

530

OPPDRA GSMELDING

Reproduksjon og dødelighet
hos norsk villrein
Delrapport II
Ovarieanalyse som metode

Thrine Moen Heggberget



NINA • NIKU

NINA Norsk institutt for naturforskning

Reproduksjon og dødelighet hos norsk villrein

Delrapport II
Ovarieanalyse som metode

Thrine Moen Heggberget

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 overvåkingsprogrammer, 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 II. Ovarieanalyse som metode. – NINA Oppdragsmelding 530: 1-19.

Trondheim, november 1998

ISSN 0802-4103
ISBN 82-426-0983-7

Forvaltningsområde:
Bestandsøkologi
Management area:
Population ecology

Rettinghaver ©:
NINA•NIKU
Stiftelsen for naturforskning og kulturminneforskning

Publikasjonen kan siteres fritt med kildeangivelse

Redaksjon:
Kjetil Bevanger 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:

Direktoratet for naturforvaltning (DN) og Norsk institutt for naturforskning (NINA)

Referat

Heggberget, T.M 1998. Reproduksjon og dødelighet hos norsk villrein. Delrapport II. Ovarieanalyse som metode. – NINA Oppdragsmelding 530: 1-19.

Formålet med rapporten var å utrede hvor anvendelig analyse av kjønnsorganer er som metode for å innhente kunnskap om reproduksjon og tidlig kalvedødelighet for villreinsimler. Vurderingen ble basert på generell litteratur om ovariestruktur, litteratur som beskriver ovariestrukturer hos rein og caribou, og dessuten på undersøkelser av ovarier og uteri fra norsk rein i kombinasjon med opplysninger om melk i juret og dyras alder. Kjønnsorganer fra 36 villreinsimler fra Forelhogna felt i jakttida 1996, 15 tamreinsimler fra Trollheimen slaktet i november 1996 og 3 tamreinsimler fra Rørosområdet slaktet i januar 1997 ble undersøkt. Problemstillingene var:

1. Hvilke faktorer i reproduksjonshistorien kan belyses?
2. Hvor langt tilbake i tid kan reproduksjonshistorien tolkes?
3. Hvilke morfologiske eller histologiske metoder er mest hensiktsmessige?

Litteraturgjennomgangen ga følgende utgangspunkt for undersøkelsene av kjønnsorganer fra norsk villrein:

- a) I perioden fra kalvingstida til høstbrunsten skulle det være mulig å bestemme med god sikkerhet om en simle hadde vært drektig eller ikke siste vinter, basert på forekomsten av CR (tilbakedannings-stadium av et gult legeme knyttet til en drektighet i siste sesong). CR burde kunne identifiseres både makroskopisk og mikroskopisk.
- b) Det var mer uklart om en simles totale antall svangerskap kunne estimeres fra CR pluss antall CA (tilbakedannings-stadier av gule legemer fra drektigheter mer enn ett år tilbake i tid).

Analysen av kjønnsorganer fra Forelhogna-simlene bekreftet pkt a) ovenfor ved at alle melkeproduserende simler (opplysning fra jegerne) også hadde CR. Forekomsten av CR og melk i juret viste også hvilke simler som hadde mistet kalven (CR, men ikke melk). Når det gjelder pkt b) indikerte antall CA+CR i forhold til simlens alder at CA+CR har tendens til å underestimere livstidsreproduksjonen for eldre simler. Det skyldes trolig at noen CA forsvinner med tiden.

Ovulasjonsarr fra mange år tilbake i tid ble funnet på overflaten av ovariene. Slike gamle ovulasjonsarr ser ikke ut til å være beskrevet tidligere hos rein eller caribou. Siste års ovulasjonsarr skilte seg ut fra de eldre arrene. Ovulasjonsarrene og deres utseende gjorde det lettere å skille ut CR og finne de minst synlige CA. Ovulasjonsarr var vanskeligere å finne på overflaten av de utspilte ovariene hos drektige simler enn hos simler fra jakttida. Dersom CAA (hvite legemer dannet fra akcesso-

risker gule legemer) varer mer enn ett år og derved kan feiltolkes som CA vil ovulasjonsarrene (som mangler ved CAA) bidra til å skille mellom dem.

Materiale for retrospektiv reproduksjonsanalyse hos rein kan med fordel samles inn fra simler felt under jakta, både fordi det er enklest å indentifisere CR, CA og ovulasjonsarr på den tida av året og fordi en kan utnytte jaktmateriale. Innsamlingsrutinene må forbedres for å få et stort nok og pålitelig materiale. I Forelhogna 1996 ble det samlet materiale til flere prosjekter og fra flere institusjoner. I slike tilfeller er det viktig med et felles identifikasjonsnummer som følger alle prøver fra hvert dyr. Rutiner for dette mangler.

Både ressursmessig og faglig er det best å lete etter ovulasjonsarr på overflaten av hele ovarier, deretter skalpel-snitte de formalinfikserte ovariene i 1-2 mm tykke skiver for å finne CR og CA og til slutt lage histologiske preparater med mikrotom og fargeteknikker, men bare når det er nødvendig. Paraffinsnitting er aktuelt dersom ovariene ikke har vært frosset, ellers kan de fysesnittes.

Basert på funn av CR hos ettåringer i 1996, drektige kalver ved en vinterfelling i 1984 og andel simler felt høsten 1996 der antall CA+CR var likt med simlens alder ble drektighetsraten for kalver estimert til over 40 % i Forelhogna (total n=25). For eldre simler stemte drektighetsraten i 1996 (96 %), basert på CR, godt over ens med drektighetsraten i 1984 (98 %) som ble funnet ved direkte observasjon av drektighet blant Forelhogna-simler felt om vinteren.

Emneord: Rein - *Rangifer tarandus* – reproduksjon - ovarieanalyse

Thrine Moen Heggberget, Norsk institutt for naturforskning, Tungasletta 2, 7005 Trondheim.

Abstract

Heggberget, T.M. 1998. Reproduction and mortality in Norwegian wild reindeer. Part II. A methodological study of analysis of ovaries. – NINA Oppdragsmelding 530: 1-19.

The objective of this study was to investigate the possibilities of making inferences on reproduction and mortality of wild reindeer from the analysis of female reproductive organs. The investigation was based on general literature concerning ovarian structure, literature describing ovarian structure in reindeer and caribou, and morphological studies of ovaries and uteri from Norwegian reindeer, combined with information on lactation and the age of the animals. Reproductive organs from 36 wild female reindeer killed by hunters in Forelhogna in autumn 1996, 15 semi-domestic female reindeer from Trollheimen, slaughtered in November 1996, and 3 semi-domestic female reindeer from the Rørros area, slaughtered in January 1997, were analysed. The questions studied were:

1. Which factors from the reproductive history can be studied?
2. How far back in time can the reproductive history be revealed?
3. What are the more adequate morphological or histological methods ?

The following starting point for the analysis of reproductive organs was derived from the literature review:

- a) In the time period from calving in the spring to the onset of rut in the autumn the occurrence of CR (the remains of a true corpus luteum from a pregnancy less than one year ago) would determine with a high degree of certainty whether or not a female had been pregnant during the preceding winter. It should be possible to identify CR both macroscopically and microscopically.
- b) Whether the lifetime number of pregnancies for each female could be determined from CR plus the count of CA (the remains of a true corpus luteum from a pregnancy more than one year ago) was more uncertain.

The analysis of reproductive organs from females shot in autumn in the Forelhogna reindeer range confirmed the assumptions of pt. a) above, in that all lactating females also had CR. The occurrence of CR combined with lactation status also identified females that had lost their calf. In answer to pt. b), the counts of CA+CR relative to the female ages indicated that CA+CR tended to underestimate the lifetime reproduction of older females. This was probably caused by disappearance of some CA with time.

Ovulation scars apparently from many years back in time were found on the ovarian surfaces. Such old ovulation scars have apparently not been described previously in Rangifer. Last year's ovulation scars could be distinguished from older scars. The presence of ovulation scars, and their appearance, facilitated identification of CR and made it simpler to find the more obscure CA. Ovulation scars were more difficult to find on the surface of the distended ovaries of pregnant females than in females from the hunting season. If CAA (regressing accessory corpora lutea) last more than one year, and thus may be confused with CA, the ovulation scars will facilitate separation of CA and CAA.

Material for retrospective reproduction analysis in reindeer should be collected preferably from females shot during the hunting season, both because CR, CA and ovulation scars are more easily identified at that time of the year, and because animals that are shot for other reasons can be utilised. The collection routines need to be improved in order to collect sufficient and reliable data. Material for several projects and institutions were collected in Forelhogna during hunting 1996. A common identification following all samples from each animal is important in such cases. Unfortunately there were no such routines.

Ovulation scars should be identified on the surface of intact ovaries, before sectioning of formaldehyde fixed ovaries into 1-2 mm slices for locating CR and CA by back-lighting and low magnification. Only when necessary should stained microtome sections be prepared. Paraffin embedding should be used for ovaries that were never frozen, otherwise a freezing microtome will suffice.

The pregnancy rate of calves in Forelhogna was estimated to be more than 40%. This was based on finds of CR in one-year old females in 1996, pregnant calves killed during winter in 1984 and the proportion of females shot in the autumn 1996 with a number of CA+CR equaling their age (total n=25). The pregnancy rate based on CR for older females in 1996 (96%) was in good agreement with the rate in 1984 (98%) based on the presence of foetuses in winter.

Key word: Reindeer – *Rangifer tarandus* – reproduction – ovary analysis

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 jakttida, 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, november 1998

Thrine Moen Heggberget

Innhold

Referat.....	3
Abstract.....	4
Forord.....	5
1 Generell innledning for Delrapport I og II.....	6
2 Problemstillinger for Delrapport II.....	7
3 Stadier i utviklingen av ovarie-strukturer hos pattedyr.....	7
4 Valg av terminologi.....	8
5 Ovariestruktur for rein og caribou beskrevet i litteraturen.....	9
5.1 Før ovulasjon.....	9
5.2 Drektighetstida.....	9
5.3 Perioden etter kalving.....	10
5.4 Registrering av drektigheter fra tidligere år ...	10
5.5 Ovulasjoner som ikke resulterte i drektighet.....	10
6 Undersøkelse av kjønnsorganer fra norsk rein.....	11
6.1 Innledning.....	11
6.2 Materiale og metoder.....	11
6.3 Resultater og diskusjon.....	12
6.3.1 Identifisering av ovariestrukturer.....	12
6.3.2 Tolkning av individuell reproduksjonshistorie.....	13
6.3.3 Reproduksjonsrater hos villreinen i Forelhogna.....	15
7 Svar på problemstillingene.....	16
7.1 Hvilke faktorer i reproduksjonshistorien kan belyses?.....	16
7.2 Hvor langt tilbake i tid kan reproduksjonshistorien tolkes?.....	16
7.3 Hvilke metoder bør velges?.....	17
8 Konklusjon.....	18
9 Litteratur.....	18

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 diktningen. 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 helsetilstand skal opprettholdes på et høyt nivå.
- Rømninger og annen påvirkning fra viltoppdrett 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 for 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 bestandsparametere. 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. En gjennomgang og oppsummering av litteraturen**" 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 (denne rapporten)** 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 Problemstillinger for Delrapport II

Hensikten med Delrapport II er å vurdere analyse av reproduksjonsorganer, spesielt ovarier, fra rein som metode for å innhente kunnskap om reproduksjon og tidlig kalvedødelighet hos villrein. Vurderingen er basert på generell litteratur om ovariestruktur, litteratur som beskriver ovariestrukturer hos rein, dessuten på undersøkelser av ovarier og uteri fra norsk rein i kombinasjon med opplysninger om melk i juret, drektighet og dyras alder. Problemstillingene har vært:

1. Hvilke faktorer i reproduksjonshistorien kan belyses?
2. Hvor langt tilbake i tid kan reproduksjonshistorien tolkes?
3. Hvilke morfologiske eller histologiske metoder er mest hensiktsmessige?

3 Stadier i utviklingen av ovarie-strukturer hos pattedyr

Den følgende generelle beskrivelsen bygger hovedsakelig på Mossman & Duke (1973).

Ovariene (eggstokkene) hos pattedyrhunner gjennomgår en modnings-prosess fram til kjønnsmodning og deretter sykliske forandringer knyttet til ovulasjons-syklus (egg-løsnings-syklus) og reproduksjons-syklus. Hos individer som oppnår en høy alder for arten skjer det en aldriings-prosess som resulterer i at ovulasjonene og de sykliske forandringene opphører.

Hos umodne individer inneholder ovariene et stort antall umodne egganlegg som for det meste ligger nær overflaten av ovariet. I tverrsnitt ser ovarie-vevet mer kompakt og homogent ut hos umodne enn hos kjønnsmodne individer. Gjennom kjønnsmodnings-prosessen dannes det gradvis follikler omkring noen av eggene. Utviklingen av en follikel innebærer at det dannes en avrundet kapsel som omgir egget. Folliklen får gradvis et økende antall cellelag og økende differensiering av cellene. Hos de fleste arter dannes det ganske tidlig også et væskefylt hulrom i folliklene. Når egg-løsningen nærmer seg blir dette hulrommet svært mye større enn egget hos mange arter. Dersom bare en follikel modnes og ovulerer av gangen kan den modne, blæreformede folliklen oppta en stor del av ovariet.

Ved ovulasjonen dannes det en åpning gjennom follikel-veggen og ovarieveggen og egget forlater ovariet gjennom denne åpningen. Dette kan resultere i arr på overflaten av ovariet som viser at ovulasjon har funnet sted. Hos mange arter heles ovarieveggen i løpet av meget kort tid, gjerne få dager.

En karakteristisk forandring i den ovulert folliklen setter igang straks etter ovulasjonen. Noen av cellene vokser innover i hulrommet i folliklen og øker i størrelse. I løpet av få dager er folliklen omdannet til et hormonproduserende, kompakt gult legeme (*corpus luteum*) med karakteristiske store, avrundede, gjerne mangedekantede celler, en del kapillærer og i noen tilfeller noe bindevev i sentrum av legemet. Denne prosessen kalles luteinisering. Gule legemer inneholder et gult pigment, lutein, som gir dem en karakteristisk farge (Harrison & Weir 1977). Hos noen arter, deriblant hjortedyra, inneholder de gule legemene en blanding av store og små celler. Det gule legemet blir gjerne større enn folliklen var før ovulasjonen.

Dersom befruktning av ovulerte egg ikke finner sted starter en nedbryting av cellene i det gule legemet. Det avtar i størrelse og forsvinner trolig etter hvert. Dersom fosterutvikling setter igang beholder det gule legemet i hovedtrekk sin struktur og funksjon gjennom hele drek-

tighetsperioden. Dette kan kalles for et sant gult legeme (*corpus luteum verum*) (Langvatn 1992).

Det er ikke uvanlig at ovariene hos drektige individer i tillegg til de gule legemene som er beskrevet ovenfor inneholder ett eller flere liknende, hormonproduserende, men mindre legemer. Disse har som oftest oppstått ved at en eller flere follikler som ikke har ovulert også luteiniserer og danner mindre, aksessoriske, gule legemer i forbindelse med en drektighet.

De gule legemene gjennomgår en nedbryting og tilbakedanning etter avsluttet svangerskap. For de sanne gule legemene kan prosessen være relativt langvarig og etterlater mangeårige arr i ovarie-vevet hos noen arter. Hastigheten og stadiene i nedbrytingen er karakteristisk for artene (Mossman & Duke 1973, Harrison & Weir 1977, Langvatn 1992). Varighet og karakteristiske trekk ved tilbakedanningsstadier og arr etter aksessoriske og sekundære gule legemer kan avvike fra de sanne gule legemene. Dette er også karakteristisk for artene.

4 Valg av terminologi

I litteraturen er det benyttet en del synonyme betegnelser på aktive og tilbakedannede typer og stadier av gule legemer. Terminologien og forkortelsene som er valgt i denne rapporten (uthevet nedenfor) følger Langvatn (1992).

Primært corpus luteum (PCL) = *primært gult legeme* er dannet fra en ovulert follikel og betegner det gule legemet fra tidspunktet for ovulasjonen fram til et embryo kan påvises eller til nedbryting av det gule legemet blir synlig dersom befruktning ikke skjer.

Corpus luteum spurium (CLS) er et tidlig nedbrytingsstadium som utvikles fra et PCL når det ikke blir noen befruktning.

Corpus luteum verum (CLV) = *sant gult legeme* utvikles fra et PCL og varer så lenge det finnes et implantert foster.

Corpus luteum accessorium (SCL) = *aksessorisk gult legeme* dannes av en luteinisert follikel som ikke har ovulert. Det finnes hos individer som har PCL, CLS eller CLV.

Corpus luteum of post conception (CLPC) utvikles fra en follikel som ovulerer hos et individ som allerede er drektig.

Corpus rubrum (CR) = *rødt legeme* betegner de første tilbakedanningsstadiene av et CLV fra og med kalvingen fram til neste kalvings-sesong (ca 12 måneder).

Corpus albicans (CA) = *kvitt legeme* betegner tilbakedanningsstadiene av et CLV fra en drektighet som ble avsluttet mer enn ca 12 mnd. tidligere. (Hos noen arter er disse legemene hvite, derav navnet, men hos rein inneholder de brun-oranger pigment.)

Corpus Albicans accessorium (CAA) = *aksessorisk kvitt legeme* betegner tilbakedanningsstadiene av et CLA.

5 Ovariestruktur for rein og caribou beskrevet i litteraturen

Dauphiné (1978) beskrev ovarienes morfologi og histologi hos barren-ground caribou (*Rangifer tarandus groenlandicus*), delvis ved egne undersøkelser, men også ved å oppsummere tidligere litteratur, inkludert noen lite tilgjengelige dr.-avhandlinger. Leader-Williams & Rosser (1983) undersøkte ovariestrukturer hos rein (*Rangifer tarandus tarandus*) av norsk opprinnelse på Sør-Georgia. Leader-Williams & Rosser (1983) baserte sin klassifisering av strukturer og strukturenes utviklingsstadier på arbeidet av Dauphiné (1978), men konklusjonene avvok i noen tilfeller. I begge disse arbeidene ble først 0,5-1 mm tykke skiver av ovariene undersøkt makroskopisk med gjennomfallende lys. Deretter ble et utvalg undersøkt ved hjelp av tynne, fargede snitt og mikroskopi. Dauphiné (1978) ga histologiske beskrivelser av ovarievevet i ulike stadier.

5.1 Før ovulasjon

Dauphiné (1978) grupperte egg-folliklene hos caribou på grunnlag av størrelse. Folliklene var oftest elliptiske i tverrsnitt, og gjennomsnittet av ellipsens to diameterer ble brukt som mål for follikelstørrelsen. Både antallet og størrelsen av folliklene økte med alderen hos simler som ennå ikke hadde vært drektige. Follikelstørrelsen økte også utover sommeren og høsten innen hver alderskategori. Bare få av kalvene som var yngre enn 2 uker hadde follikler som var større enn 2 mm. Follikler som var mer enn 8 mm fantes hos 2-åringene i september, men ikke hos yngre simler. Andelen simler som hadde follikler med større diameter enn 5 mm økte fra juni til september og det ble ansett som sannsynlig at follikler med større diameter enn 8 mm i september kom til å ovulere. McEwan (1963, sitert av Dauphiné 1978) fant follikler med diameter opp til 14 mm i brunsttida hos caribou.

Leader-Williams & Rosser (1983) fant at follikelutviklingen for reinkalvene på Sør-Georgia skjedde raskere enn hos cariboukalvene i Dauphiné's (1978) undersøkelse. Follikler med gjennomsnittsdiameter på mer enn 2 mm fantes hos nesten alle reinkalver. Noen av kalvene hadde follikler som var større enn 5 mm allerede om sommeren, men det var tilsynelatende ingen ovulasjon hos kalvene om høsten, siden gule legemer ikke ble påvist i kalvenes ovarier på høsten eller vinteren.

5.2 Drektighetstida

De tidligste stadiene av et gult legeme etter at en follikkel ovulerer hos rein og caribou er ikke beskrevet i den litteraturen jeg har hatt tilgjengelig, men hos andre cervider ble den ovulerte folliklen fullt utviklet til et primært gult legeme (PCL) i løpet av 6-9 dager (Langvatn 1992). Helt

nye PCL hadde hos disse cervidene et væskefylt hulrom i midten, omgitt av en foldet yttervegg som var kledd innvendig med et lag av luteiniserende granuloceller. Etter noen dager fylte luteiniserende celler denne kapselen, slik at veggen ble glattet ut og det nye gule legemet antok en rund eller oval form (Langvatn 1992). Dauphiné (1978) beskrev det sanne gule legemet (CLV) (kalt corpora lutea of pregnancy, CLP, av Dauphiné 1978) hos synlig drektige caribou-simler som runde eller ovale i tverrsnitt og helt fylt med luteinisert vev. De opptok det meste av ovariet. De var omgitt av en jevn, fibrøs bindevevskapsel og gjennomvevd av et nettverk av tynne kollagene fibrer og kapillærer. De luteiniserende cellene var runde eller ovale og tett pakket. Cytoplasmaet var gjennomskiktig og hadde små vakuoler. Cellekjernene var framtrødende, runde, med klart plasma og omgitt av en tynn, mørk membran. I siste tredjedel av svangerskapet oppsto det store, trolig lipidfylte, vakuoler i noen av de luteiniserende cellene. I sterkt vakuoliserte celler var kjernene innskrumpet, kantete, og ugjennomsiktige. De siste 2-3 ukene før kalving var vevet i CLV mye mer heterogent enn i begynnelsen av svangerskapet med hensyn til størrelse, form og gjennomsiktighet av celler og cellekjerner, et tegn på nær forestående tilbakedanning av det luteiniserende vevet.

CLV økte i størrelse i begynnelsen av svangerskapet (Dauphiné 1978). Størrelsen, målt på samme måte som for folliklene, varierte fra 8,7 mm til 14,1 mm i november-desember, fra 9,6 mm til 18,2 mm i april og fra 10,0 mm til 17,4 mm i juni. De tilsvarende gjennomsnittstørrelsene var 11,5 mm, 13,4 mm og 13,2 mm. McEwan (1963, sitert av Dauphiné 1978), fant derimot at størrelsen var uendret gjennom svangerskapet hos caribou, men at størrelsen av de luteiniserende cellene økte i begynnelsen av svangerskapet. Dauphiné (1978) mente at økningen i cellestørrelse kunne forklare en økning i størrelsen av de gule legemene.

Dersom et ovariepar hadde mer enn ett gult legeme ble det største regnet som CLV og de andre som aksessoriske (CLA) (kalt sekundære hos Dauphiné 1978 og Leader-Williams & Rosser 1983). Dauphiné (1978) fant dessuten histologiske forskjeller ved at kapillærene var begrenset til preiferien av CLA, til forskjell fra CLV. CLA, vanligvis bare ett, fantes hos henholdsvis 69 %, 79 % og 93 % av de drektige reinsimlene i tre adskilte flokker fra Sør-Georgia (Leader-Williams & Rosser 1983). Blant barren-ground caribouene hadde bare 35 % av de drektige simlene CLA (Dauphiné 1978). Andelen simler som hadde CLA forandret seg ikke signifikant i løpet av drektighetsperioden (Dauphiné 1978, Leader-Williams & Rosser 1983) og bare 2 av 61 CLA hadde større diameter enn det minste CLV som ble målt hos caribou (Dauphiné 1978). Dauphiné (1978) henviste til et upublisert arbeid av McEwan (1963) der de fleste CLA ble ansett for å være dannet fra ovulerte follikler som luteiniserende før eller samtidig med CLV. I terminologien etter Langvatn (1992a) som benyttes her ville disse legemene bli definert som CLS (*corpus luteum spurium*) dersom de ovulerte og luteiniserende før CLV, og som et ekstra CLV der-

som de ovulerte og luteinisererte samtidig med et annet CLV. CLPC (corpus luteum of post conception) er ikke påvist hos rein eller caribou.

5.3 Perioden etter kalving

Dauphiné (1978) registrerte en rask tilbakedanning av CLV til et rødt legeme (CR) etter kalving hos caribou. En måned etter kalving, i juli, var de fleste luteinisererte cellene vakuolisert og presset sammen til en amorf, granulert masse, overstrødd med en blanding av normale og nedbrutte kjerner. Kapillærene i CR var framtreddende, hadde fortykkede vegger og var mer og mindre sammenklemt.

Etter 3 måneder, før neste brunst, hadde CR skrumpet ytterligere, men de var fremdeles tilnærmet runde. Dauphiné (1978) beskrev at bindevev-strenger strålte inn fra kapselen omkring CR mens kapillærer og rester av luteinisert vev ble presset sammen til kompakte masser inne i dette bindevevet. De fleste luteinisererte cellene var borte, og de som var igjen var vakuolisert, uten kjerne og samlet i små grupper i bindevevet.

Etter 5 måneder, i november og desember, lå noen CR dypt i ovariene og var deformert av trykket fra store follikler og nye gule legemer (Dauphiné 1978). De hadde nå mer bindevev og mindre luteinisert vev enn etter 3 måneder. Strenger av bindevev snodde seg gjennom CR og omsluttet tette samlinger av kapillærer og spredte luteinisererte celler som var fullstendig vakuolisert. Mange av de store vakuolene var oppdelt av tynne membraner med brunt og orange pigment. Noen CR viste en atypisk utvikling etter 3-5 måneder ved at en del av det luteinisererte vevet var erstattet av et stort hulrom som inneholdt en blek, amorf substans. Fem måneder gamle CR adskilte seg i størrelse og form fra arr som var ett år gamle eller eldre.

Degenereringen av CLA til aksessoriske hvite legemer (CAA) etter kalving liknet forandringen av CLV til CR, men kapillærer og bindevev manglet i CAA og de utviklet seg til kapsler med luteinisert vev i oppløsning (Dauphiné 1978). De avtok ikke like fort i størrelse som CR (Dauphiné 1978, Leader-Williams & Rosser 1983).

Leader-Williams & Rosser (1983) kunne skille CR, CAA og tidligere års hvite legemer (CA) hos rein fram til brunsten følgende høst ved at CR var større enn CAA, mens CAA var lysere av farge, større og ikke så deformert som CA. Ifølge Dauphiné (1978) besto CA hos caribou av svært tett, fibrøst bindevev og hadde i motsetning til CAA sirkulære virvler av sammenpressede kapillærer. Bare spredte vakuoler fra tidligere luteinisert vev kunne finnes inne i mellom bindevevet. Gamle CA kunne være presset sammen til tynne sigdformede legemer, men noen beholdt en rund form.

5.4 Registrering av drektigheter fra tidligere år

Dauphiné (1978) fant at CA som var ca 12 måneder gamle ikke kunne skilles fra eldre CA hos caribou. Gamle CA så ikke ut til å forsvinne helt, men forble forskjellige fra det relativt homogene ovarie-vevet ellers. Det minste CA som ble funnet hadde en diameter på 0,7 mm. Dauphiné (1978) og Leader-Williams & Rosser (1983) kom til ulike resultater med hensyn til påliteligheten av å benytte antall CA for å estimere drektighetsfrekvenser for henholdsvis caribou og rein. Dauphiné (1978) mente at mange CAA hadde løst seg opp og var forsvunnet i det øvrige ovarie-vevet før 5 måneder var gått, og at de ikke ble tatt med i tellingen av CA hos caribou-simlene han undersøkte. Han begrunnet det på flere måter. Summen av CR og CA oversteg ikke det mulige antallet drektigheter for noen av simlene, tatt i betraktning at ingen av kalvene var drektige. Antall arr økte lineært og sterkt signifikant med caribou-simlenes alder. Sammenhengen mellom alder og antall arr indikerte at arr ble akkumulert i minst 8 år med en gjennomsnittsrate på 0,84 arr pr. år. Estimert for kalveproduksjonen i simlenes 10 første leveår på grunnlag av antall CA+CR, og på grunnlag av aldersavhengige drektighetsrater, ga nesten identiske resultater, henholdsvis 6,9 og 6,98 kalver.

I motsetning til dette fant Leader-Williams & Rosser (1983) det vanskelig å skille CAA fra CA hos rein etter neste brunst, når nye gule legemer ble dannet. De fant dessuten indikasjon på at CAA kunne være varige og bli tatt med i tellingen av CA fordi en del av reinsimlene hadde flere CA enn antall mulige drektigheter skulle tilsi. Hos 38 % av simlene som var mer enn 2 år gamle fant de færre gule arr enn det maksimale antallet svangerskap hver simle kunne ha hatt, alderen tatt i betraktning. Men 29 % hadde flere gule arr enn det mulige antallet drektigheter. Dette indikerte at ikke bare CA, men også CAA, ble akkumulert over mer enn ett år hos rein. Antallet pigmenterte legemer i ovariene kunne derfor ventes å gi et for høyt estimat for kalveproduksjonen. Reproduksjonsraten var 0,93 når den ble estimert fra forholdet mellom alder og antall gule arr, mens den var 0,90 når den ble estimert fra registrering av fostre. Det var altså likevel relativt god overensstemmelse mellom estimate-
ne.

5.5 Ovulasjoner som ikke resulterte i drektighet

PCL som dannes etter en ovulasjon går over til et corpus luteum spurium (CLS) dersom simla ikke blir drektig, og er etter definisjonen et tidlig nedbrytings-stadium av PCL. Hos caribou var CLS i tidlige stadier relativt store (3-7 mm) og karakterisert av luteinisert vev i nedbryting, en tynn bindevevskapsel, dårlig utviklet bindevevsnett i det gule legemet og et rudimentært kapillærnett der de få kapillærene som fantes var nær periferien av det gule legemet (Dauphiné 1978). Nedbrytingen av luteinisererte

celler så ut til å følge samme mønster som i CR, men cellene var mindre enn i CLV og CR. Eldre CLS var små (mindre enn 3 mm) og kantete, med fullstendig vakuolisering av det luteiniserte vevet. Det eneste bindevevet i disse legemene var et fint nettverk mellom de luteiniserte cellene. Svært få kapillærer fantes. De luteiniserte cellene inneholdt pigmentkrystaller i vakuolene. Det generelle ovarievevet invaderte og utslettet gradvis CLS som de genererte raskere enn både CR og CAA. Langvatn (1992) påpekte at det ikke var noen informasjon i cervide-litteraturen som indikerte at CLS kunne spores lenger enn ca 2 måneder etter ovulasjonen.

6 Undersøkelse av kjønnsorganer fra norsk rein

6.1 Innledning

Basert på den tidligere litteraturen hadde vi følgende utgangspunkt for undersøkelsene av kjønnsorganer fra norsk villrein:

1. I perioden fra kalvingstida til høstbrunsten skulle det være mulig å bestemme med god sikkerhet om en simle hadde vært drektig eller ikke siste vinter, basert på forekomsten av CR. CR burde kunne identifiseres både makroskopisk og mikroskopisk.
2. Det var mer uklart om en simles totale antall svangerskap kunne estimeres fra CR pluss antall CA.

6.2 Materiale og metoder

Kjønnsorganer ble samlet inn fra villreinsimler og tamreinsimler i 1996-97. Villreinsimler ble felt ved ordinær jakt i Forelhogna i august og september 1996 (n=36). Tamreinsimlene fra Trollheimen ble slaktet i november 1996 (n=15) og fra Rørøsområdet i januar 1997 (n=3). Kjønnsorganene ble mottatt frosset. Etter opptining ble ovariene skilt fra uterus, lagt i 10 % formalin og oppbevart i formalinen i minst 2 uker før analyse. Opplysninger om melk i juret hos villreinsimlene ble innhentet fra jegerne. Fostrene hos tamreinsimlene ble veid og kronebakpart-lengde (crown-rump length) av fostrene ble målt. Simlene ble dessuten aldersbestemt ved tannutviklingen hos halvannet-åringene og tannsnitt hos eldre dyr.

Ett av villreinovariene fra 1996 ble snittet opp fullstendig med frysemikrotom i 14 mikron tykkelse. Hvert 15. snitt ble lagt på objektglass i riktig rekkefølge. Dette gjør det mulig å danne seg et 3-dimensjonalt bilde av ovariets indre struktur med hensyn til antall, størrelse og plassering av follikler, ulike typer av gule legemer, og tilbake-danningsstadier av gule legemer (Heggberget & Christensen 1994). Snittene ble farget med haematoxylin/eosin.

De øvrige ovariene ble skåret opp på langs med skalpel i ca 1-2 mm tykke skiver, men slik at skivene forstøtt hang sammen langs den ene kanten av ovariet, i overensstemmelse med metoden som benyttes i NINA på ovarier fra elg.

De fargede, tynne snittene ble analysert mikroskopisk. Skalpelsnittene ble analysert på tre måter: 1) makroskopisk under godt lys, 2) ved hjelp av en enkel lupe med innlagt lys som forstørret omkring 1,5 ganger og 3) under stereolupe med forstørrelse fra 6,6 til 40 ganger og gjennomfallende lys.

De skalpelsnittede ovariene ble undersøkt av 2 personer, uavhengig av hverandre. Vi forsøkte å registrere follikler

og å identifisere og telle ovulasjonsarr, gule legemer av ulike typer (PCL, CLS, CLV, CLA) og tilbakedanningsstadier av gule legemer (CR, CA og CAA). Den største diameteren av den største folliklen (> 2 mm i diameter) og av alle aktive gule legemer (PCL, CLS, CLV og CLA) ble målt (til forskjell fra Dauphiné (1978) og Leader-Williams & Rosser (1983) som målte to diametre vinkelrett på hverandre og beregnet gjennomsnittsdiameteren).

I tillegg til litteraturbeskrivelsene av reinovarier (Dauphiné 1978, Leader-Williams & Rosser 1983) benyttet vi oss av de erfaringene vi har med ovarieanalyse av andre pattedyrarter og Langvatns (1992) litteraturgjennomgang med hensyn til cervide-ovarier og beskrivelse av hjorte-ovarier.

6.3 Resultater og diskusjon

6.3.1 Identifisering av ovariestrukturer

Små follikler som var mindre enn 2 mm i diameter og små CLA var lettere å identifisere i fargede, histologiske preparater under mikroskop enn i de ufargede, skalpelsnittede ovariene. I skalpelsnittede, ufargede ovarier var mellomstore og store follikler (2-15 mm i diameter) og store gule legemer (PCL, CLS og CLV; 9,4-14,8 mm i diameter) lette å finne både med og uten forstørrelse. Gule legemer adskilte seg tydeligere fra resten av ovariet ved sin vevstruktur enn ved fargen, som var svært lys, nærmest gulhvitt. Vevstrukturen så homogent kornet ut. Disse legemene var skarpt avgrenset mot kapselen som omga dem. PCL, CLS og CLV kunne som regel ikke skilles makroskopisk, men simlene som hadde fostre måtte per definisjon ha et CLV. Hos 12 tamreinsimler med fostre fra Trollheimen i november 1996 og Rørosområdet i januar 1997 var CLV 10,9–14,8 mm i diameter. Hos 3 tamreinsimler uten synlige fostre fra Trollheimen i november 1996 var de gule legemene (PCL eller CLS) 9,4-11,7 mm.

Parafinsnitting av ovarier som ikke har vært frosset før fiksering gir bedre preparater for studier av cellestruktur enn frysesnitting (Langvatn 1992). Sannsynligvis er det lettere å skille nye PCL, der luteineringen av cellene så vidt har begynt og hulrommet ennå ikke er fylt av luteinisert vev, fra store follikler i histologiske preparater enn i ufargede, skalpelsnittede preparater.

Hos simler som hadde 2 gule legemer var det i alle tilfellene stor størrelsesforskjell på dem, slik at CLV og CLA kunne skilles makroskopisk på størrelsen. Fem drektige tamreinsimler fra november og januar i Trollheimen og Rørosområdet hadde ett CLA som var omkring halvparten så stort i diameter (5,3-6,4 mm) som CLV (11,0-12,8 mm). CLA kunne være mindre skarpt avgrenset enn CLV, og ikke alltid like jevnt avrundet, men hadde samme farge og makroskopiske vevstruktur som CLV. De minste CLA kunne bli oversett når ovariene ble undersøkt uten stereolupe og gjennomfallende lys.

CR, CA og CAA hadde en framtrødende brun-oranger farge som umiddelbart gjorde dem enklere å finne i ufargede, skalpelsnittede ovarier, med eller uten bruk av stereolupe, enn i de fargede mikrotomsnittene som ble undersøkt med mikroskop. Dette skyldtes at det naturlige pigmentet forsvinner når de tynne snittene farges for mikroskopering. Forutsatt at pigmentet bevares like lenge som arvevet lar seg identifisere mikroskopisk, vil det derfor være enklest å lokalisere disse strukturene i ufargede skalpelsnitt. Det bør imidlertid undersøkes om vevstrukturen i CA bevares lenger enn pigmenteringen. Det kan gjøres ved å fargefotografere skalpelsnitt av ovarier som har færre CA enn forventet og deretter lage histologiske preparater (mikrotomsnitt) fra disse snittflatene for sammenlikning.

Hos rein felt i jaktida var det brun-oranger pigmentet ofte ikke så konsentrert i CR og CAA som i CA, slik at de virket lysere enn CA. CR og CA var likevel mye sterkere farget enn de gule legemene. De var også mindre enn de gule legemene, hadde en annen vevstruktur og virket ikke like klart avgrenset mot det øvrige ovarievevet. Under stereolupe var det mulig å se at CR inneholdt kapillærer som ofte var spiralsnodd. Som regel hadde CR beholdt en rund form, men kunne være presset noe skjeve av store follikler. Etter brunstida, når nye gule legemer var dannet, ble makroskopisk bestemmelse av CR mer usikker, i overensstemmelse med Leader-Williams & Rosser (1983).

I motsetning til Dauphiné (1978) fant vi gamle ovulasjonsarr på overflaten av ovariene. Jeg er ikke kjent med beskrivelser av slike gamle ovulasjonsarr i tidligere rein- og caribou-litteratur, men Langvatn (1992) fant opptil 11 ovulasjonsarr i ovariepar hos hjort. Ovulasjonsarrne hos norske reinsimler var ofte svært små. De eldre arrne framsto uregelmessig stjerneformete, svakt fortykkede ujevnheter av bindevev i ovariets overflate og var vanskelig å se uten forstørrelse. Arr fra siste brunstperiode dannet mer og mindre runde fortykninger som var omgitt av en rand av tynt, gjennomskinnelig ovarie-epitel.

For simler felt i jaktida kan ovulasjonsarrnes utseende bidra til å identifisere CR fordi arret som korresponderte med CR ofte fremdeles skilte seg ut fra de eldre arrne. Brun-oranger legemer som ikke korresponderte med et ovulasjonsarr ble regnet som CAA. En mulig feilkilde for bestemmelse av CAA kan være at arr kamoufleres av andre ujevnheter i overflaten av ovariet.

I ovarier fra jaktida var ovulasjonsarrne til god hjelp når det gjaldt å finne CA med lite pigment og skille mellom flere CA som lå tett sammen. Dette førte til at det ble funnet flere CA ved bruk av stereolupe, fordi lupen gjorde det mulig å identifisere små ovulasjonsarr. At det var mulig å finne gamle ovulasjonsarr ble ikke oppdaget før etter at ovariene var skalpelsnittede og sammenhengen mellom arvevet på overflaten av ovariet og innholdet av CR og CA ble klar. Ovarieoverflaten var da svært oppstykket og derfor ble det ikke lagt arbeid i å forsøke å finne alle

ovulasjonsarr hos alle simler. Det bør gjøres mens ovariene er hele.

Enkelte ovulasjonsarr korresponderte med et lite og svakt farget, knapt synlig CA, og i noen tilfeller var det ikke mulig å finne noe korresponderende CA. En mulig forklaring er at ovulasjonsarrene er synlige lenger enn CA, men det kan også ha dreid seg om ovulasjoner som ikke førte til drektighet, dvs CLS som var helt tilbakedannet. Kanskje varer ovulasjonsarrene hele livet, men for å undersøke varigheten trengs det en mer fullstendig registrering av arr enn i denne undersøkelsen.

I teorien viser antall ovulasjonsarr ovulasjonsraten. For hjort fant Langvatn (1992) det vanskelig å benytte arrene til dette. Mulighetene ser ut til å være bedre for rein, men dette må undersøkes nærmere.

Hos de drektige simlene var det vanskelig å se det nyeste ovulasjonsarr som korresponderte med CLV. Årsaken var at ovarieveggen var utspilt på grunn av CLV, slik at arvevet ble glattet ut. I de tidlige drektighetsstadiene fra november og januar som var representert i denne undersøkelsen framsto arr som et relativt stort sirkulært område der det luteiniserende vevet skinte litt tydeligere gjennom overflaten av ovariet. Dette området hadde bare et svært uklart sirkulært og radiært vevsmønster. Dette kan være forklaringen på at Dauphiné (1978) mente at ovulasjonsarrene forsvant raskt hos caribou. Men når det gule legemet tilbakedannes og skrumper sammen trer arr klarere fram igjen.

Det ble funnet gamle ovulasjonsarr hos drektige simler, men det er mulig at også gamle arr vil bli midlertidig usynlige på grunn av den utspilte ovarieveggen dersom de befinner seg der ovarieveggen er mest utspilt av det gule legemet, eller av en svært stor follikkel. I hvilken grad dette kan være et problem for registrering av ovulasjonsarr under brunst- og drektighets-periodene kan undersøkes ved å sammenlikne antall ovulasjonsarr i forhold til simlens alder i ovarier med og uten gule legemer eller store follikler.

Mange av de histologiske trekkene som skiller PCL og CLS eller CR, CAA og CA (Dauphiné 1978, Langvatn 1992) kan bare sees i tynne snitt under stor forstørrelse. CAA og CA kan dessuten være små, slik at systematisk mikrotomsnitting av begge ovariene fra hvert dyr vil gjøre det lettere å finne alle. Avstanden i ovariet mellom snittene som monteres for mikroskopisk undersøkelse må i så fall være liten og de må monteres systematisk, i riktig rekkefølge, slik at en kan danne seg et romlig bilde av ovariets indre strukturer for å kunne telle eller måle dem. Men gjennomsnitting av ett ovarium tok 2 timer for en svært øvet laborant. I dette prosjektet snittet vi bare ett ovarium på denne måten, fordi det ville ha gått med 4 timer pr. simle bare til snittingen. Tidsforbruket begrenser bruken av denne metoden. En tidsbesparende og på flere måter bedre framgangsmåte kan i mange sammenhenger være først å lokalisere ovulasjonsarr på utsiden

av ovariene, deretter undersøke skalpelsnitt, og til slutt lage mikrotomsnitt bare av de strukturene som trenger histologisk undersøkelse.

6.3.2 Tolking av individuell reproduksjonshistorie

De fleste simlene fra Forelhogna i august og september 1996 (93,3 %, n=30) hadde et CR som var ca. 3-4 mm i diameter. Blant simlene som hadde melk i juret og altså hadde vært drektige siste vinter, fant vi CR hos alle dem vi mottok begge ovariene fra (n=17). Dette indikerer en god nøyaktighet i identifikasjon av CR, slik at drektighet forutgående sesong kan bestemmes med stor sikkerhet for simler felt i jaktida. To simler hadde verken melk eller CR og hadde følgelig ikke hatt kalv siste sesong. Den ene var en ett-åring som dermed ikke hadde hatt kalv i det hele tatt. I overensstemmelse med dette hadde den heller ingen ovulasjonsarr eller CA. Den andre simlas alder var ukjent, men den hadde minst 4 CA som viste at den hadde vært drektig i tidligere sesonger. Dessuten hadde den en follikel på 14,2 mm som trolig var klar til å ovulere.

Pattedyrarter som får mer enn en unge i kullet ovulerer flere follikler samtidig, noe som resulterer i flere samtidige CLV. I en flokk med innførte tamrein i Canada hadde 24,7 % av simlene tvillingfoster i to av åra i en 6-årig undersøkelse (Godkin 1986). Dette inntraff etter somrer med mer nedbør og bedre plantevekst enn vanlig. I de andre åra var tvillingraten 0,4 %. Tvillingfødsler er vanligvis sjeldne hos rein og fosterundersøkelser av drektige villreinsimler i Norge har ikke avslørt tvillinger. Vi fant heller ikke mer enn ett foster og ett CLV hos noen av tamreinsimlene fra 1996-97 (n=12). Dette forenkler ovarieanalysen ved at en kan regne med at hver drektighet bare etterlater ett CA. Dersom ingen CAA mistolkes som CA og ingen CA forsvinner med alderen kan en derfor vente at antallet CA+CR viser hvor mange drektigheter hver simle har hatt, og at antallet derfor ikke skal overstige simlens alder. Vi fant ikke flere CA+CR enn alderen skulle tilsi hos noen av de aldersbestemte simlene fra Forelhogna høsten 1996. Det var dermed ingen direkte indikasjon på at CAA ble feiltolket som CA. Dette er i overensstemmelse med Dauphiné (1978) for en bestand av barren-ground caribou, men står i motsetning til Leader-Williams & Rosser (1983) for rein på Sør-Georgia.

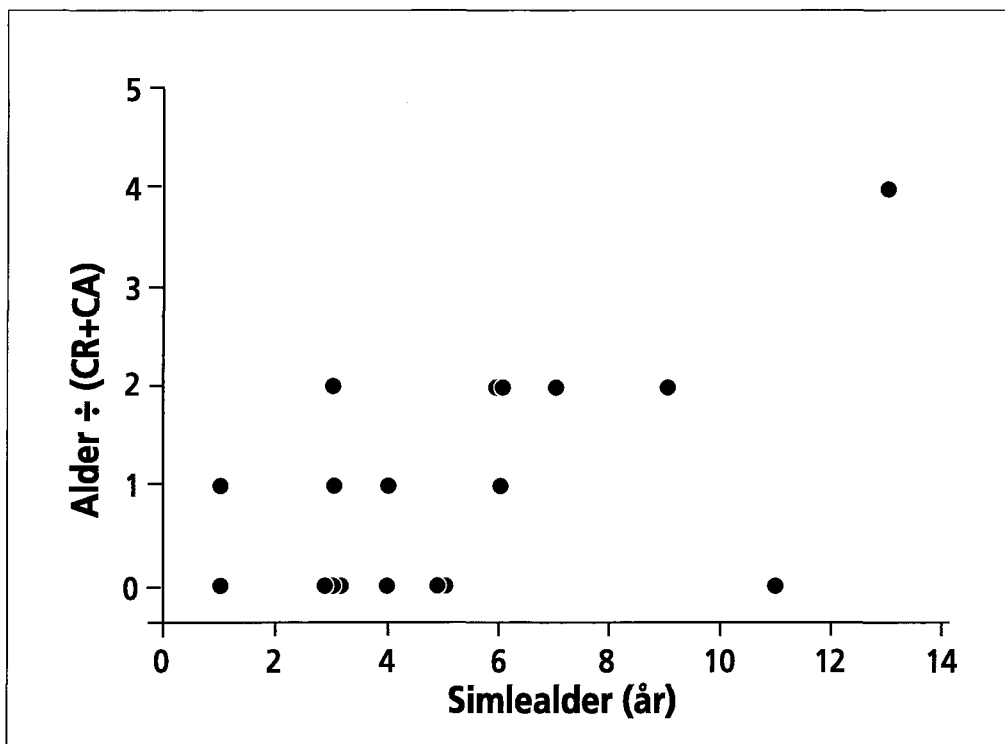
CAA ble funnet hos bare 7 % av Forelhogna-simlene (n=27). Til sammenlikning hadde 42 % (n=12) av de drektige tamreinsimlene fra november 1996 og januar 1997 i Trollheimen og Rørosområdet CLA (som danner CAA etter at kalven er født), mens denne andelen var 35 % i en bestand av barren-ground caribou (Dauphiné 1978) og 69 %, 78 % og 93 % i tre reinbestander på Sør-Georgia (Leader-Williams & Rosser 1982). Det er tydelig at andelen simler som danner CLA under svangerskapet og dermed har CAA om høsten varierer mye mellom bestander. Andelen simler med CAA i Forelhognabestanden synes likevel svært lav, og det kan hende at noen CAA likevel har blitt mistolket som CA, men at dette er

oppveid av at noen CA har forsvunnet med tiden. Registrering av ovulasjonsarr før ovariene skjæres opp kan ventes å gi sikrere skille mellom CAA og CA.

Dauphiné (1978) mente at CA ble bevart i minst 8 år hos caribou-simlene han undersøkte og at CAA ikke ble telt med, mens Leader-Williams & Rosser (1983) mente at noen CAA ble feiltolket som CA og at dessuten noen CA forsvant hos reinsimler fra Sør-Georgia. Langvatn et al. (1994) viste at mens CA+CR var lik det kjente antallet kalver for 2- og 3-årige hjortekoller var CA+CR mindre enn antallet kalvefødsler for noen av kollene fra og med 4 års alder. Det kan forholde seg på liknende måte hos norsk rein. Imidlertid ser det ut til at pigmenteringen av CA varer lenger for Svalbardrein enn for hjort (Langvatn pers. medd.).

For å undersøke hvordan dette forholdt seg for Forelhognasimlene ble differansen mellom alder og antall CA+CR registrert (**figur 1**). Hos 8 av dem, i alderen 1-11 år, var antall CA+CR likt med alderen. Det tilsvarer at de ble drektige som kalv og hvert år siden. Hos den 11 år gamle simla må det eldste CA ha blitt bevart i 10 år, med mindre CAA ble feiltolket som CA. Hos de øvrige 10 simlene indikerte antall CA+CR at de hadde 1-4 år uten drektighet. Differansen var størst for den eldste simla på 13 år.

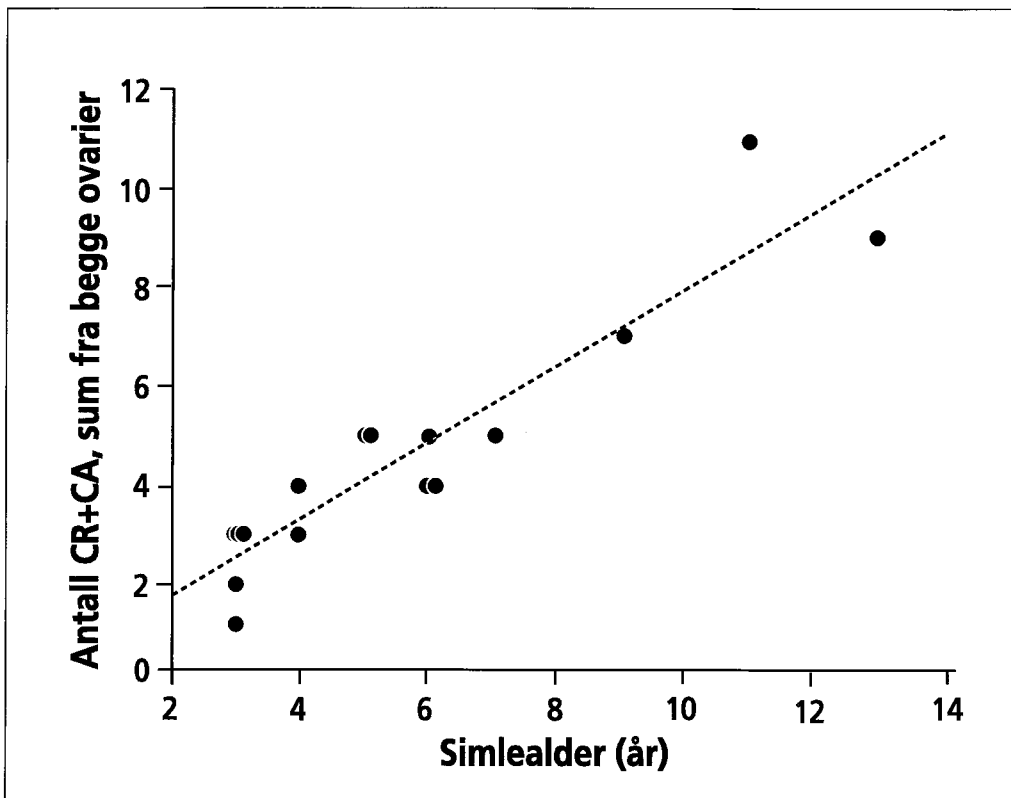
felt vinteren 1984 var drektighetsraten 0,98 (Skogland 1989b) og for de som ble felt høsten 1996 var den 0,96. At estimatet basert på antall CA+CR i forhold til alder var vesentlig lavere kan ha flere årsaker: 1) Noen CA kunne ha forsvunnet eller ble oversett. På bakgrunn av de tidligere studiene av ovariestrukturer som er referert ovenfor er det sannsynlig at det ikke ble funnet spor etter alle tidligere drektigheter hos alle simler. 2) Fertiliteten avtar antakelig hos de gamle simlene slik at forholdet mellom alder og antall drektigheter ikke er lineært. Blant de undersøkte tamreinsimlene var 2 av de 5 eldste (14-15 år gamle) ikke drektige i midten av november, og viste ikke tegn på å ha ovulert samme høst. Forskjellen mellom estimatene for drektighetsraten skyldtes i vesentlig grad den eldste, 13 år gamle simla der det fantes spor etter bare 9 drektigheter. Uten denne simla ga CA+CR et estimat for drektighetsraten på 0,91. 3) Drektighetsfrekvens i bestanden kan ha vært lavere i en del av åra utenom 1984 og 1996, men kalvetellingene i Forelhogna (Skogland 1988, Skogland & Jordhøy 1992, Jordhøy & Skogland 1994, Jordhøy, Strand & Skogland 1995, Jordhøy og Strand 1996, 1997) støtter ikke en slik antakelse. 4) Alderen for noen simler kan være overestimert, siden tilvekstsonene i tennene hos rein ikke er helt entydige. Det er behov for å teste og perfektionere metoden for aldersbestemming ved hjelp av rein med kjent alder.



Figur 1 Estimert antall år uten drektighet (simlas alder når den ble felt minus summen av CA og CR) for simler felt ved jakt i Forelhogna august - september 1996. - Estimated number of years without pregnancies (the sum of CA and CR subtracted from each females age at killing) among female reindeer killed by hunters in Forelhogna August - September 1996.

For å belyse om avviket mellom alder og antall CA+CR var større enn en skulle vente dersom alle CA ble bevart og funnet ble den lineære regresjonen for antall CR+CA i forhold til alder (etter første leveår) for simler som ble felt i jakta i 1996 beregnet (**figur 2**) og sammenliknet med drektighetsratene i enkeltår. Vinkelkoeffisienten for regresjonslinjen, som er et estimat for drektighetsraten, var 0,78. For Forelhognasimler (etter første leveår) som ble

Konklusjonen blir at estimering av hvor mange ganger en simle har vært drektig er forbundet med en usikkerhet som øker med simlas alder og som har tendens til å underestimere antall drektigheter. Det er imidlertid muligheter til å forbedre analysemetoden ved mer erfaring og ved mer fullstendig registrering av ovulasjonsarr, men en må da klare å eliminere arr fra ovulasjoner som ikke har ført til drektighet.



Figur 2 Estimert antall tidligere drektigheter (summen av CA og CR) i forhold til alder for minst 2 år gamle simler felt ved jakt i Forelhogna august - september 1996. Den stiplede linjen viser den lineære regressjonen av antall tidligere drektigheter på simlealder. Regresjonslinjens koeffisienter er: $b_0=0.19$; $b_1=0.78$. – *Estimated number of previous pregnancies (the sum of CA and CR) for females at least 2 years old killed by hunters in Forelhogna August – September 1996. The line represents the linear regression of number of pregnancies on female age. Regression coefficients: $b_0=0.19$; $b_1=0.78$.*

Brunstida innen en villrein- eller caribou-bestand er synkronisert og kortvarig (Skogland 1989a) og foregår hovedsakelig etter at jaktida er slutt i de sør-norske bestandene. Derfor er ovarier fra jaktida velegnet for analyse av reproduksjonshistorie, før CR og ovulasjonsarr deformeres på grunn av veksten av nye gule legemer. Langvatn (1992) kom til samme konklusjon for hjort. På denne tida er CLS heller ikke vanlig, men en 4 år gammel simle med kalv felt i Forelhogna 13 september 1996 hadde et relativt lite (6,9mm) gult legeme som var nesten kompakt av luteinisererte celler. Ovulasjonsarrret var ferskt og framtrepende (jfr. Langvatn 1992, figur 6), så denne simla hadde ovulert ganske nylig. Ovariene inneholdt ingen store follikler. Uterus inneholdt ikke noe foster. Simla kan ha vært i et tidlig stadium av en drektighet, men fordi det gule legemet var så lite og likevel nesten kompakt er det mer sannsynlig at simla ikke hadde blitt drektig og at det gule legemet allerede var i tilbakedanning (CLS). Hos de andre simlene fra Forelhogna 1996 var det ikke indikasjoner på at de hadde ovulert så tidlig på høsten.

6.3.3 Reproduksjonsrater hos villreinen i Forelhogna

Av simlene som ble felt i Forelhogna i august og september 1996 hadde 93 % ($n=30$) vært drektige tidligere på året, men dette utgjør ikke drektighetsraten i bestanden, fordi ett-årige simler (fjorårskalver) som har lavere fertilitet (Skogland 1988) var underrepresentert i materialet. Blant simlene som kunne aldersgrupperes hadde to av 3 fjorårskalver og 24 (96 %) av 25 eldre simler vært drektige vinteren 1996. Skogland (1989b) kom til liknende resultat for simler som ble felt i Forelhogna vinteren 1984.

En av 4 fjorårskalver og 54 (98 %) av 55 eldre simler var da drektige. Ovarieanalysen fra 1996 bekrefter dermed de høye drektighetsratene som var funnet tidligere i Forelhogna-bestanden. Andelen drektige kalver i 1984 (Skogland 1989b) og 1996 samlet var 43 % ($n=7$). Hos åtte av 18 simler som ble felt høsten 1996 var antall CA + CR likt med simlenes leveår. Det betyr at minst 44 % av dem hadde vært drektige som kalv. Drektighetsraten hos kalver i Forelhogna ser derfor ut til å ha vært i overkant av 40 % i de seinere åra. Antallet undersøkte simler er lite, men resultatene er konsistente.

Gjennomsnittlig rekruttering av simler (etter jakta) og gjennomsnittlig drektighetsrate for Forelhogna-bestanden kan estimeres ved å slå sammen de nye dataene med tidligere publiserte opplysninger om drektighet og om kjønns- og alderssammensetning. Omregnet fra publiserte strukturtellinger for Forelhogna fra 7 av åra i perioden 1985-1996 (Skogland 1988, Skogland & Jordhøy 1992, Jordhøy & Skogland 1994, Jordhøy, Strand & Skogland 1995, Jordhøy & Strand 1996, 1997) var det gjennomsnittlig 53 kalver pr. 100 simler i brunstida etter jakt. Under forutsetning av 64 % simlekalver og 36 % oksekalver etter jakta (Skogland 1988, data fra perioden 1973-87) var det gjennomsnittlig 34 simlekalver pr 100 eldre simler, som tilsvarer 25 % simlekalver blant hunndyra i brunstida. Med drektighetsrater på 44 % for kalvene og 98 % for eldre simler ville det da bli produsert 85 fostre pr. 100 simler, dvs. en drektighetsrate for bestanden på 85 %. Til sammenlikning beregnet Skogland (1988) drektighetsraten for bestanden til 75 %, basert på 33 % simlekalver blant hunndyra i brunstida og en drektighetsrate på 25 % ($n=4$) for simlekalvene.

Det var ingen signifikant økning i follikel-størrelser i løpet av jakttida fra 20. august til 19. september (Spearman rang-korrelasjon, $r = -0,189$, $p = 0,388$, $n = 23$). Det er likevel grunn til å tro at andelen simler med store follikler i jakttida (80 %, $n = 30$) underestimerte den kommende brunstfrekvensen hos de ettårige og eldre simlene som materialet omfattet. Denne andelen var vesentlig lavere enn drektighetsfrekvensen på 96% for den samme alderskategorien i den forutgående drektighetsseongen, men flere av simlene ville nok komme til å utvikle store follikler fram mot hoved-brunsttida og komme i brunst i løpet av sesongen. Bare en av simlene viste tegn på allerede å ha ovulert høsten 1996 (se foregående underkappittel), men mange simler hadde store follikler (8,3–14,2 mm). De største folliklene kan ha vært modne, siden follikler i brunsttida hos caribou var opptil 14 mm i diameter (McEwan 1963, sitert av Dauphiné 1978). Drektighetstida for rein er 7-8 måneder (Hayssen et al. 1993) og reinkalvene i Forelhogna blir hovedsakelig født tidlig i mai (Skogland 1994). Brunsttida kunne derfor ventes å være i siste halvdel av september og tidlig i oktober.

En 11 år gammel simle som ble felt første jakt dag 1996 hadde CR, men ikke melk, og hadde altså mistet kalven før jakta, mens 17 simler hadde CR og melk. Dette tilsvarer en foster- og kalvedødelighet før jakt på 5-6 %. Dette estimatet er lavt, og det er også usikkert fordi det er basert på få individer. Men den tidlige kalvedødeligheten i reinbestander varierer mye, også mellom bestander som er utsatt for lite eller ingen predasjon (se oppsummering i Heggberget 1998b). Skogland (1984) fant at kalvedødeligheten i Forelhogna – Knutshø i 1984 var nær null fram til kalvetellingen (som trolig foregikk i juli). Han beregnet i en seinere undersøkelse (Skogland 1988) at den tidlige dødeligheten blant kalver av mødre som var minst 2 år gamle var omkring 10 % i Forelhogna på 1970-80-tallet.

7 Svar på problemstillingene

7.1 Hvilke faktorer i reproduksjonshistorien kan belyses?

For simler felt i jakttida gir undersøkelse av ovariene opplysning om hvilke simler som har CR og som altså var drektige vinteren før. Opplysningene om melk i juret viser at simlene fortsatt ammet kalvene i jakttida. Ved å kombinere forekomst av CR og melkestatus vises derfor hvilke simler som har mistet kalven og hvem som har beholdt kalven fram til jakttida.

Registrering av CA gjør det mulig å registrere svangerskap som ligger lenger tilbake i tid, men en kan ikke bestemme alderen på CA. Det betyr at en ikke kan bestemme i hvilke år et dyr har vært drektig.

Til alle årstider gir forekomst av CA og CR indikasjon på tidligere svangerskap. Men registrering av CA og CR hos dyr som er felt på sommeren og høsten, i tida mellom fødsel-sesongen og brunsten, gir de mest pålitelige resultatene fordi disse strukturene vises bedre når ovariene ikke er utspilt av store follikler eller gule legemer. På denne tida er det også sikrest å registrere ovulasjonsarr, som er et godt hjelpemiddel for identifikasjon av CR og for å eliminere CAA. Ved å skille ut ovulasjonsarr fra siste brunstperiode kan ovulasjonsfrekvensen per brunstsesong estimeres. Dette er verdifull informasjon for å kunne vurdere om polyovuli må tas i betraktning ved ovarieanalyse i de enkelte bestandene.

For simler felt etter brunsten gir kombinasjonen av ovarieanalyse og undersøkelse av uterus informasjon om hvilke simler som har ovulert og hvilke av disse som har blitt drektige. Blant de som ikke er drektige kan en skille ut de som ikke har ovulert, i alle fall på dyr som er felt i eller like etter brunsttida. Tidlig i drektighets-sesongen kan det være vanskelig å skille mellom dyr som har ovulert men ikke har blitt drektige, dyr som er i det tidlige drektighetsstadiet før fosteret vises, og dyr som har hatt tidlig abort. Men i mange tilfeller vil dette være mulig med mikroskopi av histologiske preparater. Seinere i drektighets-sesongen er det enkelt å konstatere drektighet fordi fostrene vises. Også på denne tida burde ovariene kunne belyse om simler som ikke er drektige har ovulert eller ikke, og om de har abortert. Dette er foreløpig ikke tilstrekkelig undersøkt.

7.2 Hvor langt tilbake i tid kan reproduksjonshistorien tolkes?

I det minste fram til brunsttida kan siste sesongs reproduksjonsstatus for hver simle bestemmes med stor sikkerhet. Overlevelsen av kalven kan også bestemmes i

denne perioden ved å registrere melkestatus. Antall tidligere drektigheter for den enkelte simla kan også registreres, men med økende alder på simlene er det antakelig en tendens til å underestimere antall tidligere drektigheter. Spørsmålet om denne eventuelle underestimeringen er ikke helt klarlagt. Det er sannsynlig at i alle fall noen CA forsvinner med alderen. Studier av ovarier fra dyr med kjent reproduksjonshistorie kan gi svar på i hvor stor grad dette skjer hos rein.

7.3 Hvilke metoder bør velges?

Perioden mellom kalvingstida og brunsttida er mest egnet for å telle CA+CR. I denne perioden er det også lettest å skille CR, som viser om dyret var drektig foregående vinter, fra CA som viser eldre reproduksjonsaktivitet. På denne tida dier også kalvene fremdeles, slik at det er mulig å bestemme hvilke simler som har vært drektige siste vinter, men har mistet kalven. Dessuten unngår en stort sett CLS, som kan representere en feilkilde litt seinere på høsten. Kjønnorganer innsamlet i jaktida er derfor velegnet for retrospektiv reproduksjonsanalyse. Dette er i overensstemmelse med Langvatns (1992) konklusjon for hjort. Det er dessuten en fordel å utnytte materiale fra disse dyra som felles uansett, og som det også ofte samles informasjon om størrelse, vekt og alder fra. Under jakta i Forelhogna 1996 ble utvalgte jegere bedt om å samle materiale fra simlene de felte, og det fungerte bra (Heggberget 1998a), men for å få et stort nok materiale må andre innsamlingsrutiner vurderes. Dessuten var det problemer med hensyn til merkingsrutinene for materiale av ulike typer, slik at vi i en del tilfeller ikke kunne koble kjønnorganene sammen med den rette kjeven for aldersbestemmelse. I Forelhogna 1996 ble det samlet materiale fra flere ulike institusjoner og til ulike formål. I slike tilfeller er det viktig at hvert dyr har et identifikasjonsnummer som følger alle prøver fra dyret. Det er nå ingen rutiner for dette.

For spesielle formål, f. eks. kjønnsmodningsalder, ovulasjonsrater og fosterundersøkelser, er materiale innsamlet ved forskningsfelling etter brunsttida også aktuelt.

Ovulasjonsarrangene viste seg å være nyttige i ovarieanalysen for å identifisere CR, skille fra hverandre CA som lå tett sammen og eliminere CAA. Derfor bør de kartlegges under stereolupe før ovariene snittes. Dette er så vidt jeg vet en ny metode-faktor i analyse av rein-ovarier og analyse potensialet er ennå ikke fullt utforsket.

Formalinfiksering av ferske ovarier som ikke har vært frosset, parafinsnitning av hele ovariet, systematisk snittutvelgning og montering i rekkefølge av de utvalgte snittene kan gi mye informasjon om de ulike ovariestrukturene, men tar lang tid, både med hensyn til den tekniske framstillingen og mikroskoperingen. For materiale innsamlet fra jegere er det vanskelig å komme utenom fryselagring av ovariene før de fikseres. Parafinsnitning har liten hensikt for slikt materiale. For spesielle problemstillinger og simler som er felt til forskningsformål, slik at en

kan fikseres ovariene straks, kan denne metoden være aktuell.

Det mest hensiktsmessige for materiale innsamlet fra jegere vil være å kombinere morfologiske og histologiske metoder. Etter kartlegging av ovulasjonsarrang kan ovariene snittes opp i 1-2 mm tykke skiver som henger sammen langs en kant av ovariet for å beholde det innbyrdes forholdet mellom ovariestrukturene. Etter å ha kartlagt de indre ovariestrukturene så langt det lar seg gjøre med disse snittene, eventuelt ved hjelp av stereolupe og ved bruk av gjennomlysning, kan det i spesielle tilfeller lages histologiske preparater av utvalgte deler av ovariet med standard metoder for frysesnitning.

8 Konklusjon

Analyse av simlenes reproduksjonsorganer gir informasjon om reproduksjonshistorie for enkeltindivider. Fordelelen med dette sammenliknet med observasjon av kalveandeler i bestandene er at reproduksjonshistorien da kan kombineres med annen individuell informasjon, f.eks. alder, størrelse, vekt og kondisjon. I tillegg kan rater for bestanden beregnes på grunnlag av de individuelle reproduksjonshistoriene. Imidlertid bør analyse av reproduksjonsorganer og kalvetellinger ikke erstatte hverandre, men supplere hverandre.

Det vil være mest ressursøkonomisk å samle inn reproduksjonsorganer fra simler som felles under jakt. Dette er dessuten en gunstig periode når det gjelder å utføre retrospektiv analyse av reproduksjonshistorien til individene og for bestanden. Drektigheter i siste sesong kan bestemmes med stor sikkerhet på den tiden av året. Hvilke simler som ammer kalv kan også bestemmes da. Tolking av livstids-reproduksjonen er forbundet med større usikkerhet.

Det bør opprettes rutiner som gir hvert felt dyr et identifikasjonsnummer som følger alle prøver fra dyret. Dette er nødvendig for å kunne koble sammen slaktedata, alder, reproduksjonsdata og eventuelle andre data som samles inn for hvert individ.

Retrospektiv ovarieanalyse som metode er nå systematisk gjennomgått for både hjort og rein, og metoden benyttes dessuten i overvåkingen av elgbestander (men en tilsvarende metodegjennomgang mangler for elg). På denne bakgrunnen bør det foretas en ny vurdering av standardmetodene for hjorteviltovervåking.

9 Litteratur

- Bjårvall, A., Franzén, R., Nordkvist, M. & Åhman, G. 1990. Renar och rovdjur. Rovdjurens effekter på rennäringen. - Naturvårdsverket Förlag. 296 s.
- Danielsen, J. 1994. De norske villreinstammene – vårt særlige ansvar, - Villreinen 8: 18-19.
- Dauphiné, T.C. 1978. Morphology of the barren-ground caribou ovary. – Can. J. Zool. 56: 1684-1696.
- Direktoratet for naturforvaltning 1995. Forvaltning av hjortevilt mot år 2000. Handlingsplan. – DN-rapport 1995-1. 79 s.
- Godkin, G.F. 1986. Fertility and twinning in Canadian reindeer. – Rangifer, Special Issue No 1: 145-150.
- Harrison, R.J. & Weir, B.J. 1977. Structure of the mammalian ovary. – S. 113-217 i: Zuckerman, L. & Weir, B.J., red. The ovary, 2nd ed. Volume I. General aspects. - Academic press, New York. 517 s.
- Hayssen, V., van Tienhoven, Ari & van Tienhoven, Ans 1993. Asdell's patterns of mammalian reproduction. A compendium of species-specific data. – Cornell Uniuersity Press, Ithaca. 1023 s.
- Heggberget, T.M. 1998a. Jegerinnsamling av reproduksjonsorganer fra reinsimler i Forelhogna høsten 1996. – Hognareinen 1998: 32-34.
- Heggberget, T.M. 1998b. Reproduksjon og dødelighet hos norsk villrein. Delpapport I. En gjennomgang og oppsummering av litteraturen. – NINA Oppdragsmelding 529: 1-22.
- Heggberget, T.M. & Christensen, H. 1994. Reproductive timing in Eurasian otters on the coast of Norway. – Ecography 17: 339-348.
- Jordhøy, P. & Skogland, T. 1994. Overvåkingsprogram for hjortevilt. Kalve- og strukturtelling av villrein i 1993. - Villreinen 1994: 44-49.
- Jordhøy, P. & Strand, O. 1996. Overvåkingsprogram for hjortevilt. – Villreindelen. Tilvekst og struktur i villreinstammene 1995. - Villreinen 1996: 22-27.
- Jordhøy, P. & Strand, O. 1997. Overvåkingsprogram for hjortevilt. – Villreindelen. Tilvekst og struktur i villreinstammene 1996. - Villreinen 1997: 10-14.
- Jordhøy, P., Strand, O. & Skogland, T. 1995. Overvåkingsprogram for hjortevilt. – Villreindelen. Tilvekst og struktur i villreinstammene 1994. - Villreinen 1995: 2-7.
- Langvatn, R. 1992. Analysis of ovaries in studies of reproduction in red deer (*Cervus elaphus* L.): Application and limitation. – Rangifer 12: 67-91.
- Langvatn, R., Bakker, Ø. & Engen, S. 1994. Retrospective studies of red deer reproduction using regressing luteal structures. – J. Wildl. Manage. 58: 654-663.
- Leader-Williams, N. & Rosser, A.M. 1983. Ovarian characteristics and reproductive performance of reindeer, Rangifer tarandus. – J.Reprod. Fert. 87: 247-256.
- Lier-Hansen, S. 1994. Villrein og villreinjakt. – Landbruksforlaget. 168 s.

- McEwan, E.H. 1963. Reproduction of the barren-ground caribou, (*Rangifer tarandus groenlandicus* L.) with relation to migration. - Ph.D. Thesis, McGill University, Montreal, Quebec.
- Mossman, H.W. & Duke, K.L. 1973. Comparative morphology of the mammalian ovary. - Univ. Wisconsin Press. 461.
- Røed, K.H., Mossinger, T., Nieminen, M. & Rydberg, A. 1987. Transferin variation and genetic structure of reindeer populations in Scandinavia. - Rangifer 7: 12-21.
- Skogland, T. 1988. Bestandsdynamisk analyse av villreinstammen i Forelhogna. I. Telling og produksjon, II. Vektutvikling og darvinisme, III. Effekten av tannslitasjo på livshistorie. - Villreinen 1988: 14-22.
- Skogland, T. 1994. Villrein. Fra urinvåner til miljøbarometer. - Teknologisk forlag. 143 s.
- Skogland, T. 1989a. 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. 1989b. Natural selection of wild reindeer life history traits by food limitation and predation. - Oikos 55: 101-110.
- Skogland, T. & Jordhøy, P. 1992. Overvåkingsprogram for hjorteviltbestander. Kalvetelling og struktur-telling av villreinbestander i 1991.- Villreinen 1992: 70-74.

ISSN 0802-4103
ISBN 82-426-0983-7

530

NINA
OPPDRAGS-
MELDING

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

NINA
Norsk institutt
for naturforskning