

# Effekter av rettet avskyting på elgbestanden på Vega

B-E. Sæther  
M. Heim  
E.J. Solberg  
K. Jakobsen  
R. Olstad  
J. Stacy  
M. Sviland

**NINA Fagrapport 49**



# Effekter av rettet avskyting på elgbestanden på Vega

Bernt-Erik Sæther  
Morten Heim  
Erling Johan Solberg  
Kjetill Jakobsen  
Randi Olstad  
John Stacy  
Maria Sviland

## NINA•NIKUs publikasjoner

NINA•NIKU utgir følgende faste publikasjoner:

### NINA Fagrappport NIKU Fagrappport

Her publiseres resultater av NINA og NIKUs eget forskningsarbeid, problemoversikter, kartlegging av kunnskapsnivået innen et emne, og litteraturstudier. Rapporter utgis også som et alternativ eller et supplement til internasjonal publisering, der tidsaspekt, materialets art, målgruppe m.m. gjør dette nødvendig.

Opplag: Normalt 300-500

### NINA Oppdragsmelding NIKU Oppdragsmelding

Dette er det minimum av rapportering som NINA og NIKU gir til oppdragsgiver etter fullført forsknings- eller utredningsprosjekt. I tillegg til de emner som dekkes av fagrapportene, vil oppdragsmeldingene også omfatte befæringsrapporter, seminar- og konferanseforedrag, årsrapporter fra overvåkningsprogrammer, o.a.

Opplaget er begrenset. (Normalt 50-100)

### NINA•NIKU Project Report

Serien presenterer resultater fra begge instituttene prosjekter når resultatene må gjøres tilgjengelig på engelsk. Serien omfatter original egenforskning, litteraturstudier, analyser av spesielle problemer eller tema, etc.

Opplaget varierer avhengig av behov og målgrupper

### Temahefter

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

Opplag: Varierer

### Fakta-ark

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

Opplag: 1200-1800

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

Sæther, B.-E., Heim, M., Solberg, E.J., Jakobsen, K., Olstad, R., Stacy, J. & Sviland, M. 2001. Effekter av rettet avskyting på elgbestanden på Vega. - NINA Fagrappport 049:1-39.

Trondheim, September 2001

ISSN 0805-469X

ISBN 82-426-1254-4

Forvaltningsområde:

Bærekraftig høsting, vilt

*Management area:*

*Sustainable harvest, wildlife*

Rettighetshaver ©:

NINA•NIKU

Stiftelsen for naturforskning og kulturminneforskning

Publikasjonen kan siteres fritt med kildeangivelse

Redaksjon:

Kjetil Bevanger og Lill Lorck Olden

Design og layout:

Lill Lorck Olden

Sats: NINA•NIKU

Kopiering: Norservice

Opplag: 300

Kontaktadresse:

NINA•NIKU

Tungasletta 2

N-7485 Trondheim

Telefon: 73 80 14 00

Telefax: 73 80 14 01

Tilgjengelighet: Åpen

Prosjekt nr.: 12206

Ansvarlig signatur:



Oppdragsgivere:

Direktoratet for naturforvaltning (DN)

Fylkesmannen i Nordland

Vega kommune

## Referat

Sæther, B.-E., Heim, M., Solberg, E.J., Jakobsen, K., Olstad, R., Stacy, J. & Sviland, M. 2001. Effekter av rettet avskyting på elgbestanden på Vega. - NINA Fagrapport 049:1-39.

Effekten av endringer i kjønnsforholdet og i alderssammensetningen blant oksene ble undersøkt i elgbestanden på øya Vega i Nordland fylke. I den første fasen av prosjektet beskrev vi variasjonen i reproduktiv suksess både blant okser og kyr i det vi anså å være en tilnærmet naturlig sammensatt elgbestand. I den neste fasen fjernet vi alle voksne okser og lot i de to etterfølgende brunstsosonger all bedekning skje av unge ( $\leq 2$  år gamle) okser. I den siste fasen av prosjektet (fra og med brunstsosongen 1997) dreide vi så kjønnsforholdet i den voksne bestanden til ca. 25 % okser.

I den første prosjektfasen fant vi stor variasjon mellom oksene i parringsuksess. En stor andel av denne variasjonen var knyttet til vekt: store okser var mer suksessrike enn små. Den seksuelle seleksjonen i en naturlig sammensatt elgbestand er derfor sannsynligvis svært sterk, og representerer en viktig mekanisme for evolusjonære endringer.

Endringer i kjønnsforholdet i bestanden eller i alderssammensetningen blant oksene hadde direkte konsekvenser for egenskapene til bestanden. (1) Kjønnsforholdet blant kalvene endret seg signifikant mellom de ulike prosjektfasene. I perioden hvor all bedekning ble besørget av bare unge okser, sank andelen oksekulver signifikant. I den siste perioden økte andelen oksekulver igjen, men nådde likevel ikke opp til nivået som ble observert i den første fasen. Siden andelen oksekulver økte med alderen til faren, tolker vi dette som en effekt av endringer i alderssammensetningen i oksesegmentet. (2) Forløpet av kalvingsosongen endret seg mellom de ulike fasene av prosjektet. Kalvingen skjedde seinere i de to periodene av prosjektet med rettet avskyting mot oksene. I den siste perioden med skeivt kjønnsforhold økte også lengden av kalvingsperioden vesentlig. Sammenholdt med de lange vandringene til kyr som fødte seint, anser vi dette å være en konsekvens av kuas problemer med å finne en attraktiv parringspartner under brunsten. (3) Den potensielle vekstraten i bestanden økte etter at sammensetningen av oksesegmentet var endret, hovedsakelig som en effekt av endringene i kjønnsforholdet blant kalvene.

Ingen effekter ble funnet på den aldersavhengige variasjonen i oksevekt i bestanden som følge av endringer i alderssammensetning blant oksene eller av kjønnsforholdet i bestanden.

Indirekte effekter på bestanden som ikke gav seg utslag på bestandsnivå, ble også funnet. En stor del av variasjonen i kalvevektene kunne forklares som en følge av forskjeller i moras vekt og i forekomst av ulike vegetasjonstyper med stor fôrproduksjon innenfor sommerleveområdet. I tillegg var seintfødte kalver signifikant lettere om vinteren enn tidligfødte. Dette innebærer at den forsinkelse i kalvingstidspunkt som en endring av sammensetning av oksesegmentet innebærer, også vil kunne ha langsiktige demografiske effekter gjennom en reduksjon av den gjen-

nomsnittlige kalvevekten i bestanden. En slik reduksjon i vekt vil kunne medføre at en økende andel unge kyr ikke blir kjønnsmodne og vil dermed redusere vekstraten i bestanden.

Disse resultatene viser at påvirkninger av oksesegmentet vil kunne ha demografiske konsekvenser og må derfor vurderes nøye når slike endringer foreslås som et målrettet forvaltningstiltak.

Emneord: elg - rettet avskyting - bestands dynamikk - *Alces alces*

Bernt-Erik Sæther, Morten Heim & Erling Johan Solberg, Norsk Institutt for Naturforskning, Tungasletta 2, 7485 Trondheim.

Kjetill Jakobsen & John Stacy, Biologisk Institutt, Universitet i Oslo, P.O 1066 Blindern, 0316 Oslo.

Randi Olstad & Maria Sviland, Zoologisk Institutt, Realfagsbygget, Norges teknisk-naturvitenskaplige universitet, 7491 Trondheim.

## Abstract

Sæther, B.-E., Heim, M., Solberg, E.J., Jakobsen, K., Olstad, R., Stacy, J. & Sviland, M. 2001. Effects of sex- and age-specific harvesting on the moose population on the island of Vega. - NINA Fagrapport 049:1-39.

This study examines the effects on social organisation and demography of an isolated moose population of a change in bull age composition and in the adult sex ratio. Our approach was to relate individual variation in reproductive success and space use of both sexes to different phenotypic characteristics during three project stages with different age-structure and sex composition. The first stage of the project was assumed to represent approximately the conditions in a natural unharvested moose population. We then manipulated the age composition of the bull segment of the population, leaving during two rutting seasons only young ( $\leq 2$  years old) bulls as available mates for the cows. In the last phase of the project, we changed the adult sex ratio in the population to about 25% bulls.

During the first stage of the project there were large variation among bulls in mating success. The paternity of the calves was determined by DNA-fingerprint analysis of all potential fathers. Variation in mating success related to individual differences in the weight of the adult bulls. Thus, sexual selection in a natural moose population may be intense and represent an important mechanism for evolutionary change.

The change in the composition of the bull segment affected several characteristics of the population. (1) The sex ratio among calves changed significantly among the different stages of the project. The sex ratio dropped from being male-biased in the first period to a female bias during the second period when all matings were performed by young males. The proportion of males then increased again in the last stage with a skewed adult sex ratio. As the probability of a bull calf increased significantly with the age of the father, we interpret this change in sex ratio as a response to variation in the age-composition of the bulls. (2) The timing of parturition changed among the different stages of the project. A delay in the mean date of parturition occurred after the composition of the bull segment was manipulated. In the second stage the parturition was delayed, but done over a relatively short period. In the last stage the variance in the timing of parturition also increased, leading to an extension of the calving season. Based on an observed higher activity of unmated cows late in the rutting season, we interpret this pattern to be a consequence of difficulties for the cows in finding a mate of desired quality during the rutting season. (3) The asymptotic growth rate of the population increased after manipulations of the composition of the bull segment, mainly due to an increase in the proportion of female calves.

No effects were found on the age-specific variation in male body mass of manipulations of the composition of the bull segment.

We also found indirect effects of changing the age distribution of bulls or the adult sex ratio in the population. A large propor-

tion of the variance in calf weights could be explained by differences in the mother's weight and variation in the occurrence of vegetation types with high food production in the summer home range. In addition the calf weight decreased with increasing birth date. As a consequence, the delay in the mean and the increase in the variance of the parturition date may induce changes in the mean weight of the calves in the population. Such a decrease may result in long term demographic effects on the population because variation in many life history traits of ungulates is closely related to the body mass of young females.

These results show that manipulation of the composition of the male segment of an ungulate population may have important demographic consequences. These should be seriously considered when suggesting harvest strategies for ungulate populations.

Keywords: moose - *Alces alces* - sex- and age-specific harvesting - population dynamics

Bernt-Erik Sæther, Morten Heim & Erling Johan Solberg, Norwegian Institute of Nature Research, Tungasletta 2, N-7485 Trondheim, Norway.

Kjetill Jakobsen & John Stacy, Biological Institute, University of Oslo, P.O 1066 Blindern, N-0316 Oslo, Norway.

Randi Olstad & Maria Sviland, Zoological Institute, University of Technology and Science, N-7491 Trondheim, Norway.

## Forord

Denne undersøkelsen har bare vært mulig gjennom det gode samarbeidet med befolkningen på Vega, som har måtte tåle en sterk styring av elgjakta, lavtflygende helikoptre og masende feltpersonell til nær sagt alle døgnets tider. Vi håper denne rapporten representerer en liten nedbetaling av vår gjeld.

Spesielt vil vi takke vegværingene Bjarne Aleksandersen for fremragende innsats i felt og Ole Arne Davidsen for en nesten usannsynlig velvilje og hjelp, samt begges evne til å administrere prosjektet lokalt. Rønnaug Davidsen skal ha så mange slags takk for å ha hatt overbærenhet med oss alle under det årvisse inntoget av merkemannskap på Gullsvåg. Anders Johnsen har i alle situasjoner vært en fremragende vert og medspiller, mens Johan Antonsen har bidratt sterkt med både nitidig punchehjelp og mange særdeles nøyaktige elgobservasjoner.

Jaktlagene på Vega skal ha en stor honnør for å ha utvist stor tålmodighet med alle mulige krav til den lokale jaktutøvelsen.

Vi vil også rette en spesiell takk til daværende viltforvalter i Nordland Terje Bø som pekte ut mulighetene for en elgstudie på Vega. Videre vil vi rette en hjertelig takk til professor og veterinær Jon Martin Arnemo for all mulig hjelp til elgmerking og mye annet, samt Thomas Hansen og Thor Harald Ringsby for hjelp med statistiske analyser og Ivar Herfinndal for hjelp med GIS-analyser.

En takk rettes til Direktoratet for Naturforvaltning og Fylkesmannen i Nordland for velvillig finansiering, og Vega kommune som så den lokale verdien av dette prosjektet.

Trondheim, oktober 2001

Bernt-Erik Sæther  
Prosjektleder

## Innhold

Referat.....	3
Abstract.....	4
Forord.....	5
Innhold.....	5
1 Innledning.....	6
2 Mulige negative effekter av et skeivt kjønnsforhold på en elgbestand.....	8
3 Studieområde.....	9
4 Bestandsutvikling .....	10
5 Metode .....	11
5.1 Feltprosedyrer: innsamling av individuelle data.....	11
5.2 Vegetasjonskartlegging .....	11
5.3 Genetiske analyser .....	12
5.4 Analyse av data .....	12
5.4.1 Variasjon i parringsuksess .....	12
5.4.2 Estimering av leveområdenes størrelse.....	13
5.4.3 Estimering av tilgjengelig biomasse.....	13
5.4.4 Variasjoner i kalvevekt.....	13
5.4.5 Vekstraten i bestanden.....	14
6 Elgoksenes parringsuksess.....	15
7 Endring i sosial organisering i forhold til kjønns- og alderssammensetning blant oksene .....	20
7.1 Brunstperioden.....	20
7.1.1 Variasjon i bevegelsesdistanse i mellomperioden av jaktseasonen.....	20
7.1.2 Endringer i bruk av leveområde under brunsten .....	21
7.1.3 Sesongmessig endring gjennom brunsten i elgkyrnes bevegelse og arealbruk i forhold til bedekningstidspunkt .....	21
7.2 Variasjon i sommerleveområde .....	22
7.3 Spredningsmønster .....	22
8 Livshistoriekonsekvenser av endret kjønns- og alders sammensetning blant oksene .....	24
8.1 Kalvingstidspunkt .....	24
8.2 Kjønnsavhengig variasjon i størrelse og vekst .....	24
8.3 Tidspunkt for første kalving .....	27
8.4 Variasjoner i kjønnsforhold .....	28
8.5 Variasjon i fruktbarhet med alder.....	28
9 Demografiske konsekvenser av endringer i kjønnsforholdet og alderssammensetningen blant oksene.....	30
10 Diskusjon .....	31
10.1 Endringer i kjønnsforholdet .....	32
10.2 Variasjon i kroppsvekten.....	33
10.3 Sosial organisering .....	34
10.4 Demografiske effekter av endring i kjønnsforholdet i bestanden og alderssammensetning blant oksene .....	35
11 Litteraturreferanser.....	36

# 1 Innledning

Rettet avskyting hvor man styrer avskyting mot bestemte kategorier dyr har vært ansett som en av de viktigste årsakene til den raske veksten i de fleste norske elgbestander etter krigen (Andersen & Sæther 1996). Prinsippet bak denne politikken har vært at ved begrensede næringsressurser (spesielt om vinteren) kan veksten i bestanden, i form av antall dyr eller mengde kjøtt, økes ved å endre kjønns- og alderssammensetning av bestanden (Caughley 1977). Basert på forutsetningen om at en okse klarer å bedekke mer enn ei ku kan følgene av en slik forvaltningsstrategi bli en kraftig dreining av kjønns- og aldersforholdet mot kyr og ungdyr (Sæther et al. 1992, Sæther et al. 2001).

Den retta avskytingen gir seg utslag i at okser utgjør en langt større andel av avskytingen enn kyr (**figur 1.1**). I dag blir det i flere av de viktigste elgområdene skutt flere ganger så mange okser som kyr (**figur 1.2**) med den følge at det i mange viktige elgfylker har skjedd en kraftig dreining av kjønnsforholdet i bestanden (**figur 1.3**).

Selv om oppfatningene om de mulige negative konsekvenser av en dreining av kjønnsforholdet har vært mange, har slike effekter vært svært vanskelig å dokumentere. Den mest omfattende analysen så langt, er betydningen av et dreid kjønnsforhold for vektutvikling, demografi og populasjonsdynamikk til elgbestanden i Vefsn-dalføret (Solberg & Sæther 1994, Solberg et al. 1999). Disse undersøkelsene viste at vekstraten i bestanden økte som forventet med andelen voksne kyr i bestanden og at dette igjen var negativt korrelert med andelen voksne okser i bestanden. Det ble også demonstrert en kraftig vekt nedgang blant de voksne oksene i denne bestanden. Vekt nedgangen var spesielt stor blant de eldste oksene, mer enn 20 % i løpet av en 20 årsperiode, og denne nedgangen var også nært korrelert med endringer i kjønnsforholdet blant de voksne dyrene.

Slike analyser kan gi en viktig indikasjon på en sammenheng, men gir ingen fullgode bevis. For eksempel opplevde man en stor økning i tettheten av elg i Vefsn-dalføret samtidig som man dreide kjønnsforholdet. Dette innebærer at den observerte vekt nedgangen også kan forklares ved en tetthetsavhengig nedgang i oksenes slaktevekt. Nedgangen i oksevekt kunne derfor ha skjedd uavhengig av endringer i kjønnsforholdet i bestanden.

En innsikt i effektene av skeive kjønnsforhold krever ideelt sett at følgende forhold er oppfylt:

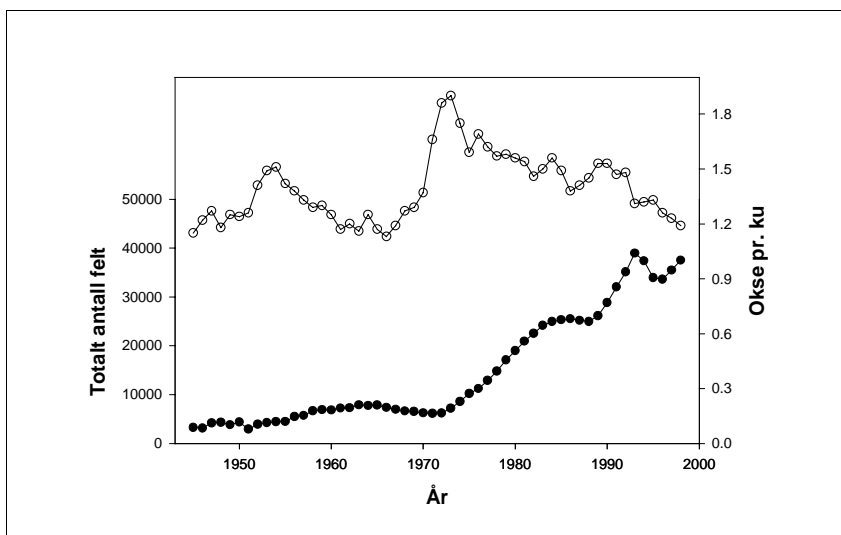
1. Kontrollere for andre økologiske forhold som f.eks. bestandstetthet.
2. Data må foreligge over oksenes reproduksjonssuksess. Tatt i betraktning de lange vandringsdistanser som er observert for enkelte okser i brunsten (Lorentsen et al. 1991, Sæther & Heim 1991), betyr dette at studieområdet må være geografisk avgrenset og at DNA-teknikker må benyttes for farskapsanalyser.

3. Hos elg eksisterer det stor individuell variasjon i mange livshistorieparametre, avhengig av både alder og kroppsvekt (Sæther & Haagenrud 1983, 1985a, Sæther & Heim 1993, Sæther et al. 1996, Sand 1996, Caswell 2001). Man må derfor i størst mulig grad tilstrebe at eksperimentopplegget kontrollerer for denne variasjonen. Dette krever at man kan følge reproduksjon og dødelighet til de samme elgkyrne over flere år.

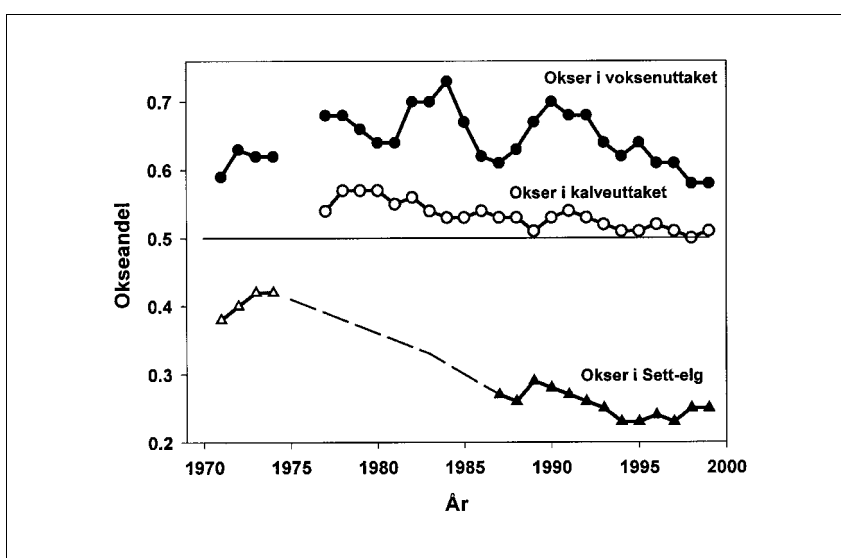
For å kunne oppfylle disse forutsetningene valgte vi i 1992 å studere effektene av endringer i kjønns- og alderssammensetning i elgbestanden på øya Vega i Nordland fylke. Vi antok at det kun var liten utveksling av dyr mellom øya og fastlandet, og at vi derfor til enhver tid ville ha en meget god oversikt over hele elgbestanden. I tillegg var elgens tidligere bestandsutvikling på øya godt dokumentert ved innsamlinger av data fra jaktmateriale og bestandsoversikter utarbeidet av viltnemda og miljøvernleder i kommunen. Videre hadde svært få dyr på dette tidspunktet blitt tatt ut gjennom ordinær jakt slik at bestanden på denne tiden kunne sies å representere forholdene i en ujakta naturlig elgbestand rimelig bra.

Følgende opplegg ble laget for forvaltningen av bestanden:

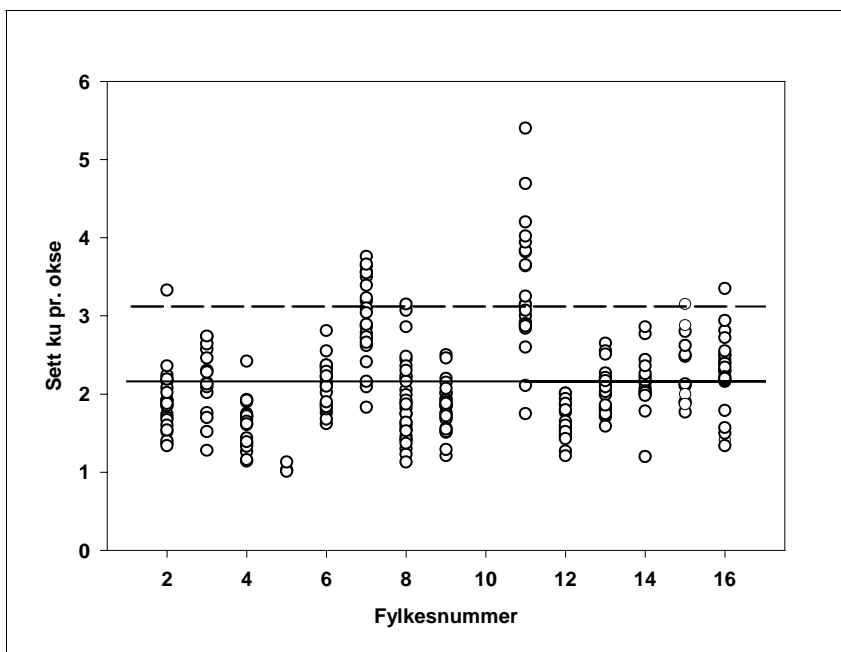
1. Vi ønsket å holde vinterbestanden rimelig konstant gjennom hele forsøket.
2. I den første fasen ønsket vi å opprettholde en tilnærmet naturlig alders- og kjønns sammensetning. Denne perioden skulle benyttes til å dokumentere grunnleggende biologiske forhold i en naturlig elgbestand slik som individuell variasjon blant kyr og okser i reproduksjonssuksess, sosial organisering og dødelighet.
3. I den andre delen av prosjektet ønsket vi å dreie aldersstrukturen til oksene fordi en dreining av kjønnsforholdet også innebærer en reduksjon i gjennomsnittsalderen blant oksene. For å kunne undersøke betydningen av en dreining av kjønnsforholdet må man derfor være i stand til å kontrollere for effekten av oksenes alder. Vi ønsket å oppnå dette ved kun å beholde okser to år eller yngre, samtidig som vi holdt antallet okser konstant. Brunsten ble således gjennomført med bare unge okser til stede.
4. I den siste fasen ønsket vi å dreie kjønnsforholdet. På den måten fikk vi en "typisk norsk" elgbestand med en svært skeiv kjønns sammensetning, og et oksesegment med lav gjennomsnittsalder.



**Figur 1.1.** Årlig variasjon i antallet elg skutt (fylte sirkler og venstre y-akse) og antall voksne ( $\geq 1$  år) okser pr. ku i avskytingen (åpne sirkler og høyre y-akse) i Norge i perioden 1945-1998. - Annual variation in the number of moose shot (filled circles and left y-axis) and the number of adult ( $\geq 1$  year) males per female in the harvest (open circles and right y-axis) in Norway during the periode 1945-1998.



**Figur 1.2.** Andelen eldre okser ( $\geq 1$  år) og oksekalfv i avskytingen, samt andelen okser observert under jakta i de to Trøndelagsfylkene i perioden 1971-1999. Heltrukken linje angir 50 % okseandel, mens stiplet kurve viser antatt okse % i perioden uten tilgjengelig 'Sett-elg' data. Data for perioden 1971-74 (åpne trekkanter) er fra Haagenrud og Lørdahl (1979). - The proportion of older males ( $\geq 1$  years old, filled circles) and male calves (open circles), and the proportion of adult males recorded by the hunters in the two Trøndelag counties during the hunting seasons 1971-1999 (triangles). Solid line represents a proportion of 50% adult males, whereas the stippled line represents the estimated proportion during the period when no "Moose observation"-data were available (lower). The data for the period 1971-74 where taken from Haagenrud & Lørdahl (1979).



**Figur 1.3.** Gjennomsnittlig antall ku sett pr. okse under jakta i perioden 1990-1996 i norske kommuner fordelt på fylke. Heltrukken linje viser gjennomsnittet for hele materialet, mens stiplet linje viser samlet gjennomsnitt for Nord-Trøndelag (7) og Sør-Trøndelag (11). Andre fylker representert: Akershus (2), Aust-Agder (3), Buskerud (4), Finnmark (5), Hedmark (6), Nordland (8), Oppland (9), Telemark (12), Troms (13), Vest-Agder (14), Vestfold (15), Østfold (16). - Mean number of adult females per adult male recorded by hunters during the hunting seasons 1990-1996 in different Norwegian municipalities within counties. The solid line represents the mean for the total material, whereas the stippled line indicate the mean for the counties Nord-Trøndelag (7) and Sør-Trøndelag (11). The other counties are: Akershus (2), Aust-Agder (3), Buskerud (4), Finnmark (5), Hedmark (6), Nordland (8), Oppland (9), Telemark (12), Troms (13), Vest-Agder (14), Vestfold (15) and Østfold (16).



## 2 Mulige negative effekter av et skeivt kjønnsforhold på en elgbestand

Draining av kjønnsforholdet i en elgbestand kan ha følgende negative effekter:

### Nedgang i oksevekter

For oksene representerer brunsten en stor investering. I denne perioden spiser de knapt og går vesentlig ned i vekt (Miquelle 1990, Miquelle et al. 1992). Vektvariasjonen blant norske elgokser er stor, både mellom ulike bestander og innen en bestand (Sæther & Haagenrud 1985b, Solberg et al. 1997). Vi kjenner ikke den fulle årsaken til denne variasjonen, men en mulig hypotese kan være at vekten påvirkes av forskjeller i brunstintensitet eller alder for første brunst. I bestander med et skeivt kjønnsforhold og få voksne okser vil yngre dyr i økende grad kunne delta i brunsten i forhold til i bestander hvor tilgangen på eldre dyr er god (Van Ballenberghe & Miquelle 1993). Høy brunstaktivitet i ung alder vil igjen kunne medføre redusert vekt etterfølgende år. Denne hypotesen ble framsatt av Solberg & Sæther (1994) som den mest sannsynlige forklaringen for vektnedgangen blant de voksne oksene i Vefsn-dalføret.

### Forsinket kalving

Få okser i en elgbestand kan medføre at ei ku må gjennom egglosning flere ganger for å bli befruktet eller at egglosningstidspunktet for alle kyr blir noe forsinket. Konsekvensene av dette vil bli en forsinkelse av kalvingstidspunktet fordi kyrne i gjennomsnitt blir bedekket senere på høsten og fordi drektighetsperioden er relativt konstant og ikke avhengig av bedekningstidspunkt (Noyes et al. 1996, Schwartz & Hundertmark 1993, Schwartz 1998). Spesielt vil dette kunne få konsekvenser for nylig kjønnsmodne kyr (Haagenrud & Markgren 1974).

### Nedsatt produktivitet i bestanden

Seint fødte kalver får en kortere vekstperiode om sommeren, og vil få mindre tilgang på høykvalitetsfôr enn kalver som er født tidlig (Klein 1970). Derfor kan man anta at forsinket kalving vil medføre en nedgang i vekt. Dette er godt dokumentert hos mange klauvdyr (Eloranta & Nieminen 1986, Noyes et al. 1996), så vel som hos elg (Schwartz et al. 1994). Sannsynligheten for å bli kjønnsmoden i ung alder er hos elgen (Sæther & Haagenrud 1985a, Sæther & Heim 1993), som hos flere andre klauvdyr (Sæther 1997), vektavhengig. Forsinkelse i kalvingstidspunkt med etterfølgende reduksjon i gjennomsnittsvekt vil derfor kunne skape en demografisk respons i bestanden ved at fruktbarheten i de yngste aldersklassene reduseres. Dersom det også er en sammenheng mellom kuas vekt og hennes videre overlevelse (Berger 1986, Berubé et al. 1999, Gaillard et al. 2000) eller fruktbarhet som voksen (Clutton-Brock et al. 1988), kan dette forsterke denne demografiske responsen.

### Nedsatt intensitet av den seksuelle seleksjon

Seksuell seleksjon er pr. definisjon variansen mellom hannene i parringssuksess (Andersson 1994). Stor varians i parringssuksess innebærer sterk seleksjon. Varians i parringssuksess står igjen i

nær sammenheng med kjønnsforholdet i bestanden (Emlen & Oring 1977). En lav okseandel vil derfor redusere den seksuelle seleksjonen.

Selv om graden av seksuell seleksjon ofte er undersøkt (Andersson 1994), er det vanskelig å forutsi de langsiktige evolusjonsmessige effektene av redusert seksuell seleksjon. Unntaket er der parringssuksessen er korrelert med en hannlig egenskap som for eksempel kroppsstørrelse. Da vil redusert intensitet av seksuell seleksjon medføre at hannlige egenskaper som ellers ville ha blitt selektert bort får større sjanse til å spre seg i bestanden.

### Økning av genetisk drift

I en seksuelt reproduserende bestand kan den effektive bestandsstørrelsen uttrykkes ved

$$N_e = \frac{4N_m N_f}{N_m + N_f} \quad (\text{Lande \& Barrowclough 1987}),$$

hvor  $N_m$  og  $N_f$  er henholdsvis antall hanner og hunner som deltar i reproduksjonen.

Dette viser at jo færre okser som deltar i brunsten, desto sterkere vil den effektive bestandsstørrelsen bli redusert. Konsekvensen av dette er et raskere tap av genetisk variasjon gjennom genetisk drift. I mange bestander utgjør derfor den effektive bestanden bare en liten andel av den observerte bestanden (Grant & Grant 1992, Creel 1998).

### Endring i sosial organisering og områdebruk

Den sosiale organiseringen kan variere mye innen en enkelt art (Lott 1991). Vi kjenner i dag lite til hvilke faktorer som påvirker denne variasjonen (Clutton-Brock 1989, Lent 1991). Hos de fleste pattedyrarter hvor hannen bidrar lite til oppfostringen av ungene, vil likevel fordelingen av hunnene i terrenget være svært bestemmende for hvilke parbindingssystem som vil opptre. I bestander med omtrent like mange hanner som hunner til stede vil vi ofte forvente en aggregering av hanner til relativt begrensede områder (Clutton-Brock et al. 1993). Dette kan resultere i stor variasjon i parringssuksess mellom hannene (se over) p.g.a. sterk grad av hannlig preferanse for enkelthanner eller intens intraseksuell konkurranse mellom hannene (Clutton-Brock 1989, se Appolonio et al. 1989). Ved et skeivt kjønnsforhold mot en overvekt av hunner i bestanden vil det også kunne skapes konkurranse blant hunnene om å finne en make. En mulig konsekvens er økt hunnvandring og oppbryting av det sedvanlige parringsmønsteret.

Ku og okser har en tendens til å utnytte terrenget på ulike måter (Miquelle et al. 1992). For eksempel blir okser i trekkbestander ofte stående lenger i sommerarbeidområdene og trekker seinere enn spesielt ku med kalv (Andersen & Sæther 1996, Sæther & Heim 1991). Endring av kjønnsforholdet kan da medføre at elgbestanden i mindre grad blir i stand til å utnytte ressursene innenfor de områdene som blir spesielt utnyttet av oksene.

### Endring i sosial organisering

Elgens sosiale organisering spesielt under brunsten varierer mye mellom områder (Andersen & Sæther 1996). I noen områder har

man tilnærmet haremsdanning hvor et fåtall okser samler flere elgkyr rundt seg (Van Ballenberghe & Miquelle 1993). I andre områder streifer oksene mye omkring og ser ut til å oppsøke en enkelt ku av gangen (Lorentsen et al. 1991, Andersen & Sæther 1996). Forskjeller i kjønnsforhold kan være en mulig årsak til denne variasjonen. Slike endringer i sosial organisering vil i sin tur påvirke intensiteten av den seksuelle seleksjonen og tapet av genetisk variasjon.

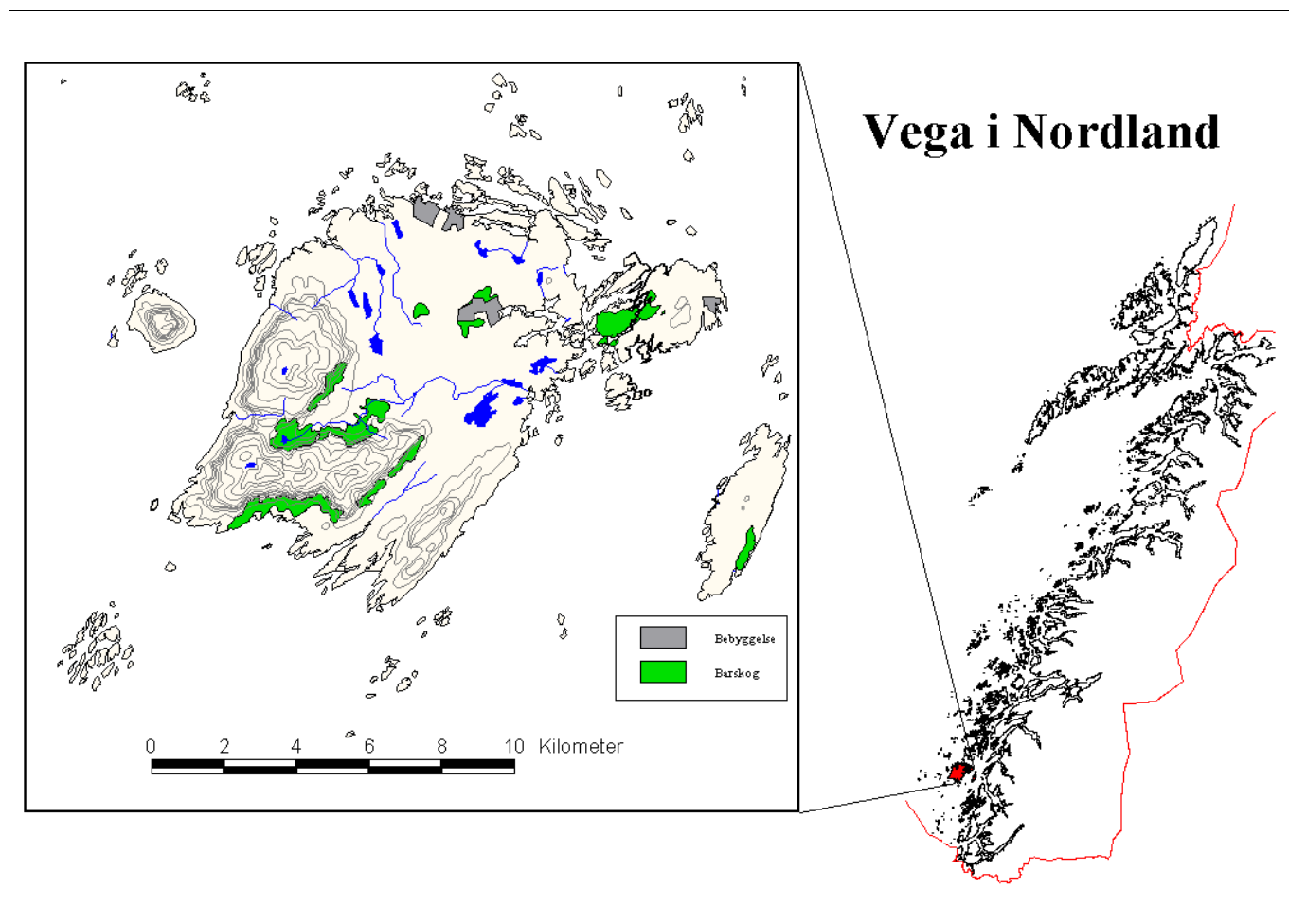


Vega

### 3 Studieområde

Studiet ble gjennomført på øya Vega (65°40'N, 11°55'Ø) som ligger på Helgelandskysten i Nordland fylke (**figur 3.1**). Øya har et areal på 119 km<sup>2</sup>. Landskapet er dominert av dyrket mark, myrlandte områder og rabbelandskap med glissen løvskog og småvokst furu (*Pinus sylvestris*). I tillegg er en mindre andel (6.4 km<sup>2</sup>) av øya dekket av sitkagran (*Picea sitchënsis*) plantasjer. Bjørk (*Betula pubescens*) dominerer løvskogen, med innslag av rogn (*Sorbus aucuparia*), osp (*Populus tremula*), gråor (*Alnus incana*) og vier-arter (*Salix* sp). Den sørvestlige delen av øya domineres av fjell, med Trollvasstinden som høyeste topp 800 m.o.h.

Klimaet på Vega er oseanisk med milde snøfattige vintre (0.9°C januar-mars) og våte kjølige somre (12.3°C juni-august, Det Norske Meteorologiske Institutt, Oslo).

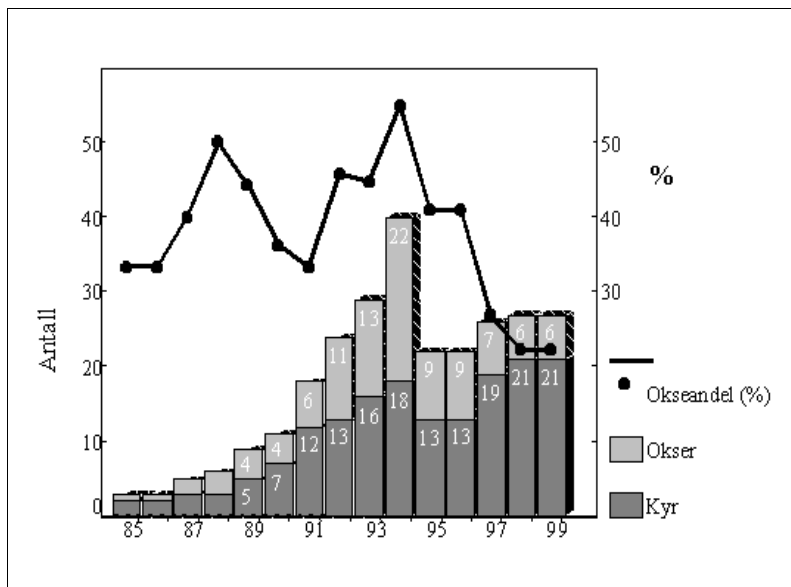


**Figur 3.1.** Vega, beliggenhet og utstrekning. - Location of the island Vega.

## 4 Bestandsutvikling

Vi antar at de første elgene kom svømmende til Vega i 1985. Basert på observasjoner sammenstilt av Ole A. Davidsen og Jan H. Mortensen på Vega samt aldersbestemmelse av felte dyr har vi vært i stand til å rekonstruere bestandsutviklingen i etableringsfasen (**figur 4.1**). Høsten 1989 ble den første jakta igangsatt da en eldre okse og en åringSKU ble tatt ut (**tabell 4.1**).

Vinteren 1992 forsøkte vi å utstyre alle elgene på Vega med radiosendere. Selv om snø manglet, lyktes vi ved omfattende bruk av hundeførere kombinert med helikopter å merke 18 av de 24 dyrene som var til stede på øya. To av de umerkede dyrene ble i tillegg seinere merket fra bakken. Vinteren 1993 merket vi



**Figur 4.1.** Utvikling i den voksne elgbestanden på Vega pr 2.oktober i perioden 1985-1999. - The population fluctuations of adult moose at Vega during the period 1985-99.

de to siste voksne dyrene uten radiosender samt hele kalveproduksjonen fra 1992. Alle elgene på Vega var dermed radiomerket.

Alt uttak av dyr ble utført av lokale jaktlag. Vanligvis skjedde uttaket gjennom at jegerne fikk tildelt kvoter på vanlig vis, men med henstilling om å felle dyr med bestemte nummer på halsbåndet. På den måten lyktes vi å endre kjønnsforholdet som planlagt ut fra prosjektdesignen (se **kapittel 1, figur 4.1**) samt å stabilisere vinterbestanden på ca. 29 dyr.

Dødeligheten utenom jaktseasonen er mindre enn i andre nordnorske elgbestander (Stubsjøen et al. 2000). Siden etableringen på Vega er det kjent 10 tilfeller av irregulær avgang blant dyr som overlevde den første jaktseasonen. To elger døde som følge av påkjørsler av bil, to dyr ble funnet døde etter antatt sykdom, en er avlivet med brukken fot, ei godt voksen ku forsvant i 1995, mens dødsårsaken ikke kunne bestemmes for de andre dyrene. I den samme perioden ble det felt 131 dyr under elgjakta (**tabell 4.1**).

Selv om Vega ligger et godt stykke fra fastlandet, observerte vi i løpet av prosjektfasen både inn- og utvandring. Totalt ankom 9 åringsdyr øya midtsommers. Åtte av disse ble felt samme høst som de kom. En innvandret åringsokse ble immobilisert og utstyrt med radiosender for så å bli felt høsten etter. I tillegg ble ei ku som først ble oppdaget sommeren 93, felt samme høst. Det er uavklart om dette var en innvandrer, eller om kua var født på Vega og oversett under vinterens merking. Utvandringen ble hovedsakelig besørget av åringer og var halvparten så stor som innvandringen.

**Tabell 4.1.** Årlig variasjon i antall dyr felt i løpet av høstjakta på Vega fordelt på kjønn og alder. - Annual variation in the number of moose harvested on Vega in relation to age and sex.

År/Year	Kalver/Calves		Åringer/Yearlings		Voksne/Adults		Total
	Kyr/Females	Okser/Males	Kyr/Females	Okser/Males	Kyr/Females	Okser/Males	
1989			1			1	2
1990						2	2
1991	1			1			2
1992		3	1				4
1993			4	4	3	3	14
1994			2	12	2	13	29
1995	2	2	5		2		11
1996	2	3		4		6	15
1997	7	2	1	3	1	1	15
1998	7	3	1	2	4	1	18
1999	7	5	2	2	3		19
Total	26	18	17	28	15	27	131

## 5 Metode

### 5.1 Feltprosedyrer: innsamling av individuelle data

Under merking ble dyrene utstyrt med halsbånd med innebygd radiosender og veid med en vekt montert i eller under helikopteret. Alle radiosenderne hadde sin egen frekvens, slik at hvert individ kunne bli unikt identifisert. Vintervektene ble målt til nærmeste kilogram med en nøyaktighet på  $\pm 2.5$  kg. Dyr som hadde mistet radiosenderen, eller hvor senderen hadde sviktet, ble merket. Alle hanndyr ble i tillegg veid hver vinter, uavhengig om de skulle merkes eller ikke. Totalt ble det foretatt 179 veiinger i løpet av studieperioden (**tabell 5.1**).

Alle voksne kyr ble regelmessig oppsøkt hver vår i perioden 1992-2000 for å fastslå kalvingstidspunkt. I kalvingssesongen ble dyrene fulgt opp hver 3-4 dag til fots, fra midten av mai til midten av juli inntil de hadde kalvet. Kalvingsdato ble beregnet ved å anslå kalvens alder ved observasjonsdato og ved å vurdere moras fysiske tilstand. Eksempelvis ble kalvingsdato estimert til samme dag som observasjonen ble gjort, dersom en kalv ble funnet våt eller mora ikke var kvitt etterbyrden (Sæther et al. 1996). Tidligst mulig kalvingsdato ble estimert med en nøyaktighet på  $\pm 1$  dag. Sjansen for å fastslå eksakt kalvingsdato avtok utover sesongen fordi feltsjiktet og utviklingen av løvverket reduserte sikten og muligheten til ubemerket å nærme seg kyrne. Kalveproduksjonen ble bestemt ut fra maksimum antall kalver registrert sammen med kua i løpet av sommeren.

Alderen på de fleste dyrene var kjent fordi dyret ble merket første gang som  $\frac{1}{2}$  års gammel kalv. I tillegg fastslo vi alderen på døde dyr basert på tannutvikling (kalv og åring) eller ved hjelp av tannsnitting i laboratorium (dyr  $\geq 2$  år, Haagenrud 1978). Kalver er her definert som dyr  $< 1$  år, åringer er dyr som er mellom 1- 2 år, mens voksne/eldre dyr er  $\geq 2$  år gamle.

Dyrene ble posisjonsbestemt ved at man fra kjente posisjoner peilet inn den eksakte retningen på de enkelte dyrs radiosendere, tegnet inn retningen på kart, for så å forflytte seg til en ny posisjon hvor prosedyren ble gjentatt. Elgens posisjon ble notert til stedet der peileretningene krysset hverandre. Vegnettet på Vega er såpass tett at man bare unntaksvis hadde lenger avstand

enn 1 km til elgen man peilet på. Som regel ble dyret peilet på vesentlig kortere avstand. Peilenøyaktigheten er generelt estimert til  $\pm 100$  m, som også er oppløsningen på kartreferansene som ble registrert.

Peilingene ble rutinemessig utført gjennom året, med mest intensiv oppfølging i kalvingsperioden (mai og juni), sensommers (juli/august) og i brunstperioden (september og oktober). For å kartlegge de enkelte elgenes leveområde sommerstid, ble alle dyra posisjonsbestemt en gang om morgenen og en gang om kvelden i en sammenhengende tidagersperiode i månedskiftet mellom juli og august.

Brunstaktiviteten til de enkelte dyra ble i alle prosjektfasene fulgt i perioden 15. september til 20. oktober, da alle kyr ble peilet en gang om dagen, mens oksene ble peilet to ganger pr. dag.

Kalvings- og vekt-materialet presentert i rapporten ble innsamlet i perioden februar 1992 til og med juni 2000.

### 5.2 Vegetasjonskartlegging

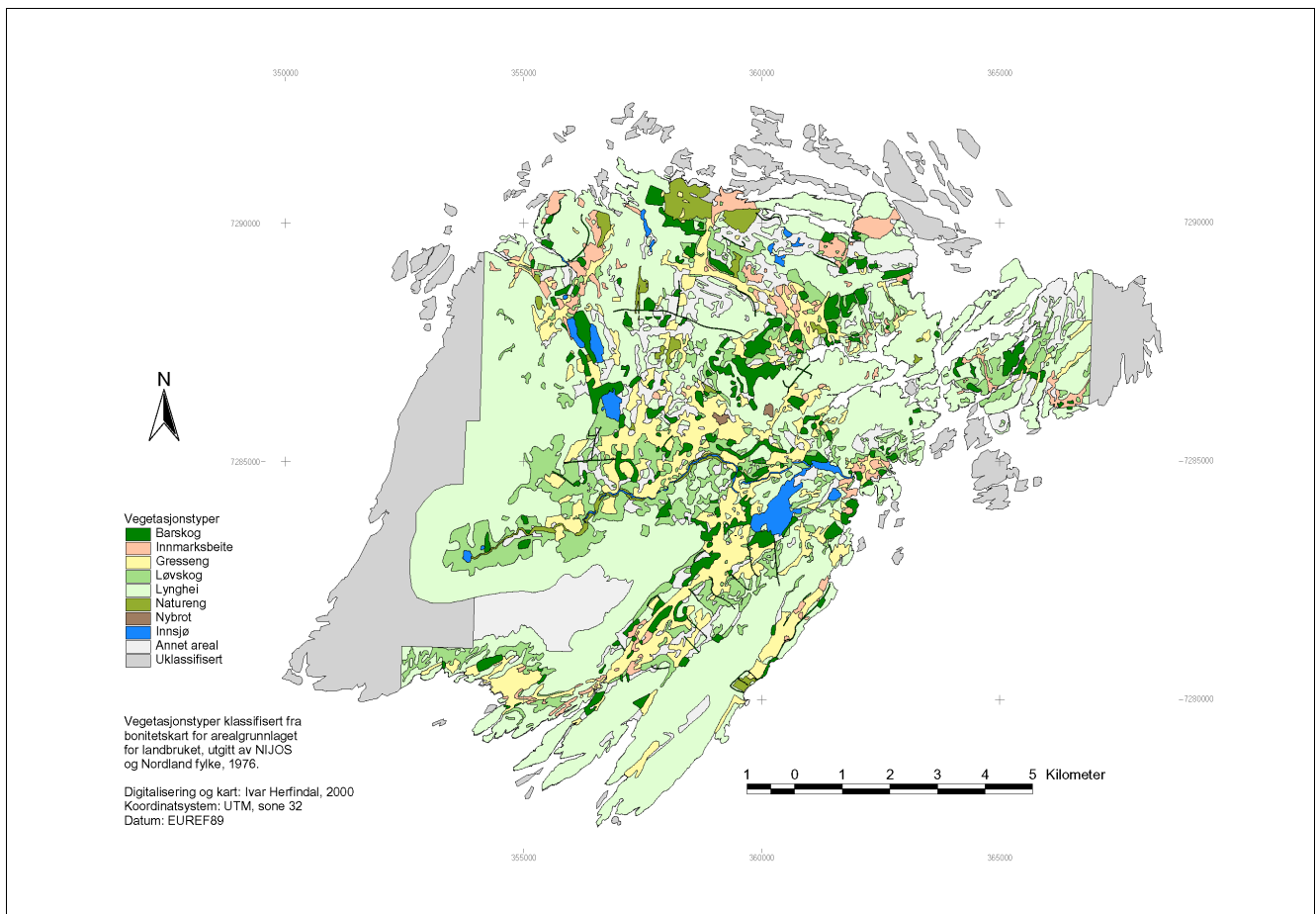
Vegetasjonen ble delt inn i seks vegetasjonstyper: barskog, innmarksbeite, dyrket grasseng, lynghei (en kombinasjon av "tørr" og "fuktig lynghei" i Fremstad 1997) og natureng ("eng i vid sammenheng" i Fremstad 1997) med basis i et bonitetskart for landbruket (**tabell 5.2, figur 5.1**). Langs 2-6 km lange transekter ble vegetasjonssammensetningen kartlagt i 50 m<sup>2</sup> store sirkulære studieflater som ble fordelt langs transektene med en avstand på 50 m. Dekningsgraden (horisontal projeksjon) ble bestemt for alle dominante arter (dekningsgrad  $> 10$  %) og for alle arter hvor minst en plante på flata var høyere enn 50 cm. I tillegg ble det foretatt en fullstendig vegetasjonsanalyse av en flate på 1 m<sup>2</sup> på hver femte 50 m<sup>2</sup> flate. Dette kvadratet ble lagt i den vegetasjonstypen som var mest typisk for den sirkulære flata. Den stående biomassen ble bestemt for alle arter på flata som hadde dekningsgrad over 5 % ved å klippe og veie til nærmeste gram all tilgjengelig biomasse av arten. Totalt ble 819 ruter à 50 m<sup>2</sup> og 120 à 1 m<sup>2</sup> ruter analysert. For en nærmere beskrivelse av metoden, se Sæther et al. (1992) og Sæther & Heim (1993). Fordelingen av de ulike vegetasjonstypene på Vega er vist i **figur 5.1**.

**Tabell 5.1.** Antall elg veid i forbindelse med vintermerking, fordelt på kjønn, alder og år. -  
Number of moose weighted at winter capture in relation to sex, age and year.

Kategori/Category	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000
Kukalv/Female calf	1	8	5	6	2	8	5	3	4
Oksekalv/Male calf	5	5	9	9	6	5	4	5	5
Åringsku/Yearling female	3		3	3				1	
Åringsokse/Yearling male	2	6	5		9	1	1	1	1
Eldre ku/Older female	5	2		10			1	3	3
Eldre okse/Older male	2	5	8			2	2	2	3

**Tabell 5.2.** Beskrivelse av vegetasjonstyper benyttet i vegetasjonsanalysen på Vega. – Characteristics of the vegetation types used in the analyses.

Vegetasjons-type/Vegetation type	Karakteristikk/Characteristics
Barskog/Coniferous forest	Områder med hovedvekt av bartrær, over og/eller under 1m.
Innmarksbeite/Grazing fields	Beiteområder for storfe som var i bruk.
Gresseng/Cultivated meadow	Landarealer for dyrking av husdyr-fôr.
Lynghhei/Heather moor	Myr- eller rabbelandskap, uten eller glissent bevokst med trær under 1m, med over 60 % røsslyng, krekling eller rome i feltsjiktet.
Løvskog/Broad-leaf forest	Områder med hovedvekt av løvtrær, over og/eller under 1m.
Natureng/Meadow	Gjenvokste landbruksarealer og elvekanter som er dominert av naturlig voksende grass og urter.



**Figur 5.1.** Fordelingen av de ulike vegetasjonstypene på Vega. - The distribution of the different vegetation types on the island of Vega.

## 5.3 Genetiske analyser

DNA ble isolert fra vev tatt fra øre eller muskler ved hjelp av CTAB metoden. Ca. 5 µg DNA fordøyd over natten med Dde1 ble brukt til Southern blotting. Gelene ble kjørt under forhold som er nærmere beskrevet i Strand et al. (in press). Probene som ble brukt var M13 (Refseth et al. 1994), 33.6 og MOMS 1 (Jakobsen et al. 1996). Hybridiseringsforholdene var 55 °C (MOMS 1) og 60 °C (33.6 og M13), hvor de optimale bufferne beskrevet i Stacy & Jakobsen (1993) ble anvendt. Probene var single DNA-

strenger, betegnet ved hjelp av MSPL protokollen (Espelund et al. 1990, Stacy et al. 1991). De resulterende 'fingerprintene' ble scoret ved å anvende bare bånd over 3 kb etter kriterier beskrevet i Refseth et al. (1994).

## 5.4 Analyse av data

### 5.4.1 Variasjon i parringsuksess

Variasjonen blant oksene i parringsuksess beskriver intensiteten av den seksuelle seleksjonen i en bestand. Ulikheter i reprodutiv

suksess kan beskrives på en rekke forskjellige måter (Kokko et al. 1999). Vi valgte å benytte Morista indeksen (Tsuji & Tsuji 1998)

$$I = N \frac{\sum \chi^2 - \sum \chi}{(\sum \chi)^2 - \sum \chi}$$

hvor  $N$  er antallet okser og  $\sum \chi$  er summen av antall avkom eller parringer. Når parringene skjer tilfeldig, har denne indeksen verdien 1. Når en okse er i stand til å monopolisere alle parringene tar denne indeksen verdien  $N$ . Null hypotesen om tilfeldig parring kan testes ved å benytte test-statistikken

$$T = I(\sum \chi - 1) + N - \sum \chi$$

(Morista 1962),

som er  $\chi^2$ -fordelt med  $N - 1$  frihetsgrader.

Verdiene av  $I$  er bl.a. avhengig av utvalgsstørrelsen. For å kunne sammenligne variasjonen i parringssuksess mellom ulike grupper innførte vi den standardiserte Morista- indeksen (Tsuji & Tsuji 1998)

$$I_s = 0.5 + 0.5(I - M_c) / (N - M_c) \quad \text{når } I \geq M_c \geq 1.0.$$

$$I_s = 0.5(I - 1) / (M_c - 1) \quad \text{når } M_c \geq I \geq 1.0$$

og

$$I_s = -0.5(I - 1) / (M_c - 1) \quad \text{når } 1.0 > I > M_u.$$

Her er  $M_c = \frac{\chi^2_{0.975} N + \sum \chi}{(\sum \chi) - 1}$  og  $M_u = \frac{\chi^2_{0.025} N + \sum \chi}{(\sum \chi) - 1}$  hvor

$\chi^2_{0.025}$  og  $\chi^2_{0.975}$  er henholdsvis 2.5 % og 97.5 % kvantilen i  $\chi^2$ -fordelingen med  $N - 1$  frihetsgrader.

$I_s$  tar verdien  $-1$  ved helt lik parringssuksess mellom oksene, 0 ved tilfeldig parring og 1 ved fullstendig monopolisering av alle parringer av en enkelt okse.

#### 5.4.2 Estimering av leveområdenes størrelse

Estimering av størrelsen på leveområdet ble gjort ved hjelp av en 90 % minimum konveks polygon analyse i Ranges V, med "recalculated harmonic mean" som områdesenter (Kenward & Hodder 1996). Dette innebærer at 10 % av peilingene i ytterkantene er fjernet slik at estimatene er relativt upåvirket av tilfeldige bevegelser utfra selve leveområdet (Harris et al. 1990). Leveområdene er beregnet under brunstperioden i september og oktober, mens sommerområdet representeres ved en 10 dagers periode i månedsskiftet juli/august. Kun individ med mer enn 10 posisjoner er inkludert i materialet. Det ble også beregnet leveområder på bakgrunn av 70 % av peilepunktene og det var gjennomgående en nær sammenheng mellom leveområdene basert på 90 % og 70 % av alle peileposisjonene (okser:  $r = 0.69$ ,  $n = 66$ ,  $p < 0.001$ , kyr:  $r = 0.82$ ,  $n = 123$ ,  $p < 0.001$ ).

#### 5.4.3 Estimering av tilgjengelig biomasse

Gjennomsnittlig biomasse pr. arealenhet av en art  $i$  i en gitt vegetasjonstype (se tabell 5.1) ble beregnet som den gjennomsnittlige biomassen pr. arealenhet av arten på veieflatene fra den gitte vegetasjonstypen. Den totale biomassen pr. arealenhet i denne vegetasjonstypen ble så beregnet ved å ta estimatet for den gjennomsnittlige biomassen av art  $i$  pr. arealenhet, multiplisert med andelen av 50 m<sup>2</sup> flater i vegetasjonstypen hvor arten forekom og deretter summert over antall arter. I de tilfeller hvor det var en signifikant positiv sammenheng på veieflatene mellom dekningsgrad og biomasse av art  $i$  på flata, ble biomasse pr. arealenhet beregnet for de ulike dekningsgradene ut fra regresjonslinjen. Estimatet for biomassen av art  $i$  i vegetasjonstypen ble så veid i forhold til fordelingen av dekningsgraden av arten på 50 m<sup>2</sup> flatene i vegetasjonstypen.

Tilgjengelig biomasse innenfor et leveområde ble beregnet som gjennomsnittlig biomasse pr. arealenhet for den gitte vegetasjonstypen multiplisert med arealet av vegetasjonstypen innenfor leveområdet. Tilsvarende estimerte vi beitbar biomasse innenfor kyrnes leveområder som biomassen av de feltsjiktartene vi regnet som mest betydningsfulle for elgen. Disse artene var blåbær *Vaccinium myrtillus*, viltvoksende arter av grass *Poaceae spp.*, enggrass (timotei *Phleum pratense*, engsvingel *Festuca pratensis* eller raigrass *Lolium perenne*), mjøddurt *Filipendula ulmaria*, geitrams *Epilobium angustifolium*, syre *Polygonaceae spp.*, skogstorkenebb *Geranium lucidum*, skogburkne *Athyrium filix-femina*, snelle *Equisetaceae spp.* og løvetann *Taraxacum norvegicum*. Variasjonen i kalvevekt og kuvekt ble så analysert i forhold til variasjonen mellom leveområder i total biomasse pr. arealenhet, beitbar biomasse pr. arealenhet og andelen av leveområdet som besto av de respektive vegetasjonstypene.

#### 5.4.4 Variasjoner i kalvevekt

For å undersøke den kombinerte effekten av alle uavhengige variabler på variasjonen i kalvevekt ble en mixed varianskomponent modell benyttet (PROC MIXED, SAS 1996). Mixed model prosedyren tilpasser modeller med både fikserte og tilfeldige effekter (Sokal & Rohlf 1981). En mixed-model er derfor en generalisering av en standard generell lineær modell. Vekten av kalven

$$Y = \beta_0 + \beta_1 X_1 + \beta_2 X_2 + \beta_3 X_3 + \beta_4 X_4 + \beta_5 X_5 + \beta_6 X_6 + \beta_7 X_7 + e_i + e_j, \quad (1)$$

hvor  $\beta_0$  er intercept og  $\beta_i$  er effekten av variabelen  $X_i$ .  $X_1$  er kalvingstidspunktet til mor uttrykt i dagnummer (dag 1 = 18. mai),  $X_2$  er moras kalvingserfaring (ingen erfaring = 0, erfaring = 1),  $X_3$  representerer antall kalver født (enkelt- eller tvillingkalv),  $X_4$  er vintervekta til mor før kalving (i kg),  $X_5$  alder til mor ved bedekning,  $X_6$  er kalvens kjønn (okse = 1, ku = 2),  $X_7$  egenskaper ved moras leveområde (total biomasse pr. arealenhet, beitbar biomasse pr. arealenhet og andelen av leveområdet som besto av de respektive vegetasjonstypene, se kapittel 5.4.3 for inndeling), mens  $e_i$  er bidraget fra mor (maternal- eller genetisk effekt) og  $e_j$  er residualverdien.

En mixed-modell deler residualeffektene inn i to komponenter,  $e_i$  og  $e_j$  der  $e_i \sim N(0, V_i)$  og  $e_j \sim N(0, V_j)$ . Dette betyr at de tilfeldige variablene har gjennomsnitt 0 og varians henholdsvis  $V_i$  og  $V_j$ . De tilfeldige effektene ( $e$ ) består av additive genetiske effekter ( $e_a$ ) og maternale effekter ( $e_m$ ) der  $e_a \sim N(0, \frac{1}{4} \sigma_a^2)$  og  $e_m \sim N(0, \sigma_m^2)$  (Lynch & Walsh 1998). Variabelen  $e_j$  representerer residualverdiene som er uavhengig av de tilfeldige genetiske og maternale effekter.

Mixed-model analyser involverer estimering av både (1) varianskomponenter ( $V_i$  og  $V_j$ ) og (2) størrelsen av fikserte effekter ( $\beta$ ). Mor ble satt som en tilfeldig variabel ( $e$ ) for å estimere varianskomponenten  $V_i$  og for å ta hensyn til avhengighet i datamaterialet (Lynch & Walsh 1998) som eksisterte mellom kalver av samme mor. Denne avhengigheten modelleres når mor er en tilfeldig variabel. Denne morvariansen er lik kovariansen mellom søsken. Kovariansen brukes til å "veie" observasjonene når andre effekter estimeres. Litt forenklet kan man si at observasjoner fra to søsken "veies" litt mindre enn observasjoner fra to ikke beslektede individer. Fikserte effekter ble estimert med generaliserte minste-kvadraters metode (Lynch & Walsh 1998). Dette er en metode for å estimere  $\beta_i$  som tar hensyn til korrelasjon mellom datapunkter; det vil si at avhengigheten i egenskapene til søsken kan antas å være mer lik enn to ikke beslektede individer tatt tilfeldig fra populasjonen. På grunn av ubalanserte data er alle estimater av varianskomponentene i mixed-modellen basert på "restricted maximum-likelihood" analyser (REML, Searle et al. 1992). Interaksjoner mellom variablene ( $X$ ) ble utelatt på grunn av for liten materialstørrelse.

Bidraget av alle de ulike komponentene til forklaring av variasjon i kalvevekter ble testet i følge modellen. Fordi vi kun hadde data på morvekt og leveområdekvalitet for et begrenset antall kyr, gjennomførte vi analysen på tre forskjellige nivå; 1) uten morvekt og leveområdekvalitet (87 mor-kalvevekt observasjoner), 2) ved å inkludere data også på morvekt og leveområde kvalitet (23 mor-kalvevekt observasjoner) og 3) ved å ekstrapolere data på morvekt til året før og året etter at mora var veid. Den siste ana-

lysen var basert på antagelsen om at vekten til ei ku etter 3-års alder (utvokst alder, se **figur 6.5**) ikke var vesentlig forskjellig året før og året etter at den var veid. På det viset kunne vi benytte en større andel av kalvevekt-materialet (36 mor-kalvevekt observasjoner). Vi benyttet Akaike Information Criteria (AIC) beregnet ved hjelp av maximum likelihood estimering for å finne den beste modellen (Burnham & Anderson 1998).

Bidraget av genetiske eller maternale faktorer fra mor til forklaringen av variasjonen i kalvevekt ble beregnet ut fra hvor stor prosentandel morvariansen i kalvevekt utgjorde av totalvariasjonen i kalvevekt.

### 5.4.5 Vekstraten i bestanden

Vekstraten i bestanden ble analysert ved hjelp av en Leslie matrikse modell (Caswell 2001), hvor den asymptotiske vekstraten i bestanden  $\lambda$  ble beregnet som den dominante egenverdien av  $k \times k$  matrisen

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & BP_{juv} \\ P_s & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & P_s & 0 & \dots & 0 & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & \dots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \dots & P_s & P_{ad} \end{pmatrix}$$

Her er  $B$  fekunditetsraten,  $P_s$  den sub-adulte overlevelsen etter 1 år inntil kjønnsmodning ved alder  $k$  og  $P_{ad}$  den voksne overlevelsen. Vekstraten  $\lambda$  beskriver hvor fort en bestand med demografiske egenskaper gitt ved  $A$  vil vokse etter noen år når aldersstrukturen har blitt stabil. Vi antar også ingen tetthetsavhengighet. Vekstraten  $\lambda$  kan altså sies å beskrive den potensielle vekstraten for bestanden.



Ole A. og storoksen på Vega.

Foto: Erling Johan Solberg

## 6 Elgoksenes parringssuksess

I den første delen av prosjektet var det tilstrekkelig variabilitet i DNA-prøvene til at vi kunne undersøke variasjonen i oksenes parringssuksess. Denne variasjonen representerer styrken på den seksuelle seleksjonen i bestanden (Andersson 1994).

Stor variasjon ble funnet i oksenes parringssuksess (**figur 6.1a**). Den mest suksessrike oksene (981) bedekket i perioden med tilgjengelige DNA analyser minst 11 kyr (**figurene 6.1a, 6.2**). Dette resulterte i at denne oksene var far til minimum 19 av kalvene som ble født på øya i årene 1991-1995 (**figur 6.1b**). Stor variasjon mellom år ble imidlertid funnet i denne oksenes parringssuksess (**figur 6.2**). I hver av brunstsosongene 1991 og 1992 lyktes den i å bedekke minimum 4 kyr, som hver av de to årene resulterte i 7 kalver. I 1993 sank antall bedekninger til 3 kyr, med den følge at antallet kalver dette året ble redusert til 5. I det

siste året lyktes denne oksene å bedekke maksimalt ei ku.

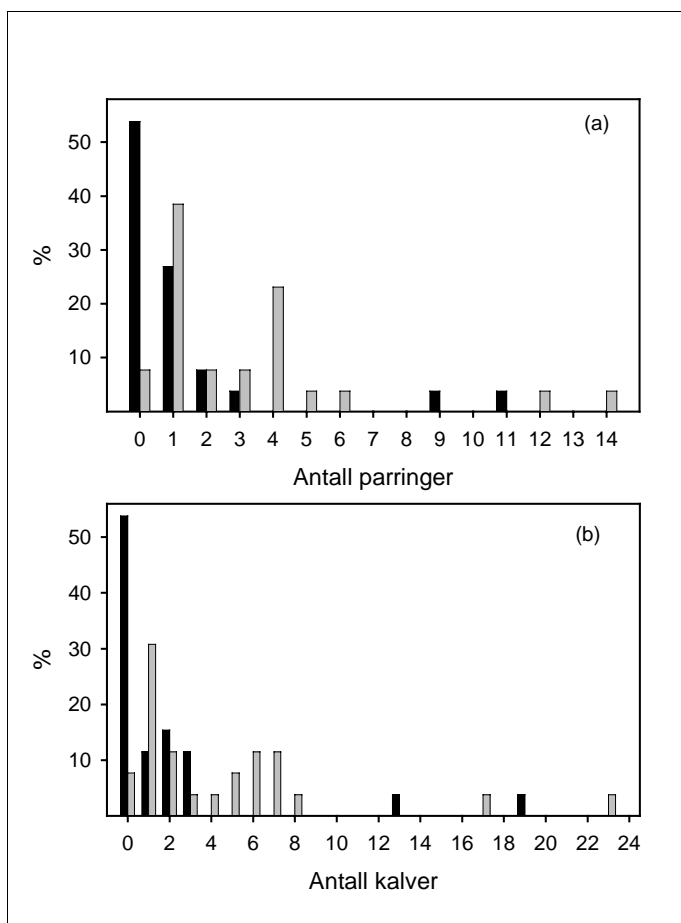
En sammenligning (**figur 6.3**) med parringssuksessen til den like gamle oksene 971 illustrerer den store variasjonen mellom oksene i parringssuksess. Denne oksene lyktes bare å bedekke 5 kyr totalt i denne perioden, noe som kun er ei ku mer enn det 981 klarte på sitt første år. Totalt gav 971 opphav til 6 kalver, noe som er under en tredjedel av den reproduktive suksessen til den jevn-gamle oksene 981.

Den lave variabiliteten i det genetiske materialet gjorde det ofte vanskelig å ekskludere alle mulige fedre med sikkerhet. Vi klarte likevel å fastslå sikker bedekning for ca. 88 % av tilfellene vi hadde DNA prøver for (**figur 6.1ab**). For å oppnå et estimat av den maksimale parringssuksessen til en okse inkluderte vi også de kyrne hvor man ikke sikkert kunne ekskludere de andre fedrene. Dersom f.eks. tre gitte okser ikke kunne ekskluderes som far til kalvene til ei ku, blir denne kua regnet med i parringssuksessen til alle disse tre oksene. Den reelle parringssuksessen vil derfor være et sted mellom estimatet basert på kun sikre parring og estimatet basert på alle potensielle parring.

Det største antallet kyr som en okse potensielt kunne ha bedekt var 14 (**figur 6.1a**), noe som ville ha gitt opphav til 23 kalver (**figur 6.1b**). 13 % av oksene ville med denne beregningsmetoden ha mislyktes i å bedekke ei ku (**figur 6.1a**).

Signifikant seksuell seleksjon ble funnet både i parrings- og kalvingssuksess i perioden før kjønns- og alderssammensetningen ble endret, dersom man bare benyttet de parring hvor farskapet med sikkerhet kunne fastslås (**tabell 6.1a,b**). Kalvingssuksessen avvek signifikant fra en tilfeldig fordeling i alle årene. For variasjon mellom okser i parringssuksess var imidlertid dette kun tilfelle i halvparten av årene. Dersom man betraktet potensielle farskap, ble styrken på den seksuelle seleksjonen mindre (**tabell 6.1**). Imidlertid avvek fordelingen av potensielle farskap signifikant fra en tilfeldig fordeling både for hele perioden under ett og i det enkelte år. Dette viser at seksuell seleksjon var til stede blant oksene i den første delen av prosjektfasen.

Variasjonen blant oksene i parring- og kalvingssuksess var knyttet til kroppsvekten ettersom både antall sikre parring (PROC GENMOD (SAS 1996),  $\chi^2 = 9.90$ , d.f. = 1,44,  $p = 0.0017$ ) og antall kalver med sikkert farskap ( $\chi^2 = 9.93$ , d.f. = 1,44,  $p = 0.0016$ ) økte med vekten til oksene. Også summen av antall mulige samt sikre parring ( $\chi^2 = 3.44$ , d.f. = 1,43,  $p = 0.0641$ ) og kalver ( $\chi^2 = 1.84$ , d.f. = 1,44,  $p = 0.1755$ ) var positivt, men ikke signifikant, assosiert med kroppsvekten til oksene (**figur 6.4**). Det var imidlertid et nært forhold mellom oksenes kroppsvekt og alder (**figur 6.5**). Alder kunne derimot ikke forklare en signifikant andel av variasjonen i parrings- eller kalvingssuksess når vi samtidig kontrollerte for variasjonen i vekt ( $p > 0.10$ ). Variasjonen i parringssuksess var derfor nærmere knyttet til oksenes størrelse enn til dens alder.



**Figur 6.1ab.** Fordeling av antall sikre (svarte søyler) og antall mulige (grå søyler) parringer besørget av de ulike oksene på Vega i brunstsosongen 1991-1994 (a), og fordelingen blant oksene av sikre (svarte søyler) og mulige (grå søyler) farskap blant kalvene født i perioden 1992-1995 (b). - The distribution of the number of certain (black columns) and potential (grey columns) matings performed by the adult males at Vega during the rutting seasons of 1991-94 (a), and the distribution among adult males of calves with certain (black columns) and potential (grey columns) paternity (b).



**Tabell 6.1.** Skeivhet i parringssuksess blant oksene på Vega i den første perioden (brunstsesonene 1991-1994) med tilnærmet naturlig kjønns- og alderssammensetning. Den ustandardiserte Morista indeksen  $I$  tar verdien 1 ved tilfeldig parring mens den standardiserte Morista indeksen  $I_s$  varierer mellom  $-1$  ved lik parringssuksess til 1 når alle hunnene er parret av en enkelt okse.  $I_s = 0$  representerer tilfeldig parring. Se **kapittel 5.4.1** for nærmere forklaring. - Skewness in male mating success at Vega during the first period of the project (rutting seasons of 1991-1994) when the structural composition of the population was unmanipulated. The value of the unstandardized Morista index  $I$  is 1 with random mating, whereas the standardized Morista index  $I_s$  ranges from  $-1$  with equal mating success to 1 when all females are mated by a single male.  $I_s = 0$  represents random mating. See **chapter 5.4.1** for further explanation.

Brunstseson Rutting season	Sikre parringer/ Confirmed matings		Potensiell parringssuksess Potential mating success		Sikre kalvinger Confirmed calving		Potensiell kalveproduksjon Potential calf production		
	$n$	$I$	$I_s$	$I$	$I_s$	$I$	$I_s$	$I$	$I_s$
1991	5	1.44	0.27	0.96	0.03	1.76*	0.54	1.05	0.07
1992	11	2.14*	0.43	1.97*	0.51	2.93***	0.56	2.64***	0.56
1993	17	2.36*	0.42	0.86	0.12	3.27***	0.54	1.05	0.09
1994	21	1.40	0.48	0.63	0.39	2.92*	0.50	0.95	0.06
1991-94	26	2.50***	0.56	0.95	0.51	3.46***	0.54	1.31***	0.50

\*  $P < 0.05$ , \*\*\*  $P < 0.001$



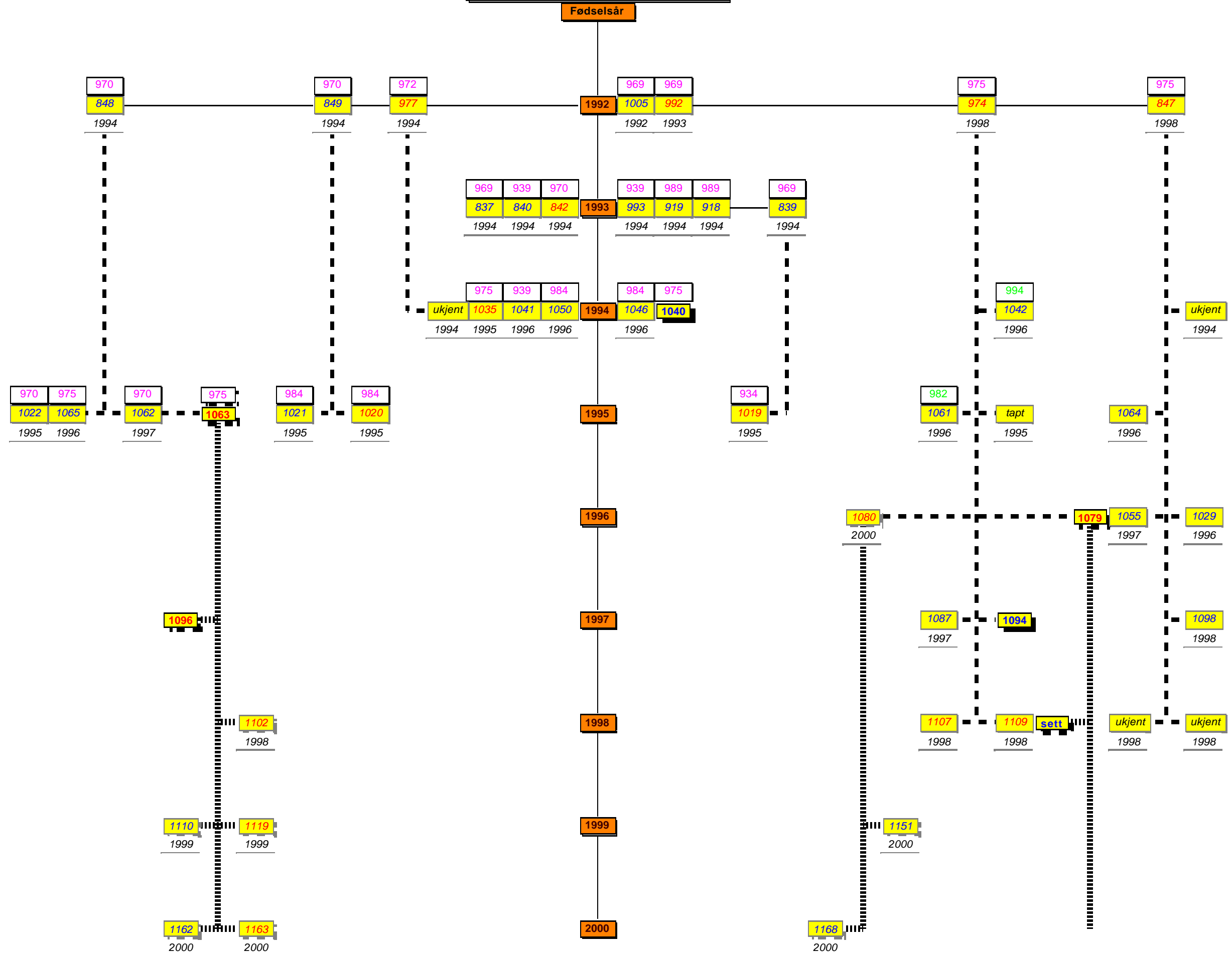
Ku og kalv før jakta.

Foto: Erling Johan Solberg

Svart=Ukjent kjønn	Blå=Hanndyr	Rød=Hunndyr
Grønn=Far	Årstall=Dødsår	Magenta=Mor

STAMFAR  
 Fødselsår: 1988      981      Dødsdato: 15.10.1994

Antall kjente individer i slekt: 53



**STAMFAR**

Fødselsår: 1988

971

Dødsdato: 15.10.1994

Svart=Ukjent kjønn

Blå=Hanndyr

Rød=Hunndyr

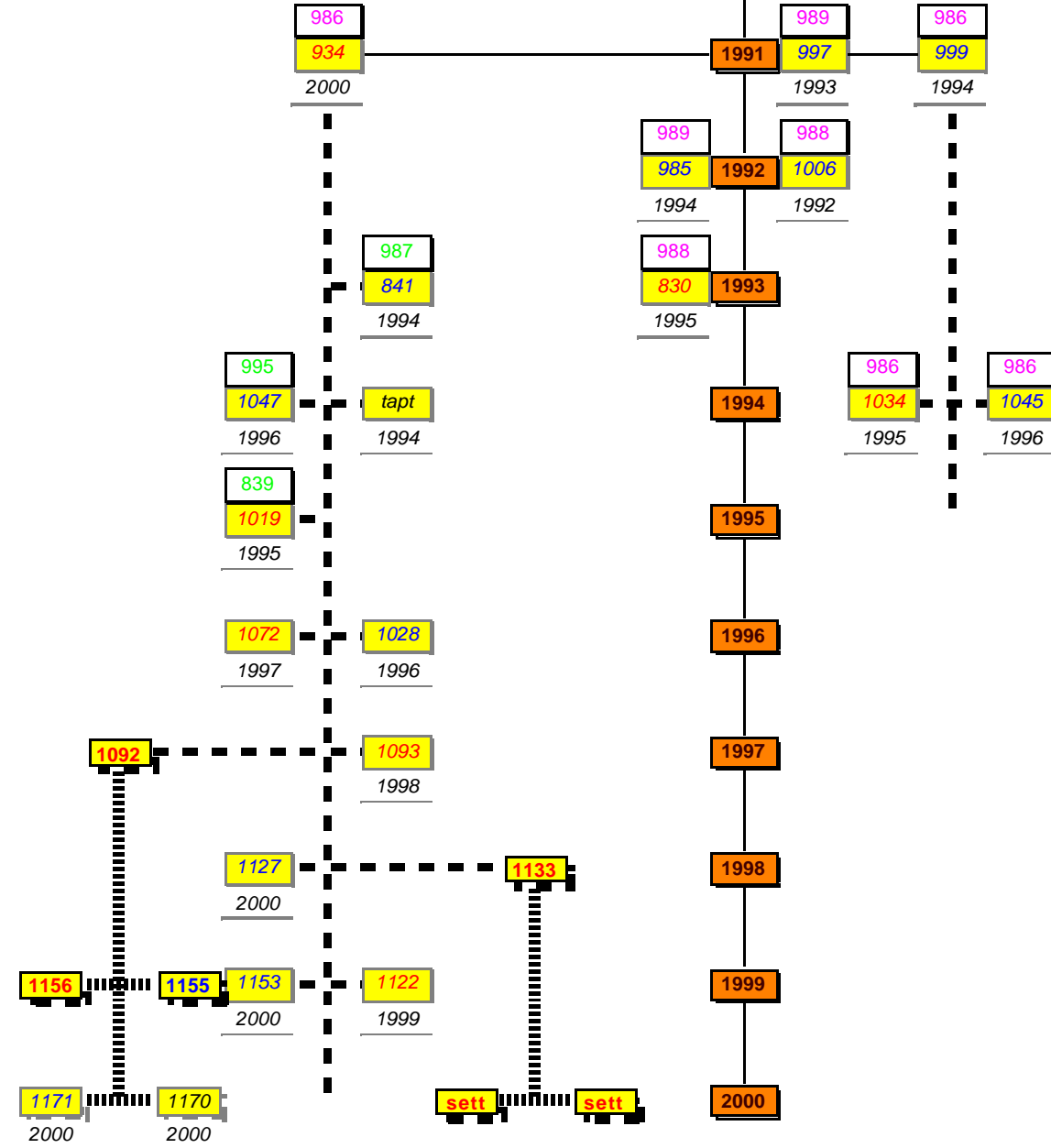
Grønn=Far

Årstall=Dødsår

Magenta=Mor

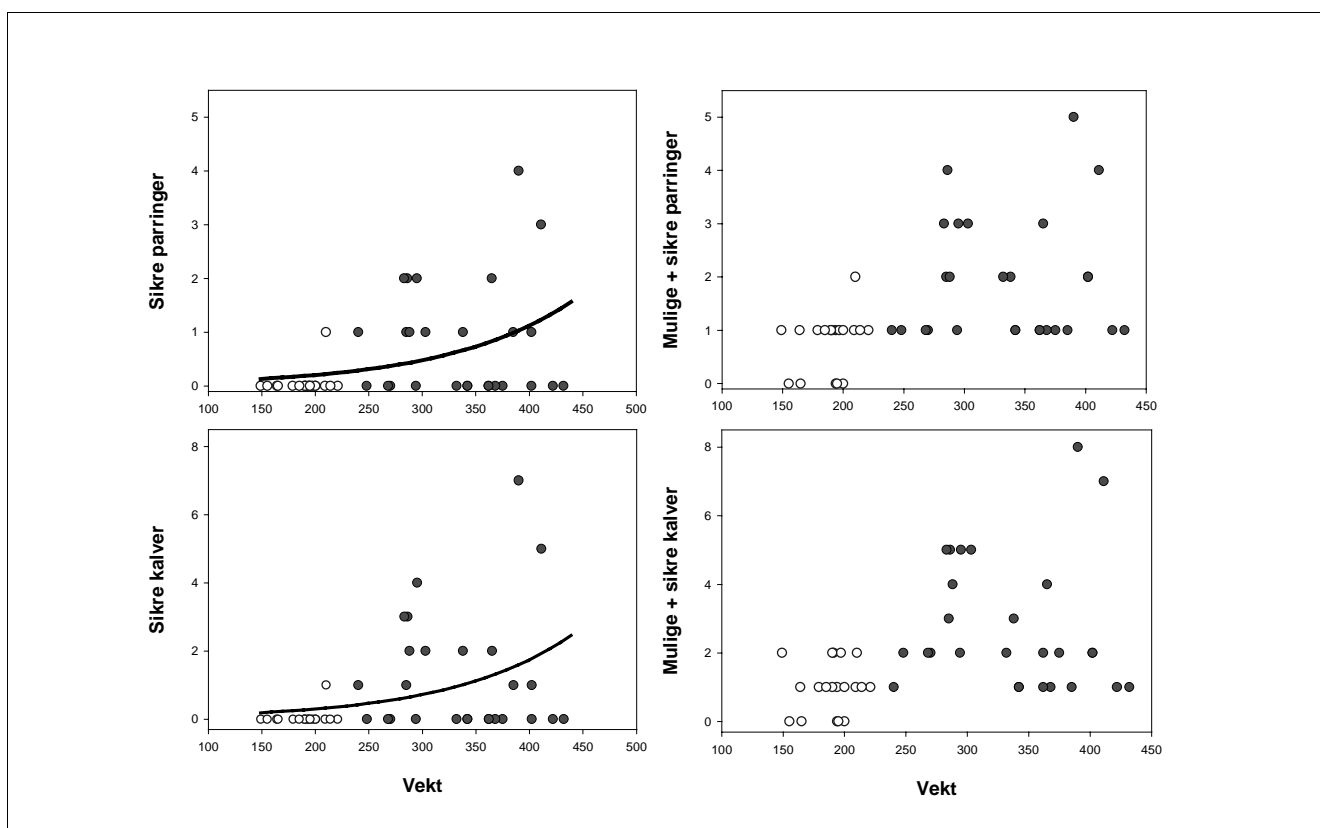
Antall kjente individer i slekt: 27

**Fødselsår**

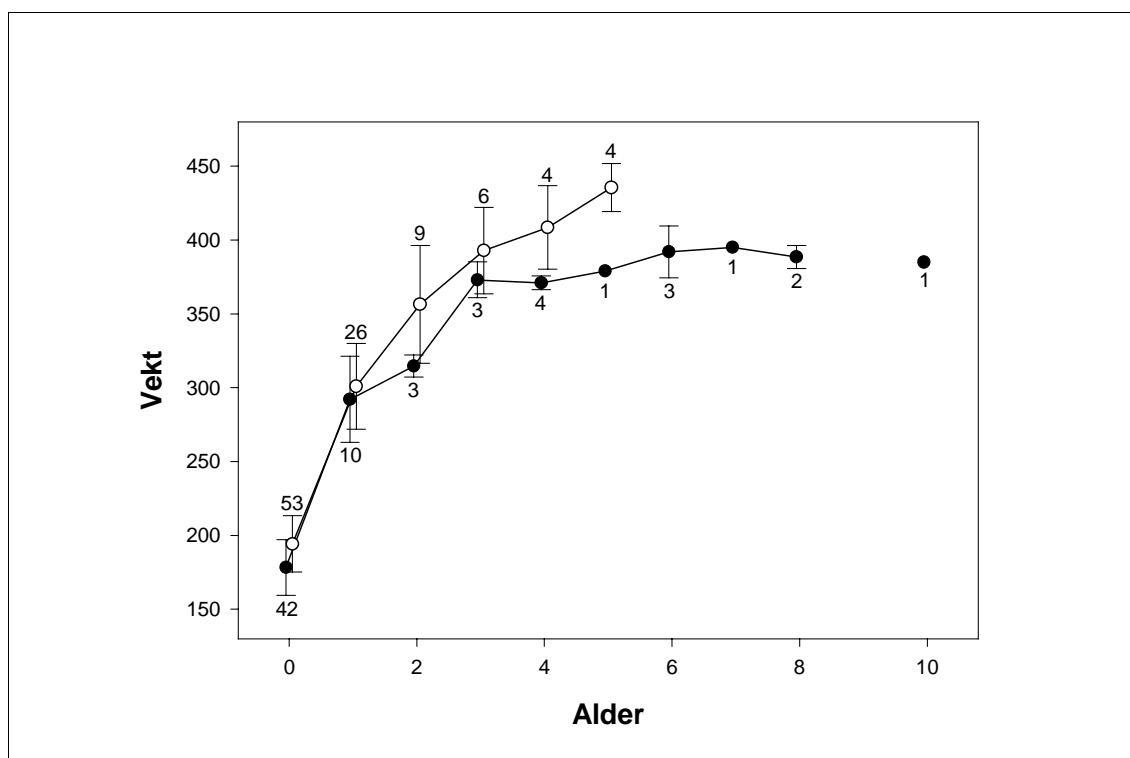


**Figur 6.2 (s. 17).** Oversikt over avkom og avkoms avkom av stamfar 981, den mest suksessrike oxen på Vega. Midterste kolonne viser fødselsår for alle individ i samme horisontale plan. Linjene i diagrammet viser forbindelsen til avkom. Fylte celler viser individnummeret på individ født av dyret på toppen av stammen. Tall under fylte celler er individets dødsår. Tall i åpne celler angir mor eller far til dyret. (Eks. Okse 848 har 981 som far og 970 som mor og døde i 1994. Han fikk i -95 kalvene 1022, 1065, 1062 og 1063 med ku 970 og ku 975. 1063 fikk så kalven 1096 i -97, 1102 i -98, 1110+1119 i -99 og 1162+1163 i 2000.). - Offspring, and offsprings offspring, of moose 981, the most successful male at Vega. Middle column shows year of birth for all individuals at same horizontal level. Lines keeps track of offspring. Solid cells shows ID-number of offsprings of animal at top of stem. Figures below solid cells denotes year of death for this animal. Open cells shows the ID-number of mother or father. (E.g. Male 848 was produced by father 981 and mother 970 and died in 1994. He fathered in 1995 1022,1065,1062 and 1063, and mated with the females 970 and 975. Female1063 gave birth to 1096 in 1997, 1102 in 1998, 1110+1119 in 1999 and 1162+1163 in 2000).

**Figur 6.3 (s. 18).** Oversikt over avkom og avkoms avkom av stamfar 971, som er jevngammel med 981 på Vega. Midterste kolonne viser fødselsår for alle individ i samme horisontale plan. Linjene i diagrammet viser forbindelsen til avkom. Fylte celler viser individnummeret på individ født av dyret på toppen av stammen. Tall under fylte celler er individets dødsår. Tall i åpne celler angir mor eller far til dyret. - Offspring, and offsprings offspring of moose 971, with the same age as 981 at Vega. See text of **figure 6.2** for further explanations.



**Figur 6.4.** Sammenheng mellom kroppsvekt og reprodutiv suksess blant åringsokser (åpne sirkler) og voksne okser (fylte sirkler). - The relationship between body mass and reproductive success among yearling males (open circles) and adult males (filled circles).



**Figur 6.5.** Aldersavhengig ( $\bar{x} \pm SD$ ) variasjon i vintervekt hos kyr (fylte sirkler) og okser (åpne sirkler) på Vega i perioden 1992-2000. Tallene angir antall individer pr. aldersklasse. - Age-specific variation ( $\bar{x} \pm SD$ ) in winter body mass of adult females (filled circles) and males (open circles) at Vega during the period 1992-2000. The figures represent the number of individuals in each age-class.

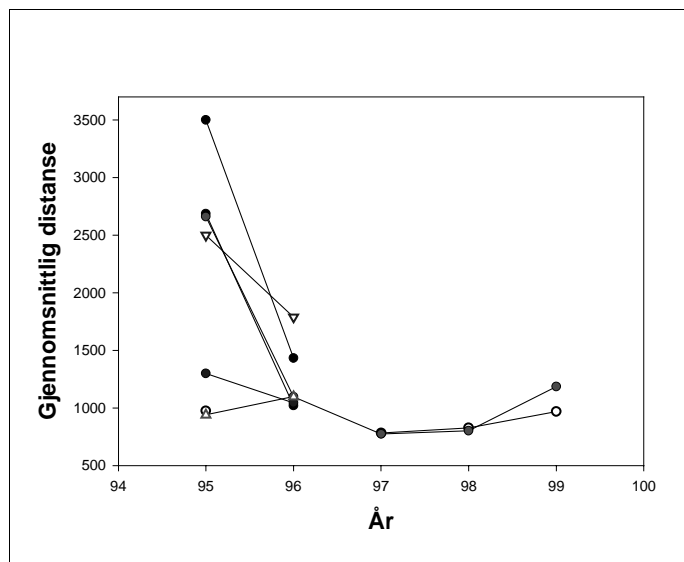
## 7 Endring i sosial organisering i forhold til kjønns- og alderssammensetning blant oksene

### 7.1 Brunstperioden

For å undersøke om det skjedde endringer i sosial organisering, områdebruk og bevegelsesmønster som en følge av endringen i kjønns- og alderssammensetning blant oksene, undersøkte vi først bevegelsesmønsteret i en 10 dagers periode (se **kapittel 5.1**) mellom de to jaktperiodene, hvor dyrenes bevegelsesmønster ikke ble påvirket av jaktutøvelsen.

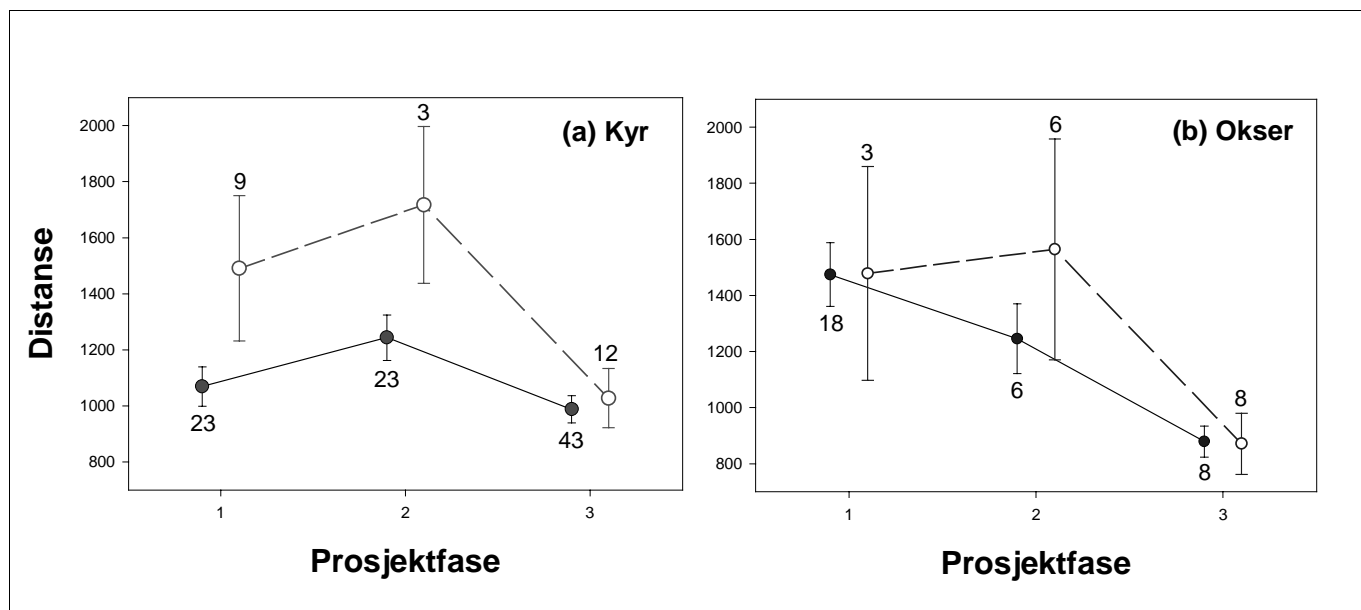
#### 7.1.1 Variasjon i bevegelsesdistanse i mellomperioden av jakt sesongen

Det var en signifikant variasjon i bevegelsesmønster mellom prosjektfasene både for oksker (**figur 7.1b**, GLM,  $F = 5.33$ , d.f. = 2,49,  $p = 0.006$ ) og kyr (**figur 7.1a**, GLM,  $F = 6.12$ , d.f. = 2,113,  $p = 0.003$ ). I første rekke skyldtes variasjonen lavere vandringsaktivitet i siste periode. Åringskyr vandret mer enn voksne kyr (**figur 7.1a**, GLM,  $F = 6.33$ , d.f. = 1,113,  $p = 0.013$ ). Ingen signifikant interaksjon eksisterte mellom alderskategori og prosjektfase ( $p = 0.10$ ).



**Figur 7.2.** Variasjon mellom år i den gjennomsnittlige distansen mellom peiletidspunkt (12 timer) i mellomperioden av jakta (høybrunsten) for alle oksker som ble rekruttert til bestanden som åringer i 1995. Heltrukken linje kobler samme individ mellom år. - Annual variation in mean distance between successive locations (every 12 hour) during the rutting season for every adult male that was recruited to the population as yearling in 1995. The solid lines indicate the intra-individual variation.

Til tross for gjennomsnittlig lange vandringsdistanser på åringsoksene i 1995 (året etter utskytning av alle voksne oksker, **figur 7.1b**), var det stor variasjon i bevegelsesmønster mellom de enkelte individer (**figur 7.2**). Noen oksker gikk langt, mens andre stod nesten helt i ro. Året etter avtok vandringslengden markert for de fleste individer (GLM,  $F = 3.80$ , d.f. = 1, 11,  $p =$



**Figur 7.1ab.** Gjennomsnittlig distanse ( $\pm se$ ) i meter mellom peiletidspunkt (Kyr = 24 timer, Okser = 12 timer) i mellomperioden av jakta (høybrunsten) for alle voksne ( $\geq 2$  år) (fylte sirkler) og åringer (åpne sirkler) for hver av de to kjønnene i de tre prosjektfasene (1 = 1992-1994, 2 = 1995-1996, 3 = 1997-1999). Tallene i figuren indikerer antall individ pr. prosjektfase. - Sex-specific variation in mean ( $\pm se$ ) distance (in meters) between successive locations (adult females = every 24 hour, adult males every 12 hour) during the rutting season for adult ( $\geq 2$  years old) (filled circles) and yearling (open circles) females (a) and males (b) in the three project periods (1 = 1992-1994, 2 = 1995-1996, 3 = 1997-1999). The figures represent the number of individuals in each period.

0.077), men spesielt mye for de som vandret lengst året før (**figur 7.2**). Vandringslengdene holdt seg siden signifikant lavere gjennom hele den siste delen av studieperioden for de gjenlevende oksene (**figurene 7.1b, 7.2**, GLM,  $F = 10.96$ , d.f. = 1, 17,  $p = 0.006$ ).

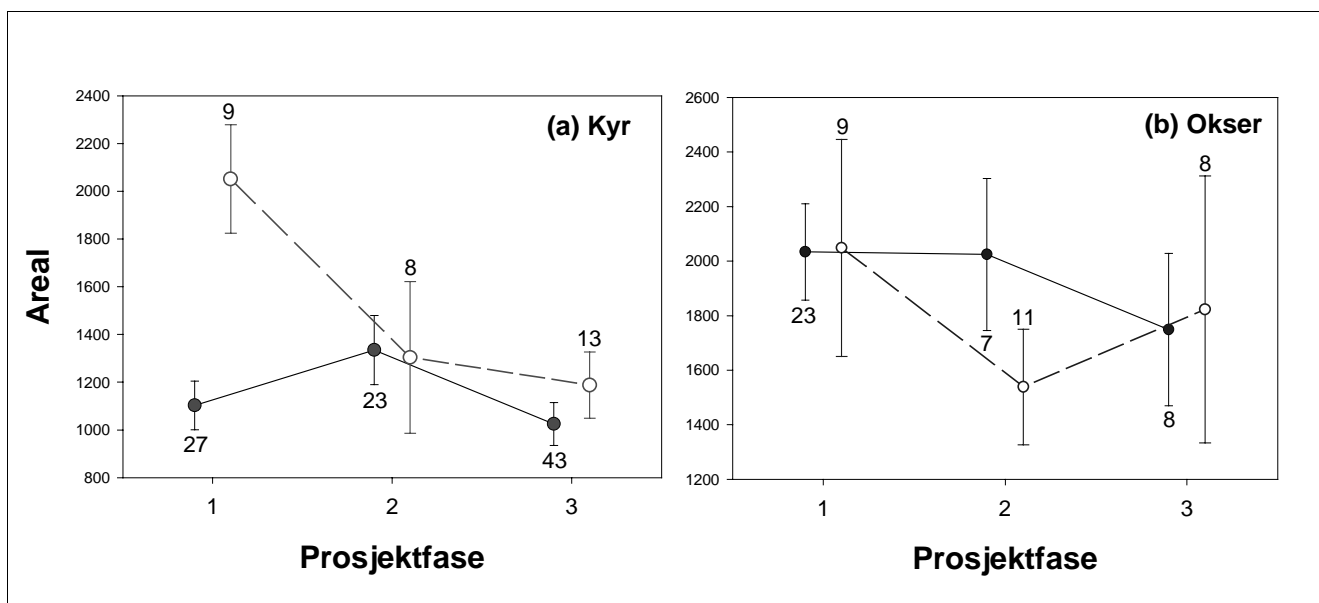
### 7.1.2 Endringer i bruk av leveområde under brunsten

Okser hadde signifikant større leveområder enn kyr (**figur 7.3**, GLM,  $F = 34.24$ , d.f. = 1, 189,  $p < 0.001$ ). Størrelsen på oksenes leveområde varierte ikke signifikant hverken mellom år (**figur 7.3b**, GLM; d.f. = 1, 66,  $F = 0.56$ ,  $p = 0.640$ ) eller mellom åring og eldre (**figur 7.3b**, GLM; d.f. = 1, 66,  $F = 0.48$ ,  $p = 0.492$ ). Blant kyrne var det signifikant variasjon i leveområde mellom prosjektfase (GLM; d.f. = 2, 123,  $F = 4.67$ ,  $p = 0.011$ ), fordi størrelsen på leveområdene avtok i den siste fasen med dreid kjønnsforhold (**figur 7.3a**). Hos kyr var også det gjennomsnittlige leveområdet til åringene signifikant større enn leveområdet til eldre kyr (GLM;  $F = 7.32$ , d.f. = 1, 123,  $p = 0.008$ ). Det var også en signifikant interaksjon mellom prosjektfase og alder (GLM;  $F = 4.73$ , d.f. = 2, 123,  $p = 0.011$ ) som følge av en større nedgang i størrelsen på leveområdene blant åringskyr enn blant eldre kyr mot slutten av studieperioden (**figur 7.3a**).

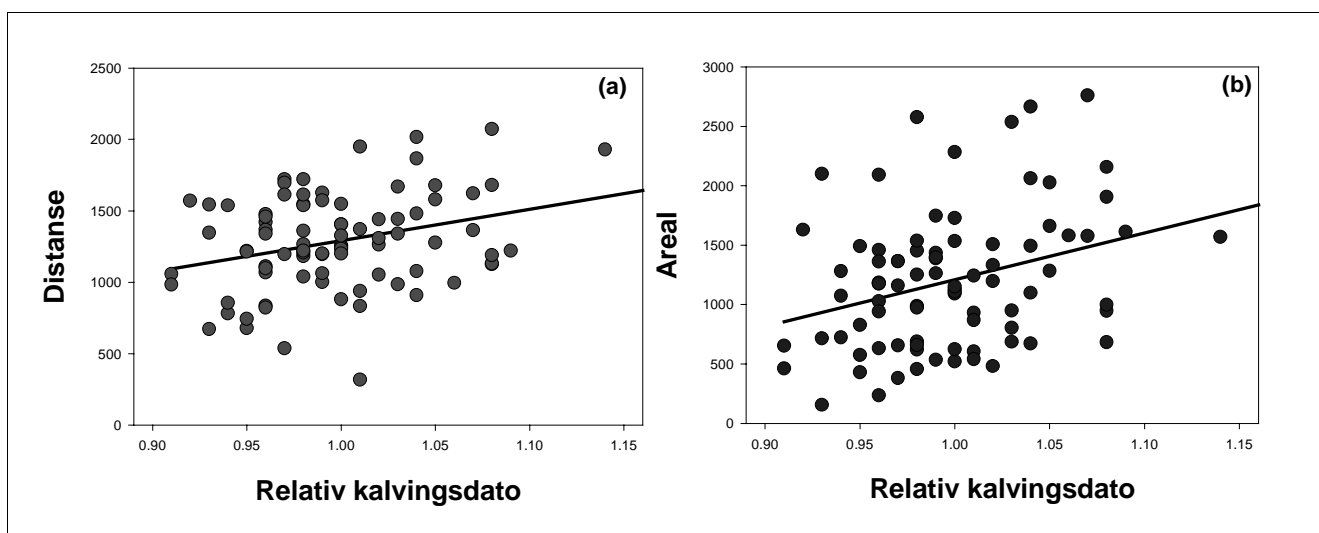
Det var en positiv sammenheng mellom gjennomsnittsarealet av det årlige brunstområdet og gjennomsnittsdistansen dyret beveget seg i løpet av brunstperioden for kyr ( $r = 0.41$ ,  $n = 115$ ,  $p < 0.001$ ), men ikke for okser ( $r = -0.022$ ,  $n = 56$ ,  $p = 0.874$ ). Dette forholdet var uavhengig av alder. Dette tyder på at variasjonen i bevegelsesmønster over tid var større blant oksene enn blant kyrne.

### 7.1.3 Sesongmessig endring gjennom brunsten i elgkyrnes bevegelse og arealbruk i forhold til bedekningstidspunkt

Et viktig spørsmål for å forstå effekten av endring i kjønns- og alderssammensetning blant oksene på endring i sosial organisering er om de endringer man observerer er relatert til variasjon i parringsatferd. Man kan også tenke seg at slike endringer kan skje uavhengig av den sosiale struktur, f.eks. som en følge av individuell variasjon i næringsbehov. Dersom de endringer som ble observert skyldes endringer i kyrnes atferd som en respons til endret sammensetning av oksesegmentet, vil vi forvente at sentkalvende kyr også skulle ha høyere aktivitet i siste halvdel av brunstperioden (oktober måned) enn kyr som kalvet tidlig (og som følgelig ble bedekket i den første fasen av brunstperioden). Vi kontrollerte for variasjon i gjennomsnittlig kalvingstidspunkt mellom år ved å dele kalvingsdag med gjennomsnittlig kalvingsdag dette året. Som forventet var vandringsdistansen i oktober måned (siste del av brunsten) større hos sentkalvende kyr enn hos kyr som kalvet tidlig (**figur 7.4a**, GLM; d.f. = 1, 85,  $F = 9.80$ ,  $p = 0.002$ ). Ingen slik signifikant sammenheng ble derimot funnet i september ( $p > 0.10$ ). Tilsvarende fant vi en positiv sammenheng mellom størrelsen på leveområdet under brunsten og kalvingstidspunktet året etter (**figur 7.4b**, GLM; d.f. = 1, 75,  $F = 8.19$ ,  $p = 0.005$ ). Vi fant ingen signifikant forskjell mellom åringskyr og eldre kyr ( $p > 0.10$ ) eller tendens til at åringskyr endret aktivitet i forhold til kalvingsdag forskjellig fra eldre kyr (ingen signifikant interaksjon,  $p > 0.10$ ). Dette støtter antagelsen om at kyrnes bevegelsesmønster i brunstperioden er påvirket av oksenes fordeling i terrenget og at kyrne aktivt oppsøker okser under brunsten.



**Figur 7.3ab.** Gjennomsnittlig areal (minimum konveks polygon analyse basert på 90 % av alle peileposisjoner, (se **kapittel 5.4.2**) benyttet av kyr og okser i brunsten (5/9-26/10) i de tre prosjektfasene (1 = 1992-1994, 2 = 1995-1996, 3 = 1997-1999). Fylte sirkler viser arealet for eldre ( $\geq 2$  år) dyr, mens åpne sirkler viser forholdet for åringsdyr. Tallene i figuren indikerer antall individ pr. prosjektfase. - Sex-specific variation in mean home range size (minimum convex polygon analysis based on 90% of all locations, see **chapter 5.4.2**) during the rutting season (September 9-October 26) of adult ( $\geq 2$  years old) (filled circles) and yearling (open circles) females (a) and males (b) in the three project periods (1 = 1992-1994, 2 = 1995-1996, 3 = 1997-1999). The figures represent the number of individuals in each project period.



**Figur 7.4ab.** Gjennomsnittlig distanse mellom peiletidspunkt (a) og leveområdets størrelse (b) i oktober hos kyr i brunsten i forhold til relativ kalvingsdato (kalvingsdato/gjennomsnittlig kalvingsdato for et gitt år året etter). - Mean distance between successive locations (a) and home range size (b) of adult females during October in relation to her parturition date the following year. The parturition date was standardised relative to the mean date of the season.

## 7.2 Variasjon i sommerleveområde

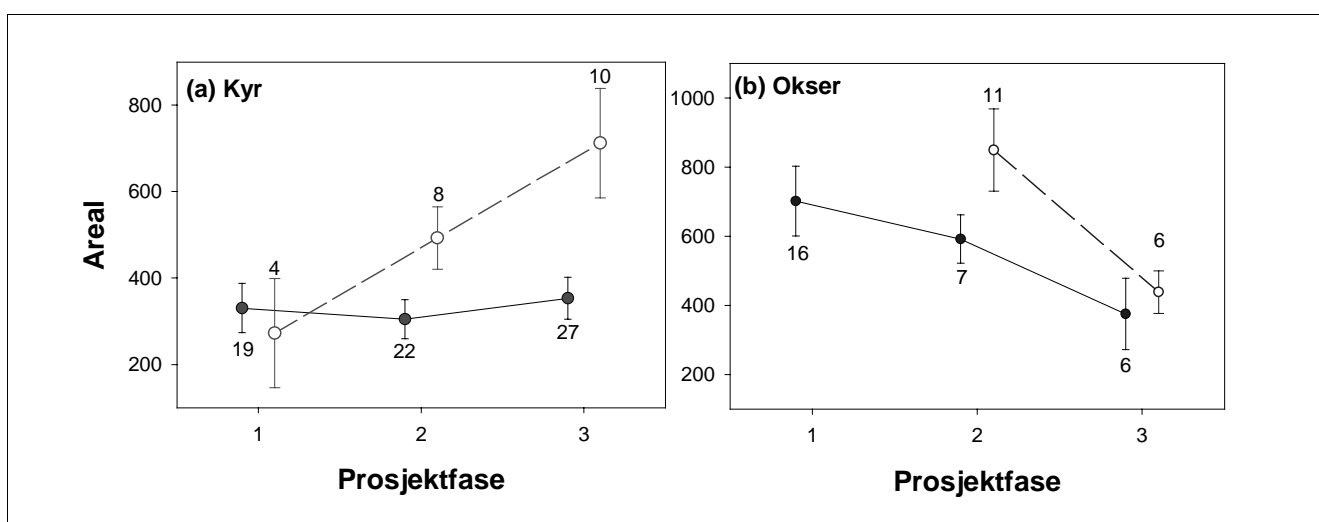
Okser hadde et signifikant større leveområde om sommeren enn kyr (**figur 7.5b**, GLM; d.f. = 1,151,  $F = 28.47$ ,  $p < 0.001$ ). Blant oksene var det signifikant variasjon mellom prosjektfaser d.f. = 2,54,  $F = 3.38$ ,  $p = 0.042$ ), men ingen signifikant forskjell ble funnet mellom åringsoxer og eldre okser (GLM; d.f. = 1,54,  $F = 0.006$ ,  $p = 0.939$ ). Det var en signifikant variasjon mellom prosjektfaser for kyrne (**figur 7.5a**, GLM; d.f. = 2,98,  $F = 3.56$ ,  $p = 0.032$ ), samt gjennomgående større leveområder blant åringer i forhold til eldre kyr (GLM; d.f. = 1,98,  $F = 12.41$ ,  $p = 0.001$ ). Dette skyldtes i første rekke en signifikant forskjell i leveområde-

størrelse mellom den første og siste prosjektfasen ( $p = 0.009$ ).

## 7.3 Spredningsmønster

De forhold som påvirker hvor en kalv velger å etablere seg i forhold til hvor den er vokst opp er lite belyst, både hos elg (se Andersen & Sæther 1996) og andre dyr (Clarke et al. 1997).

I løpet av undersøkelsesperioden utvandret 5 dyr fra Vega. Fire av disse var åringer (2 okser og 2 kyr). I tillegg utvandret en 2-år gammel okse i 1996.

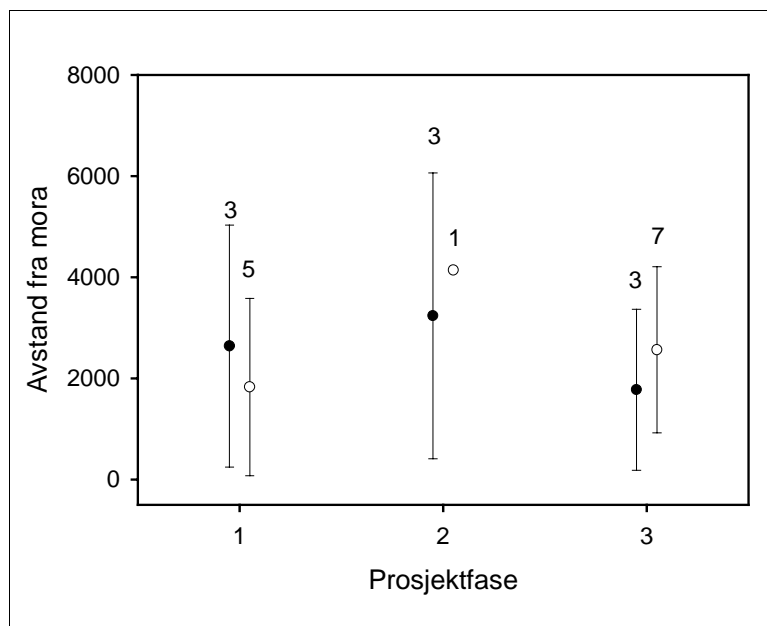


**Figur 7.5ab.** Gjennomsnittlig areal (minimum konveks polygon analyse basert på 90 % av alle peileposisjoner, se **kapittel 5.4.2**) benyttet av kyr og okser i en tidagersperiode i månedskiftet juli/august i de tre prosjektfasene (1 = 1992-1994, 2 = 1995-1996, 3 = 1997-1999). Fylte sirkler viser arealet for eldre ( $\geq 2$  år) dyr, mens åpne sirkler viser forholdet for åringsdyr. Tallene i figuren indikerer antall individ pr. prosjektfase. - Age- and sex- specific variation in the mean size ( $\pm$  SE) of the home range of moose at Vega (see **chapter 5.4.2**) during the summer (July-August) in relation to the project periods (1 = 1992-1994, 2 = 1995-1996, 3 = 1997-1999). The stippled lines and open circles represent yearling, and filled circles and solid lines adult ( $\geq 2$  years old) females (a) and males (b). The figures indicate sample size.



Når det gjaldt de åringene som etablerte seg på Vega, lå midtpunktet av leveområdet for fjorårskalven i månedsskiftet juli-august  $2.71 \pm 1.71$  km ( $n = 20$ ) unna midtpunktet av moras leveområde samme år. Det var ingen signifikant ( $p > 0.1$ ) effekt på sprednings-distans av kalvens kjønn, om kalven hadde tvillingsøsken eller interaksjonen mellom kjønn og antall søsken. Det var heller ingen signifikant effekt på spredningsdistansen til fjorårskalven i forhold til om mora tapte noen årskalv eller ikke ( $F = 0.297$ , d.f. = 1, 24,  $p > 0.1$ ) eller om alle kalvene ble tapt ( $p > 0.1$ ).

For å undersøke om endringer i alders-sammensetning blant oksene eller kjønnsforholdet i bestanden kunne påvirke spredningsdistansen, sammenlignet vi hvor henholdsvis ku- og oksekulver valgte leveområde i forhold til mora i hver av de tre prosjektfasene. Ingen signifikant forskjell ble funnet mellom prosjektfasene (**figur 7.6**,  $F = 0.737$ , d.f. = 2, 16,  $p > 0.1$ ). Det var heller ingen effekt av kjønn ( $F = 0.76$ , d.f. = 1, 16,  $p > 0.5$ ).



**Figur 7.6** Gjennomsnittlig ( $\pm$ SD) avstand mellom leveområdene til mor og åring i månedsskiftet juli-august i forhold til prosjektfase. Prosjektfase 1 representerer kalver som ble født årene 1992-1993, prosjektfase 2 kalver født i 1994 og 1995 mens prosjektfase 3 er kalver født i 1996-98. Tallene viser antallet. Fylte sirkler viser oksekulver, mens åpne sirkler representerer kukulver. - Mean distance ( $\pm$ SD) between the centre of the mother's and the yearling's home range during the end of July- beginning of June in relation to the project period. Project period 1 represents calves that were born during 1992-1993, period 2 calves born during 1994 and 1995, whereas the last period calves born 1996-98. The figures denote the sample size. Filled circles represents male calves and open circles female calves.



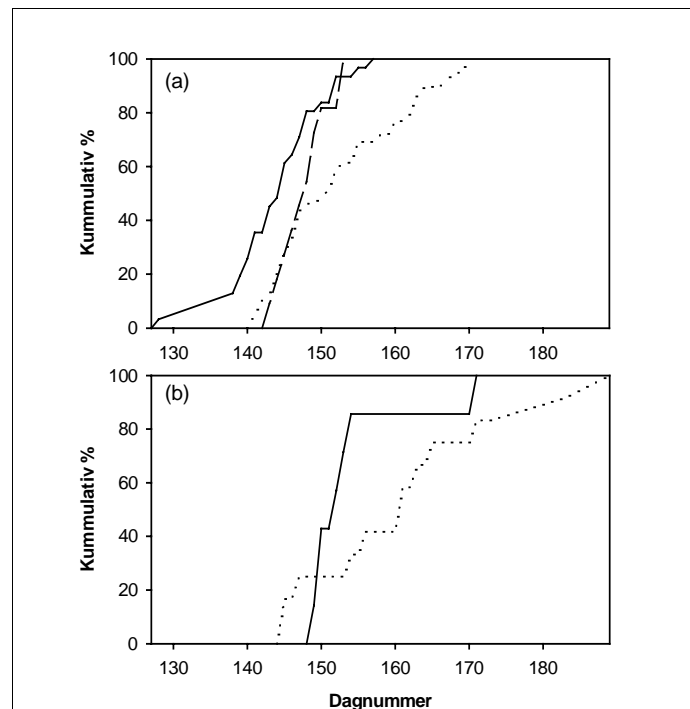
Ole A. og Ove H. gjør klar til veiing.

Foto: Erling Johan Solberg

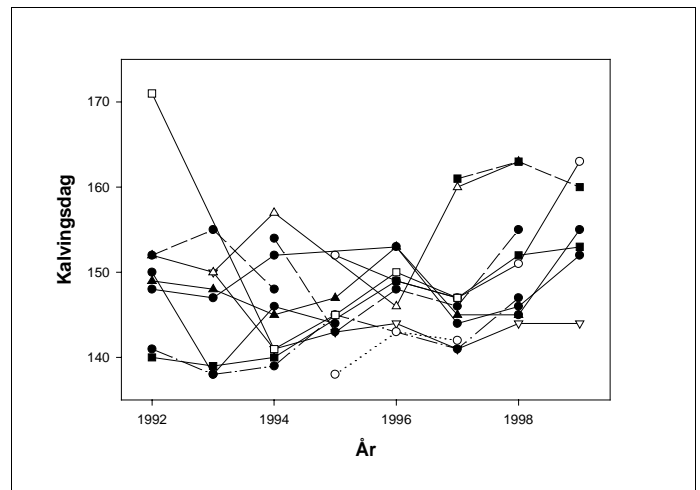
## 8 Livshistoriekonsekvenser av endret kjønns- og alderssammensetning blant oksene

### 8.1 Kalvingstidspunkt

Forløpet av kalvingen endret seg etter at vi endret på sammensetningen av oksesegmentet (**figur 8.1ab**, GLM,  $F=8.37$ , d.f.=2,95,  $p < 0.001$ ). I perioden med tilnærmet naturlig sammensetning av bestanden hadde mer enn 39 % av de erfarne mødrene (kyr som tidligere har kalvet) kalvet før 23. mai (**figur 8.1a**). Med bare årsokser til stede sank denne andelen til 18 %. All kalving etter denne dato skjedde imidlertid raskt slik at all kalving var over innen 19. juni. I den siste fasen av prosjektet med et skeivt kjønnsforhold var det fremdeles bare et fåtall (7 %) erfarne kyr som hadde kalvet før 23. mai. I tillegg strakte kalvingen seg nå ut gjennom hele juni og var ikke sluttført før i begynnelsen av juli. Denne forskjellen i kalvingstidspunkt som følge av endret oksesammensetning, ble også registrert innen samme ku (**figur 8.2**).



**Figur 8.1ab.** Forløpet av kalvingen i den pre-eksperimentelle perioden (1992-1995 heltrukket linje), i perioden med bare unge okser til stede i brunsten (1996-1997 stiplede linje) og i perioden med skeivt kjønnsforhold (1998-1999 prikket linje) for erfarne (a) og førstegangsfødende (b) mødre. Dag 1 er 1. januar. - The cumulative distribution of parturition dates during the first (calving seasons of 1992-1995) (solid lines), second (calving seasons of 1996-1997) (stippled lines) and third (calving seasons of 1998-2000) (dotted lines) period of the project for pluriparous (a) and primiparous (b) females at Vega. Day 1 was equal to January 1.



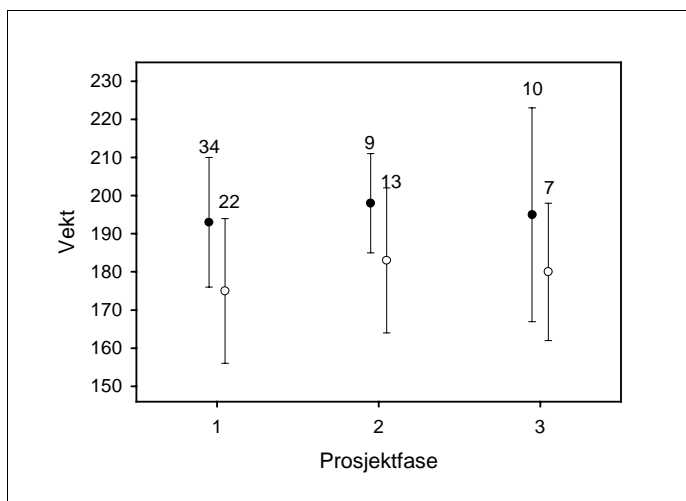
**Figur 8.2.** Årsvariasjon i kalvingstidspunkt for kyr med observert kalving i to eller flere etterfølgende år. Hvert symbol og linje indikerer et individ.  $n = 14$ . - Annual variation in parturition date of individual females.  $n = 14$ . Each line indicates an individual female

Kalvingen blant de førstegangsfødende skjedde signifikant senere enn blant erfarne kyr (**figur 8.1b**, GLM,  $F = 10.53$ , d.f.=1,95,  $p = 0.002$ , se også Haagenrud & Markgren 1974). Tilsvarende skjedde det i denne gruppen en forsinkelse i kalvingstidspunkt ved innføring av skeivt kjønnsforhold. Interaksjonen mellom prosjektfase og alder var imidlertid ikke signifikant ( $F = 0.04$ , d.f. = 2,95,  $p > 0.5$ ) slik at effekten av endringen i kjønnsammensetning på størrelsen av forsinkelsen ikke var forskjellig mellom erfarne og førstegangsfødende kyr.

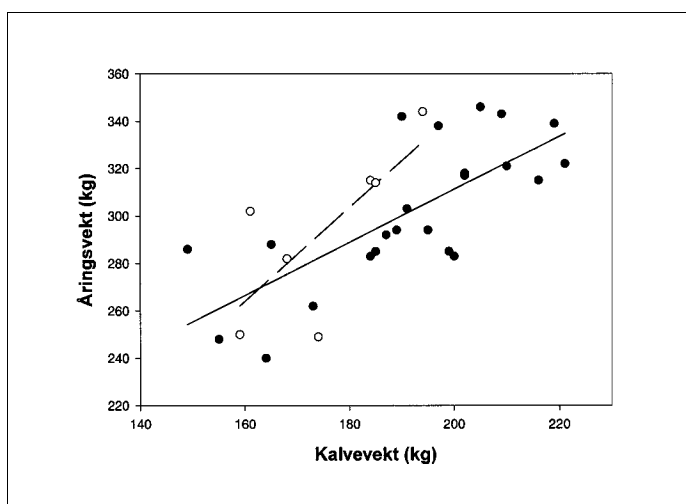
### 8.2 Kjønnsavhengig variasjon i størrelse og vekst

Mange livshistorie-egenskaper hos elgen (Sæther & Haagenrud 1983, 1985a, Sæther & Heim 1993, Sæther et al. 1996), som hos mange andre kluedyr-arter (Sæther 1997), er avhengig av kroppsvekt, spesielt i den første fasen av livet. På mange måter kan oksens størrelse også betraktes som en livshistorie-egenskap (se Andersson 1994 og Sæther & Haagenrud 1985b). Vi antar følgelig at oksens vekt kan være gjenstand for de samme seleksjonsregimer som andre livshistoriekarakterer (Charlesworth 1994). For eksempel kan man anta at stor investering tidlig i livet i form av tidlig alder for første brunst vil innebære en kostnad som gir seg utslag i en redusert kroppsvekt senere i livsløpet (se **kapitlene 1 og 2**).

Okskalvene på Vega var om vinteren i gjennomsnitt 15.9 kg tyngre enn kukalvene (**figur 8.3**,  $F = 16.42$ , d.f.=1, 93,  $p < 0.001$ ). Vekten av åringene økte med kalvevekten året før (**figur 8.4**,  $r = 0.707$ ,  $N = 30$ ,  $p < 0.001$ ). Veksten fra kalv til åring var imidlertid ikke signifikant høyere for okser enn for kyr (**figur 8.4**,  $F = 1.42$ , d.f. = 1,28,  $p = 0.24$ ), noe som viser at vekstraten det første året ikke var kjønnsavhengig. Stigningstallet i regresjonsanalysen ( $b = 1.11$ ,  $SE = 0.21$ ) for alle kalver var ikke signifikant forskjellig fra 1 ( $p > 0.1$ ). Dette innebærer at små kalver i gjennomsnitt ikke vokste mer fra det ene året til det andre enn store kalver.



**Figur 8.3.** Gjennomsnittlige vintervekter av okse- (fylte sirkler) og kualver (åpne sirkler) født i perioden 1991–1995 (prosjektfase 1), 1996–1997 (prosjektfase 2) og 1998–1999 (prosjektfase 3). - Mean winter weights of male- (filled circles) and female- calves (open circles) born during the period 1991–1995 (period 1), 1996–1997 (period 2) og 1998–1999 (period 3).



**Figur 8.4.** Åringsvekten om vinteren i forhold til vekten som kalv foregående år for okser (svarte sirkler og heltrukken linje) og kyr (åpne sirkler og stiplede linje). - Yearling weight in winter in relation to weight last year as male- (black circles and solid line) and female- (open circles and stippled line) calf.

Hos kyrne var gjennomsnittlig voksenvekt ( $\geq 3$  år) positivt, men ikke signifikant korrelert med vekten som kalv (**figur 8.5**, stigningstall  $b = 0.48$ ,  $F = 1.215$ ,  $df = 1,5$ ,  $p = 0.332$ ). Forholdet mellom vekta til mora som kalv og gjennomsnittlig vekt på de kalvene hun senere fødte var heller ikke signifikant (kualv:  $b = -0.16$ ,  $F = 0.199$ ,  $df = 1,4$ ,  $p = 0.679$ ; oksekalv:  $b = 0.19$ ,  $F = 0.225$ ,  $df = 1,7$ ,  $p = 0.649$ ). Vekta på senere kalver var heller ikke korrelert ( $p > 0.1$ ) til vekta for kua som kalv når kun kalver født av kua etter fullvoksen alder ( $\geq 3$  år) var inkludert i analysen.

Ingen signifikant sammenheng mellom prosjektfasene i åringsvekt eller størrelsen på veksten fra kalv til åring (**figur 8.6**) eksis-

terte blant oksene. Heller ingen signifikant interaksjon mellom prosjektfase, gjennomsnittsvekt eller vekst ble funnet ( $p > 0.10$ ).

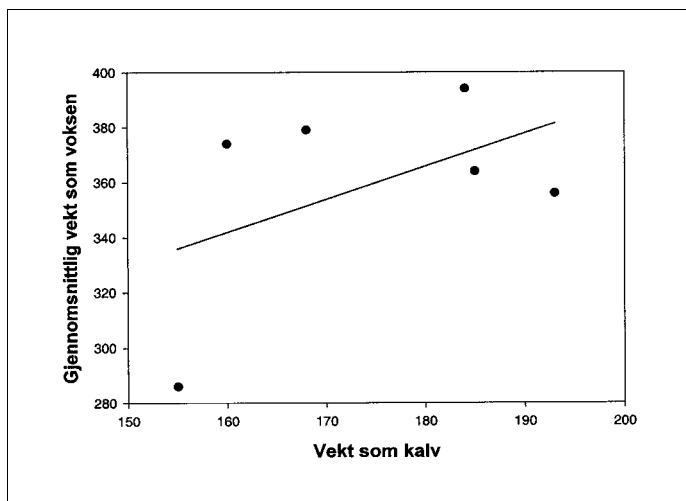
I en undersøkelse fra Troms viste Sæther & Heim (1993) at tvillingkalver var mindre enn enkeltkalver. På Vega kunne kjønn (**figur 8.7**,  $F = 17.573$ ,  $df = 1,91$ ,  $p = 0.001$ ), men ikke antall kalver (tvillingkalv:  $\bar{x} = 188$  kg, enkeltkalv:  $\bar{x} = 186$  kg,  $F = 0.158$ ,  $df = 1,91$ ,  $p = 0.692$ ), forklare en signifikant andel av variasjonen i kalvevekten. Interaksjonen mellom antall kalver og kjønn viste ingen signifikant effekt ( $F = 0.005$ ,  $df = 1,90$ ,  $p = 0.942$ ), noe som antyder at kalvevekta var uavhengig av antallet, uansett kjønn.

Variasjon i kalvingstidspunkt kunne forklare en signifikant andel av variansen i kalvevekt. Kalver som var født seint på sesongen veide gjennomgående mindre etterfølgende vinter enn tidlig fødte kalver (**figur 8.8a**,  $F = 34.04$ ,  $df = 1,85$ ,  $p = 0.001$ ). Denne effekten var ikke signifikant forskjellig for okse- og kualver (ingen forskjell i stigningstall,  $F = 0.04$ ,  $df = 1,83$ ,  $p = 0.851$ ). Til tross for en generell forsinkelse i kalvingstidspunkt i de to siste prosjektfasene samt et nært forhold mellom kalvingstidspunkt og vintervekt, var det ingen signifikant forskjell i kalvevekt mellom prosjektfasene ( $p > 0.10$ , **figur 8.3**). Dette kan skyldes at kalvevektene også var påvirket av miljøforskjeller mellom år, for eksempel som følge av variasjon i klima (se Sæther 1997). Forholdet mellom kalvingstidspunkt og vintervekt var imidlertid tilsvarende innen alle tre periodene (**figur 8.8b**). Dette viser at kalvevekten er påvirket av mange faktorer og at kalvingstidspunkt ikke alltid er den mest dominerende effekten.

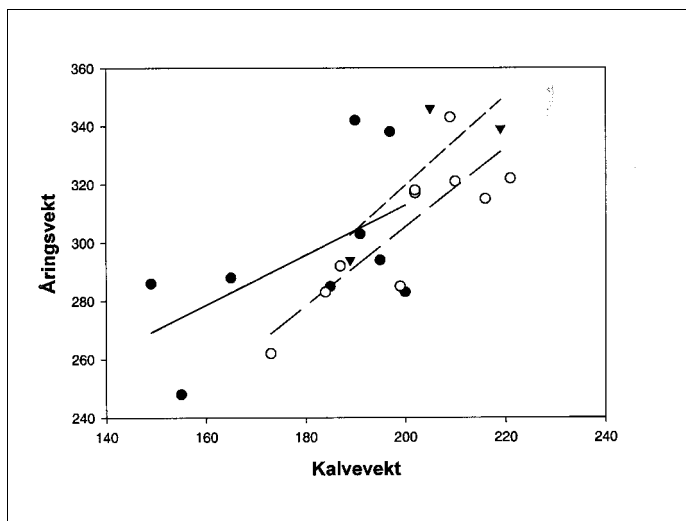
Det var også en signifikant forskjell i kalvevekta mellom uerfarne ( $\bar{x} = 173$  kg,  $sd = 24$ ,  $N = 15$ ) og erfarne mødre ( $\bar{x} = 190$  kg,  $sd = 19$ ,  $N = 80$ ,  $F = 8.817$ ,  $df = 1,93$ ,  $p = 0.004$ ), uavhengig av kalvens kjønn (ingen interaksjon,  $F = 0.119$ ,  $df = 1,91$ ,  $p = 0.731$ ). Denne effekten av kalvingserfaring forsvant når man kontrollerer for variasjon i kalvingstidspunkt ( $F = 1.84$ ,  $df = 1,84$ ,  $p = 0.366$ ). Dette viser at kalvevekten kan være avhengig av fødselstidspunkt, og at forskjeller i kalvingstidspunkt mellom erfarne og uerfarne mødre (**figur 8.1ab**) kan forklare hvorfor førstegangsfødende har mindre kalver om vinteren enn erfarne mødre.

Gjennomsnittsvekten av kalvene til ei ku økte med vekta til kua (**figur 8.9**,  $F = 27.782$ ,  $df = 1,21$ ,  $p < 0.001$ ). Denne sammenhengen var uavhengig av kjønnen til kalven (ingen forskjell i stigningstall,  $F = 0.001$ ,  $df = 1,19$ ,  $p = 0.998$ ).

Eldre kyr hadde om vinteren tyngre kalver ( $F = 31.186$ ,  $df = 1,93$ ,  $p = 0.001$ ), uavhengig av kjønnen på kalvene (interaksjonen kjønn\*alder,  $F = 0.003$ ,  $df = 1,91$ ,  $p = 0.953$ ). Men, når både vekt og alder til mor ble testet i samme modell var det kun vekten til mor som bidro signifikant til å forklare variasjon i kalvens vekt (vekt:  $F = 6.490$ ,  $df = 1,20$ ,  $p = 0.019$ , alder:  $F = 0.895$ ,  $df = 1,20$ ,  $p = 0.355$ ).



**Figur 8.5.** Sammenheng mellom vekt som kalv og vekt som voksen ( $\geq 3$  år) hos elgkyr på Vega i perioden 1992-1999 ( $n = 6$ ). - The relationship between adult ( $\geq 3$  years old) weight and weight as calf of female moose at Vega during the period 1992-1999 ( $n = 6$ ).



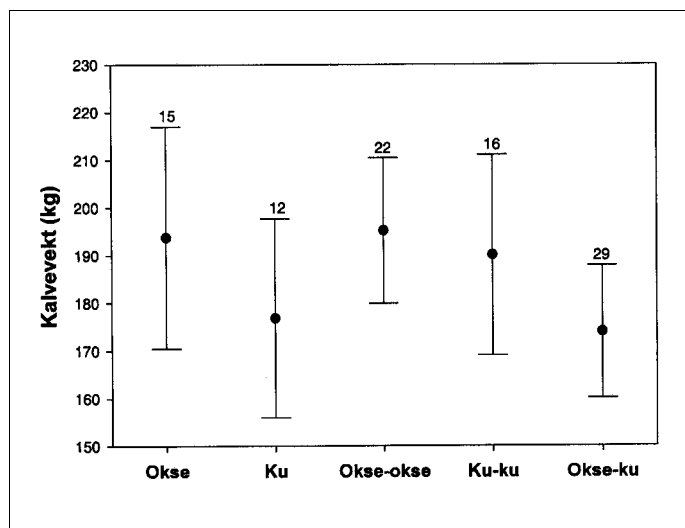
**Figur 8.6.** Vekst av okse fra kalv til åring i forhold til prosjektfase. Fylte sirkler (heltrukken linje) representerer okser veid om vinteren som åring i 1993-1995, åpne sirkler (lang stiplet linje) okser veid som åring i 1996-1997 og trekant (stiplet linje) okser veid som åring i 1998-2000. - Body growth of males from calf to yearling in relation to the period of the project. Filled circles (solid line) represents individuals weighed as yearling during the winters 1993-1995, open circles (dashed line) individuals weighed during the winters 1996-1997, whereas triangles (stippled line) males weighed as yearlings during the winters 1998-2000.

Kalvevektene økte med andelen natureng innen leveområdet til mora om sommeren ( $F = 12.86$ , d.f. = 1, 59,  $p = 0.001$ ) uavhengig av kjønn på kalven (**figur 8.10ab**, interaksjon kjønn\*vekt,  $F = 1.55$ , d.f. = 1, 57,  $p = 0.218$ ) og antall kalver pr. ku (interaksjon antall kalver\*vekt,  $F = 0.004$ , d.f. = 1, 57,  $p = 0.947$ ). Tilsvarende var det et negativt forhold mellom andel av leveområdet med barskog og vekten på kalven ( $F = 7.55$ , d.f. = 1, 59,  $p = 0.008$ , ingen interaksjon med kjønn eller kalveantall,  $p > 0.20$ ). Denne sammenhengningen var trolig et resultat av at leveområder

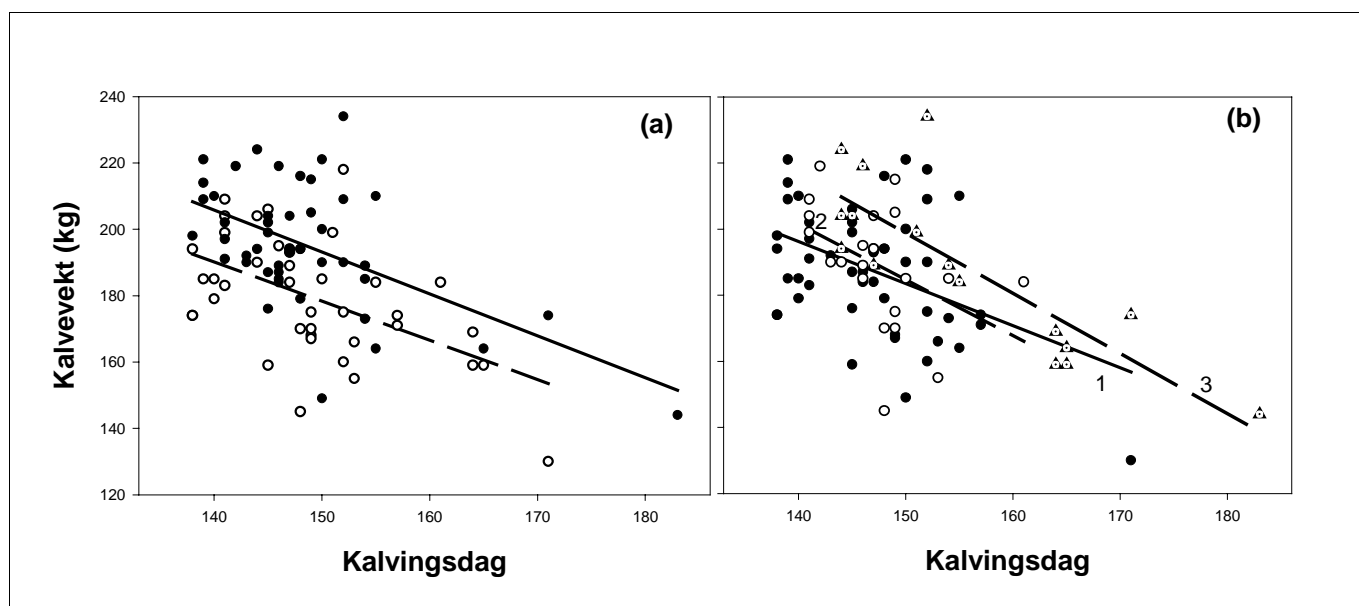
med stor dekning av barskog hadde lav dekning av natureng ( $r = -0.33$ ,  $n = 68$ ,  $p = 0.005$ ). Også vekta til kua økte med andelen natureng i leveområdet ( $r = 0.52$ ,  $n = 17$ ,  $p = 0.034$ ), og med andel grasseng ( $r = 0.49$ ,  $n = 17$ ,  $p = 0.071$ ), men ikke med andelen av noen annen vegetasjonstype ( $p > 0.18$ ). Mengde beitebar biomasse pr. arealenhet var positivt korrelert med kuvekta ( $r = 0.50$ ,  $n = 17$ ,  $p = 0.040$ ), men ikke med kalvevektene ( $r = 0.05$ ,  $n = 61$ ,  $p = 0.680$ ). Natureng var dominert av diverse grasser (55 %), mjøddurt (27 %) samt syre- og snelle arter (8 %). Kyr som befant seg i leveområder med høy andel natureng var altså selv store og fødte opp store kalver.

Den relative effekten av de forskjellige komponentene på kalvens vekt ble testet ved hjelp av en mixed varianskomponent modell som er beskrevet i **kapittel 5.4.4**. I tillegg testet vi også for effekt av kalvens fødselsår (årsklasseeffekt). En slik årseffekt kan oppstå for eksempel som følge av årsvariasjon i klima (Solberg et al. 1999). For materialet uten morvekt (modell1, **tabell 8.1**) var det kalvens fødselsår, kjønn, kalvingstidspunkt og mors alder som best forklarte variasjonen i kalvevekt. Når vi også inkluderte data på mors vekt og leveområdekvalitet i analysen, var den beste modellen forklart med variasjon i mors vekt, kalvingstidspunkt og kalvens fødselsår, men ikke effekten av kjønn (modell 2, **tabell 8.1**).

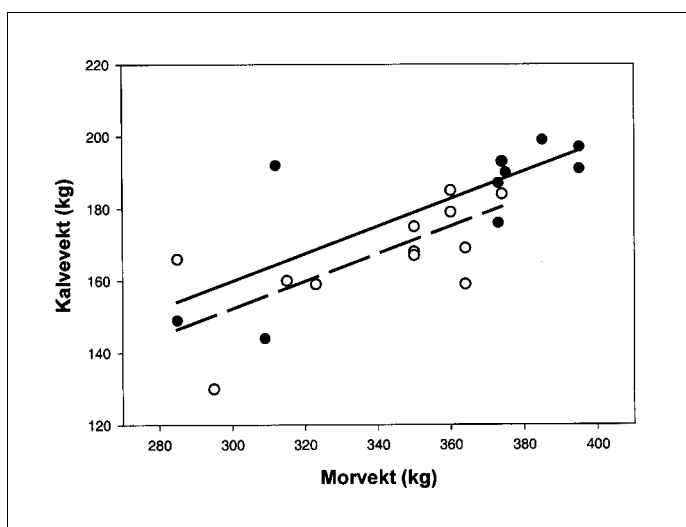
Den manglende effekten av kjønn kan ha vært en effekt av lav teststyrke på grunn av lavt antall ku-kalvevekt observasjoner (23). Når vi også benyttet kuvekta året før og året etter at kua var veid i analysen (se **kapittel 5.4.4**), var også effekten av kjønn med i modellen. Med andre ord var kalvens kjønn, kalvingsdato, fødselsår og mors vekt de viktigste bidragsyterne til variasjon i kalvevekt, mens kalvingserfaring, antall kalver og diverse mål på leveområdekvalitet ikke bidro til modellene. Effekten av mors alder som ble funnet i modell 1 var trolig kun en effekt av det nære forholdet mellom vekt og alder på kua (se **figur 6.5**).



**Figur 8.7.** Gjennomsnittlig kalvevekt ( $\pm$  sd) i forhold til kjønn og kullstørrelse på Vega i perioden 1992-2000 ( $n = 94$ ). - Sex-specific difference in mean ( $\pm$  sd) winter body mass of moose calves at Vega in relation to litter size during the period 1992-2000 ( $n = 94$ ).



**Figur 8.8ab.** Kalvevekt om vinteren i forhold til kalvingstidspunkt for a) okse- (fylte sirkler, heltrukken linje) og ku-kalv (åpne sirkler) og b) for prosjektfase 1 (1992-95, hel linje, fylte sirkler), 2 (1996-97, stiptet linje, åpne sirkler) og 3 (1998-99, stiptet linje, triangel). Dag 152 er 1. juni. - Body mass of a) male- (filled circles, solid line) and female- (open circles, stippled line) calves during winter in relation to their date of birth, and b) body mass of male and female calves during winter in relation to birth date within the three project periods 1 (1992-95, solid line, filled circles), 2 (1996-97, stippled line, open circles) and 3 (1998-99, stippled line, triangles). Day 152 is June 1.



**Figur 8.9.** Sammenhengen mellom mor-vekt og gjennomsnittlig kalvevekt til okse- og kulkalver på Vega i perioden 1992-2000. Fylte sirkler og heltrukken linje representerer oksekulver, mens åpne sirkler og stiptet linje representerer kulkalver. - The relationship between mean weight of mother and mean weight of male (filled circles and solid line) and female (open circles and stippled line) calves at Vega during the period of 1992-2000.

For alle tre modellene var i utgangspunktet en vesentlig andel av variasjonen i kalvevekt forklart ved variasjon i kalvevekt mellom mødre (moreffekt). Denne andelen ble redusert ved å inkludere data på mors alder og kalvingstidspunkt i analyse 1 (modell 1, tabell 8.1) og i analyse 3 (35 % før, 8 % etter). Dette antyder at moreffekten delvis var en følge av variasjon mellom mødre i gjennomsnittlig alder, kroppsvekt og/eller kalvingstidspunkt (se figurene 8.8ab, 8.9). En tilsvarende nedgang var imidlertid ikke

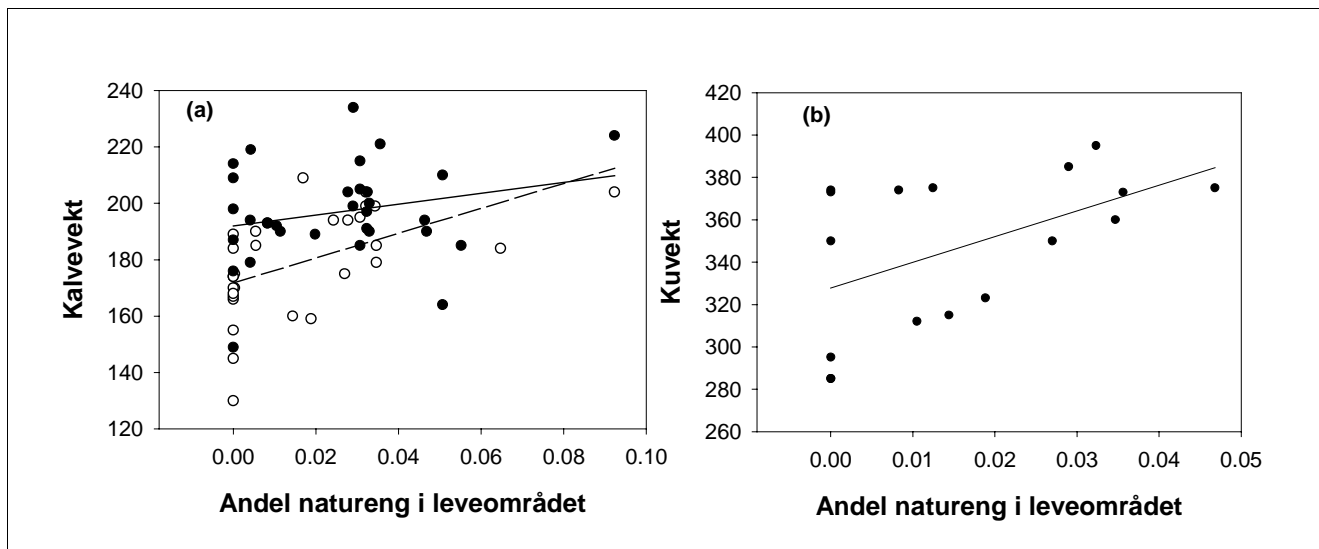
tilstede i analyse 2. I dette begrensede materialet var således variasjonen i kalvevekt mer forklart som følge av variasjon i ku-vekt og kalvingstidspunkt innen ei ku enn mellom kyr.

### 8.3 Tidspunkt for første kalving

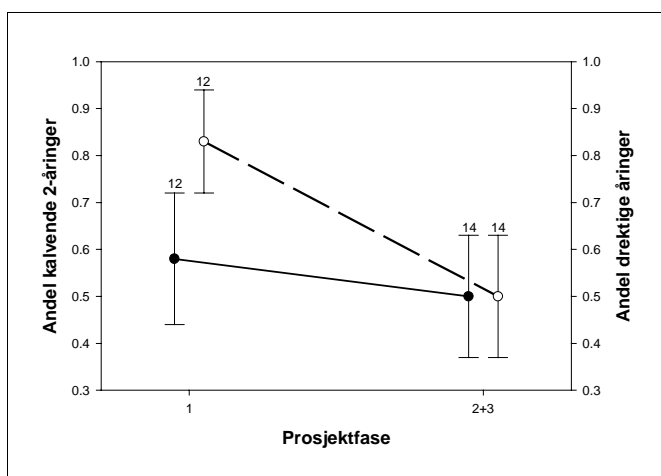
Av 26 kyr med kjent alder for første kalvingsobservasjon, ble 14 sett med sin første kalv som 2-åring. Av de resterende overlevde 8 til å bli 3-åringer, hvorav alle unntatt en ble observert med kalv.

Andelen av 2-åringene som nedkom med kalv varierte ikke mellom de ulike fasene av prosjektet (figur 8.11, PROC GENMOD (SAS 1996),  $\chi^2 = 0.61$ , d.f. = 2,  $p = 0.736$ ). I de to første fasene av prosjektet ble henholdsvis 58 % ( $n = 12$ ) og 67 % ( $n = 3$ ) av 2-åringene observert med kalv, mens 45 % ( $n = 11$ ) ble sett med kalv i den siste fasen. I den første fasen av prosjektet drektighetsundersøkte vi også en vesentlig andel av åringene i forbindelse med vintermerkingene som ble gjort. Resultatene fra disse undersøkelsene viser at de tre 2-åringene som ikke ble sett med kalv sommeren 1994, faktisk var kjønnsmoden og bedekt høsten før. De to 2-åringene som ikke kom med kalv i 1995 var ikke drektige under vintermerkingene, og det samme gjaldt ei eldre ku som vanligvis kalvet på samme tid som de førstegangsfødende. Den manglende bedekningen kan derfor ha sammenheng med at oksene kan ha blitt fjernet før disse kyrne ble brunstige på høsten i 1994. I de siste to prosjekt fasene ble ikke åringenskyrne drektighetsundersøkt som i den første fasen. Vi kan således ikke si om 2-åringene som ikke ble sett med kalv i denne perioden hadde vært bedekt og drektig som åringer. Om vi antar at de ikke var bedekt som åringer var det en nesten signifikant høyere andel åringer som var drektige i den første (83 %) i forhold til de to siste fasene (50 %, PROC GENMOD (SAS 1996),  $\chi^2$

= 3.32, d.f.= 1, p = 0.068). Hverken forskjeller i vekt som kalv eller interaksjonen mellom kalvevekt og prosjektfase kunne forklare en signifikant ( $p > 0.1$ ) andel av variasjonen i alder for første kalving.



**Figur 8.10ab.** Vekten til kalver (a) (oksekalver: fylte sirkler og heltrukken linje, kualver: åpne sirkler og stiplet linje) og kyr (b) i forhold til andelen natur-eng i området til kuaom sommeren. - Mean weight of calves (a) (male calves: filled circles and solid line, female calves: open circles and stippled line) and cows (b) in relation to proportion of meadows within the summer home range.



**Figur 8.11.** Andelen av to-årige kyr som nedkom med kalv i de ulike prosjektfasene (fylte sirkler, venstre akse), og andelen av de samme kyrne som må ha vært drektige som åringer basert på all tilgjengelig informasjon (se **kapittel 8.3**, åpne sirkler, høyre akse). Periode 1 representerer brunstsesongene 1991-1994 med tilnærmet naturlig kjønnsforhold, periode 2 + 3 årene 1995 til 1999 hvor oksealder var redusert og kjønnsforholdet var dreid. Kyrne i fase 2 og 3 var slått sammen på grunn av lavt antall (3) i fase 2. Tallene viser antallet i hver prosjektfase. - The proportion of 2-year old females that gave birth to a calf in relation to the period of the project (filled circles, left axis), and the proportion of the same females that was conceived as yearlings based on all available information (see **chapter 8.3**, open circles, right ordinate). Period 1 represents the rutting seasons of 1991-1994 where the population structure was un-manipulated, whereas period 2+3 represent the rutting seasons during the years 1995-1999 when the age composition of the bulls or the adult sex ratio were changed.

## 8.4 Variasjoner i kjønnsforhold

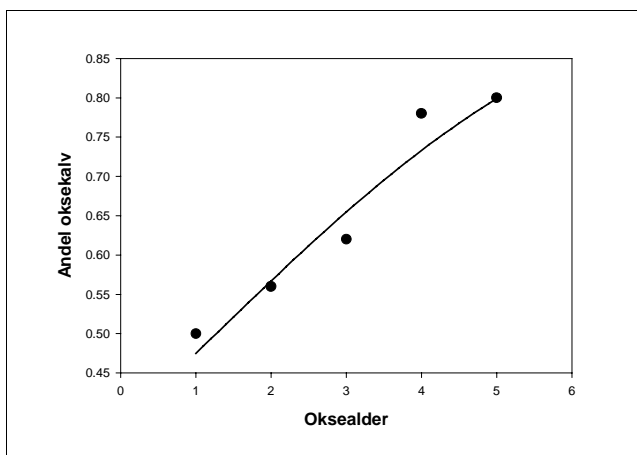
Andelen hannkalver varierte i forhold til alderen av faren. Eldre okser gav opphav til flere oksekalver enn unge okser (**figur 8.12**, PROC GENMOD (SAS 1996),  $\chi^2 = 34.63$ , d.f.= 3,  $p < 0.001$ ).

Dersom alderssammensetningen blant oksene påvirker kjønnsforholdet blant kalvene, vil vi også forvente variasjon i andelen oksekalv mellom de ulike fasene av prosjektet. Dette ble også funnet (**figur 8.13**, PROC GENMOD (SAS 1996),  $\chi^2 = 7.21$ , d.f.= 2,  $p = 0.0272$ ). I den første fasen ble det født en overvekt av oksekalver. I den andre fasen hvor bare unge okser var til stede sank okseandelen blant kalvene slik at en overvekt av kualver ble født. I den siste fasen økte andelen oksekalver igjen, men ikke til det nivået som ble observert i den første fasen av prosjektet. Hverken vekten eller alderen til mora, fødselstidspunkt, antall søsken eller interaksjonen mellom disse variablene og prosjektfase kunne forklare en signifikant ( $p > 0.1$ ) andel av variasjonen i kjønnsforholdet.

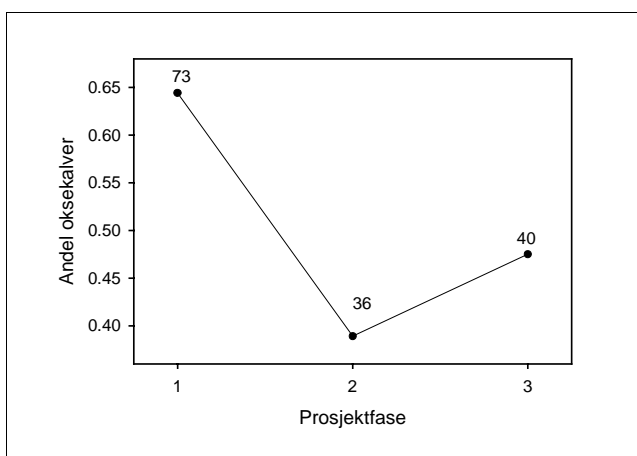
## 8.5 Variasjon i fruktbarhet med alder

Fruktbarhetsraten (kalv pr. ku) blant kyrne på Vega var svært høy med høy andel av tvillingfødsler (**figur 8.14**). Som vanlig hos elg (Sæther & Haagenrud 1983, 1985a), produserte førstegangsfødende kyr i gjennomsnitt færre kalver ( $\bar{x} = 1.37$ , sd = 0.496, N = 19) enn mødre som tidligere hadde kalvet ( $\bar{x} = 1.87$ , sd = 0.341, N = 68,  $t = 5.07$ ,  $p = 0.001$ ). Imidlertid var forskjellen i fruktbarhet mellom førstegangsfødende og erfarne kyr mindre enn i de fleste norske elgbestander (Sæther & Haagenrud 1983, 1985a; Solberg et al. 1997).

Kalveproduksjonen økte med økende alder av kua inntil 5-års alder (**figur 8.14**). I tillegg var det en nedgang i fruktbarhet blant de eldste kyrne.



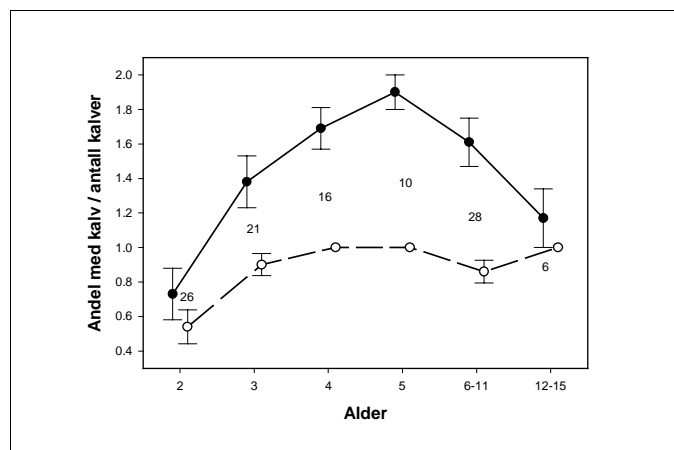
**Figur 8.12.** Sannsynlighet for oksekalf i forhold til alderen av faren. - The probability of a male calf in relation to the age of the father.



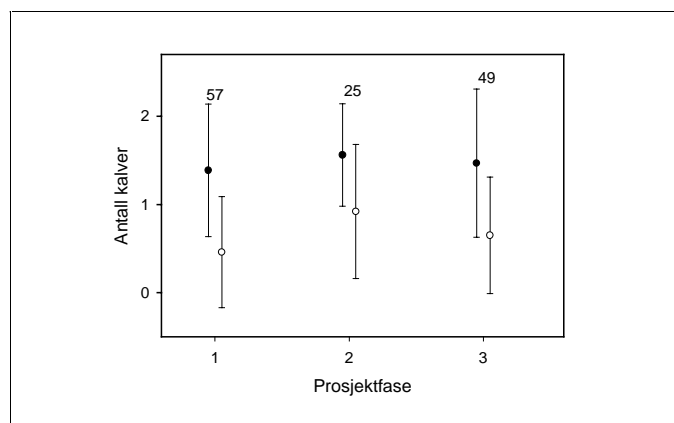
**Figur 8.13.** Variasjon i kjønnsforholdet blant kalvene i de ulike fasene av prosjektet. Fase 1 inkluderer kalvene til kyr som ble bedekket i brunsts sesongene 1991-1994, fase 2 kalvene til kyr som ble bedekket brunsts sesongene 1995 og 1996 hvor bare unge okser var til stede, og fase 3 kalvene til kyr bedekket fra 1997-1999 hvor kjønnsforholdet var skeivt. Tallene viser antallet kalver i hver prosjektfase. - Variation in the sex ratio of moose calves at Vega in different periods of the project. The first period of the project (rutting seasons of 1991-1994) is assumed to represent the conditions in a natural population. During period 2 (rutting seasons of 1995 and 1996) only very young males were present (yearlings and eight 2 years old (in 1996)). In period 3 the adult sex ratio was manipulated, leaving 25% adult ( $\geq 1$  years old) males in the population. Numbers indicate the number of calves recorded.

Betraktet man det gjennomsnittlige antall kalver født, fant man ingen signifikante endringer i gjennomsnittlig fruktbarhet mellom de ulike fasene av prosjektet (**figur 8.15**,  $F = 0.481$ , d.f. = 2,128,  $p > 0.1$ ). Derimot varierte det gjennomsnittlige antall kulkalver som ble født signifikant mellom de ulike prosjektfasene (**figur 8.15**,  $F = 4.298$ , d.f. = 2,128,  $p = 0.01$ ). Dette skyldes

hovedsakelig den høye andelen av kulkalver som ble født (**figur 8.13**) i den fasen av prosjektet hvor bedekningen ble foretatt av unge okser.



**Figur 8.14.** Aldersavhengig fekunditetsrate blant elgkyrne på Vega, uttrykt som gjennomsnittlig ( $\pm$  se) antall kalver pr. ku (fylte sirkler) eller som gjennomsnittlig andel ( $\pm$  se) kyr med kalv (åpne sirkler). Tallene representerer antallet kyr i begge grupper. - Age-specific variation in the fecundity rate of the adult females at Vega, expressed as mean ( $\pm$  se) number of calves per female (filled circles) or the mean ( $\pm$  se) proportion of females with calf (open circles). The figures represent sample size.



**Figur 8.15.** Variasjon i fekunditetsrater blant elgkyrne på Vega i forhold til prosjektfase, uttrykt som gjennomsnittlig ( $\pm$  sd) antall kalver (fylte sirkler) eller gjennomsnittlig antall kulkalver (åpne sirkler). Tallene representerer antallet kyr. Fase 1 inkluderer kalvene til kyr som ble bedekket i brunsts sesongene 1991-1994, fase 2 kalvene til kyr som ble bedekket brunsts sesongene 1995 og 1996 hvor bare unge okser var til stede og fase 3 kalvene til kyr bedekket fra 1997-1999 når kjønnsforholdet var skeivt. Tallene representerer antallet kyr. - Fecundity rates of the adult females at Vega in relation to project period, expressed as mean ( $\pm$  sd) number of calves or as mean number of female calves. The figures represent the sample size. The first period of the project (rutting seasons of 1991-1994) is assumed to represent the conditions in a natural population. During period 2 (rutting seasons of 1995 and 1996) only very young males were present (yearlings and eight 2 years old (in 1996)). In period 3 the adult sex ratio was manipulated, leaving 25% adult ( $\geq 1$  years old) males in the population.

**Tabell 8.1.** Mixed modell analyse (se beskrivelse i **kapittel 5.4.4**) av den relative effekten av ulike komponenter på kalvens vekt. Tabellen viser 'beste' modell i følge modell seleksjonskriteriet AIC. % viser andelen av totalvariasjonen forklart av mor-komponenten (tilfeldig faktor) med kun mors identitet i modellen (øverst) og etter at de respektive forklaringsvariablene (fikserte effekter) er inkludert i modellen (nederst). Kun modell 1 og 2 er vist i tabellen. Resultatene for modell 3 er angitt i teksten. - Mixed model analysis (see description in **chapter 5.4.4**) of the relative contribution of the different variables to variation in the winter body mass of the calves. The table shows 'best' models according to the AIC-criteria. % shows the proportion of the total variation explained by the mother component (random effect) with only the identity of the mother included in the model (upper part) and after the inclusion of the different fixed effect variables (lower part). Only model 1 and 2 are shown, whereas the results from model 3 are found in the text.

Modell/Model	Variabel/Variable		$\beta$	$\pm$ se	df	t	p	%
1	Intercept		323.85	39.77	19	8.14	0.001	38
	År/Year	1992	-7.00	6.90	57	-1.01	0.315	
	År/Year	1993	2.55	6.98	57	0.37	0.716	
	År/Year	1994	9.01	6.60	57	1.37	0.178	
	År/Year	1995	-0.62	7.47	57	-0.08	0.933	
	År/Year	1996	-1.03	6.43	57	-0.16	0.874	
	År/Year	1997	9.7	6.90	57	1.40	0.166	
	År/Year	1998	16.02	7.12	57	2.25	0.028	
	År/Year	1999	0	-	-	-	-	
	Kalvens kjønn/Calf sex	Ku/Female	-13.44	2.60	57	-5.16	0.001	
	Kalvens kjønn/Calf sex	Okse/Male	0	-	-	-	-	
	Kalvingstidspunkt/Parturition		-0.94	0.24	57	-3.94	0.001	
	Mors alder/Mothers age		1.51	0.81	57	1.84	0.070	
	2	Intercept		159.97	82.23	11	1.95	
År/Year		1992	0.91	11.13	6	0.08	0.937	
År/Year		1993	-3.15	13.20	6	-0.24	0.819	
År/Year		1995	13.13	11.65	6	1.13	0.302	
År/Year		1999	0	-	-	-	-	
Kalvingstidspunkt/Parturition			-0.63	0.33	6	-1.88	0.109	
Morvekt/Mother weight			0.30	0.088	6	3.47	0.013	

## 9 Demografiske konsekvenser av endringer i kjønnsforholdet og alderssammensetningen blant oksene

Den naturlige avgangen av dyr på Vega var svært liten (Stubsjøen et al. 2000). Blant voksne kyr var sommeroverlevelsen 0.98 og vinteroverlevelsen 0.97, noe som, når jaktmortalitet er utelatt, gir en årlig overlevelse på 0.95. Vinteroverlevelsen til kalvene var lik vinteroverlevelsen til de voksne kyrne (0.981), mens en høyere andel døde om sommeren (0.87). Sannsynligheten for at en kalv overlevde sitt første leveår (unntatt jaktperioden) var derfor også høy (0.86).

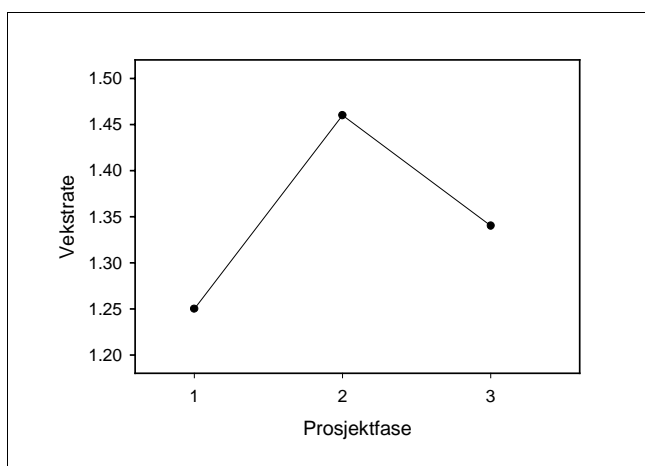
Vi antok at 58 % av kyrne fødte sin første kalv som 2-åring i den første perioden av prosjektet, mens halvparten av kyrne ble antatt å bli kjønnsmodne ved denne alderen i de to resterende periodene (**figur 8.11**). Dersom man tar hensyn til det observerte kjønnsforholdet blant kalvene (**figur 8.13**) og aldersavhengigheten i antall kalver født (**figur 8.14**), finner man at fekunditetsraten (antall kalver født per ku) for 2-årige kyr var 0.29, 0.42 og 0.36 i hver av de tre prosjektfasene. Tilsvarende rater for eldre ( $\geq 3$  år) var henholdsvis 0.67, 1.14 og 0.97.

Når man benyttet disse ratene som elementer i projeksjonsmatrisen **A** (se **kapittel 5.4.5**) i Leslie matrisemodellen, fant man i alle tre periodene av prosjektet svært høye potensielle vekstrater  $\lambda$  (**figur 9.1**). Den laveste vekstraten ble funnet i den fasen hvor bestanden hadde en tilnærmet naturlig kjønns- og alderssammensetning, mens den høyeste vekstraten ( $\lambda = 1.47$ ) ble beregnet for den perioden hvor bare unge okser var til stede i bestanden. Dette viser at en elgbestand i en etableringsfase kan ha en årlig vekstrate på mer enn 30 %.



## 10 Diskusjon

Denne undersøkelsen viste at endringer i kjønnsforholdet og alderssammensetning blant oksene har konsekvenser for flere av bestandens egenskaper. Når bare unge okser var til stede i bestanden, ble kalvingen forsinket (**figurene 8.1, 8.2**), og etter at kjønnsforholdet var dreid ble spredningen i kalvingstidspunktet langt større (**figur 8.1**). Disse forskjellene i kalvingstidspunkt var relatert til endringer i brunstadderferd. Etter at alderssammensetningen i bestanden var endret vandret kyrne mer rundt (**figurene 7.1a, 7.3**), sannsynligvis på leting etter en egnet okse (**figur 7.4**). Disse endringene i de demografiske variablene forårsaket en variasjon i den potensielle vekstraten i bestanden mellom de ulike prosjektfasene (**figur 9.1**). Denne variasjonen var først og fremst en følge av en signifikant endring mellom de ulike prosjektfasene i kjønnsforholdet blant kalvene (**figur 8.13**), mest sannsynlig forårsaket av endringen i aldersstrukturen til oksene (**figur 8.12**). Den høyeste potensielle vekstraten ble funnet i den fasen av prosjektet hvor bare unge okser stod for befruktningen p.g.a. en økning i fødselsraten av kukalv (**figur 8.15**). Andre endringer som en følge av endringer i alderssammensetningen og i kjønnsforholdet i bestanden var ikke synlige på bestandsnivå, men påvirket likevel egenskaper til enkeltindivider. Størstedelen av disse individuelle endringene var forårsaket av en reduksjon i kroppsvekst som en følge av en forsinket kalving ved redusert oksealder og okseandel i bestanden (**tabell 8.3**).



**Figur 9.1.** Variasjon i vekstraten  $\lambda$  i bestanden på Vega i forhold til eksperimentfase. Vekstraten ble beregnet ved bruk av en Leslie-matrise modell (se **kapittel 5.4.5**). Periode 1 inkluderer kalvene til kyr som ble bedekket i brunstsesongene 1991-1994, periode 2 kalvene til kyr som ble bedekket brunstsesongene 1995 og 1996 hvor bare unge okser var til stede og periode 3 kalvene til kyr bedekket fra og med brunstsesongen 1997 hvor kjønnsforholdet var skeivt. - The asymptotic growth rate ( $\lambda$ ) of the moose population at Vega in the different periods of the project. The population growth rate  $\lambda$  was calculated by a Leslie-matrix model (see **chapter 5.4.5**). The first period of the project (rutting seasons of 1991-1994) is assumed to represent the conditions in a natural population. During period 2 (rutting seasons of 1995 and 1996) only very young males were present (yearlings and eight 2 years old (in 1996)). In period 3 the adult sex ratio was manipulated, leaving 25% adult ( $\geq 1$  years old) males in the population.



Foto: Erling Johan Solberg

## 10.1 Endringer i kjønnsforholdet

Kjønnsforholdet blant avkommet hos flere pattedyrarter avviker fra 1:1 (Clutton-Brock & Iason 1986). Vanligvis forklares slike avvik ved at de to kjønnene koster forskjellig å produsere, og at foreldrene (som regel mora) derfor bør allokere sine begrensede ressurser slik at det fremtidige genetiske bidraget fra foreldrene i bestanden blir maksimalisert. Trivers & Willard (1973) foreslo for eksempel at dersom variasjonen i reproduksjonssuksess er større for avkom av det ene kjønn enn det andre, og er avhengig av graden av investering fra foreldrene, skulle man forvente at mødre med god tilgang på ressurser skal investere mer i kjønn med høyest varians i reproduksjonssuksess. Derimot skal mødre som lever under dårlige forhold investere mest i det minst kostbare kjønn (for nærmere diskusjon av denne hypotesen, se Frank 1990, s. 26-27). En slik sammenheng mellom egenskaper til mora (som for eksempel høy kroppsvekt) og kjønnsforholdet blant kalvene har imidlertid vært vanskelig å påvise hos ungulater (Clutton-Brock & Albon 1982, Verme 1983, Clutton-Brock & Iason 1986, Kojola & Eloranta 1989, Kojola & Helle 1994, Reimers & Lenvik 1997, men se Clutton-Brock et al. 1984, 1986, Gomedino et al. 1990, Kucera 1991, Hoefs & Nowlan 1994, Cassinello & Gomendio 1996, Kojola 1997). I mange tilfeller har man faktisk funnet motsatt sammenheng enn forventet: Det vil si at mødre i dårlig kondisjon produserer en høyere andel hanner enn mødre med større evne til å investere i avkommet (Verme 1983, Skogland 1986). Hos elgen på Vega ble det ikke funnet noen sammenheng mellom egenskaper ved mora, som alder eller vekt, og kjønnsforholdet blant kalvene. Dette tyder på at variasjon i kuas egenskaper ikke påvirker kjønnsforholdet i denne bestanden.

**Tabell 10.1.** Gjennomsnittlig ( $\bar{x} \pm SD$ ) slaktevekt i forhold til alder for okse og ku skutt under jakta på Vega i hele prosjektfasen. – Mean ( $\bar{x} \pm SD$ ) age- and sex-specific carcass weight of moose shot during the hunting season at Vega.

Alder/Age	Kjønn/Sex	Slaktevekt/Carcass weight	Antall/No.
0	Okse/Male	75 ± 15	27
	Ku/Female	77 ± 10	28
1	Okse/Male	161 ± 15	32
	Ku/Female	155 ± 14	19
2 +	Okse/Male	223 ± 29	28
	Ku/Female	201 ± 22	17

Hos en art som elg hvor mora kan produsere mer enn ett avkom er det også foreslått at kjønnsforholdet skal variere med kullstørrelsen og moras evne til å investere i avkommet (Williams 1979). En slik interaksjon mellom kjønnsforhold og kullstørrelse er bl.a. funnet hos sau (Kent 1992). Denne hypotesen forutsier også at det skal være en samvariasjon mellom år i kalvens kjønn (Frank

1990). En mor i svært god kondisjon skal derfor gi opphav til en serie med store kull bestående av det mest kostbare kjønn (se også Cassinello & Gomendio 1996). En slik effekt var ikke til stede i elgbestanden på Vega. Endringen i kjønnsforhold som skjedde mellom de ulike fasene av prosjektet (**figur 8.13**) skjedde uavhengig av kullstørrelse, moras alder og vekt. På samme måte var det ingen forskjell i kjønnsforhold blant enkeltkalver og tvillingkalver (**figur 8.7**). Dette viser at kullstørrelsen ikke påvirker kjønnsforholdet blant elgkalvene på Vega. Tilsvarende mangel på sammenheng mellom kullstørrelse og kjønnsforhold blant kalvene er tidligere også funnet i en analyse av foster fra norske (Andersen & Sæther 1996) og finske elg (Nygrén & Kojola 1997).

Flere undersøkelser har i den seinere tiden vært i stand til å forklare temporær variasjon i kjønnsforholdet til hjortedyr med svingninger i bestandstetthet (Kruuk et al. 1999a; Mysterud et al. 2000) og i klima (Post et al. 1999). På Vega var vinterbestanden holdt relativt konstant i størrelse etter utskytingen (**figur 4.1**) slik at variasjon i bestandsstørrelse sannsynligvis ikke vil kunne påvirke kjønnsforholdet. Dessverre var studieperioden for kort til at en eventuell sammenheng mellom en klimafaktor og variasjon i kjønnsforhold kan bli statistisk holdbar. Slike effekter av ytre faktorer blir imidlertid antatt å virke ved en kobling mellom den ytre påvirkningen og enten moras eller avkommets kondisjon. For eksempel kan overdødelighet av ett kjønn som en følge av dårlig vær i kalvingstiden påvirke det observerte kjønnsforholdet blant kalvene (Mysterud et al. 2000). Dette kan imidlertid ikke forklare den observerte variasjonen på Vega fordi avgangen av kalv etter kalving var svært lav (Stubsjøen et al. 2000). Ingen sammenheng ble heller funnet mellom kalvenes vekt eller noen av moras egenskaper og kjønnsforholdet blant kalvene.

En klar sammenheng ble funnet i den første fasen av prosjektet mellom alderen til faren og kalvenes kjønnsforhold (**figur 8.12**). Som forventet ut fra dette, økte andelen kulkalver signifikant etter at bare unge okser var til stede i brunsten (**figur 8.13**). Så vidt vites, er dette det første eksemplet fra en frittlevende pattedyrbestand at kjønnsforholdet blant avkommet er korrelert til variasjon i aldersstrukturen blant hannene. En effekt av farens alder på kjønnsforholdet, er imidlertid kjent fra mennesket (Jacobsen et al. 1999), men i motsatt retning i forhold til det som ble funnet hos elg (**figur 8.12**).

Mekanismen for en slik endring er foreløpig ikke kjent. Imidlertid antyder fraværet av sammenheng mellom kjønnsforhold og egenskaper ved mora eller kullstørrelsen at endringen ikke skjer som en adaptiv tilpasning til endring i verdien av de to kjønn (se Frank 1990 for en beskrivelse av mulige mekanismer både på individ- og bestandsnivå). Som et alternativ foreslår vi at endringen i kalvenes kjønnsforhold med oksealder enten skyldes at eldre okser produserer en overvekt av Y-spermier eller at hunnens atferd gjør at sjansen for at en Y-spermie resulterer i en befruktning er større for en gammel enn for en ung okse (Blottner et al. 1990). Hos mennesket er fordeling mellom X- og Y-spermier tilnærmet lik og avhenger ikke signifikant med alder (Martin et al. 1995, Graffelman et al. 1999). Vi antar derfor at en aldersavhengig kjønnsforskjell i spermiesammensetning heller ikke eksisterer hos elg og således ikke kan forklare variasjonen i

kjønnsforholdet med elgoksens alder. Derimot har flere studier av naturlig inseminasjon hos mennesket vist at andelen gutter øker når tidspunktet for inseminering er noe før egglosningstidspunktet (Guerrero 1974, Perez et al. 1992, France et al. 1984) selv om mekanismene for dette er uklar (Martin 1995). En teori er at Y-spermie har bedre fremkommelighet enn X-spermie på dette tidspunkt, og således har større befruktningssuksess ved et tidlig bedekningstidspunkt. På Vega økte parringsuksessen til oksene med størrelsen (**figur 6.4**), og tilsvarende økte kyrnes vandringer i brunstperioden når det ble bare unge okser til stede under brunsten (**figurene 7.1, 7.3**). Vandringsdistansen var spesielt stor blant kyr som ikke var parret (**figur 7.4ab**). Dette tyder på at kyrne aktivt velger okser og at kua lettere vil akseptere parring med en gammel, attraktiv okse (**figurene 6.1, 6.2**, se også Van Ballenberghe & Miquelle 1993). I slike tilfellene vil derfor kyrne kunne bli parret relativt tidlig i forhold til egglosningstidspunkt, noe som kan resultere i en større sjans for at befruktning skjer ved en Y-spermie. Når det bare var unge eller et begrenset antall okser til stede, antar vi på samme måte at avstanden i tid mellom bedeknings- og egglosningstidspunkt reduseres enten p.g.a. økt konkurranse mellom kyrne for å oppnå parring eller ved at kyrne er selektive og bruker mer tid på å finne en egnet okse.

Det har lenge vært kjent at kjønnsforholdet blant elg varierer både i tid og rom (Haagenrud & Lørdal 1979, Reuterwall 1981, Nygrén 1990, Andersen & Sæther 1996). En analyse av kjønnsforholdet i norske elgbestander viste at andelen kukalver i avskytingen har økt gjennom de siste 30 år (Solberg et al. in prep.). Gjennom den samme perioden har vi opplevd en reduksjon i andelen voksne okser, og sannsynligvis i den gjennomsnittlige oksealderen i norske elgbestander (Solberg et al. in prep.). Som resultatene fra Vega viser (**figur 8.13**), kan endringer i alderssammensetningen blant oksene være en mulig forklaring for variasjoner i kjønnsforholdet blant kalvene.

## 10.2 Variasjon i kroppsvekten

En sammenligning med variasjonen i slaktevekt i andre norske elgbestander (Sæther et al. 1985a,b, Sæther et al. 1996, Solberg et al. 1997) viser at kalvene og de voksne dyrene på Vega (**tabell 10.1**) er blant de tyngste i hele landet. Årsaken til disse høye vektene kan være det oseaniske klimaet som bare unntaksvis gir lengre perioder med snødekket samt god tilgang på beiteplanter av høy kvalitet. Tilsvarende er tettheten av elg på Vega fortsatt relativt beskjeden, noe som medfører lite konkurranse om maten. Sammenlignet med mange andre områder (for eksempel i Troms, Sæther & Heim 1993) var imidlertid produksjonen av sommerbeite relativt moderat på Vega, noe som antyder at det først og fremst er de gunstige vinterbeitebetingelsene som er utslagsgivende for den gode bestandskondisjonen i dette området.

Det var ingen forskjell i kroppsvekt mellom kalver født som tvilling eller enkeltkalver (**figur 8.7**). Cederlund et al. (1991) fant det samme forholdet hos elg i Sverige. Andre studier på elg og andre hjortedyr viser imidlertid en tendens til at tvillingkalver har lavere vekt enn enkeltkalver (Sæther & Heim 1993, Schwartz & Hundertmark 1993). Fraværet av et slikt forhold på Vega kan

derfor antyde at næringsforholdene og kyrnes kondisjon på Vega er spesielt gode siden kyrne er i stand til å fostre opp tvillingkalver med tilsvarende vekt som enkeltkalver.

Slike gode forhold kan også forklare hvorfor hverken økt brunstaktivitet i ung alder eller skeivt kjønnsforhold kan forklare variasjoner i oksenes vekst (**figur 8.6**). Det betyr at den reduksjonen i oksevekt som bl.a. ble observert i Vefsn-dalføret (Solberg & Sæther 1994) muligens først inntreffer når næringsforholdene blir dårligere.

Gjennomgående finner man at hannkalver er større enn hunnkalver hos hjortedyr. Dette er for eksempel vist hos hjort (*Cervus elaphus*, Albon & Clutton-Brock 1989, Loison et al. 1999), rein (*Rangifer tarandus*, Kojola & Helle 1996), rådyr (*Capreolus capreolus*, Gaillard et al. 1993, 1996), elg (Sæther 1985, Cederlund et al. 1991), dåhjort (*Dama dama*, Birgersson & Ekvall 1997) og sikahjort (*Cervus nippon*, Feldhamer et al. 1985). I dette studiet hadde også oksekalvene høyere vintervekter enn kukalvene (**figurene 8.7, 8.9**), noe som kan skyldes at oksekalvene får mer melk fra mora enn kukalvene. En undersøkelse på hjort viste at hannkalven diet oftere og over lengre tid enn hunnkalvene (Clutton-Brock et al. 1982). Morsmelk inneholder store mengder energi som dermed kan bety at hannkalven får bygd opp sine kroppsreserver hurtigere enn hunnkalven (Clutton-Brock et al. 1982). Det er også antydning at hannkalven påvirker melkemengden ved å die ofte gjennom korte perioder for dermed å stimulere til produksjon av mer melk (Lavigne & Barrette 1992). Størrelsesforskjellen mellom hunn- og hannkalv kan dessuten komme av at mødre investerer mer i et kjønn enn det andre eller at det ene kjønn klarer å utnytte ressursene bedre (Clutton-Brock & Albon 1982, Clutton-Brock 1991, Kojola 1993, Verme 1989). En slik forskjellig investering i okse og kukalv kan skje allerede på fosterstadiet med den følge at fødselsvekten er forskjellig. Ved studier av fødselsvekt hos elg i fangenskap fant man imidlertid ingen forskjell i vekt mellom okse og kukalver ved fødselen (Schwartz & Hundertmark 1993). Analysene av variasjonskomponent modellen i **kapittel 5.4.4** viste at en stor del av variansen i kalvevekt var forklart som variasjon mellom mødre. Selv om resultatene avhenger av hvilke datasett man benytter (**tabell 8.1**), tyder resultatene på at den øvre skranken for arvarhet ikke kan overskride ca. 40 %. Ved å estimere arvarhet basert på forholdet mellom vekta til mora som kalv og gjennomsnittsvekt på de kalvene hun senere fødte (mor-avkom regresjon ved samme alder:  $b = \frac{1}{2} h^2$ , hvor  $b$  er regresjonskoeffisienten og  $h^2$  er arvarheten, Falconer og Mackay 1996) ble en langt lavere terskel for arveligheten av vekt (<0 for oksekalv og 38 % for kukalv) (se side 26, men sammenhengene var ikke signifikante) funnet. Tidligere publiserte verdier for vekt hos tamsau (*Ovis aries*) og villsau (*Ovis canadensis*) i Kanada antyder en arvarhet på 30-59 % (Reale et al. 1999), men dette er trolig et overestimat som følge av at også ikke-genetiske likheter mellom ku og kalv er inkludert. En slik likhet kan blant annet tilskrives forskjeller i leveområdenes kvalitet mellom familier (**figur 8.10**). Slike forskjeller i leveområdekvalitet kan være en mulig forklaring på den store variasjonen i reproduksjonssuksess som er observert mellom ulike familier innen flere arter av klauddyr (Gaillard et al. 1998). For å kunne estimere den relative betydningen av arvelige forhold og maternale effek-

ter i snever forstand på kalvens vektutvikling er det derfor viktig med data på farskap.

Blant de viktigste faktorene som påvirket kalvens vintervekt var vekta til mora (**tabell 8.1**), noe som samsvarer med en rekke studier av andre hjortedyr. For eksempel var det et positivt forhold mellom kalvens fødselsvekt og moras kroppsvekt hos skotsk hjort (Clutton-Brock et al. 1988) og hos villsau (Festa-Bianchet et al. 2000). Videre var det en sammenheng mellom høstvekt hos reinsdyrkalver og mordyrets vekt og alder (Lenvik et al. 1988). Et annet studie hos dåhjort viste et positivt forhold mellom kalvens fødselsvekt og moras kroppsvekt (Birgersson & Ekvall 1997). Flere studier hos hjortedyr har også vist at det eksisterer et positivt forhold mellom fysisk kondisjon hos mordyret og overlevelse av avkommet (Clutton-Brock et al. 1987, Bartmann et al. 1992, Cameron et al. 1993, Testa & Adams 1998, Festa-Bianchet et al. 1998).

Bakgrunnen for det nære forholdet mellom morvekt og kalvevekt kan være flere. I utgangspunktet vil mødre i god kondisjon kunne investere mer energi i fosteret og således produsere en større kalv ved fødselen. Stor størrelse er vanligvis korrelert med fenotypisk kvalitet, og store mødre kan fordele mer energi til avkommet enn hva mindre mødre kan (Reznick 1985, Van Noordwijk & De Jong 1986). Hos villrein ble det for eksempel funnet en nær sammenheng mellom fosterets størrelse og moras vekt (Skogland 1984, se også Pelabon 1997). Tilsvarende informasjon er ikke tilgjengelig for elg, men fragmentariske data fra Nord-Amerika antyder at underernærte kyr forsinker kalvingstidspunktet fremfor å føde en kalv med lav fødselsvekt (Schwartz & Hundertmark 1993). Tilsvarende viste Keech et al. (2000) at elgkyr i Alaska med høy vinterkondisjon uttrykt ved kondisjonsindekser ("rump fat thickness") gjennomgående fødte større kalver. Det er derfor nærliggende å tro at elgkuas vekt vil være avgjørende for kalvens fødselsvekt.

I tillegg til fødselsvekta vil tidlig vekst og utvikling av elgkalven være direkte relatert til mengde og kvalitet av melka som produseres av mordyret. Elgmelk er meget næringsrik, men næringsinnholdet varierer mellom individer (Renecker 1987). Det er derfor nærliggende å tro at kyr i god kondisjon også er i stand til å produsere melk av bedre kvalitet enn kyr i dårlig kondisjon. Tilsvarende vil varigheten av dieperioden kunne påvirke kalvens utvikling (Clutton-Brock et al. 1982). Kalver som har tilgang på morsmelk lenge utover høst og vinteren vil således ha en fordel framfor andre som ikke har en slik energireserve.

Til tross for det nære forholdet mellom variasjonen i vekt på ku og kalv avspeiler ikke dette nødvendigvis et årsaksforhold. Beslektede individer utnytter ofte de samme miljøressurser og kan dermed vise lik fenotype som følge av et felles miljø (Mousseau et al. 2000). Variasjon i områdekvalitet kan således være en viktig mekanisme for sammenhengen mellom morvekt og vekten til kalvene. På Vega økte vekten til både kyr og kalver med andelen av leveområdet som besto av natureng (**figur 8.10**). Kua sitt valg av oppholdssted kan derfor ha betydning for kalvens utvikling, både indirekte via mattilbudet som kua omdanner til melk, og direkte via næringen som kalven kan nyttiggjøre seg fra vegetasjonen i området. En tilsvarende undersøkelse fra

Troms viste at variasjon i tilgjengelig biomasse mellom kyrnes leveområder på sommeren kunne forklare en stor andel av variasjonen i elgkalvens vekt i dette området (Sæther & Heim 1993). Analysen av varianskomponentmodellen viste imidlertid at leveområdekvalitet på Vega var underordnet den direkte effekten av morvekt på kalvens vekt. Dette betyr ikke at kvaliteter i leveområdet er uten betydning, men antyder at denne effekten først og fremst virker indirekte gjennom egenskaper til mora.

Variasjonen i kalvingstidspunkt var en annen faktor som påvirket kalvens vintervekt ettersom tidlig fødte kalver hadde en høyere vintervekt enn seint fødte kalver (**tabell 8.1**). Kalving tidlig i sesongen sørger for at kalven får en lengre vekstsesong, og at mora får lengere tid før vinteren kommer til å gjenvinne tapt kroppsmasse etter den energikrevende dieperioden (Helle & Kojola 1994). På Vega varierte det individuelle kalvingstidspunktet med nesten to måneder (**figur 8.1**). En stor del av denne variasjonene skyldes at erfarne kyr kalvet tidligere enn uerfarne (**figur 8.8**), noe som også ble funnet av Sæther et al. (1992) for elg i Troms. I tillegg var det også en signifikant variasjon i gjennomsnittlig kalvingstidspunkt mellom år som skyldes endringer i kjønnsforholdet i bestanden og aldersstrukturen i oksesegmentet (**figurene 8.1, 8.2**).

## 10.3 Sosial organisering

I den fasen hvor sammensetningen av oksesegmentet var tilnærmet lik det man forventet å finne i naturlige bestander, fant vi stor variasjon mellom oksene i parringssuksess (**tabell 6.1, figurene 6.1ab-6.4**). Selv om man skal være varsom med en direkte sammenligning (se Kokko & Lindström 1997, Kokko et al. 1999 og Nonacs 2000), antyder likevel våre data (**tabell 6.1**) at forskjellene i parringssuksess i en naturlig elgbestand ikke avviker vesentlig fra det man observerer innen mange lek arter (Kokko et al. 1999).

Variasjonen i parringssuksess var knyttet til oksens størrelse: Store okser hadde høyest parringssuksess (se også Van Ballenberghe & Miquelle 1993). En slik effekt kan oppstå på to måter: (1) I begynnelsen av studiet var det få okser til stede, men okseandelen økte i løpet av fasen. Økt konkurranse om kyrne kan derfor forklare nedgangen i parringssuksess til flere av de mest suksessrike oksene i forhold til de første årene. Hos soay sau (*Ovis aries*) fant for eksempel Coltman et al. (1999) stor årsklassevariasjon i muligheten for seleksjon blant værene. (2) Kyrne velger aktivt store okser. Nedgangen i parringssuksess til noen store okser i de siste årene kan således skyldes at kyrne ikke finner dem like attraktive som før. Vi kan dessverre ikke skille mellom disse to forklaringene. Den store variasjonen mellom oksene i parringssuksess også i de første årene indikerer likevel at et aktivt makevalg fra elgkyr er viktig (se også Miquelle et al. 1992, Van Ballenberghe & Miquelle 1993). Et slikt aktivt valg understøttes også av den høye vandringsaktiviteten seint i sesongen av kyr som kalvet seint påfølgende vår (**figur 7.4ab**).

## 10.4 Demografiske effekter av endring i kjønnsforholdet i bestanden og alderssammensetning blant oksene

Endringer i antallet og alderen på oksene som var til stede på Vega hadde en klar direkte demografisk effekt gjennom en endring i andelen av kukalver (**figur 8.13**), som igjen forårsaket en økning i fruktbarhetsraten (**figur 8.15**). Det var også tendenser til en forsinket alder for første kalving ved at en lavere andel åringer ble bedekket etter at sammensetningen av oksesegmentet ble endret (**figur 8.11**). Denne effekten skyldes ikke en nedgang i kroppsvekt da ingen effekt av kroppsvekt ble funnet på sannsynligheten for å oppnå kjønnsmodning som åring. Dette er i strid med tidligere resultater fra andre undersøkelser av elg (Sæther & Heim 1993, Sæther et al. 1996), men skyldes trolig at elgen på Vega er så stor at tilnærmet alle individene ligger over den nødvendige terskelvekten for kjønnsmodning. Denne tendensen kan også være en følge av at unge kyr har vanskeligheter med å finne aktuelle okser for parring etter endringene i oksesegmentet. Dette understøttes av at kyrne ble langt mer aktive, og trolig mer oppsøkende i forhold til okser i den andre fasen av prosjektet (**figurene 7.1, 7.3**).

Endringer i sammensetningen av oksesegmentet påvirket også kalvingstidspunktet (**figurene 8.1, 8.2, 8.8**), trolig som en følge av forsinket bedekningstidspunkt året før. Dette er i samsvar med studier på dåhjort (Komers et al. 1999) som viste at hunndyr som var i bestander med kun unge bukker utsatte brunsten i forhold til hunndyr som var i bestander med fullvoksne bukker. Tilsvarende viste Noyes et al (1996) at bedekningstidspunktet av hjortekoller i innhegninger ble forsinket når kun unge bukker var tilstede under brunsten. Ettersom drektighetsperioden hos elg synes å være lite fleksibel (Schwartz & Hundertmark 1993) er det derfor sannsynlig at forsinkelsene i kalvingstidspunkt på Vega også var en effekt av forsinket bedekningstidspunkt året før.

Til tross for forsinkelsen i det gjennomsnittlige kalvingstidspunktet (**figur 8.1**), skjedde det ingen signifikant endring i de gjennomsnittlige kalvevektene gjennom studieperioden (**figurene 8.3, 8.6**). Dette skyldes trolig at kalvevektene ikke kun påvirkes av kalvingstidspunkt, men også andre forhold som for eksempel tilfeldige effekter av klima (Sæther 1985, Solberg & Sæther 1994). Gjennomsnittsvektene i 1992 og 1993 var da også svært lave. Over en lengre tidsperiode med lav oksealder og/eller lav okseandel er det derimot å forvente at den gjennomsnittlige kalvevekten synker.

Som følge av lavere vintervekt vil sentfødte kalver også kunne ha lavere overlevelse gjennom vinteren (Schwartz et al 1994). Tilsvarende er det sannsynlig at sentfødte ku-kalver blir mindre som halvannet-års kviger og derfor vil ha forsinket kjønnsmodning og lavere kalveproduksjon senere i livet. En reduksjon i kalvevekt kan derfor få langsiktige konsekvenser for den gjennomsnittlige reproduksjonsevnen i bestanden. Tidlig utvikling og høy vekt som kalv ble for eksempel funnet å påvirke voksenalderen og den totale reproduktive suksessen hos hjort (Clutton-Brock et al. 1987) og nordamerikansk villsau (Festa-Bianchet et al. 1995,

1998). Forsinkede responser som følge av forsinket kalving kan således ha stor betydning for bestandsdynamikken til langtlivende arter, som for eksempel elg (Lindström 1999).

I alle deler av prosjektet var den potensielle vekstraten  $\lambda$  i elgbestanden på Vega svært høy (**figur 9.1**) og høyere enn det som har vært observert i mange andre elgbestander (Van Ballenberghe & Ballard 1998). Dette viser at i en nyetablert elgbestand kan den årlige veksten ofte være høyere enn 30 %. Slike høye vekstrater vil sannsynligvis ikke vare over flere år fordi tetthetsavhengige faktorer vil begynne å påvirke bestandsveksten når bestandsstørrelsen begynner å nærme seg bæreevnen  $K$ . Disse resultatene understreker imidlertid det store vekstpotensialet som ligger i en elgbestand og hvor viktig det er å ta hensyn til dette ved valg av avskytningsstrategi (Sæther et al. 2001). Den viktigste faktoren som påvirket variasjonen i  $\lambda$  mellom periodene var endringene i kjønnsforholdet (**figur 8.13**). Dette viser at forvaltning av elgbestander er avhengig av en nøye overvåking av bestandsparemetrene fordi små variasjoner kan gi store populasjonsdynamiske utslag.



Foto: Erling Johan Solberg

# 11 Litteraturreferanser

- Albon, S.D. & Clutton-Brock, T.H. 1989. Climate and the population dynamics of red deer in Scotland. s. 93-107. - I: Usher, M. B. and Thompson, D.B.A., red. *Ecological changes in the Uplands*. Blackwell.
- Andersen, R. & Sæther, B.-E. 1996. *Elg i Norge*. - Teknologisk forlag, Oslo.
- Andersson, M. 1982. Sexual selection, natural selection and quality advertisement. - *Biological Journal of Linnean Society* 17: 375-393.
- Andersson, M. 1994. *Sexual Selection*. - Princeton University Press, Princeton.
- Apollonio, M., Festa-Bianchet, M. & Mari, F. 1989. Correlates of copulatory success in a fallow deer lek. - *Behavioural Ecology and Sociobiology* 25: 89-97.
- Bartmann, R.M., White, G.C. & Carpenter, L.H. 1992. Compensatory mortality in a Colorado mule deer population. - *Wildlife Monographs* 121: 1-39.
- Berger, J. 1986. *Wild Horses of the Great Basin: Social Competition and Population Size*. - University of Chicago press, Chicago.
- Berube, C.H., Festa-Bianchet, M. & Jorgenson, J.T. 1999. Individual differences, longevity, and reproductive senescence in bighorn ewes. - *Ecology* 80: 2555-2565.
- Birgersson, B. & Ekvall, K. 1997. Early growth in male and female fallow deer fawns. - *Behavioral Ecology* 8: 493-499.
- Blottner, S., Schwerin, M., Matzel, J., Nehring, H. & Pitra, C. 1990. Geschlechtsbeeinflussung bei Säugetieren: Neue Perspektiven? - *Biologisches Zentralblatt* 109: 425-445.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. 1998. *Model selection and inference*. - Springer-Verlag, New York.
- Cameron, R.D., Smith, W.T., Fancy, S.G., Gerhart, K.L. & White, R.G. 1993. Calving success of female caribou in relation to body mass. - *Canadian Journal of Zoology* 71: 480-486.
- Cassinello, J. & Gomendino, M. 1996. Adaptive variation in litter size and sex ratio at birth in a sexually dimorphic ungulate. - *Proceedings of the Royal Society London B* 263: 1461-1466.
- Caswell, H. 2001. *Matrix Population Models*. 2<sup>nd</sup> ed. - Sinauer Associates.
- Caughley, G. 1977. *Analysis of Vertebrate Populations*. John Wiley and Sons, New York.
- Cederlund, G.N., Sand, H.K. G. & Pehrson, Å. 1991. Body mass of moose calves in relation to winter severity. - *Journal of Wildlife Management* 55: 675-681.
- Charlesworth, B. 1994. *Evolution in Age-Structured Populations*. 2. utg. - Cambridge University Press, Cambridge.
- Clarke, A.L., Sæther, B.-E. & Røskaft, E. 1997. Sex biases in avian dispersal: a reappraisal. - *Oikos* 79: 429-438.
- Clutton-Brock, T.H. 1989. Mammalian mating systems. - *Proceedings of the Royal Society London B* 236: 339-372.
- Clutton-Brock, T.H. 1991. *The Evolution of Parental Care*. - Princeton University Press, Princeton.
- Clutton-Brock, T.H. & Albon, S. 1982. Parental investment in male and female offspring in mammals. s. 223-247. - I: Kings' College Sociobiology Group, red. *Current Problems in Sociobiology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Clutton-Brock, T.H. & Iason, G.R. 1986. Sex ratio variation in mammals. - *Quarterly Review of Biology* 61: 339-374.
- Clutton-Brock, T.H., Guinness, F.E. & Albon, S.D. 1982. *Red deer. Behaviour and Ecology of two Sexes*. - Edinburgh University press, Edinburgh.
- Clutton-Brock, T.H., Guinness, F.E. & Albon, S.D. 1984. Maternal dominance, breeding success and birth sex ratios in red deer. - *Nature* 308: 358-360.
- Clutton-Brock, T.H., Guinness, F.E. & Albon, S.D. 1986. Great expectations: dominance, breeding success and offspring sex ratios in red deer. - *Animal Behaviour* 34: 460-471.
- Clutton-Brock, T.H., Albon, S.D. & Guinness, F.E. 1987. Interactions between population density and maternal characteristics affecting fecundity and juvenile survival in red deer. - *Journal of Animal Ecology* 56: 857-871.
- Clutton-Brock, T.H., Albon, S.D. & Guinness, F.E. 1988. Reproductive success in male and female red deer. s. 325-343. - I: Clutton-Brock, T.H., red. *Reproductive success*. University of Chicago Press, Chicago.
- Clutton-Brock, T.H., Deutsch, J.C. & Nefdt, R.J.C. 1993. The evolution of ungulate leks. - *Animal Behaviour* 46: 1121-1138.
- Coltman, D.W., Smith, J.A., Bancroft, D.R., Pilkington, J., MacColl, A.D.C., Clutton-Brock, T.H. & Pemberton, J. 1999. Density-dependent variation in lifetime breeding success and natural and sexual selection in Soay rams. - *American naturalist* 154: 730-756.
- Creel, S. 1998. Social organization and effective population size in carnivores. s. 246-265. - I: Caro, T., red. *Behavioral Ecology and Conservation Biology*. Oxford University Press, Oxford.
- Eloranta, E. & Nieminen, M. 1986. Calving of the experimental reindeer herd in Kaamanen during 1970-85. - *Rangifer (Special Issue No.1)*: 115-121.
- Emlen, S.T. & Oring, L.W. 1977. Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. - *Science* 197: 215-223.
- Espelund M., Prentice Stacy, R.A. & Jakobsen, K.S. 1990. A simple method for generating single-stranded DNA probes labeled to high activities. - *Nucleic Acids Res.* 18: 6157-6158.
- Falconer, D.S. & Mackay, T.F.C. 1996. *Introduction to Quantitative Genetics*. 3<sup>rd</sup> ed. - Longman Group Ltd, England.
- Feldhamer, G.A., Stauffer, J.R. & Chapman, J.A. 1985. Body morphology and weight relationships of sika deer in Maryland. - *Zeitschrift für Säugetierkunde* 50: 88-106.
- Festa-Bianchet, M., Jorgenson, J.T. Lucherini, M. & Wishart, W.D. 1995. Life-history consequences of variation in age of primiparity in Bighorn ewes. - *Ecology*, 76:871-881.
- Festa-Bianchet, M., Gaillard, J.M. & Jorgenson, J.T. 1998. Mass and density dependent reproductive success and reproductive costs in a capital breeder. - *American Naturalist* 152: 367-379.
- Festa-Bianchet, M., Jorgenson, J.T. & Reale, D. 2000. Early development, adult mass, and reproductive success in bighorn sheep. - *Behavioral Ecology* 11: 633-639.
- France, J.T., Graham, F.M., Gosting, L. & Hair, P.I. 1984. A prospective study of the pre-selection of the sex of offspring

- by timing intercourse relative to ovulation. - *Fertil. Steril.* 41: 894.
- Frank, S.A. 1990. Sex allocation theory for birds and mammals. - *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 13-55.
- Fremstad, E. 1997. Vegetasjonstyper i Norge. - NINA Temahefte 12: 1- 279.
- Gaillard, J.-M., Delorme, D. & Jullien, J.M. 1993. Effects of cohort, sex and birth date on body development of roe deer (*Capreolus capreolus*) fawns. - *Oecologia* 94: 57-61.
- Gaillard, J.-M., Delorme, D., Boutin, J.M., VanLaere, G. & Boisubert, B. 1996. Body mass of roe deer fawns during winter in 2 contrasting populations. - *Journal of Wildlife Management* 60: 29-36.
- Gaillard, J.-M., Andersen, R., Delorme, D. & Linnell, J.D. 1998. Family effects on growth and survival of juvenile roe deer. - *Ecology* 79: 2878-2889.
- Gaillard, J.-M., Festa-Bianchet, M., Delorme, D. & Jorgenson, J. 2000. Body mass and individual fitness in female ungulates: bigger is not always better. - *Proceedings of the Royal Society London B* 267: 471-477.
- Gomendino, M., Clutton-Brock, T.H., Albon, S.D., Guinness, F.E. & Simpson, M.J. 1990. Mammalian sex ratios and variation in costs of rearing sons and daughters. - *Nature* 343: 261-263.
- Graffelman, J., Fugger, E.F., Keyvanfar, K. & Schulman, J.D. 1999. Human live birth and sperm-sex ratios compared. - *Human Reproduction* 14: 2917-2919.
- Grant, P.R. & Grant, B.R. 1992. Demography and the genetically effective sizes of two populations of Darwin's Finches. - *Ecology* 73: 766-784.
- Guerrero, R. 1974. Association of the type and time of insemination within the menstrual cycle with the human sex ratio at birth. - *New Engl. J. med.* 291: 1445-1448.
- Haagenrud, H. 1978. Layers of secondary dentine in incisors as age criteria in moose (*Alces alces*). - *Journal of Mammalogy* 59: 857-858.
- Haagenrud, H. & Lørdahl, L. 1979. Sex differential in populations of Norwegian moose *Alces alces* (L.). - *Meddelelser Viltforskningen* 3(3): 1-19.
- Haagenrud, H. & Markgren, G. 1974. The timing of oestrus in moose (*Alces alces*) in a district of Norway. - *Proceedings of the International Congress of Game Biologists* 11: 71-78.
- Harris, S., Cresswell, W.J., Forde, P.G., Trehwella, W.J., Woolard, T. & Wray, S. 1990. Home-range analysis using radio-tracking data: a review of problems and techniques particularly as applied to study of mammals. - *Mammal Review* 20: 97-123.
- Helle, T. & Kojola, I. 1994. Body mass variation in semidomesticated reindeer. - *Canadian Journal of Zoology* 72: 681-688.
- Hoefs, H. & Nowlan, U. 1994. Distorted sex ratios in young ungulates: the role of nutrition. - *Journal of Mammal.* 75: 631-636.
- Jacobsen, R., Møller, H. & Mouritsen, A. 1999. Natural variation in human sex ratio. - *Human Reproduction* 14: 3120-3125.
- Jakobsen K.S., Stacy J.E., Refseth U.H. & Thoresen, M. 1996. Evolutionary mechanisms involved in the formation of tandem repetitive non-coding DNA. s. 249-261. - I: Riste, T. & Sherrington, D., red. *Physics of Biomaterials; Fluctuations, Selfassembly and Evolution.* NATO-ASI Series E vol 322.
- Keech, M.A., Bowyer, R.T., Ver Hoef, J.M., Boertje, R.D., Dale, B.W. & Stephenson, T.R. 2000. Life-history consequences of maternal condition in Alaskan moose. - *Journal of Wildlife Management* 64: 450-462.
- Kent, J.P. 1992. Birth sex ratios in sheep over six lambing seasons. - *Behavioural Ecology Sociobiology* 30: 151- 155.
- Kenward, R.E. & Hodder, K.H. 1996. *Ranges V.* An analysis system for biological location data. - Institute of Terrestrial Ecology, Warhem, UK.
- Klein, D.R. (1970) Food selection by North American deer and their response to over-utilization of their preferred plant species. - s. 25-46. - I: Watson, A., red. *Animal populations in relation to their food resources.* Blackwell, Oxford.
- Kojola, I. 1993. Early maternal investment and growth in reindeer. - *Canadian Journal of Zoology* 71: 753-758.
- Kojola, I. 1997. Social status and physical condition of mother and sex ratio of offspring in cervids. - *Applied Animal Behaviour Science* 51: 267-274.
- Kojola, I. & Eloranta, E. 1989. Influences of maternal body weight, age, and parity on sex ratio in semidomesticated reindeer (*Rangifer t. tarandus*). - *Evolution* 43: 1331-1336.
- Kojola, I. & Helle, T. 1994. Offspring sex ratio adjustment in reindeer, *Rangifer tarandus*. - *Ann. Zool. Fennici* 31: 405-410.
- Kojola, I. & Helle, T. 1996. Size-related changes in winter condition of female and male reindeer calves. - *Canadian of Journal Zoology* 74: 1174 -1177.
- Komers, P.E., Birgersson, B. & Ekvall, K. 1999. Timing of estrus in fallow deer is adjusted to the age of available mates. - *American Naturalist* 153: 431-436.
- Kokko, H. & Lindström, J. 1997. Measuring the mating skew. - *American Naturalist* 149: 794-799.
- Kokko, H., Mackenzie, A., Reynolds, J.D., Lindström, J. & Sutherland, W.J. 1999. Measures of inequality are not equal. - *American Naturalist* 72: 358-372.
- Kruuk, L.E.B., Clutton-Brock, T.H., Albon, S.D., Pemberton, J.M. & Guinness, F.E. 1999a. Population density affects sex ratio variation in red deer. - *Nature* 399: 459-461.
- Kruuk, L.E.B., Clutton-Brock, T.H., Rose, K.E. & Guinness, F.E. 1999b. Early determinants of lifetime reproductive success differ between the sexes in red deer. - *Proceedings of the Royal Society of London* 266: 1655-1661.
- Kucera, T.E. 1991. Adaptive variation in sex ratios of offspring in nutritionally stressed mule deer. - *Journal of Mammalogy* 72: 745-749.
- Lande, R. & Barrowclough, G.W. 1987. Effective population size, genetic variation, and their use in population management. s. 87-123. - I: Soulé, M. (ed.) *Viable Populations for Conservation.* Cambridge University Press, Cambridge.
- Lavigueur, L. & Barrette, C. 1992. Suckling, weaning and growth in captive woodland caribou. - *Canadian Journal of Zoology* 70: 1753-1766.

- Lenvik, D., Bø, E. & Fjellheim, A. 1988. Selection strategy in domestic reindeer 3. Weight of reindeer calves in autumn related to maternal body weight and age. - Norsk landbruksforskning 2: 65-69.
- Lent, P. C. 1991. Maternal-infant behaviour in muskoxen. - Mammalia, 55: 3-21.
- Lindström, J. 1999. Early development and fitness in birds and mammals. - Trends in Ecology and Evolution 14: 343-348.
- Loison, A., Langvatn, R. & Solberg, E.J. 1999. Body mass and winter mortality in red deer calves: disentangling sex and climate effects. - Ecography 22: 20-30.
- Lorentsen, Ø., Wiseth, B., Einvik, K. & Pedersen, P.H. 1991. Elg i Nord-Trøndelag. Resultater fra elgundersøkelsen 1987-1990 om vandringsmønster, brunst, kalvinger og dødelighet. - Rapport nr. 1, Fylkesmannen i Nord-Trøndelag, Miljøvernnavdelingen.
- Lott, D.F. 1991. Intraspecific variation in the social systems of wild vertebrates. - Cambridge University Press, Cambridge.
- Lynch, M. & Walsh, B. 1998. Genetics and Analysis of Quantitative Traits. Sinauer Associates, Inc.
- Martin, J.F. 1995. Hormonal and behavioral determinants of the secondary sex ratio. - Social Biology 42: 226-238.
- Martin, R.H., Spriggs, E., Ko, E. & Rademaker, A.W. 1995. The relationship between paternal age, sex ratios, aneuploidy frequencies in human sperm, assessed by multicolor FISH. - American Journal of Human Genetics 57: 1395-1399.
- Miquelle, D.G. 1990. Why don't bull moose eat during the rut? - Behavioral Ecology and Sociobiology 27: 145-151.
- Miquelle, D.G., Peek, J.M. & Van Vollenberghe, V. 1992. Sexual segregation in Alaskan moose. - Wildlife Monographs 122: 1-57.
- Morisita, M. 1962.  $I_d$ , a measure of dispersion of individuals. - Res. Popul. Ecol. 4: 1-7.
- Mousseau, T.A., Sinervo, B. & Endler, J.A. 2000. Adaptive genetic variation in the wild. - Oxford University Press, New York.
- Mysterud, A., Yoccoz, N.G., Stenseth, N.C. & Langvatn, R. 2000. Relationships between sex ratio, climate and density in red deer: the importance of spatial scale. - Journal of Animal Ecology 69: 959-974.
- Nonacs, P. 2000. Measuring and using skew in the study of social behavior and evolution. - American Naturalist 156: 577-589.
- Noyes, J.H., Johnson, B.K., Bryant, L.D., Findholt, S.L. & Thomas, J.W. 1996. Effects of bull age on conception dates and pregnancy rates of cow elk. - Journal of Wildlife Biology 60: 508-517.
- Nygrén, K. 1990. The relationship between reproductive rate and age structure, sex ratio and density in the Finnish moose population. s. 30-40. - I: Hell, P., red. Proceedings of the 16th Congress of the International Union of Game Biologists. Vysoke Tatry, Strbske Pleso, CSSR, September 1983. International Union of Game Biologists.
- Nygrén, T. & Kojola, I. 1997. Twinning and fetal sex ratio in moose: effects of maternal age and mass. - Canadian Journal of Zoology 75: 1945-1948.
- Pelabon, C. 1997. Is weight at birth a good predictor of weight in winter for fallow deer? - Journal of Mammalogy 78: 48-54.
- Perez, A., Eger, R., Domenichini, V., Kambic, R. & Gray, R.H. 1992. Sex ratio associated with natural family planning. - Fertil. Steril. 43: 152.
- Post, E., Forchhammer, M.C., Stenseth, N.C. & Langvatn, R. 1999. Extrinsic modification of vertebrate sex ratios by climatic variation. - American Naturalist 154: 194-204.
- Reale, D., Festa-Bianchet, M. & Jorgenson, J.T. 1999. Heritability of body mass varies with age and season in wild bighorn sheep. - Heredity 83: 526-532.
- Refseth U.H., Mjølnerød I.B. & Jakobsen K.S. 1994. Improved multilocus DNA fingerprinting of Atlantic salmon (*Salmo salar*) using a M13 probe containing both tandem repeat regions. - Molecular Marine Biology and Biotechnology 3 : 347-354.
- Reimers, E. & Lenvik, D. 1997. Fetal sex ratio in relation to maternal mass and age in reindeer. - Canadian Journal of Zoology 75: 648-650.
- Reznick, D. 1985. Cost of reproduction: an evaluation of the empirical evidence. - Oikos 44: 257-267.
- Reuterwall, C. 1981. Temporal and spatial variability of the calf sex ratio in Scandinavian moose *Alces alces*. - Oikos 37: 39-45.
- Sand, H. 1996. Life history patterns in female moose (*Alces alces*): The relationship between age, body size, fecundity and environmental conditions. - Oecologia 109: 212-220.
- SAS 1996. SAS/STAT Software. Changes and enhancements. SAS Institute, Cary.
- Schwartz, C.C. & Hundertmark, K.J. 1993. Reproductive characteristics of Alaskan Moose. - Journal of Wildlife Management 57: 454-468.
- Schwartz, C.C. Hundertmark, K.J. & Becker, E.F. 1994. Growth of moose calves conceived during the first versus second estrus. - Alces 30: 91-100.
- Schwartz, C.C. 1998: Reproduction, Natality and Growth. - s. 141-171. - I: Franzmann, A.W. & Schwartz, C.C., red. Ecology and Management of the North American Moose. Smithsonian Institutional Press, London.
- Searle, S.R., Casella, G. & McCulloch, C.E. 1992. Variance Components. - John Wiley & Sons, New York.
- Skogland, T. 1984. The effects of food and maternal conditions on fetal growth and size in wild reindeer. - Rangifer 4: 39-46.
- Skogland, T. 1986. Sex ratio variation in relation to maternal condition and parental investment in wild reindeer *Rangifer t. tarandus*. - Oikos 46: 417-419.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. 1981. Biometry, 2<sup>nd</sup> edition. - W. H. Freeman, New York.
- Solberg, E.J. & Sæther, B.-E. 1994. Male traits as life-history variables: annual variation in body mass and antler size in moose (*Alces alces*). - Journal of Mammalogy 75: 1069-1079.
- Solberg, E.J., Heim, M. & Sæther, B.-E. 1997. Oppsummeringsrapport, Overvåkningsprogram for hjortevilt. - NINA Fagrapport 30.



- Solberg, E.J., Sæther, B.-E., Strand, O. & Loison, A. 1999. Dynamics of a harvested moose population in a variable environment. - *Journal of Animal Ecology* 68: 186-204.
- Stacy J.E & Jakobsen K.S. 1993. Testing of nylon membranes for DNA-fingerprinting with multilocus probes. - *Int. J. Genome Research* 2: 159-165.
- Stacy J.E, Ims R.A., Stenseth N.C. & Jakobsen K.S. 1991. Fingerprinting of diverse species with DNA probes generated from immobilized single-stranded DNA templates. - *Nucleic Acids Res.* 19: 4004.
- Strand O., Stacy J.E., Waidyaratne N.S., Mjølnerød I. & Jakobsen K.S. in press. Genetic variability in bottlenecked arctic fox (*Alopex lagopus*) populations. - *Canadian Journal of Zoology*
- Stubsjøen, T, Sæther, B.-E., Solberg, E. J., Heim, M. & Rolandsen, C. 2000. Moose (*Alces alces*) survival in three populations in northern Norway. - *Canadian Journal of Zoology* 78: 1822-1830.
- Sæther, B.-E. 1985. Annual variation in carcass weight of Norwegian moose in relation to climate along a latitudinal gradient. - *Journal of Wildlife Management*, 49:977-983.
- Sæther, B.-E. 1997. Environmental stochasticity and population dynamics of large herbivores: a search for mechanisms. - *Trends in Ecology and Evolution* 12: 143-149.
- Sæther, B.-E. & Haagenrud, H. 1983. Life history of moose (*Alces alces*): fecundity rates in relation to age and carcass weight. - *Journal of Mammalogy* 64: 226-232.
- Sæther, B.-E. & Haagenrud, H. 1985a. Life history of the moose *Alces alces*: relationship between growth and reproduction. - *Holarctic Ecology* 8:100-106.
- Sæther, B.-E. & Haagenrud, H. 1985b. Geographical variation in body weight and sexual size-dimorphism of Norwegian moose (*Alces alces*). - *Journal of Zoology* 206: 83-96.
- Sæther, B.-E. & Heim M. 1991. Trekk- og vandringsforhold til elg merket i Løten og Stor-Elvdal kommuner. - NINA Oppdragsmelding 92.
- Sæther, B.-E. & Heim, M. 1993. Ecological correlates of individual variation in age at maturity in female moose (*Alces alces*): the effects of environmental variability. - *Journal of Animal Ecology* 62: 482-489.
- Sæther, B.-E., Engen, S. & Solberg, E.J. 2001. Optimal harvest of age structured populations of moose *Alces alces* in a fluctuating environment. *Wildlife Biology* 7: 171-179.
- Sæther, B.-E., Andersen, R., Hjeljord, O. & Heim, M. 1996. Ecological correlates of regional variation in life history of the moose *Alces alces*. - *Ecology* 77: 1493-1500.
- Sæther, B.-E., Solbraa, K., Sødal, D.P. & Hjeljord, O. 1992. Slutt-rapport Elg-Skog-Samfunn. - NINA Forskningsrapport 28.
- Testa, J.W. & Adams, P. 1998. Body condition and adjustment to reproductive effort in female moose (*Alces alces*). - *Journal of Mammalogy* 79: 1345-1354.
- Trivers, R.L. & Willard, D.E. 1973. Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. - *Science* 179: 90-92.
- Tsuji, K. & Tsuji, N. 1998. Indices of reproductive skew depend on average reproductive success. - *Evolutionary Ecology* 12: 141-152.
- Van Ballenberghe, V. & Ballard, W.B. 1998. Population Dynamics. - s. 223-246. -I: Franzmann, A.W. and Schwartz, C.C., ed. *Ecology and Management of the North American Moose*. Smithsonian Institutional Press, London.
- Van Ballenberghe, V. & Miquelle, D.G. 1993. Mating in moose - timing, behavior, and male access patterns. - *Canadian Journal of Zoology* 71: 1687-1690.
- Van Noordwijk, A. & De Jong, G. 1986. Acquisition and allocation of resources: their influence on variation in life history tactics. - *American Naturalist* 128: 137-142.
- Verme, L.J. 1983. Sex ratio variation in *Odocoileus*: a critical review. - *Journal of Wildlife Management* 47: 573-582.
- Verme, L.J. 1989. Maternal investment in white-tailed deer. - *Journal of Mammalogy* 70: 438-442.
- Verme, L. J. & Ozoga, J.J. 1981. Sex ratio of white-tailed deer and the estrus cycle. - *Journal of Wildlife Management* 45: 710-75.
- Williams, G.C. 1979. The question of adaptive sex ratio in out-crossed vertebrates. - *Proc. Roy Soc. London B* 205: 567-580.

# NINA Fagrapport 49

ISSN 0802-4103  
ISBN 82-426-1254-4

NINA Hovedkontor  
Tungasletta 2  
7485 Trondheim  
Telefon: 73 80 14 00  
Telefaks: 73 80 14 01

