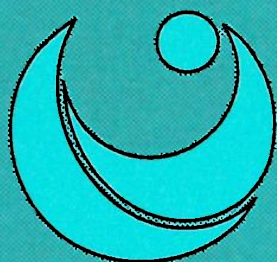


225

# Simuleringsstudier av stabilitet av en elgbestand

Øyvind Bakke

oppdragsmelding



NINA

NORSK INSTITUTT FOR NATURFORSKNING

# Simuleringsstudier av stabilitet av en elgbestand

Øyvind Bakke

Bakke, Ø., 1993: Simuleringsstudier av stabilitet av en elgbestand. – NINA oppdragsmelding 225: 1-15.

Trondheim, juli 1993  
ISSN 0802-4103  
ISBN 82-426-0387-1

Forvaltningsområde:  
Viltøkologi

Rettighetshaver ©:  
NINA Norsk institutt for naturforskning

Publikasjonen kan siteres fritt med kildeangivelse

Opplag: 50

Kontaktadresse:  
NINA  
Tungasletta 2  
7005 Trondheim  
Telefon: 07 58 05 00

## Referat

Gjennom simuleringer på datamaskin ble sammenhengen mellom stabiliteten av en elgbestand og dens fekunditet som følge av sommerbeitet («cohort-effekt») studert. Simuleringene viste større stabilitet ved lavere fekunditet, og også en tendens til større gjennomsnittlige bestandsstørrelser ved lavere fekunditet. Grunnen til dette var at bestander med stor fekunditet vokste sterkt etter kalving, og kunne gjennomleve store krakk hvis maten tok slutt om vinteren, mens mindre fruktbare bestander ikke i så stor grad kunne vokse ut over det det fantes matressurser til.

## Forord

Denne rapporten er laget etter oppdrag fra Direktoratet for naturforvaltning og beskriver hvordan en simuleringsmodell er brukt for å undersøke sammenhengen mellom fekunditet i en elgbestand og stabilitet av bestanden. Simuleringsstudiene inngikk i prosjektet *Stabilitet i hjortedyrbestander* (kontrakt nr. L 51/91).

Jeg vil rette en takk til Direktoratet for naturforvaltning, som har finansiert arbeidet, og til Bernt-Erik Sæther, som har bidratt med alle biologiske parametre, beskrevet alle biologiske prosesser og gitt hjelp og kritikk.



## Innhold

<b>1 Innledning</b>	<b>5</b>
<b>2 Modellen</b>	<b>5</b>
2.1 Sommer . . . . .	5
2.2 Jakt . . . . .	5
2.3 Vekst av matressurser . . . . .	5
2.4 Vinter . . . . .	8
2.5 Kalving og aldring . . . . .	8
<b>3 Simuleringene</b>	<b>8</b>
<b>4 Resultater</b>	<b>11</b>
4.1 Betydning av sommerbeitet . . . . .	11
4.2 Betydning av om vinteren har inn- flytelse på fekunditet . . . . .	11
4.3 Betydning av utilgjengelighet på grunn av snø . . . . .	11
<b>5 Diskusjon</b>	<b>13</b>
<b>6 Referanser</b>	<b>15</b>

## 1 Innledning

De siste års forskning har vist at en rekke prosesser har betydning for en elgbestands utvikling (Sæther m.fl., 1992). Både tetthetsavhengige forhold og variasjoner i miljøet har sannsynligvis stor innvirkning på bestandssvingningene og dermed på jaktuttaket. Formålet med det foreliggende arbeidet er ved hjelp av simuleringer på datamaskin å studere den relative betydningen av disse faktorene.

En elgbestands utvikling er bestemt av fødsels-sannsynligheter, hyppighet av tvillingfødsler og sannsynligheter for å dø. Det meste av dødeligheten i en elgbestand skjer i jakta og som følge av knapphet av matressurser om vinteren. Fekunditeten (som er bestemt av fødselsrater og tvillinghyppighet) er avhengig av kjønnsmodningstidspunkt, som igjen er avhengig av kroppsvekt (Sæther og Haagenrud, 1985). Tilgangen på matressurser har dermed innvirkning på fekunditeten.

Tilgangen på matressurser tidlig i livet til en årsklasse av elgkyr innvirker ikke bare på selve kjønnsmodningstidspunktet, men også på deres reproduksjonsevne 5 – 6 år framover (B.-E. Sæther, upublisert). På bakgrunn av dette tar simuleringsstudiet sikte på å undersøke hvordan innvirkningen av tetthetsavhengige forhold og miljøfaktorer på fekunditeten kan ha betydning for bestandens stabilitet.

## 2 Modellen

Simuleringene tok utgangspunkt i en startbestand med 438 dyr rett etter kalving (figur 1). Alders- og kjønns sammensetningen var omtrent som i en bestand i Vefsndalføret i Nordland på begynnelsen av 80-tallet (Sæther m.fl., 1992), men totalantallet var halvert for å spare tid ved simuleringene.

Et eksempel på simuleringens gang over noen år er illustrert i figur 2.

### 2.1 Sommer

Hver kalv ble gitt 90 prosents sannsynlighet for å overleve fra fødsel til jakt, mens andre dyr ble gitt 99,5 prosents overlevelsessannsynlighet.

Den framtidige fekunditeten til ettårige kyr ble avgjort av kvaliteten på sommerbeitet ved at dyra kom i én av tre fekunditetsklasser («cohort»-effekt, se Sæther m.fl., 1992). Sannsynligheten for hver av de tre kvalitetene ble variert gjennom simuleringene.

Også tilgangen på føde om vinteren ble gitt innflytelse på ettårige kyrs fekunditetsklasse i enkelte simuleringer, ved at de ettårige kyrne som ellers ville ha kommet i den beste eller nest beste klassen kom i henholdsvis den nest beste eller den dårligste klassen, hvis tilgjengelig føde pr. kalv var under 57 kg pr. 2-ukers-periode (4 kg pr. dag) ved slutten av vinteren (se Andersen og Sæther, 1992, Sæther og Andersen, 1990). Dette er altså en tetthetsavhengig innvirkning på fekunditeten, som beskrevet av Sæther m.fl. (1992).

Alle kyr ble antatt å være i den beste fekunditetsklassen ved starten av simuleringene.

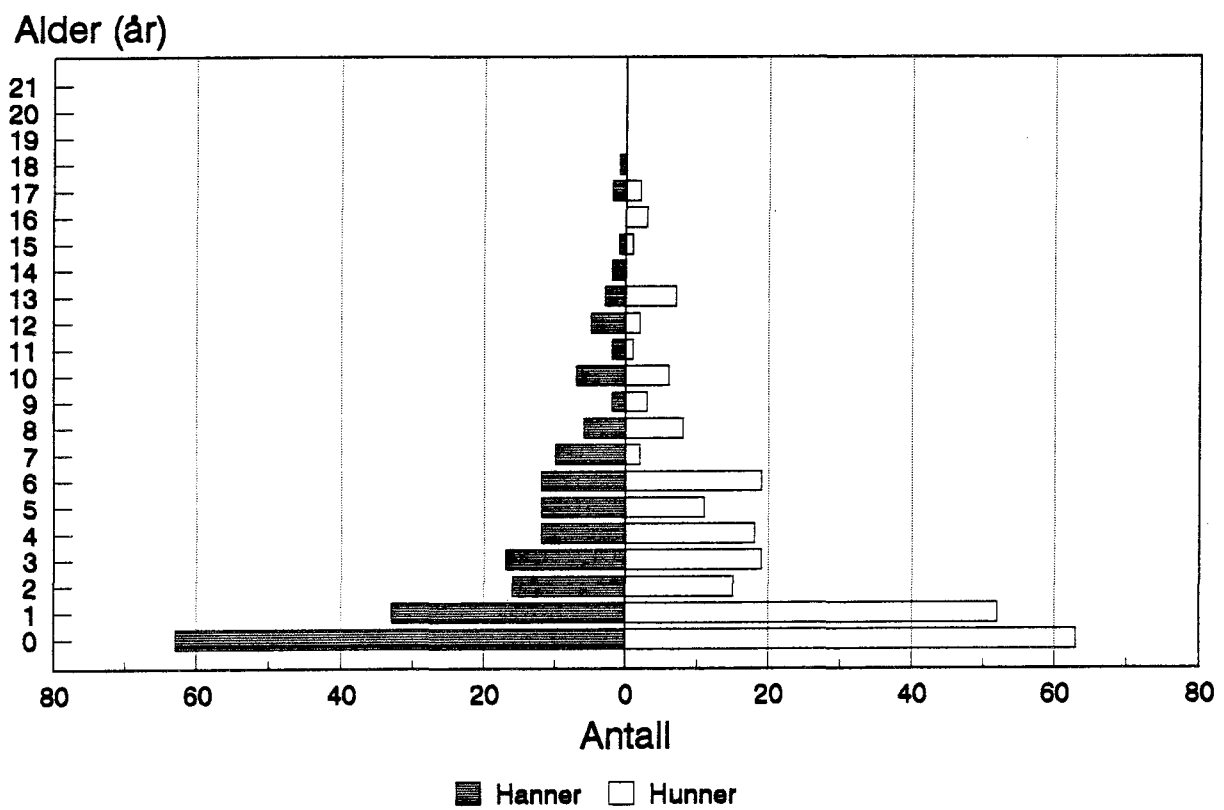
### 2.2 Jakt

Jakta ble simulert ved at 15%, avrundet ned til nærmeste hele antall, av hver av gruppene kalver, ettåringer, voksne kyr og voksne okser ble fjernet. Hvert dyr innen hver gruppe ble gitt samme sannsynlighet for å fjernes.

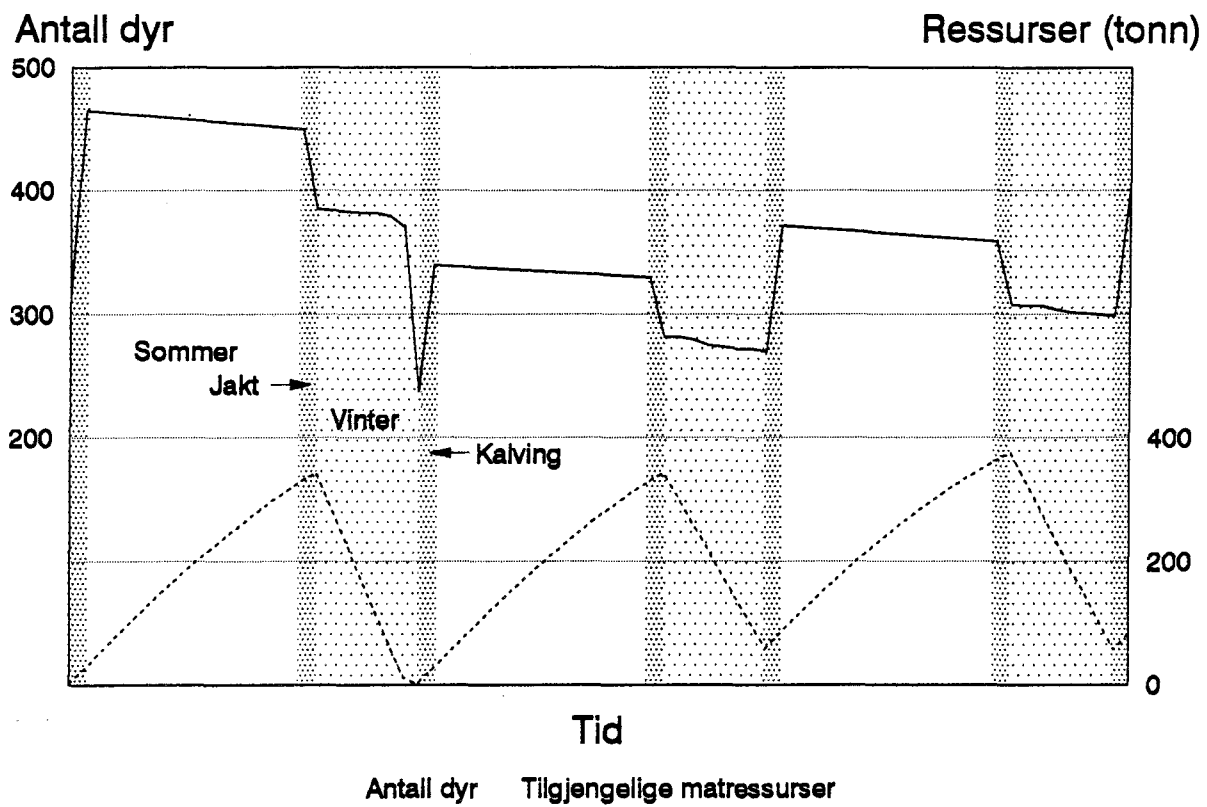
### 2.3 Vekst av matressurser

Det ble antatt at veksten av matressurser er sterkest om våren og flater ut mot høsten, på en slik måte at det under mest mulig gunstige forhold for plantene (dvs. hvis beiting ikke fant sted i det hele tatt) maksimalt kunne være tilgjengelig 541 tonn.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Veksten av matressursene ble antatt å følge en kontinuerlig logistisk («S-formet») kurve fra vår til vinter, med bæreevne 1081 tonn og vekstrate 1,5 hvis en regner én tids-



Figur 1: Aldersstruktur i startbestanden.



Figur 2: Et eksempel på simulering over 3 år. Startbestanden går noe ned den første sommeren på grunn av naturlig dødelighet, mens matressursene vokser. 15 % av bestanden skytes i jakta. På slutten av den første vinteren er det for lite mat, og bestanden gjennomgår et krakk. Kalvingen oppveier ikke dette krakket. Fordi bestanden nå er redusert, er det nok mat den andre vinteren, og bestanden er på veg opp igjen det tredje året. Ved starten av den tredje vinteren er det mer mat enn de to foregående på grunn av liten beiting vinteren før.



## 2.4 Vinter

Vinteren ble antatt å vare i 100 dager, og ble delt inn i 7 perioder (på ca. 2 uker hver). Ved starten av den første vinteren i hver simulering ble det antatt at 345 tonn matressurser var tilgjengelig for bestanden. Til sammenlikning kreves 450 tonn for at hvert dyr vinteren igjennom skal kunne spise sitt maksimale opptak (6 kg pr. vinterdag for kalver og 12 kg for eldre dyr, Andersen og Sæther, 1992) i 100 dager.

For hver av de 7 periodene ble følgende gjort: Det ble beregnet hvor mye mat som var tilgjengelig for hvert voksent dyr ved å dividere mengden av tilgjengelige matressurser på antall voksne dyr. Virkelig opptak ble så beregnet på grunnlag av dette ut fra data fra Andersen og Sæther (1992) (figur 3). Opptak ble subtrahert fra tilgjengelige matressurser, og overlevelsessannsynligheten beregnet på grunnlag av opptak (figur 4). Overlevelse ble simulert ut fra denne overlevelsessannsynligheten. Dette ble gjentatt for ettåringer, og så for kalver.

I enkelte av simuleringene ble det antatt at den delen av matressursene som ellers ville ha vært tilgjengelig (altså ut over de 541 tonn), ikke var det på grunn av snø. Andelen som var utilgjengelig på grunn av snø ble da valgt tilfeldig fra vinter til vinter. Opp til 10% kunne være utilgjengelig, men lavere prosentandeler hadde større sannsynlighet for å bli valgt.<sup>2</sup>

## 2.5 Kalving og aldring

Dyra reproduserte i henhold til alder og fekunditetsklasse. Reproduksjonsparametrene var valgt som i en bestand i Solør (Sæther m.fl., 1992) (tabell 1). Hvilket kjønn hver kalv fikk var tilfeldig med sannsynlighet 1/2 for hvert kjønn.

Dyr på 21 år døde, mens alle andre dyr (unntatt kalvene) fikk lagt ett år til sin alder.

enhet fra vår til vinter. Det ble antatt at halvparten av bæreevnen, 541 tonn, til enhver tid var utilgjengelig for elgbestanden. Dette medfører at ressursene om våren var på delen av vekstkurva med maksimal vekst.

<sup>2</sup>Andelen matressurser (utover 541 tonn) som var utilgjengelig på grunn av snø, var  $0,1(1 - \beta)$ , der  $\beta$  er en betafordelt variabel med parametre 1,5 og 0,5.

## 3 Simuleringene

Med datamaskin ble det utført serier á 25 simuleringer. I hver simulering ble bestanden fulgt over 50 år. 3 faktorer ble variert på følgende måter:

**Sommerbeite** Fem typer innvirkning av sommerbeite ble studert (se avsnitt 2.1). Tre av disse hadde samme sommer gjennom hele simuleringen (konstant godt, middels og dårlig klima), én hadde helt tilfeldig varierende sommer og én hadde varierende god og dårlig sommer:

1. Alle somrer var av beste kvalitet.
2. Alle somrer var av middels kvalitet.
3. Alle somrer var av dårligste kvalitet.
4. Sommerens kvalitet ble valgt tilfeldig med sannsynlighet 1/3 for hver.
5. Sommerens kvalitet ble valgt tilfeldig med sannsynlighet 1/2 for den beste og 1/2 for den dårligste typen (aldri middels kvalitet).

### Vinterens innflytelse på fekunditetsklasse

Om mattilgangen pr. dyr ved slutten av vinteren skulle ha innflytelse på fekunditetsklasse (se avsnitt 2.1), ble variert slik:

1. Matforholdene ved slutten av vinteren hadde ingen innflytelse på plassering i fekunditetsklasser.
2. Matforholdene ved slutten av vinteren hadde innflytelse på plassering i fekunditetsklasser.

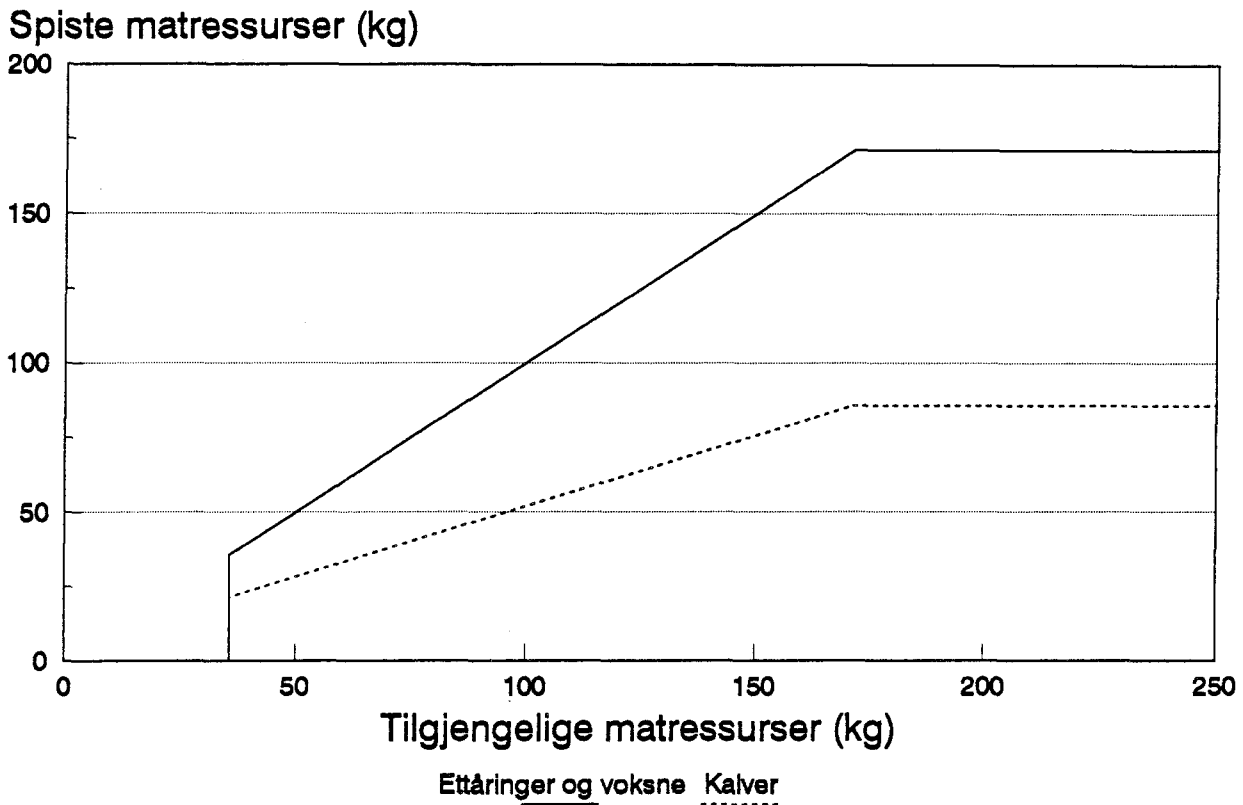
### Utilgjengelighet av mat på grunn av snø

Om noe av matressursene var utilgjengelig på grunn av snø, ble variert slik:

1. Ikke noe av matressursene var utilgjengelig på grunn av snø.
2. Noe av matressursene kunne være utilgjengelig på grunn av snø.

For å få studert virkningene av alle kombinasjoner av nivåer av disse tre faktorene, ble  $5 \cdot 2 \cdot 2 = 20$  simuleringsserier á 25 simuleringer utført.

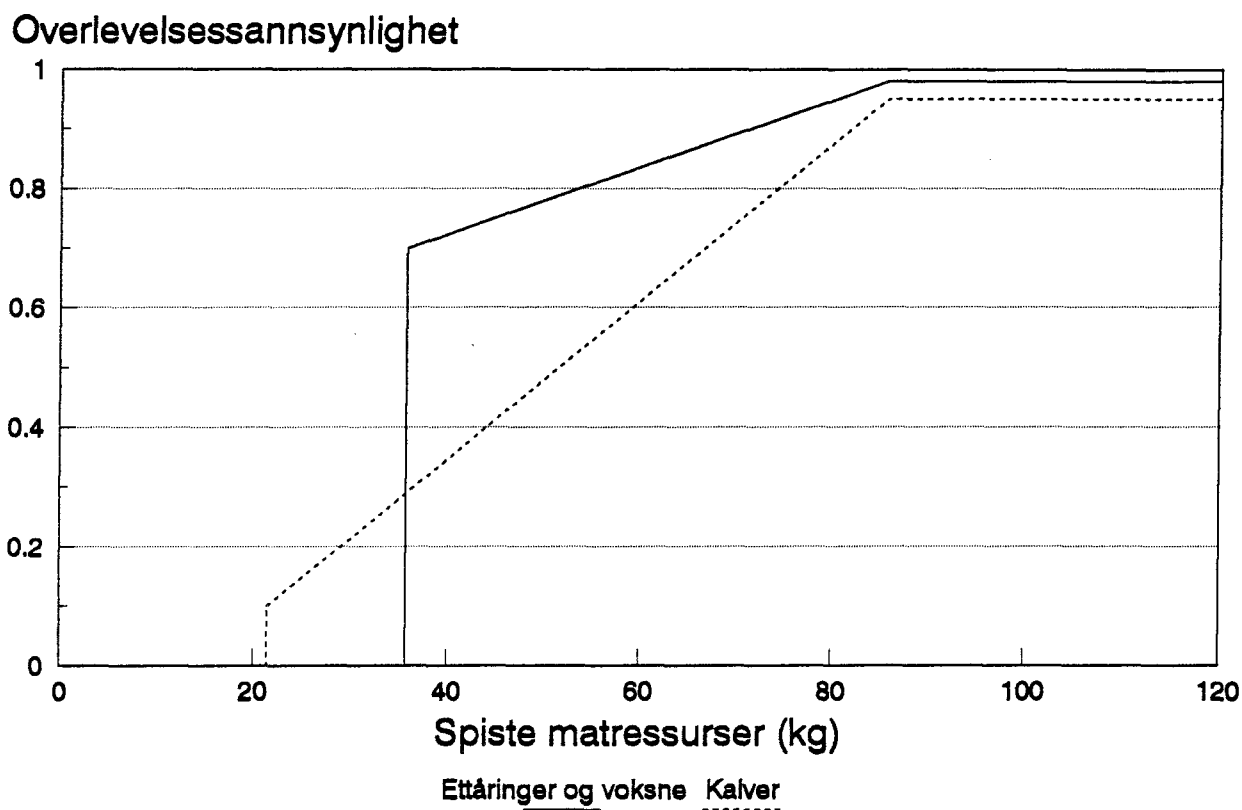
Grunnlaget for analysen var bestandsstørrelsen etter 50 år. For hver kombinasjon av de ovenfor nevnte faktorene ble forventningsverdien og standardavviket av bestandsstørrelsen etter 50 år brukt som et mål for henholdsvis bestandsstørrelse og stabilitet.



Figur 3: Spiste matressurser som funksjon av tilgjengelige matressurser pr. dyr. Det ble antatt at voksne dyr og ettåringer spiser det som er tilgjengelig mellom 36 kg (2,5 kg pr. dag) og 170 kg (12 kg pr. dag) på 2 uker, og at kalvene spiser omtrent halvparten av det som er tilgjengelig for voksne dyr (høyst 6 kg pr. dag).

Tabell 1: Reproduksjonparametre i simuleringene.

Alder	Sannsynlighet for fødsel i fekunditetsklasse			Forventet antall avkom pr. fødsel i fekunditetsklasse		
	1	2	3	1	2	3
2	0,25	0,125	0,02	1	1	1
3	0,90	0,70	0,60	1,2	1,1	1
4	0,97	0,90	0,80	1,5	1,25	1,05
5	0,97	0,92	0,90	1,5	1,5	1,2
6	0,97	0,97	0,97	1,5	1,5	1,3
6 - 14	0,97	0,97	0,97	1,5	1,5	1,5
15 - 21	0,70	0,70	0,70	1	1	1



Figur 4: Overlevelsessannsynlighet som funksjon av spiste matressurser pr. 2 uker. Sannsynlighetene langs  $y$ -aksen er beregnede overlevelsessannsynligheter for hele vinteren hvis opptaket er konstant gjennom vinteren. Virkelige overlevelsessannsynligheter for en 2-ukers-periode blir sjuenderota av dem vist, siden vinteren antas å bestå av 7 slike perioder. Voksne dyr og ettåringer antas å ha sannsynlighet 0,98 for å overleve vinteren hvis de spiser over 86 kg pr. 2 uker (6 kg pr. dag), synkende til 0,7 hvis de spiser 36 kg (2,5 kg pr. dag), og å dø hvis de får i seg mindre enn dette. Kalver antas å ha sannsynlighet 0,95 for å overleve hvis de spiser over 86 kg pr. 2 uker, synkende til 0,1 hvis de spiser 21 kg pr. 2 uker (1,5 kg pr. dag).

## 4 Resultater

Simuleringene viste at sommerbeitets kvalitet hadde svært stor innflytelse på bestandens stabilitet (figur 5, tabell 2). For eksempel er estimatet av standardavviket for bestandsstørrelsen 110 hvis alle somrer er av beste type (og vinteren ikke har betydning for fekunditet og ingen matressurser er utilgjengelige på grunn av snø), mens dette estimatet bare er 15 hvis alle somrer er av dårligste type.

Videre er det en sterk sammenheng mellom bestandens størrelse og stabilitet (tabell 2). I de to nevnte simuleringsseriene var for eksempel gjennomsnittlig bestandsstørrelse henholdsvis 408 og 344.

Ved bruk av en F-test (se f.eks. Høyland, 1989), ble ulikheter mellom par av standardavvik testet. Også ulikheter mellom par av forventningsverdier ble testet (Høyland, 1989). Med signifikansnivå 5 % har en følgende:

### 4.1 Betydning av sommerbeitet

Hvis ikke snø ble antatt å hindre tilgjengeligheten av mat, var standardavviket minst ved dårligste sommerbeite. Standardavviket var nest minst ved middels sommerbeite og ved tilfeldig vekslende sommerbeite (testen gav ikke grunnlag for å rangere disse to standardavvikene). Det var nest størst ved tilfeldig veksling mellom beste og dårligste sommerbeite, og størst ved beste sommerbeite. Forventningsverdien var lavest ved beste sommerbeite (unntatt ved sammenlikning mellom dette og veksling beste/dårligste sommerbeite).

Hvis snø ble antatt å hindre tilgjengeligheten av mat, gav dårligste sommerbeite størst forventningsverdi (unntatt ved sammenlikning mellom dette og middels sommerbeite).

Hvis det ikke ble antatt at forholdene ved slutten av vinteren hadde noen innflytelse på fekunditeten, var standardavviket minst ved dårligste sommerbeite.

Hvis forholdene ved slutten av vinteren ble antatt å ha hatt slik innflytelse, var forventningsverdien størst ved dårligste sommerbeite (unntatt ved sammenlikning mellom dette og tilfeldig vekslende sommerbeite).

Det var altså en tendens til større stabilitet og større bestand ved dårligste sommerbeite.

### 4.2 Betydning av om vinteren har innflytelse på fekunditet

Signifikante forskjeller mellom standardavvik i simuleringer der vinteren hadde innflytelse på fekunditet og simuleringer der vinteren ikke hadde slik innflytelse, ble bare funnet for to kombinasjoner av nivåer av de to andre faktorene, og signifikanssannsynligheten var da nær 0,05. Signifikante forskjeller mellom forventningsverdier ble ikke funnet.

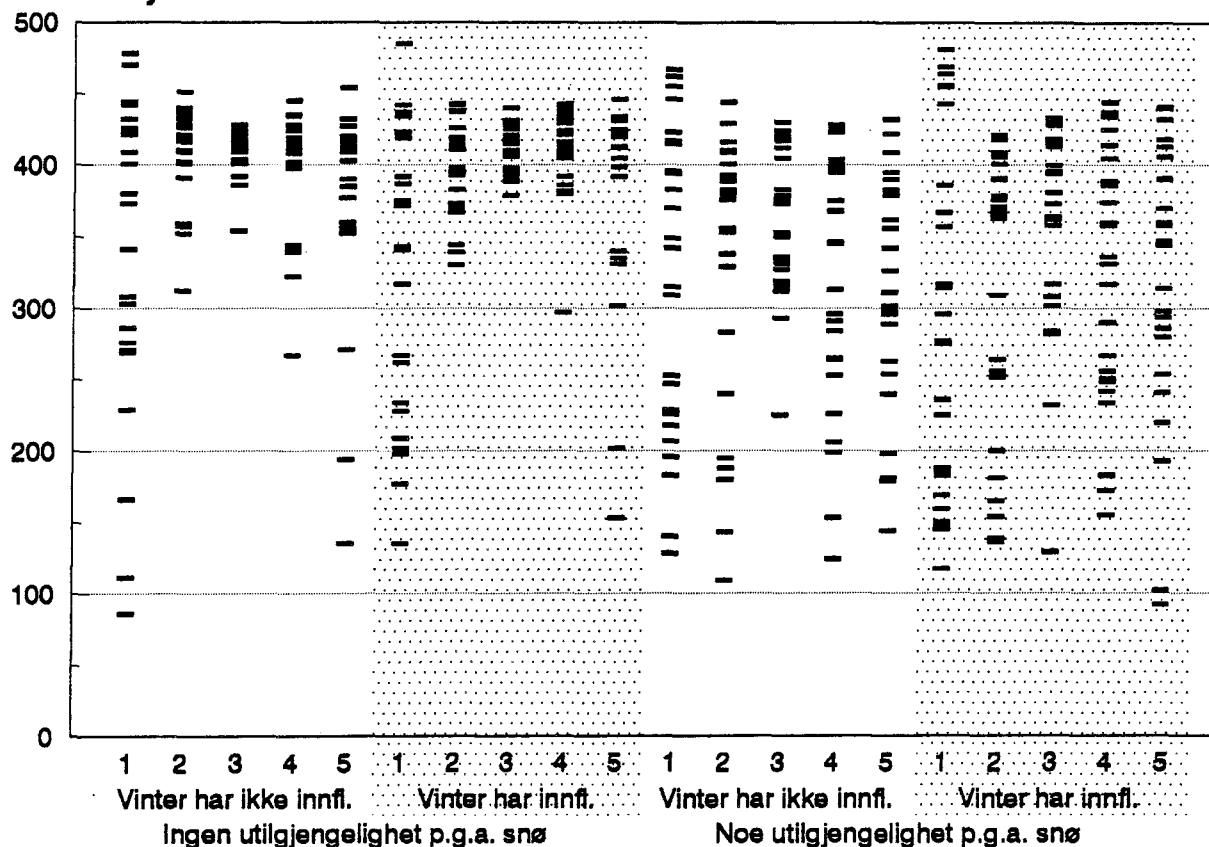
Simuleringene gir derfor ingen grunn til å si noe om betydningen av om vinteren har innflytelse på fekunditeten eller ikke, verken når det gjelder stabilitet eller bestandsstørrelse.

### 4.3 Betydning av utilgjengelighet på grunn av snø

For alle typer sommerbeite, unntatt beste og veksling mellom beste og dårligste, var standardavviket signifikant større når endel matressurser var gjort utilgjengelige. For alle typer sommerbeite, unntatt den beste typen, var forventningsverdien minst i dette tilfellet.

Det var altså en tendens til mer ustabile og mindre bestander hvis endel matressurser var utilgjengelige på grunn av snø.

## Antall dyr



Figur 5: Bestandsstørrelser etter simulering av en elgbestand gjennom 50 år. Tallene 1 – 5 angir sommerbeitets kvalitet i samsvar med nummereringen i avsnitt 3. Kombinasjoner av nivåer av de tre faktorene gav opphav til 20 serier á 25 simuleringer.

Tabell 2: Estimerte forventningsverdier og standardavvik for bestandsstørrelsene etter simulering under forskjellige forhold av en elgbestand gjennom 50 år. En beskrivelse av forholdene de ulike simuleringene er gjort under er gitt i avsnitt 3.

Sommerbeite	Utilgjengelighet av matressurser p.g.a. snø			
	Nei		Ja	
	Vinter har innflytelse på fekunditet		Vinter har innflytelse på fekunditet	
	Nei	Ja	Nei	Ja
Best	344,1 ± 110,2	333,7 ± 101,9	318,8 ± 107,5	290,5 ± 122,6
Middels	410,4 ± 33,2	400,0 ± 31,4	329,7 ± 96,6	311,6 ± 98,2
Dårligst	407,5 ± 15,0	412,1 ± 15,2	365,2 ± 51,5	363,0 ± 73,7
Tilfeldig	399,7 ± 42,7	412,0 ± 30,0	319,2 ± 90,2	319,0 ± 88,1
Best/dårligst	377,4 ± 74,2	385,2 ± 72,7	313,3 ± 80,9	317,5 ± 97,6

## 5 Diskusjon

Det var en klar tendens til mer stabile og større bestander ved lav fekunditet i bestanden. Forklaringen er at bestanden ved høy fekunditet kan vokse så raskt at bestanden blir mye større enn bæreevnen («overshoot») (figur 6). Det etterfølgende krakket bidrar til at gjennomsnittlig bestandsstørrelse blir lav.

Det var også en klar tendens til mer ustabile og mindre bestander, også ved lav fekunditet som følge av dårlig sommerbeite, hvis tilgangen på matressurser var ustabil ved at noe var utilgjengelig på grunn av snø. Igjen skyldes dette at bestanden kan bli mye større enn det det er mat til – i dette tilfellet også fordi de tilgjengelige matressursene kan minke drastisk fra en vinter til en annen, sjøl om de ikke er beitet i stor grad.

Det ble ikke funnet tetthetsavhengige virkninger på stabiliteten ved at kalvenes tilgang på mat om vinteren ble gitt innflytelse på plassering i fekunditetsklasser. Dette kan skyldes valg av parametre i modellen, men det er også gode holdpunkter for at dette kan være et biologisk fenomen (Andersen og Sæther, 1992, Sæther og Andersen, 1990). Simuleringene tyder derfor på at miljøvariasjoner om sommeren har større betydning for bestandens stabilitet enn det tetthetsavhengig innvirkning på fekunditeten som følge av lite mat om vinteren har.

I forbindelse med de foreliggende simuleringene, er det flere fenomener en ikke har tilstrekkelig kunnskap om. Slike fenomener ble simulert på en måte som virker rimelig, og slik at resultatet av simuleringene syntes å være noenlunde i samsvar med virkeligheten.

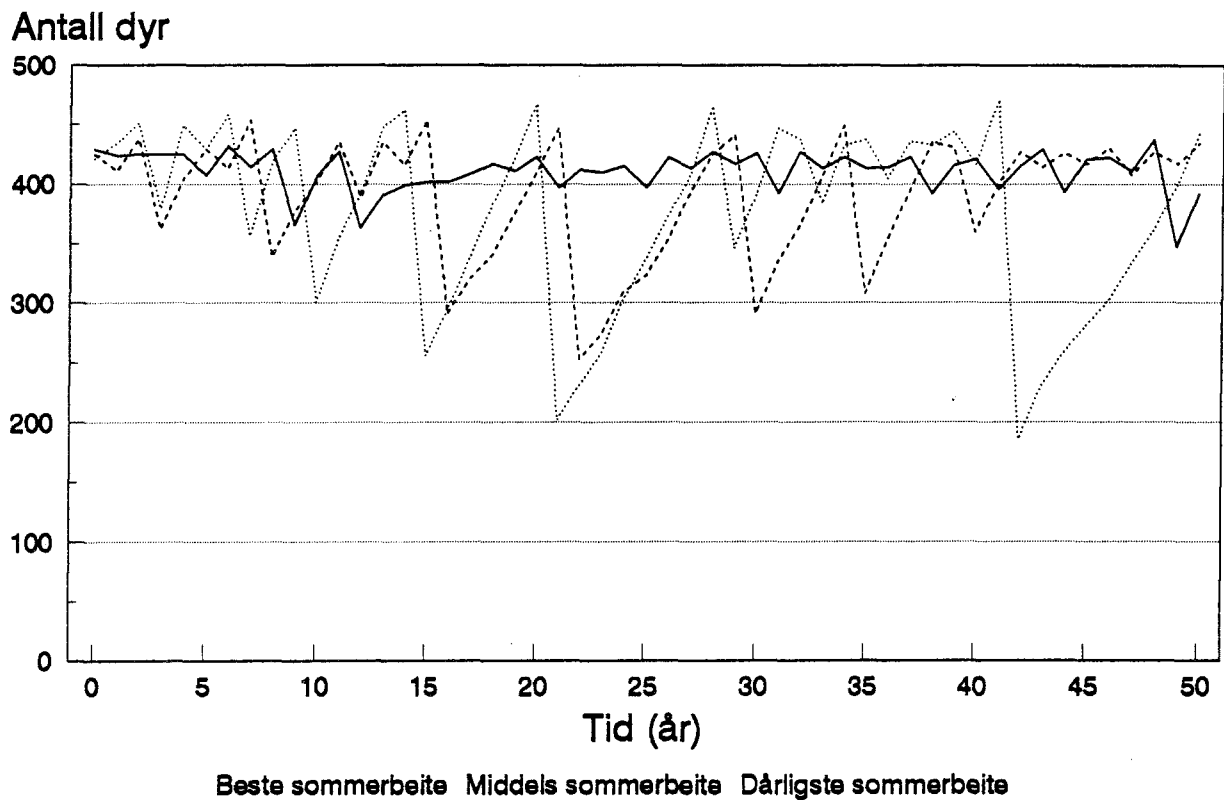
Særlig gjelder dette matressursenes dynamikk (deres vekst i vekstsesongen, hvor mye av tilveksten som er tilgjengelig for elgbestanden om vinteren, og hvordan beiting om vinteren påvirker veksten), og hvordan snø påvirker tilgjengeligheten av matressursene. Et annet forhold en har for lite kvantitativ kunnskap om, er sammenhengen mellom matopptak om vinteren og overlevelse (hvilken sannsynlighet et dyr har for å overleve en periode gitt at det har tatt inn en viss mengde mat i en tid før perioden og tar inn en viss mengde i denne perioden).

Et spørsmål som naturlig melder seg er i hvilken grad også økning i mortaliteten ved økt jaktuttak kan bidra til stabilisering av en bestand.

Det må understrekes at simuleringstudier ikke gir noen grunn til å hevde at de sammenhengene som avdekkes virkelig eksisterer i naturen, uansett

hvor godt de forhold som inngår i modellen er beskrevet. Andre forhold, som ikke er tatt med i modellen, kan ha betydning i virkeligheten. Slike studier kan imidlertid brukes for å gi mulige forklaringer på reelle fenomener, og gi retningslinjer for hva som trengs av ny kunnskap.





Figur 6: Tre simuleringer ved forskjellige typer sommerbeite. Bestanden er mest stabil ved dårligste sommerbeite og dermed laveste fekunditet. Ved beste sommerbeite (høy fekunditet), kan kalveproduksjonen bli så stor at bestanden blir mye større enn det det er mat til (de høyeste toppene), slik at bestanden gjennomgår et krakk.

## 6 Referanser

- Andersen, R. og Sæther, B.-E., 1992: Functional response during winter of a herbivore, the moose, in relation to age and size. – *Ecology* 73: 542–550.
- Høyland, A., 1989: *Sannsynlighetsregning og statistisk metodelære. Del 2: Statistisk metodelære*. 4. utgave, 2. opplag. Side 66 – 71. Tapir, Trondheim.
- Sæther B.-E. og Andersen, R., 1990: Resource limitation in a generalist herbivore, the moose *Alces alces*: ecological constraints on behavioural decisions. – *Canadian Journal of Zoology* 68: 993–999.
- Sæther, B.-E. og Haagenrud, H., 1985: Life history of the moose *Alces alces*: relationship between growth and reproduction. – *Holarctic Ecology* 8: 100-106.
- Sæther, B.-E., Solbraa, K., Sødal, D. P. og Hjeljord, O., 1992: Sluttrapport Elg-Skog-Samfunn. – *NINA forskningsrapport* 28: 1–153. NINA, Trondheim.

225

nina  
oppdrags-  
melding

ISSN 0802-4103  
ISBN 82-426-0387-1

Norsk institutt for  
naturforskning  
Tungasletta 2  
7005 Trondheim  
Tel. 07 58 05 00