

Effekt av fangst – fjellrev på Svalbard

Sluttrapport til Svalbards Miljøvernfond



Eva Fuglei, Elaine A. Meldrum & Dorothee Ehrich

Tittel:

Fjellrev på Svalbard – Effekt av fangst på demografi og genetikk

Prosjekt: 10/24 og 10/62

Forfattere:

Eva Fuglei
Norsk Polarinstitut
Framsenteret
N-9296 Tromsø
eva.fuglei@npolar.no

Dorothee Ehrich og
Elaine Meldrum
Universitetet i Tromsø
Institutt for Arktisk og Marin Biologi
N-9015 Tromsø
dorothee.ehrich@uit.no

Referanse: Fuglei E, Meldrum E & Ehrich D. 2013 Fjellrev på Svalbard – Effekt av fangst på demografi og genetikk. Sluttrapport til Svalbards Miljøvernfond.

Forsidefoto: Ukjent fotograf, foto fra Norsk Polarinstituttts bildearkiv.

Layout: Audun Igesund (forside) og Bernt Bye (kart), Norsk Polarinstitut

Innhold

Norsk sammendrag

English summary

| | | |
|-----|--|----|
| 1 | Innledning..... | 7 |
| 1.1 | Studieart | 10 |
| 2 | Metoder..... | 11 |
| 2.1 | Studieområdet..... | 11 |
| 2.2 | Analyser av demografiske data | 14 |
| 2.3 | Data på genetikk (slektskap) og statistiske analyser | 16 |
| 3 | Resultater | 18 |
| 3.1 | Demografi | 18 |
| 3.2 | Genetikk (slektskapsanalyser) | 22 |
| 4 | Diskusjon | 24 |
| 5 | Takk | 27 |
| 6 | Referanser | 28 |

Norsk sammendrag

Det har vært drevet fangst av fjellrev (*Vulpes lagopus*) på Svalbard i flere hundre år. I dag drives revefangsten av noen få fangstmenn som overvintrer på isolerte fangststasjoner samt av fastboende som bor i de største bosetningene på Svalbard. Hovedandelen av fangsten foregår på Nordenskiöld Land og fangstsesongen varer fom. 1. november tom. 15. mars. Svalbardmiljøloven og Forskrift om høsting på Svalbard (Høstingsforskriften) tillater fangst utenfor fredningsområdene for fastboende og uttaket skal ikke påvirke bestandene "nevneverdig". Vi har foreslått en biologisk definisjon for begrepet "nevneverdig" for å kunne evaluere effekten av fangst (uthevet skrift punkt 2). På fangststasjonen Austfjordnes har det siden fangstsesongen 2000-2001 vært fangstet med lavt uttak og intensitet. I sesongen 2008-2009 ble det fangstet intenst med et stort uttak her, som fortsatte de to påfølgende fangstsesongene. Dette gav oss en mulighet til å sammenlikne fangsten før og etter disse uttakene. I denne rapporten har vi gjennomført demografiske og genetiske analyser av materialet fra dette området for å undersøke effekten av fangst. For å underbygge resultatene med en større utvalgsstørrelse har vi benyttet fangstmateriale på en større romlig skala fra områder med lite fangstrykk og fra områder hvor fangst har vært drevet gjennom mange år (her kun for demografiske analyser).

1. De viktigste resultatene

Vi fant en betydelig effekt av fangst på fjellrevbestandenes alders- og kjønnsfordeling (demografi). Andelen ungrer i bestandene økte som følge av fangst, og økningen var større for tispene enn for hannrene. Den viktigste effekten vi fant var at andelen av eldre tisper i bestanden ble betydelig lavere i en fangstet bestand, noe som kan få konsekvenser for bestandenes vekstpotensial.

Resultatene viste ingen tydelig effekt av fangst på den genetiske sammensetningen i fjellrevbestanden på Austfjordnes sett under ett. Først når vi studerte kjønnene hver for seg fant vi en økning av genetisk variasjon blant hannene, men ikke for tispene de første årene etter fangst. Dette indikerer at det er særlig hannenes innvandring som virker kompensere etter jaktuttak.

Norsk Polarinstituttets bestandsovervåkingsdata fra Nordenskiöld Land viser så langt ingen klare indikasjoner på noen konsistent nedgang i bestandsstørrelse, til tross for at det her har vært fangstet med stor intensitet over lang tid. Det kan være to grunner til dette. Enten kan det skyldes at den lokale bestandens vekstpotensial, til tross for at den demografiske strukturen er påvirket, er tilstrekkelig til å hindre nedgang, eller så opprettholdes den lokale bestandsstørrelsen gjennom innvandring. De genetiske resultatene fra Austfjordnes kan tyde på at innvandringen som skjer etter fangst virker kompensere på fangstuttaket, men det kan også tenkes at andre kompensere mekanismer i den jaktete bestanden demper effekten av fangsten.

Vi konkluderer med at fangst av fjellrev på Svalbard, slik den nå drives i intensitet og arealmessig omfang, neppe fører til at det skjer en bestandsnedgang i noen av de fangstede områdene. Særlig viktig er det at områdene som det nå fangstes i utgjør en liten del av den totale bestanden.

2. Miljøgevinst

Prosjektet har fremskaffet kunnskap om effekten av fangst på fjellrev på Svalbard. Slik kunnskap er viktig for forvaltningen som skal se til at høstingen av fjellrev ikke påvirker bestandens sammensetning og utvikling nevneverdig (jfr. Høstingsforskriften § 5). Ordlyden i forskriften er ikke biologisk presis og vi har derfor foreslått og benyttet følgende biologiske definisjon som grunnlag for våre vurderinger og anbefalinger:

En bestands sammensetning: Bestandens demografiske struktur (dvs. alders- og kjønnsfordeling).

Bestandens utvikling: Bestandens størrelse over tid.

Nevneverdig endring i demografisk struktur: En kjønns- eller aldersfordeling som medfører at bestanden avtar over tid.

Nevneverdig endring i genetisk struktur: Systematisk tap av lokal genetisk variasjon og særegenhet som kan medføre minket potensiale for fremtidige tilpasninger.

Resultatene fra prosjektet støtter opp om dagens praksis for forvaltning av fjellrev på Svalbard. Herunder gjelder dette faglig støtte til at fangsttradisjonen av fjellrev på Svalbard kan fortsette, slik den drives i dag. Tatt i betraktning dagens raske endringer i klima med påfølgende fremtidige ukjente effekter på de arktiske økosystemene kan ikke resultatene fra denne undersøkelsen framskrives i tid. Det er derfor vesentlig å oppretholde og fortsette overvåkingen av fjellrevbestanden på Svalbard.

3. Forslag til tiltak

Prosjektet gir ikke direkte grunnlag for konkrete tiltak, men har fremskaffet ny kunnskap for beslutningstakere som arbeider med forvaltning av fjellrevbestanden på Svalbard.

4. Hva er viktig for miljøforvaltningen

Resultatene viser at det til tross for en betydelig effekt av fangst på den demografiske sammensetningen av fjellrevbestanden, så er det med dagens kunnskap ingenting som tyder på at endringene har medført en bestandsnedgang. Legger vi dette til grunn så anbefaler vi at den ordinære fangsten oppretholdes på Svalbard, dvs. med dagens antall fangstområder (25), antall fangstkort (25), antall feller (maks 3 feller per fangstområde). En forutsetning for dette er imidlertid at det må foretas en revurdering av dagens praksis for revefangst (antall fangstkort, fangstmenn og feller) hvert 5. år.

5. Oppfølging

Sett i forhold til dagens raske endringer i klima med påfølgende fremtidige ukjente effekter på de arktiske økosystemene, og basert på resultatene fra prosjektet bør overvåkingen av ynglehi for fjellrev fortsette, eventuelt med utvidet overvåking til områder hvor det ikke drives fangst. I tillegg til dette bør det utvikles bestandsmodeller og høstingsmodeller for fjellrev på Svalbard slik at det kan gjøres mer kvantitative undersøkelser av hva bestanden tåler i form av fangstuttak jmf. Svalbards Miljøvernfond prosjektet "Jakt på Svalbardrein – kunnskapsstatus og evaluering av aktuelle forvaltningsmodeller (Stien m.fl. 2012).

English summary

Arctic foxes (*Vulpes lagopus*) have been hunted in Svalbard for several hundred years. Today the hunt is carried out by a few trappers who overwinter in isolated stations as well as by residents of the larger settlements of Spitsbergen. The majority of the harvest occurs in Nordenskiöld Land and the hunting season lasts from 1 November to 15 March. The Svalbard Environmental Protection Act and harvesting regulations for Svalbard allow residents to hunt outside the archipelago's protected areas on the condition that the total offtake does not have an appreciable impact on the population. In this report we propose a biologically-based clarification of the term "appreciable" (*nevneverdig*) in order to evaluate the impact of trapping. At the Austfjordneset trapping station, a low-intensity harvest that took few animals was carried out from the 2000-2001 season up to 2008. In the 2008-2009 season, in contrast, hunting intensified, resulting in a large offtake that continued over the next two hunting seasons. This gave us an opportunity to do a "before – after" comparison in this area. In this report we present analyses of demographic and genetic data from this site. For the demographic analysis, we also made use of hunting data from areas with little hunting pressure as well as from areas where hunting has been carried out for many years.

1. The most important results

We found significant effects of hunting on the age and gender composition (demography) of Arctic fox populations. The proportion of young foxes in the population rose as a consequence of hunting, with the increase greater for females than for males. The most important effect we found was that the proportion of older females in the population was significantly lower in hunted populations, which may have consequences for the population's growth potential.

The results showed no clear effect of hunting on the genetic composition of the fox population at Austfjordnes as a whole. However, when we examined the sexes separately, we found a greater degree of genetic variation among males than among females in the years immediately following hunting. This indicates that it is primarily the immigration of young males that rebuilds population numbers after hunting.

To date, our population monitoring data from Nordenskiöld Land show no consistent declining trend in population size, despite the fact that Arctic foxes have been intensively hunted there for a long time. There may be two reasons for this. It may be that the growth potential of the local population, despite the impact of hunting on the demographic structure, is sufficient to prevent a decrease. Alternatively, the local population size is maintained through immigration. The results of our genetic analyses suggest that the immigration that occurs following hunting compensates for the offtake, but it is also possible that other compensatory mechanisms counteract the harvest.

We conclude that the hunting of Arctic foxes in Svalbard, at current levels of intensity and at the current spatial scale, scarcely causes a decline. It is particularly important that populations currently subjected to hunting comprise a small part of the total population in the archipelago.

2. Environmental benefits

The project has produced information about the impact of hunting on the Arctic fox in Svalbard that is valuable for the management of these animals, specifically, with respect to ensuring that the harvest does not “appreciably” affect the population's composition and population trends (cf. Harvesting Regulations (Høstingsforskriften) § 5). The wording of the hunting regulation lacks biological precision, so we have used the following interpretations as a basis for our assessments and recommendations:

A population's composition: the population's demographic structure (i.e., age and gender).

Population trends: the population size over time.

Appreciable changes in demographic structure: a gender or age distribution that leads to a decline in the population size over time.

Appreciable change in genetic structure: the systematic loss of local genetic diversity and uniqueness that can limit the potential for future adaptations.

The results of the project support current Arctic fox management practices in Svalbard: the evidence is that the tradition of hunting foxes in Svalbard can continue as it is being carried out today. However, in light of rapid ongoing climate changes and the unknown effects these will have on the Arctic ecosystem, the results of this study may not apply in the future. It is therefore essential to continue to closely monitor the fox population in Svalbard.

3. Recommended measures

Results from the project do not provide a direct basis for specific measures but instead constitute general information for decision-makers dealing with the management of the fox population in Svalbard.

4. Environmental management implications

The results show that despite a significant effect of hunting on the demographic composition of the fox population, the changes do not appear to have led to a population decline. On the basis of current knowledge, there is no reason why current hunting practices should not be maintained, i.e., the number of trapping sites (25), number of hunting cards (25) and the number of traps (maximum of 3 traps per trapping area). A prerequisite for this is that there must be a review of current practices for Arctic fox harvesting (number of hunting cards, hunters and traps) every five years

5. Follow-up

In the context of today's rapid climate changes and the future ramifications of these on the Arctic ecosystem, the results of the project imply that Arctic fox breeding dens should continue to be monitored, possibly with enhanced monitoring in areas not subjected to hunting pressure. In addition, population and harvesting models for Arctic foxes in Svalbard should be developed to permit more quantitative studies of what the population can withstand in terms of offtake (cf. the work that has just been done on Svalbard reindeer through the Svalbard Environmental Protection Fund (Stien m.fl. 2012)).

1 Innledning

Bakgrunn

På Svalbard har fjellrev vært fangstet i mer enn hundre år (Rossnes 1993) og er ved siden av rein og rype en viktig jaktbar art. Revefangst er forbeholdt de fastboende og det er kun tillatt å benytte Svalbardfella og den tradisjonelle fallem fellen. Rev kan også skytes med hagle og rifle, men de fleste som fangster rev bruker feller. Siden andre verdenskrig har fangsten avtatt i omfang og foregår nå i områdene rundt Longyearbyen på Nordenskiöld Land samt på de til enhver tid aktive fangststasjonene. Jakt, fangst og fiske på Svalbard er regulert gjennom svalbardmiljøloven med tilhørende forskrifter. I Svalbardmiljølovens § 24. heter det at: *"Flora og fauna på land og i sjøen skal forvaltes slik at artenes naturlige produktivitet, mangfold og leveområder bevares, og Svalbards villmarksnatur sikres for fremtidige generasjoner. Innenfor denne rammen kan det finne sted en kontrollert og begrenset høsting."* Dyrelivet på Svalbard er således i utgangspunktet fredet, men det er åpnet for jakt og fiske på enkelte arter. Videre heter det i Svalbardmiljølovens § 31. bl.a. at *"Ved vedtak etter paragrafen her skal det legges vekt på at høstingen ikke skal påvirke bestandenes sammensetning og utvikling nevneverdig"*. I Høstingsforskriften for Svalbard § 1. heter det: *Fauna skal forvaltes slik at artenes naturlige produktivitet, mangfold og leveområder bevares, og Svalbards villmarksnatur sikres for fremtidige generasjoner. Innenfor denne rammen kan det finne sted en kontrollert og begrenset høsting"*. Og videre i § 5 heter det at: *"Høsting skal ikke påvirke bestandenes sammensetning og utvikling nevneverdig"*. Lovens og forskriftens ordlyd er ikke tilstrekkelig presis i en biologisk forstand, noe som gjør det vanskelig å vite hvilke kriterier som skal ligge til grunn når vi skal vurdere effekter på bestander. Vi foreslår derfor følgende tolkning av forskriften. En bestands "sammensetning" definerer vi som bestandens demografiske struktur (dvs. alders og kjønnsfordeling) og/eller genetisk struktur. Bestandens utvikling kan tolkes som bestandens størrelse over tid. Naturligvis kan bestanders demografiske struktur få betydning for bestandens utvikling (dvs. endring i bestandsstørrelse). En "nevneverdig" endring i demografisk struktur vil være en kjønns- eller aldersfordeling som medfører at bestanden avtar over tid. En "nevneverdig" endring i genetisk struktur vil være et systematisk tap av lokal genetisk variasjon og særegenhet som kunne medføre dårlige utsikter for fremtidig tilpasning. Mer generelt gjelder det for høsting av ville bestander at høstingen, om så formålet er for rekreasjon eller inntektsøymed, må resultere i et bærekraftig uttak. Dvs. et utbytte som kan tas ut år etter år uten å skade fremtidig utbytte (Sinclair m. fl. 2006).

Med innføring av Høstingsforskriften på Svalbard i 1997 ble det også innført rapporteringsplikt for de som løste fangstkort til Sysselemanden på Svalbard. Norsk Polarinstittutt (NPI) startet samtidig, i samarbeid med fangsterne, innsamling av reveskrottene som ble til overs etter at pelsen var tatt av. NPI gjennomfører obduksjoner på skrottene som samles inn hvert år noe som gir data på bestandens demografi (dvs. kjønns- og alders sammensetning), samt vekt og kondisjon. Over tid har vi (når det har dukket opp en mulighet) samlet data fra områder det ikke har vært drevet fangst tidligere. Dette har gitt oss et innblikk i sammensetningen i en "ikke jaktet" vill bestand. For eksempel ble det sesongen 2007-2008 fangstet 43 rev i et ufangsta område på nordsiden av Van Mijenfjorden. Demografiske data fra dette området viste at om lag 51% av revene var 2 år eller yngre, og at den eldste reven var 14 år, mens data fra samme sesong men i et område rundt Longyearbyen (heretter omtalt som *Kjerneområdet*) som har vært jaktet årlig gjennom

mange år viste at om lag 92% av revene var 2 år eller yngre og den eldste reven var 4 år. I Van Mijenfjorden området hadde 41% av tispene reprodusert (dvs. ynglet eller født valper) siste året mens til sammenligning hadde ingen av tispene fangstet i *Kjerneområdet* født valper. Dette tyder på at vi kan forvente en høyere gjennomsnittsalder i en ikke fangstet bestand enn hos rev fangstet i områder hvor beskatningstrykket har vært høyt over mange år og ungrev dominerer. I en artikkel hvor vi studerte den genetiske strukturen hos fjellrev over store deler av Svalbard inkluderte vi også prøver fra Hornsund som er et område hvor fangst ikke er tillatt. Vi fant at Hornsundrevene var mer differensiert enn andre revebestander på Svalbard, noe vi tolket som at fangst i de andre områdene økte vandringer mellom bestandene. Dette materialet har gitt oss kunnskap som tyder på at sammensetningen av fjellrevbestanden i et fangstet og et ufangstet område kan være vesentlig forskjellig. Vi kan imidlertid fortsatt ikke si med sikkerhet om denne forskjellen er en direkte årsak av fangst, fordi forskjellen mellom områdene kan skyldes andre faktorer.

Sikrere informasjon om fangstens effekt på en bestand kan man få fra såkalte "før – etter" sammenligninger. Dette forutsetter at man har demografiske og genetiske data fra en bestand før og etter et stor fangstuttak. En slik situasjon oppstod på fangststasjonen Austfjordnes. Her hadde det siden 2000 blitt fangstet med lav intensitet med et uttak på i gjennomsnitt 12 rev i året de siste 10 årene. I sesongen 2008-2009 ble det imidlertid fangstet 83 rev her. Det store uttaket skyldtes at fangsten ble drevet på en effektiv måte, samt at fangstområdet ble utvidet betydelig i områder sør, nord og vest for fangststasjonen på Austfjordnes. Det ble også fangstet på Austfjordnes i sesongen 2009-2010 og 2010-2011, dvs. i år "en og to" etter det store fangstuttaket. For å bedømme hvordan fangst virker inn på en bestand er det behov for kunnskap om hvordan en ikke fangstet (dvs. en naturlig bestand) er demografisk (kjønn og alder), genetisk (dvs. avstand i slektskap) sammensatt, og hvordan denne sammensetningen forandres etter intensiv fangst.

Demografi

Når dødeligheten i en bestand er høyere enn rekrutteringen, vil bestandstørrelsen gå ned, hvis den ikke opprettholdes gjennom innvandring. I dette tilfelle blir bestanden til det som kalles en "sluk" (sink) bestand, som er avhengig av å motta individer fra et produktivt "kilde" (source) område, som er et område hvor bestanden vil kunne opprettholde sin størrelse, og i tillegg produsere individer som kan vandre ut (Pulliam 1988). Det er funnet kilde-sluk dynamikk i jaktete/ikke jaktete områder hvor "sluk" områdene er et resultat av jakt (Novaro m.fl. 2005). Ofte vil det være slik at det er unge individer som vandrer inn i sluk områder, slik at i naturlige ikke fangstede eller moderat fangstede bestander kan man forvente et høyere og mer stabilt antall reproduserende voksne individer enn i en intensivt jaktet bestand. Det er hos flere arter funnet en høyere andel ungdyr i bestander som fangstes sammenlignet med ikke fangstede bestander (Whitman 2003; Bonesi m.fl. 2006). Dette kan være en følge av økt innvandring av ungdyr, eller en direkte konsekvens av lavere forventet levealder i fangstede bestander, men kan også skyldes at yngre dyr lettere går i fellene og derfor minsker fangstbarheten for eldre dyr i området - noe som er funnet hos mink (Ireland 1990; Bonesi m.fl. 2006).

En endring i kjønns sammensetningen kan også forventes i en fangstet bestand. En fjellrevfamilie består av et reproduserende par, en tise og en hannrev, og i noen bestander også en ungrev (tise) fra fjorårets kull. De er territorielle og forsvaret et hjemområdet med varierende størrelse avhengeig av mattilgangen i området i hiperperioden. Hvor stedbundne de

er resten av året er fortsatt uklart på Svalbard, men har vist seg andre steder å variere mellom veldig stedbundne og å foreta lange vandringer (Tarrow m.fl. 2010). Dersom man under jakt/fangst tar ut det reproduserende segmentet i bestanden vil andre rever slippe til/vandre inn i området og ta over hiene. Sannsynligvis er dette ungrever, og for fjellrev er det hannrevne som vandrer lengst ut av hiområdet til foreldrene (Eberhardt & Hanson 1978; Ehrich m.fl. 2012). Effekten av å ta ut en territoriell hann fra et område kan gi plass til unge hanner som vandrer inn fra andre områder som det ikke jaktes fra. Dette kan åpne for flere mulige endringer i kjønns sammensetningen etter jakt, som uforandret kjønns sammensetning, høyere antall hanner eller høyere antall tisper.

Hos fjellrev på Svalbard har vi funnet at få tisper får valper før de er 3-4 år gamle (Eide m.fl. 2012). Dersom fangst resulterer i at eldre reproduserende tisper tas ut av bestanden, kan dette få konsekvenser for bestandens reproduktive kapasitet (vektspotensial), i form av nedgang i yngling inntil yngre tisper blir gamle nok til å få valper. Eventuelt at alderen for førstegangs-reproduksjon går ned som følge av fangst, men dette er foreløpig ikke dokumentert hos fjellrev. Hos rødrev har man funnet at førstegangs fødende unge tisper får færre valper enn eldre tisper (Kolb & Hewson 1980; Allen 1983). Det er således flere mekanismer knyttet til effekt av fangst som kan forårsake nedgang i produksjonen av valper med mulighet for nedgang i bestandens vekstpotensiale.

Genetisk struktur

Det er ikke bare en bestands demografiske sammensetning som kan påvirkes av jakt, den genetiske sammensetningen i bestanden kan også forandres. Dersom man gjennom jakt fjerner en større andel av bestanden enn det som normalt forsvinner gjennom naturlig dødelighet, dvs øker den normale dødeligheten, frigis områder som kan resultere i økt innvandring. Økt innvandring øker genflyten inn i den lokale bestanden, som har blitt til en slukbestand. Hvis de nye dyrene kommer fra genetisk litt forskjellige bestander, kan den lokale genetiske variasjonen øke og genetisk differensiering (dvs. grad av genetiske forskjeller mellom bestandene) kan avta. På den annen side dersom jakten etterligner den naturlige dødeligheten ved at man gjennom jakt fjerner overskuddet i bestanden som ellers sannsynligvis ville dødd av naturlige årsaker, så burde genflyten være lik mellom jaktete og ikke jaktete bestander (Little m.fl. 1993, Frati m.fl. 2000). Vandringer som fører til genutveksling, dvs. at dyr reproduserer i det nye området, blir ofte sett på som en av de viktigste prosessene som bestemmer hvordan genetisk variasjon er fordelt i tid og rom og således innenfor og mellom bestander (Slatkin 1987).

Dersom aldersstrukturen i en bestand endres som følge av jakt kan dette ha forskjellige årsaker som lavere forventet levealder eller innvandring av ungrever fra andre områder. Endringer i aldersstrukturen i bestanden kan naturligvis estimeres ut i fra aldersbestemmelse av individene, noe som vi har gjort i dette prosjektet. Hensikten med genetikkdelen var hovedsakelig å bestemme om uttak gjennom fangst kompenseres gjennom innvandring. Fangst kan kompenseres via innvandring som kan gi utslag som endringer i den genetiske strukturen i bestanden. Videre kan man finne ut om slike endringer skjer spesielt i visse alders og kjønns kategorier som igjen vil bety at innvandringen er kjønns- eller aldersavhengig.

1.1 Studieart

Fjellrev har en utbredelse på tundra og fjellområder rundt i alle de arktiske kontinentene og på arktiske øyer (Audet m.fl. 2002). Arten er av verdens naturvernunion (IUCN) utnevnt som en av ti "flaggskip arter" for å belyse effekter av klimaendringer (Angerbjörn m.fl. 2008). På Fastlandet har fjellrev rødlistestatus som "kritisk truet" av utryddelse, mens på Svalbard anses bestanden som bærekraftig. Dette henger sammen med at fjellrev i disse to områdene lever i to ulike økosystemer (Braestrup 1941). På fastlandet finnes lemenøkotypen av fjellrev som livnærer seg hovedsakelig av smånagere. Bortfall av smånagersykler og konkurranse med rødrev anses som viktige årsaker til at fjellrev på fastlandet er rødlistet. På Svalbard lever kystøkotypen (Fuglei m.fl. 2003) som er nært knyttet til den marine næringskjede og i dietten inngår sjøfugl og sjøpattedyr i tillegg til gås, rype og reinkadaver.

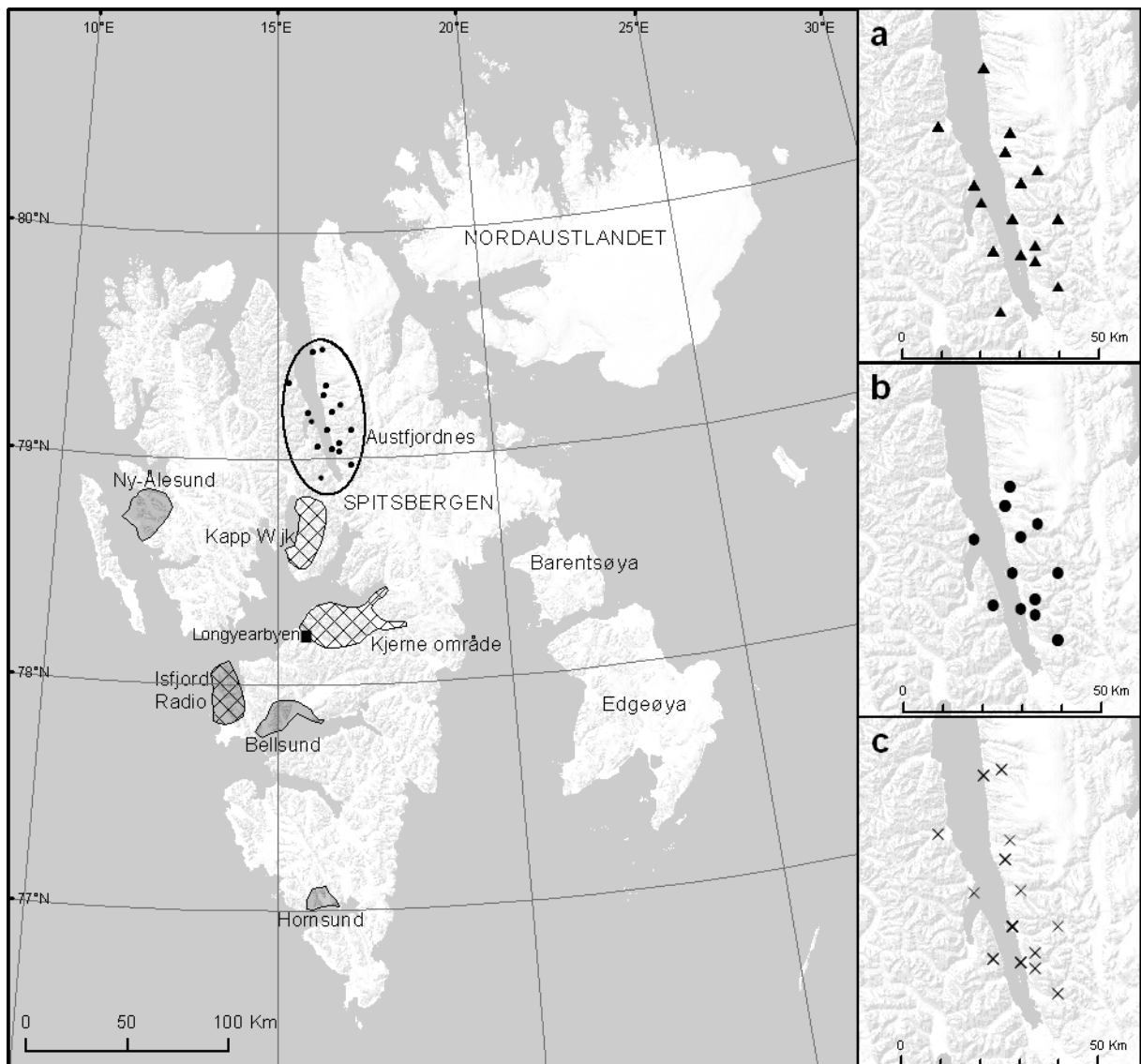
Et fjellrevpar lever sammen hele livet og begge kjønn er sammen om å fø opp ungene. I ungeperioden er de knyttet til et hi som brukes om igjen år etter år og kan brukes i generasjoner (Prestrud 1992b). I hiperperioden er et revepar territoriell og forsvaret territoriell sine som varierer i størrelse avhengig av mattilgangen (Eide m.fl. 2005). For fjellrev generelt kan tisper bli drektige første gang når de når kjønnsmoden alder, dvs. når de er 10 mnd gamle (Hersteinsson 1992). På Svalbard er det ikke slik da den største andelen av tispene får valper første gang når de er 3 år eller eldre og de føder i gjennomsnitt 6-7 valper (Prestrud 1992a; Eide m.fl. 2012). Overlevelsen til ungene er lav det første leveåret (26%), men er betydelig høyere for voksne rever (68%; Eide m.fl. 2012). Fjellrevvalper vandrer ut av området til foreldrene i løpet av høsten når hiene forlates (Angerbjörn m.fl. 2004). Fra Svalbard vet vi at unge hannrever vandrer lenger unna hiområdene enn tispene (Ehrich m.fl. 2012). Siden få unge tisper får valper og ungene er på vandring finnes det såkalte "free-floaters", rever på vandring på leting etter mat og for å finne sitt eget territorie i bestandene i økosystemet på Svalbard. Territoriell til de reprodukerende parene løses mer opp om vinteren og fjellrev er dokumentert å kunne vandre mer enn 4500 km i løpet av noen få måneder vinterstid (Tarrow m.fl. 2010). Fjellrevs evne til å vandre langt gjør at det er stor kontakt mellom bestandene både på stor (sirkumpolart; Dalén m.fl. 2005; Geffen m.fl. 2007; Charmichael m.fl. 2007) og mindre skala (Svalbard; Ehrich m.fl. 2012).

Det finnes ikke gode bestandsestimater for hele Svalbard, men bestandstettheten er i et av overvåkingsområdene NP driver anslått til mellom 1–1.5 rev per 10 km² (Prestrud 1992a). Nye resultater viser at fjellrevenes reproduksjon på Svalbard reguleres av tilgang på reinsdyrkadaver på tundraen om vinteren (Eide m.fl. 2012). Reinsdyrene påvirkes av klima via økt frekvens av regn på snø med påfølgende ising av tundraen som gjør beiteplantene utilgjengelige og som resulterer i økt dødelighet hos reinsdyr. Vinterklimaet på Svalbard med mildværsperioder og nedbør i form av regn på vinteren har vist seg å synkronisere alle plantespiserne i økosystemet (Hansen m.fl. 2013). Mens reduksjonen i bestandene hos plantespiserne kommer helt synkront og i takt med regnværsvintrene, kommer nedgangen i fjellrevbestanden med et års forsinkelse. Dette skyldes i hovedsak at stor dødelighet av rein én vinter som regel etterfølges av lavere dødelighet og færre kadavre neste vinter fordi svake dyr har blitt luket ut av bestanden (Hansen m.fl. 2013).

2 Metoder

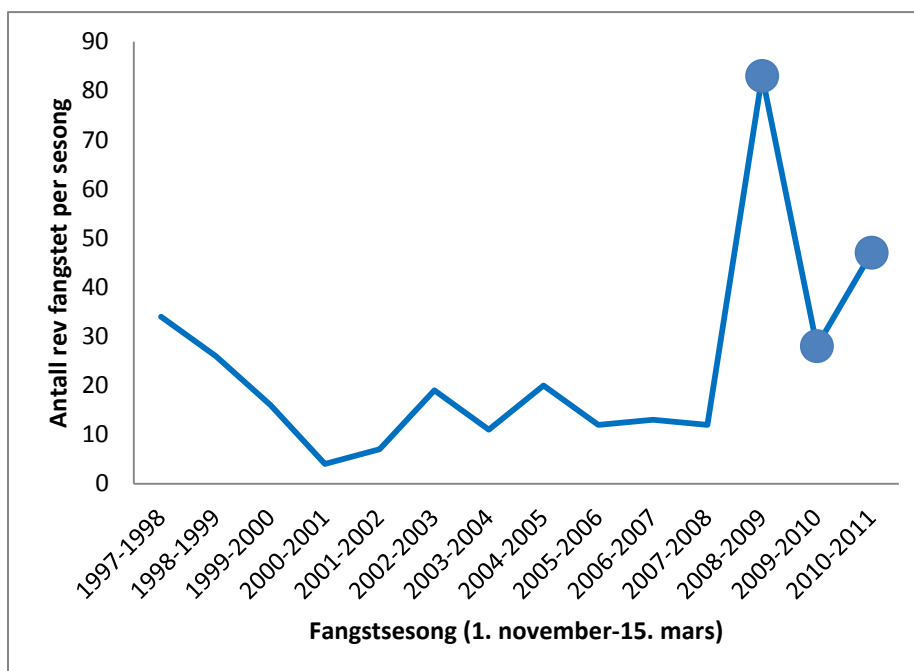
2.1 Studieområdet

Austfjordnes ligger i Indre Wijdefjorden nasjonalpark nord på Spitsbergen og er lokalisert på østsiden av den om lag hundre kilometer lange Wijdefjorden, helt innerst der fjorden heter Austfjorden (Fig. 1). Området er fredet på grunn av sitt urørte arktiske landskap med en spesiell høyarktisk steppevegetasjon med flere sjeldne plantearter. Området er karakterisert av et bratt fjordlandskap med Svalbards høyeste fjellmassiver på 1713 moh. i øst.



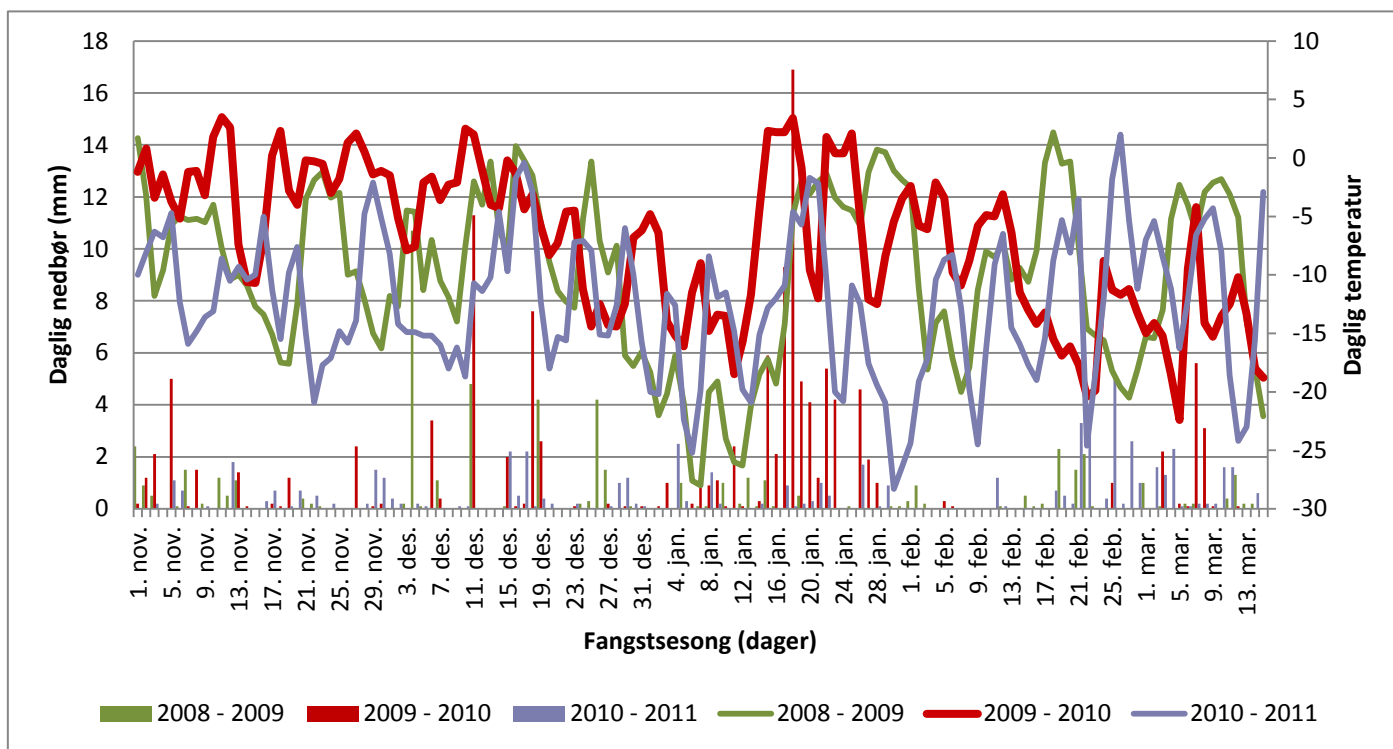
Figur 1. Kart som viser beliggenheten til fangststasjonen Austfjordnes og Longyearbyen som huser den største bosetningen på Svalbard. A, b og c til høyre på kartet viser posisjon for fellenes plassering i de tre fangstsesongene 2008-09, 2009-10 og 2010-11 for å illustrere hvordan fellenes romlige plassering ble begrenset av vanskelige værforhold i den andre sesongen. Illustrasjon: Bernt Bye, Norsk Polar Polarinstittutt 2013.

Fangststasjonen Austfjordnes ble satt opp i 1931. Den inngår i Sysselemannens fangststasjoner og har vært lånt ut til fangstfolk som søker Sysselemannen om overvintringsfangst. Det har blitt fangstet fjellrev med lav intensitet her siden 2000 (Fig. 2).



Figur 2. Fjellrev fangstet ved Austfjordnes i løpet av de siste 14 fangstsesongene. År merket med fylte sirkler indikerer datapunktene som inngår i dette prosjektet.

For sesongene 2008 -2009, 2009-2010 og 2010-2011 drev Tommy Sandal som fangstmann på Austfjordnes. Han utvidet området fangsten tradisjonelt har blitt drevet i og i sin første sesong tok han ut et betydelig større antall rev (83 stk) enn tidligere år (Fig. 2). Revene fra denne første sesongen har vi definert som tilnærmet en "ikke fangstet bestand" (dvs. en naturlig bestand). Revene som ble fangstet og dataene fra denne sesongen er således et eksempel på en lav til moderat fangstet fjellrevbestand og representerer "før" situasjonen. Etter dette store uttaket som var den første sesongen med intensiv fangst fortsatte Sandal med intensiv fangst i 2009-2010 og 2010-2011. Til tross for iherdig innsats og planlagt intensiv fangst i 2009-2010 ble det fangstet kun 28 rev denne sesongen. Den lave fangsten skyldes ikke nødvendigvis lite rev i området, men særdeles ugunstige værforhold som reduserte mulighetene for å drive fangst på en effektiv måte (Fig. 3). Tommy Sandal beskriver 2009-2010 sesongen som en mild og ustabil vinter med mye regn midtvinters og fullstendig nedising av terrenget. I følge Sandal resulterte dette i at revefangsten ble delvis amputert før jul fordi det var vanskelig å ta seg fram i terrenget grunnet ising på tundraen. Dette kombinert med mangel på is på fjorden gjorde at fellene ikke kunne plasseres over et like stort område som den første fangstsesongen. I den siste fangstsesongen fangstet Sandal 47 rever. Denne sesongen blir værmessig omtalt av Sandal som relativt lik 2008-2009 sesongen, dvs. en relativt kald vinter med is på fjorden, lite regn gjennom vinteren og lite ising på tundraen (Fig. 3).



Figur 3. Komparative daglige meteorologiske data for nedbør (stolpediagram) og luft temperatur (linjediagram) fra Svalbard lufthavn fra 1. november til 15. mars for fangstsesongene 2008-2009, 2009-2010 og 2010-2011 (værdi data fra Met.no).

Av de 83 revene fangstet den første sesongen var 8 delvis spist av rev eller isbjørn, og vi ekskluderte 7 av disse da vi ikke kunne få relevante data fra dem. Derfor inngår kun 76 rever i våre analyser fra 2008-2009 (Tabell 1). Av de 28 revene fangstet den neste fangstsesongen ble 1 delvis oppspist og mistet under transport fra Austfjordnes til Longyearbyen og 27 rev inngår således i våre analyser. Tilsvarende skjedde den siste sesongen og av totalt 47 rev lot 45 seg analysere.

Tabell 1. Antall rev per fangstsesong, alder og kjønn (JUV=juvenil dvs. ungrev < 1 år, AD=adult dvs. voksen > 1 år). N/A er individer som ikke lot seg aldersbestemme eller kjønnsbestemme.

| Fangstsesong | Totalt | JUV | | AD | | N/A |
|-------------------------------|--------|-----|----|----|----|-----|
| | | F | M | F | M | |
| 2008 - 2009 | 76 | 12 | 18 | 22 | 23 | 1 |
| 2009 - 2010 | 27 | 8 | 3 | 2 | 13 | 1 |
| 2010 - 2011 | 45 | 8 | 20 | 4 | 8 | 5 |
| Totalt | 148 | 28 | 41 | 28 | 44 | 7 |
| Totalt for hver alders klasse | | 69 | | 72 | | |

Tommy Sandal har oppgitt informasjon om posisjonen på hver revefelle, så hver rev fangstet er knyttet til en posisjon. Sandal røktet fellene ved å gå på ski og bar alle revene tilbake til fangststasjonen på Austfjordnes i en ryggsekk. Sandal pelset revene sine selv. Ved avsluttet fangst ble skrottene fraktet til Longyearbyen med snøscooter og lagret i fryserer før transport til NP i Tromsø.

For å vurdere hvor generelle våre konklusjoner fra fjellrevbestanden på Austfjordnes er på en større romlig skala, undersøkte vi også den demografiske strukturen blant fjellrev fangstet andre steder på Svalbard (Tabell 2). Utvalget ble satt sammen til å inneholde en rekke områder hvor fangst for første gang ble innført dvs. en naturlig ikke jaktet bestand (Bellsund [2007-2008], Ny-Ålesund [2003-2004], Isfjord Radio [2009-2010 og 2010-2011] og Hornsund [2004-2005]). Som eksempel på en fangstet bestand inkluderte vi data fra områder hvor det har vært drevet intensiv fangst gjennom mange år (Kjerneområdet rundt Longyearbyen [2008-09, 2009-10, 2010-11], Kapp Wijk [2000-01, 2001-02], Isfjord Radio [2011-12]). Materialet kommer fra langtidsovervåkning av fjellrev på Svalbard utført av NP. Vi gjorde ikke genetiske analyser på dette materialet, de ble kun benyttet i demografiske analyser.

2.2 Analyser av demografiske data

Alle revene ble veid med en PESOLA fjærvekt og bakfotlengden målt til nærmeste mm av T. Sandal før de ble pelset. Etter transport til Tromsø ble alle revene obdusert ved Veterinærinstituttet i Tromsø. Revene ble kjønnsbestemt, og for å bestemme reproduksjonsstatus til tispene tok vi ut livmoren og bestemte hvor mange valper hun hadde hatt sist sommer ved å telle antall mørkfargede bånd (arr) i livmoren som indikerte hvor hvert foster hadde vært festet (Lindstrøm 1981). For hver rev ble kjeven kappet og sendt til Norsk Institutt for Naturforskning (NINA) i Trondheim hvor en hjørnetann ble tatt ut for aldersbestemming.

For å vurdere om det var en forskjell i demografisk sammensetting mellom en lite fangstet og en fangstet bestand sammenliknet vi alders- og kjønnsstrukturen blant revene tatt i de tre sesongene på Austfjordnes. Proporsjonen av ungrever og proporsjonen av rev som er eldre enn to år og dermed gammel nok til å reprodusere ble sammenliknet med Chi-kvadrat tester i R (R Development Core Team 2013). Når antallet i en av kategoriene var mindre enn 5, brukte vi Fisher's exact test. Disse sammenlikningene ble også gjort for tisper og hanner hver for seg. Videre undersøkte vi proporsjonen av tipser i forskjellig alder som hadde reprodusert sommeren før de ble fangstet, og antall arr de hadde i livmoren som tegn på antall foster de hadde hatt.

Materialet fra de andre områdene (Tabell 2) ble analysert på samme måte som revene fra Austfjordnes. Revene ble kjønnsbestemt, aldersbestemt, og for tispene undersøkte vi reproduksjonsstatus og hvor mange foster tispene hadde hatt sist sommer. Gjennomsnittlig antall arr etter foster ble sammenliknet med en t-test i R. Ellers ble statistiske analyser utført på samme måte som for dataene fra Austfjordnes.

Tabell 2. Data fra et større område på Spitsbergen, Svalbard, ble brukt for å evaluere hvor generell våre resultater fra Austfjordnes er. Tabellen viser antall rev fra utvalgte områder og fangstsesonger som ble undersøkt. Dette sammenlikningsdatasettet ble satt sammen til å inneholde uttak fra lite eller ikke fangstede bestander og fra fangstede bestander.

| Lite fangstet | | | Fangstet | | |
|---------------|-----------|------------|---------------|-----------|------------|
| Område | Sesong | Antall rev | Område | Sesong | Antall rev |
| Bellsund | 2007-2008 | 43 | Kjerneområde | 2008-2009 | 69 |
| Ny Ålesund | 2003-2004 | 13 | Kjerneområde | 2009-2010 | 13 |
| Isfjord Radio | 2009-2010 | 5 | Kjerneområde | 2010-2011 | 45 |
| Isfjord Radio | 2010-2011 | 27 | Kapp Wijk | 2000-2001 | 21 |
| Hornsund | 2004-2005 | 6 | Kapp Wijk | 2001-2002 | 31 |
| | | | Isfjord Radio | 2011-2012 | 4 |
| Sum | | 94 | Sum | | 183 |

Boks 1. Mikrosatellitter i populasjonsgenetikk

Populasjonsgenetikk er en vitenskapsgren som ser på fordeling av gener i bestander og kreftene som styrer denne fordelingen. Populasjonsgenetiske undersøkelser ser ofte på **neutral genetisk variasjon**, som er variasjoner i genene mellom individer eller bestander som ikke er uttrykt i noen egenskaper til individene. Derfor er denne variasjonen ikke påvirket av seleksjon (naturlig utvalg). Forandringene i hyppigheten av visse varianter av neutrale gener er tilfeldige og styres av prosesser som: forandring i bestandsstørrelse, innvandring, genflyt og parringsmønster. Dermed kan fordelingen av neutral genetisk variasjon brukes til å avlede informasjon om bestandsprosesser, for eksempel om det er økt innvandring inn i bestanden eller ikke.

Forskjellige tekniske metoder brukes til å generere data om neutral genetisk variasjon.

Mikrosatellitter er DNA biter hvor et kort basepar mønster gjentas mange ganger (eks. ACACACACACAC). Mutasjonsraten er spesielt høy i sånne områder og dermed er det ofte mye variasjon mellom individene. Dette gjør mikrosatellitter til et godt verktøy for å studere slektskap mellom individer og forskjell i bestander på liten skala i rom og tid. Et mikrosatellitgen (eller et gen som bestemmer for eksempel pelsfarge) kalles et **locus** (flere loci) og en spesifikk variant av genet kalles en **allel**.

Når man undersøker mikrosatellitter bestemmer man hvilke to alleler hvert individ har i de undersøkte loci. Dette gjøres ved å kopiere den utvalgte DNA biten (**fragmenter**) mange ganger (**amplifisere**) og markere den med en fluorescens farge i en reaksjon som heter Polymerase Chain Reaction (**PCR**). Når man da har mange nok fragmenter kan man gjøre de synlige på en sekvenseringsmaskin og så bestemme lengden, som man bruker for å skille de forskjellige allelene.

2.3 Genetiske analyser

Laboratorieanalyser

For å undersøke om det var en genetisk forskjell mellom rev fra en lite fangstet bestand og fra en fangstet bestand bestemte vi genotypene til alle fjellrevene fra Austfjordnes for 12 mikrosatellitt loci (se Boks 1 for forklaring av genetiske begreper). Vi benyttet de samme mikrosatellittene som er brukt tidligere på fjellrev fra Svalbard (Tabell 3) (Carmichael m.fl. 2007; Ehrich m.fl. 2012) og resultatene er dermed direkte sammenliknbare med disse tidligere studiene.

Vi tok ut en muskelbit fra hver rev som ble lagret frosset før gjennomføring av genetiske analyser ved Universitetet i Tromsø. DNA ble isolert ved hjelp av DNeasy blood & tissue kit fra QIAGENTM, og vi fulgte protokollen gitt av produsenten. DNA konsentrasjonen i ekstraktene ble målt på en NanodropTM spektrofotometer (Thermo Scientific) og ekstraktene ble fortynnet til å inneholde ca. 20 ng DNA/ μ l. For å kvalitetssikre analysene og kvantifisere feilraten gjentok vi hele prosedyren for 15 individer (10%). Feilraten ble regnet ut som antall feilbestemte alleler per det totale antall alleler (Bonin m.fl. 2004). Fem individer fra datasettet til Carmichael m. fl. (2007) ble også genotypet på nytt for å kontrollere at vi brukte samme allelnavn.

Mikrosatellittene ble amplifisert gjennom PCR (Polymerase chain reaction) med fluorescente primere, som gjør det mulig å bestemme lengden på DNA fragmentene gjennom elektroforese på en kapillær sekvenseringsmaskin. For å amplifisere mikrosatellittene brukte vi Multiplex PCR Kit fra QIAGENTM. Som vist i Tabell 3 ble fire forskjellige PCR reaksjoner satt opp for hvert individ. For PCR blandingen fulgte vi protokollen fra QIAGEN, dog med reduserte mengder for å spare reagenser. Vi brukte 6.25 μ l QIAGEN Multiplex PCR Master Mix, 1.25 μ l primer mix (blandet som spesifisert i protokollen), 2 μ l RNase fri vann og 3 μ l fortynnet DNA ekstrakt (tilsvarende ca. 60 ng DNA). Reaksjonene ble kjørt på en PCR maskin (Eppendorf Mastercycler ep thermocyclers, Eppendorf AG) med følgende temperaturprogram: 15 min ved 95 °C, 15 sykler med 30 sekunder (s) ved 94 °C, 90 s ved 57-50.5 °C og 60 s ved 72 °C (den laveste temperaturen – annealing temperature – ble senket med 0.5 °C i hver syklus), etter dette 24 sykler med 35 s ved 94 °C, 90s ved 50 °C og 60 s ved 72 °C, og til slutt 10 min ved 4 °C. Reaksjonsproduktene ble så fortynnet (FAM merkede produkter 20x og NED/VIC merkede 30x) og blandet to og to. Dette resulterte i to blandinger med 6 loci (to i hver farge; se Tabell 3). Av disse ble 1 μ l blandet med 9 μ l Hi-DiTM Formamide (Applied Biosystems) og 0.5 μ l GeneScanTM ROXTM 350 size standard (Applied Biosystems). Til slutt ble fragmentene separert gjennom kapillærelektroforese på en 3130xl eller 3500xl Genetic Analyser (Applied BiosystemsTM) ved sekvenseringslaboratoriet på Universitetssykehuset i Nord Norge (UNN) i Tromsø.

Tabell 3. Mikrosatellitt loci som ble analysert for revene fra Austfjordnes og oversikt over laboratoriemetoden. Primere for hvert locus ble merket med en fluorescent farge, så ble to eller fire loci amplifisert i samme PCR reaksjon. Produktene av disse reaksjonene ble blandet to og to og dermed sammensatt til to kjøringer på sekvenseringsmaskinen for hvert individ.

| Kjøring | Multiplex PCR reaksjon | loci | Primer farge |
|---------|------------------------|----------------|--------------|
| 1 | 1 | CPH15, CXX758 | FAM |
| | 2 | CXX147, CXX173 | NED |
| | | CPH5, CXX671 | VIC |
| 2 | 3 | CPH9, CXX771 | FAM |
| | 4 | CXX733, CXX250 | NED |
| | | CXX745, CXX140 | VIC |

Vi brukte Peak Skanner (Applied Biosystems™) til å bestemme lengden på de forskjellige allelene. Allele lengdene ble så gruppert manuelt til diskrete allellengder og genotypene til individene fra arbeidet til Carmichael m fl. (2007) ble brukt for å forsikre oss om at de samme allelnavnene ble brukt.

Statistiske analyser

Nivået av genetisk variasjon ble kvantifisert på to ulike måter. 1. Genetisk diversitet (*gene diversity* eller *expected heterozygosity*, Nei 1987) representerer sannsynligheten for at to tilfeldig valgte alleler i bestanden er forskjellige, og 2. antall ulike alleler. Det andre målet reflekterer svingninger i effektiv bestandsstørrelse bedre enn det første. Antall forskjellige alleler avhenger selvfølgelig også av antallet undersøkte individer og dette må vi korrigere for. Det korrigerte antall alleler kalles for allelrikhet (*allelic richness*; El Mousadik og Petit 1996). Begge variasjonsmål ble estimert i programmet FSTAT (Goudet 1995) for revene fra hver vinter og for forskjellige demografiske kategorier av individer (hanner, tisper, første års individer og eldre dyr). Vi brukte parvise t-tester for å sammenlikne variasjonsmålene mellom gruppene. Denne testen tar hensyn til variasjonen mellom de ulike loci. For å sammenlikne allelrikhet mellom vintrene brukte vi også en permutasjonstest for å teste forskjellen med hensyn til variasjon mellom individene (individene ble permutert mellom vintrene 1000 ganger).

Videre undersøkte vi om det var en forskjell i hvor nært beslektet revene fanget samme vinter var i gjennomsnitt. Dette ble kvantifisert som en slektskapskoeffisient (*relatedness*) for alle par av individer ved bruk av programmet ML-relate (Kalinowski 2006). Vi testet for en mulig forskjell i gjennomsnittlig slektskapskoeffisient gjennom en permuteringstest av individene mellom sesongene. Permuteringstestene og t-testene ble utført i statistikkprogrammet R.

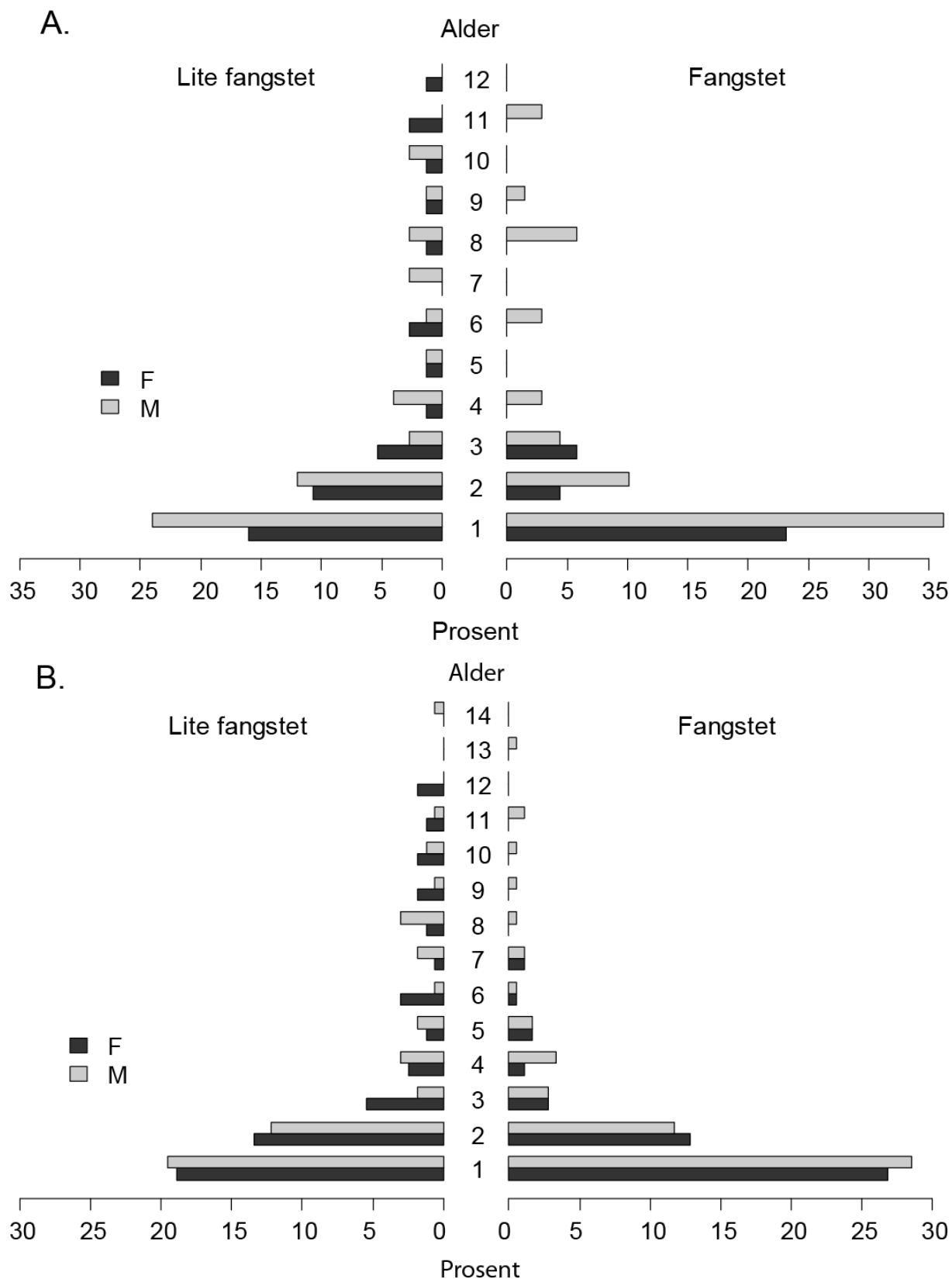
3 Resultater

3.1 Demografi

Alders og kjønnsstruktur

Revene fangstet på Austfjordnes i 2008-2009 sesongen, som tilsvarer en lite fangstet og tilnærmet en naturlig bestand, bestod av rever som var opp til 12 år gamle og den eldste reven var en tisper (Fig. 4). Førtien % av bestanden var ungrev (rev født forrige sommer). Siden hovedandelen av tispene først får valper når de er 3 år og eldre (Eide m.fl. 2012), undersøkte vi også andelen av rev eldre enn to år. Disse representerte 37% av revene tatt vinter 2008-2009. Andelen ungrev var litt høyere blant hanner (44%) enn blant tisper (35%) mens andelen rev over 2 år var litt lavere for hanner (34%) enn for tisper (41%). Totalt sett var det 45% tisper i bestanden og blant dyr eldre enn to år var det 50% tisper.

I de to påfølgende sesongene som representerer situasjonen etter et stort fangstuttak, steg andelen av ungrev til 42% i 2009-2010 og til 67% i 2010-2011, som er statistisk sikker ($\chi^2 = 8.7341$, $df = 2$, $p = 0.013$). For tispene skjedde økningen i andelen ungrev året etter det store fangstuttaket, mens for hannene økte andelen rev i sin andre vinter mest i 2009-2010, mens andelen ungrev for hannene økte klart bare i 2010-2011. Til sammen indikerer dette at andelen ungrev i bestanden øker etter intens fangst. Denne andelen økte mest for tispene (fra 35% til 73%, $\chi^2 = 6.06$, $df = 1$, $p = 0.014$), og noe mindre for hannene (fra 44% til 53%, $\chi^2 = 0.43$, $df = 1$, $p = 0.510$). Andelen rev over to år sank til 22 % i 2010-2011. Den mest påfallende forskjellen mellom 2008-2009 og de to følgende vintre var det totale fraværet av tisper eldre enn 3 år i vintrene etter det store uttaket. I 2009-2010 og 2010-2011 ble det til sammen bare fanget 4 tisper som var tre år gamle og ingen eldre. Andelen tisper i reproduktiv alder sank dermed fra 41% til 17% i vintrene etter det store uttaket, men forskjellen var nesten statistisk sikker (Fisher's exact test $p = 0.083$). Andel hanner eldre enn to år holdt seg derimot nesten på samme nivå som i den første vinteren med 31%. Den gjennomsnittlige alder for hannene over to år var også tilnærmet lik i uttaket fra den lite fangstede bestanden (6.3 år, standardavvik [SD] = 2.5) og etter det store uttaket (6.6 år, SD = 2.8).



Figur 4. Prosentandel av fjellrev i hver aldersklasse for **A)** alle fangstsesongene på Austfjordnes, Spitsbergen, Svalbard (2008 – 2009, 2009 – 2010 og 2010 – 2011). Sesongen 2008-2009 representerer aldersfordelingen i en lav til middels jaktet dvs. tilnærmet naturlig bestand, mens 2009-2010 og 2010-2011 til sammen representerer en fangstet bestand.. **B)** Alders- og kjønnsstruktur i andre

fangstområder på Spitsbergen, Svalbard hvor det har vært drevet lite fangst (lite fangstet) og fra områder hvor det har vært drevet fangst gjennom mange år (fangstet).

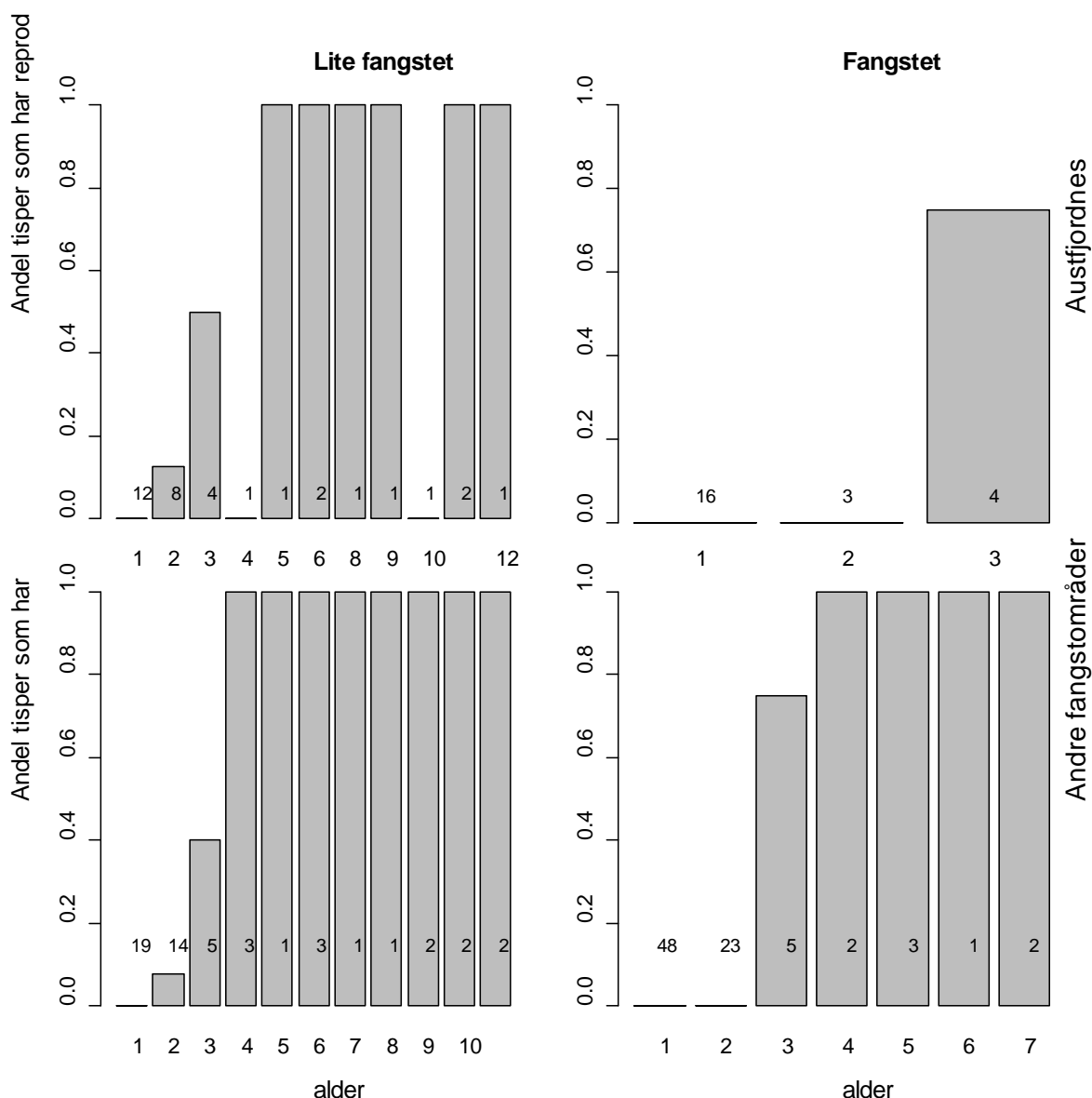
Når vi analyserte dataene fra flere områder for å sammenligne ufangstede eller lite fangstede bestander med fangstede bestander på en større romlig skala samsvarte alders og kjønnsstrukturen av bestandene stort sett med observasjonene fra Austfjordnes (Fig. 4B). Andel ungev var klart større i fangstede bestander (55%) enn i ikke fangstede bestander (37%; $\chi^2 = 7.60$, $df = 1$, $p = 0.006$). Denne forskjellen var større for tispene (fra 36 % til 57 %; $\chi^2 = 5.08$, $df = 1$, $p = 0.024$), men ikke statistisk sikker for hannene (fra 39% til 54%; $\chi^2 = 1.73$, $df = 1$, $p = 0.188$). Andelen rev eldre enn to år var generelt lavere i fangstede bestander (20% versus 36% i ikke eller lite fangstede bestander), og forskjellen var statistisk sikker ($\chi^2 = 6.77$, $df = 1$, $p = 0.009$). Som på Austfjordnes var det en langt mindre andel tisper i reproduktiv alder i fangstede bestander enn i ikke eller lite fangstede bestander (15% versus 38%; $\chi^2 = 7.63$, $df = 1$, $p = 0.006$). For hannene var denne forskjellen mye mindre (24% versus 30%). I dette utvalget var den eldste tispene fra en fangstet bestand 7 år gammel, og dermed eldre enn fra Austfjordnes. Til tross for dette var det en klar forskjell i alder på tispene mellom en ikke eller lite fangstet bestand og en fangstet bestand (Fig. 4B).

Over alle aldersklasser var andel tisper i uttaket fra ikke eller lite fangstede bestander på 60% mens det i fangstede bestander var på 47% tisper ($\chi^2 = 3.88$, $df = 1$, $p = 0.049$). Som på Austfjordnes var det en klart lavere andel tisper i reproduktiv alder i fangstede bestander (36% mot 64% blant rev eldre enn 2 år; $\chi^2 = 4.30$, $df = 1$, $p = 0.038$).

Reproduksjon

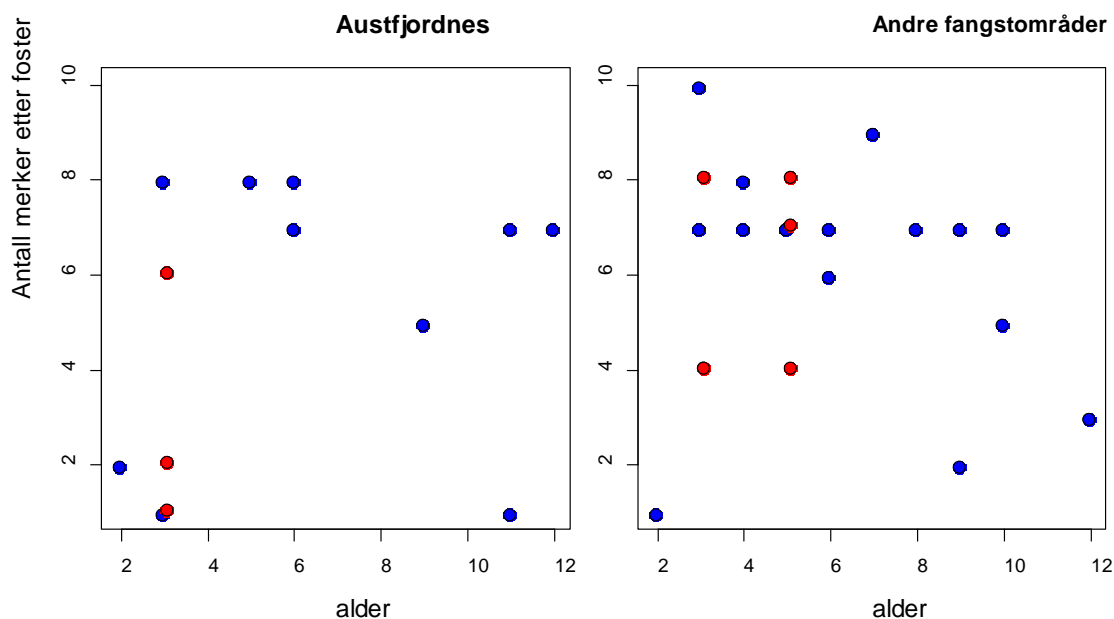
Av de totalt 58 tispene som ble fangstet over de tre fangstsesongene på Austfjordnes var 29 over 1 år og 18 over 2 år gamle. I overensstemmelse med funnene til Eide m.fl. (2012) var det først og fremst tisper i sin tredje vinter eller eldre som viste tegn på reproduksjon (dvs. at de fikk sitt første kull sommeren de fylte 2 år). Kun én tise i sin andre vinter som ble fanget i 2008-2009 hadde merker etter foster i livmoren (Fig. 5). Av de 18 tispene over 2 år gamle hadde 13 (72%) synlige merker i livmoren og således født valper. Det var spesielt noen tisper i sitt tredje år som ikke hadde merker i livmoren (Fig. 5). Blant eldre tisper hadde stort sett alle merker etter foster. Til tross for den sterkt reduserte andelen tisper eldre enn to år i vintrene etter det store fangstuttaket, var andelen tisper med merker tilnærmet like i de tre fangstvintre.

Sammenlikningsdataene våre fra de andre fangstområdene på større romlig skala viste et tilsvarende resultat. Også der var det totalt sett bare en av 36 tisper i sin andre vinter som hadde merker etter foster. Blant tispene i sitt tredje år hadde 56 % reprodusert, mens alle eldre tisper hadde merker etter foster i livmoren (Fig. 5). Dette store datasettet bekreftet også at andelen tisper som hadde reprodusert var like høy i ikke eller lite fangstede bestander som i fangstede bestander (Fig. 5).



Figur. 5 Andel av tisper som hadde synlige merker etter foster for hver aldersklasse i lite fangstede og fangstede bestander. Øverst vises fjellrev fra Austfjordnes og nederst rev fra de andre fangstområdene. Tallene på stolpediagrammene viser antall tisper i hver aldersklasse som ble undersøkt i de respektive bestandene.

På Figur 6 plottet vi antall merker etter foster i livmoren mot alderen til tispene for materialet fra Austfjordnes og fra de andre fangstområdene på større romlig skala. Tispene fangstet på Austfjordnes hadde maksimalt 8 merker etter foster, mens tispene fra de andre fangstområdene hadde merker etter opp til 10 foster. På Austfjordnes hadde tispene i gjennomsnitt 4.9 merker (SD = 3.2) i 2008-2009 og 3 merker i de påfølgende fangstvintrene (SD = 2.6). I de andre områdene var gjennomsnittlig antall foster per tise på 6.1 (SD = 2.4) i lite fangstede bestander og 6.9 (SD = 3.9) i fangstede bestander. Antall merker etter foster var ikke forskjellig mellom lite fangstede bestander og fangstede bestander ($t = -0.585$, $df = 12.9$, $p = 0.56$ for datasettet på stor romlig skala).



Figur 6. Antall synlige merker etter foster i livmoren plottet mot alder til tispene fra Austfjordnes og i de andre fangstområdene. Blå prikker representerer tisper fra lite fangstede bestander (2008-2009 på Austfjordnes) og røde prikker tisper fra fangstede bestander (2009-2010 og 2010-2011 på Austfjordnes).

3.2 Genetikk (slektskapsanalyser)

Slektskapsanalyser ble kun gjort på materialet fra Austfjordnes. Vi bestemte genotypene til 151 fjellrev, og basert på 15 replikater estimerte vi feilraten til å være 1.38%. Dersom fangst fører til øket innvandring vil man kunne forvente en høyere genetisk diversitet og allelrikhet i årene etter en vinter med intensiv jakt, dvs. etter et stort uttak av bestanden. For Austfjordnes var både genetisk diversitet og allelrikhet litt høyere i årene etter det store uttaket (Tabell 4), men økningen var ikke statistisk sikker (Genetisk diversitet: parvis t-test $p = 0.36$ mellom første og andre vinter og $p = 0.37$ mellom første og tredje vinter. Allelrikhet: parvis t-test $p = 0.38$ mellom første og andre vinter og $p = 0.069$ mellom første og tredje vinter). Testen som var basert på permutasjoner av individer mellom år viste også at økningen i allelrikhet ikke var statistisk sikker ($p = 0.36$ mellom første og andre vinter og $p = 0.25$ mellom første og tredje vinter). De demografiske resultatene tyder på at fangsten påvirker tispene på en annen måte enn hannrevne, i og med at andelen eldre tisper gikk drastisk ned etter det store uttaket på Austfjordnes. Derfor regnet vi ut genetisk variasjon også for hvert kjønn. Mens genetisk diversitet forandret seg lite over de tre sesongene for tispene, og allelrikheten gikk litt ned (ikke statistisk sikker) så økte allelrikheten for hannene (parvis t-test $p = 0.538$ mellom første og andre vinter og $p = 0.011$ mellom første og tredje vinter) og gen diversiteten viste en svak økning. Permutasjonstesten bekreftet at økningen i allelrikhet blant hannene var statistisk sikker med hensyn til variasjonen mellom individene ($p = 0.002$). Også blant ungrevene var det en tendens til større økning i genetisk variasjon blant hanner enn blant tisper i den første sesongen året etter det store uttaket.

Tabell 4. Genetisk variasjon for rev fangstet i tre sesonger på Austfjordnes, Spitsbergen, estimert som gen diversitet og allelrikhet. Tallet i [] etter allelrikhet viser antall individer allelrikheten ble beregnet for. Gjennomsnittet over estimatene fra 12 mikrosatellitt loci er gitt med standardavvik i parentes for hver vinter for alle revene, hanner og tisper separat, og for unge hanner og tisper separat (dyr i sin første vinter). Statistisk sikre forskjellige variasjonsmål er skrevet i uthevet skrift.

| Genetisk variasjon | 2008-2009 | 2009-2010 | 2010-2011 |
|-----------------------------------|--------------------|---------------|--------------------|
| Gendiversitet alle (SD) | 0.765 (0.084) | 0.795 (0.080) | 0.795 (0.069) |
| Allelrikhet alle (SD) [25] | 7.86 (2.09) | 8.12 (2.44) | 8.12 (2.25) |
| Gendiversitet hanner (SD) | 0.783 (0.078) | 0.794 (0.087) | 0.789 (0.077) |
| Allelrikhet hanner (SD) [15] | 6.79 (1.59) | 7.08 (2.05) | 7.44 (1.88) |
| Gendiversitet tisper (SD) | 0.785 (0.097) | 0.807 (0.088) | 0.787 (0.071) |
| Allelrikhet tisper (SD) [10] | 6.45 (1.61) | 6.42 (1.56) | 6.25 (1.42) |
| Gendiversitet 1 år hanner (SD) | 0.783 (0.089) | 0.781 (0.105) | 0.815 (0.087) |
| Allelrikhet 1 år hanner (SD) [15] | 5.94 (1.39) | 6.05 (1.48) | 6.67 (2.23) |
| Gendiversitet 1 år tisper (SD) | 0.78 (0.111) | 0.805 (0.093) | 0.789 (0.092) |
| Allelrikhet tisper 1 år (SD) [10] | 5.96 (1.33) | 5.92 (1.56) | 5.92 (1.68) |

Den gjennomsnittlige slektskapskoeffisienten mellom revene minket litt over de tre vintrene, men resultatene fra permutasjonstesten viste at forskjellen ikke var statistisk sikker ($p = 0.294$ mellom første og andre vinter og $p = 0.064$ mellom første og tredje vinter). På samme måte som for genetisk diversitet var det også her en klar forskjell mellom kjønnene. Slektskapskoeffisienten økte litt i den tredje sesongen for tispene (ikke statistisk sikkert), mens den for hannene ble klart mindre etter det store uttaket ($p = 0.189$ mellom første og andre sesong og $p = 0.036$ mellom første og tredje sesong; Tabell 5).

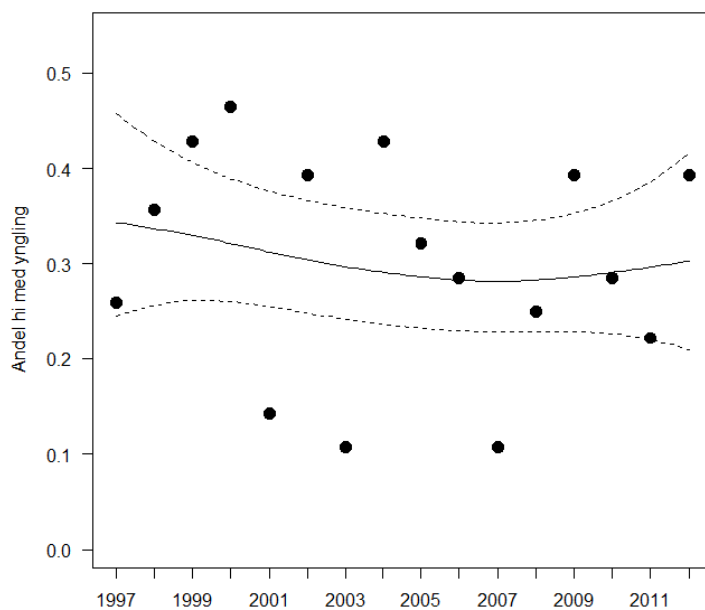
Tabell 5. Gjennomsnittlig slektskapskoeffisient mellom rever fanget i tre sesonger på Austfjordnes, Spitsbergen, med standardavvik i parentes. Koeffisientene er presentert for hele datasettet, for hanner og hunner separat, og for ungrevene. Statistisk sikre forskjellige slektskapskoeffisienter er fremhevet i uthevet skrift.

| | 2008-2009 | 2009-2010 | 2010-2011 |
|--------|------------------------|-----------------|------------------------|
| Alle | 0.0589 (0.0935) | 0.0553 (0.0812) | 0.0521 (0.0866) |
| Hanner | 0.0613 (0.0960) | 0.0509 (0.0762) | 0.0507 (0.0784) |
| Tisper | 0.0568 (0.0906) | 0.0570 (0.0972) | 0.0626 (0.1145) |
| Ungrev | 0.0625 (0.0980) | 0.0609 (0.0948) | 0.0547 (0.0923) |

4 Diskusjon

Resultatene fra dette prosjektet viste at intensiv fangst har en effekt på både demografi og genetisk variasjon hos fjellrev fra Austfjordnes. Siden fangsten på Austfjordnes har blitt drevet med lav intensitet fra 2000-2001 sesongen antar vi at revene som ble fangstet intensivt (83 stk; Fig. 2) og over et stort geografisk område 9 år senere i sesongen 2008-2009 (Fig. 1) gjenspeiler alders- og kjønnsstrukturen i en tilnærmet naturlig bestand. Bestanden var sammensatt av dyr i alle aldersklasser fra ungrever fangstet i sin første vinter (1 åringer; 41%) til 12 år gamle rever med en kjønnsfordeling på 45% tisper og 55% hanner. Bestanden bestod således av en stor andel eldre individer. Slike eldre individer (tisper eldre enn 3 år) er vanligvis stasjonære og territoriehevdende og med et større reproduktivt potensial enn yngre individer (Prestrud 1992a; Angerbjörn m.fl. 2004; Eide m.fl. 2012). Intensjonen i prosjektet var å fortsette den intensive fangsten (i uttak og areal) i de to påfølgende fangstsesongene 2009-2010 og 2010-2011. Dette viste seg vanskelig å gjennomføre pga. svært vanskelige værforhold vinteren 2009-2010 som påvirket muligheten for å fangste, men fangsten ble gjennomført der det var mulig med et uttak på 28 stk. Dette lave uttaket kan derfor ikke relateres til noen nedgang i bestanden. Den siste sesongen 2010-2011 var det brukbare fangstforhold, og det ble tatt ut 48 rever.

Andelen ungrever i bestanden økte med statistisk sikkerhet til 58% i de to påfølgende fangstsesongene (2009-2010 og 2010-2011). En økende andel unge individer etter fangst ble ytterligere bekreftet fra materialet vi har inkludert i prosjektet fra de andre fangstområdene på større romlig skala. En slik respons på jakt/fangst er også funnet hos andre arter (Whitman 2003, Bonesi m.fl. 2006, Little m.fl. 1993). En høyre andel unge individer i en fangstet bestand kan skyldes enten lokale prosesser, som bedre rekruttering eller forhøyet dødelighet blant voksne individer, eller innvandring av unge individer fra andre bestander. Resultatene fra de genetiske analysene på materialet fra Austfjordnes tyder på at det siste var viktig her. I første omgang fant vi ingen tydelig effekt av fangst på den genetiske sammensetningen da vi analyserte begge kjønn sammen, til tross for en liten økning i allelrikhet. Først da vi analyserte kjønnene hver for seg fant vi at genetisk variasjon hos hannene hadde økt i vintrene etter det store uttaket, mens den gjennomsnittlige slektskapskoeffisienten mellom dem gikk ned. Dette var ikke tilfelle for tispene. De genetiske forandringene kan tyde på at etter et stort uttak er det først og fremst hanner som vandrer inn. Blant hannene økte ikke andelen ungrever etter fangst like mye som blant tispene. Dermed ser det ut som om det både er voksne (2 år og eldre) og unge hanner som vandrer inn dog mest ungrever. Altså indikerer dette at det er særlig unge hanners innvandring som virker kompenserende etter jaktuttak. Dette kan underbygges med andre type studier fra Svalbard. På Svalbard vet vi at fjellrevbestanden er såkalt mettet med få ledige territorier tilgjengelig for unge individer (Eide m.fl. 2012). Når deler av det reproduserende segmentet i en bestand fjernes så frigjøres ledige hilokaliteter som kan tas i bruk av unge individer fra området eller fra områder rundt. Den lave genetiske differensieringen generelt i fjellrevbestanden på Svalbard er foreslått å skyldes stor grad vandringer mellom lokale bestander, spesielt der det drives fangst (Ehrich m. fl. 2012). Dette har vi også dokumentert gjennom dette prosjektet som indikerer tilstedeværelse av en immigrasjonsdynamikk som et resultat av jakt (Novaro m. fl. 2005).



Figur 7. Andel fjellrevhi med ynglinger i Kjerneområdet, Nordenskiöld Land over perioden 1997-2012. Punktene viser årsspesifikke andeler mens den heltrukne kurven viser en estimert utvikling over tid fra en generalisert additiv modell (GAM). De stiplede linjene viser kurvens $\pm 2SE$ intervall. Kurven har ingen statistisk sikker trend.

Den kanskje viktigste effekten av fangst vi observerte var at andelen tisper eldre enn 3 år nærmest forsvant helt fra jaktede bestander. For tispene, hvor de genetiske dataene ikke tyder på økt innvandring, kan den økte andelen ungrøv etter intensiv fangst skyldes forhøyet dødelighet blant eldre dyr sammen med lokal rekruttering. En slik effekt kan få stor innvirkning på en bestands reproduksjonskapasitet de neste årene. Dette henger sammen med at reproduksjonsraten hos tispene på Svalbard er lav fordi få tisper får valper før de er eldre enn 3 år (Eide m.fl. 2012). Ser vi på resultatene fra materialet på stor skala fant vi ingen endring i gjennomsnittlig kullstørrelse mellom fangstede og ufangstede bestander, ei heller var det tegn til at flere yngre tisper startet å reproducere som følge av fangst. Det var heller ingen tegn på at yngre tisper fikk færre valper enn eldre tisper. Når vi ser på demografidata fra Kjerneområdet isolert, som har vært utsatt for fangst i større eller mindre grad over lang tid, er det heller ingen tegn til økning i reproduksjon hos yngre tisper, og forsinkelsen i reproduksjonen hos tisper opprettholdes. Det er derfor ingen data som tyder på at fjellrevbestanden på Svalbard kompenseres for fangsuttak gjennom øket reproduksjon. Kompensasjon kan allikevel skje gjennom innvandring eller øket overlevelse hos stasjonære rever som unngår å bli fangstet. Hvis ikke høy fangst kompenseres for vil bestanden kunne avta. En mulighet for å sjekke om fangst medfører en nedgang i bestanden har vi gjennom Norsk Polarinstitutt sin årlige overvåkingstidsserie (1997-2012) av ynglehi i det såkalte Kjerneområdet rundt Longyearbyen på Nordenskiöld Land, hvor det også har vært drevet og pågår fangst gjennom mange år. Resultatene fra dette arbeidet har så langt ikke kunnet dokumentere at bestanden avtar over tid. Ynglingen varierer en god del mellom år og viser en svak, men ikke statistisk sikker nedadgående trend (Fig. 7; upubliserte data, E. Fuglei).

På ett tidspunkt har vi imidlertid tidligere sett indikasjoner på at fangstuttaket kan ha vært for stort gjennom den ordinære fangsten. Dette skjedde etter at interessen for revefangst blant Longyearbyens beboere økte betydelig og antall løste jaktkort økte fra under 30 til over 50 sesongen 2008-2009. Ser vi bort ifra fangstuttaket på de isolerte

fangststasjonene ble det i snitt tatt ut 62 fjellrev i året fra 1997-1998 til 2007-2008. I 2008-2009 sesongen var uttaket større enn noen gang tidligere med 149 fangsta rev. Økningen i antall fangstkort resulterte i at det ble lagt ut flere fangstområder rundt de allerede eksisterende fangstområdene på Nordenskiöld Land. Demografiske data fra fangsten og data fra hiovervåkingen (sammenligning av antall rev som fangstes med antall valper som ble født sommeren før) gav en indikasjon om at det ble fangstet mer rev enn det ble produsert i området. En annen viktig faktor i tillegg til antall personer som løser fangstkort er antall feller som er i bruk. Siden 2004-2005 var det også en økning i antall feller fra ca 50 til om lag 90 i sesongen 2007-2008 (gjelder ikke for alle fangstområdene da ikke alle rapporterte og ikke alle fangstet). Dette medførte at Sysselmannen på Svalbard, Longyearbyen Jeger og Fiskerforening og Norsk Polarinstitutt sammen kom frem til nye regler for den ordinære fjellrevfangsten på Svalbard. Denne undersøkelsen indikerer at det fangstnivå som disse nye reglene medfører er bærekraftig. Tatt i betraktning dagens raske endringer i klima med påfølgende fremtidige ukjente effekter på de arktiske økosystemene kan ikke resultatene fra denne undersøkelsen framskrives i tid. Det er derfor, og på grunn av den svake nedadgående trenden fra overvåkingen i *Kjerneområde*, vesentlig å oppretholde og fortsette overvåkingen av fjellrevbestanden på Svalbard.



Foto: B. Larsen 1950

5 Takk

Vi takker Svalbards Miljøvernfond, Universitetet i Tromsø (UiT) og Norsk Polarinstitutt (NP) for finansiering av prosjektet. En spesielt stor takk går til fangstmann Tommy Sandal som på tradisjonelt fangstmansvis har røktet fellene sine ved å gå på ski og båret alle reveskrottene tilbake til fangststasjonen på Austfjordnes i sekk på ryggen. Han takkes også for innsamling og nedtegning av biologiske data (veiet hver rev og målt bakfotlengde), om meteorologiske væreobservasjoner, isforhold i fjorden, samt isforholdene på tundraen. Vi takker også de øvrige fangstfolkene som har fangstet fjellrev på Spitsbergen for samarbeidet rundt innsamlingen av skrottene etter at pelsen var tatt av. En spesiell takk går også til den nåværende eldste fangstmann på Svalbard Harald Soleim på Kapp Wijk for et godt samarbeid og som har bidratt med reveskrotter gjennom mange år. Vi takker Audun Igesund (NP) for grafisk arbeid med forside og Bernt Bye for kartproduksjon (Fig. 1). Prosjektet har inngått som en del av Elaine Meldrum sin hovedfagsoppgave ved Universitetet i Tromsø desember 2012.



Foto: E. Fuglei

6 Referanser

- Allen S. 1983. Comparison of red fox litter sizes determined from counts of embryos and placental scars. *J Wildl Manage*, 47: 860-863.
- Angerbjörn A, Hersteinsson P, Tannerfeldt M. 2004. Arctic foxes: consequences of resource predictability in the Arctic fox—two life history strategies. In: MacDonald D., W., Sillero-Zubiri, C., (eds) *Biology and conservation of wild canids. Oxford University Press, Oxford*, pp 163–172.
- Angerbjörn A, Hersteinsson P, Tannerfeldt M. 2008. *Alopex lagopus*. In: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.2. Available from <www.iucnredlist.org>.
- Audet AM, Robbins BC, Larivière S. 2002. *Alopex lagopus*. *Mammalian Species*, 713: 1–10.
- Bones, L, Harrington LA, Maran T, Sidorovich VE, MacDonald DW. 2006. Demography of three populations of American mink *Mustela vison* in Europe. *Mammal Rev*, 36(1): 98-106.
- Bonin A, Bellemain E, Eidesen PB, Pompanon F, Brochmann C, Taberlet P. 2004. How to track and assess genotyping errors in population genetics studies. *Mol. Ecol.* 13: 3261–3273.
- Braestrup FW. 1941. A study of the arctic fox in Greenland. Immigrations, fluctuations in numbers based mainly on trading statistics. *Medd. Grønl. Bioscience.*, 131: 1–101.
- Carmichael LE, Krizan J, Nagy JA, Fuglei E, Dumond M, Johnson D, Veitch A, Berteaux D, Strobeck C. 2007. Historical and ecological determinants of genetic structure in arctic canids. *Molecular Ecology* 16: 3466-3483.
- Dalén L, Fuglei E, Hersteinsson P, Kapel CO, Roth JD, Samelius G, Tannerfeldt M, Angerbjörn A. 2005. Population history and genetic structure of a circumpolar species: the arctic fox. *Biological Journal of the Linnean Society* 84: 79-89.
- Eberhardt LE, Hanson WC. 1978. Long-distance movement of arctic foxes tagged in northern Alaska. *Can Field-Nat*, 92:386–389.
- Ehrich D, Carmichael L, Fuglei E. 2012. Age-dependent genetic structure of arctic foxes in Svalbard. *Polar Biol*, 35: 53-62.
- Eide NE, Eid PM, Prestrud P, Swenson JE. 2005. Dietary responses of arctic foxes *Alopex lagopus* to changing prey availability across an arctic landscape. *Wildlife Biology*, 11: 109-121.
- Eide NE, Stien A, Prestrud P, Yoccoz NG, Fuglei E. 2012. Reproductive responses to spatial and temporal prey availability in a coastal arctic fox population. *Journal of Animal Ecology*, 81: 640-648.
- El Mousadik A, Petit RJ. 1996. High level of genetic differentiation for allelic richness among populations of the argan tree [*Argania spinosa* (L.) Skeels] endemic to Morocco. *Theor Appl Genet*, 92: 832-839.
- Fрати E, Lovari S, Hartl GB. 2000. Does protection from hunting favour genetic uniformity in the red fox? *Zeitschrift für Säugetierkunde* 65:76-83.

- Fuglei E, Øritsland NA, Prestrud P. 2003. Local variation in arctic fox abundance on Svalbard, Norway. *Polar Bio*, 26: 93-98.
- Geffen, E., Waidyaratne, S., Dalén, L., Angerbjörn, A., Vila, C., Hersteinsson, P., Fuglei, E., White, P.A., Goltsman, M., Kapel, C.O., Wayne, R.K. (2007). Sea ice occurrence predicts genetic isolation in the Arctic fox. *Molecular Ecology* 16: 4241-4255.
- Goudet J. 2002. FSTAT, Institute of Ecology, Biology Building, UNIL, CH-1015, Lausanne, Switzerland.
- Hansen BB, Grøtan V, Aanes R, Sæther B-E, Stien A, Fuglei E, Ims RA, Yoccoz NG, Pedersen ÅØ. 2013. Climate Events Synchronize the Dynamics of a Resident Vertebrate Community in the High Arctic. *Science* 339: 313-315.
- Hersteinsson P. 1992. Demography of the arctic fox (*Alopex lagopus*) population in Iceland. *Wildlife 2001: Populations* (eds D. McCullough & R. Barret), pp. 954–964. Elsevier London, London.
- Ireland MC. 1990. The behavior and ecology of the American mink *Mustela vison* Schreber in a coastal habitat. PhD thesis. University of Durham, Durham, UK.
- Kalinowski ST, Wagner AP, Taper ML (2006) ML-RELATE: a computer program for maximum likelihood estimation of relatedness and relationship. *Molecular Ecology Notes* 6: 576-579.
- Kolb HH, Hewson R. 1980. A study of fox populations in Scotland from 1971 to 1976. *J. appl. Ecol.* 17: 719.
- Lindstrøm E. 1981. Reliability of placental scar counts in the red fox (*Vulpes vulpes* L.) with special reference to fading of the scars. *Mammal Review* 11: 137-149.
- Little RM, Crowe TM, Grant WS. 1993. Does hunting affect the demography and genetic structure of the greywing francolin *Francolinus africanus*? *Biodiversity and Conservation* 2: 567-585.
- Nei M, 1987. *Molecular Evolutionary Genetics*. Columbia University Press, New York
- Novaro AJ, Funes MC, Walker S. 2005. An empirical test of source-sink dynamics induced by hunting. *Journal of Applied Ecology* 42: 910-920.
- Prestrud P. 1992a. Arctic foxes in Svalbard: population ecology and rabies. PhD thesis, Norwegian Polar Institute.
- Prestrud P. 1992b. Denning and home-range characteristics of breeding arctic foxes in Svalbard. *Canadian Journal of Zoology*, 70: 1276–1283.
- Pulliam HR 1988. Source, sinks, and population regulation. *American Naturalist* 132: 652-661.
- R Core team (2012). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Rossnes G. 1993. Norsk overvintringsfangst på Svalbard 1895-1940. Meddelelser nr. 127. Norsk Polarinstitutt, Oslo. 195 sider.

- Sinclair ARE, Fryxell JM, Caughley G. 2006. *Wildlife Ecology, Conservation, and Management*. Blackwell Publishing, USA. 469 s.
- Slatkin M. 1987. Gene flow and the geographic structure of natural populations. *Science* 236: 787–792.
- Stien A, Bårdsen BJ, Veiberg V, Andersen R, Loe LE, Pedersen ÅØ. 2012. Jakt på svalbardrein – kunnskapsstatus og evaluering av aktuelle forvaltningsmodeller. Sluttrapport til Svalbards Miljøvernfond. 21s.
- Tarroux A, Berteaux D, Bêty J. 2010. Northern nomads: Ability for extensive movements in adult arctic foxes. *Polar Biology* 33(8): 1021-1026.
- Whitman JS. 2003. Age structure differences in American mink, *Mustela vison*, Populations under Varying Harvest Regimes. *Canadian Field Naturalist*, 117(1): 35-38.