisation*. U.S. Forestry Service General Technical Report INT-1. pp. 303-310.
- Cox, D. R. and Oakes, D. 1984. *Analysis of survival data*. Chapman and Hall, New York, N.Y. 201 pp.
- Craighead, J. J., Sumner, J. S. & Mitchell, J. A. 1995a. The grizzly bears of Yellowstone, their ecology in the Yellowstone Ecosystem, 1959-1992. - Island Press, Washington, D.C.
- Craighead, L., Paetkau, D., Reynolds, H. V., Vyse, E. R. & Strobeck, C. 1995b. Microsatellite analysis of paternity and reproduction in Arctic grizzly bears. - *Journal of Heredity* 86:255-261.
- Curio, E. 1976. *The ethology of predation*.- Springer, Berlin. :250pp.
- Dahl, E., R. Elven, A. Moen & A. Skogen. 1986. Vegetasjonsregionkart over Norge 1:1.500.000. *Nasjonalatlas for Norge*. Statens kartverk.
- Dahle, B. 1996. Nutritional ecology of brown bears *Ursus arctos* in Scandinavia with special references to moose *Alces alces*. -Hovedfagsoppgave i terrestrisk økologi. Zoologisk Institutt, Norges Teknisk-Naturvitenskapelige Universitet.
- Dalton, D.C., Knight, T.W. & Johnson, D.L. 1980. Lamb survival in sheep breeds on New Zealand hill country. -*N.Z.J. Agric. Res.* 23: 167-173.
- Damuth, J. 1981. Home range, home range overlap, and species energy use among herbivorous mammals. - *Biological Journal of the Linnean Society*, 13:185-193.
- Danell, K. & Hörnfeldt, B. 1987. Numerical response by populations of red fox and mountain hare during an outbreak of sarcoptic mange.- *Oecologia*. 73: 533 - 536.
- Danilov, P.I., Rusakov, O.S. and Tumanov, I.L. 1979. [Predatory animals of the North-west USSR].- Nauka, Leningrad: 1-163. (På russisk).
- Davies, N. B. 1991. Mating systems. In: J. R. Krebs & N. B. Davies, (Eds.); *Behavioural ecology*. - Blackwell Scientific Publications. Oxford, UK.
- Daydov, V.G. 1979. [On the food of lynx in the Southern Urals.] In: Solokov, V.E.. (ed.) [*Ecological fundamentals of protection and rational utilisation of predatory mammals* - Izd. Nauka, Moskva: 261- 262. (På russisk).
- Dayan, T. & Simberloff, D. 1994. Character displacement, sexual dimorphism, and morphological variation among British and Irish mustelids.- *Ecology* 75 (4): 1063-1073.
- Dayan, T., Simberloff, D.; Tchernov, E.; & Yom-Tom, Y. 1989. Inter- and Intraspecific character displacement in mustelids.- *Ecology* 70 (5): 1526-1539.
- Dayan, T., Simberloff, D., Tchernov, E., & Yom-Tom, Y. 1990. Feline canines: community-wide character displacement among the small cats of Israel. - *Am. Nat.* 136: 39-60.

- Dibello, F.J.; Arthur, S.M.; & Krohn, W.B. 1990. Food habits of sympatric coyotes, *Canis latrans*, red foxes, *Vulpes vulpes*, and bobcats *Lynx rufus* in Maine. - *Can. Field-Nat.* 104(3): 403-408.
- Dimond, S. & Lazarus, J. 1974. The problem of vigilance in animal life. - *Behav. Processes.* 4:179-186.
- DN. 1992. Den norske rødlisten. - DN-rapport 1992-6., Direktoratet for Naturforvaltning, Trondheim.
- DN. 1995. Forvaltning av hjortevilt fram mot år 2000: Handlingsplan.- Direktoratet for Naturforvaltning, Trondheim.
- Dorrance, M. J. & Roy, L. D. 1976. Predation losses of domestic sheep in Alberta. - *J. Range. Manage.* 29: 257-260.
- Douglas, C. L. & Leslie, D.M. 1986. Influence of weather and density on lamb survival of desert mountain sheep. - *J. Wildl. Manage.*, 50:153 - 156.
- Drickamer, L.C. & Vessey, S.H. 1992. Learning and motivation. - In: *Animal behavior.* Wm.C.Brown Publishers, USA.
- Dublin, H.T, Sinclair, A.R.E., Boutin, S., Anderson, M. & Arcese, P. 1990. Does competition regulate ungulate populations? Further evidence from Serengeti, Tanzania. - *Oecologia* 82: 283- 288.
- Dulkeit, G.D. 1953. [Role of lynx and wolverine as predators in the nature of Altay boreal forest.] In: Nasimovich, A.A. (ed.). [Transformation of vertebrate fauna of our country. Biotechnical procedures.] - Izd. Mosk. Ob.c.Ispyt.Prirody, Moskva: 147-152. (På russisk).
- Dunker, H. 1988. Winter studies on the lynx *Lynx lynx* L. In Southeastern Norway from 1960-1982. - *Medd. Fra Norsk Viltforskning 3.serie* 19: 56pp.
- Dutilleul, P. 1993. Spatial heterogeneity and the design of ecological field experiments. *Ecology*, 74(6): 1646-1658.
- Eaton, R. 1974. The cheetah. - Van Norstrand Reinhold, New York. USA.
- Eagle, T.C. & Pelton, M.R. 1983. Seasonal nutrition of black bears in the Great Smoky Mountains National Park. - *Int. Conf. Bear Res. and Manage.* 5: 94 -101.
- Eberhardt, L. E., Blanchard, B. M. & Knight, R. R. 1994. Population trend of the Yellowstone grizzly bear as estimated from reproductive and survival rates. - *Can.J.Zool.* 72:1-4.
- Eberhardt, L.E., Garrott, R.A. & Hanson, W.C. 1983. Winter movements of arctic foxes, *Alopex lagopus*, in a petroleum development area. - *Canadian Field Naturalist*, 97:66 - 70.
- Eberhardt, L.E., & Hanson, W.C. 1978. Long distance movements of arctic foxes tagged in northern Alaska. - *Canadian Field Naturalist*, 92:386 - 389.
- Eberhardt, L.E., Hanson, W.C, Bengtson, J.L., Garrott, R.A & Hanson, E.E. 1982. Arctic fox home range characteristics in an oil - development area. - *J. Wildl. Manage.*, 46:183 - 90.
- Eberhardt, W.L. 1977. The biology of arctic and red foxes on the north slope. - MSc Thesis, University of Alaska, Fairbanks.
- Edmunds, M. 1974. Defence in animals. - Longman, Essex.:357p.
- Edmunds, M. & DPhil, M.A. 1974. Predators - prey systems and ecology. - In: M. Edmunds & M.A. Dphil (Eds.); *Defence in Animals: A Survey of anti-predator defences.* Longmar Group Limited, USA.
- Eggen, T. 1995. Sau i relasjon til ville dyr - En studie av mortalitet med vekt på predasjon. - Høgskolen i Nord-Trøndelag.
- Eggen, T. 1995. Fødselsvekt og tilvekst fra fødsel til vårveing 1993 for 2 norske saueraser sammenholdt med en studie av endringer i løpet av siste 40 år. - Foreløbig publikasjon, Høgskolen i Nord-Trøndelag.
- Eiberle, K. 1972. Lebensweise und Bedeutung des Luchses in der Kulturlandschaft - *Mammalia depicta*, Beiheft zu Z. Säugetierkunde 8: 65pp.
- Eide, D.A. 1981. Faktorar som verkar på lammeavdråtten hjå sau på fjellbeite i Gløppen. - Hovedoppgåve 1981 Institutt for Husdyrfag, Norges Landbrukshøgskole.
- Eisenberg, J.F. 1982. Life history strategies of the Felidae: variations on a common theme. - [In: S.D. Miller & D.D. Everett (Eds); *Cats of the World: Biology, Conservation, and Management.* - Proc. 2. Int. Symp. 1982. The National Wildl. Fed., Inst. for Wildl. Res. Washington, D.C.
- Eisenberg, J.F. 1986. Life history strategies: a review. In: S.D. Miller and D.D. Everett, (Eds.); *Cats of the world: Biology, conservation and management.* - National Wildlife Federation. Washington, D.C.
- Eisenberg, J.F. 1989. An introduction to the carnivora. In: J.L. Gittleman (ed.). *Carnivore behavior, ecology and evolution.* - Cornell University Press. Ithaca, New York.
- Elgmork, K. & Kaasa, J. 1992. Food habits and foraging of brown bear *Ursus arctos* in central south Norway. - *Ecography* 15(1): 101 - 110.
- Ellenberg, H. 1978. Zur populationsökologie des rehes *Capreolus capreolus* in Mitteleuropa. - *Spixiana suppl.* 2: 1-211.
- Eloranta, E. & Nieminen, M. 1985. Kalving og kalveproduksjon i forsøksflokken i Kaamen. (Oversettelse v/ Hans Søren Norberg, SVL for Nord-Norge). - *Poromies.* 52: (2): 22-28.
- Eloranta, E. & Nieminen, M. 1986. Calving of the experimental reindeer herd in Kaamen during 1970- 85.- *Rangifer* 6 (1 spesial issue) :115-121.
- Elowe, K.D. & Dodge, W.C. 1989. Factors affecting black bear reproductive success and cub survival. - *J. Wildl. Manage.* 53(4): 962 - 968.
- Emlen, S.T. 1982. The evolution of helping. I an ecological constraints model. - *American Naturalist*, 119:29 - 39.
- Emlen, S.T. 1982. The evolution of helping. II. the role of behavioral conflict. - *American Naturalist*, 119:40 - 53.
- Englund, J. 1970. Some aspects of reproduction and mortality rates in Swedish foxes *Vulpes vulpes* 1961-63 and 1966-69. - *Swedish Wildlife Research* 8: 1-82.
- Erlinge, S. 1979. Adaptive significance of sexual dimorphism in weasels. - *Oikos* 33: 233-245.
- Erlinge, S. 1987a. Why do European stoats *Mustela erminea* not follow Bergmann's rule? - *Holarct. Ecol.* 10: 33-39.
- Erlinge, S. 1987b. Predation and non-cyclicality in a microtine population in Southern Sweden. - *Oikos* 50: 347- 352.
- Erlinge, S. 1981. Food preference, optimal diet and reproductive output in stoats *Mustela erminea* in Sweden. - *Oikos* 36: 303-315.
- Erlinge, S.; & Sandell, M. 1986. Seasonal changes in the social organisation of male stoats, *Mustela erminea*: an effect of shifts between two decisive resources. - *Oikos.* 47: 57- 62.
- Ermakov, A. 1988. Biology of arctic fox of Bolshezemelskaya tundra and Ugorski peninsula.
- Espmark, Y. 1964. Studies in dominance-subordination relationship in a group of semi-domestic reindeer *Rangifer tarandus* L. - *Anim. Behav.* 12 (1): 420-426.
- Espmark, Y., 1971: Mother-Young Relationship and Ontogeny of Behaviour in Reindeer *Rangifer tarandus* L.). - *Z. Tierpsychol.*, 29: 42-81.
- Estes, R.D., 1976: The significance of breeding synchrony in the wildebeest. - *East Afr. Wildl. J.* 14:135-152.
- Estes, R.D. & Goddard, J. 1967. Prey selection and hunting behavior of the african wild dog. - *J. Wildl. Manage.* 31(1): 53-70.
- Etnestad, H. 1984. Foreldreinvestering hos søyer av Gammel norsk spælsau *Ovis brachyura borealis* i forhold til lammets kjønn og søyas alder. - *Cand. scient. oppg.*, Zool. inst., Universitetet i Trondheim.
- Ewer, R.F. 1973. The carnivores. - Cornell Univ. Press. Ithaca, New York.
- Falconer, D.S. 1989. Introduction to quantitative genetics. - Longman Scientific & Technical, Essex, England: 438 p.
- Fay, F.H. & Rausch, R.L. 1992. Dynamics of the arctic fox population on St. Lawrence Island, Bering Sea. *Arctic*, 45:393-397.
- Fay, F. H., & Stephenson, R. O. 1989. Annual, seasonal, and habitat related variation in feeding habits of the arctic fox *Alopex lagopus* on St. Lawrence island, Bering Sea. - *Can. J. Zool.* 67: 1986 -1994.
- Fendley, T. T. & D. E. Buie. 1986. Seasonal home range and movement patterns of the bobcat on the Savannah River Plant. In: *Cats of the World: Biology, Conservation, and Management.*
- Festa-Bianchet, M. 1988. Age-specific reproduction of bighorn ewes in Alberta, Canada. - *J. Mammal.* 69:157-160.
- Filonov, C. 1980. Predator-Prey problems in nature reserves of the European part of the RSFSR. - *J. Wildl. Manage.* 44 (2): 389 - 396.
- Fitzgibbon, C.D. 1988. The antipredator behaviour of Thomsons gazelles. - Ph.D. thesis, University of Cambridge.
- Fitzgibbon, C.D. 1990. Why do hunting cheetahs prefer male gazelles?. - *Anim. Behav.* 40: 837- 845.
- Fitzgibbon, C.D. & Fanshawe, J.H. 1989. The condition and age of Thomsons gazelles killed by cheetahs and wild dogs. - *J. Zool.* 218: 99-107.
- Flood, R.D. 1970. Causes and implications of an observed sex differential in survival of wapiti. - *Can. Wildl. Serv. Rep. Ser.* 11: 1-71.
- Fowler, C.W. 1987. A review of density dependence in populations of large mammals. - *Current Mammalogy* 1: 401-441.
- Fox, M.W. & Clark, A.L. 1971. The development and temporal sequencing of agonistic behavior in the coyotes *Canis latrans*. - *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 28: 262-278.
- Frackowiak, W. & Gula, R. 1992. The autumn and spring diet of brown bears *Ursus arctos* in the Bieszczady Mountains of Poland. - *Acta Theriol.* 37 (4): 339 - 344.
- Frafjord, K. 1991. Adult arctic foxes *Alopex lagopus* L. in the denning area; numbers and behaviour. - *Fauna Norv. Serie A*, 12:41-48.
- Frafjord, K. 1995. Summer food habits of arctic foxes in the alpine region of southern Scandinavia, with a note on sympatric red foxes. - *Ann. Zool. Fenn.*, 32:111-116.
- Frafjord, K., Becker, D. & Angerbjörn, A. 1989. Interactions between arctic and red foxes in Scandinavia - predation and aggression. - *Arctic*, 42:354-356.
- Franklin, I.R. 1980. *Evolutionary change in small populations.* - In: Soule, M. E. & Wilcox, B. A. (Eds.); *Conservation biology, an evolutionary-ecological perspective.* - *Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts: 135- 151.*
- Franzmann, A. W. & Schwartz, C. C. 1986. Black bear predation on moose calves in highly productive versus marginal moose habitats on the Kenai Peninsula, Alaska. - *Alces* 22: 139-153.
- Franzmann, A. W., Schwartz, C. C. & Peterson, O. 1980: Moose calf mortality in summer on the Kenai Peninsula, Alaska. - *J. Wildl. Manage.* 44: 764-768.
- Fritts, S. & Sealander, J.A. 1978. Diets of bobcats in Arkansas with special reference to age and sex differences. - *J. Wildl. Manage.* 42: 533-539.
- Fryxell, J.A. 1987. Food limitation and demography of a migratory antelope, the white-eared kob. - *Oecologia* 72: 83- 91.
- Fryxell, J.A., Greever, J., & Sinclair, A.R.E. 1988. Why are migratory ungulates so abundant? - *Am. Nat.* 131: 781- 798.
- Garrott, R. A. & Eberhardt, L.E. 1987. Arctic fox. In: Novak, M., J. A. Baker, M. E. Obbard & B. Malloch, (Eds.); *Wild furbearer management and conservation in North America.* - Ministry of Natural Resources, Ontario.
- Garrott, R.A., Eberhardt, L.E. & Hanson, W.C. 1984. Arctic fox denning behavior in northern Alaska. - *Can.J.Zool.*, 62:1636 - 1640.
- Garshelis, D. L. 1994. Density-dependent population regulation of black bears. In: M. Taylor (ed.). *Density-dependent population regulation in black, brown, and polar bears.* - International Conference on Bear Research and Management, Monograph Series No. 3.: 3 - 14.
- Gautestad, A. O. & I. Mysterud. 1996. The home range ghost. - *Oikos*, 74:195-204.

- Geffen, E., Gompper, M.E., Gittleman, J.L., Luh, H.K., MacDonald, D.W. & Wayne, R.K. 1996. Size, lifehistory traits, and social organization in the canidae: a reevaluation. - *American Naturalist*, 147:140-160.
- Geist, V., 1981: On the reproductive strategies in ungulates and some problems of adaptation. In: Scudder, G. G. E. & Reveal, J. D. Eds.; *Evolution today*.- Proc. 2nd int. Congr. systematic and evolutionary biol. Hunt Institute for Botanical Documentation, Carnegie-Mellon Univ., Pittsburgh.:111-132.
- Gilpin, M. 1991. The genetic effective size of a metapopulation. In: Gilpin, M. & Hanski, I Eds.; *Metapopulation dynamics: Empirical and Theoretical investigations*.- Linnean Soc. London, Academic press. :165-175.
- Ginsberg, J.R. & Macdonald, D.W. 1990. Foxes, wolves, jackals, and dogs: An action plan for the conservation of canids. - IUCN, Gland, Switzerland.
- Gittleman, J.L. 1989. Carnivore behavior, ecology and evolution. - Cornell University Press, New York.
- Gittleman, J. L. & P. H. Harvey. 1982. Carnivore home range size, metabolic needs and ecology. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 10:57-63.
- Goodman, D. 1987. The demography of chance extinction. In: Soule, M. E. Ed., *Viable populations for Conservation*. - Cambridge University Press. :11-24.
- Gossow, H. & Honsig-Erlenburg, P. 1982. Management problems with re-introduced lynx in Austria. In Miller, S.D. & Everett, D.D. (ed.): *Cats of the World: Biology, Conservation, and Management*. Proc. 2. Int. Symp. 1982. The National Wildl. Fed., Inst. Wildl. Res., Washington, D.C.
- Goszinski, J. 1989. Population dynamics of the red fox in central Poland. - *Acta Theriologica* 34: 141-154.
- Grant, J. W. A., C. A. Chapman & K. S. Richardson. 1992. Defended versus undefended home range size of carnivores, ungulates and primates. - *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 31:149-161.
- Greenwood, P.J. 1980. Mating systems, philopatry, and dispersal in birds and mammals. - *Animal Behav.* 28: 1140-62.
- Grongstad, O.S., & Meosli, P.O. 1995. Dagleiehabitat hos gaupe *Lynx lynx* i Nord-Trøndelag. - HiNT, Prosjektoppgave i naturbruk, miljø og ressursforag.
- Grue, H. & Jensen, B. 1979. Review of the formation of incremental lines in tooth cementum of terrestrial mammals. - *Danish Review of Game Biology* 11(3): 48p.
- Guggisberg, C.A.W. 1975. *Wild cats of the world*.- Taplinger Publishing Company. New York. : 49-58
- Guinness, F.E., Clutton-Brock, T.H. & Albon, S.D. 1978. Factors affecting calf mortality in red deer *Cervus elaphus*. - *J. Anim. Ecol.*: 817-832.
- Hagen, Y. 1969. Rådyret. I: Frislid, R. & Semb-Johansson, A. (red.). *Norges Dyr*. 2nd. ed. J.W. Cappelen's Forlag, Oslo.
- Haglund, B. 1966. De stora rovdjurens vintervanor I. - Winter habits of the Lynx *Lynx lynx* L. and Wolverine *Gulo gulo* L. as Revealed by Tracking in the Snow. - *Viltrevy* 4(3): 1-299.
- Haglund, B. 1968: De stora rovdjurens vintervanor II. - *Viltrevy* 5: 213-361. (In Swedish).
- Haglund, B. 1974. Moose relations with predators in Sweden, with special reference to bear and wolverine. - *Le Naturaliste canadien* 101: 457-466.
- Haglund, B. & Nilsson, E. 1977. Fjällräven - en hotad djurart. WWF - Slutrapport Fjällräv, 1/71:1-32.
- Haller, H. 1992. Zur ökologie des Luchses *Lynx lynx* im Verlauf seiner Wiederansiedlung in den Walliser Alpen. - *Mammalia depicta*, 15:1-62.
- Haller, H; & Breitenmoser, U. 1986. Zur raumorganisation der in den schweizer alpen weiderangesiedelten population des luchs *Lynx lynx*. - *Z. Säugetierk.* 51: 289-311.
- Hamer, D.K. & Herrero, S. 1991. Elk *Cervus elaphus* calves as food for grizzly bears *Ursus arctos* in Banff National Park, Alberta (Canada). - *Can. Field Nat.* 105(1): 101-103.
- Hamilton, W. 1971. Geometry for the selfish herd. - *Journal of Theoretical Biology*, 31:295-311.
- Hanski, I. & Gilpin, M. 1991. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. - *Biological Journal of the Linnean Society*, 42:3-16.
- Hansson, L. & Henttonen, H. 1985. Gradients in density variations of small rodents: the importance of latitude snow cover. - *Oecologia* 67: 394-402.
- Hansson, L. & Henttonen, H. 1988. Rodent dynamics as community process. - *Trends Ecol. Evol.* 3: 95-200.
- Harestad, A. S. & F. L. Bunnell. 1979. Home range and body weight - a reevaluation. - *Ecology*, 60:389-402.
- Harris, S., Cresswell, W. J, Forde, P. G., Trehwella, W. J, Woollard, T. & Wray, S. 1990. Home-range analysis using radio-tracking data - a review of problems and techniques particularly as applied to the study of mammals. *Mammal Review*, 20:97-123.
- Harris, V.T. 1952. An eksperimental study of habitat selection by prairie and forest deer mouse, *Peromyscus maniculatus*.- *Contrib. Lab. Vert. Biol. Mich. Univ.* 56.
- Harrison, S. 1991. Local extinction in a metapopulation context: an empirical evaluation. - *Biological Journal of the Linnean Society*, 42:73-88.
- Harrison, S. & Hastings, A. M. 1996. Genetic and evolutionary consequences of metapopulation structure. - *Trends Ecol. Evol.*
- Hartman, G. 1995. Patterns of spread of a reintroduced beaver *Castor fiber* population. - *Wildlife Biology* 1: 97-103.
- Havrevoll, Ø. 1979. Miljøfaktorer som verkar på lammet og lammetap. - Hovedoppgave ved Institutt for husdyravl, Norges Landbrukshøgskole, Ås.
- Hearn, B.J., Luttich, S.N., Crete, M. & Berger, M.B. 1990. Survival of radio-collared caribou *Rangifer tarandus caribou* from the George River heard, Nouveau-Quebec-Labrador. - *Can.J.Zool.* 68: 276-283.
- Heezen, K. L. & J. R. Tester. 1967. Evaluation of radio-tracking by triangulation with special reference to deer movements. - *J. Wildl. Manage.*, 31:124-141.
- Heggberget, T.M. & Moseid, K-E. 1994. Prey selection in coastal Eurasian otters *Lutra lutra*. - *Ecography* 17: 331-338.
- Heggberget, T.M & Myrberget, S. 1980. The Norwegian lynx *Lynx lynx* population in the 1970's. *Fauna norv. Ser. A*, 1: 29 - 33.
- Heisey, D. M. and Fuller, T. K. 1985. Evaluation of survival and cause specific mortality rates using telemetry data. - *J. Wildl. Manage.* 49 (3): 668-674.
- Hell, P. 1978. Die Situation des Karpaten luchs *Lynx lynx* in der Tschechoslowakei. In: Wotschikowsky, U. (ed.) *Der Luchs, Erhaltung und Wiedereinbürgerung in Europa*. - Mammerdorf, Bernhard.
- Helle, E. & Kauhala, K. 1991. Distribution history and present status of the raccoon dog in Finland. - *Holarctic Ecology* 14: 278-286.
- Heller, S.P; & Fendley, T.T. 1986. Characterisation of bobcat habitat on the Savannah River Plant, South Carolina. In: S.D. Miller & D.D. Everett, (Eds.); *Cats of the world: Biology, conservation and management*.- National Wildlife Federation, Washington, D.C.
- Helrich, K.(Ed.)1990. Official methods of analysis of the association of official analytical chemists. 15th edition.- Association of Official Analytical Chemists, Inc., Arlington, Virg.,USA.
- Henne, D.R. 1975. Domestic sheep mortality on a western Montana ranch. In: R.L. Phillips & C. Jonkel (Eds.); *Proceedings of the 1975 predator symposium*.- Missoula University, Montana.
- Henttonen, H., McGurie, D. & Hansson, L. 1985. Comparisons of amplitude and frequencies (spectral analysis) of density variations in long-term data sets from *Clethrionomys* species. - *Ann. Zool. Fennici* 22, 221-227.
- Heptner, V.G. & Sludskij, V.G. 1972. Luchs, *Felis Lynx lynx* Linnaeus, 1758. In: Heptner, V.G. and Naumov, N.P. *Die säugertiere der Sowietunion III: Raubtiere Felionidae*. (German transl. by Feurich, R.F. 1980. -Gustav Fischer Verlag, Jena, DDR
- Herrenschmidt, V., & Leger, F. 1987. Le Lynx, *Lynx lynx*, dans le nord-est de la France. La colonisation du massif Jurassien Francais et la r, introduction de l'espace dans le massif Vosgien. - *Ciconia*, 11: 135-151.
- Hersteinsson, P. 1984. The behavioral ecology of the arctic fox *Alopex lagopus* in Iceland. - PhD. Dissert. Oxford Univ. Oxford: 305 pp.
- Hersteinsson, P., Angerbjörn, A., Frafjord, K. & Kaikusalo, A. 1989. The arctic fox in Fennoscandia and Iceland: management problems. - *Biological Conservation*, 49:67-81.
- Hersteinsson, P. & Macdonald, D.W. 1982. Some comparisons between red and arctic foxes, *Vulpes vulpes* and *Alopex lagopus*, as revealed radio tracking. - Symposium of the Zoological Society of London, 49:259-289.
- Hersteinsson, P. & Macdonald, D.W. 1992. Interspecific competition and the geographical distribution of red and arctic foxes *Vulpes vulpes* and *Alopex lagopus*. - *Oikos*, 64:505-515.
- Hersteinsson, P., & MacDonald, D. W. 1996. Diet of arctic foxes *Alopex lagopus* in Iceland. - *J. Zool. Lond.* 240: 457- 474.
- Hewitt, D. G. & Robbins, C. T. Estimating grizzly bear food habits from fecal analysis. - *Wildlife Society Bulletin* (in press).
- Hewson, R. & Verkaik, A., J. 1981. Body condition and ranging behaviour of black-face hill sheep in relation to lamb survival. - *J. Appl. Ecol.* 18: 401-415.
- Hibler, S. J. 1976. Coyote movements patterns in Curlew Valley with emphasis on home range characteristics. - M.S. Thesis. Utah State University. Logan.
- Hight, G.K. & Jury, K.E. 1970. Hill country sheep production. II. Lamb mortality and birth weights in Romney and Border Leicester x Romney flocks. - *N. Z. J. Agric. Res.* 13: 735-752.
- Hilde, L.A. 1980. Årsaker til tap av sau om sommeren og låg avdrått. Kva har dette og andre forhold å seie for økonomen i sauehaldet? - Hovedoppgave ved Institutt for landbruksøkonomi, Norges Landbrukshøgskole, Ås.
- Hillis, T.L. & Mallory, F.F. 1989. Interrelationships of snow depth to primary and secondary predator/prey systems in the tundra/ forest ecotone of the Keewatin/Manitoba region. - *Musk- ox* 37: 137- 143.
- Holmes, T. & Powel, R.A. 1994. Morphology, Ecology, and the Evolution of Sexual Dimorphism in the North american Martes. -.In: Buskirk, S.W., Harestad, A.S., Raphael, M.G. & Powell, R.A. (Eds); *Martens, Sables, and Fishers. Biology and conservation*. - Cornell University Press, New York.
- van Horne, B. 1983. Density as a misleading indicator of habitat quality. - *Journal of Wildlife Management*, 47: 893-901.
- Hornocker, M.G. 1970. An analysis of mountain lion predation upon mule deer and elk in the Idaho primitive area. - *Wildl. Monogr.* 21: 5-39.
- Hornocker, M.G. & Hash, H.S. 1981. Ecology of the wolverine in northwestern Montana. - *Canadian Journal of Zoology*, 59:1286-1301.
- Hrdy, S. B. & Hausfater, G. 1984. Comparative and evolutionary perspectives on infanticide: introduction and overview. In: Hausfater, G. & Hrdy, S. B. (Eds.); *Infanticide - comparative and evolutionary perspectives*. - Aldine Publishing Company, New York.
- Hucht-Ciorga, I. 1988. Studien zur Biologie des Luchses: Jagdverhalten, Beuteausnutzung, innerartliche kommunikation und an den Spuren fassbare Körpermerkmale. - *Schr. Arbeitskr. Wildbiol u. Jagdwiss, Justus-Liebig- Univ. Giesen* 19: 1-177.
- Huggard, D.J. 1992. Prey selectivity of wolves in Banff National Park. II. Age, sex and condition of elk. - *Can. J. Zool.* 71: 140-147.
- Høst, P. 1935. Trekk av dyrelivet på Hardangervidda. - *Norsk Jæger og Fisker Forenings Tidsskrift*, 6:137-319.
- Ims, R. A. & H. Steen. 1990. Geographical synchrony in microtine population cycles: a theoretical evaluation of the role of nomadic avian predators. - *Oikos*, 57: 381-387.

- Ims, R. A. & Yoccoz, N. G. 1996: Ecological methodology: study design and statistical analysis. - University of Oslo, Department of Biology. 134 pp.
- Ims, R.A. 1991. Smågnagerne og bestandsskogbruket. - Fauna 44: 62 - 69.
- Iriarte, J.A., Franklin, W.L., Johnson, W.E. & Redford, K.H. 1990. Biogeographic variation of food habits and body size of the American puma. - *Oecologia* 85:185-190.
- Iversen, J.A. 1972. Basal energy metabolism of mustelids. *Journal of Compiled Physiology* 81: 341 - 344.
- Jedrzejewska, B. & Jedrzejewski, W. 1989. Seasonal surplus killing as hunting strategy of the weasel *Mustela nivalis* - test of a hypothesis. - *Acta Theriol.* 34: 347-359.
- Jedrzejewski, W., Jedrzejewska, B., Okarma, H., Schmidt, K., Bunevich, A. N. & Milkowski, L. 1996. Population dynamics (1869-1994), demography, and home ranges of the lynx in Bialowieza Primeval Forest (Poland and Belarus).- *Ecography*, 19:122-138.
- Jedrzejewski, W., Schmidt, K., Milkowski, L., Jedrzejewska, B. & Okarma, H. 1993. Foraging by lynx and its role in ungulate mortality: the local (Bialowieza Forest) and the Palearctic viewpoints.- *Acta Theriol.* 38 (4): 385- 403.
- Jedrzejewski, W; Jedrzejewska, B; & Szymura, A. 1989. Food niche overlaps in a winter community of predators in the Bialowieza Primeval Forest, Poland. *Acta Theriol.* 34: 487-496.
- Jennrich, R. I. & F. B. Turner. 1969. Measurements of non-circular home range.- *Journal of Theoretical Biology*, 22:227-237.
- Jensen, B. & L. B. Nielsen. 1968. Age determination in the red fox *Vulpes vulpes* from canine tooth sections. - *Danish review of Game Biology*, 5:1-15.
- Jobman, W.G. 1972. Predation of carnivores on domestic animals. In: Cringan, A.T & Harris, L.D.(Eds.); *Predation and its management*- Colorado State Univ. Grad. Sem. Pap.: 90 - 95.
- Johnsen, S. 1929. Rovdyr og rovfuglstatistikken i Norge, - Bergen Museums Årbok 1929. Nat.vit. rekke 2, pp. 40 -50
- Johnson, D. H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference.- *Ecology*, 6:65-71.
- Johnson, M. L. & Gaines, M. S. 1990. Evolution of dispersal: theoretical models and empirical tests using birds and mammals. - *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 449-480.
- Johnson, W.E. & Franklin, W.L. 1994. Role of body size in the diets of sympatric gray and culpeo foxes. *Journal of Mammalogy*, 75:163-174.
- Jonkel, C. J. & Cowan, I. McT. 1971: The black bear in the spruce-fir forest. - *Wildlife Monographs* 27: 57 pp.
- Jonsson, S. 1986. Gaupa. - Det norske samlaget, Oslo.
- Jordhøy, P., Strand, O., Skogland, T., Gaare, E. & Holmstrøm, F. 1996. Oppsummeringsrapport, overvåkningsprogram for hjortevilt - villreindelen 1991-95. 1996 - NINA Fagrapport 22-1996
- Kaikusalo, A. & Angerbjörn, A. 1995. The arctic fox population in Finnish Lapland during 30 years, 1964-93. - *Ann. Zool. Fenn.*, 32:69 -77.
- Kaplan, E. L. and Meier, P. 1958. Nonparametric estimation from incomplete observations. - *J. Am. Stat. Assoc.* 53: 457-481.
- Keith, L.B., & Windberg, L.A. 1978 . A demographic analysis of the snowshoe hare cycle. -*Wildlife Monographs*, 58.
- Kendall, K. C. 1983: Use of pine nuts by grizzly and black bears in the Yellowstone area. - *International Conference on Bear Research and Management* 5: 166-173.
- Kennedy, A. J. 1980. Site variation in summer foods of arctic fox, prince of Wales Island, Northwest Territories. - *Arctic* 33: 366-368.
- Kenward, R. E. & Hodder, K. H. 1996. Ranges V. An analysis system for biological location data.- ITE, Furzebrook research Station.: 64pp.
- King, C.M. 1989. The Advantages and Disadvantages of Small Size to Weasels, *Mustela* species.- In: Gittleman, J.L. (ed.). *Carnivore Behaviour, Ecology, and Evolution*. -Chapman and Hall. London.
- Kitchings, J. T. & J. D. Story. 1984. Movements and dispersal of bobcats in East Tennessee. -*J. Wildl. Manage.*, 48:957-961.
- Kjelvik, O. 1997. Overlevelse og mortalitet hos tamrein i et rovdyrrområde. Hovedfagsoppgave i terrestrisk økologi. - Zoologisk Institutt, NTNU. Trondheim.
- Kjelvik, O., Nybakk, K., Kvam, T., Overskaug, K. and Brøndbo, K. The effect of females winter pastures on bodyweight and survival of reindeer calves (*Rangifer tarandus*) in Central Norway.- *The Journal of Nature and Wildlife Conservation*. (Submitted)
- Kjørstad, M. & Nybakk, K.. 1995. Gaupas *Lynx lynx* habitatbruk i Indre-Namdalene. - Cand. scient. thesis, Zool. inst., AVH, UNIT, Trondheim.
- Klebenow, D.A. & McAdoo, K. 1976. Predation on domestic sheep in northeastern Nevada. - *J. Range. Manage.* 29(2): 96-100.
- Knarrum, V. A. 1996. Bjørnens *Ursus arctos* predasjon på sau *Ovis aries*. - Cand. scient. thesis, Zool. inst., Norges teknisk- naturvitenskapelige universitet, Trondheim.
- Knick, S.T. 1990. Ecology of bobcats relative to exploitation and a prey decline in southeastern Idaho. - *Wildlife Monographs*, 108:1 - 42.
- Knight, R. R. & Eberhardt, L. L. 1985. Population dynamics of Yellowstone grizzly bears. - *Ecology* 66:323-334.
- Knutsen, K. & Pedersen, P.H. 1987. Rowilt i Nord-Trøndelag; Bjørn 1986. - Fylkesm. i Nord-Trøndelag, Miljøvernavdelingen; Rapport 1987-7: 1-29.
- Knutsen, K. & Pedersen, P.H. 1988. Rowilt i Nord-Trøndelag; Bjørn, jerv og ulv 1987. - Fylkesm. i Nord-Trøndelag, Miljøvernavdelingen; Rapport 1988-4: 1-53.
- Knutsen, K. & Pedersen, P.H. 1990. Rowilt i Nord-Trøndelag; Bjørn, jerv og ulv 1988 - 1989. Revurdering Bjørn 1986 og 1987. Fylkesm. i Nord-Trøndelag, Miljøvernavdelingen; Rapport 1990-4: 1-81.
- Knutsen, K. & Pedersen, P.H. 1991. Rowilt i Nord-Trøndelag; Bjørn, jerv og ulv 1990. - Fylkesm. i Nord-Trøndelag, Miljøvernavdelingen; Rapport 1991-6: 1-47.
- Knutsen, K. og Kjørstad, M. 1996. Gaupe i Nord-Trøndelag 1991 - 1996. - Fylkesmannen i Nord-Trøndelag, Miljøvernavdelingen. Rapport 1996-4: 1-8.
- Koehler, G.M. 1990. Population and habitat characteristics of lynx and snowshoe hares in north central Washington. - *Can. J. Zool.* 68: 845-851.
- Koehler, G.H. & Hornocker, M. G. 1991. Seasonal resource use among mountain lions, bobcats, and coyotes. *Journal of Mammalogy*, 72:391-396.
- Koehler, G.H; Hornocker, M.G; & Hash, H.S. 1979. Lynx movements and habitat use in Montana. - *Can. Field-Nat.* 93(4): 441-442.
- Kolstad, M., Kvam, T., Mysterud, I., Sørensen, O.J. & Wikan, S. 1984. Bjørnen (*Ursus arctos L.*) i Norge. Utbredelse og bestand 1978 - 1982. - *Vilt Rapport* 31: 1-68.
- Kotov, V.A. 1966. [Food of lynx in the Caucasian reserve.] - *Tr. Kavkaz. Gos. Zapovednika* 4: 214 - 217. (På russisk).
- Krebs, C.J. 1985. *Ecology: Experimental analysis of distribution and abundance*, third edition. - Harper & Row, Publishers; Inc. s. 58-67.
- Krebs, J.R. & Davies, N.B. 1984. *Behavioural Ecology, An Evolutionary approach*. - Blackwell Scientific Publications, England.
- Krebs, J.R. & Davies, N.B. 1991. *Behavioural ecology, an evolutionary approach*. 3d. ed. - Blackwell scientific publications, Oxford.
- Krebs, J.R. & Davies, N.B. 1993. Living in a group. -In: J.R Krebs & N.B. Davies (Eds.); *An Introduction to Behavioural Ecology*.- Blackwell Scientific Publications, England.
- de Kroon, H., Plasier, A., van Groenendael, J. & Caswell, H. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. - *Ecology*, 67, 1427- 1431.
- Kruuk, H. 1972. Surplus killing by carnivores. - *J. Zool.* 166: 233-244.
- Kruuk, H. 1972. The spotted hyena: a Study of Predation and Social Behavior.- University of Chicago Press.
- Kruuk, H. 1986. Interactions between felidae and their prey species: a review. In: S.D. Miller & D.D. Everett, (Eds.); *Cats of the world: Biology, conservation and management*. National - Wildlife Federation. Washington, D.C.
- Kuksov, V.A. 1989. Rate of breeding and planning of arctic fox pelt crop on Taimyr. In: *Mammals and birds of middle Siberia, Novosibirsk.*: 103- 112.
- Kunkel, K. E. & Mech, L. D. 1994: Wolf and bear predation on white-tailed deer fawns in northeastern Minnesota. - *Canadian Journal of Zoology* 72: 1557-1565.
- Kvam, T. 1979. Reproduksjonsforhold & populasjonsstruktur hos norsk gaupe. - Upubl. Cand. real. oppgave UNIT.
- Kvam, T. 1979. Jervesporing i Snøhetta-Rondane våren 1979. - *Vilt Rapport* 7: 1-28.
- Kvam, T. 1980. Population status of the wolverine *Gulo gulo* in some central Norwegian mountain areas. - *Fauna* 33: 117-127.
- Kvam, T. 1984. Age determination in the European lynx *Lynx lynx* by incremental lines in tooth cementum.- *Acta Zool. Fennica* 171: 221-223.
- Kvam, T. 1990a. Gaupa. - I: Semb- Johanson, A.(red.) *Norges dyr. Pattedyrene* bind I- 194- 207.
- Kvam, T. 1990b. Ovulation rates in European lynx from Norway.- *Z. Säugetierk.* 55: 315 - 320.
- Kvam, T. 1990c. Population biology of the European lynx *Lynx lynx* in Norway.- Dr. scient thesis, Univ. of Trondheim.
- Kvam, T. 1991. Reproduction in the European lynx *Lynx lynx*.- *Z. Säugertierkunde* 56 (3): 146-158.
- Kvam, T. 1996. Bestandsestimat for gaupe 1995 - 1996.- Rapport til DN.
- Kvam, T. 1997. Gaupa, Nordens tiger. I: Brox, K.H.(Red.); *Natur* 97/98.- Tapir, Trondheim: 9- 41.
- Kvam, T. Lynx management in Norway - Biological Conservation (Submitted).
- Kvam, T., Berntsen, F., Eggen, T., Knutsen, K., Overskaug, K. & Sørensen, O. J. 1994. Rowiltprosjektene i Nord-Trøndelag. Årsrapport 1993. - NINA Oppdragsmelding nr. 267: 1-32.
- Kvam, T., Eggen, T., Knutsen, K., Overskaug, K. & Sørensen, O.J. 1993. Rovdyrprosjektene i Nord- Trøndelag. Store rovdyrers biologi og tap av bufe og rein. Prosjektplan 1992-1996. - NINA Oppdragsmelding nr. 195: 1-48.
- Kvam, T., Eggen, T., Knutsen, K., Overskaug, K., Solstad, T. & Sørensen, O.J. 1993. Årsrapport fra Rowiltprosjektene i Nord - Trøndelag 1992. - NINA Oppdragsmelding nr. 194: 1-31.
- Kvam, T., Overskaug, K. & Sørensen, O.J., 1987. Jerveinventering i Snøhetta-området våren 1986. - *Rowilt Rapport* 1: 1-13.
- Kvam, T., Overskaug, K. & Sørensen, O.J. 1988. The wolverine *Gulo gulo* in Norway - *Lutra*, 31: 7-20.
- Kvam, T; & Skagen, I. 1990. Gaupa klarer seg. - *Villmarksliv*. Nr. 2, 1990: 18-21.
- Kvam, T. & Sørensen, O.J., 1981. Jervens status i Snøhetta, Rondane og en del omliggende fjellstrøk 1981. - *Vilt Rapport* 19: 1-29.
- Kvam, T. & Sørensen, O.J., 1983. Utviklingen i jervestammen i Snøhettaområdet i perioden 1979-1982. - *Arbeidsrapport fra Rowiltprosjektet*. 4: 1-13.
- Kvam, T., Sørensen, O. J., Eggen, T., Knutsen, K., Overskaug, K., Berntsen, F. & Swensson, J.E. 1995. Årsrapport fra Rovdyrprosjektene i Nord-Trøndelag 1994.- NINA Oppdragsmelding 364: 1- 37.
- Kvam, T., Sørensen, O. J., Overskaug, K., Eggen, T., Berntsen, F. & Swensson, J. 1996. Årsrapport fra Rovdyrprosjektene i Nord-Trøndelag 1995.- NINA Oppdragsmelding 424: 1- 40.
- Kålås, J.A. 1996. Terrestrisk naturovervåking fjellrev, hare, smågnagere og fugl i TOV-områdene, 1995. - NINA Oppdragsmelding 429, 1-36,
- Kålås, J.A., Framstad, E., Pedersen, H.C. & Strand, O. 1994. Terrestrisk naturovervåking. Fjellrev, hare, smågnagere, fugl og næringskjedestudier i TOV-områdene, 1993. - NINA Oppdragsmelding, 296:1-47.

- Kålås, J.A., Framstad, E., Pedersen, H.C. & Strand, O. 1995. Terrestrisk naturovervåking fjellrev, hare, smågagere, fugl og næringskjedestudier i TOV-områdene, 1994. - NINA Oppdragsmelding 367: 1-52.
- Lack, D. & Venables, L.S.V. 1939. The habitat distribution of British Woodland birds. *J. Anim. Ecol.* 8: 39-71.
- Lack, R.C. 1987. Loss of Genetic diversity from Managed Populations: Interacting effects of Drift, Mutation, Immigration, Selection, and Population Subdivision. *Conserv. Biol.* 1: 2: 143- 158.
- Lack, R.C., Petric, A. & Warneke, M. 1993. Inbreeding and Outbreeding in captive populations of wild animal species. - In: Thornhill N.W. The natural history of inbreeding and outbreeding: theoretical and empirical perspectives. -University of Chicago university press.: 352- 375
- Landa, A. 1992. Tetthetsavhengighet og betydning av størrelse i reproduksjonen hos jerv (*Gulo gulo*) i Norge. - Hovedf. oppg. i økologi. Zool. inst. Univ. i Trondheim.
- Landa, A. & Skogland, T. 1989. Bestandstilling av jerv i Snøhetta og omkringliggende fjell vinteren 1989. - NINA Oppdragsmelding 11: 1- 25.
- Landa, A. & Skogland, T. 1995. The relationship between population density and body size of wolverines *Gulo gulo* in Scandinavia. - *Wildlife Biology*, 1:165-175.
- Landa, A., Strand, O., Linnell, J.D.C. & Skogland, T. 1998. Home range size and altitude selection for arctic fox and wolverines in an alpine environment. - *Can. J. Zool* 76 (In press).
- Landa, A., Strand, O., Swenson, J.E. & Skogland, T. 1997. Wolverines and their prey in southern Norway. - *Can.J.Zool.*75: 1292 – 1299.
- Landa, A., Swenson, J.E. & Tømmerås, B.Å. 1995. Jerven - Status, økologi og forskningsbehov. - *Fauna* 48: 162 - 171.
- Landa, A. & Tømmerås, B.Å. 1996. Do volatile repellents reduce wolverine *Gulo gulo* predation on sheep? - *Wildlife Biology*, 2:119-126.
- Lande, R. 1987. Extinction thresholds in demographic models of territorial populations. -*Am. Nat.* 130: 624- 635.
- Lande, 1993. The risk of extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. - *Am. Nat.* 142, 911- 927.
- Larsen, D. G., Gauthier, D. A. & Markel, R. L. 1989: Causes and rate of moose mortality in the southwest Yukon. - *J. Wildl. Manage.* 53: 548-557.
- Laundré, J. W., T. D. Reynolds, S. T. Knick & I. J. Ball. 1987. Accuracy of daily point relocation in assessing real movement of radio-marked animals - *J. Wildl. Manage.*, 51:937-940.
- Lavov, M. A. 1993: Belarius. - In: Vaisfeld, M. A. & Chestin, I. E. (Eds.); Bears: brown bear, polar bear, Asian black bear. Nauka, Moscow. pp. 60-67. (In Russian with English summary).
- LeCount, A. L. 1982. Characteristics of a central Arizona black bear population. - *J. Wildl. Manage.* 46:861-868.
- LeCount, A. L. 1987. Causes of black bear cub mortality. - *Proceedings of the International Conference on Bear Research and Management* 7:75-82.
- Lee, J. & Niptanatiak, A. 1996. Observation of repeated use of a wolverine, *Gulo gulo*, den on the tundra of the Northwest Territories. - *Canadian Field Naturalist* 110: 349-350.
- Legendre, S. & Clobert, J. 1995. ULM: Unified Life Models, a software for conservation and evolutionary biologists. *Journal of Applied Statistics* 22: 817-834.
- Lenvik, D. & Aune, I. 1988. Selection strategy in domestic reindeer. Early calf mortality in reindeer calves related to maternal body weight.- *Norsk Landbruksforskning* 2:71- 76.
- Leventhal, A.G., Vitek, D.J. & Creel, D.J. 1985. Abnormal visual pathways in normal pigmented cats that are heterozygous for albinism.- *Science* 229: 1395 – 1397.
- Lewontin, R. C. 1966. On the measurement of relative variability. *Systematic Zoology* 15: 141- 142.
- Liberek, M 1992. Analyse du prélevement du lynx *Lynx lynx* L. dans le Jura vaudois (Suisse): Première approche de l'influence de ce prédateur sur les populations d'ongules. - Diploma thesis, University of Neuchâtel (unpubl.).
- Lindemann, W. 1956. De Luchs und seine bedeutung im hushalt der Natur.- *Kosmos* 52: 187-193.
- Lindén, M., R. Franzén, P. Segerström & J. Stuge. 1995. Lodjur i renkötselområdet. Årsrapport 1995.
- Lindén, M., Franzen, R., Segerström, P. & Stug, J. 1996. Lodjur i renkötselområdet. - Årsrapport, Sveriges landbruksuniversitet, Umeå,
- Lindsey, J. S., Alt, G. L., McLaughlin, C. R. & Kordek, W. S. 1983. Population responses of Pennsylvania black bears to hunting. - *Proceedings of the International Conference on Bear Research and Management* 5:34-39.
- Lindstedt, S.L., Miller, B.J. & Buskirk, S.W. 1986. Home range, time and body size in mammals. - *Ecology* 67: 413- 418.
- Lindström, E. 1986. Territory inheritance and the evolution of group-living in carnivores. -*Animal Behaviour*, 34:1825-1835.
- Lindström, E. 1989. The role of medium-sized carnivores in the Nordic boreal forest. - *Finnish Game Res.* 46: 53 - 63.
- Lindström, E. R.: Andrén, H.; Angelstam, P.; Cederlund, G.; Hörnfeldt, B.; Jäderberg, L.; Lemnell, P.; Martinsson, B. Skjöld, K.; & Swenson, J.E. 1994. Disease reveals the predator: sarcoptic mange, red fox predation, and prey populations. - *Ecology* 75 (4): 1042 - 1049.
- Lindström, J., Ranta, E. & Lindén, H. 1996. Large-scale synchrony in the dynamics of capercaillie, black grouse and hazel grouse populations in Finland. - *Oikos*, 76:221-227.
- Linhart, S.B. & Robinson, W.B. 1972. Some relative carnivore densities in areas under sustained coyote control. - *Journal of Mammalogy*, 53:880-884.
- Linnell, J.D.C.1994. Reproductive tactics and parental care in norwegian roe deer. Chapter 3. A summary of the role of predation in the neonatal mortality of northern temperate ungulates. - Department of zoology, University college, Cork. (Thesis)
- Linnell, J.D.C., Smith, M.E., Odden J., Kaczensky, P. & Swenson, J.E. 1996. Strategies for the reduction of carnivore - livestock conflicts: a review. - NINA Oppdragsmelding, 443:
- Linnell, J.D.C., Støen, O.G., Odden, J., Gangås, L., Ness, E., Karlsen, J., Eide, N., & Andersen, R. 1996. Gaupe og rådyr i østre deler av Hedmark: En utredning foretatt i forbindelse med forsvarers planer for Regionfelt Østlandet, del 3. - NINA Oppdragsmelding, 414: 1-36.
- Linnell, J., Aanes, R. & Andersen, R. 1996: Who killed Bambi? The role of predation in neonatal mortality of temperate ungulates. - *Wildlife Biology* 1: 209-223.
- Litvaitis, J.A. & Harrison, D.J. 1989. Bobcat-coyote niche relationships during a period of coyote population increase. - *Can.J.Zool.*, 67:1180-1188.
- Litvaitis, J.A., Clark, A.G., & Hunt J.L. 1986. Prey selection and fat deposits of bobcats *Felis rufus* during autumn and winter in Maine. - *J. Mammal* 67: 389-392.
- Litvaitis, J.A.; Sherburne, J.A.; & Bissonette, J.A. 1986. Bobcat habitat use and home-range size in relation to prey density. *J. Wildl. Manage.* 50 (1): 110-117.
- Litvaitis, J.A., Stevens, C.J. & Mautz, W.W. 1984. Age, sex, and weight of bobcats in relation to winter diet.- *J. Wildl. Manage.* 48: 632-635.
- Lobben, K. 1994. Tap av sau *Ovis aries* i utmark på Fosenshalvøya, Trøndelag 1992. - *Cand. scient. oppg.*, Zool. inst., Universitetet i Oslo.
- Loen, J., 1991. Store rovdyr i Sør-Trøndelag og jerven i Dovre/Rondane, 1991. Bestander, konflikter og tiltak. - Fylkesm. i Sør Trøndelag. Rapp. 7: 1-40.
- Loskutov, A. V., Pavlov, M. P. & Puchkovskiy, S. V. 1993: The Volga -Kama region. - In: Vaisfeld, M. A. & Chestin, I. E. (Eds.); Bears: brown bear, polar bear, Asian black bear. Nauka, Moscow. pp. 91-135. (In Russian with English summary).
- Lubina, J. A. & Levin, S. A. 1988. The spread of a reinvasive species: Range expansion in the California sea otter. - *American Naturalist* 131: 526-543.
- Lugton, I.W. 1993. Diet of red foxes *Vulpes vulpes* in south-west New South Wales with relevance to lamb predation. - *The Rangeland Journal*, 15:39-47.
- Lutnæs, B. 1982. En feltundersøkelse av sykdom og dødelighet hos lam. II. Besetningsvariasjon i tap, og dødelighet blant enkelt-, tvilling- og trillinglam etter søyer med ulik alder. - *Norsk veterinærtidsskrift* 94(4): 245-249.
- Lutnæs, B. & Paus, H. 1981. En feltundersøkelse over sykdom og dødelighet hos lam. - *Norsk veterinærtidsskrift* 93 (3): 167-174.
- Lyftingsmo, E. 1974. Norsk Fjellbeiter. - Det Kongelige Selskap for Norges Vel.
- Lönnerberg, E. 1936. Bidrag til järvens historia i Sverige. - K. Svenska vetenskapsakademien skrifter i naturskyddsärenden, Nr. 32: 1-38.
- MacArthur, R.H. & Pianka, E.R. 1966. On optimal use of a patchy environment. - *American Naturalist* 100: 603-609.
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. 1967. The theory of island biogeography. - Princeton University Press, Princeton.
- McCord, C.M. & Cardoza, J.E. 1982. Bobcat and lynx. In: J.A. Chapman & G.A. Feldhamer, (Eds.); Wild. mammals of North America: Biology, management, and economics. - Johns Hopkins Univ. Press, Baltimore: 728-766.
- Maccracken, J.G. & Hansen, R.M. 1987. Coyote feeding strategies in southeastern Idaho: Optimal foraging by an opportunistic predator? - *J. Wildl. Manage.* 51(2): 278-285.
- Macdonald, D. W. 1976. Food caching by red foxes and some other carnivores. - *J. Tierpsychol.* 42: 170-185.
- Macdonald, D.W. 1979. The flexible social system of the Golden jackal, *Canis aureus*. - *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 5:17-38.
- Mace, R. D. & Jonkel, C. J. 1986: Local food habits of the grizzly bear in Montana. - International Conference on Bear Research and Management 6: 105-110.
- MacPherson, A.H. 1969. The dynamics of Canadian arctic fox populations. - *Canadian Wildlife Service Report Series*, 8: 1 - 49.
- Maehr, D.S. 1990. The florida panther and private lands. - *Conservation Biology*, 4:167-170.
- Maehr, D.S. & Brady J.R. 1986. Food habits of bobcats in Florida.- *J. Mammal.* 67: 133-138.
- Magoun, A.J. 1985. Population characteristics, ecology and management of wolverines in northwest Alaska.- PhD Thesis, University of Alaska, Fairbanks: 1-197.
- Magoun, A.J. 1987. Summer and Winter Diets of Wolverines, *Gulo gulo*, in Arctic Alaska. - *Canadian Field-Naturalist* 191: 392-397.
- Mahoney, S.P., Abbott, L., Russell, H. & Porter, B.R. 1990. Woodland caribou calf mortality in insular Newfoundland.- *Int. Congr. Game biol.* 79: 592-599.
- Major, J.T. & Sherburne, J.A. 1987. Interspecific relationships of coyotes, bobcats, and red foxes in western Maine. - *J. Wildl. Manage.*, 51: 606-616.
- Malafeev, J.M, Kriyuzimskij, F.B. & Dobrinskij, L.N. 1986. [Analysis of lynx population of the Central Urals.] - *Akad. Nauk SSSR, uralskij Naucnyj Centr, Sverdlovsk:* 1-120 (På russisk).
- Manly, B. 1994. A program for randomization testing, v 1.02c.- CASM, University of Otago, Dunedin, New Zealand.
- Marchinton, R. L. & L. K. Jeter. 1966. Telemetric study of deer movement-ecology in the southeast. - *Proceedings Southeastern Association. Game and Fish Commission*, 20:189-206.
- Matjushkin, E.N; Zhivotchenko, V.I. & Smirnov, E.N. 1977. The amur tiger in the USSR. - Unpublished report of the International Union for Conservation of Nature, Morges, Switzerland.
- Matlack, C.R. & Evans, A.J. 1992. Diet and condition of bobcats, *Lynx rufus*, in Nova scotia during autumn and winter.- *Can J. Zool.* 70: 1114-1119.

- Mattson, D. J., Blanchard, B. M. & Knight, R. R. 1991: Food habits of Yellowstone grizzly bears, 1977-1987. - *Can.J.Zool.* 69: 1619-1629.
- Mattson, D. J., Blanchard, B. M. & Knight, R. R. 1992: Yellowstone grizzly bear mortality, human habituation, and whitebark pine seed crops. - *J. Wildl. Manage.* 56: 432-442.
- Mattson, D. J., Knight, R. R., & Blanchard, B. M. 1987. The effects of developments and primary roads on grizzly bear habitat use in Yellowstone National Park, Wyoming. - Proceedings of the International Conference on Bear Research and Management 7:259-274.
- Mautz, W., & Pekins, P.J. 1989 . Metabolic rate of bobcats as influenced by seasonal temperatures. - *J. Wildl. Manage.*, 53: 202-205.
- McCarthy, M.A., Burgman, M.A. & Ferson, S. 1995. *Sensitivity analysis for models of population viability.* - *Biological Conservation* 73: 93-100.
- McCord, C.M. 1974. Selection of winter habitat by bobcat *Lynx rufus* on the Quabbin reservation, Massachusetts. *J. Mamm.* Vol. 55. no. 2. 428-437.
- McCullough, D. R. 1981. Population dynamics of the Yellowstone grizzly. In: Fowler, C. W & Smith, T. D. (Ed.); Dynamics of large mammal populations. - John Wiley & Sons, New York. :173-196
- McCullough, D. R. 1986. The Craighead's data on Yellowstone grizzly bear populations: relevance to current research and management. - Proceedings of the International Conference on Bear Research and Management 6:21-32.
- McCullough, D. R. 1997. Irrupective behavior in Ungulates. In: McShea, W., Underwood, H. B. & Rappole, J. H. Eds.: The science of overabundance; Deer ecology and population management. - Smithsonian Institution Press, Washington.
- MacDonald, D. W. 1983. The ecology of carnivore social behaviour. - *Nature*, 301: 379 -384.
- Mackin-Rogalska, R. & L. Nabaglo. 1990. Geographic variation in cyclic periodicity and synchrony in the common vole *Microtus arvalis*. - *Oikos*, 59: 343 - 348.
- McLellan, B. N. 1989. Dynamics of a grizzly bear population during a period of industrial resource extraction. III. Natality and rate of increase. - *Can.J.Zool.* 67:1865-1868.
- McLellan, B. 1994. Density-dependent population regulation of brown bears. In: M. Taylor (ed.). Density-dependent population regulation in black, brown, and polar bears. - Proceedings of the International Conference on Bear Research and Management, Monograph Series Nr. 3. :15-24
- McLellan, B. N. & Hovey, F. W. 1995: The diet of grizzly bears in the Flathead River drainage of southeastern British Columbia. - *Can.J.Zool.* 73: 704 -712.
- McNab, B. K. 1963. Bioenergetics and the determination of home-range size. *American Naturalist*, 97:133 -140.
- McNab, B. 1989. Basal rate of metabolism, body size, and food habits in the order Carnivora.- In J.L. Gittleman (ed.) Carnivore behavior, ecology and evolution. - Cornell University Press, Ithaca, New York. : 335 - 354.
- McNamara, J.M. & Houston, A.I. 1987. Starvation and predation as factors limiting population size. - *Ecology* 68: 1515- 1519.
- May, R. M. 1981. Stability and Complexity in Model Ecosystems. - Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Mead, R.A., Rector, M., Starypan, G., Neirinckx, S., Jones, M. and DonCarlos, M.N. 1991. Reproductive biology of captive wolverines. -*Journal of Mammalogy*, 72:807-814.
- Mealy, S. P. 1980: The natural food habits of grizzly bears in Yellowstone National Park, 1973-74. - International Conference on Bear Research and Management 3: 281-292.
- Mech, L.D. 1970 The wolf: ecology and behaviour of an endangered species. -The Natural History Press, Garden City, USA.
- Mech, L.D. 1980. Age, sex, reproduction, and spatial organisation of lynxes colonising North- Eastern Minnesota. - *J. Mamm.* 61: 261-267.
- Mech, L. D. 1983. Handbook of animal radio-tracking.- University of Minnesota Press, Minneapolis.
- Mech, D.L. & McRoberts, R.E. 1990. Survival of white-tailed deer fawn in relation to maternal care. - *J. Mammal.* 71(3): 465-467.
- Meia, J.S. & Weber, J.M. 1992. Characteristics and distribution of breeding dens of the red fox *Vulpes vulpes* in a mountainous habitat. - *Zeitschrift fuer Säugetierkunde*, 57:137-143.
- Messier, F., Huot, J., Lehenaff, D. & Luttich, G. 1988. Demography of the George River herd: Evidence of population regulation by forage exploitation and range expansion. - *Arctic* 41: 279- 289.
- Milinski, M. 1986. Constraints placed by predators on feeding behaviour. - In: Pitcher, T.J. (ed.) The behaviour of teleost fishes. Croom Helm, London. s. 236-252.
- Miller, F.L., Broughton, E. & Gunn, A. 1988. Mortality of migratory barren-ground caribou on the calving grounds of the Beverly herd, Northwest Territories, 1981-1983. - *Can. Wildl. Serv. Occas. Pap.* 66: 26 pp.
- Miller, S. D. 1990. Impact of increased bear hunting on survivorship of young bears. - *Wildlife Society Bulletin* 18:462-467.
- Miller, S. D. 1990. Population management of bears in North America. - Proceedings of the International Conference on Bear Research and Management 8:357-373.
- Miller, S. D. 1994. Black bear reproduction and cub survivorship in south-central Alaska. - Proceedings of the International Conference on Bear Research and Management 9:263-273.
- Miller, J.S. & Zammuto, R.M. 1983. Life histories of mammals: an analysis of life tables.- *Ecology* 64. 631-635.
- Mills, M.G.L. 1991. Conservation management of large carnivores in Africa. - *Koedoe*, 34:81-90.
- Mitton, J.B. 1993 Theory and data pertinent to the relationship between heterozygosity and fitness. -In: Thornhill, N.W. (Ed.);The natural history of inbreeding and outbreeding: theoretical and empirical perspectives.- University of Chicago press, London.:17- 42.
- Moa, P. F. & Negård, A. 1996. Arealbruk og vandringsmønster hos gaupe *Lynx lynx* i Nord-Trøndelag. - Cand. scient. oppgave. Norges teknisk- naturvitenskapelige universitet.
- Moehlman, P.D. 1979. Jackal helpers and pup survival. - *Nature* 277: 382- 383.
- Moehlman, P.D. 1986. Ecology of cooperation in canids. In: Rubenstein, D.I., & Wrangham, R.R.W. (ed.). Ecological aspects of social evolution. - Princeton Univ. Press, Princeton, N.J. s.64 - 86.
- Moehlman, P.D. 1989. Intraspecific variation in canid social systems. - In: Gittleman, J.L. (ed.). Carnivore behavior, ecology and evolution. - Chapman and Hall Publ, London :143-163.
- Moen, A. 1987. The regional vegetation of Norway; that of Central Norway in particular. - *Norsk geogr. tidsskr.* Vol. 41, 179-226.
- Moen, A., & Odland, A. 1993 . Vegetasjonssoner i Norge. Universitetet i Trondheim Vitenskapsmuseet. - Rapport Botanisk Serie, 2: 37-53.
- Mohr, C.O. 1947. Table of equivalent populations of North American small mammals.- *Am. Midl. Nat.* 37: 223 - 249
- Moors, P.J. 1980. Sexual dimorphism in the body size of mustelids *Carnivora* : the role of food habits and breeding systems.- *Oikos* 34: 147-158.
- Morrison, M.L., Marcot, B.G., & Mannan, R.W. 1992. *Wildlife-Habitat Relationships Concepts & Applications.* Madison. - The University of Wisconsin Press.
- Mortensen, A.J. 1990. Antipredatoratferd hos sau på innmark. - Cand. scient. oppg., Zool. inst., Universitet i Trondheim.
- Mortensen, A.J. 1995. Forvaltning av fredet rovlit i Oppland 1994.- Fylkesmannen i Oppland 7: 1-25.
- Murdoch, W.W. 1970. Population regulation and population inertia. - *Ecology* 51: 497- 502.
- Murdoch, W.W. & Oaten, A. 1975. Predation and population stability. In: A. Macfadyen, red. *Advances in ecological research.* - Academic Press, London.
- Murray, D.L; & Boutin, S. 1991. The influence of snow on lynx and coyote movements: does morphology affect behavior? - *Oecologia* 88: 463-469.
- Murray, D.L; Boutin, S; & O'Donoghue, M. 1994. Winter habitat selection by lynx and coyotes in relation to snowshoe hare abundance. - *Can. J. Zool.* 72: 1444-1451.
- Murray, D.L., Boutin, S., O'Donoghue, M., & Nams, V.O. 1995. Hunting behaviour of a sympatric felid and canid in relation to vegetative cover. - *Animal Behaviour*, 50: 1203-1210.
- Myhre, R. & Myrberget, S. 1975. Diet of wolverines *Gulo gulo* in Norway. - *J. Mammal.* 56: 752- 757.
- Myhren, W.Aa. 1994. Sau og jerv i Ulvådalen. - Prosjektoppgave Nord-Trøndelag Distrikthøgskole avd. Finsås.
- Myrberget, S. 1968. Jervens yngheli.- *Fauna*, 21:108-115.
- Myrberget, S. 1970. Den norske bestanden av jerv og gaupe. - *Meddr. Stat. Viltunders.* 2. Serie nr. 33
- Myrberget, S. 1973. Geographical synchronisation of cycles of rodents in Norway.- *Oikos* 24: 220 -224.
- Myrberget, S. 1978. Utviklingen i den norske bjørnebestand. - *Naturen* 5: 219 -238.
- Myrberget, S. 1990. Haren I: Semb- Johansen, A.(Red.); Norges dyr vol 3 - Cappelen, Oslo.:64 -76.
- Myrberget, S. & Grotnes, P. 1969. Sau og jerv i Jotunheimen.- *Norsk Natur.* 5: 75-84.
- Myrberget, S., Groven, B. & Myhre, R., 1969. Tracking wolverines, *Gulo gulo*, in the Jotunheim Mountains, south Norway, 1965-68. - *Fauna*. 22: 237-252.
- Myrberget, S. & Sørensen, O. J. 1981. Spor og sportegn etter store rovdyr. Direktoratet for vilt og ferskvannsfisk.- Vilt rapport nr. 15: 1-134.
- Myrberget, S. & Sørungård, R., 1975: Jervens og gaupas status i Norge. - *Naturen* 4: 170-174.
- Myrberget, S. & Sørungård, R. 1979. Fødselstidspunkt og kullstørrelse hos jerv. - *Fauna*, 32: 9-13.
- Mysterud, I. 1974. Sau drept av bjørn, *Ursus arctos*, i Engerdal, Syd - Norge, i årene 1953 - 1963. - *Fauna* 27: 121-138.
- Mysterud, I. 1980. Bear management and sheep husbandry in Norway, with discussion of predatory behaviour significant for evaluation of livestock losses. - Bear Biological Association Conference series no.3: 233 - 241.
- Mysterud, I., Gautestad, A.O. & Mysterud, I. 1996. Rovlitt og sauenæring i Norge. Kommentarer til gjeting som forebyggende tiltak. - Oppdragsrapport. Biologisk institutt, Universitetet i Oslo. : 8 s.
- Mysterud, I. & Mysterud, I. 1995: Perspektiver på rovdyr, ressurser og utmarksnæring i dagens og framtidens Norge: En konskvensutredning av rovlitforvaltningens betydning for småfæringene, reindrift og viltinteresser. Sluttrapport, KUR-Prosjektet 336 pp.
- Mysterud, I., Swenson, J.E., Linnell, J.D.C., Gautestad, A.O., Mysterud, I., Odden, J., Smith, M.E., Aanes, A. & Kaczensky, P. 1996. Rovlitt og sauenæring i Norge 1. Kunnskapsoversikt og evaluering av forebyggende tiltak.- Rapport, University of Oslo, 1-18.
- Mysterud, I. & Warren, J. T. 1989. Dødelighetssendere - nytt verktøy for tapsundersøkelser av sau på utmarksbeite i Norge. - *Fauna* 42:49-63.
- Mysterud, I. & Warren, J.T. 1989. Dødelighetssendere på lam - nytt verktøy på norske beiter. - *Sau og Geit* 1/89:4-7.
- Mysterud, I. & Warren, J.T. 1992. Tap av sau i utmark: Dødsvarsler-systemet som hjelpemiddel. - Statens fagteneste for landbruket nr. 2: 1-17.

- Mysterud, I., Warren, J.T., Lobben, K. & Smedsrud, K. 1993. Tap av sau i Namdalseid 1992. Sau og Geit. 1: 58-62.
- Mysterud, A., & Østbye, E. 1995. Bed-site by European roe deer *Capreolus capreolus* in southern Norway during winter. - *Can.J.Zool.*, 73: 924-932.
- Nedkvitne, J.J. 1965. Ulik vinterføring av søyer. Different winter feeding of ewes. - Beretning 126. Institutt for husdyrernæring og foringslære (Føringsforsøkene), Norges Landbrukshøgskole.
- Nedkvitne, J.J. 1988. Driftsmåtar i slakteproduksjon med sau. Husdyrforsøksmøtet. - Statens Fagteneste for Landbruket 1: 103-108.
- Negård, A., Kvam, T. og Nettet, A.I. 1996. Arealbruk, aktivitetsmønster og fødebiologi hos familiegruppe av gaupe *Lynx lynx* i Nord-Trøndelag - Rapport til DN: 10 5.
- Nelson, R. A., Folk, G. E. Jr., Feld, R. D. & Ringens, P. 1979: Biochemical transition from hibernation to normal activity in bears (abstract). - *Federal Proceedings* 38: 1227.
- Nelson, R. A., Folk, G. E. Jr., Pfeiffer, E. W., Craighead, J. J., Jonkel, C. H. & Steiger, D. L. 1983: Behaviour, biochemistry, and hibernation in black, grizzly, and polar bears. - *International Conference on Bear Research and Management* 5: 284-290.
- Nesset, A.I. 1997. Arealbruk, aktivitetsmønster og valg av byttedyr hos ei hunngaupe *Lynx lynx* med unge om sommeren i Nord-Trøndelag. - Hovedoppgave ved Høgskolen i Telemark (HIT), Inst. For miljøvern, Bø.:37s.
- Neu, C.W., Byers, C.R. & Peek, J.M. 1974. A technique for analysis of utilization-availability data. *J. Wildl. Manage.*, 38:541-545.
- Nielsen, S. M. 1991. Fishing arctic foxes *Alopex lagopus* on a rocky island in west Greenland. - *Polar Research* 9: 211-213.
- Nieminen, M. & Leppäluoto, J. 1985. Rovdjurskadorna inom Finlands renskötselområdet under åren 1976 - 1983. - *Rangifer* 5(1): 15 - 25.
- Nikitenko, M.F. & Kozlo, P.G. 1965. [Ecological- morphological description of lynx inhabiting Belovezha Primeval Forest.] In: [Ecology of vertebrate animals of Belarus.], A.N Belaruskij SSR, Minsk: 56- 63. (På russisk).
- Nilsson, I.N., & Liberg, O. 1992. Habitat preferences by moose, roe deer and brown hare during winter in allmenn South Swedish woodland landscape. - In B. Bobek, K. Perzanowski, & W. Regelin (Eds.); *Global trends in wildlife management*. Krakow: Swiat Press.: 119-122.
- Nisja, G., 1932. Jakt og fangs i Sunndalen i gamle dage, 51 pp.
- Noble, G. K. 1939. The role of dominance in the social life of birds. - *Auk*, 56:263-273.
- Novak, R.M. 1991. Walker's mammals of the world, Fifth Edition. - John Hopkins University Press, London.
- Nybakk, K., Kjørstad, M., Overskaug, K., Kvam, T. Berntsen, F., Andersen, R. & Linnell, J. 1997. Experiences with live-capture and radio collaring of lynx *Lynx lynx* in Norway. - *Fauna norv.* - *Fauna norv. Serie A* 17: 17 - 26.
- Nybakk, K., Kvam, T., Overskaug, K., Kjelvik, O., Sørensen, O.J., & Sunde, P. Semi-domestic reindeer mortality in Central Norway. - *Rangifer* (In press).
- Nærland, G. 1967. Lammesjukdommar og lammetap - Småfukurs for veterinærer, Sandnes. Steinsiltrykk
- O'Brien, S., Roelke, M., Yuhki, N., Richards, K., Johnson, W., Franklin, W., Anderson, A., Bass, O., Belden, R. & Martenson, J. 1990. Genetic introgression within the Florida panther *Felis concolor*. - *Nat. Geogr. Res.* 6: 485- 494.
- O'Conner, C.E., Jay, N.P., Nicol, A.M. & Betason, P.R. 1985. Ewe maternal score and lamb survival. - *Proc. NZ Soc. Anim. Prod.* 45: 159-162.
- O'Gara, B.W., Brawley, K.C., Munoz, J.R. & Henne, D.R. 1977. Predation on domestic sheep in Montana - (manus).
- Okarma, H., Jedrzejewska, B., Jedrzejewski, W.; Krasinski, A.; & Milkowski L. 1995. The roles of predation, snow cover, acorn crop, and man-related factors on ungulate mortality in Bialowieza Forest, Poland. - *Acta theriol.* 40 (2): 197-217.
- Oksanen, T., Oksanen, L. & Fretwell, S. D. 1985. Surplus killing in the hunting strategy of small predators. - *Amer. Nat.* 126: 328-346.
- Olstad, O. 1945. *Jaktzoologi*. - J.W Cappelens forlag, Oslo.:249pp.
- van Orsdol, K.G. 1984. Foraging behavior and hunting success of lions in Queen Elizabeth National Park, Uganda. - *African J. Ecol.* 22: 79-99.
- Overskaug, K., Kvam, T. & Sørensen, O.J., 1986. Jerv i Norge 1985. - Arbeidsrapport fra Roviltprosjektet, 28: 1-53.
- Overskaug, K., Sunde, P., Moa, P., Negård, A., & Kvam, T. 1996. Lynx *Lynx lynx* predation reindeer pastures: are lynx movements directed by presence of reindeer. - *Rangifer* (In press).
- Owen-Smith, N. 1977. On territoriality in ungulates and an evolutionary model. - *Q. Rev. Biol.* 52: 1-38.
- Ozoga, J.J. & Verme, L.J. 1982. Predation by black bears on newborn white-tailed deer. - *J. Mammal.* 63: 695-696.
- Ozoga, J.J. & Verme, L.J. 1986. Relation of maternal age to fawn-rearing success in white-tailed deer. - *J. Wildl. Manage.* 50: 480-486.
- Packer, C. & Pusey, A. E. 1984. Infanticide in carnivores. In: Hausfater, G. & Hrdy, S. B. (Eds.); *Infanticide - comparative and evolutionary perspectives*. - Aldine Publishing Company, New York.: 31 - 42.
- Page, R.E. 1985. Early calf mortality in northwestern British Columbia. M.S. Thesis, Univ. Victoria, B.C. 143pp.
- Palomares, F. & M. Delibes. 1992. Data analysis design and potential bias in radio-tracking studies of animal habitat use. - *Acta Ecologica*, 13:221-226.
- Palomares, F., Ferreras, P., Fedriani, J.M. & Delibes, M. 1996. Spatial relationships between Iberian lynx and other carnivores in an area of south-western Spain. - *J. Appl. Ecol.* 33: 5-13.
- Parker, G.R. 1981. Winter habitat use and hunting activities of lynx *Lynx canadensis* on Cape Breton Island, Nova Scotia. In : Chapman, J.A. & Pursley, D. (Eds.); *Proceedings of the world-wide furbearer conference*, Frostburg, Maryland. 1980. - World-wide furbearer conference, Inc. : 221-248.
- Parker, G.R.; Maxwell, J.W.; Morton, L.D.; & Smith, G.E.J. 1983. The ecology of the lynx *Lynx canadensis* on Cape Breton Island. - *Can. J. Zool.* 61: 770-786.
- Pavel, H. 1977. Roviltforvaltning og husdyr og tamreindrift. - *Viltrapp*. 9: 51-70.
- Pearson, A. M. 1975. The northern interior grizzly bear *Ursus arctos* L. - *Canadian Wildlife Service Report Series* 34.
- Pedersen, J.A. 1968 *Europas pattedyr*. - Tiden Norsk forlag, Oslo.
- Pedersen, J.A. & Østbye, E. 1983. Fjellreven i Norge: bestandsutvikling og nåværende status. - Rapport Univ. I Oslo.
- Pedersen, P.H. og Sagør, J.T. 1996. Utkast til Forvaltningsplan for store rovdyr i Nord-Trøndelag. - Fylkesmannen i Nord-Trøndelag, Miljøvernveddelingen. - Rapport 1996-5: 1-64.
- Pedersen, S.M. 1993. Betydningen av morsadferd for lammenes utvikling hos sauerasene dala og spæl. - Hovedf. oppg. i etologi. *Zool. inst. Univ. Trondheim*.
- Peterson, R. 1990. Ecological studies of wolves on Isle Royale. - *Ann. Rep.* 1988-89.:14p
- Peterson, R.O. & Page, R.E. 1983. Wolf- moose fluctuations at Isle Royale National Park, Michigan, USA. - *Acta Zool. Fenn.* 174: 251- 254.
- Peterson, R.O., Page, R.E. & Dodge, K.M. 1984. Wolves, moose, and the allometry of population cycles. - *Science* 224: 1350- 1352.
- Petersson, C.J. & Danell, Ø. 1985. Factors influencing lamb survival in 4 Swedish breeds. - *Acta agric. scand.* 35 (1985): 217 - 232.
- Pianka, E.R. 1983. *Evolutionary ecology*. 3rd. ed.- Harper & Rows, publishers, Inc. New York.
- Pierce, G.J., & Ollason, J.G. 1987. Eight reason why foraging theory is a complete waste of time. - *Oikos*, 49: 111-118.
- Pimm S. L. 1991. *The Balance of Nature?* - University of Chicago Press, Chicago.
- Polis, G.A. & Holt, R.D. 1992. Intraguild predation: the dynamics of complex trophic interactions. - *Trends in Ecology and Evolution*, 7:151-154.
- Pollock, K. H., Moore, C. T., Davidson, W. R., Kellogg, F. E. & Doster, G. L. 1989. Survival analyses in telemetry studies: the staggered entry design. - *J. Wildl. Manage.* 53:7-15.
- Pollock, K. H., Winterstein, S. R., Bunck, C. M. and Curtis, P. D. 1989. Survival analysis in telemetry studies: The staggered entry design. *J. Wildl. Manage.* 53 (1): 7-15.
- Pond, C. M., Mattacks, C.A. & Ramsay, M.A. 1994. The anatomy and chemical composition of adipose tissue in wild wolverines *Gulo gulo* in northern Canada. - *Journal of Zoology*, 232:603-616.
- Poole, K.G., Wakelyn, L.A., & Nicklen, P. 1996. Habitat selection by lynx in the Northwest Territories. - *Can.J.Zool.*, 74: 845-850.
- Popov, V.A. 1952. [Results of investigation and reconstruction of the fauna of terrestrial vertebrates during 30 years of the TASSR.] - *Izd. Kazanskogo filiala A.N. USSR, Ser. Biol.* 3: 183- 206. (På russisk).
- Powell, R.A. 1979. Mustelid spacing patterns: variations on a theme by *Mustela*. - *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 50:153-165.
- Powers, J.G.; Mautz, W.W.; & Pekins, P.J. 1989. Nutrient and energy assimilation of prey by bobcats. - *J. Wildl. Manage.* 53 (4): 1004 - 1008.
- Prestrud, P. 1992a. Arctic foxes in Svalbard: population ecology and rabies. - Norwegian Polar Institute, Oslo, PhD Thesis.
- Prestrud, P. 1992b. Denning and home range characteristics of breeding arctic foxes in Svalbard. - *Can.J.Zool.*, 70:1276-1283.
- Prestrud, P. 1992c. Food habits and observations of the hunting behaviour of arctic foxes, *Alopex lagopus*, in Svalbard. - *Canadian Field Naturalist*, 106:225 -236.
- Pritchard, G. T. & Robbins, C. T. 1990. Digestive and metabolic efficiencies of grizzly and black bears. - *Can.J.Zool.* 68: 1645-1651.
- Promislow, D. E. L. & Harvey, P. H. 1991. Mortality rates and the evolution of mammal life histories. - *Acta Oecologica* 12:119-137.
- Pulliainen, E. 1968. Breeding biology of the wolverine *Gulo gulo* L. in Finland. - *Ann. Zool. Fenn.*, 5:338-344.
- Pulliainen, E. 1981. Winter diet of *Felis lynx* L. in SE Finland as compared with the nutrition of other northern lynxes. - *Z. Säugtierkunde* 46: 246-259.
- Pulliainen, E. 1986: Habitat selection in the brown bear in eastern Finland. - *Proceedings from Grizzly Bear Habitat Symposium*. Missoula, Montana. U. S. Department of Forest Services. General Technical Report. INT 207: 113-115.
- Pulliainen, E. 1988. Ecology, status and management of the Finnish wolverine *Gulo gulo* populations. - *Lutra*, 31:21-28.
- Pulliainen, E., & Hyypiä, V. 1975. Winter food and feeding habits of lynxes *Lynx lynx* in south-eastern Finland. - *Soumen Riista*, 26: 60 - 63.
- Pulliainen, E., Lindgren, E & Tunkkari, P.S, 1995. Influence of food availability and reproductive status on the diet and body condition of the European lynx in Finland. - *Acta Theriol.* 40 (2): 181-196.
- Purser, A.F. & Young, G.B. 1964. Mortality among twins and lambs. - *Anim. Prod.* 6: 321-329.
- Pyke, G.H., Pulliam, H.R. & Charnov, E.L. 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. - *Q. Rev. Biol.* 52: 137-154.
- Pålsson, H. & J.B. Verges. 1952. Effects of the plane of nutrition on growth and development of carcass quality in lambs. - *J. Agric. Sci.* 42, 1-149.
- Raiby, M. 1968. Rådysrets økologi og populasjonsdynamikk. - *Fauna* 21: 21 - 31.
- Raine, R.M. 1981. Winter habitat use and response to snow cover of fisher *Martes pennanti* and marten *Martens americana* in south - eastern Manitoba. - *Can.J.Zool.*, 61: 25-34.

- Ralls, K., Ballou, J.D. & Tempelton, A. 1988. Estimates of lethal equivalents and the cost of inbreeding in mammals. - *Conserv. Biol.* 2:185-93.
- Ralls, K., Bruggler, K. & Ballou, J. 1979. Inbreeding and Juvenile mortality in small populations of ungulates. - *Science* 206:1101-1103.
- Rausch, R.A. & Pearson, A.M. 1972. Notes on the wolverine in Alaska and the Yukon territory. - *J. Wildl. Manage.* 36: 249-268.
- Ravn, E. 1979. Kva lam heime? - *Bondevennen* 22: 646-647.
- Ream, R.R., Harris, R.B., Smith, J. & Boyd, D. 1985. Movement patterns of a lone wolf, *Canis lupus*, in unoccupied wolf range, southeastern British Columbia. - *Canadian Field Naturalist*, 99:234-239.
- Reig, S. & Jedrzejewski, W. 1988. Winter and early spring food of some carnivores in the Bialowieza National Park, Eastern Poland. - *Acta Theriol.* 33: 57-65.
- Reimers, E. & Nordby, Ø. 1968. Relationship between age and tooth cementum layers in Norwegian reindeer. - *J. Wildl. Manage.* 32(4): 957-961.
- Reitan, O. 1988. A cliff as part of mammal habitats in woodland. - *Swedish Wildlife Research. Viltrevy.* Vol. 13. Nr. 5: 3 - 28.
- Reynolds, H. V. & Garner, G. W. 1987: Patterns of grizzly bear predation on caribou in northern Alaska. - *International Conference on Bear Research and Management* 7: 59-67.
- Reynolds, H. V. Home range use by brown bears: long-term fidelity, emigration, and implications for hunted or recovering populations. - *Proceedings of the International Conference on Bear Research and Management* 10. (In press).
- Reynolds, J. C., & Aebischer, J.N. 1991. Comparison and quantification of carnivore diet by faecal analysis: a critique, with recommendations based on a study of the Fox *Vulpes vulpes*. - *Mammal Rev.* 21 (3): 97 - 122.
- Reynolds, J.C., Goddard, H.N. & Brockless, M.H. 1993. The impact of local fox *Vulpes vulpes* removal on fox populations at two sites in southern England. - *Gibier Faune Sauvage.* 10: 319-334.
- Robertson, A., Hiraiwa-Hasegawa, M. Albon, S.D. & Clutton-Brock, T.H. 1992. Early growth and sucking behaviour of Soay sheep in fluctuating population. - *J. Zool., Lond.* (1992) 227 : 661 - 671
- Robinette, W.L., Gashwiler, J.S., Jones, D.A. & Crane, H.S. 1957. Differential mortality by sex and age among mule deer. - *J. Wildl. Mgmt.* 21: 1-16.
- Robinson, W. B. 1953. Population trends of predators and fur animals in 1080 station areas. - *Journal of Mammalogy*, 34:220-227.
- Robinson, W.B. 1961. Population changes of carnivores in some coyote control areas. - *Journal of Mammalogy*, 42:510-515.
- Rogers, L. L. 1976: Effects of mast and berry crop failures on survival, growth, and reproductive success of black bears. - *Transaction North American Wildlife and Natural Resources Conference* 41: 431-438.
- Rogers, L. L. 1987. Effects of food supply and kinship on social behavior, movements, and population growth of black bears in northeastern Minnesota. - *Wildlife Monograph* Nr. 97.
- Rolley, R.E. & Warde, W.D. 1985. Bobcat habitat use in South-eastern Oklahoma. - *J. Wildl. Manage.* 49(4): 913-920.
- Rolstad, J. & Wege, P. 1989. Capercaillie *Tetrao urogallus* populations and modern forestry - a case for landscape ecological studies. - *Finnish Game Res.* 46: 43 - 52.
- Rosenzweig, M. L., & MacArthur, R. 1963. Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions. - *Am. Nat.* 97:209-223.
- Roth, H. U. 1980: Defecation rates of captive brown bears. - *International Conference on Bear Research and Management* 3: 249-253.
- Rudzinski, D.R., Graves, H.B., Sargeant, A.B. & Storm, G.L. 1982. Behavioral interactions of penned red and arctic foxes. - *J. Wildl. Manage.*, 46:877-884.
- Royama, T. 1992. Analytical population dynamics. - Chapman and Hall, London
- Røed, K. 1985. Comparison of the genetic variation in Svalbard and Norwegian reindeer. - *Can. J. Zool.*, 63:2038-2041.
- Røskaft, E., 1988. Årsrapport Prosjekt jerv 1987. - Økoforsk notat 3: 1-29.
- Røthe, G. 1981. Avdrått og tap av sau på fjellbeite. - Hovedoppgave Institutt for husdyrernæring, Norges Landbrukshøgskole.
- Sagør, J.T. 1995. Et studie av konflikten mellom bjørn og sau i perioden 1981-1993. - *Cand. Scient thesis, Zool.* Inst., NTNU.
- Sagør, J. T., Swenson, J. E. & Røskaft, E. 1995. Bjørn og sauehold: Er det mulig å nå Rowiltmeldingens målsettinger? - NINA Fagrapport 14.
- Sand, H. 1996: Life history strategies in moose *Alces alces*: geographical and temporal variation in body growth and reproduction. - Ph. D. thesis, Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala. 221 pp.
- Sandell, M. 1989. The mating tactics and spacing patterns of solitary carnivores. - In: Gittleman, J.L. (ed.) *Carnivore behavior, ecology and evolution.*- Chapman and Hill, London. :164- 182.
- Sargeant, A.B., Allen, S.H. & Hastings, J.O. 1987. Spatial relations between sympatric coyotes and red foxes in North Dakota. - *J. Wildl. Manage.*, 51:285-293.
- Saunders, J.K, Jr. 1963. Food habits of the lynx in Newfoundland. - *J. Wildl. Manage.* 27: 384-390.
- Schaller, G.B. 1967. The deer and the tiger. Univ. Chicago Press, Chicago, 111.: 370 pp.
- Schaller, G.B. 1972. The dynamic of predation. - In: G.B. Schaller (ed.). *The Serengeti lion.* - The University of Chicago Press, USA.
- Schamel, D. & Tracy, D.M. 1986. Encounters between arctic foxes, *Alopex lagopus*, and red foxes, *Vulpes vulpes*. - *Canadian Field Naturalist*, 100:562-563.
- von Schantz, T. 1981. Evolution of group living, and the importance of food and social organization in population regulation; a study on the red fox *Vulpes vulpes*. - Ph. D. thesis, University of Lund.
- von Schantz, T.V. 1981. Female cooperation, male cooperation, and dispersal in the red fox *Vulpes vulpes*. - *Oikos*, 37:63-68.
- von Schantz, T.V. 1984. Carnivore social behaviour - does it need patches? - *Nature*, 307:389-390.
- Schmidt, R.H. 1985. Controlling arctic fox populations with introduced red foxes. - *Wildlife Society Bulletin*, 13:592-594.
- Schoener, T. W. 1981. An empirically based estimate of home range. - *Theoretical Population Biology*, 20:281-325.
- Schwartz, C. C. & Franzmann, A. W. 1989: Bears, wolves, moose, and forest succession, some management considerations on the Kenai Peninsula, Alaska. - *Alces* 25: 1-10.
- Schwartz, C. C. & Franzmann, A. W. 1991. Interrelationship of black bears to moose and forest succession in the northern coniferous forest. - *Wildlife Monographs* No. 113.
- Scrivner, J.H., Howard, W.E., Murphy, A.H. & Hays, J.R. 1985. Sheep losses to predators on a California Range, 1973-1983. - *Journal of Range Management*, 38:418-421.
- Selsjord, I. 1964. Vektkontroll av sau på fjellbeite i Sør-Norge. - *Beiteforsøkene Apelsvoll.* Melding nr. 40.
- Semenov-Tyan-Shanskii, O., 1987. Pattedyrene på Kola. (Oversettelse av original på russisk; Murmansk 1982) - *Fylkesmannen i Finnmark, Rapp.* nr. 25: 93-98.
- Servheen, C. 1983. Grizzly bear food habits, movement and habitat selection in the Mission Mountains, Montana. - *J. Wildl. Manage.* 47(4): 1026 - 1035.
- Servheen, C. 1990. The status and conservation of the bears of the world. - *Eighth Int. Conf. on Bear Research and Management, Monograph Series* no. 2.
- Shaffer, M. L. 1981. Minimum population sizes for Conservation. - *Bioscience*, 31, 131- 134.
- Shank, C.C. 1977. Cooperative defence by bighorn sheep. - *J. Mammal.* 58: 243-244.
- Shelton, M. 1973. Some myths concerning the coyote as a livestock predator. - *Biol. Sci.* 23(12): 719-720.
- Shields, W. M. 1987. Dispersal and mating systems: Investigating their causal connections. - In: Chepko- Sade, B.D. & Halpin, Z.T. (ed.). *Mammalian dispersal patterns.*-The Univ. Chicago Press, London.: 3- 24.
- Shine, R. 1988. The evolution of large body size in females: a critique of Darwin's "fecundity advantage" model. - *American Naturalist* 131: 124-131.
- Shivik, J. A., M. M. Jaeger & R. H. Barrett. 1996. Coyote movements in relation to spatial distribution of sheep. - *J. Wildl. Manage.*, 60:422-430.
- Shubin, N. G. 1993: The western Siberia. - In: Vaisfeld, M. A. & Chestin, I. E. (Eds.); *Bears: brown bear, polar bear, Asian black bear.* Nauka, Moscow. pp. 206-214. (In Russian with English summary).
- Sigmond, E.M.O., Gustavson, M. & Roberts, D. 1984. Berggrundskart over Norge. M 1:1 million. Norges geologiske undersøkelse.
- Sih, A. 1980. Optimal foraging: partial consumption of prey. - *Am. Nat.* 116: 281-290.
- Siivonen, L. 1968. Nordeuropas daggdjur. - P.A. Nordstedt & söners förlag, Stockholm.: 183pp.
- Silk, J., B. 1988. Maternal investment in captive bonnet macaques *Macaca radiata*. - *Am. Nat.* 132(1): 1-19.
- Sinclair, A.R.E. 1989. Population regulation in animals. - I: Cherritt, J.M. (ed.) *Ecological concepts.* - 29th Symp. Brit. Ecol. Soc. London 1988.: 197- 241.
- Sinclair, A. R. E. 1997. Carrying Capacity and the Overabundance of Deer. In: McShea, W., Underwood, H. B & Rappole, J. H. (Eds.); *The science of overabundance; Deer ecology and population management.*- Smithsonian Institution Press, Washington.
- Sinclair, A.R.E., Dublin, H. & Borner, M. 1985. Population regulation of Serengeti wildebeest: a test of the food hypothesis. - *Oecologia* 65: 266- 268.
- Skogland, T. 1985. The effects of density- dependent resource limitation on the demography of wild reindeer. - *J. Anim. Ecol.* 54: 359- 374.
- Skogland, T. 1986. Sex ratio variation to maternal condition and parental investment in wild reindeer *Rangifer t. tarandus*. - *Oikos* 46(3): 417-419.
- Skogland, T. 1988. Tooth wear by food limitation and its life history consequences in wild reindeer. - *Oikos* 51: 238- 242.
- Skogland, T. 1989. Comparative social organization of wild reindeer in relation to food, mates and predator avoidance. - *Adv. Ethol.* 29: 1- 74.
- Skogland, T. 1990a. Density dependence in a fluctuating wild reindeer herd; maternal vs. offspring effects. - *Oecologia* 84: 442- 450.
- Skogland, T. 1990b. Klarer vi å bevare den sør- norske jervestammen? - *Kronikk Adresseavisen* 224 (4) 29.10.90.
- Skogland, T. 1990c. Ungulate foraging strategies; optimization for predator avoidance or competition for limiting resources. - 18th Congr. Game Biol. Krakow Polen 1987.
- Skogland, T. 1991. What are the effects of predators on large ungulate populations? - *Oikos* 61: 401 - 411.
- Skogland, T., 1994: Villrein, Fra Urinnvåner til Miljøbarometer. - Teknologisk forlag, Oslo :143pp.
- Skogland, T., Strand, O. & Heim, M., 1991. Overvåking hjortevilt - rein. Årsrapport Hardangervidda og Snøhetta 1991. - NINA, Oppdragsmelding 122: 1-23.
- Skoog, R. D. 1968. Ecology of the reindeer *Rangifer tarandus granti* in Alaska. - Ph.D. thesis, Univ. of California, Berkeley.
- Skrobov, V. D. 1960. Relationship between arctic and red foxes in the tundra of the Nenets national region. - *Zool. Zh.* 39: 469 -471.
- Slater, P. J. B. 1985. An introduction to ethology. - Cambridge University Press.
- Slobodyan, A. A. 1993: Ukraine. - In: Vaisfeld, M. A. & Chestin, I. E. (Eds.); *Bears: brown bear, polar bear, Asian black bear.* Nauka, Moscow. pp. 67-91. (In Russian with English summary).

- Smirnov, M.N. 1978. [Roe deer in western Zabaikal'e.] – Izd. Nauka Sibirskoje Otd., Novosibirsk: 1- 189. (På russisk).
- Smith, A.T. 1993. The natural history of inbreeding and outbreeding in small mammals. -In: Thornhill, N.W.(ed.). The natural history of inbreeding and outbreeding: theoretical and empirical perspectives.) - University of Chicago press, London. :329-352.
- Smith, R.L. 1966. Ecology and Field biology.- Harper & Row, Publisher, Incorporated, New York. s. 497-500.
- Smits, C.M.M., Slough B.G. & Yasui, C.A. 1989. Summer food habits of sympatric arctic foxes, *Alopex lagopus*, and red foxes, *Vulpes vulpes*, in the northern Yukon Territory. -Canadian Field-Naturalist, 103:363-367.
- Soutiere, E.C. 1979. Effects of timber harvesting on marten in Maine. - Journal of Wildlife Management, 43: 850-860.
- Spencer, W. D. & R. H. Barrett. 1984. An evaluation of the mean harmonic measure for defining carnivore activity areas.- Acta Zoologica Fennica, 171:255-259.
- Squires, V.R. 1975. Ecology and behaviour of domestic sheep *Ovis aries* : a review. - Mammal Rev. 5(2): 35-57.
- Statistisk sentralbyrå. 1978. Jaktstatistikk 1846 - 1977. - Norges offisielle statistikk A 955.: 195pp.
- Stearns, S. C. 1992: The evolution of life histories. Oxford University Press, Oxford. 249 pp.
- Steinset, O.K; Krempig, L.H. 1993. Gaupa si utnytting av høgdesoner og habitat i eit austnorsk dalføre vinterstid. - Prosjektoppgave i utmarksforvaltning ved HdH avd. Evenstad.
- Stenseth, N. C. & Framstad, E. 1980. Reproductive effort and optimal reproductive rates in small rodents. - Oikos 50: 319- 326.
- Stenseth, N.C. & Ims, R.A. 1993. Population dynamics in lemmings: temporal and spatial variation. - In: Stenseth, N.C. & Ims, R.A. (Eds.); The biology of lemmings, - Linnean Society, Academic Press, London. pp. 61-96.
- Stenseth, N. C. & Lidicker, W. Z., Jr. 1992. Animal dispersal, small mammals as a model. - Chapman & Hall, London.
- Stephenson, R.O. 1986. Development of lynx population estimation techniques. - Alaska dep. Fish and Game, Federal Aid Wildl. Restoration Res. Rep. W-22-2, W-22-3, W-22-4, and W-22-5, Job 7.12R.
- Stephenson, R. O., D. V. Grangaard & J. Burch. 1991. Lynx, *Felis lynx*, predation on red foxes, *Vulpes vulpes*, caribou., *Rangifer tarandus*, and dall sheep, *Ovis dalli*, in Alaska. - Canadian Field-Naturalist, 105:255-262.
- Stoneberg, R. P. & Jonkel, C. J. 1966. Age determination of black bears by cementum layers. - J. Wildl. Manage. 30:411-414.
- Stortingsmelding nr 27. 1991 -1992. Om forvaltning av bjørn, jerv, ulv og gaupe (Rowiltmeldingen).- Miljøverndepartementet, Oslo. : 54s.
- Stortingsmelding nr 35. 1996 -1997. Om rowiltforvaltning (Rowiltmeldingen).- Miljøverndepartementet, Oslo. : 131s.
- Strand, O., Linnell J.D.C. & Jordhøy, P. 1996a. Fjellrev.I: Kålås, J.A.(Red.); Terrestrisk naturovervåking fjellrev, hare, smågnagere og fugl i TOV-områdene, 1995, - NINA Oppdragsmelding 429.
- Strand, O., Linnell, J.D.C. & Jordhøy, P. 1996b. Monitoring of arctic foxes in Norway. - In: Monitoring program for terrestrial ecosystems. Arctic foxes, mountain hares, small rodents and birds in the TOV areas, 1995.- NINA Oppdragsmelding 421: 8- 12.
- Strand, S. 1994. Bjørnepredasjon på sau i Lierne. - Semesteroppgave, avd. for skogbruk, Høgskolen i Nord-Trøndelag.
- Stringham, S. F. 1980. Possible impacts of hunting on the grizzly/brown bear, a threatened species. - Proceedings of the International Conference on Bear Research and Management 4:337-349.
- Stringham, S. F. 1983. Roles of adult males in grizzly bear population biology. - Proceedings of the International Conference on Bear Research and Management 5:140-151.
- Stringham, S. F. 1986: Effects of climate, dump closure, and other factors on Yellowstone grizzly bear litter size. - International Conference on Bear Research and Management 6: 33-39.
- Stringham, S.F. 1990. Black bear reproductive rate relative to body weight in hunted populations - Proceedings of the International Conference on Bear Research and Management 8:425-432.
- Stringham, S.F. 1990. Grizzly bear reproductive rate relative to body weight. - Proceedings of the International Conference on Bear Research and Management 8:433-443.
- Åubin, N.G. 1967. [Material on ecology of lynx in Western Siberia.] In: [Problemy ekologiji.],Toms: 240- 246. (På russisk).
- Sunde, P. 1996. Foraging patterns of the European lynx *Lynx lynx* in Norway. - Cand. Scient. Thesis, Københavns univ. Zool. Inst..
- Sunde, P., Bronndal, M. & Kvam, T. 1996. How to estimate consumed biomass from European lynx scats. In: Sunde, P. Foraging patterns of the European lynx in Norway.- Cand. Scient. Thesis, Københavns univ. Zool. Inst..
- Sunde, P. & Kvam, T. 1996. Diet patterns of Norwegian lynxes: Why do males prefer cervids? In: Sunde, P; Foraging patterns of the European lynx in Norway. - Cand. Scient. Thesis, Københavns univ. Zool. Inst.
- Sunde, P. & Kvam, T. 1997. Diet patterns of Norwegian lynxes: what causes sexually determined prey size segregation? - Acta zoologica 42: 189 – 201.
- Sundquist, M.E; & Sundquist, F.C. 1989. Ecological constraints on predation by large felids. In: J.L. Gittleman (ed.). Carnivore behavior, ecology and evolution. - Cornell Univ. Press. Ithaca, New York.
- Swenson, J. E., Sandegren, F., Bjärvall, A., Söderberg, A., Wabakken, P. & Franzen, R. 1994: Size, trend, distribution and conservation of the brown bear *Ursus arctos* population in Sweden. - Biological Conservation 70: 9-17.
- Swenson, J. E., Sandegren, F., Bjärvall, A. & Wabakken, P. I trykk. Living with success: research needs for an expanding brown bear population. - International Conference on Bear Research and Management 10.
- Swenson, J. E., Sandegren, F., Söderberg, A. & Franzén, R. 1995. Estimating the total weight of Scandinavian brown bears *Ursus arctos* from field-dressed and slaughter weights. - Wildlife Biology 1:177-179.
- Swenson, J.E., Sandegren, F., Wabakken, P., Bjärvall, A., Söderberg, A. & Franzén, R. 1994. Bjørnens historiske og nåværende status og forvaltning i Skandinavia. - NINA Forskningsrapport nr. 53: 1-23.
- Swenson, J. E., Wallin, K., Ericsson, G., Cederlund, G. & Sandegren, F. Effects of ear-tagging with radio- transmitters on survival of moose calves.- J. Wildl. Manage. (In press).
- Swenson, J. E., Wabakken, P., Sandegren, F., Bjärvall, A., Franzén, R. & Söderberg, A. 1995. The near extinction and recovery of brown bears in Scandinavia in relation to the bear management policies of Norway and Sweden. - Wildlife Biology 1: 11-25.
- Swihart, R. K. & N. A. Slade. 1985. Influence of sampling interval on estimates of home-range size. J. Wildl. Manage., 49:1019-1025.
- Swihart, R. K. & N. A. Slade. 1985. Testing for independence of observations in animal movements. Ecology, 66:1176-1184.
- Swihart, R. K., N. A. Slade & B. J. Bergström. 1988. Relating body size to the rate of home-range use in mammals. Ecology, 69:393-399.
- Switzer, P. V. 1993. Site fidelity in predictable and unpredictable habitats. - Evolutionary Ecology 7: 533-555.
- Sæther, B. E., Engen, S., Swensson, J. E., Bakke, Ø. & Sandegren, F. Viability of Scandinavian brown bear *Ursus arctos* populations: The effects of uncertain parameter estimates. Oikos (In press).
- Sæther, E.A. og A. Jensen. 1957. Forsøk med tangmel som tilskuddsfor til sau. - Rapport nr 17. Norsk institutt for tang- og tareforskning. Akedemisk trykningsentral. Blindern, Oslo.
- Sørensen, O.J. & Kvam, T. 1984. Bjørnene i Grane of Hattfjelldal. Arbeidsrapport fra Rowiltprosjektet nr.15: 1 - 40.
- Sørensen, O.J. & Kvam, T. 1984. Bjørnens biologi. - I: Rovdyrprosjektet 1980 - 1984, Viltrappot 34: 60 - 81.
- Sørensen, O.J. & Kvam, T., 1986. Jerveundersøkelser i Snøhettaområdet i 1984. - Arbeidsrapport fra Rowiltprosjektet 21: 1-29.
- Sørensen, O. J., Kvam, T. og Myrsetrud, I. 1984. Sentral registrering av store rovdyr i Norge. Viltrappot nr. 30. Dir. for vilt og ferskvannsfisk. Trondheim.
- Sørensen, O.J., Kvam, T., Wabakken, P. & Landa, A. 1986. Ulven *Canis Lupus L.* I Norge 1948-84. - Viltrappot 33: 1-94.
- Sørensen, O.J., Overskaug, K., & Kvam, T. 1988. Bjørn i Norge 1983 - 1986. Liste over meldinger. Rowilttrappot Nr. 3: 1-60.
- Sørensen, O.J., Overskaug, K. & Kvam, T. 1990. Bjørn (*Ursus arctos L.*) i Norge. Utbredelse og bestand 1983 - 1986. - NINA Forskningsrapport 008: 1-76.
- Sørvig, K. 1985. Tapsundersøkelser på sau i Grane og Hattfjelldal kommuner 1985. - Egen utgivelse. Trondheim, november 1985. S - 35
- Sørvig, K & T. Bø. 1985. Tapsundersøkelser på sau i Grande kommune 1984. Fylkesmannen i Nordland, Miljøvernvedelingen.
- Tabachnick, B. G., & Fidell, L.S. 1989. Using multivariate statistics, second edition. - Harper Collins Publisher, Inc. New York.
- Taber, R.D. & Dasmann, R.F. 1954. A sex difference in mortality in young colombian black- tailed deer. - J. Wildl. Manage. 18(3): 309-314.
- Tait, D. E. N. 1980. Abandonment as a reproductive tactic - the example of grizzly bears. - American Naturalist 115:800-808.
- Tannerfeldt, M., & Angerbjörn, A. 1996 Life history strategies in a fluctuating environment: establishment and reproductive success in the arctic fox. - Ecography, 19, 209-220.
- Tannerfeldt, M., Angerbjörn, A. & Arvidson, B. 1994. The effect of summer feeding on juvenile arctic fox survival - a field experiment. - Ecography, 17:88-96.
- Taylor, M. 1994. Density-dependent population regulation in black, brown, and polar bears. - International Conference on Bear Research and Management, Monograph Series Nr. 3.
- Telfer, E.S., & Kelsall, J.P. 1984. Adaptation of some large North American mammals for survival in snow. - Ecology, 65: 1828-1834.
- Temple, S. A. 1987. Do predators always capture substandard individuals disproportionately from prey populations? Ecology 68 (3): 669-674.
- Thomas, D. L. & E. J. Taylor. 1990. Study design and test for comparing resource use and availability. - J. Wildl. Manage., 54:322-330.
- Thomas, V.G. 1990. Control of reproduction in animal species with high and low body fat reserves. In: Frisch, R.E. (ed.) Adipose tissue and reproduction. - Prog. Reprod. Biol. Med. Basel. Karger, vol 14.: 27- 41.
- Thompson, I.D. & Colgan, P.W. 1990. Prey choice by marten during a decline in prey abundance. - Oecologia, 83:443-451.
- Thompson, F.R., & Fritzell, E.K. 1988. Ruffed Grouse winter roost site preference and influence on energy demands. - Journal of Wildlife Management, 52: 545-460.
- Thompson, I.D; Davidson, I.J; O'Donnell, S; & Brazeau, F. 1989. Use of track transects to measure the relative occurrence of some boreal mammals in uncut forest and regeneration stands. - Can. J. Zool. 67: 1816-1823.
- Travaini, A., J. Aldama & M. Delibes. 1993. Red fox capture locations in relation to home range boundaries. - Mammalia, 57:448-251.
- Trillmich, F. 1990. The behavioural ecology of maternal effort in fur seal and sea lions.- Behav. 114: 3-20.
- Trivers, R.L. 1974. Parent offspring conflict. - Am. Zool. 14: 249-265.

- Tuljapurkar S.D. 1985. Population dynamics in variable environments. IV. Cyclical environments. - *Theoretical Population Biology* 28: 1-17.
- Tuljapurkar, S. 1990. Population dynamics in variable environments. Lecture notes in biomathematics. - Springer Verlag. New York.
- Turner, A.K. 1982. Optimal foraging by the swallow *Hirundo rustica*, L : Prey size selection. - *Anim. Behav.* 30: 862-872.
- Tømmerberg, W.O. 1985. Adferd hos frittlevende domestiserte sauer på fjellbeite.- Hovedoppg. i etologi. Zool. inst. Univ. Trondheim.
- Tønne, Ø & Åberg, T. 1995. De nord-trønderske radiobjørnernes arealbruk i 1994. - Semesteroppgave, HiNT, Avd. for naturbruk, miljø og ressursfag, Steinkjer. 43 s. + 6 vedlegg.
- Urban, L., A. J. Andrew, J. Hansen, D. O. Wallin, & P. N. Halpin. 1992. Life history attributes and biodiversity. Scaling implications for global change. In: Solbrig, O. T van Emden H. M. & van Oordt, P. G. W. J. (Eds.); Biodiversity and Global change, - International union of biological sciences, Paris.
- Urioste, J. 1986. Effekt av fødelesvik og andre faktorer på lammedødeligheten i en forsøksbesetning med finullsfår. - Rapport 68. Institutt for husdjursfôring og sjukdomsgenetik, Sveriges Landbruksuniversitet, Uppsala.
- Ustinov, S. K. 1993: The Baikal region. - In: Vaisfeld, M. A. & Chestin, I. E. (Eds.); Bears: brown bear, polar bear, Asian black bear. Nauka, Moscow. : 275-301. (In Russian with English summary).
- Vaisfeld, M. A. 1993: The north-east of European Russia. - In: Vaisfeld, M. A. & Chestin, I. E. (Eds.); Bears: brown bear, polar bear, Asian black bear. Nauka, Moscow. pp. 37-50. (In Russian with English summary).
- Valberg, N.N.1993. Genetic and endocrinological factors influencing reproduction in blue foxes. -Dr. Sci. Thesis, Department of Anim. sci. Agricultural Univ. of Norway, Ås.
- Verboom, J., Kankester, K. & Metz, J. 1991. Linking local and regional dynamics in stochastic metapopulation models. - *Biological Journal of the Linnean Society*, 42: 39-55.
- Vestvik, E. 1994. Slaktekvalitet og lønnsomhet ved ulike lammingstider. - Hovedoppgave ved Institutt for Husdyrfag og Institutt for Økonomi og Samfunnsfag, Norges Lanbrukskøleskole.
- Voight, D. R. & Earle, B.D. 1983. Avoidance of coyotes by red fox families. - *J. Wildl. Manage.*, 47:852-857.
- Vaag, A.B., Haga, A. & Granstuen, H. 1986. Forslag til landsplan for forvaltning av bjørn, jerv og ulv i Norge. - *Viltrapport* 39 : 162s+ vedlegg.
- Wabakken,P. & Maartmann,E. 1994. Sluttrapport for bjørn-sauprosjektet i Hedmark 1990 -1993. - NINA Forskningsrapport nr 58: 49s.
- Walsh, V. 1995. Adapting to change. - *Curr. Biolo.* 5. 703-705
- Walter, F.R. 1969. Flight and predator avoidance in Thomson's gazelle. - *Behaviour*
- Ward, R. M. P. & C. J. Krebs. 1985. Behavioural responses of lynx to declining snowshoe hare abundance. - *Can.J.Zool.*, 63:2817-2824.
- Warren, J.T. & Myrsterud, I. 1990. Domestic sheep mortality on a forested Norwegian range. - *Trans. Int. Union Game Biol. Congr.*19: 605-612.
- Warren, J.T. & Myrsterud, I. 1995. Mortality of domestic sheep in free-ranging flocks in southeastern Norway. - *J. Anim. Sci.* 73(4): 1012-1018.
- Weaver, J.L., Paquet, P.C. and Ruggiero, L.F. 1996. Resilience and conservation of large carnivore conservation in North America.- *Conservation Biology*, 10:964-976.
- Wecker, S.C. 1964. Habitat selection. - *Sci. Amer.* 211(4): 109-116.
- Weigl, S. 1993. Zur habitatnutzung des eurasischen luchs *Lynx lynx* in der kulturlandschaft des Schweizer Jura. - Diplomarbeit am lehrstuhl für wildbiologie und wildtiermanagement der forstwissenschaftlichen, Fakultät der Universität München.
- Werner, E.E., & Hall, D.J. 1974 . Optimal foraging and the size selection of prey by the Bluegill Sunfish *Lepomis macrochirus* . - *Ecology*, 55: 1216-1232.
- White, G. C. & R. A. Garrot. 1990. Analysis of wildlife radio-tracking data. - Academic Press. San Diego. California.
- Whitman, J. S., Ballard, W.B. & Gardner, C.L. 1986. Home range and habitat use by wolverines in southcentral Alaska. - *J. Wildl. Manage.*, 50:460-463.
- Whitten, K.R., Garner, G.W., Mauer, F.J. & Harris, R.B. 1992. Productivity and early calf survival in the porcupine caribou herd. *J. Wildl. Manage.* 56(2): 201-212.
- Wielgus, R. B. & Bunnell, F. L. 1994. Dynamics of a small, hunted brown bear *Ursus arctos* population in southwestern Alberta, Canada. - *Biological Conservation* 67:161-166.
- Wielgus, R. B. & Bunnell, F. L. 1994. Sexual segregation and female grizzly bear avoidance of males. - *J. Wildl. Manage.* 58: 405-413.
- Wielgus, R. B. & Bunnell, F. L. 1995. Tests of hypotheses for sexual segregation in grizzly bears. - *J. Wildl. Manage.* 59:552-560.
- Wiens, J. A. & Rothenburry, J. T. 1981. Habitat associations and community structure of birds in shrubsteppe environments. - *Ecol. Monogr.* 51: 21 - 41.
- Wikan, S. 1981. Bjørnens behandling av byttedyr i Finnmark. - I: Spor og sportegn etter store rovdyr, Viltrapport nr. 15: 27-41.
- Wikan, S. & Myrsterud, I. 1982. Ulven i Sør-Varanger, Finnmark vinteren 1981-82.- *Fauna* 36. 1-14.
- Woollard, T. & Harris, S. 1990. A behavioural comparison of dispersing and non-dispersing foxes *Vulpes vulpes* and a evaluation of some dispersal hypotheses. - *J. Anim. Ecol.* 59: 709- 722.
- Worton, B.J. 1987. A review of models of home range for animal movement. - *Ecological Modelling*, 38:277-298.
- Young, B. F. & Ruff, R. L. 1982. Population dynamics and movements of black bears in east central Alberta.- *J. Wildl. Manage.* 46:845-860.
- Zabel, C. J., & Taggart, S. J. 1989. Shift in red fox, *Vulpes vulpes*, mating system associated with El Niño shift in red fox, and movements of black bears i-838.
- Zar, J.H. 1984. Biostatistical analysis, second edition. - Prentice-Hall, Inc. London.
- Zheltnin, A. S. 1979. [Winter food and hunting behaviour of lynx in the Central Forest reserve.] In: Sokolov, V. A. (Ed.); [Ecological fundamentals of protection and rational utilisation of predatory mammals.] - Izd. Nauka, Moskva: 266-267.
- Østbye, E., & Myrsterud, I. 1984 . Håndbok i snømåling. Forslag til prosedyre i økologiske undersøkelser.- Bionor Forlag A/S., Oslo
- Østbye, E., Skar, H.J., Svalastog, D. & Westby, K. 1978. Fjellrev og rødvilt på Hardangervidda; hiøkologi, utbredelse og bestandsstatus. - Meddelelser fra norsk viltforskning, 3:1-66.
- Øverås, J., Ulvund, M.j., Waldeland, H., Kummeneje, K., Norberg, H.S., Sparboe, O., Binde, M. & Grønstøl, H., Fjølstad, M., Bjørkås, J. & Heyeraas, A.L. 1985. Tap og tapsårsaker i utvalgte saueflokker. - *Norsk veterinærtidsskrift* 97 7/8): 469-475.
- Aanes, R., J. E. Swenson & J. D. C. Linnell. 1996. Rovvilt og sauenæring i Norge. I. Tap av sau til rovilt: en presentasjon av tapets omfang basert på brukeropplysninger. - NINA Oppdragsmelding, 434:

6 Publikasjoner fra instituttprogrammet

Høgfjellsøkologiprojektet

- Gudvangen, K. 1995. Jerv *Gulo gulo* og tap av sau *Ovis aries* i Snøhettaområdet. - Hovedfagsoppgave i adferdsøkologi (Cand. Scient) Universitetet i Trondheim, AVH. Zoologisk institutt: 1-28.
- Hindrum, R., Jordhøy, P., Strand, O., & Tyler, N. 1995. Svalbardreinen - et nøysomt liv på tundraen. - *Villreinen* 1995:105- 112.
- Jordhøy, P., Landa, A. & Strand, O. 1997. Fjellfaunaen på Dovrefjell, trekk fra høgfjelløkologiske undersøkelser. - *Villreinen* 1997: 4-10.
- Landa, A., 1992. Tetthetsavhengighet og betydning av størrelse i reproduksjon hos jerv *Gulo gulo* i Norge. - Hovedfagsoppgave i økologi (Cand. scient). Universitetet i Trondheim. AVH. Zoologisk institutt. 1-39.
- Landa, A. 1993. Tater i pels. - *Fjell og Vidde* 6/1993:58 -59.
- Landa, A. 1997. Wolverines in Scandinavia: Ecology, sheep depredation and conservation. - Dr. scient. dissertation. NTNU, Trondheim.
- Landa, A., & Skogland, T. 1991. Skrymtheimen, vår siste arv for høgfjellets dyreliv; er det plass til oss mennesker? - *Villreinen*, og Driva, Aura avis, Gudbrandsdølen.
- Landa, A., Skogland, T., & Strand, O. 1992. Skrymtheimen Økosystem i fare?. - *Fjell og Vidde* 2:44-46.
- Landa, A. & Skogland, T. 1993. The relationship between population density and bodysize of wolverines in Scandinavia. Scandinavian Carnivore conference. Stjørdal 16-18 October 1993. (Oral presentation).
- Landa, A., Skogland, T., & Strand, O. 1993. Home range of wolverines in the Snøhetta study area, a status report. Scandinavian Carnivore conference, Stjørdal 16-18 October 1993. (Oral presentation).
- Landa, A., Skogland, T., & Strand, O. 1993. Diet and reproduction of Wolverines in the Snøhetta study area. - Scandinavian Carnivore conference, Stjørdal 16-18 October 1993. (Oral presentation).
- Landa, A., & Skogland, T. 1995. The Relationship between Population Density and Body Size of Wolverines in Scandinavia. - *Wildlife Biology* 1: 165-175.
- Landa, A., Strand, O., Linnell, J.D.C. & Skogland, T. Home range size and altitude selection for arctic fox and wolverines in an alpine environment. - *Can. J. Zool* 76 (In press).
- Landa, A., Strand, O., Swenson, J.E., & Skogland, T. 1994 Interrelationships of wolverines, reindeer, and rodents in southern Norway. - International memorial symposium for Terje Skogland.
- Landa, A., Strand, O., Swenson, J.E., & Skogland, T. 1996. Interrelationships between wolverines and prey in Southern Norway. - The 9th Nordic Workshop on Reindeer Research, Uppsala, Sweden , November 18-20. (Oral presentation).
- Landa, A., Strand, O., Swenson, J. E., & Skogland T. 1997. Wolverines and their prey in southern Norway. - *Can. J. Zool.*75: 1292-1299.
- Loison, A., Strand, O. Conservation of arctic foxes, an attempt to include autocorrelations in viability analysis. - *Cons. Biol.* (Submitted).
- Mortensen, A. J., Skogland, T. & Landa, A. Villrein - Rovdyr og Jeger. *Villmarksliv* 9:76-78.
- Skogland, T. 1991. What are the effects of predators on large ungulate populations? - *Oikos* 61:401-411.
- Skogland, T., & Sæther, B. E. 1993. Klarer vi å bevare store rovdyr i Norge? - Forvaltning av Flora og Fauna, NJFs Seminar-Rapport 3:62-71.
- Skogland, T. 1994. Villrein, fra urinnvåner til miljøbarometer. - N.W.Damm & sønn A/S: Teknologisk forlag. Oslo:1-143.
- Strand, O. 1993. Effekter av kroppsstørrelse, alder og fettdepoter på fostervekst og kjønnsforholdet hos villrein *Rangifer tarandus* L. (Effects of body-size, age and fat depositions on fetal sex ratios in wild reindeer) - Unpubl. Cand. Scient. Thesis, UNIT.
- Strand, O. 1997. Fjellreven, en bevaringsbiologisk utfordring. I: Brox, K.H. (Red.); *Natur* 97/98. - Tapir, Trondheim.

- Strand, O. & Jordhøy, P. 1995. Status and distribution of rangifer in the Barents Region. In: Environmental Assessment of the Barents Region. - Norsk Polarinstittut.
- Strand, O., & Jordhøy, P. 1995. Naturarv i fare?. Innlegg på DNT's villreinseminar Finse, Mai 1995.
- Strand, O., Landa, A., Linnell, J. D. C.. Displacement of arctic fox by red fox: interspecific competition in alpine areas. - Wildl. Biol. (Submitted).
- Strand, O., Landa, A., & Solberg, E. Population dynamics of Arctic foxes; effects of asynchronous population fluctuations in a fragmented landscape. - Wildl. Biol. (Submitted).
- Strand, O., Linnell, J., Landa, A., & Skogland, T. Functional and numerical response in the arctic fox to changes in small rodent abundance. - Arctic (Submitted).
- Strand, O., Skogland, T. & Kvam, T. 1995. Placental scars and the estimation of litter size: an experimental test in the arctic fox. - J. Mamm. 4:1220-1225.
- Strand, O., Skogland, T. & Kvam, T. 1993. "Placental scars and the estimation of litter size: an experimental test in the arctic fox.- Nordisk rovdyr konferanse Stjørdal. Oktober 1993.
- Strand, O., Skogland, T. & Landa, A. 1993. Sexual differences in arctic fox home range size. - Nordisk rovdyr konferanse Stjørdal, Oktober 1993.
- Strand, O., Stay, I., Wiadaryatae, N.S., Mjølnerød, I. & Jakobsen, K.S. Genetic variability in bottlenecked arctic fox populations. - Subm. Pros. Royal Soc. Ser. B.
- Strand, O., Zimmermann, B., Landa, A., & Skogland, T. Social organisation of arctic foxes in an alpine area. - J. mammal. (Submitted).
- Strand, O., Zimmermann, B., Skogland, T., & Mjølnerød, I., 1993. Monitoring reproduction and pollution in the arctic fox. - Int Symp. End. sp., Sofia.
- ### Rovdyrprosjektene i Nord-Trøndelag
- Andrén, H., Ahlquist, P., Andersen, R., Kvam, T., Liberg, O., Lindén, M., Odden, J., Overskaug, K., Linnell, J. & Segerström, P. 1998. The Scandinavian lynx projects Annual Report 1997. - NINA Oppdragsmelding 518. : 11s.
- Anzjøn, P. & Castberg, J.H. 1997. Omtalen av bjørn *Ursus arctos* i media i 1995. - Kandidatoppgave, Avd. for Naturbruk, HiNT: 31s.
- Austmo, L.B., Iversen, E.M. & Monsen, K. 1998. Sammenligning av gaupepredasjon og jaktuttak av rådyr *Capreolus capreolus* i Nord-Trøndelag. - Kandidatoppgave miljøfag, HiNT, Steinkjer : 33s+vedlegg.
- Berntsen, F., Kvam, T., Sørensen, O.J. & Knutsen, K. 1994. Medikamentell immobilisering av brunbjørn. - Norsk veterinærtidsskrift 1994/2:120 - 124.
- Bolstad, J.P. & Stener, S.Ø. 1997. Gaupas habitatbruk i forhold til potensielle byttedyr. - Hovedfagsoppgave i terrestrisk zoologi, NTNU, zool. Inst.: 53 s.
- Bordahl, A.N. & Opseth, O. 1994. Tap av sau i et rovdyrutsatt område i Nord-Trøndelag. - Hovedoppgave TDH, Seksjon for Natur og Miljøvern fag. 46 s.
- Eggen, T. 1995. Tamsau i relasjon til ville dyr - En studie av mortalitet med vekt på predasjon. - Høgskolen i Nord-Trøndelag. 41 s.
- Eggen, T. 1995. Fødselsvekt og tilvekst fra fødsel til vårveing 1993 for to norske saueraser. - Høgskolen i Nord-Trøndelag: 25 s.
- Eggen, T., Kvam, T., Knarrum, V. Og Sørensen, O.J. 1998. Tap av sau på beite i et bjørneområde i Nord-Trøndelag. - Husdyrforsøksmøtet 1998, Forskningsparken i Ås, Ås.: 389 - 393.
- Gifstad, T. 1998. Sammenligning av mortalitet hos reinsdyrkalv i rovdyrrområder. - Kandidatoppgave miljøfag, HiNT, : 39s.
- Grongstad, O.S. & Meosli, P.O. 1995. Dagleiehabitat hos gaupe i Nord-Trøndelag. - HiNT, Avd. for Naturbruk, miljø og ressursfag. - Semesteroppgave 1995. 33s..
- Hasselvold, A., Brøndbo, K., Kvam, T., Eggen, T. & Sørensen, O.J. 1997. Telemetribasert undersøkelse av tap av sau på beite. - Årsrapport 1997 fra undersøkelse av lammetak i Nordfjellet, Overhalla.- NINA Oppdragsmelding 517/98.
- Høye, T. & Thomsen, E. 1997. Movement patterns and searching behaviour of lynx *Lynx lynx* in Central Norway analysed from snow-tracking data.- Prosjektoppgave, Århus univ. afd. for zoologi.:11s + tabeller og figurer.
- Kjelvik, O. 1997. Overlevelse og mortalitet hos tamrein i et rovdyrrområde.. - Cand. scient.- oppgave NTNU, zool. Inst.
- Kjelvik, O., Nybakk, K., Kvam, T. & Overskaug, K. 1996. Reindeer calf mortality in Central Norway. - Poster presented at "9. Nordiska renforskarmøtet" i Uppsala. November 1996, and at XIIIth Nordic Congress of Wildlife Research, Trondheim, February 1997, at "2. Int symposium of Coexistence of large carnivores with man", Tokyo. November 1996, and at XIIIth Nordic Congress of Wildlife Research, Trondheim, February 1997.
- Kjelvik, O., Nybakk, K. og Kvam, T. 1998. Effekten av simiters vinterbeite på vekt og overlevelse hos reinkalv. - Reindriftnytt (In press).
- Kjelvik, O., Nybakk, K. og Kvam, T. 1998. Dødelighet hos tamrein i et rovdyrrområde. - Reindriftnytt (In press).
- Kjørstad, M. & Nybakk, K. 1995. Gaupas habitatbruk i Indre Namdalen. - Cand. scient. oppgave. UNIT, AVH Zool. inst. 57 s.
- Kjøsnæs, M. 1993. Bjørn og sau i Lierne kommune.- Prosj. oppgave HDH avd. Evenstad. 38 s.
- Knarrum, V.A. 1996. Bjørnens predasjon på sau. - Hovedfagsoppgave i terr. økologi (Cand. scient.) NTNU, zool. inst. 1996. 54 s. + vedlegg.
- Knarrum, V., Sørensen, O.J., Eggen, T., Kvam, T. & Opseth, O. 1996. Brown bear predation on domestic sheep in Central Norway. - Paper presented at "2. Int symposium of Coexistence of large carnivores with man", Tokyo. November 1996, and at XIIIth Nordic Congress of Wildlife Research, Trondheim, February 1997.
- Kvam, T. 1996. Bestandsestimat for gaupe 1995-1996. - Rapport til DN.
- Kvam, T. 1996. Rovdyrbiologiske studier ved NINA - Sau - store rovdyr. Forebyggende tiltak mot tap. Samling av foredrag fra fagdag ved Tjøtta fagsenter 06.04.95: 14-17.
- Kvam, T. 1997. Tamrein: Et viktig byttedyr for gaupa? - Tap av rein i et gaupeområde i Nord-Trøndelag. - Foredrag ved Fagseminar i reindriften, 10.-12 oktober 1997, Kautokeino.
- Kvam, T. 1997. Gaupa, Nordens tiger. I: Brox, K.H. (Red.); Natur 97/98.- Tapir, Trondheim: 9-41.
- Kvam, T. 1997. Bestandsestimat for gaupe 1995-1996 og 1996-1997. - Rapport til DN.:54s.
- Kvam, T. 1998. Reproduction in the European lynx. - Lecture held at "Nordic post-graduate school in reproduction: Reproduction in wild animals". at the Norwegian College of Veterinary Medicine, Oslo.
- Kvam, T. Lynx and lynx management in Norway. - Biol. Conserv. (submitted).
- Kvam, T., Berntsen, F., Eggen, T., Knutsen, K., Overskaug, K. & Sørensen, O.J. 1994. Årsrapport for Rovdyrprosjektene i Nord-Trøndelag 1993 - NINA Oppdragsmelding 267: 1-32.
- Kvam, T., Eggen, T., Knutsen, K., Overskaug, K., Solstad, T., & Sørensen, O.J. 1993. Årsrapport for Rovdyrprosjektene i Nord-Trøndelag 1992 - NINA Oppdragsmelding 194: 1-31.
- Kvam, T., Eggen, T., Knutsen, K., Overskaug, K. & Sørensen, O.J. 1993. Rovdyrprosjektene i Nord-Trøndelag - Store rovdysr biologi og tap av bufe og rein på beite. Prosjektplan 1992 - 1996 - NINA Oppdragsmelding 195: 1-48.
- Kvam, T., Kjelvik, O., Nybakk, K., Eggen, T. og Sørensen, O.J. 1998. Tap av rein i et gaupeområde i Nord-Trøndelag - Husdyrforsøksmøtet 1998, Forskningsparken i Ås, Ås.: 394 -398.
- Kvam, T., Nybakk, K., Overskaug, K. Sørensen, O.J., Brøndbo, K. 1995. Gaupa tar mye mer rein enn antatt. - Reindriftnytt 4/95: 40 - 43.
- Kvam, T. Overskaug, K. Kjørstad, M., Nybakk, K., Sunde, P. Moa, P. Negård, A., Stener, S. & Bolstad, J.P. 1995. Gaupas hemmeligheter; temanummer om gaupa. - Villmarksliv 12/95.
- Kvam, T., Overskaug, K., Nybakk, K., Sørensen, O.J., Kjelvik, O. & Brøndbo, K. 1996. Domestic reindeer as an important food resource for the European lynx. - J. Of Wildlife Conservation (submitted), Paper presented at "2. Int symposium of Coexistence of large carnivores with man", Tokyo. November 1996, and at XIIIth Nordic Congress of Wildlife Research, Trondheim, February 1997.
- Kvam, T., Sørensen, O. J., Eggen, T., Knutsen, K., Overskaug, K., Berntsen, F. & Swensson, J. 1995. Årsrapport fra Rovdyrprosjektene i Nord-Trøndelag 1994. - NINA Oppdragsmelding 364: 1-37.
- Kvam, T., Sørensen, O.J., Overskaug, K., Eggen, T., Berntsen, F. & Swensson, J. 1996. Årsrapport fra Rovdyrprosjektene i Nord-Trøndelag 1995.- NINA Oppdragsmelding 424: 1-40.
- Melting, B. 1996. Tap av sau *Ovis aries* på utmark i områder med ulik forekomst av store rovdyr. - Cand. Scient oppgave, NTNU, Zool. Inst.:44 s.
- Melting, B., Eggen, T. & Kvam, T. 1996. Losses of sheep in areas with different occurrences of large carnivores. - Poster presented at XIIIth Nordic Congress of Wildlife Research, Trondheim, February 1997.
- Moa, P.F., & Negård, A. 1996. Arealbruk og vandringsmønster hos gaupe *Lynx lynx* i Nord-Trøndelag. - Cand. Scient oppgave, NTNU, Zool. Inst.:79s.
- Moa, P.F., Negård, A. & Kvam, T. 1998. Arealbruk og vandringsmønster hos gaupe i et midt-norsk barskogsområde. - Fauna 51:10-23.
- Moa, P.F., Negård, A. & Kvam, T. 1998. Arealbruk hos gaupe i forhold til habitattilbud, med spesielt henblikk på sau og tamrein på beite. - Fauna 51:24-42.
- Moa, P.F., Eggen, T. & Kvam, T. 1998. Viktig med gaupeforskning. - Trønderavisa, kronikk 6.3.1998.
- Negård, A., Kvam, T. & Nettet, A.I. 1996. Arealbruk, aktivitetsmønster og fødebiologi hos familiegruppe av gaupe *Lynx lynx* i Nord-Trøndelag - Rapport til DN: 10 s.
- Nettet, A.I. 1997. Arealbruk, aktivitetsmønster og valg av byttedyr hos ei hunngaupe *Lynx lynx* med unge om sommeren i Nord-Trøndelag. - Hovedoppgave ved Høgskolen i Telemark (HIT), Inst. For miljøvern fag, Bø.:37s.
- Nybakk, K. & Ingerslev, T. 1997. Samisk kultur, norsk politikk og store rovdyr. - Naturens verden 1997/2: 41 - 51.
- Nybakk, K., Kjørstad, M., Overskaug, K. Kvam, T., Berntsen, F., Linnell, J.B. & Andersen, R. 1996. Experiences with live-capture and radio collaring of lynx in Norway - Fauna norv. Serie A17:17-26.
- Nybakk, K., Kvam, T., Overskaug, K., Kjelvik, O., Sørensen, O.J. & Sunde, P. 1996. Semidomestic reindeer mortality in Central Norway. - Paper presented at "9. Nordiska renforskarmøtet" i Uppsala. November 1996
- Nybakk, K., Kjelvik, O., Kvam, T., Overskaug, K., & Sunde, P. Mortality of Semidomestic reindeer *Rangifer tarandus* in Central Norway. - J. Wildl. Manage (Submitted).
- Nybakk, K., Kjelvik, O. and Kvam, T. Golden eagle predation on semi-domestic reindeer. - Wildlife Society Bulletin (submitted).
- Overskaug, K., Sunde, P., Moa, P., Negård, A. & Kvam, T. 1996. Lynx predation on reindeer pastures: Are lynx movements directed by the presence of reindeer? - Paper presented at "9. Nordiska renforskarmøtet" i Uppsala. November 1996
- Rimul, I. & Rimul, O. 1996. Forandring i arealbruk og vandringslengde hos ynglende gaupe. - Kandidatoppgave HiNT Avd. for naturbruk, miljø og ressursfag 1996.:28 s
- Saxer, G. 1997. Population dynamics of lynx in relation to its prey.- A spatial and temporal comparison among Norway, Poland and Canada.- Diploma thesis. Zool. Inst. Univ. of Zürich, Switzerland: 76 p.

- Skagen, A., Gundersen, O. & Løkken, G. 1995. Målinger på lokaliseringstutstyr - Hovedprosjektoppgave HiST avd. for ingeniør og næringsmiddel-fag. :75 sider.
- Steinsvåg, M.J. & Solstad, M. 1998. Predasjon på tamrein *Rangifer tarandus* i Åarjel-Njaarke (Vestre Namdal) reinbeitedistrikt. - Kandidatoppgave miljøfag, HiNT, Steinkjer: 41s+ vedlegg.
- Sunde, P. 1996. Foraging patterns of the European lynx in Norway - Cand. scient. oppgave Københavns Universitet, Avd. for Populationsbiologi, Zool. Inst.
- Sunde, P. & Kvam, T. 1997. Diet patterns of Norwegian lynxes: what causes sexually determined prey size segregation? - Acta theriologica 42: 189-201.
- Sunde, P., Bronndal, M. & Kvam, T. How to estimate consumed biomass from European lynx scats. 9 pp - Acta theriologica (In press).
- Sunde, P., Kvam, T. & Overskaug, K. Food habits of free ranging lynxes in Central Norway. 23s. - Acta theriologica (In press).
- Sunde, P., Overskaug, K. & Kvam, T. The effect of roads on culling of lynx in a heterogenous landscape. - Wildl. Biol. (In press).
- Sunde, P., Stener, S. & Kvam, T. Tolerance to humans of lynx from a hunted population. - Wildl. Biol. (In press).
- Strand, S. 1994. Bjørnepredasjon på sau i Lierne. - HiNT, Avd. for Naturbruk, miljø og ressursfag. - Semesteroppgave 1994. 35 s.
- Sørensen, O.J., Kvam, T., Eggen, T., Knarrum, V., Overskaug, K. & Swensson, J.E. 1996. Increasing bear predation on domestic sheep in an area of expanding brown bear population and the management conflict. - J. of Wildlife Conservation (submitted). Paper presented at "2. Int symposium of Coexistence of large carnivores with man", Tokyo. November 1996.
- Tønne, Ø. & Åberg, T. 1995. De nord-trønderske radiobjørnernes arealbruk i 1994 - HiNT, Avd. for Naturbruk, miljø og ressursfag. - Semesteroppgave 1995. 43 s.
- Vedal, O. 1997. Tap av sau i et etableringsområde til ung, utvandret hannbjørn. - Kandidatoppgave miljøfag, HiNT, Steinkjer: 37s+vedlegg.
- Aas, M & Thorsen, K.B. 1998. Har gaupa et fast vandringmønster? En studie av radioinstrumenterte gauper i Nord- Trøndelag. - Kandidatoppgave miljøfag, HiNT, Steinkjer: 34s+vedlegg.
- Det skandinaviske bjørneprosjektet
(Publikasjoner fra før 1991 er ikke tatt med)**
- Anzjøn, P. & Castberg, J. H. 1997. Omtalen av bjørn *Ursus arctos* i media i 1995. - Kandidatoppgave miljøfag, HiNT, Steinkjer
- Busk, H. 1998. Brown bear (*Ursus arctos*) predation on moose (*Alces alces*) calves in a Swedish boreal forest. Examensarbete, Institutionen för naturvårdsbiologi, Grimsö forskningsstation, Sveriges lantbruksuniversitet.
- Dahle, B. 1996. Nutritional ecology of brown bears *Ursus arctos* in Scandinavia with special reference to moose *Alces alces*. - Cand scient. Oppgave, NTNU, zool. Inst.
- Dahle, B., Sørensen, O. J., Wedul, E. H., Swenson, J. E. & Sandegren, F. The diet of brown bears in central Scandinavia: Effect of access to free ranging domestic sheep. - Wildl. Biol. (In press).
- Franzén, R., Sandegren, F., Söderberg, A. & Wabakken, P. 1992. Det svensk-norska bjørnprosjektet 1991. - Våra Rovdjur 9:1, 34-40.
- Jansson, A. 1997. Can a high protein availability explain the high reproduction rate in the Swedish brown bear *Ursus arctos*? - Degree thesis in wildlife ecology nr. 2, SLU Inst för naturvårdsbiologi, Grimsö.
- Johansen, T. 1997. The diet of brown bears *Ursus arctos* in central Sweden. Cand scient. Oppgave, NTNU zool. Inst., Trondheim.
- Johnsson, M.O. 1992. Brunbjørn. En ankätundersökning över björnförekomst i Värmlands norra delar. Samt en sammanställning av det Svensk - Norska bjørnprosjektet. Examensarbete på Klarälvdalens Folkhögskola.
- Linnell, J. D. C., Aanes, R., Swenson, J. E., Odden, J. & Smith, M.E. 1997. Translocation of carnivores as a method for managing problem animals: a review. - Biodiv. Conserv.6: 1245-1257.
- Norin, A. 1995. Studier av näringsval och rörelsemønster hos radiomärkta brunbjørnar. Examensarbete på Klarälvdalens Folkhögskola. Rapport nr 280.
- Paulson, C. 1993. Immobilisering av brunbjørn. Rapport. Veterinärhögskolan, Sveriges Lantbruksuniversitet (SLU), 1-18.
- Sagør, J. T. & Swenson, J. E. 1996. Sau i bjørneland - kilde til konflikt! I: Brox, K. H. (Red.); Natur 96/97. - Tapir forlag, Trondheim.: 8-23.
- Sagør, J. T., Swenson, J. E. & Røskaft, E. 1995. Bjørn og sauehold: Er det mulig å nå Rovdyrmeldingens målsetninger? - NINA Fagrapport 14.
- Sagør, J. T., Swenson, J. E. & Røskaft, E. Compatibility of brown bear *Ursus arctos* and free-ranging sheep in Norway. - Biol. Conserv. (in press.)
- Sandegren, F. & Swenson, J.E 1992. Bjørnjakten 1992 - var den så dålig?,- Svensk Jakt 130:12, 1316-1317.
- Sandegren, F. & Söderberg, A. 1991. Bjørnens idegang i Norrbotten, Jakt i Norr 1:5-7.
- Sandegren, F. & Söderberg, A. 1991. Norrbottenbjørnars hemområde i september, Jakt i norr 1:7-8.
- Sandegren, F. & Söderberg, A. 1992. Brown bear. In: Swedish Game, biology and management.: 115-116.
- Sandegren, F. & Söderberg, A. 1993. Brunbjørn. Sverige, jakten och EG, Svenska Jägareförbundet, s: 148-149.
- Söderberg, A. & Sandegren, F. 1992. Avskjtningsstatistik 1991 för bjørn i Sverige. Våra Rovdjur 9:2, 24.
- Söderberg, A. & J. E. Swenson. 1996. Bjørn på villovägar? - ABC Jakt 10: 6 -7.
- Söderberg, A., J. E. Swenson & Sandegren, F. 1994. Hur stor var bjørnen? - Svensk Jakt 132:8, 832-834.
- Swenson, J. E., Franzén, R., Segerström, P. & Sandegren, F. 1998. The age of self sufficiency in Scandinavian brown bears. - Acta theriol. (In press).
- Swenson, J. E., Sandegren, F., Wabakken, P., Bjärvall, A., Söderberg, A. & Franzén, R.. 1994. Historic and present status of the brown bear in Scandinavia. - International Bear News 3:3, 5-6.
- Swenson, J. E., Sandegren, F., & Söderberg, A. Geographic expansion of an increasing brown bear population: evidence for presaturation. - J. of Animal Ecology (In press).
- Swenson, J. E., Sandegren, F., P., Wallin, K & Cederlund, G. 1998. Karhun ja hirven yhteiselo Skandinaviassa.- Riistantutkimuksen tiedote 149: 3- 4.
- Swenson, J. E., Heggberget, T. M., Sandström, P., Sandegren, F., Wabakken, P., Bjärvall, A., Söderberg, A., Franzén, R., Linnell, J. D. C. & Andersen, R.. 1996. Brunbjørnens arealbruk i forhold til menneskelig aktivitet. - NINA Oppdragsmelding 416.
- Swenson, J. E. & Sandegren, F. 1993. Jo, bjørnråkingen stammer visst!, - Svensk Jakt 131:1, 89-90.
- Swenson, J.E & Sandegren, F. 1993. Bjørnen i Sverige. Svensk Jakt 131:9, 978-979.
- Swenson, J. E. & Sandegren, F.. 1995. Brunbjørnens genetik i Skandinavien. Svensk Jakt 133:7, 492-497.
- Swenson, J. E. & Sandegren, F.. 1996. Sustainable brown bear harvest in Sweden estimated from hunter-provided information. - J. Wildl. Res. 1: 228 - 231.
- Swenson, J. E., Sandegren, F., Bjärvall, A., Franzén, R., Söderberg, A. & Wabakken, P.. 1996. The brown bear in Sweden. In: Herrero, S. & Servheen, C. (Eds); Bear conservation action plan. International Union for the Conservation of Nature. (in press)
- Swenson, J. E., Sandegren, F., Bjärvall, A., Söderberg, A., Wabakken, P. & Franzén, R.. 1994. Size, trend, distribution and conservation of the brown bear *Ursus arctos* population in Sweden. Biological Conservation 70:9-17.
- Swenson, J. E., Sandegren, F., Bjärvall, A. & Wabakken, P.. Living with success: research needs when a brown bear population is expanding. Proc. 10th Int. Conf. on Bears Res. and Management. Fairbanks, Alaska. (in press).
- Swenson, J. E., Sandegren, F., Brunberg, S., & Wabakken, P. 1997. Winter den abandonment by brown bears *Ursus arctos*: Causes and consequences. - Wildl. Biol. 3: 35-38.
- Swenson, J. E., Sandegren, F., Franzén, R., Brunberg, S., Olander, K.A., Wabakken, P., Söderberg, A. & Bjärvall, A.. 1994. Bjørnen, elgen og elgjakta. Elgen. 1994:28-29.
- Swenson, J. E., Sandegren, F., Heim, M., Brunberg, S., Sørensen, O. J., Söderberg, A., Bjärvall, A., Franzén, R., Wikan, S., Wabakken, P. & Overskaug, K. 1996. Er den skandinaviske bjørnen farlig? - NINA Oppdragsmelding 404.
- Swenson, J. E., Sandegren, F., Söderberg, A., Bjärvall, A., Franzén, R. & Wabakken, P. 1997. Infanticide caused by hunting of male bears. - Nature 386: 450-451.
- Swenson, J. E., Sandegren, F., Söderberg, A. & Franzén, R.. 1995. Estimating the total weight of Scandinavian brown bears *Ursus arctos* from field-dressed and slaughter weights.-Wildl. Biology 1, 177-179.
- Swenson, J. E., Sandegren, F., Söderberg, A. & Wabakken, P. 1992. Hur många bjørnar har vi i Sverige. - Våra Rovdjur 9:3, 6-12.
- Swenson, J. E., Sandegren, F., Söderberg, A. & Wabakken, P. 1992. Hur många bjørnar? - Svensk Jakt 130:10, 1032-1038.
- Swenson, J. E., Sandegren, F., Söderberg, A. & Wabakken, P.. 1995. Bjørnen i Skandinavien. - Skogsvilt 2, s:143-148.
- Swenson, J. E., Sandegren, F., Wabakken, P., Bjärvall, A., Söderberg, A. & Franzén, R.. 1994. Bjørnens historiske og nåvaerende status og forvaltning i Skandinavia. - NINA Forskningsrapport 053.
- Swenson, J. E., Wabakken, P., Sandegren, F., Bjärvall, A., Franzén, R. & Söderberg, A.. 1995. The near extinction and recovery of brown bears in Scandinavia in relation to the bear management policies of Norway and Sweden. Wildl. Biol.1, 11-25.
- Swenson, J. E., K. Wallin, Ericsson, G., Cederlund, G. & Sandegren, F.. I trykk. Effects of ear tagging on survival of moose calves. J. Wildl. Manage.
- Swenson, J. E. & Wikan, S. 1996. A brown bear population estimate for Finnmark County, North Norway. - Fauna norv. Ser A. 17: 1-15.
- Sæther, B. E., Engen, S., Swensson, J. E., Bakke, Ø. & Sandegren, F. Viability of Scandinavian brown bear *Ursus arctos* populations: The effects of uncertain parameter estimates. Oikos (In press).
- Sæther, B. E., Engen, S., Swensson, J. E., Bakke, Ø. & Sandegren, F. 1997. Levedyktighetsanalyser av skandinavisk brunbjørn. - NINA fagrapport 25.
- Taberlet, P., Swenson, J. E., Sandegren, F. & Bjärvall, A.. 1995. Localization of a contact zone between two highly divergent mitochondrial DNA lineages of the brown bear *Ursus arctos* in Scandinavia. Conserv. Biol. 9, 1255-1261.
- Wabakken, P. 1991. Hedmark Sau- og Geitalslag aktivt med i bjørneforskningen. - Sau & Geit 44:108-111.
- Wabakken, P., Bjärvall, A., Franzén, R., Maartmann, E., Sandegren, F. & Söderberg, A. 1992. Det svensk-norske bjørneprosjektet 1984-91. NINA Oppdragsmelding 146.
- Ytterberg, R. 1996. Do ants support the high reproductive rate in the Scandinavian brown bear *Ursus arctos* population? - Fördjupningsarbete i evolutionär ecologi 1996 nr 24. Zool. Inst, Stockholms universitet.