

388

# OPPDRAKSMELDING

Jakt som mortalitetsfaktor hos lirype  
- ett litteraturstudium

Hans Christian Pedersen



NINA • NIKU

NINA Norsk institutt for naturforskning

# Jakt som mortalitetsfaktor hos lirype - ett litteraturstudium

Hans Christian Pedersen

## NINA•NIKUs publikasjoner

NINA•NIKU utgir følgende faste publikasjoner:

### NINA Fagrapport NIKU Fagrapport

Her publiseres resultater av NINA og NIKUs eget forskningsarbeid, problemoversikter, kartlegging av kunnskapsnivået innen et emne, og litteraturstudier. Rapporter utgis også som et alternativ eller et supplement til internasjonal publisering, der tidsaspekt, materialets art, målgruppe m.m. gjør dette nødvendig. Opplag: Normalt 300-500

### NINA Oppdragsmelding NIKU Oppdragsmelding

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

Opplaget er begrenset. (Normalt 50-100)

### NINA•NIKU Project Report

Serien presenterer resultater fra begge instituttene prosjekter når resultatene må gjøres tilgjengelig på engelsk. Serien omfatter original egenforskning, litteraturstudier, analyser av spesielle problemer eller tema, etc.

Opplaget varierer avhengig av behov og målgrupper

### Temahefter

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

Opplag: Varierer

### Fakta-ark

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

Opplag: 1200-1800

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

Pedersen, H.C. 1997. Jakt som mortalitetsfaktor hos lirype - et litteraturstudium. - NINA Oppdragsmelding 388: 1-28.

Trondheim, januar 1998

ISSN 0802-4103  
ISBN 82-426-0640-4

Forvaltningsområde:  
Viltøkologi  
*Management area:*  
*Wildlife ecology*

Rettighetshaver ©:  
NINA•NIKU  
Stiftelsen for naturforskning og kulturminneforskning

Publikasjonen kan siteres fritt med kildeangivelse

Redaksjon:  
Kjetil Bevanger og Lill Lorck Olden

Montering og layout:  
Lill Lorck Olden

Sats: NINA•NIKU

Kopiering: Norservice

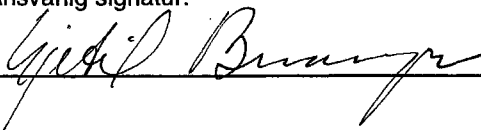
Opplag: 200

Kontaktadresse:  
NINA•NIKU  
Tungasletta 2  
N-7005 Trondheim  
Telefon: 73 80 14 00  
Telefax: 73 80 14 01

Tilgjengelighet: Åpen

Prosjekt nr.: 12482

Ansvarlig signatur:



Oppdragsgiver:

Direktoratet for naturforvaltning og Fylkesmannen i Oppland

## Referat

Pedersen, H. C. 1997. Jakt som mortalitetsfaktor hos lirype - et litteraturstudium. - NINA Oppdragsmelding 388: 1-28.

Tidligere undersøkelser har antydnet at jaktuttaket i våre lirypebestander i gjennomsnitt har vært ca 10 % av høstbestanden, mens et uttak på 30 % har blitt vurdert som forsvarlig. Nyere undersøkelser viser at rypejegerne kan skyte over 50 % av høstbestanden i enkelte områder. På bakgrunn av eksisterende kunnskap vurderes her jakt som mortalitetsfaktor hos lirype.

I Nord-Amerika har uttak av ryper (lirype, fjellrype og hvithalerype) på 30-40 % ikke påviselige effekter på bestandene, mens uttak over 50 % synes å redusere bestanden. Undersøkelsene er imidlertid ikke i stand til å skille mellom kompensasjon gjennom for eksempel redusert vinterdødelighet på gjenlevende ryper eller om innvandring erstatter de skutte rypene i områder med jakt. Kun hos skotsk lirype er det eksperimentelt vist at et jaktuttak på 30 % kompenseres gjennom nedsatt naturlig dødelighet.

Selv om vi tidligere hadde perioder med store lirypebestander var det også perioder med svært lave bestander i slutten av forrige århundre. På grunnlag av gammel fangststatistikk ser vi at rypebestanden har variert gjennom alle tider og det er ikke riktig at det alltid var mye mer rype i "gamle dager". Sammenlignet med 1980-åra er imidlertid jaktuttaket i 1990-åra redusert, men ikke i forhold til uttaket i 1970-åra. Et skifte fra lirypejakt til fjellrypejakt kan ha opprettholdt et forholdsvis høyt jaktuttak på rype i Sør-Norge på tross av dårlige produksjonsår for lirype.

Jaktmortalitet hos småvilt kan være additiv, dvs komme i tillegg til naturlig dødelighet, eller kompensatorisk, dvs. dødeligheten kompenseres gjennom redusert naturlig dødelighet. Det finnes belegg for begge hypotesene, men undersøkelser på feltet er svært sparsomme og ufullstendige. Det finnes mange indikasjoner på delvis kompensasjon, også fra lirypebestander i Norge. Sannsynligvis kan jaktmortalitet i en bestand, avhengig av bestandsstørrelse, opptre i hele spektret fra fullstendig kompensasjon, via delvis kompensasjon til å være helt additiv.

Innenfor generell høstingsteori er modeller basert på maksimum bærekraftig avkastning (MSY) benyttet med varierende suksess. I bestander hvor det finnes store variasjoner i adult og juvenil overlevelse er såkalt terskelverdi høsting framsatt som en alternativ modell. Jakt på lirype i Norge har foregått uten noen form for overordnet høstingsmodell som basis. Enkle beregninger har allikevel antydnet et bærekraftig uttak på ca 30 % av høstbestanden og at uttaket i størst mulig

grad bør legges til ungfuglstadiet og tidligst mulig etter at årets produksjon bli jaktbar.

Uttaket i en bestand beregnes på bakgrunn av for eksempel linjetaksering av vår- og høstbestanden, samt årets kyllingproduksjon basert på tellinger i august. På grunnlag av smågnagerindekser og kyllingproduksjon for samme område i flere påfølgende år kan en ved å benytte en modell til en viss grad forutsi årets kyllingproduksjon allerede på sommeren. Denne modellen er imidlertid ikke benyttet for større områder i praktisk forvaltning.

I forvaltningssammenheng er det nødvendig å innhente kunnskap om jaktas betydning på lirypebestander gjennom å eksperimentelt belyse om jaktmortaliteten er additiv eller kompensatorisk. Det presenteres en skisse for et forskningsprosjekt hvor disse spørsmål, samt modellering av rypejakta i en bioressurs sammenheng belyses.

Emneord: Jakt - mortalitet- lirype.

Hans Chr. Pedersen, Norsk institutt for naturforskning,  
Tungasletta 2, 7005 Trondheim.

## Abstract

Pedersen, H. C. 1997. Hunting mortality in willow ptarmigan - a literature study. - NINA Oppdragsmelding 388: 1-28.

Earlier studies have suggested an average harvest rate of approx. 10% of the autumn population in willow ptarmigan; a harvest rate of 30% has been regarded as sustainable. More recent studies, however, have shown that willow ptarmigan hunters can shoot as much as 50% of the autumn population in some areas. Based on available knowledge this report evaluates the effect of hunting mortality in willow ptarmigan.

In North-America, it is not possible to demonstrate negative effects on population size in ptarmigan (willow ptarmigan, rock ptarmigan and white-tailed ptarmigan) at harvest rates of 30-40%, whereas harvest rates above 50% seem to reduce the population. Studies are, however, not able to distinguish between compensation through e.g. reduced winter mortality in non-shot individuals or replacement of shot individuals in the hunted populations by immigration. In red grouse, experimental hunting has demonstrated that a harvest rate of 30% is compensated through reduced natural mortality.

Even though we in early days had periods with high willow ptarmigan populations, we also had periods with low willow ptarmigan numbers in the late 19<sup>th</sup> century. Based on old hunting statistics we can see that willow ptarmigan numbers have varied throughout all times and it is not true that numbers were always high in "the old days". The hunting yield during the 1990-s was reduced compared with the 1980-s, but not compared with the yield in the 1970-s. A change in hunting pressure from willow ptarmigan to rock ptarmigan may have lead to a relatively high hunting yield in ptarmigan in South-Norway despite some years of low chick production in willow ptarmigan.

Hunting mortality in small game can be additive, i.e. the mortality is added to natural mortality, or it can be compensatory, i.e. the mortality is compensated through reduced natural mortality. There is supporting evidence for both hypotheses, but experimental research addressing the hypotheses has been limited. However, indirect evidence for total or partial compensation has been found in willow ptarmigan populations in Norway. Most probably, the hunting mortality in a population may vary from total compensation, through partial compensation, to being totally additive, depending on the size of the hunted population.

In general harvest theory the concept of maximum sustainable yield (MSY) is used with varying success. In populations with high variance in adult and juvenile survival an alternative model, threshold harvesting, is

suggested. So far willow ptarmigan hunting in Norway has neither applied any of these models, nor any other basic harvest model. However, simple calculations have suggested a sustainable harvest rate of approx. 30% of the autumn population. Further, the harvest should be directed towards the juvenile birds and as early as possible after the production of the year is harvestable.

The number of birds to be harvested in a population is calculated based on e.g. line-transect censuses of the breeding and autumn population, and based on chick production registered in August. Based on small mammal indices and chick production in the same area during several successive years, it is possible to some extent to predict the later chick production of the year in early summer by modelling. The model in question is, however, not at present used in larger areas for practical management.

For management purposes it is essential to gather knowledge about the importance of hunting in willow ptarmigan populations through an experimental approach addressing questions regarding additive or compensatory hunting mortality. The framework of a research project addressing these questions is presented.

Key words: Hunting - mortality - willow ptarmigan.

Hans Chr. Pedersen, Norwegian Institute for Nature Research, Tungasletta 2, N-7005 Trondheim, Norway.

## Forord

Småviltforvaltningen har helt siden 1930-tallet bygget på teorien om at høstjakt kun tar et overskudd som uansett ville dø i løpet av den påfølgende vinter. Dette har bl.a. medført at man innenfor norsk lirypeforvaltning ikke har sett på jakt som noen viktig faktor for å kunne forklare endringer i rypenes bestandsstørrelse over tid. På bakgrunn av de siste års dårlige reproduksjonsresultat i mange norske rypefjell og inntrykket av at bestanden mange steder har avtatt, har betydningen av jakt blitt mer og mer diskutert. Det har framkommet ønsker om å få mer klarhet i hva jakta eventuelt betyr for utviklingen i en lirypebestand, og også ønsker om retningslinjer for framtidig rypeforvaltning. Direktoratet for naturforvaltning (DN) gav derfor i 1995 Norsk institutt for naturforskning (NINA) i oppdrag å gjennomgå relevant litteratur og utarbeide en statusrapport om kunnskapsnivå for betydningen av jaktmortalitet på bestandsutvikling hos lirype.

Denne rapporten ble skrevet på bakgrunn av kunnskapsstatus i 1995, men i siste runde før redigering ble det innarbeidet en del nyere relevant litteratur og kunnskap. Jeg vil få takke Olav Hjeljord, Vemund Jaren, Leif Kastdalen og Jon Swenson for verdifulle kommentarer til et tidligere utkast.

Etter at denne rapporten i hovedsak var utarbeidet har undertegnede i samarbeid med Harald Steen, Universitetet i Oslo, startet opp prosjektet: Betydningen av jakt på lirypebestander. Prosjektet ble igangsatt i 1996 med støtte bl.a. fra Direktoratet for naturforvaltning, Norges forskningsråd og NINA og er planlagt for perioden 1996-2000. Det vil bli utarbeidet en framdriftsrapport fra prosjektet vinteren 1998 hvor det redegjøres for bakgrunn, mål og eksperimentell design. Disse spørsmål vil derfor bare i liten grad bli berørt i denne rapporten.

Trondheim, oktober 1997

Hans Chr. Pedersen

## Innhold

Referat.....	3
Abstract .....	4
Forord.....	5
1 Innledning .....	6
2 Beskatningssituasjonen.....	7
2.1 Jaktmortalitet i andre land.....	7
2.2 Jaktmortalitet i Norge.....	7
2.3 Hvor mye rype skytes?.....	8
3 Additiv eller kompensatorisk mortalitet .....	14
3.1 Generell teori .....	14
3.2 Testing av hypoteser.....	15
3.3 Lirype i Norge .....	16
4 Modeller for jaktuttak.....	17
5 Når og hvor mange ryper skal høstes? .....	18
6 Ny kunnskap trengs .....	21
7 Sammendrag .....	22
8 Summary .....	24
9 Litteratur .....	26

# 1 Innledning

I Norge er lirypa (*Lagopus l. lagopus*) "folkeviltet" framfor noe og hvert år jakter litt i underkant av 100 000 jegere på denne arten. I tillegg til sin verdi i rekreasjonsøyemed (Bjerke 1993), har lirypa derfor en vesentlig økonomisk betydning, både konkret som matressurs, men kanskje mest gjennom de indirekte effekter jakta har for distriktene. I likhet med andre småviltarter i Norge er jaktida den eneste form for begrensning som normalt er satt på rypejakt. Jaktuttaket har derimot ikke vært regulert. Teorien bak denne forvaltningspraksis er at jakt normalt ikke har noen betydning for bestanden og at vi høster av et overskudd. Denne filosofien kom inn i viltbiologisk tenkning allerede på 1930-tallet (Allen 1954) og bygger hovedsakelig på undersøkelser av Nordkrattvaktel (eng: Bobwhite) (*Colinus virginianus*). I sine undersøkelser av Nordkrattvaktel fant Errington og Hamerstrom (1935) at vinterdødeligheten i en jaktet bestand var bare 10 %, mens det i en ikke-jaktet bestand var 28 %. De konkluderte derfor med at jakta tok et overskudd som allikevel ville dø i løpet av vinteren, og jaktmortaliteten ble derfor oppveiet, kompensert, gjennom redusert naturlig dødelighet. En generell oppfatning er at jaktmortalitet i fuglebestander blir kompensert ved at en reduksjon i bestandsstørrelse medfører mindre konkurranse om begrensede ressurser slik som mat og skjul, eller redusert tetthetsavhengig mortalitet slik som predasjon eller sykdom (Nichols et al. 1984, Robertson & Rosenberg 1988).

I motsetning til kompensasjons-hypotesen, sier additiv-hypotesen at jaktmortalitet kommer i tillegg til naturlig mortalitet. Jaktmortaliteten vil derfor redusere bestandsstørrelsen i en jaktet bestand i forhold til en ikke-jaktet (Nichols et al. 1984, Bergerud 1985). I mellom disse to ytterpunktene kan en tenke seg forhold med delvis kompensasjon. For eksempel er det grunn til å tro at lirypebestander som gjennomgår sykliske svingninger vil kunne ha en kompensatorisk situasjon i toppår, men en additiv situasjon i bunnår.

Erfaringer fra jaktete småviltbestander, som har indikert full eller delvis kompensasjon, har det tidligere innenfor all småviltforvaltning vært en "tommelfingerregel" å ikke høste mer enn 50 % av den naturlige dødelighet (Hickey 1955). Undersøkelser av vinterdødelighet hos norske lirypebestander varierer noe, men stort sett er vinterdødeligheten hos ungfugler 75 %, mens den hos voksne er 45 % (Hjeljord 1980, Myrberget 1988, 1989). Hvis vi sier at den gjennomsnittlige vinterdødeligheten er ca 60 %, så betyr dette at vi er på den sikre sida hvis vi ikke høster mer enn 30 % av høstbestanden.

På grunnlag av undersøkelser av ring- og vingemerkete liryper, hovedsakelig foretatt i 1930-40 åra (Olstad 1953), har det tidligere blitt sagt at norske jegere skyter i gjennomsnitt ca 10 % av høstbestanden hvert år (Steen 1989). Myrberget (1976) antydte også at det i de fleste

lirypeterreng var mindre enn 20 % jaktuttak. Nyere undersøkelser både fra Norge (Kastdalen 1992, Kastdalen pers. med.) og fra Sverige (Willebrand pers. med.) har imidlertid vist at rypejegere kan skyte mer enn 50 % av høstbestanden. På bakgrunn av at jaktrykket i enkelte områder har økt sterkt de siste 20 åra (Mortensen 1994) og at rypebestanden i enkelte områder synes å være redusert i forhold til tidligere har det stadig oftere blitt stilt spørsmålstegn ved jaktas betydning for bestandsutviklingen hos lirype. Spesielt gjelder dette hvorvidt jakt og annen tetthetsuavhengig mortalitet kan kompenseres for gjennom andre populasjonsdynamiske mekanismer (Myrberget 1985, 1989, Kastdalen 1992). Selv om all småviltforvaltning har bygget på prinsippet om et høstbart overskudd og at jaktmortalitet blir kompensert gjennom redusert naturlig dødelighet synes dagens kunnskap om dette å være begrenset (f.eks. Robertson & Rosenberg 1988, Ellison 1991). I tråd med dette har det ved de to siste Int. Grouse Symposium i regi av World Pheasant Association blitt konkludert at forskning omkring problematikken jaktmortalitet og bestandsutvikling hos skogshøns må intensiveres (f.eks. Baines & Lindén 1991).

I denne rapporten vil relevant litteratur omkring jaktas betydning for bestandsutviklingen i norske lirypebestander bli vurdert. Det vil bli presentert tidligere brukte modeller for jaktuttak av vilt og design av forskningsprosjekt for å skaffe til veie kunnskap om betydningen av forskjellig jaktrykk/jaktuttak gjennom en bestandssyklus hos lirype. Alt vil bli vurdert ut ifra dagens praksis med høst- og vinterjakt.

## 2 Beskatnings-situasjonen

### 2.1 Jaktmortalitet i andre land

Informasjon om jaktuttak av lirype såvel som dens nære slektninger, fjellrype (*Lagopus mutus*) og hvithalerype (*Lagopus leucurus*) under andre forhold enn i Norge kan gi oss verdifull kunnskap om hvordan disse artene reagerer på jakt. I Alaska ble det gjennomført et eksperimentelt jaktuttak av høstbestanden av fjellrype på 40 % uten at hekkebestanden ble redusert i forhold til et ikke-jaktet kontrollområde (Weeden 1972, McGowan 1975). Eksperimentområdet var imidlertid lite og ble omgitt av produktive områder som ikke ble jaktet. Det var derfor trolig at unge fjellryper fra omkringliggende områder trakk inn og fylte opp ledige områder som ble skapt ved jakt slik at hekkebestanden forble uendret (Ellison 1991). På grunnlag av ringmerkingsdata har en regnet ut at 6-8 % av høstbestanden normalt felles i Island noe som neppe har hatt effekt på rypebestanden (Gardarsson 1988, Nielsen pers. med.). Undersøkelser på hvithalerype konkluderer med at 30-35 % uttaket av høstbestanden ikke har nevneverdig effekt på hekkebestanden, mens uttak på 50-60 % synes å redusere hekkebestanden (Braun & Rogers 1971).

Undersøkelser av lirype (*Lagopus l. alleni*) på Newfoundland har vist at jaktuttak på ca 40 %, og unntaksvis helt opp i 70 % ikke synes å ha negative effekter på neste års hekkebestand (Bergerud & Huxter 1969, Mercer 1969). En del av denne kompensasjonen skyldes sannsynligvis at individer fra omkringliggende ikke-jaktede områder trekker inn der det er jaktet. Bergerud (1988) mener imidlertid at jo mer effektive jegerne etterhvert blir slik at jakttrykket også øker i tidligere ikke-jaktede områder, jo mindre bufferkapasitet vil det være tilstede og vi vil derfor oftere se at jakt kan redusere bestandene. Dette har sannsynligvis skjedd i sørøstre deler av Newfoundland fra slutten av 1970-tallet og fram til idag. Utstrakt bruk av terrengkjøretøyer (ATV) har ført til at områder som tidligere ikke ble jaktet og fungerer som «overskudds»-områder, nå jaktes like hardt som mer letttilgjengelige områder med det resultat at bestanden har gått jamt tilbake (McGrath pers. med.).

Det eneste eksemplet hvor det eksperimentelt er vist med sikkerhet at jaktuttak på 30 % ikke kommer i tillegg til annen dødelighet er undersøkelser foretatt i begynnelsen av 1960-åra hos lirypas skotske slektning, rød grouse (*Lagopus l. scoticus*) (Jenkins et al. 1963). Det er imidlertid også senere vist at jaktmortaliteten kompenseres gjennom nedsatt naturlig dødelighet slik at jo større jaktuttaket er jo mindre er den naturlige dødeligheten (Hudson 1985, Hudson 1992).

I våre naboland Sverige og Finland finnes lite materiale tilgjengelig om jaktuttak på lirype. Fra tidligere

undersøkelser over lirypas populasjonsdynamikk fra Hälsingland vet vi at jaktmortaliteten utgjorde 8-15 %. Dette uttaket syntes ikke å redusere bestanden (Willebrand pers. med.). I en undersøkelse av jaktmortalitet i relasjon til jakttrykk som ble startet opp i 1992 ca 30 km sør for Storlien i Jämtland, har uttaket variert mellom 30-60 %. I kombinasjon med dårlig kyllingproduksjon synes dette uttaket å føre til reduksjon i bestanden (Willebrand pers. med.).

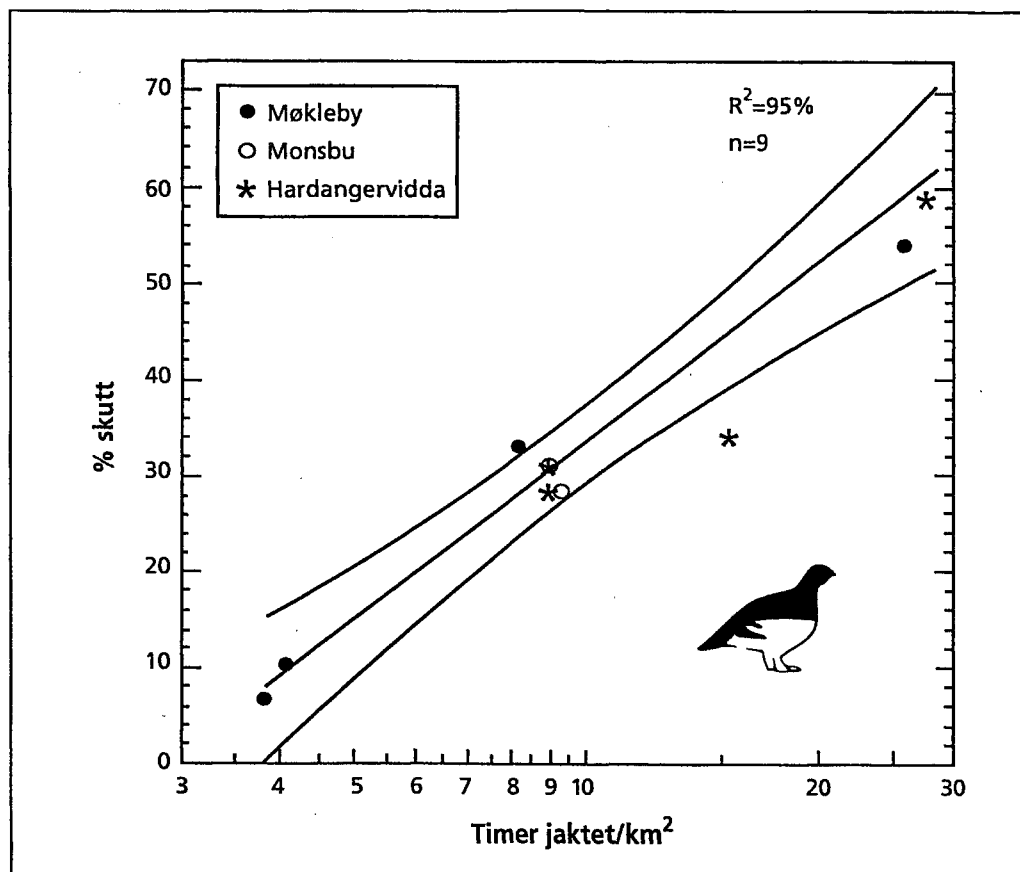
### 2.2 Jaktmortalitet i Norge

Tidligere erfaringer om jaktuttak av lirype i Norge bygger hovedsakelig på eldre merkingsresultater (Myrberget 1976). Det er imidlertid vanskelig å sammenligne resultatene fra de forskjellige undersøkelsene direkte fordi det er brukt forskjellige teknikker dvs. enten ringmerker eller vingemerker. På grunnlag av disse merkeforsøkene er det allikevel innefor norsk rypeforskning og rypeforvaltning blitt en "sannhet" at jakta ikke tar ut mer enn 10 % av høstbestanden. I en undersøkelse fra Øyer i 1923-39 fant Olstad (1953) at hele 41 % av ungfuglene ble skutt i løpet av jaktseasonen. I denne perioden var jakttrykket i dette området svært høyt (Myrberget 1976), men på tross av det store uttaket av ungfugl ble det ikke påvist målbare effekter på bestandsstørrelsen (Hagen 1953). I Myrbergets (1976) undersøkelse fra Tranøy i 1958-70, hvor jakttrykket var vesentlig lavere enn i Øyer, var jaktuttaket både på ungfugler og voksne 5 % eller lavere.

Selv om det finnes en del jaktstatistikk samlet inn i regi av fjellstyrer og større private grunneiere er det meste av dette upublisert og det har ikke vært mulig innenfor rammen av denne litteraturgjennomgangen å bearbeide dette materialet. Det er derfor svært begrenset informasjon vi har om jaktuttak fra forskjellige deler av landet. Imidlertid har en undersøkelse av jaktuttak av lirype blitt gjennomført i tre områder i Sør-Norge (Kastdalen 1992, Kastdalen unpubl.). Høstbestanden ble taksert i august og jaktuttaket varierte fra under 10 % til helt opp i mot 60 % (figur 1). Kastdalen mener at det reelle uttaket av den takserte høstbestanden var mindre enn de observerte verdiene fordi en del av de skutte fuglene hadde vandret inn fra omkringliggende områder. Han mener derfor at 40-45 % gir et riktigere bilde av hvor stor andel av taksert høstbestand som ble skutt i år med spesielt høyt uttak. Kastdalens antagelse betyr i såfall at det har vært en netto forflytning inn i terrenget, dvs det har kommet flere ryper inn enn de som har fløyet ut. Hvorvidt denne antagelsen er riktig kan imidlertid diskuteres, spesielt på bakgrunn av nylig publiserte resultater fra Sverige som viser at radiomerkede liryper ikke trekker ut av områder med relativt høyt jakttrykk (Olsson et al. 1996).

I en undersøkelse av jaktstatistikk for fem statsalmenninger i Oppland og Hedmark for perioden 1981-90 ble det funnet at jegerne i gjennomsnitt felte 5-6 ryper/km<sup>2</sup> (Mortensen 1994). Med utgangspunkt i dette





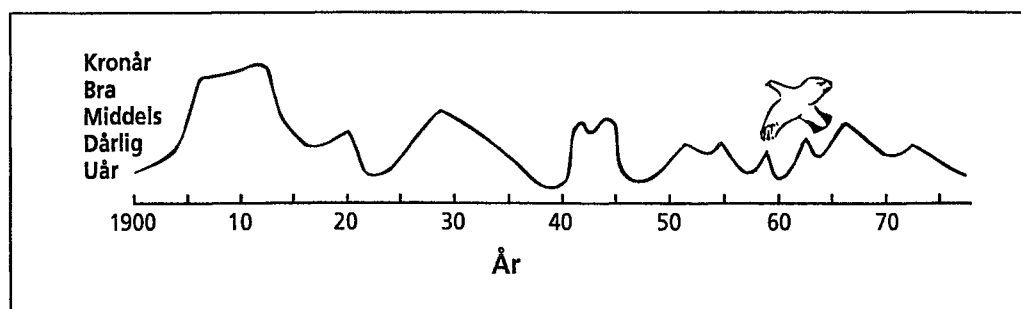
**Figur 1** Sammenheng mellom jakttrykk (timer jaktet/km<sup>2</sup>) og prosentandel av høstbestanden skutt i tre forskjellige områder i Sør-Norge (Etter Kastdalen 1992, Kastdalen unpubl.). - *Relationship between hunting pressure (hrs. hunted/km<sup>2</sup>) and percent of the autumn population shot in three different areas in South-Norway (After Kastdalen 1992, Kasdalen unpubl.).*

ble det på grunnlag av kyllingproduksjonen i Ringebu og Oppland totalt, samt tettheter i hekkebestand i normalt gode rypeområder, beregnet at jaktuttaket i "dårlige år" var ca 30 %, mens det i "middels" år var ca 20 % (Mortensen 1994). Det må imidlertid presiseres her at prosentvis jaktuttak i denne undersøkelsen er basert på antatte tettheter og dette vil derfor være svært usikre estimater.

### 2.3 Hvor mye rype skytes?

Det hevdes stadig oftere at rypebestanden har gått ned sammenlignet med i "gode gamle dager". Hva som er "gamle dager" er imidlertid avhengig av hvem som blir spurt. Det en skal være klar over er at rypebestanden

har variert gjennom alle tider og selv før århundreskiftet var det perioder med svært lav rypebestand (Barth 1891, Hjeljord 1980). Det var klart eventyrlige rypetettheter noen få år rundt 1910-12 og igjen på slutten av 1920-tallet, men alltid kom det perioder med dårlig med ryper etter disse kronårene (Hjeljord 1980) (**figur 2**). Det var sannsynligvis en svært intens roviltbekjempelse som var hovedårsaken til de store rypemengdene som vi fikk rundt 1910. Rypebestandene ble unormalt høye og vi fikk et krakk i bestanden mest trolig forårsaket av sykdom. Det er lite sannsynlig og kanskje heller ikke ønskelig at vi noen gang vil få se slike tettheter igjen. Myrberget (1977) har bearbeidet viltrapporter fra hele landet for perioden 1932-1971 og selv om det kan stilles mange spørsmålsteget ved disse rapportenes kvalitet, er



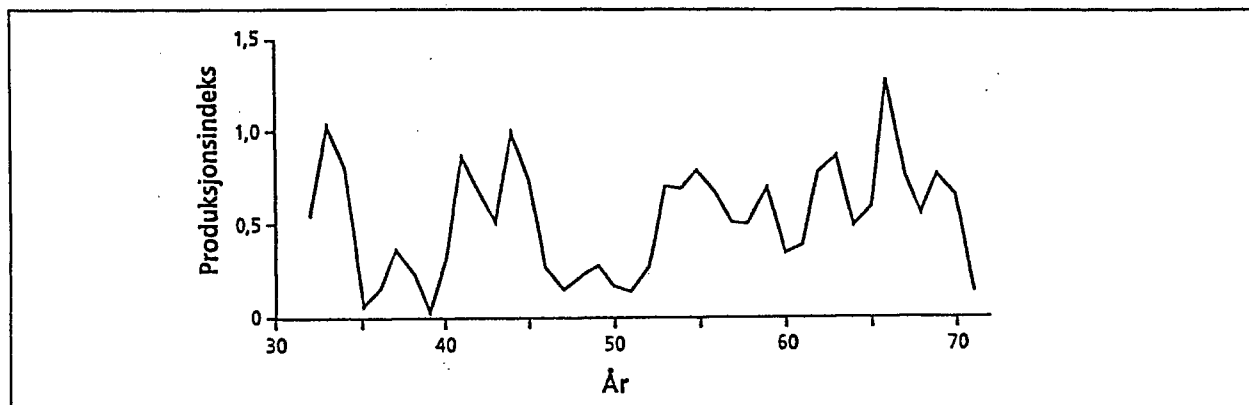
**Figur 2** Indeks for bestandsendringer hos lirype i Sør-Norge i perioden 1900-1978 basert på forskjellige rapporter (Etter Hjeljord 1980). - *Index of changes in population size on willow ptarmigan in South-Norway during 1900-1978 based on different reports (After Hjeljord 1980).*

det mulig at de gir et bilde av relative endringer i bestandssituasjonen i denne perioden (Myrberget 1988b) (figur 3). Som vi ser er det ingen tendens til at bestandssituasjonen har forverret seg fram til 1970 i forhold til tidligere i perioden. En skal allikevel huske på at de som rapporterte bestandene i siste del av denne perioden ikke hadde erfaringer fra 1930-40 tallet, slik at begrepene "lite", "middels" og "mye" kan være forskjellig fra første til siste del av perioden.

Hvis vi ser på jaktstatistikk over beregna antall liryper skutt i jaktseongen 1972/73-1995/96 så varierer det årlige utbyttet mellom 340 000 i 1975/76 og 750 100 i 1985/86 (Statistisk Sentralbyrå) (figur 4a). Av denne figuren ser vi også at antall ryper skutt i 70-åra og hittil i 90-åra er vesentlig lavere enn i 80-åra; (gj.snitt hhv. 427 000, 444 500 og 645 000) (ANOVA,  $F=26,85$ ,  $df=2$ ,  $p<0,001$ ). Hvis vi ser på statistikken over utbyttet for de rypejegerne som felte ryper i den samme perioden så varierte utbyttet mellom 9 (1976/77, 1979/80 og 1983/84) og 14 (1987/88) (figur 4b). I motsetning til totalutbyttet var det ingen signifikant forskjell i utbytte

jegerprøve og viser mer et bilde av folks frykt for å falle utenfor jegerregistret enn reelt antall utøvende jegere.

Selv om det på bakgrunn av jaktstatistikken på landsbasis ikke synes å være noen store endringer i uttak av rype målt som antall ryper/jeger fra begynnelsen av 70-tallet og fram til i dag, så skal en være klar over at situasjonen kan ha endret seg noe for lirypas vedkommende. I statistikken presenteres tallet for lirype og fjellrype slått sammen, mens andelen av de to artene ikke er oppgitt. Det har vært et inntrykk over store deler av Sør-Norge siden slutten på 80-tallet og fram til i dag at reproduksjonen hos lirype har vært dårlig, mens fjellrypa i de samme områdene har hatt god reproduksjon. Det kan derfor tenkes at fjellrypejakta har "buffret" den dårlige lirypejakta slik at utbytte/jeger ikke har endret seg vesentlig. Dette bildet blir støttet av en oppsplitting av jaktstatistikken på uttak av lirype og fjellrype som viser at i perioden 1984/85-1989/90 var andelen lirype signifikant høyere enn i perioden 1990/91-1995/96 (gjennomsnitt hhv. 67,0 % og 63,7 %, tosidig t-test,  $t_{10}=2,65$ ,  $p=0,02$ ) (figur 6).



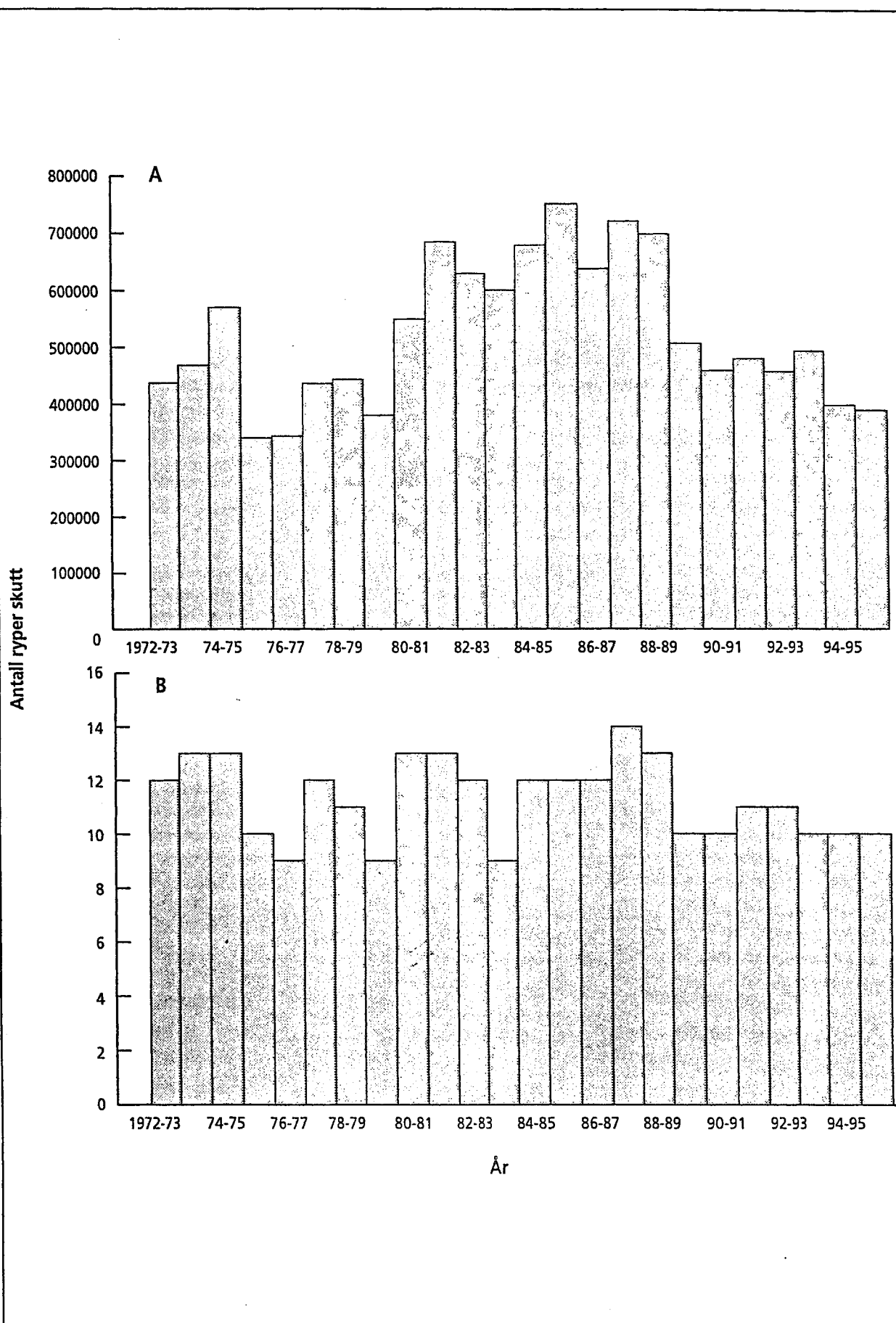
Figur 3 Indeks for bestandsendringer hos lirype i Norge fra 1932-1971 basert på rapporter (Etter Myrberget 1977). - Index of changes in population size in willow ptarmigan in Norway during 1932-1971 based on reports (After Myrberget 1977).

per jeger mellom disse periodene (ANOVA,  $F=2,81$ ,  $df=2$ ,  $p=0,08$ ) (figur 4b). Det er allikevel verd å merke seg at 1995/96 har det laveste antall ryper skutt siden 1979/80 (figur 4a).

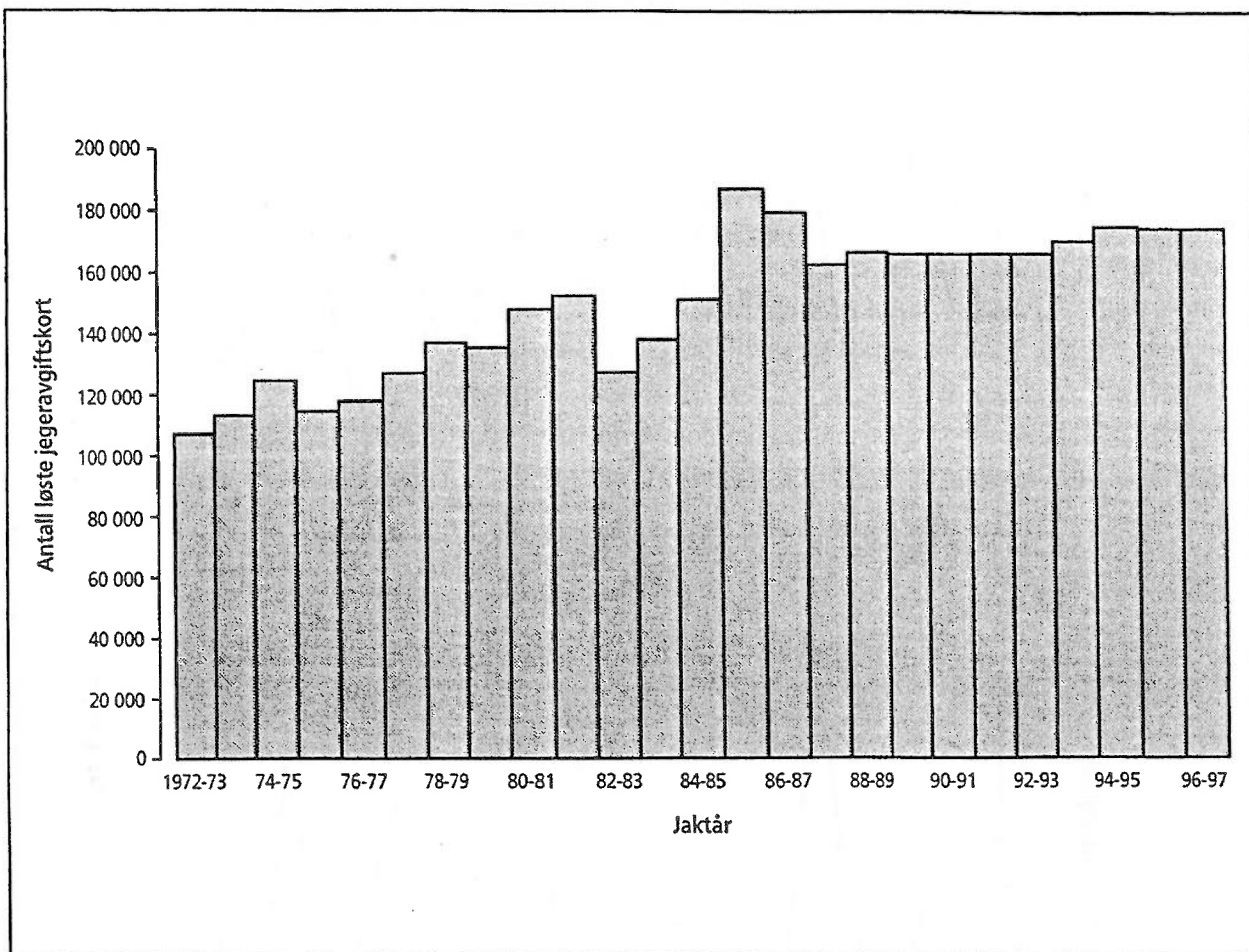
Siden totalt antall ryper skutt var høyere i 80-åra, betyr det at antall rypejegere var noe høyere i 80-åra enn i 70- og 90-åra. Dette gjenspeiler det forhold at mange jakter rype når det er godt med fugl, mens interessen avtar når rypebestanden avtar. I 1980-åra oppga hele 50 % av norske jegere at de jaktet rype, mens noe i underkant av 30 % har oppgitt at de jaktet rype i 90-åra. Hvis vi ser på antall jegere som har løst jegeravgiftskort finner vi at antall jegere var noe lavere i 70-åra enn i 80-åra; (gj.snitt hhv. 122 500 og 158 600). Det høyeste antall jegere som løste jegeravgiftskort hadde vi i 1985-87, med over 180 000. Fra jaktåret 1987/88 og fram til 1992/93 har dette tallet ligget stabilt på ca 166 000, mens det fram til 1995/96 påny økte litt igjen (figur 5). Det store antallet løste jegeravgiftskort midt på 80-tallet har sammenheng med innføring av obligatorisk

Det kan være vanskelig å finne tilstrekkelig materiale som beskriver bestandssituasjonen for lirype på en representativ måte for større, naturlig sammenhengende områder som f.eks. Hardangervidda eller Dovreplatået. Imidlertid kan det være interessant å se på noen trender fra noe mindre områder som f.eks. Meråker i Nord-Trøndelag (Myrberget & Lund-Tangen 1990). Fra Meråker finnes jaktstatistikk fra 1962 til 1983 som både viser antall ryper skutt og produksjonsindeks (ungfugl/2 voksne) (figur 7). Heller ikke i dette materialet er det noe som tyder på at kyllingproduksjon eller jaktuttaket har gått ned i "nyere tid". Det skal imidlertid legges til at dette området sannsynligvis har blitt forvaltet på en meget skånsom måte hva jakttrykk angår (Lund-Tangen pers. med).

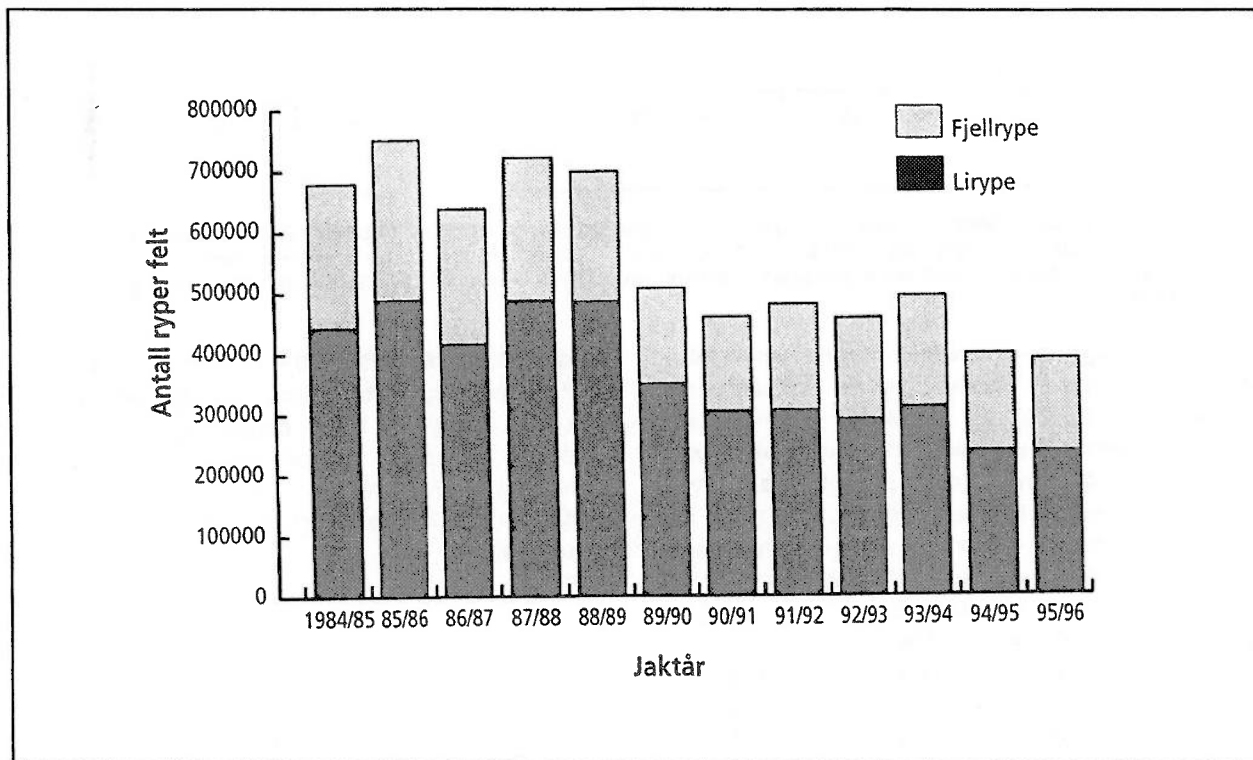
Mortensen (1994) har gjennomført en undersøkelse av jaktstatistikk fra statsallmenninger i Ringebu, Lom og Vestre Slidre kommune i Oppland for perioden 1970-90. Han ønsket å belyse hvorvidt jakttrykket i disse statsallmenningene hadde økt i 20-års perioden og om



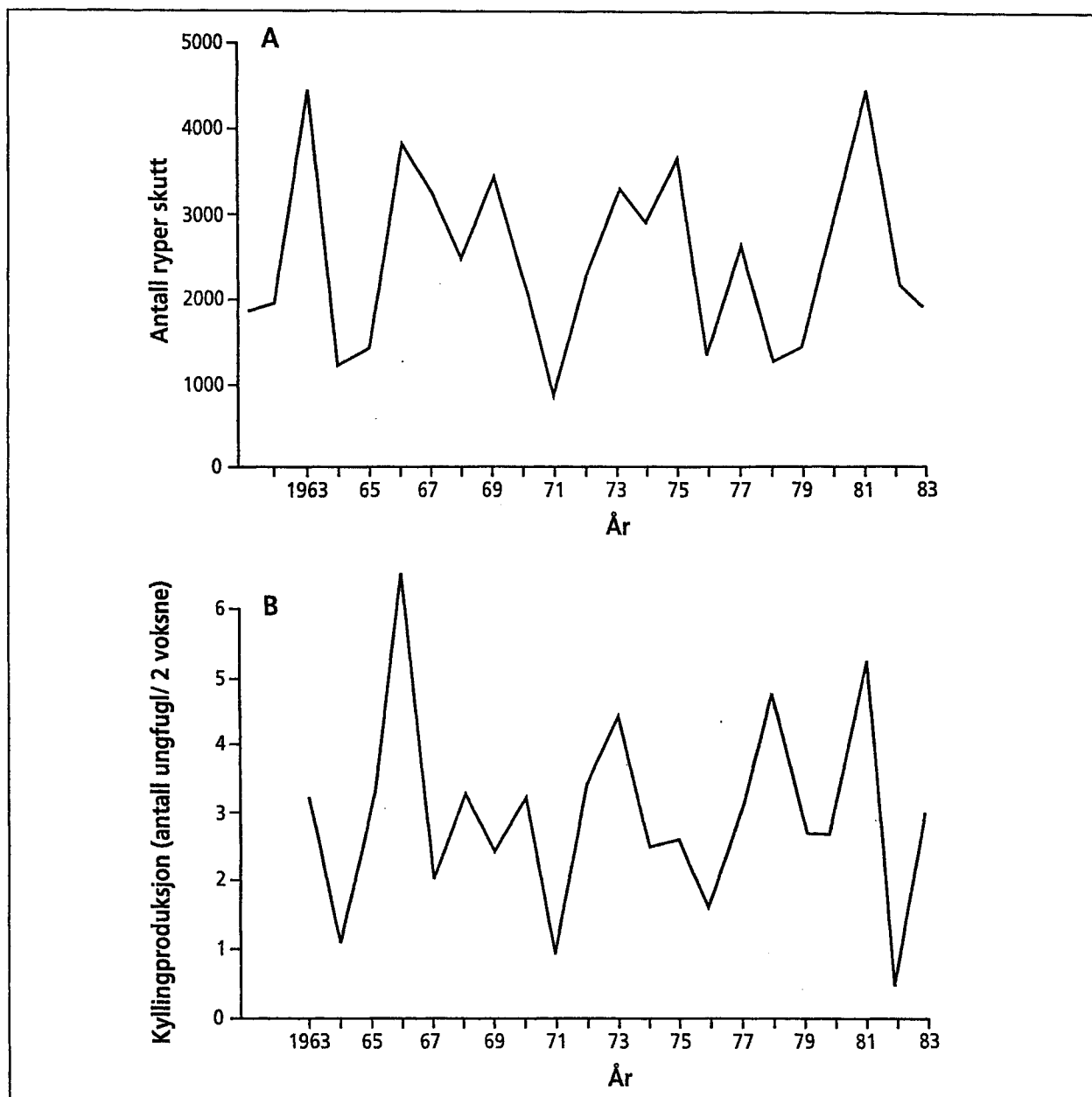
Figur 4 Beregna totalt antall ryper (lirype og fjellrype) skutt på landsbasis (A) og antall ryper skutt per jeger med utbytte (B) i jaktårene 1972/73-1995/96 (Etter Statistisk Sentralbyrå). - Estimated total number of ptarmigan (willow and rock) shot in Norway (A) and number of ptarmigan (willow and rock) shot per hunter with yield (B) during 1972/73-1995/96 (After Official statistics of Norway).



Figur 5 Totalt antall jegere i Norge som har betalt jegeravgift i jaktårene 1972/73-1996/97 (Etter Statistisk Sentralbyrå). - Total number of hunters in Norway who have paid hunting tax during 1972/73-1996/97 (After Official statistics of Norway).



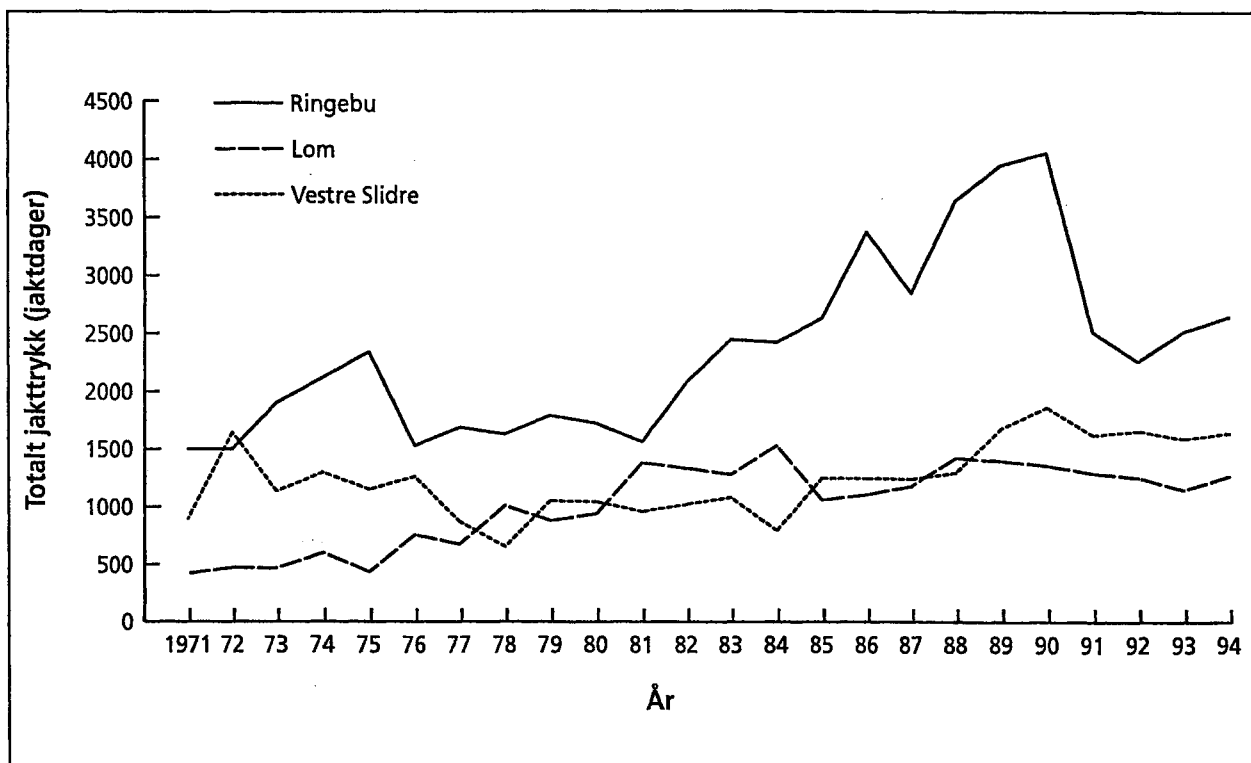
Figur 6 Beregna fordeling av lirype og fjellrype skutt på landsbasis i jaktårene 1984/85-1995/96 (Etter Statistisk Sentralbyrå). - Estimated distribution of shot willow ptarmigan and rock ptarmigan in Norway during 1984/85-1995/96 (After Official statistics of Norway).



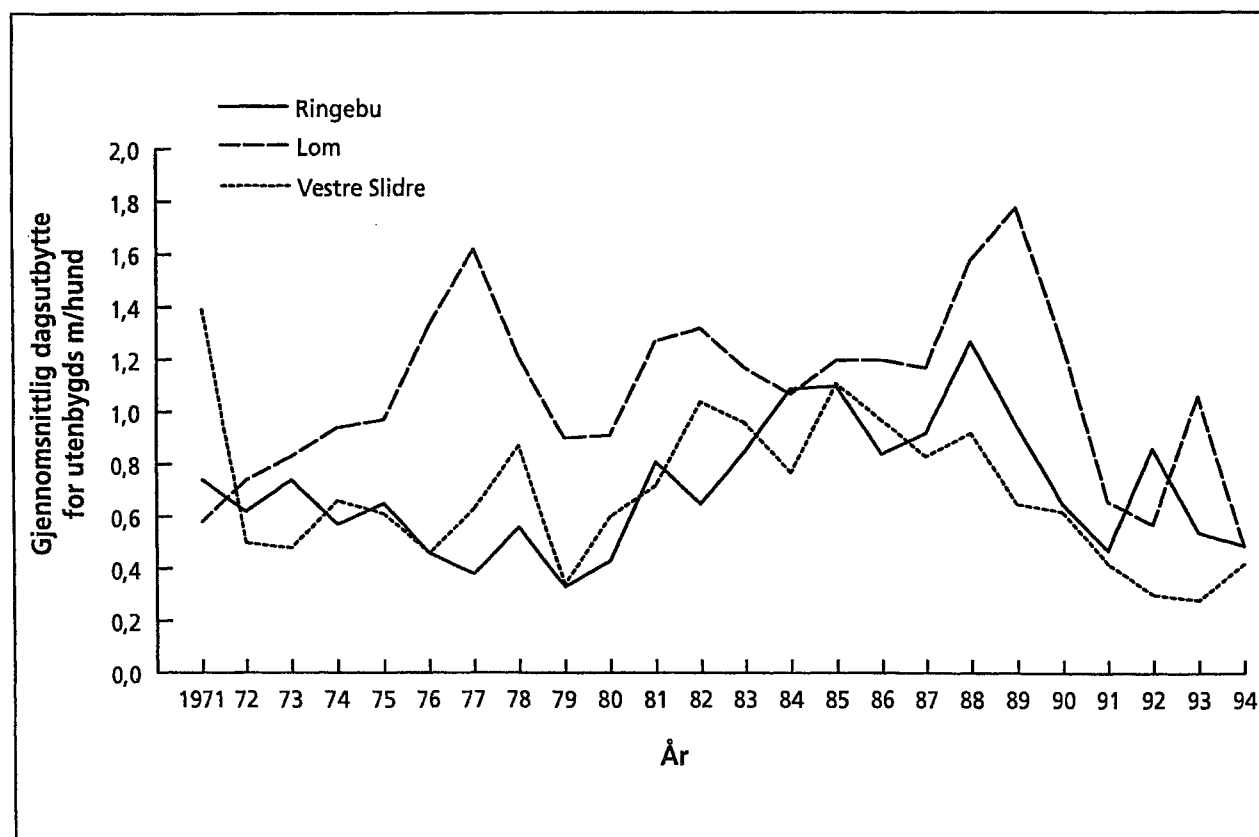
Figur 7 Jaktutbytte av rype (lirype og fjellrype) (A) og indeks over kyllingproduksjon for lirype i jaktutbyttet (antall ungfugl/2 voksne) (B) i Meråker i perioden 1961-1983 (Etter Myrberget & Lund-Tangen 1990). - Combined hunting yields of willow and rock ptarmigan (A) and number of young birds per 2 adult willow ptarmigan in hunting yields (B) in Meråker during 1961-1983 (After Myrberget & Lund-Tangen 1990).

dette kunne gi seg utslag gjennom nedgang i antall felte ryper. Dette ville i såfall kunne indikere en overbeskatning og derved reduksjon i bestandsstørrelsen. Resultatene viste en sterk økning i jakttrykket for Ringebu og Lom, mens Vestre Slidre hadde en liten økning fra 70-åra til 80-åra (figur 8). På tross av økningen i jakttrykket finnes det ingen sammenheng mellom høyt jakttrykk og lavt dagsutbytte. En sammenligning såvel for dagsutbyttet som beregna totalt antall ryper felt viser at utbyttet har vært større i 80-åra enn i 70-åra (figur 9). Det er imidlertid ting som tyder på at 1989 var et vendepunkt i denne situasjonen. Mens jakttrykket holdt seg stabilt også i perioden 1990-94 i Lom og Vestre Slidre, avtok jakttrykket i Ringebu (figur 8). En sammenligning av dagsutbyttet i femårs-periodene 1985-89 og 1990-94 viser imidlertid en signifikant nedgang i alle tre kommunene (Ringebu:

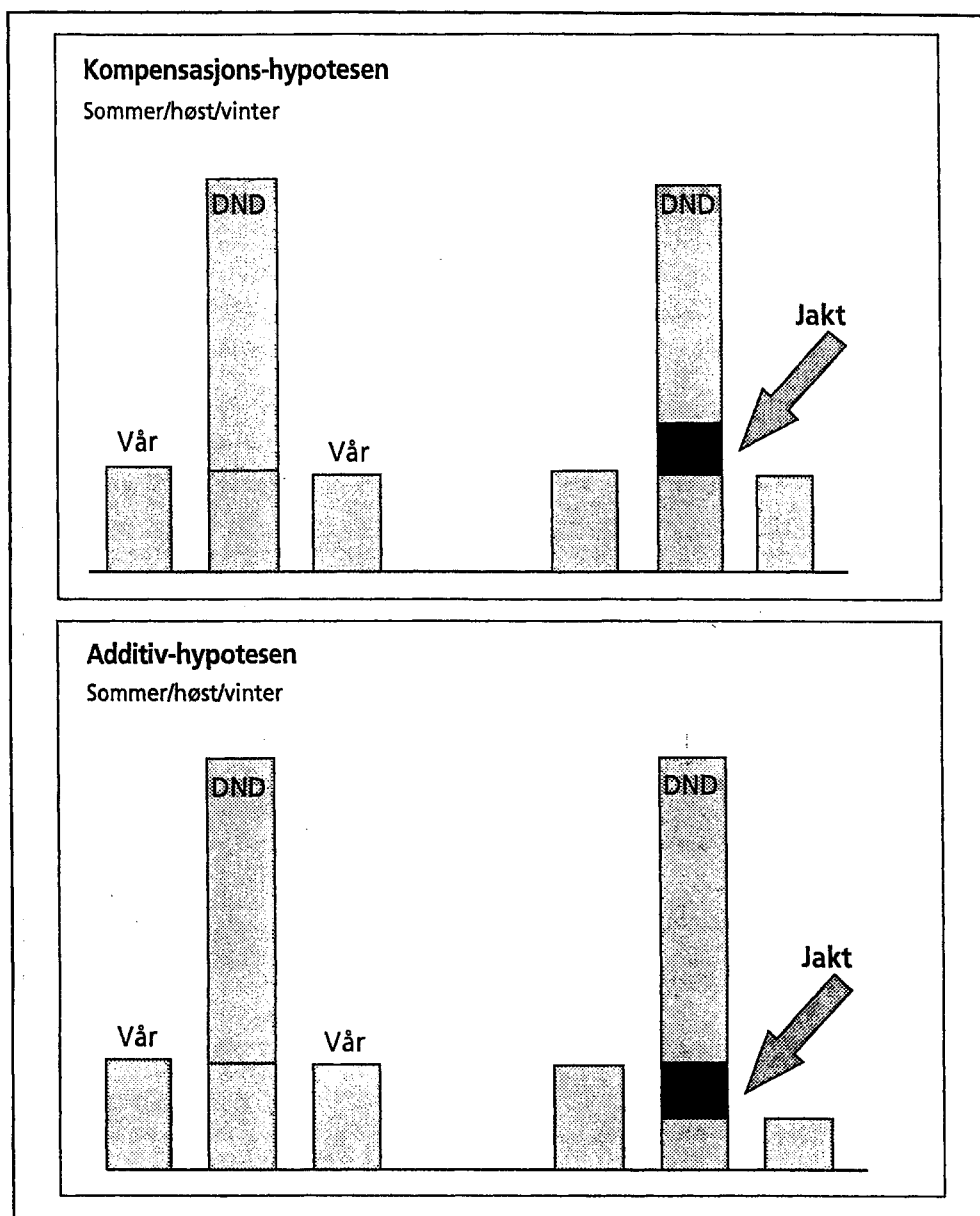
tosidig t-test,  $t_8=3,96$ ,  $p=0,004$ ; Lom: tosidig t-test,  $t_8=2,95$ ,  $p=0,02$ ; Vestre Slidre: tosidig t-test,  $t_8=5,00$ ,  $p=0,001$ ) (figur 9). Dette støtter opp om muntlige rapporter fra flere av områdene som inngikk i Mortensen's undersøkelsen og som tyder på at bestanden har hatt en sterkt negativ trend etter 1989 fram til 1994.



Figur 8 Beregna total jakttrykk (antall jakt dager) i Ringebu, Lom og Vestre Slidre i perioden 1971-1994 (Etter Mortensen 1994). - Estimated total hunting pressure (number of hunting days) in Ringebu, Lom and Vestre Slidre during 1971-1990 (After Mortensen 1994).



Figur 9 Gjennomsnittlig antall liryper skutt per dag for utenbygds jeger m/hund i Ringebu, Lom og Vestre Slidre i perioden 1971-1994 (Etter Mortensen 1994). - Mean number of willow ptarmigan shot by non-residential hunters with dogs in Ringebu, Lom and Vestre Slidre during 1971-1994 (After Mortensen 1994).



Figur 10 Grafisk framstilling av kompensasjons-hypotesen og additiv-hypotesen. Ved kompensasjon medfører jakt ingen endring i bestandsstørrelsen neste vår på grunn av redusert naturlig dødelighet (DND). På den annen side vil jakt medføre reduksjon i hekkebestanden hvis jaktmortaliteten kommer i tillegg til naturlig dødelighet (DND) slik som vist under situasjonen for additiv-hypotesen (Etter Mortensen 1994). - The compensation hypothesis and the additive hypothesis graphically shown. Note that the compensation situation causes no change in breeding numbers from one spring to the next due to reduced natural mortality (DND). On the other hand will hunting lead to a reduction in breeding numbers if hunting mortality adds to natural mortality (DND) as is shown in the additive hypothesis situation (After Mortensen 1994).

### 3 Additiv eller kompensatorisk mortalitet

#### 3.1 Generell teori

I diskusjonen om hvorvidt jaktmortaliteten hos f.eks. skogshøns, tetranoider, har innflytelse på bestandsstørrelsen eller ikke, er et helt sentralt spørsmål om denne dødeligheten er **additiv** eller **kompensatorisk**. Additiv jaktmortalitet betyr at den kommer i tillegg til naturlig vinterdødelighet og derfor vil føre til reduksjon i

hekkebestanden neste vår. Hvis derimot jaktmortalitet blir kompensert gjennom nedsatt naturlig vinterdødelighet så vil total vinterdødelighet være konstant og hekkebestanden neste vår forblir uendret (figur 10).

I sin gjennomgang av litteratur på skogshøns, konkluderte Bergerud (1985) med at høstjakt reduserer neste års hekkebestand, mao. at jaktmortaliteten alltid er additiv til naturlig vinterdødelighet. Imidlertid understreker han at så snart fuglene er fordelt på sine hekkeområder om våren, så kan mortaliteten være mindre i jaktete enn ikke-jaktete bestander, fordi en reduksjon i tetthet kan redusere predasjon på rugende høner eller fugler som forsvarer sine territorier (Bergerud

1985, 1988). Dette betyr at hekketettheten ved slutten av hekkesesongen og årlig dødelighetsrate (overlevelsesrate) er den samme i jaktete og ikke-jaktete bestander (Ellison 1991).

Ellison (1991) har gjennomgått relevant litteratur for å belyse dokumentasjonen for kompensatorisk mortalitet hos skogshøns. Ved denne gjennomgangen ble det konkludert at det strengt tatt bare er hos skotsk lirype at man har funnet full kompensatorisk dødelighet (Jenkins et al. 1963). Det er allikevel grunn til å forvente kompensatorisk dødelighet i rypebestander hvor bestandsstørrelsen begrenses gjennom territoriell atferd, fordi det i slike bestander alltid finnes "overskuddsfugl" som normalt ikke vil få tilgang til hekketerritorier. Hvis hekketettheten reguleres av andre faktorer slik at overskuddsfugler ikke er tilstede vil jaktmortaliteten sannsynligvis i større grad være additiv. Spørsmålet om hvorvidt lirypebestander begrenses av territoriell atferd eller andre faktorer, i første rekke kyllingproduksjonen, har lenge vært et av de store diskusjonstema innfor populasjonsøkologi hos denne arten (f.eks. Bergerud et al. 1985, Watson & Moss 1987).

Resultater fra en rekke undersøkelser på lirype og andre skogshønsarter rundt omkring på den nordlige halvkule viser at det ikke er et spørsmål om hvorvidt bestandene enten begrenses av territoriell atferd eller av kyllingproduksjonen. Avhengig av bestandsnivå og fase i bestandssyklus så begrenses de i gitte situasjoner av territoriell atferd (bestanden har da "overskuddsfugl"), mens den i andre situasjoner begrenses av kyllingproduksjon (Hannon 1988, Pedersen 1988, 1990). På bakgrunn av dette er betydningen av jaktmortalitet på en lirypebestand sannsynligvis avhengig av hekkebestandens størrelse og årets kyllingproduksjon slik at jaktmortaliteten bli kompensert i noen år, men ikke i andre. Normalt vil vi forvente at jaktmortalitet blir kompensert i år med god hekkebestand og god kyllingproduksjon, mens i år med lav hekketetthet og lav kyllingproduksjon vil jaktmortaliteten være additiv. En skal være klar over at selv om vi har en bestandssituasjon hvor kompensasjon skjer er det innlysende at et svært høyt uttakt ikke vil kunne kompenseres over tid. Hvis jaktmortaliteten overskrider det nivå som naturlig dødelighet normalt har så vil kompensasjon selvfølgelig være umulig (Nichols et al. 1984). Dette innebærer imidlertid at muligheten for kompensasjon er større for de arter som har høy naturlig dødelighet enn for arter med lav naturlig dødelighet (Ellison 1991).

Mellom de to ytterpunktene hvor jaktmortaliteten enten blir helt kompensert eller er helt additiv finnes tilfeller hvor delvis kompensasjon inntreffer. Dette kan vi illustrere ved å tenke oss en bestand med naturlig årlig dødelighet på 40 % som blir utsatt for en jaktmortalitet på 20 %. Definisjonen på additiv mortalitet er ikke summen av de to mortalitetsratene (60 %), fordi en del av de individene som høstes ville dø av naturlige

årsaker hvis de ikke hadde blitt skutt (Roseberry 1979, Nichols et al. 1984). Denne andelen er omtrent lik produktet av raten for naturlig mortalitet og raten for jaktmortaliteten ( $0,4 \times 0,2 = 0,08$ ) dvs 8 %. Hvis jaktmortaliteten var additive så ville total årlig dødelighet være  $60\% - 8\% = 52\%$ . For det samme talleksempel så vil en fullstendig kompensasjon av jaktmortalitet bety at ved uttak gjennom jakt opp til et visst nivå, så vil den årlige dødeligheten forbli 40 % fordi naturlig dødelighet blir tilstrekkelig redusert slik at all jaktmortalitet blir kompensert. Dette er ensbetydende med at naturlig dødelighet er nøyaktig tetthetsavhengig (Roseberry 1979). Hvis naturlig dødelighet er bare delvis tetthetsavhengig så vil jaktmortaliteten bli delvis kompensert (eller være delvis additiv), slik at årlig dødelighet i vårt eksempel vil ligge et sted mellom 40 % og 52 %, avhengig av hvor sterkt tetthetsavhengig den naturlige dødeligheten er. Delvis kompensasjon betyr at høstjakt reduserer vårbestanden, men mindre enn hva ren additiv jaktmortalitet vil gjøre.

### 3.2 Testing av hypoteser

For å kunne skille mellom den additive og den kompensatoriske mortalitets-hypotesen framsatte Nichols et al. (1984) tre testbare prediksjoner. På grunnlag av den kompensatoriske hypotesen kan vi forutsi at:

- 1) det finnes ingen effekt av jakt på årlig dødelighetsrate opp til et visst nivå for jaktuttak (fullstendig kompensasjon). Over dette nivå skjer delvis kompensasjon.
- 2) det finnes en positiv sammenheng mellom naturlig mortalitetsrate og tetthet på et stadium i løpet av året, spesielt mellom naturlig dødelighet etter jaktsesongen og bestandsstørrelse etter jakt (tetthetsavhengig dødelighet).
- 3) det finnes en negativ sammenheng mellom jaktmortalitetsrater og naturlig dødelighet etter jaktsesongen.

Ellison (1991) har presentert status når det gjelder disse prediksjonene hos skogshøns generelt. Det er utenfor rammen av denne rapporten å gå detaljert gjennom dette, men Ellison konkluderer at svært få studier behandler kompensatorisk mortalitet. Bare undersøkelsene på skotsk lirype har egentlig vist at fullstendig kompensasjon skjer. Det finnes allikevel adskillig indirekte bevis for delvis kompensasjon, men også for fullstendig kompensasjon. Slike bevis kommer fra undersøkelser av bestandstetthet i jaktete og ikke-jaktete bestander, tetthetsavhengig tap, normal kjønnsfordeling i bestander hvor bare hanner skytes, og utskytingsforsøk som viser at overskuddsfugl finnes om våren. De indirekte bevisene er imidlertid svake fordi det svært ofte mangler kontroll på immigrasjon og at det ofte kan stilles spørsmål om "overskuddsfuglene" virkelig er et overskudd.



### 3.3 Lirype i Norge

I Norge er det ikke foretatt noen eksperimentelle undersøkelser som tester de to hypotesene om jaktmortalitet. Det som finnes av bevis for den ene eller andre hypotesen er alt indirekte. Myrberget (1985) har belyst spørsmålet gjennom å se på data fra sine undersøkelser av lirype på Tranøy. I materialet fra Tranøy finnes det ingen tetthetsavhengig vintermortalitet hverken for ungfugler eller for voksne og det ble funnet en positiv sammenheng mellom høstbestand og neste års hekkebestand. Dette, samt at tidligere utskytingseksperimenter ikke kunne påvise overskuddsfugl i bestanden (Blom & Myrberget 1978), indikerer at bestanden begrenses av kyllingproduksjon og ikke territoriell atferd (Myrberget 1988). På bakgrunn av dette er det lite som støtter kompensasjonshypotesen for lirype på Tranøy. Det skal imidlertid påpekes at eventuelle tetthetsavhengige effekter på populasjonsdynamiske parametre kan være svært vanskelig å påvise hos sykliske arter slik som lirype (Myrberget 1989, Ellison 1991). Selv om resultatene fra Tranøy indikerer at jaktmortaliteten er additiv, tilsier erfaringsgrunnlaget når det gjelder rypejakt generelt i Norge at kompensasjon må forekomme; jfr. tidligere resultater fra Sør-Norge hvor over 40 % av høstbestanden ble skutt uten at det medførte bestandsnedgang (Myrberget 1976, 1985, 1989). Også det faktum at vi i Norge i løpet av en 4-5 års periode skyter et antall ryper tilsvarende hele den norske bestanden før jakt uten at vi har gode data på at bestanden har avtatt vesentlig viser at kompensasjon må forekomme. Sannsynligvis er spørsmålet om hvorvidt jakt kan ses på som additiv eller kompensatorisk også et spørsmål om skalaforhold; konklusjonen kan ofte bli at jakt er additiv hvis vi betrakter små områder, men at kompensasjon skjer når vi betrakter større områder.

Undersøkelser av en lirypebestand på Dovrefjell viser et noe annet bilde enn på Tranøy. I denne bestanden er det gjennom utskytingseksperimenter påvist overskuddsfugl både for stegger (Pedersen 1984, 1988) og høner (Pedersen unpubl.). Det synes her som om bestanden ikke begrenses enten av territoriell atferd eller kyllingproduksjon, men avhengig av bestands-situasjonen, er det i enkelte faser territoriell atferd, mens det i andre faser er kyllingproduksjon som begrenser bestanden (Pedersen 1988, 1990). Dette støtter teorien om at jaktmortalitet i en bestand, avhengig av bestandsstørrelse, kan opptre i hele spektret fra fullstendig kompensasjon, via delvis kompensasjon til å være fullstendig additiv.

Resultater fra andre undersøkelser i Norge slik som presentert under **kapittel 2.2 og 2.3** indikerer ikke at lirypebestanden har gått vesentlig tilbake de siste 10-15 år i forhold til tidligere. Resultatene fra Meråker er sannsynligvis ikke noe godt eksempel på en bestand med høyt jakttrykk, men heller ikke resultatene fra

Mortensen's (1994) undersøkelse fram til 1990 indikerer noen overbeskatning. Det er imidlertid verd å legge merke til at 1) økningen i dagsutbyttet var minst i Lom, hvor økningen i jakttrykk var størst, og 2) den største økningen i dagsutbytte ble funnet i Vestre Slidre, hvor det ikke ble påvist noen statistisk sikker økning i jakttrykk (Mortensen 1994). Hvis vi ser på antall ryper skutt på landsbasis er det heller ingen alarmerende nedgang i uttaket, men at uttaket er redusert i 90-åra sammenlignet med 80-åra er helt entydig. Både i undersøkelsen til Mortensen (1994) og for uttaket på landsbasis ser det ut som om 80-åra har vært en god periode. Dette kan henge sammen med en generelt god periode for svært mange småviltarter, sannsynligvis forårsaket av nedgangen i rødvrebstanden pga skabb (Lindström et al. 1994). Dette kan til dels ha kamuflert en eventuell negativ effekt gjennom jakt på lirypebestanden i 80-åra. Derfor er det av stor betydning at undersøkelser av den type som Mortensen (1994) har foretatt for jaktstatistikk for perioden 1971-90 også inkluderer data for perioden etter 1990. Ved å inkludere data for 1990-94 finner vi klare indikasjoner på at den negative bestandstrenden som man hadde i enkelte av de undersøkte statsallmenningene i slutten av 1980-åra bare har fortsatt inn i 90-åra.

## 4 Modeller for jaktuttak

Jakt skal i utgangspunktet være høsting av en fornybar biologisk ressurs på en bærekraftig måte. Det er derfor viktig at bestanden av enhver jaktbar art ikke overbeskattes over tid da dette medfører reduksjoner i bestandsstørrelsen. Ved å presse bestanden ned til kritisk lave nivå kan det oppstå problemer med å gjenoppbygge høyere bestandstettheter (Southwood 1981). Innenfor enkelte miljø som f.eks. det kommersielle fisket har man benyttet kompliserte høstingsmodeller (Beddington & May 1977, May et al. 1979, Shepard 1982), mens dette ikke har vært vanlig innenfor viltforvaltningen. Caughley (1985) påpeker at det er uvanlig at bestemmelser om jakttider og uttak av en bestand bygger på biologiske modeller, men understreker samtidig at viltforvaltningen nesten alltid har forsikret seg om at uttaket ligger på et nivå som bestanden tåler. Sett på bakgrunn av de store problemer som overfiske i våre havområder har medført må en kunne si at viltforvaltningen jevnt over har kommet betydelig bedre ut.

Innenfor høstingsteori er svært mye basert på modeller som har som mål å komme fram til maksimum bærekraftig avkastning "maximum sustainable yield" (MSY). I disse modellene betraktes arten som skal høstes isolert fra sitt miljø (næringstilgang, konkurranse, predasjon). Modellen bygger på forutsetningen om at en reduksjon i antallet individer i en bestand frigir ressurser som øker den potensielle tilveksten i bestanden. Bestanden øker derfor tilveksten for å komme opp på samme bestandsnivå som før uttaket. Hvis det fortsatte uttaket holdes på samme nivå som den økte tilveksten slik at jaktuttaket "spiser opp" bestandens økte tilvekst så vil bestanden stabilisere seg på det lavere bestandsnivå og man har fått en bærekraftig avkastning.

En skal være klar over at ville bestander sjelden viser samme lovmessighet som matematiske modeller. Innenfor det kommersielle fisket ble MSY til å begynne med benyttet som en grov målsetting, men når det beregnede MSY ble nådd var det vanskelig å oppnå et stabilt likevekstnivå. Mange uforutsette faktorer kompliserte bildet og i mange tilfeller ble fiskebestandene kraftig overbeskattet (Edwards & Hennemuth 1974, Larkin 1977, Hilborn & Walters 1992). På tross av dette har MSY blitt estimert for flere jaktbare fuglearter slik som Bobwhite vaktel (Roseberry 1979) og rapphøns (Potts 1986). Det byr imidlertid på store problemer å beregne MSY for sykliske arter som lirype (Robertson & Rosenberg 1988). Modellen har allikevel vært nyttig fordi den beskriver vår prinsipielle tenkning omkring beskatning av dyrebestander.

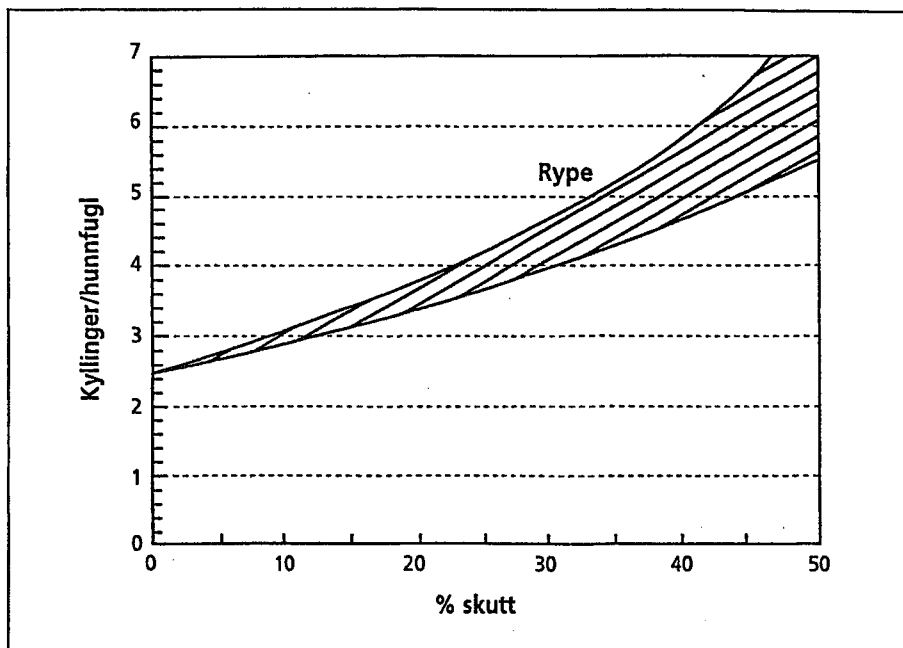
Etter at man så store problemer med å benytte MSY-konseptet, spesielt i bestander hvor store tilfeldige variasjoner i juvenil og adult overlevelse finnes, ble ideen om såkalt terskelverdi høsting framsatt (f.eks. Getz

& Haight 1989, Lande et al. 1995). Med dette menes at alle dyr over et visst bestandsnivå kan høstes. Hvis bestanden er under dette nivå så jakes det overhodet ikke. I denne modellen ble totaltetthet brukt som utgangspunkt for hvor mye som kan høstes når bestanden fluktuerer tilfeldig. På sett og vis er dette ganske likt forholdene i en lirypebestand, da denne varierer med en relativt stor uforutsigbar komponent. Terskelverdien behøver nødvendigvis ikke å være basert på antall ryer totalt, men andre mål som antall kyllinger per par, dvs kyllingproduksjonen kan også legges til grunn.

Jakt på lirype i Norge har hittil foregått uten noen form for overordnede modeller med ønske om å beregne MSY. Myrberget (1985) prøvde allikevel å beregne hvor mye vi kunne beskatte en lirypebestand på bakgrunn av viten om mortalitetsrater fra Tranøy. Han satte vinterdødeligheten for voksne liryper lik 40 %, og for ungfugl lik 70 %, mens sommerdødeligheten var 2 % for begge alderskategorier. En sammenstilling av disse faktorene i en beregning gir at bestanden forblir uendret hvis ungfuglandelen i høstbestanden utgjør 58 %, eller 2,3 kyllinger/høne, noe som synes å være normalt i norske lirypebestander (Myrberget 1974). I beregning av maksimal høstingsrate finner han en gjennomsnittlig høstingsrate på 33 %, men antyder at dette er i overkant av hva uttaket bør være da modellen sannsynligvis ikke er gyldig for bestander med en ungfuglandel mindre enn 58 %.

Kastdalen (1992) har benyttet kunnskap om naturlig dødelighet i forskjellige faser av et lirypeår for å sette opp en modell hvor det kan beregnes hvor stor kyllingproduksjonen må være for å opprettholde en konstant bestandsstørrelse fra år til år under forskjellig jaktuttak (**figur 11**). Kurven viser sammenhengen mellom prosentandel av høstbestanden som kan skytes og den tilsvarende kyllingproduksjonen i en stabil lirypebestand hvis jaktmortaliteten er fullstendig additiv (øvre del av skravert felt) og ved 25 % kompensasjon (fordi jaktmortaliteten er additiv i noen år og kompensatorisk i andre) (nedre del av skravert felt). Vi ser at hver høne må produsere 2,5 kyllinger for å holde bestandsstørrelsen uendret fra år til år uten jakt (0 %). Dette tallet er litt høyere enn Myrberget's (1985) beregning (2,3 kyllinger/høne) fordi Kastdalen bruker er litt høyere mortalitet på voksne liryper (50 %). Kastdalen sier at modellen ikke tar hensyn til at dødeligheten varierer fra år til år. Det kan derfor by på visse problemer å betrakte hvert år separat og så beregne om kyllingproduksjonen er tilstrekkelig for å kompensere for et gitt jaktuttak. Kyllingproduksjonen og jaktuttaket bør ses samlet for en periode på minst 3 år (Kastdalen pers. med.).

Av figuren ser vi at hvis vi skyter 10 % av høstbestanden så må hver høne produsere henholdsvis 2,7 (25 % kompensasjon) og 3,1 (additiv), for å opprettholde en konstant bestandsstørrelse (**figur 11**). Hvis vi skyter 30



**Figur 11** Teoretisk modell som viser sammenhengen mellom prosentandel av høstbestanden av liryper skutt i forhold til nødvendig kyllingproduksjon hvis bestandsstørrelsen skal forbli uendret ved additiv jaktmortalitet (øvre linje) og ved 25 % kompensasjon (nedre linje) (Etter Kastdalen 1992). - *The figure shows the relationship between proportion of the autumn population shot and chick production in a stable ptarmigan population when hunting is totally additive (upper line), and 25% compensation (because in some years hunting mortality is compensated and in some years not) (lower line) (After Kastdalen 1992).*

%, må hver høne produsere henholdsvis 3,9 og 4,7 kyllinger osv. Denne figuren viser at det i år med dårlig kyllingproduksjon ikke skal mye til før vi er i stand til å redusere tettheten gjennom jakt. Den viser også at fordi rypene har et ganske enestående potensiale til å produsere store kull når forholdene ligger tilrette for det, så kan vi i gode år høste uten å være redd for å overbeskatte bestanden. Kastdalen (1992) påpeker også at bestanden kan bygges opp etter gode produksjonsår slik at vi også kan jakte i år hvor kyllingproduksjonen er lik eller lavere enn det som skal til for å opprettholde en stabil bestand. Det er interessant i denne sammenheng å peke på at Myrberget (1988) i løpet av sin 20-års studie på Tranøy fant en gjennomsnittlig kyllingproduksjon på 2,7 kyllinger/høne, mens det i løpet av en 8-års periode ble funnet 3,1 kyllinger/høne på Dovrefjell (Pedersen unpubl.). Det kan også nevnes at det i to områder i Sverige ble funnet et gjennomsnitt på 2,3 kyllinger/høne over en 20-års periode (Marcström & Höglund 1980).

## 5 Når og hvor mange ryper skal høstes?

Selv om vår kunnskap om betydningen av jaktmortalitet på lirypebestander fortsatt er relativt begrenset, er det allikevel mulig å forvalte disse på en bedre måte enn hva som hittil har vært gjort. I år med god hekkebestand og god kyllingproduksjon er det ikke stor fare for å overbeskatte rypebestanden og uttaket behøver derfor ikke begrenses. Hvis det derimot har vært flere påfølgende år med dårlig kyllingproduksjon og man samtidig har en lav hekkebestand er det grunn til å være mer forsiktig med uttaket og en eller annen form for regulering bør vurderes.

På bakgrunn av det som er sagt foran når det gjelder additiv og kompensatorisk jaktmortalitet er det viktig å presisere at jaktuttak på ungfugler vil ha mindre effekt på bestanden enn jakt på voksne fugler. Dette fordi vinterdødeligheten hos ungfugler er vesentlig større (70 %) enn hos voksne fugler (40 %). Siden flere ungfugler enn voksne fugler dør naturlig over vinteren blir det absolutte uttaket av fugl fra bestanden mindre ved felling av ungfugl, fordi «sjansen for kompensasjon» er større hos ungfugler (Myrberget 1989, Ellison 1991). Det er interessant i denne sammenheng at "rettet avskyting" har blitt lansert som et mulig tiltak for å spare "gamle" territorielle stegger (Andersen 1984). Teorien var opprinnelig at de voksne steggene var av bedre kvalitet enn unge stegger. Dette har imidlertid vist seg ikke å være tilfelle og "rettet avskyting" har derfor ikke fått nevneverdig støtte. Med bakgrunn i jaktmortalitetsteori

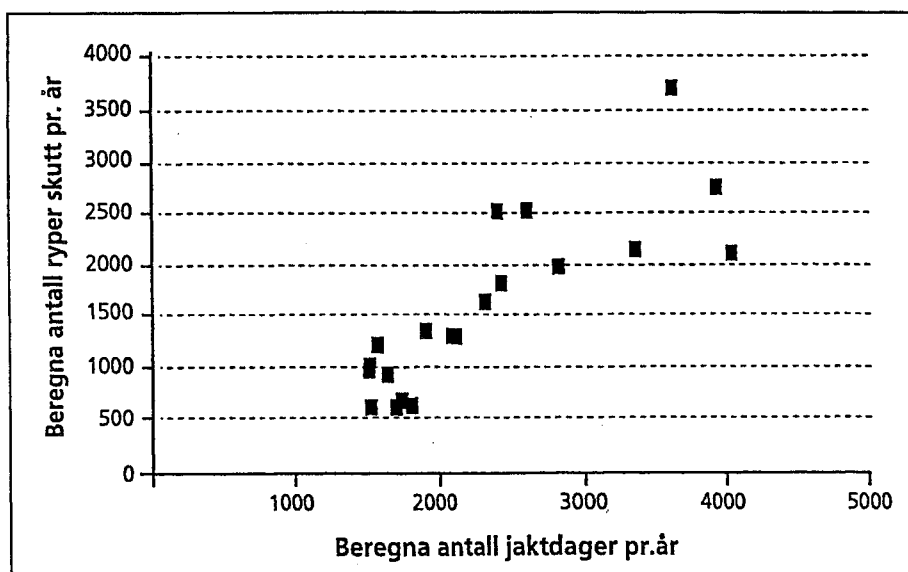
kan det imidlertid vise seg at "rettet avskyting" på ungfugler rent generelt er viktig. Hvordan dette eventuelt skal gjennomføres i praksis er et annet spørsmål.

Hvis vi forfølger tanken om at sjansen for kompensatorisk mortalitet er størst hos arter, alder- og kjønnskategorier som har størst naturlig dødelighet er det også innlysende at vi bør foreta jaktuttaket så tidlig som mulig etter en reproduksjonssesong. Jo tidligere vi høster, jo mindre har den naturlige dødelighet redusert bestanden og jo større er sjansen for kompensasjon. Hos kragejerpe (*Bonasa umbellus*) er det vist at dødeligheten er stor i september-november og reduserer bestanden slik at den ikke er mer enn 10 % større enn hekkebestanden. Det viser seg da også at etter midten av november så er nesten all jaktmortalitet additiv (Gullion 1988). Det skal selvfølgelig presiseres at en åpning av jakt sesongen som er så tidlig at årets produksjon ennå ikke er ferdig utviklet og derfor blir svært sårbare for jakt ikke bør skje. Selv om vi har sparsomt med data på når vinterdødeligheten skjer hos lirype i Norge, har vi inntrykk av at mesteparten av dødeligheten hos radiomerkede liryper foregår i perioden september-november, mens dødeligheten på etterjuls vinteren er relativt beskjeden (Bevanger unpubl., Pedersen unpubl.). Dette støttes også av resultater fra en undersøkelse av radiomerkede liryper i Sverige (Smith & Willebrand 1998).

På grunnlag av hva vi allerede vet er det mulig å få et begrep om hvilken jaktinnsats som trengs på et terreng om vi ønsker å ta ut en viss andel av høstbestanden. Dette kan gjøres ved å benytte figur 1, hvor vi kan se en god sammenheng mellom jakttrykk (timer jaktet/km<sup>2</sup>) og prosentandel uttak av høstbestanden. Det må allikevel understrekes at dette kun gir en grov pekepinn om sammenhengen mellom jakttrykk og uttak. I denne

undersøkelsen ble det jaktet i forholdsvis oversiktlig, lettjaktet, relativt åpent og flatt terreng og jegerne kan karakteriseres som ivrige lirypejegere med gode hunder. Også resultater fra Ringebu (Mortensen 1994) viser en sammenheng mellom jakttrykk (beregna antall dager jaktet) og beregna antall ryer skutt i et 450 km<sup>2</sup> stort område i perioden 1970-1990 (figur 12). Selv om dette gir et bilde av forholdet innenfor et stort fjellområde og således skulle være et gjennomsnitt av alle typer terreng, innsats og jegertype skal vi være forsiktig med å bruke dette ukritisk i andre områder.

For å være best mulig i stand til å forutsi hvor mange ryer som skal skytes hver høst må vi kjenne enten størrelsen på hekkebestanden eller høstbestanden, men det viktigste er kunnskap om årets kyllingproduksjon. Taksering av vår- og høstbestanden har vært gjennomført i en rekke sammenhenger i Norge. En taksering av hekkebestanden kan være viktig for å gi oss en indikasjon på hvor stor bestanden av reproduserende ryer er. På denne måten kan vi allerede på forsommeren vurdere om begrensninger i jakta kommende høst er nødvendig. I mange sammenhenger har taksering av spillende stegger ved å ligge ute å registrere steggenes aktivitet blitt lansert som en bra metode for taksering av hekkebestanden (Hjeljord 1989). Min erfaring er imidlertid at denne metoden krever at mannskapet er vant til å "tolke" steggenes spill, den er svært væravhengig og den forutsetter en viss bestandstetthet. Totalt sett er jeg skeptisk til verdien av mange takseringer utført med denne metoden. Sannsynligvis vil linjetaksering av stegger/par på dagtid med eller uten hund, gjerne kombinert med spilltaksering om natta være en bedre metode. Spilltaksering kan utføres ved at en kjører gjennom terrenget med snøscooter eller går på ski, samtidig som en med jevne mellomrom spiller kassett med steggspill. På denne



Figur 12 Sammenhengen mellom beregna antall jakt dager per år og beregna antall ryer skutt i et 450 km<sup>2</sup> stort område i perioden 1971-1990 (Etter Mortensen 1994). - Relationship between number of hunting days per year (hunting pressure) and number of ptarmigan shot per year in a 450 km<sup>2</sup> large hunting area during 1971-1990 (After Mortensen 1994).

måten vil en kunne få et bilde av hvor en stegg slutter å respondere og hvor en ny overtar.

Taksering av kyllingproduksjonen bør gjøres i løpet av august slik at det er mulig å skille kyllinger fra voksne fugler. Mot slutten av august kan det ofte være vanskelig å avgjøre hvor mange voksne og kyllinger som flyr opp i et kull. I slike tilfeller kan vi foreta en forenkling av situasjonen og gå ut ifra at det alltid er to voksne med kullet. Selve takseringsarbeidet kan gjøres som linjetakst med eller uten hund, men vi skal være oppmerksom på at også når det gjelder augusttakseringene kan vær- og føreforhold ha stor betydning for resultatet. Uansett metode er det en gylden regel at en må takserer 10 % av det aktuelle terrenget for å få et rimelig bilde av situasjonen (Myrberget et al. 1976).

I mange allmenninger ønsker man å sende ut tilsagn om utfall på søknad om rypejakt i så god tid som mulig før jakta starter. Dette innebærer at en ikke kan eller ønsker å vente helt til midten av august for å kunne vurdere uttaket ut ifra årets takseringsresultat mht kyllingproduksjon. En mulighet for å løse et slikt problem kan være å tildele jaktkort på vanlig måte mhp tidspunkt og antall, men forbeholde seg retten til å fastlegge eventuell kvote f.eks. «bag-limit» på et senere tidspunkt når takseringsdata foreligger i august.

Som vi ser kan det være ønskelig å forutsi med noenlunde sikkerhet hvordan årets kyllingproduksjon sannsynligvis vil bli på et tidligst mulig tidspunkt. På grunnlag av sammenhenger funnet mellom lirypenes genetikk, eggpredasjon og kyllingproduksjon (Rørvik et al. 1990) kan vi til en viss grad forutsi kyllingproduksjonen på grunnlag av faktorer som vi har tilgjengelig tidlig på sommeren. I en modell utarbeidet av Rørvik et al. (1998) kan kyllingproduksjonen i et gitt år uttrykkes via en genetisk og en miljømessig faktor. Den miljømessige faktoren er uttrykt gjennom mengden av smågnagere sett i juni som følger: 1 - tilnærmet ingen, 2 - noen få sett daglig og 3 - mange sett daglig. En slik grov inndeling gir et godt bilde av smågnagersituasjonen (Myrberget 1982). Fordi eggpredasjon varierer omvendt proporsjonalt med mengde smågnagere kan vi bruke  $1/N$  istedenfor eggpredasjon i modellen. Vi kaller indeksen  $1/N$  en predasjonsindeks (PI). Den genetiske faktoren er vanskeligere å innhente direkte, men vi har kommet fram til at kyllingproduksjonen to år tidligere kan benyttes, fordi kyllingenes overlevelse påvirkes av deres genetikk og de fleste voksne hønene i et gitt år (t) var kyllinger to år tidligere.

Kyllingproduksjonen (KP) i et gitt år (t) kan derfor uttrykkes som:

$$KP(t) = a KP(t-2) + b PI(t) + c.$$

hvor  $KP(t-2)$  (genetisk faktor) er kyllingproduksjonen to år tidligere, og  $PI(t)$  (miljømessig faktor) er predasjonsindeksen, mens a, b og c er konstanter som

tilpasser modellen til observert kyllingproduksjon. For å kunne regne ut hva konstantene skal være må en bruke kyllingproduksjonen de to første åra det finnes registreringer fra for å "starte" modellen.

I denne modellen er det brukt smågnagerobservasjoner fra juni. Det vil derfor kunne la seg gjøre å estimere årets kyllingproduksjon og derved foreta beregninger om uttak før sommerferien. På denne måten kan det være mulig å informere jegerne om utfallet av søknader på jaktkort i god tid før jakta. Modellen bruker kyllingproduksjon slik som den blir taksert i august. Det vil antageligvis ikke medføre store endringer i beregnet kyllingproduksjon om en benytter den kyllingproduksjonen som blir beregnet ut ifra innsamlede rypevinger i forbindelse med jakta.

Det må understrekes at denne modellen så langt bare er benyttet på materiale innsamlet i forsknings-sammenheng på forholdsvis små arealer og ikke utprøvd i praktisk sammenheng for f.eks. større områder som en statsallmenning o.l.

## 6 Ny kunnskap trengs

Tidligere tiders observasjoner av svært store uttak uten registrerbare effekter kan muligens forklares bl.a. gjennom det faktum at slike uttak skjedde over mindre arealer. Dette innebar at store "reservoir" med lavt jakttrykk normalt hadde overskudd av lirype som kunne sørge for at mindre arealer med høyt jakttrykk ble fylt opp etter endt jakt sesong (se Bergerud 1985). Med økt tilgjengelighet i mange fjellområder kan situasjonen flere steder i Norge ha endret seg slik at disse "reservoirene" har forsvunnet. Ut i fra et forvaltningssynspunkt er det derfor påkrevet å innhente kunnskap om betydningen av jakt på lirypebestanden og komme fram til optimale forvaltningsmodeller.

I likhet med andre skogshønsarter mangler nesten totalt undersøkelser som eksperimentelt (Ellison 1991), men også som gjennom indirekte metoder belyser forhold omkring effekter av jakt på lirypebestanden i Norge (Myrberget 1989). For å klarlegge om og hvor stor grad av kompensatorisk mortalitet som finnes, er det helt nødvendig med eksperimentell forskning, hvor mortalitetsrater hos begge kjønn og alderskategorier sammenlignes i jaktede og ikke jaktede områder (se også Zwickel 1982, Myrberget 1985).

For å avdekke om jaktmortaliteten er additiv eller om økt vinteroverlevelse kompenserer effekten av jakt bør dette undersøkes på to nivåer. Et nasjonalt, hvor det på flere geografisk adskilte delområder testes hvorvidt vi kan bruke en forvaltningsmodell som antar additiv jaktmortalitet eller om vi må benytte en mer komplisert modell som inkluderer kompensatorisk vintermortalitet. For å avdekke hvorvidt en eventuell kompensasjon som kan oppdages på det nasjonale nivået skjer p.g.a. innvandring fra omkringliggende "reservoir" eller gjennom redusert vintermortalitet kan disse prosessene studeres på ett av delområdene. Detaljkunnskap om når på året naturlig mortalitet skjer er også avgjørende kunnskap for å kunne vurdere effektene av høsting på rypenes bestandsdynamikk. Parallelt med dette kan vi undersøke, ved hjelp av modeller, hvilke type høstingsstrategi som er gunstigst i Norge, for eksempel varierende uttak av høstbestanden i forhold til kyllingproduksjonen, terskelverdihøsting eller et fast uttak. Resultatet fra en slik undersøkelse gir oss i neste omgang en skjelettmodell for lirypas bestandsdynamikk, som er helt nødvendig for eventuelt å kunne foreta modellering av rypejakta i en bioressurs sammenheng.

*Nasjonalt, ekstensivt nivå:* Ett delområde består av minst fire jaktterreng som ligger så nært hverandre at det kan forventes at naturlig dødelighet er den samme på alle fire terrengene. Standard takseringsdata (antall og kyllingproduksjon) fra hvert terreng blir brukt og terrengene organiseres etter et bestemt mønster. Delområdene velges slik at de er representative for store deler av landet, sikrer variasjon i naturgitte vinter-

dødelighetsrater og sikrer derfor også overføringsverdien av resultatene. For å unngå problemer med for stor variasjon mellom terrengene på grunn av tilfeldigheter bør det benyttes relativt store terreng på ca 20-25 000 da (Ellison 1991). Det er også en forvaltningsmessig fornuftig terrengstørrelse da jaktterreng ofte er 15-30 000 da store.

På bakgrunn av tidligere rypedata kan det beregnes at effekter av jakt kan avdekkes dersom det er minst 15 % forskjell mellom forskjellige jaktuttak (Steen & Pedersen upubl.). Det kan derfor velges tre behandlingsregimer; ingen jakt, 15 % og 30 % uttak av høstbestanden. Dette gir en sannsynlighet på 90 % for å kunne avdekke en forskjell mellom behandling og kontroll. Behandlingen tilordnes terrengene slik at det aldri blir mer en to nivåer, eks. 0 og 30 % jakt, og alltid to terreng med samme behandling innen hvert delområde hvert år.

Taksering av vår- og høstbestand i alle terrengene vil følge standard linjetaksering hvor det brukes hund for å øke rypenes oppdagbarhet. Det innsamlede materialet kan behandles i dataprogrammet 'Distance' (Buckland et al. 1985, Steen et al. 1997). Samtlige terreng takseres til omtrent samme tid hvert år og på grunnlag av det innsamlede materialet beregnes en bestandstetthet for hvert terreng. For å kunne beregne hekkebestanden kan man benytte seg av at alle territoriale stegger normalt har én høne (Pedersen 1984). I tillegg til bestandstetthet kan kyllingproduksjonen bestemmes ved takseringen i august.

Antall ryper, jaktkvoten, som skal skytes på det respektive terrenget det gitte året, beregnes på bakgrunn av terrengets kyllingproduksjon, bestandstetthet og eksperimentell behandling. Jaktuttaket gjennomføres som regulær jakt.

*Lokalt, intensivt nivå:* Hvis jaktmortalitet ikke synes å øke total vintermortalitet og derved redusere hekkebestanden påfølgende vår kan dette enten skyldes redusert vintermortalitet eller immigrasjon. Det største problemet med undersøkelser av jaktmortalitet hos småvilt har hittil imidlertid vært kontroll med immigrasjon til området som beskattes (Ellison 1991). En slik kontroll er nødvendig for å vite hvor stor andel av terrengets egentlige bestand som beskattes og for å kunne si noe om graden av kompensasjon. Dette kan løses ved at undersøkelsen foregår på tilstrekkelig store areal og at en vesentlig andel av rypene innenfor forsøksområdet er merket, enten med radiosender eller andre typer merker (ring, vinge etc). I tillegg til kompensasjon gjennom redusert vintermortalitet kan kompensasjon skje gjennom endring i hekkesuksess i bestander med forskjellig jakttrykk (Ellison 1991). En intensiv studie vil derfor ha som sitt hovedmål å avdekke endringer i vintermortalitet og endringer i hekkesuksess mellom områder med forskjellig jaktmortalitet.

Gjennom fangst og merking av ryper om vinteren (voksenfugl) og før jakta (voksenfugl og ungfugl) kan det radiomerkes totalt 50 ryper (25 voksne/25 ungfugl) i hvert av de fire jaktterrengene innefor et av delområdene. Fangst og radiomerking benytter metoder og opplegg som tidligere er brukt ved andre forskningsprosjekt på lirype, såvel i Norge (Pedersen 1990, 1995) som i Sverige (Olsson et al. 1996). I forbindelse med jaktseasonen hver høst kan radiomerket fugl bakkepeiles daglig, mens det senere kan peiles etter behov. I tillegg kan det foretas ukentlige flypeilinger av samtlige radiomerkede ryper fra september til april for å kartlegge forflytninger, registrere mortalitet og avdekke mortalitetsårsaker.

Voksenfugl og store kyllinger som ikke merkes med radiosendere kan merkes enten med fotring eller vingemerker. Kontroll av felt fugl bør foretas for å undersøke om fuglen er merket og for alders- og kjønnsbestemmelse. Rypenes hekkesuksess kan registreres ved at antall og alder på radiomerkede fugler som deltar i reproduksjon registreres. Gjennom fangst og merking etter klekking og jevnlig peilinger av radiomerket fugl kan også hekkesuksess registreres. Det finnes utprøvde metoder som tidligere er brukt i andre forskningsprosjekt på lirype (for eksempel Pedersen 1990, 1995).

Det skisseres her en undersøkelse hvor det foretas eksperimentell jakt på flere terrenger over store geografiske områder samtidig som det drives et meget intensivt studie av de direkte årsakene til en eventuell kompensasjon gjennom redusert naturlig dødelighet. Denne kombinasjonen mellom en intensiv studie på et lokalt område og en ekstensiv studie i større skala øker overføringsverdien av resultatene fra det lokale området samtidig som resultatene gir indikasjoner/forklarer prosessene på store områder.

## 7 Sammendrag

Rypejakta i Norge har ikke vært regulert på annen måte enn gjennom fastsettelse av jakttida. Bakgrunnen for dette forvaltningsprinsipp er at jakta normalt ikke har negative effekter på rypebestanden over tid og at vi høster av et overskudd. Dette bygger på tidligere undersøkelser som har antydnet at jaktuttaket i våre lirypebestander i gjennomsnitt har vært ca 10 % av høstbestanden. Innenfor all småviltforvaltning har det vært en "tommelfingerregel" å ikke høste mer enn 50 % av naturlig dødelighet. Siden tidligere undersøkelser har vist at den gjennomsnittlige vinterdødeligheten hos lirype er ca 60 % skulle dette tilsi at et uttak på 30 % er forsvarlig. Nyere undersøkelser viser imidlertid at rypejegerne i enkelte områder kan skyte over 50 % av høstbestanden og at jakttrykket har økt betraktelig de siste 20 åra. På bakgrunn av eksisterende kunnskap vurderes her jakt som mortalitetsfaktor hos lirype.

Informasjon om jaktuttak på lirype og dens slektninger i andre land kan gi oss verdifull kunnskap om hvordan jakt virker inn på bestandene. I Nord-Amerika har uttak av ryper (lirype, fjellrype og hvithalerype) på 30-40 % ikke påviselige effekter på bestandene, mens uttak over 50 % synes å redusere bestanden. Enkelte undersøkelser fra Newfoundland har vist at uttak helt opp i 70 % ikke synes å påvirke bestanden av lirype negativt. I de fleste av disse undersøkelsene tyder det på at ryper fra omkringliggende ikke-jaktede områder har trukket inn i ledige habitater etter at jakta var avsluttet. Undersøkelsene er derfor ikke i stand til å skille mellom kompensasjon gjennom for eksempel redusert vinterdødelighet på gjenlevende ryper eller om innvandring erstatter de skutte rypene i områder med jakt. Det eneste eksemplet hvor det eksperimentelt er vist at et jaktuttak på 30 % kompenseres gjennom nedsatt naturlig dødelighet er hos lirypas skotske slektning, red grouse.

I Norge bygger mye av vår viten om størrelsen på jaktuttaket på merkingsresultater fra 1930-tallet. Det er hovedsakelig på grunnlag av disse at det har blitt en "sannhet" at jakta tar 10 % av høstbestanden. Også fra Norge finnes resultater fra tidligere undersøkelser som viser variasjon i jaktuttaket fra 5-40 % uten påvisbare effekter på bestandsstørrelsen. Det er allikevel vanskelig å benytte tilgjengelig jaktstatistikk til å si hvor stor andel av høstbestanden vi skyter i forskjellige deler av landet. Selv om vi tidligere hadde perioder med store lirypebestander, som for eksempel rundt 1910 og mot slutten av 1920-tallet, var det også perioder med svært lave bestander, som for eksempel i slutten av forrige århundre. På grunnlag av gammel fangststatistikk ser vi at rypebestanden har variert gjennom alle tider. Mye av denne statistikken kan være beheftet med forskjellige tolkningsproblemer, men vi kan med sikkerhet slå fast at utsagnet om at det alltid var mye mer rype i "gamle dager" ikke er riktig. Det er allikevel klart at jaktuttaket i

første halvdel av 1990-åra er redusert sammenlignet med uttaket i 1980-åra, men ikke i forhold til uttaket i 1970-åra. Selv om det totale uttaket av rype på landsbasis er redusert hittil i 1990-åra, er antall ryper per jeger ikke redusert tilsvarende. Dette betyr at antall rypejegere var noe høyere på 80-tallet (50 % av alle jegere) enn på 70- og 90-tallet (30 %). Også innenfor mindre geografiske områder som for eksempel en statsalmenning finnes det dokumentasjon på at jaktutbyttet har avtatt fra 1989 og fram til 1994.

For Sør-Norges vedkommende synes det å ha vært et vendepunkt i 1989 med en negativ bestandsutvikling for lirype i perioden fram til i dag. Det generelle inntrykket fra denne perioden er at kyllingproduksjonen hos lirype har vært dårlig, mens fjellrypa i de samme områdene har hatt god reproduksjon. Siden de fleste rypejegere primært jakter lirype skulle en forvente en større nedgang i så vel totalt antall skutte ryper som gjennomsnittlig antall ryper skutt per jeger. Et skifte fra lirypejakt til fjellrypejakt kan ha opprettholdt et forholdsvis høyt jaktuttak på rype i Sør-Norge på tross av dårlige produksjonsår for lirype.

Jaktmortalitet hos småvilt kan være additiv, dvs komme i tillegg til naturlig dødelighet, eller kompensatorisk, dvs. dødeligheten kompenseres gjennom redusert naturlig dødelighet. Det finnes belegg for begge hypotesene, men undersøkelser på feltet er svært sparsomme og ufullstendige og strengt tatt er det bare hos skotsk lirype man har funnet full kompensasjon. Det er allikevel grunn til å forvente kompensatorisk dødelighet i lirypebestander hvor tettheten er så vidt stor at "overskuddsfugler" som normalt ikke får tilgang til hekketerritorier finnes. Sannsynligvis kan jaktmortaliteten i en bestand, avhengig av bestandsstørrelse, opptre i hele spektret fra fullstendig kompensasjon, via delvis kompensasjon til å være helt additiv. Delvis kompensasjon betyr at høstjakta reduserer vårbestanden, men mindre enn hva ren additiv mortalitet vil gjøre.

I noen lirypebestander i Norge finner vi liten støtte for kompensasjons-hypotesen noe som derfor betyr at jaktmortaliteten er additiv. I andre lirypebestander finnes derimot indikasjoner på full eller delvis kompensasjon, men det er ikke foretatt noen eksperimentell undersøkelse for å teste de to hypotesene for jaktmortalitet. Sannsynligvis er spørsmålet om hvorvidt jakt kan ses på som additiv eller kompensatorisk også et spørsmål om skalaforhold; konklusjonen kan kanskje bli at jaktmortaliteten er additiv hvis vi ser på små områder, men at kompensasjon skjer når vi betrakter større områder.

Innenfor generell høstingsteori er modeller basert på maksimum bærekraftig avkastning "maximum sustainable yield" (MSY) benyttet med varierende suksess. For flere småviltarter har MSY blitt beregnet, men hos sykliske arter som for eksempel lirype byr dette

på store problemer. I bestander hvor det finnes store variasjoner i adult og juvenil overlevelse er såkalt terskelverdi-høsting framsatt som en alternativ modell. En slik høstingsstrategi betyr at alle individer over et visst bestandsnivå høstes, mens ingen individer høstes hvis bestanden er under dette nivået. Terskelverdien behøver ikke være basert på antall ryper totalt, men andre mål som for eksempel antall kyllinger per par kan legges til grunn. Jakt på lirype i Norge har foregått uten noen form for overordnet høstingsmodell som basis. På bakgrunn av kunnskap om dødelighet på forskjellige alderstrinn i en lirypebestand har allikevel enkle beregninger antydnet et bærekraftig uttak på ca 30 % av høstbestanden.

I år med god hekkebestand og god kyllingproduksjon er det liten fare for at vi overbeskatter rypebestanden og uttaket behøver derfor ikke begrenses. Hvis vi derimot har flere påfølgende år med lav kyllingproduksjon slik at hekkebestanden også blir sterkt redusert er det grunn til å være mer forsiktig med uttaket og en eller annen form for regulering bør vurderes. Fordi den naturlige dødeligheten er større hos ungfugler enn hos voksne ryper vil et jaktuttak på ungfugler potensielt ha mindre effekt på bestanden enn jakt på voksne. Siden flere ungfugler enn voksne dør naturlig over vinteren blir det totale "uttaket" av bestanden mindre ved felling av ungfugl, fordi sjansen for kompensasjon er større hos ungfugler. Videre ser vi at jo tidligere vi høster jo mindre har den naturlige dødeligheten redusert bestanden og jo større er sjansen for kompensasjon.

For å være best mulig i stand til å forutsi hvor mange ryper som skal skytes hver høst må vi kjenne enten størrelsen på hekkebestanden eller høstbestanden, men det viktigste er kunnskap om årets kyllingproduksjon. Både hekkebestanden og høstbestanden takseres best ved en eller annen form for linjetaksering. Taksering av kyllingproduksjonen bør gjøres i løpet av august slik at det er mulig å skille kyllinger fra voksne fugler. Uansett metode er det en gylden regel at en må taksere 10 % av det aktuelle terrenget for å få et rimelig bilde av situasjonen. Hvis man ikke kan eller ønsker å vente helt til midten av august for å vurdere uttaket ut ifra årets kyllingproduksjon er det mulig til en viss grad å forutsi kyllingproduksjonen på grunnlag av faktorer som vi har tilgjengelig tidlig på sommeren. Det er utarbeidet en modell hvor kyllingproduksjonen i et gitt år uttrykkes vha en genetisk faktor (tidligere kyllingproduksjon) og en miljømessig faktor (predasjonsindeks). Modellen er så langt bare benyttet på materiale innsamlet i forskningsammenheng på forholdsvis små arealer og ikke utprøvd i praktisk sammenheng for større områder som for eksempel en statsalmenning.

Tidligere tiders observasjoner av store uttak uten registrerbare effekter kan sannsynligvis forklares bl.a. ved at uttaket ble foretatt på mindre arealer. Store "reservoir" med overskudd av lirype sørget for at disse områdene med høyt jakttrykk ble fylt opp etter endt



jakt sesong. Med økt tilgjengelighet i mange fjellområder kan situasjonen flere steder i Norge ha endret seg slik at disse "reservoirene" har forsvunnet. Ut i fra et forvaltningssynspunkt er det derfor påkrevet å innhente kunnskap om betydningen av jakt på lirypebestanden og komme fram til optimale forvaltningsmodeller. Imidlertid mangler nesten totalt undersøkelser som eksperimentelt, men også som gjennom indirekte metoder belyser forhold omkring effekter av jakt på lirypebestanden i Norge. For å klarlegge om og hvor stor grad av kompensatorisk mortalitet som finnes, er det helt nødvendig med eksperimentell forskning, hvor mortalitetsrater hos begge kjønn og alderskategorier sammenlignes i jaktete og ikke-jaktete områder.

For å avdekke om jaktmortaliteten er additiv eller om økt vinteroverlevelse kompenserer effekten av jakt bør dette undersøkes på to nivåer; et nasjonalt, hvor det på flere geografisk adskilte delområder testes hvorvidt vi kan bruke en forvaltningsmodell som antar additiv jaktmortalitet eller om vi må benytte en mer komplisert modell som inkluderer kompensatorisk vintermortalitet. For å avdekke hvorvidt en eventuell kompensasjon som kan oppdages på det nasjonale nivået skjer p.g.a. innvandring fra omkringliggende "reservoir" eller gjennom redusert vintermortalitet kan disse prosessene studeres på ett av delområdene. Detaljkunnskap om når på året naturlig mortalitet skjer er også avgjørende å ha kjennskap til for å kunne vurdere effektene av høsting på rypenes bestandsdynamikk. Parallelt med dette kan vi undersøke, ved hjelp av modeller, hvilke type høstingsstrategi som er gunstigst i Norge; for eksempel varierende uttak av høstbestanden i forhold til kyllingproduksjonen, terskelverdi høsting eller et fast uttak. Resultatet fra en slik undersøkelse gir oss i neste omgang en skjelettmodell for lirypas bestandsdynamikk, som er helt nødvendig for eventuelt å kunne foreta modellering av rypejakta i en bioressurs sammenheng.

## 8 Summary

Ptarmigan hunting in Norway has not been limited in any other way than through establishment of a hunting season. The basis for this management principle is that the hunting normally has no negative effects on ptarmigan population over time and that we harvest from a surplus. This philosophy is based on earlier studies which suggested an average harvest rate of approx. 10% of the autumn population in willow ptarmigan. In all small game management it has been "a rule of thumb" not to harvest more than 50% of the natural mortality. As earlier studies have shown that average winter mortality in willow ptarmigan is approx. 60%, a harvest rate of 30% has been regarded as sustainable. More recent studies, however, have shown that willow ptarmigan hunters can shoot as much as 50% of the autumn population in some areas and that hunting pressure has increased during the last 20 years. Based on available knowledge this report evaluates the effect of hunting mortality in willow ptarmigan.

Information about harvest rate in willow ptarmigan and its relatives in other countries can give us important knowledge about the effects of hunting. In North-America, it is not possible to demonstrate negative effects on population size in ptarmigan (willow ptarmigan, rock ptarmigan and white-tailed ptarmigan) at harvest rates of 30-40%, whereas harvest rates above 50% seem to reduce the population. In many of these studies it is indicated that birds from surrounding non-hunted areas have moved into vacant habitats after the hunting season has ceased. Hence, these studies are not able to distinguish between compensation through e.g. reduced winter mortality in non-shot individuals or replacement of shot individuals in the hunted populations by immigration. Only in red grouse has experimental hunting demonstrated that a harvest rate of 30% is compensated through reduced natural mortality.

In Norway, much of our knowledge about harvest rates is based on results from marking of willow ptarmigan in the 1930-s, and it is mainly due to these results that it has become "a truth" that autumn hunting only harvest 10% of the population. There are also results from earlier Norwegian studies showing harvest rates varying from 5-40% without demonstrable effects on the population size. It is, however, difficult to use available hunting statistics to determine harvest rates in different parts of the country. Even though we in early days had periods with high willow ptarmigan populations, e.g. around 1910 and during the late 1920-s, we also had periods with low willow ptarmigan numbers, e.g. in the late 19<sup>th</sup> century. Based on old hunting statistics we can see that willow ptarmigan numbers have always been variable. These statistics are often encumbered with different interpretation problems, but we can say with certainty that the statement that numbers were always high in "the old days" is not true. However, it is quite

clear that the hunting yield during the 1990-s was reduced compared with the 1980-s, but not compared with the yield in the 1970-s. Even though the total hunting yield for Norway is reduced so far in the 1990-s, number of ptarmigan shot per hunter is not correspondingly reduced. This means that number of ptarmigan hunters was somewhat higher during the 80-s (50% of all hunters) compared with the 70-s and 90-s (30%). In smaller geographical regions, e.g. regional crown land, a reduction in harvest yield is also documented from 1989 to 1994.

In South-Norway, the late 1980-s seems to have been a turning point. A negative population trend in willow ptarmigan beginning in 1989 has persisted up to today. The general impression from this period is of failed chick production in willow ptarmigan; in contrast chick production in rock ptarmigan has been successful in the same areas. As most ptarmigan hunters shoot willow ptarmigan we would expect a more profound reduction in the total number of ptarmigan shot as well as the number of ptarmigan shot per hunter, than actually observed. A change in hunting pressure from willow ptarmigan to rock ptarmigan may have lead to a relatively high hunting yield in ptarmigan in South-Norway despite some years of low chick production in willow ptarmigan.

Hunting mortality in small game can be additive, i.e. the mortality is added to natural mortality, or it can be compensatory, i.e. the mortality is compensated through reduced natural mortality. There is supporting evidence for both hypotheses, but experimental research addressing the hypotheses has been limited. Strictly speaking, evidence for total compensation is only found in red grouse. However, there is reason to expect compensatory mortality in high density willow ptarmigan populations with "surplus birds" which do not have access to breeding territories. Most probably, the hunting mortality in a population may vary from total compensation, through partial compensation, to being totally additive, depending on the size of the hunted population. Partial compensation means that autumn hunting reduces the size of the breeding population, but less than total additive mortality would entail.

Results from some willow ptarmigan populations in Norway offer little support for the compensation-hypothesis which indicates that hunting mortality is additive. However, other studies have found indications of total or partial compensation, although no experimental study has been carried out testing the two hypotheses. The question as to whether hunting mortality is compensatory or additive is probably also a question about scale; the conclusion might be that hunting mortality is additive if we look at small areas, whereas compensation is found if we look at larger areas.

In general harvest theory the concept of maximum sustainable yield (MSY) is used with variable success. In several small game species MSY has been calculated, but in cyclic fluctuating species as e.g. willow ptarmigan this produces great problems. In populations with high variance in adult and juvenile survival an alternative model, threshold harvesting, is suggested. Such a harvest strategy means that all individuals above a certain threshold in population size can be harvested, whereas no harvest is performed if the population size is below this level. Threshold harvesting may not only be based on population size, but other population parameters as, e.g. number of chicks per pair can be used. So far willow ptarmigan hunting in Norway has neither applied any of these models, nor any other basic harvest model. However, based on knowledge about mortality rate in different age-categories in willow ptarmigan, simple calculations have suggested a sustainable harvest rate of approx. 30% of the autumn population.

In years with high breeding numbers and good chick production there is little danger of over-harvesting the ptarmigan population and there is no need to regulate the harvest. In situations where several successive years of failed chick production have lead to reductions in breeding numbers it is wise to be more cautious, and some kind of regulation should be considered. Due to the higher natural mortality of juvenile birds compared with adult birds, harvesting of juvenile birds will have less effect on the population size than harvesting of adult birds, because "the chance of compensation" is larger in juvenile birds. Further, the earlier we harvest after the production of the year is harvestable, the less the natural mortality has reduced the population size, and the larger is the possibility for compensation.

It is important to have information about the size of the breeding population and/or the autumn population in order to estimate how many ptarmigan to harvest. However, information about the chick production of the year is even more important. Breeding numbers and autumn numbers can best be obtained by some kind of line-transect census. Chick production censuses are carried out in August, when it is still possible to separate chicks from adult birds. No matter what method is chosen for censuses it is important to census at least 10% of the area to get a reasonably correct picture of the situation. If an estimate of the harvestable population size is required before mid-August, when information of chick production becomes available, it is possible to some extent to predict the later chick production of the year in early summer by modelling. The model in question is, however, not at present used in practical management of larger areas.

Earlier observations showing high harvest rates without any obvious negative effects on breeding numbers can probably be best explained by the fact that hunting was limited to smaller areas. Large surrounding "reservoirs"

with a surplus of willow ptarmigan provided birds to replace shot individuals after hunting ceased. With increased access to most mountainous areas in Norway, the situation may have changed in such a way that these "reservoirs" have disappeared. For management purposes it is essential to gather knowledge about the importance of hunting in willow ptarmigan populations and to generate optimal management models. However, we almost totally lack studies which, either through an experimental approach or through indirect methods, address questions regarding additive or compensatory hunting mortality in willow ptarmigan in Norway. To elucidate whether, and how much, compensatory mortality occurs, it is essential to conduct experimental research where mortality rates in birds of both sexes, and all age-categories, are compared in hunted and non-hunted populations.

## 9 Litteratur

- Allen, D.L. 1954. Our wildlife legacy. - Funk and Wagnalls Co., New York.
- Andersen, R. 1984. Viltstiltak for lirype-en oversikt. - s. 157-165 i: Steen, J.B., red. Rypeforskningsstausrapport 1983. NJFF, Hvalstad.
- Baines, D. & Lindén, H. 1991. Workshop summary: The impact of hunting on grouse population dynamics. - *Ornis Scand.* 22: 245-246.
- Barth, J.B. 1891. Erfaringer fra jagten paa det mindre vildt i Norge. - H. Aschehoug & Co's Forlag. Kristiania.
- Beddington, J.R. & May, R.M. 1977. Harvesting natural populations in a randomly fluctuating environment. - *Science* 197: 463-465.
- Bergerud, A.T. 1985. The additive effect of hunting mortality on the natural mortality rates of grouse. - s. 345-366 i: Beamsom, S.L. & Robertson, S.F., red. Game Harvest Management. Caesar Kleberg Wildl. Res. Inst., Kingsville, Texas.
- Bergerud, A.T. 1988. Increasing the number of grouse. - s. 686-731 i: Bergerud, A.T. & Gratson, M.W., red. Adaptive strategies and population ecology of northern grouse. Vol. II. Theory and synthesis. Univ. of Minnesota Press, Minneapolis.
- Bergerud, A.T. & Huxter, D.S. 1969. Effects of hunting on willow ptarmigan in Newfoundland. - *J. Wildl. Manage.* 33:865-870.
- Bergerud, A.T., Mossop, D.H. & Myrberget, S. 1985. A critique of the mechanics of annual changes in ptarmigan numbers. - *Can. J. Zool.* 63: 2240-2248.
- Bjerke, T. 1993. Jegeren. En samfunnsfaglig kunnskapsoversikt. - NINA Utredning 044: 1-51.
- Blom, R. & Myrberget, S. 1978. Experiments on shooting territorial willow grouse *Lagopus lagopus*. - *Cinclus* 1: 29-33.
- Braun, C.E. & Rogers, G.E. 1971. The White-tailed ptarmigan in Colorado. - Tech. Publ. No. 27., Div. of Game, Fish and Parks, Colorado.
- Buckland, S.T., Anderson, D.R., Burnham, K.P. & Laake, J.L. 1993. Distance Sampling. Estimating abundance of biological populations. - Chapman & Hall. London.
- Caugley, G. 1985. Analysis of vertebrate populations. - John Wiley & Sons.
- Edwards, R.E. & Hennemuth, R. 1974. Maximum yield: assessment and attainment. - *Oceanus* 18: 3-9.
- Ellison, L.N. 1991. Shooting and compensatory mortality in tetraonids. - *Ornis Scand* 22: 229-240.
- Errington, P.L. & Hamerstrom, Jr., F.N. 1935. Bob-white winter survival on experimentally shot and unshot areas. - *Iowa State College J. Sci.* 9: 625-639.
- Gardarsson, A. 1988. Cyclic population changes and some related events in rock ptarmigan in Iceland. - s. 300-329 i: Bergerud, A.T. & Gratson, M.W., red. Adaptive strategies and population ecology

- of northern grouse. Vol. I. Poulation studies. Univ. of Minnesota Press, Minneapolis.
- Getz, W.M. & Haight, R.G. 1989. Population harvesting. - Princeton University Press, Princeton.
- Gullion, G.W. 1988. Effect of hunting on a ruffed grouse population. - 50th Midwest Fish and Wild. Conf. Columbus. Ohio.
- Hagen, Y. 1953. De periodiske svingninger i individtallet hos enkelte pattedyr og fuglearter på den nordlige halvkule. - Fauna 6: 97-121.
- Hannon, S.J. 1988. Intrinsic mechanisms and population regulation in Grouse - a critique. - Proc. 19th Int. Orn. Congr., s.2478-2489.
- Hickey, J.J. 1955. Some American population research on gallinaceous birds. - s. 326-296 i: Wolfson, A., red. Recent studies in avian biology. Univ. Illinois Press, Urbana.
- Hilborn, R. & Walters, C.J. 1992. Quantitative fisheries stock assessment. - Chapman & Hall, London.
- Hjeljord, O. 1980. Viltbiologi. - Landbruksforlaget, Oslo.
- Hjeljord, O. 1989. Praktisk viltstell, red.- Landbruksforlaget, Oslo.
- Hudson, P. J. 1985. Harvesting red grouse in the north of England. - s. 319-326 i: Beamson, S.L. & Robertson, S.F., red. Game Harvest Management. Caesar Kleberg Wildl. Res. Inst., Kingsville, Texas.
- Hudson, P.J. 1992. Grouse in space and time: The population biology of a managed gamebird. - The Game Conservancy Ltd., Fordinbridge, UK.
- Jenkins, D., Watson, A. & Miller, G.R. 1963. Population studies on Red Grouse, *Lagopus scoticus* (Lath.) in north-east Scotland. - J. Anim. Ecol. 32: 317-376.
- Kastdalen, L. 1992. Skogshøns og jakt. - Norges Bondelag. Rapport. 46 s.
- Lande, R., Engen, S. & Sæther, B-E. 1995. Optimal harvesting of fluctuating populations with a risk of extinction. - Am. Nat. 145: 728-745.
- Larkin, P.A. 1977. An epith for the concept of maximum sustainable yield. - Trans. American Fish Soc. 106: 1-11.
- Lindström, E.R., Andrén, H., Angelstam, P., Cederlund, G., Hörnfeldt, B., Jäderberg, L., Lemnell, P. -A., Martinsson, B., Sköld, K. & Swenson, J.E. 1994. Disease reveals the predator: sarcoptic mange, red fox predation, and prey populations. - Ecology 75: 1042-1049.
- Marcström, V. & Höglund, N.H. 1980. Factors affecting reproduction of willow grouse, *Lagopus lagopus*, in two highland areas of Sweden. - Viltrevy 11: 285-314.
- May, R.M., Beddington, J.R., Clark, C.W., Holt, S.J. & Laws, R.M. 1979. Management of multispecies fisheries. Science 205: 267-277.
- McGowan, J.D. 1975. Effect of autumn and spring hunting on Ptarmigan population trends. - J. Wildl. Manage. 39: 491-495.
- Mercer, W.E. 1969. Ecology of an island population of Newfoundland willow ptarmigan. - M.Sc. Thesis, Univ. of Wisconsin, Madison, Wisconsin.
- Mortensen, A.J. 1994. Rypejaktas betydning for bestanden og jaktutbyttet over tid: en studie av 20 års jaktstatistikk i områder med sterkt varierende jakttrykk. - Privat. Lillehammer.
- Myrberget, S. 1974. Variations in the production of willow grouse *Lagopus lagopus* (L.) in Norway, 1963-1972. - Ornis Scand. 5: 163-172.
- Myrberget, S. 1976. Hunting mortality, migration, and age composition of Norwegian Willow Grouse (*Lagopus lagopus*). - Norw. J. Zool. 24: 47-52.
- Myrberget, S. 1977. Bestandsvekslinger hos skogsfugl og ryper i Norge, 1932-1971. - Viltrapport 5: 19-21.
- Myrberget, S. 1982. Fluctuations in microtine populations in an island area in northern Norway. - Fauna norv. Ser. A. 3: 7-11.
- Myrberget, S. 1985. Is hunting mortality compensated for in grouse populations, with special reference to Willow Grouse? - XVIIth Congress of the International Union of Game Biologists, Brussels, September 17-21, 1985, s. 329-336.
- Myrberget, S. 1988. Demography of an island population of willow ptarmigan in northern Norway. - s. 379-419 i: Bergerud, A.T. & Gratson, M.W., red. Adaptive strategies and population ecology of northern grouse. Vol. I. Population studies. Univ. of Minnesota Press, Minneapolis.
- Myrberget, S. 1988b. Hunting statistics as indicators of game population size and composition. - Statistical Journal of the United Nations ECE 5: 289-301.
- Myrberget, S. 1989. Norwegian research on willow grouse. Implications for management. - Finnish Game Res. 46: 17-25.
- Myrberget, S. & Lund Tangen, H. 1990. - s. 93-96 i: Cyclic variations in small game populations in central Norway. - Trans. 19th IUGB Congress, Trondheim.
- Myrberget, S., Parker, H., Erikstad, K.E. & Spidsø, T.K. 1976. Påliteligheten av noen metoder til telling av lirype. - Sterna 15: 149-156.
- Nichols, J.D., Conroy, M.J., Anderson, D.R. & Burnham, K.P. 1984. Compensatory mortality in waterfowl populations: a review of the evidence and implications for research and management. - Trans. N. Amer. Wildl. and Natur. Resour. Conf. 49: 535-554.
- Olstad, O. 1953. Ringmerking av lirype i Øyer. Ringmerkingsresultater VI. - Statens viltundersøkelser. 71 s.
- Olsson, G.E., Willebrand, T. & Smith, A.A. 1996. The effects of hunting on willow grouse *Lagopus lagopus* movements. - Wildl. Biol. 2: 11-15.
- Pedersen, H.C. 1984. Territory size, mating status and individual survival of males in a fluctuating population of Willow Ptarmigan. - Ornis Scand. 15: 197-203.

- Pedersen, H.C. 1988. Territorial behaviour and breeding numbers in Norwegian willow ptarmigan: a removal experiment. - *Ornis Scand.* 19: 81-87.
- Pedersen, H.C. 1990. Reproductive behaviour and breeding numbers in a fluctuating population of Norwegian willow grouse *Lagopus l. lagopus*: summary of a 10-year study. - *Fauna norv. Set. C, Cinclus* 13: 1-10.
- Pedersen, H.C. (red). 1995. Brenning og kutting av alpin heivegetasjon: Effekter på lirype, vegetasjon og invertebratfauna. - NINA Fagrapport 16: 1-87.
- Potts, G.R. 1986. The Partridge. Pesticides, predation and conservation. - Collins, London.
- Robertson, P.A. & Rosenberg, A.A. 1988. Harvesting gamebirds. - s. 177-201 i: Hudson, P.J. & Rands, M.R.W. 1988., red. Ecology and management of gamebirds. BSP Professional Books.
- Roseberry, J.L. 1979. Bobwhite population responses to exploitation: real and simulated. - *J. Wildl. Manage.* 43: 285-305.
- Rørvik, K-A., Pedersen, H.C. & Steen, J.B. 1990. Genetic variation and territoriality in willow ptarmigan (*Lagopus lagopus lagopus*). - *Evolution* 44: 1490-1497.
- Rørvik, K-A., Pedersen, H.C., Olli, J., Gjølén, H.M. & Steen, J.B. 1998. Multiannual fluctuations in willow ptarmigan – does the genetic variation of nesting females enhance the effect of predation? - *Wildl. Biol.* (i trykk).
- Shepherd, J.G. 1982. A versatile new stock-recruitment relationship for fisheries, and the construction of sustainable yield curves. - *J. Cons. int. Explor. Mer* 40: 67-75.
- Southwood, T.R.E. 1981. Bionomic strategies and population parameters. - s. 30-52 i: May, R.M., red. Theoretical Ecology: Principles and applications. Blackwell. Oxford.
- Statistisk Sentralbyrå. Jaktstatistikk 1971-1996. - Norges offisielle statistikk, statistisk sentralbyrå. Oslo-Kongsvinger.
- Steen, J.B. 1989. Rypeliv og rypejakt. - Gyldendal Norsk Forlag, Oslo.
- Steen, H., Holst, J.C., Solhøy, T., Bjerga, M., Klaussen, E., Prestegård, I. & Sundt, R.C. 1997. Mortality of lemmings *Lemmus lemmus* at peak density in a mountainous area of Norway. - *J. Zool.* 243, part 4.
- Watson, A. & Moss, R. 1987. The mechanics of annual changes in ptarmigan numbers: a reply to Bergerud, Mossop, and Myrberget. - *Can. J. Zool.* 65: 1043-1047.
- Weeden, R.B. 1972. Effects of hunting on Rock Ptarmigan along the Steese Highway. - *Wildl. Tech. Bull. No. 2*, Alaska Dept. Fish and Game.
- Zwicker, F.C. 1982. Demographic composition of hunter-harvested Blue Grouse in east central Vancouver Island, British Columbia. - *J. Wildl. Manage.* 46: 1057-1061.
- Smith, A. & Willebrand, T. 1998. Mortality causes and survival rates of willow grouse in central Sweden. - *J. Wildl. Manage.* (i trykk).

ISSN 0802-4103  
ISBN 82-426-0640-4

388

**NINA  
OPPDRAGS-  
MELDING**

NINA Hovedkontor  
Tungasletta 2  
7005 TRONDHEIM  
Telefon: 73 80 14 00  
Telefax: 73 80 14 01

**NINA  
Norsk institutt  
for naturforskning**