



Norges miljø- og
biovitenskapelige
universitet

Masteroppgave 2021 60 stp.

Fakultet for miljøvitenskap og naturforvaltning

Hvordan potensielle konkurrenter og predatorer påvirker fjellrevens (*Vulpes lagopus*) atferd ved to ulike matplasser – eksperimentelle kadavre og eksklusive fôrautomater

How potential competitors and predators affect arctic fox (*Vulpes lagopus*) behaviour at two types of foraging sites – experimental carcasses and exclusive feeding stations

Emilie Lian Baksaas & Synnøve Myklebust

Master i naturforvaltning

Forord

Dette studiet ble gjennomført som avsluttende oppgave på masterstudiet i naturforvaltning ved fakultet for miljøvitenskap og naturforvaltning, Norges miljø- og biovitenskapelige universitet (NMBU). Vi ønsker å takke vår hovedveileder ved NMBU, Richard Bischof, for god veiledning gjennom hele prosessen, spesielt med tunge statistiske analyser. Også en stor takk til Pierre Dupont, som har hjulpet oss med oppsett og forståelse av analysen. Av våre veiledere fra NINA vil vi takke Nina E. Eide, Lars Rød-Eriksen og Arild M. Landa, som har gjort oppgaven mulig å gjennomføre og har gitt oss god faglig veiledning gjennom hele prosessen. I tillegg vil vi takke NINA, spesielt Craig Jackson, Kristine Ulvund og Andrea Miller for at vi fikk muligheten til å delta på feltarbeid i forbindelse med prosjektet. Dette var svært lærerikt og minneverdig. Til slutt vil vi takke hverandre for å ha holdt motet oppe gjennom hele skriveprosessen, og at vi har taklet hverandres nærvær gjennom samboerskap og koronapandemi. Til tross for vår sterke strikkeavhengighet, sitter vi nå med et ferdig resultat.

Oppgaven er knyttet til avlsprogrammet for fjellrev, som er finansiert av Miljødirektoratet (kontrakt 19087015), støtteføring og oppsett av eksperimentelle kadavre i Sylan og Lierne var finansiert av EU/Interreg Sverige-Norge gjennom Felles Fjellrev I og II (nr. 20200939). Studiet er en del av ECOFUNC-prosjektet som er finansiert av Norges forskningsråd (Prosjektnummer 244557/E50).

Takk for gode og innholdsrike år ved NMBU!

Ås, 1. juni 2021

Emilie Lian Baksaas

Emilie Lian Baksaas

Synnøve Myklebust

Synnøve Myklebust

Sammendrag

Konkurranse er en velkjent økologisk mekanisme som oppstår når flere individer eller arter utnytter en begrenset ressurs. I den alpine tundraen er ressurstilgangen særlig lav, og den truede fjellreven (*Vulpes lagopus*) er en art som er preget av stadig økende konkurranse fra større predatorer. Støtteføring i utsatte fôrautomater er et forvaltningstiltak som har påvirket den fennoskandiske fjellrevbestanden i positiv retning. Det finnes få studier på hvordan fôrautomater påvirker fjellrevens atferd overfor dens konkurrenter i det alpine økosystemet. Formålet med dette studiet var å undersøke om fôrautomater kan gi fjellreven et konkurransefortrinn, spesielt overfor dens større slektning rødreven (*Vulpes vulpes*), men også jerv (*Gulo gulo*) og kongeørn (*Aquila chrysaetos*). Studiet er basert på viltkameradata både ved fôrautomater og eksperimentelle kadavre, med mål om å kunne sammenligne fjellrevens atferd ved to ulike stasjonstyper med varierende grad av konkurranse.

Datamaterialet ble samlet inn ved 24 fôrautomater i de norske fjellområdene Lierne, Sylan, Snøhetta og Finse, og eksperimentelle kadavre lagt ut på 12 faste plasser i de to førstnevnte områdene, i perioden 2011-2019. Cox regresjonsanalyse ble brukt, med fjellrevens besøksvarighet og tid mellom besøk som responsvariabler, og konkurrentenes besøksvarighet som de viktigste forklaringsvariablene.

Ved de eksperimentelle kadavrene hadde varighet av konkurrentbesøk en positiv påvirkning på tid mellom fjellrevbesøk. Resultatene viste en tydelig klumpvis fordeling av alle artenes besøk, noe som tyder på at andre effekter enn fjellrevens unnvikelsesatferd er fanget opp. Artene kan for eksempel ha fulgt hverandres spor på leting etter kadavre. Ulike faktorer som kadaverets kvalitet, temperatur, snøforhold og tilgang på naturlige byttedyr kan også ha gjort de eksperimentelle kadavrene mer attraktive for alle artene i enkelte perioder.

Ved fôrautomatene, hadde varighet av konkurrentbesøkene samlet sett en positiv påvirkning på varighet av fjellrevbesøk, men bare jerv hadde en positiv påvirkning på tid mellom fjellrevbesøk. Dette kan forklares ved at predasjonsrisikoen er lav sammenlignet med gevinsten av å dra til fôrautomaten for å spise, og den kan fungere som et trygt tilfluktssted. Økt predasjonsrisiko kan gjøre fjellreven mer årvåken, og det kan trigge hamstring. I tillegg kan automaten være en verdifull ressurs som er lønnsom å forsvare. Rødrevens besøksvarighet hadde en tendens til negativ påvirkning på tid mellom fjellrevbesøk, og belyser nødvendigheten av videre studier på fjellrevens konkurransedyktighet ved fôrautomater i fjellområder med høyere tetthet av konkurrenter enn det er i våre studieområder.

Abstract

Competition is a common mechanism whereby several individuals or species exploit the same limited resource. Resources are severely limited in the alpine tundra, and the threatened arctic fox (*Vulpes lagopus*) is facing increasing competition from larger predators. Supplementary feeding is a management action that has positively affected the arctic fox population in Fennoscandia. There are few studies to date that have explored how feeding stations affect competitive interactions of arctic foxes with other predators in the alpine ecosystem. The purpose of this study was to investigate if feeding stations can give the arctic fox a competitive advantage, especially towards its main competitor, the red fox (*Vulpes vulpes*), but also wolverine (*Gulo gulo*) and golden eagle (*Aquila chrysaetos*). The study is based on data from wildlife cameras both at feeding stations and locations baited with carcasses, aiming to compare the arctic fox behaviour at two different types of stations with varying levels of competition.

The data were collected from 24 feeding stations in the Norwegian mountain areas Lierne, Sylan, Snøhetta and Finse, and 12 experimental carcass sites in the two first-mentioned areas, from 2011 to 2019. Cox proportional hazards regression was used with the duration of arctic fox visits and the time between visits as response variables and the competitors' duration of visits as the main predictors.

At the experimental carcasses, duration of competitor visits had a positive impact on the frequency of arctic fox visits. The results showed a clustered distribution of all species visits, which indicates that other effects than the arctic fox avoidance behavior has been captured. For example, the species could have followed each other's tracks looking for carcasses. Factors such as carcass quality, temperature, snow condition and access of natural prey could also have made the experimental carcasses more attractive for all the species in certain periods.

At the feeding stations, duration of competitor visits combined had a positive impact on the duration of arctic fox visits, but only the duration of wolverine visits had a positive impact on the frequency of arctic fox visits. This could be explained by low predation risk compared to the foraging benefit, and the feeding station could work as a shelter. Increased predation risk could make the arctic fox more vigilant, and it could trigger hoarding. In addition, the feeding stations could be seen as a valuable resource worth defending. Red fox had a tendency of negative effect on time between arctic fox visits, which highlights the need for further studies on arctic fox competitive ability at the feeding stations in mountain areas with higher density of competitors than these study areas.

Innholdsfortegnelse

FORORD	2
SAMMENDRAG	4
1 INNLEDNING	10
BOKS 1: SITUASJONSBEKRIVELSE – BEVARING AV FJELLREVBESTANDEN I FENNOSKANDIA	16
2 METODE	17
OMRÅDEBESKRIVELSE	17
STUDIEDESIGN	18
KAMERABESKRIVELSE	19
DATABEHANDLING	19
STATISTISKE ANALYSER	20
3 RESULTAT	25
OVERSIKT OVER DATAMATERIALET	25
BILDEEKSEMPLER PÅ INTERSPESIFIKKE INTERAKSJONER	28
PREDIKSJON 1.1 – VARIGHET AV FJELLREVBESØK VED DE EKSPERIMENTELLE KADAVRENE	28
PREDIKSJON 1.2 – TID MELLOM FJELLREVBESØK VED DE EKSPERIMENTELLE KADAVRENE	30
PREDIKSJON 2.1 – VARIGHET AV FJELLREVBESØK VED FÔRAUTOMATENE	33
PREDIKSJON 2.2 – TID MELLOM FJELLREVBESØK VED FÔRAUTOMATENE	36
SAMMENSTILLING AV RESULTATENE	39
4 DISKUSJON	41
DEL 1 – EKSPERIMENTELLE KADAVRE	41
DEL 2 – FÔRAUTOMATER	43
SAMMENSTILLING AV STASJONSTYPENE	46
KONKLUSJON	47
5 LITTERATURLISTE	48
6 VEDLEGG	54

1 Innledning

Konkurransen er en økologisk mekanisme som forekommer når ulike individer utnytter den samme begrensede ressursen. Den kan enten være intraspesifikk, hvor konkurransen foregår mellom individer av samme art, eller interspesifikk, hvor konkurransen forekommer mellom arter med overlappende nisjer (Alley, 1982; Darwin, 1859; Gause, 1934; Volterra, 1928). Prinsippet om konkurransedyktig eksklusjon, også kjent som Gauses regel, sier at to arter som konkurrerer om samme begrensede ressurs ikke kan sameksistere ved konstante populasjonsstørrelser. Det vil alltid være slik at en av artene vil være en sterkere og mer dominerende konkurrent, og over tid vil dette føre til at den svakere arten må utnytte en mindre del av sin fundamentale nisje, eller i verste fall at arten dør ut (Gause, 1934; Hardin, 1960).

Konkurransen kan videre deles inn i indirekte og direkte konkurransen. Ved indirekte konkurransen utnytter begge artene de samme begrensede ressursene, for eksempel samme byttedyr. Ved direkte konkurransen kjemper individene fysisk mot hverandre for å vinne en ressurs (Park, 1962). Dette kan for eksempel tydelig sees hos mange karnivorer, hvor det også er et vanlig fenomen at karnivorer predaterer andre karnivorer (Palomares & Caro, 1999). Direkte konkurransen har potensial til å endre strukturen i økosystemet, endre fordelingen av nisjer og gjennom det tilpasse sameksistens blant konkurrerende arter (Chiang et al., 2012; Di Bitetti et al., 2010), men det er antatt at effektene av interspesifikk predasjon er mer kompleks enn effektene av predasjon og konkurransen hver for seg (Holt & Polis, 1997; Polis & Holt, 1992). Denne type interaksjon er en viktig driver for utbredelse, morfologi og atferd (Donadio & Buskirk, 2006). I tillegg til diett spiller kroppsstørrelse, alder, grupperingsmønstre og størrelse på leveområde en viktig rolle for hvordan interaksjonene mellom artene er (Palomares & Caro, 1999).

Om en art har svakere konkurranseevne enn sine konkurrenter, kan arten vise unnvikelsesatferd overfor konkurrentene. Tettheten av sterkere konkurrenter og intensiteten av konkurransen mellom artene er viktige faktorer som påvirker graden av unnvikelsesatferd. Den svakere arten kan likevel redusere risikoen for aggressiv interaksjon ved å utnytte andre områder eller ved å være aktiv en annen tid på døgnet enn sine konkurrenter (de Satgé et al., 2017; Durant, 1998; Palomares & Caro, 1999).

Forstyrrelser og forandringer i økosystemer, som for eksempel klimaendringer, kan ha indirekte negative effekter på arter i form av endrede interspesifikke konkurranseforhold (Byers, 2002;

Didham et al., 2005; Kallimanis et al., 2005). Arktiske og alpine områder er de økosystemene som blir hardest rammet av klimaendringer, blant annet fordi temperaturene her stiger raskere enn i alle andre økosystemer i verden. Siden dette også er relativt enkle økosystemer, kan enkeltarter ha større effekt på økosystemprosesser her enn andre steder (Chapin III & Körner, 1994; McBean et al., 2005; Solomon et al., 2007). Primærproduksjonen i arktiske og alpine økosystemer er i utgangspunktet lav (Webber, 1974), og dyrelivet er preget av svært store svingninger i bioproduksjon knyttet til både variasjoner mellom år og sesongvariasjoner av smånagere (*Lemmus lemmus*, *Microtus ssp.*, *Myodes ssp.*) (Ims & Fuglei, 2005). Det faktum at klimaendringene i tillegg har ført til store endringer i smånagersykluser med fravær av gode smånagerår, gjør artene i arktiske og alpine økosystemer spesielt sårbare (Angerbjörn et al., 2001; Hornfeldt et al., 2005; Ims et al., 2011).

Det fennoskandiske predatorsamfunnet i fjellet består typisk av jerv (*Gulo gulo*), fjellrev (*Vulpes lagopus*) og kongeørn (*Aquila chrysaetos*), i tillegg til rødrev (*Vulpes vulpes*) som siden starten av 1900-tallet har ekspandert nordover og høyere i det alpine landskapet (Hersteinsson & Macdonald, 1992; Killengreen et al., 2012; Tannerfeldt & Angerbjörn, 1996).

Fjellrev er en art som er svært godt tilpasset arktiske og alpine miljø (Prestrud, 1991). Den lider av flere sider av klimaendringenes konsekvenser (Foden & Stuart, 2009), og i Fennoskandia er arten i dag utrydningstruet (boks 1) (Henriksen & Hilmo, 2015; Hyvärinen et al., 2019; Thurfjell, 2020). Fjellreven kan både regnes som en generalist og en lemenspesialist. Den kan spise ulike byttedyr ut fra hva som er tilgjengelig, men hovedføden er smånagere. Tilgangen på lemen i fjellet har også mest å si for fjellrevens reproduktive suksess (Elmhagen et al., 2000). Kullstørrelsen til fjellreven avhenger i stor grad av mattilgang, og er derfor svært varierende fra år til år ettersom smånagerpopulasjonene svinger. I år med optimal tilgang på byttedyr, kan fjellreven få opptil 18 valper, noe som er blant de høyeste kullstørrelsene i hele rovdyrordenen (Angerbjörn et al., 1995; Tannerfeldt & Angerbjörn, 1998). I år hvor det er svært begrenset tilgang på mat, lønner det seg heller for fjellreven å satse på egen overlevelse fremfor reproduksjon (Loison et al., 2001).

Jerven er den største arten i mårfamilien, og er å regne som topp-predatoren i fjelløkosystemet (Landa et al., 1997; Landa et al., 2000). I tillegg til at den er en typisk art i arktiske og alpine områder, lever den også naturlig i lavereliggende boreale skogområder. Jerven har en varierende diett, men er særlig godt tilpasset å spore opp kadavre fra dyr som enten har dødd naturlig eller som er lagt igjen fra andre større rovdyr. Den kan også selv felle større byttedyr, og det er dokumentert at den kan ta livet av så store dyr som elg (*Alces alces*). Av mindre arter

er harer (*Lepus timidus*) og smånagere viktig føde (Landa et al., 2000; Mattisson et al., 2016). I tillegg til å være en potensiell predator for fjellreven (Tannerfeldt & Angerbjörn, 1996), utgjør jerven altså en mulig konkurrent, med smånager som felles diett. Likevel er den så fåtallig og har så store leveområder at konkurranse mellom artene sannsynligvis ikke er av stor betydning (Landa et al., 2000).

Kongeørn er en rovfugl som lever i svært varierende habitater, og er en av de største artene av rovfugler som finnes i fjelløkosystemet. I tillegg til jerv, kan også kongeørn regnes som toppredator her. Den har en meget varierende diett, hvor blant annet hønsfugler (*Galliformes ssp*), harer, rever (*Vulpes ssp*) og kalver av hjortedyr (*Cervidae ssp*) er viktige matkilder. Den kan også ta mindre byttedyr som smånagere (Watson, 2010). Kongeørna oppholder seg i større grad under enn over tregrensa. Økt produktivitet som følge av klimaendringer kan potensielt føre til at den i fremtiden bruker mer tid i alpine områder (Killengreen et al., 2012). Dette kan redusere fjellrevpopulasjonens levedyktighet, særlig i de lavereliggende områdene (Killengreen et al., 2007; Roemer et al., 2002).

Det er ulike faktorer som kan ha forårsaket at rødreven stadig ekspanderer til nye områder. Hersteinsson og Macdonald (1992) foreslo at rødrevens utbredelsesområde mot nord er begrenset av mattilgang, mens fjellrevens utbredelsesområde mot sør er begrenset av utbredelsen av rødrev, grunnet interspesifikk konkurranse mellom de to artene. Som følge av et varmere klima vil rødreven kunne utvide sin utbredelse nordover og høyere opp i det alpine landskapet. I tillegg har trolig nedgangen i rødrevjakt vært en viktig faktor for at arten har kunnet øke i antall (Hersteinsson et al., 1989). Andre studier har sett en positiv effekt på rødrev fra menneskeskapte faktorer som mer infrastruktur i fjellet (Rød-Eriksen et al., 2020; Selås et al., 2010), og større tilgang på kadavre grunnet reduksjonen av de større rovdyrene (Selås & Vik, 2006).

Rødreven er en stor konkurrent for fjellreven, ettersom de to artene har svært overlappende nisjer (Elmhagen et al., 2002; Hersteinsson & Macdonald, 1982). De er begge opportunistiske predatorer, som hovedsakelig lever av lemen, mus og fugler, men også åtsler fra blant annet reinsdyr (*Rangifer tarandus*), spesielt vinterstid (Elmhagen et al., 2002; Killengreen et al., 2011). Det er stor enighet om at når det kommer til kroppsstørrelse, også blant hundedyr, vil de største artene dominere i konkurransen med de mindre (Fedriani et al., 2000; Levi & Wilmers, 2012; Nelson et al., 2007; Palomares & Caro, 1999). Rødreven veier 60 % mer enn fjellreven (Hersteinsson & Macdonald, 1982), og vil altså være dominerende i konkurransen mellom artene. Større kroppsstørrelse har også en ulempe ettersom det krever høyere matinntak, og

rødreven vil dermed ha større utfordringer med å overleve i høyereliggende områder med lavere tilgang på ressurser (Hersteinsson & Macdonald, 1992). Flere studier har vist at fjellrev viser unnvikelsesatferd overfor rødrev ved at den unngår å oppholde seg i lavereliggende og mer produktive alpine områder (Frafjord et al., 1989; Hamel et al., 2013; Killengreen et al., 2007; Selås et al., 2010; Tannerfeldt et al., 2002). Dette er problematisk fordi mattilgangen og sannsynligheten for reproduksjon hos fjellrev er størst i disse områdene (Herfindal et al., 2010; Linnell et al., 1999). Det er også observert tilfeller hvor rødrev tar livet av fjellrev (Frafjord et al., 1989; Tannerfeldt et al., 2002). Rødreven reduserer altså den realiserte nisjen til fjellreven (Elmhagen et al., 2002), som kan ha negativ påvirkning på reprodutiv suksess og forårsake nedgang i fjellrevens vekstrate (Elmhagen et al., 2017; Meijer et al., 2013).

Fjellrev regnes som den svakeste av de overnevnte artene i det alpine predatorsamfunnet, med både jerv, kongeørn og rødrev som potensielle predatorer og konkurrenter. Dermed er det naturlig at fjellreven unngår å oppholde seg i områder hvor det er høy aktivitet av disse andre artene. Nesten alle karnivorer er delvis åtseletere (DeVault et al., 2003). Kadavre utgjør derfor attraktive matplasser for mange karnivorer i økosystemet (Selva et al., 2005), og vil være av stor interesse for alle de overnevnte artene (Linnell & Strand, 2002). Sannsynligheten er dermed høy for at det er større konsentrasjon av konkurrenter ved et slikt sted enn ellers i økosystemet, og predasjonsrisikoen for fjellreven kan forventes å være ekstra stor her. I tillegg er sannsynligheten for at den dominerende rovdyrarten viser større grad av aggressiv atferd overfor den svakere arten i nærheten av et kadaver, sammenlignet med områder med fravær av kadavre, siden de er i konkurranse om den samme ressursen (Gese et al., 1996b).

For å maksimere overlevelse og suksess, står alle individer overfor ulike «trade-offs», hvor fordeler og ulemper blir vurdert mot hverandre og sammen avgjør individets optimale atferd (McFarland, 1977). Et av spørsmålene som enkeltindividet står overfor er hvor man bør velge å furasjere. Predasjonsrisiko er en viktig faktor som kan spille inn på et individs furasjeringsatferd, og blir derfor ofte inkludert i optimale furasjeringsmodeller (Krebs, 1980; Milinski & Heller, 1978). Da står individet ofte overfor en «trade-off» mellom furasjeringseffektivitet og predasjonsrisiko. Til tross for den store risikoen i å bevege seg til og oppholde seg ved et kadaver, kan kadavre være viktig føde for fjellreven (Angerbjörn et al., 1995; Hersteinsson et al., 1989; Killengreen et al., 2012). For at det skal lønne seg å dra til et slikt sted for å spise må den reprodutive gevinsten likevel være stor sammenlignet med predasjonsrisikoen, ettersom fjellrevpopulasjoner er mye mer sensitive for egen overlevelse enn for reproduksjon (Linnell & Strand, 2002; Loison et al., 2001).

Med svært begrenset mattilgang som utgangspunkt og i tillegg konkurranse med andre predatorer i fjelløkosystemet, kan støttefôring være et viktig forvaltningstiltak for den utrydningstruede fjellreven (boks 1). Støttefôring har blitt brukt som et forvaltningstiltak for fjellreven i Fennoskandia siden starten av 90-tallet, for å øke overlevelse og reproduksjon, og få arten opp igjen på et bærekraftig nivå (Angerbjörn et al., 1991; Landa et al., 2017). Slike tiltak har vist seg å være viktig for ynglende voksne rever, spesielt i år med lav tetthet av naturlige byttedyr (Thierry et al., 2020), og ser ut til å ha en positiv effekt på antall kull som blir født (Angerbjörn et al., 1991; Angerbjörn et al., 2013), kullstørrelse og at flere valper forlater hiet om sommeren (Meijer et al., 2013). Gjennom det norske avlsprogrammet for fjellrev har det blitt utviklet fôrautomater som skal fungere eksklusivt for fjellreven (Landa et al., 2017; Thierry et al., 2020). I et økologisk perspektiv danner fôrautomaten en ny og isolert nisje for fjellreven som er ment å gi den et konkurransefortrinn overfor de andre predatorene i samfunnet. Konkurrentene kan likevel tiltrekkes av lukt og matrester utenfor automaten, og dette kan potensielt ha en negativ påvirkning på fjellrevens bruk av automatene.

Vi skal i denne oppgaven undersøke hvordan konkurrentenes påvirkning på fjellrevens atferd endres fra et fritt tilgjengelig kadaver til en fôrautomat som er designet slik at kun fjellreven har tilgang på fôr. Det er tidligere skrevet masteroppgaver som også omhandler fjellrevens bruk av fôrautomater, og resultatene fra disse viser ingen negativ påvirkning av konkurrenter på fjellrevens bruk (Bouchetard-Aubus, 2017; Ertresvåg, 2015; Grevskott, 2019). Studiene har likevel vært begrenset i både tid og rom, noe som kan ha gjort det vanskelig å få fanget opp effekter ved høye tettheter av konkurrenter. Det er mulig at tettheten av konkurrentene må nå et visst nivå før fjellreven viser unnvikelsesatferd fra automatene (Durant, 1998). Denne oppgaven er en utvidelse og videreføring av disse studiene, hvor det blir utført en mer finskala analyse med hvert enkelt fjellrevbesøk som utgangspunkt. Studiet er todelt, hvor vi i del I ser på bruk av de eksperimentelle kadavrene, mens vi i del II ser på bruk av fôrautomatene, og til slutt sammenligner fjellrevens atferd i de to situasjonene. Som vi har sett, viser ofte konkurransesvake arter unnvikelsesatferd overfor sterkere konkurrenter. Dette er belyst i flere tidligere studier i forholdet mellom fjellrev og rødrev (Frafjord et al., 1989; Hamel et al., 2013; Killengreen et al., 2007; Selås et al., 2010; Tannerfeldt et al., 2002). Vi predikerer derfor følgende:

Del I

- 1.1 Fjellreven vil bruke *kortere tid* ved de eksperimentelle kadavrene per besøk jo lenger tid konkurrentene har brukt der i løpet av de siste syv dagene.
- 1.2 Det vil *ta lenger tid* mellom fjellrevbesøk ved de eksperimentelle kadavrene jo lenger tid konkurrentene har brukt der i løpet av de siste syv dagene.

Del II

- 2.1 Fjellreven vil bruke *kortere tid* ved fôrautomaten per besøk jo mer tid konkurrentene har brukt der i løpet av de siste syv dagene, men fordi aktiviteten av konkurrenter er antatt å være lavere her enn ved de eksperimentelle kadavrene, vil den negative påvirkningen her være mindre.
- 2.2 Det vil *ta lenger tid* før en fjellrev kommer tilbake til fôrautomaten jo mer tid konkurrentene har brukt der i løpet av de siste syv dagene, men siden aktiviteten av konkurrenter er antatt å være lavere her enn ved de eksperimentelle kadavrene, vil den negative påvirkningen her være mindre.

Boks 1: Situasjonsbeskrivelse – bevaring av fjellrevbestanden i Fennoskandia

Fjellreven har et sirkumpolart utbredelsesområde som strekker seg over hele den arktiske tundraen i Nord-Amerika og Eurasia og deler av den alpine sonen i Fennoskandia, i tillegg til øyer i Arktis, Nord-Atlanteren og de nordlige delene av Stillehavet. I størstedelen av sitt utbredelsesområde er fjellreven fremdeles livskraftig, men arten har i dag status som kritisk truet på den norske rødlista og sterkt truet på den svenske (Henriksen & Hilmo, 2015; Thurfjell, 2020). I Finland regnes arten i dag som utryddet (Hyvärinen et al., 2019).

I Fennoskandia har fjellrevbestanden vært liten helt siden den sank drastisk fra 1850- til 1930-tallet (Linnell et al., 1999; Lönnberg, 1927). Fjellreven ble fredet på 30-tallet, men likevel ble den senere utrydningstruet med totalt 40-60 voksne individer rundt år 2000 (Angerbjörn et al., 2013). Den raske nedgangen i fjellrevbestanden tidlig på 1900-tallet blir forbundet med overbeskatning av arten (Hersteinsson et al., 1989; Lönnberg, 1927). I tillegg til den store problematikken knyttet til rødrevens ekspansjon og utkonkurrering av fjellreven, er det også flere utfordringer som fjellrevbestanden i dag står overfor, som sammen gjør det vanskelig for den å komme seg opp igjen på et bærekraftig nivå.

Som en følge av den raske nedgangen i den fennoskandiske fjellrevbestanden på starten av 1900-tallet ble bestanden utsatt for en kraftig demografisk flaskehals (Nyström et al., 2006), og som et resultat av dette ble de gjenværende individene bestående av små og isolerte populasjoner (Dalen et al., 2006). Slike populasjoner er svært sårbare for innavl og allee-effekter, noe som også øker risikoen for lokal utdøing (Herfindal et al., 2010; Loison et al., 2001). En populasjon med lav genetisk variasjon er også mindre tilpasningsdyktig for endringer i miljøet (Lande, 1988).

De siste tiårene har klimaendringene ført til at snødekket i de fleste fjellområder har blitt redusert både i dybde, omfang og varighet (Pörtner et al., 2019). Dette ser ut til å kunne føre til økt formasjon av is under snøen, som gjør mattilgangen for smågnagerne mindre tilgjengelig, og øker dødeligheten blant dem (Korslund & Steen, 2006). Smågnagere svinger som regel i sykluser på 3-5 år (Henden et al., 2009), men syklusene har i Fennoskandia siden 70-tallet kommet sjeldnere og med mindre amplituder enn tidligere (Angerbjörn et al., 2001; Hornfeldt et al., 2005; Ims et al., 2011). Det er uklart både hvilke faktorer som regulerer smågnagersyklusene i utgangspunktet, og hvorfor syklusene i senere tid har endret seg, men både svingninger i predasjon, mattilgang og klima er omdiskuterte faktorer (Coulson & Malo, 2008).

Lemen er en nøkkelart i fjelløkosystemet (Krebs, 2011). Syklusene hos lemen har vist seg å være spesielt ustabile sammenlignet med andre musearter, sannsynligvis grunnet høyere sensitivitet til variasjon i klima og predasjon (Ims et al., 2011). Endringene som vi ser i smågnagersyklusene i Fennoskandia vil føre til lavere reprodutiv suksess, med mindre og færre kull og høyere dødelighet blant unge fjellrevindivider, og sammen vil dette kunne svekke fjellrevbestandens levedyktighet (Angerbjörn et al., 2013; Kaikusalo & Angerbjörn, 1995; Meijer et al., 2008; Tannerfeldt & Angerbjörn, 1998).

Måltette bevaringstiltak har resultert i at den fennoskandiske fjellrevbestanden har blitt mer enn tredoblet i antall det siste tiåret (Hemphill et al., 2020). Fjellrev er det eneste pattedyret som er utpekt som prioritert art med særskilt beskyttelse gjennom norsk lov (*Forskrift om fjellrev (Vulpes lagopus) som prioritert art*, 2015). Norge og Sverige har en felles handlingsplan for fjellrev i perioden 2017-2021 hvor det står beskrevet kortsiktige og langsiktige mål for å sikre en levedyktig bestand. Dette er en videreføring av handlingsplanen fra 2003 da bevaringstiltakene ble iverksatt. Et nasjonalt overvåkingsprogram ble startet, samt avl og utsetting av fjellrev, støtteføring og rødrevkontroll (Eide et al., 2017).

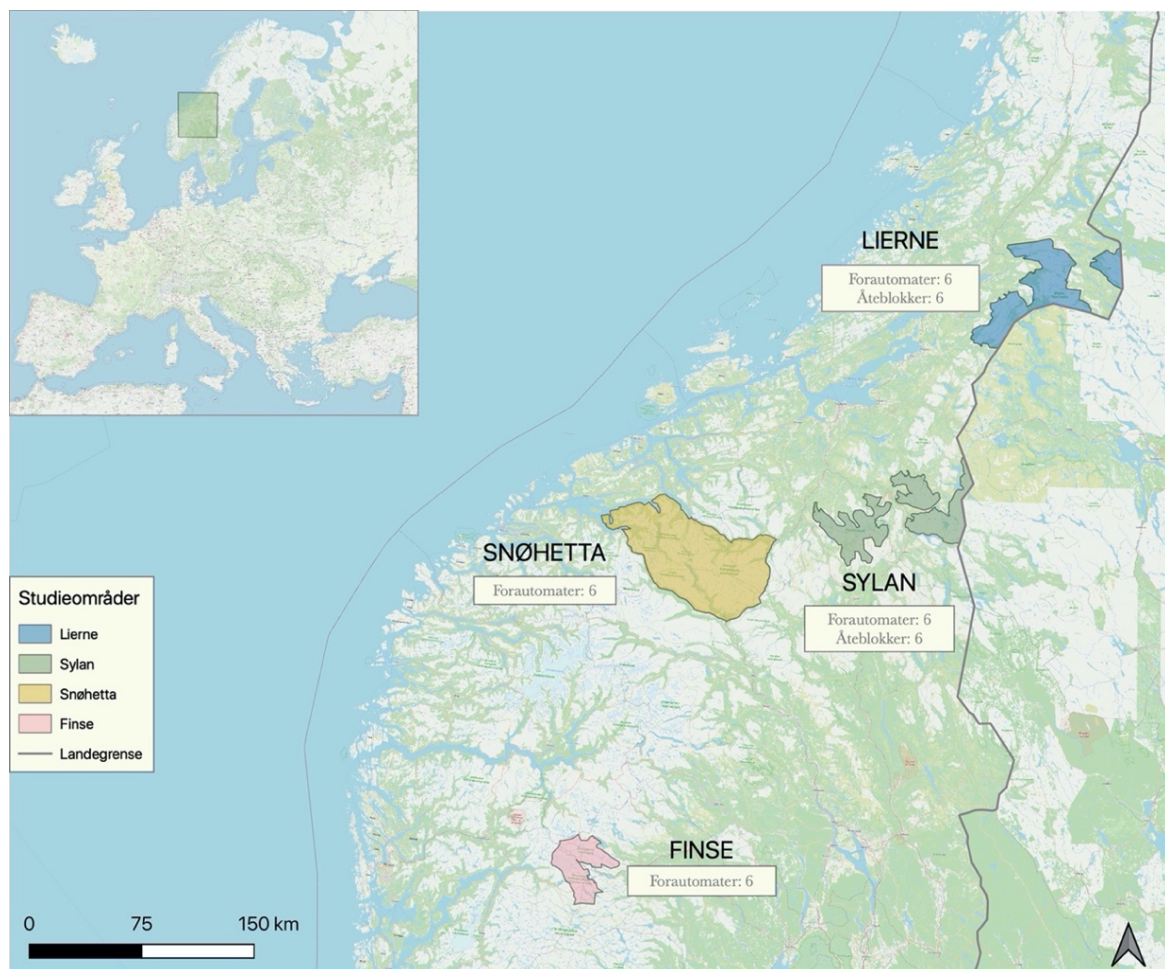
Avlsprogrammet for fjellrev er finansiert av Miljødirektoratet, med mål om å styrke gjenværende populasjoner og å gjeninnføre arten til områder der den har blitt utryddet (Landa et al., 2017). Her blir fjellrev holdt i fangenskap, avlet opp, etterfulgt av at valper blir satt ut i det fri. I starten ble revene avlet opp i bur, noe som viste seg å fungere dårlig grunnet høyt stressnivå. I 2005 ble programmet endret betraktelig. Det ble opprettet en avlsstasjon i fjellrevens naturlige habitat, som besto av store innhegninger hvor menneskelig kontakt med dyrene ble redusert til et minimum. Det nye programmet hadde umiddelbar suksess, og mange valper har etter den tid blitt avlet opp og satt ut i det fri. Valpene blir satt ut ved et kunstig hi i nærheten av förautometer designet eksklusivt for fjellreven (Landa et al., 2017). Støtteføring er et forvaltningstiltak som inngår i avlsprogrammet for fjellrev (Landa et al., 2017). Angerbjörn et al. (2013) fant at støtteføring kunne forklare hele 29% av variasjonen i produktiviteten i populasjonene. Studien viste at støtteføring kan være helt nødvendig for at fjellreven skal kunne klare å komme seg opp igjen på et bærekraftig nivå.

2 Metode

Områdebeskrivelse

Studieområdet består av flere fjellområder i Midt- og Sør-Norge, og omfatter Lierne (1320 km²), Sylan (950 km²), Snøhetta (1280 km²) og Finse (680 km²) (figur 1). Alle områdene er typiske høyfjellsområder med innlandsklima som historisk sett har vært typiske fjellrevhabitat (Herfindal et al., 2010). Det er kun satt ut eksperimentelle kadavre i fjellområdene Lierne og Sylan, fra 540-1100 meter over havet. Fôrautomatene er satt ut fra 750-1600 meter over havet.

Jerv lever hovedsakelig i de nordligste fjellområdene, men finnes også i Dovrefjell og sørover i Rondane og fjellskogsområder i Trysil. Streifdyr opptrer likevel sporadisk sør til Agder (Landa et al., 1997; Mattisson et al., 2020). Reinsdyr finnes i alle studieområdene. De sørligste områdene er dominert av villrein (Solberg et al., 2017), mens det i områder nord for Dovrefjell er tamreindrift (Tømmervik & Riseth, 2011). Andre arter som finnes i fjellområdene er blant annet rødrev, hare, ravn (*Corvus corax*), rype (*Lagopus ssp.*), mår (*Martes martes*), røyskatt (*Mustela erminea*), snømus (*Mustela nivalis*). Av smågnagere finnes lemen, markmus (*Microtus agrestis*), fjellmarkmus (*Microtus oeconomus*) og gråsidemus (*Myodes rufocanus*).



Figur 1: Oversikt over de fire studieområdene, markert med hver sin farge og antall lokaliteter.

Studiedesign

Oppgaven er bygget på et materiale som favnet bredt både i tid og rom. Datamaterialet ble samlet inn ved 24 fôrautomater i de norske fjellområdene Lierne, Sylan, Snøhetta og Finse, og eksperimentelle kadavre lagt ut på 12 faste plasser hvert år i de to førstnevnte områdene, i perioden 2011-2019.

Eksperimentelt kadaver

De eksperimentelle kadavrene skal tilsvare naturlig kadavre fritt tilgjengelig for alle arter, og representerer artsstrukturen ved en typisk matplass i fjellområdene de er satt ut (Hamel et al., 2013). De består av slakteavfall av reinsdyr, fryst i blokker som veier 15-20 kg og måler omtrent 60 cm x 40 cm x 15 cm. Kadavrene blir satt ut en gang i året, og er derfor kun tilgjengelig i en begrenset periode. Kamera er festet til en påle omtrent 1,5 meter over bakken, rundt seks meter fra det eksperimentelle kadaveret (figur 2) (Rød-Eriksen et al., 2020).

Fôrautomat

Fôrautomatene er satt sammen av tre Jelsafat i polyester, og består av fôrkammer med en inngang, matkammer og dispenser (figur 2). Inngangen er 120 mm i diameter, og er designet på en måte som skal hindre at større arter og kråkefugler skal komme seg inn (Landa et al., 2017). Inngangspartiet består av et liggende fat med ett inngangsrør, og er festet til et stående fat som fungerer som fôrkammer. Fôrkammeret er festet til et tredje fat, som fungerer som dispenser. Automatene blir jevnlig fylt på med fôr, hovedsakelig med typen Troll Ekstrem hundepellets. For at kondens og snø som smelter skal renne ut, er det boret flere hull i bunnen av fôrautomatene. Kameraet er montert utenfor automatene, og er vendt mot inngangspartiet (Landa et al., 2012).



Figur 2: Til venstre: eksperimentelt kadaver (Foto: Johanna Skrutvold). I midten: fôrautomat på Sæterfjellet. Oppdal kommune (Foto: Synnøve Myklebust). Til høyre: plantegning av fôrautomat (Landa et al., 2012).

Kamerabeskrivelse

Kameraene som ble brukt ved begge stasjonstypene var av typen Reconyx Hyperfire PC800 (Reconyx inc., Wisconsin, USA). De aller fleste kameraene ved fôrautomatene var innstilt slik at de ble utløst ved bevegelse, men på enkelte lokaliteter var kameraet i tillegg programmert til å ta bilde hvert femte minutt. Ved bevegelse foran kamera over lenger tid, varierte det mellom kameraene hvor lang tid det tok fra et bilde ble tatt til det neste. Noen kamera var stilt inn slik at det ble tatt bilde hvert sekund, mens andre var stilt inn slik at det gikk et helt minutt før et nytt bilde ble tatt. De eldste kameraene registrerte ikke sekunder, men tillot samtidig å ta bilder med ett sekunds hviletid mellom bildene. Vi har ikke oversikt over hvilke kamera som har hatt hvilken innstilling, ettersom dette ikke har blitt loggført systematisk. Kameraene ved de eksperimentelle kadavrene ble utløst kun hvert femte minutt.

Databehandling

Dataene bestod totalt av 1 268 733 bilder fra de eksperimentelle kadavrene og 417 938 bilder fra fôrautomatene. Selv om det er et større antall bilder ved de eksperimentelle kadavrene, utgjør dette likevel færre bilder med artsobservasjoner enn ved fôrautomatene, ettersom disse kameraene ble utløst hvert femte minutt og ikke ved bevegelse foran kamera. Halvparten av lokalitetene på Snøhetta og fem av seks lokaliteter på Finse hadde to fôrautomater med hvert sitt kamera. Bildene fra disse kameraene ble lagt sammen som om det skulle vært fra samme kamera, siden de var plassert med relativ kort avstand til hverandre. Kameraene ved de eksperimentelle kadavrene var kun aktive i månedene mars og april, mens fôrautomatene hadde i tillegg bilder fra mai. Datamaterialet ble videre begrenset til perioden 2011-2019, men enkelte lokaliteter hadde år uten registreringer (vedlegg 1 og 2).

For å få informasjon fra bildene var det nødvendig å gå gjennom hvert enkelt bilde manuelt. 41 variabler ble trukket ut av bildefilene og importert i Excel ved hjelp av en ad hoc-programvare (Rød-Eriksen, 2013). De fleste variablene ble fylt inn automatisk, ut fra informasjon som lå i bildene fra før. Vi gikk gjennom fôrautomatbildene fra 2014-2019, med unntak av Snøhetta-regionen, og registrerte i hovedsak art og antall individer.

R-versjon 4.0.3 og RStudio-versjon 1.3.1093 ble brukt for databehandling (R Core Team, 2020; RStudio Team, 2020). Besøks-ID ble beregnet etter en tidsgrense for hva som skulle gjelde for et besøk. Grensen ble satt til 15 minutter, slik at bilder av samme art ble tildelt samme ID-nummer om tiden mellom dem var under denne grensen. Aktiviteten til konkurrentene ble beregnet både for artene hver for seg og samlet ut ifra fjellrevbesøk fra samme lokalitet og år.

Total varighet og antall besøk i løpet av en uke før et fjellrevbesøk ble beregnet for alle arter (figur 3 og 4). I tillegg ble både tid siden forrige og tid til neste besøk med utgangspunkt i hvert fjellrevbesøk beregnet for alle arter. I de fleste tilfeller var ikke kameraenes aktive periode kjent, og dato for første og siste registrerte bilde for hver lokalitet og år ble antatt som å tilsvare perioden som kameraene hadde vært aktive. I tilfeller hvor kameraet var registrert som aktivt i mindre enn syv dager både før og etter et gitt fjellrevbesøk, ble ikke konkurrentenes aktivitet beregnet (figur 3 og 4). Siden konkurrentenes aktivitet ble målt etter fjellrevbesøk ble datasettet omstrukturert til å kun bestå av fjellrevbesøk med tilhørende beregninger av konkurrentene, og det var dette som ble brukt i analysen.

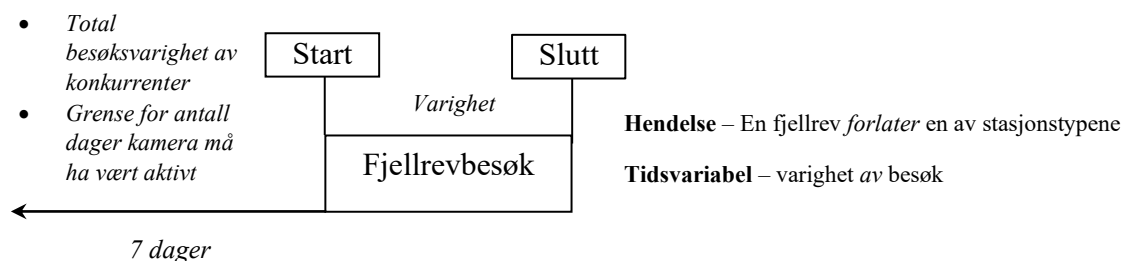
Statistiske analyser

R ble også brukt for gjennomføringen av statistiske analyser. Cox proporsjonal hasard regresjonsanalyse (CoxPH) ble brukt for å modellere alle prediksjonene med funksjonen `coxph()` som finnes i R-pakken «survival» (Cox, 1972; Therneau & Grambsch, 2000; Therneau, 2020). Det er en type overlevelsesanalyse som ser på tiden det tar fram til en hendelse skal inntreffe (Fox & Weisberg, 2002).

Responsvariabler

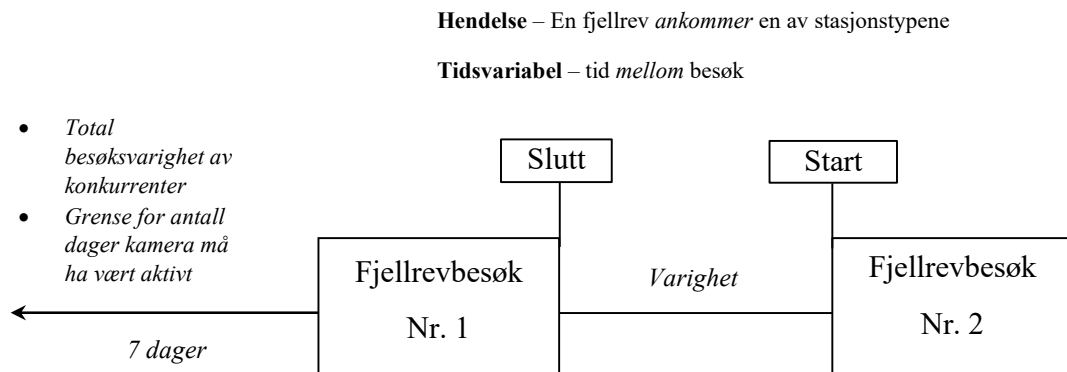
For våre data har vi to typer mål på fjellrevaktivitet som blir brukt som responsvariabler:

- 1) Hendelsen er at en fjellrev *forlater* en gitt stasjonstype, og tidsvariabelen er tiden fra en fjellrev ankommer og til den forlater stasjonen (*varighet* av besøk) (figur 3).
- 2) Hendelsen er at en fjellrev *ankommer* en gitt stasjonstype, og tidsvariabelen er tiden fra en fjellrev forlater og til en ny fjellrev ankommer stasjonen (*tid mellom* besøk) (figur 4).



Figur 3: Med utgangspunkt i et gitt fjellrevbesøk representerer figuren responsvariabelen hvor målet på fjellrevaktivitet er hendelsen hvor en fjellrev forlater en gitt stasjonstype, og tidsvariabelen er tiden fra en fjellrev ankommer og til den forlater stasjonen. Konkurrentenes besøksvarighet ble summert innenfor et tidsrom på syv dager før et gitt fjellrevbesøk, og tilsvarende grense ble satt for antall dager som kameraet måtte ha vært aktivt.

Hovedfokuset i CoxPH er å undersøke sammenhengen mellom den gitte hendelsen og en eller flere forklaringsvariabler. Andre typer overlevelsesanalyser estimerer sannsynligheten for at hendelsen, ofte overlevelse, skal inntreffe ved et gitt tidspunkt gjennom en overlevelsesfunksjon (Fox & Weisberg, 2002). I våre analyser ville vi kun estimere hvordan de ulike variablene påvirker de to målene på fjellrevaktivitet, og cox var derfor et naturlig valg av analysemodell.



Figur 4: Med utgangspunkt i to gitte fjellrevbesøk representerer figuren responsvariabelen hvor målet på fjellrevaktivitet er hendelsen hvor en fjellrev ankommer en gitt stasjonstype, og tidsvariabelen er tiden fra en fjellrev forlater og til en annen fjellrev ankommer stasjonen. Konkurrentenes besøksvarighet ble summert innenfor et tidsrom på syv dager før et gitt fjellrevbesøk, og tilsvarende grense ble satt for antall dager som kameraet måtte ha vært aktivt.

Forklaringsvariabler

Lokalitet ble definert som posisjonen til en gitt fôrautomat eller eksperimentelt kadaver, utstyrt med hvert sitt viltkamera. I analysene ble lokalitet brukt som en strata-variabel i alle modeller for å ta hensyn til at lokalitetene har ulike basishasarder. På denne måten tok modellene lokale forskjeller med i beregningene. Som strata-variabel ble ikke lokalitetenes påvirkning vurdert direkte opp mot hverandre, men var som en del av analyseoppsettet.

Mål på *konkurrentenes aktivitet (I)* ble satt som total varighet (sek) av besøk i løpet av en uke før et gitt fjellrevbesøk, både for artene samlet og hver for seg. Dette ble valgt for å kunne se en mer samlet effekt av den påvirkningen konkurrentene har på fjellrevens aktivitetsmønster. Fjellrevens aktivitetsmønster vil kunne bli mer påvirket av det generelle presset fra konkurrentene over en gitt tid enn ved hvert enkelt besøk. Konkurrentenes aktivitet ble beregnet for artene hver for seg og for alle artene samlet. I del II ser vi på konkurrentene rødrev og jerv, mens i del I inkluderer vi også kongeørn, men kun i den samla variabelen.

Bestandstetthet av fjellrev (2) ble brukt som et mål på forventet fjellrevaktivitet ved et gitt fjellområde per år. Estimaten er basert på en nyutviklet bestandsmodell som beregner bestandsstørrelsen av fjellrev. DNA fra alle identifiserte individer siden 2008 har blitt brukt som utgangspunkt for modellen, ved å registrere gjenfangst av disse individene over tid (Upubliserte data; se Ulvund et al., 2019). Estimaten er et tre-års gjennomsnitt for hvert fjellområde og år, for å utjevne sykliske variasjoner. Videre ble estimaten dividert på antall fôrautomater og det totale arealet som fjellreven aktivt bruker i hvert fjellområde, for å få en bestandstetthet per fôrautomat. I del I ble tre-års gjennomsnittet kun dividert på areal.

Avstand til nærmeste aktive fjellrevhi (km) (3) fra både fôrautomatene og de eksperimentelle kadavrene, ble brukt som et mål på forventet fjellrevaktivitet ved en gitt stasjonstype per år. Hiene kartlegges og kontrolleres årlig gjennom overvåkningsprogrammet for fjellrev.

Avstand til nærmeste aktive fjellrevhi (log) (4) ble brukt tilsvarende som variabel (3), men log-transformert. Det er sannsynlig at for fjellrevhi som ligger langt unna stasjonstypene er ikke den nøyaktige avstanden så viktig for fjellrevens besøksfrekvens, men at det viktigste er å skille på om hiene ligger i nærheten eller langt unna.

Årets smånagerfaser (5) ble kategorisert som *lav*, *økende*, *topp* eller *avtagende* ut ifra det som var gjeldene for hvert år i de ulike fjellområdene. Dette ble basert på antall smånagere fanget per 100 felledøgn, samlet inn av det terrestriske overvåkningsprogrammet (TOV) i Norge (Framstad, 2017), og i Lierne (Ole Jacob Sørensen, Universitetet i Nord). Fasene ble brukt som et mål på fjellrevens tilgang på smånagere. Mengde smånagere vil kunne påvirke fjellrevens bruk av stasjonstypene. Bildematerialet dekker to fullstendige smånagersykluser og vil derfor gjøre det mulig å identifisere mønstre gjennom syklusene.

Fjorårets smånagerfaser (6) ble kategorisert på tilsvarende måte som variabel (5), men ut ifra gjeldende fase året før. Dette ble valgt som variabel for å se om fjorårets fase har større påvirkning på fjellrevens bruk av stasjonstypene enn årets fase.

Fôrtilgang ved de eksperimentelle kadavrene (7) ble kategorisert som *borte* eller *til stede*. Dette ble brukt i del I som et mål på tilgjengeligheten av det utsatte kadaveret og forventet aktivitet ved de eksperimentelle kadavrene.

Fôrtilgang i fôrautomatene (8) ble kategorisert som *tom* eller *full* ut ifra registreringer i fôrloggene for de ulike automatene. En tom fôrautomat vil være en naturlig forklaring på et lavt aktivitetsnivå foran kamera. Resterende mengde fôr ved en gitt inspeksjon ble brukt som

utgangspunkt for kategoriseringen av fôrtilgang i perioden fra forrige inspeksjon. Ved gjenværende fôr i automatene ble hele perioden fra forrige inspeksjon registrert som «full». I de tilfellene der automatene var tomme, var det ikke mulig å finne akkurat hvilken dag de gikk tom for fôr. Det ble derfor beregnet et estimat på hvor mye fôr som i gjennomsnitt ble spist hvert døgn, for å grovt kunne regne ut omtrent hvilken dag den ble tom. Estimater var på 800 gram per døgn, og var basert på 32 kontrollperioder fra Snøhetta i årene 2015-2019 i de samme månedene som inngår i vår analyse. For de lokalitetene som hadde to fôrautomater ble verdiene på mengde fôr slått sammen og sett på som en automat, slik at dersom kun en av dem hadde gjenværende fôr ved inspeksjon, ble den registrert som «full».

Analyseoversikt

Del I – Eksperimentelle kadavre

For å se hvordan konkurrentenes aktivitet påvirket hvor lang tid fjellreven brukte ved de eksperimentelle kadavrene (prediksjon 1.1) ble varighet av fjellrevbesøk valgt som responsvariabel (mål 1), mens for å se hvordan påvirkningen var på hvor ofte fjellreven besøkte stasjonstypene (prediksjon 1.2) ble tid mellom besøk valgt som responsvariabel (mål 2). I begge analysene ble variablene 1-7 valgt som forklaringsvariabler, og lokalitet ble lagt til som strata-variabel.

Del II - Fôrautomater

For å se hvordan konkurrentenes aktivitet påvirket hvor lang tid fjellreven brukte ved fôrautomatene (prediksjon 2.1) ble varighet av fjellrevbesøk valgt som responsvariabel (mål 1), mens for å se hvordan påvirkningen var på hvor ofte fjellreven besøkte stasjonstypene (prediksjon 2.2) ble tid mellom besøk valgt som responsvariabel (mål 2). I begge analysene ble variablene 1-6 og 8 valgt som forklaringsvariabler, og lokalitet ble lagt til som strata-variabel.

Svakheter ved analysen

Siden målet på konkurrentenes aktivitet er summen av varigheten den siste uken, kan det ha vært veldig høy aktivitet av konkurrentene for nesten en uke siden, og ingenting etter det. Vi vet altså ikke hvor tett det er mellom et konkurrentbesøk og et fjellrevbesøk. For responsvariabelen tid mellom fjellrevbesøk er konkurrentenes varighet beregnet syv dager tilbake i tid fra det gitte fjellrevbesøket hvor man regner tid til neste fjellrevbesøk fra. Vi vet altså ingenting om konkurrentenes aktivitetsnivå i tiden mellom de to gitte fjellrevbesøkene, men kun uken før det første besøket. Likevel antas konkurrentenes aktivitetsnivå uken før det første besøket å være representativt for aktiviteten frem til neste besøk.

Modellseleksjon

Analysen ble gjennomført i fire deler etter prediksjonene og vil følge denne inndelingen gjennom hele oppgaven. Funksjonen `dredge()` som finnes i R-pakken «MuMIn» ble brukt for modellseleksjon (Barton, 2020), for å finne hvilken kombinasjon av variabler som best forklarer hvor lenge og ofte fjellreven besøker de to ulike stasjonstypene.

Variabler som inneholdt NA (utilgjengelig informasjon) kunne ikke brukes som forklaringsvariabler i CoxPH, og disse radene måtte derfor fjernes fra datasettet. I alle analyser måtte det fjernes rader som ikke oppfylte kravet om sum av varighet de siste syv dagene før et fjellrevbesøk. I analysene for tid mellom fjellrevbesøk (prediksjon 1.2 og 2.2) måtte det i tillegg fjernes rader som ikke oppfylte kravet for tid til neste fjellrevbesøk. Dette var tilfelle ved siste besøk for hver lokalitet og hvert år.

Forklaringsvariablene for hver prediksjon ble testet opp mot hverandre med noen gitte begrensinger. Estimater for konkurrentenes samlede aktivitet kunne ikke være i kombinasjon med aktiviteten til konkurrentene hver for seg, variabelen med smånagerfasene kunne ikke være i kombinasjon med fjorårets faser og variabelen med avstand til hi kunne ikke være i kombinasjon med den log-transformerte. Det ble også sjekket at ingen av variablene korrelerte (vedlegg 3 og 4). I sammendragene for modellseleksjon representerte de ulike kombinasjonene av forklaringsvariablene hver sin modell, og disse ble rangert etter AIC-verdi. Modellseleksjonene bestod totalt av 360 modeller. For flere av analysene var det ikke tydelig en modell som skilte seg ut som den beste, og noen av dem hadde et høyt antall modeller innenfor en kumulativ vekt lik 1. Toppmodellene ble i hovedsak valgt ut ifra hvor høy forekomst de ulike variablene hadde innenfor sammendragene.

3 Resultat

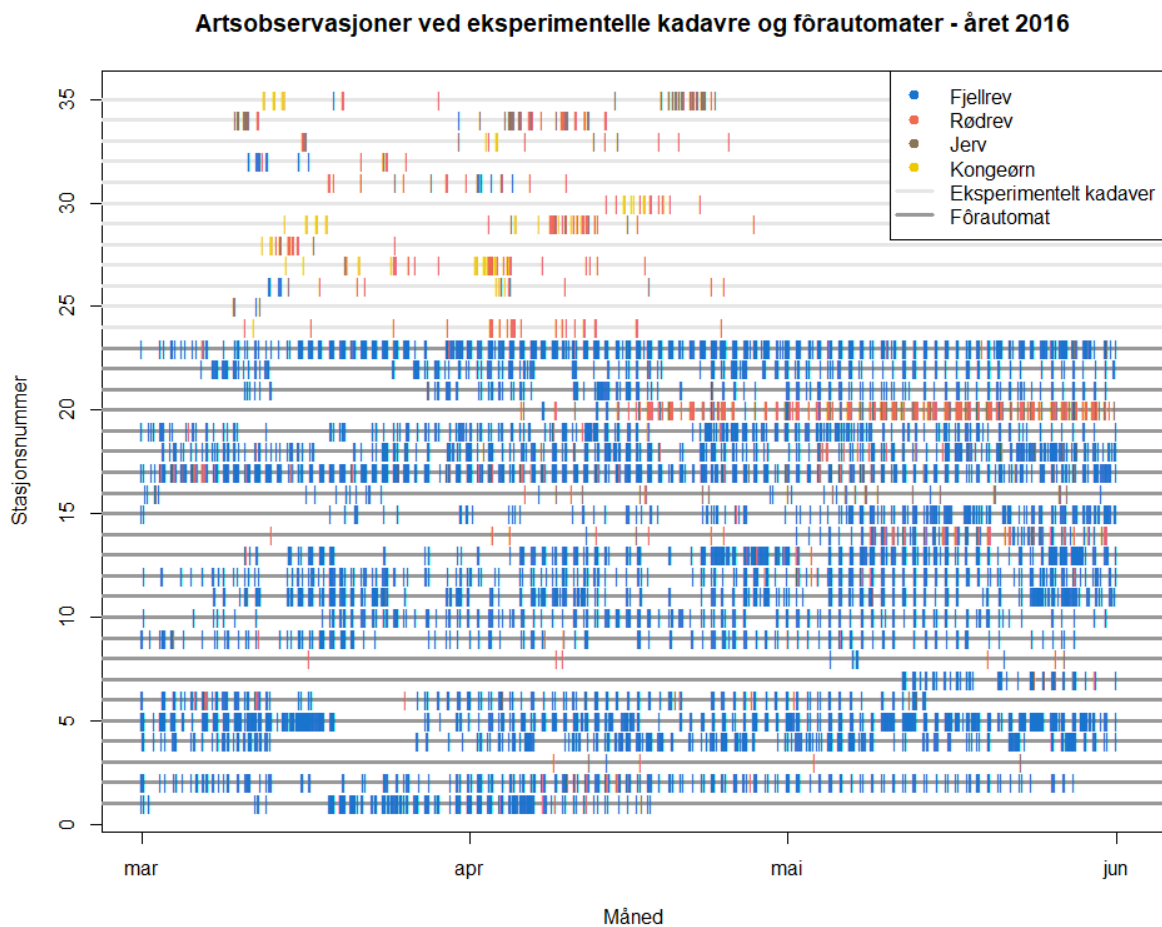
Oversikt over datamaterialet

Ved de eksperimentelle kadavrene var det totalt 3 557 besøk fra 2011-2019, i perioden mars-april. Av disse var 556 besøk av fjellrev, 1 844 av rødrev, 718 av jerv og 439 av kongeørn. Ved fôrautomatene var det totalt 39 982 besøk fra 2011-2019 i perioden mars-mai. Av disse var 36 977 besøk av fjellrev, 2 050 av rødrev, 953 av jerv og 2 av kongeørn. Gjennomsnittlig antall besøk av de ulike artene per lokalitet i de ulike fjellområdene i månedene mars og april er fremstilt i tabell 1. Det er tydelig forskjell i antall besøk av de ulike artene ved de to stasjonstypene. Fjellrev besøker de eksperimentelle kadavrene sjeldent i forhold til rødrev, jerv og kongeørn. Ved fôrautomatene er det motsatt, hvor fjellreven dominerer og konkurrentene besøker sjeldnere. Det er flest besøk av rødrev og kongeørn ved de eksperimentelle kadavrene i Lierne, og flest besøk av jerv i Sylan. Ved fôrautomatene skiller Snøhetta seg ut med svært mange besøk av både fjellrev, rødrev og jerv sammenlignet med de andre fjellområdene.

Tabell 1: Gjennomsnittlig antall besøk per lokalitet av de ulike artene per år (mars-april) i hvert fjellområde. Halvparten av lokalitetene på Snøhetta og 5 av 6 lokaliteter på Finse har to fôrautomater med hvert sitt kamera.

Stasjonstype	Fjellområde	Art	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	Totalt
Eksp. kadaver	Lierne	Fjellrev	0	3	1	0	10	3	8	0	1	26
		Rødrev	10	43	24	2	26	16	32	23	30	206
		Jerv	1	2	5	0	11	7	1	9	3	39
		Kongeørn	3	4	7	1	9	9	8	9	10	60
Fôrautomat	Lierne	Fjellrev	0	72	136	59	87	177	162	103	213	1009
		Rødrev	0	2	1	0	0	2	0	0	1	6
		Jerv	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2
Eksp. kadaver	Sylan	Fjellrev	2	24	14	4	13	2	0	1	7	67
		Rødrev	20	23	2	3	22	14	10	10	8	112
		Jerv	10	9	9	8	13	7	13	12	7	88
		Kongeørn	0	0	1	1	3	2	1	5	3	16
Fôrautomat	Sylan	Fjellrev	10	34	44	18	63	85	55	35	69	413
		Rødrev	0	0	1	0	1	8	1	0	2	13
		Jerv	0	1	4	2	4	2	6	2	8	29
Fôrautomat	Snøhetta	Fjellrev	103	111	102	176	216	243	282	256	122	1611
		Rødrev	2	10	15	3	20	27	26	33	4	140
		Jerv	1	1	14	5	11	6	3	8	3	52
Fôrautomat	Finse	Fjellrev	51	49	90	56	39	194	129	235	196	1039
		Rødrev	0	0	3	0	0	3	2	3	5	16
		Jerv	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

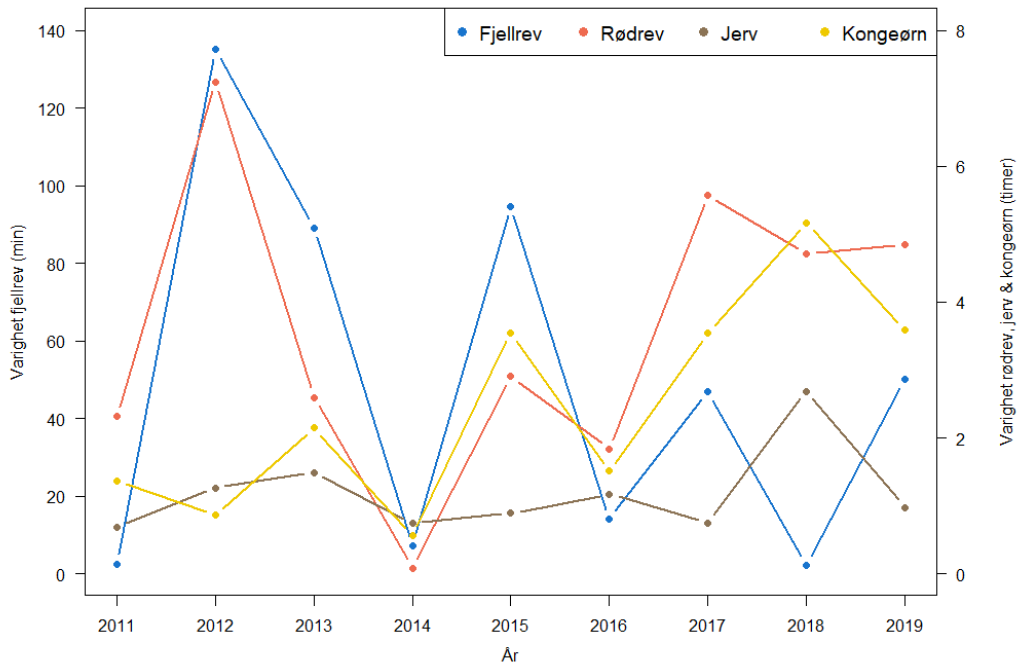
Figur 5 viser et eksempel på hvordan besøksmønstrene til de forskjellige artene varierer ved de ulike lokalitetene av eksperimentelle kadavre og fôrautomater gjennom året 2016. Selv om mønstrene kan variere mye mellom år, viser figuren hvordan typiske besøksmønstre av de ulike artene ser ut, og er representativt for de generelle forskjellene mellom stasjonstypene. Figuren viser tydelig forskjell i besøksmønstrene til alle artene ved de to stasjonstypene. De eksperimentelle kadavrene viser en tendens til klumpvis fordeling av besøk, mens fôrautomatene viser mer spredning i besøkene.



Figur 5. Daglige artsobservasjoner ved eksperimentelle kadavre (mars-april) og fôrautomater (mars-mai) året 2016. Hver horisontal linje representerer tidslinjen for en lokalitet, hvor de 23 nederste er lokaliteter med fôrautomater (en av lokalitetene hadde ikke aktivt kamera året 2016) og de 12 øverste er lokaliteter med eksperimentelle kadavre. Hvert artsbesøk er representert som en vertikal linje, med fargekoder for de ulike artene.

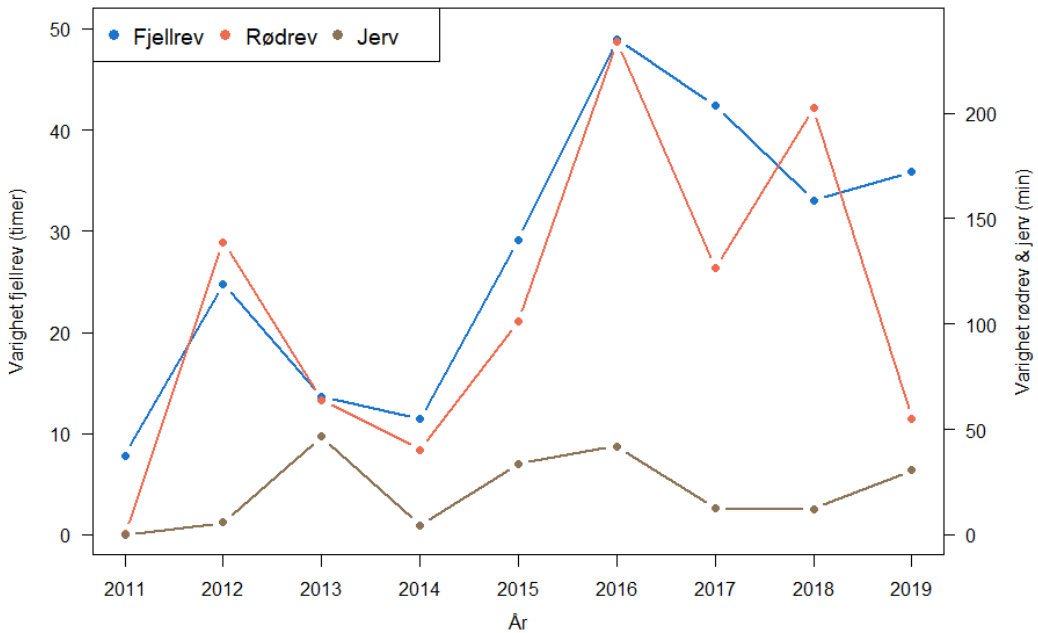
Figur 6 og 7 viser gjennomsnittlig varighet av de ulike artenes besøk per lokalitet og år, for henholdsvis eksperimentelle kadavre og fôrautomater. Ettersom aksene har ulik skala, er ikke figurene direkte sammenlignbare, men er illustrasjoner på variasjonene i artenes besøksvarighet mellom år. Ved begge stasjonstypene er det tydelig samvariasjon i svingningene til alle artene.

Gjennomsnittlig varighet av besøk per eksperimentelle kadaver



Figur 6: Gjennomsnittlig varighet av besøk av de ulike artene per lokalitet og år (mars-april) ved de eksperimentelle kadavrene. Figuren illustrerer variasjoner i artenes besøksaktivitet gjennom studieperioden. Fjellrevens besøksvarighet er representert på y-aksen til venstre og er beregnet i minutter, mens besøksvarigheten til rødrev og jerv er representert på y-aksen til høyre og er beregnet i timer.

Gjennomsnittlig varighet av besøk per fôrautomat



Figur 7: Gjennomsnittlig varighet av besøk av de ulike artene per lokalitet og år (mars-april) ved fôrautomatene. Figuren illustrerer variasjoner i artenes besøksaktivitet gjennom studieperioden. Fjellrevens besøksvarighet er representert på y-aksen til venstre og er beregnet i timer, mens besøksvarigheten til rødrev og jerv er representert på y-aksen til høyre og er beregnet i minutter.

Bildeeksempler på interspesifikke interaksjoner

I bildematerialet ble det funnet flere eksempler på interaksjoner, både mellom fjellrev og rødrev og mellom fjellrev og jerv (figur 8).



Figur 8: Bildeeksempler. Til venstre: fjellrev som sloss med rødrev utenfor en fôrautomat, i midten og til høyre: Fjellrev som jager jerv fra en fôrautomat.

Prediksjon 1.1 – Varighet av fjellrevbesøk ved de eksperimentelle kadavrene

Modellseleksjonen for varighet av fjellrevbesøk ved de eksperimentelle kadavrene var basert på 376 fjellrevbesøk etter at rader med NA var fjernet. De 30 øverste modellene hadde relativt lik AIC, vektene var svært lave og utgjorde en kumulativ vekt på kun 0.62 (tabell 2). Seleksjonen viste at det kun var variabelen *fôrtilgang* som tydelig burde inkluderes i toppmodellen. I forhold til de resterende variablene var det lite som skilte de ulike modellene fra hverandre, og derfor heller ikke entydig hvilke som burde inkluderes i toppmodellen. Av de tre variablene for besøksvarighet til konkurrentene var det jerv som var med i flest modeller, men den gav ingen signifikant utslag. Variabelen for bestandstetthet gav heller ikke noe signifikant utslag. *Avstand til hi med log-transformasjon* gav derimot signifikant utslag i toppmodellen når også *årets smågnagerfase* ble inkludert, uten å føre til noen vesentlig endring på variabelen med *fôrtilgang*. Disse to variablene ble derfor også valgt å inkluderes i toppmodellen.

I toppmodellen for varighet av fjellrevbesøk ved de eksperimentelle kadavrene (tabell 3) hadde *fôrtilgang* positiv påvirkning på varigheten. Det var mer sannsynlig at en fjellrev brukte lengre tid ved et gitt eksperimentelt kadaver med slakteavfall til stede, sammenlignet med fravær av slakteavfall ($K = -0.639$, $p = 0.005$). *Avstand til hi med log-transformasjon* hadde motsatt påvirkning, hvor høyere verdi økte sannsynligheten for kortere fjellrevbesøk ($K = 0.631$, $p = 0.043$). *Smågnagerfasene* hadde ingen signifikant effekt på varighet av fjellrevbesøk.

Tabell 2: Modellseleksjon for prediksjon 1.1 – varighet av fjellrevbesøk ved de eksperimentelle kadavrene. Modellene representerer ulike kombinasjoner av variablene som ble brukt i analysen og er rangert etter AIC-verdi. Seleksjonen viser kun de 30 modellene med lavest AIC, grunnet plassmangel. Videre viser tabellen koeffisientene til de kontinuerlige variablene og retningen på effekten av de kategoriske variablene, assosiert med hver enkelt modell. Totalt antall modeller = 360.

Modell nr.	Bestands- tetthet	Varighet konkr. (timer)	Avstand til hi (km)	Før- tilgang	Avstand til hi (log)	Fjorårets smågn- fase	Varighet rødrev (timer)	Årets smågn- fase	stråta lokalitet	Varighet jerv (timer)	df	logLik	AIC	dAIC	Vekt	Kumulativ vekt
1	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	1	-1155.192	2312.384	0.000	0.062	0.062
2	-	-	-	+	0.307	-	-	-	+	-	2	-1154.571	2313.143	0.759	0.042	0.104
3	-	-	0.041	+	-	-	-	-	+	-	2	-1154.744	2313.488	1.104	0.035	0.139
4	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-0.544	2	-1154.759	2313.518	1.135	0.035	0.174
5	-	-	-	+	0.631	-	-	+	+	-	5	-1151.806	2313.612	1.229	0.033	0.207
6	-18.788	-	-	+	-	-	-	-	+	-	2	-1155.056	2314.112	1.728	0.026	0.233
7	-	-	-	+	-	-	0.170	-	+	-	2	-1155.090	2314.180	1.797	0.025	0.258
8	-	-	0.095	+	-	-	-	+	+	-	5	-1152.092	2314.184	1.801	0.025	0.283
9	-	-	-	+	0.301	-	-	-	+	-0.532	3	-1154.160	2314.319	1.936	0.023	0.307
10	-	0.048	-	+	-	-	-	-	+	-	2	-1155.167	2314.335	1.951	0.023	0.330
11	-	-	-	+	0.455	+	-	-	+	-	5	-1152.243	2314.487	2.103	0.022	0.351
12	-	-	0.040	+	-	-	-	-	+	-0.534	3	-1154.328	2314.657	2.273	0.020	0.371
13	-	-	-	+	0.297	-	0.130	-	+	-	3	-1154.511	2315.023	2.639	0.016	0.388
14	-	-	-	+	0.626	-	-	+	+	-0.439	6	-1151.524	2315.048	2.665	0.016	0.404
15	-	0.035	-	+	0.304	-	-	-	+	-	3	-1154.559	2315.117	2.734	0.016	0.420
16	-3.261	-	-	+	0.296	-	-	-	+	-	3	-1154.568	2315.136	2.752	0.016	0.435
17	-	-	-	+	-	+	-	-	+	-	4	-1153.579	2315.157	2.774	0.015	0.450
18	-19.132	-	-	+	-	-	-	-	+	-0.549	3	-1154.617	2315.234	2.851	0.015	0.465
19	-20.891	-	-	+	0.571	-	-	+	+	-	6	-1151.656	2315.312	2.928	0.014	0.479
20	-	-	-	+	-	-	0.160	-	+	-0.538	3	-1154.669	2315.338	2.955	0.014	0.494
21	-	-	0.039	+	-	-	0.135	-	+	-	3	-1154.679	2315.358	2.975	0.014	0.507
22	-	-	0.059	+	-	+	-	-	+	-	5	-1152.680	2315.359	2.976	0.014	0.521
23	-	0.037	0.041	+	-	-	-	-	+	-	3	-1154.730	2315.460	3.076	0.013	0.535
24	-4.042	-	0.039	+	-	-	-	-	+	-	3	-1154.739	2315.478	3.094	0.013	0.548
25	-	-	-	+	-	-	-	+	+	-	4	-1153.771	2315.542	3.159	0.013	0.560
26	-	-	-	+	0.622	-	0.095	+	+	-	6	-1151.773	2315.547	3.163	0.013	0.573
27	-	0.043	-	+	0.629	-	-	+	+	-	6	-1151.787	2315.575	3.191	0.012	0.585
28	-	-	0.095	+	-	-	-	+	+	-0.448	6	-1151.799	2315.598	3.214	0.012	0.598
29	-	-	-	+	0.444	+	-	-	+	-0.506	6	-1151.873	2315.747	3.363	0.011	0.609
30	-18.604	-	0.085	+	-	-	-	+	+	-	6	-1151.982	2315.963	3.580	0.010	0.620

Tabell 3: Topppmodellen for prediksjon 1.1 - varighet av fjellrevbesøk ved de eksperimentelle kadavrene. Koeffisientene er beregnet i forhold til variabelenes referanseverdi/-kategori. Antall observasjoner og hendelser = 376.

(. tilsvarende $p \leq 0.1$, * tilsvarende $p \leq 0.05$, ** tilsvarende $p \leq 0.01$, *** tilsvarende $p \leq 0.001$).

Variabler	Koeffisient	e^(koeffisient)	SE	95% KI	z-verdi	p-verdi	
Fôrtilgang <i>TIL STEDE</i>	-0.639	0.528	0.226	0.339/0.821	-2.833	0.005	**
Avstand til hi (log)	0.631	1.880	0.312	1.020/3.465	2.024	0.043	*
Smågnagerfase <i>ØKENDE</i>	0.316	1.371	0.353	0.687/2.738	0.895	0.371	
Smågnagerfase <i>TOPP</i>	-0.003	0.997	0.341	0.512/1.944	-0.008	0.994	
Smågnagerfase <i>AVTAGENDE</i>	-0.107	0.898	0.320	0.480/1.683	-0.335	0.738	

Prediksjon 1.2 – Tid mellom fjellrevbesøk ved de eksperimentelle kadavrene

Modellseleksjonen for tid mellom fjellrevbesøk ved de eksperimentelle kadavrene var basert på 313 fjellrevbesøk etter at rader med NA var fjernet. Alle modellene hadde relativt like AIC verdier, men de hadde likevel større forskjeller i vekt (tabell 4). De 30 beste modellene hadde en kumulativ vekt lik 0.93. Modellseleksjonen for tid mellom besøk viste at det kun var variabelen *fôrtilgang* som entydig burde inkluderes i toppmodellen. Av de tre variablene for besøksvarighet til konkurrentene var det ikke tydelig om *konkurrentene samlet* var bedre enn *rødrev* og *jerv* hver for seg. For å vise mest mulig bredde i dataene ble det derfor valgt å ha to toppmodeller med de to ulike kombinasjonene av mål for konkurrentenes aktivitet. *Avstand til hi (km)* ble inkludert i toppmodellen siden den var med i mer enn halvparten av modellene fra modellseleksjonen. Den var også med i flere modeller enn den log-transformerte variabelen. Inkludering av årets smågnagerfaser gav lavere AIC-verdi enn fjorårets faser, men gav ikke noe signifikant utslag i noen modeller og ble derfor valgt å ikke inkluderes i toppmodellen. Variabelen for bestandstetthet gav heller ikke signifikant utslag.

Konkurrentenes samlede besøksvarighet hadde en positiv påvirkning på tiden mellom fjellrevbesøk ved de eksperimentelle kadavrene (tabell 5), hvor høyere varighet økte sannsynligheten for hyppigere fjellrevbesøk ($K = 0.999$, $p \leq 0.001$). Fôrtilgang hadde en tilsvarende påvirkning, hvor det var større sannsynlighet for hyppigere fjellrevbesøk med slakteavfall til stede, sammenlignet med fravær av slakteavfall ($K = 1.312$, $p \leq 0.001$). Avstand til hi (km) hadde en negativ påvirkning på tiden mellom fjellrevbesøk, hvor kortere avstand til hi økte sannsynligheten for hyppigere besøk ($K = -0.220$, $p \leq 0.001$).

Tabell 4: Modellseleksjon for prediksjon 1.2 – tid mellom fjellrevbesøk ved de eksperimentelle kadavrene. Modellene representerer ulike kombinasjoner av variablene som ble brukt i analysen og er rangert etter AIC-verdi. Seleksjonen viser kun de 30 modellene med lavest AIC, grunnet plassmangel. Videre viser tabellen koeffisientene til de kontinuerlige variablene og retningen på effekten av de kategoriske variablene, assosiert med hver enkelt modell. Totalt antall modeller = 360.

Modell nr.	Bestands- tetthet	Varighet konkr. (timer)	Avstand til hi (km)	Før- tilgang	Avstand til hi (log)	Fjorårets smågn- fase	Varighet rødrev (timer)	Årets smågn- fase	strata lokalitet	Varighet jerv (timer)	df	logLik	AIC	dAIC	Vekt	Kumulativ vekt
1	-	1.027	-0.2834	+	-	-	-	+	+	-	6	-929.7129	1871.426	0.000	0.137	0.137
2	-	0.999	-0.220	+	-	-	-	-	+	-	3	-933.3325	1872.665	1.239	0.074	0.211
3	-38.981	1.008	-0.298	+	-	-	-	+	+	-	7	-929.3722	1872.744	1.319	0.071	0.282
4	-57.741	0.957	-0.253	+	-	-	-	-	+	-	4	-932.4476	1872.895	1.470	0.066	0.348
5	-	1.012	-	+	-1.670	-	-	+	+	-	6	-930.5365	1873.073	1.647	0.060	0.408
6	-	-	-0.284	+	-	-	0.881	+	+	1.660	7	-929.5731	1873.146	1.721	0.058	0.466
7	-	1.009	-0.238	+	-	+	-	-	+	-	6	-930.6695	1873.339	1.913	0.053	0.518
8	-82.059	0.999	-0.293	+	-	+	-	-	+	-	7	-929.9908	1873.982	2.556	0.038	0.557
9	-	0.989	-	+	-1.330	-	-	-	+	-	3	-934.0072	1874.014	2.589	0.038	0.594
10	-	1.002	-	+	-1.455	+	-	-	+	-	6	-931.2328	1874.466	3.040	0.030	0.624
11	-36.465	-	-0.297	+	-	-	0.865	+	+	1.619	8	-929.2767	1874.553	3.128	0.029	0.653
12	-30.172	0.996	-	+	-1.734	-	-	+	+	-	7	-930.3277	1874.655	3.230	0.027	0.680
13	-48.772	0.952	-	+	-1.502	-	-	-	+	-	4	-933.3582	1874.716	3.291	0.026	0.707
14	-	-	-	+	-1.670	-	0.867	+	+	1.633	7	-930.4067	1874.813	3.388	0.025	0.732
15	-	-	-0.215	+	-	-	0.877	-	+	1.408	4	-933.4893	1874.979	3.553	0.023	0.755
16	-	-	-0.235	+	-	+	0.874	-	+	1.562	7	-930.6398	1875.280	3.854	0.020	0.775
17	-56.397	-	-0.248	+	-	-	0.841	-	+	1.330	5	-932.6466	1875.293	3.867	0.020	0.795
18	-64.883	0.992	-	+	-1.725	+	-	-	+	-	7	-930.7890	1875.578	4.152	0.017	0.812
19	-80.741	-	-0.289	+	-	+	0.866	-	+	1.536	8	-929.9854	1875.971	4.545	0.014	0.826
20	-	-	-	+	-1.301	-	0.864	-	+	1.413	4	-934.1415	1876.283	4.857	0.012	0.838
21	-	-	-0.273	+	-	-	0.850	+	+	-	6	-932.1696	1876.339	4.913	0.012	0.850
22	-	-	-	+	-1.437	+	0.865	-	+	1.565	7	-931.1822	1876.364	4.939	0.012	0.862
23	-27.714	-	-	+	-1.728	-	0.854	+	+	1.601	8	-930.2316	1876.463	5.038	0.011	0.873
24	-64.414	-	-0.254	+	-	-	0.813	-	+	-	4	-934.3814	1876.763	5.337	0.010	0.882
25	-	-	-0.270	+	-	-	-	+	+	1.588	6	-932.3817	1876.763	5.338	0.010	0.892
26	-	-	-0.216	+	-	-	0.854	-	+	-	3	-935.4827	1876.965	5.540	0.009	0.900
27	-47.559	-	-	+	-1.469	-	0.831	-	+	1.349	5	-933.5253	1877.051	5.625	0.008	0.908
28	-45.278	-	-0.290	+	-	-	0.830	+	+	-	7	-931.7104	1877.421	5.995	0.007	0.915
29	-63.800	-	-	+	-1.702	+	0.856	-	+	1.545	8	-930.7549	1877.510	6.084	0.007	0.922
30	-	-	-	+	-1.607	-	0.836	+	+	-	6	-932.9256	1877.851	6.425	0.006	0.927

Tabell 5: Toppmodellen for prediksjon 1.2 – tid mellom fjellrevbesøk ved de eksperimentelle kadavrene med konkurrentenes besøksvarighet som en samlet variabel (rødrev, jerv og kongeørn). Koeffisientene er beregnet i forhold til variabelenes referanseverdi/-kategori. Antall observasjoner og hendelser = 313.

(. tilsvarende $p \leq 0.1$, * tilsvarende $p \leq 0.05$, ** tilsvarende $p \leq 0.01$, *** tilsvarende $p \leq 0.001$).

Variabler	Koeffisient	e^(koeffisient)	SE	95% KI	z-verdi	p-verdi	
Varighet konkurrenter (t)	0.999	2.714	0.280	1.567/4.702	3.562	≤ 0.001	***
Fôrtilgang TIL STEDE	1.312	3.715	0.295	2.084/6.620	4.451	≤ 0.001	***
Avstand til hi (km)	-0.220	0.803	0.050	0.728/0.885	-4.410	≤ 0.001	***

I modellen med separate variabler for konkurrentenes besøksvarighet hadde både jerv og rødrev en positiv påvirkning på fjellrevens tid mellom besøk (tabell 6). Jo lengre varighet av de to konkurrentene, jo større var sannsynligheten for hyppigere fjellrevbesøk. Jerv hadde likevel større positiv påvirkning ($K = 1.408$, $p = 0.03$) enn rødrev ($K = 0.877$, $p = 0.006$). De resterende variablene hadde tilsvarende påvirkning som i modellen med en samlet variabel for konkurrentenes besøksvarighet.

Tabell 6: Toppmodellen for prediksjon 1.2 – tid mellom fjellrevbesøk ved de eksperimentelle kadavrene, med konkurrentenes besøksvarighet som separate variabler. Koeffisientene er beregnet i forhold til variabelenes referanseverdi/-kategori. Antall observasjoner og hendelser = 313.

(. tilsvarende $p \leq 0.1$, * tilsvarende $p \leq 0.05$, ** tilsvarende $p \leq 0.01$, *** tilsvarende $p \leq 0.001$).

Variabler	Koeffisient	e^(koeffisient)	SE	95% KI	z-verdi	p-verdi	
Varighet rødrev (t)	0.877	2.404	0.322	1.279/4.520	2.723	0.006	**
Varighet jerv (t)	1.408	4.087	0.648	1.149/14.539	2.174	0.030	*
Fôrtilgang TIL STEDE	1.310	3.707	0.295	2.080/6.607	4.444	≤ 0.001	***
Avstand til hi (km)	-0.215	0.807	0.050	0.731/0.890	-4.303	≤ 0.001	***

Prediksjon 2.1 – Varighet av fjellrevbesøk ved fôrautomatene

Modellseleksjonen for varighet av fjellrevbesøk ved fôrautomatene var basert på 35 409 fjellrevbesøk etter at rader med NA var fjernet. Den viste tydelig at variablene *bestandstetthet* og *årets smånagerfase* skulle være med i toppmodellen (tabell 7). Av de tre variablene for besøksvarighet til konkurrentene var det ikke tydelig om *konkurrentene samlet* var bedre enn *rødrev* og *jerv* hver for seg. For å vise mest mulig bredde i dataene ble det derfor valgt å ha to toppmodeller med de to ulike kombinasjonene av mål for konkurrentenes aktivitet. Variabelen *avstand til hi (km)* ble også inkludert, ettersom den var med i de 10 beste modellene. Fôrtilgang var med i omtrent annenhver modell, men hadde ikke noen signifikant påvirkning og ble derfor ikke inkludert.

Konkurrentenes samlede besøksvarighet hadde en positiv påvirkning på varigheten av fjellrevbesøk (tabell 8), hvor høyere besøksvarighet økte sannsynligheten for lengre fjellrevbesøk ($K = -0.19$, $p = 0.02$). Variablene avstand til hi (km) og bestandstetthet hadde en tilsvarende påvirkning; jo lengre avstand til hi ($K = -0.04$, $p \leq 0.001$) og høyere bestandstetthet ($K = -0.39$, $p \leq 0.001$), jo større var sannsynligheten for lengre fjellrevbesøk. Årets smånagerfaser *økende* ($K = 0.19$, $p \leq 0.001$), *topp* ($K = 0.25$, $p \leq 0.001$) og *avtagende* ($K = 0.16$, $p \leq 0.001$) hadde derimot en negativ påvirkning, ved at sannsynligheten var større for kortere fjellrevbesøk i disse fasene sammenlignet med *bunnfasen*.

Den totale besøksvarigheten til konkurrentene hver for seg hadde kun en tendens til positiv påvirkning på varigheten av fjellrevbesøk (tabell 9). Jerv ($K = -0.63$, $p = 0.08$) hadde en større påvirkning enn rødrev ($K = -0.16$, $p = 0.06$). De resterende variablene var tilsvarende som modellen med besøksvarigheten til konkurrentene samlet.

Tabell 7: Modellseleksjon for prediksjon 1.1 – varighet av fjellrevbesøk ved forautomatene. Modellene representerer ulike kombinasjoner av variablene som ble brukt i analysen og er rangert etter AIC-verdi. Seleksjonen viser de 30 modellene med lavest AIC, innenfor en kumulativ vekt lik 1. Videre viser tabellen koeffisientene til de kontinuerlige variablene og retningen på effekten av de kategoriske variablene, assosiert med hver enkelt modell. Totalt antall modeller = 360.

Modell nr.	Varighet konkr. (timer)	Avstand til hi (km)	Før-tilgang	Avstand til hi (log)	Bestands-tetthet	Fjorårets smågn.-fase	Varighet rødrev (timer)	Årets smågn.-fase	strata lokalitet	Varighet jerv (timer)	df	logLik	AIC	dAIC	Vekt	Kumulativ vekt
1	-0.190	-0.038	-	-	-0.387	-	-	+	+	-	6	-231082.4	462176.7	0.0000	0.17802	0.17802
2	-0.189	-0.039	+	-	-0.391	-	-	+	+	-	7	-231081.5	462176.9	0.1779	0.16287	0.34089
3	-	-0.038	-	-	-0.387	-	-0.161	+	+	-0.633	7	-231081.5	462177.1	0.3385	0.15030	0.49119
4	-	-0.039	+	-	-0.391	-	-0.159	+	+	-0.650	8	-231080.6	462177.1	0.3745	0.14761	0.63881
5	-	-0.038	-	-	-0.387	-	-0.162	+	+	-	6	-231083.2	462178.4	1.6251	0.07899	0.71780
6	-	-0.039	+	-	-0.391	-	-0.160	+	+	-	7	-231082.3	462178.6	1.8398	0.07095	0.78875
7	-	-0.039	+	-	-0.390	-	-	+	+	-0.654	7	-231082.3	462178.6	1.8448	0.07077	0.85953
8	-	-0.038	-	-	-0.386	-	-	+	+	-0.636	6	-231083.3	462178.7	1.9256	0.06797	0.92750
9	-	-0.038	-	-	-0.386	-	-	+	+	-	5	-231085.0	462180.0	3.2434	0.03517	0.96267
10	-	-0.039	+	-	-0.390	-	-	+	+	-	6	-231084.0	462180.1	3.3469	0.03340	0.99607
11	-0.191	-	-	-0.024	-0.371	-	-	+	+	-	6	-231088.4	462188.7	12.0032	0.00044	0.99651
12	-0.190	-	+	-0.026	-0.375	-	-	+	+	-	7	-231087.5	462189.0	12.2970	0.00038	0.99689
13	-	-	-	-0.024	-0.371	-	-0.163	+	+	-0.635	7	-231087.5	462189.1	12.3328	0.00037	0.99726
14	-	-	+	-0.026	-0.375	-	-0.160	+	+	-0.652	8	-231086.6	462189.2	12.4898	0.00035	0.99761
15	-0.192	-	-	-	-0.359	-	-	+	+	-	5	-231089.7	462189.4	12.7097	0.00031	0.99792
16	-	-	-	-	-0.359	-	-0.163	+	+	-0.639	6	-231088.9	462189.7	13.0125	0.00027	0.99818
17	-0.191	-	+	-	-0.362	-	-	+	+	-	6	-231089.0	462190.1	13.3632	0.00022	0.99841
18	-	-	+	-	-0.362	-	-0.160	+	+	-0.654	7	-231088.1	462190.3	13.5422	0.00020	0.99861
19	-	-	-	-0.025	-0.371	-	-0.163	+	+	-	6	-231089.2	462190.4	13.6462	0.00019	0.99880
20	-	-	-	-0.024	-0.369	-	-	+	+	-0.639	6	-231089.4	462190.7	13.9697	0.00016	0.99897
21	-	-	+	-0.026	-0.375	-	-0.161	+	+	-	7	-231088.4	462190.7	13.9758	0.00016	0.99913
22	-	-	+	-0.026	-0.374	-	-	+	+	-0.656	7	-231088.4	462190.7	14.0136	0.00016	0.99929
23	-	-	-	-	-0.359	-	-0.163	+	+	-	5	-231090.5	462191.1	14.3642	0.00014	0.99943
24	-	-	-	-	-0.358	-	-	+	+	-0.642	5	-231090.7	462191.4	14.6426	0.00012	0.99955
25	-	-	+	-	-0.362	-	-0.161	+	+	-	6	-231089.9	462191.8	15.0503	0.00010	0.99964
26	-	-	+	-	-0.361	-	-	+	+	-0.658	6	-231089.9	462191.8	15.0712	0.00010	0.99974
27	-	-	-	-0.024	-0.370	-	-	+	+	-	5	-231091.0	462192.0	15.3148	0.00008	0.99982
28	-	-	+	-0.026	-0.374	-	-	+	+	-	6	-231090.1	462192.3	15.5369	0.00008	0.99990
29	-	-	-	-	-0.358	-	-	+	+	-	4	-231092.4	462192.8	16.0263	0.00006	0.99996
30	-	-	+	-	-0.361	-	-	+	+	-	5	-231091.7	462193.4	16.6170	0.00004	1.00000

Tabell 8: Topppmodellen for prediksjon 2.1 – varighet av fjellrevbesøk ved fôrautomatene, med konkurrentenes besøksvarighet som en samlet variabel (rødrev og jerv). Koeffisientene er beregnet i forhold til variabelenes referanseverdi/-kategori. Antall observasjoner og hendelser = 35 409.

(. tilsvarende $p \leq 0.1$, * tilsvarende $p \leq 0.05$, ** tilsvarende $p \leq 0.01$, *** tilsvarende $p \leq 0.001$).

Variabler	Koeffisient	e^(koeffisient)	SE	95% KI	z-verdi	p-verdi	
Varighet konkurrenter (t)	-0.190	0.827	0.085	0.700/0.978	-2.226	0.026	*
Avstand til hi (km)	-0.038	0.963	0.010	0.944/0.982	-3.829	≤ 0.001	***
Bestandstetthet	-0.387	0.679	0.032	0.637/0.723	-11.999	≤ 0.001	***
Smågnagerfase ØKENDE	0.191	1.211	0.016	1.174/1.249	12.078	≤ 0.001	***
Smågnagerfase TOPP	0.253	1.287	0.016	1.249/1.327	16.297	≤ 0.001	***
Smågnagerfase AVTAGENDE	0.162	1.175	0.015	1.141/1.211	10.691	≤ 0.001	***

Tabell 9: Topppmodellen for prediksjon 2.1 – varighet av fjellrevbesøk ved fôrautomatene, med konkurrentenes besøksvarighet som separate variabler. Koeffisientene er beregnet i forhold til variabelenes referanseverdi/-kategori. Antall observasjoner og hendelser = 35 409.

(. tilsvarende $p \leq 0.1$, * tilsvarende $p \leq 0.05$, ** tilsvarende $p \leq 0.01$, *** tilsvarende $p \leq 0.001$).

Variabler	Koeffisient	e^(koeffisient)	SE	95% KI	z-verdi	p-verdi	
Varighet rødrev (t)	-0.161	0.851	0.087	0.717/1.010	-1.848	0.065	.
Varighet jerv (t)	-0.633	0.531	0.367	0.259/1.091	-1.723	0.085	.
Avstand til hi (km)	-0.038	0.963	0.010	0.944/0.982	-3.824	≤ 0.001	***
Bestandstetthet	-0.387	0.679	0.032	0.638/0.724	-11.983	≤ 0.001	***
Smågnagerfase ØKENDE	0.191	1.211	0.016	1.174/1.249	12.084	≤ 0.001	***
Smågnagerfase TOPP	0.252	1.287	0.016	1.249/1.327	16.280	≤ 0.001	***
Smågnagerfase AVTAGENDE	0.162	1.176	0.015	1.141/1.211	10.710	≤ 0.001	***

Prediksjon 2.2 – Tid mellom fjellrevbesøk ved fôrautomatene

Modellseleksjonen for tid mellom fjellrevbesøk ved fôrautomatene var basert på 33 071 fjellrevbesøk etter at rader med NA var fjernet. Den kumulative vekten lik 1 fordelte seg på kun 15 modeller. Den viste tydelig at variablene *fôrtilgang*, *bestandstetthet* og *årets smågnagerfase* skulle være med i toppmodellen (tabell 10). Variablene for besøksvarighet til *rødrev* og *jerv* var bedre enn variabelen for konkurrentene samlet, siden de hadde motsatt fortegn, og det var derfor kun denne kombinasjonen som ble inkludert i toppmodellen. Variabelen avstand til hi, både med og uten log-transformering, var med i under halvparten av modellene og ble ikke inkludert i toppmodellen. Variabelen for den samlede besøksvarigheten til konkurrentene var kun til stede i én femtedel av modellene, og ble derfor heller ikke inkludert i toppmodellen.

I toppmodellen for tid mellom fjellrevbesøk ved fôrautomatene hadde jerv en positiv påvirkning (tabell 11), hvor høyere varighet av jervbesøk økte sannsynligheten for hyppigere fjellrevbesøk ($K = 0.78$, $p = 0.03$). Rødrev hadde derimot kun en tendens til negativ påvirkning ($K = -0.15$, $p = 0.09$). Ved *tom* fôrautomat var sannsynligheten større for sjeldnere fjellrevbesøk sammenlignet med når fôrautomaten var registrert som *full* ($K = -0.16$, $p \leq 0.001$). Variabelen bestandstetthet hadde positiv påvirkning, hvor høyere bestandstetthet økte sannsynligheten for hyppigere fjellrevbesøk ($K = 0.60$, $p \leq 0.001$). Av årets smågnagerfaser hadde *økende* ($K = -0.17$, $p \leq 0.001$) og *topp* ($K = -0.11$, $p \leq 0.001$) negativ påvirkning, hvor sannsynligheten var større for sjeldnere fjellrevbesøk i disse fasene sammenlignet med *bunnfasen*. Den *avtagende fasen* ($K = -0.02$, $p = 0.12$) hadde kun en tendens til positiv påvirkning.

Tabell 10: Modellseleksjon for prediksjon 2.2 – tid mellom fjellrevbesøk ved fôrautomatene. Modellene representerer ulike kombinasjoner av variablene som ble brukt i analysen og er rangert etter AIC-verdi. Seleksjonen viser de 15 modellene med lavest AIC, innenfor en kumulativ vekt lik 1. Videre viser tabellen koeffisientene til de kontinuerlige variablene og retningen på effekten av de kategoriske variablene, assosiert med hver enkelt modell. Totalt antall modeller = 360.

Modell nr.	Varighet konkr. (timer)	Avstand til hi (km)	Fôr-tilgang	Avstand til hi (log)	Bestands-tetthet	Fjorårets smågn.-fase	Varighet rødrev (timer)	Årets smågn.-fase	strata lokalitet	Varighet jerv (timer)	df	logLik	AIC	dAIC	Vekt	Kumulativ vekt
1	-	-	+	-	0.596	-	-0.154	+	+	0.784	7	-213666.0	427346.1	0.000	0.215	0.215
2	-	-	+	-	0.596	-	-	+	+	0.759	6	-213667.5	427347.0	0.927	0.135	0.350
3	-	-	+	-0.014	0.589	-	-0.153	+	+	0.785	8	-213665.6	427347.3	1.201	0.118	0.468
4	-	0.002	+	-	0.598	-	-0.154	+	+	0.785	8	-213666.0	427348.0	1.971	0.080	0.548
5	-	-	+	-	0.597	-	-0.146	+	+	-	6	-213668.1	427348.1	2.078	0.076	0.624
6	-	-	+	-0.014	0.588	-	-	+	+	0.760	7	-213667.1	427348.2	2.113	0.075	0.699
7	-	-	+	-	0.596	-	-	+	+	-	5	-213669.4	427348.8	2.746	0.054	0.753
8	-	0.002	+	-	0.597	-	-	+	+	0.760	7	-213667.5	427349.0	2.905	0.050	0.803
9	-	-	+	-0.014	0.589	-	-0.146	+	+	-	7	-213667.7	427349.3	3.288	0.042	0.845
10	-0.101	-	+	-	0.596	-	-	+	+	-	6	-213668.7	427349.4	3.364	0.040	0.885
11	-	-	+	-0.014	0.588	-	-	+	+	-	6	-213669.0	427350.0	3.939	0.030	0.915
12	-	0.002	+	-	0.598	-	-0.147	+	+	-	7	-213668.1	427350.1	4.057	0.028	0.943
13	-0.100	-	+	-0.014	0.589	-	-	+	+	-	7	-213668.3	427350.6	4.570	0.022	0.965
14	-	0.001	+	-	0.597	-	-	+	+	-	6	-213669.4	427350.8	4.729	0.020	0.985
15	-0.101	0.001	+	-	0.597	-	-	+	+	-	7	-213668.7	427351.4	5.345	0.015	1.000

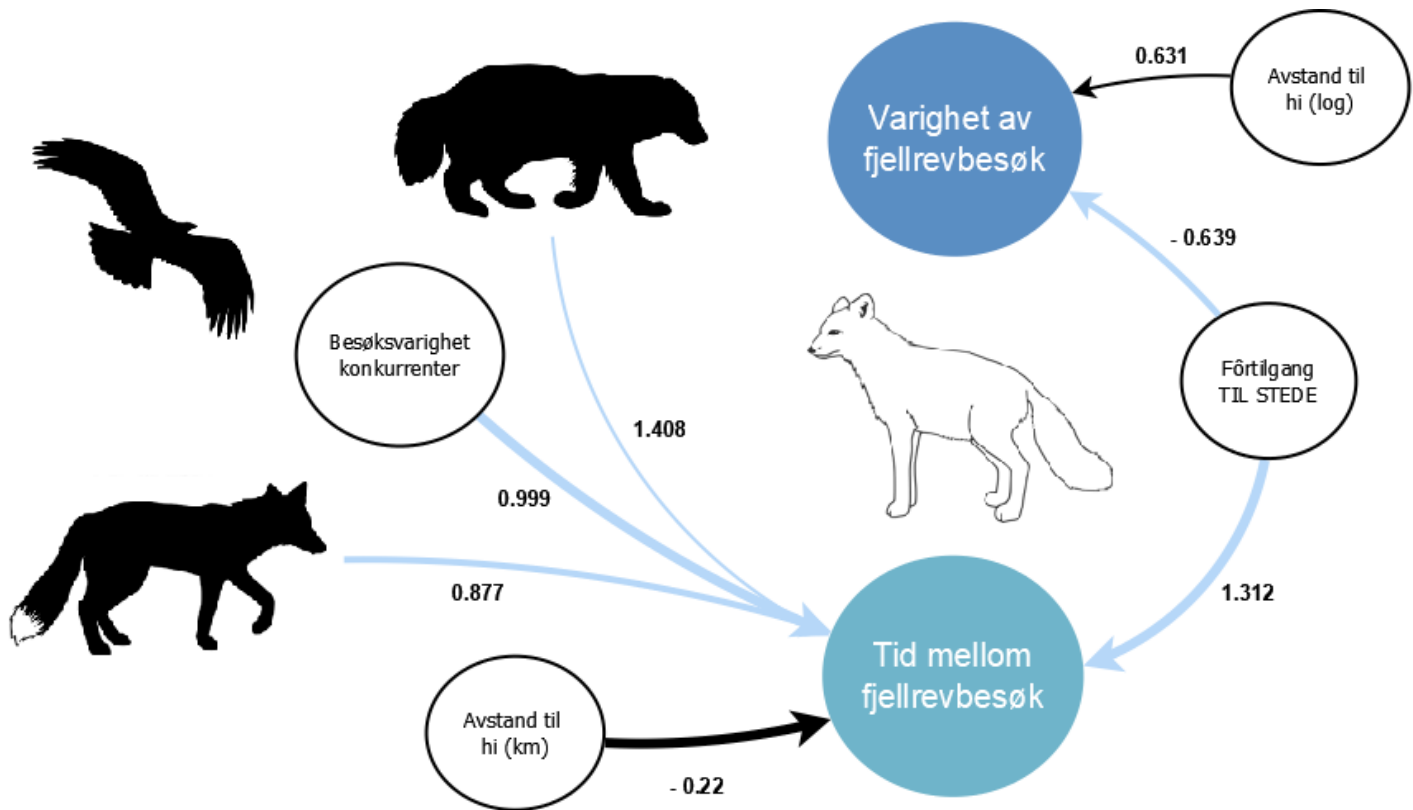
Tabell 11: Toppmodellen for prediksjon 2.2 – tid mellom fjellrevbesøk ved fôrautomatene, med konkurrentenes besøksvarighet som separate variabler. Koeffisientene er beregnet i forhold til variabelenes referanseverdi/kategori. Antall observasjoner og hendelser = 33 071.

(. tilsvarer $p \leq 0.1$, * tilsvarer $p \leq 0.05$, ** tilsvarer $p \leq 0.01$, *** tilsvarer $p \leq 0.001$).

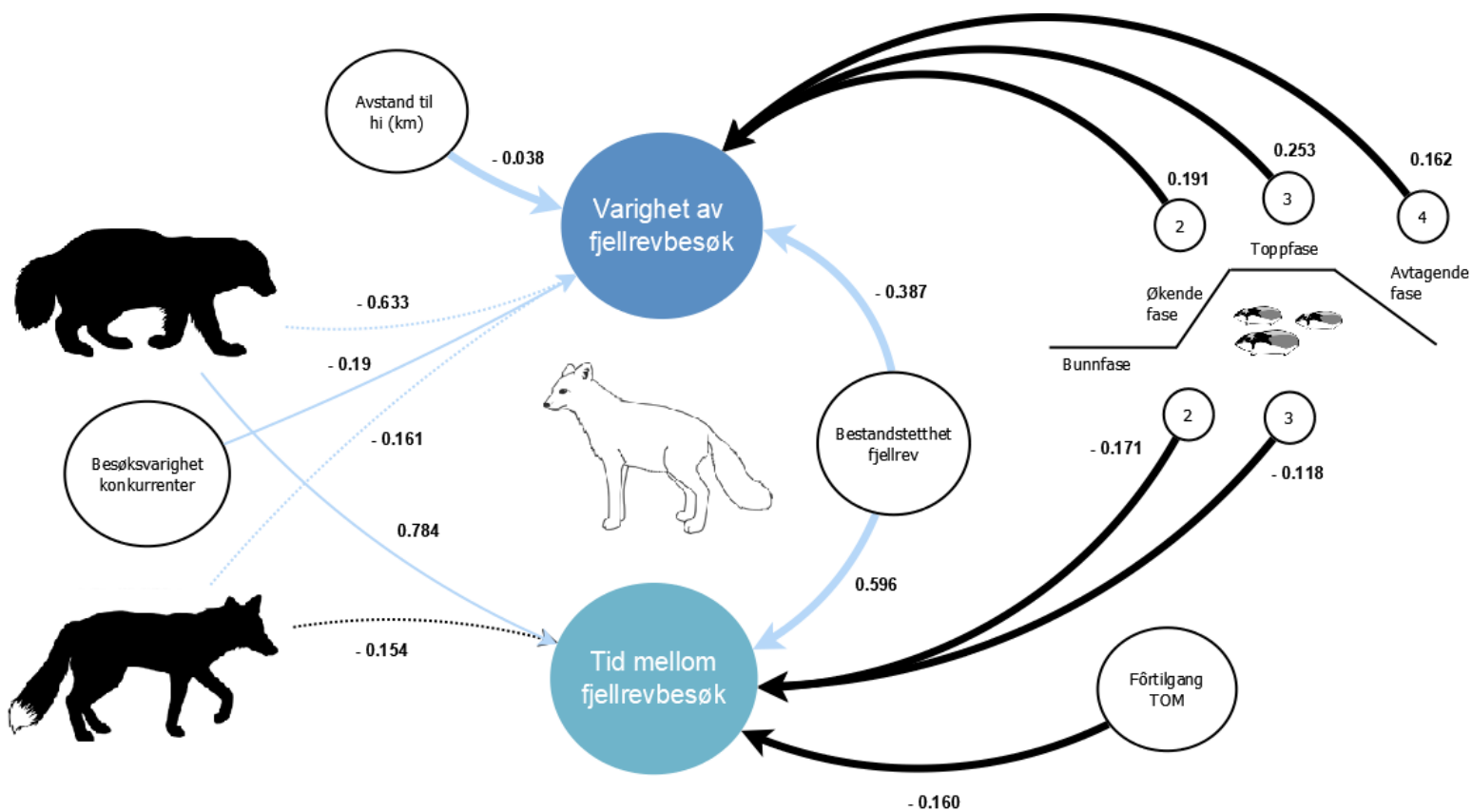
Variabler	Koeffisient	$e^{(\text{koeffisient})}$	SE	95% KI	z-verdi	p-verdi	
Varighet rødrev (t)	-0.154	0.858	0.092	0.716/1.028	-1.663	0.096	.
Varighet jerv (t)	0.784	2.190	0.366	1.068/4.493	2.138	0.033	*
Fôrtilgang TOM	-0.160	0.852	0.020	0.819/0.886	-7.925	≤ 0.001	***
Bestandstetthet	0.596	1.816	0.032	1.704/1.934	18.467	≤ 0.001	***
Smågnagerfase ØKENDE	-0.171	0.843	0.016	0.816/0.871	-10.377	≤ 0.001	***
Smågnagerfase TOPP	-0.118	0.889	0.015	0.863/0.916	-7.618	≤ 0.001	***
Smågnagerfase AVTAGENDE	0.024	1.024	0.015	0.994/1.056	1.561	0.118	

Sammenstilling av resultatene

Figur 9 viser sammenstillingen av resultatene fra CoxPH ved de eksperimentelle kadavrene, og figur 10 viser tilsvarende ved fôrautomatene.



Figur 9: Sammenstilling av resultatene fra CoxPH ved de eksperimentelle kadavrene. Figuren viser kun variablene som hadde signifikant påvirkning på fjellrevaktiviteten, med tilhørende koeffisienter. Koeffisientene er beregnet i forhold til variablenes referanseverdi/-kategori. Blå farge på pilene er brukt i tilfeller hvor variabelen har en påvirkning i retning av lenger/hyppigere fjellrevbesøk. Sort farge på pilene er brukt i tilfeller hvor variabelen har en påvirkning i retning av kortere/sjeldnere fjellrevbesøk. Tykkelsen på pilene viser grad av signifikans (tynn - $p \leq 0,05$, middels - $p \leq 0,01$, tykk - $p \leq 0,001$).



Figur 10: Sammenstilling av resultatene fra CoxPH ved førautomatene. Figuren viser kun variablene som hadde signifikant påvirkning på fjellrevaktiviteten, med tilhørende koeffisienter. Koeffisientene er beregnet i forhold til variablenes referanseverdi/-kategori. Blå farge på pilene er brukt i tilfeller hvor variabelen har en påvirkning i retning av lenger/hyppigere fjellrevbesøk. Sort farge på pilene er brukt i tilfeller hvor variabelen har en påvirkning i retning av kortere/sjeldnere fjellrevbesøk. Tykkelsen på pilene viser grad av signifikans (stiplet - $p \leq 0.1$, tynn - $p \leq 0.05$, middels - $p \leq 0.01$, tykk - $p \leq 0.001$).

4 Diskusjon

Besøksvarigheten til rødrev, jerv og kongeørn hadde ingen påvirkning på hvor lenge fjellreven befant seg ved de eksperimentelle kadavrene. Konkurrentenes aktivitet hadde derimot en svært positiv påvirkning på hvor ofte fjellreven besøkte kadaveret, hvor jerv hadde den største påvirkningen av dem. Dette var motsatt av hva vi predikerte, og overraskende med tanke på den risikoen fjellreven tar ved å oppsøke et kadaver.

Ved fôrautomatene viste både rødrev og jerv en tendens til å ha en positiv påvirkning på varighet av fjellrevbesøk hver for seg, og samlet hadde de signifikant positiv påvirkning. På tid mellom fjellrevbesøk hadde jerv en positiv signifikant påvirkning, mens rødrev viste en tendens til negativ påvirkning.

DEL 1 – Eksperimentelle kadavre

Det kan være flere grunner til at høy aktivitet av konkurrentene fører til oftere fjellrevbesøk ved kadavre. I områder med kaldt klima, som i det fennoskandiske fjelløkosystemet, kan kadavre være svært viktig føde for artene i predatorsamfunnet. Dette gjelder særlig vinterstid og i perioder hvor det er lav tilgang på naturlige byttedyr (Jedrzejewska & Jedrzejewski, 1998; Selva et al., 2003; Selva et al., 2005; Selås & Vik, 2006; van Dijk et al., 2008). For mange arter kan det være vanskelig å lokalisere et kadaver på egenhånd, men ravn og jerv er arter som er svært godt tilpasset til å spore opp kadavre i alpine områder (Heinrich, 1988; Landa et al., 2000; Ruxton & Houston, 2004; Stahler et al., 2002). Aktivitet av disse artene kan fungere som pekepinn for andre arter på hvor det finnes mat. Killengreen et al. (2012) så på strukturen av åtseletere i lavalpin sone i den arktiske tundraen, og fant en tilknytning i forekomst av jerv og rødrev i både tid og rom. En mulig forklaring på dette kan være at artene benytter seg av en furasjeringstaktikk hvor de følger hverandres spor for å finne frem til kadavre (van Dijk et al., 2008). Det er vist at rødrev følger ulvespor i jakt på mat (Selva, 2004), og det kan forventes at fjellrev benytter en tilsvarende taktikk. Dette kan forklare hvorfor fjellrev besøker de eksperimentelle kadavrene oftere i perioder med høy aktivitet av konkurrenter.

På den annen side er det sannsynlig at fjellrevens aktivitet ikke er en direkte respons av konkurrentenes aktivitet, men at andre faktorer, som ikke er inkludert i analysen, gjør det mer eller mindre attraktivt for alle artene å besøke kadavrene i visse perioder. Figur 6 viser tydelig sammenfallende mønstre i alle artenes aktivitet. Studier har vist at flere faktorer spiller inn på

arters bruk av kadavre (Bumann & Stauffer, 2002; DeVault et al., 2004; Selva et al., 2003; Selva et al., 2005). Mye tyder på at bruken ikke er tilfeldig, men en kompleks prosess mellom ytre faktorer og atferdsmessige tilpasninger (Selva et al., 2005; Selva & Fortuna, 2007).

Kadaverets tilstand er et eksempel på en faktor som kan være avgjørende for arters forekomst ved kadavre. Sannsynligvis er slakteavfallet mest attraktivt rett etter det er lagt ut, og blir trolig mindre attraktivt over tid jo mer som blir spist. Temperatur er en annen faktor som kan spille en rolle. Svært lave temperaturer kan gjøre det vanskelig å lukte seg frem til frossen mat, og det kan være vanskeligere å spise frossent kjøtt (Selva et al., 2003). Likevel er både fjellrev, rødrev og jerv arter som er svært godt tilpasset både å spore opp og spise frosne kadavre (Haglund, 1966; Mullen & Pitelka, 1972)(Haglund, 1966; Mullen & Pitelka, 1972)(Haglund, 1966; Mullen & Pitelka, 1972), og det er derfor ikke sikkert at lave temperaturer begrenser artenes aktivitet ved kadavrene. Snøforhold er en annen faktor som kan påvirke artenes bruk av kadavre (Selva et al., 2005). Er kadaveret delvis tildekket av snø, vil det for de fleste være vanskeligere å finne igjen. Det kan også være energetisk kostnadskrevenende å bevege seg over større avstander i dyp snø (Gese et al., 1996a; Huggard, 1993; Zalewski et al., 1995), og dette kan påvirke hvor lønnsomt det er å søke etter kadavre. På den annen side kan store snømengder gjøre det vanskelig å oppspore naturlige byttedyr, og i slike perioder kan kadavre derfor være en viktig matkilde (Gese et al., 1996a). Selv om resultatene våre ikke viste noen effekt av smånagerfasene på fjellrevens besøksmønster ved de eksperimentelle kadavrene, kan generell forekomst av levende byttedyr være en annen viktig faktor som avgjør hvor attraktivt et kadaver er. Ved høy forekomst av levende byttedyr vil et kadaver sannsynligvis være mindre interessant, mens i perioder hvor forekomsten er lav kan kadavre derimot være avgjørende for overlevelse (Mullen & Pitelka, 1972; Wilmers et al., 2003).

Om åtselene i økosystemet responderer likt på enkelte faktorer og at aktiviteten av artene er høy i visse perioder, er det likevel sannsynlig at fjellreven vil unngå direkte interaksjoner og oppholde seg ved kadavrene en annen tid på døgnet. Det kan derfor være at det generelle aktivitetsnivået av konkurrenter den siste uken ikke påvirker fjellrevens aktivitetsnivå ved de eksperimentelle kadavrene, men at fjellreven tilpasser seg og utnytter dem ved andre tider på døgnet enn sine konkurrenter. Dette er en vanlig form for unnvikelsesatferd blant konkurransesvake karnivorer for å unngå interspesifikk predasjon (de Satgé et al., 2017; Palomares & Caro, 1999).

Siden studiet er basert på fjellrevens besøk som responsvariabel, fanger ikke analysen opp det faktum at svært høy aktivitet av konkurrenter kan føre til at fjellreven ikke kommer tilbake i det hele tatt. Med en slik tilnærming har vi ikke kunnet fange opp om fjellreven unngikk denne stasjonstypen i mer syv dager som en respons av høy aktivitet av konkurrentene. Ettersom det er betydelig lavere aktivitet av fjellrev enn dens konkurrenter ved de eksperimentelle kadavrene (tabell 1), er det mulig at konkurrentene likevel har en negativ påvirkning på fjellreven som ikke blir fanget opp i denne typen analyse. Dette kommer tydelig fram hos kongeørn. Den besøkte de eksperimentelle kadavrene relativt ofte (tabell 1), men ble kun inkludert i den samlede variabelen for konkurrentene. Grunnen til dette var at dataene kun inneholdt 4 tilfeller hvor fjellrev besøkte et eksperimentelt kadaver innen en uke etter et kongeørnbesøk. I perioden 2011-2019 ble det totalt registrert 439 besøk av kongeørn, og fravær av fjellrev i 435 av disse tilfellene er nok ikke en tilfeldighet. Dette kan tyde på at fjellreven i stor grad unngår de eksperimentelle kadavrene i perioder hvor det er kongeørn til stede.

Den generelle risikoen for å møte på en konkurrent og potensiell predator ved kadavre er ekstra stor (Linnell & Strand, 2002). Det har tidligere blitt observert at rødrev har tatt livet av fjellrev ved kadavre (L. Strömgreen, pers. kom. 1986, referert i Frafjord et al., 1989; Tannerfeldt et al., 2002). Et studie på åtseletere i Finnmark viste at det i år hvor rødrevpopulasjonen var høyest ikke ble registrert et eneste besøk av fjellrev ved åtet, til tross for at det fantes hi med ynglende fjellrev i nærheten (Killengreen et al., 2012). I Finnmark har rødrevpopulasjonen over lenger tid vært mye høyere enn i våre studieområder, og dette studiet belyser at den forventede økningen av rødrev høyere over havet kan fortrenge fjellreven fra viktige matplasser.

DEL 2 – Fôrautomater

Det finnes svært mye forskning som viser at fjellrev i stor grad unngår rødrev, så det at analysen viste en tendens til at økt forekomst av rødrev førte til lenger tid mellom fjellrevbesøk ved fôrautomatene var som forventet (Elmhagen et al., 2002; Frafjord et al., 1989; Herfindal et al., 2010; Hersteinsson & Macdonald, 1992; Ims et al., 2017; Linnell et al., 1999; Tannerfeldt et al., 2002). Til tross for at fôrautomatene er designet for å gi fjellreven et konkurransefortrinn, spesielt overfor rødrev, våger den seg altså ikke like ofte til automatene i perioder med høy rødrevaktivitet. Tidligere studier har vist at det er sterk sammenheng mellom avstand til hi og hvor ofte fjellreven besøker fôrautomatene (Thierry et al., 2020). Ofte er det aktive fjellrevhi

nær fôrautomatene, men i år hvor rødreven etablerer seg i nærliggende områder vil altså sannsynligheten være stor for at fjellreven velger hi mye lenger unna enn den ellers ville gjort.

Til tross for at jerven kan drepe fjellrev (Tannerfeldt & Angerbjörn, 1996), hadde jervens besøksvarighet en signifikant positiv påvirkning på både varighet og tid mellom fjellrevbesøk. I motsetning til rødreven har jerven historisk sett vært en naturlig del av fjellrevens økosystem, og er en mindre konkurrent for fjellreven enn det rødreven er. Selv om også jerv har smånagere som viktig føde, er den så fåtallig i våre studieområder at konkurransen mellom artene er minimal. Det kan også være at jerv har en negativ påvirkning på forekomst av rødrev, og at den dermed har en indirekte positiv effekt på fjellrev (Linnell & Strand, 2002).

En forklaring på at fjellreven velger fôrautomaten som furasjeringssted kan være at gevinsten av å gå dit for å spise er svært høy. Sett i lys av optimal furasjeringsstrategi (Krebs, 1980; Milinski & Heller, 1978), vil det for fjellreven lønne seg å dra til fôrautomaten for å spise, fremfor å måtte bruke tid på å fange byttedyr. Dette er både tidssparende og energisparende, særlig i år hvor det er mangel på naturlige byttedyr, hvor den må bruke ekstra mye tid på å få en vellykket fangst. Dette gjenspeiles i resultatene våre, hvor fjellreven besøker fôrautomatene oftere i år hvor det er lite smånagere sammenlignet med år hvor det er oppgang i smånagertettheten og i toppårene. Tidligere studier har også vist at besøksfrekvensen er høyere i perioder med lav tilgang på naturlige byttedyr (Thierry et al., 2020). Den korte veien som det ofte er mellom fjellrevhi og fôrautomatene gjør det i tillegg enda mer lønnsomt å furasjere der. Siden fôrautomaten er et svært attraktivt furasjeringssted, vil sannsynligvis terskelen for å unngå automaten som følge av predasjonsrisiko være høy. Det at det i våre studieområder generelt var veldig få besøk av konkurrentene sammenlignet med fjellrev (tabell 1) tyder også på at predasjonsrisikoen jevnt over er relativt lav, og er trolig ikke høy nok til å forårsake unnvikelsesatferd.

Siden fôrautomatene er designet slik at fjellrevens konkurrenter ikke kommer seg inn, kan automaten potensielt fungere som et trygt tilfluktssted for fjellreven. Dersom dette er tilfellet, kan det være at predasjonsrisikoen er høyere i nærområdet enn akkurat ved fôrautomaten. Da lønner det seg enda mer å utnytte denne ressursen fremfor andre matkilder (Krebs, 1980; Milinski & Heller, 1978). I tillegg kan høyere predasjonsrisiko i nærområdet gjøre at det lønner seg å være der lenger for å spise mer når den først har kommet seg dit. I analysen hadde avstand til hi en positiv signifikant påvirkning på varighet av fjellrevbesøk. Jo større avstand til hi, jo større var sannsynligheten for at fjellreven oppholdt seg lenger ved fôrautomaten. lenger oppholdt fjellreven seg ved fôrautomaten. Dette er naturlig ettersom det er en energetisk

kostnad ved å gå langt, og denne må veies opp ved å spise mer når den først er der (McFarland, 1977).

I tillegg til habitatseleksjon finnes det flere ulike taktikker som kan brukes for å redusere predasjonsrisikoen. Årvåkenhet er et eksempel på dette, hvor artene bruker tid på å speide etter predatorer samtidig som de forasjerer (Krebs, 1980; Lima, 1987). Arter står ofte overfor en «trade-off» mellom å være årvåken og å spise, hvor høy predasjonsrisiko gjør at årvåkenhet prioriteres fremfor å spise (Krebs, 1980). Ved gjennomgangen av bildematerialet kunne vi se bildeserier hvor fjellreven var veldig urolig og gjentagende bevegde seg inn og ut av automaten. Kanskje er dette tilfeller hvor det nylig har vært aktivitet av konkurrenter og at fjellreven er ekstra på vakt samtidig som den spiser. Siden fôrautomaten er en meget sikker matkilde, kan det være at fjellreven både bruker tid på å spise og å være årvåken, og at den derfor totalt sett er der lenger i periodene selv om predasjonsrisikoen er høy.

Hamstring av mat er ikke et ukjent fenomen hos fjellrev, og kan forekomme i varierende grad (Careau et al., 2007; Sklepkovych & Montevicchi, 1996). Mattilgang er en viktig faktor som kan trigge hamstring (Careau et al., 2008). Det har tidligere blitt observert hamstring fra akkurat slike fôrautomater på Sæterfjellet avlsstasjon, hvor fjellrev hamstret mat til senere bruk og hanner tok med seg munnfuller av hundepellets til hunnen i hiet (A.M. Landa, Norsk institutt for naturforskning, personlig observasjon). Risikoen for at maten skal bli spist av andre, både andre fjellrevindivider og andre arter, kan også trigge hamstring (Careau et al., 2007). Høy aktivitet av konkurrenter ved fôrautomatene kan derfor føre til oftere fjellrevbesøk.

Fjellreven hevder territorium, og ynglende par er den vanligste sosiale enheten hos arten. Også her står fjellreven overfor en «trade-off»; i dette tilfellet mellom territoriehevding og toleranse. Mattilgang har vist seg å ha mye å si for toleranse, og høy mattilgang kan minske kostnadene ved å godta flere voksne individer innenfor territoriet (Eide et al., 2004; Lai et al., 2017; Thierry et al., 2020). Elmhagen et al. (2014) fant i sin studie at sosiale grupper med flere voksne fjellrevindivider var vanligere i områder med støttefôring sammenlignet med områder hvor det ikke var det. En annen faktor som kan påvirke i denne retningen er forsvar mot predatorer. Om det er perioder eller år med særlig høy predasjonsrisiko kan dette være en utløsende faktor for at de ynglende parene slipper til flere individer i territoriet (Elmhagen et al., 2014). I disse periodene kan det dermed oftere skje at flere fjellrevindivider oppholder seg ved fôrautomaten innenfor samme tidsrom, noe som kan forklare hvorfor det er større aktivitet av fjellrev ved automatene i perioder med høyere forekomst av konkurrenter. Sammen kan fjellrevene lettere forsvare fôrautomaten, ikke bare fra inntrengende fjellrevindivider, men også fra predatorer.

Fjellrevindivider alene er heller ikke alltid passive og underlegne overfor sine konkurrenter. Det er dokumentert at fjellrev kan være dominerende overfor rødrev og jage den bort fra territoriet (Frafjord et al., 1989). Bildematerialet fra studiet vårt viser også flere tilfeller hvor fjellrev sloss med rødrev og jager bort jerv (figur 8). Gjennom kamerabilder er det dokumentert at jerv ødelegger fôrautomater og slik også gir andre arter tilgang på maten, og at både jerv og rødrev har tatt med seg ungene sine dit, mest sannsynlig fordi de kommer seg inn i automaten (Landa et al., 2017). Dette tyder på at fôrautomaten er en verdifull ressurs som det er lønnsomt for fjellreven å forsvare.

En alternativ forklaring på at konkurrentenes besøksvarighet hadde en positiv påvirkning på fjellrevaktivitet kan være at atferden vi ser hos fjellrev ikke er en direkte respons av høy aktivitet av konkurrentene, men at det er andre faktorer som spiller inn og gjør at det blir høyere aktivitet av både fjellrev og konkurrenter. Gjennomsnittlig varighet av besøk av både fjellrev og konkurrenter samvarierer mye mellom årene (figur 7). Både fjellrev, rødrev og jerv har smånagere som viktig føde, hvor mengden smånagere spiller en viktig rolle for reproduktiv suksess (Angerbjörn et al., 2013; Kaikusalo & Angerbjörn, 1995; Landa et al., 2000; Lindström, 1988; Meijer et al., 2008; Tannerfeldt & Angerbjörn, 1998). Populasjonsstørrelsene av alle de tre artene kan altså samvariere som respons av smånagerfasene.

Sammenstilling av stasjonstypene

Formålet med å inkludere både eksperimentelle kadavre og fôrautomater i analysen var å kunne sammenligne fjellrevens atferd som respons av konkurrentenes aktivitet ved de to stasjonstypene. Siden fôrautomaten ble designet for å gi fjellreven et fortrinn, mens de eksperimentelle kadavrene var tilgjengelig for alle arter, var det forventet at konkurrentens aktivitet ville være størst ved de eksperimentelle kadavrene. Dette kom tydelig fram i resultatene, hvor forekomsten av både rødrev, jerv og kongeørn var mye lavere ved fôrautomatene enn de eksperimentelle kadavrene, mens forekomsten av fjellrev var høyest ved fôrautomatene. Både det at konkurrentene ikke har tilgang på maten i fôrautomatene og at tørrfôr har lavere kvalitet enn slakteavfallet som utgjør de eksperimentelle kadavrene, gjør at en slik matplass er mindre attraktiv for dem. For fjellreven medfører dette at fôrautomatene både blir mer eksklusive og et tryggere sted å oppholde seg. Siden utgangspunktet i artenes aktivitet er ulik ved fôrautomatene og de eksperimentelle kadavrene førte dette også til ulikheter i hva som ble fanget opp i analysen. Det ser ikke ut til at en slik type finskala analyse fanger

opp fjellrevens unnvikelsesatferd ved de eksperimentelle kadavrene, og resultatene fra de to ulike stasjonstypene er derfor ikke sammenlignbare.

Konklusjon

Selv om resultatene fra de to stasjonstypene ikke er direkte sammenlignbare, belyser studiet at det kan være faktorer som fører til at fjellreven besøker de eksperimentelle kadavrene oftere i de samme periodene som det er høyere aktivitet av konkurrenter. Dette tyder på at interaksjoner med de større karnivorene ikke alltid er negativt. Studiet viser at fôrautomaten danner et nisjefortrinn for fjellreven i konkurranse med rødrev, jerv og kongeørn. I hovedsak førte høyere aktivitet av konkurrentene til økt sannsynlighet for høyere fjellrevaktivitet. Jerv så ikke ut til å være noen hindring for fjellrevens bruk av fôrautomatene. Fjellreven viste imidlertid en tendens til unnvikelsesatferd overfor rødrev, med økt sannsynlighet for sjeldnere besøk ved fôrautomatene i perioder med høy rødrevaktivitet. Dette resultatet belyser viktigheten av å hindre rødrevens videre ekspansjon i høyfjellet, ettersom høy forekomst av rødrev i fjellet kanskje kan føre til at fôrautomatene ikke fungerer optimalt. Selv om analysen fra de eksperimentelle kadavrene ikke fikk fanget opp noen negativ påvirkning av kongeørn, kan dette også være en art som kan bli problematisk for fjellreven i fremtiden som følge av klimaendringer (Killengreen et al., 2007; Roemer et al., 2002). Det at det nesten ikke er registrert noen besøk av kongeørn ved fôrautomatene, tyder på at automatene er av liten interesse for den og at automatene kan fungere som et tryggere sted for fjellreven å oppholde seg. For å kunne få full innsikt i effekten av fôrautomatene med tanke på å begrense konkurransepresset fra rødrev som konkurrent er det behov for å gjøre tilsvarende sammenstilling i et område med høyere tetthet av rødrev.

5 Litteraturliste

- Alley, T. R. (1982). Competition theory, evolution, and the concept of an ecological niche. *Acta Biotheoretica*, 31 (3): 165-179.
- Angerbjörn, A., Arvidson, B., Noren, E. & Stromgren, L. (1991). The Effect of Winter Food on Reproduction in the Arctic Fox, *Alopex lagopus*: A Field Experiment. *The Journal of Animal Ecology*, 60 (2). doi: 10.2307/5307.
- Angerbjörn, A., Tannerfeldt, M., Bjarvall, A., Ericson, M., From, J. & Noren, E. (1995). Dynamics of the Arctic Fox Population in Sweden. *Annales Zoologici Fennici*, 32 (1): 55-68.
- Angerbjörn, A., Tannerfeldt, M. & Lundberg, H. (2001). Geographical and temporal patterns of lemming population dynamics in Fennoscandia. *Ecography*, 24 (3): 298-308. doi: DOI 10.1034/j.1600-0587.2001.240307.x.
- Angerbjörn, A., Eide, N. E., Dalén, L., Elmhagen, B., Hellström, P., Ims, R. A., Killengreen, S., Landa, A., Meijer, T., Mela, M., et al. (2013). Carnivore conservation in practice: replicated management actions on a large spatial scale. *Journal of Applied Ecology*, 50 (1): 59-67. doi: 10.1111/1365-2664.12033.
- Banci, V. (1994). Wolverine. In: *Ruggiero, Leonard F.; Aubry, Keith B.; Buskirk, Steven W.; Lyon, L. Jack; Zielinski, William J., tech. eds. The scientific basis for conserving forest carnivores: American marten, fisher, lynx, and wolverine in the western United States. Gen. Tech. Rep. RM-254. Fort Collins, CO: US Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station. p. 99-127, 254.*
- Barton, K. (2020). MuMIn: Multi-Model Inference.
- Bouchetard-Aubus, C. (2017). *Supplementary feeding of the endangered arctic fox in Norway: impacts of rodent phase and interspecific competition*: Thesis, Université François Rabelais, Norsk institutt for naturforskning
- Bumann, G. B. & Stauffer, D. F. (2002). Scavenging of ruffed grouse in the Appalachians: influences and implications. *Wildlife Society Bulletin*: 853-860.
- Byers, J. E. (2002). Impact of non-indigenous species on natives enhanced by anthropogenic alteration of selection regimes. *Oikos*, 97 (3): 449-458.
- Careau, V., Giroux, J.-F. & Berteaux, D. (2007). Cache and carry: hoarding behavior of arctic fox. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62 (1): 87-96.
- Careau, V., Lecomte, N., Bêty, J., Giroux, J.-F., Gauthier, G. & Berteaux, D. (2008). Hoarding of pulsed resources: Temporal variations in egg-caching by arctic fox. *Ecoscience*, 15 (2): 268-276.
- Chapin III, F. S. & Körner, C. (1994). Arctic and alpine biodiversity: patterns, causes and ecosystem consequences. *Trends in ecology & evolution*, 9 (2): 45-47.
- Chiang, P.-J., Pei, K. J.-C., Vaughan, M. R. & Li, C.-F. (2012). Niche relationships of carnivores in a subtropical primary forest in southern Taiwan. *Zoological Studies*, 51 (4): 500-511.
- Coulson, T. & Malo, A. (2008). Case of the absent lemmings. *Nature*, 456 (7218): 43-44.
- Cox, D. R. (1972). Regression models and life-tables. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)*, 34 (2): 187-202.
- Dalen, L., Kvaloy, K., Linnell, J. D., Elmhagen, B., Strand, O., Tannerfeldt, M., Henttonen, H., Fuglei, E., Landa, A. & Angerbjörn, A. (2006). Population structure in a critically endangered arctic fox population: does genetics matter? *Mol Ecol*, 15 (10): 2809-19. doi: 10.1111/j.1365-294X.2006.02983.x.
- Darwin, C. (1859). *On the Origin of Species by Means of Natural Selection Or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*: International Book Company.
- de Satgé, J., Teichman, K. & Cristescu, B. (2017). Competition and coexistence in a small carnivore guild. *Oecologia*, 184 (4): 873-884.

- DeVault, T. L., Rhodes, J., Olin E & Shivik, J. A. (2003). Scavenging by vertebrates: behavioral, ecological, and evolutionary perspectives on an important energy transfer pathway in terrestrial ecosystems. *Oikos*, 102 (2): 225-234.
- DeVault, T. L., Brisbin, J., I Lehr & Rhodes, J., Olin E. (2004). Factors influencing the acquisition of rodent carrion by vertebrate scavengers and decomposers. *Canadian Journal of Zoology*, 82 (3): 502-509.
- Di Bitetti, M. S., De Angelo, C. D., Di Blanco, Y. E. & Paviolo, A. (2010). Niche partitioning and species coexistence in a Neotropical felid assemblage. *Acta Oecologica*, 36 (4): 403-412.
- Didham, R. K., Tylianakis, J. M., Hutchison, M. A., Ewers, R. M. & Gemmill, N. J. (2005). Are invasive species the drivers of ecological change? *Trends in ecology & evolution*, 20 (9): 470-474.
- Donadio, E. & Buskirk, S. W. (2006). Diet, morphology, and interspecific killing in Carnivora. *The American Naturalist*, 167 (4): 524-536.
- Durant, S. M. (1998). Competition refuges and coexistence: an example from Serengeti carnivores. *Journal of Animal Ecology*, 67 (3): 370-386. doi: DOI 10.1046/j.1365-2656.1998.00202.x.
- Eide, N., Elmhagen, B., Norén, K., Killengreen, S., Wallén, J., Ulvund, K., Landa, A., Ims, R., Flagstad, Ø. & Ehrich, D. (2017). Handlingsplan for fjellrev (*Vulpes lagopus*), Norge-Sverige 2017-2021. *Rapport M-794. Miljødirektoratet*.
- Eide, N. E., Jepsen, J. U. & Prestrud, P. (2004). Spatial organization of reproductive Arctic foxes *Alopex lagopus*: responses to changes in spatial and temporal availability of prey. *Journal of Animal Ecology*, 73 (6): 1056-1068.
- Elmhagen, B., Tannerfeldt, M., Verucci, P. & Angerbjörn, A. (2000). The arctic fox (*Alopex lagopus*): an opportunistic specialist. *Journal of Zoology*, 251 (2): 139-149. doi: 10.1111/j.1469-7998.2000.tb00599.x.
- Elmhagen, B., Tannerfeldt, M. & Angerbjörn, A. (2002). Food-niche overlap between arctic and red foxes. *Canadian Journal of Zoology*, 80 (7): 1274-1285. doi: 10.1139/z02-108.
- Elmhagen, B., Hersteinsson, P., Norén, K., Unnsteinsdóttir, E. R. & Angerbjörn, A. (2014). From breeding pairs to fox towns: the social organisation of arctic fox populations with stable and fluctuating availability of food. *Polar biology*, 37 (1): 111-122.
- Elmhagen, B., Berteaux, D., Burgess, R. M., Ehrich, D., Gallant, D., Henttonen, H., Ims, R. A., Killengreen, S. T., Niemimaa, J., Norén, K., et al. (2017). Homage to Hersteinsson and Macdonald: climate warming and resource subsidies cause red fox range expansion and Arctic fox decline. *Polar Research*, 36 (sup1). doi: 10.1080/17518369.2017.1319109.
- Ertresvåg, I. (2015). *Arctic fox (Vulpes lagopus) use of feeding dispensers and bait stations in central Norway: impact of intra-guild competition and rodent abundance*: Norwegian University of Life Sciences, Ås.
- Fedriani, J. M., Fuller, T. K., Sauvajot, R. M. & York, E. C. (2000). Competition and intraguild predation among three sympatric carnivores. *Oecologia*, 125 (2): 258-270.
- Foden, W. & Stuart, S. (2009). Species and climate change: more than just the Polar Bear. *Gland, Switzerland, IUCN Species Survival Commission*.
- Forskrift om fjellrev (Vulpes lagopus) som prioritert art.* (2015). I 2015 hefte 1: Klima- og miljødepartementet.
- Fox, J. & Weisberg, S. (2002). Cox proportional-hazards regression for survival data. *An R and S-PLUS companion to applied regression*, 2002.
- Frafjord, K., Becker, D. & Angerbjörn, A. (1989). Interactions between Arctic and Red Foxes in Scandinavia - Predation and Aggression. *Arctic*, 42 (4): 354-356.
- Framstad, E. (2017). Terrestrisk naturovervåking i 2016: Markvegetasjon, epifytter, smågnagere og fugl. Sammenfatning av resultater.
- Gause, G. (1934). The struggle for existence Williams and Wilkins. *Baltimore, Maryland*.
- Gese, E. M., Ruff, R. L. & Crabtree, R. L. (1996a). Foraging ecology of coyotes (*Canis latrans*): the influence of extrinsic factors and a dominance hierarchy. *Canadian Journal of Zoology*, 74 (5): 769-783.

- Gese, E. M., Stotts, T. E. & Grothe, S. (1996b). Interactions between coyotes and red foxes in Yellowstone National Park, Wyoming. *Journal of Mammalogy*, 77 (2): 377-382.
- Grevskott, R. T. (2019). *A battle of the mountains: Intraguild competition between arctic fox Vulpes lagopus and red fox Vulpes vulpes*: NTNU.
- Haglund, B. (1966). Winter habits of the lynx (*Lynx lynx* L.) and wolverine (*Gulo gulo* L.) as revealed by tracking in the snow. *Viltrevy*, 4: 81-229.
- Hamel, S., Killengreen, S., Henden, J.-A., Yoccoz, N. & Ims, R. (2013). Disentangling the importance of interspecific competition, food availability, and habitat in species occupancy: recolonization of the endangered Fennoscandian arctic fox. *Biological conservation*, 160: 114-120.
- Hardin, G. (1960). The competitive exclusion principle. *science*, 131 (3409): 1292-1297.
- Heinrich, B. (1988). Food sharing in the raven, *Corvus corax*. *The ecology of social behavior*: 285-311.
- Hemphill, E. J. K., Flagstad, Ø., Jensen, H., Norén, K., Wallén, J. F., Landa, A., Angerbjörn, A. & Eide, N. E. (2020). Genetic consequences of conservation action: Restoring the arctic fox (*Vulpes lagopus*) population in Scandinavia. *Biological Conservation*, 248. doi: 10.1016/j.biocon.2020.108534.
- Henden, J.-A., Yoccoz, N. G., Ims, R. A., Bårdsen, B.-J. & Angerbjörn, A. (2009). Phase-dependent effect of conservation efforts in cyclically fluctuating populations of arctic fox (*Vulpes lagopus*). *Biological Conservation*, 142 (11): 2586-2592. doi: 10.1016/j.biocon.2009.06.005.
- Henriksen, S. & Hilmo, O. (2015). Norsk rødliste for arter 2015. *Artsdatabanken, Norge*, 6.
- Herfindal, I., Linnell, J. D. C., Elmhagen, B., Andersen, R., Eide, N. E., Frafjord, K., Henttonen, H., Kaikusalo, A., Mela, M., Tannerfeldt, M., et al. (2010). Population persistence in a landscape context: the case of endangered arctic fox populations in Fennoscandia. *Ecography*, 33 (5): 932-941. doi: 10.1111/j.1600-0587.2009.05971.x.
- Hersteinsson, P. & Macdonald, D. W. (1982). *Some comparisons between red and arctic foxes, Vulpes vulpes and Alopex lagopus, as revealed by radio tracking*. Symposia of the Zoological Society of London.
- Hersteinsson, P., Angerbjörn, A., Frafjord, K. & Kaikusalo, A. (1989). The arctic fox in Fennoscandia and Iceland: management problems. *Biological Conservation*, 49 (1): 67-81.
- Hersteinsson, P. & Macdonald, D. W. (1992). Interspecific Competition and the Geographical Distribution of Red and Arctic Foxes *Vulpes-Vulpes* and *Alopex-Lagopus*. *Oikos*, 64 (3): 505-515. doi: Doi 10.2307/3545168.
- Holt, R. D. & Polis, G. A. (1997). A theoretical framework for intraguild predation. *The American Naturalist*, 149 (4): 745-764.
- Hornfeldt, B., Hipkiss, T. & Eklund, U. (2005). Fading out of vole and predator cycles? *Proc Biol Sci*, 272 (1576): 2045-9. doi: 10.1098/rspb.2005.3141.
- Huggard, D. J. (1993). Effect of snow depth on predation and scavenging by gray wolves. *The Journal of wildlife management*: 382-388.
- Hyvärinen, E., Juslén, A., Kemppainen, E., Uddström, A. & Liukko, U.-M. (2019). Suomen lajien uhanalaisuus—Punainen kirja 2019.
- Ims, R. A. & Fuglei, E. (2005). Trophic interaction cycles in tundra ecosystems and the impact of climate change. *Bioscience*, 55 (4): 311-322. doi: Doi 10.1641/0006-3568(2005)055[0311:Ticite]2.0.Co;2.
- Ims, R. A., Yoccoz, N. G. & Killengreen, S. T. (2011). Determinants of lemming outbreaks. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 108 (5): 1970-4. doi: 10.1073/pnas.1012714108.
- Ims, R. A., Killengreen, S. T., Ehrich, D., Flagstad, Ø., Hamel, S., Henden, J.-A., Jensvoll, I. & Yoccoz, N. G. (2017). Ecosystem drivers of an Arctic fox population at the western fringe of the Eurasian Arctic. *Polar Research*, 36 (sup1). doi: 10.1080/17518369.2017.1323621.
- Jedrzejewska, B. & Jedrzejewski, W. (1998). *Predation in vertebrate communities: the Bialowieza Primeval Forest as a case study*, b. 135: Springer Science & Business Media.
- Kaikusalo, A. & Angerbjörn, A. (1995). The Arctic Fox Population in Finnish Lapland during 30 Years, 1964-93. *Annales Zoologici Fennici*, 32 (1): 69-77.

- Kallimanis, A., Kunin, W., Halley, J. & Sgardelis, S. (2005). Metapopulation extinction risk under spatially autocorrelated disturbance. *Conservation biology*, 19 (2): 534-546.
- Killengreen, S. T., Ims, R. A., Yoccoz, N. G., Bråthen, K. A., Henden, J.-A. & Schott, T. (2007). Structural characteristics of a low Arctic tundra ecosystem and the retreat of the Arctic fox. *Biological Conservation*, 135 (4): 459-472.
- Killengreen, S. T., Lecomte, N., Ehrich, D., Schott, T., Yoccoz, N. G. & Ims, R. A. (2011). The importance of marine vs. human-induced subsidies in the maintenance of an expanding mesocarnivore in the arctic tundra. *Journal of Animal Ecology*, 80 (5): 1049-1060.
- Killengreen, S. T., Strømseng, E., Yoccoz, N. G. & Ims, R. A. (2012). How ecological neighbourhoods influence the structure of the scavenger guild in low arctic tundra. *Diversity and Distributions*, 18 (6): 563-574.
- Korslund, L. & Steen, H. (2006). Small rodent winter survival: snow conditions limit access to food resources. *J Anim Ecol*, 75 (1): 156-66. doi: 10.1111/j.1365-2656.2005.01031.x.
- Krebs, C. J. (2011). Of lemmings and snowshoe hares: the ecology of northern Canada. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278 (1705): 481-489.
- Krebs, J. R. (1980). Optimal foraging, predation risk and territory defence. *Ardea*, 55 (1-2): 83-90.
- Lai, S., Bêty, J. & Berteaux, D. (2017). Movement tactics of a mobile predator in a meta-ecosystem with fluctuating resources: the arctic fox in the High Arctic. *Oikos*, 126 (7): 937-947.
- Landa, A., Strand, O., Swenson, J. E. & Skogland, T. (1997). Wolverines and their prey in southern Norway. *Canadian Journal of Zoology*, 75 (8): 1292-1299.
- Landa, A., Lindén, M. & Kojola, I. (2000). Action plan for the conservation of wolverines (*Gulo gulo*) in Europe. *Nature and environment*, 115.
- Landa, A., Tovmo, M., Ulvund, K., Meås, R., Eide, N., Flagstad, Ø. & Andersen, R. (2012). Avlsprogrammet for fjellrev. Årsrapport 2012. *NINA rapport*, 939. 61 s.
- Landa, A., Flagstad, Ø., Areskoug, V., Linnell, J. D. C., Strand, O., Ulvund, K. R., Thierry, A.-M., Rød-Eriksen, L. & Eide, N. E. (2017). The endangered Arctic fox in Norway—the failure and success of captive breeding and reintroduction. *Polar Research*, 36 (sup1). doi: 10.1080/17518369.2017.1325139.
- Lande, R. (1988). Genetics and demography in biological conservation. *Science*, 241 (4872): 1455-1460.
- Levi, T. & Wilmsers, C. C. (2012). Wolves—coyotes—foxes: a cascade among carnivores. *Ecology*, 93 (4): 921-929.
- Lima, S. L. (1987). Vigilance while feeding and its relation to the risk of predation. *Journal of Theoretical Biology*, 124 (3): 303-316.
- Lindström, E. (1988). Reproductive effort in the red fox, *Vulpes vulpes*, and future supply of a fluctuating prey. *Oikos*: 115-119.
- Linnell, J. D. C., Strand, O. & Landa, A. (1999). Use of dens by red *Vulpes vulpes* and arctic *Alopex lagopus* foxes in alpine environments: Can inter-specific competition explain the non-recovery of Norwegian arctic fox populations? *Wildlife Biology*, 5 (3): 167-176.
- Linnell, J. D. C. & Strand, O. (2002). Do arctic foxes *Alopex lagopus* depend on kills made by large predators? *Wildlife Biology*, 8 (1): 69-75.
- Loison, A., Strand, O. & Linnell, J. D. (2001). Effect of temporal variation in reproduction on models of population viability: a case study for remnant arctic fox (*Alopex lagopus*) populations in Scandinavia. *Biological Conservation*, 97 (3): 347-359.
- Lönnerberg, E. (1927). *Fjällrävstammen i Sverige 1926*.
- Mattisson, J., Rauset, G. R., Odden, J., Andrén, H., Linnell, J. D. & Persson, J. (2016). Predation or scavenging? Prey body condition influences decision-making in a facultative predator, the wolverine. *Ecosphere*, 7 (8): e01407.
- Mattisson, J., Höglund, L. & Brøseth, H. (2020). Inventering av järv 2020.
- McBean, G., Alekseev, G., Chen, D., Førland, E., Fyfe, J., Groisman, P., King, R., Melling, H., Vose, R. & Whitfield, P. (2005). *Arctic climate: past and present. Arctic Climate Impacts Assessment (ACIA)*: Cambridge University Press, Cambridge.

- McFarland, D. (1977). Decision making in animals. *Nature*, 269 (5623): 15-21.
- Meijer, T., Norén, K., Hellström, P., Dalén, L. & Angerbjörn, A. (2008). Estimating population parameters in a threatened arctic fox population using molecular tracking and traditional field methods. *Animal Conservation*, 11 (4): 330-338. doi: 10.1111/j.1469-1795.2008.00188.x.
- Meijer, T., Elmhagen, B., Eide, N. E. & Angerbjörn, A. (2013). Life history traits in a cyclic ecosystem: a field experiment on the arctic fox. *Oecologia*, 173 (2): 439-47. doi: 10.1007/s00442-013-2641-8.
- Milinski, M. & Heller, R. (1978). Influence of a predator on the optimal foraging behaviour of sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* L.). *Nature*, 275 (5681): 642-644.
- Mullen, D. A. & Pitelka, F. A. (1972). Efficiency of winter scavengers in the Arctic. *Arctic*: 225-231.
- Nelson, J. L., Cypher, B. L., Bjurlin, C. D. & Creel, S. (2007). Effects of habitat on competition between kit foxes and coyotes. *The Journal of wildlife management*, 71 (5): 1467-1475.
- Nyström, V., Angerbjörn, A. & Dalén, L. (2006). Genetic consequences of a demographic bottleneck in the Scandinavian arctic fox. *Oikos*, 114 (1): 84-94. doi: 10.1111/j.2006.0030-1299.14701.x.
- Palomares, F. & Caro, T. M. (1999). Interspecific killing among mammalian carnivores. *The American Naturalist*, 153 (5): 492-508.
- Park, T. (1962). Beetles, competition, and populations. *Science*, 138 (3548): 1369-1375.
- Polis, G. A. & Holt, R. D. (1992). Intraguild predation: the dynamics of complex trophic interactions. *Trends in ecology & evolution*, 7 (5): 151-154.
- Prestrud, P. (1991). Adaptations by the Arctic Fox (*Alopex-Lagopus*) to the Polar Winter. *Arctic*, 44 (2): 132-138.
- Pörtner, H., Roberts, D., Masson-Delmotte, V., Zhai, P., Tignor, M., Poloczanska, E., Mintenbeck, K., Nicolai, M., Okem, A. & Petzold, J. (2019). Summary for policymakers. *IPCC special report on the ocean and cryosphere in a changing climate*.
- R Core Team. (2020). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Tilgjengelig fra: <https://www.R-project.org/>.
- Roemer, G. W., Donlan, C. J. & Courchamp, F. (2002). Golden eagles, feral pigs, and insular carnivores: how exotic species turn native predators into prey. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99 (2): 791-796.
- RStudio Team. (2020). *RStudio: Integrated Development Environment for R*. Boston, MA: RStudio, PBC. Tilgjengelig fra: <http://www.rstudio.com/>.
- Ruxton, G. D. & Houston, D. C. (2004). Obligate vertebrate scavengers must be large soaring fliers. *Journal of theoretical biology*, 228 (3): 431-436.
- Rød-Eriksen, L. (2013). *Red fox expansion in alpine areas: relations to climate, productivity, humans and ungulates*: Hedmark University College, Evenstad.
- Rød-Eriksen, L., Skrutvold, J., Herfindal, I., Jensen, H. & Eide, N. E. (2020). Highways associated with expansion of boreal scavengers into the alpine tundra of Fennoscandia. *Journal of Applied Ecology*, 57 (9): 1861-1870.
- Selva, N., Jedrzejewska, B., Jedrzejewski, W. & Wajrak, A. (2003). Scavenging on European bison carcasses in Białowieża primeval forest (eastern Poland). *Ecoscience*, 10 (3): 303-311.
- Selva, N. (2004). The role of scavenging in the predator community of Białowieża Primeval Forest. *PhD thesis, University of Sevilla*.
- Selva, N., Jedrzejewska, B., Jedrzejewski, W. & Wajrak, A. (2005). Factors affecting carcass use by a guild of scavengers in European temperate woodland. *Canadian Journal of Zoology*, 83 (12): 1590-1601.
- Selva, N. & Fortuna, M. A. (2007). The nested structure of a scavenger community. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274 (1613): 1101-1108.
- 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 (3): 299-308. doi: 10.1111/j.1469-7998.2006.00048.x.
- Selås, V., Johnsen, B. S. & Eide, N. E. (2010). Arctic fox *Vulpes lagopus* den use in relation to altitude and human infrastructure. *Wildlife Biology*, 16 (1): 107-112.

- Sklepkovych, B. & Montevecchi, W. A. (1996). Food availability and food hoarding behaviour by red and arctic foxes. *Arctic*, 228-234.
- Solberg, E. J., Strand, O., Veiberg, V., Andersen, R., Heim, M., Rolandsen, C. M., Solem, M. I., Holmstrøm, F., Jordhøy, P. & Nilsen, E. B. (2017). Hjortevilt 1991–2016. Oppsummeringsrapport fra Overvåkingsprogrammet for hjortevilt.
- Solomon, S., Manning, M., Marquis, M. & Qin, D. (2007). *Climate change 2007-the physical science basis: Working group I contribution to the fourth assessment report of the IPCC*, b. 4: Cambridge university press.
- Stahler, D., Heinrich, B. & Smith, D. (2002). Common ravens, *Corvus corax*, preferentially associate with grey wolves, *Canis lupus*, as a foraging strategy in winter. *Animal Behaviour*, 64 (2): 283-290.
- Tannerfeldt, M. & Angerbjörn, A. (1996). Life history strategies in a fluctuating environment: establishment and reproductive success in the arctic fox. *Ecography*, 19 (3): 209-220. doi: 10.1111/j.1600-0587.1996.tb01247.x.
- Tannerfeldt, M. & Angerbjörn, A. (1998). Fluctuating resources and the evolution of litter size in the arctic fox. *Oikos*, 83 (3): 545-559. doi: Doi 10.2307/3546681.
- Tannerfeldt, M., Elmhagen, B. & Angerbjörn, A. (2002). Exclusion by interference competition? The relationship between red and arctic foxes. *Oecologia*, 132 (2): 213-220. doi: 10.1007/s00442-002-0967-8.
- Therneau, T. M. & Grambsch, P. M. (2000). The cox model. I: *Modeling survival data: extending the Cox model*, s. 39-77: Springer.
- Therneau, T. M. (2020). *A package for Survival Analysis in R*.
- Thierry, A. M., De Bouillane De Lacoste, N., Ulvund, K., Andersen, R., MeÅs, R., Eide, N. E. & Landa, A. (2020). Use of Supplementary Feeding Dispensers by Arctic Foxes in Norway. *The Journal of Wildlife Management*, 84 (4): 622-635. doi: 10.1002/jwmg.21831.
- Thurfjell, H. (2020). *Rödlista över däggdjur Mammalia*. SLU, Uppsala: SLU Artdatabanken.
- Tømmervik, H. & Riseth, J. Å. (2011). Historiske tamreintall i Norge fra 1800-tallet fram til i dag. *NINA rapport*.
- Ulvund, K., Flagstad, Ø., Sandercock, B., Kleven, O., Landa, A. & Eide, N. E. (2019). Fjellrev i Norge 2019. Resultater fra det nasjonale overvåkingsprogrammet for fjellrev.
- van Dijk, J., Andersen, T., May, R., Andersen, R., Andersen, R. & Landa, A. (2008). Foraging strategies of wolverines within a predator guild. *Canadian Journal of Zoology*, 86 (9): 966-975.
- Volterra, V. (1928). Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together. *ICES Journal of Marine Science*, 3 (1): 3-51.
- Watson, J. (2010). *The golden eagle*: Bloomsbury Publishing.
- Webber, P. J. (1974). Tundra primary productivity. *Arctic and alpine environments*: 445-473.
- Wilmers, C. C., Stahler, D. R., Crabtree, R. L., Smith, D. W. & Getz, W. M. (2003). Resource dispersion and consumer dominance: scavenging at wolf-and hunter-killed carcasses in Greater Yellowstone, USA. *Ecology Letters*, 6 (11): 996-1003.
- Zalewski, A., Jędrzejewski, W. & Jędrzejewska, B. (1995). *Pine marten home ranges, numbers and predation on vertebrates in a deciduous forest (Białowieża National Park, Poland)*. *Annales Zoologici Fennici*: JSTOR.

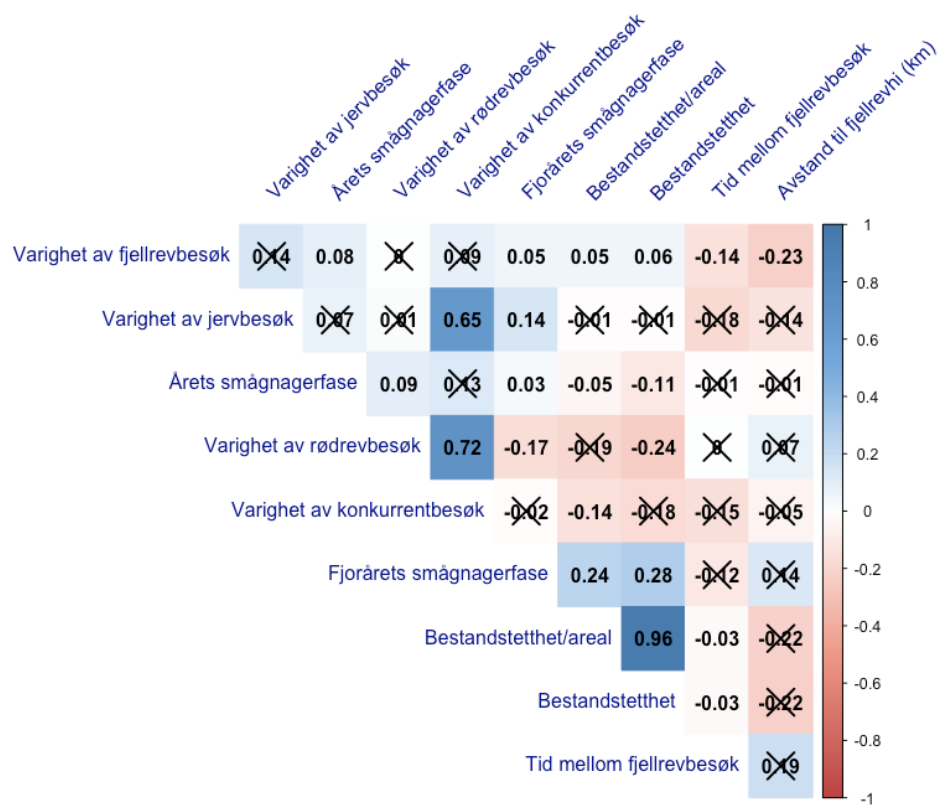
6 Vedlegg

Vedlegg 1: Oversikt over antall aktive kamera ved de ulike lokalitetene med eksperimentelle kadavre, i hvert fjellområde per år.

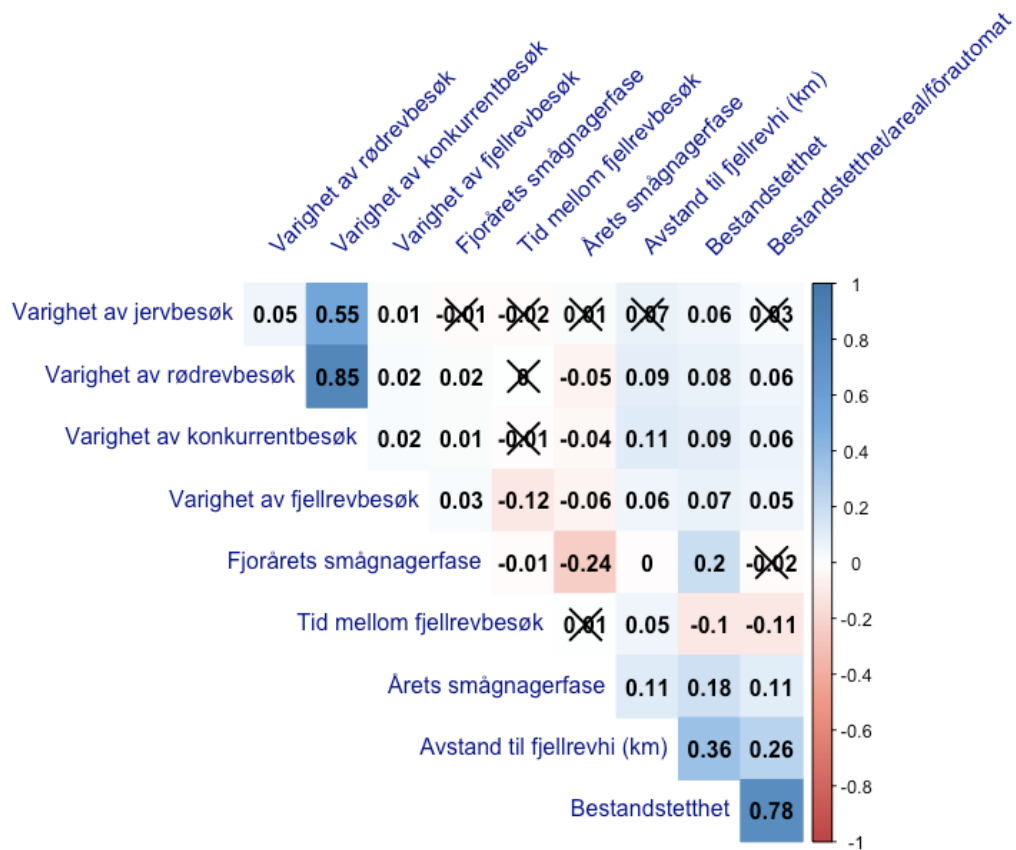
Stasjonstype	Fjellområde	År	Antall lokaliteter
Eksperimentelt kadaver	Lierne	2011	6
		2012	6
		2013	6
		2014	6
		2015	6
		2016	6
		2017	5
		2018	6
		2019	6
	Sylan	2011	6
		2012	6
		2013	6
		2014	6
		2015	6
		2016	6
		2017	3
		2018	6
		2019	6

Vedlegg 2: Oversikt over antall aktive kamera ved de ulike fôrautomat-lokalitetene, i hvert fjellområde per år.

Stasjonstype	Fjellområde	År	Antall lokaliteter
Fôrautomat	Lierne	2011	6
		2012	5
		2013	6
		2014	6
		2015	6
		2016	6
		2017	6
		2018	6
		2019	6
	Sylan	2011	5
		2012	5
		2013	6
		2014	6
		2015	6
		2016	6
		2017	6
		2018	5
		2019	6
	Snøhetta	2011	3
		2012	5
		2013	6
		2014	5
		2015	6
		2016	5
		2017	6
		2018	6
		2019	6
	Finse	2011	6
		2012	5
		2013	6
		2014	6
		2015	5
		2016	6
		2017	5
		2018	6
		2019	6



Vedlegg 3: Korrelasjonsplott for numeriske variabler brukt i CoxPH for eksperimentelle kadavre. Tall og fargestyrke viser grad av korrelasjon mellom variablene. Blå farge tilsvarer positiv sammenheng og rød farge tilsvarer negativ sammenheng. Korrelasjoner som er krysset over er ikke signifikante, mens de resterende er signifikante med $p < 0.05$. Med unntak av de variablene som åpenbart ikke skulle inkluderes i samme modell (konkurrentenes varighet samlet og hver for seg og bestandstetthet og bestandstetthet/areal/fôrautomat), korrelerte alle variablene i så liten grad at de kunne inkluderes i samme modell.



Vedlegg 4: Korrelasjonsplott for numeriske variabler brukt i CoxPH for fôrautomater. Tall og fargestyrke viser grad av korrelasjon mellom variablene. Blå farge tilsvarer positiv sammenheng og rød farge tilsvarer negativ sammenheng. Korrelasjoner som er krysset over er ikke signifikante, mens de resterende er signifikante med $p < 0.05$. Med unntak av de variablene som åpenbart ikke skulle inkluderes i samme modell (konkurrentenes varighet samlet og hver for seg og bestandstetthet og bestandstetthet/areal/fôrautomat), korrelerte alle variablene i så liten grad at de kunne inkluderes i samme modell.



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

Postboks 5003
NO-1432 Ås
Norway