



Norges miljø- og
biovitenskapelige
universitet

Masteroppgave 2018 30 stp

Fakultet for miljøvitenskap og naturforvaltning

Forholdet mellom utvalgte klimavariabler og hekkebiologien hos liryper *Lagopus lagopus* i Midt-Norge

The relationship between selected climate variables
and the breeding biology of willow ptarmigan
Lagopus lagopus in Central Norway

Simon Heier

Naturforvaltning

FORORD

Denne oppgaven markerer avslutningen på min mastergrad ved Norges miljø- og biovitenskapelige universitet, NMBU. Underveis i dette arbeidet har jeg fått muligheten til å lære om hvordan klimavariabler kan påvirke responser i hekkebiologien til lirypa. Det har økt forståelsen og engasjementet mitt for naturforvaltning, samt gitt meg økt innsikt i lirypas kommende utfordringer.

Jeg ønsker å rette en stor takk til Erlend Nilsen (NINA) for å ha gitt meg interessante data å jobbe med, gjennomlesninger, samt for å ha styrt retningen og omfanget på oppgaven. En stor takk rettes også til Pål Fosslund Moa (Nord universitet) som har inkludert meg i Rypeprosjektet i Lierne og for uvurderlige tilbakemeldinger i skriveprosessen. Videre takker jeg Leif Egil Loe (NMBU) for uvurderlig hjelp med gjennomlesning, gjennomføring og tolking av analyser. Inderlig takk til alle som har bidratt i felt for å samle data i all slags vær.

Norges miljø- og biovitenskapelige universitet

Ås, 14. mai 2018

Simon Heier

SAMMENDRAG

Globale klimaendringer er godt dokumentert og man ser at de klimatiske rammene endres raskere for arter som lever i høyereliggende områder. Tidligere studier på ryer har vist at hønene i år når våren kommer tidlig kan oppnå bedre kondisjon, øke evnen til omlegging, starte egglegging tidligere og produsere flere egg. For å undersøke eventuelle endringer i hekkebiologien hos lirypa (*Lagopus lagopus*) har jeg benyttet en 15 år lang tidsserie av individbaserte reirdata fra Dovrefjell. Jeg sammenlignet tre ulike klimavariabler med variasjonen i start av egglegging og antall egg i reiret. Avslutningsvis sammenlignet jeg utvalgte resultater med upubliserte data fra en undersøkelse på liryper i Lierne kommune med individbaserte reirdata over tre år. Hensikten var å undersøke om det eksisterte forskjeller mellom områdene i hvordan hønene responderte på de undersøkte miljøvariablene.

Jeg dokumenterte for begge studieområdene at den gjennomsnittlige temperaturen fra 1. april til 30 mai påvirket antallet egg hønene la, men ikke tidspunktet hønene valgte å starte eggleggingen. På Dovrefjell fant jeg i motsetning til tidligere rypestudier ingen effekt av tidspunktet for vårens ankomst på oppstart av eggleggingen. Denne responsen kan være en kost-nytte avveining mellom fordelene av tidligere egglegging, og risikoen for værsifter i et høyereliggende fjellområde. Overraskende nok kunne ikke snøforholdene på Dovrefjell i april eller mai forklare hverken tidspunktet når hønene startet eggleggingen eller antall egg lagt. Jeg sammenlignet det første og siste tidspunktet for start av ruging for begge studieområdene, og fant at graden av synkronitet var stor, spesielt for Dovrefjell der den varierte med 15 dager over alle årene. For Dovrefjell-dataen observerte jeg at de voksne hønene tenderte til å ha et mer synkront mønster, i motsetning til ungfuglene som varierte mer i rugetidspunktet. På tross av stor variasjon i synkronitet mellom år, fant jeg ingen mellomårsvariasjon i rugetidspunktet. Aldersgruppen på hønene hadde ingen innvirkning på antallet egg lagt.

Denne oppgaven gir støtte for at klimaet har en effekt på hekkebiologien til lirypa. Jeg fant at lirypene på Dovrefjell og i Lierne responderte relativt likt på de undersøkte miljøvariasjonene selv om dataene er registrert med 30 års mellomrom, til en viss grad i ulike habitater og med en relativt stor geografisk distanse.

Stikkord: Lirype – Lagopus lagopus – klimaendringer – egglegging – ruging – Norge

ABSTRACT

Global climate change is well documented and it is observed that the conditions change faster for species living in higher-lying areas. Previous studies on ptarmigans showed that the hens could achieve higher body condition, increase re-laying, lay more eggs and initiate egg laying earlier with spring advancement. I used a 15-year long time series of individual-based data from Dovrefjell in order to investigate potential changes in the breeding biology of willow ptarmigan (*Lagopus lagopus*). I compared nine different climate variables with the variation in timing of egg laying and number of eggs laid. Finally, I compared selected results with unpublished data from another survey in Lierne municipality, with three years of similar individual-based data. The purpose was to investigate whether there were differences in the hen's responses between the areas to the environmental variables I have examined.

I observed the mean temperature for both areas between 1st of April to the 30th of May affected the number of eggs laid, but not the timing of egg laying. Unlike previous studies, I found on Dovrefjell that the arrival of spring had no effect for when the willow ptarmigan initiated egg laying. This response could be a trade-off between the benefits of earlier egg laying and the risk of sudden changes in weather conditions in high elevation areas. Surprisingly, could not the snow conditions on Dovrefjell prior to breeding explain the variation in the number of eggs laid or the timing of egg laying. In comparing the first and last initiated incubation for both areas, I found a large asynchrony in the hens timing of incubation, especially on Dovrefjell where the breeding synchrony varied up to 15 days across all years. Despite the wide variety of synchronism, I found no intermediary variation in the timing of incubation on Dovrefjell. The adult hens tended to have a more aggregated pattern in the timing of incubation, where the yearlings varied more in their timing. The age of the hens had no impact on the number of eggs laid.

This thesis provides support for climate change does have an effect on the breeding biology of the willow ptarmigan. I discovered that the willow ptarmigans in Dovrefjell and Lierne had the same responsive pattern to environmental variation, despite the 30-year gap between data collection, differences in habitat and the large geographical distance between the areas.

Key words: Willow ptarmigan – Lagopus lagopus – climate change – egg laying – incubation – Norway

INNHALDSFORTEGNELSE

INNHALDSFORTEGNELSE.....	ix
1. INNLEDNING.....	1
2. MATERIALE OG METODE	4
2.1 DOVREFJELL.....	4
2.1.1 STUDIEOMRÅDET	4
2.1.2 INNSAMLING AV DATA.....	4
2.1.2.1 BIOLOGISKE DATA	4
2.1.2.2 KLIMATISKE DATA.....	5
2.2 LIERNE.....	5
2.2.1 STUDIEOMRÅDET	5
2.2.2 INNSAMLING AV DATA.....	6
2.3 STATISTISKE ANALYSER.....	6
3. RESULTATER.....	8
3.1 RUGETIDSPUNKT; EVENTUELLE ALDERSGRUPPEFORSKJELLER OG/ELLER SYNKRONITET	8
3.2 MELLOMÅRSVARIASJON RUNDT RUGETIDSPUNKTET	9
3.4 EGGANTALL; EVENTUELL EFFEKT AV EGGLEGGINGSTIDSPUNKT	10
3.5 KLIMAVARIABLENES PÅVIRKNING AV EGGLEGGINGSTIDSPUNKT OG EGGANTALL.....	10
3.6 SAMMENLIGNING MED SITUASJONEN I LIERNE I DAG	11
3.6.1 SAMMENHENG MELLOM ANTALL EGG I REIRET OG TEMPERATUR.....	12
4. DISKUSJON	13
4.1 KLIMA, EGGANTALL OG EGGLEGGINGSTIDSPUNKT	13
4.1.1 TEMPERATUR.....	13
4.1.2 SNØMENNGDE OG SNØDEKKE.....	14
4.1.3 EGGANTALL OG EGGLEGGINGSTIDSPUNKT	15
4.2 MELLOMÅRSVARIASJON.....	16
4.3 ALDERSEFFEKTER.....	17
4.4 SYNKRONITET	18
5. KONKLUSJON.....	19
6. LITTERATURLISTE.....	20
7. VEDLEGG.....	24

1. INNLEDNING

Globale klimaendringer påvirker økosystemer over hele jorda og har de siste 100 årene ført til at jordas gjennomsnittstemperatur har økt med ca. 0.6 °C. Blant konsekvensene av denne temperaturøkningen har det vært 10 % nedgang i snødekket på den nordlige halvkule (Walther et al., 2002). I tillegg ankommer våren stadig tidligere, og Menzel & Fabian (1999) viste i sin studie over 30 år til en endring på seks dager i Europa. De siste 100 årene har man også registrert en betydelig økning i årsnedbør, spesielt på vinteren (Hanssen-Bauer et al., 2009). Konsekvensene av de globale klimaendringene kan være spesielt store i alpine og arktiske områder (Houghton, 1995, 1996) og det vil i disse områdene kunne tenkes å ha særlige implikasjoner for fenologien til arter som lever i ytterkanten av deres økologiske utbredelse. Walther et al. (2002) viste at tidspunktet for vårlige aktiviteter som hekking, forflytning av migrerende arter og grønning av planter gradvis har kommet på et tidligere tidspunkt siden 1960-tallet.

Fugler har generelt vært av stor forskningsinteresse fordi man enkelt kan observere endringer i demografiske rater og endringer i tetthet (Jenouvrier, 2013). En av prosessene som er relativt enkel å overvåke hos fugler er hekkebiologien, som særlig synes å bli påvirket i år hvor våren kommer tidlig (Crick & Sparks, 1999; Winkler et al., 2002; Dunn & Winkler, 2010). For å tilpasse seg disse endrede forutsetningene kan fugler generelt benytte seg av forskjellige strategier for å maksimere egen reproduksjon og overlevelse. De kan respondere på klimaendringer ved å justere tidspunktet for eggleggingstart eller investere mer eller mindre i avkom etter hvilke forhold de lever under (Daan et al., 1988; Winkler et al., 2002; Wilson & Martin, 2010). Den vanligst rapporterte effekten er at fuglearter har startet eggleggingen tidligere som en respons på økte temperaturer om våren (Crick & Sparks, 1999; Visser et al., 2009) fordi fuglene får en tidligere tilgang på frisk og næringsrik vegetasjon (Forchhammer et al., 1998; Menzel & Fabian, 1999; Both & Visser, 2005). Videre vil endringer i klimatiske forhold endre kravene for termoregulering, som igjen vil kunne påvirke energikravene på et individnivå i kaldt vær (Stevenson & Bryant, 2000). Når tidspunktet av hekkingen endres vil livshistorien til artene kunne påvirkes. Det er kjent at fugler generelt har en livshistoriestrategi som muliggjør at hønene kan legge flere egg om de starter egglegging tidligere (Winkler et al., 2002). Sammenhengen mellom økt gjennomsnittlig temperatur, endret eggleggingstidspunkt og justering av eggeantall er relativt mye studert og et av de beste eksemplene på klimaendringenes effekter på fugler (Parmesan & Yohe, 2003; Dunn, 2004; Dunn & Winkler, 2010). Med den

økende gjennomsnittstemperaturen kan man forvente en større respons i hekkebiologien hos fugler som holder til i høyereliggende habitat enn hos fugler i lavereliggende habitat (Wang et al., 2002).

Tidligere studier på lirype (*Lagopus lagopus*) har vist at hønene drar nytte av en forbedret kondisjon som et resultat av en forlenget vekstsesong i høyereliggende habitat fordi de får tilgang til frisk og næringsrik vegetasjon. Som gjør at de har mye ressurser å allokere til egglegging (Martin, 1987; Brittas, 1988). Studiene støttes av Steen & Unander (1985) som observerte at fjellryper (*Lagopus muta*) i god kondisjon både la flere egg og startet eggleggingen tidligere. For arktiske områder som Svalbard har man i senere tid vist at økte nedbørsmengder på snødekket iser ned og kapsler inn næringsgrunnlaget til herbivorer som fjellrypene, noe som medfører tap av vinterføde og det kan få følgeeffekter inn mot hekkingen (Hansen et al., 2013). Dermed får man en effekt som starter på det laveste trofiske nivået og beveger seg oppover i næringskjeden. Antall egg som lirypa legger varierer vanligvis mellom 8 til 14 egg (Erikstad et al., 1985) og i år når våren kommer tidlig vil de kunne produsere en til to flere egg (Erikstad et al., 1985). Lirypa er en bakkehekker som behøver snøfri bakke for å finne reirplass og for å starte eggleggingen. García-González et al. (2016) rapporterte at fjellryper dro nytte av økt matkvalitet over lengre tid og startet egglegging tidligere når snøsmeltingsdatoen ble avansert. Det betyr at lirypene må være fleksibel på hekketidspunktet mellom år etter endrende klimatiske forutsetninger. Et utbredt snødekke seint på våren vil derfor kunne påvirke eggleggingstidspunktet (Martin & Wiebe, 2004; Novoa et al., 2008). Denne responsen er også observert hos hvit-hale ryper (*Lagopus leucurus*) der hønene avanserer klekkedatoen som en respons på økte vårtemperaturer (Wang et al., 2002). Utover klimarelaterte forhold vil også alder, reproduktiv erfaring og kondisjon hos hønene, potensielt kunne påvirke selve tidspunktet av egglegging. Eldre eller mer erfarne høner i god kondisjon er bedre i stand til å justere til eggleggingstidspunktet og kan derfor synkronisere hekkingen i større grad enn ungfuglen (Wilson et al., 2007).

De siste 100 årene har det vært en gjennomgående negativ trend i bestandsstørrelsen hos lirype i Norge, og frekvensen av kronår med høye tettheter har blitt langsommere (Hjeljord, 2015). Ut i fra jaktrapportering har man spesielt de siste 30 årene observert en sterk nedadgående trend i norske lirypebestander (Steinset & Rundtom, 2017). Som et resultat av denne negative bestandsutviklingen ble arten i 2015 vurdert til «Nær truet» i Nasjonal Rødlista for arter (Henriksen & Hilmo, 2015). Dette er en trend som reiser mange spørsmål om mulige årsaker. Av potensielle påvirkningsfaktorer vet vi at endringer både internt i rypebestandene, som for eksempel endringer i hønenes reproduksjonsrater, og/eller endringer i predasjonsrater

eller jaktuttak kan alle innvirke på lirypas populasjonsdynamikk (Dunn, 2004; Sandercock et al., 2011). Nedgangen i den nasjonale rypebestanden har skjedd i en periode med store endringer i de klimatiske forhold som antas å påvirke lirypa (Nordli et al., 2007; Hanssen-Bauer et al., 2009). Menneskets påvirkning på miljøet kan være mangfoldig, og derfor er det viktig å vite mer om hvorvidt endringene i klimatiske forhold faktisk påvirker lirypa og i så fall på hvilken måte. Det er av generell viktighet å kunne samle og oppdatere dagens informasjon angående dette, for å fylle eventuelle kunnskapshull. Spesielt gjelder dette faktorer som påvirker endringer i lirypas demografi og bestandsdynamikk.

Målet med denne oppgaven var å undersøke sammenhengen mellom utvalgte klimavariabler og hekkebiologien hos liryper i Midt-Norge. Mer spesifikt undersøkte jeg om gjennomsnittlig temperatur, gjennomsnittlig snødybde og gjennomsnittlig snødekke i måneden før egglegging ga en respons på lirypas hekkebiologi på Dovrefjell; enten på tidspunktet for egglegging eller på antall egg lagt. Basert på tidligere studier på ryper forventer jeg **H1** at det i studieperioden vil være både aldersgruppeforskjeller og stor grad av synkronitet knyttet til tidspunkt for start av ruging hos lirypehønene. Videre forventer jeg også **H2** at det vil være mellomårsvariasjon i studieperioden knyttet til tidspunkt for start av ruging hos lirypehønene. Deretter forventer jeg **H3** at lirypehøner som starter egglegging tidligere vil i gjennomsnitt legge flere egg enn de som starter sent. Jeg forventer **H4** at de tre klimavariablene hver for seg vil påvirke eggleggingstidspunktet og antallet egg lagt av lirypehønene. Avslutningsvis vil jeg sammenligne utvalgte resultater med upubliserte data fra en annen undersøkelse på liryper i Lierne kommune, for å undersøke om det var forskjeller mellom områdene i hvordan hønene responderte på de undersøkte miljøvariablene.

2. MATERIALE OG METODE

2.1 DOVREFJELL

2.1.1 STUDIEOMRÅDET

Disse dataene ble innhentet på Dovrefjell fra 1978 til 1992 ved Kolla og Gåvålia (62°17' N, 09°39' E) i Trøndelag og til dels Oppland fylke. Studieområdet ble utvidet fra 10 km² til 17 km² etter 1988 (Munkebye et al., 2003) og består av lavalpin dvergbjørkhei som lå i en høydegradient på 950 til 1150 m.o.h., både på øst- og vestsiden av Europaveg 6 mellom Hjerkinns og Kongsvoll (Pedersen et al., 1983; Pedersen & Wilmann, 1997). Tregrensen gikk ved 1050 m.o.h. Under tregrensen var terrenget ujevnt og bølgete i en spredt subalpin skog dominert av bjørk (*Betula pubescens*). Røsslyng (*Calluna vulgaris*) dominerte bakkevegetasjonen i studieområdet sammen med einer (*Juniper communis*), dvergbjørk (*Betula nana*) og krekling (*Empetrum hermaphroditum*) (Pedersen et al., 1983). Se Pedersen (1980) for en mer detaljert beskrivelse. Området er beskrevet som tørt innlandsklima, der gjennomsnittstemperaturen mellom 1978-1992 lå på 0,1° med en gjennomsnittlig årlig nedbør på 476,8 mm. Der kaldeste gjennomsnittstemperaturen ble registrert i januar på -8,8° og varmeste i juli på 9,8°, som tyder på små sesongsvingninger i studieområdet (Aune, 1993).

2.1.2 INNSAMLING AV DATA

2.1.2.1 BIOLOGISKE DATA

Hvert år i begynnelsen av juni ble reir oppsøkt fra allerede kartlagte territorier for å finne hekkende liryper (Pedersen et al., 1983). Hønene ble fanget med kastenett på reirene i den siste uken av ruginga. Alle ble ringmerket og de fleste ble også radiomerket. Fuglene ble deretter aldersbestemt til ungfugl (< 2 år) eller voksenfugl (≥ 2 år) etter pigmentering ytterst på håndsvingfjærene med høy sikkerhet (Bergerud et al., 1963). Fra 1978 til 1987, ble hønene utstyrt med radiosendere (12-15 g) festet som ryggsekker. Etter 1978 ble radiosendere (12 g) festet rundt halsen, og i noen få tilfeller ble det benyttet lette radiosendere (2,5 g) festet til halefjærene (Munkebye et al., 2003). Datasettet i denne oppgaven er identisk med det som ble benyttet i Munkebye et al. (2003), og databehandling ble gjort etter metoder nevnt der. Datoer ble omgjort til Juliansk dato (antall dager fra 1. januar i et kalenderår for å forenkle analysearbeidet).

Datoen høna la seg på reir for å ruge ble tilbakeregnet ved hjelp av estimert klekkedato der man antok at rugeperioden var på 21 dager (Munkebye et al., 2003). Videre ble antatt

eggleggingsdato funnet ved å tilbakeregnet etter en eggleggingsfrekvens på ett egg om dagen (Westerskov, 1950). Et reir ble regnet som klekt dersom minimum ett egg var klekt. I tilfeller hvor reiret ble delvis røvet men høna fortsatte rugingen til klekking ($< 2\%$ av reirene), ble reiret regnet som klekt (Munkebye et al., 2003). Fra 1978 til 1992 ble 270 unike lirypereir overvåket på Dovrefjell (Vedlegg 1). Der man ikke hadde fullstendig data for variablene, ble det utført utvalg for å hindre at manglende data ikke skulle påvirke analysene.

2.1.2.2 KLIMATISKE DATA

Alle meteorologiske data ble innhentet fra Norsk Meteorologisk institutt på en åpen database her: <http://www.eklima.met.no/>. Den nærmeste stasjonen på Dovrefjell hadde ufullstendige data for perioden 1978 til 1992. Derfor anvendte jeg Fokstugu målestasjon som ligger ca. 23 km unna studieområdet og i samme høydedrag (973 m.o.h.). Jeg innhentet data på daglig gjennomsnittstemperatur (T), gjennomsnittlig andel snødekt bakke (SD) og gjennomsnittlig snødybde i mm (SA) fra lokale meteorologiske stasjoner for periodene april (1. til 30. april), mai (1. til 31. mai) og april/mai (16. april til 15. mai). Dette er perioden (1. april til 30. mai) før første egg ble lagt blant lirypene i oppgaven. Måneden før egglegging og ruging er viktig fordi rypehønene returnerer til territoriene og bygger opp viktig kroppsreserver (Steen & Unander, 1985; Wilson et al., 2007).

2.2 LIERNE

2.2.1 STUDIEOMRÅDET

Studieområdet og metoden for datainnsamling i Lierne er beskrevet i Nilsen et al. (2015) og Heier (2016) tidligere. Det gjør at jeg kun har beskrevet de grove trekkene og eventuelle endringer fra tidligere framgangsmåte videre i kapittelet. Oppgaven hadde også data fra to områder i Lierne kommune; Lifjellet ($64^{\circ}27' \text{ N}$, $13^{\circ}13' \text{ E}$) og Gusvatnet ($64^{\circ}17' \text{ N}$, $13^{\circ}29' \text{ E}$) fra 2015 til 2017. Men reirene var spredt utover et betydelig større areal og over i deler av tilgrensende Snåsa kommune. Geografisk lå studieområdene relativt nærme hverandre, dermed var det hensiktsmessig med én sammenfattet beskrivelse av studieområdene i Lierne. Området lå på 450 til 550 m.o.h., og var preget av moreneavsetninger og avrundede fjellformasjoner formet av istiden. Området hadde en gradient fra gammel granskog (*Picea abies*) til furu (*Pinus sylvestris*) og bjørkeskog høyere i terrenget (Ryvarden, 2011). Gjennomsnittstemperaturen mellom 2015 og 2017 lå på $2,8^{\circ}$, med en gjennomsnittlig årlig nedbør på 909,4 mm.

2.2.2 INNSAMLING AV DATA

Fra 2015 til 2017 satt jeg igjen med data fra 25 lirypereir fra de radiomerkede rypene i Lierne. I 2016 var det én ufullstendig verdi for henholdsvis leggetidspunkt og eggantall for ett reir. Dette ble luket ut fra datasettet under analysene. Datasettet var begrenset, men kunne gi et øyeblikksbilde for situasjonen i denne treårsperioden.

I Lierne ble lirypene fanget på vinteren med skuter og fangstnett, der ulike biometriske forhold (vekt, aldergruppe, kjønn, vingelengde) ble kartlagt og merking utført. Rypene ble så lokalisert og sporet opp av personell på bakken og i helikopter med VHF-mottakere før, under og etter hekking. Når reirene ble lokalisert satte vi opp viltkamera. Det ble ikke fjernet vegetasjon nær reiret for å bedre innsynet. Det medførte i noen tilfeller at vinkelen på kameraet eller plantevekster kunne forstyrre innsynet til reiret, og at kun høna ble synlig. Om høna forlot reiret under oppsett, som i hovedsak var tilfellet, ble antall egg i reirskåla notert. I 2017 ble flyte-testen (ser på graden av helning på egget) utført på to vilkårlige egg i hver reirskål der høna gikk av, og den samme tilbake-beregningsmetoden som ble benyttet på Dovrefjell-dataen ble anvendt på resten av dataen fra Lierne (Westerskov, 1950).

Viltkameraene ble tatt ned i medio-juli, etter klekkingen for de aktuelle reirene. Ved nedtaking ble det notert om eggene var klekt, lå igjen hele og kalde eller eventuelt predatert. Bildene ble så analysert, der klekkedato, dato for initiert ruging og eventuelt dato for initiert leggedato ble lokalisert. Om man ikke fant kyllinger på bildene, ble klekkedato som dato av siste bilde av høna på reir. Denne informasjonen ble vurdert i sammenheng med antatt leggedato, antatt rugedato, antall egg og om reiret ble klekt eller ikke, for å fastsette estimerte verdier. De klimatiske dataene for studieområdet i Lierne ble registrert fra Nordli (Holand) målestasjon (433 m.o.h.) som ligger ca. 24 kilometer fra begge merkeområdene. Målestasjonen hadde ikke registreringer på snøforhold, det ble derfor utelatt fra analysene når jeg sammenlignet Lierne og Dovrefjell. Dataen fra Nordli målestasjon ble innhentet fra Norsk Meteorologisk institutts åpne klimadatabase (eKlima): <http://www.eklima.met.no/>, for perioden 2015 til 2017.

2.3 STATISTISKE ANALYSER

Jeg beregnet de månedlige gjennomsnittsverdiene for tre ulike klimavariabler over tre ulike perioder (T_{APRIL} , T_{MAI} , $T_{APRIL/MAI}$, SA_{APRIL} , SA_{MAI} , $SA_{APRIL/MAI}$, SD_{APRIL} , SD_{MAI} , $SD_{APRIL/MAI}$) fordelt på hvert år som inngikk i studiet. Statistikken ble utført i RStudio (R versjon 3.4.3) for Windows (Team, 2017). Jeg anvendte Microsoft Office Excel for å lage skjematiske framstillinger og pakken «ggplot» (Wickham, 2009) i RStudio for andre grafiske framstillinger.

Størrelsen på datasettene varierte i analysene fordi man ikke hadde komplett informasjon om alle variablene for alle reirene. Noen steder hadde man antall egg i reiret, men verken leggedato, rugedato eller klekkedato så tilbakeberegning var umulig. For noen reir manglet det data på eggantall, men jeg hadde dato for initiert egglegging. De verdiene som manglet ble klassifisert som ikke tilgjengelig (NA), og deretter utelatt ved utvalg i analysene i RStudio.

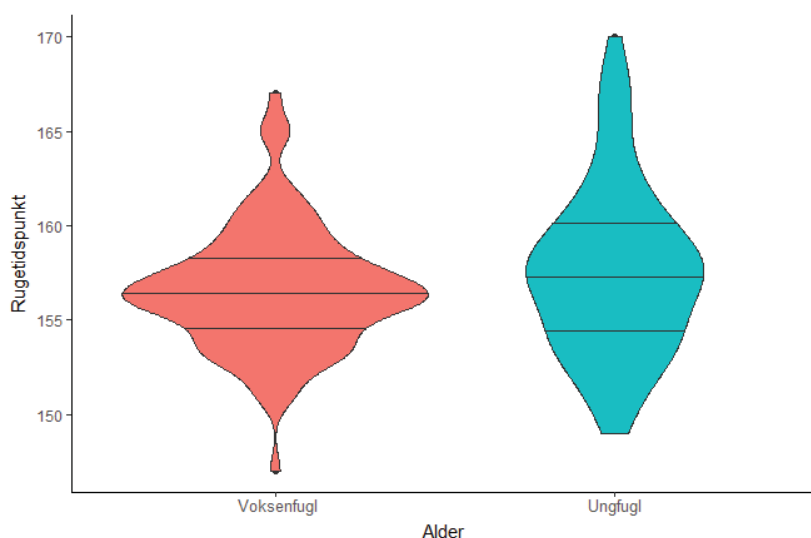
Jeg definerte årlig hekkeperiode som perioden som inkluderte 90 % av rugetidspunktene i et gitt år. Årlig startpunkt var 5% persentilen (MIN) og sluttunkt var 95%-persentilen (MAX). Synkroniteten for et gitt år ble definert som antall dager mellom MIN og MAX, der et lavt antall dager er høy grad av synkronitet. Før analysene utførte jeg korrelasjonstester (cor.test-funksjonen i RStudio) mellom både de biologiske og klimatiske variablene og forsikret meg om at forklaringsvariablene ikke var korrelert med mer en $r=0.5$ (Best & Roberts, 1975; Puth et al., 2014). Jeg benyttet meg av en F-test for å sammenligne variansen i fordelingen av rugetidspunktet mellom aldersgruppene. Jeg anvendte lineær regresjonsmodell (LM) (Wilkinson & Rogers, 1973; Agresti, 2002) for å utforske mellomårsvariasjon på rugetidspunktene og av alderseffekter på rugetidspunktene. Inkludering av forklaringsvariabler i den endelige modellen ble basert på en «likelihood ratio» test (LRT) (Chambers & Hastie, 1992; Faraway, 2002). Jeg valgte i tillegg å presentere andel varians (partiell R^2) forklart av hver av forklaringsvariablene fordi den kan være biologisk interessant (Nakagawa & Schielzeth, 2013).

Med regresjonsanalyser ønsket jeg å finne sammenhenger mellom eggantall og leggetidspunkt. Eggantall er telledata og vanligvis skal man da anvende en generalisert lineær modell (GLM) med en poisson-fordeling (Zeileis et al., 2008; Cameron & Trivedi, 2013). Men i dataene var det mindre variasjon (innen et år) i eggantall enn forventet dersom man fulgte en poisson-fordeling (Kokonendji, 2014). Punkttestimatet (gjennomsnitt) i testingen ble korrekt, men unødvendig konservativt når jeg ønsket å undersøke effekten av variabler. Et histogram av eggantallet viste at dataene var tilnærmet normalfordelte. Dermed gikk jeg videre med en lineær regresjonsmodell (LM). Residualene ble inspisert for å undersøke fordelingen av dataen (Cook & Weisberg, 1982) og viste ingen problematiske mønstre (som ikke-linearitet eller økning i varians med gjennomsnitt). Utvelgelse av forklaringsvariabler av klimatiske effekter på initiering av ruging ble også basert på LRT analyser (Chambers & Hastie, 1992; Faraway, 2002). For å undersøke hvordan antall egg i reirskåla ble påvirket av klima og tidspunktet av egglegging, valgte jeg å anvende lineære regresjonsmodeller (Wilkinson & Rogers, 1973; Agresti, 2002).

3. RESULTATER

3.1 RUGETIDSPUNKT; EVENTUELLE ALDERSGRUPPEFORSKJELLER OG/ELLER SYNKRONITET

Totalt hadde jeg for Dovrefjell data på 97 voksenfugl og 87 ungfugl som utgjorde grunnlaget for denne analysen. I gjennomsnittlig starttidspunkt av ruging skilte det kun en dag mellom voksenfugl (157) og ungfugl (158), noe som da ikke ga en signifikant forskjell som forventet etter H1 (LRT: $p = 0,097$, Figur 1). Voksenfuglene var mer synkrone, det vil si at de konsentrerte rugeperiodene mer enn ungfuglene ($F_{94,82} = 0.53$, $p = 0.003$; Fig. 1).



Figur 1: Tidspunkt for oppstart på rugeperioden for voksenfugl (rød) og ungfugl (grønn). Figuren er videre delt inn i kvartiler på 25 %, 50 % og 75 %. Ytterverdiene er luket ut ved å trimme halene på dataen.

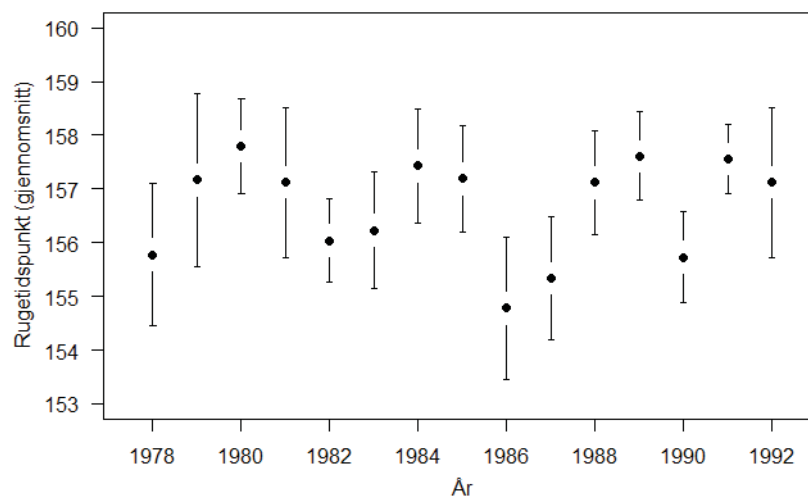
Det var som forventet etter H1, en relativ stor mellomårsvariasjon i hvor synkront lirypehønene på Dovrefjell startet sin rugeperiode (Figur 2). I 1992 var det kun to dager ($n = 8$) fra den første dagen til den siste dagen høna la seg på reir for å starte ruging. Dette i motsetning til i 1983 ($n = 13$) og 1990 ($n = 22$), hvor dataene viser at det var 17 dager mellom start av ruging for den første og den siste høna. Fra 1984 til 1989 kom det en relativt stabil og synkron periode der rugetidspunktene varierte fra seks til ni dager. I kontrast til de synkrone årene var det fem ulike år i studieperioden som hadde > 12 dagers mellomrom fra første til siste høne i start av ruging. Jeg testet verdien på synkronitetsmålet mot utvalgsstørrelsene for de ulike årene og fant at forskjellene i synkronitet mellom år ikke kunne forklares med utvalgsstørrelsen alene (ANOVA: $p = 0,097$).



Figur 2: Synkronitet i start av ruging hos rypene på Dovrefjell, fordelt på antall dager fra første til siste rugestartstidspunkt. Tallene er delt inn i kvantiler for å fjerne ekstreme verdier (fra 5 til 95 %), slik figuren viser 90 % av rugetidspunktene fra hvert år.

3.2 MELLOMÅRSVARIASJON RUNDT RUGETIDSPUNKTET

Datasettet fra Dovrefjell besto av 241 reir. For alle 15 årene samlet var den gjennomsnittlige starten på rugeperioden dag 157. Det første registrerte start av rugetidspunkt var på dag 147, og dag 170 var det seneste registrerte rugetidspunktet som inngikk i dette datasettet. Jeg fant at det hønene kun varierte med fire dager (fra dag 154 i 1986 til dag 158 i 1980) i gjennomsnittlig rugetidspunkt gjennom 15 år på Dovrefjell (Figur 3). Halvparten (kvartildifferansen) av hønene startet rugingen innenfor et tidsvindu på fem dager. Det var ingen trend over tid i tidspunkt for start av ruging (ANOVA: $p = 0,652$). Videre fant jeg ikke støtte til H2 om at det var mellomårsvariasjon i løpet av perioden 1978 til 1992 (LRT: $p = 0,613$).



Figur 3: Oversikt over gjennomsnittlige oppstart på rugeperioden til hønene på Dovrefjell for perioden 1978 til 1992. Usikkerhetsmålet er angitt som 1 standardfeil (SE).

3.4 EGGANTALL; EVENTUELL EFFEKT AV EGGLEGGINGSTIDSPUNKT

Gjennomsnittlig antall egg i løpet av 15-årsperioden på Dovrefjell var 9,6, og minste antall observerte var fem egg og flest observerte var 16 egg. Det var ingen signifikant forskjell i antall egg lagt ut i fra hønenes aldersgruppe ($t_{178} = 0,243$, $p = 0,807$). For tidspunkt for egglegging hadde jeg informasjon fra 221 reir, med en gjennomsnittlig leggedato på dag 148. Første registrerte leggedato var på dag 136 og siste var på dag 162. Halvparten (kvartildifferansen) av hønene på Dovrefjell startet egglegging i løpet av en periode på fire dager. Jeg fant som forventet etter H3 en signifikant sammenheng mellom starttidspunkt av egglegging og antallet egg rypehønene la (LM: $p = < 0,001$). Estimatet i analysen viste en nedgang på 0,17 (SE = 0,02) egg for hver dag senere de startet eggleggingen. Med andre ord så ble det ett egg mindre i reiret om forsinkelsen i leggetidspunkt var på 5,6 dager.

3.5 KLIMAVARIABLENES PÅVIRKNING AV EGGLEGGINGSTIDSPUNKT OG EGGANTALL

I motsetning til mine forventninger H4 var ingen av de tre klimavariablene med på å forklare eggleggingstidspunkt for hønene på Dovrefjell mellom 1978 og 1992 (LRT: $p = > 0,05$, tabell 1). Jeg fant derimot støtte for at den gjennomsnittlige temperaturen på våren påvirket variasjonen i antall egg lagt. Hønene la 0,13 færre egg for hver grad kaldere det var i perioden fra midten av april til midten av mai (LM: $p = 0,010$, $R^2: 0,248$). Temperatureffekten var også signifikant når kun april-temperatur ble brukt (0,09 færre egg per grad kaldere, LM: $p = < 0,036$, $R^2: 0,241$). Det var derimot bare en sterk tendens til at temperaturen i mai alene kunne forklare variasjonen i antall egg (LM: $p = 0,053$, $R^2: 0,238$), noe som tyder på at temperaturen fra starten av april til midten av mai er den viktigste.

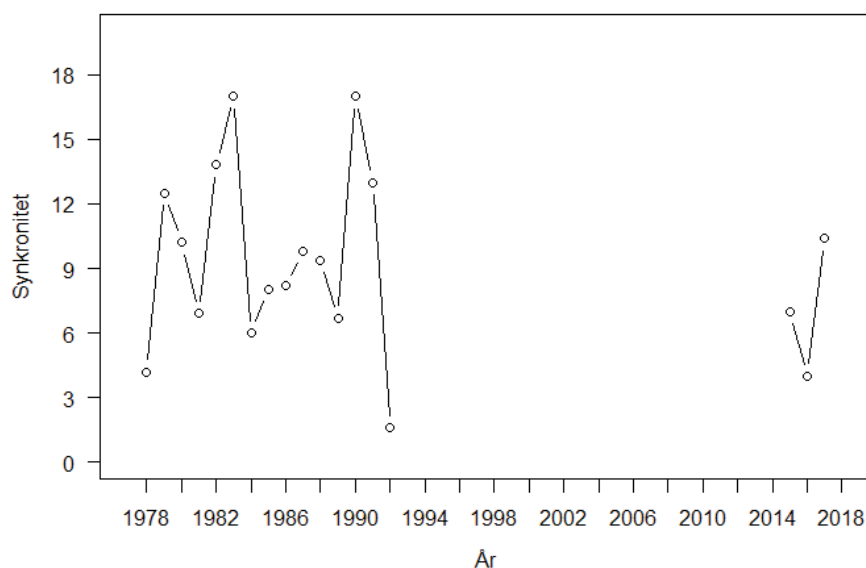
Tabell 1: Skjematisk framstilling av de tre ulike klimavariablenes sammenheng med henholdsvis tidspunkt for egglegging og antall egg i reiret for ryer på Dovrefjell for de utvalgte periodene. T=temperatur, SA=snødybde, SD=snødekke.

Klimavariabel	Eggleggingstidspunkt	Eggantall
	p-verdi	p-verdi
T _{APRIL/MAI}	0,151	0,010
T _{APRIL}	0,180	0,036
T _{MAI}	0,354	0,053
SA _{APRIL/MAI}	0,348	0,468
SA _{APRIL}	0,300	0,291
SA _{MAI}	0,452	0,769
SD _{APRIL/MAI}	0,742	0,804
SD _{APRIL}	0,684	0,761
SD _{MAI}	0,795	0,587

3.6 SAMMENLIGNING MED SITUASJONEN I LIERNE I DAG

Hønene i Lierne la 0,2 (SE = 0,05) egg mindre for hver dags forsinkelse i første eggleggingstidspunkt (LM: $p = < 0,001$). Dersom første eggleggingstidspunktet ble forskjøvet med fem dager så ble det lagt ett egg mindre. Jeg fant ingen områdeeffekt mellom Lierne og Dovrefjell på hvor mye tidspunktet for ruging innvirket på antall egg lagt (LRT: $p = 0,273$). Gjennomsnittlig antall egg i reiret gjennom tre år i Lierne var 9,7 ($n = 24$). Hønene i Lierne hadde i perioden 2015 – 2017 dermed like mange egg per reir i gjennomsnitt som hønene på Dovrefjell hadde (9,6 egg, $n = 250$) fra 1978 til 1992. Hønene fra Lierne var mellom 2015 og 2017 i gjennomsnitt 4,4 dager senere ut i rugingen enn hønene fra Dovrefjell var mellom 1978 og 1992 ($t_{28,8} = -5.1$, $p = < 0.001$).

Både i 2015 og i 2017 kom våren relativt seint til Lierne, med mye snøsmelting i slutten av mai og begynnelsen av juni. Jeg observerte at hønene i Lierne ble mindre synkrone i starttidspunktet av rugingen når våren kommer seint (Figur 4). Halvparten (kvartildifferansen) av hønene i Lierne startet rugingen i løpet av et tidsvindu på seks dager, noe som er en dag mer enn hva hønene på Dovrefjell gjorde.



Figur 4. Synkronitet i start av ruging hos rypene på Dovrefjell fra 1978 til 1992 og i Lierne fra 2015 til 2017, fordelt på antall dager fra første til siste igangsatte ruging. Tallene er delt inn i kvantiler for å fjerne ekstreme verdier (fra 5 til 95 %), slik figuren viser 90 % av rugetidspunktene fra hvert år.

3.6.1 SAMMENHENG MELLOM ANTALL EGG I REIRET OG TEMPERATUR

I likhet med Dovrefjell, observerte jeg også for Lierne-dataene en sammenheng mellom antall egg i reiret og temperatur. Jeg dokumenterte at temperaturen i april/mai var med på å forklare variasjonen i antall egg i Lierne, med en nedgang på 0,42 egg for hver grad kaldere (LM: $p = 0,033$, $R^2: 0,546$). Jeg fant at temperaturen i mai alene (LM: $p = 0,037$, $R^2: 0,541$) forklarte variasjonen i antall egg i Lierne marginalt bedre enn temperaturen i april alene (LM: $p = 0,053$, $R^2: 0,527$). Med andre ord hadde en lavere gjennomsnittstemperatur i april (0,71 egg færre per grad kaldere) større effekt på antallet egg i reiret enn gjennomsnittstemperaturen gjennom mai måned (0,46 egg færre per grad kaldere). Jeg fant en signifikant effekt av temperatur på start av ruging mellom studieområdene (LM: $p = 0,006$, $R^2: 0,138$), det vil si at en endring på 1 grad har ulik effekt på rugestarten mellom Dovrefjell og Lierne. Jeg observerte derimot ingen områdeeffekt av temperatur på antall egg i reiret (LM: $p = 0,532$, $R^2: 0,012$) mellom Dovrefjell og Lierne.

4. DISKUSJON

I denne oppgaven fant jeg en sammenheng mellom temperatur og antall egg hønene la, men ingen sammenheng mellom temperatur og starttidspunkt for egglegging. Interessant nok fant jeg at antallet egg i lagt varierte ut i fra tidspunktet hønene startet eggleggingen i både Lierne og på Dovrefjell. Jeg fant ingen effekt av snøforhold før egglegging på variasjonen i verken eggleggingstidspunkt eller antall egg lagt på Dovrefjell. Oppgaven indikerer at liryper i de forskjellige studieområdene responderer relativt likt på de utvalgte klimavariablene på tross av stor geografisk distanse og noen habitatforskjeller.

4.1 KLIMA, EGGANTALL OG EGGLEGGINGSTIDSPUNKT

4.1.1 TEMPERATUR

Mine analyser viste at temperaturen om våren hadde liten effekt på tidspunktet for egglegging hos hønene på Dovrefjell, men at en lav gjennomsnittlig lufttemperatur før egglegging førte til et mindre antall egg lagt. Det var altså bare delvis forventet etter H4. Det er tidligere dokumentert at temperaturen har en effekt på tidspunktet for hekking hos liryper (Hannon et al., 1988), fjellryper (Wilson & Martin, 2010), hvithaleryper (Wang et al., 2002), kjøttmeis (*Parus major*) (Visser et al., 2009), samt hos 20 andre fuglearter i Storbritannia (Crick et al., 1997). Denne tilpasningen er trolig et resultat av at hønene forsøker å legge klekketidspunktet mot toppen av planteproduksjonen, for derigjennom å øke den reproduktive suksessen (Keppie & Towers, 1990). Den vitenskapelige konsensusen angående dette er betydelig, selv om flere studier ikke har funnet noen effekt av temperatur på tidspunktet for egglegging/ruging eller eggantall hos ryper (Sandercock et al., 2005; Novoa et al., 2016). Sammen med de seint og milde vårene som er observert de siste tiårene i Norge kan kalde perioder føre til nedising av bakkevegetasjonen (Nordli et al., 2007). Dette kan føre til at hønene går inn i hekkingen med en relativt sett dårligere kondisjon, på grunn av en «bottom-up» effekt, og dermed at de starter egglegging senere og legger færre egg (Hansen et al., 2013).

Forskjellene i lirypernes respons på temperatur er tydeligvis sammensatt og kompleks, men man har registrert at perioden inn mot hekking er avgjørende for hønens reproduktive suksess (Steen & Unander, 1985; Wilson et al., 2007) og det kan tenkes at temperaturvariasjoner vil kunne påvirke liryperhønens termoregulering direkte. Om kostnadene ved tidlig egglegging blir for store på grunn av lave temperaturer før hekking, må de senkes ved utsette å eggleggingen slik at høna får muligheten til å legge på seg

tilfredsstillende med kroppsmasse (Wiebe & Martin, 2000). Et varmere klima om våren vil føre til tidligere snøsmelting, øke planteproduksjonen gjennom sesongen, øke antallet ledige reirplasser og potensielle furasjeringsarealer (Findlay & Cooke, 1982), og da i neste omgang øke sannsynligheten for at hønene starter eggleggingen tidligere (Martin & Wiebe, 2004).

Jeg fant en sterkere sammenheng mellom vårtemperatur og eggantall for lirypehønene i Lierne, enn for hønene på Dovrefjell. Imidlertid fant jeg ingen tilsvarende områdeeffekt av temperatur i april/mai på antall egg mellom Dovrefjell og Lierne. En mulig forklaring kan være forskjellene i lokale forhold, her knyttet til høyde over havet, da det er dokumentert at klimaendringer påvirker biodiversiteten i større grad jo høyere i terrenget man kommer (Scridel et al., 2018). Kolla og Gåvålia (Dovrefjell) ligger omtrent 500 meter høyere over havet enn studieområdet i Lierne. Hønene i Dovrefjell er trolig enda mer tilpasset jevne forhold med små sesongvariasjoner som kun muliggjør hekking i en kort periode. Hekkingen kan dessuten ikke starte før miljøforholdene er gunstige (Martin & Wiebe, 2004) for å unngå en potensiell «mismatch» mellom maks mattilgjengelighet og når avkom har størst behov for næring (Dunn & Winkler, 2010). Det er her viktig å understreke at interaksjonsresultatene her ikke er spesielt robuste, da jeg kun har tre år med data fra Lierne og opererer med en gjennomsnittlig temperaturverdi per klimaperiode, per år. Om mine funn fra Lierne gjenspeilet den aktuelle situasjonen i Midt-Norge i dag, så kan det bety at vårtemperaturen har en større innvirkning på hønenes hekkebiologi i denne delen av utbredelsesområdet i dag enn på Dovrefjell mellom 1978 og 1992, der eggantallet varierte i mindre grad.

4.1.2 SNØMENGDE OG SNØDEKKE

Ut ifra resultatene kan man anta at andre faktorer enn år med stor snødybde og et bredt snødekke påvirket eggleggingstidspunktet og antall lirypeegg lagt på Dovrefjell. Dette var et uventet resultat når man vet at utviklingen av planteproduksjonen i alpine områder er avhengig av hvor lenge snøen forblir liggende (Owen, 1976), og at planteproduksjonen i neste omgang påvirker tidspunktet for hønenes egglegging (Keppie & Towers, 1990). I motsetning til mine resultater fant Myrberget (1986) at tidspunktet for egglegging var korrelert med snøsmeltingen på Tranøy. Denne trenden er også dokumentert fra studier i Nord-Amerika der både li- (Hannon et al., 1988), fjell- (Cotter, 1999) og hvithaleryper (Clarke & Johnson, 1992) startet eggleggingen etter at snødekket ble redusert til viss prosent av det totale arealet. Clarke & Johnson (1992) undersøkte samtidig andre hekkedata fra tidligere studier og sammenlignet det med klimadata for snøforhold, men fant ingen korrelasjon. De antok at dette var et resultat av ulike vindforhold mellom studieområdene. Både Kolla og Gåvålia-området er værutsatt på grunn av de

omkringliggende fjellformasjonene. Det kan derfor tenkes at mye vind vil kunne hindre tykkere snølag å legge seg om vinteren. Vinden vil også kunne frigjøre potensielle hekkearealer til hønene om våren og dermed forklare forskjellene mellom mine resultater og de tidligere studiene når det gjelder dette. Ingen av de nevnte studiene fra Nord-Amerika ovenfor observerte en trend over tid mellom snøforhold og hønenes hekkebiologi (egglegging og eggantall). Om klimaprognosene slår til vil dette kunne endre seg i framtiden ettersom tidspunktet for snøsmelting gradvis ankommer tidligere på den nordlige halvkule (Team, 2008).

En annen mulig forklaring kan være det at hønene på Dovrefjell gjorde en avveining mellom tidligere egglegging og potensialet for økt predasjon. Byrkjedal (1980) dokumenterte at predatorene evnet å lokalisere reirene enklere i områder med få snøfrie flekker. Store snømengder kan også gi positive utslag for furasjeringsmulighetene og følgelig hekkemulighetene for herbivorer som lirypa ved å øke tilgangen til kvister på busker og trær (Bollmann et al., 1997). I motsetning til lirypa som ikke har denne strategien tilgjengelig kan noen bakkehekkere være fleksible i valg av reirplass (Martin & Wiebe, 2004). Om snødekket er veldig stort, kan de flytte reirplass opp i trær eller busker ut ifra de rådene miljøforholdene (Morton, 2002). De slipper derfor å utsette eggleggingen som kan redusere hekkesuksessen (Martin & Wiebe, 2004). En siste forklaring på hvorfor verken snømengden eller snødekket innvirket på eggleggingstidspunktet eller eggantallet kan være metodisk. Jeg anvendte gjennomsnittlig snømengde og snødekket for en gitt periode, mens andre studier har anvendt dato for snøsmelting som mål her. Jeg innhentet klimatiske data fra en målestasjon 23 kilometer unna (Dovrefjell) i et lignende habitat og i samme høydedrag. Det kan tenkes at de lokale værforholdene ikke ble plukket opp på et tilfredsstillende måte på grunn av avstanden.

4.1.3 EGGANTALL OG EGGLEGGINGSTIDSPUNKT

Jeg fant som forventet støtte til H3, der hønene på Dovrefjell la 0,17 egg mindre per dags forsinkelse i eggleggingstidspunktet. Dette var også i overensstemmelse med mine funn fra Lierne (0,2 egg mindre per dags forsinkelse). Dette var veldig interessant fordi mine utvalgte klimavariabler hadde liten effekt på tidspunkt for egglegging, men både temperatur og eggleggingstidspunkt påvirket antall egg lagt. Mine funn motstrider altså den vitenskapelige konsensusen nevnt ovenfor om at klimavariabler påvirker tidspunktet når hønene velger å starte eggleggingen. Hannon et al. (1988) fant at høner med stor kroppsvekt startet eggleggingen tidligere enn de med lav kroppsvekt. Det kan tenkes at verken variasjonen i temperatur eller snøforholdene før egglegging var ekstremt nok til å kunne påvirke kroppsvekten til hønene før eggleggingen (Martin & Wiebe, 2004). Som nevnt ovenfor i kapittel 4.1.1 og 4.1.2 er de

innvirkende årsakene antagelig sammensatte og komplekse, slik at faktorer som tidspunkt for maks grønning, kroppsvekt før egglegging, tilgang på ressurser og predasjonsfare kan alle være innvirkende samtidig uten at jeg får fanget opp dette. Jeg kan ut ifra mine resultater derimot slå fast at gjennomsnittlig temperatur, snødybde og snødekke ikke var avgjørende for hønenes starttidspunkt for egglegging på Dovrefjell.

4.2 MELLOMÅRSVARIASJON

Det er tidligere dokumentert relativt høy grad av plastisitet i starttidspunkt for hekking hos noen fuglearter (Przybylo et al., 2000; Brommer et al., 2008), samt stor variasjon mellom år som en respons på lokale klimaforhold (Wesołowski & Cholewa, 2009). Med bakgrunn i dette forventet jeg å observere betydelig mellomårsvariasjon i rugetidspunktet på Dovrefjell. En mulig forklaring på at jeg ikke fant en slik mellomårsvariasjon kan være lite variasjon i hønenes kroppsmasse inn mot hekking. Rypere lagrer lite kroppsfett ($< 2\%$) til den kommende våren og vil derfor være avhengig av tilgang på gode furasjeringarealer før egglegging for å legge på seg tilstrekkelig (Thomas & Popko, 1981). Hekkemulighetene i høyfjellet vil være begrenset av de rådene forholdene i habitatet. Man antar at hønene optimaliserer hekketidspunktet der de kan få maksimert den reproduktive innsatsen uten for store kostnader for egen overlevelse (Perrins, 1970; Verhulst & Nilsson, 2008). Det er tidligere dokumentert i et studie fra Norge, at starttidspunktet for ruging er uavhengig av kroppsmassen på liryper (Erikstad et al., 1985; Myrberget, 1986). Det er viktig å fremme at dette ble målt seint i rugeperioden. Det kan derfor tenkes at variasjon i kroppsmasse før egglegging er mer innvirkende enn variasjon seint i rugingen.

Det ble observert små sesongvariasjoner i gjennomsnittstemperaturen gjennom året på Dovrefjell. Med lite miljøvariasjon mellom år i tiden før hekking, kan man anta at det vil oppstå lite variasjon i den fenotypiske plastisiteten hos hønene. I et høyfjellsmiljø som Dovrefjell kan det tenkes at hønenes muligheter til å uttrykke den fenotypiske plastisitet er begrenset. Robb et al. (1992) rapporterte om lite variasjon i kroppsvekten på liryper i Canada mellom år. De mente at dette enten kunne være et resultat av vekstraten i hønens første leveår, genetiske årsaker eller morseffekter. Det er vanskelig å anta at den ene eller andre årsaken kan være overførbar for situasjonen på Dovrefjell. Videre er det uhensiktsmessig å sammenligne situasjonen på Dovrefjell med Lierne på grunn av et for begrenset datasett for Lierne til å utføre analyser mellom år. Variabler som beiting fra reinsdyr (Den Herder et al., 2004; Ims et al., 2007), predasjon og trafikk inn og ut fra hyttene i områdene kan ha påvirket tidspunktet av hekkingen hos rypene på Dovrefjell (Novoa et al., 2008), men ble ikke undersøkt nærmere i dette studiet.

Datainnsamling på fuglers egglegging er både relativt enkelt og pålitelig med lite feilkilder (Dunn & Winkler, 2010). Det er derfor grunn til å tro at dataene i min oppgave er representative for bestandene i studieperioden.

4.3 ALDERSEFFEKTER

Eldre fugler vil generelt ha større hekkesuksess enn førstegangshekkere (Sæther, 1990; Martin, 1995). Dette er et forhold som man i teorien også kan forvente å observere hos lirypene, da ungfuglene vil hekke på slutten av det første leveåret og da har lite reprodutiv erfaring sammenlignet med de voksne hønene. I motsetning til min forventning i H1, fant jeg ingen alderseffekter mellom voksne høner og unge høner når det kom til start av ruging eller gjennomsnittlig antall egg per reir i løpet Dovrefjells 15 år lange tidsserie.

Lirypene i denne oppgaven skiller seg tilsynelatende fra mange andre undersøkte fuglearter, siden det unge og voksne var relativt like i forhold til starttidspunkt av ruging, antall egg i reiret (Hannon & Smith, 1984). En annen mulig forklaring på at jeg ikke fant alderseffekter i gjennomsnittlig starttidspunkt av ruging kan være lirypas monogame parbindingssystem (Wittenberger, 1978). De har en partner som kan bidra med beskyttelse på reir og i territoriet når hønna furasjerer og med det øke den reprodutive suksessen (Hannon & Smith, 1984). Det kan derfor tenkes at denne assistansen før, under og etter hekking kan eliminere eventuelle alderseffekter mellom ung- og voksenfugl (Hannon & Smith, 1984). Vi går kanskje mot en tid som medfører økt stress for lirypene på grunn av klimaendringer, og det kan tenkes at de unge hønene har dårligere forutsetninger for å møte disse. I så fall kan man tenke seg at klimaendringene vil ramme disse sterkere enn voksenfuglene i framtiden.

Jeg fant en større varians hos ungfuglen i start av ruging på tross av at ikke var noen forskjell i det gjennomsnittlige starttidspunktet av rugingen. Rugetidspunktet hos voksenfuglen var mer synkron i forhold til ungfuglen. Hos de voksne hønene kunne man observere en tydelig topp i tidspunktet for ruging, med få ryer som startet rugingen uken før eller etter. I kontrast til dette observerte jeg hos ungfuglene en lengre hale utover sesongen på tross av en relativt lik median. Det er mulig at det observerte rugemønsteret hos ungfuglene kan forklares med manglende reprodutiv erfaring for å håndtere predasjon og miljøbegrensinger som lite ressurser (Wunderle, 1991; Forslund & Pärt, 1995). Det kan videre føre til at ungfuglen holder igjen investeringer og tar færre risikoer som å hekke tidlig for maksimere framtidig reproduksjon (som øker med alder) (Curio, 1983). Risikoen ved å starte eggleggingen tidligere vil være færre tilgjengelige barflekker som kan gjøre det enklere for rev og andre predatorer å

finne reir (Byrkjedal, 1980). Sannsynligheten for at det forekommer kuldeperioder er også større om de hønene starter hekkingen tidligere.

En annen mulig forklaring på at jeg fant en forskjell i spredningen av rugetidspunktet mellom aldersgruppene, kan være forskjeller i kroppskondisjon. Kroppskondisjonen om våren er viktig for hekkesuksessen uansett alder på høna (Moss et al., 1975; Brittas, 1988; Hannon et al., 1988). Både ungfugl og voksenfugl er helt avhengige av å bruke energireserver under hekkingen som er akkumulert før egglegging (Thomas & Popko, 1981) West & Meng (1968) fant at voksne liryperhøner i Alaska i gjennomsnitt var tyngre (fra september til mai) enn de unge hønene. Det kunne føre til at de voksne hønene fikk en bedre inngang til hekkeperioden enn ungfuglene, og dermed kunne investere mer i reproduksjon. Dette gjenspeiles av voksenfuglens tendens til legge om oftere enn ungfuglene (Munkebye et al., 2003). Wiebe & Martin (1998) observerte på hvithaleryper at ungfugl hadde dårligere kondisjon om våren enn voksenfuglen, og at denne forskjellen ble reflektert av den reproduktive suksessen mellom aldersgruppene under den påfølgende hekkingen.

4.4 SYNKRONITET

Det var som forventet fra H1 stor mellomårsvariasjon i hvor synkront rypene startet å ruge (fra 2 til 17 dager over 15 år). En mulig forklaring på variasjonen i synkronitet mellom år kan være variasjonen i tilgangen på ressurser som mat og territorier. Det kan tenkes at rugetidspunktet synkroniseres i større grad når hønene har overlappende territorier, deler tilgangen på mat og/eller har mye sosial kontakt innad i populasjonen (Ims, 1987). Om hønene har overlappende territorier og mye sosial kontakt kan det tenkes at et økt samarbeid om furasjeringen vil være til fordel for kyllingproduksjon og samtidig redusere predatorfaren (Keppie, 2000). Det innebærer også en risiko i å endre hekketidspunktet etter årlige miljøvariasjoner i år hvor våren kommer tidlig. Sjansen er tilstede for både innslag av lave temperaturer og nedbør etter igangsatt ruging, og man kan tenke seg at disse miljøvariasjonene blir mer stabile jo lengre de utsetter rugingen. At hønene i Lierne og på Dovrefjell har den samme variasjonen i det synkrone mønsteret på tross av den geografiske forskjellen, kan tyde på at klimavariablenes påvirkning ikke har stor betydning mellom populasjonene, men at det er mer et artsspesifikt mønster (Hannon et al., 1988).

Til sammenligning ble det dokumentert at synkroniteten i egglegging hos liryper i Canada varierte med 16 dager i et studie fra 1987 (Hannon et al., 1988). Variasjonen ble antatt å være relatert til snøsmeltingstidspunktet i mai måned (Hannon et al., 1988). Dette står i kontrast til mine funn om at variasjon i snøforhold før hekking ikke var viktig for start av

egglegging. En annen mulig forklaring på at hønene i noen år ruger mer synkront enn i andre, er at man i disse årene reduserer den totale tiden en predator kan utnytte hekkesituasjonen. Det kan tenkes at en synkron ruging medfører at predatorene over et kortere tidsrom kan utnytte denne næringsressursen (høner på reir og egg), og slik sett tar en mindre del av den totale populasjonen enn hva den ville i en situasjon med mindre synkron ruging (Gochfeld, 1980).

5. KONKLUSJON

I denne oppgaven fant jeg at den gjennomsnittlige temperaturen i april og mai på Dovrefjell påvirket hvor mange egg som ble lagt, men ikke når hønene startet egglegging. Denne klimatiske responsen i hekkebiologien er antagelig et resultat hønenes avveining av fordeler med tidligere egglegging og risikoen for værskifter. I motsetning til flere tidligere studier, fant jeg ingen effekt av snømengden eller snødekket på Dovrefjell på variasjonen i antall egg i reiret eller tidspunktet for egglegging. Jeg fant støtte for at hønene i både Lierne og på Dovrefjell som startet eggleggingen tidligere la flere egg enn hønene som startet senere.

Jeg fant en relativt stor mellomårsvariasjon i hvor synkront lirypehønene startet rugingen i begge studieområdene, og variasjonen i synkronitet på Dovrefjell kunne ikke forklares med utvalgsstørrelsen alene. Videre indikerte Dovrefjell-dataene at voksenfuglen var noe mer synkron enn ungfuglen, som kan skyldes voksenfuglens livserfaring og forskjeller i kroppsvekt. Jeg fant ikke støtte for at ulike aldergrupper hadde en effekt på tidspunkt for ruging eller antall egg i reiret. Overraskende nok ble det ikke observert mellomårsvariasjon i tidspunktet for når hønene startet å ruge. Med grunnlag i mine data kan jeg ikke få oversikt over alle innvirkende årsaker, men det kan tenkes at det ikke er lønnsomt for hønene å justere rugetidspunktet i de rådene klimaforholdene på Dovrefjell.

Jeg demonstrerte i denne oppgaven at lirypene på Dovrefjell og i Lierne responderte relativt likt på tre utvalgte klimavariabler på tross av at dataen er registrert med 30 års mellomrom, i noe ulike habitater og med en relativt stor geografisk distanse. Dette underbygger teorien fra Hannon et al. (1988) om at det observerte forholdet mellom tidspunktet for hekking og reprodutiv suksess er artsspesifikk for lirypa og ikke bare et resultat av lokale tilpasninger mellom ulike populasjoner.

6. LITTERATURLISTE

- Agresti, A. (2002). *Logistic regression*: Wiley Online Library.
- Aune, B. (1993). Temperaturnormaler, normalperiode 1961-1990. *Norske Meteorol. Inst. Rapp. Klima*, 1993, 1-63.
- Bergerud, A. T., Peters, S. S., & McGrath, R. (1963). Determining sex and age of willow ptarmigan in Newfoundland. *The Journal of Wildlife Management*, 700-711.
- Best, D., & Roberts, D. (1975). Algorithm AS 89: the upper tail probabilities of Spearman's rho. *Journal of the Royal Statistical Society. Series C (Applied Statistics)*, 24(3), 377-379.
- Bollmann, K., Brodmann, P., & Reyer, H. (1997). Territory quality and reproductive success: Can Water Pipits *Anthus spinoletta* assess the relationship reliably? *ARDEA-WAGENINGEN*-, 85, 83-98.
- Both, C., & Visser, M. E. (2005). The effect of climate change on the correlation between avian life-history traits. *Global Change Biology*, 11(10), 1606-1613.
- Brittas, R. (1988). Nutrition and reproduction of the willow grouse *Lagopus lagopus* in Central Sweden. *Ornis Scandinavica*, 49-57.
- Brommer, J. E., Rattiste, K., & Wilson, A. J. (2008). Exploring plasticity in the wild: laying date-temperature reaction norms in the common gull *Larus canus*. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 275(1635), 687-693.
- Byrkjedal, I. (1980). Nest predation in relation to snow-cover: a possible factor influencing the start of breeding in shorebirds. *Ornis Scandinavica*, 249-252.
- Cameron, A. C., & Trivedi, P. K. (2013). *Regression analysis of count data* (Vol. 53): Cambridge university press.
- Chambers, J., & Hastie, T. (1992). *Statistical Models in S* (Wadsworth & Brooks, Pacific Grove, CA).
- Clarke, J. A., & Johnson, R. E. (1992). The influence of spring snow depth on white-tailed ptarmigan breeding success in the Sierra Nevada. *Condor*, 622-627.
- Cook, R. D., & Weisberg, S. (1982). *Residuals and influence in regression*: New York: Chapman and Hall.
- Cotter, R. C. (1999). The reproductive biology of Rock Ptarmigan (*Lagopus mutus*) in the central Canadian Arctic. *Arctic*, 23-32.
- Crick, H. Q., Dudley, C., Glue, D. E., & Thomson, D. L. (1997). UK birds are laying eggs earlier. *Nature*, 388(6642), 526.
- Crick, H. Q., & Sparks, T. H. (1999). Climate change related to egg-laying trends. *Nature*, 399(6735), 423.
- Curio, E. (1983). Why do young birds reproduce less well? *Ibis*, 125(3), 400-404.
- Daan, S., Dijkstra, C., Drent, R., & Meijer, T. (1988). *Food supply and the annual timing of avian reproduction*. Paper presented at the Proceedings of the International Ornithological Congress.
- Den Herder, M., Virtanen, R., & Roininen, H. (2004). Effects of reindeer browsing on tundra willow and its associated insect herbivores. *Journal of Applied Ecology*, 41(5), 870-879.
- Dunn, P. O. (2004). Breeding dates and reproductive performance. *Advances in ecological research*, 35, 69-87.
- Dunn, P. O., & Winkler, D. W. (2010). Effects of climate change on timing of breeding and reproductive success in birds. *Effects of climate change on birds*, 113-128.
- Erikstad, K. E., Chr, H., & Steen, J. B. (1985). Clutch size and egg size variation in willow grouse *Lagopus l. lagopus*. *Ornis Scandinavica*, 88-94.
- Faraway, J. J. (2002). *Practical regression and ANOVA using R*: University of Bath.
- Findlay, C. S., & Cooke, F. (1982). Breeding synchrony in the Lesser Snow Goose (*Anser caerulescens caerulescens*). *Evolution*, 36(2), 342-351.

- Forchhammer, M. C., Post, E., & Stenseth, N. C. (1998). Breeding phenology and climate.... *Nature*, 391(6662), 29.
- Forslund, P., & Pärt, T. (1995). Age and reproduction in birds—hypotheses and tests. *Trends in Ecology & Evolution*, 10(9), 374-378.
- García-González, R., Aldezabal, A., Laskurain, N. A., Margalida, A., & Novoa, C. (2016). Influence of snowmelt timing on the diet quality of Pyrenean rock ptarmigan (*Lagopus muta pyrenaica*): implications for reproductive success. *PloS one*, 11(2), e0148632.
- Gochfeld, M. (1980). Mechanisms and adaptive value of reproductive synchrony in colonial seabirds *Behavior of marine animals* (pp. 207-270): Springer.
- Hannon, S. J., Martin, K., & Schieck, J. O. (1988). Timing of reproduction in two populations of willow ptarmigan in northern Canada. *The Auk*, 330-338.
- Hannon, S. J., & Smith, J. N. (1984). Factors influencing age-related reproductive success in the willow ptarmigan. *The Auk*, 848-854.
- Hansen, B. B., Grøtan, V., Aanes, R., Sæther, B.-E., Stien, A., Fuglei, E., . . . Pedersen, Å. Ø. (2013). Climate events synchronize the dynamics of a resident vertebrate community in the high Arctic. *Science*, 339(6117), 313-315.
- Hanssen-Bauer, I., Drange, H., Førland, E., Roald, L., Børsheim, K., Hisdal, H., . . . Sorteberg, A. (2009). Klima i Norge 2100. *Bakgrunnsmateriale til NOU Klimatilpassing.*, Norsk klimasenter, Oslo, Norway.
- Heier, S. (2016). Årlig overlevelse hos radiomerkede liryper i Lierne kommune.
- Henriksen, S., & Hilmo, O. (2015). Norsk rødliste for arter 2015. *Artsdatabanken, Norge*, 51-52.
- Hjeljord, O. (2015). Ryper før og nå. *INA fagrapport* 30, 28.
- Houghton, J. T. (1995). *Climate change 1994: radiative forcing of climate change and an evaluation of the IPCC 1992 IS92 emission scenarios*: Cambridge University Press.
- Houghton, J. T. (1996). *Climate change 1995: The science of climate change: contribution of working group I to the second assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (Vol. 2): Cambridge University Press.
- Ims, R. A. (1987). Male spacing systems in microtine rodents. *The American Naturalist*, 130(4), 475-484.
- Ims, R. A., Yoccoz, N. G., Bråthen, K. A., Fauchald, P., Tveraa, T., & Hausner, V. (2007). Can reindeer overabundance cause a trophic cascade? *Ecosystems*, 10(4), 607-622.
- Jenouvrier, S. (2013). Impacts of climate change on avian populations. *Global Change Biology*, 19(7), 2036-2057.
- Keppie, D. M. (2000). Spruce grouse, a non-gregarious and sparsely distributed forest bird, shows synchronous nesting. *Oecologia*, 123(4), 490-496.
- Keppie, D. M., & Towers, J. (1990). Using phenology to predict commencement of nesting of female spruce grouse (*Dendragapus canadensis*). *American Midland Naturalist*, 164-170.
- Kokonendji, C. C. (2014). Over-and Underdispersion Models. *Methods and Applications of Statistics in Clinical Trials: Planning, Analysis, and Inferential Methods, Volume 2*, 506-526.
- Martin, K. (1995). Patterns and mechanisms for age-dependent reproduction and survival in birds. *American Zoologist*, 35(4), 340-348.
- Martin, K., & Wiebe, K. L. (2004). Coping mechanisms of alpine and arctic breeding birds: extreme weather and limitations to reproductive resilience. *Integrative and Comparative Biology*, 44(2), 177-185.
- Martin, T. E. (1987). Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. *Annual review of ecology and systematics*, 18(1), 453-487.
- Menzel, A., & Fabian, P. (1999). Growing season extended in Europe. *Nature*, 397(6721), 659.
- Morton, M. L. (2002). *mountain white-crowned sparrow*: Cooper Ornithological Society.
- Moss, R., Watson, A., & Parr, R. (1975). Maternal nutrition and breeding success in red grouse (*Lagopus lagopus scoticus*). *The Journal of Animal Ecology*, 233-244.

- Munkebye, E., Pedersen, H. C., Steen, J. B., & Brøseth, H. (2003). Predation of eggs and incubating females in willow ptarmigan *Lagopus l. lagopus*. *Fauna norvegica*, 23, 1-8.
- Myrberget, S. (1986). Annual variation in timing of egg-laying in a population of willow grouse *Lagopus lagopus*. *Fauna Norvegica, Series C*, 9(1), 1-6.
- Nakagawa, S., & Schielzeth, H. (2013). A general and simple method for obtaining R² from generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(2), 133-142.
- Nilsen, E. B., Pedersen, H. C., Brøseth, H., Kleven, O., Moa, P. F., & Hagen, B. R. (2015). Fjellrypeprosjektet i Lierne. Årsrapport 2015.
- Nordli, Ø., Lundstad, E., & Ogilvie, A. (2007). A late-winter to early-spring temperature reconstruction for southeastern Norway from 1758 to 2006. *Annals of Glaciology*, 46, 404-408.
- Novoa, C., Astruc, G., Desmet, J.-F., & Besnard, A. (2016). No short-term effects of climate change on the breeding of Rock Ptarmigan in the French Alps and Pyrenees. *Journal of Ornithology*, 157(3), 797-810.
- Novoa, C., Besnard, A., Brenot, J. F., & Ellison, L. N. (2008). Effect of weather on the reproductive rate of Rock Ptarmigan *Lagopus muta* in the eastern Pyrenees. *Ibis*, 150(2), 270-278.
- Owen, H. (1976). Phenological development of herbaceous plants in relation to snowmelt date. *Ecological impacts of snowpack augmentation in the San Juan Mountains of Colorado*. US Dept. of the Interior, Division of Atmospheric Water Resources Management, Bureau of Reclamation, Denver, Colorado, USA, 323-341.
- Parmesan, C., & Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421(6918), 37.
- Pedersen, H. C. (1980). Vegetasjonskartlegging og flybildetolkning av et sub-til lavalpint område i Dovrefjell Nasjonalpark, Oppdal, Sør-Trøndelag. *Univ. Tromsø*.
- Pedersen, H. C., Steen, J. B., & Andersen, R. (1983). Social organization and territorial behaviour in a willow ptarmigan population. *Ornis Scandinavica*, 263-272.
- Pedersen, H. C., & Wilmann, B. (1997). *Brenning og kutting av alpin heivegetasjon: Effekter på lirype, vegetasjon og invertebratfauna*: NINA.
- Perrins, C. (1970). The timing of birds 'breeding seasons. *Ibis*, 112(2), 242-255.
- Przybylo, R., Sheldon, B. C., & Merilä, J. (2000). Climatic effects on breeding and morphology: evidence for phenotypic plasticity. *Journal of Animal Ecology*, 69(3), 395-403.
- Puth, M.-T., Neuhauser, M., & Ruxton, G. D. (2014). Effective use of Pearson's product-moment correlation coefficient. *Animal Behaviour*, 93, 183-189.
- Robb, L. A., Martin, K., & Hannon, S. J. (1992). Spring body condition, fecundity and survival in female willow ptarmigan. *Journal of Animal Ecology*, 215-223.
- Ryvarden, L. (2011). *Norges nasjonalparker. Naturen, Opplevelsene og Historien*. Oslo: Cappelen Damm.
- Sandercock, B. K., Martin, K., & Hannon, S. J. (2005). Life history strategies in extreme environments: comparative demography of arctic and alpine ptarmigan. *Ecology*, 86(8), 2176-2186.
- Sandercock, B. K., Nilsen, E. B., Brøseth, H., & Pedersen, H. C. (2011). Is hunting mortality additive or compensatory to natural mortality? Effects of experimental harvest on the survival and cause-specific mortality of willow ptarmigan. *Journal of Animal Ecology*, 80(1), 244-258.
- Scridel, D., Brambilla, M., Martin, K., Lehikoinen, A., Iemma, A., Matteo, A., . . . Pedrini, P. (2018). A review and meta-analysis of the effects of climate change on Holarctic mountain and upland bird populations. *Ibis*.
- Steen, J. B., & Unander, S. (1985). Breeding biology of the Svalbard Rock Ptarmigan *Lagopus mutus hyperboreus*. *Ornis Scandinavica*, 191-197.
- Steinset, T. A., & Rundtom, T. O. (2017). Færre ryer i sikte. Hentet den 02.04.2018. Hentet fra <https://www.ssb.no/jord-skog-jakt-og-fiskeri/artikler-og-publikasjoner/faerre-ryper-i-sikte>.

- Stevenson, I. R., & Bryant, D. M. (2000). Avian phenology: climate change and constraints on breeding. *Nature*, 406(6794), 366.
- Sæther, B.-E. (1990). Age-specific variation in reproductive performance of birds. *Current ornithology*, 7, 251-283.
- Team, C. W. (2008). Synthesis Report. *Climate Change 2007. Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment*.
- Team, R. C. (2017). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2016.
- Thomas, V. G., & Popko, R. (1981). Fat and protein reserves of wintering and prebreeding rock ptarmigan from south Hudson Bay. *Canadian journal of zoology*, 59(7), 1205-1211.
- Verhulst, S., & Nilsson, J.-Å. (2008). The timing of birds' breeding seasons: a review of experiments that manipulated timing of breeding. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363(1490), 399-410.
- Visser, M. E., Holleman, L. J., & Caro, S. P. (2009). Temperature has a causal effect on avian timing of reproduction. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 276(1665), 2323-2331.
- Walther, G.-R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T. J., . . . Bairlein, F. (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416(6879), 389.
- Wang, G., Hobbs, N. T., Giesen, K. M., Galbraith, H., Ojima, D. S., & Braun, C. E. (2002). Relationships between climate and population dynamics of white-tailed ptarmigan *Lagopus leucurus* in Rocky Mountain National Park, Colorado, USA. *Climate Research*, 23(1), 81-87.
- Wesołowski, T., & Cholewa, M. (2009). Climate variation and bird breeding seasons in a primeval temperate forest. *Climate Research*, 38(3), 199-208.
- West, G. C., & Meng, M. S. (1968). Seasonal changes in body weight and fat and the relation of fatty acid composition to diet in the Willow Ptarmigan. *The Wilson Bulletin*, 426-441.
- Westerskov, K. (1950). Methods for determining the age of game bird eggs. *The Journal of Wildlife Management*, 14(1), 56-67.
- Wickham, H. (2009). Positioning *ggplot2* (pp. 115-137): Springer.
- Wiebe, K. L., & Martin, K. (1998). Age-specific patterns of reproduction in White-tailed and Willow Ptarmigan *Lagopus leucurus* and *L. lagopus*. *Ibis*, 140(1), 14-24.
- Wiebe, K. L., & Martin, K. (2000). The use of incubation behavior to adjust avian reproductive costs after egg laying. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 48(6), 463-470.
- Wilkinson, G., & Rogers, C. (1973). Symbolic description of factorial models for analysis of variance. *Applied Statistics*, 392-399.
- Wilson, S., & Martin, K. (2010). Variable reproductive effort for two ptarmigan species in response to spring weather in a northern alpine ecosystem. *Journal of Avian Biology*, 41(3), 319-326.
- Wilson, S., Norris, D. R., Wilson, A. G., & Arcese, P. (2007). Breeding experience and population density affect the ability of a songbird to respond to future climate variation. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 274(1625), 2539-2545.
- Winkler, D. W., Dunn, P. O., & McCulloch, C. E. (2002). Predicting the effects of climate change on avian life-history traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(21), 13595-13599.
- Wittenberger, J. F. (1978). The evolution of mating systems in grouse. *The Condor*, 80(2), 126-137.
- Wunderle, J. (1991). Age-specific foraging proficiency in birds. *Current ornithology*, 8, 273-324.
- Zeileis, A., Kleiber, C., & Jackman, S. (2008). Regression models for count data in R. *Journal of statistical software*, 27(8), 1-25.

7. VEDLEGG

Vedlegg 1. Skjematisk framstilling av utvalget innen hvert år for variablene eggleggingstidspunkt, rugetidspunkt og antall egg.

År	Eggleggingstidspunkt	Rugetidspunkt	Eggantall
1978	9	9	10
1979	6	6	6
1980	15	20	21
1981	8	8	8
1982	20	26	29
1983	14	13	14
1984	14	14	15
1985	14	16	19
1986	8	9	9
1987	12	12	13
1988	17	17	18
1989	20	23	22
1990	21	22	21
1991	35	38	36
1992	8	8	9
Samlet utvalg	221	241	250



Norges miljø- og biovitenskapelige universitet
Noregs miljø- og biovitenskapelige universitet
Norwegian University of Life Sciences

Postboks 5003
NO-1432 Ås
Norway