

Populasjonssyklus hos rype – stor variasjon i rom og tid

John-André Henden, Eva Fuglei og Rolf A. Ims

John-André Henden (f. 1975) er forsker ved Arktisk og Marin Biologi (AMB), Universitetet i Tromsø. Han har en doktorgrad fra samme institutt og jobber med miljøendringers betydning for populasjons-, samfunns- og økosystemdynamikk i arktiske terrestre økosystem. Henden er ansvarlig for rypeforskningen i COAT (Klima-økologisk Observasjonssystem for Arktisk Tundra) på det norske fastlandet.

Eva Fuglei (f. 1962) er forsker ved Norsk Polarinstitutt, Tromsø. Hun har doktorgrad i fysiologi fra Universitetet i Oslo hvor hun studerte fjellrevens fysiologiske tilpasninger til å leve i Arktis. Hun arbeider med langtidsovervåking og forskning på de høstede artene på Svalbard og er ansvarlig for overvåkingen av svalbardrype og fjellrev som er en del av COAT på Svalbard.

Rolf Anker Ims (f. 1958) er professor i økologi ved Arktisk og Marine Biologi (AMB), Universitetet i Tromsø. Han har en doktorgrad fra Universitetet i Oslo. Ims har blant annet arbeidet med populasjonssyklus hos smågnagere og målere, både med fokus på hvilke faktorer som kan drive disse fenomenene og hvilke ringvirkninger de har i økosystemene.

Fjellrype og lirype har en vid sirkumpolar utbredelse med populasjoner som ofte har store sykliske svingninger. Disse rypesyklusenes periodelengde og amplitude varierer imidlertid svært mye i tid og rom. Mens norske rypepopulasjoner har hatt en 3-4-års syklus koplet til smågnagersyklusen, kan rype andre steder i verden ha 9-11-års syklus koplet til andre relasjoner i økosystemet. Rypedynamikken kan drives simultant av mange interaksjoner i økosystemet som er følsomme for klimaendringer, noe som bidrar til kompleks dynamikk. Det er sannsynlig at fjellrypa og lirypas nylige plassering på den norske rødlista kan knyttes til klimaoppvarmingen i fjellet og i nordområdene.

Ryper - hvem og hvor?

Ryper (slekten *Lagopus*) er herbivore (planteetende) hønefugler (underfamilien *Galliformes*) som finnes i alpine, boreale og Arktiske økosystemer. De mest utbredte og tallrike rypeartene er lirype og fjellrype. Begge har en sirkumpolar utbredelse. Lirypa foretrekker områder med mye lauvfellende busker (vier, dverg- og fjellbjørk) som utgjør både næring og skjul. I Norge fins lirypa i høyereliggende skog og i den lav-alpine sonen i fjellet. Globalt har lirypa sin hovedutbredelse på den lav-Arktiske tundraen og tundraens grensesone mot den nord-boreale skogen (også kalt skogtundraen). Disse bioklimatiske sonene finner vi her til lands bare i Finnmark, mens de utgjør enorme arealer særlig i Russland og i Nord-Amerika. En berømt underart - skotsk lirype (*Red grouse*) – er vanlig i røsslyngheiene på de britiske øyene. Fjellrypa foretrekker buskløse og steinete habitater. I Norge er den vanligst i de mellom- og høyalpine sonene i fjellet. Globalt fins fjellrypa i tilsvarende habitater på hele den nordlige halvkulen, samt i sørlige alpine områder i Europa (f. eks. Alpene og Pyreneene) og i Asia (f. eks. Japan). Fjellrypa er blant de fugleartene som fins lengst nord på kloden; bl.a. på Svalbard, Frans Josefs Land og nordspissen av Grønland. I disse svært karrige høy-Arktiske økosystemene er fjellrype den eneste planteetende fuglearten som er tilstede hele året.

Forskning på rypesvingninger

Fordi rype er det viktigste jaktbare småviltet i nordområdene og i Storbritannia, har det i lang tid vært fokus på rypepopulasjonenes størrelse og hvordan den svinger fra år til år. Disse svingningene er ofte betydelige, noe som har vært en kilde til frustrasjon hos jegere og undring hos naturforskere. Dette er grunnen til at rype er blant de mest studerte fugleartene i verden. Slike studier går langt tilbake i tid. I Norge satte blant annet Fridtjof Nansen agendaen for rypeforskningen gjennom et foredrag på et møte i Norges Jeger og Fiskerforbund i 1914 (Ims og Henden 2018). Nansen påpekte blant annet at tidsserier basert på jaktstatistikk eller mer direkte populasjonsestimater kom til å bli svært viktige for rypeforskningen. Og riktignok har det i ettertid blitt publisert mange studier som særlig har vurdert om slike tidsserier følger et regelmessig mønster, og da særlig i form av sykler.

En av de første som rent visuelt så et signal av 3-5-års sykler i rypetidsserier var den norske økologen Yngvar Hagen (Hagen 1952). Han mente også at det fantes mer langsiktige svingninger hos norsk lirype som ville kreve svært lange tidsserier for å belyse nærmere. Et nyere landemerke i forskningen på rypers populasjonsdynamikk er monografien til Moss og Watson (2001). De gjorde en syntese basert på alle studier og tidsserier som fantes på rype rett før århundreskiftet. Moss og Watson (2001) poengterte at rypers populasjonsdynamikk er et komplekst fenomen som kan variere mye i tid og rom, selv om regelmessige sykler er forholdsvis vanlig. Analyser av kompleks populasjonsdynamikk krever avanserte statistiske metoder som først har blitt utviklet i senere tid. Med såkalte wavelets-analyser anvendt på lange tidsserier kan det testes om statistisk signifikante sykler med ulik periodisitet kommer og går over tid. Selv har vi nettopp gjort slike analyser på de lengste tidsseriene som fins på lirype og fjellrype i nord-boreale og Arktiske økosystemer i Europa, Asia og Nord-Amerika (Fuglei, Henden m.fl. 2019).

Rypesykler - mønstre i tid og rom

Så hva har tidsserieanalyser vist oss om rypesykler? Rypesyklene er som regel symmetriske i den forstand at populasjonene bruker omtrent like mange år i oppgangsfasen mot en topp som i nedgangsfasen etter toppen. Et unntak er skotsk lirype hvor oppgangsfasen ofte varer lengre enn nedgangsfasen. Sammenlignet med populasjonssykler hos andre landlevende arter med syklisk dynamikk i nordområdene slik som snøskohare, målere og smågnagere er syklusperioden (antall år mellom toppene) for fjellrype og lirype mer variabel i tid og rom. Syklusperiodene forekommer vanligst i tre intervaller: 3-4, 6-8 og 9-11 år. Ofte har samme art forskjellig periodelengde i ulike geografiske regioner. For eksempel har liryper i Skandinavia ofte 3-4-års sykler, mens de i Nord-Amerika som oftest har 9-11-års sykler. I det østlige Sibir har lirype ofte 6-8-års sykler – det samme som skotsk lirype nord i Skottland. Slike forskjeller i syklusperiode mellom populasjoner av samme rypeart kan også komme til uttrykk på en mye mindre geografisk skala. Mens fjellrype sør på Island viser korte sykler med en periode i intervallet 3-5 år, har de i nord typisk lange 9-11-års sykler. Det som ytterligere kompliserer bildet er at rypepopulasjonen samtidig kan ha både signaturer av korte og lange sykler (figur 1). Videre er det et forholdsvis vanlig fenomen at den dominerende syklusperioden kan skifte over tid (f.eks. fra kort til lang) eller at populasjonsdynamikken går fra sykler med stor amplitude til svært dempede svingninger uten et syklisk mønster (figur 1). Eksempler på slik

transient eller *ikke-stasjonær dynamikk* synes å være særlig utpreget for lirype i Skandinavia, mens de lange syklene (9-11 år) hos fjellrype nord på Island og lirype i Nord-Amerika synes å være mer stasjonære.

Et generelt populasjonsdynamisk prinsipp er at stasjonære sykler med høy amplitude ofte er synkronisert over store områder. Hos den skotske lirypa - der syklene ikke er helt stasjonære - er de hovedsakelig synkronisert innenfor mindre regioner (Shaw mfl. 2004). I Skottland er det også en tendens til at synkroniteten avtar med avstand på en måte som minner om en bølge som beveger seg gjennom landskapet («travelling wave») (Moss mfl. 2000). I et studium basert på jaktstatistikk på fylkesnivå i Norge i tidsrommet 1986-2006 fant Kvasnes mfl. (2010) at synkroniteten var generelt lav mellom fylker for både fjellrype og lirype. For lirype som hadde sterkere romlig synkronitet enn fjellrype, sank synkroniteten med økende avstand. Synkronitet hos begge artene virker å være noe sterkere mellom områder bestående av fylker gruppert basert på lignede nedbørsmønstre, noe som tyder på at været er en synkroniserende faktor. Der fjellryper og lirype fins i de samme fjellområdene, som både Skandinavia og Skottland, svinger artene ganske synkront. Dette indikerer at de to rypeartene er ganske sterkt påvirket av de samme værforhold eller av de samme interaksjonene med predatorer eller parasitter (Holmstad mfl. 2005).

Av naturlige grunner er særlig jegere opptatt av individtettheten i rypepopulasjonene. Også når det gjelder dette aspektet er det store forskjeller i rom og tid. Populasjoner (eller tidsrom) med syklisk dynamikk har som regel en større amplitude i tetthet enn populasjoner (eller tidsrom) med ikke-syklisk dynamikk (figur 1). Videre er det en tendens til at populasjoner med lange sykler har en større amplitude enn populasjoner med korte sykler. Populasjonstettheten er vanligvis lavere hos fjellrype enn hos lirype. Tettheten av territorielle fjellrypestegger på våren var i gjennomsnitt 4.3 stegg/km² over 31 tidsserier/områder - dog med betydelig variasjon i gjennomsnittet mellom områdene (0.4 – 17.1 stegg/km²) (Fuglei, Henden mfl. 2019). Tilsvarende estimer for lirype var 8 stegger/km² (0.8 - 30.9 stegg/km²) over 11 tidsserier/områder. Under spesielle forhold kan lirypetetthetene bli vesentlig høyere. For skotsk lirype har det blitt observert opp mot 115 rypepar/km² (Hudson og Rands 1988). Hønsegårdaktige lirypetettheter er også dokumentert for Tranøy i Troms på 1960-tallet, hvor tettheten kunne nå ~80 par/km² (Myrberget 1971). På høsten kunne populasjonstettheten på Tranøy komme opp i 450 fugl/km².

Hva driver rypesyklene?

Diskusjonen om årsakene til de store svingningene i rypepopulasjonene har i lang tid vært preget av motstridende syn og til dels store konflikter mellom forskerne. Pionerne i norsk rypeforskning nærmest æreskjelte hverandre i Norges Jeger og Fiskerforbunds tidsskrift på begynnelsen av 1900-tallet. Også i nyere tid har hypotesene vært ganske mange, men dog færre enn hva som har blitt foreslått for smågnagere (se Soininen mfl. dette heftet). Rypeforskningen har også involvert langt mindre matematisk modellering og eksperimenter på hele populasjoner enn smågnagerforskningen.

Gjeldende teori og empiri på mulige drivere av rypesykler er godt oppsummert i monografien til Moss og Watson (2001). For ryper er det først og fremst antatt at sykler kan drives av næringsnettinteraksjoner (predator-bytte eller parasitt-vert) eller av sosiale

interaksjoner i rypepopulasjonene. Som for alle populasjonssykler må slike interaksjoner innebære en forsinket, negativ tetthetsavhengighet for å genere sykler (se Vindstad og Jepsen i dette heftet). Selv om tetthetsavhengighet kan estimeres fra tidsserier, er tidsserieanalyser alene til liten hjelp i å identifisere mekanismene som ligger til grunn. For å identifisere mulige mekanismer kreves som regel demografiske data (reproduksjon og dødelighet) og eksperimenter som kan avdekke ulike årsakssammenhenger.

Forskningen på skotsk lirype har særlig fokusert på sosiale mekanismer. Både eksperimenter og modeller indikerte at økende aggressiv atferd mellom stegger, særlig under og rett etter populasjonstoppene, kan gi opphav til sykler. Mange studier har også gitt holdepunkter for at innvollparasitter (særlig Nematoder) kan virke tetthetsavhengig på overlevelse og reproduksjon på en slik måte at dette kan genere sykler. Kontroverser mellom britiske rypeforskere har derfor dreid seg mye om hva som er mest utslagsgivende – rypeatferd eller parasitter. Det synes etter hvert å ha blitt etablert en konsensus om at samvirkingseffekter mellom de to mekanismene gir store svingninger i populasjonene (Martinez-Padilla mfl. 2014). Klima kan også virke inn på grobunnen for parasitter, som kan være med på å forklare hvorfor sykklusperiode varierer mye i tid og rom for skotsk lirype.

Rypeforskningen har kommet lengst i Storbritannia. Den britiske forskningen har vært hjulpet av at det er en betydelig økonomi knyttet til rypejakt (årlig omsetning er anslått til en milliard pund; Steve Redpath *pers. meddelelse*) og ved at generelt høye populasjonstettheter gir grunnlag for gode demografiske data og muligheter for å gjøre eksperimenter på hele populasjoner. Grunnen til de høye tetthetene er intensive forvaltningstiltak for å maksimere jaktuttaket – både gjennom optimering av habitatkvalitet (brenning av røsslyng) og eliminasjon av predatorer. Denne «farming» av skotsk lirype er nok gunstig både for jegerne og vitenskapelige studier, men gjør også at overføringsverdien til naturlige økosystemer er ganske begrenset. Trolig er viktigheten av aggressiv atferd og stor parasittbelastning et resultat av kunstig høye tettheter.

På en sirkumpolar geografiske skala forekommer fjellrype og lirype i svært forskjellige økosystemkontekster av helt naturlige årsaker - som ulike klimasoner og andre biogeografiske forhold. For eksempel fins svalbardrypa (som er en underart av fjellrype) i et av klodens enkleste næringsnett uten spesialiserte predatorer (fjellreven på Svalbard er en generalist), smågnagere eller hare som kan gi opphav til sykler hos hverken rype eller andre herbivorer. I det karrige landøkosystemet på Svalbard, hvor rypehabitatene kun utgjør om lag 4 % av vegetasjonsdekket landareal (Pedersen mfl. 2017), har svalbardrypene kun moderate svingninger rundt en lav gjennomsnittstetthet uten noen tegn til sykler (figur 2A; Soininen mfl. 2016). Tilsvarende ikke-syklisk fjellrypedynamikk med et lavt gjennomsnitt og varians ser man i høy-alpine økosystemer i Alpene og Pyreneene (Cattadori og Hudson 2000).

I det mer produktive sub-Arktiske økosystemet nord-øst på Island er fjellrypene utsatt for en stor populasjon av en spesialisert rypepredator – nemlig jaktfalk. Her er det relativt gode bevis for at de kraftige 9-11-års syklene er drevet av interaksjoner med jaktfalk (Barraquand og Nielsen 2018). En forutsetning for at en predator kan drive syklene er at predatorodynamikken er faseforsinket i forhold til byttedyrdynamikken. Således kommer toppene i jaktfalkpopulasjonen ganske systematisk etter toppene i fjellrypebestanden på Island (Figur

2B). På Svalbard er fjellreven en generalistpredator som ikke har denne typiske tidsforsinkede numeriske responsen til svingningene i typebestanden.

Mens næringsnett på Island er forholdsvis enkelt og uten innflytelse av små herbivore pattedyr (smågnagere eller hare), er den vanligste økosystemkonteksten for ryper er at de fins i mer komplekse næringsnett der slike herbivorer har nøkkelroller i økosystemet. I våre hjemlige høyfjell og fjellskoger, samt i mange andre boreale og arktiske økosystem, er smågnagere nøkkelarter (se Soininen mfl. i dette heftet). Yngvar Hagen (1952) var tidlig ute med å knytte 3-5-årssyklusen hos smågnagerne til en synkronisert syklus hos lirype (figur 2C). Hagen skjønnte at relasjonen mellom smågnagere og rype var drevet av predatorer som primært livnærte seg av smågnagere, men som skiftet over til rype og andre alternative byttedyr hver gang smågnagerpopulasjonene krasjet. I den boreale klimasonen i Nord-Amerika hvor snøskohare er nøkkelherbivoren i næringsnett istedenfor smågnagere (Ehrich og Yoccoz dette heftet), er rypepopulasjonene synkronisert med de 10-årige hareesyklene gjennom en tilsvarende predasjonsdrevet «alternativ byttedyrmekanisme».

I relativt komplekse næringsnett, som i våre fjellområder, er rypene utsatt for et artsrikt samfunn av predatorer som har ulike relasjoner til ryper (figur 2C). Dette gir muligheter for kompleks dynamikk ved at ulike predatorer vil kunne gi opphav til svingninger med forskjellig syklusperiode. Interaksjoner med spesialiserte rypepredatorer, som jaktfalk og til en viss grad kongeørn, vil tendere til å gi lange sykler (~10-årige), mens effekten av de mange predatorartene som i hovedsak er smågnagerdrevet (f. eks. små mårdyr, fjellvåk og rev) gir korte sykler (~4-årige). Dette kan forklare hvorfor tidsserieanalyser kan påvise samtidige signaturer av sykler med forskjellige perioder (figur 1). Likeledes kan dette forklare den «transiente dynamikken» til mange rypepopulasjoner. Blant annet varierer smågnagersyklusens amplitude over tid (Soininen mfl. dette heftet). Det kan tenkes at rypesvingningene er mest drevet av smågnagersyklus i tidsrom hvor andelen av lemen i smågnagersamfunnet er stor og fordi særlig denne smågnagerarten bidrar til både høy syklusamplitude og sterk predatorrespons (Ims mfl. 2013). Effekten av andre predatorer kan være mest utslagsgivende når smågnagersyklusen er mer dempet. Menneskelig aktivitet påvirker også dynamikken til flere av predatorene (særlig kråkefugl og rødv), som dermed kan være en kilde til variasjoner i rypesvingningene i både tid og rom. Jakt er også en faktor som spiller inn, men kan ikke forklare hovedtrekkene i rypedynamikken.

Siden ryper er herbivorer, har de viktige relasjoner til de plantene de beiter på. Men i motsetning til smågnagere, målere og snøskohare - som har såpass høye populasjonstettheter og store beiteeffekter at dette kan innebære tetthetsavhengige plante-herbivore interaksjoner - er dette lite sannsynlig for ryper. Spekulasjoner om det kan være sykliske variasjoner i næringsinnholdet i planter drevet av kosmiske forhold (solflekker eller månefaser), og som dermed kunne ligge til grunn for sykler i både smågnagere og ryper, har funnet liten støtte i ryperforskningen.

Ryper i klimaendringens tidsalder

I 2015 kom både fjellrype og lirype på den norske rødlista i kategorien «nært truet» fordi overvåkningsdata de siste 10-15 år viser en tilbakegang på 10-30%. Jaktstatistikken på lirype som Olav Hjeljord (2015) har sammenstilt fra det sørøstlige Norge indikerer at tilbakegangen er enda mer dramatisk i et tidsperspektiv på over 100 år (figur 1). Denne tilbakegangen er koplet til at amplituden på svingningene ble drastisk redusert og at det sykliske signalet forsvant (figur 1) - i alle fall på den relativt store geografiske skalaen disse data er et gjennomsnitt over.

Så hva har skjedd? Den langsiktige endringen i rypepopulasjonene samsvarer med tilsvarende endringer i smånagerdynamikken. I perioden fram til ca. 1910 hadde smånagerpopulasjonene kraftige 4-års sykler som var synkronisert over det meste av fjell-Norge (Henden mfl. 2009). Dette samsvarer godt med det tilsvarende tidsrommet i Hjelhjords (2015) jaktstatistikk, da lirypene hadde svingninger med høy amplitude og statistisk signifikant syklisitet (figur 1). I senere tid, og mer lokalt for områdene rundt Hardangervidda, har Kausrud mfl. (2008) vist at kollapsen i lemensyklusen etter 1994 sammenfalt med frafall av syklisitet i rypepopulasjonene. I Finnmark er det fremdeles en viss sammenheng mellom smånagersyklus og svingningene i lirypepopulasjonen (figur 2C), men denne sammenhengen er nok mindre sterk enn tidligere.

Endringene i smånagerdynamikken i fjellet skyldes sannsynligvis klimaendringer (Soininen mfl. dette heftet). Dermed kan klimaendringene på en indirekte måte ha påvirket rypedynamikken gjennom et endret predasjonstrykk. I tillegg er det en rekke andre klimarelaterte mekanismer som kan ha gitt rypene vanskeligere tider (Henden mfl. 2017). Både fjellrype og lirype har et draktskifte som i hovedsak er styrt av lyset. Med stadig kortere vintre blir det derfor også stadig vanligere at hvite ryper opptrer svært synlig mot en snøbar mark (figur 3). Det er sannsynlig at dette har resultert i et større predasjonspress. Denne konsekvensen av «drakt-mismatch» (mismatch = forskyvning) har allerede blitt godt dokumentert for snøskohare (Ehrich og Yoccoz dette heftet). Andre mulige klimaeffekter inkluderer øket forekomst av parasitter med økende nedbør og høyere temperaturer, fenologisk mismatch (forskyvning mellom tilgjengelighet av næringsemner, særlig med insekter og spirende planter som er viktige for rypekyllinger), og øket direkte eller indirekte konkurranse med andre herbivorer (økende populasjoner av hjortedyr og målere). I det hele tatt er ryper med sin sentrale plass i næringsnettene svært følsomme for mange endringer i økosystemene. Det er derfor ingen vågal forutsigelse at rypene kommer til å bli hardt rammet av den brutale klimaoppvarmingen som forventes i fjellet i nordområdene i løpet av dette århundret.

Referanser og videre lesning

- Barraquand F og Nielsen OK. 2018. Predator-prey feedback in a gyrfalcon-ptarmigan system? *Ecology and Evolution* 8(24): 12425-12434.
- Cattadori IM og Hudson PJ. 1999. Temporal dynamics of grouse populations at the southern edge of their distribution. *Ecography* 22: 374-383.

- Fuglei E, Henden J-A, mfl. 2019. Circumpolar status of arctic ptarmigan: Population dynamics and trends. *Ambio* (i trykken).
- Hagen Y. 1952. *Rovfuglene og viltpleien*. Gyldendal Norsk forlag, Oslo.
- Henden J-A, mfl. 2009. Nonstationary spatio-temporal small rodent dynamics: evidence from long-term Norwegian fox bounty data. *Journal of Animal Ecology* 78: 636-645.
- Henden J-A, mfl. 2017. Changed Arctic-alpine food web interactions under rapid climate warming: implication for ptarmigan research. *Wildlife Biology* wlb.00240.
- Hjeljord O. 2015. Ryper før og nå. *INA fagrapport* NMBU 30: pp 28.
- Hudson PJ og Rands MRW. 1988. *Ecology and management of gamebirds*. BSP Professional Books, Oxford, UK.
- Holmstad PR, mfl. 2005. The influence of a parasite community on the dynamics of a host population: a longitudinal study on willow ptarmigan and their parasites. *Oikos* 111: 377-391.
- Ims RA, Henden JA, Thingnes A og Killengreen ST. 2013. Indirect food web interactions mediated by predator-rodent dynamics: Relative roles of lemmings and voles. *Biology Letters* 9 doi: 10.1098/rsbl.2013.0802.
- Ims RA og Henden J-A. 2018. Hva skjer med rypene?
<https://morgenbladet.no/ideer/2018/02/hva-skjer-med-rypene>
- Kausrud KL, mfl. 2008. Linking climate change to lemming cycles. *Nature* 456: 93-97.
- Kvasnes MAJ, mfl. 2010. Spatial dynamics of Norwegian tetraonid populations. *Ecological Research* 25: 367-374.
- Martinez-Padilla J, mfl. 2014. Insights into population ecology from long-term studies of red grouse *Lagopus lagopus scoticus*. *Journal of Animal Ecology* 83: 85-98.
- Moss R og Watson A. 2001. Population cycles in birds of the grouse family (Tetraonidae). *Advances in Ecological Research* 32: 53-111.
- Moss R, mfl. 2000. Spatial Asynchrony and Demographic Traveling Waves during Red Grouse Population Cycles. *Ecology* 81: 981-989.
- Myrberget S. 1971. Bestandsvekslinger hos lirype på ei nordnorsk øy. *Naturen* 1, 40-61.
- Pedersen ÅØ, Fuglei E, Hörnell-Willebrand, Biuw M, Jepsen JU. 2017. Spatial distribution of Svalbard rock ptarmigan based on a predictive habitat model. *Wildlife Biology* 2017: wlb.00239
- Shaw DJ, mfl. 2004. The shape of red grouse cycles. *Journal of Animal Ecology* 73: 767-776.
- Soininen E, Fuglei E, Pedersen ÅØ. 2016. Complementary use of density estimates and hunting statistics: Different sides of the same story? *European Journal of Wildlife Research* 62: 151-160.

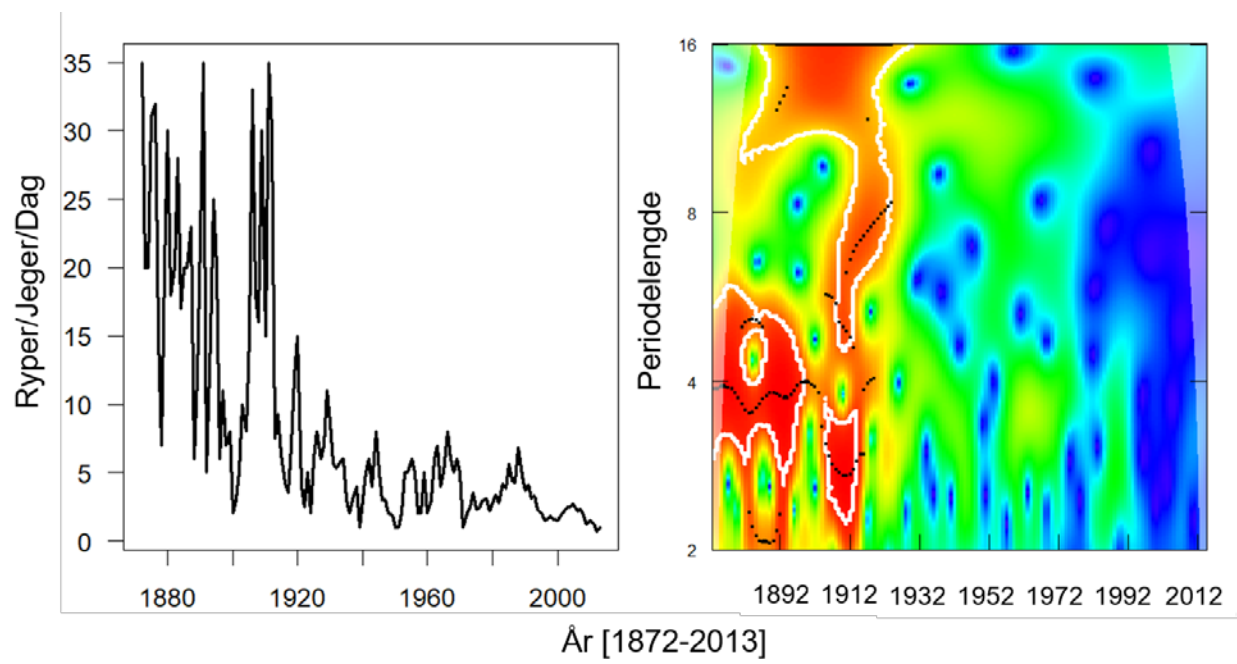
Figurtekster

Figur 1. Olav Hjeljords (2015) sammenstilling av en 140 års tidsserie av daglig utbytte pr. lirypejeger i Sørøst-Norge (venstre panel) og resultater av en wavelets-analyse (en form av tidsseriesanalyse) på en versjon av denne tidsserien (høyre panel) hvor trender over tid er fjernet. Diagrammet som er basert på wavelets-analysen (høyre panel) viser hvordan den dominerende periodelengden går fra en stabil 3-5-årssyklus rundt århundreskiftet (hvite polygoner viser perioder med signifikant syklisk signal med en viss periodisitet), via en dynamikk med både korte og lange periodelengder til ikke-syklisk dynamikk etter ~1920-tallet. Fargene i panelet som går fra rød til blå viser reduksjonen i styrken til det sykliske signalet.

Figur 2. Diagrammene til venstre viser trofiske relasjoner mellom predatorer, ryper og andre herbivorer i næringsnett med ulik grad av kompleksitet fra lav, middels til høy i henholdsvis Svalbard (A), Island (B) og Finnmark (C). Piler med hele streker viser relasjoner mellom ryper og jaktfalk som er en spesialisert rypepredator. Langstiplede piler viser relasjoner mellom herbivorer og predatorer som er spesialiserte på smånagere. Kortstiplede piler viser relasjoner knyttet til generalistpredatorer. Grafene til høyre viser tidsserier (tetthet) for svalbardrype og fjellrev (A), fjellrype og jaktfalk (B) og lirype og smånagere (C). Legg merke til at det på Svalbard ikke er noen tidsforsinkelse mellom kurvene for predator (antall aktive fjellrevhi) og byttedyr (rype) slik det er mellom predator (jaktfalk) og byttedyr (rype) på Island. Tidsseriene fra Finnmark viser at det fremdeles er en viss synkronitet mellom ryper og smånagere.

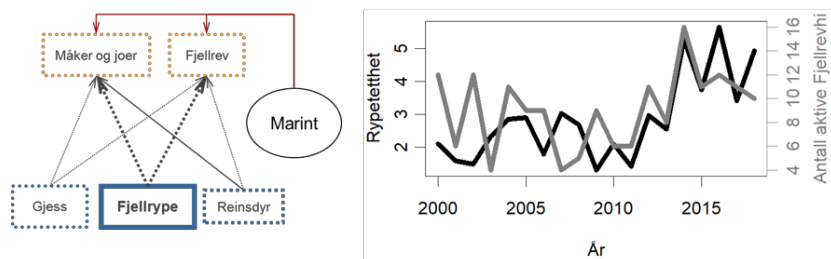
Figur 3. Bilde av hvite liryper på snøbar mark på Tromsøya for å illustrere «draktmismatch». Bilde er tatt 12. november 2015 (foto: John-André Henden).

Figur 1.

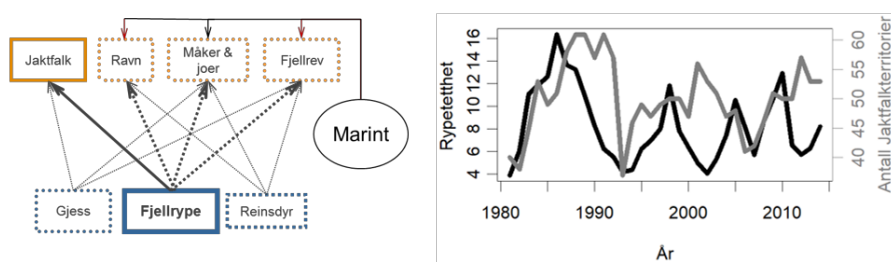


Figur 2.

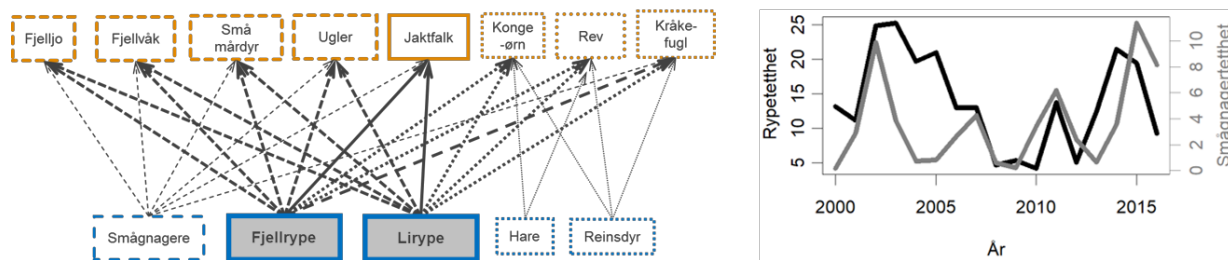
A) Svalbard



B) Island



C) Finnmark



Figur 3.

