

010

# forskningsrapport

## Villreinens tilpasning til naturgrunnlaget

Terje Skogland



NINA

NORSK INSTITUTT FOR NATURFORSKNING

# Villreinens tilpasning til naturgrunnlaget

Terje Skogland

## NINAs publikasjoner

NINA utgir seks ulike faste publikasjoner:

### NINA Forskningsrapport

Her publiseres resultater av NINAs eget forskningsarbeid, i den hensikt å spre forskningsresultater fra institusjonen til et større publikum. Forskningsrapporter utgis som et alternativ til internasjonal publisering, der tidsaspekt, materialets art, målgruppe mm. gjør dette nødvendig.

### NINA Utredning

Serien omfatter problemoversikter, kartlegging av kunnskapsnivået innen et emne, litteraturstudier, sammenstilling av andres materiale og annet som ikke primært er et resultat av NINAs egen forskningsaktivitet.

### NINA Oppdragsmelding

Dette er det minimum av rapportering som NINA gir til oppdragsgiver etter fullført forsknings- eller utredningsprosjekt. Opplaget er begrenset.

### NINA Notat

Serien inneholder symposie-referater, korte faglige redegjørelser, statusrapporter, prosjektskisser o.l. i hovedsak rettet mot NINAs egne ansatte eller kolleger og institusjoner som arbeider med tilsvarende emner. Opplaget er begrenset.

### NINA Temahefter

Disse behandler spesielle tema og utarbeides etter behov for å informere om viktige problemstillinger i samfunnet. Målgruppen er "allmenheten" eller særskilte grupper, f.eks. landbruket, fylkesmennenes miljøvernadelinger, turist- og friluftslivskretser o.l. De gis derfor en mer populærfaglig form og med mer bruk av illustrasjoner enn ovennevnte publikasjoner.

### NINA Fakta-ark

Hensikten med disse er å gjøre de viktigste resultatene av NINAs faglige virksomhet, og som er publisert andre steder, tilgjengelig for et større publikum (presse, ideelle organisasjoner, naturforvaltningen på ulike nivåer, politikere og interesserte enkeltpersoner).

I tillegg publiserer NINA-ansatte sine forskningsresultater i internasjonale vitenskapelige journaler, gjennom populærfaglige tidsskrifter og aviser.

Seniorforsker Svein Myrberget er redaktør for NINA Forskningsrapport og NINA Utredning.

Skogland, T. 1990  
Villreinens tilpasning til naturgrunnlaget

NINA forskningsrapport 10: 1-33

Trondheim, november 1990

ISSN 0802-3093  
ISBN 82-426-0098-8

Klassifisering av publikasjonen:  
Norsk: Rein, Rangifer tarandus tarandus L.  
Engelsk: Reindeer, Rangifer tarandus tarandus L.

Rettighetshaver:  
NINA Norsk institutt for naturforskning

Publikasjonen kan siteres fritt med kildeangivelse

Redaksjon:  
Svein Myrberget  
NINA, Trondheim

Design og layout:  
Eva M. Schjetne  
Kari Sivertsen  
Grafisk kontor NINA

Sats: Grafisk kontor NINA

Trykk: BJÆRUM grafiske as

Opplag: 500

Trykt på 100% resirkulert papir!

Kontaktadresse:  
NINA  
Tungasletta 2  
N-7004 Trondheim  
Tel: (07) 58 05 00

## Referat

Skogland, T. 1990. Villreins tilpasning til naturgrunnet. NINA Forskningsrapport 10: 1-33.

Tetthetsavhengig matbegrensning om vinteren bestemte første års overlevelse hos kalver. Beiteforholdene under siste del av svangerskapet påvirket sterkt fostervekst, fødselsvekt og fødselstidspunkt og avkommets overlevelse før og like etter fødsel.

I områder med et oseanisk klima var værforholdene om vinteren sterkt begrensende for rekruttering av kalver fram til ett års alder.

Det var liten forskjell i overlevelse hos voksne simler i reinstammer med ulik tilgang på sommer- og vinterbeiter og forskjellig klima.

Vekst hos kalver fra slutten av dieperioden fram til oppnådd alder for kjønnsmodning varierte ikke mellom områder med ulik tilgang på vinter- og sommerbeiter. Vekst hos simler etter oppnådd alder for kjønnsmodning, og under byrden med årlige svangerskap og diing på forsommeren, medførte ned-satt kroppsvekst, både pga økt tannslitasje på nedslitte vinterbeiter med derav følgende kondisjonstap, og likeens på grunn av begrensende kvalitet på seinsommer-beiter i de tørreste innlands-strøk i Sør-Norge.

Begge forhold (sommer eller vinterbeitenes kvalitet) påvirket kalvings tidspunkt, men bare knapphet på vinterbeiter ned-satte rekruttering i påviselig grad.

Drektighet varierte lite fra år til år innen områder, og var lite påvirket av kroppsstørrelse idet vekt for oppnådd kjønnsmodning varierte med 60% mellom områder. Fleksibel alder/størrelse for kjønnsmodning blei ansett som et resultat av en evolusjonsprosess i forhold til en alders-avhengig predasjons-risiko.

Den viktigste bestemmende faktor for kalvingstidspunkt og synkronisering av fødsler i tid, var lengden på plantevekst-sesongen innen de nordlige områder hvor reinen lever. Simle-nes kondisjon, forårsaket av vinter- eller sommerbeitenes kvali-tet og mengde virket modifierende på fødselstidspunkt innen relativt snevre grenser.

Kjønnsforhold på fosterstadiet og fram til ett års alder varierte fra 42:58 bukk:simle i områder med gode sommer- og vinter-beiter til 57:43 i områder med sannsynlig knapphet på seinsommerbeiter. I områder med begrensning i vinterbeitene døde flere hann- enn hunn-kalver.

En modell for "tilpasselighet" (fitness) som en rekrutterings-funksjon av kroppsstørrelse før oppnådd alder for kjønnsmodning ble presentert.

En del alternative forklaringer på de nevnte forhold diskuteres og likeens begrensninger i tidligere publiserte modeller. En del konsekvenser for forvaltning diskuteres.

Emneord: Tilpasning - tetthetsavhengighet - optimalt beite-søk - matbegrensning - bestandsdynamikk - villrein - rovdyr.

Terje Skogland, Norsk institutt for naturforskning, Tungasletta 2, N-7004 Trondheim, Norge.

## Abstract

Skogland, T. 1990. Wild reindeer adaptation to their environment. - NINA Forskningsrapport 10: 1-33.

Density-dependent food limitation in winter significantly affected first year juvenile survival. The feeding conditions during the last part of gestation influenced fetal growth, birth weights, the timing of births and neonatal survival rate.

In areas with an oceanic climate in winter, recruitment was limited by weather conditions.

Adult survival rates between populations were not affected by differences in availability of winter and summer foods or by differences in climate.

Relative body growth rate from weaning until maturity did not vary significantly between populations with differences in availability of winter and summer foods. Female growth rate after the age-of-maturity, and during the burden of annual pregnancies was halted or reduced among those females exposed to increased tooth wear in populations with overgrazed winter pastures. A reduced growth was also found among does from populations with limited quality of late summer range. This effect was found in the most inland and continental ranges in Southern Norway.

Both summer and winter pasture quality influenced the calving time, but only shortage of winter food affected neonatal survival to a significant degree.

Fecundity did not vary significantly from year to year within a population, and body size at age/size at maturity varied with

60% between populations. Under chronic food-limitation mean body size declined while fecundity increased in such a way that reproductive effort increased by 35%. A plastic fecundity was considered to be the result of an adaptive process in relation to age-dependent predation risk and food limitation.

The most important factor for the determination of calving time and synchronization of births within each population was the length of the plant growing season which varied within the northern environment. Female body condition, as influenced by winter or summer pasture quality modified calving dates only within narrow limits.

The sex-ratio of fetuses and calves until the age of one year varied from 42:58 male:female in populations from areas with good summer pastures and good winter pastures, to 57:43 in populations with a shortage of summer pasture but good winter pasture. In populations with shortage of winter food more male calves died.

A model for fitness for offspring-recruitment as a function of body size before the age-at-maturity was presented.

Some alternative explanations of the above-mentioned results and hypotheses are presented as well a discussion of the limitations of some earlier published models for population regulation for management purposes.

**Key words:** adaptation - density-dependence - optimal foraging - food limitation - population dynamics - wild reindeer - predators.

Terje Skogland, Norwegian Institute for Nature Research, Tungasletta 2, N-7004 Trondheim, Norway.

# Innhold

	side
<b>Referat .....</b>	<b>3</b>
<b>Abstract .....</b>	<b>4</b>
<b>1 Innledning .....</b>	<b>6</b>
<b>2 Om tilpasninger.....</b>	<b>7</b>
<b>3 Reinens tilpasning til lavbeiter.....</b>	<b>8</b>
3.1 Betydningen av begrensninger i vinterbeite .....	8
3.1.1 Overlevelse og rekruttering .....	8
3.1.2 Fostervekst.....	11
<b>4 Svalbard-rein; et evolusjonsmessig eksperiment i tilpasning uten rovdyr.....</b>	<b>12</b>
<b>5 Betydning av vinterklima og snødekkets beskaffenhet for overlevelse og rekruttering .....</b>	<b>13</b>
<b>6 Hva bestemmer kalvingstidspunkt? .....</b>	<b>15</b>
<b>7 Formering; et spørsmål om energi-økonomisering?.....</b>	<b>16</b>
7.1 Vekst før alder for kjønnsmodning.....	17
7.2 Drekthet og reproduksjons-strategi .....	18
7.3 Vekst etter oppnådd alder for kjønnsmodning.....	19
7.4 Begrensninger i vinterbeite og tannslitasje .....	21
7.5 Sommer-eller vinter-beiter; hva er mest bestemmende for vekst og rekruttering? .....	22
7.6 Overlevelses-strategi hos voksne dyr ved formering.....	22
7.7 Formering i perspektiv; "tilpasselighets"-kriteriet....	23
<b>8 Hva bestemmer kjønnsforholdet hos foster og hos rekrutterte individer? .....</b>	<b>24</b>
<b>9 Optimalt beitesøk og fettlagring; et spørsmål om formering eller rovdyrvern?.....</b>	<b>25</b>
<b>10 Tilpasning til rovdyr som en økologisk faktor .....</b>	<b>28</b>
<b>11 Konklusjon og konsekvenser for forvaltning .....</b>	<b>29</b>
<b>12 Litteratur.....</b>	<b>32</b>

# 1 Innledning

Jeg oppsummerer her noen av de viktigste resultater fra de siste 10 års forskning som jeg har publisert i 20 ulike fagtidsskrifter, de fleste av dem engelsk-språklige. Her prøver jeg å "sy" dem sammen, og presentere noen av de hypoteser som jeg arbeider videre med når det gjelder reinens atferdsmessige og økologiske tilpasning til høg fjell og arktis. Arbeidet er også en oppdatering av et resyme (på engelsk) jeg skrev i 1985 om betydningen av økologiske faktorer og atferdsmessig tilpasning for reinens livshistorie i forhold til mat (Skogland 1985a).

Følgende hypoteser er undersøkt eller testet:

1) Betydningen av tetthetsavhengig matbegrensning. Herunder vinter- og/eller sommerbeiters betydning på vekst, reproduksjon og overlevelse. Disse forhold belyses gjennom sammenlignende studier på bestander med ulik tilgang på og fordeling av mat i tid og rom.

2) Virker klima, kombinert med stor bestandstetthet som en bestandsregulerende faktor? Dette ble studert gjennom sammenligning av vekst, reproduksjon og overlevelse hos rein i stammer med oseanisk og kontinentalt klima, herunder snødekkets beskaffenhet og dets betydning for vinteroverlevelse.

3) En av de mest sentrale hypoteser i moderne økologi er **formerings-innsats** hypotesen. Denne hypotesen sier at ved begrensning av mat-tilgangen vil **økonomiseringen** av næringsinntaket/overskuddet hos hunndyr til bruk på både vekst, reproduksjon og overlevelse favorisere de individer som gjør det beste "fordelingsvalg" og fosterer flest levedyktige avkom fram til reproduktiv alder og derfor "vinner" det evolusjonsmessige "kappløpet". Hypotesen har jeg testet ved å se på betydningen av endret mat-tilgang på fosterets og kalvenes vekst og overlevelse fram til kjønnsmodning og ved å se på betydningen av drektighet-diing på simlenes egen vekst og egen overlevelse under ulik mat-tilgang.

5) Hvilke faktorer bestemmer kjønnsforholdet på fosterstadiet og for rekrutterte individer (fram til ett års alder)? Dette er en svært sentral hypotese i nyere evolusjons-teoretisk forskning, men ingen har enda gitt en overbevisende forklaring på den adaptive verdi av utvikling av ujevnt (forskjellig fra 50:50) kjønnsforhold hos ville dyrearter, spesielt klauvdyr, med ulike reproduksjons-system.

6) Betydningen av rovdyr-predasjon og verne-atferd som tilpasningsmekanisme for utvikling av reproduksjonsatferd, nomadisk livsførsel, flokkdannelse og valg av verne-områder (refugier) til kalving.

7) Hvilke faktorer bestemmer kalvingstidspunkt og synkronisering av kalvingen i tid? De to sentrale hypoteser for dette har vært at rovdyr virker som en synkroniserende faktor, og/eller at tidspunktet er bestemt av plantenes vekstsesong (fenologi).

8) Optimalt beitesøk og fettlagring; et spørsmål om formering og rovdyr-vern? Det optimale beitevalg er en av de andre "store" hypoteser i moderne økologi. Teorien foreslår at det maksimale opptak av fordøyelig energi er 1) et spørsmål om preferanser i plante- og habitat-valg innen rammene for den tilgjengelige tid til beiting og vomkapasitet som dyreartens levesett setter, eller 2) det minste tidsforbruk til beiting som er nødvendig for å skaffe seg den næring som gir individet vitalitet og kondisjon til å fostre flest avkom i forhold til andre individer ved det til enhver tid beste valg av mat (det såkalte funksjonelle svar på matfatets beskaffenhet og tilgjengelighet). Teorien, som i de fleste tilfeller bare er testet på dyr under kontrollerte betingelser, tar ikke hensyn til at ville bestander lever under truselen om rovdyr-predasjon. Jeg skisserer her den forskning og de resultater omkring dette problem som jeg har arbeidet med (Skogland 1980, 1984b, 1990).

Jeg anser det nødvendig å ha både et evolusjonsmessig og økologisk perspektiv på reinen når man skal prøve å forstå dens tilpasninger til det livsgrunnlaget som idag utgjør dens stadig mer truede leveområder, eller når vi skal forstå effekten av naturinngrep.

Hovedprinsippet for min forskning på villrein, har vært den sammenlignende metode, hvor atferd og bestandsdynamikk i stammer undersøkes når miljøforholdene endres eller er forskjellige. Denne metode er grunnlaget for mye av den moderne evolusjons- og atferdsøkologiske forskning idag.

Når det gjelder tilpasning til rovdyr trekker jeg inn erfaringer fra forskning i Nord-Amerika hvor de fremdeles har bestander av både villrein og store rovdyr, og sammenligner med en villrein-stamme som gjennom evolusjonen har tilpasset seg et rovdyrfritt miljø.

Til slutt drar jeg en foreløpig konklusjon med hensyn til konsekvenser for forvaltningen og diskuterer de funne resultater under punkt 1-8 ovenfor i lys av tidligere hypoteser for hva som bestemmer vekst og størrelsesforskjeller hos villrein i ulike områder (bl.a. Reimers 1980, 1989), betydningen av vinterbeitenes tilstand som forvaltningsgrunnlag og i den sammenheng Gaare og Skoglands (1980) matematiske lavrein interaksjonsmodell og dens premisser.

## 2 Om tilpasninger

Tilpasning kan defineres som resultatet av den evolusjonsprosess som har formet reinens levesett under påvirkning av de økologiske forhold som har rådet og råder i reinens leveområder gjennom utviklingshistorien.

**Levesettet** er de synlige uttrykk i vekst, formering, dødelighet, og atferdsmønstre som framkommer under gitte miljøbetingelser, og innen rammen for de fysiologiske begrensninger i størrelse som reinen også er underlagt. Dette siste skal jeg ikke komme nærmere inn på her.

De viktigste økologiske faktorene er tilgang på og fordeling i rom og tid av mat og rovdyr. Evne til å unngå rovdyr og finne det beste beitet i rom og tid er nedfelt i reinens atferd. For å forstå hvordan disse faktorene påvirker dyrene, må en derfor studere dyrenes reaksjoner når faktorene endres.

Naturgrunnlaget (sommer- og vinterbeiter) setter grenser for hvor mange individer i en reinstamme som kan overleve på lang sikt. Hvordan påvirkes enkeltdyrets formeringsinnsats når naturgrunnlaget setter begrensninger?

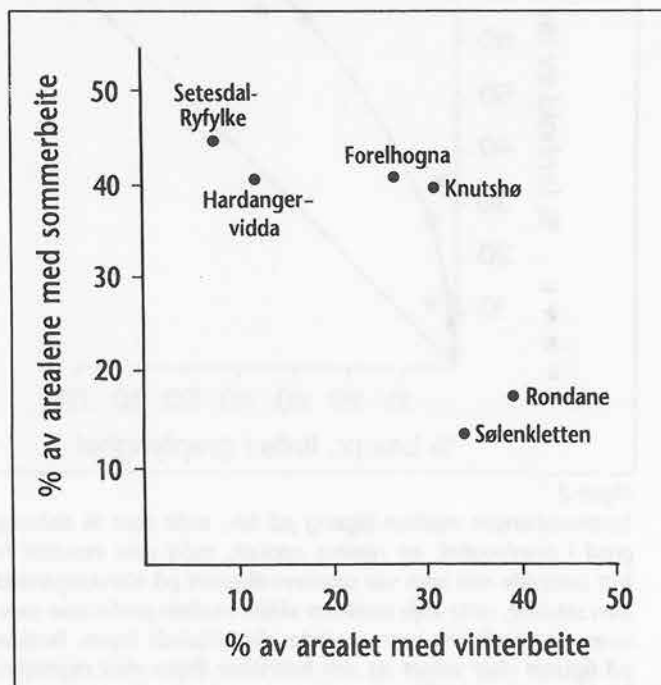
Begrensninger i naturgrunnlaget kan enten skyldes at dyrestammen er blitt så stor at matmangel og økt konkurranse om denne påvirker dyrenes livsvilkår, eller begrensninger kan skyldes miljøforstyrrelser ved at f.eks. menneskelig virksomhet i form av tekniske inngrep etc. begrenser dyrenes mulighet for å utnytte naturgrunnlaget.

Reinens tilpasning til naturgrunnlaget i våre fjellstrøk er en tilpasning til et miljø der beitetilgangen ikke er stor nok til at dyrene kan beite det samme areal på helårsbasis. Vandrings er derfor reinens tilpasningstrategi for å utnytte det spinkle naturgrunnlagets romlige fordeling i tid på en mest effektiv måte. Stengsler for reinens frie ferdsel nedsetter derfor i utgangspunktet reinens mulighet for å utnytte sin evne til vekst og formering som gjennom evolusjonsprosessen er formet i forhold til en vandringsstrategi med hensyn til utnyttelse av naturgrunnlaget.

For å forstå betydningen av at reinens frie ferdsel hindres, må vi studere dens bestandsmessige reaksjoner når den idag lever under sterkt begrensende miljøbetingelser.

For å forstå dette får man best innsikt ved å studere villrein som lever under endrede miljøbetingelser innenfor dens opprinnelige utbredelsesområde. figur 1 viser en framstilling av den prosentvise fordelingen idag av vinter- og sommerbeiter i noen villreinområder i Sør-Norge som jeg har valgt å undersøke nærmere. Det framgår av figuren at noen områder har overvekt av vinterbeiter, mens andre har overvekt av sommerbeiter, mens noen har en mer jevn fordeling av sommer og vinterbeiter.

I hovedsak skyldes dette at den moderne utvikling har skapt barrierer for reinens frie ferdsel, med andre ord har vi stengt stammer inne på deler av deres tidligere utbredelsesområder, slik at noen stammer har overflod på vinterbeiter fordi de på helårsbasis lever på sitt gamle vinterbeiteland, mens andre stammer har overflod av sommerbeiter men knapphet om vinteren. I dette arbeid skal jeg se på stammer hvor det er knapphet på vinterbeiter, som Setesdal-Ryfylke og Hardangervidda (øverst til venstre i figur 1). Setesdal-Ryfylke har også et sterkt oseanisk klima. Begge disse områdene har også slitte vinterbeiter, mens begge har kvalitetsmessig svært gode sommerbeiter. Jeg ser videre på Rondane-Sølenkletten (nederst til høyre i figur 1) som har overflod av vinterbeiter, men knapphet på sommerbeiter. Disse sammenlignes så med stammer som har en god fordeling av både vinter- og sommerbeiter, Knutshø og Forelhogna. I tillegg skal jeg se på Reindalen-stammen på Svalbard, som har gode sommerbeiter, men kort sommer, og lang vinter og svært lite og næringsfattig mat-tilgang om vinteren. Klimaet på den delen av Svalbard er dessuten nokså oseanisk, med uregelmessig innslag av mildvær og ising om vinteren, slik som i Setesdal-Ryfylke-området. Stammen har vært fredet mot jakt og har utviklet seg uten rovdyr.



Figur 1

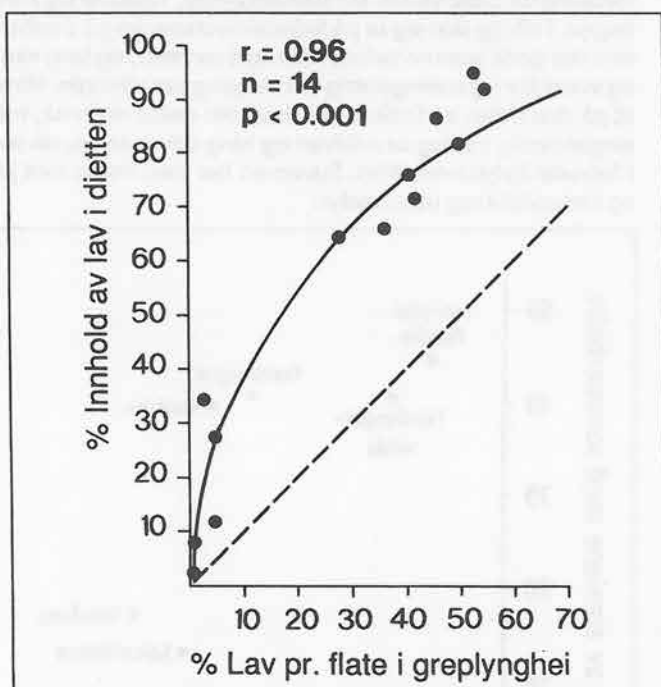
Sammenhengen mellom den arealmessige fordeling av vinterbeiter (greplynghei og rabbesivhei) og sommerbeiter (engsnøleier o. a. og myr) fra en del områder med villrein i Sør-Norge der disse forhold er undersøkt. Kilde: Gaare (1986), Gaare og Hansson (1987, 1989), Skogland (1983a).

The relationship between the aerial distribution of wintering foraging sites and summer foraging sites.



## 3 Reinens tilpasning til lavbeiter

Reinens tilpasning til lav som vinterbeite er dens mest karakteristiske særtrekk. Ingen andre klauvdyrarter har tilpasset seg å utnytte lav som føde så godt som reinen, både anatomisk, fysiologisk og atferdsmessig. Reinene viser en klar preferanse for lav, slik som gulskinn *Cetraria nivalis* og kvitkrull *Cladonia mitis* som vokser i matter i greplynghei på de snaublåste rabbene på fjellet. Eksperimenter som vi har utført på Hardangervidda med spiserørs-fistulert rein, viste at når reinen ble gitt tilgang på lavmatter av ulik dekningsgrad på bakken, valgte den lav i større proporsjon enn tilbudet (figur 22).



**Figur 2**  
Sammenhengen mellom tilgang på lav, målt som % dekningsgrad i greplynghei, og reinens opptak, målt som inntaket hos fritt beitende rein som var spiserørs-fistulert på Hardangervidda. Den stiplede, rette linje markerer skillet mellom preferanse som er over, og upreferert, som er under den stiplede linjen. Punktene på figuren viser valget og den heltrukne linjen viser regresjonen for valget. Kurven er av typen "funksjonelt svar" Holling type II, og i samsvar med teorien for et optimalt beitesøk. Kilde: Skogland (1984b).

The relationship between lichen winter food availability, measured as % aerial coverage, and consumption rate by esophageally fistulated reindeer freely grazing at Hardangervidda. The straight line marks the difference between preferred (above) and non-preferred, shown as points on the graph.

Med minkende tilgang på lav erstattet reinen gradvis lavinntaket med andre planter slik som blader og strø med lågre næringsverdi. Reinene hadde derfor et optimalt beitesøk for lav om vinteren. Fordi lav vokser svært seint, vil en reinstamme raskt nedbeite lavmattene hvis den beiter de samme mattene intensivt i flere år. Blir reinen hindret i å vandre, eller stammen blir for stor i forhold til mengdene med lavmatter innen leveområdet, vil lavmattene raskt forringes.

Vi skal se på effektene av slik nedbeiting av lavmatter ved først å se på Hardangervidda som eksempel, deretter se på effektene av vinterklima i Reindalen, Svalbard og i Setesdal-Ryfylke, deretter se på effekter av tørrere klima og knapphet på sommerbeiter i Sølnekletten-Rondane, og til sist sammenligne med Knutshø-Forelhogna der reinen har god tilgang på både vinter- og sommerbeiter.

### 3.1 Betydningen av begrensninger i vinterbeiter

#### 3.1.1 Overlevelse og rekruttering

Rekruttering defineres her som andelen kalver som når ett års alder. Figur 3 viser bestandstørrelse på Hardangervidda de siste 30 år. Rundt 1970 ble stammen ved bevisst avskytning redusert til 1/4 av nivået på slutten av 1960-årene. Først på 1980-tallet var stammen igjen vokst til et høgt nivå og er idag redusert til under det halve. Hvordan har denne sterkt vekslende bestandstørrelse påvirket livsvilkårene for dyrene i stammen når man antar at det er en sammenheng mellom stor bestand og økt dødelighet?

I figur 4 har jeg sammenlignet rekruttering i stammen i perioden før og etter den første store bestandstoppen på slutten av 1960-årene. Dette er vist som den øvre kurve for aldersfordeling i simplebestanden. Fordi dødelighet på hvert alderstrinn av voksne individer i aldersgruppen 2-10 år ikke er forandret, og er svært liten, representerer fallet i alderssammensetningen pr årgang, størrelsen på inngangen av nye rekrutter i den voksne bestand, dvs simple-åringer rekruttert pr simple. Den store bestanden på slutten av 1960-årene medførte en kraftig nedbeiting (Tveitnes 1980), og lavbeitene har i relativt liten grad hatt mulighet til gjenvækt etter dette pga den raske økningen i reinstammen igjen allerede mot slutten av 1970-årene.

Den nederste del av figur 4 viser rekrutterte åringer pr simple etter den første bestandstoppen i stammen, dvs rekrutterte åringer pr simple som var født i perioden etter 1968 og fram til slutten av 1970-årene. Forskjellen i vinkelkoeffisienten (b) mellom øvre og nedre regresjonskurve ( $b = -0.34 \pm 0.0259$  S.F., og  $b = -0.236 \pm 0.0419$  S.F.) var statistisk betydningsfull, og viste at det var 30% nedgang i rekruttering som et resultat av den

første bestandstoppen og nedbeitingen. Sammenligner vi rekrutteringen fra nedre kurve i figur 4 med rekrutterte kalv pr simle for perioden 1970-1989 (figur 6), vil 60% av de rekrutterte individer være simle-kalver (40:60 bukk:simle i kjønnsforhold, Skogland 1985b, 1986).

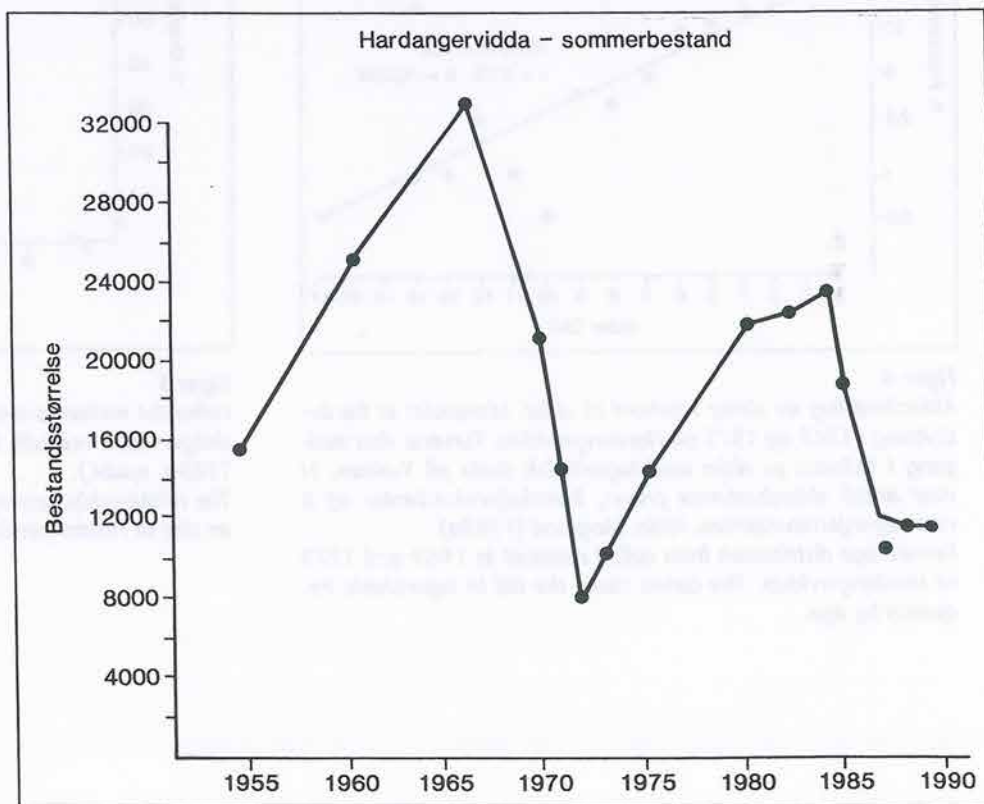
Resultatene fra Hardangervidda i figur 6 for årene 1970-1974 var 24.5 simlekalv pr simle, mens vinkelkoeffisienten i figur 4 for samme periode (fram til 1977) var 23.6%. Dødeligheten pr. år blant voksne simler i samme periode var 1.5% i gruppen 2-10 år (Skogland 1985b). Trekker vi voksen dødelighet fra rekrutterte simle-kalver, som var 24.5%, overlapper dette med verdien fra regresjonsanalysen i figur 4, som var 23.6%. Resultatene i figur 4 tyder derfor på at etter reduksjon i bestanden til 1/4 av sitt forutgående nivå, fikk vi ingen rask forbedring i simlenes formeringsevne.

Vinteroverlevelse hos fjorårskalvene (deres første vinter), derimot, sto i direkte forhold til bestandstørrelsen (figur 5). Ved stor stamme, med mer enn 14 000 dyr, døde et økende antall fjorårskalv om vinteren. Dette skyldtes direkte beitekonkurranse (Skogland 1989a,c). Fjorårskalvene har lågestatus og har liten mulighet for å vinne kamp om beitegroper i en beitende flokk. De konkurrerer mest seg imellom om de dårligste beitesstedene.

### Figur 3

Bestandsutvikling i villreinstammen på Hardangervidda siden den første flytelling i 1955. Punktene på figuren viser år der stammen blei totalteltet fra fly. Kilde: Skogland (1989a og upubl.).

Reindeer population development since the first aerial census in 1955 at Hardangervidda.



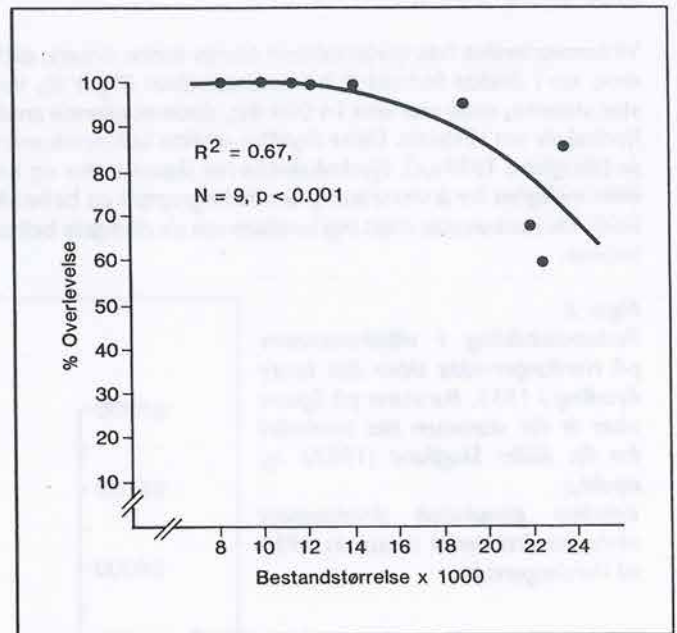
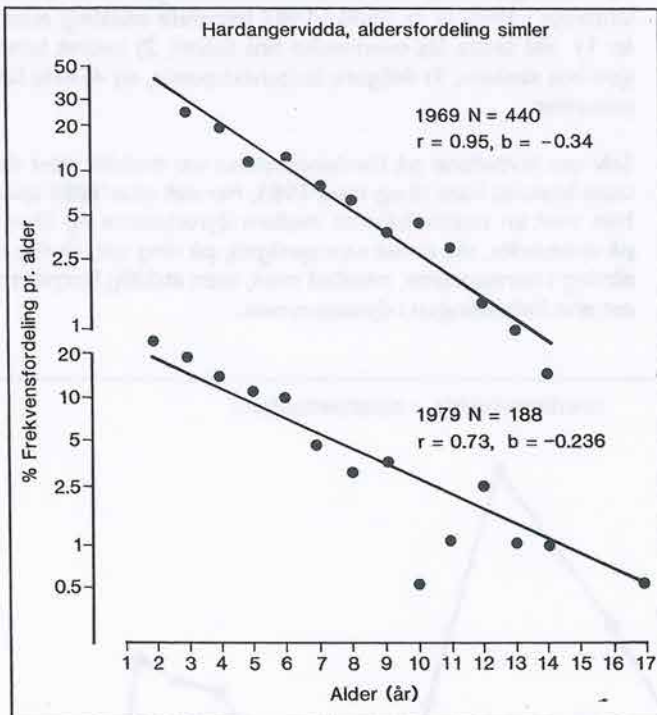
Variasjonen i rekrutterte kalver pr simle på Hardangervidda er også vist i figur 6, hvor jeg sammenligner dem med Knutshø, Setesdal-Ryfylke og Reindalen, Svalbard. Over en periode på 11 år etter 1970 varierte rekrutteringen på Hardangervidda mellom 20-50 kalv pr 100 simle  $\geq 2$  år. Variasjonen skyldes to forhold; i de år med stor stamme døde flere kalv om vinteren, mens i alle år klarte bare ca 40% av simlene å fø fram en levende kalv hvert år fordi de forbrakte mer energi enn de klarte å skaffe seg gjennom vinteren i svangerskapet. Variasjonen i rekrutterte kalv fra år til år skyldtes den varierende andel unge simler i bestanden (figur 7).

På Hardangervidda, viste en bestandsreduksjon fra ca 20 000 vinterdyr i 1983 til ca 9500 i 1984 følgende utvikling etter 5 år; 1) økt første års overlevelse hos kalver, 2) bedret kondisjon hos simlene, 3) tidligere fødselstidspunkt, og 4) økte fødselsvekter.

Selv om lavbeitene på Hardangervidda var nedslitt etter den store bestand fram til og med 1983, har det etter 1984 åpenbart vært en positiv balanse mellom dyrestamme og tilgang på vinterbeite, slik at det sannsynligvis, på lang sikt, vil skje en økning i lavressursene, parallelt med, men atskillig langsommere enn forbedringen i dyrestammen.

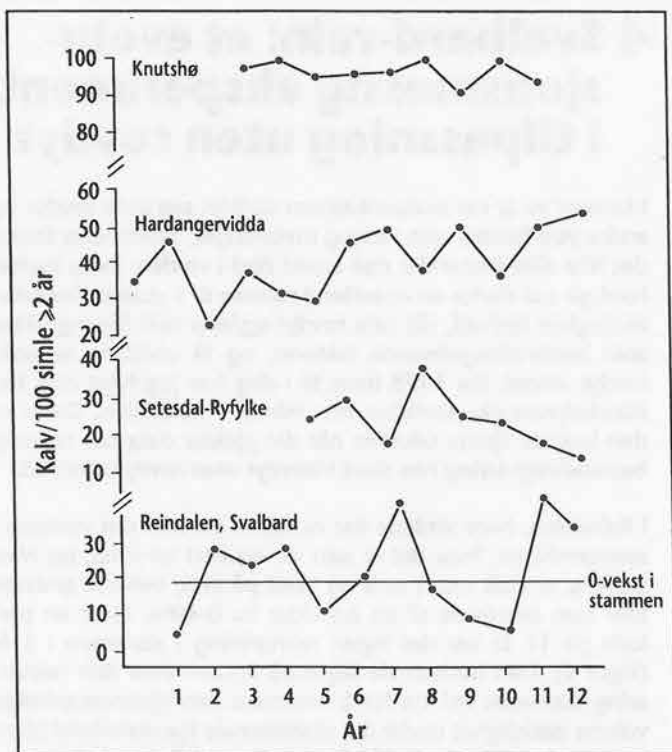
Den eneste langsiktige måling av effekten av villreinstammens størrelse på lavmattene på Hardangervidda var Tveitnes's (1980) målinger av lavmatter på faste ruter som startet i 1951. Fram til 1958, med en reinstamme på ca 15 000 vinterdyr, eller ca 20 dyr pr km<sup>2</sup> vinterbeite-areal, fant han ingen målbar endring i lavmattenes tilstand. Da stammene økte kraftig på 1960-tallet, fram til 1968, blei lavmattene kraftig redusert i mengde. Tilsvarende var det en viss regenerering av lavmattene fram til 1979 etter den sterkt reduserte reinstammen i første del av 1970-åra, som riktignok økte kraftig etter 1979. Etter dette er det ikke sammenlignbare målinger av endringer i lavmattene.

Etter at bestanden på Hardangervidda var redusert til det halve i 1984, tok det 5 år før rekrutteringen økte merkbart, slik som i 1989. I Knutshø var rekrutteringen høy og mindre variabel, og det var ikke påvist noe betydelig kalvetap i noen år. Rekruttering i Reindalen-stammen kommer jeg nærmere inn på i avsnitt 4. og Setesdal-Ryfylke-stammen i avsnitt 5. I alle disse sammenligningene er det korrigert for avskyting ved at rekrutterings-data er samlet om våren og høsten, før og etter jakt (Skogland 1985b).



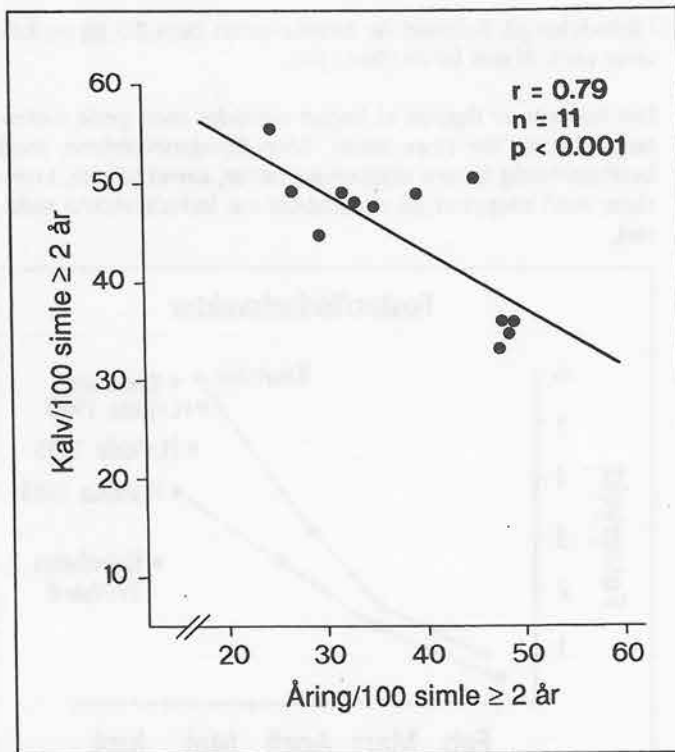
**Figur 4**  
Aldersfordeling av simler i forhold til alder. Materialet er fra avskyting i 1969 og 1979 på Hardangervidda. Kurvene viser nedgang i frekvens pr alder med logaritmisk skala på Y-aksen. N viser antall aldersbestemte prøver, korrelasjonskvotienter og b viser regresjonskvotienten. Kilde: Skogland (1989a).  
Female age distribution from culled material in 1969 and 1979 at Hardangervidda. The curves show the fall in logarithmic frequency by age.

**Figur 5**  
Forholdet mellom overlevende fjorårskalv fra høst til vår på Hardangervidda ved ulike bestandstørrelser. Kilde: Skogland (1987, 1989a, upubl.).  
The relationship between winter survival of calves and population size at Hardangervidda.



**Figur 6**  
Kalvetilvekst målt som kalv pr 100 simle  $\geq 2$  år som rekrutterer avkom til ett års alder i 4 ulike villreinstammer med ulik tilgang på vinterbeiter. Knutshø har gode vinterbeiter, Hardangervidda og Setesdal-Ryfylke har nedslitte vinterbeiter, og Reindalen, Svalbard har svært magre vinterbeiter og karrige forhold. Tallmaterialet er for årene 1979-89. Kilde: Skogland (1985a, 1986a, upubl.).

Recruitment measured as calves per 100 does  $\geq 2$  year of age in 4 different populations with unlike availability of winter food. Knutshø animals have good winter food availability, Hardangervidda and the Setesdal-Ryfylke animals have overgrazed winter pastures, and Reindalen, Svalbard has extremely meagre winter pastures without lichens. The latter two herds have a oceanic winter climate.



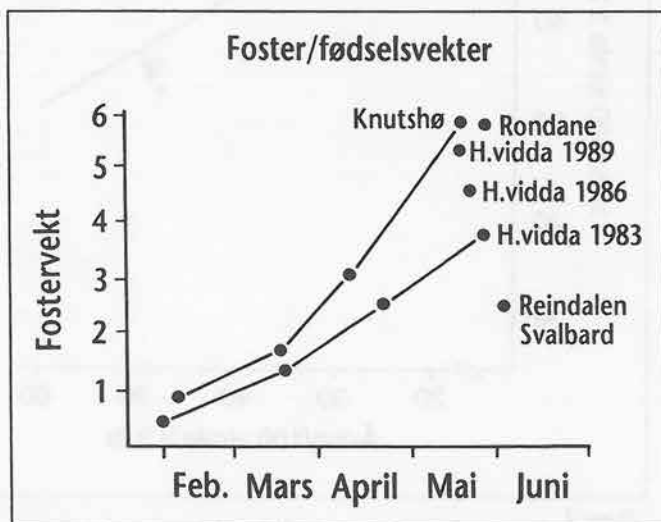
**Figur 7**  
Sammenhengen mellom andelen ettårige dyr i bestanden på Hardangervidda og hvor mange voksne simler som hadde levende kalv. Kilde: Skogland (upubl.).  
The relationship between the proportion of 1 year old females in the population at Hardangervidda and the proportion of adult does with a new-born calf.

### 3.1.2 Fostervekst

Figur 8 viser fosterutvikling på Hardangervidda og Knutshø, og fødselsvekter på Svalbard, på Hardangervidda, i Rondane og i Knutshø. Fosterstørrelse er gjennom svangerskapet fram til ca en måned før kalving klart korrelert med størrelsen på morydret (Skogland 1984a). Fosterveksten var derimot nedsett med 40% på Hardangervidda i siste del av svangerskapet i 1983 (da det var over 20 000 vinterdyr i stammen); kalvene var født seinere, og bare de som hadde større enn 3 kg's fødselsvekt overlevde (Skogland 1984a). Fødselsvekten for levende var bare 60% av vektene i Knutshø, hvor de var født ca 2 uker tidligere, og opptil 50% av kalvene på Hardangervidda døde i løpet av mai måned i det året da stammen var stor (1983). Fram til 1989 har det skjedd en gradvis forbedring i fødselsvektene på Hardangervidda, slik at de i 1989 nærmer seg vektene i Knutshø (5.5 mot 6.9 kg). I Rondane var fødselsvektene like høye som i Knutshø, men kalvene var i gjennomsnitt født 8 dager seinere.

I Reindalen på Svalbard var fødselsvekten bare 2.5 kg og kalvene var født den første uken i juni.

Det framgår av figuren at begge områder med gode vinterbeiter hadde like store kalver. Men Rondane-simlene, med kvalitetsmessig tørrere seinsommerbeiter, kalvet seinere. I områder med knapphet på vinterbeiter var fødselsvektene redusert.



**Figur 8**  
Fostervekst i løpet av svangerskapet fram til kalving i ulike villreinstammer, og kalvingsvekter. Kilde: Skogland (1984a, og upubl.).  
Fetal growth until birth and birth weights in different populations.

## 4 Svalbard-rein; et evolusjonsmessig eksperiment i tilpassning uten rovdyr

I tusener av år har svalbard-reinen utviklet seg uten rovdyr og andre ytre fiender enn vær og matmangel. Såvidt vites finnes det ikke slike bestander noe annet sted i verden. Dens livsforhold gir oss derfor en enestående sjanse til å studere hvordan økologiske forhold, slik som rovdyr og/eller mat-tilgang virker som bestandsregulerende faktorer, og til utvikling av anti-rovdyr atferd. Fra 1978 fram til i dag har jeg fulgt den bestanddynamiske utvikling hos villrein i Reindalen. Dette er den lengste kjente tidsserie når det gjelder data om naturlig bestandsregulering hos store klauvdyr uten rovdyr eller jakt.

I Reindalen, hvor simlene har ekstremt lite mat om vinteren i svangerskapet, hvor det er sein vår og kort sommer, og hvor kalvene er født svært små og seint på året, varierte andelen kalv som overlevde til ett års alder fra 0-40%. Over en periode på 11 år var det ingen rekruttering i stammen i 5 år (figur 6). Den horisontale linjen på figuren viser den rekruttering stammen må ha for å balansere den gjennomsnittlige voksne dødelighet under det eksisterende kjønnsforhold blant voksne dyr (Skogland 1985a, b). Etter 2-3 år med vekst i stammen, dør en stor del av kalvene i det første år med en klimatisk vanskelig vinter.

Selv om mekanismene ennå ikke er helt klarlagt, synes det å være grunnlag for å si at Reindalen-stammen er regulert av naturgrunnet, slik at den på lang sikt ikke produserer noe overskudd.

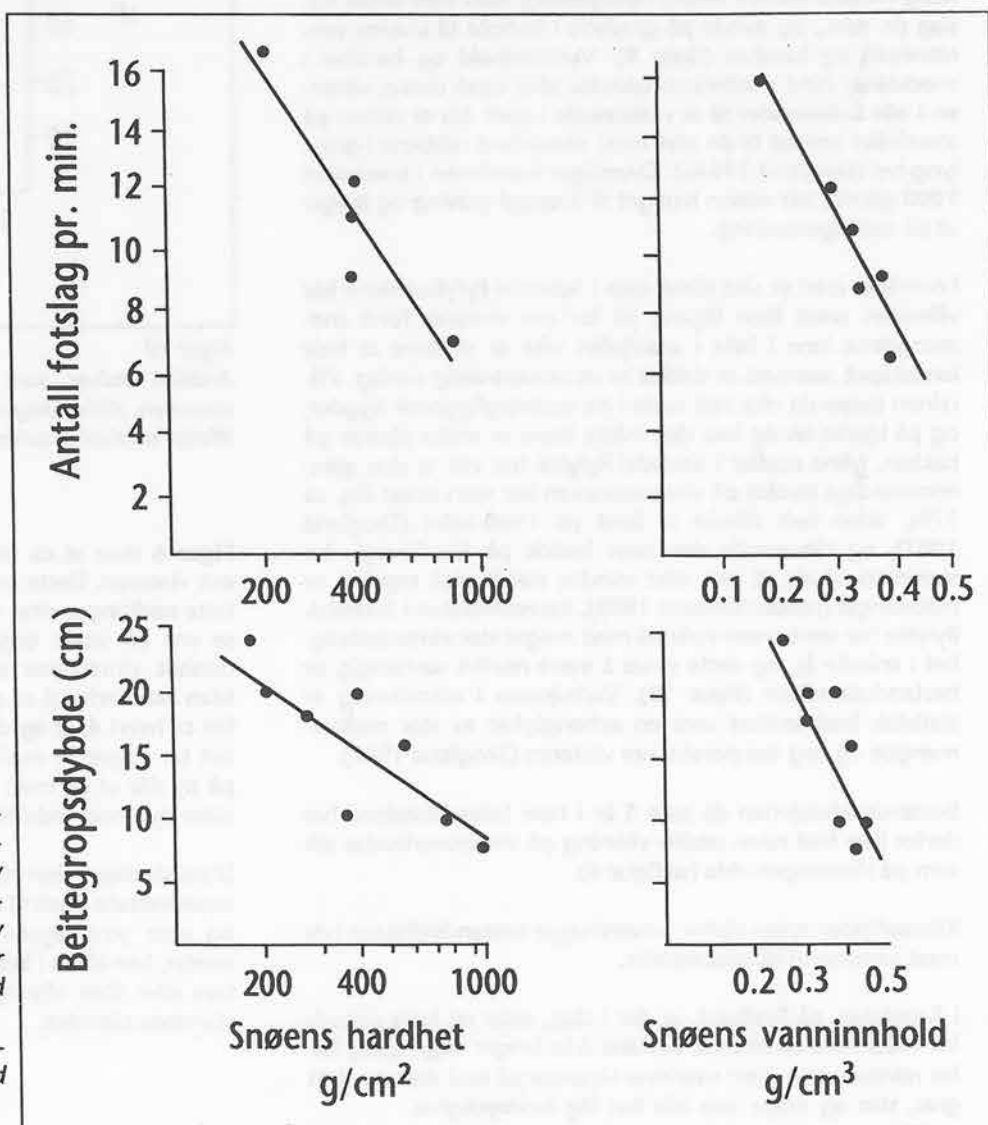
## 5 Betydningen av vinterklima og snødekkets beskaffenhet på overlevelse

Lav som vokser på bakken har sin største utbredelse i de nordlige boreale og subalpine områder og i kontinentale høg fjell. Lav har mindre utstrekning i høgarktisk og i kystnære områder. På øyer der det finnes reinsdyr, utgjør lav en svært liten del av vegetasjonen.

Betydningen av lav som beite skyldes reinens vel utviklede fysiologiske evne til å bryte ned en del antibakteriologiske stoffer som hindrer vomfloraen hos mange andre drøvtyggere i å kunne nedbryte og fordøye den.

Lav inneholder vesentlig lett-oppløselige karbohydrater som er god vedlikeholds-mat, men den inneholder for lite proteiner til at reinsdyr kan vokse på en slik diett. Derimot kan reinsdyr legge opp fettreserver om høsten på lav-beite, og dette kan være svært viktig for simlene som reservenæring under kalvingen og den energikrevende diingen tidlig på våren før groen er kommet.

Ved utsetting av rein på øya Sør-Georgia i Antarktis ved begynnelsen av dette århundre er det vist at rein kan vokse og overleve i områder med et oseanisk klima med mye snø og uten tilgang på lav. Men studier hittil tyder på at den maksimale veksthastighet i stammer med rik tilgang på lav som vinterføde er mer enn dobbelt så stor (ca 30-40%), som på områder uten lav (ca 17%).



Figur 9

Reinens vinterbeiting i forhold til snødekkets egenskaper målt ved beitegrøper på Hardangervidda. Til målinger av snødekkets motstand (hardhet) er benyttet en ramsonde, og til målinger av snøens vanninnhold er brukt er sylindere som fylles og veies. Kilde: Skogland (1978).

Winter foraging in relation to the characteristics of the snow cover, measured at cratering sites at Hardangervidda.

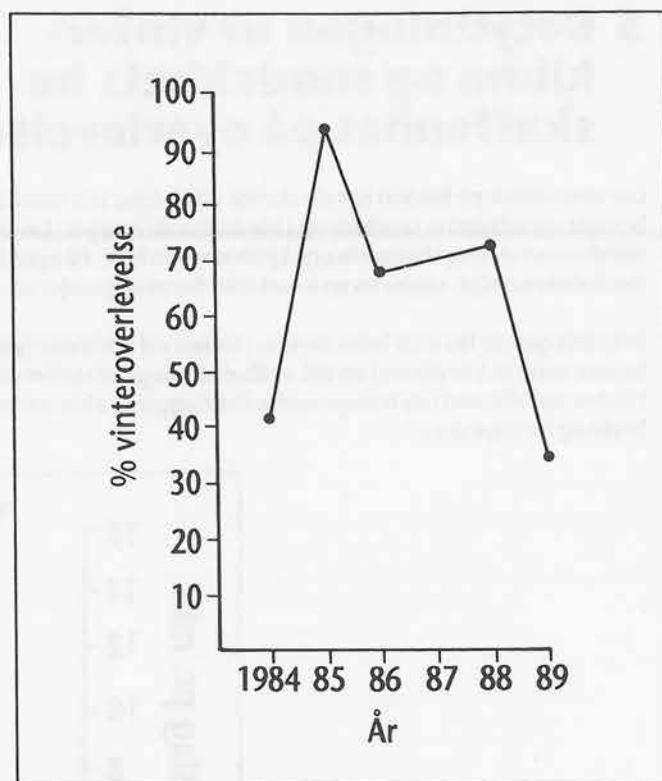
I Norge har vi to stammer som lever i sterkt oseanisk pregede områder, Setesdal-Ryfylkeheiene, og Svalbard. Setesdal-Ryfylke er det fjellparti i Sør-Norge som er mest utsatt for de framherskende sørvestlige milde vinter-lavtrykk. Her er det årvisst store snømengder, og snøen er oftest tettpakket gjennom gjentatte mildvær med regn og påfølgende frostperioder. En sammenligning av snøforholdene i Setesdalsheiene med Hardangervidda og Sølenskletten, viste at hardheten i snødekket var 7 ganger høyere i Setesdalsheiene enn i Sølenskletten og 3 ganger høyere enn på Hardangervidda, målt på de østligste områder i alle tre regioner (Johansen et al. 1978). Både snøens tetthet (vanninnhold) og hardhet er en funksjon av både tining/frysing og om nedbøren kommer som snø eller regn. De undersøkelser jeg har foretatt om reinens toleranse for snødekkets beskaffenhet, viser at det er en klar sammenheng mellom reinens beitegrops-graving, målt som antall fotslag pr. min., og dybde på gropene i forhold til snøens vanninnhold og hardhet (figur 9). Vanninnhold og hardhet i snødekket, samt snødekkets tykkelse øker også utover vinteren i alle fjellområder til et maksimum i april. Da er reinen på snaufjellet henvist til de aller mest snaublåste rabbene i grep-lyng-hei (Skogland 1984b). Overstiger hardheten i snødekket 1000 g/cm<sup>2</sup>, blir reinen tvunget til å oppgi graving og legger ut på næringsvandring.

I områder med et slikt klima som i Setesdal-Ryfylkeheiene har villreinen svært liten tilgang på lav om vinteren fordi snømengdene inne i heia i snaufjellet ofte er så store at hele landskapet nærmest er dekket av et sement-aktig snølag. Villreinen beiter da ofte helt nede i de omkringliggende bygder, og på bjørke-lav og hva den måtte finne av andre planter på bakken. Mine studier i Setesdal-Ryfylke har vist at den gjennomsnittlige tilvekst på vinterstammen har vært svært låg, ca 17%, siden helt tilbake til først på 1960-tallet (Skogland 1987), og tilsvarende den man hadde på Sør-Georgia før stammen nådde et mer eller mindre stabilt nivå regulert av matmangel (Leader-Williams 1988). Kalvetilveksten i Setesdal-Ryfylke har vært svært variabel med meget stor vinterdødelighet i enkelte år, og dette synes å være relativt uavhengig av bestandsstørrelsen (figur 10). Variasjonen i rekruttering er statistisk best forklart som en avhengighet av stor nedbørmengde og høg temperatur om vinteren (Skogland 1987).

Bestandsreduksjonen de siste 5 år i hele Setesdalsheiene har derfor ikke hatt noen positiv virkning på vinteroverlevelse slik som på Hardangervidda (se figur 6).

Klimaeffekten synes derfor å overskygge bestandseffekten i de mest værutsatte villreinområder.

I Reindalen, på Svalbard, er det i dag, etter en lang periode fra 1925 med en økende bestand ikke lenger tilgjengelig lav for reinstammen. Den overlever vinteren på små mengde tørt gras, strø og mose som alle har låg fordøyelighet.



**Figur 10**  
Andelen kalver som overlever vinteren i Setesdal-Ryfylke-stammen. Kilde: Skogland (1987, upubl.)  
Winter survival of calves in the Setesdal-Ryfylke herd.

Figur 6 viser at ca hvert 4. år dør nesten alle fjorårskalvene om vinteren. Dette sammenfaller med vintre da det er gjentatte nedisinger etter mildvær. Stor bestand, med konkurranse om en sterkt begrenset mattilgang, kombinert med et ustabil vinterklima synes foreløpig å regulere bestanden. Man kan derfor si at antall dyr i stammen "stanger" i beitetaket ca hvert 4. år og dette slår ut så mange unge og gamle at det tar et par år med gunstig vinterklima før en hard vinter på ny slår ut de mest utsatte årsklasser, som er fjorårskalv og eldre dyr med nedslitte tenner.

Disse studiene viser derfor at vinterklimaet kan være en sterkt medvirkende årsak til nedsatt produksjon i noen reinstammer, og uten ytre regulering av antall dyr i form av jakt eller rovdyr, kan klima i kombinasjon med en helt nedbeitet lavressurs eller liten tilgang på alternativ vinterføde, regulere en stammes størrelse.

## 6 Hva bestemmer kalvingstidspunkt?

Jeg har i det foregående vist at vinterbeitene i stor grad påvirker kalvenes overlevelsessjansje, både direkte ved beitekonkurranse, og via mødrene ved at fosteret er den eneste kategori i en reinstamme som skal vokse på morens vinterføde. I motsetning til hjort som utsetter den siste del av fosterveksten til hindene er kommet på tidlig vårbeite i mai, må simlene i høgfjellet la hele fosterveksten foregå på proteinfattig, så vel som mengdemessig fattig, vinterbeite. Nedsatt fostervekst og forsinket kalving medfører derfor nedsatt overlevelsessjansje for fosteret.

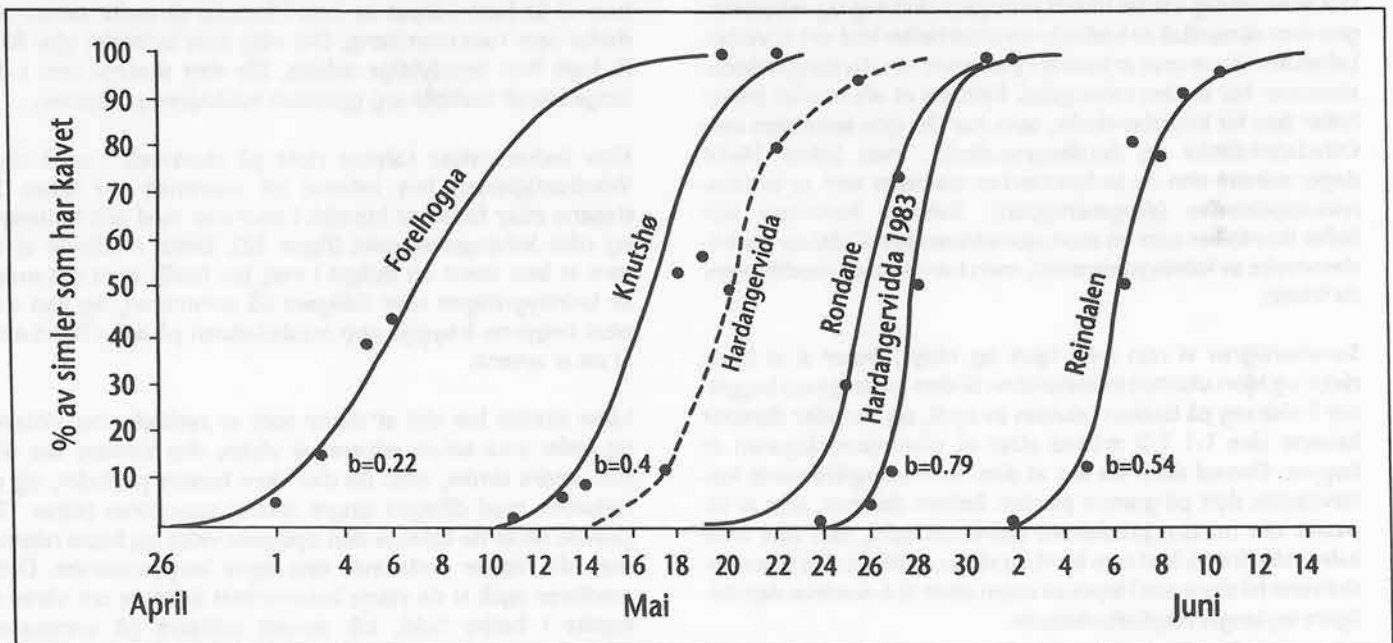
Kalvingstidspunktet er også resultatet av en tilpasning gjennom evolusjonsprosessen. Innen reinens utbredelsesområde på den nordlige halvkule har jeg funnet at kalvingstidspunktet står i sammenheng med lengden på plantevekst-sesongen (Skogland 1989c). Denne varierer med breddegrad og med høyde over havet, fra skogsområdene til høgfjellet. Vårlysning med groe kan man som regel finne i første del av mai i skogen i Skandinavia, mens på den høgarktiske tundra blir det først snøløsning og groe sist i juni.

Dette illuseres i figur 11 som viser kalvings-forløpet i 5 reinstammer som jeg har studert. Kalvingen er tidligst i en rein-

stamme som sannsynligvis har mye av sin opprinnelse i skogsrein (Forelhogna), mens vill fjellrein (Knutshø) kalver i midten av mai, selv om Forelhogna og Knutshø-stammene lever i beitemessig og geografisk identiske områder på hver sin side av Kvikne-dalføret. I Rondane er kalvingen ca en uke seinere enn i Knutshø, selv om Rondane-rein er genetisk lik Knutshø, og lever i tilstøtende område til Knutshø, men lenger øst i tørrere fjell. Kalvingen er noe mer synkronisert i tid i Knutshø enn i Forelhogna. I Reindalen på Svalbard kalver simlene i første uke av juni, og nesten alle kalver fødes samtidig, synkronisert i tid.

Simlenes kondisjon (hold) påvirker også fødsels-tidspunktet innen visse rammer. figur 11 viser at den gjennomsnittlige fødselsdato (da halvparten av simlene hadde kalvet) var 28 mai i 1983, mens den var 19 mai i 1989 på Hardangervidda. Tidligere kalving, etter en kraftig bestandsreduksjon som forbedret livsvilkårene for simlene, førte også til større fødselsvekter som vist i figur 8, slik at både tidligere fødsel og større fødselsvekter gir grunnlag for større voksne individer i etterfølgende år. Likeens føder Rondane simlene seinere enn i Knutshø, og den eneste påviselige miljøforskjell mellom områdene er en mindre andel av snøleie-vegetasjon og myrer i Rondane.

Studier på andre store klauvdyr i Nord-Amerika og i Afrika har framhevet at synkronisering av kalvingstidspunkt er en måte å verne seg mot rovdyr på ved at en stor mengde kalv som er født på samme tid, gjør det vanskelig for rovdyrene å drepe



Figur 11

Kalvingsforløp over tid i kalvingsperioden i 5 ulike reinstammer i Norge.  $b$  angir stigningskoeffisienten fra log. probit regresjonsanalyse av synkronisering av fødsler i tid. Kilde: Skogland (1989c og upubl.).

Calving time and synchronization of births in 5 different populations in Norway.



særlig mange før kalvene er mobile og i stand til å løpe unna farene.

Mine studier på rein motsier denne hypotesen (Skogland 1989c). Synkroniseringen (stigningskoeffisienten  $b$  i figuren) i kalvingsforløpet øker med breddegraden og er sterkest der plantevekst-sesongen er kortest i arktis, som på Svalbard, hvor reinen har utviklet seg uten rovdyr.

Underarten av rein som lever på Svalbard er den eneste kjente klauvdyrart som har utviklet seg uten påvirkning av rovdyr, og dens kalvingsatferd var derfor et unikt testgrunnlag for hvordan planteproduksjons-grunnlaget, uavhengig av rovdyr, virker bestemmende for fødsels-tidspunkt gjennom en tilpasningsprosess. Den korte og intense brunst-sesongen i villreinstammer blir derfor også en direkte konsekvens av evolusjon-prosessen som har virket bestemmende for synkronisering i både kalvingsforløpet og tidspunktet for fødsler.

Mine studier har vist at det er den korte alpine-arktiske sommeren med rask planteutvikling som er tilpasningsmekanismen for synkronisering i kalvingsforløpet og for tidspunktet for kalving. Reimers et al. (1983) påviste en sammenheng mellom kroppsvekter hos simler i noen villreinområder og kalvingstidspunkt, og tolket kalvingstidspunkt som et resultat av dyrenes høst-kondisjon. Det var en framskyvning av kalvingstidspunkt på Hardangervidda i perioden 1983-1989. Det er vanskelig å tolke framskyvningen i kalving og vektøkningen som et resultat av bedre sommerbeiter idet det er vinter-beiteforholdene som er bedret i perioden der Hardangervidda-stammen har endret kalvingstid. Reimers et al.'s modell passer heller ikke for Knutshø-simler, som har like god kondisjon som Ottadalen-simler og Forelhogna-simler, men kalver 10-14 dager seinere enn de to førstnevnte stammer som er av tam-rein-opprinnelse (skogsreintypen). Reinens kondisjon kan heller ikke tolkes som en evolusjonsdrivende miljøfaktor for bestemmelse av kalvingstidspunkt, men bare som en modifierende faktor.

Sammenligner vi rein med hjort og rådyr, finner vi at både rådyr og hjort utsetter fosterveksten til den første groen begynner å vise seg på bakken i slutten av april, og de føder deretter kalvene sine 1-1 1/2 måned etter at planteproduksjonen er begynt. Derved sikrer de seg at den mest energikrevende fosterveksten skjer på grønne planter. Reinen derimot, som er tilpasset det mindre produktive fjell-landskapet, kan ikke føde kalver så seint på året som hjort og rådyr, fordi da ville ikke reinskalvene bli store nok i løpet av sommeren til å overleve den tidligere og lengre høg-fjells-vinteren.

Derfor vil den relative betydning av tilstanden på vinterbeitene og vinterens lengde være større for reinsdyr enn andre hjortedyr.

## 7 Formering; et spørsmål om energi-økonomisering?

En av de mest fundamentale økologiske hypoteser hevder at ved en begrenset ressurs-tilgang (mat), vil dyrene måtte fordele den tilgjengelige energi på 1) vekst, 2) formering og 3) overlevelse (Skogland 1983). Dette kan belyses slik; Når næringstilgangen, målt som fordøyelig energi, er minimal, vil "forbruket" av denne på formerings-"innsats" ( $F$ ) være en funksjon av hvor mye energi som brukes til kroppsvekst ( $V$ ), reproduksjon ( $R$ ), og overlevelse ( $O$ ). Dette innebærer at formering har en kostnad.

$$F = \frac{R}{V+O}$$

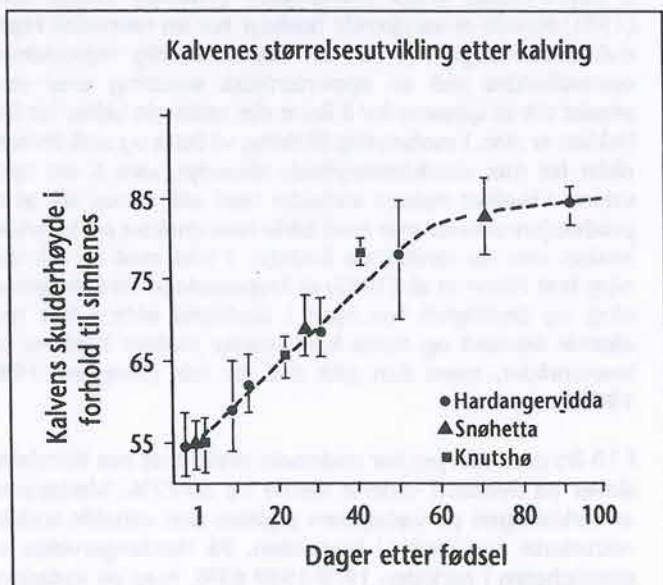
Endringer i de tre faktorene på høyre side i ligningen som skal til for å holde  $F$  konstant blir først målbare i naturen når beitegrunnlaget for individet blir knapt, eller ligger i nærheten av "beitetaket". For å forstå dynamikken i forholdet må derfor individene studeres når beitegrunnlaget endres. I hvilken grad, i vårt eksempel, en simle vokser istedet for å begynne med reproduksjon, og i hvilken grad hennes vekst, og diing påvirker hennes overlevelse og derfor påvirker antall avkom hun vil fø fram i løpet av livet i forhold til andre simler, må derfor sees i sammenheng. Det valg som individet gjør for å få fram flest levedyktige avkom, blir den strategi som i det lange løp vil nedfelle seg gjennom evolusjons-prosessen.

Etter fødsel vokser kalvene raskt på morsmelk i ca 3 uker. Veksthastigheten hos kalvene på morsmelk de første 50 dagene etter fødsel er identisk i stammer med ulik fødselvekt og ulikt kalvingstidspunkt (figur 12). Dette medfører at de som er født størst og tidligst i mai, blir ferdig med det meste av beinbygningen mye tidligere på sommeren, og kan deretter begynne å bygge opp muskulaturen på egen hånd etter at de er avvent.

Mine studier har vist at simler som er svekket etter vinteren og føder små kalver seinere på våren, dier kalvene like ofte som andre simler, men de dier dem kortere perioder, og de fortsetter med diingen lengre utover sommeren (figur 13). Derved sikrer de kalvene den optimale vekst og beste næring, men de taper enda mer sine egne kroppsreserver. Dette medfører også at de større kalvene født tidligere om våren av mødre i bedre hold, blir avvent tidligere på sommeren. Simler som føder i første del av mai, får hele den første og mest energi-krevende dieperioden under vinterforhold i mai måned. Reimers et al. (1983) har vist at simler i Ottadalen som føder tidlig i mai, mister mer kroppsvekt enn i Rondane

og på Hardangervidda, men fordi de blir tidligere ferdig med diing på forsommeren, får de likevel mer tid til å gjenoppbygge de forbrukte reservelagre, og samtidig fortsette å vokse. Som vist under punkt 7.3 nedenfor fortsetter simler i de beste områdene i Norge å vokse fram til ca 11 års alder under byrden med årlige svangerskap.

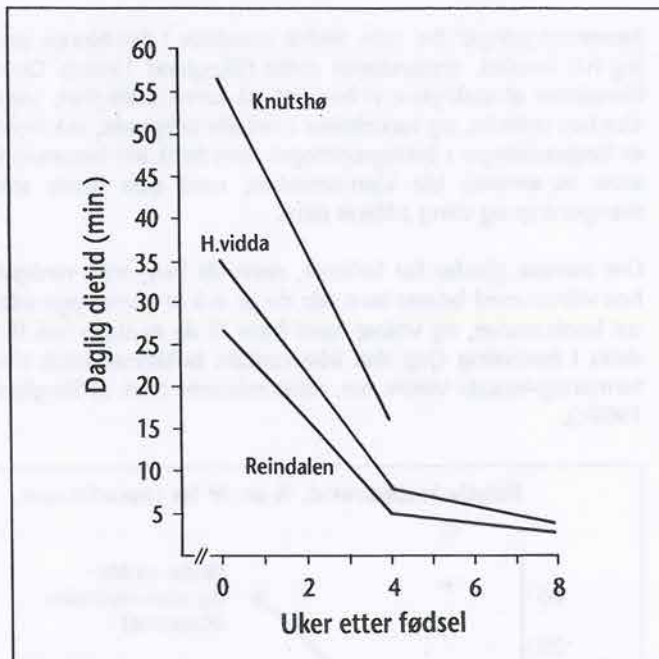
Dette har en viktig konsekvens for simlene; hvis de er i stand til å føde kalver tidlig og avvenne dem tidlig, vil de sikre seg den siste del av sommeren til å fornye sine egne kroppsreserver, både i form av vekst og fettlagring, til å møte et nytt svangerskap og en ny vinter. Hvis simlene derimot på grunn av kvalitetsmessig dårlige seinsommerbeiter, eller spesielt nedslitte vinterbeiter har nedsatt kondisjon med mindre kroppsfett, med forsinket fødselstidspunktet, og føder og møter die-perioden uten reservenæring, blir de nødt til å fordele den energikrevende melkingen over en lengre del av sommeren for å opprettholde kalvens vekst. Slike simler taper derfor relativt sett sine egne kroppsreserver mer enn simler med reservelagre av fett ved starten på kalvingen, og de får heller ikke tid til å fornye egne reserver like godt før høsten og ny brunst.



**Figur 12**

Relativ kroppsvest hos kalver fra fødsel målt som skulderhøyde i forhold til morens skulderhøyde ved hjelp av fotografi og optisk avstandsmåler. Stolpene viser variasjon omkring middelverdiene (standardavvik) fra de tre reinstammene. Kilde: Skogland (1983a, se også beregning for høyde fra avstandsmåling og fotografier i denne).

Relative body growth rate among calves after birth measured as shoulder height by means of photography and an optical distance measurement.



**Figur 13**

Daglig dietid i tre villreinstammer i forhold til tid etter fødsel. Kalvene er født tidligst i Knutshø, og seinest på Svalbard, se Figur 8. Kilde: Skogland (1989c).

Daily suckling time in three populations in the period after birth.

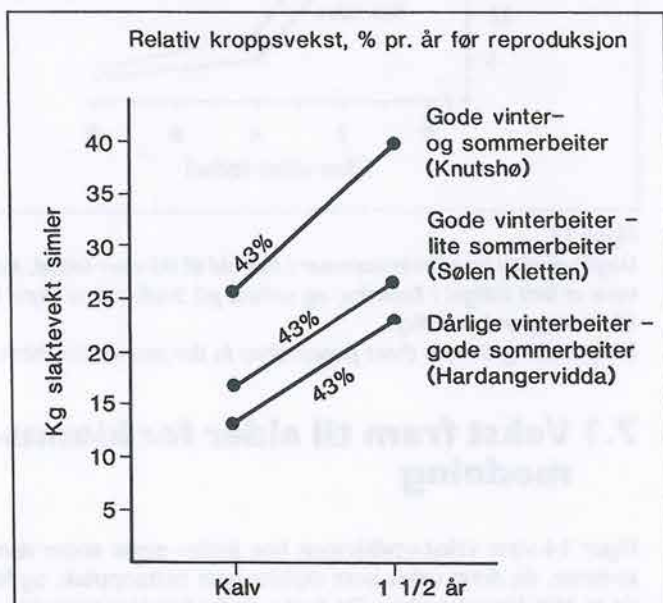
## 7.1 Vekst fram til alder for kjønnsmodning

Figur 14 viser vekst-utviklingen hos simler deres andre levsommer, da deres vekst bare skyldes eget beiteopptak, og før de er blitt kjønnsmodne. De fleste simler blir kjønnsmodne 1 1/2 år gamle. Figuren viser at fram til alder for kjønnsmodning vokser simlene i tre ulike områder like raskt, målt i relativ kroppsvest (RV), uavhengig av hvilket område de lever i. RV måles som  $RV = \frac{V_t - V_{t-1}}{V_{t-1}}$ , hvor V er vekt og t og t-1 er tid. Hardangervidda (vist nederst i figuren), har nedslitte vinterbeiter, men gode sommerbeiter. Simlene var født små i 1983 og blei små som 1 1/2 åringer. Sølenkletten-simlene, som har gode vinterbeiter, men knapphet på sommerbeiter i de kontinentale innlandsstrøk i Rondane, vokser like raskt. Knutshø-simler, som var født 60% større enn Hardangervidda-simler, og som har gode både vinter- og sommerbeiter, vokser raskt og oppnår 40 kg slaktevekt som 1 1/2 åringer.

Sammenligningen viser at beitegrunnlaget vinter eller sommer ikke begrenser reinens relative vekstrate før kjønnsmodning og reproduksjon.

Sammenligninger fra flere andre områder i Sør-Norge som jeg har foretatt, understøtter dette (Skogland 1986a). Dette innebærer at utslagene vi har sett på kalvedødelighet, størrelse hos nyfødte, og forsinkelser i fødsels tidspunkt, må skyldes begrensninger i beitegrunnlaget som først blir hemmende etter at simlene blir kjønnsmodne, med den byrde som svangerskap og diing påfører dem.

Det samme gjelder for bukker, men de begynner vanligvis hos villrein med brunst først når de er 4-5 år gamle pga seksual konkurranse, og vokser raskt fram til de er store nok til å delta i formering (jeg skal ikke omtale bukkenes vekst eller formering-innsats videre her, men refererer bare til Skogland 1989c).



Figur 14

Relativ kroppsvekst i % hos villreinsimler målt som differansen mellom slaktevekt hos kalv og 1 1/2 åringer, før de blir kjønnsmodne. Tallene er fra områder med tre ulike typer beiter; gode vinter- og sommerbeiter (øverst), gode vinterbeiter og knapphet på sommerbeiter (midterst), og nedslitte vinterbeiter og gode sommerbeiter (nederst). Kilde: Skogland (1986a).

Relative body growth rate (%) among females until 1 1/2 years of age. The upper part of the graph shows animals from a herd with good access to both high-quality summer and winter pastures, the middle shows animals with access to good-quality winter pastures but low quality summer pastures, and the lowest shows animals from a herd with overgrazed winter pastures but good-quality summer pastures.

## 7.2 Drektighet og reproduksjonsstrategi

Etter at simler har oppnådd 1 1/2 års alder, er de fleste simler drektige hvert år resten av sine leveår i de fleste områder (Skogland 1985a). En høy drektighetsfrekvens hvert år hos simler som er 2 1/2 år og eldre kan sees som et resultat av en tilpasning der reinen gjennom evolusjonsprosessen har utnyttet sommerbeitene maksimalt og vandret til de beste vinterbeiter hvert år og derved sikret seg tilgang på lav-beiter som var gode nok til å sikre fosteret nok næring gjennom svangerskapet om vinteren.

Et slikt levesett der hunndyr blir drektige de aller fleste år etter at de er blitt kjønnsmodne, er påvist hos nomadisk nord-amerikansk karibu og norsk villrein (Skogland 1984a, 1985a, b, 1989d) og hos nomadisk afrikansk gnu (Sinclair og Norton-Griffiths 1985). Hos peary-karibu i høgarktiske områder i Canada derimot kan forholdene være så ekstreme om vinteren og sommeren så kort at simler ikke klarer energetisk å opprettholde årlige svangerskap (Thomas 1982). Geist (1981) foreslo at vandrende flokkdyr har en nomadisk reproduksjonsstrategi, hvorved en konstant årlig reproduksjon opprettholdes ved en opportunistisk vandring over store arealer slik at sjansene for å finne det optimale beitet for hele flokken er stor. I motsetning til dette, vil faste og små leveområder for mer områdetilknyttede klauvdyr, som f. eks hjort, variere i kvalitet mellom individer med ulik status, slik at reproduksjon varierer mer med både leveområdet og individets kvalitet enn for vandrende flokkdyr. I tråd med en slik tolkning fant Albon et al. (1985) at kroppsvekten for kjønnsmodning og drektighet hos hjort i Skottland økte i takt med økende bestand og større konkurranse mellom hindene om leveområder, mens den gikk ned for rein (Skogland 1983, 1989d).

I 10-års perioden jeg har undersøkt drektighet hos Reindalen-simler på Svalbard varierte denne fra 50-77%. Mesteparten av forklaringen på variasjonen skyldtes den variable andelen rekrutterte ung-simler i bestanden. På Hardangervidda var drektigheten i perioden 1979-1989 83%, med en variasjonskoeffisient på bare 4.4%. Det eneste året da det var tilnærmet "svikt" i drektighet, var i 1984 da bare 57% var drektige. Dette skyldtes etter observasjoner å dømme at de rekrutterte kullene av simler de 2 forutgående år hadde svært små individer, som var, etter alt å dømme, for små til kjønnsmodning i "normal" tid.

Kjønnsmodning påvirkes også av predasjonstrykket. I stammer med vedvarende høy predasjon på yngre årsklasser og svært lange årsvandring, som hos nord-amerikansk villrein (karibu), utsettes kjønnsmodning til simlene har oppnådd dobbelt så høy kroppsvekt, ved 3 1/2 års alder, som størrelse-

en hos kjønnsmodne 1 1/2-årige simler på Hardangervidda (figur 15). Hva er årsaken til slike store forskjeller innen samme dyreart?

Nyere forskning har vist at drektighet er en adaptiv funksjon av formering-innsats og påvirkes etter relativt få generasjoner av det naturlige utvalg (Stearns 1983). Hvis (O) i formerings-innsats ligningen påvirkes av predasjon, vil det gjennom det naturlige utvalg skje en tilpasning i alder/vekt for kjønnsmodning som sikrer størst sjanse for å yte levedyktig avkom (Skogland 1989d).

En slik tolkning er i tråd med evolusjonsteorien, og kan i stor grad belegges med data på både fisk og pattedyr (se f. eks. Skogland 1989d).

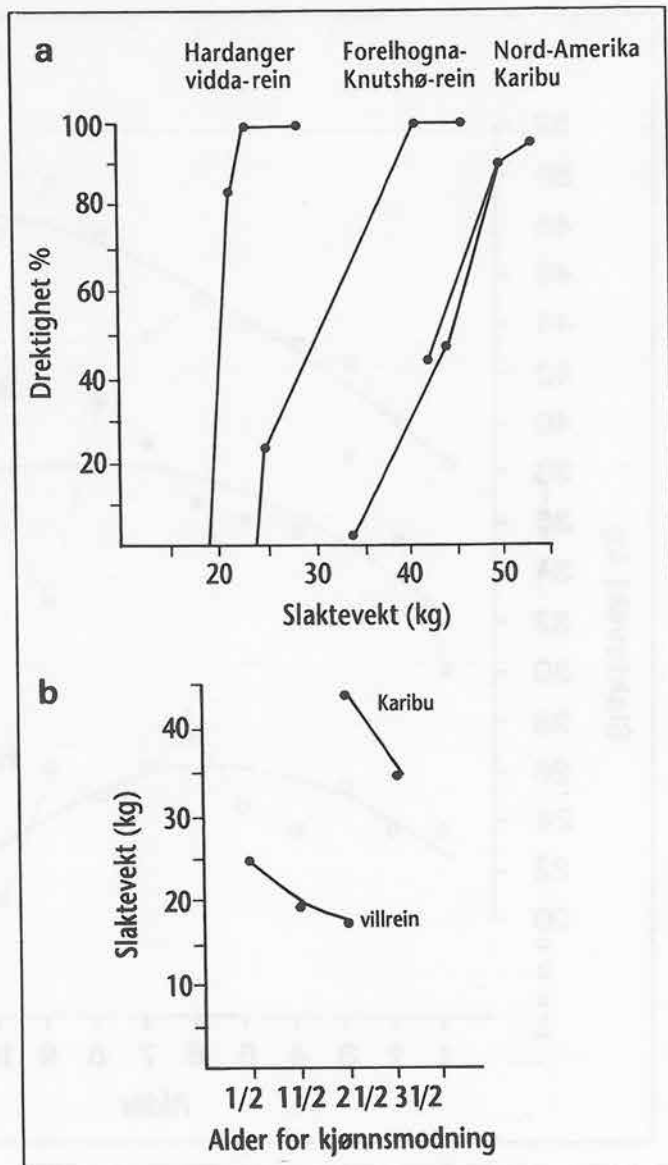
Årsaken til dette er at det overordnede "mål" med prosessene i naturen er å sikre at hvert individ vil produsere flest avkom som igjen vil produsere nytt avkom. Dette skjer enten med å vente med å føde til mødrene er så store at kalvene sikres en tidligst mulig og stor vekt som gjør dem best istand til å overleve rovdyr, eller å føde flest mulig tidligst mulig (selv om de er små) før simlene selv blir skutt (Skogland 1989d). Kjønnsmodning er derfor åpenbart fleksibel i forhold til å overleve både rovdyr som unge eller voksne, såvel som beiteforhold og klima.

Figur 15 viser også at minimumsvekten for oppnådd kjønnsmodning synker med økende alder for individer som ikke var store nok til å oppnå kjønnsmodning året før.

### 7.3 Vekst etter alder for oppnådd kjønnsmodning

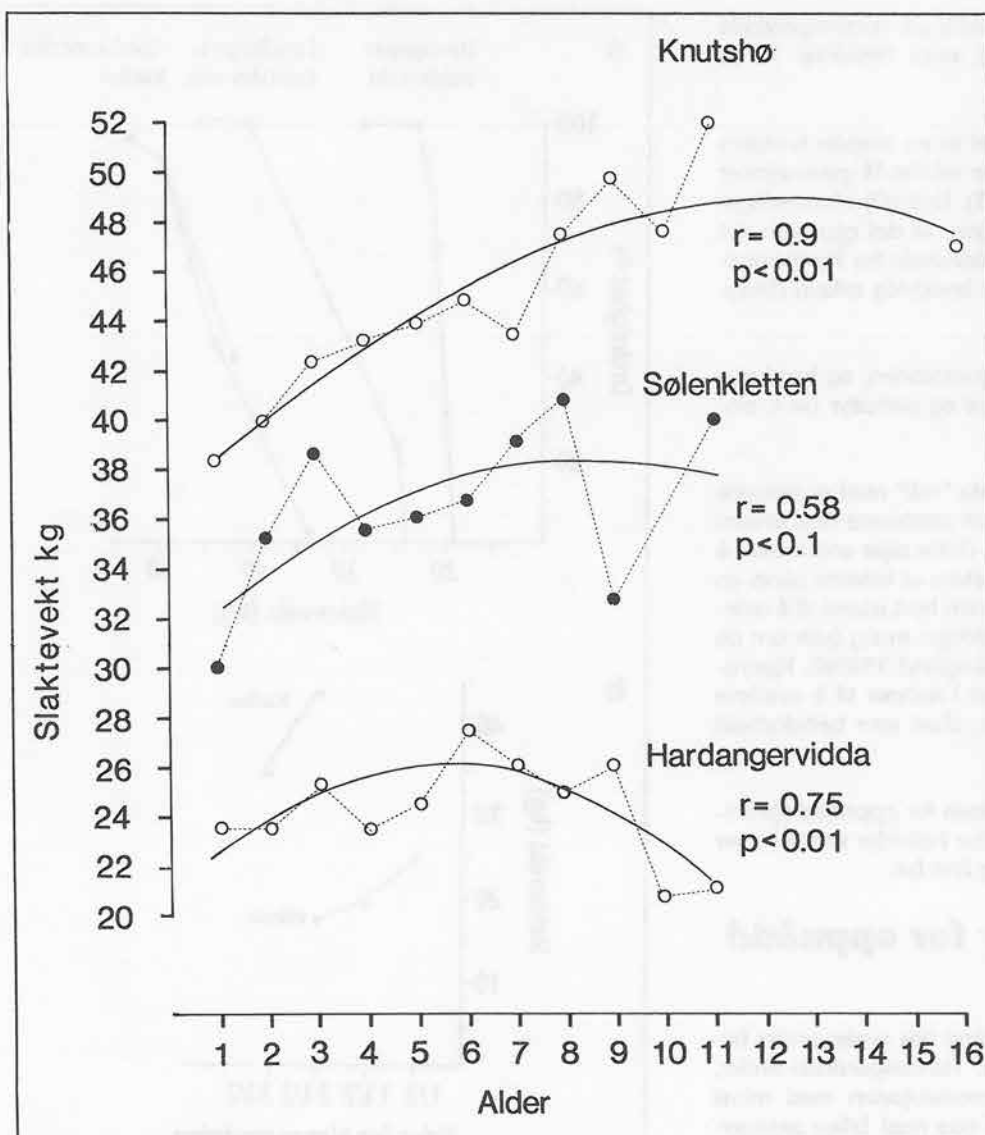
Figur 16 viser størrelse og vektutvikling hos simler under belastningen med årlige svangerskap. Hardangervidda-simler, (vist nederst i figuren), startet reproduksjonen med minst kroppstørrelse. De fortsatte å vokse noe med årlige svangerskap, men allerede etter 5 reproduksjons-sesonger begynner de å miste kroppsvekt. Ved 11 års alder har de bare 40% av kroppsvektene til simler med gode vinter- og sommer-beiter (Knutshø, vist øverst i figuren). Simlene i Sølenkletten vokser også etter at de starter reproduksjon, men mindre. Simlene i Knutshø og Forelhogna har først ved 11 års alder, etter årlige svangerskap, oppnådd samme vekten som debut-vekten for kjønnsmodning hos nordamerikansk karibu som er kjønnsmodne 3 år gamle (figur 15 og 16).

Dette skyldes sannsynligvis at selv om norske simler ikke veksthemmes før de blir kjønnsmodne, vil de bli hemmet ved diing fordi de da bruker det beste beitet om forsommeren til diing, og må bruke seinsommeren til gjenoppbygging av fettreserver og eventuelt vekst. Sammenligningen mellom karibu



Figur 15  
Drektighet i forhold til størrelse hos villrein i tre ulike stammer (a). Minimumsvekter for kjønnsmodning i forhold til størrelse/alder (b). Kilde: (Skogland 1989d).  
Fecundity relative to body size in 3 different herds (a) and minimum body weights of maturity (b).

og rein tyder på at vekter oppunder 50 kg slaktevekt er den optimale, fullvoksne vekten hos reinsdyr-simler i et rovdyrmiljø. Hvor lang tid simler bruker på å oppnå en slik optimal vekt, blir da et spørsmål om hvilke begrensninger med hensyn til predasjon og beiteforhold de er underlagt.



**Figur 16**

Sammenhengen mellom størrelse, vekst og alder hos simler etter at de er blitt kjønnsmodne med årlig drektighet. Tallene er fra områder med tre ulike typer beite. Øverst; gode vinter- og sommerbeiter, midterst; gode vinter- og knapphet på sommerbeiter, nederst; nedslitte vinterbeiter og gode sommerbeiter. Se også Figur 17 for forklaring på vekt-nedgang hos Hardangervidda-simler. Kilde: Skogland (1984a, og unpubl.).

The relationship between body size, growth and age among females after the age of maturity. The upper part of the figure shows animals from a herd with good access to winter and summer pastures, the middle shows animals from a herd with good access to high-quality winter pastures but low-quality summer pastures, while the lower part shows animals from a herd with overgrazed winter pastures but good-quality summer pastures.

Alt tyder på at i de tørre områdene i Sølenskletten er det tilstrekkelig snøavsmelting fra vinteren til å sikre god plantevekst på forsommeren, men på ettersommeren blir det for lite avsmelting til fortsatt planteproduksjon, slik at denne tørker opp tidligere i disse områdene enn i mer vestlige områder. Hvis god kvalitet på seinsommer- og de tidlige høst-beiter er avgjørende for rask fettoppbygging og tidlig brunst hos voksne simler, vil simler etter flere år med sein kalving og oppfostring komme i en dårligere energi-balanse hvis muligheten for fettlagring blir for dårlig. De hemmes derfor i egen vekst, men sikrer likevel sin avkomproduksjon.

Resultatene i figur 11 tydet på at simler kommer seinere i brunst når seinsommer-beitene blir magrere, noe som medfører seinere kalving, slik som vist for Rondane.

Hva er så årsaken til at Hardangervidda-simlene mister så mye vekt allerede ved halvparten av sin livslengde, så lenge de har tilgang på gode sommerbeiter?

Årsaken til dette må vi lete etter i deres vinterbeite-situasjon.

## 7.4 Begrensninger i vinterbeiter og tannslitasje

Nedslitte vinterbeiter med mangel på lav og få alternative beiteplanter i de norske høgfjell medfører at reinen i større grad beiter fra strøfall på bakken og fra steinlav.

Denne beitingen medfører en uforholdsmessig sterk slitasje av tennene fordi de får i seg mer småstein og gruspartikler som slipes på tennene. **Figur 17 a** viser at allerede ved 6-7 års alder har Hardangervidda-simler like nedslitte jeksler som simler på gode vinterbeiter i Knutshø som er 12-13 år gamle og ved slutten sin livslengde.

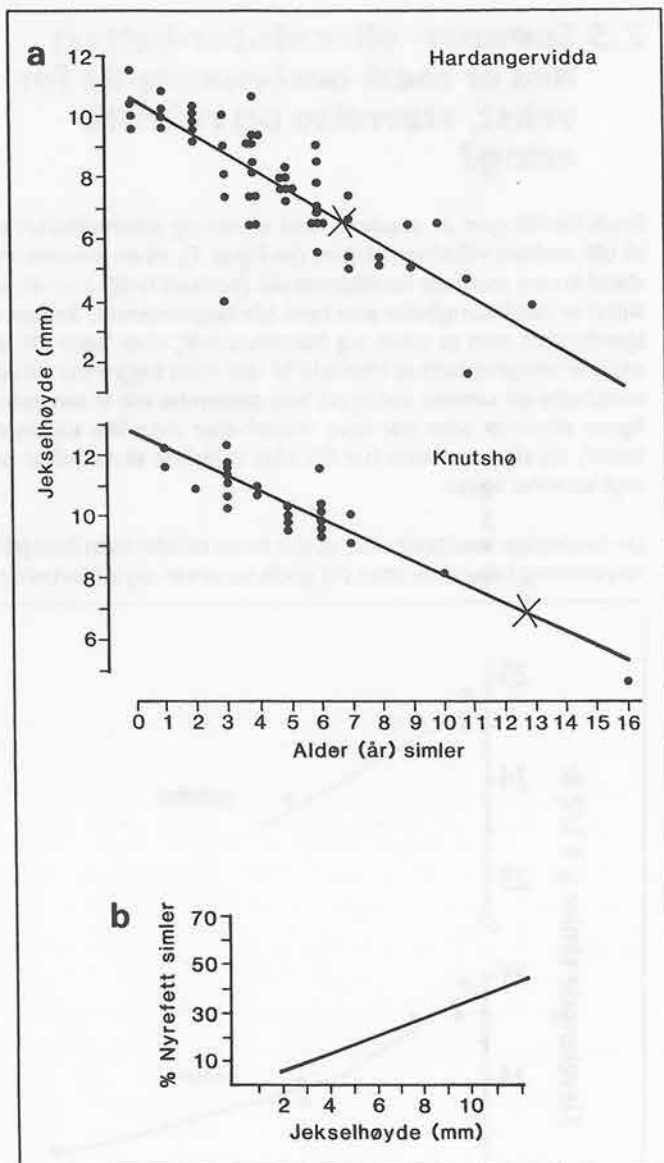
Nedslitte tenner medfører at tyggingen av maten nedsettes slik at større partikler kommer i magesekken hvor mikrofloraen vil bruke lenger tid på å nedbryte disse til tilgjengelig næring. Samtidig vil drøvtyggingen forlenges og senke omsetnings-hastigheten i vomma.

Tannslitasjen nedsetter derfor dyrets evne til å utnytte beitet, slik at selv gode sommerbeiter ikke blir nyttbare nok. Dette er derfor den direkte årsak til nedsatt kondisjon fordi det er en sammenheng mellom tannslitasje og fettlagring (se **figur 17b**).

Med nedsatt fettlagring klarer de heller ikke å produsere en levende kalv hvert år, selv om de blir drektige. Dette forklarer også hvorfor det var nedsatt kalveproduksjon i så mange år etter at stammen var redusert i størrelse på Hardangervidda (**figur 3**). Forholdet forklarer også at simler som av mangel på energi kalver seint og avvenner kalven seinere på sommeren, har en kortere del av seinsommeren til å fornye egne kroppsreserver, samtidig som de også i tillegg har dårligere tenner til å utnytte det tilgjengelige sommerbeitet, selv om det er aldri så rikt!

Gode sommerbeiter fører til at simlene kan fortsette å vokse i størrelse etter at de er blitt kjønnsmodne. Dette kan de bare gjøre hvis de samtidig har gode vinterbeiter, slik at de kan føde kalver tidlig som blir avvent tidlig, slik at simlene kan bruke protein-tilskuddet fra rike seinsommer-beiter til egen vekst og fettlagring. Dette gunstige energitilskudd hemmes ved dårligere seinsommerbeiter, samtidig som dette kan føre til seinere eggløsning og seinere brunst, likeens som for dårlige vinterbeiter, og dermed seinere kalving.

Dette "beitesyndrom" som kommer til synlig uttrykk i sein kalving, kan altså forårsakes av både dårlige vinter- og sommer-beiter som vist i eksemplene fra Hardangervidda og Rondane.



**Figur 17**

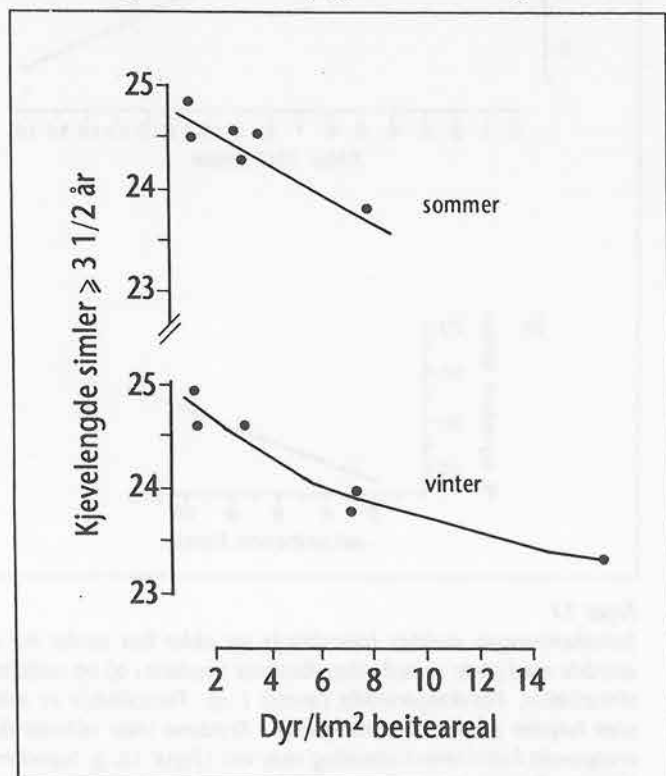
Sammenhengen mellom tannslitasje og alder hos simler fra et område med gode vinterbeiter, Knutshø (nederst i a) og nedslitte vinterbeiter, Hardangervidda (øverst i a). Tannslitasje er målt som høyden på første molar-jeksel. Kryssene viser alderen der kroppsvekt kulminerer i utvikling som vist i **Figur 16**. **b**. Sammenheng mellom tannslitasje og fettlagring hos simler målt ved nyrefett-indeksen. Kilde: Skogland (1988).

**a**. The relationship between tooth wear and age among females from a herd with good winter pastures (upper) and overgrazed winter pastures (lower). **b**. The relationship between tooth wear and the kidney fat index.

## 7.5 Sommer- eller vinter-beiter; hva er mest bestemmende for vekst, størrelse og rekruttering?

Fordi fordelingen av arealene med vinter-og sommerbeiter er så ulik mellom villreinområdene (se figur 1), vil en økende bestand kunne medføre kondisjonssvikt (nedsatt hold) som et resultat av det sesongbeite som først blir begrensende. Bruker vi kjevelengde som et vekst- og størrelses-mål, viser figur 18 at økende bestandstetthet i forhold til det mest begrensende sesongbeite gir samme utslag på kroppstørrelse når vi sammenligner stammer som har mye vinterbeiter men lite sommerbeiter, og stammer som har lite eller nedslitte vinterbeiter og mye sommerbeiter.

De foreløpige resultater viser at det er en relativt liten forskjell i rekruttering i stammer med (1) gode sommer- og vinterbeiter



**Figur 18**  
Kjevelengde hos voksne simler, 3 år og eldre i forhold til økende reinstamme, målt som dyr pr km<sup>2</sup> areal, for områder der andelen vinter og sommerbeiter varierer. Kilde: Skogland (1983a).  
Lower jawbone length among females  $\geq 3$  years of age in relation to population density (animals per km<sup>2</sup>) from herds where the the proportion of winter to summer pastures varied.

og (2) områder med tørre sommerbeiter og gode vinterbeiter. En sammenligning mellom Knutshø (1) og Sølnekletten/Rondane midt (2), viser at rekrutterte kalver pr simle eldre enn ett år i perioden 1979-1988 i Knutshø var 61 kalv/100 simle i Knutshø, og i perioden 1980-1989 var den 55 kalv/100 simle i Sølnekletten/Rondane midt. I dette området var det nedsatt kalvetilvekst i 3 år, 1982, 1987-1988. I de to siste år kan dette skyldes strålepåvirkning av foster og kromosombrudd etter Tsjernobyl-ulykken (Skogland og Espelien 1989). Trekker vi likevel fra det ene eller de to dårlige årene, får vi 57 respektive 60 kalv pr 100 simle eldre enn ett år i Sølnekletten/Rondane midt, som statistisk sett er identisk med hva jeg har funnet i Knutshø.

Den hypotesen jeg arbeider ut fra er at i enkelte uvanlig tørre år kan kalver dø på seinsommeren. Dette kan synes å forekomme fra 1-3 år hvert 10. år. Disse foreløpige resultater må suppleres med flere feltsesonger for å gi sikrere holdepunkter og eventuelt fastslå hva som kan være den direkte årsak til eventuelle sommer-frafall.

Påvirker sommerklima også første års vekst?

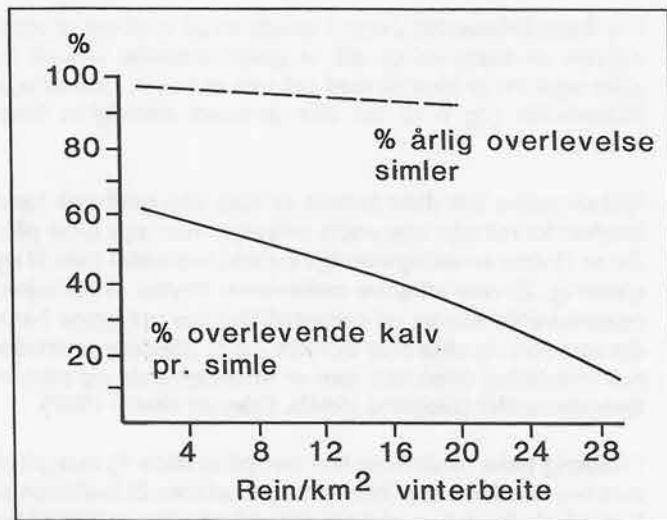
I en tidligere undersøkelse fant jeg at høstvekter hos kalvene i Forelhogna samvarierte statistisk betydningsfullt med middeltemperaturen i juni måned over en periode på 10 år (Skogland 1983b). Temperaturen i juni er bestemmende for starten på plantevekst-sesongen i fjellet, og fordi vekstsesongens lengde i fjellet er den mest begrensende faktor for den totale plante-produksjon, synes dette utslag rimelig. Forskjellene i vekter mellom år var likevel for små til å gi utslag på drektighet og overlevelse. Det er mulig at slik klima-variasjon kan gi sterkere utslag i tørrere områder enn Forelhogna, og i områder der reinen er i dårligere kondisjon pga vinterforholdene.

Den foreløpige konklusjon er likevel at sommerbeitenes kvalitet i gjennomsnitt ikke synes å være begrensende for rekruttering eller kalvevekst som i stor grad er underlagt mødrenes diing.

## 7.6 Overlevelses-strategi hos voksne simler ved formering

Hvordan påvirkes overlevelse hos simlene med økende bestand, og økende konkurranse om begrenset mat-tilgang? Av figur 19 framgår at simlene overlever (O) (utenom jakt) relativt upåvirket av økende bestandsstørrelse. Ved en 20-dobling i bestandsstørrelse sank aldersbestemt årlig overlevelsesrate hos voksne simler med bare 3.5% (Skogland 1985b, 1986b).

Energi-økonomiseringen medfører derfor først og fremst nedsatt egen vekst hos kjønnsmodne simler (V) (figur 15, 16) til fordel for fostervekst/diing (R), uten at simlene sjøl ofrer sin egen overlevelse (som vist i figur 19).



Figur 19

Øverst; % årlig overlevelse pr. alder hos voksne simler eldre enn 2 år i ulike villreinstammer ved ulike eller økende bestandsstørrelse. Nederst; % rekrutterte kalv pr. 100 simler større enn ett år ved ulike bestandsstørrelse eller fra samme stamme ved økende bestandsstørrelse. Kilde: Skogland (1985a, 1986b).

Upper. % annual survival of adult does in relation to population density. Lower. % recruited calves per female in relation to population density.

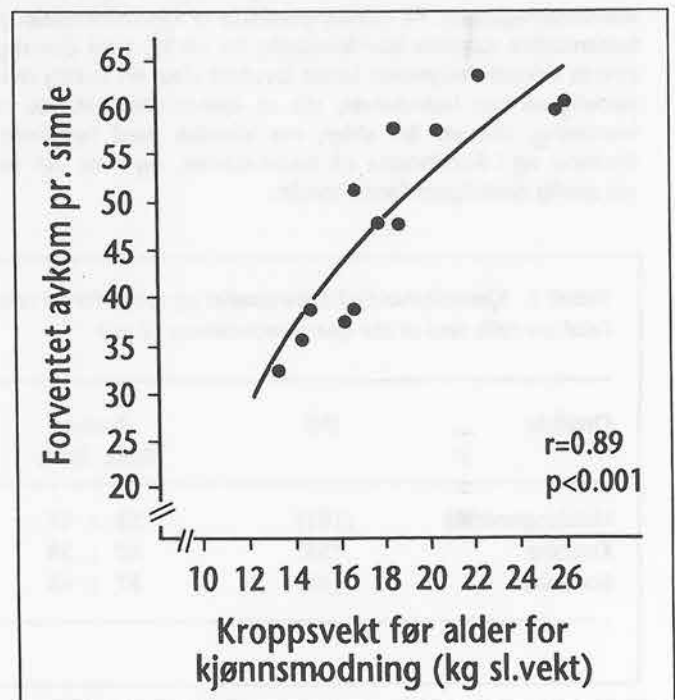
Hvis forholdene under siste del av svangerskapet i april/mai blir for prekære, kaster de fosteret/kalven i stedet for å ofre sitt eget liv, men som det framgår av figur 19, opprettholdes en relativt høg, men avtagende kalveproduksjon med økende bestand. Sett i forhold til effekten på kroppsstørrelse av det mest begrensede sesongbeite (sommer eller vinter) (figur 18), framgår klart at simler ofrer sin egen kroppsvest til fordel for formering, og til og med minker i vekt etter en viss alder (nederste del i figur 16).

Differansen i vekst/vekttap etter kjønnsmodning i forhold til antall rekrutterte kalv, gir et energetisk mål på formeringsinnsatsen. Hardangervidda-simler hadde 26% større reproduksjonsinnsats pr. kg kroppsvest enn Knutshø-simler (Skogland 1983), og over tid (fra 1958-1983) økte Hardangervidda-simlernes drektighet, mens gjennomsnittsvektene gikk ned, slik at reproduksjonsinnsatsen pr. kg kroppsvest økte med 35% (Skogland 1989d).

Når kalven er født og er kommet på beina, og simlene har begynt å die den, har de allerede ofret så mye energi på den, at det "svarer" seg for dem å ofre mest mulig energi for å fø den fram til avvenning. At dette er mulig kan de evolusjonsmessig "forutse" idet vårløsningen like etter kalving under normale omstendigheter er ganske forutsigbar, slik at simlene ikke risikerer å sulte ihjel i juni måned.

## 7.7 Formering i perspektiv; "tilpasselighets"-kriteriet

Basert på resultatene i de forrige avsnitt kan vi prøve å konkretisere hvilken faktor i formerings-innsats-sammenheng som best kan forutsi framtidig avkom-mengde. Forventet framtidig avkom-mengde pr. individ er i økologien kalt "fitness", men noe godt norsk uttrykk finnes ikke. Jeg kaller det derfor "tilpasselighets"-kriteriet. Det individ som rekrutterer flest levedyktige avkom i sin livslengde i forhold til andre individer, vil i naturen ha høyest "tilpasselighet" og vil gjennom naturlige utvalg bidra med flest gener. Under de rådende beiteforhold eller naturgrunnlag kan dette, utfra argumentasjonen i de forrige avsnitt, måles som en funksjon av den kroppsstørrelse simlene har oppnådd før kjønnsmodning (figur 20).



Figur 20

Forventet framtidig avkom pr. simle pr. år i forhold til kroppsvest målt som slaktevekt hos simler før alder for kjønnsmodning. Kilde: Skogland (1986a, 1988, 1989d).

Expected offspring per female per year relative to maternal body weight before the age of maturity.



## 8 Hva bestemmer kjønnsforholdet på fosterstadiet og hos rekrutterte individer?

Kjønnsforholdet er en vesentlig faktor når man skal beregne tilvekst i en villreinstamme. Tidligere hevdet man at pattedyr hadde et 50:50 kjønnsforhold, men nyere forskning på mange ulike organismer har vist at det er store artsforskjeller i kjønnsforhold, på fosterstadiet, i livslengde og i overlevelse under ulike miljøbetingelser. Et forhold som synes å gjøre seg gjeldende er at det er en overvekt av bukkfoster hos drektige simler i Rondane-regionen i forhold til i Knutshø, 57:43 bukk: simle mot 42:58 (tabell 1). Dette gir en 25% lågre tilvekst i Rondane-regionen. På Hardangervidda er kjønnsforholdet på fosterstadiet statistisk ikke forskjellig fra 50:50, men den registrerte kalvedødeligheten første leveåret viste en kraftig overdødelighet hos hannkalver, slik at kjønnsforholdet ved rekruttering, dvs ett års alder, var identisk med forholdet i Knutshø og i Forelhogna på fosterstadiet, og hvor det ikke var særlig dødelighet første leveår.

Den høge kalvedødeligheten i Reindalen på Svalbard er også i disfavør av bukke-kalver, slik at kjønnsforholdet ved ett års alder også her er identisk med det som er funnet i Knutshø på fosterstadiet (og hvor det ikke er noen dødelighet første leveår).

Mekanismene bak disse forhold er idag ikke godt nok kjent, hverken for reinsdyr eller andre pattedyr, men mye tyder på at det er 1) visse ernæringsmessige forhold ved beitet fram til egg-løsning, 2) visse adaptive mekanismer knyttet til variasjon i reproduksjons-suksess og genspredning hos polygame hanndyr som rein og ulike arter av hjort, og 3) effektene av mødre-nes investering (diefasen) som er utslagsgivende og påvirker kjønnsforholdet (Skogland 1986b, Caley og Nudds 1987).

Foreløpig tyder resultatene hos rein på at både 1) mangel på mat hos moryret etter befruktning såvel som 2) kvaliteten på beitet før befruktning, påvirker det realiserede kjønnsforhold hos kalver etter at de er avvent fra moren.

At det primære kjønnsforholdet kan påvirkes av miljøforholdene både i favør og disfavør av polygame hanndyr, har ikke tidligere blitt vist i andre publiserte arbeider om kjønnsforhold og kjønnsdimorfisme (se f.eks. Clutton-Brock og Albon 1985).

**Tabell 1. Kjønnsforhold på fosterstadiet og ved alder for rekruttering (ett år).**  
*Fetal sex ratio and at the age of recruitment (1 yr.)*

Område	(N)	Foster		Ett år	
		Bukk	Simle	Bukk	Simle
Hardangervidda	(101)	53	47	41	59
Knutshø	(55)	42	58	42	58
Rondane	(42)	57	43		

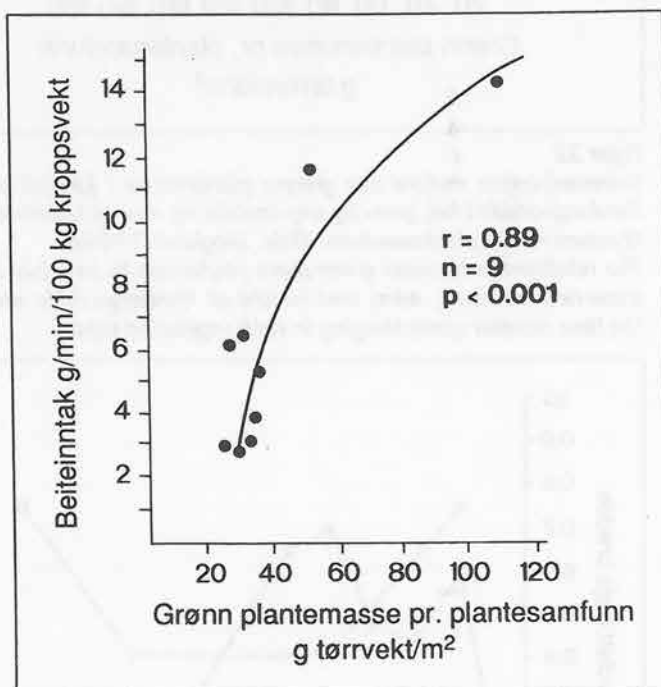
## 9 Optimalt beitesøk og fettlagring; et spørsmål om formeringsstrategi eller rovdyrvern?

Som vist i avsnitt 3, viste reinen en klar preferanse for lav om vinteren. Om sommeren viser den en tilsvarende preferanse for grønne planter i tidlig vekstfase. Ved å studere beiteopptak korrigert for kroppsstørrelse fant jeg at reinen både på Hardangervidda og på arktisk tundra viste et kurvilineært inntak i forhold til mengde med grønne planter (figur 21). Samtidig beitet reinen mest i de plantesamfunn der tilgangen på grønne planter var størst i juni-juli (figur 22). Forholdet gjenspeiles i hvordan reinen utnyttet de tilgjengelige plantesamfunn gjennom året og hvor selektivt den beitet de ulike plantesamfunn som varierte i kvalitet gjennom sesongen (figur 23). Dette er vist som bredden i reinens valg av plantesamfunn (habitat) og hvor selektivt dvs hvor mange eller få plantearter den valgte å spise gjennom året. Tidlig på våren var reinen mest selektiv med hensyn til de få spirende beiteplanter, og etter at mer av landskapet ble grønt i slutten av juni og i juli, valgte den færre men de mest grønne habitater. I august da det meste av den "grønne bølge" av spirende planter var på ebb, var reinen mest selektiv med hensyn til valg av plantearter og beitet fra flest ulike habitat.

Disse resultatene viste at reinen hadde et funksjonelt beitemønster som var optimalt i forhold til fordeling av og tilgang på det mest energirike plantetilbudet gjennom året. Dette oppnådde den ved et utpreget fleksibelt vandringmønster som var tilpasset å utnytte den korte alpine-arktiske sommeren maksimalt til å sikre seg vekst og fettlagring. Hva bruker så simlene fettlagrene sine til? Er de et mål på et optimalt beitesøk, dvs at de som har best tilgang på de til enhver tid beste beiter, blir de som produserer flest levedyktige avkom (har høyest "tilpasselighet")? Eller er det slik at det "optimale beitesøk" er en teoretisk illusjon ute i naturen, og at f. eks fettlagre bygges opp i påvente av påkjenninger som dyrene er i stand til, gjennom evolusjonsprosessen, å forutse? Å forutse dårlige vinterbeiter hos reinsdyr er ikke i pakt med deres nomadiske vandringmønster som tverrimot er innstilt på å vandre til de til enhver tid beste beiteområder. Det de genetisk sett kan forutse er at rovdyr-faren vil være meget stor i forbindelse med kalving.

Evolusjonsmessig bør en derfor heller se på den optimale strategi som det kompromiss i valg mellom det beste beiteområdet og det beste verneområde som sikrer avkommet størst overlevelses-sjans. Fettreserver hos simler bygges opp om høsten og førjulsvinteren, når forholdene ligger til rette for det. Tabell 2 viser aktivitetsmønsteret hos Hardangervidda-simler og Knutshø-simler i august. Knutshø-simler har på dette tidspunkt alle-

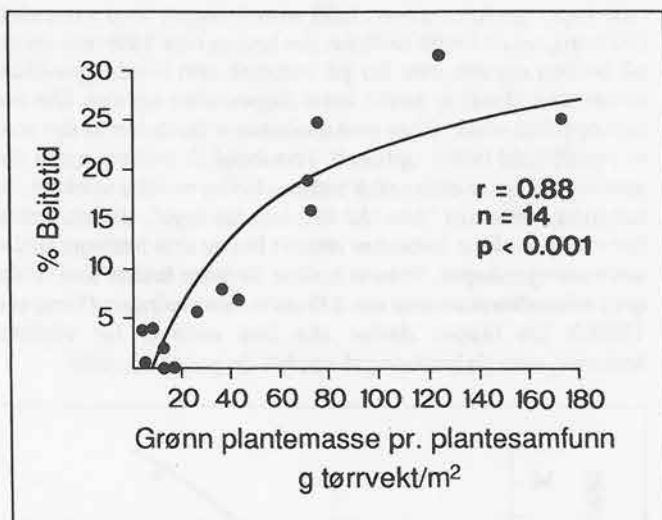
rede lagt opp fettreserver, målt som mengde med rumpefett (10 mm), og de beiter selektivt dvs bruker hele 13% mindre tid på beiting og 6% mer tid på beitesøk enn Hardangervidda-simler som såvidt er ferdig med dieperioden og som ikke har lagt opp fett ennå. Disse undersøkelsene illustrerer at dyr som er i godt hold beiter optimalt, i henhold til teorien, mens dyr som er i dårligere energetisk balanse beiter mindre selektivt; de har med andre ord "ikke råd til å lete for mye". Undersøkelser har vist at simlene forbruker relativt lite av sine fettlagre under selve svangerskapet. Voksne bukker derimot bruker sine fettlagre i seksualkonkurranse om å få delta i formeringen (Skogland 1989c). De tapper derfor alle sine reserver før vinteren kommer, men da har de også oppfylt sin genetiske rolle!



Figur 21

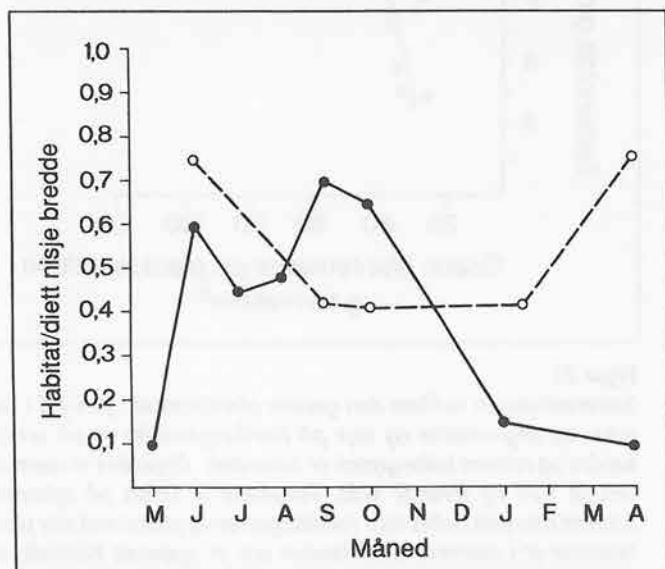
Sammenhengen mellom den grønne plantemasse i juni-juli i hei, gras- og eng-snøleier og myr på Hardangervidda og på arktisk tundra og reinens beiteopptak pr tidsenhet. Opptaket er normalisert til 100 kg levende vekt. Forsøkene er utført på spiserørs-fistulert rein som beitet fritt. Avflatingen av opptaket ved stor plantemasse er i samsvar med teorien om et optimalt beitesøk, og følger en Holling type II funksjonelt respons-kurve. Kilde: Skogland (1980).

The relationship between green plant phytomass in June-July in alpine/arctic meadows at Hardangervidda and the arctic (Alaska) and reindeer consumption rate. The consumption response follows a Holling type II functional response curve as predicted from optimal foraging theory.



**Figur 22**  
 Sammenhengen mellom den grønne plantemasse i juni-juli på Hardangervidda i hei, gras- og eng-snøleier og myr og beitetiden til reinen i hvert plantesamfunn. Kilde: Skogland (1984b).

The relationship between green plant phytomass in June-July in snow-bed meadows, mires and heaths at Hardangervidda and the time reindeer spent foraging in each vegetation type.



**Figur 23**  
 Sammenhengen mellom bredden (målt som nisje-indeks fra 0-1) i habitat (plantesamfunn)-valg og hvor mange plantearter som inngår i dietten gjennom året for rein på Hardangervidda. Kilde: Skogland (1984b).

The relationship between niche breadth in selected habitat types by reindeer and how many plant species that were found in the diet at Hardangervidda.

**Tabell 2.** Daglig aktivitet (% gj.sn. ± SF) hos villrein-simler i Knutshø og på Hardangervidda i august, etter at sommerens die-periode er over. Kilde: Skogland (1984b) og Skogland og Grøvan (1988b).

Daily activity (%) among wild reindeer does at Knutshø and Hardangervidda in August, after weaning. Source: Skogland (1984b) and Skogland and Grøvan (1988b).

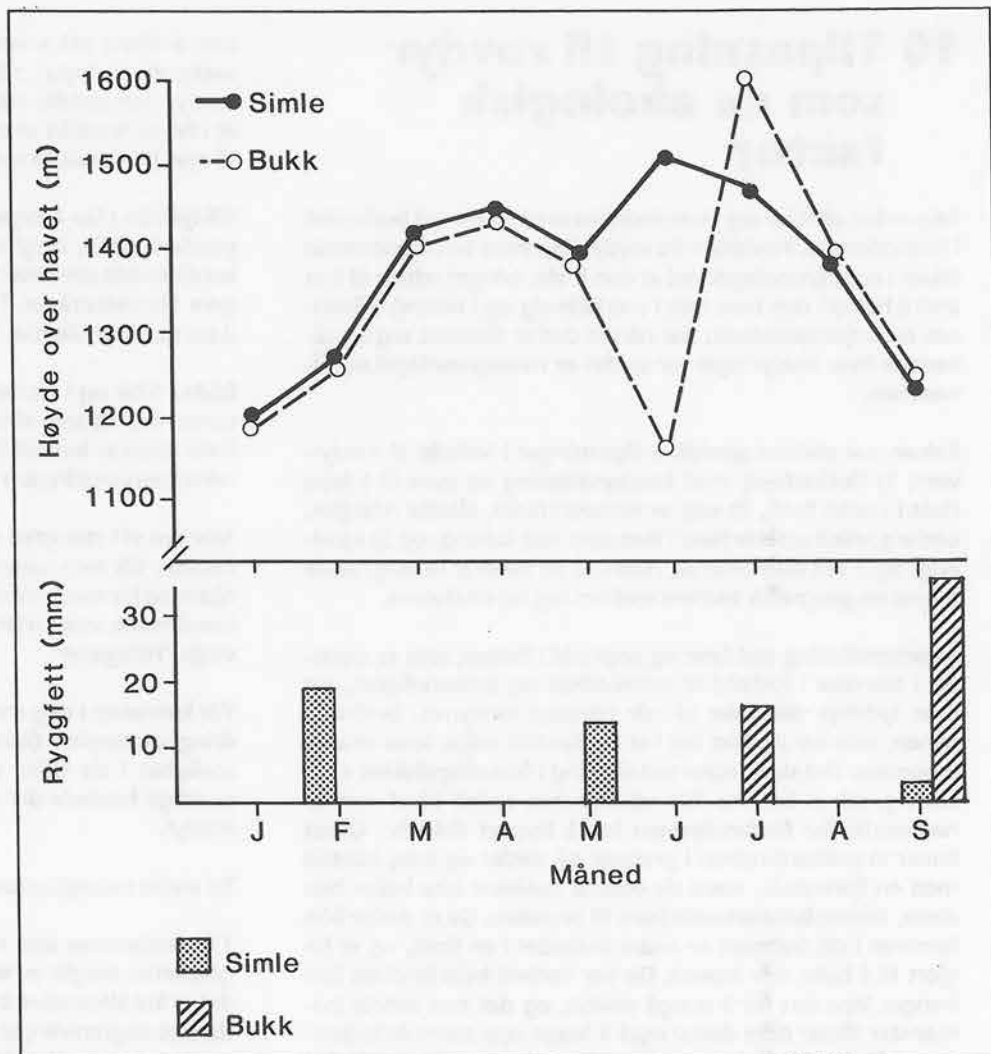
Aktivitet	Knutshø	Hardangervidda
Beiteaktive	35 ± 2.1	48.0 ± 2.4
Hvile	34 ± 1.5	27.5 ± 2.0
Beitesøk	31 ± 2.0	24.5 ± 2.1

Mine studier så langt antyder at fettlagre bygges opp hos de to kjønnene i forhold til deres ulike reproduksjons-strategier (Skogland 1989b). Figur 24 viser øverst hvordan bukker og simler fordeler seg i landskapet gjennom året, sett i forhold til en landskapsmessig høydegradient. Forholdet kan også illustreres langs en geografisk gradient. Gjennom vinteren er begge kjønn henvist til å beite rabbe-lav i greplynghei som er den eneste tilgjengelige habitat-type. De beiter seg oppover i høyden etter hvert som snøen "låser" mer av de lågre liggende beiteområdene utover seinvinteren. I løpet av vårtrekket skiller kjønnene lag både geografisk og høydemessig. Simlene vandrer oppover i høyden og velger kalvingsplasser på høgtliggende og karrige plasser i landskapet. Dette gjør de ut fra deres tilpasning til å verne seg ved individuelt "skjul" i høgtliggende, kupert landskap hvor det er vanskeligere for rovdyr å finne dem. I slike områder er det lite mat, kalvene er lite mobile, og simlene skal både fø seg selv og die kalvene sine på et karrig beitegrunnlag. Simlene forbruker nå sine fettreserver (nederste del av figur 18). Bukkene, derimot, som skal sikre seg nok energi til store gevir og høg vekt til brunstkampene og fettlagre til å tåle brunst-perioden uten mat, trekker nå ned i terrenget og møter våren og groen i den øvre del av fjellskogen, slik at de kan begynne å bygge seg opp så tidlig som mulig. Etter vinteren er de helt tømte (se nederst i figur 24), men allerede sist i juni har bukkene større reserverlagre av fett enn de diende simler som i løpet av den første dieperioden, fram til det tidspunkt da kalvene kan følge dem ned til vårbeitene i lågalpin sone, har brukt opp sine reserver. Differansen i fettlagre i juni kan også sees som som et resultat av en energetisk forsakelse av optimalt beitesøk hos simler i forhold til predasjons-risken i forbindelse av kalving og oppfostring. Dette reflekteres i deres beite-atferd ved at diende simler på kalvingsområdene bruker hele 79% av aktivitetstiden på beiteinntak, mens ungdyr og bukker nede i låglandet hvor det er spirende grønne skudd beiter mer selektivt i sine aktive perioder og bruker 11% mindre tid på beiteinntak (Skogland 1984b, 1989b).

**Figur 24**

Bukk og simlers høydefordeling i landskapet i løpet av året på Dovrefjell, og deres sesongvise fettlagre målt som tykkelsen i mm av ryggfettlaget. Kilde: Skogland (1989b).

Altitudinal distribution of male and female reindeer during an annual cycle (upper) and the respective seasonal fat deposits measured as rump fat thickness.



I løpet av sommeren følger bukkene i kanten av snøsmeltingen hvor det er "vårbeite" hele sommeren, og de bygger i løpet av juli-august opp store fettlagre til brunsten i slutten av september.

Fordi simlene er "programmert" gjennom sin tilpasning til å verne seg og sitt nyfødte avkom, vil de søke kalvingsområdene først og fremst for å verne kalven på bekostning av sin egen tilgang på tidlig vårbeite i låglandet. Uten fettlagre står de derfor svært dårlig rustet til å møte kalvingen i høgfjellet. Simlene er derfor sterkest hemmet av naturgrunnet under vårtrekket og i kalvingstiden, mens beitegrunnet på ettersommeren er viktigst for hennes egen vekst og fettlagring, etter at hun er blitt kjønnsmoden. Uten tilgang på kuperte, høgtliggende kalvingsområder, velger simler en vandrings-strategi under kalvingen, hvor hele stammen er i bevegelse gjennom kalvingsperioden (slik som i Forelhogna), og de fødende blir, etter hvert

som de kalver værende igjen alene, men spredt. Dette hindrer konsentrasjon av nyfødte kalver som er lett bytte for rovdyr. Både kjønnenes ulike formeringsstrategi i forhold til årstid (20% vekt-tap på en måned om høsten hos brunst bukkene i 2 til 3 sesonger), og den årlige og 10 måneder lange formeringsbyrde fra bedekning til avvenning hos simler, er derfor utslagsgivende for den ulike betydning som utsnitt av reinenes totale naturgrunnlag i rom og tid har.

Det er derfor ikke et spørsmål om vinterbeitene eller sommerbeitene er en begrensende faktor, det er helheten som er avgjørende, og i hvilken grad reinen kan utnytte sin tilpasning fullt ut, må derfor også sees i forhold til deres kjønnsroller, og den helhetlige økonomisering av tilgjengelige matressurser til formering blir derfor også et kompromiss mellom beitevalg og vernevalg og eget vedlikehold/overlevelse.

## 10 Tilpasning til rovdyr som en økologisk faktor

Reinen har utviklet seg i sameksistens med rovdyr på fastlandet i Fennoskandia. Predasjon fra rovdyr kan være en begrensende faktor i naturgrunnlaget ved at den f. eks. tvinger reinen til å ta andre hensyn enn bare mat i områdevalg og i beiting. Gjennom evolusjonsprosessen har reinen derfor tilpasset seg en tilværelse hvor rovdyr også var en del av naturgrunnlaget og tilværelsen.

Reinen har utviklet spesielt 3 tilpasninger i forhold til rovdyrvern; 1) flokkatferd, med faresignalisering og evne til å løpe raskt i samlet flokk, 2) valg av verneområder, såkalte refugier, under spesielt utsatte faser i livet som ved kalving, og 3) vandring, også kalt nomadisme, hvorved de vandrer så langt at de skaper en geografisk barriere mellom seg og rovdyrene.

Sammenstimling ved farer og opphold i flokker, som er avpasset i størrelse i forhold til verne-effekt og beitemulighet, ser man tydelige eksempler på når reinsdyr forstyrres. Svalbardreinen, som har utviklet seg i et rovdyr-fritt miljø, lever relativt ensomme. Det skjer ingen sosialisering i fosteringsflokker etter kalving, slik at kalvene ikke utvikler noe sosialt bånd som er nødvendig for fastlandsreinen for å leve et flokk-liv. Oftest finner vi svalbardreinen i grupper på simler og kalv, kanskje med en fjorårskalv, mens de voksne bukkene ofte beiter helt alene, intenst beitesøkende fram til brunsten. De er derfor ikke hemmet i sitt beitesøk av andre individer i en flokk, og er frigjort til å beite mer intenst. De har kortere bein fordi de ikke trenger løpe fort for å unngå rovdyr, og det mer sedate livsmønster tillater dem derfor også å legge opp større fettreserver enn fastlandsrein som er avhengig av å være mer mobil. Det er derfor klare negative sider hos fastlandsreinen ved å leve i flokk, fordi økt mobilitet og et liv i flokk som følge av alltid å være parat til å utdistanse rovdyr, gjør fastlandsreinen mer utsatt for konkurranse om mat blandt flokkmedlemmer og gir dem mindre tid til fettlagring generelt.

Om vinteren er flokkstørrelsen hos villrein med ulik tilgang på lavbeiter et direkte resultat av mat-tilgangen (Skogland 1989c). Det er mindre flokkstørrelser på hver rabb og større spredning mellom flokkene når det er lite tilgjengelig mat. Dyrene nedsetter derfor "skjulet" ved å leve i mindre flokker når næringstilgangen svikter, og de blir derved et noe lettere bytte for rovdyr. Nedslitte vinterbeiter øker derfor predasjonsrisikoen i en villreinstamme.

Den mest utsatte livsfasen hos rein som hos de fleste dyr, er under og like etter fødselen. Lokalisering av kalvingsområder er derfor en svært viktig tilpasning hos simler. Valg av øyer

som simlene må svømme til utenfor kysten i Troms og Finnmark, er en typisk slik strategi som er utviklet for å unngå rovdyr i forbindelse med kalving. Studier har vist at også elgkuer i Nord-Amerika øker overlevelsen hos kalver ved å svømme til øyer i forbindelse med fødsler for å unngå ulvepredasjon.

Vill fjellrein i Sør-Norge velger oftest kalvingsområder i høgtliggende kystfjell, langt unna vinteroppholdstedene i innlandets kontinentale strøk nær barskogsområdene som var ulvens tidligere kjerneområder. I disse kystfjellene er det jerven som er dens naturlige fiende.

Både i Sibir og i Canada er det vist at reinen kan utdistanse ulven ved denne vårvandringen nordover, eller mot kysten fordi ulven er bundet til ynglehi i skogsområdene nærmere reinens overvinteringsområder.

Selv om vi i stor grad har utryddet mange av reinens viktigste fiender, slik som ulven, har reinen naturlig nok beholdt mekanismene for rovdyrvern, slik som f. eks fettlagringsmekanismen hos simlene som en strategi for å overleve med dårlig mat i kalvings-"refugiene".

Vår kunnskap i dag antyder at både refugie-strategien og vandrings-strategien (nomadismen) øker kalvenes overlevelsesmulighet i de deler av reinens utbredelsesområder på den nordlige halvkule der den fremdeles lever i sameksistens med rovdyr.

To andre naturgitte forhold øker reinens predasjonsfare:

1) Reinstammer som har leveområder og kalvingsland på små fjellpartier omgitt av skogsområder hvor det lever ulv, og hvor det er lite alternative byttedyr for ulven, vil i stor grad være underlagt begrensninger i beitegrunnlaget, og blir mer utsatt for predasjon når det blir mange dyr som produserer færre avkom. Ulvens predasjon svinger derved mer i takt med reinstammens størrelse og forsterker svingningene i denne uten å kunne regulere den.

(2) Den andre muligheten har man der reinstammer lever i tilsvarende områder, men der naturgrunnlaget generelt er noe bedre, slik at det også er elg eller annet storvilt i de tilstøtende områder. Dette gir ulven alternativt byttedyr, og studier i Nord-Amerika hittil tyder på at det bare er under slike betingelser at ulven kan regulere en reinstammes størrelse, fordi de flytter predasjonstrykket mellom elg og rein om vinteren og under kalvingen i forhold til deres respektive tilgang og spær på med småpattedyr i yngletiden og sommeren, og slik sett øker ulven sitt eget antall i området (Gasaway et al. 1983, Bergerud et al. 1985, Skogland manus).

Selv om mange av mekanismene bak rovdyr-byttedyr dynamikken ikke er godt nok klarlagt, viser de likevel at det bare er

under bestemte romlige fordelinger av naturgrunnet, både i tid og i mat mengde, at rovdyrene kan regulere reinstammer, selv om ingen studier hittil har vist at dette er tilfelle.

Ved natur-inngrep i reinens vandringsmønster og innskrenkninger i dens leveområder vil vi ved vår moderne virksomhet oftest forsterke effekter av predasjon.

## 11 Konklusjon og konsekvenser for forvaltning

De eksemplene fra mine studier som er omtalt ovenfor, viste at vinterbeiter og tetthetsavhengig konkurranse om beitetilgang bestemmer minst 5 forhold i en reinstamme; 1) Overlevelse fram til fødsel og første del av dieperioden, 2) Fjorårskalvenes vinteroverlevelse, 3) Fødselstidspunkt og fostervekst i siste del av svangerskapet, 4) dieperiodens lengde, og 5) tannslitasje, som igjen påvirker kondisjon og vekst etter kjønnsmodning hos simler.

Sommerbeitene derimot synes ikke å begrense relativ vekst hos villrein fra slutten av dieperioden fram til alder for oppnådd kjønnsmodning, mens sein-sommerbeitenes kvalitet synes å påvirke simlenes fettlagring og eventuelle vekst etter oppnådd alder for kjønnsmodning, under byrden med årlige svangerskap og diing om forsommeren. Det synes heller ikke å være stor forskjell i rekruttering i stammer med ulik kvalitet på sommerbeiter, men identisk gode vinterbeiter. Derimot synes sein-sommerbeitenes kvalitet å påvirke eggløsning og kan dermed medføre seinere kalvingstidspunkt. Samtidig tyder de foreløpige resultater på at miljøforholdene, slik som kvaliteten på sommerbeitene og forholdene under siste del av svangerskapet, kan påvirke kjønnsforholdet på fosterstadiet og den tidlige kjønnsavhengige overlevelse etter kalving.

Værforholdene, spesielt snøforholdene, var en viktig faktor for overlevelse hos fjorårskalv i de fjellområder i Norge med et oseanisk klima. Forvaltningsmessig er det lite å gjøre i forhold til slike problem.

Finnes det andre forklaringer for betydningen av vinter- og sommerbeiter og klima for vekst, reproduksjon, og dødelighet enn de jeg har vist her?

Reimers (1980) framsatte hypotesen om at det var (1) kvaliteten på sommerbeitene, eller eventuelle forskjeller i (2) forstyrrelse pga jakt o.a. som var årsaken til de størrelsesforskjeller som tidligere var påvist hos villrein fra ulike områder.

Reimers (1983) hevdet videre at det var en sammenheng mellom kroppsvekt og reproduksjon hos rein. Men som vist her var kjønnsmodning og drektighet også i vesentlig grad påvirket av andre faktorer enn kroppsstørrelse (eller alder), idet voksne Hardangervidda-simler hadde omtrent samme drektighet som simler i Knutshø og Forelhogna hvor vektene ved samme alder er hele 60% større. Årsvariasjonen i drektighet er også påvist å være liten, selv om både bestandsstørrelsen og simlenes vekt var varierte sterkt. Ved en nedgang i gjennomsnittsvektene for voksne simler på Hardangervidda fra 1958-1983 på 23% økte drektighetsprosenten, slik at den re-

produktive innsats økte med 35% (Skogland 1989d), stikk i strid med hypotesen om at drektighet er en funksjon av størrelse hos villrein-simler.

Betydningen av vinterbeite for kalvedødelighet er dokumentert i den serien med arbeider som jeg har referert til i denne oppsummering.

Reimers (1989) diskuterer den dødelighet hos kalver på Hardangervidda som jeg har rapportert (Skogland 1984a, 1985a, b, 1989a) som en sommerdødelighet. Dette er en feiltolkning idet det framgår i disse arbeider at dødeligheten på Hardangervidda er vinter/vår-dødelighet. Drektighets-registreringene utføres i siste uke av april, og i perioden fram til fødsel er det ofte et stort frafall, og likeens et visst frafall i den første dieperioden etter fødsel. I tillegg til denne dødelighet (30-50%) knyttet til forholdene under siste del av svangerskapet og første del av dieperioden har jeg påvist en omfattende tethetsavhengig vinterdødelighet hos kalver deres første vinter, i størrelsesorden 30-40%.

Gaare og Skogland (1980) la fram en lavbeitemodell basert på en antatt sammenheng mellom vinterdødelighet og tilgjengelig mengde med lav på vinterbeite. De arbeider som jeg har utført etter at modellen ble publisert, er at bl. a. formen på kurven for dødelighet i forhold til lavmengde på vinterbeite er mer konveks enn hva som inngår i den matematiske modellen. Dette medfører at modellen er urealistisk på det punkt. Beiteopptak i modellen er også dokumentert som en eksponensiell funksjon av matmengde (Skogland 1980, 1984b, som vist i figur 2, 22-23), mens modellen har et rettlinjert beiteopptak, pluss en lite dokumentert sløsing i form av bortsparket lav under beiting. Disse forhold gjør også modellen mindre aktuell idag.

Reimers (1989) kritiserer også lavbeitemodellen med følgende sitat: "Den tradisjonelle lavmodellen, som er kvantifisert av Gaare og Skogland (1980) slår fast at reinens kroppsvekt og reproduksjon bestemmes av vinterbeitenes lavmengde eller biomasse". Dette er en klar feiltolkning, idet modellen til Gaare og Skogland ikke er bygget på hverken kroppsvekter eller reproduksjon! Det er en matematisk modell hvor dødeligheten vinterstid er en funksjon av mengde med lav på vinterbeite.

I sin diskusjon om at det er sommerbeitenes kvalitet som best forklarer vekst- og størrelses-forskjeller hos rein mellom ulike villreinstammer har Reimers (1989) ikke tatt i betraktning at kjevelengder (som uttrykk for størrelse) hos voksne simler er påvirket av både begrensninger i vinter- og sommerbeiter ved økende bestand (Skogland 1983a, se også figur 16 foran), og at mat-tilgangen i siste del av svangerskapet om vinteren har en viktig betydning for fosterets avsluttende vekst og overlevelsessjansje (Skogland 1984a, 1985a, b,

1989a, c). Videre har han heller ikke tatt hensyn til betydningen av fettmengde som en funksjon av tannslitasje forårsaket av dårlige vinterbeiter, og hvor lenge simlene dier istedet for å vokse, eller lagre fett, noe som også henger sammen med forholdene i siste del av svangerskapet (Skogland 1988, 1989b, c).

I denne diskusjon om årsak og virkning av beiter er det også av betydning å fremheve tilstanden til høstbeitene, dvs lavbeitene. I enkelte tamreinflokker er det 50% kalve-dødelighet fra slutten av sommeren fram til desember, hvis seinsommerbeitene er av dårlig kvalitet, og reinen ikke får tilgang til lavrike høstbeiter. Innslaget av lav på disse beiter er avgjørende for hvor tidlig reinen kommer i negativ energibalanse, idet kalv ikke er fysiologisk innstilt på å lagre fett, men bare å vokse, og hvis grøntbeitene for tidlig om høsten blir av for dårlig kvalitet, sulter de i hjel uten lav på høstbeite (Lenvik 1985).

Disse nyere undersøkelser medfører at 1980-sommerbeitehypotesen til Reimers ikke er tilstrekkelig til å forklare sammenhengen mellom relativ vekst, størrelse, og dødelighet hos villrein. Likeens viser resultatene presentert her at 1983-modellen til Reimers om at drektighet bestemmes av kroppsstørrelse ikke gir en tilstrekkelig forklaring på dette forhold. 1980-modellen til Gaare og Skogland undervurderer bestandsvekst-potensialet, og likevekten mellom lavmengde og reinstammen. Sett i forhold til de foran nevnte forhold på Hardangervidda når det gjelder den eneste dokumenterte endring i lavbeitene i forhold til reinstammens størrelse (Tveitnes 1980), samt den mer konvekse rekrutteringskurve ved ulik mengde lavbeite (Skogland 1986b), undervurderer modellen balansen mellom reintall og gjenvekst av lav med ca 30%.

Modellen er heller ikke anvendelig for forvaltning av villrein i områder hvor vinterklimaet har avgjørende betydning for dødelighet (f.eks. Setesdal-Ryfylke), og hvor reinen overlever uten tilgang på lav (f.eks. Reindalen eller Syd Georgia). Modellen er heller ikke anvendelig i områder hvor sommerbeite er en begrensende faktor for vekst etter oppnådd alder for kjønnsmodning (f.eks. Sølenskletten og Rondane-områdene). Den er heller ikke anvendelig i områder der reinen om vinteren beiter trelav (som i vesentlig grad påvirker tilgjengelig lavvolum) (f. eks Sølenskletten, Rondane sør, og Setesdal aust-hei).

Til bruk i forvaltning, hvor man tar hensyn til at både vinter- og sommerbeite kan være en begrensende faktor, utviklet jeg en modell hvor kroppsstørrelse (påvirket av vinter- eller sommerbeite-forholdene), kombinert med rekrutterings-raten pr simle, dividert med antall dyr på total-arealet, ga et maksimum i produsert kjøttmengde ved ca 1.75 dyr/km<sup>2</sup>/år (Skogland 1986b).

Fordi forskjellene i kroppsstørrelse hos voksne simler påvirkes, som vist foran, av flere forhold, blir Skogland's (1986b) modell grov.

"Tilpasselighets"-kriteriet (figur 18) er et uttrykk for at det er en sammenheng mellom oppnådd kroppsstørrelse ved kjønnsmodning og forventet avkom-mengde. "Tilpasselighets-modellen" tar hensyn til dødelighet i tiden fra drektighet til alder for rekruttering, slik at en kombinasjon av forventet avkom-mengde og beite-betinget veksthemming etter oppnådd alder for kjønnsmodning, blir det forvaltningsmessig mest realistiske uttrykk for forventet avkastning pr dyr.

De funne forskjeller i kjønnsforhold fram til alder for rekruttering fra områder med ulike sommerbeiter, gir store konsekvenser for forvaltningen. Forskjellen i kjønnsforhold på fosterstadiet, ved samme rekruttering i Knutshø og i Rondane, gir ca 25% forskjell i avkastning av vinterstammene. Resultatene bekrefter i stor grad bestandsutviklingen i Rondane de siste 10 år, hvor avkastningen har ligget på ca 25% av vinterstammen, i motsetning til ca 35% i Knutshø, målt ved samme andel voksne simler i bestandene.

Reimers og Kolle (1988) foreslo at øket aktivitet pga forstyrrelser under reinsjakten var årsak til nedsatt kondisjon hos villrein på Hardangervidda. Skogland og Grøvan (1988) gjorde en sammenlignende undersøkelse mellom Hardangervidda-undersøkelsen og en tilsvarende i Knutshø. Resultatet fra Skogland og Grøvans undersøkelse viste at ved samme mengde jaktforstyrrelse i begge områder, hvor dyrene var i svært ulik kondisjon pga dårligere vinterbeite på Hardangervidda, blei det relative vekt-tapet større for Hardangervidda-simler. Reinen i de to områdene hadde ulik atferdsreaksjon ved forstyrrelser; Knutshø simlene klumpet seg sammen på åpne områder og stod i ro og tærte på allerede lagret fett med høgt energi-innhold, mens Hardangervidda-simlene som ikke hadde hatt anledning til å legge opp fett før jaktseongen, hadde et annet ernæringsbehov. De løp mer, sannsynligvis pga større behov for å finne beite uten å bli forstyrrer. De tapte derfor relativt sett mer under samme forstyrrelses-mengde.

Dette viste at det ikke er mulig å forklare størrelses- forskjeller mellom villrein som et resultat av forstyrrelser isolert sett fra den generelle livssituasjon stammene befinner seg i. Det er derfor også vanskelig å se hvordan man forvaltningsmessig skal bedre disse forhold uten at man samtidig bedrer reinens generelle livssituasjon med hensyn til beiteforhold.

Et annet forhold som spiller inn i tolkning av størrelsesforskjeller hos rein, er at jegerseleksjon av de største individer ("fenotyper") pr alderstrinn, på lang sikt vil senke gjennomsnittsvektene i en hardt jaktet villreinstamme (Skogland 1989d). Dette forhold kan bare motarbeides ved en målrettet

avskytning mot de minste individer pr alderstrinn, men hvordan dette kan løses i praksis skal jeg ikke gå videre inn på her. Hvilke genetiske konsekvenser i forhold til et bevaringsperspektiv en slik seleksjon har er et uavklart spørsmål som nyere metodikk innen genteknologi muligens kan gi svar på i framtiden.

Takk. Dette arbeid kunne ikke blitt gjennomført uten utstrakt hjelp fra flere personer. Gøsta Hansson og Per Jordhøy, NINA, bidro under feltarbeid og med lab. analyser. Fjelloppsynsmennene Kåre Gullvik, Kvikne, Christian Klemetsen, Oppdal, Simen Bretten, Kongsvoll, Jan Hageland, Dovre, Hans Bondal, Solli, Sverre Tveiten, Arvid Holt og Kåre Hallingstad, Hardangervidda, og Jon Haugen, Bykle, bidro alle til gjennomføring av feltarbeid i de ulike villreinområdene. Fra villreinutvalgene vil jeg spesielt takke Jon J. Meli, Dalsbygda og Jon Dale, Lofthus for godt samarbeid. Forskningsjef Rolf Langvatn, NINA, bidro til forbedring av manuskriptet på en konstruktiv måte.



## 12 Litteratur

- Albon, S. D., Clutton-Brock, T. H. & Guinness, F. E. 1985. Early development and population dynamics in red deer. II. Density independent effects and cohort variation. - *J. Anim. Ecol.* 56:69-81.
- Bergerud, A. T. & J. P. 1985. Dynamics of caribou and wolves in northern British Columbia. - *Can. J. Zool.* 64:1515-1529.
- Caley, M. J., & Nudds, T. D. 1987. Sex-ratio adjustment in *Odocoileus*: Does local resource competition play a role? - *Am. Naturalist* 129:452-457.
- Clutton-Brock, T. 1985. Parental investment in male and female offspring in mammals. - I: Kings's College Sociobiology Group (red.). *Current problems in sociobiology*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 211-230.
- Gaare, E. & Skogland, T. 1980. Lichen-reindeer interaction studied in a simple case model. - *Proc. Second Int. Reindeer/caribou Symp. Røros, Norway 1979* 2:47-56.
- Gaare, E. 1986. Overvåking av villreinsens beiteressurser. - *Hognarein* 2:44-47.
- Gaare, E. & Hansson, G. 1987. Reinbeiter i Sølenskletten villreinområde. - DN, Upubl. rapp.
- Gaare, E. & Hansson, G. 1989. Taksering av reinbeiter på Hardangervidda. - NINA, Upubl. rapp.
- Gasaway, W. C., Stephenson, J., Shepherd, P. & Burris, O. 1983. Interrelationships of wolves, prey, and man in interior Alaska. - *Wild. Monogr.* 84.
- Geist, V. 1981. On the reproductive strategies in ungulates and some problems of adaptation. - I: Scudder, G.G.E. og Reveal, J. D. (red.) *Evolution today*. Proc. 2nd int. Congr. systematic and evolutionary biol. Hunt Institute for Botanical Documentation, Carnegie-Mellon Univ., Pittsburgh, ss. 111-132.
- Johansen, A. B., Kjos-Hanssen, O. & Wishman, E. 1978. Menesket, reien og snøen i Dyrhaio. - AMS (Arkeologisk Museum i Stavanger) Småtrykk nr 3:49-70.
- Leader-Williams, N. 1988. Reindeer on South Georgia. The ecology of an introduced population. - Cambridge University Press, Cambridge.
- Lenvik, D. 1985. Kalvetapsproblematikken og foringspotensialet i det seine høstbeitet. - *Rangifer* 2:64-72.
- Reimers, E. 1980. Activity pattern; the major determinant for growth and fattening in Rangifer? - *Proc 2. Int. Reindeer/caribou Symp. Røros, Norway 1979*, s.466-474.
- Reimers, E. 1983. Reproduction in wild reindeer in Norway. - *Can J. Zool.* 61:211-217.
- Reimers, E. 1989. Vekst og størrelsesforskjeller hos rein - årsaker og virkninger. - *Villreinen* 3: 38-41, 64-65.
- Reimers, E., Klein, D. R. & Sørungård, R. 1983. Calving time, growth rate and body size of Norwegian reindeer on different ranges. - *Arctic and Alpine Research* 15:107-118.
- Reimers, E. & Kolle, K. 1988. Jaktens betydning for villreins aktivetsbudsjett og konsekvenser for dyrenes vekst og kroppsstørrelse. - *Villreinen* 2:5-6.
- Sinclair, A. R. E. & Norton-Griffiths, M. 1985. Does interspecific competition or predation shape the African ungulate community? - *Journ. Animal Ecology* 54:899-918.
- Skogland, T. 1978. Characteristics of the snow cover and its relationship to wild mountain reindeer feeding strategies. - *Arctic and Alpine Research* 10:569-580.
- Skogland, T. 1980. Comparative summer feeding strategies of arctic and alpine *Rangifer*. - *Journ. Animal Ecology* 49:81-98.
- Skogland, T. 1983a. The effects of density-dependent resource-limitation on size of wild reindeer. - *Oecologia (Berl.)* 60:156-168.
- Skogland, T. 1983b. Sau og rein på beite; konkurrerer de? - *Reindriftnytt* 2:20-24.
- Skogland, T. 1984a. The effects of food and maternal condition on fetal growth and size in wild reindeer. - *Rangifer* 4:39-46.
- Skogland, T. 1984b. Wild reindeer foraging niche organization. - *Holarctic Ecology* 7:345-379.
- Skogland, T. 1985a. Life history characteristics of wild reindeer (*Rangifer tarandus*) in relation to their food supply; ecological effects and behavioural adaptations. - *Medd. Norsk Viltforskning* 3. ser, nr 14:1-31.
- Skogland, T. 1985b. The effects of density-dependent resource limitation on the demography of wild reindeer. - *Journ. Animal Ecology* 54:359-374.
- Skogland, T. 1986a. Kalveproduksjon og struktur i norske villreinstammer. - *Hognarein* 2:52-57.
- Skogland, T. 1986b. Density-dependent food limitation and maximal production in wild reindeer herds. - *J. Wildl. Manage.* 50:314-319.
- Skogland, T. 1986c. Sex ratio variation in relation to maternal condition and parental investment in wild reindeer *Rangifer t. tarandus*. - *Oikos*, 46:417-419.
- Skogland, T. 1987. Bestandsdynamisk analyse av villreinstammen i Setesdal Vesthei. - *Villreinen* 3:4-8.
- Skogland, T. 1988. Tooth wear by food limitation and its life history consequences in wild reindeer. - *Oikos* 51:238-242.
- Skogland, T. 1989a. Bestandsdynamisk analyse av Hardangervidda-stammen. - *Villreinen* 3:54-61.
- Skogland, T. 1989b. Ungulate foraging strategies; optimization for predator avoidance or competition for limiting resources? - *Proc XVIII Int. Union Game Biol. Krakow, Polen* (i trykk).
- Skogland, T. 1989c. Comparative social organization of wild reindeer in relation to food, mates and predator avoidance. - *Advances in Ethology* 29. Paul Parey Verlag, Berlin, 74s.

- Skogland, T. 1989d. Natural selection of wild reindeer life history traits by food limitation and predation. - *Oikos* 55:101-110.
- Skogland, T. Can predators regulate the numbers of large ungulates? - Unpubl. manus.
- Skogland, T. & Espelien, I. 1989. Villrein og radioaktivitetstatus fram til vinteren 1989. - *Radioøkologisk Forskningsprogram*. Norsk Institutt for Naturforskning, Trondheim, s. 70-78.
- Skogland, T. & Grøvan, B. 1988. The effects of human disturbance on the activity of wild reindeer in different physical condition. - *Rangifer*, 8 (1):11-19.
- Stearns, S. L. 1983. The evolution of phenotypic plasticity in life history traits of mosquitofish since their introduction into Hawaii in 1905: Rates of evolution, heritabilities, and developmental plasticity. - *Am. Zool.* 23:65-75.
- Tveitnes, A. 1980. Lavgransking på Hardangervidda 1951-1979. - *Forskning og Forsøk i Landbruket, Suppl.* 1980, hefte 5:287-364.
- White, R. G. 1983. Foraging patterns and their multiplier effects on productivity of northern ungulates. - *Oikos* 40:377-384.

010

nina  
forsknings-  
rapport

ISSN 0802-3093  
ISBN 82-426-0098-8

Norsk institutt for  
naturforskning  
Tungasletta 2  
7004 Trondheim  
Tel. (07) 913020 56050