

529

OPPDRA GSMELDING

Reproduksjon og dødelighet
hos norsk villrein

Delrapport I

En gjennomgang og oppsummering
av litteraturen

Thrine Moen Heggberget

NINA Oppdragsmelding
ex 3 mag
IKKE TIL UTLÅN



NINA • NIKU

NINA Norsk institutt for naturforskning

Reproduksjon og dødelighet hos norsk villrein

Delrapport I

En gjennomgang og oppsummering
av litteraturen

Thrine Moen Heggberget

DIREKTORATET FOR NATURFORVALTNING
Biblioteket

NINA Norsk institutt for naturforskning

NINA•NIKUs publikasjoner

NINA•NIKU utgir følgende faste publikasjoner:

NINA Fagrapport NIKU Fagrapport

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 befaringsrapporter, seminar- og konferanseforedrag, års-rapporter 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, fylkesmennesenes 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.

Heggberget, T.M. 1998. Reproduksjon og dødelighet hos norsk villrein. Delrapport I. En gjennomgang og oppsummering av litteraturen. - NINA Oppdragsmelding 529: 1-22.

Trondheim, april 1998

ISSN 0802-4103
ISBN 82-426-0913-6

Forvaltningsområde:
Bestandsøkologi
Management area:
Population ecology

Rettighetshaver ©:
NINA•NIKU
Stiftelsen for naturforskning og kulturminneforskning

Publikasjonen kan siteres fritt med kildeangivelse

Redaksjon:
Tycho Anker-Nilssen og Lill Lorck Olden

Montering og layout:
Lill Lorck Olden

Sats: NINA•NIKU

Kopiering: Norservice

Opplag: 100

Kontaktadresse:
NINA•NIKU
Tungasletta 2
N-7005 Trondheim
Telefon: 73 80 14 00
Telefax: 73 80 14 01

Tilgjengelighet: Åpen

Prosjekt nr.: 12058

Ansvarlig signatur:



Oppdragsgiver:

DN
NINA

Referat

Heggberget, T.M. 1998. Reproduksjon og dødelighet hos norsk villrein. Delrapport I. En gjennomgang og oppsummering av litteraturen. - NINA Oppdragsmelding 529: 1-22.

Formålet med rapporten har vært å gå gjennom litteraturen for å få en oversikt over aktuelle teorier, anvendte metoder og konkrete resultater som er relevante for forståelsen av reproduksjon og dødelighet i norske villreinbestander. Oversikten er dernest benyttet til å identifisere uavklarte problemstillinger. Rapporten refererer litteraturen angående reproduksjon og dødelighet hos norsk villrein (fjellrein, *Rangifer tarandus tarandus* og svalbardrein, *R. tarandus platyrhynchus*) og villrein med norsk opprinnelse. Studier av tamrein (*R. tarandus*) og caribou (flere underarter av *R. tarandus*) er også inkludert i den grad de har vært viktige for å belyse de aktuelle problemstillingene. Temaer som vekst, størrelse, kondisjon, beiteforhold inkludert forstyrrelse, næringsvalg og i noen grad demografi og bestandsdynamikk, som har direkte tilknytning til reproduksjon og dødelighet, berøres også.

To temaer er særlig omdiskuterte i rein- og cariboulitteraturen:

- 1) Hvilken rolle spiller henholdsvis næringstilgang og predasjon (eventuelt jakt) for bestandsdynamikk og atferd?
- 2) Hvilken rolle spiller henholdsvis sommerbeiteforholdene og vinterbeiteforholdene for simlenes reproduksjon og kalvedødeligheten?

I Norge har de store rovdyra lenge vært borte eller fåtallige i villreinområdene. Derfor har punkt 2 vært viktigere i norske villreinstudier.

Studiene av norsk villrein bygger på et omfattende datagrunnlag som er grundig analysert. Likevel er det ulike oppfatninger om hva de eksisterende dataene sier om den norske villreinens økologi. En oppfatning (her kalt sommerbeite-teorien) er at simlenes vekst til voksen alder og simlenes høstvekter primært avhenger av beiteforholdene om sommeren. Simlenes vekttap om vinteren har ingen entydig sammenheng med vinterbeitene unntatt i ekstreme tilfeller. Sommerbeiteforholdene, inkludert forstyrrelse, og høstkondisjonen er derfor de viktigste faktorene for kalvingstidspunkt, fødselsvekt og kalvenes overlevelse. Seint fødte kalver som taper vekst første sommer kan ta det igjen ved kompensatorisk vekst seinere år dersom beiteforholdene om sommeren er gode. En annen oppfatning (her kalt vinterbeite-teorien) er at dårlige vinterbeiter som reduserer simlenes seinvinter- og vårkondisjon fører til langsommere fosterutvikling og seinere fødte, mindre kalver med dårligere overlevelse. Simler som føder seint har toppen av melkeproduksjonen seinere på sommeren og rekker ikke å

utnytte sommerbeitet til egen vekst og kondisjonsøkning i samme grad som simler som føder tidlig. Seint fødte kalver tar ikke igjen tapt vekst seinere, men forblir mindre som voksne.

De avvikende synspunktene skyldes særlig to forhold. For det første baserer de seg på ulike oppfatninger av mekanismene bak villreinens energibalanse, realiserte reproduksjonsytelse og overlevelse. Disse mekanismene er ikke studert i særlig grad for vill rein, delvis fordi dataene for det meste refererer seg til bestander og ikke til individer. For det andre finnes det ikke enkle mål på sommerbeitenes kvalitet og kvantitet tilsvarende det en har for vinterbeitene, og heller ikke for graden av forstyrrelser i ulike sesonger. Det er imidlertid alminnelig enighet om at god høstkondisjon øker en simles sannsynlighet for å bli drektig og at små, seint fødte kalver har økt sannsynlighet for å dø som nyfødte.

Rapporten konkluderer med at det er lite data på individnivå når det gjelder reproduksjonsytelse og reproduksjons-suksess. Dette kan dermed ikke relateres til andre individuelle betingelser. Analyse av ovarier og melkekjertler for felte dyr og/eller individmerking er aktuelle metoder som kan rette på dette. Analyse av reproduksjonsorganene ville være den enkleste og billigste av disse metodene. Bedre differensiering mellom begrepe- ne størrelse, vekt og kondisjon trengs for å koble reproduksjonsinformasjonen til individuelle leveforhold. Det er godt dokumentert at tilgjengeligheten av vinterbeite har stor betydning for dødeligheten. Men konkrete naturlige dødsårsaker er lite kjent. Dette kan det være vanskeligere å forbedre. Intensivt feltarbeid eller mortalitets- sendere er mulige metoder, men kostnadskreven- de når det gjelder villrein. For å få en bedre forståelse av den relative betydningen av sesongbeitene for overlevelse, vekst, kondisjon og reproduksjon er det behov for å øke kunnskapen om beiteforholdene i barmarksperioden. Her trengs en metodeutvikling i samarbeid mellom økologer og fysiologer.

Emneord: Norsk villrein - reproduksjon - dødelighet

Thrine Moen Heggberget, Norsk institutt for naturforsk- ning, Tungasletta 2, 7005 Trondheim

Abstract

Heggberget, T.M. 1998. Reproduction and mortality in Norwegian wild reindeer. Part I. Review of the literature. - NINA Oppdragsmelding 529: 1-22.

This report presents a literature study, of theories, methods, and results relevant to the understanding of reproduction and mortality in populations of wild reindeer (alpine reindeer, *Rangifer tarandus tarandus* and Svalbard reindeer, *R. tarandus platyrhynchus*) in Norway. Open questions are then identified. Literature concerning wild reindeer elsewhere, originating from Norway, and some of the studies of semi-domestic reindeer (*Rangifer tarandus*) and caribou (several subspecies of *R. tarandus*) are included when important for the main objectives of the report. Growth, size, body condition, feeding conditions including disturbance, food choice and to some extent demography and population dynamics, directly relevant to reproduction and mortality, are also touched upon.

Two issues in particular are controversial in the reindeer and caribou literature:

- 1) The relative importance of food conditions and predation (or hunting) in population dynamics and behaviour.
- 2) The relative importance of summer feeding conditions and winter feeding conditions for female reproduction and calf mortality.

In Norway, large carnivores have been missing or few in numbers within the ranges of wild reindeer for a long time. Consequently, point 2 above has been the more important in Norwegian studies of wild reindeer.

Studies on Norwegian wild reindeer are based on a large amount of thoroughly analysed data. Nevertheless, differing opinions exist on the ecological interpretation of the existing data. One view (here called the summer range theory) holds that the growth of the females until an adult age and their autumn weights primarily depend on the feeding conditions during summer. Their weight loss during winter is not unambiguously related to the winter feeding ranges, except in extreme conditions. Summer feeding conditions, including disturbance, and the autumn body condition, is therefore more important for the timing of calving, calf birth weights, and calf survival. Calves borne late experience a reduction in time for growth during their first summer, but may compensate by increased growth in later years if summer feeding conditions are good. Another view (here called the winter range theory) holds that poor winter ranges, in reducing the condition of the females in late winter and spring, lead to retardation of the fetal growth rate, later births and smaller calves with reduced survival. Since peak lactation occur later in the summer in the females that give birth late, these females have less time to util-

ise the summer ranges for their own growth and fattening, while late borne calves do not compensate in later years for lost growth during their first summer.

The deviating opinions are mainly due to two conditions. Firstly, they are based on differing assumptions concerning the mechanisms ruling the energy budgets, realised reproductive output, and survival of wild reindeer. These mechanisms have not been much studied in wild reindeer, partly because existing data refer to populations and not to individuals. Secondly, there are no simple criteria for measurement of the quality and quantity of reindeer summer ranges, in contrast to the information on winter ranges, nor for the level of different kinds of seasonal disturbance. However, there is general agreement that a good body condition in autumn increases the probability of a female to become pregnant, and small calves born late have a reduced probability of survival.

It is concluded that data concerning individual reproductive output and reproductive success is very limited. Consequently, it is difficult to relate these factors to other individual conditions at present. Individually marked animals and/or analysis of ovaries and milk glands from killed animals could be used to obtain data on reproduction and early calf survival for individual females. Analysis of the reproductive organs would be the simpler and cheaper method. Effects of size, weight and body condition should be differentiated to a larger extent than has been the case so far, in order to connect information on reproduction to the individual living conditions. Mortality associated with low access to winter foraging ranges is well documented. Specific natural mortality factors are poorly known, and such knowledge is probably not easy to increase. Intensive fieldwork and the use of mortality senders is possible, but costly concerning wild reindeer. The understanding of the relative importance of seasonal feeding ranges should improve considerably from a better knowledge of the ranges during the snow free season. Co-operation among physiologists and ecologists is needed for this to happen.

Keywords: Wild reindeer in Norway - reproduction - mortality

Thrine Moen Heggberget, Norwegian Institute of Nature Research, Tungasletta 2, N-7005 Trondheim, Norway.

Forord

Da jeg begynte arbeidet som ligger bak denne todelte rapporten (Delrapport I og Delrapport II) var villreinen et nytt studieobjekt for meg. Det var derfor naturlig å begynne med å oppsummere eksisterende litteratur. Reproduksjonsøkologi har vært et hovedområde i mitt tidligere arbeid med andre arter. Derfor var det også naturlig å fokusere på reproduksjonen og dens motsats, dødeligheten (Delrapport I). Registrering av tidligere reproduksjonsaktivitet ved hjelp av analyse av reproduksjonsorganer utenom drektighetsperioden har vært lite benyttet for villrein. Et formål med arbeidet var derfor å undersøke denne metodens muligheter på rein ved å se på ovarier fra ulike årstider, men spesielt fra jaktida, da muligheten for å samle et omfattende materiale er gode (Delrapport II). Arbeidet har vært finansiert av Direktoratet for naturforvaltning og Norsk institutt for naturforskning.

Trondheim, april 1998

Thrine Moen Heggberget

Innhold

Referat.....	3
Abstract.....	4
Forord.....	5
1 Generell innledning for Delrapport I og II	6
2 Bakgrunn for Delrapport I	7
3 Referater fra litteraturen	8
3.1 Reproduksjon.....	8
3.1.1 Kjønnsmodning	8
3.1.2 Brunst og ovulasjon	8
3.1.3 Drektighet og fostervekst	8
3.1.4 Primært kjønnsforhold	10
3.2 Dødelighet og rekruttering	10
3.2.1 Naturlig kalvedødelighet og rekruttering	10
3.2.2 Naturlig voksendødelighet.....	11
3.2.3 Jakt	12
3.3 Vekst og størrelse	12
3.4 Beiteforhold og næringsvalg.....	14
3.5 Synteser	14
4 Identifisering av problemområder, vurderinger og konklusjoner	16
4.1 Reproduksjonsytelse og rekruttering.....	16
4.2 Dødsårsaker	17
4.3 Sesongbeiter; sommerbeiteteorien og vinterbeiteteorien	18
4.4 Størrelse, vekst og kondisjon	18
5 Litteratur	19

1 Generell innledning for Delrapport I og II

Villreinen i Norge er omfattet med stor interesse fra mange hold og med utgangspunkt i ganske ulike interesser. Bevis på den framtreddende rollen reinen har hatt i folks bevissthet finner vi i den nasjonale dikningen. Tegn på den store betydningen den hadde i naturalhusholdningen finnes i restene etter fangstanlegg som finnes i stort antall i norske fjellområder. De eldste daterte restene etter bosetting i Norge er fra en fangstkultur som var knyttet til fangst av villrein (Lier-Hansen 1994). I de siste 200-300 åra har jakt og fangst på villrein vært drevet parallelt med tamreindrift (Skogland 1994), og i våre dager er den opprinnelige ville fjellreinen (*Rangifer tarandus tarandus*) delvis oppblandet med og delvis erstattet av tamrein som kanskje har en annen opprinnelse enn villreinen (Røed et al. 1987). Reinbestandene i Dovrefjellsområdet er nå trolig de minst oppblandete gjenværende bestandene av den europeiske fjellreinen (Skogland 1994).

Villreinen er et attraktivt jaktobjekt, men også et opplevelseselement i fjellet. Reinen kan dessuten ha en betydelig innvirkning på det miljøet den lever i. Vill fjellrein har nå liten utbredelse, og bevaring av de norske bestandene ansees som et viktig internasjonalt ansvar (Danielsen 1994, Direktoratet for naturforvaltning 1995). Men bevaring medfører også beskatning, fordi reinen utviklet seg under et predasjonstrykk som nok var mye høyere enn nå, og under et kontinuerlig jakt- og fangstrykk. Fravær av beskatning kan derfor komme til å få ganske utilsiktede og uønskede virkninger på bestandsstørrelser og bestandssvingninger, både for villreinbestandene og det miljøet reinen lever i og av. Miljøverndepartementet har formulert hovedmålet for sikring av biologisk mangfold slik: "Biologiske ressurser skal nyttes og forvaltes slik at det biologiske mangfoldet opprettholdes på kort og lang sikt" (Direktoratet for naturforvaltning 1995). Utvalget som utredet forvaltning av hjortevilt fram mot år 2000 (Direktoratet for naturforvaltning 1995) tilrår at følgende miljømål fastsettes for hjorteviltet:

- Bestandene av elg, hjort og villrein skal stabiliseres innenfor et nivå som til en hver tid vurderes som bærekraftig, både i forhold til bestandenes kvalitet og i forhold til virksomheten i andre samfunnssektorer.
- Hjorteviltbestandene skal ha en biologisk forsvarlig kjønns- og aldersstruktur og opprettholde sin naturlige genetiske variasjon.
- Hjorteviltbestandene skal ikke representere en trussel mot biologisk mangfold.
- Hjorteviltbestandene skal gi mest mulig stabil avkastning som grunnlag for sunn økonomisk og rekreasjonsmessig utnytting.
- Forvaltningen av leveområdene gjennom annen arealbruk skal sikre hjorteviltets krav til kvalitet og både lokal og regional funksjonalitet i et langsiktig tidsperspektiv.

- Villreinområdenes langsiktige bæreevne skal ikke være ytterligere redusert som følge av irreversible arealinngrep, og de negative effektene av menneskelige forstyrrelser skal reduseres.
- Hjorteviltets helsestatus skal opprettholdes på et høyt nivå.
- Rømninger og annen påvirkning fra viltpopdrett skal ikke representere noen risiko for de ville hjorteviltbestandene.
- Det skal tilrettelegges for en effektiv beskatning av høy kvalitet, som både gir et godt tilbud av hjorteviltjakt til befolkningen og som minimaliserer konfliktene med andre brukere av jaktområdene.

Reproduksjon og dødelighet er hovedelementer i en bestands dynamikk. Kunnskap om reproduksjon og dødelighet er derfor svært viktig i forvaltningen av arter, både i forhold til bevaring, avkastning og artenes rolle i økosystemet. For norsk villrein har disse elementene for en stor del vært studert gjennom indirekte metoder på bestandsnivå, ved å analysere samvariasjon mellom habitatvariabler og bestandsparametre. Disse metodene gir rom for ulike tolkninger, og delvis av den grunn varierer oppfatningene av hvordan reinen avhenger av og fungerer i det alpine økosystemet.

Formålet med **Delrapport I, (denne rapporten)** har vært å gå gjennom relevant litteratur for å identifisere uavklarte problemstillinger og få en oversikt over aktuelle teorier, anvendte metoder og konkrete resultater som er relevante for forståelsen av reproduksjon og dødelighet i norske villreinbestander. Formålet med undersøkelsen som presenteres i "**Delrapport II. Ovarieanalyse som metode**" har vært å prøve ut metodene for å tolke reinsimlens reproduksjonshistorie ut fra strukturer i ovariene og vekt og utseende av uterus (retrospektiv reproduksjonsanalyse) for norske reinsimler.

2 Bakgrunn for Delrapport I

Bestandsvariasjoner for rein og caribou kan være påfallende store over relativt korte tidsrom. Variasjonene blir særlig synlige siden denne arten opptrer i flokk i åpent terreng. På grunn av den store allmenne interessen for denne arten som kjøttprodusent og jaktobjekt er den godt studert over en lang tidsperiode, både som tamdyr og i ville bestander. Like fullt er det ulike oppfatninger på viktige punkter om hvilke miljøfaktorer som under ulike forhold er viktigst for reproduksjon, dødelighet og dermed bestandsvariasjon og atferd i ville bestander.

De omdiskuterte problemstillingene kan oppsummeres i to hovedpunkter som har konsekvenser for mange andre økologiske og atferdsmessige problemstillinger og for forståelsen av artens tilpasninger til omgivelsene.

- 1) Hvilken rolle spiller henholdsvis næringstilgang og predasjon (eventuelt jakt) for bestandsdynamikk og atferd?
- 2) Hvilken rolle spiller henholdsvis sommerbeiteforholdene og vinterbeiteforholdene for simlenes reproduksjon og kalvedødeligheten?

På disse punktene er det reell, forvaltningsmessig betydningfull, uenighet.

Det første punktet har fått mest oppmerksomhet i Nord-Amerika der mange cariboubestander sameksisterer med relativt store bestander av ulv, gaupe eller grizzlybjørn. Den nordamerikanske litteraturen om predasjon på rein og caribou handler mest om disse predatorer. I Norge har de store rovdyrartene lenge vært borte eller fåtallige i villreinområdene, og de norske villreinstudiene har knapt nok befattet seg med predasjon. Jeg har følgelig behandlet den nordamerikanske litteraturen om predasjon summarisk. For norske fastlandsbestander har bevisst regulering gjennom jakt vært benyttet siden 1960-tallet. Det finnes lite litteratur om de utilsiktede virkningene denne jakten kan ha, men temaet fortjener nok større oppmerksomhet.

Hos oss er det særlig punkt 2 som har vært diskutert. For rein og caribou er analyser av individuell reproduksjonstetthet, ulike faktorerers innvirkning på individuell reproduksjon og dødsrisiko og individuelle responser på slike faktorer hovedsakelig utført som forsøk med tamdyr eller dyr i fangenskap. Siden det dreier seg om samme art som den norske villreinen (men flere underarter) er en del slike studier inkludert i litteraturoversikten. For villrein og vill caribou er det stort sett bestandsrater for reproduksjon og dødelighet, og korrelasjoner mellom disse ratene og ulike miljøvariabler, som er studert, mens individuell variasjon i reproduksjon og levealder er lite studert. Miljøvariablene kan påvirke reproduksjon og dødelighet mer og mindre direkte gjen-

nom dyras ernæring, helse, atferd og livshistorie. Arbeider som omhandler antatt viktige ledd i slike responskjeder, så vel som synteser som viser konsekvenser for bestandene, er inkludert i litteraturoversikten. Derfor omtales også vekst, størrelse, kondisjon, beiteforhold inkludert forstyrrelser, næringsvalg, og i noen grad også demografi og bestandsdynamikk, selv om dette ikke er hovedtemaer for rapporten.

3 Referater fra litteraturen

3.1 Reproduksjon

3.1.1 Kjønnsmodning

Jeg definerer her kjønnsmodningsalderen som alder ved første ovulasjon (eggløsning). Det er ikke mange direkte undersøkelser av dette for rein. Undersøkelser av kjønnsmodningsalder hos norsk villrein er basert på et relativt lite antall vinterfelte unge simler ved å undersøke ovariene for tegn på ovulasjon (Skogland 1989a) og ved å konstatere drektighet (Reimers 1983a, Skogland 1989a). Blant de undersøkte simlene på Hardangervidda var minimumsvekten lavere og minimumsalderen høyere ved kjønnsmodning enn for simlene i Forelhogna (Skogland 1989a). Noen av kalvene var drektige i Ottdalen (Reimers 1983a) og i Forelhogna-Knutshø (Skogland 1989a). I begge disse områdene var kalvenes høstvekter høye. Villreinsimler av norsk avstamning på Sør-Georgia ble også i en del tilfeller drektige som kalver (Leader-Williams 1980). Både i Norge og på Sør-Georgia ble en betydelig andel drektige som ett-åringer og ved 2 års alder ble de fleste drektige (Leader-Williams 1980, Reimers 1983a, Skogland 1989a). Alder ved første drektighet for simler i villreinbestander med næringsbegrensning var forsinket med ett år i forhold til bestander med god næringstilgang i Sør-Norge (Skogland 1983).

Blant felte Kaminuriak-caribouer hadde ingen av kalvene og bare en av 40 ettårige simler ovulert (Dauphiné & McClure 1974). Blant velforede George River caribouer i fangenskap og i god kondisjon ovulerte også en ettåring (Crête et al. 1993). George River caribou i vill tilstand vokste raskere og simlene fikk den første kalven ved yngre alder enn det som er vanlig for caribou. De drektige 11/2 åringene hadde større skjellettmål og mer fett enn de som ikke var drektige (Parker 1982). Villreinsimler ble generelt drektige ved yngre alder og lavere vekt enn caribou (Skogland 1989b). Skogland forklarte dette delvis med forskjeller i seleksjonstrykk, med høy jakt dødelighet for voksne, store dyr i norske villreinbestander og høy kalvedødelighet gjennom predasjon i cariboubestander.

3.1.2 Brunst og ovulasjon

Espmark (1964) studerte reinflokker i innhegninger og fant at eldre reinsbukker kom tidligere i brunst enn de yngre. Storbukkernes adferd begynte å forandre seg i siste del av august. Denne pre-brunsten varte i omkring en måned. Bukkene beit i stadig kortere tid og holdt helt opp å beite etter en uke. Samtidig var dominerende bukker i kontinuerlig aktivitet med å samle simler og jage andre bukker. De ble svært tynne. De første parringene foregikk vanligvis i de siste dagene av september.

Synlig brunstferd hos simla bygget seg opp i omkring 48 timer til hun var parringsvillig. De fleste parringene fant sted i skumringen og ved daggry. Simla ble avvissende mot bukken straks etter parring og så ut til å parre seg bare en gang ved hver brunst.

Hirovani (1994) observerte at 57 % av simlene i en liten tamreinflokk parret seg mer enn en gang, og 24 % av dem med mer enn en bukk. For bukkene sto antall parringer i forhold til dominans-rangen, men bukker med lav rang lyktes i større grad enn forventet med å parre seg. Dette hadde delvis sammenheng med at den høyest rangerte bukken ble utslitt mot slutten av brunstsesongen.

Bergerud (1974, sitert av Helle og Kojola 1994) fant at simler kom i brunst 2-7 dager etter feiging av geviret. Men for 10 rein og caribou som ble studert i fangenskap (McEwan & Whitehead 1972) ble det registrert at brunsten hos simlene tidligst inntraff ca. 24 dager etter at de feiet geviret. Flere simler kom i brunst da, men bare en simle ble drektig så tidlig etter feiging. Reinsdyra i forsøket hadde opptil 6 brunstsykler om høsten, med varierende sykluslengde.

Crête et al. (1993) fant sammenheng mellom ovulasjon (eggløsning) og kroppsfett hos George River caribou som ble innfanget og appetittforet. Alle simler som ovulerte hadde mer en 7 kg kroppsfett.

Ved observasjon av villreinflokker registrerte Skogland (1989c) at de voksne bukkene, eldre enn 4 år (bestemt på grunnlag av ytre karakterer, inkludert gevir), utførte 90 % av alle handlinger som ble klassifisert som oppvartning av simlene. Alle observerte vellykkede parringer (n=18) ble også gjennomført av de voksne bukkene, men ungbukkene forsøkte seg på mislykkede parringer med løpende simler. I brunstida konsentrerte de dominerende bukkene seg om å holde en simleflokk samlet og å holde andre bukker borte fra denne flokken. Med økende størrelse på simleflokken økte også antallet rivaler, og det ble antakelig vanskeligere for én bukk å monopolisere flokken. At simlenes brunst var ganske synkronisert innen reinflokkene og at oppvartningen av en brunstig simle kunne ta flere timer bidro til dette (Skogland 1989c, 1994). Simlene på sin side foretok et aktivt valg av en bukk å parre seg med ved å vise interesse for og stå for den valgte bukken. Veksten og vektutviklingen hos bukkene antydte at de i beste fall kunne ha en dominerende posisjon i brunstida i en til to brunstsesonger (Skogland 1989c).

3.1.3 Drektighet og fostervekt

Dauphiné & McClure (1974) estimerte befruktningstidspunktet på grunnlag av fosterstørrelse og en antatt konstant veksthastighet for fostrene tidlig i svangerskapet hos Kaminuriak-simler felt i september - desember. De fant ingen signifikant variasjon i forhold til simlenes alder, kroppsvekt og kroppsfett. Lenvik (1988, sitert av

Reimers 1996) derimot fant at parringstidspunktet avheng av simlenes vekt før parring, slik at tunge simler parret seg tidligere på høsten.

Befruktningstidspunktene innenfor samme bestand av rein og caribou ser gjennomgående ut til å være sterkt synkronisert, og 80-90 % skjer gjerne innenfor en 10-12 dagers periode (Dauphiné & McClure 1974, Skogland 1989c, Crête et al. 1993, Hirotani 1994). Men parringstida blant Kaminuriak-caribouer varte 4-5 uker (Dauphiné & McClure 1974).

Reimers (1983a) undersøkte felte simler og fant at drektighetsratene økte utover vinteren. Han konkluderte at noen simler ble drektige så seint som i januar og februar. Men for tre norske villreinområder fant Holte (1975) at 90 % av kalvene ble født i løpet av 10 dager i hvert av områdene.

Drektighetstiden for simler i fangenskap var kortere enn estimerte drektighetstider for ville simler fra nordamerikanske bestander av rein og caribou (McEwan & Whitehead 1972).

For innfangede, appetittforede caribousimler forskjøvt fødselstidspunktet seg etter et år i fangenskap og var da to uker tidligere enn den våren de ble innfanget (Crête et al. 1993). Drektighetsprosenten økte fra 65 % ved innfangning til 82 % to år senere og fødselsvektene økte dessuten sammenliknet med den første våren. For disse forsøksdyra var det frivillige fórintaket mindre om vinteren enn om sommeren. McEwan & Whitehead (1972) fant dessuten at det frivillige matinntaket til rein- og caribousimler i fangenskap avtok i den første delen av svangerskapet, men økte igjen mot slutten.

I foringsforsøk er det vist positiv samvariasjon mellom kalvens fødselsvekt, simlas vekt og fórmengden (Espmark 1980) eller fórkvaliteten (Rognmo et al. 1983) tilgjengelig for simla i svangerskapet. Fødselsvekten var også større (hanner 15 % og hunner 10 %) for kalvene til normalfødte caribousimler i fangenskap enn for viltfødte kalver (McEwan & Whitehead 1972).

Drektighetsratene for norske villreinbestander på fastlandet har gjennomgående vært høye for voksne (≥ 2 -årige) simler. Variasjon fra 75 % i Snøhettabestanden i 1951-59 til 100 % i Nord- og Sør-Ottadalen på 1960- og 1970-tallet (Reimers 1983a) og nær 100 % i Forelhogna og Knutshø i 1984 (Skogland 1989b) er registrert. Drektighetsfrekvensen var mer variabel for yngre simler, men disse prosentene var basert på få dyr (Reimers 1983a, Skogland 1989b) og oppgis derfor ikke her. I bestanden av villrein av norsk opprinnelse på Sør-Georgia var drektighetsraten 90 % i perioden 1972-76 (Leader-Williams 1980). For caribou varierer drektighetsratene mye mer, særlig på de arktiske øyene. I Peel-bestanden varierte den fra 40-100 % for voksne (≥ 3 -årige) simler over en fireårsperiode, mens i Parry-bestanden var spennvidden 7-88 % i den samme fireårsperioden

(Thomas 1982). For disse bestandene av Peary-caribou samvarierte drektighetsratene i ulike år nært med fettreserver og total kroppsvekt hos simlene i siste halvdel av drektighetsperioden, i mars - april (Thomas 1982).

Reimers (1983a) beregnet sannsynligheten for at en simle var drektig på grunnlag av estimert gjennomsnittsvekt i brunstperioden (tilbakeregnet fra vintervektene), og observert drektighet om vinteren. Han fant en nær sammenheng mellom vekt og sannsynligheten for å bli drektig, og beregnet at terskelvekten for drektighet var 21 kg slaktevekt under brunsten. Over denne vekten økte sannsynligheten for drektighet raskt med økende vekt, men unge simler avvok fra denne sammenhengen mellom vekt og drektighetsfrekvens. Han argumenterte for at dette kunne skyldes at noen av simlene som ble drektige som kalv deretter tok et reproduktivt kvileår. Til sammenlikning var minimum slaktevekt om vinteren for kjønnsmodne simler (simler som hadde ovulert men som ikke nødvendigvis var drektige) på Hardangervidda 19 kg for ett-åringer og 17.5 kg for to-åringer, mens den var 26 kg for kjønnsmodne kalver og 37 kg for kjønnsmodne ett-åringer i Forelhogna (Skogland 1989b). I ville cariboubestander er det vanlig at simlene har individuelle reproduktive kvileår etter ett eller flere år med kalving og diing (Gerhart et al 1997).

Skogland (1983) fant indikasjoner på at størrelsen på nyfødte villreinkalver var korrelert med moras størrelse uavhengig av kalvingstidspunktet, men i bestander med små simler som fødte små kalver var også kalvingsseongen sein og beiteressursene begrenset.

Skogland (1984a) undersøkte fostervekst i fire sørnorske villreinområder ved å veie fostre fra simler som ble felt i løpet av vinteren og våren og deretter veie nyfødte kalver. Den beregnede gjennomsnittlige vekstraten for fostrene varierte ikke mellom bestandene fra februar til april, men i siste del av drektighetstida var raten 26 % lavere i den tetteste bestanden (Hardangervidda) sammenliknet med den minst tette bestanden (Knutshø - Forelhogna). Dessuten var fødselsvektene 40 % lavere og kalvingen forsinket med 10 dager på Hardangervidda. Fosterets størrelse var korrelert med moras vekt som var avhengig av hennes alder.

Effekten av tetthetsavhengig ressursbegrensning på villreinbestanders demografi ble studert av Skogland (1985a) ved å sammenlikne 9 bestander; 8 sørnorske og en fra Svalbard. Bestandsparametere ble estimert ved å total-telle bestandene fra fly, undersøke drektighetsfrekvens for simler felt om vinteren, telle synlig drektige simler like før kalvingstida, telle kalver om sommeren relativt til antall simler som var minst ett år gamle og aldersbestemme dyr felt i jaktstida. Tilgangen på vinterbeite ble estimert ved å foreta ruteanalyse av plante-sammensetning og høyde av plantedekket i lavrik greplynghei i typiske vinterbeiteområder for reinen. Han fant ingen tetthetsavhengig effekt på drektighetsraten

hos voksne simler, men unge simler hadde lavere drektighetsrate i tette bestander.

Cameron et al (1993) undersøkte individuell reproduksjon hos radiomerkede caribousimler i en arktisk bestand og fant at sannsynligheten for en vellykket drektighet primært var bestemt av simlenes høstvekt, mens kalvingsdato primært var bestemt av simlas kondisjon på slutten av svangerskapet. Simlenes vekt tidlig i juli ble da brukt som indikasjon på vår-kondisjonen.

3.1.4 Primært kjønnsforhold

Kjønnsfordelingen av kalver ved fødsel og på fosterstadiet hos ulike bestander av rein og caribou varierer omkring en lik fordeling av hannkalver og hunnkalver (Skogland 1986a, Kojola & Eloranta 1989, Thomas et al. 1989, Strand og Skogland i manuskript). Skogland (1986a) undersøkte kjønnsfordeling på fosterstadiet og påviste overvekt av hannkalver på Hardangervidda og overvekt av hunnkalver i Hallingskarvet og Forelhogna. Men på grunn av større dødelighet, spesielt av hannkalver på Hardangervidda, var denne forskjellen borte ved avvenningstidspunktet. Han diskuterte dette i forhold til mødrenes størrelse og næringsbegrensning. Thomas et al. (1989) fant at caribousimlenes alder, men ikke deres kondisjon, hadde betydning for kjønnsfordelingen, slik at unge simler hadde flere hunnfostre mens gamle simler hadde flere hannfostre. Strand & Skogland (i manuskript) fant en tilsvarende sammenheng mellom villreinsimlens alder og kjønnsfordelingen av fostre. I motsetning til dette fant Kojola & Eloranta (1989) at tamreinsimler med høy kroppsvekt i november-desember fødte en overvekt av hannkalver, mens simler med lav kroppsvekt fødte en overvekt av hunnkalver, uavhengig av alder. De fant ingen indikasjon på selektiv abortering. I et seinere arbeid fant Kojola & Helle (1994) ingen forskjell i kroppsstørrelse, fettreserver, eller alder mellom tamreinsimler som hadde hannfostre og hunnfostre. Reimers & Lenvik (1997) kom også til tilsvarende resultat for tamrein. Kojola & Helle (1996) viste at hunnkalver oftere spiste fra kratrene som mora gravde i snøen om vinteren og derfor hadde større fordel av en dominant mor. Hos ungulater generelt, inkludert rein og caribou, er det funnet en positiv sammenheng mellom god næringstilgang og overvekt av hunnkalver (Hoefs & Nowlan 1994, Kojola 1997), men Kojola (1997) fant en tendens til at hunner med høy sosial status fødte flere hannkalver enn simler med lav status.

3.2 Dødelighet og rekruttering

3.2.1 Naturlig kalvedødelighet og rekruttering

Kalvedødeligheten for tamreinsimler som ble appetittfóret med lav fra midten av februar til kalving i mai var 20 % i løpet av de første 2 døgn etter fødselen og det var de minste kalvene som døde (Rognmo et al. 1983). I det samme forsøket var det bare én dødfødsel (7 %) blant simler som fikk et mer protein- og mineralrikt fó for

den samme perioden av svangerskapet. Rognmo et al. (1983) skilte dessuten mellom unge (2-3 år gamle) og eldre simler. De unge simlene veide i utgangspunktet mindre enn de eldre, og det var først og fremst de minste kalvene til de unge simlene i gruppen som hadde vært fóret med lav som døde. I et annet foringsforsøk trengte kalvene til tamreinsimler som fikk fó for som skulle tilsvare dårlig vinterbeite i den siste svangerskapsmåneden lengre tid på å reise seg, stå og gå enn kalvene til simler som fikk fó for som skulle tilsvare godt vinterbeite (Espmark 1980).

Helle & Kojola (1993) undersøkte virkningene av tilleggsfóring og aldersavhengig slaktning på reproduksjon og dødelighet hos frittgående tamrein i Finland. Tilleggsfóring av tamrein ble vanlig fra 1974. Før 1974 ble det stort sett slaktet voksen rein. Fra 1974 ble kalver slaktet i større grad. Etter at tilleggsfór og slaktning av kalv ble vanlig økte kalveproduksjonen mens dødeligheten avtok til tross for at tettheten av rein var høyere. Variasjonen i kalveandel og dødelighet ble også mindre. Dødeligheten var mer avhengig av reintettheten i åra før tilleggsfóring ble vanlig.

Veiling av døde og levende nyfødte kalver på Hardangervidda siden 1982 viste at ved en fødselsvekt på 2.7 kg var sjansen 50 % for at kalven døde som nyfødt, mens kalver som veide 3-4 kg hadde ca. 90 % sjanse for å overleve de første dagene (Jordhøy et al. 1996). Tidlig kalvedødelighet var høyere for bestander i områder med slitte beiter. Avkjøling på grunn av dårlig vær i kalvingsperioden kan være en betydelig dødsårsak for nyfødte kalver (White et al. 1981).

Cameron et al. (1993) som studerte radiomerkede caribousimler, fant indikasjon på at simlas kondisjon seint i svangerskapet var viktig for kalvens overlevelse like etter fødsel. Simlas vekt tidlig i juli ble brukt som indikasjon på vårkondisjonen.

For svalbardrein beregnet Reimers (1983b) en kalvedødelighet for det første leveåret på omkring 20 %, ved livstabell-analyse basert på funn av kadavre. De aller fleste av kalvene som var inkludert i dette materialet døde i vinterhalvåret. Kalvedødeligheten før avvenning, basert på sammenlikning av andel felte simler som var drektige om vinteren og andel kalver i simleflokkene om sommeren, ble beregnet til 55 % på Hardangervidda, men var ikke målbar i Knutshø - Forelhogna (Skogland 1984a). Kalverekruteringen (d.v.s. ett-årige kalver) i 9 norske villreinbestander inklusive en fra Svalbard (Skogland 1985a) varierte mye med bestandstettheten, slik at bestander med høy tetthet hadde lav rekruttering. Gjennomsnittlig var dødeligheten av nyfødte kalver omkring 40 %. Rekrutteringen var relatert både til vintertettheten av dyr og biomassen av lav. Høy dødelighet av store kalver var assosiert med dårlig vær. Dødeligheten i første leveår var signifikant korrelert med tilgjengeligheten av næring på seinvinteren og var høyest for bukkekalver.

Kalveandelen (antall kalv i forhold til antall simler som er minst ett år gamle) om sommeren i sør-norske villreinbestander varierte mye mer enn drektighetsratene, fra 30-38 % i Setesdal- Ryfylkeheiene til over 60 % i Forelhogna i perioden 1991-1995 (Jordhøy et al. 1996). I villreinbestanden på Svalbard var andelen kalver lavere (<12 %) (Reimers 1984) og i Setesdal Vesthei var tap av kalver om vinteren større (60 %) (Skogland 1987) etter strenge vintrer enn i andre år.

Kalvedødeligheten i det første leveåret i villreinbestanden på Sør-Georgia var opptil 30 %, og det så ut til at den var høyest kort tid etter fødsel og om vinteren, mens sommerdødeligheten var lav (Leader-Williams 1980). Vinterdødeligheten så ut til å være lavere i en mild enn i en streng vinter. I den produktive George River bestanden av caribou ble kalvedødeligheten fram til ett års alder beregnet til 58 %, på grunnlag av antall ett-årig kalv pr. drektig simle (Parker 1981). Messier et al. (1988) viste at kalveproduksjonen i George River bestanden avtok fra 1984 og argumenterte for at denne bestanden var regulert av et begrenset sommerbeiteareal heller enn av vinterbeite eller predasjon.

Skogland et al. (1991) beregnet at det var en nedgang på 25 % i andelen levende kalv like etter Tsjernobylulykken i Rondane og fant dessuten en kraftig økning av kromosombrudd i reinblod i den samme perioden. Rein fra Rondane hadde et høyt radiocesium-nivå. Reimers (1994) derimot fant ingen indikasjon på reproduksjonssvikt, delvis ved å reanalysere demografiske data presentert av Skogland et al. (1991) og delvis på grunnlag av egne demografiske data fra Rondane. Pedersen et al. (1992) fant heller ingen reduksjon i kalveproduksjonen hos tamrein fra Jotunheimen, selv om reinen der hadde høyere radiocesiumverdier enn i Rondane.

Av predatorer som nå forekommer i de sørnorske villreinområdene er det bare jerv og kongeørn som ser ut til å kunne ha noen betydning som predatorer på rein. Av disse er kongeørn mest tallrik. Jerven er svært fåtallig, men i økning (Landa & Skogland 1995).

Rein kan utgjøre en betydelig del av kongeørnas næring målt i biomasse, men en vesentlig del av reinen som blir spist av ørn kan være døde av andre årsaker (Lunde 1985). Rein utgjorde 4.9 % av antallet og 26.4 % av biomassen av byttedyra for kongeørn i hekkeperioden i et område som inkluderte et tamreinområde og deler av et villreinområde i Sør-Norge (Lunde 1985). Reinrester ble funnet i 8 av 9 reir. I ett reir som lå innenfor tamreinområdet utgjorde reinkalver 24.5 % av antallet byttedyr. Alle reinrester var fra små kalver, en del av dem så små at de ble antatt å være for tidlig født. Bergo (1986) oppsummerte den norske litteraturen om byttevalg hos kongeørn og fant at rein totalt utgjorde 3.8 % av byttedyrantallet. Det er vist at kongeørn kan drepe reinkalv så vel som voksen rein, men undersøkelser ved hjelp av mortalitetssendere og feltobservasjoner antyder at om-

fanget av dette er moderat (Björvall et al. 1990, Franzén 1996, Nybakk et al. i manuskript).

Rester av rein forekom i nær 100 % av ekskrementer fra jervehi (Landa et al. 1997), men bestanden av jerv er liten i norske villreinområder, og ekskrementanalyse gir ingen opplysninger om jerven selv har drept reinen den har spist. Gaupepredasjon utgjorde 38 % av dødeligheten for dyr med mortalitetssendere i tamreinflokker i Nord-Trøndelag (Nybakk et al. i manuskript). Minst 65 % av dødeligheten skyldtes predasjon (gaupe, kongeørn, jerv, ubestemt predator). I to svenske tamreinflokker var predasjon fra jerv og gaupe de viktigste dødsårsakene for kalver med mortalitetssendere fra juli til april. Denne predasjonen utgjorde til sammen mer enn halvparten av dødeligheten (Björvall et al. 1990).

Mange nordamerikanske cariboubestander har en høy sommerdødelighet av kalver, opptil 80-90 % (Bergerud 1980), som for en stor del skyldes predasjon, særlig fra ulv og gaupe, men også grizzlybjørn (Bergerud 1971, 1980, 1996, Miller et al. 1983, Adams et al. 1995, Heard et al. 1996, Seip & Cichowski 1996). Ulv forårsaket de største kalvetapene, mens grizzlybjørn i større grad tok eldre dyr.

3.2.2 Naturlig voksendødelighet

Den naturlige dødeligheten for villreinsimler i Sør-Norge var ikke relatert til bestands-tettheten, og den var lav i alle bestandene som ble undersøkt (Skogland 1994). Overlevelsesraten for simlene ble beregnet til 92-97 % i 9 norske villreinbestander inkludert en på Svalbard (Skogland 1985a). Bukkenes overlevelse var i gjennomsnitt 93 % av simlenes overlevelse. På Svalbard var simlenes dødelighet høyere enn bukkenes for 2-4 år gamle dyr, mens bukkenes dødelighet økte kraftig og var høyere enn simlenes etter 6 års alder (Reimers 1983b). Simlenes dødelighet økte også med alderen, men ikke så mye som bukkenes. Hos de yngste og eldste simlene ble kalvefødsler antatt å forårsake økt dødelighet, mens den økte dødeligheten for bukkene etter 6-års alderen ble antatt å ha sammenheng med større deltakelse i brunstaktivitetene og tilsvarende nedgang i beiteaktiviteten. Blant de døde dyra hadde omkring 10 % trolig dødd på grunn av uhell, inklusive fastlåsing av gevir, sannsynligvis i brunsttida. De fleste dyra døde i vinterhalvåret, mest sannsynlig på vårparten, og de fleste manglet synlig subkutant fett og femurfett.

Bukkene på Sør-Georgia ble opptil 7-8-år gamle mens simlene ble opptil 11-12 år gamle (Leader-Williams 1980). De fleste simlene døde på seinvinteren og de fleste bukkene tidlig på vinteren etter brunsten. Slitte vinterbeiter ble antatt å være den viktigste dødsårsaken for simlene. Generelt var fall fra klipper en viktig dødsårsak for rein på Sør-Georgia. Fullt sammenbrudd av tette bestander av rein eller caribou er bare registrert på små, isolerte øyer med introduserte bestander, og da trolig som resultat av en kombinasjon av nedbeiting og andre

negative omstendigheter, f.eks. ekstremt vintervær (Klein 1968).

3.2.3 Jakt

Den sønorske villreinbestanden har i de siste åra vært i størrelsesorden 30-35 000 dyr om vinteren, og fellingen har vært i størrelsesorden 10 000 dyr (Lier-Hansen 1994). Det vil si at høstbestanden har vært i størrelsesorden 40-45 000 dyr, under forutsetning av at naturlig dødelighet etter jakta og irregulær avgang har vært lav. Fellingen har da utgjort omkring 20-25 % av høstbestanden. For åra 1990-1992 samlet var fellingen fordelt med 12,6 % hannkalver, 10,7 % hunnkalver, 35,4 % bukker som var minst ett år gamle og 41,3 % simler som var minst ett år gamle, omregnet fra fellingsstatistikken (Statistisk sentralbyrå 1992, 1993). Under jakta felles vanligvis 20-40 % av de voksne dyra i villreinbestandene (Skogland 1994), og jakt er dermed den viktigste dødsårsaken for voksen rein.

Alders- og kjønns sammensetning og slaktevekter på felt rein sammen med fellingsprosent i ulike kategorier i åra 1991-95 viste for flere av villreinområdene at større, eldre dyr, særlig bukker, hadde størst sannsynlighet for å bli felt (Jordhøy et al. 1996). Virkningen varierte mellom villreinområdene, avhengig av hvordan jakta er ordnet i de forskjellige områdene. Negative bestandsdynamiske og genetiske virkninger forsøkes motvirket ved hjelp av rettet avskyting (Lier-Hansen 1994, Skogland 1994), i Forelhogna også ved hjelp av progressiv pris på tyngre dyr, men jaktseleksjonen har likevel vist seg vanskelig å unngå helt (Jordhøy et al. 1996).

Periodevis har fellingen vært mer intens i enkelte områder, i den hensikt å redusere bestanden. Slik reduksjonsavskyting har vært igangsatt når reintettheten har vært stor, dyra små og magre, og lavmattene som utgjør en viktig del av vinterbeitene har vært nedbeitet. Reduksjonsavskyting ble igangsatt først i Snøhetta villreinområde og deretter på Hardangervidda i 1960-åra (Fagerhaug 1976, Gaare pers. medd.). På Hardangervidda ble resultatet at bestanden etter flere år med høye fellingstall gikk sterkere tilbake fra 1969 til 1971 enn de registrerte fellingstallene kan forklare. Bestanden ble redusert fra 21 000 dyr i 1969 til 5-6 000 dyr i 1971, mens offisiell felling var 10 350 dyr i disse tre åra (Fagerhaug 1976). Fagerhaug (1976) opplyser at det er liten tvil om at det foregikk en del ulovlig jakt i 1969 og 1970. Også etter en ny reduksjonsfelling på Hardangervidda i 1983 falt bestandsstørrelsen fra 1984 til 1985 mer enn det som kan forklares ved fellingstallene i 1984 (fellings- og bestandstall fra Skogland 1989a). Reduksjonsfellingene beskattet de voksne bukkene hardest (Jordhøy et al. 1996).

3.3 Vekst og størrelse

De ulike store kalvene til simler som hadde fått ulik foring i siste del av svangerskapet, men samme foring

etter at de fikk kalv, vokste med samme hastighet og opprettholdt derfor den relative vektforskjellen de første ukene etter fødselen (Espmark 1980, Rognmo et al. 1983). Den effektive die-tiden var den samme, men simler som fikk lite fôr i siste del av svangerskapet diet kalven kortere og oftere (Espmark 1980). Sammensetningen og energiinnholdet i melken var den samme for simler som hadde fått appetittforing med lav og simler som hadde fått et mer protein- og mineralrikt fôr i svangerskapet (Rognmo et al. 1983). I september var det ikke lenger noen vektforskjell mellom de to kalvegruppene. I motsetning til dette fant Jacobsen et al. (1981, sitert av Reimers 1983c) i et liknende fôringsforsøk at kalvene til simler som ble bedre føret i svangerskapet vokste fortere. Også i dette forsøket var sammensetningen av melken den samme i de to simlegruppene, men melkemengden var dobbelt så stor hos de best førede simlene.

Kalvenes vektøkning om sommeren var ikke relatert til fødselsvektene i en appetittforet bestand i fangenskap, men hannkalvene vokste fortere enn hunnkalvene (Crete et al. 1993). Kroppssammensetningen hos kalvene i fangenskap var omtrent den samme som hos villlevende kalver. Kalvenes vektøkning opphørte i noen vintermånedene, men de begynte å øke igjen om våren. De voksne simlene økte i vekt i fangenskap sammenliknet med vektene ved innfangning. Simler som produserte hadde en stabil vekt gjennom året, mens simler som ikke hadde kalv gikk ned i vekt om vinteren og veide mindre enn drektige simler om våren.

Jacobsen et al. (1977, sitert av Reimers 1983c) fant at mens kalver på naturlig vinterbeite gikk ned i vekt økte appetittfødene kalver vekten om vinteren, men den følgende sommeren økte de appetittfødene kalvene ikke like mye i vekt som kalvene på naturlig beite. For simler som gikk på felles sommerbeite var vektøkningen størst i løpet av sommeren for de som hadde fått minst mat og gått ned i vekt i siste måned av svangerskapet (Espmark 1980). Resultatene til Ryg & Jakobsen (1982, sitert av Reimers 1983c) viste også en slik kompensatorisk vektøkning om sommeren i et fôringsforsøk med bukkekalver.

Staaland et al. (1982) viste at simler kan få underskudd på natrium og kalium i den perioden da de dier samtidig som geviret vokser, med mindre beitet er rikt på disse stoffene. En balansert diett bidro til å forhindre vekttap hos rein, sammenliknet med dyr som ble foret bare med lav (Staaland et al. 1984). Mangel på natrium og kalium kan redusere fordøyeligheten av tørrstoff hos rein (Staaland & Garmo 1987). Reimers (1983a) fant at lakterende simler gjennomsnittlig veide 10-13 % mindre i jaktida om høsten enn simler uten kalv i fem norske villreinbestander. Chan-Mcleod et al. (1994) viste at energibehovet for vedlikehold var dobbelt så stort hos diegivende simler som hos de som ikke ga die.

Reimers & Ringberg (1983) viste at reinkalvene var mindre ved fødselen på Svalbard enn i andre bestander, men i motsetning til kalver fra fastlandet som hadde lite fettvev om høsten, opparbeidet de i løpet av sommeren et fettvev som utgjorde 14-17 % av totalvekten, mot de voksne 20-22 %. Reimers (1984) viste, på grunnlag av felte og naturlig døde dyr, at svalbardreinsens kroppsvekt i løpet av en streng vinter med låsing av beitene på grunn av overising kunne bli redusert med 50 %. Fettdepotene ble redusert med opptil 97 %, og andre kroppsvev med 30-40 %. Men overlevende dyr var raskt i stand til å gjenopprette sin kondisjon fordi de kunne beite i fred uten å plages av insekter, predatorer eller mennesker. Simlene på Svalbard syntes å være i bedre kondisjon seint på vinteren enn kalvene og bukkene. Han beregnet at metabolisme av kroppsvev dekket en vesentlig del av reinsens energibehov i løpet av vinteren. I motsetning til dette beregnet Tyler (1987) at energireservene hos svalbardsimler (17 % fettvev hos voksne simler om høsten) maksimalt kunne dekke 25 % av energiforbruket om vinteren, utenom kostnadene forbundet med drektighet. Men drektige simler forbrukte fettreserver i langt lavere grad enn gjelde simler de siste månedene av svangerskapet.

Ouellet et al. (1997) sammenliknet to cariboubestander som hadde tilhørt én bestand 20-30 år tilbake, men som da ble adskilt på to predatorfrie øyer. De to øyene hadde arktisk klima, bra sommerbeiter, men ulike vinterbeiter. De overlevende dyra på Coats-øya med dårlig vinterbeite hadde lavere vårvokter, men høyere høstvokter enn dyra på Southampton-øya med bra vinterbeite.

For George River-bestanden av caribou som hadde gras og starr som viktigste næring på seinvinteren var veksten raskere (og kjønnsmodningsalderen lavere) enn det som er vanlig for caribou (Parker 1981).

Basert på dyr felt til alle årstider var vekstkurven for reinkalver på Sør-Georgia, fra tidlig fosterstadium til ett års alder, logistisk (Leader-Williams & Ricketts 1981). Kjønnsforskjell i skjellettstørrelse viste seg ikke før etter ett års alder, mens kjønnsforskjell i vekt oppsto tidligere. Sesongforandringer i vekten av indre organer for voksen rein skjedde i takt og i samme grad for de to kjønn, i takt med beitets kvalitet og tilgjengelighet. Vekten av kroppen forøvrig gikk ned i forbindelse med brunsten for bukkene og på slutten av drektigheten for simlene, men bukkene mistet dobbelt så stor andel av kroppsvekten som simlene. Leader-Williams (1980) antok at reinen på Sør-Georgia var begrenset av vinternæringen, men sommerbeitene viste også beiteslitasje.

På grunnlag av slaktevekter og kjevelengder fant Reimers (1972) at adskilte bestander av villlevende etterkommere etter en tidligere villrein flokk i Ottadalen hadde høyere vekter enn tamdyra, og at de to villlevende flokkene hadde forskjellig vekst. Han satte dette i sammenheng med stress i forbindelse med gjeting om sommeren i tamreinperioden og forskjeller i beitekvaliteten for

de to villlevende flokkene. Reimers (1980) viste på grunnlag av totalvekter, skrottvekter, fettmålinger og analyse av mageinnhold at svalbardrein økte mer i vekt og hadde høyere inntak av nitrogen om sommeren enn rein på Hardangervidda, til tross for at det var høyere tetthet av dyr og mindre plantebiomasse på Svalbardbeitene.

Ved sammenstilling av data fra litteraturen viste Reimers (1983c) at det var en betydelig variasjon i vekstratene (økning eller minking i kroppsvekt) både om sommeren og vinteren så vel som i høstvokterne for rein og caribou. Han konkluderte med at miljøfaktorer om sommeren, inkludert stress, var den primære årsaken til forskjeller i vekstrate og kroppsstørrelse hos Rangifer, og at kvaliteten på vinterbeitene hadde liten betydning dersom sommerforholdene tillot at artens maksimale vekstpotensiale kunne utnyttes. Reimers et al. (1983) fant at simler fra Nord-Ottadalen vokste forttere, ble større og kalvet 2-3 uker tidligere om våren enn simler fra Hardangervidda og Rondane, og argumenterte for at forskjellene skyldtes beiteforholdene om våren og sommeren. De store simlene fra Nord-Ottadalen tapte mer kroppsvekt fra april til juni enn simler fra de andre områdene på grunn av tidligere kalving og seinere plantevekst.

Skogland (1983) undersøkte virkning av tetthetsavhengig begrensning av matressurser på størrelsen av villrein ved å måle kjevelengde og slaktevekt av felte dyr som dessuten ble aldersbestemt på grunnlag av tannutvikling og tannsnitt. Dessuten ble høyden av levende, ville kalver bestemt relativt til moras høyde ved hjelp av foto og utstyr for avstandsmåling til motivet ved fotograferingen. Litteraturopplysninger om bestandstørrelser, areal av leveområder, andel sommer og vinterbeiter og mengde av lav ble også benyttet. Tolv sørnorske villreinbestander inngikk i undersøkelsen. Han fant sammenheng mellom bestandstetthet og simlenes størrelse, men variasjon mellom bestandene med hensyn til kalvenes vekstrate etter fødselen og veksten av bukker ble ikke påvist. Simler i bestander med næringsbegrensning slutte å vokse når de ble kjønnsmodne. I den tette bestanden på Hardangervidda økte simlene i vekt til 5-års alder og letnet deretter med økende alder, mens simlene i Knutshø og Forelhogna der tettheten var lav og beitesituasjonen god fortsatte å øke i vekt til de var 10 år gamle (Skogland 1984a).

Skogland (1988a) viste at tannslitasjen var raskere hos simler på Hardangervidda enn i Forelhogna-Knutshø. Han antok at det skyldtes nedbeitede vinterbeiter (Skogland 1988b) og at det medførte dårligere tygging og fordøying av både sommer- og vinternæring. Han konkluderte at dette var en årsak til at simler på Hardangervidda tapte vekt etter 6-års alder, med de konsekvensene som liten kroppsvekt kan ha for reproduksjon og rekruttering.

3.4 Beiteforhold og næringsvalg

Pruitt (1959) fant de største caribou-konsentrasjonene om vinteren i områder med et tynt dekke av myk og lett snø. Dyra syntes å ha en terskelverdi med hensyn til snøens hardhet og snødekkes tykkelse for å trekke til annet område. Skogland (1978) kom til liknende resultater for norsk villrein. Snøhardheten i fjellet økte utover vinteren som resultat både av at den ble bearbeidet av vind og på grunn av skaredannelse. Reinen grov seg gjennom større dybder av løs snø enn av hard snø. Løs, dyp snø, særlig når den ble omdannet til sukkersnø om våren, var også et problem for reinen.

Klein (1970) påpekte at caribou og andre ungulater kan klare seg i arktiske strøk på grunn av 1) den høye næringskonsentrasjonen i arktiske planter, 2) fordi snøen forsvinner flekkvis over lang tid slik at nye, næringskonsentrerte planteskudd blir tilgjengelige over en lang tidsperiode, 3) fordi de arktiske ungulatene har en genetisk betinget reduksjon i fóroptak og vekst om vinteren, og 4) fordi de beiter selektivt på næringsrike planter. Gaare & Skogland (1980) forutsatte at norske reinbestander måtte tilpasses tilveksten av lav for å være bærekraftige. De utviklet en matematisk modell for å beregne hvor stor reinbestanden burde være i forhold til arealet av vinterbeiter (lav) for å opprettholde likevekt mellom lav og reinbestand. Skogland (1980) sammenliknet næringsstrategiene om sommeren hos en arktisk (*Prudhoe bay*) og en alpine (*Hardangervidda*) bestand av rein/caribou og fant at caribouen på arktisk tundra sletteland var mindre selektiv i valg av næringsplanter enn den alpine reinen. Resultatene var basert på 3 fistulerte dyr, mageanalyser av felte dyr og klassifisering av vegetasjonstypene som vill rein og caribou beitet i. Tundracaribouen forflyttet seg etter som vann-nivået på tundraen sank, mens fjellreinen fulgte tilbaketrekkingen av snøen utover sommeren, slik at begge bestander beitet områder med ny, spirende vegetasjon i en lang periode.

White (1983) argumenterte for at selektiv beiting av de til enhver tid mest næringsrike beiteplantene kunne flerdoble energi-inntaket og vektøkningen pr dag hos rein sammenliknet med uselektiv beiting, men stilte spørsmålet åpent om hvilken årstid som hadde størst betydning for vekst og kondisjon og dermed reproduksjonsprestasjonene. Staaland & Sæbø (1993) demonstrerte at næringsverdien i form av konsentrasjon av mineraler og nitrogen varierte sterkt i beiteplantene i norske villreinområder gjennom sommerhalvåret. Variasjonene skyldtes artsforskjeller, sesongforskjeller, geografiske forskjeller og forskjeller i jordsmonn.

Staaland et al. (1983) analyserte næringsstoffer i og fordøyelighet av vegetasjon fra Svalbard og Hardangervidda. Variasjonen var liten mellom ulike lokaliteter på Svalbard, men mineral- og proteininnholdet i Svalbardvegetasjonen var høyere enn i vegetasjonen fra Hardangervidda. På grunnlag av observasjoner av dyr, analyse av ekskrementer og tetthet av ekskrementer i ulike

plantesamfunn fant Staaland et al. (1991) at Svalbardrein innført til Brøggerhalvøya i 1978 opprettholdt en høy reproduksjonsrate og relativt lav dødelighet etter 11 år på tross av at de høyest prefererte beiteartene da var omtrent borte, og det var en tydelig generell reduksjon av plantedekket, mer framtrædende for karplanter enn for moser og lav.

Organisering av reinens næringsnisje ble studert av Skogland (1984b), hovedsakelig på *Hardangervidda*, men også ved sammenlikning med andre bestander. Adferdsstudier, fistulerte dyr, analyser av vominnhold fra felte dyr, bestandstall og vegetasjonsanalyser ble benyttet. Når bestandstettheten økte og tettheten av lav avtok ble strøfall og overvintrende deler av karplanter i økende grad inkludert i vinterdietten. Både fordøyelighet og tetthet av næringsplanter hadde betydning for diett sammensetningen. Om sommeren ble urter, gras og dvergbusker valgt. Arter som forekom i stor tetthet og planter i en tidlig vekstfase utgjorde det meste av dietten. Reinen var selektiv i valg av beiteplanter, men selektiviteten avtok når tettheten av foretrukne arter avtok. Reinen foretrakk lav om vinteren og urter og til en viss grad gras og dvergbusker om sommeren. Reinen fulgte snøsmeltingen slik at den beitet spirende vegetasjon om sommeren. Snøleier var en foretrukket vegetasjonstype utover sommeren. Om vinteren var beitehabitatet begrenset av snøakkumuleringen. Svalbardreinen var næringsgeneralist i større grad enn fastlandsreinen. Beitetida ble redusert av sterk vind om vinteren og insektplage om sommeren. Det var relativt stor overlapping i diett og habitatvalg mellom sau og rein, men liten romslig overlapping. Beitingen av begge arter ble antatt å ha en positiv virkning på sommerbeitene på *Hardangervidda*, ved å åpne busk-sjiktet for gras- og urtevekst.

3.5 Synteser

Ved analyse av data fra litteraturen over kroppsvekter, veiedatoer, kalvingstidspunkt, drektighetsrater og alder for rein og caribou viste Reimers (1983c) at reproduksjonsalder, drektighetsrate, kalvingstidspunkt og dødelighet samvarierte med og kunne være funksjonelt relatert til simlens høstvekt.

I en sammenlikning av 12 sør-norske villreinbestander fant Skogland (1983) at når vinterbeitene ikke var nedbeitet kunne bestandstettheten best beskrives på grunnlag av areal av sommerbeite og av myr, mens for reinbestander med tilstrekkelige sommerbeiter var tettheten signifikant korrelert med areal av vinterbeite og volum av lav. Bestandstettheten var best korrelert med vinterbeite.

I sammendraget til sin doktoravhandling trakk Skogland (1985b) blant annet følgende konklusjoner: "Nedsatt mat-tilgang hos villrein om vinteren medførte nedsatte fødselsvekter og forsinket kalving. De simler som beholdt levende kalv, men som led av matbegrensning i svangerskapet og like etterpå, og som fødte kalv seine-

re, fikk kortere tid av sommersesongen til å kompensere for diettkostnadene, noe som resulterte i nedsatt vekst etter kjønnsmodning. Ved nedsatt mattilgang i svangerskapet økte foster/og eller kalvedødeligheten i forbindelse med fødsel, eller etterpå. Simlene sjanset åpenbart ikke på en livstruende tilstand ved å beholde avkom under sult, men gjentok heller drektigheten den påfølgende sesong. Deres naturlige overlevelse (utenom jakt) varierte derfor ikke mellom bestander med ulik mattilgang. Tetthetsuavhengige påvirkninger, som værforhold om vinteren eller sommeren, stress, eller insektplager, økte målbare virkninger i dyras bestandsdynamikk bare ved en forutgående matbegrensning forårsaket av høy tetthet. Ved nedsatt mattilgang, forårsaket av høy tetthet, økte alder for kjønnsmodning som et resultat av en lengre tid for å oppnå antatt terskelvekt for reproduksjon. bukkene vokser fram til alderen for formeringsdeltakelse, små bukker vokser i flere av sine år og kan bli like store som bukker født og oppvokst under bedre betingelser.”

På grunnlag av matematisk analyse av demografiske data og vinterbeitedata fra arbeidene som er referert ovenfor hevdet Skogland (1986b) at nedgang i rekrutteringsrate og de voksne simlenes størrelse, men ikke overlevelse, hovedsakelig var forårsaket av begrensninger i vinternæringen. Produksjonen målt som antall dyr var høyest ved omtrent 50 % av den økologiske bæreevnen, men biomasseproduksjonen var høyest ved en noe lavere dyretetthet.

I et seinere arbeid (Skogland 1989b) settes forskjellene mellom norske reinbestander og nordamerikanske cariboubestander når det gjelder drektighetsrate, størrelse og alder ved første drektighet, reproduksjonsinnsats og dødelighet i sammenheng med forskjeller i seleksjonstrykk. Jaktseleksjon mot de største voksne reinene kan ha senket kroppsstørrelsen hos simler og ungdyr. Naturlig dødelighet av de minste kalvene syntes ikke å oppheve virkningene av næringsbegrenset vekst eller av jaktseleksjonen.

Reimers (1989) oppsummerer sitt syn slik: “Alder ved første gangs drektighet, andelen simler som blir drektige, kalvingstid og tidlig kalvedødelighet synes å være knyttet sammen med simlenes kroppsvæker om høsten. Reinens høstvekter styres primært av miljøfaktorene sommerstid, særlig beiter og forstyrrelser. Vinterbeitenes bidrag til reinens høstvekter er trolig mindre viktig i områder der reinen kan utnytte sitt vekstpotensiale sommerstid fullt ut. Der dette av forskjellige grunner ikke er mulig, vil sterkt slitte vinterbeiter ha vesentlig betydning for høstvektene.”

I en artikkel som delvis er et tilsvarende til Reimers (1989) sin oppsummering gjentar Skogland (1990a):

“Tetthetsavhengig matbegrensning om vinteren bestemte første års overlevelse hos kalver. Beiteforholdene under siste del av svangerskapet påvirket sterkt foster-

vekst, og dermed fødselsvekt og fødselstidspunkt og avkommets overlevelse før og like etter fødsel.

I et område med kystklima var værforholdene om vinteren sterkt begrensende for rekruttering av kalver fram til ett års alder.

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

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

Begge forhold (sommer- eller vinterbeitenes kvalitet) påvirket kalvingstidspunktet, men bare knapphet på vinterbeiter nedsatte rekrutteringen i påviselig grad.

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

Den bestemmende faktor for kalvingstidspunkt og synkronisering av fødsler, var lengden på plantevekstsesongen. Simlenes kondisjon, forårsaket av vinter- eller sommerbeitenes kvalitet og mengde virket modifierende på fødselstidspunkt innen relativt snevre grenser.”

Reimers (1996) tar disse problemstillingene opp igjen og konkluderer slik: “Omfattende datagrunnlag viser at drektighetsfrekvens, kalvingstid, kalvenes fødselsvekt, og tidlig kalvedødelighet er sterkt knyttet til simlenes vekter. Etersom reinens vekttap (om vinteren) er moderat selv i områder med sterk overbeiting, er det grunn til å hevde at veksthastighet og endelig kroppstørrelse i hovedsak er bestemt av beitesituasjonen sommerstid. Maksimum veksthastighet sommerstid på rundt 400 g/dag (totalvekt) er målt i foringseksperimenter med tamrein og i noen få villreinområder. I de fleste andre situasjoner viser både tam og vill rein sommervekst langt under maksimum.

4 Identifisering av problemområder, vurderinger og konklusjoner

Studiene av norsk villrein bygger på et omfattende data-grunnlag som er grundig analysert. Villreinarbeidene har dessuten støttet seg til feltstudier og forsøk angående caribou og tamrein. Sammenliknet med mange andre pattedyrarter vet vi mye om norsk villrein på bestandsnivå. Gjennomgang av litteraturen viser likevel at det er ulike oppfatninger om hva de eksisterende dataene sier om den norske villreinens økologi. Dette skyldes at konklusjonene bygger på ulike datasett som kan gi avviken- de resultater ved tilfeldigheter, at dataene er innsamlet med ulike metoder, at analysemetodene er forskjellige, at forskere har valgt å fokusere på forskjellige faktorer og at resultatene tolkes og diskuteres på forskjellig måte. Ser en nærmere på eksisterende studier viser det seg at de ulike tolkningene særlig skyldes to forhold. For det første baserer de seg på ulike oppfatninger av mekanismene bak villreinens realiserte reproduksjonssystem, overlevelse og energibalanse. Disse mekanismene er ikke studert i særlig grad for vill rein. Det kan ikke så lett gjøre med komparative data på bestandsnivå, men potensialet i det eksisterende materialet er heller ikke utnyttet fullt ut på dette området, se avsnittet om størrelse, vekst og kondisjon nedenfor. Det er lettere å forstå disse mekanismene i ville bestander gjennom informasjon om den individuelle, aldersavhengige variasjonen i og samvariasjonen mellom reproduksjonssystem, energi- balanse, dødsrisiko og dødsårsaker. For det andre finnes det ikke noen enkle mål på sommerbeitenes kvalitet og kvantitet tilsvarende det en har for vinterbeitene og heller ikke for graden av forstyrrelse i ulike sesonger. Det har derfor egentlig ikke vært mulig å sammenlikne sommerbeitenes og vinterbeitenes relative kvalitet og sesongforholdenes betydning for vekst, kondisjon og dermed for reproduksjon og overlevelse.

4.1 Reproduksjonssystem og rekruttering

Rekrutteringspotensialet hos rein bestemmes av antallet kjønnsmodne simler siden tvillingfødsler er så sjeldne at en for praktiske formål kan se bort fra dem. Andelen drektige simler blir dermed svært viktig. Andelen varierer mest i de yngste årsklassene på grunn av varierende alder ved første drektighet

Drektighetsratene for norske villreinbestander er beregnet på grunnlag av konstatert drektighet blant simler felt om vinteren og på grunnlag av simlenes utseende like før kalvingstidspunktet. Begge ratenes pålitelighet avhenger av at drektige og ikke drektige simler har samme sannsynlighet for å bli felt eller observert. Gjeld-simler

feller geviret i februar-mars, samtidig med kalvene og noe seinere enn bukkene, mens drektige simler feller geviret etter kalvingen (Lier-Hansen 1994). Hos Kaminu-riak-caribou skilte simlene som ikke var drektige lag med flokkene av drektige simler før de nådde kalvings-området (Parker 1972). Jeg har ikke funnet tilsvarende opplysninger i litteraturen om norsk villrein, men voksne, gevirløse simler kan kanskje ha fordel av å ikke blande seg med de mer dominerende drektige simlene med gevir på vårvinteren. I så fall kan romlig atskillelse av drektige og ikke drektige simler mot vårparten være en medvirkende forklaring til de økende drektighetsratene som Reimers (1983a) fant utover vinteren, og det kan ha påvirket estimatene for drektighetsrater generelt. I jakt- tida om høsten er den sosiale strukturen annerledes enn om vinteren, og dyra som felles velges ut på en annen måte. Undersøkelse av ovariene av simler felt i jakt- tida for å registrere tegn på tidligere reproduksjonsaktivitet (retrospektiv reproduksjonsanalyse) er antakelig en vel så god metode for estimering av drektighetsrater foregå- ende vinter (Heggberget 1998). Men de tidligere brukte metodene bør fortsatt anvendes, både av hensyn til sammenlignbarheten i langtidsseriene på villrein og fordi alle metodene har skjevheter og metodiske problemer, som vi får mer kontroll med ved å anvende flere meto- der.

De norske kalvetellingene angir antall kalver pr. 100 simler som er minst ett år gamle. De ett år gamle simle- ne har som regel ikke kalv og drektighetsraten er gjerne lavere for 2-åringer enn for eldre simler. Tallene for kalverekruttingen avhenger derfor ikke bare av pro- duktiviteten hos de voksne simlene og av den tidlige kalvedødeligheten, men også av andelen ett-åringer og to-åringer som ikke reproducerer, d.v.s. av rekrutterin- gen i forutgående år. Bergerud (1971) fant en slik sam- menheng for caribou på Newfoundland. Variasjonen i kalveandelen i hans undersøkelse ble best forklart ved variasjonen i kalverekruttingen to år før. (Caribouene han observerte ble seinere kjønnsmodne og fikk oftest ikke kalv før de var tre år gamle, og han var i stand til å skille ettåringene fra eldre simler i sine tellinger). Det vil åpenbart være klargjørende å finne tilleggsmetoder som kan skille bedre mellom de ulike faktorene som bidrar til rekruttering.

Retrospektiv reproduksjonsanalyse basert på ovarier fra jakt- tida kombinert med opplysninger om melk i juret vil gi informasjon om drektighetsraten i bestanden og den tidlige kalvedødeligheten (Heggberget 1998). Denne metoden vil dessuten gi reproduksjonsdata på individ- nivå, i motsetning til kalve- og strukturtellingene. For- skjellen i drektighetsrater mellom bestander ser ut til hovedsakelig å skyldes variasjon i alder ved første drek- tighet, men også at en varierende andel simler tar re- produktive hvileår. Ved å analysere ovariene, i tillegg til standardmaterialet av kjever og slaktevekter som sam- les inn fra felte dyr, kan vi koble den individuelle repro- dusjonssuksessen og bestandenes reproduksjonssuk- sess sammen med simlenes alder, størrelse og kondi-

sjon (se også avsnittet om størrelse, vekst og kondisjon nedenfor).

Informasjonen om alder ved første drektighet i norske villreinbestander stammer fra vinterfelte dyr og fra observasjoner av melk i juret hos simler felt om høsten. Ovarieanalyse fra vinterfelte dyr har gitt informasjon om kjønnsmodningsprosessen og alder ved første ovulasjon, men fra et ganske lite antall dyr (Skogland 1989a). Materialet bør økes.

Den mulige betydningen av bukkenes egenskaper og levetid for rekrutteringen i villreinbestandene er relativt lite studert. Det antas imidlertid at parringstidspunktet kan forskyves til seinere på høsten i bestander med liten andel av eldre bukker fordi de eldre bukkene kommer tidligst i brunst. Det kan ha konsekvenser for kalveoverlevelsen og simlenes kondisjon. Hvordan dette forholder seg i ville bestander kan trolig belyses til en viss grad ved å undersøke testikkelutviklingen og spermieproduksjonen hos aldersbestemte bukker fra jakttida og sammenlikne progresjonen i testikkelutviklingen med follikkelutviklingen hos simlene i bestanden.

Hva som bestemmer fordelingen av hannkalver og hunnkalver hos rein ved fødselen er foreløpig uavklart siden resultatene er motstridende. Jeg er ikke kjent med studier av bukkenes mulige rolle i dette, men de er potensielt betydningsfulle fordi sædcelletypene kan ha ulik vitalitet. Bukkenes individuelle betydning må kunne undersøkes ved genetisk farskapstesting. Befruktningstidspunkt i forhold til brunstbølgen kan også tenkes å ha betydning, både med hensyn til bukkens sædsammensetning og simlenes alder eller kondisjon. Merkede tamreinflokker eller dyr i fangenskap vil være mer velegnet for slike studier enn villrein.

4.2 Dødsårsaker

Vi vet ganske mye om dødelighetsratene for villrein gjennom jaktstatistikk, tellinger og analyse av livstabeller, og kan relativt enkelt få ytterligere informasjon om kalvedødeligheten gjennom undersøkelser av ovarier og melkekjertler. Vi vet at jakt er den viktigste dødsårsaken for voksen rein og kan ha god oversikt over denne dødsårsaken gjennom fellingsstatistikken, men når det gjelder dødsårsakene og dødsomstendighetene for kalvene i sommerhalvåret har vi lite informasjon. Det er vanskelig å belyse årsakssammenhenger uten denne informasjonen, men det er heller ikke lett å framskaffe slike opplysninger fra de lite tilgjengelige sør-norske villreinområdene.

Mortalitetssendere er benyttet på tamrein og vill caribou, men de egner seg ikke på de minste kalvene (Bjærvall et al. 1990) som hos oss ser ut til å ha den høyeste og mest variable dødeligheten. I oversiktlig terreng på Svalbard, Sør-Georgia og deler av Nord-Amerika har oppleting av kadavre gitt bra resultater. I Sør-Norge vil effektiviteten nok bli svært lav ved denne metoden. Et

omfattende feltarbeid utført av norske forskere i kalvingstiden har resultert i funn av svært få døde kalver, om en ser bort fra rester funnet i ørnereir. Slike rester er vanligvis ikke egnet til å bestemme dødsårsaken. Kanskje kan effektiviteten økes ved å holde øye med rov-fugler og åtsselfugler, men med eksisterende metoder finnes det antakelig ikke noe alternativ til langvarig feltarbeid.

Predasjon er ikke ansett for å være noen viktig faktor i norske villreinområder på grunn av at de store predatorer mangler eller er fåtallige i villreinområdene. Den økende gaupepredasjonen på tamrein i Nord-Trøndelag og den økende gaupebestanden i Midt-Norge indikerer imidlertid at predasjon snart kan bli en viktigere faktor i midt-norske villreinbestanders økologi. Men habitatet for gaupe og villrein i Midt-Norge kommer kanskje ikke til å overlape i noen stor grad. Jerven kan ha betydning som predator på små reinkalver, men bestanden av jerv er liten i Sør-Norge. Også mindre predatorer, spesielt kongeørn, kan ta rein, særlig kalver, men vi vet lite om disse predatorenes betydning for kalverekrutteringen og for voksendødeligheten i villreinbestandene.

Snøforholdene og værforholdene har vist seg å ha stor betydning for dødeligheten om vinteren, og for dødeligheten av relativt nyfødte kalver. Det ville være nyttig om en kunne finne sammenhenger som gjør det mulig å uttrykke snøforholdene og vinterbeitets tilgjengelighet som funksjon av meteorologiske data. Et prosjekt med dette formålet pågår. Prosjektet skal også benytte eksisterende data fra reinbeiter, reinbestander og meteorologiske målinger i tidligere år til å undersøke sammenhenger mellom vær, snøforhold, beiter og reinbestandenes rekruttering og forflytninger (Heggberget & Gaare 1996).

Jakt er den viktigste dødsårsaken for voksen villrein i Sør-Norge. I de fleste bestandene ser det ut til å ha vært en god ballanse mellom jaktuttak og rekruttering etter at en begynte å benytte en bevisst, rettet avskyting, slik at bestandene har vært holdt i nærheten av de planlagte tetthetene. Bestanden på Hardangervidda som er den største av villreinbestandene og har det største leveområdet har vært den minst styrbare. Den er også den minst oversiktlige av de norske villreinbestandene. Reduksjonsfellingene i denne bestanden, som resulterte i sterkere bestandsreduksjon enn forventet på grunnlag av fellingsstatistikken og gjennomsnittlig rekrutteringsrate, indikerer at intens jakt kan medføre utilsiktet dødelighet eller rekrutteringssvikt, kanskje som resultat av økt stress.

Tidligere tiders jakt og fangst av rein var antakelig lite selektiv sammenliknet med jakten etter at effektive skytevåpen ble vanlige (Lier-Hansen 1994), men den kan ha vært ganske effektiv. Villreinen har utviklet sine egenskaper under et beskatningsregime av rovdyr og av primitiv jakt og fangst. Med effektive våpen, og jakt som rekreasjon, velger jegerne ut individene de feller etter

andre kriterier enn tidligere, og ganske forskjellig fra de aktuelle rovdyra. At jegerne har tendens til å velge store dyr kan ha konsekvenser for genetisk betinget størrelsesutvikling, men også for kalveproduksjon, kalvings-tidspunkt og kalveoverlevelse, sett på bakgrunn av det som er referert i litteraturoversikten om sammenhenger mellom størrelse og rekruttering. Når jakt er den viktigste dødsårsaken for voksen villrein på fastlandet har jaktseleksjonen potensiale til å bli en viktig faktor både i bestandenes produktivitet og genetiske utvikling. Økt forståelse for virkningene av jaktseleksjonen er en betydelig forskningsmessig utfordring framover.

4.3 Sesongbeiter; sommerbeite-teorien og vinterbeite-teorien

Det er vist gjentatte ganger at tilgjengeligheten av vinterbeite har stor betydning for overlevelsen om vinteren. Men det er ulike oppfatninger når det gjelder den relative betydningen av sesongbeitene for vekst, reproduksjon og spekalv-tap hos de overlevende dyra. Essensen i de ulike oppfatningene av betydningen av beiteforholdene sommer og vinter kan sammenfattes i to teorier som jeg her kaller sommerbeite-teorien og vinterbeite-teorien. Begge teoriene antar at det er sammenheng mellom høstvekt og sannsynligheten for å bli drektig og at kalvens fødselsvekt og fødselstidspunkt har betydning for tidlig kalvedødelighet. God høstkondisjon gir økt sannsynlighet for å bli drektig, mens store, tidlig fødte kalver har bedre overlevelse. Begge teoriene modifiseres dessuten av ekstreme klimatiske forhold og av forstyrrelser, f.eks. insektstress. Ingen av teoriene skiller klart mellom effekter av størrelse, vekt og kondisjon. I korthet er argumentasjonen i de to teoriene slik:

Sommerbeite-teorien. Simlens vekst til voksen alder og simlens høstvekter avhenger primært av beiteforholdene om sommeren. Simlens vekttap om vinteren har ingen entydig sammenheng med vinterbeitene unntatt i ekstreme tilfeller. Sommerbeiteforholdene, inkludert forstyrrelse, og høstkondisjonen er derfor de viktigste faktorene for kalvingstidspunkt, fødselsvekt og kalvenes overlevelse. Seint fødte kalver som taper vekst første sommer kan ta det igjen ved kompensatorisk vekst seinere år dersom beiteforholdene om sommeren er gode.

Vinterbeite-teorien. Dårlig vinterbeite som reduserer simlens seinvinter- og vårkondisjon fører til langsommere fosterutvikling og seinere fødte, mindre kalver med dårligere overlevelse. Simler som føder seint har toppen av melkeproduksjonen seinere på sommeren og rekker ikke å utnytte sommerbeitet til egen vekst og kondisjonsøkning i samme grad som simler som føder tidlig. Seint fødte kalver tar ikke igjen tapt vekst seinere, men forblir mindre som voksne.

Resultater og tolking som bygger opp under sommerbeite-teorien under norske forhold finnes hos Reimers (1980, 1983c, 1989, 1996), Reimers et al. (1983) og

Reimers & Ringberg (1983) og under nordamerikanske forhold hos Bergerud (1996). Vinterbeite-teorien støttes under norske forhold i arbeider av Skogland (1983, 1984b, 1985b, 1986b, 1988a, 1988b, 1990a, 1990b).

Eksperimentelle, fysiologiske arbeider gir ikke entydige eller ensidige momenter til støtte for den ene eller den andre av teoriene (Espmark 1980, Jacobsen et al. 1977, 1981, Ryg & Jacobsen 1982, Rognmo et al. 1983), og noen økologiske arbeider poengterer betydningen av både sommer- og vinterbeiter (Leader-Williams & Ricketts 1982, White 1983, Crête et al. 1996, Ouellet et al. 1997). Resultatene til Helle & Kojola (1994) for finske tamrein støtter i hovedsak opp under vinterbeite-teorien, selv om betydningen av insektstress om sommeren også poengteres.

For å få en bedre forståelse av den relative betydningen av sesongbeitene er det særlig behov for bedre kunnskap om beitene i barmarksperioden. Beitesituasjonen på denne tida av året er atskillig mer kompleks og vanskelig å få oversikt over enn i snøperioden. Her trengs en metodeutvikling med sikte på systematisering og forenkling av parametre til bruk i analyser av beitenes betydning for reinens vekst, kondisjon og økologi, men kompleksiteten i sommerbeitene vil antakelig bli problematisk å håndtere. Det er behov for et nært samarbeid mellom fysiologiske og økologiske studier for å forstå kompleksiteten og hvordan forenklede parametre eventuelt kan utvikles.

4.4 Størrelse, vekst og kondisjon

Et dyrs størrelse, vekst eller kondisjon er ikke entydige begreper. I reinlitteraturen er disse begrepene, og de ulike betydningene de kan ha, i en del tilfeller benyttet om hverandre. Dataanalyser, tolking av resultater og sammenlikning av resultater vil tjene på større klarhet i bruken av disse begrepene.

Begrepet kondisjon brukes i zoologien vanligvis om det som vi i dagligtale kaller dyrets "hold", og er primært et uttrykk for dyrs varierende energireserver. Jordhøy (1995) presiserer også denne betydningen og sier at forholdet mellom underkjevns lengde og slaktevekten er brukt som mål på kondisjon hos villrein. En del av den norske reinlitteraturen avviker likevel fra dette ved at både skjellett mål (kjevelengde) og vekt blir omtalt og behandlet som mål for kondisjon. Et dyrs vekst og størrelse kan komme til uttrykk både gjennom skjellettstørrelse og vekt, men størrelsen kan ha andre årsaker og biologiske konsekvenser enn det kondisjonen har. For de fleste problemstillinger er det hensiktsmessig å skille mellom disse begrepene. Dette er i overensstemmelse med Gerhart et al. (1996) som viste at kroppsvekt hos caribou ikke nødvendigvis reflekterte energireservene.

Andre vanlige kondisjonsindekser for hjortedyr inklusive rein er tykkelsen av fettlag under huden, fettprosenten i femurmargen og nyrefettindeksen. Når slike fettindekser

ofte ikke er innhentet for jaktmateriale skyldes det nok at det er en fordel å unngå å gjøre datainnsamlingen for omfattende for jegerne. Det kurvilineære forholdet mellom et dyrs vekt og et lengdemål fra dyret, hos hjortedyr gjerne en kombinasjon av slaktevekt og kjevelengde, er et godt alternativ til ulike fettindekser, fordi energireserverne også omfatter andre kroppsvev enn fettvevet. Noen av trekkene i norsk villreins reproduksjonsøkologi kan belyses bedre ved å skille mellom begrepene skjellestørrelse, kroppsvekt og kondisjon i større grad. Også på dette området bør fysiologiske betraktninger i økende grad integreres i de økologiske studiene, helst gjennom et nært samarbeid mellom fysiologer og økologer.

5 Litteratur

- Adams, L.G., Singer, F.J. & Dale, B.C. 1995. Caribou calf mortality in Denali National Park, Alaska. – *J. Wildl. Manage.* 59: 584-594.
- Bergerud, A.T. 1971. The population dynamics of Newfoundland caribou. – *Wildlife Monographs* 25: 1-55 s.
- Bergerud, A.T. 1980. A review of the population dynamics of caribou and wild reindeer in North America. – s. 556-581 i Reimers, E., Gaare, E. & Skjenneberg, S. red. *Proc. 2nd Int. Reindeer/Caribou Symp.*, Røros, Norway, 1979. Direktoratet for vilt og ferskvannsfisk, Trondheim.
- Bergerud, A.T. 1996. Evolving perspectives on caribou population dynamics, have we got it right yet? – *Rangifer, Special Issue 9*: 95-116.
- Bergo, G. 1986. Ørn, småfehold og tamreindrift. En utredning om ørn som skadegjører på småfe og tamrein. – *Økoforsk utredning 1986*, 5: 1-49.
- Björvall, A., Franzén, R., Nordkvist, M. & Åhman, G. 1990. Renar och rovdjur. Rovdjurens effekter på rennäringen. - *Naturvårdsverket Förlag*. 296 s.
- 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 weight. – *Can. J. Zool.* 71: 480-486.
- Chan-McLeod, A.C.A., White, R.G. & Holleman, D.F. 1994. Effects of protein and energy intake, body condition, and season on nutrient partitioning and milk production in caribou and reindeer. – *Can. J. Zool.* 72: 938-947.
- Crête, M., Huot, J., Nault, R. & Patenaude, R. 1993. Reproduction, growth and body composition of Rivière George caribou in captivity. – *Arctic* 46: 189-196.
- Crête, M., Couturier, S., Hearn, B.J. & Chubbs, T.E. 1996. Relative contribution of decreased productivity and survival to recent changes in the demographic trend of the Rivière George Caribou Herd. – *Rangifer, Special Issue 9*: 27-36.
- Danielsen, J. 1994. De norske villreinstammene – vårt særlige ansvar, - *Villreinen* 8: 18-19.
- Dauphinè, T.C. jr. & McClure, R.L. 1974. Synchronous mating in Canadian barren-ground caribou. – *J. Wildl. Manage.* 38: 54-66.
- Direktoratet for naturforvaltning 1995. Forvaltning av hjortevilt mot år 2000. Handlingsplan. – *DN-rapport 1995-1*. 79 s.
- Espmark, Y. 1964. Rutting behaviour in reindeer (*Rangifer tarandus* L.). – *Anim. Behav.* 12: 159-163.
- Espmark, Y. 1980. Effects of maternal pre-partum undernutrition on early mother-calf relationships in reindeer. – s. 485-496 i Reimers, E., Gaare, E. & Skjenneberg, S., red. *Proc. 2nd Int. Reindeer/Caribou Symp.*, Røros, Norway, 1979. Direktoratet for vilt og ferskvannsfisk, Trondheim.

- Fagerhaug, A. 1976. Vekst- og kondisjonsendringer hos villreinen (*Rangifer tarandus tarandus* (L.)) på Hardangervidda 1969-1974. – Hovedfagsoppgave i zoologi, terrestrisk økologi, Univ i Trondheim. 58 s.
- Franzén, R. 1996. Kungsörnen som predator på ren. – Kungsörnen 1996: 2-11.
- Gerhart, K.L., White, R.G., Cameron, R.D., Russell, D.E. 1996. Estimating fat content of caribou from body condition scores. – J. Wildl. Manage. 60: 713-718.
- Gerhart, K.L., White, R.G., Cameron, R.D., Russell, D.E. & Wetering, D. 1997. – Pregnancy rate as an indicator of nutritional status in Rangifer: implications of lactational infertility. – Rangifer 17: 21-24.
- Gaare, E. & Skogland, T. 1980. Lichen – reindeer interaction studied in a simple case model. – s. 47-56 i Reimers, E., Gaare, E. & Skjenneberg, S., red. Proc. 2nd Int. Reindeer/Caribou Symp., Røros, Norway, 1979. Direktoratet for vilt og ferskvannsfisk, Trondheim.
- Heard, D.G., Williams, T.M. & Melton, D.A. 1996. The relationship between food intake and predation risk in migratory caribou and implications to caribou and wolf population dynamics. – Rangifer, Special Issue 9: 37-44.
- Heggeberget, T.M. 1998. Reproduksjon og dødelighet hos norsk villrein. Delrapport I. Ovarieanalyse som metode. – NINA Oppdragsmelding 000: 00-00.
- Heggeberget, T.M. & Gaare, E. 1996. Reindeer (*Rangifer tarandus*) and climatic change: The significance of access to and quality of reindeer forage. – U-publisert prosjektbeskrivelse. NINA, Trondheim. 9 s.
- Helle, T. & Kojola, I. 1993. Reproduction and mortality of Finnish semi-domesticated reindeer in relation to density and management strategies. – Arctic 46: 72-77.
- Hirovani, A. 1994. Dominance rank, copulatory behaviour and estimated reproductive success in male reindeer. – Anim. Behav. 48: 929-936.
- Hoefs, M. & Nowlan, U. 1994. Distorted sex ratios in young ungulates: the role of nutrition. – J. Mamm. 75: 631-636.
- Holte, V. 1975. Calving season in different populations of wild reindeer in South Norway. – s. 194-198 i Luick, J.R., Lent, P.C., Klein, D.R. & White, R.G., red. Proc. 1st Int. Reindeer/Caribou Symp., Fairbanks, Alaska, 1972. Univ. Alaska, Special Report 1.
- Jacobsen, E., Bjarghov, R.S. & Skjenneberg, S. 1977. Nutritional effects on weight and winter survival of reindeer calves (*Rangifer tarandus tarandus*) – Meldinger fra Norges landbrukshøgskole 56: 1-12.
- Jacobsen, E., Hove, E., Bjarghov, R.S. & Skjenneberg, S. 1981. Supplementary feeding of female reindeer on a lichen diet during the last part of pregnancy. – Acta Agric. Scand. 31: 81-86.
- Jones, R.E. (red.) 1978. The vertebrate ovary. Comparative biology and evolution. Plenum Press, New York. 853 s.
- Jordhøy, P. 1995. Fokus på kjeveanalyser og kondisjon. – Villreinen 9: 64-66.
- Jordhøy, P., Strand, O., Skogland, T., Gaare, E. & Holmstrøm, F. 1996. Oppsummeringsrapport, overvåkingsprogram for hjortevilt – villreindelen 1991-95. – NINA Fagrapport 22: 1-57.
- Klein, D.R. 1968. The introduction, increase, and crash of reindeer on St. Matthew Island. – J. Wildl. Manage. 32: 350-367.
- Klein, D.R. 1970. Tundra ranges north of the boreal forest. – J. Range. Manage. 23: 8-14.
- Kojola, I. 1997. Social status and physical condition of mother and sex ratio of offspring in cervids. – Appl. Anim. Behav. Sci. 51: 267-274.
- Kojola, I. & Eloranta, E. 1989. Influences of maternal body weight, age, and parity on sex ratio in semi-domesticated reindeer (*Rangifer 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. – Can. J. Zool. 74: 1174-1177.
- Landa, A. & Skogland, T. 1995. The relationship between population density and body size of wolverines in Scandinavia. – Wildlife Biology 1: 165-175.
- Landa, A., Strand, O., Swenson, J.E. & Skogland, T. 1997. Wolverines and their prey in southern Norway. – Can. J. Zool. 75: 1292-1299.
- Leader-Williams, N. 1980. Population dynamics and mortality of reindeer introduced into South Georgia. – J. Wildl. Manage. 44: 640-657.
- Leader-Williams, N. & Ricketts, C. 1981. Seasonal and sexual patterns of growth and condition of reindeer introduced into South Georgia. – Oikos 38: 27-39.
- Leader-Williams, N. & Ricketts, C. 1982. Growth and condition of three introduced reindeer herds on South Georgia: the effects of diet and density. – Holartic Ecology 5: 381-388.
- Lier-Hansen, S. 1994. Villrein og villreinjakt. – Landbruksforlaget. 168 s.
- Lunde, Ø. 1985. Næringsøkologi hos kongeørn *Aquila chrysaetos* (L.) i Nord-Østerdalen, Sør-Norge. – Hovedfagsoppgave, Universitetet i Oslo. 96 s.
- Messier, F., Huot, J., Henaff, D. & Luttich, S. 1988. Demography of the George River caribou herd: Evidence of population regulation by forage exploitation and range expansion. – Arctic: 41 279-287.
- McEwan, E.H. & Whitehead, P.E. 1972. Reproduction in female reindeer and caribou. – Can. J. Zool. 50: 43-46.
- Miller, F.L., Broughton, E. & Gunn, A. 1983. Mortality of newborn migratory barren-ground caribou calves,

- Northwest Territories, Canada. – Acta Zool. Fennica 175: 155-156.
- Ouellet, J.-P., Heard, D.C., Boutin, S. & Mulders, R. 1997. A comparison of body condition and reproduction of caribou on two predator-free arctic islands. – Can. J. Zool. 75: 11-17.
- Parker, G.R. 1981. Physical and reproductive characteristics of an expanding woodland caribou population (*Rangifer tarandus caribou*) in northern Labrador. – Can. J. Zool. 59: 1929-1940.
- Pedersen, Ø., Hove, K., Reimers, E. Røed, K. & Staa-land, H. 1992. Strålingsdoser og kalvedødelighet i sør-norske reinstammer. – Reindriftnytt 3-4: 34-39.
- Pruitt, W.O. jr. 1959. Snow as a factor in the winter ecology of the barren ground caribou (*Rangifer arcticus*). – Arctic 12: 158-179.
- Reimers, E. 1972. Growth in domestic and wild reindeer in Norway. – J. Wildl. Manage. 36: 612-619.
- Reimers, E. 1980. Activity pattern; the major determinant for growth and fattening in Rangifer? – s. 466-474 i Reimers, E., Gaare, E. & Skjenneberg, S. red. Proc. 2nd Int. Reindeer/Caribou Symp., Røros, Norway, 1979. Direktoratet for vilt og ferskvannsfisk, Trondheim.
- Reimers, E. 1983a. Reproduction in wild reindeer in Norway. – Can. J. Zool. 61: 211-217.
- Reimers, E. 1983b. Mortality in Svalbard reindeer. – Holarctic Ecology 6: 141-149.
- Reimers, E. 1983c. Growth rate and body size differences in Rangifer, a study of causes and effects. – Rangifer 3: 3-15.
- Reimers, E. 1984. Body composition and population regulation of Svalbard reindeer. – Rangifer 4: 16-21.
- Reimers, E. 1989. Vekst og størrelsesforskjeller hos rein – årsaker og virkninger. – Villreinen 3: 38-65.
- Reimers, E. 1994. Villreinstammen i Rondane Nord – struktur og kalvetilvekst i perioden 1983-1992 – ingen målbar effekt av Tsjernobylulykken. – Villreinen 8: 28-30.
- Reimers, E. 1996. Rein – vekst, kondisjon, reproduksjon, dødelighet – har vi forstått tingene rett? – Villreinen 10: 124-129.
- Reimers, E., Klein, D.R. & Sørungaard, R. 1983. Calving time, Growth rate, and body size of Norwegian reindeer on different ranges. – Arctic and Alpine Research 15: 107-118.
- Reimers, E. & Ringberg, T. 1983. Seasonal changes in body weights of Svalbard reindeer from birth to maturity. – Acta Zool. Fennica 175: 69-72.
- Reimers, E. & Lenvik, D. 1997. Fetal sex ratio in relation to maternal mass and age in reindeer. – Can. J. Zool. 75: 648-650.
- Rognmo, A., Markussen, K.A., Jacobsen, E., Grav, H.J. & Blix, A.S. 1983. Effects of improved nutrition in pregnant reindeer on milk quality, calf birth weight, growth, and mortality. – Rangifer 3: 10-18.
- Ryg, M. & Jacobsen, E. 1982. Seasonal changes in growth rate, feed intake, growth hormone and thyroid hormones in young male reindeer (*Rangifer Tarandus tarandus*). – Can. J. Zool. 60: 15-23.
- Røed, K.H., Mossinger, T., Nieminen, M. & Rydberg, A. 1987. Transferin variation and genetic structure of reindeer populations in Scandinavia. – Rangifer 7: 12-21.
- Seip, D.R. & Cichowski, D.B. 1996. Population ecology of caribou in British Columbia. – Rangifer Special Issue 9: 73-80.
- Skogland, T. 1978. Characteristics of the snow cover and its relationship to wild mountain reindeer (*Rangifer tarandus tarandus* L.) feeding strategies. – Arctic and Alpine Research. 10: 569-580.
- Skogland, T. 1983. The effects of density-dependent resource limitation on size of wild reindeer. – Oecologia (Berl.) 60: 156-168.
- Skogland, T. 1984a. The effects of food and maternal conditions on fetal growth and size in wild reindeer. – Rangifer 4: 39-46.
- Skogland, T. 1984b. Wild reindeer foraging niche organization. – Holarctic Ecology 7: 345-379.
- Skogland, T. 1985a. The effects of density-dependent resource limitation on the demography of wild reindeer. – J. Anim. Ecol. 54: 359-374.
- Skogland, T. 1985b. Life history characteristics of wild reindeer (*Rangifer tarandus tarandus* L.) in relation to their food resources; ecological effects and behavioural adaptations. – Medd. Norsk Viltforsk. 3, 14: 1-34.
- Skogland, T. 1986a. Sex ratio variation in relation to maternal condition and parental investment in wild reindeer *Rangifer t. tarandus*. – Oikos 163: 417-419.
- Skogland, T. 1986b. Density dependent food limitation and maximal production in wild reindeer herds. – J. Wildl. Manage. 50: 314-319.
- Skogland, T. 1987. Utvikling og produksjon hos villrein i Snøhettastammen. – Villreinen 1: 87-89 og 29.
- Skogland, T. 1988a. Tooth wear by food limitation and its life history consequences in wild reindeer. – Oikos 51: 238-242.
- Skogland, T. 1988b. Bestandsdynamisk analyse av villreinstammen i Forelhogna: I. Telling og produksjon. II. Vektutvikling og Darwinisme. III. Effekten av tannslitasje på livshistorie. – Villreinen 2: 14-22.
- Skogland, T. 1989a. Bestandsdynamisk analyse av villreinen på Hardangervidda. – Villreinen 3: 54-61 og 76-77.
- Skogland, T. 1989b. Natural selection of wild reindeer life history traits by food limitation and predation. – Oikos 55: 101-110.
- Skogland, T. 1989c. Comparative social organization of wild reindeer in relation to food, mates and predator avoidance. – Advances in Ethology 29. Paul Parey Scientific Publishers, Berlin. 74 s.

- Skogland, T. 1990a. Villreinens tilpasning til naturgrunnet. – Villreinen 4: 49-64.
- Skogland, T. 1990b. Density dependence in a fluctuating wild reindeer herd; maternal vs. offspring effects. – *Oecologia* 84: 442-450.
- Skogland, T. 1994. Villrein. Fra urinvåner til miljøbarometer. Teknologisk forlag. 143 s.
- Skogland, T., Espelien, I. & Strand, O. 1991. Den biologiske betydningen av radiocesium i villrein på Dovrefjell etter Tsjernobyl. – Villreinen 5: 84-91.
- Statistisk Sentralbyrå 1992. Jaktstatistikk 1991. – Norges offisielle statistikk C 41. 57 s.
- Statistisk Sentralbyrå 1993. Jaktstatistikk 1992. – Norges offisielle statistikk C 92. 55 s.
- Staaland, H., Holleman, D.F., Luick, J.R. & White, R.G. 1982. Exchangeable sodium pool size and turnover in relation to diet in reindeer. – *Can. J. Zool.* 60: 603-610.
- Staaland, H., Jacobsen, E. & White, R.G. 1984. The effect of mineral supplements on nutrient concentrations and pool sizes in the alimentary tract of reindeer fed lichens or concentrates during winter. – *Can. J. Zool.* 62: 1232-1241.
- Staaland, H. & Garmo, T. 1987. A note on the manipulation of sodium and potassium concentrations in the rumen of reindeer and possible effect on digestibility. – *Rangifer* 7: 33-36.
- Staaland, H., Scheie, J.O., Grøndahl, F.A., Persen, E., Leifseth, A.B. & Holand, Ø. 1991. The introduction of reindeer to Brøggerhalvøya, Svalbard: grazing preference and effect on vegetation. – *Rangifer* 13: 15-19.
- Staaland, H. & Sænbø, S. 1993. Forage diversity and nutrient supply of reindeer. – *Rangifer* 13: 169-177.
- Thomas, D.C. 1982. The relationship between fertility and fat reserves of Peary caribou. – *Can. J. Zool.* 60: 597-602.
- Thomas, D.C., Barry, S.J. & Kiliaan, H.P. 1989. Fetal sex ratios in caribou: maternal age and condition effects. – *J. Wildl. Manage.* 53: 885-890.
- Tyler, N. 1987. Estimating the daily dry matter intake of Svalbard reindeer in late winter. – *Rangifer* 7: 29-32.
- White, R.G. 1983. Foraging patterns and their multiplier effects on productivity of northern ungulates. – *Oikos* 40:377-384.
- White, R.G., Bunnell, F.L., Gaare, E. Skogland, T. & Hubert, B. 1981. Ungulates on arctic ranges. – s. 397-483 i Bliss, L.C., Heal, O.W. & Moore, J.J., red. *Tundra ecosystems: a comparative analysis*. IBP 25, Cambridge Univ. Press.

ISSN 0802-4103
ISBN 82-426-0913-6

529

NINA
OPPDRAKS-
MELDING

NINA Hovedkontor
Tungasletta 2
7005 TRONDHEIM
Telefon: 73 80 14 00
Telefax: 73 80 14 01

NINA
Norsk institutt
for naturforskning