

TROFISKE KASKADEEFFEKTER: MULIG BETYDNING AV GJENINNVANDRING AV ULV (*Canis lupus*) PÅ BESTANDENE AV RØDREV (*Vulpes vulpes*) OG HARE (*Lepus timidus*)

TROPHIC CASCADE EFFECTS: POSSIBLE CONSEQUENCES OF THE
REESTABLISHMENT OF WOLF (*Canis lupus*) ON POPULATION DENSITIES OF
RED FOX (*Vulpes vulpes*) AND MOUNTAIN HARE (*Lepus timidus*)

SIMEN MYRVANG

UNIVERSITETET FOR MILJØ- OG BIOVITENSKAP
INSTITUTT FOR NATURFORVALTNING
MASTEROPPGAVE 30 STP. 2009



Forord

Hovedoppgaven er skrevet for Norsk Institutt for Naturforskning (NINA) og Universitet for Miljø- og Biovitenskap (UMB). Jeg valgte nettopp denne oppgaven fordi rovdyr, spesielt ulv er noe som opptar meg, og noe jeg interesserer meg for. I og med at jeg kommer fra Koppang, der et av de første ulverevirene ble opprettet i nyere tid, har jeg fått føle tilstedeværelsen av ulv innpå livet både gjennom jakt og møter med ulv.

Jeg vil takke mine veiledere Vidar Selås, UMB og Hans Christian Pedersen, NINA for uvurderlig hjelp gjennom oppgaveskrivingen, samt Håkon Solvang, HIHM for hjelp med kart og sporingsdata.

Jeg vil også takke min bror, Sverre Myrvang for hjelp med lagring og utlegging av kadavre og utlån av diverse utstyr til snøscooter, samt teknisk hjelp. En takk går også til Erling og Ola Johan Rustad for uvurderlig hjelp med utleggingen av kadavrene. Deres far Nils Rustad fortjener også en takk for at jeg fikk lagre en del kadavre på gården hans i Elverum. Jeg håper ikke lukten sjenerte dere alt for mye.

En takk går også til Øystein Wiig og Gudmund Westereng ved Naturhistorisk Universitet i Oslo for tilgang på fangstdata av smågnagere fra Fuggdal i Rendalen og til Helge B. Pedersen i Bjerke JFF for tilgang på fangstdata av smågnagere i Nannestad.

Jeg vil til slutt takke min gode samboer, Mona Bakke for god støtte og hjelp under prosessen. Hun har backet meg opp og hjulpet meg med mange detaljer rundt oppgaven, deriblant noen strålende tegninger. Tusen takk! Jeg sender også en tanke til vår 11 måneder gamle datter Ida, som har vært snill helt siden fødselen og ikke forstyrret far i nevneverdig grad mens han har jobbet med oppgaven.

Ås, 15.12.2009

Simen Myrvang

Sammendrag

De siste 15 årene har det vært en markant økning i bestanden av ulv (*Canis lupus*) i Norge.

Denne studien tok for seg trofiske kaskadeeffekter mellom ulv, rødrev (*Vulpes vulpes*) og hare (*Lepus timidus*). Hypotesen gikk ut på om rødreven endret atferd ved inntreden av ulv og om dette kunne påvirke rødrevbestanden. Videre ble det undersøkt om dette igjen ga utslag på harebestanden.

Fem ulverevir Hedmark ble valgt som studieområde og i tillegg ble det valgt ut fem kontrollområder som skulle være uten påvirkning av ulv. Det ble plassert ut et elgkadaver i hvert av de ti områdene. Aktiviteten til rødrev ble målt ved bruk av utplasserte kameraer som registrerte aktiviteten på kadaveret i to 14-dagers sykluser. I tillegg ble det benyttet snøsporingsindekser fra områdene og offisiell jaktstatistikk fra Statistisk sentralbyrå for å finne korrelasjoner mellom artene.

Feltforsøket viste en tendens til negativ korrelasjon mellom rødrev og estimert antall ulv året før. I Hedmark og Akershus var det en signifikant negativ korrelasjon mellom endringen i antall rødrev skutt og antall ulv, estimert som antall ulver tilstede forrige år minus antall ulver skutt inneværende sesong.

Snøsporingsanalysene viste en signifikant positiv korrelasjon mellom rødrev og hare, som følge av at begge artene var positivt korrelert med fjorårets smånagerindeks. Snøsporingsanalysene fra rødrev og hare ble sammenlignet med kommunenes gjennomsnittelige breddegrad, andel jordbruksareal og andel areal over 900 m, samt med gjennomsnittelig antall ulv i perioden 2004-2007. Ut ifra dette kan man se en tendens til trofisk kaskadeeffekt mellom ulv, rødrev og hare.

Studiet kan dermed ikke endelig fastslå om ulven gjennom rødreven er med på å regulere harebestanden.

Summary

There has been a marked increase in wolf (*Canis lupus*) density in Norway within the last 15 years. This study investigated possible trophic cascade effects between wolf, red fox (*Vulpes vulpes*) and mountain hare (*Lepus timidus*). The hypothesis was that an increase in the wolf density would influence red fox behaviour or density. It was also investigated if there were any cascade effects on the mountain hare density. The study area was five wolf territories in Hedmark, Norway. As control, five areas without influence by wolves were chosen. A moose carrion was placed in each of the ten areas. Red fox activity was measured by a mounted camera nearby the carrion, two times in a two week cycle. To find correlation between the species, snow tracking data and hunting statistics were used. The field work showed a tendency to a negative correlation between red fox activity on the carrions and the estimated number of wolves in the previous year. In Hedmark and Akershus, there was a significant negative correlation between the annual change in the number of red foxes hunted and wolf numbers, estimated as the number present in the previous year minus the number shot in the present season. The snow tracking data analysis showed a significant positive correlation between red fox and hare, because both species were positive correlated with the small rodent index of the previous year.

The snow tracking data analysis from red fox and mountain hare were compared with the average latitude, the proportion of agriculture landscape and the proportion of area above 900 meters height from each municipality being a part of this study. From this, a tendency of trophic cascade effect can be predicted.

The study can not determine whether the wolf can regulate the population of mountain hare through the red fox.

Innholdsfortegnelse

Forord	I
Sammendrag	II
Summary	III
Innholdsfortegnelse	IV
1 Innledning	1
2 Materiale og metoder	5
2.1 Områdebeskrivelse	5
2.1.1 Områdene med ulverevir	5
2.1.2 Områdene uten ulv	5
2.2 Observasjon med kamera på åte	6
2.3 Bruk av jaktstatistikk	8
2.4 Sporingssindekser	8
2.5 Statistisk bearbeidelse	9
3 Resultater	10
3.1 Bilder fra elgkadavrene	10
3.2 Jaktstatistikk	11
3.3 Snøsporingssanalyser	12
4 Diskusjon	15
4.1 Bilder fra feltarbeid	15
4.2 Jaktstatistikk	15
4.3 Sporingssanalyser	16
4.4 Direkte og indirekte effekter av ulv	17
Konklusjon	18
Referanser	19
Vedlegg	23

1 Innledning

Interaksjoner mellom forskjellige rovdyrarter kan arte seg både som predasjon (Polis & Holt 1992, Palomares & Caro 1998), konkurranse (Polis & Holt 1992) og tilrettelegging (facilitation) (Wilmers et al. 2003a). Forholdet mellom to potensielle konkurrerende arter kan utvikle seg til å bli et predator-bytte forhold, og dette kalles intraguild predasjon (IGP) (Polis & Holt 1992). I intragilde interaksjoner finner sted en kombinasjon av konkurranse og predasjon, der potensielle konkurrenter drepes som følge av konkurranse om begrensede ressurser (Polis et al. 1989). Det finnes lite forskning på intraguild interaksjoner i Norge, men fra USA finnes flere rapporter på emnet. Mye av forskningen tar for seg relasjonene mellom ulv (*Canis lupus*) og coyote (*C. latrans*), og resultatene fra disse studiene viser at ulven fortrenger coyotene og begrenser tettheten og utbredelsen til coyotebestanden (Switalski 2003, Berger & Gese 2007). En parallell kan også trekkes til forholdet mellom coyote og vaskebjørn (*Procyon lotor*) som er studert i USA (Gerth & Prange 2007). IGP finner sted mellom medlemmer av det samme guildet. Dette er definert i bred forstand for å inkludere alle taxa i et samfunn som bruker de samme eller nær beslektede ressurser, og som derfor blir konkurrenter (Polis & Holt 1992).

Studier på interaksjoner mellom coyote og rødrev (*Vulpes vulpes*) har vist at coyoten igjen fortrenger reven fra sine aktive områder (Harrison et al. 1989, Switalski 2003, van Etten et al. 2007). Linnell og Strand (2000) viser til flere amerikanske studier, der coyotebestanden økte betydelig som følge av tilbakegang i ulvebestanden, og at coyoten igjen var ansvarlig for en dødelighet på mellom 75 og 90 % av kit fox (*Vulpes macrotis*). ”The mesopredator release hypothesis” er en hypotese som går ut på at bestanden av mesopredatorer øker hvis bestanden av toppredatoren går tilbake. Innen bevaringsbiologi er hypotesen svært sentral, der den kan benyttes for å forklare økt bestandstetthet av mesopredatorer, så vel som nedgang i både tetthet og diversitet av mesopredatorens byttedyr (Sæther 1999, Palomares og Caro 1998). Hypotesen er kontroversiell, og har fått begrenset kritisk evaluering, men er like fullt basisen for mange forvaltningsprogrammer (Crooks & Soule 1999).

Ulven er en av de viktigste toppredatorene i Europa. Den er i dag utbredt i Skandinavia, Finland, Russland og mange av de gamle Sovjetrussiske statene, Øst-Europa, Italia og Spania. Ulven er en aktiv jeger, og lever hovedsaklig av elg (*Alces alces*) og rådyr (*Capreolus*

capreolus). Sommernæringen kan også bestå av grevling (*Meles meles*) og bever (*Castor fiber*) i tillegg til rødrev (Hjeljord 2006, Wabakken 1990). Den siste store ulveperioden i Norge var omkring 1850. Årene etter sank bestanden betraktelig, og i 1880 var jaktutbyttet på ulv bare 10 % i forhold til 1850. De neste 100 årene var det ingen yngling av ulv i Sør-Norge, og i 1966 var arten nesten helt utryddet (Wabakken et al. 2001). En effekt av dette ble antydning å være en betydelig økning av rødrevbestanden, med en følgende kaskadeeffekt på byttedyr på lavere trofiske nivåer (Sæther 1999, Elmhagen & Rushton 2007). Noen spredte individer fantes i Sør-Norge på 1980-tallet, men yngling foregikk ikke før i 1997 (Pedersen et al. 2005). Siden ulven er svært formeringsdyktig tok bestanden seg raskt opp (Wabakken et al. 2001). Ulven kan vandre lange distanser ved utvandring, opptil flere hundre kilometer, og vil enkelt kunne spre seg til store områder (Wabakken et al. 2001, Linnell et al. 2005). Dagens bestand i Norge er på mellom 30 og 40 ulver (Wabakken & Strømseth 2009).

Rødreven er en av våre vanligste mesopredatorer. Den er en generalist og næringen består av småpattedyr, hare, fugl, egg, sauelam, rådyr- og reinskalver, frosk, paddar, bær, frukt, åtsler og avfall (Lund 1962). Rødreven er særst tilpasningsdyktig, og kan finnes nært sagt over hele landet. Bestanden av rødrev varierer i stor grad med bestanden av smågnagere, fordi en stor andel av tispene vil yngle og ha store kull i gode smågnagerår (Hjeljord 2006). Fordi rødreven trolig har en nøkkelrolle i begrensningen av småviltbestandene hos oss (Smedshaug et al. 1999), og også regnes for å være den viktigste trusselen mot den utrydningstruede fjellreven (*Alopex lagopus*) (Tannerfeldt et al. 2002, Selås & Vik 2007), er det av stor interesse å vite hvordan den påvirkes ved tilstedeværelse av ulv. Ulv er en viktig predator på rødrev, noe som underbygges av flere amerikanske studier (Dekker 1989).

Studier har vist at rødreven kan veie opp risikoen for å bli predatert av en toppredator ved å endre atferd, som for eksempel å utvise større vaktomhet (Switalski 2003). Det har vært antatt at mesopredatorer kan dra nytte av ulven ved at det blir flere kadavre tilgjengelig (Wilmers et al. 2003a). Ved den økte tilgangen på kadavre ved en økning i ulvestammen blir det imidlertid et spørsmål om risiko om rødreven skal forsøke å utnytte kadavrene eller om den skal skaffe mat på annen måte. Det er derfor mulig at rødrevebestanden vil bli negativt påvirket av tilstedeværelse av ulv, fordi reven ikke lenger kan utnytte åtsler uten risiko for selv å bli predatert. I en studie i Hedmark fant Glorvigen (2008) at det i områder nær mennesker var mindre rødrev dersom det var høy aktivitet av ulv.

En av de småviltartene som påvirkes negativt av rødrev er hare (*Lepus timidus*), en art som hos oss er utbredt over hele fastlandet, helt fra havnivå til tregrensen (Myrberget 1990), og i all slags terreng (Eide 1995). Rødrevens betydning for harebestanden tydeliggjorde seg på 1980-tallet, da reveskabben var på topp, og bestanden av rev var på et lavmål (Smedshaug et al. 1999). Bestanden av hare økte kraftig i samme tidsperiode, enkelte plasser til det tredobbelte (Lindlöf 1987, Smedshaug et al. 1999, Slåtta et al. 2002). Tilsvarende bestandsøkning av mår (*Martes martes*) i den samme perioden, og det faktum at bestanden av kråkefugler holdt seg på samme nivå, vitner om at andre predatorer i mindre grad enn rødreven innvirker på reguleringen av småviltbestanden (Smedshaug et al. 1999). Bestanden av hare økte da på samme måte som bestandene av hønsefugl (Lindström et al. 1994). Bestanden av hare har gått jevnt nedover siden starten av 1990-tallet, og dagens jaktresultat er bare ca 25% av hva det var i 1990 (Statistisk sentralbyrå 2009). Haren har høy reproduksjon, men kort levetid, og det er særlig revens predasjon på hareunger som holder bestanden nede (Hjeljord 2006).

Ifølge Polis & Holt (1992) kan tre distinkte effekter oppstå når en predator kommer inn i et allerede konkurrerende miljø. 1: Predasjon på en konkurransesterk konsument kan forhindre eksklusjon av andre arter gjennom konkurranse og fremheve sameksistens. 2: Predasjon kan indirekte øke ressuroverfloden ved å svekke alle konsumentpopulasjonene. Dette kalles også trofisk kaskadeeffekt. 3: Predasjon på en produktiv konsument kan tillate predatoren å øke til et nivå som er tilstrekkelig for å ekskludere de mindre produktive konsumentene. I de enkleste tilfellene gjelder dette for et system med tre arter, der en av konkurrentene også er en predator og den andre er bytte. Denne modellen kan relateres til undersøkelsen min, der ulven er toppredatoren, reven er både predator og bytte, mens haren er bytte.

Dette prosjektet tar sikte på å kartlegge om rødrev får endret atferd eller om bestanden endrer seg når ulvestammen vokser, og om dette kan ha videre påvirkning på harebestanden (Fig. 1). For å kartlegge dette ble det gjennomført et feltarbeid med registrering av rødrevaktivitet på elgkadaver i og utenfor ulveområder. I tillegg ble det hentet inn jaktstatistikk fra Statistisk sentralbyrå for å undersøke om endringer i avskyting av rødrev kan relateres til ulvebestand, samt sporingsdata fra Høgskolen i Hedmark, avdeling Evenstad, for å se om bestanden av rødrev og hare er påvirket av ulvens tilbakekomst midt på 1990-tallet. Ulvens negative effekt på coyote er vel dokumentert i USA (Berger & Gese 2007, Switalski 2003), og en undersøkelse fra Norge indikerer at den kan ha en tilsvarende negativ effekt på rødreven hos

oss (Glorvigen 2008). Hypotesen i denne undersøkelsen er om ulven påvirker rødrevbestanden negativt, og følgelig har en positiv effekt på småviltarter som hare (Polis & Holt 1992).

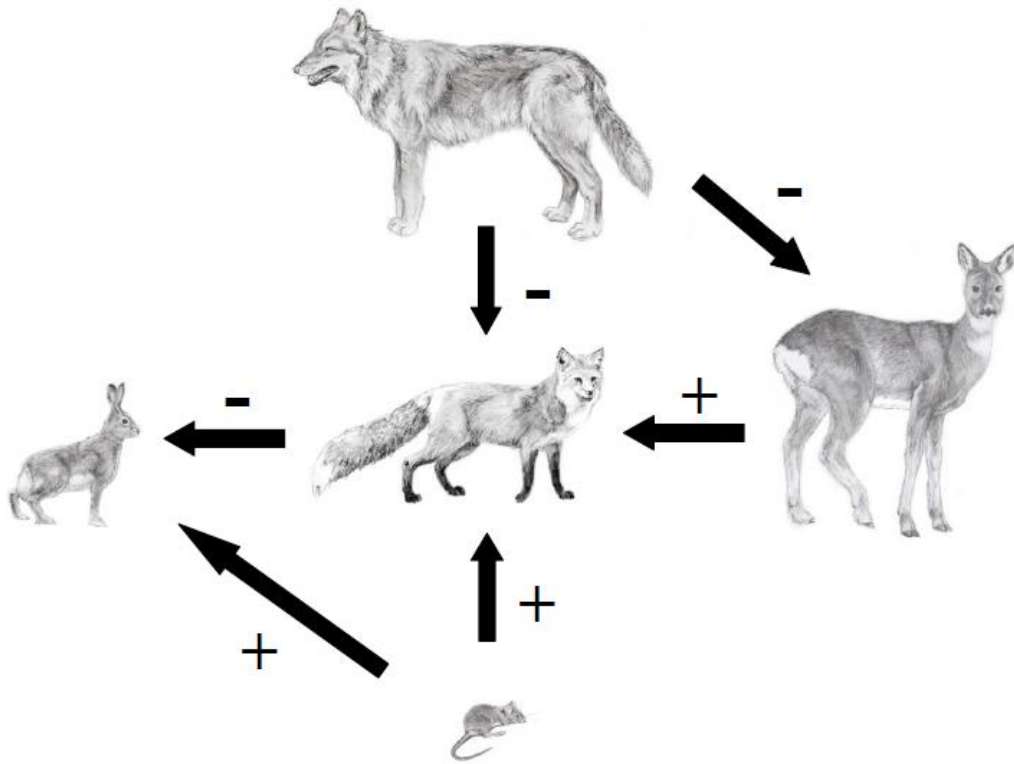


Fig. 1: Relasjonene mellom predator, mesopredator og bytte i et økosystem. Pluss og minustegn angir korrelasjon mellom predator og byttedyr. (Tegninger: Mona Bakke, 2009).

2 Materiale og metoder

2.1 Områdebeskrivelse

Feltarbeidet ble utført ved ti lokaliteter i Hedmark fylke (Fig. 2). Områdene med ulv som inngikk i undersøkelsen var Flendalen, Ulvådalen, Risberget, Kjellmyra og Lundersæther. Undersøkelsesområdene uten ulv var Koppang, Nordhue, Heradsbygda, Tørberget og Brandval. Koordinatene for kadavrenes plassering finnes i vedlegg 1. For å få likest mulig forutsetninger for å kunne sammenlikne forsøks- og kontrollområder ble det lagt vekt på å finne kontrollområder med lignende terreng, vegetasjon og byttedyr som i forsøksområdene.

2.1.1 Områdene med ulverevir

Kadaveret i Flendalen ble plassert i tilknytning til spredt skogterreng dominert av furu (*Pinus sylvestris*). Området ligger 350-400 meter over havet (m.o.h), og er en del av Osdalsreviret. Åtet ble plassert 100 meter fra nærmeste vei, og menneskelig ferdsel var antatt å være variert til moderat. Kadaveret i Ulvådalen ble plassert på en kolle 300 meter fra nærmeste vei, omkring 450 m.o.h. Landskapet bar preg av myr og koller med spredte furutrær, og området er en del av Julussareviret. Menneskelig ferdsel ble her anslått å være minimal. Forsøksområdet i Risberget var dominert av gran (*Picea abies*), og åtet ble plassert 50 meter fra ubrøytet skogsbilvei. Området er en del av Kynnareviret, med svært lite menneskelig aktivitet. Kadaveret ved Kjellmyra ble plassert i kanten av kuppert hogstflate med spredte frøtrær av furu. Nærmeste vei lå 150 meter unna, og i nærheten av foringsplass for elg. Ulvereviret i området var Juvberget. Menneskelig aktivitet ble på grunn av foring i nærområdet anslått til å være moderat. I Lundersæter ble kadaveret plassert i blandingsskog av gran og furu, på en flatetopp. Forsøksområdet var en del av Gräsmarkreviret, med minimal påvirkning av mennesker vinterstid.

2.1.2 Områdene uten ulv

Forsøksområdet på Koppang bar preg av furu- og granskog med bergknauser, og en hogstflate like ved. Kadaveret ble plassert omkring 330 m.o.h. og antatt i stor grad å være skånet for menneskelig ferdsel, da området lå langt fra turløyper. Jernbanen lå 100 meter ovenfor åtselet. Kadaveret på Nordhue ble plassert på toppen av en bratt li ved et stort hogstfelt. Området lå cirka 650 m.o.h og bar preg av blandingsskog med overvekt av gran. Menneskelig aktivitet er også her anslått å være minimal vinterstid grunnet store snømengder og få stier. I Heradsbygda ble kadaveret plassert på en kolle i tilknytning til myr. Landskapet bar preg av

store myrområder dominert av furutrær. Forsøksområdet lå omkring 200 m.o.h. Den menneskelige aktiviteten ble anslått å være middels grunnet noe vinterjakt på elg, og uttak av tømmer. Kadaveret på Tørberget ble plassert 300 meter fra fylkesveien utenfor sentrum, og bar dermed preg av en over middels aktivitet av mennesker. Området var dominert av gran, og lå i overgangen skog/myr. Dette forsøksområdet grenset også til Osdalsreviret. I Brandval ble kadaveret plassert i utkanten av en hogstflate i overgangen til furuskog omkring 150 meter fra skogsbilvei. Det ble tatt ut tømmer i nærområdet, i tillegg til å være et turterreng, og den menneskelige aktiviteten ble anslått å være over middels.

2.2 Observasjon med kamera på åte

Kameraovervåkning ved åte ble gjennomført i perioden januar-april 2008. Ti kadavre av elg påkjørt av tog på Rørosbanen ble benyttet i prosjektet. For å lette arbeidet med å frakte kadavrene ble det stort sett valgt ut kalv og ungdyr. Disse ble fraktet ut til studieområdene med snøscooter eller ved håndkraft. Kadavrene ble forsøkt plassert i flatekanter i overgangen mellom skog og flate eller oppe på en liten haug. Det var i hovedsak spredt vegetasjon rundt kadaveret og vekselvis småskog av gran og furu. Avstand fra bebyggelse varierte fra 0,6 til 10 km, men de fleste åtene lå 1,5-6,5 km fra bebyggelse. På Nordhue ble åtet spist opp før det kom opp kamera, slik at det bare ble data fra fire av kontrollområdene.

I to 14-dagers sykluser ble det i alle områdene montert et selvutløsende kamera 10-15 m fra kadavrene. Dette fungerte ved at en konisk sensorstråle ble stilt inn mot kadaveret. Strålen var ca 1 meter i diameter ved en avstand på 10 meter. Kameraet var av type Sony CamTracker (CamTracker 2008) (Fig. 3), og bestod av et Sony Cybershot 5,1 megapixel kompaktkamera, et blitshus og en batteripakke. Batteriene sørget for strøm til blitsen og til oppvarming av kamerahuset og batterikassen. I streng kulde ble batteriene raskere utladet, og kameraene sluttet følgelig å fungere etter kortere tid. Endringer i temperatur og luftfuktighet gjorde iblant at linsen dugget slik at bildene ble ubrukelige. Det kunne også sette seg snø i linsebeskytteren, noe som førte til mørke bilder. Ideelt sett burde det derfor vært kameraer på alle åtene samtidig. Da det bare var fem kameraer tilgjengelig ble de satt opp i to ulveområder med tilhørende kontrollområder samtidig, mens et kamera ble holdt i reserve. Dette førte til at åtet i noen av områdene (Brandval, Flendalen, Ulvådalen og Åsnes) ble spist opp før andre kamerarunde.



Fig. 2: Kart over forsøksområder i Hedmark. Kadaver i ulverevir er markert med blått og kadaver i kontrollområdene er markert med rødt.

2.3 Bruk av jaktstatistikk

Statistisk sentralbyrå gir hvert år ut en rapport med jaktstatistikk fra alle fylkene i Norge. Statistikk fra disse rapportene ble innhentet fra 1999 til 2009 for å se om jaktuttaket av rødrev var negativt korrelert med bestanden av ulv. Det ble analysert statistikk fra Oppland, Hedmark, Oslo/Akershus og Østfold. Hedmark, Oslo/Akershus og Østfold dekker svenskegrensen der ulvene vandrer inn i Norge, mens Oppland ble tatt med som et kontrollområde uten ulv. For å korrigere for en eventuell trend i jaktstatistikken ble det brukt endring i antall rev felt i forhold til fjoråret som responsvariabel.

Det ble korrigert for mulig positiv effekt av smågnagerbestand ved å bruke fangstindeks (antall gnagere fanget per 100 felledøgn) fra Fuggdal i Rendalen (Hedmark), samlet inn av Zoologisk museum ved Universitetet i Oslo, fra Nannestad (Akershus), samlet inn av Bjerke Jeger- og Fiskerforening, og fra Øystre Slidre (Oppland) samlet inn av Institutt for naturforvaltning i perioden 2002-2008, supplert med data fra Zoologisk Museum for årene 1999-2001.

2.4 Springesindekser

Gjennom Høgskolen i Hedmark avdeling Evenstad fikk jeg tilgang på sporingsdata for rødrev og hare gjort i de syv kommunene Stor-Elvdal, Trysil, Elverum, Våler, Åsnes, Grue og Kongsvinger fra 2005 til 2008. Dette er sporinger som er utført av frivillige og som tar sikte på å kartlegge de jaktbare viltartene. For hver art beregnes en springesindeks som er antall spor per km delt på antall sporingsdøgn. Denne indeksen ble igjen delt på antall sporingslinjer for å finne den endelige springesindeksen for hver av de fem kommunene.

Haren foretrekker tidlige suksesjonsfaser i skogen, hogstflater og setervoller framfor jordbrukslandskap med impediment og magrere mark (Hjeljord 2006). For rødreven kan en forvente høyest tetthet i lavlandet og i produktive områder (Christensen 1990). Springesindeks for både rødrev og hare ble derfor analysert i forhold til både smågnagerbestand (Fuggdal), ulvebestand, kommunens gjennomsnittlige breddegrad, prosentandel av jordbruksareal og prosentandel areal over 900 m. Informasjon om jordbruksareal og høydesoner ble hentet fra Statistisk sentralbyrå.

2.5 Statistisk bearbeidelse

På grunn av relativt begrenset materialstørrelse ble det brukt ikke-parametriske tester, i form av Kendall Rank korrelasjonsanalyser (Siegel & Castellan 1988). Fordi hypotesen har vært at det vil være negativ effekt av ulv på rødreven er de fleste testene ensidige.

Når det gjelder sporingsindeksene, ble det både for rødrev og hare også kjørt en multippel regresjonsanalyse (blandet modell) med smågnagerbestand og ulvebestand som mulige forklaringsvariabler. Her ble det korrigert for effekt av variabler som breddegrad, jordbruksareal og høydeforskjeller ved å legge inn område (kommune) som tilfeldig variabel.

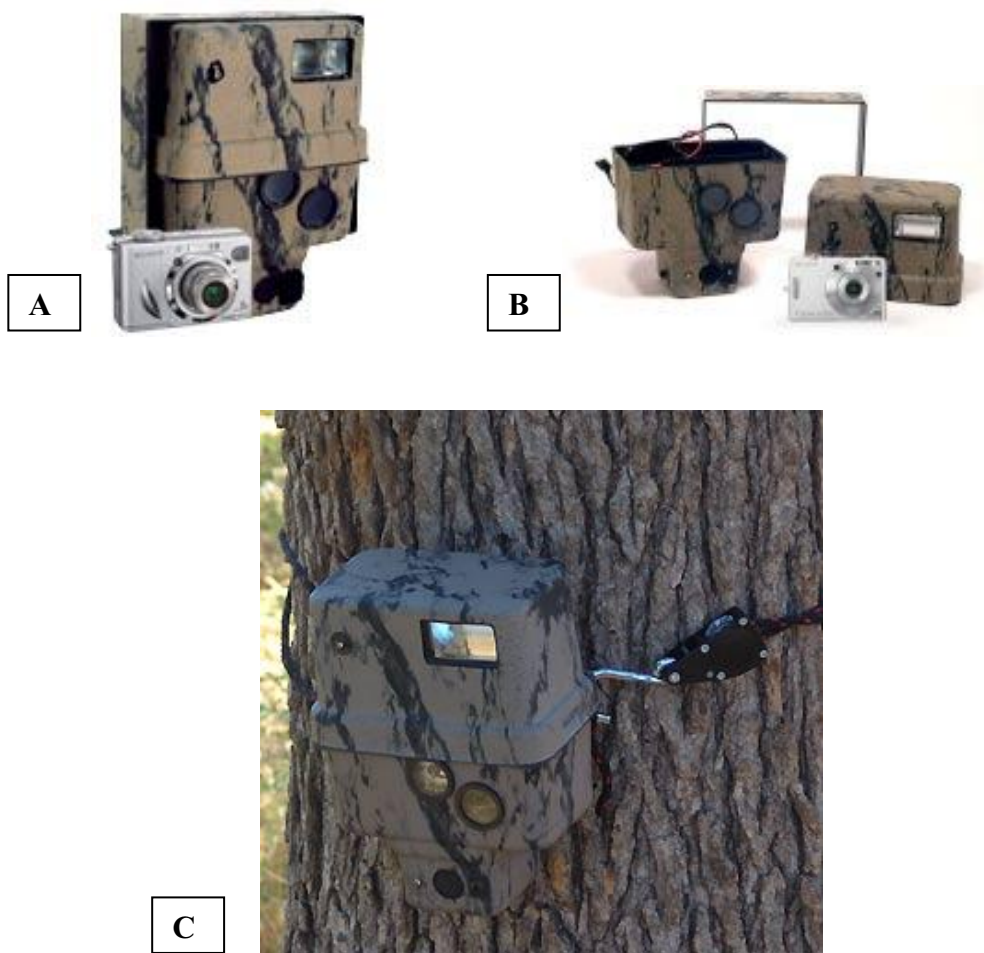


Fig. 3: Sony CamTracker kamera. Bilde A viser kamera og kamerahus med blits. Bilde B viser kameraet i forskjellige deler. Bilde C viser kameraet montert.

3 Resultater

3.1 Bilder fra elgkadavrene

Kråkefugl og rev utgjorde hovedandelen av de dyrene som ble fotografert (Tabell 1). Det ble tatt totalt 32 bilder av rødrev, 26 i områder der det ikke fantes ulv og seks i områder som omfattet ulverevir. Det var en tendens til negativ korrelasjon mellom antall fotografier av rev og estimert antall ulver i det aktuelle området vinteren før (Kendall Rank Korrelasjon, Tau = -0,40, P = 0,087, ensidig test, n = 9; Fig. 4). Resultatet ble omtrent det samme når det ble korrigert for om det var utført filming i en eller to 14-dagers perioder (Kendall Partiell Rank Korrelasjon, Tau = -0,42, P < 0,10, ensidig test, n = 9).

Tabell 1: Oversikt over totalt antall bilder tatt fra hvert område og hvor mange av hver art som var med på bildene.

Ulv	Område	Totalt	Rødrev	Jerv	Mår	Grevling	Kongeørn	Kråkefugl
Nei	Koppang	857	2	1				9
Nei	Tørberget	35	7					13
Nei	Heradsbygda	278	17		5			
Nei	Brandval	535						
Ja	Flendalen	10	1	3				
Ja	Ulvådalen	57						
Ja	Åsnes	59	3				1	241
Ja	Risberget	8						
Ja	Lundersæter	57	2			1		16

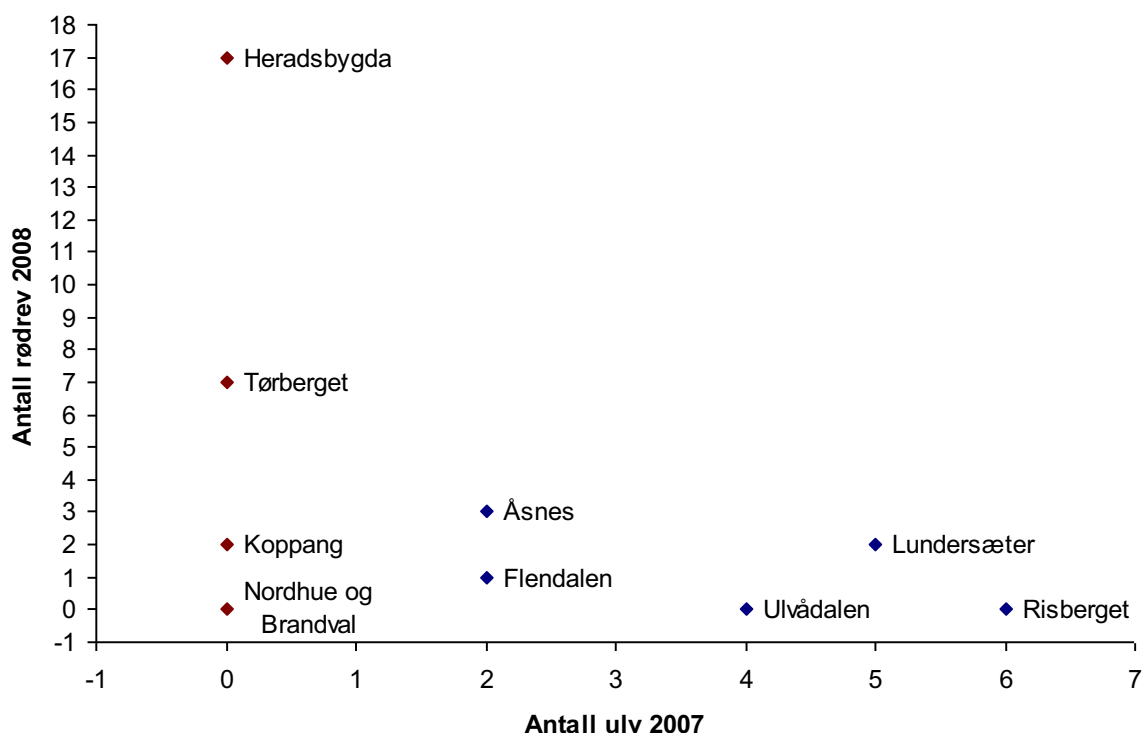


Fig. 4: Antall rødrev fotografert på åte i hvert område sammenlignet med estimert antall ulver i det aktuelle området vinteren i forveien. Områder med ulv er markert med blått, mens områder uten ulv er markert med rødt.

3.2 Jaktstatistikk

Endring i antall rødrever skutt i Hedmark var negativt men ikke signifikant relatert til antall ulv i områdene året i forveien (Kendall Rank Korrelasjon, $\text{Tau} = -0,30$, $P = 0,121$, ensidig test, $n = 10$; Fig. 5). Hvis en imidlertid korrigerer ulveindeksen fra forrige år ved å trekke fra antall ulver skutt inneværende jaktseason, blir korrelasjonen signifikant ($\text{Tau} = -0,56$, $P = 0,013$, ensidig test, $n = 10$). Endring i antall rødrever skutt i Akershus var negativt korrelert både til antall ulv året i forveien ($\text{Tau} = -0,70$, $P = 0,003$, ensidig test, $n = 10$) og korrigert antall ulv ($\text{Tau} = -0,56$, $P = 0,013$, ensidig test, $n = 10$). For Oppland og Østfold var det ingen korrelasjon mellom reveindeksen og antall ulv.

Det var en tendens til at årlig endring i antall rødrev skutt i Hedmark var positivt korrelert med fangstindeksen for smågnagere fra Rendalen året i forveien ($\text{Tau} = 0,38$, $P = 0,064$, ensidig test, $n = 10$). Ved å korrigere for gnagerindeksen, ble det signifikant negativ korrelasjon også med antall ulver vinteren i forveien (Kendall Partiell Rank Korrelasjon, Tau

= -0,46, $P < 0,050$, ensidig test, $n = 10$). For de andre fylkene var det ingen signifikante korrelasjoner mellom reveindeksen og noen av smågnagerindeksene.

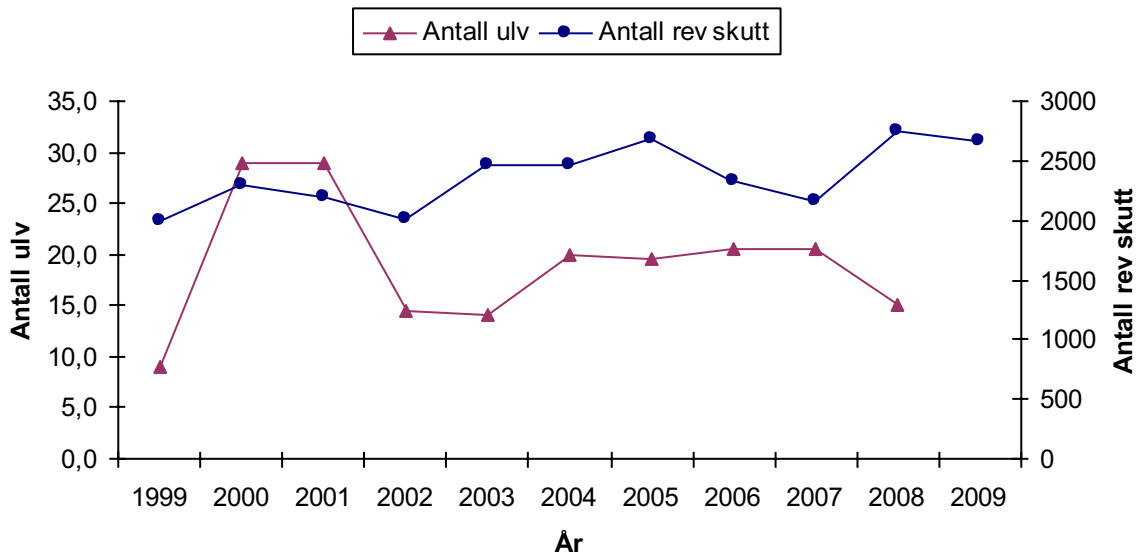


Fig. 5: Antall skutte rødrever og estimert bestandsstørrelse for ulv i Hedmark 1999-2009. Fangstdata innsamlet av Zoologisk Museum, Universitetet i Oslo, viser at det i Rendalen var en liten bestandstopp for smågnagere i 2002, en middels topp i 2004 og en høy topp i 2007.

3.3 Snøsporingsanalyse

Ved å bruke gjennomsnittsindeks for de syv kommunene med springstall for perioden 2003-2008, var det en signifikant positiv korrelasjon mellom snøsporingsindeks for hare og rødrev (Kendall Rank Korrelasjon, $\text{Tau} = 0,73$, $P = 0,039$, tosidig test, $n = 6$; Fig 6). Dette skyldtes at begge artene var positivt korrelert med forrige års gnagerindeks fra Rendalen (rødrev: $\text{Tau} = 0,83$, $P = 0,022$; hare: $\text{Tau} = 0,97$, $P = 0,007$). Hverken rødrevindeks eller hareindeks var relatert til fjorårets ulvebestand (begge arter: $\text{Tau} = 0,14$, $P = 0,702$, $n = 6$).

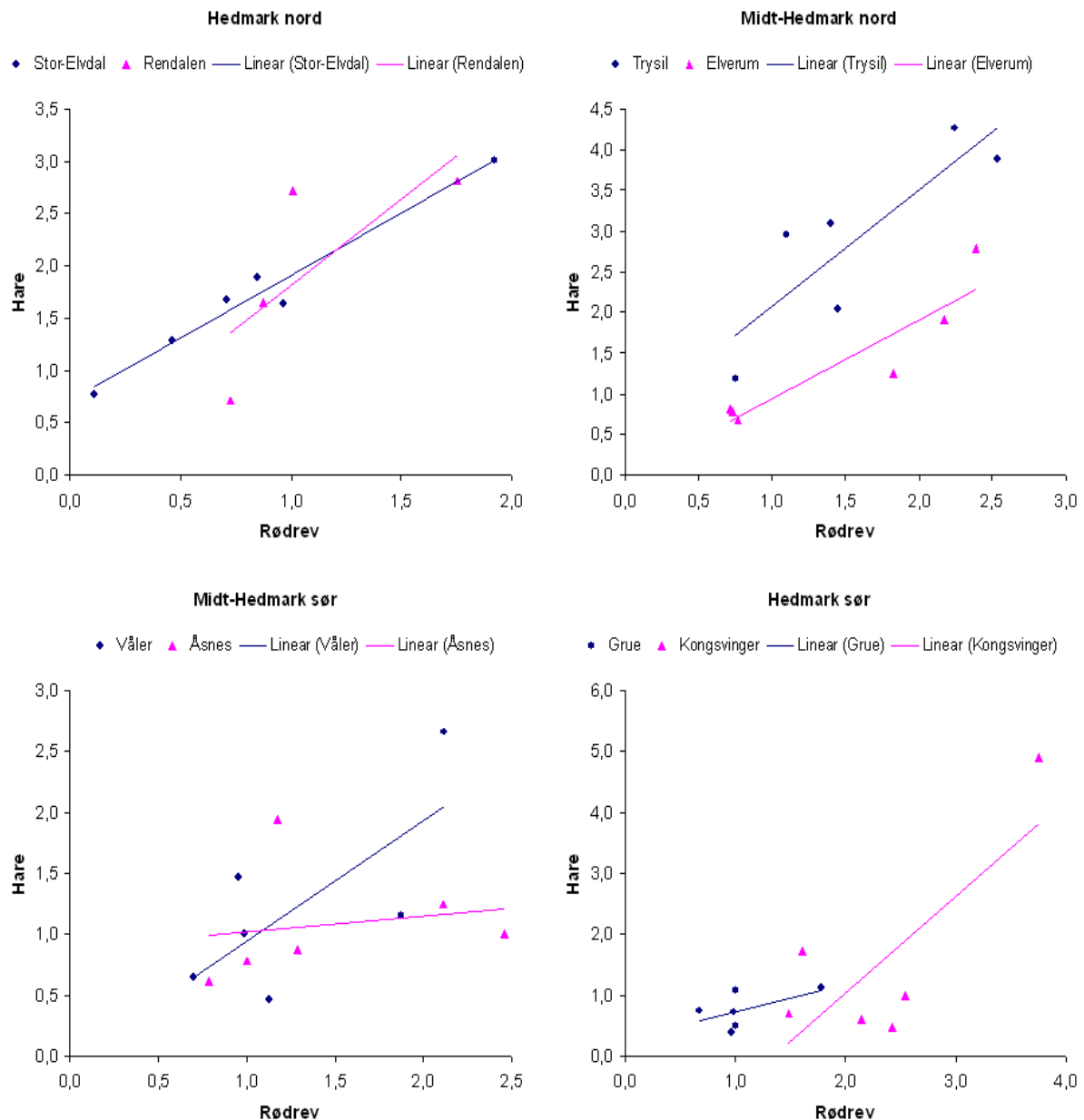


Fig. 6: Korrelasjon mellom sporingsindeks for rødrev og hare i de utvalgte kommunene. Kommunene er delt i en nord-sør gradient.

Gjennomsnittlige sporingsindekser for rev og hare fra årene 2005-2008 for hver av de åtte kommunene er videre sammenlignet med kommunenes gjennomsnittlige breddegrad, andel jordbruksareal og andel areal over 900 meter, samt med gjennomsnittlig antall ulv for perioden 2004-2007. Det var her ingen signifikant korrelasjon mellom rødrev og hare (Kendall Rank Korrelasjon, $\text{Tau} = -0,07$, $P = 0,805$, tosidig test, $n = 8$). Sporingsindeksen for hare var positivt korrelert med breddegrad ($\text{Tau} = 0,71$, $P = 0,013$, tosidig test, $n = 8$) og negativt med andel jordbruksareal ($\text{Tau} = 0,79$, $P = 0,007$, tosidig test, $n = 8$). Det var også en

tendens til positiv korrelasjon med andel areal over 900 m (Tau = 0,53, P = 0,085, n = 8). For rødrev hadde alle disse korrelasjonene motsatt fortegn, men det var kun for andel areal over 900 m, der en vet at rødreven er mindre vanlig enn i lavlandet, at man kan si at det var en tendens (Tau = 0,45, P = 0,076, ensidig test, n = 8). En ny responsindeks kalkulert ved å dividere hareindeksen på rødrevindeksen gav svært god korrelasjon med både andel areal over 900 m (Tau = -0,80, P = 0,010, tosidig test, n = 8) og breddegrad (Tau = 0,93, P = 0,001, tosidig test, n = 8), noe som kan indikere at resultatene for hare i hvert fall delvis er relatert til rødrevbestand.

I en multippel regresjonsmodell for perioden 2003-2005 der område (kommune) ble lagt inn som tilfeldig variabel var sporingsindeksen for hare positivt relatert til fjorårets museindeks, og det var også en tendens til positiv korrelasjon med fjorårets ulveindeks (Tabell 2). I en tilsvarende modell for rødrev var det kun statistisk effekt av smågnagerindeks og ikke av ulveindeks. For begge artene var det signifikant effekt også av område (Tabell 2).

Tabell 2: Resultater fra regresjonsmodeller med sporingsindeks for hare eller rødrev som responsvariabel og fjorårets gnagerindeks fra Rendalen og fjorårets ulvebestand i den aktuelle kommunen som mulige forklaringsvariabler. Område (kommune) er lagt inn som tilfeldig variabel.

	Forklarings- variabel	Parameter- estimat	Standard- feil	Frihets- grader	Kumulativ R ²	P-verdi
Hare	Intercept	0,995	0,310	1		
	Mus i fjor	0,065	0,020	1	0,17	0,003
	Ulv i fjor	0,121	0,069	1	0,18	0,089
	Område (tilfeldig)			7	0,47	0,011
Rødrev	Intercept	1,124	0,183	1		
	Mus i fjor	0,045	0,014	1	0,14	0,002
	Område (tilfeldig)			7	0,40	0,022

4 Diskusjon

4.1 Bilder fra feltarbeid

Det var en tendens til negativ korrelasjon mellom antall bilder tatt av rødrev og antall ulv i områdene året før (2007), noe som kan tyde på at det var høyere aktivitet av rødrev på åtet i de områdene der det ikke fantes ulv. En bør imidlertid være varsom med å trekke konklusjoner ut fra et såpass snevert datamateriale. Selv om den valgte metodikken ikke skulle ha medført systematiske feil, kan resultatene være påvirket av tilfeldige hendelser. I tillegg til bilder av forskjellige rovviltarter ble det i tre tilfeller tatt bilder av mennesker og hunder. Dette var turgåere og jegere som beveget seg i terrenget, og som kan ha bidratt til at rødreven i større grad holdt seg unna åtet i disse områdene. Videre vil bilder tatt om natten utløse en kraftig blits, noe som kan skremme enkelte rever fra å komme tilbake til åtet og bli fotografert flere ganger. Dette vil kunne ha betydning dersom noen rever er mer sky enn andre. Man kan heller ikke utelukke at det er det samme individet som blir fotografert flere ganger i en bildeserie.

En økning i ulvebestanden vil på kort sikt føre til flere kadavre som potensielt kan utnyttes av rødreven og andre mindre predatorer. Om rødreven skal utnytte denne ressursen vil imidlertid bli en avveining i forhold til risikoen for å bli predatert av ulven. Ifølge Lima (1998) vil byttets fleksibilitet til å tilpasse seg økt predasjonstrykk gjøre at predatorer har stor innvirkning på økologiske systemer. En studie fra USA viser at coyoten er helt avhengig av kadavre for å overleve om vinteren, og at den derfor følger etter ulv og utnytter rester av dens byttedyr (Paquet 1992, Wilmers et al. 2003b). Studien viser videre at risikoen for selv å bli predatert veies opp mot sulten. Risikoen for predasjon kan dermed gjøre at rødreven i områder med ulv utnytter kadavre i mindre utstrekning enn i ulvefrie områder. Redusert aktivitet av rødrev på utlagte åter i ulveområder behøver derfor ikke å bety at rødrevbestanden er mindre her, men at arten tilpasser atferden slik at den blir vanskeligere å oppdage, støte på eller drepe for ulven.

4.2 Jaktstatistikk

Endringen i antall skutt rev i Hedmark mellom 1999 og 2009 var negativt relatert til antall ulv i fylket året før, men det var først når det ble korrigert for den positive korrelasjonen med fjorårets smågnagerindeks fra Rendalen at relasjonen ble signifikant. Et godt smågnagerår gir god ynglesuksess for reven og flere rever blir da skutt ved jakt den etterfølgende vinteren

(Selås og Vik 2006). For Akershus var det signifikant negativ korrelasjon kun med ulveindeksen, og ikke med noen av gnagerindeksene. For Oppland og Østfold var det ingen statistisk sikker sammenheng mellom endring i avskytingen av rev og ulv- eller gnagerindekser. Disse resultatene støtter hypotesen om at ulven har en reell negativ effekt på rødrevbestanden.

Både ulv og gaupe (*Lynx lynx*) opptrer som predatorer på rødrev (Jedrzejewska & Jedrzejewski 1998). Predasjon har imidlertid ingen effekt på byttedyrbestanden før den er additiv. Det betyr at predasjon må komme i tillegg til andre dødsårsaker, som for eksempel sykdom, ulykker og sult. Hvis den derimot virker kompensatorisk vil andre dødsårsaker avta som følge av predasjon og total dødelighet vil holde seg stabil (Smedshaug & Reimers 2002). Gaupas predasjon på rødrev i Norge og Sverige ser ut til å være additiv (Helldin et al. 2006). Imidlertid viser studier gjort av Palomares et al. (1995) at gaupa ikke regulerer rødrevbestanden i særlig grad. Imidlertid er det sannsynlig at ulven som en mer utholdende jeger er en farligere fiende for rødreven enn gaupa, som hovedsakelig benytter seg av snikjakt. Bestandsutviklingen til rødrev er dermed påvirket av flere faktorer, der tilgangen på byttedyr så vel som predasjonstrykk fra større predatorer har betydning. Som Glorvigen (2008) fant kan både bottom-up effekter fra produktiviteten i landskapet og top-down effekter fra nærvær av ulv og i tillegg gaupe være med og regulere rødrevbestanden.

4.3 Sporingsanalyser

Den gjennomsnittelige sporingsindeksen av rødrev og hare gjort i de syv kommunene som sporingstallene var hentet fra var positivt korrelert med smågnagerindeksen året før. Dette gjorde at indeksene for rødrev og hare varierte i takt over tid, selv om en forventer at rødreven har negativ effekt på haren (Small et al. 1993). Slåttå et al. (2002) mener at smågnagersyklusene er viktige for å forklare bestandssvingningene til blant annet hare. For rødreven betyr et smågnagerår økt tilgang på føde, noe som påvirker haren fordi rødreven da i større grad jakter på smågnagere framfor hare (Hagen 1952, Christensen 1990, Kjellander & Nordström 2003). Forandringer i sammensetningen av diett hos rødrev gjenspeiler avhengigheten av markmus (*Microtus agrestis*) og andre smågnagere (Dell'Arte et al. 2007, Jedrzejewski & Jedrzejewska 1992). Når så bestandene av smågnagere bryter sammen må reven bytte til andre byttedyr, og man får en funksjonell respons til alternativt bytte (Small et al. 1993). Dersom endringene i gnagerbestandene skyldes endringer i plantenes

næringskvalitet (Seldal et al. 1994, Selås 1997) er det i tillegg mulig at også haren påvirkes direkte av dette.

Den romlige variasjonen i sporingsindeks tyder på at haren opptrådte i størst antall i de områdene der rødreven var minst vanlig. Small et al. (1993) fant også en sterk negativ korrelasjon mellom rødrev og hare i sin undersøkelse. Reveskabben på 1980-tallet gjorde at bestanden av hare økte kraftig (Lindstrøm et al. 1994, Selås 1998, Smedshaug et al. 1999). Tall fra Danmark og Tyskland viste en tilsvarende utvikling da rødreven ble hardt jaktet for å undertrykke rabies (Lindstrøm et al. 1994). Dette bygger opp under teorien om at predasjon fra rødrev er en begrensende faktor for haren.

Ulven vil ikke påvirke rødrevbestanden i like stor grad som reveskabben gjorde, men at den likevel vil kunne være en faktor å regne med støttes både av undersøkelsen min og undersøkelsen til Glorvigen (2008). Ut i fra dette kan man anta at også harebestanden påvirkes av ulven, men i en mindre skala enn i skabbperioden. Selv om det ikke ble funnet noen korrelasjon mellom rødrev og ulv i den multiple regresjonsanalysen min, kan tendensen til positiv korrelasjon med ulv i hare-modellen tyde på at ulven bidrar til å redusere rødrevens predasjon på hare. Det er derfor nærliggende å anta at ulven har en indirekte påvirkning til harebestanden, og at en trofisk kaskadeeffekt er et faktum.

4.4 Direkte og indirekte effekter av ulv

Rødreven er en art med svært høy formeringsevne, noe som gjør at den er vanskelig å kontrollere ved hjelp av jakt (Hewson 1986). Det kan derfor synes noe usannsynlig at de relativt få ulvene som har etablert seg i Norge i nyere tid dreper så mange rødrever at dette gir merkbart utslag på bestanden av rødrev eller hare. En predators effekt på et byttedyrs atferd kan imidlertid være like viktig for å begrense bestanden av byttedyret som predasjonen i seg selv (Palomares & Caro 1998). Det er derfor mulig at ulven skremmer rødreven fra å utnytte områder og ressurser som ellers kunne vært tilgjengelige.

Tetthet av rødrev kan i utgangspunktet være begrenset av vinterklima, og en streng vinter kan føre til en nedgang i bestanden (Barton & Zalewski 2007). Ifølge Selås & Vik (2006) vil rødreven i snørike vintere være avhengig av kadavre for å overleve. I Sør-Sverige har andelen rådyrkjøtt i rødrevens vinterdiet økt etter reetableringen av gaupe (Helldin & Danielsson 2007), noe som tyder på at rødreven nyter godt av å snylte på gaupa, til tross for at dette

innebærer en økt risiko for å bli predatert selv (Jedrzejewska & Jedrzejewski 1998). Imidlertid er det sannsynlig at ulven er en langt farligere fiende for rødreven enn gaupa, fordi ulven jakter ved å jage byttedyret sitt, mens gaupa hovedsakelig er en snikjeger. Dersom rødreven ved tilstedeværelse av ulv i mindre grad kan utnytte åtsler vinterstid, er det sannsynlig at bestanden påvirkes negativt, ved at vinterbærenivået reduseres.

Man kan også se for seg en mer langsiktig effekt av ulv på rødrevbestanden. Selv om det trolig var en viss økning i rødrevbestanden i kjølvannet av den kraftige nedgangen i ulvebestanden på slutten av 1800-tallet (Dahl 1927, Johnsen 1929, Lund 1963), kom den sterkeste økningen for rødreven først på midten av 1900-tallet. Dette skjedde parallelt med økningen i bestanden av rådyr, som kan anses å være en forsinket effekt av utryddelse av ulv (Selås & Vik 2006). En reversering av denne utviklingen, der ulven holder rådyrbestanden nede i snørike områder, kan tenkes å virke svært negativt på rødreven ved at en tidligere viktig ressurs i form av selvdøde rådyr ikke lenger blir tilgjengelig i strenge snøvintere.

Konklusjon

Slåtta et al. (2002) mente at det manglet kunnskap om tiltak som kunne virke positivt inn på harebestanden. Selv om det kan være et kontroversielt og dramatisk tiltak, kan ifølge denne undersøkelsen en økning i ulvebestanden i enkelte områder virke positivt for harebestanden.

Trofisk kaskadeeffekt mellom ulv, rødrev og hare kan imidlertid ikke bare sees som et begrenset system. Man må også ta høyde for direkte og indirekte faktorer som finnes i økosystemet rundt de tre artene.

Det er gjort svært få studier på ulvens påvirkning på rødrev i Norge. Dette studiet viser en tendens til negativ effekt av ulv på rødrevbestanden, men datagrunnlaget for studien er derimot noe snevert til å trekke en absolutt konklusjon, og videre studier av temaet vil være nødvendig for å bekrefte tendensene som er observert i denne oppgaven.

Referanser

- Barton, K. A. & Zalewski, A. 2007. Winter severity limits red fox populations in Eurasia. *Global Ecology and Biogeography* 16:281-289.
- Berger, K.M. Gese, E.M. 2007. Does interference competition with wolves limit the distribution and abundance of coyotes? *Journal of Animal Ecology* 76:1075-1085. *BioScience*, 48: 25-34
- CamTrakker. 2008. Lastet ned 10.01.08 fra http://www.camtrakker.com/sony_digital_6.asp.
- Christensen, H. 1990. Rødreven. I: Semb-Johansson, A., Norges dyr, pattedyrene 1. J.W.Cappelens Forlag, Oslo. 28-47.
- Crooks, K. R. and Soule, M. E. 1999. Mesopredator release and avifaunal extinctions in a fragmented system. *Nature* 400:563-566.
- Dahl, K. 1927. Rovvildtet i vor jagthusholdning. *Norges Jeger- og Fiskerforbunds Tidsskrift* 56:369-377.
- Dekker, D. 1989. Population fluctuations and spatial relationships among wolves (*Canis lupus*), coyotes (*Canis latrans*), and red foxes (*Vulpes vulpes*) in Jasper National Park, Alberta. *Canadian Field-Naturalist* 103:261-264.
- Dell'Arte, G. L., Laaksonen, T., Norrdahl, K. & Korpimäki, E. 2007. Variation in the diet composition of a generalist predator, the red fox, in relation to season and density of main prey. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 31:276-281.
- Eide, N.E. 1995. Ecological factors affecting the spatial distribution of mountain hare, red fox, pine marten and roe deer in a southern boreal forest during winter. *Agriculture University of Norway: Ås*. p. 42.
- Elmhagen, B. & Rushton, S.P. 2007. Trophic control of mesopredators in terrestrial ecosystems: top-down or bottom-up? *Ecology Letters* 10:197-206.
- Gehrt, S.D. Prange, S. 2007. Interference competition between coyotes and raccoons: a test of the mesopredator release hypothesis. *Behavioral Ecology* 18:204-214
- Hagen, Y. 1952. Rovfuglene og viltpleien. Gyldendal Norsk forlag. Oslo. 621 s.
- Harrison, D.J., Bissonette, J.A. & Sherburne, J.A. 1989. Spatial relationships between coyotes and red foxes in eastern Maine. *The Journal of Wildlife Management* 53:181-185
- Helldin, J.O., Liberg, O. & Gloersen, G. 2006. Lynx (*Lynx lynx*) killing red foxes (*Vulpes vulpes*) in boreal Sweden - frequency and population effects. *Journal of Zoology* 270:657-663.
- Helldin, J.O. & Danielsson, A.V. 2007. Changes in red fox (*Vulpes vulpes*) diet due to colonisation by lynx (*Lynx lynx*). *Wildlife Biology* 13:475-480.

- Hewson, R. 1986. Distribution and density of fox breeding dens and the effects of management. *Journal of Applied Ecology* 23:531–538.
- Hjeljord, O. 2006. Viltet, biologi og forvaltning. Tun Forlag, Oslo. 315.
- Jedrzejewski, W. & Jedrzejewska, B. 1992. Foraging and diet of the red fox *Vulpes vulpes* in relation to variable food resources in Bialowieza national park, Poland. *Ecography* 15:212–220.
- Jedrzejewska, W. & Jedrzejewski, B. 1998. Predation in vertebrate communities. The Bialowieza primeval forest as a case study. *Ecological studies*. Springer, Berlin. 1–45
- Johnsen, S. 1929. Rovdyr- og rovfuglstatistikken i Norge. Bergens Museums Årbok, Naturvidenskapelig Rekke, 1929 (2).
- Kjellander, P. & Nordstrom, J. 2003. Cyclic voles, prey switching in red fox, and roe deer dynamics - a test of the alternative prey hypothesis. *Oikos* 101:338–344.
- Lima, S. L. 1998. Nonlethal effects in the ecology of predator-prey interactions - What are the ecological effects of anti-predator decision-making? *Bioscience* 48:25–34.
- Lindlöf, B. 1987. Lär känna skogsharen. Svenska jägareförbundet, Stockholm.
- Lindström, E.R., Andren, H., Angelstam, P., Cederlund, G., Hornfeldt, B., Jaderberg, L., Lemnell, P.A., Martinsson, B., Skold, K. & Swenson, J.E. 1994. Disease reveals the predator - sarcoptic mange, red fox predation, and prey populations. *Ecology* 75:1042–1049.
- Linnell, J. C. D. and O. Strand. 2000. Interference interactions, co-existence and conservation of mammalian carnivores. *Diversity and Distributions* 6:169–176
- Linnell, J.D.C., Brøseth, H., Solberg, E.J. & Brainerd, S.M. 2005. The origins of the southern Scandinavian wolf (*Canis lupus*) population: potential for natural immigration in relation to dispersal distances, geography and Baltic ice. *Wildlife Biology* 11:383–391.
- Lund, H.M.-K. 1962. The red fox in Norway II. The feeding habits of the red fox in Norway. *Medd. Statens Viltundersøkelser*, 2. serie, nr. 12.
- Lund, H.M.-K. 1963. Vilt og Viltstell no. 3. Reven. Småskrifter utgitt av Viltstyret og Statens Viltundersøkelser.
- Myrberget, S. 1990 Haredyrene. I: Semb-Johansson, A.(red), Norges dyr, pattedyrene 3. J.W.Cappelens Forlag. 62–77.
- Palomares, F. & Caro, T.M. 1998. Interspecific killing among mammalian carnivores. *The American Naturalist* 153:492–508.
- Palomares, F., Gaona, P., Ferreras, P. & Delibes, M. 1995. Positive effects on game species of top predators by controlling smaller predator populations - an example with lynx, mongooses, and rabbits. *Conservation Biology* 9:295–305.

- Paquet, P.C. 1992. Prey use strategies of sympatric wolves and coyotes in riding mountain national park, Manitoba. *Journal of Mammalogy* 73:337-343
- Pedersen, H.C., Wabakken, P., Arnemo, J.M., Brainerd, S.M., Brøseth, H., Gundersen, H., Hjeljord, O., Liberg, O., Sand, H., Solberg, E.J., Storaas, T., Strømseth, T.H., Wam, H., Zimmermann, B. 2005. Rovvilt og Samfunn (RoSa). Det skandinaviske ulveprosjektet - SKANDULV. Oversikt over gjennomførte aktiviteter i 2000-2004., in NINA Rapport. Norsk institutt for naturforskning. Trondheim. 78.
- Polis, G.A., Myers, C.A & Holt, R.D. 1989. The ecology and evolution of intraguild predation: potential predators that eat each other. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20:297-330.
- Polis, G. A. & Holt, R.D. 1992. Intraguild predation – the dynamics of complex trophic interactions. *Trends in Ecology and Evolution* 7:151-154.
- Seldal, T., Andersen, K.J. & Høgstædt, G. 1994. Grazing-induced proteinase inhibitors: a possible cause for lemming population cycles. *Oikos* 70:3-11.
- Selås, V. 1997. Cyclic population fluctuations of herbivores as an effect of cyclic seed cropping of plants: the mast depression hypothesis. *Oikos* 80:257-268.
- Selås, V. 1998. Does food competition from red fox (*Vulpes vulpes*) influence the breeding density of goshawk (*Accipiter gentilis*)? Evidence from a natural experiment *Journal of Zoology* 246:325-335.
- Selås, V. & Vik, J.O. 2006. Possible impact of snow depth and ungulate carcasses on red fox (*Vulpes vulpes*) populations in Norway, 1897-1976. *Journal of Zoology* 269:299-308.
- Siegel, S. Castellan, J. 1988. *Nonparametric Statistics for the behavioral sciences* (2nd). McGraw-Hill.
- Slåttå, Å., Pedersen, H.C. & Røskaft, E. 2002. Jaktstatistikk som redskap i forvaltningen av småvilt med fokus på hare (*Lepus timidus*). NINA Oppdragsmelding 718:1-27.
- Small, R.J., Marström, Y. & Willebrand, T. 1993. Synchronous and nonsynchronous population fluctuations of some predators and their prey in central Sweden. *Ecography* 16:360-364.
- Smedshaug, C.A., Reimers, E. 2002. Småvilt og rovvilt. Red. F.I. Aasand. Landbruksforlaget, Oslo. 125.
- Smedshaug, C.A., Selås, V., Lund, S.E. & Sonerud, G.A. 1999. The effect of a natural reduction of red fox (*Vulpes vulpes*) on small game hunting bags in Norway. *Wildlife Biology* 5:157-166.
- Statistisk sentralbyrå. 2008. Jaktstatistikk 1990-2008. Oslo:Kongsvinger.

- Switalski, T.A. 2003. Coyote foraging ecology and vigilance in response to gray wolf reintroduction in Yellowstone national park. *Canadian Journal of Zoology* 81:985-993.
- Sæther, B.E. 1999. Top dogs maintain diversity. *Nature* 400, 510–511
- Tannerfeldt, M., Elmhagen, B. & Angerbjörn, A. 2002. Exclusion by interference competition? The relationship between red and arctic foxes. *Oecologia* 132:213-220.
- Wabakken, P. 1990. Ulven. I: Semb-Johansson, A., Norges dyr, pattedyrene 1. J.W.Cappelens Forlag. 14-27.
- Wabakken, P., Sand, H., Liberg, O. & Bjärvall, A. 2001. The recovery, distribution, and population dynamics of wolves on the Scandinavian peninsula, 1978-1998. *Canadian Journal of Zoology* 79:710-725.
- Wabakken, P. & Strømseth, T.H. 2009. Ulv i Norge per 20 februar 2009. Foreløpige konklusjoner for vinteren 2008/2009. Høgskolen i Hedmark, Koppang.
- Wilmers, C.C., Crabtree, R.L., Smith, D.W., Murphy, K.M. & Getz, W.M. 2003a. Trophic facilitation by introduced top predators: grey wolf subsidies to scavengers in Yellowstone National Park. *Journal of Animal Ecology* 72:909-916.
- Wilmers, C.C., Stahler, D.R., Crabtree, R.L., Smith, D.W. & Getz, W.M. 2003b. Resource dispersion and consumer dominance: scavenging at wolf- and hunter-killed carcasses in Greater Yellowstone, USA. *Ecology Letters* 6:996-1003.

Vedlegg

Vedlegg 1: Kartkoordinater til kadaverplassene.

Kommune	Nr	Område	Sted	N	Ø	UTM
Rendalen	11	Osdalen	Flendalsveien	61 34.897N	011 22.590Ø	32 626158 Ø 6829875 N
Stor-Elvdal	12	Koppang	Andrásberget	61 33.431N	011 03.005Ø	32 608920 Ø 6826565 N
Elverum	21	Julussa	Ulvådalen	61 05.823N	011 48.391Ø	32 651297 Ø 6776842 N
Elverum	22	Nordhue	Hogstflate	60 59.346N	011 20.634Ø	32 626796 Ø 6763842 N
Våler	31	Kynna	Leikmyrkoia	60 54.644N	012 01.492Ø	33 338674 Ø 6756506 N
Elverum	32	Heradsbygda	Hellemundsmyra	60 47.170N	011 34.505Ø	32 640186 Ø 6741720 N
Åsnes	41	Juvberget	Skalbukilen	60 40.891N	012 15.697Ø	33 350441 Ø 6730431 N
Trysil	42	Tørberget	Kraftlinja	61 08.926N	012 07.181Ø	33 344980 Ø 6782772 N
Kongsvinger	51	Gräsmark	Øierberget	60 15.682N	012 26.231Ø	33 358205 Ø 6683274 N
Kongsvinger	52	Brandval	Rolstad	60 15.107N	012 00.956Ø	33 334860 Ø 6683187 N