

15/6/99
ex 2

569

OPPDRA GSMELDING

Livshistorie og bestandsdynamikk
hos norsk oter

Thrine Moen Heggberget

NINA Oppdragsmelding
ex 2 mag



NINA • NIKU

NINA Norsk institutt for naturforskning

Livshistorie og bestandsdynamikk hos norsk oter

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 overvåkningsprogrammer, o.a. Opplaget er begrenset. (Normalt 50-100)

NINA•NIKU Project Report

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

Opplaget varierer avhengig av behov og målgrupper

Temahefter

Disse behandler spesielle tema og utarbeides etter behov bl.a. for å informere om viktige problemstillinger i samfunnet. Målgruppen er "allmennheten" eller særskilte grupper, f.eks. landbruket, fylkesmenneskes 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. Livshistorie og bestandsdynamikk hos norsk oter. - NINA Oppdragsmelding 569: 1-40.

Trondheim, november 1998

ISSN 0802-4103

ISBN 82-426-0993-4

Forvaltningsområde:

Kystøkologi

Management area:

Coastal ecology

Rettighetshaver ©:

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-7485 Trondheim

Telefon: 73 80 14 00

Telefax: 73 80 14 01

Tilgjengelighet: Åpen

Prosjekt nr.: 12571

Ansvarlig signatur:



Oppdragsgiver:

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

Referat

Heggberget, T.M. 1998. Livshistorie og bestandsdynamikk hos norsk oter. - NINA Oppdragsmelding 569: 1-40.

Prosjektet har hatt som mål å analysere dynamikken i den relativt tallrike oterbestanden på norskekysten, ved å estimere bestandsstørrelse og regional bestandsutvikling som et ledd i overvåking av denne delen av bestanden og å estimere aldersavhengige reproduksjons- og dødsrater. Disse parametere kan også brukes til sårbarhetsanalyser for små, isolerte bestander. Rapporten bygger på et materiale av omkring 2300 døde otrer som ble samlet inn fra 1970-åra fram til 1996. Det meste er fallvilt innsamlet fra og med 1987 i kystkommuner fra Nord-Hordaland til Finnmark. Inntil omkring 1980 var de fleste otrer i materialet skutt under jakt, men etter at oter ble totalfredet også i Nord-Norge i 1982 var de fleste dyra døde i ulykker.

Påkjørte otrer som døde i åra 1987-1995 ble vurdert til å være et relativt representativt utvalg fra kystbestanden av oter, etter at de årlige antallene var korrigert for økningen i trafikken. Estimering av bestandsvariasjon ble basert på dem. I denne perioden utgjorde påkjørsler 56 %, drukning i fiskeredskap 33 % og andre dødsårsaker 11 %. Fra 1987-1990 økte tilsynelatende tettheten av oter i hele studieområdet, men stagnerte omkring 1990 på kysten av Nordmøre og Trøndelag, mens den fortsatte å øke både nord og sør for dette området. I Nord-Norge, der det har vært fredningstid for oter siden 1979 og totalfredning siden 1982, var det ikke tegn til noen tetthetsavhengig reduksjon av vekstraten i løpet av perioden 1987-1995. Lenger sør, der det har vært fredningstid siden først på 1970-tallet og totalfredning siden 1979, kan bestandsutviklingen tolkes som en tetthetsavhengig stabilisering eller reduksjon av bestandstørrelsen i den delen av området som i utgangspunktet hadde en sammenhengende bestand (Nordmøre-Trøndelag), mens bestanden fortsatte å vokse med en høy rate gjennom hele perioden i den delen av området som i utgangspunktet hadde en usammenhengende og sikkert mye mindre bestand (Hordaland-Sunnmøre).

Forutsetningene for å beregne den norske oterbestadens størrelse er usikre. Under visse forutsetninger om en stabil bestandsstørrelse før fredning og konstant vekstrate etter fredningen ble bestanden beregnet til 11-13 tusen dyr omkring 1990 og 17-21 tusen dyr omkring 1995.

Kjønnsmodning og reproduksjon ble studert ved å undersøke kjønnsorganenes anatomi og histologi. En del av kjønnsorganene ble undersøkt både histologisk/mikroskopisk og anatomisk/makroskopisk. På grunnlag av funn i disse organene ble enkle, raske, makroskopiske metoder for tolking av individuell

reproduksjonshistorie utprøvd. Utseendet av uterus skilte hunner som ikke hadde vært drektige fra hunner som hadde vært det i 92 % av tilfellene. Av de resterende 8 % ble 1 hunn feilbestemt, mens 7 ble klassifisert som ubestemmelige. Kriteriet var tettheten av uterusvevet, dvs om uterusveggen var gjennomskinnelige eller ikke. Fortettingen av uterusvevet så ut til å begynne allerede ved første brunst. Både størrelsen og vevstettheten av uterus økte med alderen og etter svangerskap, men det var en overlappning i uterusvekt mellom kjønnsmodne og ikke kjønnsmodne hunner. De fleste hunnene vil bli riktig klassifisert om analysen baseres på utvendig utseende av uterus. For å bestemme om dyra er kjønnsmodne kan åpning av uterus for å finne placenta-arr og/eller analyse av ovariesnitt begrenses til tvilstilfellene. Andelen hunner med svulster i uterus eller ovarier økte kraftig med alderen, fra 0 % hos 0-4 år gamle hunner til 31 % hos 10-14 år gamle hunner. Det er derfor nødvendig å åpne uteri som har utvidelser for å konstatere om det skyldes fostre eller svulster.

For hannene var det raskere og sikrere å bestemme kjønnsmodning ved å undersøke om bitestiklene hadde åpne spermiekanaler og innhold av spermier enn ved å veie testikler eller penisbein. Lengdemål av kjønnsorganene var mindre egnet enn vektene for å skille mellom umodne og kjønnsmodne hanner. Om bitestikler eller testikler ikke foreligger gir vekten av penisbeinet en god indikasjon på kjønnsmodningsstatus. I samsvar med at drektige oterhunner kan finnes til alle årstider var det ingen sesongvariasjon i vekt av testikler eller produksjon av spermier hos hannene.

Kjønnsmodningsalderen hos hunnene varierte fra knapt 1 år til 3-4 år. I gjennomsnitt var den 2.0 år. Oterhannene ble kjønnsmodne i løpet av sitt andre leveår, altså i gjennomsnitt tidligere enn hunnene.

For alle alderstrinn var andelen av hunnene som hadde vært drektige i løpet av siste år lavere enn andelen som var kjønnsmodne. Hyppigheten av svangerskap økte fram til 3-års alderen og avtok etter 8-9-års alderen, men ovulasjonsraten avtok ikke i samme grad hos de gamle hunnene. Det var derfor selve drektigheten som lyktes dårligere i høy alder. Omkring halvparten av de unge (0-3-årige) drektige hunnene hadde dessuten degenererte fostre. Hunner i alderen fra 4 til 8-9 år var de mest produktive.

Reproduksjonsraten før og etter bestands-stagnasjonen i Midt-Norge var ikke lavere enn på resten av kysten. Men andelen oterunger av begge kjønn som drukna i fiskeredskap var høy før stagnasjonen. Dette kan ha hatt sammenheng med en vanskelig næringsssituasjon, og kan ha bidratt til den etterfølgende bestands-stagnasjonen.

Fekunditeten for hunnene i den norske kyst-oterbestanden i perioden 1987-1995 økte gradvis til omkring 4 års alder, både fordi andelen hunner som ble

drektige og andelen vellykkede drektigheter økte. Hos de eldste hunnene gikk fekunditeten mot null. Hunnene hadde en høy overlevelse (ca 75-95 %) fra omkring 4 års alder og fram til de ble så gamle at reproduksjonsevnen avtok, omkring 9 års alderen. Unge og gamle hunner hadde høy dødelighet, og 64-69 % av hunnene i et årskull døde før 2.5 års alder. Før hunnene i et årskull var kommet til 4 års alder og bidro for fullt i reproduksjonen var 82 % av dem døde. Dødelighetsmønsteret hos oterhunnene representerer en livshistoriestrategi som er vanlig hos pattedyr, men perioden før et årskull kom i full reproduksjon var relativt lang.

De estimerte dødsratene og fekunditetsratene kan benyttes til prinsipielle beregninger av for eksempel små bestanders sårbarhet, større bestanders beskatningstoleranse og toleranse for ulykkesfaktorer. Men for å gjøre konkrete beregninger, for eksempel for å vurdere antall dyr som kan tas ut av en bestand ved fellingstillatelser, trengs mer pålitelige, nøyaktige og geografisk differensierte estimater for bestandstetthet og bestandsstørrelse.

Emneord: Oter *Lutra lutra* – bestandsdynamikk – livstabell – reproduksjon - dødelighet

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

Abstract

Heggberget, T.M. 1998. Life history and population dynamics in the Norwegian otter. – NINA Oppdragsmelding 569: 1-40.

Analysis of the dynamics of the relatively large otter population on the coast of central and northern Norway has been the aim of this project. This is achieved by estimation of population size and regional population trends as part of a monitoring of the population, and by estimating age-dependent rates of reproduction and mortality. Also, the parameters obtained may be useful in analyses of the viability of small, isolated otter populations elsewhere. The report is based on data from approximately 2300 dead otters, collected from the 1970s until 1996. The majority of these otters died from 1987 onwards, in coastal municipalities between latitudes 61°-71° N (North-Hordaland-Finnmark). Until about 1980 most of the collected otters were killed by hunting, but after year-round protection in 1982 most of them died accidentally.

Road-killed otters that died during 1987-1995 were considered to be relatively representative of the coastal otter population, when the yearly numbers of collected otters were corrected for between-year traffic increase during this period. Estimates of relative population change were thus based on the corrected yearly numbers of road-killed otters. During that period 56% of the collected otters were killed on roads, 33% had drowned in fishing-gear, while 11% died from several other causes. The otter density appeared to increase throughout the study area during 1987-1990. Around 1990 the population seemed to stagnate on the coast of Nordmøre and Trøndelag, while it continued to increase both north and south of this area. The otter population in the north had been protected only since 1982, while the rest of the studied population had been protected since 1979. At the beginning of the study period the coastal otter population was continuous in Nordmøre-Trøndelag and further north, while it was discontinuous, and consequently at a lower density, further south. The stagnation in the central part of the study area may be interpreted as a density dependent stabilisation that occurred in that area only, due to a higher initially density than further south and a longer period of population growth than further north.

The Norwegian otter population was estimated to be 11-13 thousand animals around 1990 and 17-21 thousand animals around 1995. These estimates depend on uncertain assumptions concerning a stable population size before protection from hunting and a constant overall growth rate after protection.

Anatomy and histology of sexual organs were studied, to determine age at maturity and reproduction. Some organs were investigated both by histologic/microscopic

and anatomic/macrosopic techniques. Simple, quick macroscopic methods for interpretation of individual reproductive status were developed on the basis of these investigations. The external appearance of the uterus separated nulliparous from parous females in 92% of the cases. Among the remaining 8% one female was erroneously classified, while 7 were classified as indeterminate. The criterion used was the density of the uterine tissue (translucent or not). Apparently, the uterine walls thickened and the horns lost their translucent appearance about the time of the first oestrus. Both the size and the tissue density of the uterus increased with age and after pregnancies. However, the ranges of uterus weights of immature and mature females overlapped. In conclusion, most females will be correctly classified on the basis of the external appearance of the uterus. Opening of uteri to locate placental scars, or analysis of sectioned ovaries can be limited to the uncertain cases. The proportion of females with uterine tumours increased strongly with age, from none among the 0-4 year olds to 31% among the 10-14 year olds. Because of this, opening up of uteri with distensions is necessary in order to separate foetuses from tumours.

Sexual maturation in males could be more quickly and reliably determined by looking for open sperm tubules in epididymides than by weighting of testicles or penis bone. Length measures of the sexual organs were less suited than weights for separation of immature from mature males. However, the weigh of the penis bone gives a good indication of sexual maturity when testicles or epididymides have not been saved. There was no seasonal variation in weight of testicles or presence of sperm, in accordance with the presence of pregnant otter females in all seasons.

Age at sexual maturation averaged 2.0 years and varied from slightly less than 1 year to 3-4 years in females. Males became sexually mature during their second year of life, and thus on average at an earlier age than the females.

At all female ages the proportion that had been pregnant during the last year was lower than the proportion that were sexually mature. The frequency of pregnancies increased until age 3 years and decreased after age 8-9 years. However, the ovulation rate did not decrease to the same degree in older females, indicating a reduction either in successful conception or development of foetuses. Also, in approximately half of the pregnant, young (0-3 year olds) females one or more of the foetuses were degenerated. Productivity was highest among females from 4 to 8-9 years old.

The reproductive rate in Central Norway, before or after the population stagnated, was not less than elsewhere along the coast. However, the proportion of drowned otter cubs of both sexes relative to drowned mature females was high before the stagnation. This may have been due to a difficult food situation, and may have

contributed to the subsequent stagnation in the otter population.

Female fecundity increased gradually until the age of 4 years. Fecundity among the oldest females approached zero. Female annual survival was high (roughly 75-95%) from about the age of 4 years until the age when fecundity declined, about the age of 9 years. Young and old females had high mortality rates, and 64-69% of the females in a cohort died before they were 2.5 years old. Before females were 4 years old and had reach full reproductive potential 82% of their cohort had died. This mortality pattern represents a common life history strategy in mammals. However, the age span with gradually increasing average fecundity was relatively long.

The estimates for mortality rates and fecundity rates that are presented in this report may be useful in calculations of e.g. vulnerability of small populations, relative tolerance to harvesting of large populations, and tolerance to relative changes in various mortality factors and threats. However, to achieve specific results, e.g. deciding on the number of culling licenses to issue in an area, more reliable, detailed and geographically differentiated estimates for the density and size of populations are needed.

Key words: Otter – *Lutra lutra* – population dynamics – life table – reproduction - mortality

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

Forord

Prosjektet som sluttrapporteres her startet i 1993. Det har vært finansiert av Direktoratet for naturforvaltning og Norsk institutt for naturforskning. Prosjektet inkluderer også materiale fra flere forutgående prosjekter tilbake til 1970-åra. Arbeidet kan derfor betegnes som en langtidsstudie, selv om det meste av materialet ble samlet inn i en 10-årsperiode fra 1987 til 1996.

I alfabetisk rekkefølge har Gøsta Hansson, Frode Holmstrøm, Kjell-Erik Moseid, Kristian Overskaug, Ingrid Skagen og Mai Irene Solem bidratt vesentlig til den tekniske bearbeidingen av materialet. Mens Hanne Christensen var stipendiat i NINA samarbeidet vi om tolking av kjønnsorganer. Jeg takker alle som har tatt del i det omfattende arbeidet med dette materialet.

Rapporten omfatter flere temaer som er organisert i selvstendige kapitler. Kapittel 1 omfatter prosjektets hovedmål, faglige bakgrunn og innsamlingen av materialet. Kapittel 2 omhandler bestandsforandringer og bestandsstørrelser for den norske oterbestanden fra Hordaland til Finnmark. Kapittel 3 er en metode-analyse med hensyn til å tolke individuell reproduksjonshistorie ut fra kjønnsorganenes morfologi og histologi. Kapittel 4 omhandler aldersavhengig reproduksjon og forskjeller i reproduksjon og rekruttering mellom bestander med ulik utvikling. I kapittel 4 er fødselsrater, dødsrater og forventet levealder estimert ved konstruksjon av fekunditetstabeller og livstabeller.

Trondheim, november 1998

Thrine Moen Heggberget

Innhold

Referat.....	3
Abstract.....	4
Forord.....	6
1 Innledning.....	7
1.2 Bakgrunn.....	7
1.3 Prosjektets hovedmål.....	7
1.4 Innsamling av materiale.....	7
2 Bestandsforandringer og bestandsstørrelser.....	8
2.1 Innledning.....	8
2.2 Materiale og metoder.....	8
2.3 Resultater og diskusjon.....	10
2.3.1 Trender i bestandsutviklingen, geografiske forskjeller.....	10
2.3.2 Bestandsstørrelser.....	12
2.4 Konklusjon.....	12
3 Tolking av kjønnsorganer.....	19
3.1 Innledning.....	19
3.2 Materiale og metoder.....	19
3.2.1 Hunnotrer.....	19
3.2.2 Hannotrer.....	19
3.3 Resultater og diskusjon.....	20
3.3.1 Hunner med delvis kjent reproduksjonshistorie.....	20
3.3.2 Andre hunner.....	20
3.3.3 Klassifisering av kjønnsmodnings- status basert på utseende av uterus.....	22
3.3.4 Patologi.....	22
3.3.5 Bestemming av kjønnsmodning hos hannotrer.....	23
3.4 Konklusjon.....	23
4 Kjønnsmodning og reproduksjon.....	25
4.1 Innledning.....	25
4.2 Materiale og metoder.....	25
4.3 Resultater og diskusjon.....	25
4.3.1 Alder ved kjønnsmodning og første drekthet hos hunnotrer.....	25
4.3.2 Aldersvariasjon i reproduksjons- aktivitet og reproduksjonssuksess hos kjønnsmodne hunnotrer.....	25
4.3.3 Reproduksjon, rekruttering og oterungenes kondisjon i bestander med ulik utvikling.....	26
4.3.4 Kjønnsmodningsalder, spermieproduksjon og kjønns- organenes vekst hos hannotrer.....	28
4.4 Konklusjon.....	28
5 Fødselsrater, dødelighet og overlevelse.....	30
5.1 Innledning.....	30
5.2 Materiale og Metoder.....	30
5.3 Resultater og diskusjon.....	31
5.4 Konklusjon.....	33
6 Litteratur.....	34
Vedlegg 1.....	37
Vedlegg 2.....	38
Vedlegg 3.....	39
Vedlegg 4.....	40

1 Innledning

1.2 Bakgrunn

Kunnskap om demografi og livshistorie er grunnleggende for forståelsen av bestanders dynamikk under vekslende ytre påvirkninger. Dette er viktig både for å vurdere levedyktigheten av små bestander og behovet for å treffe forvaltningstiltak for bevaring av slike bestander, og for forvaltning av større bestander. Skjult levevis, sterk nedgang i bestand og utbredelse sammen med fredning har gjort det generelt vanskelig å framskaffe opplysninger om demografi og livshistorie hos eurasiatisk oter (*Lutra lutra* L.). Det finnes derfor lite av slik informasjon for denne arten. Stubbe (1969) estimerte kjønnsfordeling, aldersfordeling opp til 3 års alder og kjønnsmodningsalder hos innlandsoter i Tyskland. Sidorovich (1991) estimerte dødelighet hos ungotrer i Belarus, i en innlandsbestand. Kruuk (1995) estimerte dødelighet og rekruttering i en liten bestand med høy tetthet. Denne bestanden på Shetland var lite sky, levde i et åpent kysthabitat og ble intenst observert. Ansoerge et al. (1997) studerte bestandsstrukturen i en innlandsbestand med relativt høy tetthet i det tidligere Øst-Tyskland, og estimerte bl.a. kjønnsfordeling, rekruttering og aldersavhengig dødelighet.

I Norge er det knyttet flersidige problemer av høyst ulik og til dels motstridende karakter til oterforvaltningen. I nord har vi en god bestand, men i sør har arten forsvunnet over store områder. Norske forvaltningsmyndigheter har erkjent et internasjonalt ansvar for å bevare den gode oterbestanden i nord, men denne bestanden har etter hvert kommet i konflikt med fiskeoppdrettsnæringen, og dessuten utløst bekymring for enkelte villfiskbestander. I sør har spørsmålet om reetablering av oterbestander ved utsetting av dyr vært reist, og vist seg å være faglig omdiskutert og konfliktfylt i forhold til allmennheten. Restbestandenes levedyktighet i sør er også et åpent spørsmål.

1.3 Prosjektets hovedmål

Hovedhensikten med dette prosjektet har vært å analysere dynamikken i oterbestanden på kysten av Midt- og Nord-Norge og estimere bestandsstørrelse og regional bestandsutvikling som et ledd i overvåking. Men målet har ikke bare vært å skaffe kunnskap til bruk i forvaltningen av i denne ganske tallrike bestanden. Estimaterne for demografiske parametere skal også kunne brukes i sårbarehetsanalyser av små og truede bestander. Det vil vanligvis ikke være praktisk mulig å estimere disse parametrene i en liten bestand med lav tetthet, særlig ikke når arten har et kryptisk levevis. Estimater fra en stor bestand kan være det beste alternativet, men en må være oppmerksom på at demografi og livshistorie kan variere med bestandsstørrelse og bestandstetthet.

1.4 Innsamling av materiale

Rapporten bygger på undersøkelser av døde otrer som ble samlet inn fra 1970-åra fram til 1996. Det meste av materialet er fallvilt innsamlet etter fredningen i Norge. I 1996 var det akkumulert informasjon om og organer fra mer enn 2300 norske otrer. Dette materialet er enestående for eurasiatisk oter med hensyn til størrelsen av materialet.

Mens oterjakt fortsatt var tillatt i deler av landet, fram til omkring 1980, var de fleste otrene i materialet skutt under jakt, men etter at oter ble totalfredet også i Nord-Norge i 1982 var de fleste dyra døde i ulykker. Fra 1980 til 1983 var det ingen organisert innsamling av oterskrotter, og det kom inn svært få dyr i denne perioden. Fra 1984 bestemte Direktoratet for naturforvaltning (daværende Direktoratet for vilt og ferskvannsfisk) at skrotter av otrer som ble tillatt utstoppet skulle sendes inn til DN's forskningsavdeling (senere NINA) for undersøkelse av dødsårsak og for vitenskapelige formål. Denne innsamlingen ble ikke effektiv og ensartet før i 1987, etter at autorisering av preparanter var gjennomført og rundskriv om reglementet for innsamlingen var gått ut til alle autoriserte preparanter. Fra 1987 til 1995 hadde antallet innsendte skrotter en stigende kurve. I løpet av 1996 bestemte DN av økonomiske årsaker at bare oterskallene skulle sendes inn. Det begrenser analysene som det er mulig å foreta for nyere materiale, og mange av analysene stopper med otrer som døde i 1995.

2 Bestandsforandringer og bestandsstørrelser

2.1 Innledning

Eurasiatisk oter har en vid geografisk utbredelse som omfatter Europa, Asia og Nord-Afrika, men arten har vært utsatt for belastninger som har ført til fragmentering eller utrydding over store områder (Mason & Macdonald 1986). Norge er ikke noe unntak (Heggberget & Myrberget 1979, Christensen 1995a). Det ser ut til at problemene har vært størst i Vest-Europa (Macdonald 1996, Heggberget 1996b), men for mange asiatiske land finnes det lite informasjon. Effektiv jakt og fangst, miljøgifter og habitatforringelser, inklusive reduksjon av byttebestander, er blant de viktigste faktorene som får skylda for oterens tilbakegang i det tjuende århundret (Heggberget & Myrberget 1979, Foster-Turley et al. 1990, Christensen 1995), men årsakssammenhengene er mangelfullt dokumentert og er fortsatt gjenstand for diskusjon. Arten er nå fredet i hele Vest-Europa, og i deler av Øst-Europa, Nord-Afrika og Asia. Effektiviteten av fredningen varierer antakelig mye mellom landene. I løpet av det siste 10-året er det påvist at arten igjen har begynt å øke i utbredelse og bestand noen steder i Vest-Europa (Chanin 1993, Heggberget 1995, Kranz 1995, Hammershøj et al. 1996).

I dette kapitlet blir utviklingen i den norske oterbestanden analysert.

2.2 Materiale og metoder

Otrer av begge kjønn som ble drept i trafikken i perioden 1987-1995 var grunnlaget for analyse av vekstrater i oterbestanden. Nesten alle innsendte otrer i perioden 1987-1995 kom fra kyst- eller fjord-strøk på strekningen fra Vest-Finnmark til de nordligste kommunene i Hordaland. Bestandsanalysene ble derfor begrenset til fylkene på denne strekningen.

Forutsetningen for å benytte antall innsamlet fallvilt til kvalitativ vurdering av bestandsutvikling er at det er en samvariasjon mellom bestandsstørrelse og antall mottatt fallvilt. For kvantitative beregninger må dessuten samvariasjonen med rimelighet kunne beskrives med enkle funksjoner. Forholdet mellom bestand og fallviltmengde avhenger av flere sannsynlighetsfaktorer: 1) sannsynligheten for å bli drept, 2) sannsynligheten for å bli funnet og 3) sannsynligheten for å bli innsamlet.

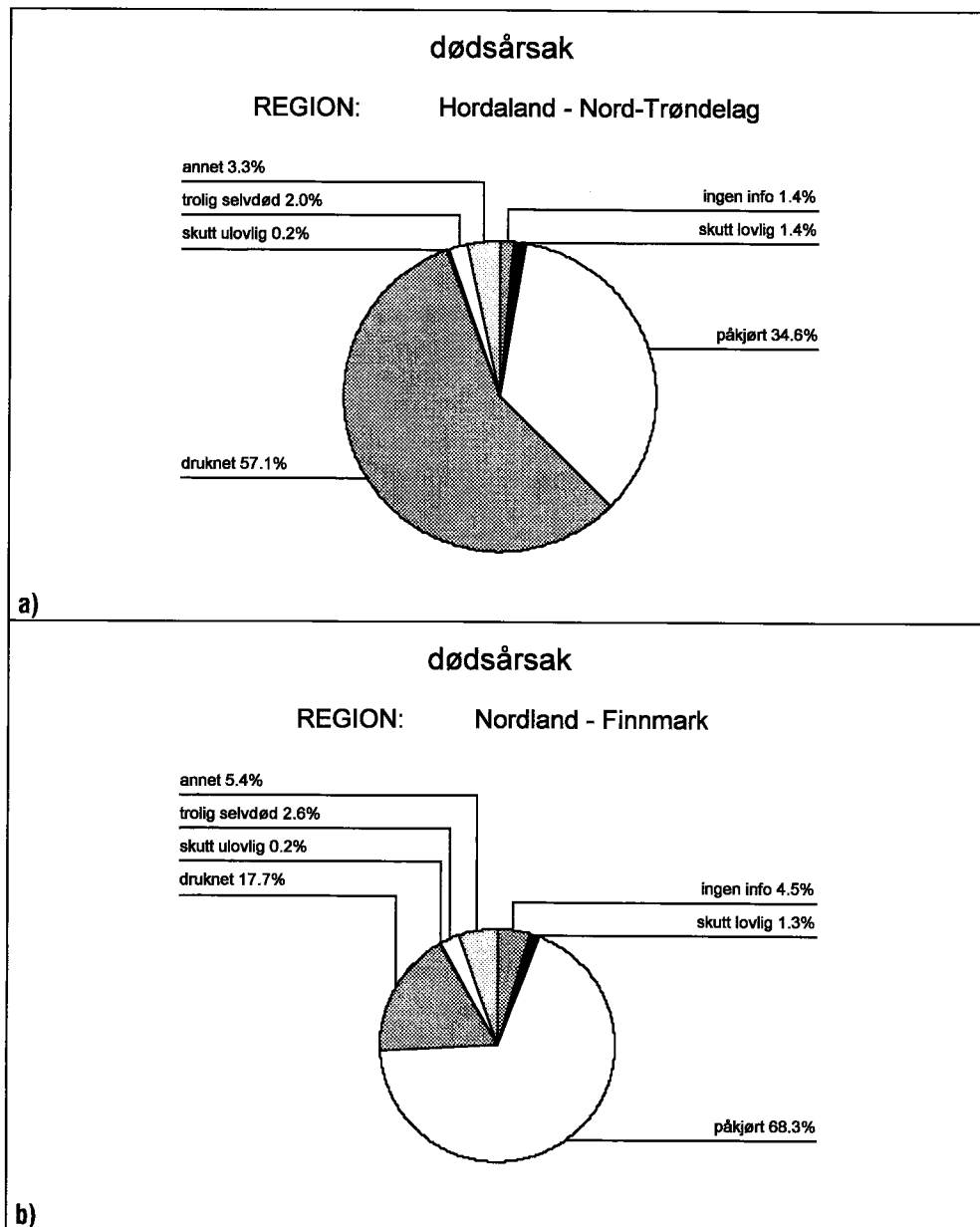
Det siste leddet i innsamlingsprosessen har i de fleste tilfellene vært preparantene. Siden 1987 har bare autoriserte preparanter hatt tillatelse til å preparere otrer, og bare etter søknad for hvert dyr. Det har dessuten vært en forutsetning at skrott eller hode skulle sendes til NINA, eller unntaksvis til annen vitenskapelig institusjon. Sannsynligheten for innlevering fra preparantene antas

derfor å ha vært høy og konstant over tid siden 1987. Men denne måten å samle inn materialet på innebærer en kortere eller lengre forsinkelse fra dyret dør til det ankommer NINA. Mange otrer kom ikke inn før året etter og noen ennå senere. Forskjellene mellom dødsår og innsamlingsår for otrer som ble mottatt fra 1987 til 1996 viste at noen otrer som døde i perioden 1992-96 kunne ventes å bli mottatt etter at beregningene ble utført. Forskjellene mellom dødsår og innsamlingsår ble brukt til å beregne korreksjonsfaktorer for forsinket innsamling (vedlegg 1). Otrer som døde i 1996 ble ikke tatt med i bestandsanalysene fordi en stor og usikker andel av dem kunne ventes å komme inn etter at analysene ble utført.

Forholdet mellom bestandsstørrelsen og antall fallvilt kan ventes å variere med dødsårsakene og dødsårsakene varierte dessuten regionalt (figur 1a, b). Derfor ble det foretatt en vurdering av hvilke dødsårsaker som egnet seg best for estimering av bestandsutvikling. I den aktuelle perioden utgjorde påkjørsler 56 %, drukning i fiskeredskap 33 % og andre dødsårsaker 11 %. Antallet otrer i materialet som var døde av andre årsaker enn drukning og påkjørsler var for lavt til å egne seg for estimering av bestandsutvikling. Derfor ble bare drukning og påkjørsler vurdert videre.

De fleste otrene som druknet var fanget i torskeruser. Bruken av fiskeredskap, spesielt ruser, har variert geografisk og over tid. Tettheten av ruser har derfor vært viktig for sannsynligheten for drukning av oter, men variasjonen i rusetettheten er det vanskelig å tallfeste. Otrer som drukner i ruser og annen fiskeredskap vil bli funnet så sant ikke redskapen går tapt. Men sannsynligheten for å bli innsendt avtar antagelig når tettheten av oter øker. Årsaken er at bruken av ruser er fordelt på en liten del av befolkningen, og når otertettheten øker kan samme person få oter i rusene gjentatte ganger. Usystematisk innhentet informasjon indikerer at sannsynligheten for at drukna otrer blir sendt til preparant eller direkte til NINA avtar med gjentatte fangster.

Sannsynligheten for å bli påkjørt for den enkelte oter må variere geografisk med tettheten av veier, trafikkintensiteten og veienes plassering i forhold til oterhabitater og aktivitetsområder, men over tid innen et større område er det ikke urimelig å anta at sannsynligheten for å bli drept på denne måten er lineært relatert til trafikkintensiteten. Regional statistikk for trafikkøkningen fra år til år i studieperioden er utarbeidet av Statens vegvesen. Sannsynligheten for at en påkjørt oter blir plukket opp og levert til en autorisert preparant antas å være relativt stabil over tid, fordi mange personer vil være involvert i påkjørslerne. Den enkelte bilfører vil bare unntaksvis ha trafikkuhell med oter mer enn en gang, i alle fall ved de otertetthetene vi nå har. Dette er grunnene til at påkjørte otrer fra åra 1987-95 ble brukt som utgangspunkt for beregning av vekstratene for bestanden.



Figur 1 Fordeling av dødsårsaker for innsamlende otrer fra to regioner. – *Mortality factors for otters collected from two different regions.*

Det ble forutsatt at det var et lineært forhold mellom trafikkmengde og sannsynligheten for å bli påkjørt. Bestandsindeksen ble beregnet ved å multiplisere de årlige antallene av mottatte påkjørte otrer av begge kjønn med korreksjonsfaktorer for trafikkøkningen i regionene og for forsinkelse i innsamlingen (**vedlegg 1**). Bestandsvariasjon over tid ble estimert fra de korrigerede verdiene ved hjelp av kurvetilpasning. Når vekstraten (e^r) i en bestand er konstant vokser bestanden eksponensielt. Bestander som kan sies å ha konstant vekstrate gir bedre analysemuligheter, derfor fikk eksponensielle funksjoner spesiell oppmerksomhet ved kurvetilpasningen.

Bestandsutviklingen ble estimert for hele området og for delområder på strekningen Finnmark-Hordaland. To faktorer avgjorde inndelingen i delområder. Den ene faktoren var tidspunktet da totalfredning ble innført i ulike områder (Nord-Norge sammenliknet med Trøndelag-

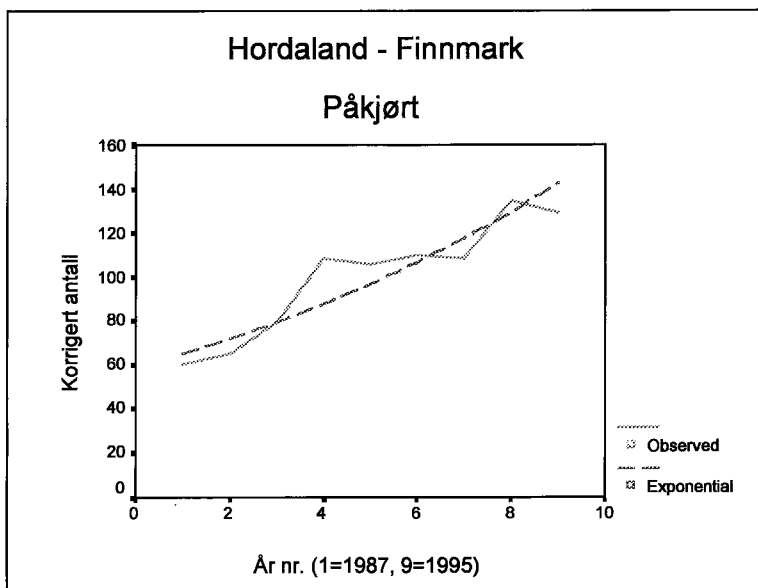
Hordaland). Den andre faktoren var om bestanden i begynnelsen av studieperioden kunne regnes som sammenhengende eller ikke (Trøndelag-Nordmøre sammenliknet med Hordaland-Sunnmøre). Det geografiske skillet mellom områdene med kontinuerlig og diskontinuerlig utbredelse ble valgt på grunnlag av Christensens (1995b) registreringer av ottersporetegn langs kysten. Kurvetilpasninger og tester ble utført i statistikkprogrammet SPSS 7.5 for Windows og dessuten med en eksakt uavhengighets/homogenitetstest basert på simulering.

Bestandsstørrelsen i studieområdet på ulike tidspunkt ble estimert på grunnlag av de beregnede vekstrate og tidligere publisert informasjon om bestandsendringer og fellingstall før fredningen (Heggberget & Myrberget 1979).

2.3 Resultater og diskusjon

2.3.1 Trender i bestandsutviklingen, geografiske forskjeller

De korrigerte årlige antallene av påkjørte otrer fra 1987 til 1995 indikerte økning i oterbestanden for hele strekningen fra Hordaland til Finnmark og innen hvert delområde. **Figur 2-4** viser de korrigerte verdiene etter at det var tatt hensyn til trafikkøkning og til forsinkelse i innsamlingen (**vedlegg 1**). Selv om en logaritmisk funksjon forklarte mest av variasjonen for hele studieområdet fra Hordaland til Finnmark ($R^2=0.890$, $p<0.001$), beskrev en eksponensiell funksjon variasjonen i dataene nesten like godt ($R^2=0.863$, $p<0.001$).



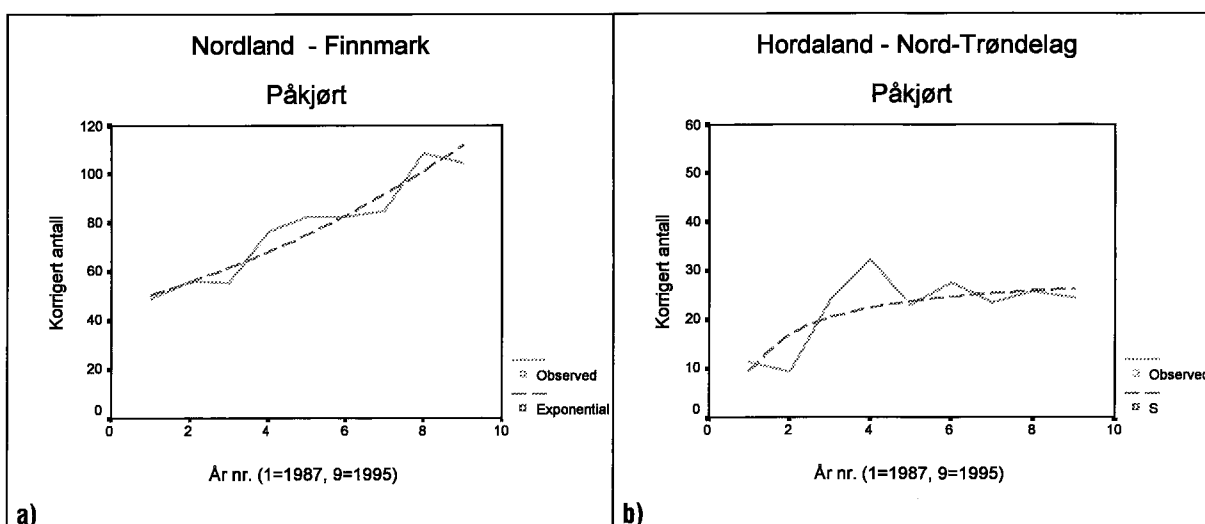
Figur 2 Korrigerte (se **vedlegg 1**) årlige antall innkomne, påkjørte otrer og beregnet bestandsutvikling for hele strekningen fra Hordaland til Finnmark. – Corrected (see **Appendix 1**) yearly numbers of collected, road-killed otters and estimated population development for the whole study area, from Hordaland to Finnmark.

Vekstraten for bestanden totalt i dette området kan derfor regnes for å ha vært konstant i perioden, med $r=0.10$ og årlig tilvekst $100(e^r-1)=11\%$ (**figur 2**). Siden 76 % av de påkjørte otrene kom fra Nord-Norge ble totaltallene mest påvirket av utviklingen der, men det var regionale variasjoner i bestandsutviklingen.

Forløpet i Nord-Norge, der oterbestanden har vært fredet kortest tid, var forskjellig fra forløpet i området som omfattet Midt-Norge og Vestlandet. Bestandsutviklingen i Nord-Norge ble beskrevet like godt med en eksponensiell funksjon ($R^2=0.926$, $p<0.001$) som en lineær funksjon ($R^2=0.925$, $p<0.001$). Vekstraten i Nord-Norge kan derfor regnes for å ha vært konstant, med $r=0.10$ og årlig tilvekst $100(e^r-1)=11\%$ (**figur 3a**). Konfidensintervallet for r (95 %) var 0.07-0.12.

I sør så bestanden ut til å ha stagnert etter 1990. En S-funksjonen ga den mest signifikante tilpasningen for Hordaland-Nord-Trøndelag, ($R^2=0.593$, $p=0.015$). Dette er en funksjon som etter en tidlig, rask økning relativt fort nærmer seg en konstant verdi (**figur 3b**). Det vil si at tilveksten ifølge denne modellen gikk mot null etter en rask økning først i perioden. En kvadratisk funksjon forklarte litt mer av variasjonen ($R^2=0.653$, $p=0.042$). For den kvadratiske modellen ble vekstraten negativ mot slutten. Den eksponensielle funksjonen ga ingen signifikant tilpasning til dataene fra Hordaland-Nord-Trøndelag ($R^2=0.415$, $p=0.061$). Vekstraten kan derfor ikke sies å ha vært konstant i dette området som helhet.

Innenfor området fra Hordaland til Nord-Trøndelag var det forskjell i bestandsutviklingen mellom den sammenhengende bestanden fra Trøndelag til Nordmøre og den geografisk usammenhengende bestanden fra



Figur 3 Korrigerte (se **vedlegg 1**) årlige antall innkomne, påkjørte otrer og beregnet bestandsutvikling for a: Nord-Norge og b: Vestlandet og Midt-Norge. – Corrected (see **Appendix 1**) yearly numbers of collected, road-killed otters, and estimated population development for a: North Norway and b: Vestlandet (West Norway) together with Central Norway

Sunnmøre til Hordaland. Av 38 påkjørte otrer som kom inn fra Sunnmørs- og Vestlandskommunene var alle fra åra 1990-95 (figur 5a-c). Figur 6a-c som omfatter alle stedfesta otrer i materialet med dødsår mellom 1987 og 1995, viser at det fantes otrer i området fra Sunnmøre til Hordaland før 1990, men av 145 otrer som totalt kom inn fra disse kommunene var bare 13 fra 1987-1990.

Selv om en lineær funksjon var den beste modellen for Vestlandet-Sunnmøre ($R^2=0.834$, $p<0.011$), kunne den estimerte bestandsutviklingen også beskrives som eksponensiell (figur 4a), med $\bar{r}=0.18$ ($R^2=0.802$, $p=0.016$), som tilsvarer en konstant årlig tilvekstrate på 20 %. Konfidensintervallet for r var 0.07-0.31. Denne raten var ikke signifikant forskjellig fra vekstraten for Nord-Norge, siden konfidensintervallet for Hordaland-Sunnmøre inkluderte konfidensintervallet for Nord-Norge.

Ingen av de enkle funksjonene som ble forsøkt ga en signifikant tilpasning til dataene fra Nordmøre og Trøndelag (figur 4b), men dataene indikerer en bestandsreduksjon etter 1990. En kubisk funksjon ga den høyeste verdien for R^2 ($R^2=0.569$, $p=0.207$) og en S-funksjon ga den laveste signifikansverdien ($R^2=0.338$, $p=0.101$). De observerte tallene for påkjørsler viste betydelige svingninger i dette området.

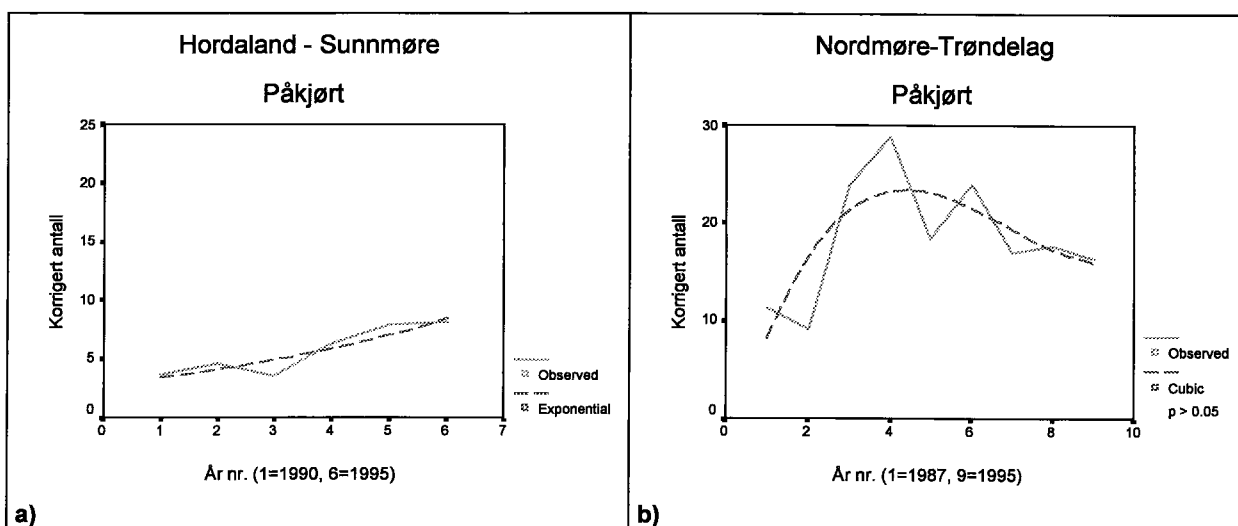
Disse resultatene kan tolkes som en tetthetsavhengig stabilisering eller reduksjon av bestandstørrelsen i den delen av området som hadde en sammenhengende bestand (Nordmøre-Trøndelag), mens bestanden fortsatte å vokse med en høy rate gjennom hele perioden i den delen av området som hadde en usammenhengende bestand. En svakhet ved denne forklaringen er at vi mangler data som kan gi gode estimater for geografisk variasjon i bestandstettheten for oter. Heggberget & Moseid (1992) fant ingen signifikant nord-sør-variasjon i tettheten av sportegn etter oter langs kysten fra Sør-Trøndelag til Troms. Derimot varierte sportegntettheten fra indre til ytre kyststrøk, med høyest

tetthet på de store kystøyene. Basert på analyser av oterdietten konkluderte Heggberget (1994) med at kystbestanden av oter i Norge fram til 1992 hadde god tilgang på prefererte byttedyr og derfor antakelig ikke var begrenset av næringstilgangen, men regionale forskjeller ble ikke fanget opp av den undersøkelsen.

Knapphet på ressurser, økt konkurranse, irregulær avgang og epidemier er mulige forklaringer på den antatte stagnasjonen på kysten i Midt-Norge. Ressurstilgang og konkurranse kan ventes å være avhengig av bestandstettheten. Den irregulære avgangen av oter har ukjent omfang, men det er sannsynlig at den kan variere geografisk og øke med økende bestand. Sannsynligheten for epidemier øker også med bestandstettheten. Men både sykdom og irregulær avgang kan også opptre som tetthetsuavhengige faktorer. Geografisk variasjon i kjønnsmodningsalder og reproduksjonsrater, som kan indikere tetthetsavhengige responser i oterbestanden, er behandlet i kapittel 4.

Den geografiske fordelingen av fallviltet (figur 5 og 6) stemte godt over ens med resultatene av sportegnregistreringer som har vært utført på kysten av Sør-Norge, Midt-Norge og Nord-Norge nord til og med Troms (Heggberget & Moseid 1992, Christensen 1995b). Heggberget & Moseids (1992) registreringer fra 1990 og 1991 indikerte høy otetetthet og sammenhengende utbredelse på kysten i Midt- og Nord-Norge. Christensens (1995b) registreringer fra 1989 og 1990 indikerte et skille mellom Sunnmøre og Nordmøre. Nord for dette skillet var bestanden sammenhengende, men fra Sunnmøre sørover til den nordlige delen av Hordaland var det en usammenhengende bestand. Lenger sør og øst var det bare sporadisk forekomst av oter.

Samtidig med at kystbestanden i Midt-Norge ser ut til å ha stagnert er det nå tydelig mer oter og otersportegn å



Figur 4 Korrigerte (se vedlegg 1) årlige antall inkomne, påkjørte otrer og beregnet bestandsutvikling for a: Vestlandet og b: Nord-Møre og Trøndelag. – Corrected (see Appendix 1) yearly numbers of collected, road-killed otters, and estimated population development for a: Vestlandet (West Norway) and b: Central Norway.

se ved Trondheimsfjorden. Den observerte økningen omkring Trondheimsfjorden bekreftes i figur 5a-c. En økning ved Ranafjorden er også indikert i denne figuren. Ranafjorden er en miljøgiftbelastet fjord (Rübberdt et al. 1996), der forholdene antakelig har bedret seg i de seinere åra. Oter har nå fast tilhold i byer i Midt- og Nord-Norge, men havneområdene og byelvene kan representere marginale habitater. Det er mulig at fjordotrene og byotrene er et resultat av høy generell bestandstetthet, der deler av bestanden inntar habitater av lavere kvalitet og en del dyr til en hver tid presses ut i de mest marginale områdene. Norske fjorder har oftest lite grunnvannsareal og dermed lite av jaktmarker for oter. Byhabitaterne har mer fredsel, forstyrrelse og vannforurensning enn tynt befolkede områder. Vi vet imidlertid ingen ting om hva disse faktorene betyr for otrene i de aktuelle byene, og heller ikke hvordan næringstilgangen er for oter i byene sammenliknet med de mindre befolkede områdene omkring.

2.3.2 Bestandsstørrelser

Viltnevnernes oppfatninger om endringer i oterbestanden i 1977 var overveiende nedgang på Vestlandet, noe overvekt av kommuner med nedgang i Trøndelag og overveiende oppgang i Nord-Norge (Heggberget & Myrberget 1979). Den årlige oterfelling på 1970-tallet ble estimert til omkring 550 dyr (Heggberget & Myrberget 1979). Om vi antar at bestanden i Norge var omtrent stabil på landsbasis like før totalfredning ble innført i hele landet og at fredningen utløste en bestandsvekst i størrelsesorden 10 %, det vil si at et uttak av 500-600 oter årlig utgjorde omkring 10 % av bestanden, så betyr det at den besto av 5000-6000 individer da jaktuttaket bortfalt. Dette er en sterk forenkling av situasjonen, men gir et inntrykk av størrelsesordenen. Om vi antar at dette var bestandsstørrelsen omkring 1982 da totalfredningen ble innført, og at veksten på landsbasis har vært eksponensiell og 10 % årlig deretter, skulle denne bestanden ha vokst til 11-13 tusen dyr i 1990 og 17-21 tusen dyr i 1995. Heggberget (1995) beregnet bestanden av selvstendige oter (d.v.s. ≥ 1 år gamle) på kysten fra Troms til Møre og Romsdal til å være i størrelsesorden 10-15 tusen dyr tidlig på 1990-tallet, på grunnlag av tettheten av sportegn og størrelse på leveområdene.

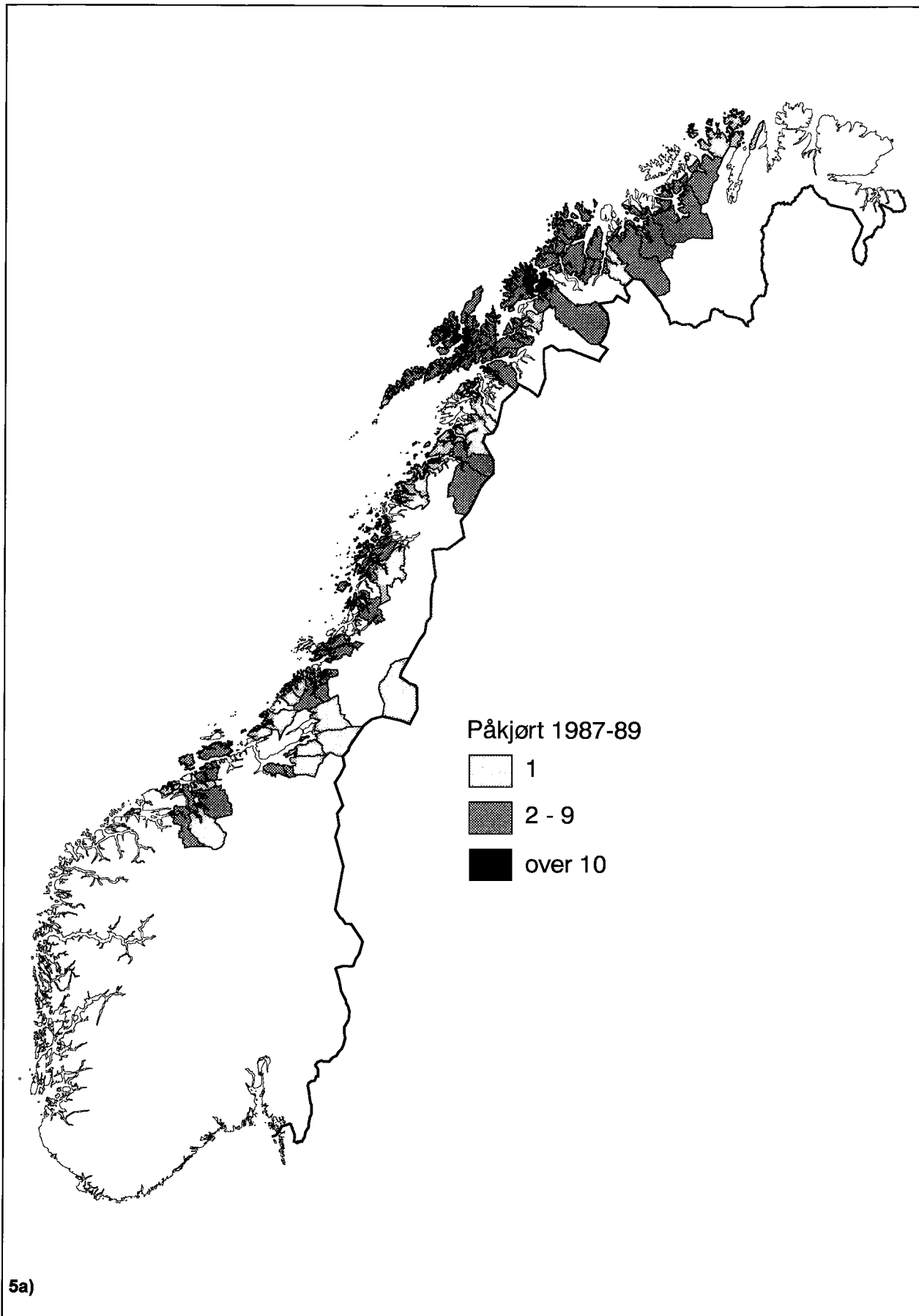
Estimatene er ikke så ulike når en tar i betraktning at begge er basert på forutsetninger som er høyst usikre og på informasjon av ganske forskjellig type. Estimatet som er basert på sportegn og leveområder ligger høyest når en tar hensyn til at det ikke inkluderer oterungene og dessuten omfatter en mindre del av kysten enn estimatet som er basert på fellingstall og vekstrate. Begge estimatene gir mer sannsynlig underestimering enn overestimering av bestanden på grunn av følgende forhold: Estimatet basert på fellingstall og vekstrate kan underestimere bestanden fordi nesten alle felte oter var fra den Nord-Norske bestanden som antakelig var i vekst og dermed ikke ble balansert av uttaket før fredningen.

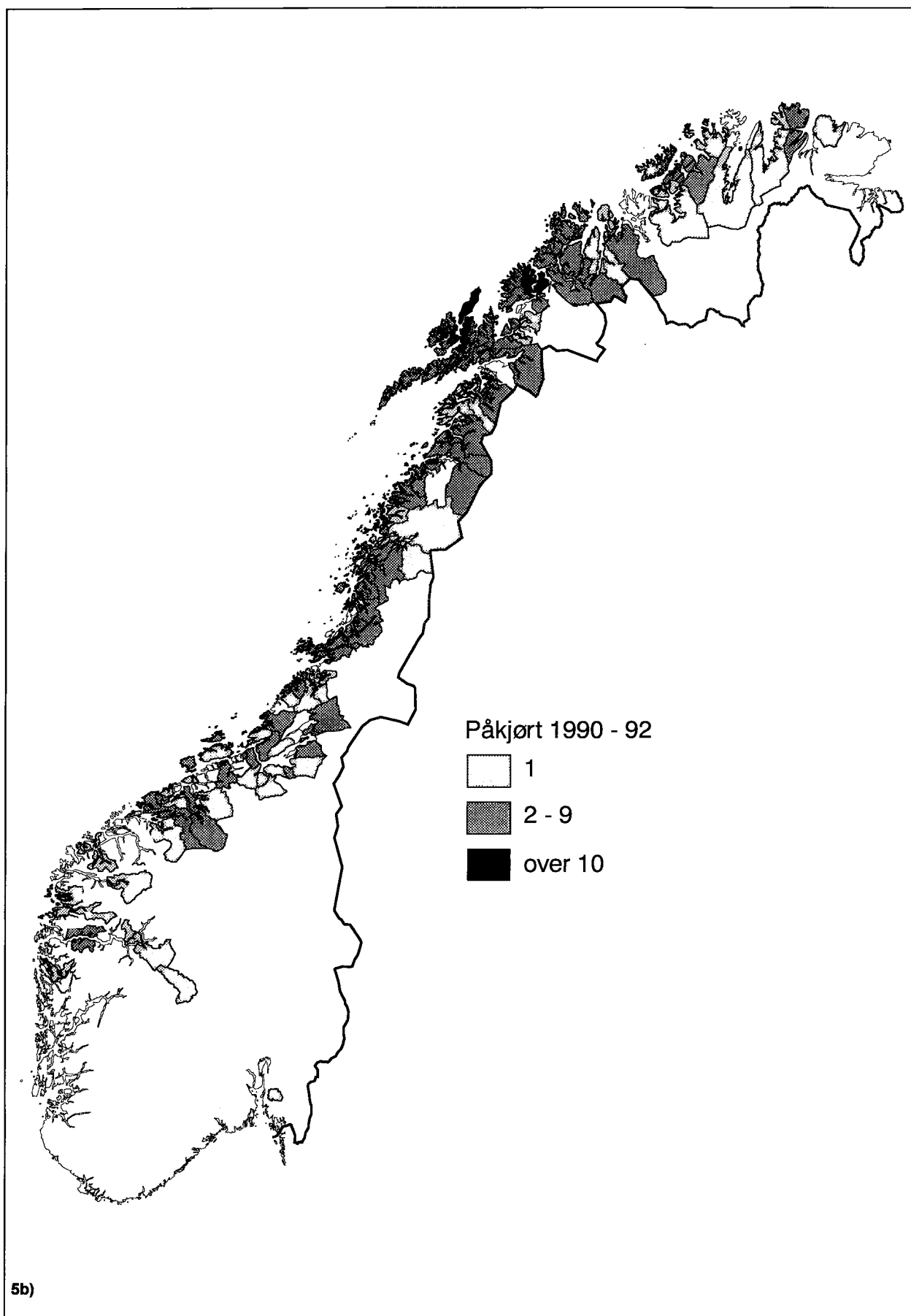
Estimatet basert på sportegn og størrelse av leveområder kan underestimere bestanden fordi en av forutsetning var at leveområdene til selvstendige oter av samme kjønn ikke overlappet. Det er imidlertid vist fra Shetland at flere selvstendige oter av samme kjønn kan ha felles leveområde (Kruuk & Moorhouse 1991). Disse sviktende forutsetningene er det ikke lett å erstatte med mer realistiske verdier uten å undersøke bestandstettheter med mer direkte metoder. Vi har foreløpig ikke data som er velegnet for å gi sikre estimater for bestandstetthet og bestandsstørrelse.

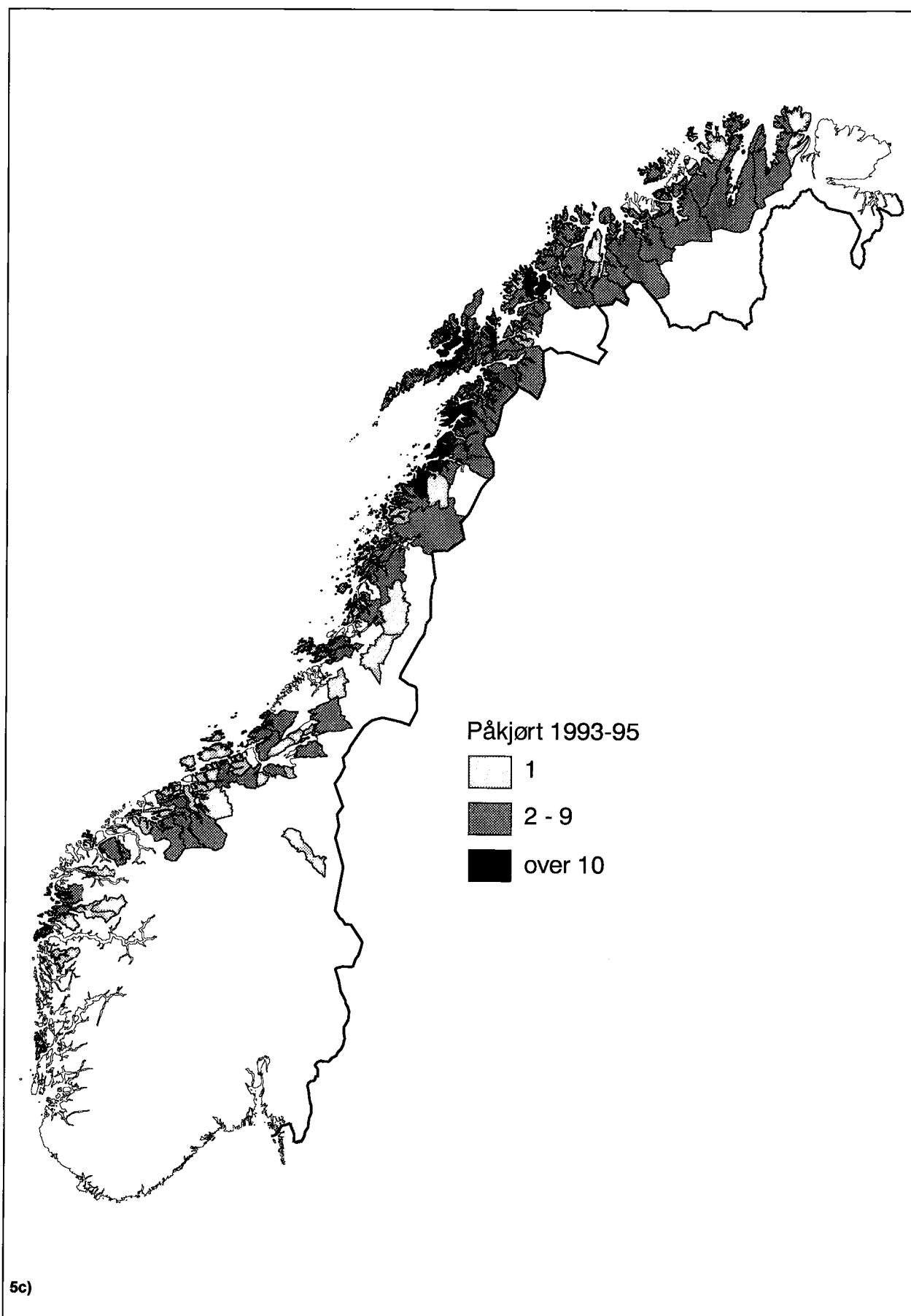
2.4 Konklusjon

Fra 1987-1990 økte tilsynelatende tettheten av oter i hele studieområdet, men stagnerte omkring 1990 på kysten av Nordmøre og Trøndelag, mens den fortsatte å øke både nord og sør for dette området. I Nord-Norge, der det har vært fredningstid for oter siden 1979 og totalfredning siden 1982, var det ikke tegn til noen tetthetsavhengig reduksjon av vekstraten i løpet av perioden 1987-1995. Lenger sør, der det har vært fredningstid siden først på 1970-tallet og totalfredning siden 1979, kan bestandsutviklingen tolkes som en tetthetsavhengig stabilisering eller reduksjon av bestandsstørrelsen i den delen av området som hadde en sammenhengende bestand (Nordmøre-Trøndelag), mens bestanden fortsatte å vokse med en høy rate gjennom hele perioden i den delen av området som i utgangspunktet hadde en usammenhengende bestand (Hordaland-Sunnmøre).

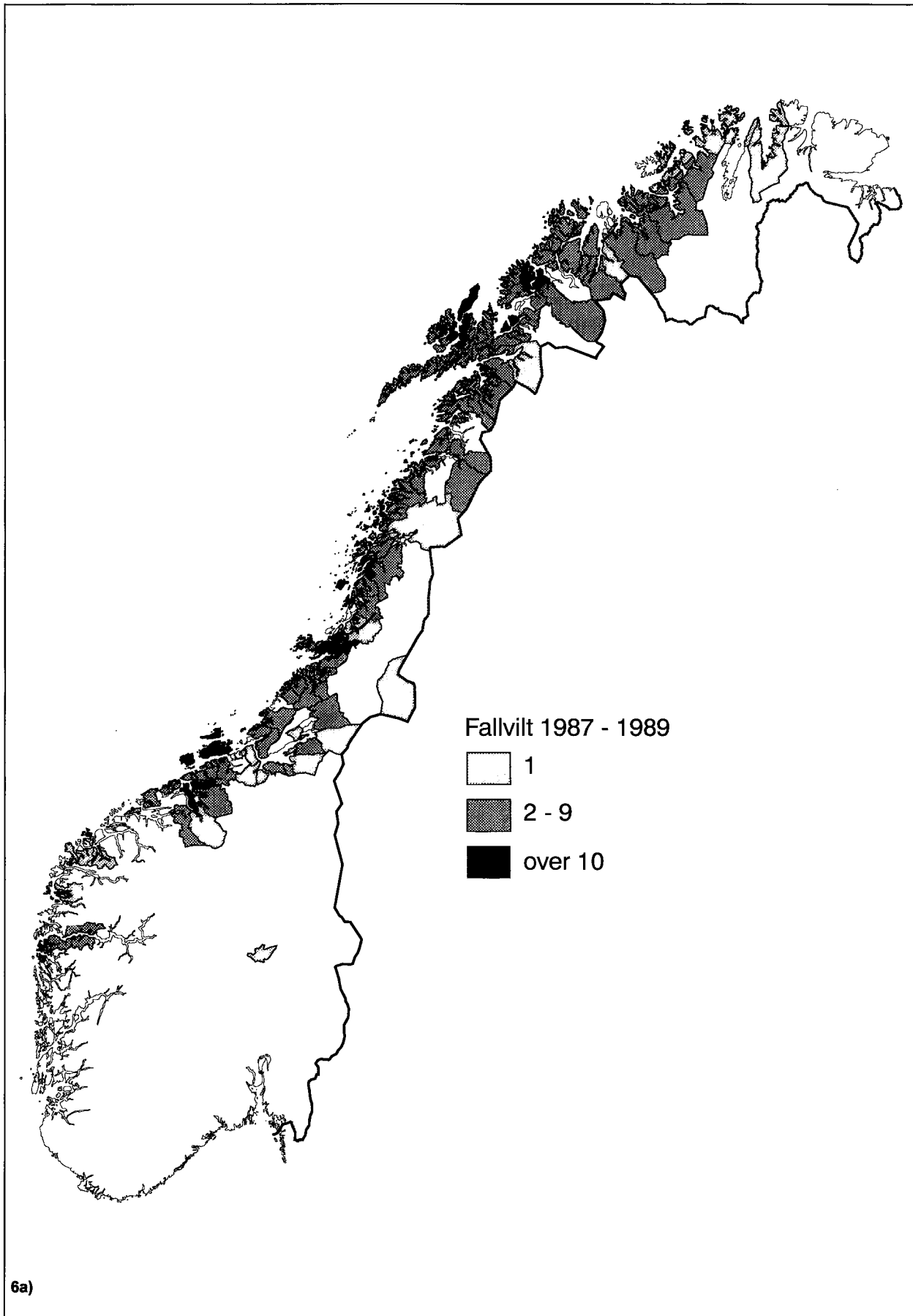
Forutsetningene for å beregne den norske oterbestadens størrelse er usikre. Under visse forutsetninger om bestandsstørrelse før fredning og konstant vekstrate etter fredningen ble bestanden beregnet til 11-13 tusen dyr omkring 1990 og 17-21 tusen dyr omkring 1995.

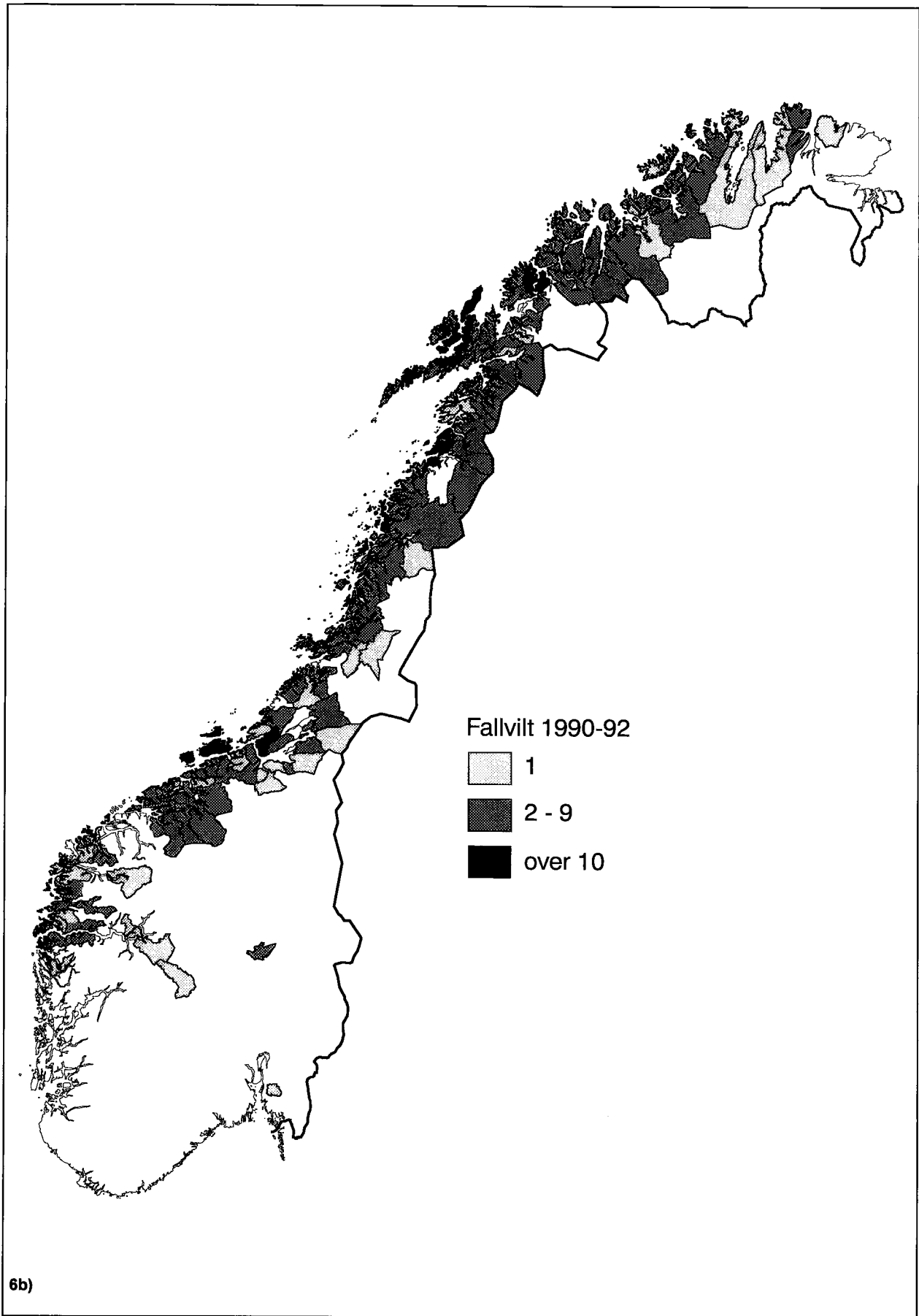


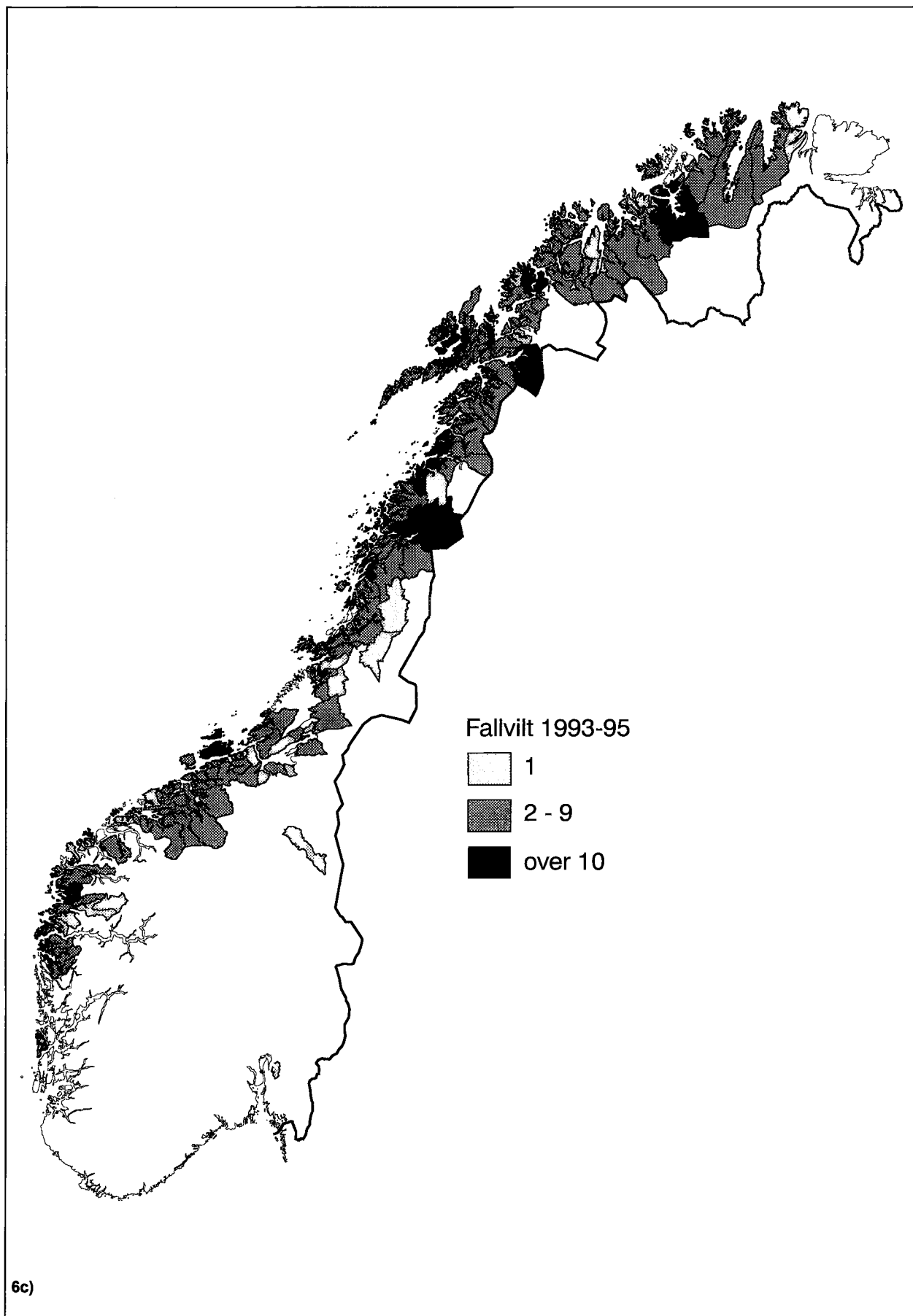




Figur 5 Geografisk fordeling av innkomne påkjørte otter i tre tidsperioder. – *Geographic distribution of collected, road-killed otters during three time periods.*







Figur 6 Geografisk fordeling av alle innkomne otrer i tre tidsperioder. - *Geographic distribution of all collected dead otters during three time periods.*

3 Tolking av kjønnsorganer

3.1 Innledning

Undersøkelse av reproduksjonsorganer fra døde dyr er en nyttig metode for å kartlegge individuell reproduksjon og for å beregne reproduksjonsrater i en bestand, særlig hos kryptiske arter hvor direkte observasjon og kvantifisering av reproduksjonen er vanskelig. Dersom reproduksjonsparametrene kan relateres til andre individuelle egenskaper, som alder, kondisjon og helsestilstand, kan en avsløre faktorer som generelt påvirker reproduksjonen og dessuten overvåke bestandens sunnhetstilstand og livsvilkår.

Metoden begrenses av mulighetene for å tolke sammenhengen mellom de anatomiske funnene i reproduksjonsorganene og individets reproduksjonshistorie. Anvendeligheten av metoden avhenger også av hvor tidsøkonomisk slike analyser kan utføres. Derfor er det viktig å utvikle, beskrive og standardisere slike metoder. Sidorovich & Tumanov (1994) beskrev vevsstrukturen i epitelene i vagina og uterus i ulike faser av kjønnsmodning og reproduksjons-syklus. Slike metoder gir gode resultater, men er svært ressurskrevende. Hovedhensikten med analysene i dette kapitlet har vært å utvikle enklere, raskere metoder.

Anatomiske hovedtrekk i hunnens kjønnsorganer hos eurasiatisk oter er beskrevet tidligere (Heggberget 1988, Zogall 1992) og vil ikke bli fokusert her. Forandringer som skjer i forbindelse med kjønnsmodning og i løpet av stadiene i reproduksjonssyklus, og morfologiske trekk som gjør det mulig å identifisere disse stadiene, blir beskrevet. Påliteligheten av konklusjoner som kan trekkes ved hjelp av enkle, raske, makroskopiske metoder blir undersøkt.

Noen patologiske tilstander i reproduksjonsorganene er beskrevet tidligere (Heggberget 1988, Christensen & Heggberget 1995, Simpson 1997). Noe mer informasjon om patologi er inkludert i dette kapitlet.

3.2 Materiale og metoder

Materialet omfattet otrer som døde i perioden 1971-1996. Totalt var 776 hunnotrer fra 1973-1996 og 56 hannotrer fra 1971-1984 inkludert i reproduksjonsanalysene. Med få unntak kom disse otrene fra kyststrøk på strekningen fra Sogn og Fjordane til Finnmark. Otrene ble i de fleste tilfellene mottatt fra preparanter, som flådde, dypfrysede skrotter. En mindre andel ble mottatt hele. Skrottene ble lagret frosne før analyse.

Unge dyr opp til og med annet leveår ble aldersbestemt ved å vurdere tannskifte og lukking av suturer på skallens overside, som beskrevet av Stubbe (1969) og

Heggberget (1996a). Med unntak av de aller yngste dyra ble dessuten alderen bestemt ved å telle tilvekstlinjer i cementum på en hjørnetann og en fortann (Grue & Jensen 1979, Heggberget 1984). Skaller og tenner fra 14 dyr med kjent alder fra 0 til 11 år var også til rådighet som kontroll på alderskriteriene.

3.2.1 Hunnotrer

Uteri fra 490 av hunnene ble åpnet på langs, eller gjennomlyst når organene var tynne og gjennomskinnelige, for å finne implanterte fostre eller placenta-arr fra tidligere drektigheter (pigmenterte arrflater som viser hvor placentaer har vært festet til uterusveggen). Hensikten var å se om dyra var eller tidligere hadde vært drektige. Uterus, renskåret fra mesenteriet og kuttet ved cervix og egglederne, ble veid for 120 av disse hunnene. Ytterligere 286 uteri ble bare undersøkt utvendig for å skille ut de som var kjønnsmodne, på grunnlag av erfaringene fra de mer grundig undersøkte dyra ovenfor og tidligere beskrivelser (Heggberget 1988). Alle uteri med utvidelser som indikerte fostre eller utvikling av patologisk vev ble åpnet. Pigmenterte placenta-arr måtte lokaliseres før vevet ble fiksert, fordi pigmentet ble bleket og forsvant øyeblikkelig i fiksativene. Veggtykkelsen i uterus-horna ble målt for 58 hunner.

Ovarier fra 361 hunner ble snittet med frysemikrotom, farget og undersøkt under mikroskop for å finne strukturer som viste tidligere ovulasjoner, d.v.s. gule legemer (*corpora lutea*) og kvite legemer (*corpora albicantia*). Inntil 1984 ble ovariene fiksert i 70 % isopropanol, myknet i glyserin og eddiksyre, snittet i 30 microns tykkelse og farget med hematoxylin/jernalun (Heggberget 1988). Fra 1985 ble teknikken forbedret ved at ovariene ble fiksert i 10 % formalin, snittet i 10 mikrons tykkelse og farget i hematoxylin/eosin (Heggberget & Christensen 1994).

Materialet omfattet også to ubeslektede hunner som var født ville, men som ble tatt hånd om og levde i fangenskap fra de var 2-3 måneder gamle. De levde i samme innhegning ved Akvariet i Bergen fra den ene var drøyt ett år gammel og den andre ca 5 mnd gammel, til begge døde med kort tids mellomrom. De var da 6 og 7 år gamle. Det var ikke andre otrer i innhegningen og heller ikke ellers i Akvariet i denne perioden.

3.2.2 Hannotrer

Testikler og bitestikler fra 34 hanner ble dissekert fri fra de omgivende hinnene og veid samlet. Testikkelen ble deretter skilt fra bitestikkelen og veid separat. Deretter ble vekten av bitestikkelen beregnet som differansen mellom de to vektene. Som testikkelvekt og bitestikkelvekt ble gjennomsnittsvekten for henholdsvis testikkelparet og bitestikkelparet benyttet. Etter fiksering i 10 % formalin ble forekomst av spermier i bitestikkelen undersøkt hos 26 av hannene. En ca 2 mm tykk vevsbit ble skåret ut på tvers av bitestikkelen slik at tverrsnittet av

spermielederne ble synlige. Spermielederne ble undersøkt under stereolupe ved opptil 40X forstørrelse for å finne spermier.

Skjelletterte penisbein fra 44 hanner ble veid, største lengde og største bredde ble målt.

3.3 Resultater og diskusjon

3.3.1 Hunner med delvis kjent reproduksjonshistorie

De to ubeslektede hunnotrene som var født ville men holdt i fangenskap fra 2-3 måneders alder må ha vært kjønnsmodne, fordi de døde 6 og 7 år gamle. Uteri fra disse hunnene var relativt små. De veide henholdsvis 1700 og 2219 mg, men uterushorna var runde i tverrsnitt og ugjennomsiktige. Som ventet ble det ikke funnet noen placenta-arr. At dyra var kjønnsmodne ble bekreftet av at ovariene hos begge inneholdt flere relativt store væskefylte follikler med mer enn 2 mm diameter, i tillegg til en del atretiske follikler. Ovariene inneholdt ingen gule eller kvite legemer. Siden disse hunnene ikke kunne ha parret seg ville eventuelle gule eller kvite legemer være CLS (=gult legeme fra ovulasjon som ikke resulterte i drektighet) per definisjon. Enten måtte CLS fra tidligere ovulasjoner ha degenerert fullstendig og forsvunnet, eller også hadde disse hunnene ikke ovulert. Hos arter med spontan ovulasjon har CLS ikke blitt identifisert mer enn to måneder etter ovulasjon og de kan degenerere uten å danne varige kvite legemer (Langvatn 1992a). Hyppig østrus, med syklus-lengde på 30-40 dager, er observert hos otrer i fangenskap (Gorman et al. 1978, Trowbridge 1983). Derfor kunne en vente at CLS ville være synlige fra en brunstperiode til den neste. Blant de undersøkte ville hunnotrene viste funn av CLS hos en drektig hunn og hos en som hadde PCL (=gult legeme like etter en ovulasjon) dessuten at dette kan være tilfellet. Ovariestrukturen hos de to hunnene fra fangenskap var følgelig ikke i strid med konklusjonen hos Pechlaner & Tahler (1983) som mente at ovulasjonen hos Eurasiatisk oter var indusert. Men mangelen på strukturer som oppstår etter ovulasjon er en indikasjon, men ikke et avgjørende bevis, på at ovulasjonen hos eurasiatisk oter induseres av parring, som hos nordamerikansk elveoter *Lutra (Lontra) canadensis* og hos flere andre mustelider (Ewer 1973).

I materialet av ville otrer var det to hunner som ble påkjørt sammen med ungene sine. I det ene kullet ble 3 unger sett og 2 av dem påkjørt. De var omkring ¾ år gamle, mens mora var 7 år gammel. Moras uterus veide 2890 mg og hadde 3 kvite placenta-arr. Hun hadde 3 små kvite legemer i ovariene. I det andre kullet ble også 2 unger påkjørt. De var ca 12 måneder gamle. Denne mora var også 7 år gammel. Hun hadde 2 knapt synlige kvite placenta-arr i uterus. Ovariene fra denne hunnen er foreløpig ikke snittet og uterus ikke veid (fordi dyra ble analysert uten kjennskap til slektskapsforholdene). I disse tilfellene forsvant altså det mørke pigmentet i

placenta-arrerne i løpet av det første året etter nedkomst, og selve arrerne var i ferd med å forsvinne etter ca. 12 måneder.

Det er behov for studier av flere dyr med kjent og ulik reproduksjonshistorie for å kunne utnytte fullt ut mulighetene for tolking av morfologiske og histologiske funn i kjønnsorganer fra oter-fallvilt.

3.3.2 Andre hunner

Reproduksjonsorganenes størrelse

Uterusvektene økte signifikant med alder og kjønnsmodning (tabell 1). Bare når hunner som nylig hadde født (indikert ved placenta-sår) ble inkludert i testen avtok uterusvektene signifikant med tid siden nedkomst (indikert ved placenta-sårenes/arrernes utseende) (tabell 1). Det vil si at uterus går tilbake til sin hvilestørrelse kort tid etter nedkomst. Men uterusvekter hos umodne hunner og hunner som tidligere hadde vært drektige overlappet (henholdsvis 140-1630 mg, n=38, og 1170-10950 mg, n=47, uteri med placenta-sår ikke medregnet). Uteri veide fra 1080-2740 mg (n=5) hos hunner som var i brunst (store follikler i ovariene, >= 2mm i diameter, Heggberget 1988), men som ikke viste tegn til å ha vært drektige noen gang (nullipar).

Tabell 1 Variansanalyse for uterusvekt (log-transformert) som funksjon av alder, kjønnsmodning og placenta-arr. Alder ble behandlet som en kovariabel. A: Analyse uten hunner som nettopp hadde født. B: Hunner som nettopp hadde født utgjorde en av kategoriene for placenta-arr. – *Analysis of variance for uterus weights (log-transformed) as a function of age, sexual maturation and occurrence of placental scars. Age as a covariate. A: recently parturient females excluded. B: recently parturient females included as one category of the placental scar variable.*

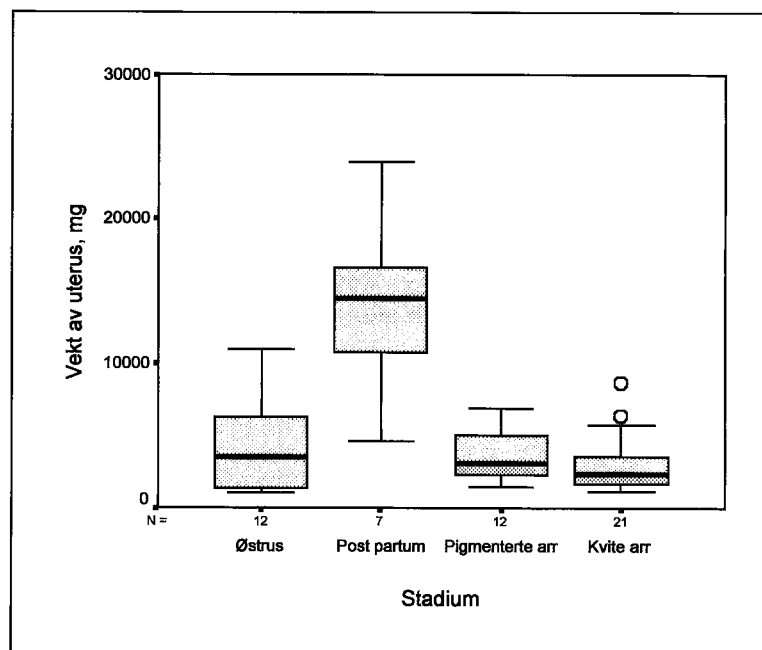
Variabel	df	Gj.sn. kvadrat Mean square	F	p
A:				
Alder	1	4.350	12.780	0.001
Age				
Kjønnsmodning	2	6.263	18.398	0.000
Maturation				
Placenta-arr	3	0.302	0.888	0.451
Placental scars				
Residual	77	26.212		
B:				
Alder	1	4.630	13.821	0.000
Age				
Kjønnsmodning	2	6.593	19.681	0.000
Maturation				
Placenta-arr	4	2.960	8.836	0.000
Placental scars				
Residual	82	0.335		

Hos nullipare hunner (=hunner som ikke har vært drektige) var veggtykkelsen i uterushorna signifikant positivt korrelert med størrelsen av den største ovarie-

folliklen. (Pearson korrelasjonskoeffisient, $r=0.748$, $p<0.001$, $n=38$). Veggtykkelsen varierte fra 0.3 til 1.8 mm hos nullipare hunner og fra 0.5 til over 4 mm hos hunner som hadde vært drektige. De nullipare hunnene med de tyngste og tykkeste uteri var trolig i brunst etter størrelsen av ovariefolliklene å dømme, og dermed i ferd med å bli kjønnsmodne. Tilsvarende dette viste Langvatn (1992b) at uteri hos nullipare hjortekoller (*Cervus elaphus*) var tyngre hos de som hadde ovulert enn hos de som ikke hadde ovulert. Langvatn (1992b) viste også at uterus oppnår full størrelse etter 2-3 drektigheter hos hjort. Den lave vekten av uterus hos de to voksne hunnoterene som hadde levd i fangenskap og aldri vært drektige sannsynliggjør at gjentatte drektigheter medvirker til at vekten av uterus øker med alderen også hos Eurasiatisk oter. Heggberget (1988) viste at også lengden av uterus horna og vekten og lengden av ovariene ofte, men ikke alltid var mindre hos umodne enn hos kjønnsmodne hunnotrer.

Utseende av uterus

Utseende av uterus varierte betraktelig, også mellom hunner som ikke var drektige. Uteri hos unge, umodne hunner var små, blekrøde og gjennomskinnelige, med rette og dorsoventralt flattrukte horn. En varig forandring fra en gjennomskinnelig uterus til en lite gjennomskinnelig, mørkere rød og mer vaskularisert uterus så ut til å finne sted i forbindelse med den første brunsten. Horn som var runde i tverrsnitt var gjerne assosiert med store follikler eller nye gule legemer i ovariene. Fargen på disse uteri og på drektige uteri var mørk rødbrun, trolig på grunn av økt blodtilførsel.



Figur 7 Boxplot av uterusvekter i ulike stadier av reproduksjons-syklus: i brunst, like etter fødsel, når placenta-arrene etter siste drektighet fremdeles har mørkt pigment og når de er i ferd med å forsvinne. – Boxplot of uterus weights in different stages of the reproductive cycle: in oestrus, immediately following parturition, when placental scars still contain dark pigment, and when placental scars are white and about to disappear.

Uterushorna ble forlenget tidlig i drektigheten, og hornas frie kant ble forlenget mer enn kanten som var festet til mesenteriet. Resultatet var at horna krummet og rynket seg. Et liknende utseende forekom også hos noen hunner som ikke var drektige. Fostrene fantes aldri i uterus kroppen, bare i horna. Etter hvert som fostrene vokste utvidet uterus horna seg i hele sin lengde, men mer omkring hvert foster enn mellom fostrene eller i det hornet som eventuelt ikke inneholdt noe foster. Mørkt pigment var ofte spredt i endometriet, mellom fostrene.

Kort etter fødsel kunne antallet og plasseringen av fostrene bestemmes på grunnlag av utvidelsene i den fremdeles forstørrede uterus, og på grunnlag av sår i endometriet der placenta hadde vært festet. Etter hvert som disse utvidelsene krympet samlet det seg betydelige mengder med svart eller mørkebrunt pigment der placentaene hadde vært festet, og markerte dermed implantasjons-arrene. Disse arrene vises som mørke bånd på tvers av horna når de ble åpnet på langs (figur 7). Pigmenteringen så ut til å være kraftigst omtrent på det tidspunktet da sammentrekkingen av utvidelsene etter fostrene var fullført, slik at horna igjen hadde jevn bredde. Deretter ble pigmentet gradvis redusert og forsvant etter en tid, men etterlot et kvitt, utydelig arr som kunne være så vidt synlige ett år etter fødsel (se dette kapittelet). I noen tilfeller inneholdt slike kvite arr litt skinnende, orange pigment.

I noen tilfeller inneholdt uterus placenta-arr med ulik pigmentintensitet (figur 7). Strand et al. (1995) viste eksperimentelt at hos fjellrev (*Alopex lagopus*) var det mulig at arr fra de to siste drektighetene kunne finnes samtidig, men med ulik pigmentintensitet. Også for hunnotrer er det sannsynlig at arr med ulik pigmentering kan forekomme når en hunn blir drektig på nytt etter kort tid. Telling av bare det mørkeste settet med placenta-arr burde da teoretisk gi et forventningsrett estimat for kullstørrelse ved fødsel. Imidlertid er det vist for fjellrev at arr etter unger som ble født samtidig kunne blekne med noe ulik hastighet og dessuten at aborter dannet arr som var lysere enn arr fra fullbårne kull (Strand et al. 1995). Hos eurasiatisk oter kan trolig pigmenteringsforskjeller oppstå i tilfeller der bare noen av fostrene i et kull degenererer i løpet av drektigheten mens resten av kullet fødes til rett tid (Heggberget & Christensen 1994 og denne rapporten). I slike tilfeller vil telling av bare de mørkeste arrene underestimerer kullstørrelsen.

Ovariene

Ovariene hos oter er omsluttet av en lukket pose (bursa) og må dissekeres ut av denne for å studeres (Heggberget 1988). Denne disseksjonen er forholdsvis rask og enkel. Identifisering av arr på ovarienes overflate

etter tidligere ovulasjoner ville derfor være en god metode i bestemmelsen av kjønnsmodning hos unge hunntrær, men ble ikke benyttet fordi slike ovulasjonsarr var vanskelige å finne. Nylige erfaringer med analyse av kjønnsorganer av rein (Heggberget 1998) viser at det kan være verd å gjøre nye forsøke på å identifisere slike gamle ovulasjonsarr.

Heggberget (1988) konkluderte at utvendig undersøkelse av uåpnede ovarier ikke avslørte om de inneholdt store follikler eller gule legemer. Undersøkelse av det større materialet som er grunnlag for denne rapporten bekreftet dette, selv om helt modne follikler i noen tilfeller kan vises på ovarie-overflaten hos otrer (Polechla pers. medd.). Oter-ovarianer må derfor snittes for å finne strukturene som gir informasjon om kjønnsmodning, ovulasjon og tidligere drektighet. Fordi otrer oftest får flere unger i kullet er disse strukturene relativt mange og små. Det er derfor nødvendig å betrakte relativt mange og tynne snitt. Hittil har vi benyttet fargede preparater snittet med frysemikrotom, montert i riktig rekkefølge på objektglass og betraktet dem med lupe og mikroskop. Metoden som benyttes for hjortedyr, med undersøkelse av ufargede, skalpelsnittede ovarier, er ikke utviklet for oter. Årsakene er både de små, tallrike strukturene og at de kvite legemene som er rester etter tidligere gule legemer ikke er naturlig pigmenterte hos oter. Utseende og vevsstruktur for follikler, ulike typer av gule legemer og kvite legemer i slike histologiske preparater fra oter-ovarianer er beskrevet av Heggberget (1988) og Heggberget & Christensen (1994) og blir bare kort oppsummert her: Tidlige stadier av corpus luteum spurium (gult legeme dannet fra ovulasjon som ikke resulterer i drektighet) kan vanskelig skilles fra primært gult legeme (gult legeme dannet fra en nylig ovulert follikel, før implantering av eventuelle fostre) i oter-ovarianer som har vært frosset. Det kan også være vanskelig å skille corpus luteum spurium fra corpus rubrum (tidlig tilbakedannings-stadium av sant gult legeme = gult legeme forbundet med en drektighet). Aksessoriske gule legemer (dannet fra follikler som ikke har ovulert) forekommer ofte, men er mindre og mer uregelmessige enn de sanne gule legemene som de finnes sammen med. Unge kvite legemer består av relativt homogent og gjennomskinnelig bindevev med en krans av arterioler relativt perifert. Etter hvert avtar mengden av dette bindevevet, det kvite legemet krymper og arteriolene ser ut til å pakkes tettere sammen.

3.3.3 Klassifisering av kjønnsmodnings-status basert på utseende av uterus

Klassifisering av hunntrær som umodne eller kjønnsmodne på grunnlag av uterus' utvendige utseende ville være en rask, enkel og for noen formål tilstrekkelig metode for å bestemme hunnens reproduksjons-status, dersom metoden er nøyaktig nok. For å teste dette ble uteri fra 98 hunner først klassifisert ved å bedømme utseendet med bruk av gjennomlysning. Deretter ble de åpnet på langs og undersøkt med hensyn til placenta-arr og/eller ovariene ble snittet, farget og undersøkt med

hensyn til gule og kvite legemer. En ett år gammel hunn som ble klassifisert som "trolig kjønnsmoden" hadde bare små follikler og ingen tegn på tidligere ovulasjon eller drektighet. Hun var dermed ganske sikkert feil klassifisert ved den utvendige undersøkelsen. Men 63 andre hunner som ble klassifisert som sikkert eller trolig tidligere drektige hadde enten placenta-arr, gule legemer eller kvite legemer. Det vil si at alle 63 var kjønnsmodne. Funn av placenta-arr viste at 55 av dem hadde vært drektige i løpet av det siste året før de døde. De øvrige 8 kunne ha hatt et lengre opphold siden siste drektighet slik at placenta-arrene var forsvunnet. Ingen av de 21 hunnene som ble klassifisert som umodne hadde gule legemer eller kvite legemer, og ingen av de 6 hunnene som ble klassifisert som nullipare hadde placenta-arr. For 7 hunner (7 %) ble det ikke trukket noen konklusjon på grunnlag av den ytre undersøkelsen, fordi de utgjorde vanskelige grensetilfeller. Tre av disse viste seg å være kjønnsmodne og 4 var umodne. Dermed resulterte den utvendige uterus-analysen i riktig klassifisering av 92 % av hunnene. I tilfeller der det er tilstrekkelig å vite hvilke hunner, eller hvor stor andel av hunnene som er kjønnsmodne eller som har vært drektige er det derfor mulig å klassifisere de fleste hunntrærne riktig på grunnlag av det ytre utseendet av uterus. Men praktisk erfaring er nødvendig for å anvende denne enkle og raske klassifiseringsmetoden. De mer omstendelige undersøkelsene med åpning av uterus og snitting av ovarier kan begrenses til tvilstilfellene.

3.3.4 Patologi

Alle utvidelser av uteri var ikke forårsaket av fostre. Dannelse av unormalt vev i reproduksjonsorganene ble funnet hos 14 hunner. Disse vevene dannet mer og mindre globulære svulster som varierte i størrelse fra mindre enn 5 mm til ca 60 mm i diameter. Åtte hunner hadde fra 1 til 3 intrauterine svulster fra endometriet. En av disse hunnen hadde dessuten 2 små svulster nær et av ovariene. Hos 2 hunner var svulsten plassert i vagina, nær cervix. En av dem hadde to velutviklede placentaer men ingen fostre i uterus. Fostrene må ha degenerert. Fire hunner hadde svulster på utsiden av uterus. De større svulstene som satt inne i uterus ble identifisert som fibroleiomyomer (M. Fjølstad i brev).

Svulster ble ikke funnet hos noen av de 0-4 år gamle hunnene (n=598), men de fantes hos 3.5 % av de som var 5-9 år gamle (n=144) og 31.0 % av de som var 10-14 år gamle (n=29). Ved de fleste av disse tilstandene er det lite sannsynlig at vellykket drektighet kunne gjennomføres. Siden det hovedsakelig var et problem hos de gamle individene vil det ha en begrenset virkning på den individuelle reproduksjonsytelsen. Kreymer et al. (1988) fant liknede svulster hos en gammel oter fra Storbritannia. Leiomyomer i reproduksjonsorganene er vanlige hos noen pattedyrarter, f. eks. hund, etter at dyra har blitt middelaldrende (Jubb et al. 1985).

Simpson (1997) beskrev cysteliknende utvidelser i uterushorna hos to hunnotrer fra Storbritannia. Blant de norske otrene hadde en 2 år gammel hunn 8-10 liknende utvidelser i uterus. En av utvidelsene var i uterus kroppen. Disse utvidelsene var fylt med oppløste vevsrester og kledd med vev som så ut til å være av placenta-type. Jeg tolket dette som en mislykket drektighet som hadde omfattet et uvanlig stort antall fostre som var tilbakedannet. Tilbakedanning av fostre ser ut til å være relativt vanlig i den norske oterbestanden (Heggberget & Christensen 1994 og kapittel 4).

3.3.5 Bestemming av kjønnsmodning hos hannotrer

Variasjon (tabell 2) og samvariasjon (tabell 3) i vekt og størrelse av hannenes kjønnsorganer og sammenhengen med forekomst av spermier i bitestiklene (tabell 4) ble undersøkt hos hannotrer i alderen 0-9 år som døde i perioden 1971-84. Som en kunne vente var det nær samvariasjon mellom vekt, lengde og bredde av penisbein, og mellom testikkelvekt, testikkellengde og vekt av bitestiklene. Det var sterkt signifikante korrelasjoner mellom lengdevariablene og logaritmeverdiene av vektvariablene. Vekt og størrelse av testikler og bitestikler var dessuten signifikant korrelert med vekt og størrelse av penisbeinet.

Hos 6 av 26 undersøkte hanner ble det ikke funnet spermier i bitestiklene. Hos de yngste dyra med de minste testiklene var spermiekanalene i bitestiklene lukket. Disse dyra var ikke kjønnsmodne. Testiklene veide mindre enn 500 mg og penisbeinet veide opptil 1 g. To dyr uten spermier i bitestiklene hadde relativt store testikler og bitestikler. Den ene var ett år gammel. Testiklene veide 1105 mg og bitestiklene 1180 mg. Penisbeinet var middels stort og veide 2,82 g, var 66 mm langt og 9 mm bredt. Det er usikkert om dette dyret var kjønnsmodent. For den andre, en 4 år gammel hann, var testikkelvekten 1255 mg og vekten av bitestiklene 800 mg. Spermiekanalene var åpne. Denne hannen hadde

dessuten et av de største målte penisbeina, med vekt 5,23 g, lengde 73 mm og bredde 12 mm. Dette dyret var ganske sikkert kjønnsmodent.

Det minste testikkelparet med spermier i bitestiklene (n=6) fantes hos en ett år gammel hann. Testiklene veide 845 mg og bitestiklene 860 mg. Det ble funnet lite spermier hos dette dyret som også hadde det minste penisbeinet blant hannene med spermier (n=12). Penisbeinet veide 1.85 g, var 62 mm langt og største bredde var 8 mm. Antakelig var denne hannen i ferd med å bli kjønnsmoden. Hos de øvrige hannene med spermier veide testiklene mer enn 1000 mg og penisbeinet mer enn 2 g. Lengde og bredde av penisbeinet varierte henholdsvis fra 64-78 mm og 8-12 mm for disse hannene. Jensen (1964) benyttet også penisbein for å gruppere oterhanner som umodne og kjønnsmodne, og antok at hannene var kjønnsmodne når penisbeinet veide mer enn 1,5 g eller var mer enn 55 mm langt. Hennes inndeling var ikke kontrollert mot forekomst av spermier.

På denne bakgrunnen ble hannene klassifisert som umodne eller kjønnsmodne på grunnlag av kjønnsorganenes størrelse i de tilfellene der bitestiklene ikke ble undersøkt for spermier. Hanner med testikler som veide mindre enn 800 mg og penisbein som veide mindre enn 1 g ble antatt å være umodne. Hanner med testikler som veide mer enn 1000 mg og penisbein som veide mer enn 2 g ble antatt å være kjønnsmodne. Når en av eller begge vektene lå mellom disse verdiene ble dyra antatt å være i ferd med å modnes.

3.4 Konklusjon

Mange, men ikke alle, hunnotrer kan klassifiseres korrekt som umodne, nullipare eller tidligere drektige på grunnlag av vekt eller lengdemål av kjønnsorganene. Ved å kombinere vekt og lengder gjennom multivariate metoder kan trolig andelen som klassifiseres riktig økes. Pålitelig klassifisering ved hjelp av størrelsesmål er tidkrevende, men kriteriene er rimelig objektive.

Utviklingen av kjønnsorganene fram mot kjønnsmodning er en gradvis prosess. Kvote legemer i ovariene og placenta-arr i uterus, som kjennetegner hunnotrer som har vært drektige, forsvinner dessuten med tiden. Men den gjennomskinnelige vevs-strukturen som kjennetegnet uterus hos unge, umodne hunner ble ikke funnet hos eldre dyr. Fortetting av uterus-vevet og oppsvulming av uterushorna så ut til å begynne allerede i forbindelse med første brunst. Dette medførte en vektøkning, men uterusvektene overlappet hos kjønnsmodne og ikke kjønnsmodne hunner. Uterusvevets tetthet, dvs om uterushorna er gjennomskinnelige eller ikke, ser ut til å

Tabell 2 Størrelsesvariasjon av oterhannenes kjønnsorganer. – *Size variation in male sex organs.*

	N	Median	Minimum	Maksimum
Hannenes alder <i>Male age</i>	53	1 år	0 år	9 år
Penisbeinets bredde <i>Penis bone width</i>	45	10 mm	3 mm	12 mm
Penisbeinets lengde <i>Penis bone length</i>	45	67 mm	25 mm	78 mm
Penisbeinets vekt <i>Penis bone weight</i>	45	3080 mg	150 mg	5730 mg
Bitestikkelvekt <i>Epididymides weight</i>	33	1160 mg	190 mg	2200 mg
Testikkellengde <i>Testicle length</i>	36	22 mm	10 mm	29 mm
Testikkelvekt <i>Testicle weight</i>	34	1555 mg	140 g	2505 g

skille minst like godt mellom kjønnsmodne og ikke kjønnsmodne dyr som kjønnsorganenes vekt gjør, og denne analysen er mye raskere. Størrelsen og vevstettheten av uterus øker med alder og med svangerskap. De fleste hunnene vil derfor bli riktig klassifisert om analysen baseres på utvendig bedømming av uterus. For å bestemme om dyra er kjønnsmodne kan åpning av uterus for å finne placenta-arr og/eller analyse av ovariesnitt begrenses til tvilstilfellene.

Andelen hunner med svulster i uterus eller ovarier økte kraftig med alderen, fra 0 % hos 0-4 år gamle hunner til 31 % hos 10-14 år gamle hunner.

Det er raskere og sikrere å bestemme kjønnsmodning hos hannotrer ved å undersøke om bitestiklene har åpne

spermiakanaler og innhold av spermier enn å veie testikler eller penisbein. Lengdemål av kjønnsorganene er mindre egnet enn vektene for å skille mellom umodne og kjønnsmodne hanner. Om bitestikler eller testikler ikke foreligger gir vekten av penisbeinet en god indikasjon på kjønnsmodningsstatus. Elmeros & Madsen (i manuskript) benyttet utstryk fra testikler for å finne spermier. For å analysere variasjon i spermiproduksjon hos kjønnsmodne dyr er dette antakelig bedre enn å undersøke bitestikkene der spermimengden varierer mer med spermiuttømmingen.

Tabell 3 Korrelasjonstabell for kjønnsorganenes størrelsesmål hos oterhanner. Lengde og vekt av testikler og vekt av bitestikler var signifikant korrelert med alder på 1% nivå. Alle andre korrelasjoner var signifikante på 0.1 % nivå. – *Correlation table for size measurements of sex organs in male otters. Length and weight of testicles and weight of epididymides were significantly correlated with age at the 1% level. All other correlations were significant at the 0.1% level.*

	Penisbein bredde <i>Penis bone width</i>	Penisbein lengde <i>Penis bone length</i>	Penisbein vekt <i>Penis bone weight</i>	Bitestikkel- vekt <i>Epididymides weight</i>	Testikkel- lengde <i>Testicle length</i>	Testikkel- vekt <i>Testicle weight</i>
Hannenes alder <i>Male age</i>	0.884	0.792	0.894	0.533	0.573	0.581
Penisbeinets bredde <i>Penis bone width</i>		0.907	0.961	0.716	0.745	0.780
Penisbeinets lengde <i>Penis bone length</i>			0.940	0.767	0.731	0.784
Penisbeinets vekt <i>Penis bone weight</i>				0.710	0.715	0.748
Bitestikkelvekt <i>Epididymides weight</i>					0.767	0.839
Testikkellengde <i>Testicle length</i>						0.581

Tabell 4 Størrelsesvariasjon av kjønnsorganene hos hanner med og uten spermier i bitestiklene. – *Size variation of sex organs in males with and without sperm in epididymides.*

	N	Median	Min	Maks
Ikke spermier i bitestiklene - Without sperm in epididymides				
Hannenes alder - <i>Male age</i>	4	0.5 år	0 år	4 år
Penisbeinets bredde - <i>Penis bone width</i>	5	6 mm	5 mm	12 mm
Penisbeinets lengde - <i>Penis bone length</i>	5	49 mm	34 mm	73 mm
Penisbeinets vekt - <i>Penis bone weight</i>	5	1020 mg	600 mg	5230 mg
Bitestikkelvekt - <i>Epididymides weight</i>	6	407.5 mg	190 mg	1180 mg
Testikkellengde - <i>Testicle length</i>	6	14 mm	10 mm	22 mm
Testikkelvekt - <i>Testicle weight</i>	6	337.5 mg	140 g	1255 g
Spermier i bitestiklene - With sperm in epididymides				
Hannenes alder - <i>Male age</i>	20	2.5 år	1 år	9 år
Penisbeinets bredde - <i>Penis bone width</i>	12	10.5 mm	8 mm	12 mm
Penisbeinets lengde - <i>Penis bone length</i>	12	72 mm	62 mm	78 mm
Penisbeinets vekt - <i>Penis bone weight</i>	12	3965 mg	1850 mg	5650 mg
Bitestikkelvekt - <i>Epididymides weight</i>	19	1300 mg	860 mg	2200 mg
Testikkellengde - <i>Testicle length</i>	19	24 mm	20 mm	29 mm
Testikkelvekt - <i>Testicle weight</i>	20	1555 mg	140 g	2505 g

4 Kjønnsmodning og reproduksjon

4.1 Innledning

Pattedyr har generelt små og få kull som en eller begge foreldrene investerer mye i etter fødsel. Spillerommet for variasjon i reproduksjonsratene i tid, rom og med alder er derfor mindre enn for mange andre dyregrupper. Den variasjonen som forekommer hos pattedyr har likefullt stor betydning både som bestandsdynamisk faktor (Begon et al. 1986) og som respons på forholdet mellom en art og dens miljø (Bronson 1989).

Dette kapitlet beskriver kvantitative, aldersavhengige variasjoner i reproduksjonsratene hos bestander av norsk oter med ulik bestandsutvikling og hovedvekt på hunnene. Forskjeller mellom norske delbestander og bestander andre steder diskuteres i forhold til forskjeller i livsbetingelser.

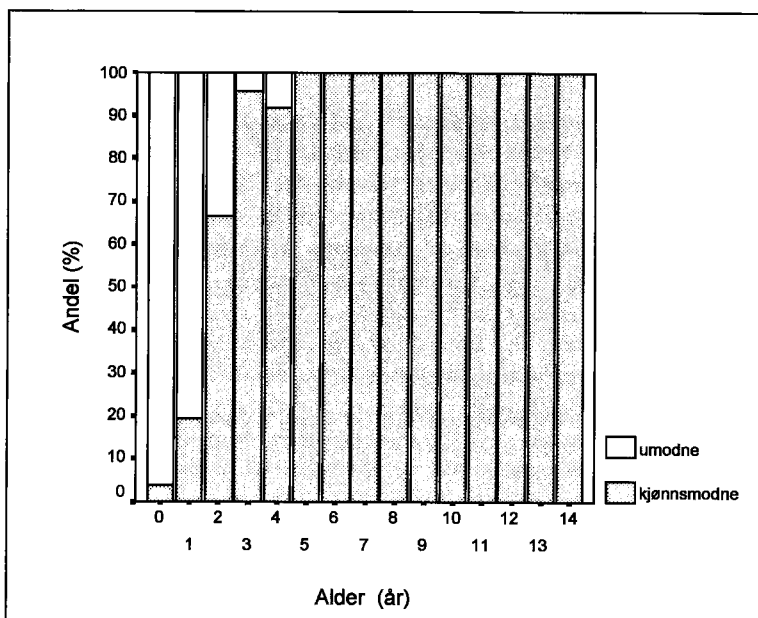
4.2 Materiale og metoder

Analysen bygger på det samme materialet som **kapittel 3**, d.v.s. 776 hunner fra 1973-1996 og 56 hanner fra 1971-1984. Utvikling av metodikken som ble benyttet for bestemmelse av kjønnsmodning og reproduksjonsstatus er beskrevet i **kapittel 3**.

4.3 Resultater og diskusjon

4.3.1 Alder ved kjønnsmodning og første drektighet hos hunnotrer

Figur 8 viser andel kjønnsmodne hunner på hvert alderstrinn. Fem prosent (n=38) ble kjønnsmodne



Figur 8 Andelen kjønnsmodne hunner på ulike alderstrinn. – Proportion of sexually mature females at different ages.

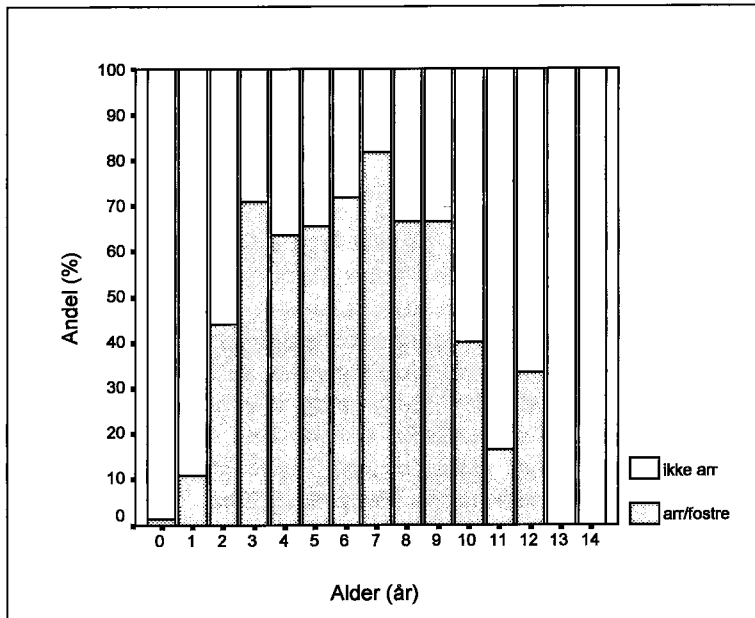
allerede i første leveår. Etter kraniets utvikling å dømme var alle bortimot ett år gamle. Andelen kjønnsmodne hunner steg raskt for de 1 og 2 år gamle hunnene, og utgjorde henholdsvis 20 % (n=89) og 69 % (n=36) på disse alderstrinnene. Nesten alle de 3 og 4 år gamle hunnene var kjønnsmodne, henholdsvis 96 % (n=38) og 93 % (n=26). Alle eldre hunner ble vurdert som kjønnsmodne, på grunnlag av forekomsten av placenta-arr, fostre, gule legemer, kvite legemer eller størrelsen og vevstettheten av uterus. Den gjennomsnittlige kjønnsmodningsalderen ble estimert til 2.0 år på grunnlag av økningen i prosentandelen av kjønnsmodne hunner ved hver alder. Dette estimatet er noe lavere enn for den delen av materialet som ble innsamlet mens bestanden ennå var jaktbar, da ingen hunner i første og annet leveår var kjønnsmodne (Heggberget 1988). Stubbe (1969) fant at hunnotrer i Tyskland ble kjønnsmodne når de var 1.5 år gamle, mens Sidorovich & Tumanov (1994) ikke fant noen kjønnsmodne hunner som var yngre enn 2 år i et relativt lite materiale fra Belarus og nærliggende deler av Russland.

Bare en av 0-åringene (0.6 %, n=180) var drektig (figur 9). Ingen av de øvrige undersøkte 0-åringene viste tegn på å ha vært drektige, men hos 10,9 % av 1-åringene (n=129) ble det funnet placenta-arr. For disse yngste dyra er forekomst av placenta-arr en god indikasjon på hvilke dyr som har vært drektige, forutsatt at placenta-arrne vises i omkring ett år. Men etter tidlig degenerering eller abortering av fostre forsvinner antakelig arrne fortere. Av 2-åringene hadde 46,7 % placenta-arr eller fostre (n=45).

4.3.2 Aldersvariasjon i reproduksjonsaktivitet og reproduksjonssuksess hos kjønnsmodne hunnotrer

Fra og med 3-års trinnet var det ingen klar økning med alderen i andelen hunner med placenta-arr eller fostre. Maksimumsverdien var 83,3 % og ble registrert for 7-åringene (figur 9). Hyppigheten av svangerskap hos kjønnsmodne hunner, vist ved fostre eller placenta-arr, var lav hos ettårige hunner og avtok hos gamle hunner fra 8-9 års alder (figur 10a). Ovulasjonsraten (andelen hunner med gule legemer, fostre eller placenta-arr) avtok ikke i samme grad med alderen (figur 10b). Det ser derfor ut til at det var selve drektigheten som lyktes dårligere etter en viss alder. Men ingen av de tre eldste hunnene, to på 13 og en på 14 år, viste tegn på å ha vært drektige i løpet av det siste året og de hadde heller ikke ovulert nylig.

Frekvensen av fosterdød og degenerering av fostre var høy (tabell 5). Hos en tredjedel av de 30 drektige hunnene var minst ett av fostrene tilbakedannet, mens alle fostrene var tilbakedannet hos 27 % av de drektige



Figur 9 Andelen hunner som viste tegn til å ha vært drektige i løpet av det siste året, som prosent av alle hunner på hvert alderstrinn. – *Proportion of females with signs of having been pregnant during the preceding year, as a percentage of all females of the same age.*

hunnene. Fordelingen av svangerskap med og uten degenererte fostre varierte med alderen. Drektige hunnotrer opp til 3 års alder (n=13), som i de fleste tilfellene måtte være førstegangsfødende etter kjønnsmodningsalderen å dømme, ble sammenliknet med 4-9 år gamle hunner (n=15). Andelen som hadde minst ett tilbakedannet foster var signifikant høyere blant de unge enn blant de fullvoksne hunnene (tabell 6, Fishers eksakte test, to-sidig p=0.042). Andelen der alle fostre var tilbakedannet var også signifikant høyere blant de unge enn blant de fullvoksne dyra (tabell 7, Fishers eksakte test, to-sidig p=0.029). Ingen av de 22 eldste hunnene, 10 år og eldre, hadde friske fostre, men en av dem hadde degenererte rester etter en mislykket drektighet med to fostre.

Tabell 5 Andel drektige hunner med degenererte fostre. – *Proportion of females with degenerate foetuses.*

Fostrenes tilstand	Ant. fosterkull	% fosterkull
<i>Foetal condition</i>	<i>No. litters</i>	<i>% litters</i>
Alle friske <i>All healthy</i>	20	67.7
Alle degenererte <i>All degenerate</i>	8	26.7
Friske og degenererte <i>Healthy and degenerate</i>	2	6.7
Sum	30	100

4.3.3 Reproduksjon, rekruttering og oterungenes kondisjon i bestander med ulik utvikling

Oterbestanden i Midt-Norge (Trøndelag-Nordmøre) stagnerte etter 1990, mens bestandene både i Nord-Norge og på Vestlandet (Sunnmøre-Hordaland) hadde eksponensiell vekst i perioden 1987 til 1995 (kapittel 2).

Det var derfor av interesse å undersøke om stagnasjonen i Midt-Norge etter 1990 hadde sammenheng med lavere reproduksjonsrate og rekruttering.

I materialet fra Midt-Norge hadde 6 % av 1-åringene og 50 % av i 2-åringene vært drektige, sammenliknet med 11 % av ett-åringene og 47 % av to-åringene i de øvrige områdene. Forskjellene var ikke signifikante (Fishers eksakte test, p=0.41, n= 195 for 1-åringene; p=1.00, n= 54 for 2-åringene). Det var for få 1- og 2-årige hunner med tegn på tidligere drektighet til å belyse forskjeller i drektighetsrater hos unge hunner før og etter bestandsstagnasjonen i Midt-Norge.

Før bestandsstagnasjonen, i 1987-90, viste 50 % av de voksne hunnene fra Midt-Norge tegn på å ha vært drektige i løpet av det siste året før de døde (n=22), mot 70 % etter stagnasjonen (n=23), i 1991-1995. Men forskjellen var ikke signifikant (Fishers eksakte test, p=0.23, n=45). For hele

perioden 1987-95 var andelen voksne hunner som hadde vært drektige siste leveår 60 % for Midt-Norge og 75 % (n=133) for Nord-Norge pluss Vestlandet. Denne forskjellen var heller ikke signifikant (Fishers eksakte test, p=0.058, n=178). Det var for få fostre i materialet til å teste forskjeller i kullstørrelse og kjønnsfordeling ved fødsel. Det ble dermed ikke påvist at reproduksjonsraten forandret seg i Midt-Norge i forbindelse med bestandsstagnasjonen, eller avvek fra reproduksjonsraten i andre områder, men det kan heller ikke utelukkes.

I analysen av rekruttering til bestanden i periodene 1987-90 og 1991-1995 ble drukna og påkjørte otrer behandlet hver for seg. Grunnen var at dødsårsaken har vist seg å ha betydning for fordelingen av oterunger og voksne dyr i materialet, samtidig som fordelingen av dødsårsaker har variert geografisk og over tid (Heggberget 1996b).

Flertallet av otrene fra Midt-Norge hadde druknet. Blant dem som druknet var fordelingen av oterunger og voksne hunner signifikant forskjellig i perioden før og etter stagnasjonen (Fishers eksakte test, p=0.001, n=77). Andelen oterunger var høy hvert år i perioden 1987-90 (figur 11). Forskjellen mellom periodene var størst for oterunger av hunnkjønn (Fishers eksakte test, p<0.001, n=48). For hver drukna voksen hunn var det 6.5 drukna oterunger inkludert 3.8 av hunnkjønn i perioden før stagnasjonen, men bare 1.0 unge inkludert 0.2 av hunnkjønn etter stagnasjonen. Kjønnsfordelingen blant oterungene fra Midt-Norge uansett dødsårsak var signifikant forskjellig før og etter bestandsstagnasjonen. (Fisher's eksakte test, p=0.045, n=101). I 1987-90 var 57 % av ungene hunner, mens det i 1991-95 var bare 37 % hunner. Materialet av hunner med store fostre som kunne kjønnsbestemmes var for lite til å teste forskjeller i kjønnsfordeling ved fødsel.

Tabell 6 Aldersvariasjon i fordeling av drektige hunner der minst ett av fostrene var degenererte. – *Age differences in the proportion of pregnant females with at least one degenerate foetus.*

Alderskategori for hunnene <i>Female age category</i>	Minst ett degenerert foster		Alle fostre friske		Sum	
	<i>Min. 1 degenerate foetus</i>		<i>All healthy</i>			
	N	(%)	N	(%)	N	(%)
0-3 år	7	(53.8)	6	(46.2)	13	(100)
4-9 år	2	(13.3)	13	(86.7)	15	(100)
Sum	9		19		28	

Tabell 7 Aldersvariasjon i fordelingen av drektige hunner der alle fostrene var degenererte. – *Age differences in the proportion of pregnant females with only degenerate foetuses.*

Alderskategori <i>Age category</i>	Alle fostre degenererte		Minst ett friskt foster		Sum	
	<i>All foetuses degenerated</i>		<i>Min. 1 healthy foetus</i>			
	N	(%)	N	(%)	N	(%)
0-3 år	6	(46.2)	7	(53.8)	13	(100)
4-9 år	1	(6.7)	14	(93.3)	15	(100)
Sum	7		21		28	

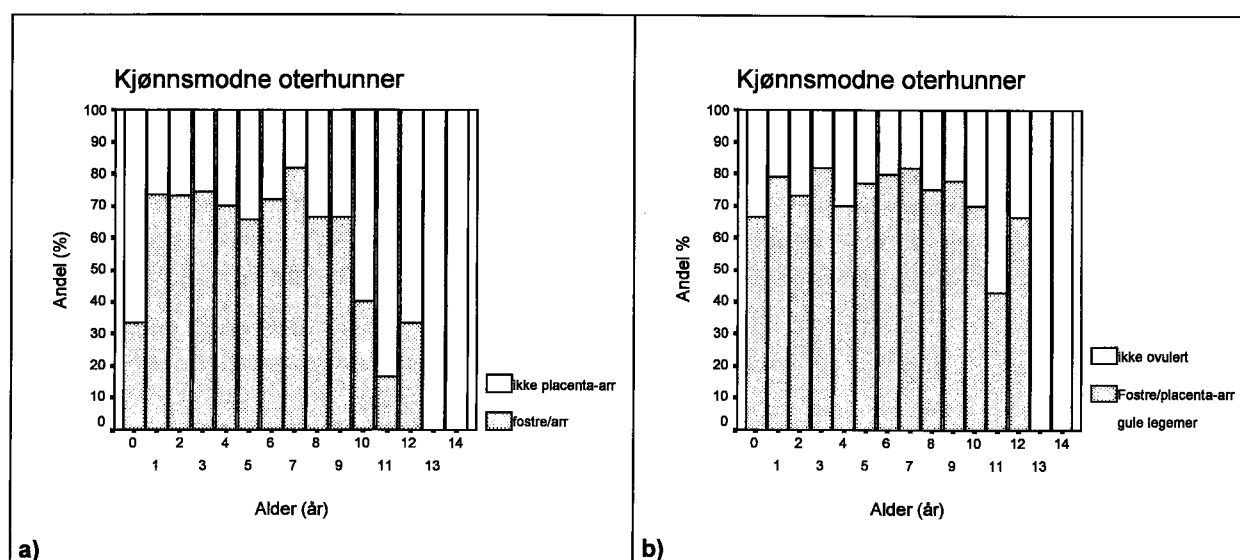
Blant de påkjørte oterene fra Midt-Norge var fordelingen av oterunger og voksne hunner ikke signifikant forskjellig mellom de to tidsperiodene (Fishers eksakte test, $p=0.79$, $n=57$). Det var henholdsvis 1.1 og 1.4 unger for hver voksen hunn i 1987-90 og 1991-95. I materialet fra Nord-Norge og Vestlandet var antall oterunger pr voksen hunn 1.8 blant de som drukna og 0.9 blant de som var påkjørt.

Forholdet mellom drukna oterunger og voksne hunner fra Midt-Norge i 1987-90 kan ikke ha vært representativt for antall oterunger pr voksen hunn i bestanden, for

kullstørrelse ved fødsel hos norske otrer er tidligere estimert til gjennomsnittlig 2.5 (variasjon fra 1 til 4) mens gjennomsnittlig antall levende-fødte kull pr år pr voksen hunn ble estimert til 0.7 (Heggberget & Christensen 1994). Det tilsvarer at det fødes i gjennomsnitt 1.8 oterunger pr voksen hunn pr år. Fordelingen av påkjørte og drukna dyr før og etter bestandsstagnasjonen var signifikant forskjellig for oterungene (Fishers eksakte test, $p=0.003$, $n=87$), men ikke for de voksne hunnene (Fishers eksakte test, $p=0.362$, $n=47$). Dødeligheten ved drukning må derfor ha vært spesielt høy for oterunger i Midt-Norge i åra like forut for bestandsstagnasjonen (og ikke spesielt lav for voksne hunner). Siden otrene druknet i fiskeredskap, vanligvis under forsøk på å ta fisk fra torskeruser, kan dette ha hatt sammenheng med en vanskelig næringssituasjon.

Indeksfangst på Frøya i 1987-1990 av fiskebestander som er byttedyr for oter indikerte at antallet og biomassen av

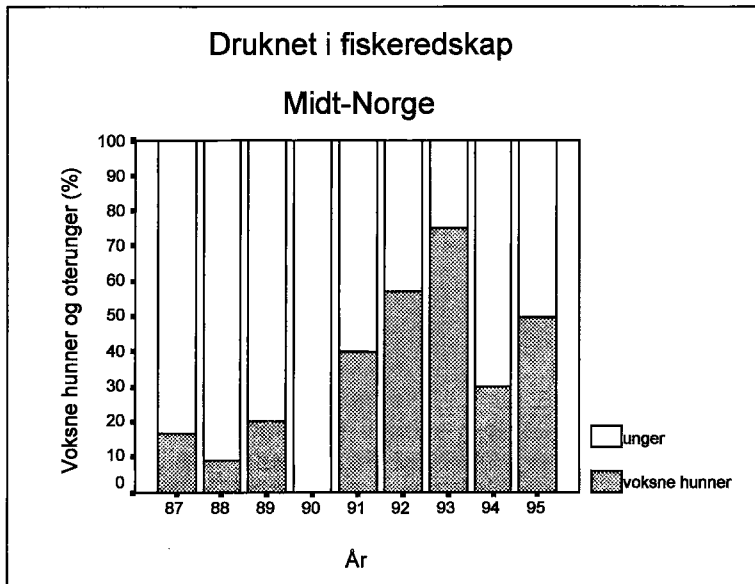
småfisk på grunt vann hadde en fallende tendens i løpet av denne perioden (Heggberget 1993). Andelen magre oterunger var ikke signifikant større i Midt-Norge enn i Nord-Norge pluss Vestlandet (Fisher's eksakte test, $p=0.687$, $n=125$), men fettindeksen som denne testen bygger på ble ikke notert i åra 1987-89. Generelt hadde oterungene lite fettvev. I 1990 var 50 % av oterungene fra Midt-Norge magre ($n=10$), mot 32 % i 1991-95 ($n=25$), men forskjellen var ikke signifikant (Fishers eksakte test, $p=0.44$, $n=35$). En vanskelig næringssituasjon behøver imidlertid ikke vises som magerhet hos dyr som



Figur 10 Andelen hunner som viste tegn til reproduksjonsaktivitet i løpet av det siste året, som prosent av de kjønnsmodne hunnene på hvert alderstrinn; a: hunner som hadde vært drektige; b: hunner som hadde ovulert. – *Proportion of females with signs of having been reproductively active during the preceding year, as a percentage of sexually mature females of the same age; a: females that had been pregnant; b: females that had ovulated.*

er døde ved ulykker og ikke direkte av sult. Kruuk & Conroy (1991) fant at magre dyr gjerne var selvdøde, mens de som døde ved ulykker hadde normal kondisjon også på den årstiden da næringssituasjonen var vanskeligst. De tolket dette slik at otrene bukket under av sult i løpet av meget kort tid dersom energibalansen ble negativ.

En kombinasjon av tett oterbestand og fiskebestander i tilbakegang på slutten av 1980-tallet kan ha ført til økt ungedødelighet, ikke bare ved drukning i fiskeredskap. Dette kan ha ført til lavere rekruttering av kjønnsmodne dyr, som deretter har medført stagnasjon i bestanden i den følgende perioden.



Figur 11 Variasjonen mellom år i fordelingen av oterunger og voksne hunner i Midt-Norge som druknet i fiskeredskap. – *Between-year variation in the percentage distribution of otter cubs and adult females in Central Norway, among those that drowned in fishing-gear.*

4.3.4 Kjønnsmodningsalder, spermieproduksjon og kjønnsorganenes vekst hos hannotrer

Med forbehold om usikkerheten i metoden som ble brukt for å bestemme modenhet og at få hanner ble undersøkt med hensyn til kjønnsmodning viser tabell 8 at ingen 0-årige hanner, men alle 2-årige og eldre hanner var kjønnsmodne. Blant 1-åringene var det både umodne og kjønnsmodne dyr. Det vil si at oterhannene ble kjønnsmodne i løpet av sitt andre leveår. Den gjennomsnittlige kjønnsmodningsalderen ble estimert til

Tabell 8 Andel kjønnsmodne hanner i forhold til alder. – *Proportion of sexually mature males in different age categories.*

Alderskategori Age category	Umodne Immature		Kjønnsmodne Mature		Sum	
	N	(%)	N	(%)	N	(%)
0 år	10	(100)	0	(0)	10	(100)
1 år	5	(33.3)	10	(66.7)	15	(100)
2-9 år	0	(0)	26	(100)	26	(100)
Sum	15	(25.5)	36	(74.5)	51	(100)

1.3 år på grunnlag av økningen i prosentandelen av kjønnsmodne hanner ved hver alder. Dette er en lav kjønnsmodningsalder sammenliknet med 2.0 år for hunnene. Tidsperiodene er ikke de samme, og alle de undersøkte hannotrene var, i motsetning til hunnene, fra perioden med ordinær jakt. Men blant hunnene fra perioden med jakt var ingen hunner i første eller andre leveår kjønnsmodne (Heggberget 1988). Det kan derfor se ut til at hannene generelt blir tidligere kjønnsmodne enn hunnene. Flere hanner, inkludert dyr fra den fredete bestanden, bør undersøkes for å vurdere om kjønnsmodningsalderen for hannene har økt som respons på høyere forventet levealder etter fredningen. Etter hypoteser om hvilke faktorer som påvirker kjønnsmodningsalder kan en vente en slik sammenheng (Begon et al. 1986), men det ble ikke påvist for hunnene. Kjønnsmodningsalderen for norske oterhanner var også lav sammenliknet med hanner fra Belarus og tilgrensende deler av Russland, der Sidorovich & Tumanov (1994) ikke fant hanner som var kjønnsmodne i første og andre leveår (n=28) men fra og med 2-års alderen viste hannene der tegn til kjønnsmodning.

Det var ingen signifikant sesongvariasjon i vekten av testikler og bitestikler mellom vinter, vår sommer og høst ($F=0.720$, $p=0.553$, $df=3$ og 18). Dessuten var det spermier i bitestiklene hos 18 av 19 undersøkte kjønnsmodne hanner, uavhengig av årstid. Dette er i overensstemmelse med at hunnotrer på kysten av Norge kan være drektige til alle årstider (Heggberget & Christensen 1994). Den voksne hannen som ikke hadde spermier i bitestiklene var fra desember.

Figur 12 a-c antyder at penisbeinets lengde økte til og med 2 års alderen, mens bredde og vekt fortsatte å øke med redusert hastighet etter 2 års alderen. Penisbeinet økte dermed i størrelse også etter kjønnsmodning. Hannotrer sies å angripe hverandre i lysken (Stephens 1957), og 3 av otrene hadde brudd i penisbeinet. Tykkelsen av penisbeinet må være viktig for bruddfastheten og kan derfor ha betydning for reproduksjons-suksess. Det var også en gjennomsnittlig økning i vekt av testikler og bitestikler fram til 2 års alderen, men disse vektene viste stor variasjon mellom dyr av samme alder (figur 12 d-e). Det så derfor ikke ut til at det var noen generell vekst i disse organene etter kjønnsmodning.

4.4 Konklusjon

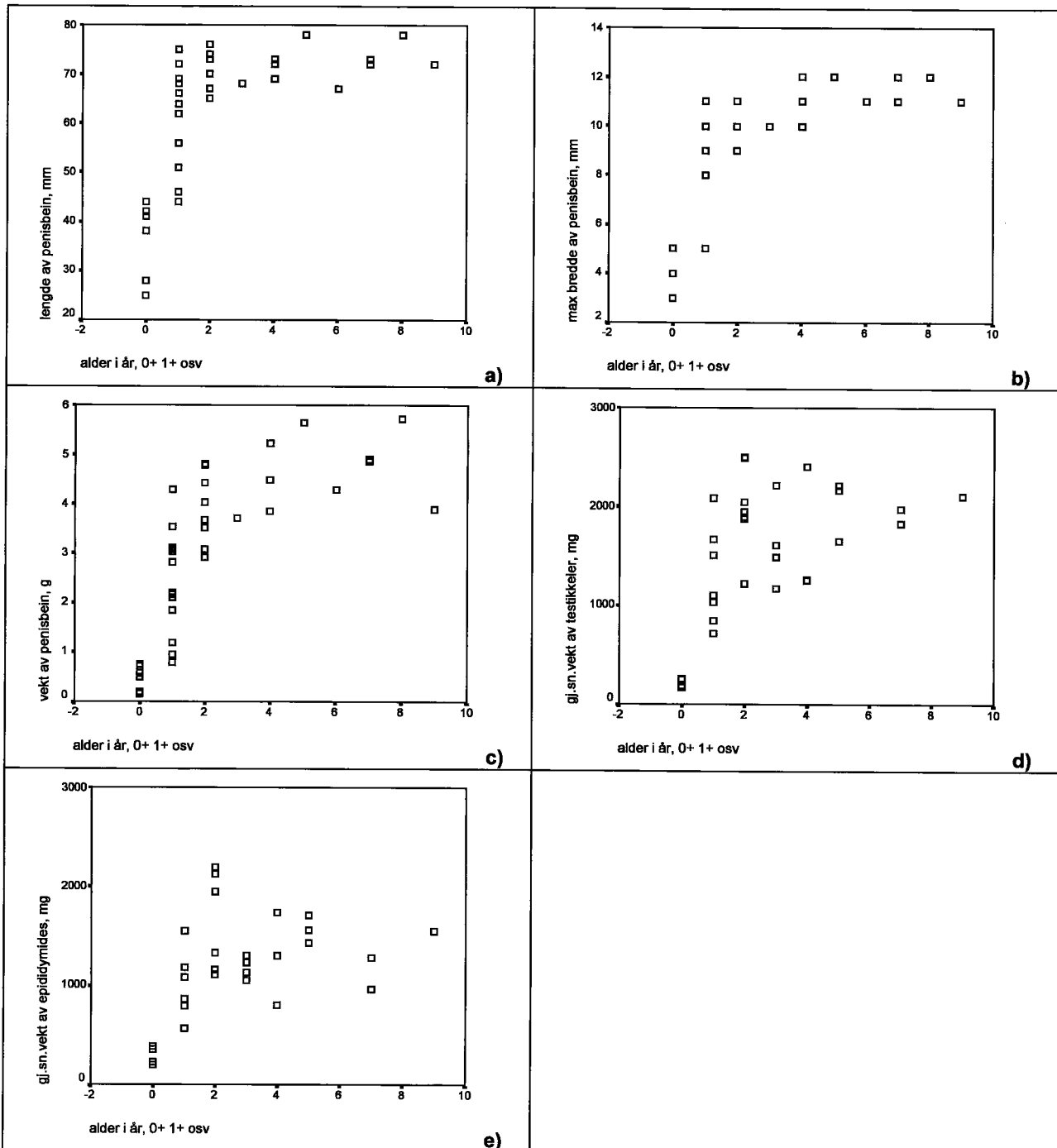
Kjønnsmodningsalderen hos hunnene varierte fra knapt ett år til 3-4 år. I gjennomsnitt var den 2.0 år.

Oterhannene ble kjønnsmodne i løpet av sitt andre leveår, altså tidligere enn hunnene i gjennomsnitt. Drektige oterhunner kan finnes til alle årstider (Heggberget & Christensen 1994). I samsvar med dette var det ingen sesongvariasjon i vekt av testiklene eller produksjon av spermier hos hannene.

For alle alderstrinn var andelen av hunnene som hadde vært drektige i løpet av siste år lavere enn andelen som var kjønnsmodne. Hyppigheten av svangerskap økte fram til 3-års alderen og avtok etter 8-9-års alderen, men ovulasjonsraten avtok ikke i samme grad hos de gamle

hunnene. Det var derfor selve drektigheten som lyktes dårligere i høy alder. Omkring halvparten av de unge (0-3-årige) drektige hunnene hadde dessuten degenererte fostre. Hunner i alderen fra 4 til 8-9 år var de mest produktive.

Reproduksjonsraten var ikke lavere i Midt-Norge før og etter bestands-stagnasjonen enn på resten av kysten, men andelen oterunger som drukna i fiskeredskap var høy før stagnasjonen. Dette kan ha hatt sammenheng med en vanskelig nærings situasjon, og kan ha bidratt til den etterfølgende bestands-stagnasjonen.



Figur 12 Vekst av kjønnsorganene hos hannoter, a: penisbeinets lengde, b: penisbeinets største bredde, c: penisbeinets vekt, d: gjennomsnittsvikt av testikkelparet. e: gjennomsnittsvikt av bitestikkelparet. – Growth of sexual organs in male otters, a: length of the penis bone, b: largest width of the penis bone, c: weight of the penis bone, d: weight of testicles (mean of each pair), e: weight of epididymides (mean of each pair).

5 Fødselsrater, dødelighet og overlevelse

5.1 Innledning

Reproduksjon og dødelighet i en dyrebestand varierer under påvirkning av ustabile ytre og indre faktorer. I alders-strukturerte bestander resulterer dette i en bestandsdynamikk med uoversiktlige responser. Aldersfordeling, aldersavhengige reproduksjons- og dødsrater og tidsforskyving i responsene er gjensidig avhengige av hverandre. Livstabeller og reproduksjonstabeller som er beregnet fra empiriske data gir estimater for aldersavhengig reproduksjon og dødelighet i den situasjonen dataene representerer. Men slike estimater kan benyttes som utgangspunkt for å beregne sannsynlige utfall av gitte forandringer i ratene. Slike estimater er viktige parametere i prognoser for bestandsutvikling, f.eks. overlevelses-sjansen for små bestander, beskatningstoleranse og kvoter i høstbare bestander og toleranse for miljøforandringer. For norsk oter kan det være aktuelt å benytte disse parametrene i sårbarhetsanalyse for sør-norske bestander, vurdering av fellingstillatelser eller lisensjakt i Midt- og Nord-Norge og vurdering av sårbarhet for viktige ulykkesårsaker som trafikkøkning, vegbygging og bruk av ulike fiske-redskaper. Foreløpig er estimatene for bestandstetthet og bestandsstørrelse for usikre og for lite geografisk differensiert for å gjennomføre de fleste av disse anvendelsene.

Livs- og reproduksjonstabeller er også viktige hjelpemidler for å studere livshistorie-strategier. For en polygam art som eurasiatisk oter er hunnene den begrensende faktoren i bestandsdynamikken. Derfor ble livstabeller beregnet for hunnene.

5.2 Materiale og Metoder

Fødselsrater ble beregnet på grunnlag av analyser av hunnens kjønnsorganer, som beskrevet i kapittel 3. Dødeligheten ble beregnet ved å konstruere livstabeller som ble laget for hunnotrer fra tidsperioden 1987-1995. Fra perioden før 1982, mens det fortsatt var jakt på oter, var det for få hunddyr i materialet til å lage en tilsvarende livstabell.

Selv om det anvendte materialet besto av døde dyr ble fallviltet i denne sammenhengen med visse unntak (se nedenfor) betraktet som et tilfeldig utvalg fra den levende bestanden. Derfor ble metode 6 i Caughley (1977 s. 90-96) benyttet til å lage livstabellene. Metoden forutsetter at den levende bestandens aldersfordeling kan estimeres, og at bestandens vekstrate er kjent og har vært konstant lenge nok til å resultere i en stabil aldersfordeling.

I perioden 1987-1995 kom dyra fra en økende, fredet bestand, og det var mulig å beregne gjennomsnittlig

vekstrate i studieperioden, basert på antall otrer som var drept i trafikken, korrigert for trafikkøkningen (kapittel 2, *Metoder*). For denne livstabellen ble vekstraten beregnet spesielt for hunnsegmentet i fallviltmaterialet. Beregningene kan ikke vise om vekstraten var den samme før 1987, derfor undersøkte jeg isteden om aldersfordelingen var stabil ved å teste om den varierte mellom år gjennom perioden.

Antallet 0-årige påkjørte hunner i fallviltmaterialet ble ikke brukt ved konstruksjon av livstabellene. Fallviltet representerte ikke den samme andelen av oterungene som av de eldre dyra fordi ungene ikke utsettes for de samme dødsårsakene før de forlater ynglehiet, vanligvis i 2-3 måneders alderen (Mason & Macdonald 1986). Isteden ble det relative antallet nyfødte hunner beregnet som summen av produktene av estimerte, aldersavhengige fødselsrater R_i og antall hunner N_i i hver alderskategori. R_i ble beregnet på følgende måte:

$$R_i = F L_i M_i K$$

der F er gjennomsnittlig antall svangerskap pr. kjønnsmoden hunn pr. år, L_i er aldersavhengig andel svangerskap med friske fostre, M_i er aldersavhengig andel kjønnsmodne hunner og K er gjennomsnittlig antall friske hunnfostre i kull der fostrenes behåring begynte å vises (kjønnsbestemmelsen kunne gjøres med sikkerhet på dette stadiet og dødeligheten i fosterperioden ble minimert som feilkilde). De to første parametrene måtte beregnes fra ulike stadier i drektighetsperioden og kunne derfor ikke korrigeres fullt ut for dødeligheten i fosterstadiet. F ble beregnet etter en metode beskrevet av Caughley (1977, s. 78-79):

$$F = P/D$$

der P er gjennomsnittet av andelen drektige hunner (blant de kjønnsmodne hunnene) i 2-måneders perioder over året, og D er varigheten av synlig drektighet uttrykt som en andel av året. For oter er $D=1.5/12=1/8$ (Heggberget & Christensen 1994).

En aldersfordeling som skal være grunnlag for en livstabell som beregnes etter den valgte metoden må være monotont avtagende med økende alder, ellers oppstår meningsløse, negative rater for noen aldersgrupper. I et (tilfeldig) utvalg fra en bestand er ikke alltid dette oppfylt, og fordelingen må da gattes (Caughley 1977). Tilpasning til en polynomfunksjon (lineær, kvadratisk eller kubisk, se vedlegg 2) ble brukt som glattingsmetode.

Forventet levealder ble beregnet som beskrevet av Southwood (1978, s. 368).

5.3 Resultater og diskusjon

Det gjennomsnittlige antallet svangerskap pr. kjønnsmoden hunn pr. år (F) var 0.86 i 1987-1995. Det gjennomsnittlige antallet hunnfostre (K) var 1.6. Antall drektige hunner var lite, så F og K kunne ikke beregnes for adskilte aldersgrupper. Andel svangerskap med levende fostre, L_i , ble beregnet for 1-3 år gamle, 4-9 år gamle og ≥ 10 år gamle hunner (se variasjon i fosterdødelighet i kapittel 3). Den aldersavhengige fekunditeten R_i (tabell 9) ble beregnet på grunnlag av hunnene som døde i 1987-1995. L_i , M_i og K skiller seg derfor i noen tilfeller litt fra de tilsvarende verdiene i kapittel 4, som omfattet hunner fra 1973-1996. Ingen av 0-åringene var drektige selv om 5.3 % av dem var kjønnsmodne. De er derfor ikke tatt med i fekunditetstabellen. Fekunditeten økte til 4 års alder (tabell 9). Den var høyest for kategorien 4-9 år gamle hunner, men estimatet for fekunditeten falt til null for de eldste hunnene. Det tar dermed relativt lang tid før et årskull av hunner bidrar for fullt til reproduksjonen.

Tabell 9 Fekunditetstabell for norske hunnotrer i 1987-1995. Fekunditeten, R_i ble beregnet fra likningen $R_i = F L_i M_i K$, der F er gjennomsnittlig antall svangerskap pr. kjønnsmoden hunn pr. år, L_i er andel svangerskap med levende fostre, M_i er andel kjønnsmodne hunner og K er gjennomsnittlig antall hunnfostre pr. kull der fostrene var så store at behåringen begynte å vises. $F=0.86$ og $K=1.6$. Aldersavhengige verdier for L_i og M_i er gitt i tabellen. – *Fecundity table for Norwegian female otters in 1987-1995. Fecundity, R_i was calculated from the equation $R_i = F L_i M_i K$, where F is the mean number of pregnancies per mature female per year, L_i is the proportion of pregnancies with healthy fetuses, M_i is the proportion of mature females and K is the mean proportion of female fetuses per litter. $F=0.86$ and $K=1.6$. Age-dependent values for L_i and M_i are given in the table.*

Alder (år)	L_i	M_i	R_i
Age (Years)			
1	0.556	0.213	0.16
2	0.556	0.737	0.57
3	0.556	0.974	0.77
4-9	0.909	0.984	1.26
≥ 10	0	1	0

Forandringen i antall påkjørte hunnotrer per år i materialet fra perioden 1987-1995 kunne beskrives ved en eksponensiell funksjon ($R^2=0.633$, $p=0.010$) med vekstrate $e^r=1.09$, d.v.s. en årlig økning på 9 %. Det var ingen signifikant forskjell mellom åra i aldersfordeling for hunnene i perioden (Eksakt homogenitetstest, $\chi^2 = 69.479$, $df=56$, $p=0.101$, de eldste dyra gruppert som 6-7-åringer og 8-13-åringer), og heller ikke mellom Nord-Norge og Vestlandet/Midt-Norge (Eksakt homogenitetstest, $\chi^2 = 14.893$, $df=12$, $p=0.241$). Hunner fra hele perioden og hele studieområdet ble derfor slått sammen i beregning av livstabellene.

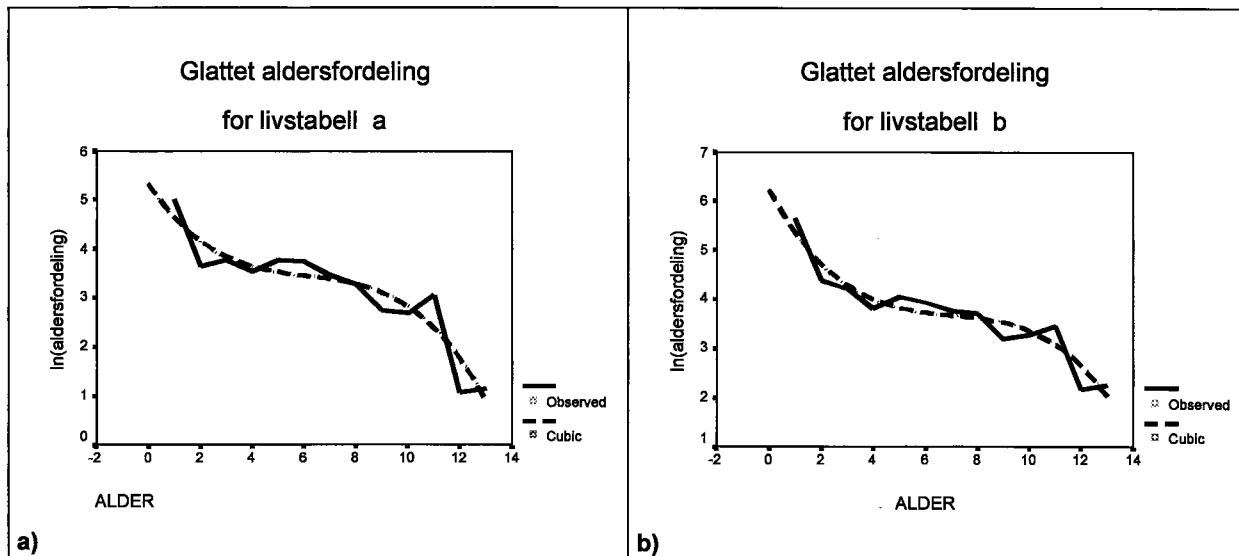
Kompensasjon for vekstraten i bestanden og glatting av aldersfordelingen fra og med 1 års alder er vist i vedlegg 3a for påkjørte hunner og vedlegg 3b for hunner totalt

uansett dødsårsak. Beregningen av det relative antallet 0-årige hunner finnes i vedlegg 4.

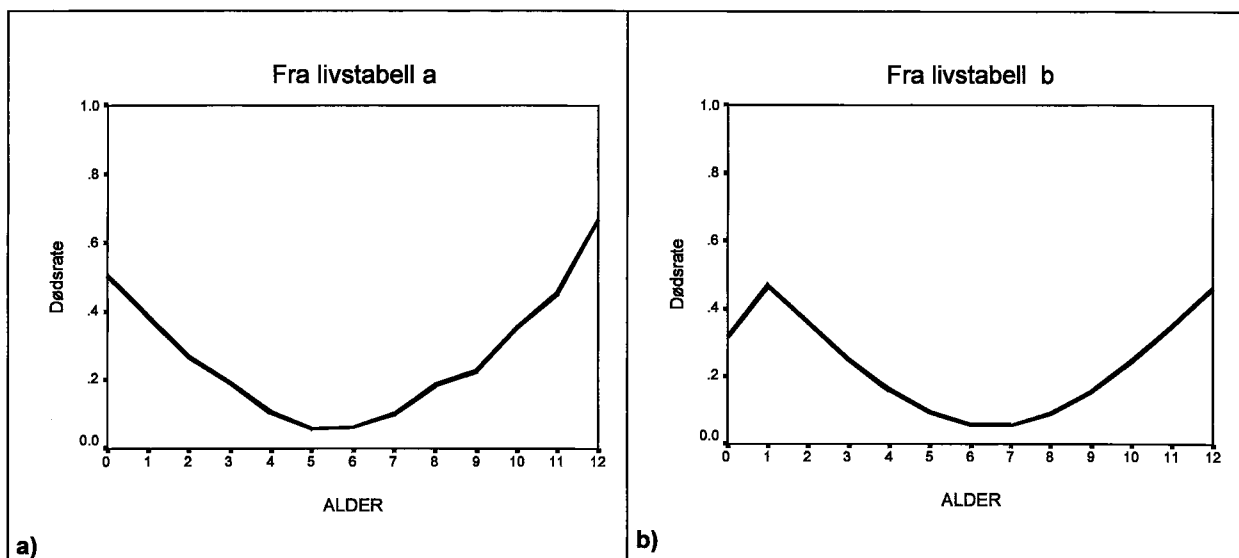
Glattingfunksjonene som best beskrev aldersfordelingene (figur 13 a, b) indikerer at dødeligheten var høyest for unge og gamle dyr. Voksne, yngre hunner hadde lav dødelighet. Dødsraten, q_x , forløp i prinsippet likt enten den var beregnet med utgangspunkt i de påkjørte hunnene (tabell 10, figur 14a) eller alle hunnene (tabell 11, figur 14b). Forskjellen mellom disse estimatene for dødelighetsforløpet var størst for de yngste aldersklassene, men begge datasettene ga som resultat at dødsraten var høy for unge dyr og at de fleste dyra i et årskull døde i første eller andre leveår (d_x i tabell 10 og 11). I løpet av de 2 første leveåra døde 64-69 % av årskullet (summen av d_x). Etter oppnådd 3 års alder var sjansen for å overleve fra år til år ($1 - q_x$) ca 75-95 % opp til omkring 10 års alderen. Men før et årskull var kommet til 4 års alder og bidro for fullt i reproduksjonen var 82 % av kullet borte. Fra 10-års alderen ble dødsraten like høy som for de yngste hunnene.

Disse resultatene forutsetter at det ikke var aldersavhengige skjevheter ved innsamlingen av grunnlagsmaterialet. Unge dyr kan være mer utsatt for å komme med i en hver form for innsamling, og derved bli overrepresentert i forhold til eldre dyr av ulike årsaker, f.eks. på grunn av manglende erfaring, dårligere ferdigheter, større aktivitet, uforsiktighet og utforskingstrang. For 1-2 årige oterhanner er det tilfellet (Heggberget 1991) og dessuten for drukna oterunger av begge kjønn (kapittel 4), men det er ikke påvist at unge hunnotrer er overrepresentert blant påkjørte hunner (Heggberget 1991). Jeg anser derfor resultatene i tabell 10, som bare inneholder ulykkesdøde, påkjørte hunner, for å være mer pålitelige enn resultatene i tabell 11.

Det er gjort svært få studier av livshistorie hos oter, men Ansorge et al. (1997) fant et liknende dødelighetsforløp som for de norske hunnotrene, med høyest dødelighet for unge og gamle dyr av begge kjønn i en innlandsbestand av oter i det tidligere Øst-Tyskland. Beregningsmetoden var prinsipielt den samme for det norske og det øst-tyske materialet. Dette er en vanlig livshistoriestrategi hos større pattedyr (Caughley 1977), men en liknende oter undersøkelse fra Shetland (Kruuk 1995) står i sterk kontrast til dette. På Shetland var dødeligheten lav for 1-årige hanner og hunner samlet og økte deretter med alderen (oterungene var ikke med i beregningene). Det er vanskelig å avgjøre i hvilken grad det er en reell forskjell fordi resultatene ikke er direkte sammenliknbare. Dødsratene for Shetlandsotrene ble beregnet etter en annen metode som forutsetter at aldersfordelingen i materialet representerer dyra som dør i bestanden (Kruuk 1995). Forutsetningen i analysen av det norske materialet var at det representerte aldersfordeling av levende dyr i bestanden. Dessuten var hanner og hunner slått sammen i analysene fra Shetland. Det er forskjellene i beregningsmetode som slår sterkest ut i resultatene, mens det er mindre sannsynlig at en noe



Figur 13 Ln-transformert observert (—) (etter korrigering for vekstrate i bestanden) og glattet (- - -) aldersfordeling for norske hunnotrer fra og med 1-års alder, a: når de påkjørte hunnene ble lagt til grunn for aldersfordelingen i bestanden, b: når fallviltet uansett dødsårsak ble lagt til grunn for aldersfordelingen i bestanden. – Ln-transformed observed (—) (after correction for the population growth rate) and smoothed (- - -) age distribution for Norwegian female otters from the age of 1 year onwards, a: when the population age distribution was based on road-killed females and b: when the population age distribution was based on all collected dead females.



Figur 14 Alders-spesifikke dødsrater for norske hunnotrer, a: når de påkjørte hunnene ble lagt til grunn for aldersfordelingen i bestanden, b: når fallviltet uansett dødsårsak ble lagt til grunn for aldersfordelingen i bestanden. – Age-specific mortality rates for Norwegian female otters, a: when the population age distribution was based on road-killed females and b: when the population age distribution was based on all collected dead females.

høyere dødelighet hos hannene førte til et totalt ulikt beregnet dødelighetsmønster. Mulige reelle forskjeller i dødelighetsmønster mellom disse to kystbestandene kan forklares ved andre livsbetingelser, kanskje også høyere bestandstettheter på Shetland enn i Norge. Bestandene av marine byttedyr har mer markert sesongvariasjon på Shetland (Kruuk et al. 1987, Heggberget & Christensen 1994). Det kan medføre en mer fatal årlig flaskehals i næringstilgangen der. Oterhabitatene på kysten av Shetland og Norge er ellers tilsynelatende ganske like. Men bestandstettheten for oter på Shetland var den høyeste som er registrert noe sted (Kruuk et al. 1989, Heggberget 1996b). Det kan ha resultert i en lavere årlig ungeproduksjon (1.02 unger per voksen hunn, Kruuk

1995). Det er likevel vanskelig å forklare en lav dødelighet for 1-årige otrer på Shetland. (Se Kruuk & Conroy 1991). Sammenlikningen reiser spørsmål om høy otertetthet i en fredet bestand fører til økt voksendødelighet og lav reproduksjon, men høyere overlevelse hos selvstendige ungotrer. Dette er ikke noen vanlig respons på høy tetthet i pattedyrbestander, og mer sammenliknbare studier trengs om spørsmålet skal besvares.

Dødsratene for unge innlandsotrer i Belarus (Sidorovich 1991) var omtrent like for hanner og hunner (0.30-0.40) i den fredete delen av bestanden. Den var høyere for hannene (0.57) enn for hunnene (0.47) i områder med

Tabell 10 Livstabell for hunnotrer fra norske kystområder, basert på hunner som ble påkjørt i perioden 1987-95. – *Life table for female otters from the coast of Norway, based on road-killed females.*

l_x = andel av det opprinnelige antallet (n ved alder 0) som overlever til alder x . – *Proportion of the initial number (n at age 0) that survive to age x .*
 d_x = andel av det opprinnelige antallet som dør i aldersintervallet x til $x+1$. – *Proportion of the initial number that die during age intervall x to $x+1$.*
 q_x = andelen av de levende ved alder x som dør før alder $x+1$ (= alders-spesifikk dødsrate). – *Proportion of those alive at age x that die before age $x+1$ (= age-specific death rate).*
 e_x = forventet ytterligere antall leveår ved alder x (= forventet levealder ved alder x). – *Expected further years of life at age x (= life expectancy at age x).*

Alder (år)	Glattet aldersfordeling	l_x	d_x	q_x	e_x
Age (years)	Smoothed age distr.				
x	n				
0	209	1.00	0.502	0.50	2.6
1	104	0.49	0.191	0.38	3.7
2	64	0.30	0.081	0.27	4.7
3	47	0.22	0.043	0.19	5.2
4	38	0.18	0.019	0.11	5.3
5	34	0.16	0.010	0.06	4.8
6	32	0.15	0.010	0.06	4.1
7	30	0.14	0.014	0.10	3.3
8	27	0.12	0.024	0.19	2.7
9	22	0.10	0.024	0.23	2.2
10	17	0.08	0.029	0.35	1.6
11	11	0.05	0.024	0.45	1.2
12	6	0.02	0.019	0.67	0.9
13	2	0.01			0.5

Tabell 11 Livstabell for norske hunnotrer som døde i perioden 1987-95 uansett dødsårsak. – *Life table for female otters from the coast of Norway, based on all collected females.*

l_x = andel av det opprinnelige antallet (n ved alder 0) som overlever til alder x . – *Proportion of the initial number (n at age 0) that survive to age x .*
 d_x = andel av det opprinnelige antallet som dør i perioden fra alder x til $x+1$. – *Proportion of the initial number that die during age intervall x to $x+1$.*
 q_x = andelen av de levende ved alder x som dør før alder $x+1$ (alders-spesifikk dødsrate). – *Proportion of those alive at age x that die before age $x+1$ (= age-specific death rate).*
 e_x = forventet ytterligere antall leveår ved alder x (forventet levealder). – *Expected further years of life at age x (= life expectancy at age x).*

Alder (år)	Glattet aldersfordeling	l_x	d_x	q_x	e_x
Age (years)	Smoothed age distr.				
x	n				
0	313	1.000	0.315	0.32	2.8
1	214	0.685	0.321	0.47	2.9
2	114	0.364	0.130	0.36	3.9
3	73	0.234	0.054	0.25	5.0
4	55	0.175	0.028	0.16	5.5
5	46	0.147	0.014	0.09	5.4
6	42	0.134	0.008	0.06	4.9
7	39	0.126	0.007	0.06	4.2
8	37	0.119	0.011	0.09	3.4
9	34	0.109	0.017	0.15	2.6
10	29	0.092	0.022	0.24	2.0
11	22	0.069	0.024	0.35	1.5
12	14	0.045	0.021	0.46	1.0
13	8	0.024			0.5

jakt og fangst. For 2-åringer var dødsraten 0.25. Dødsratene for unge otrer i Belarus lå dermed på samme nivå som i den norske bestanden. Ottertetheten ser ut til

å ha vært noe lavere langs elvene i Belarus enn langs kyststrendene i Norge (Sidorovich 1991, Heggberget 1995).

Beregnet forventet levealder (Southwood 1978) for norske hunnotrer er vist i tabellene 10 og 11. Tabellene viser at etter oppnådd 4 års alder kunne hunnene forvente å leve til 10 års alder eller mer. For påkjørte 1-åringer var forventet ytterligere levealder ett år mer for hunnotrer i Norge (3.7 år) enn for begge kjønn samlet på Shetland (2.7 år, Kruuk 1995). Her gjør ikke forskjellen i beregningsmetode seg like mye gjeldende som for de aldersavhengige dødsratene, men inklusjon av hannene kan gjøre et vesentlig utslag fordi det er vist at unge hanner kan være overrepresentert blant otrer som dør ved ulykker (Heggberget 1991).

5.4 Konklusjon

Fekunditeten for hunnene i den norske kystoterbestanden i perioden 1987-1995 økte gradvis til omkring 4 års alder, både fordi andelen hunner som ble drektige og andelen vellykkede drektigheter økte. Hos de eldste hunnene gikk fekunditeten mot null. Hunnene hadde en høy overlevelse (ca 75-95 %) fra omkring 4 års alder og fram til de ble så gamle at reproduksjonsevnen avtok, omkring 9 års alderen. Unge og gamle hunner hadde høy dødelighet, og 64-69 % av hunnene i et årskull døde før 2.5 års alder. Før hunnene i et årskull var kommet til 4 års alder og bidro for fullt i reproduksjonen var 82 % av dem døde. Dødelighetsmønsteret hos oterhunnene representerer en livshistorie-strategi som er vanlig hos pattedyr, men perioden før et årskull kom i full reproduksjon var relativt lang.

De estimerte dødsratene og fekunditetsratene kan benyttes til prinsipielle beregninger av for eksempel små bestanders sårbarhet, større bestanders beskatnings-toleranse og toleranse for ulykkes-faktorer. For å gjøre konkrete beregninger trengs mer pålitelige, nøyaktige og geografisk differensierte

estimerer for bestandstetthet og bestandsstørrelse.

6 Litteratur

- Ansorge, H., Schipke, R. & Zinke, O. 1997. Population structure of the otter, *Lutra lutra*. Parameters and model for a Central European region. - Z. Säugetierkunde 62: 143-151.
- Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, C.R. 1986. Ecology: individuals, populations and communities. - Blackwell Scientific Publications, Oxford. 876 s.
- Bronson, F.H. 1989. Mammalian reproductive biology. - The University of Chicago Press, Chicago. 325 s.
- Caughley, G. 1977. Analysis of vertebrate populations. - John Wiley & Sons, Chichester. 234 s.
- Chanin, P. 1993. The otter in Britain. - S. 6-11 i Morris, P.A., red. Proceedings from the National Otter Conference, Cambridge 1992.
- Christensen, H. 1995a. Determinants of otter *Lutra lutra* distribution in Norway; effects of harvest, polychlorinated biphenyls (PCBs), human population density and competition with mink *Mustela vison*. - Dr. scient. avhandling, zoologisk avdeling, Universitetet i Trondheim.
- Christensen, H. 1995b. The distribution of otters *Lutra lutra* in relation to human population density on the coast of Norway. - I: Christensen, H. Determinants of otter *Lutra lutra* distribution in Norway; effects of harvest, polychlorinated biphenyls (PCBs), human population density and competition with mink *Mustela vison*. Dr. scient. avhandling. zoologisk avdeling, Universitetet i Trondheim.
- Christensen, H. & Heggberget, T.M. 1995. Polychlorinated biphenyl (PCB) residues and reproductive performance in Norwegian coastal otters *Lutra lutra* L. - I: Christensen, H. Determinants of otter *Lutra lutra* distribution in Norway; effects of harvest, polychlorinated biphenyls (PCBs), human population density and competition with mink *Mustela vison*. Dr. scient. avhandling, zoologisk avdeling, Universitetet i Trondheim.
- Ewer, R.F. 1973. The carnivores. - Cornell University Press, Ithaca. 494 s.
- Foster-Turley, P., Macdonald, S. & Mason, C., red. 1990. Otters: an action plan for their conservation. - IUCN.
- Gorman, M.L., Jenkins, D. & Harper, R.J. 1978. The anal scent sacs of the otter (*Lutra lutra*). - J. Zool., Lond. 186: 463-474.
- Grue, H. & Jensen, B. 1979. Review of the formation of incremental lines in tooth cementum of terrestrial mammals. - Dan. Rev. Game Biol. 8: 1-12.
- Hammershøj, M., Madsen, A.B., Bruun-Schmidt, I.Ø., Gaardmand, B., Jensen, A., Jensen, B., Jeppesen, J.L. & Laursen, J.T. 1996. Overvågning af oddere (*Lutra lutra*) i Danmark 1996. - Faglig rapport fra DMU, nr. 172. Miljø- og Energiministeriet.
- Heggberget, T.M. 1984. Age determination in the European otter *Lutra lutra*. - Z. Säugetierkunde 49: 299-305.
- Heggberget, T.M. 1988. Reproduction in the female European otter in central and northern Norway. - J. Mamm. 69: 164-167.
- Heggberget, T.M. 1991. Sex and age distribution in Eurasian otters (*Lutra lutra*) killed by human activity. - S. 123-125 i Reuther, C. & Röcher, R., red. V. International Otter Colloquium. Habitat 6, Hankensbüttel.
- Heggberget, T.M. 1993. Marine-feeding otters (*Lutra lutra*) in Norway: seasonal variation in prey and reproductive timing. - J. mar. biol. Ass. U.K. 73: 297-312.
- Heggberget, T.M. 1995. Food resources and feeding ecology of marine feeding otters (*Lutra lutra*). - S. 609-618 i Skjoldal, H.R., Hopkins, C., Erikstad, K.E. & Leinaas, H.P., red. Ecology of Fjords and Coastal Waters. Elsevier Science B.V., Amsterdam.
- Heggberget, T.M. 1996a. Age determination of Eurasian otter (*Lutra lutra* L.) cubs. - Fauna norvegica Serie A 17: 30-32.
- Heggberget, T.M. 1996b. En kunnskapsoversikt for eurasiatisk oter *Lutra lutra*; grunnlag for en forvaltningsplan. - NINA Oppdragsmeldning 439: 1-29.
- Heggberget, T.M. 1998. Reproduksjon og dødelighet hos norsk villrein. Delrapport II. Ovarieanalyse som metode. - NINA Oppdragsmelding 530: 1-19.
- Heggberget, T.M. & Christensen, H. 1994. Reproductive timing in Eurasian otters on the coast of Norway. - Ecology 17: 339-348.
- Heggberget, T.M. & Moseid, K.-E. 1992. Oter og olje. Oterforekomst og konsekvensprognose i influensområdet for midt-norsk sokkel. - NINA Oppdragsmelding 175: 1-31.
- Heggberget, T.M. & Moseid, K.-E. 1994. Prey selection in coastal Eurasian otters *Lutra lutra*. - Ecology 17: 331-338.
- Heggberget, T.M. & Myrberget, S. 1979. Den norske bestand av oter 1971-1977. - Fauna 32: 89-95.
- Jensen, A.S. 1964. Odderen i Danmark. - Danske Vildtundersøgelser 11: 1-48.
- Jubb, K.V.F., Kennedy, P.C. & Palmer, N. 1985. Pathology of Domestic Animals, 3rd edition, volum 3. - Academic Press, Orlando. 645 s.
- Kranz, A. 1995. On the ecology of otters (*Lutra lutra*) in Central Europe. Dr. avhandling, University of Agriculture, Vienna.
- Kreymer, I.F., Wells, G.A.H., Mason, C.F. & Macdonald, S.M. 1988. Pathological changes and organochlorine residues in tissues of wild otters (*Lutra lutra*). - Veterinary Record 122: 153-155.
- Kruuk, H. 1995. Wild otters: predation and populations. - Oxford University Press, Oxford. 290 s.
- Kruuk, H., Conroy, J.W.H. & Moorhouse, A. 1987. Seasonal reproduction, mortality and food of

- otters (*Lutra lutra* L.) in Shetland. - Symp. zool. Soc. Lond. 58: 263-278.
- Kruuk, H., Moorhouse, A., Conroy, J.W.H., Durbin, L. & Frears, S. 1989. An Estimate of Numbers and Habitat Preference of Otters *Lutra lutra* in Shetland, UK. - Biological conservation 49: 241-254.
- Kruuk, H. & Conroy, W.H. 1991. Mortality of otters (*Lutra lutra*) in Shetland. - J. Applied Ecol. 28: 83-9.
- Kruuk, H. & Moorhouse, A. 1991. The spatial organisation of otters (*Lutra lutra*) in Shetland. - J. Zool. Lond. 224: 41-57.
- Langvatn, R. 1992a. Analysis of ovaries in studies of reproduction in red deer (*Cervus elaphus* L.): Application and limitations. - Rangifer 12: 67-91.
- Langvatn, R. 1992b. Seasonal and age related changes in size of reproductive structures of red deer hinds (*Cervus elaphus*). - Rangifer 12: 57- 66.
- Macdonald, S.M. 1996. Update on the document on the status and conservation needs of the otter in Europe - a summary. Seminar on the conservation of the European otter (*Lutra lutra*). Council of Europe, Leeuwarden, the Netherlands.
- Mason, C.F. & Macdonald, S.M. 1986. Otters: ecology and conservation. - Cambridge University Press, Cambridge. 236 s.
- Pechlaner, H. & Thaler, E. 1983. Beitrag zur fortpflanzungsbiologie des europäischen fischotters (*Lutra lutra* L.). Beobachtungen aus dem Alpenzoo Innsbruck. - Zool. Garten N.F., Jena 53: 49-58.
- Rübberdt, S., Olsen, K.V. & Ruud, L.B. 1996. Miljøtilstanden i Norge. - Direktoratet for naturforvaltning og Statens forurensningstilsyn, Oslo.
- Sidorovich, V.E. 1991. Structure, reproductive status and dynamics of the otter population in Byelorussia. - Acta Theriologica 36: 153-161.
- Sidorovich, V.E. & Tumanov, I.L. 1994. Reproduction in otters in Belarus and north - western Russia. - Acta Theriologica 39: 59-66.
- Simpson, V.R. 1997. Health status of otters (*Lutra lutra*) in south-west England based on postmortem findings. - Veterinary Record 141: 191-197.
- Southwood, T.R.E. 1978. Ecological methods. 2. utgave. - Chapman and Hall, London.
- Stephens, M.N. 1957. The otter report. - The University Federation for Animal Welfare, Potters Bar. 88 s.
- Strand, O., Skogland, T. & Kvam, T. 1995. Placental scars and estimation of litter size: an experimental test in the arctic fox. - Journal of Mammalogy 76: 1220-1225.
- Stubbe, M. 1969. Zür Biologie und zum Schutz des Fischotters *Lutra lutra*. - Arch. Naturschutz u. Landschaftsforsch. 9: 315-324.
- Trowbridge, B.J. 1983. Olfactory communication in the European otter (*Lutra l. lutra*). - Ph.D. avhandling, University of Aberdeen.
- Zogall, A. 1992. Morphologie und topographische Anatomie der Brunst-, Bauch- und Beckenhölenorgane des Europäischen Fischotters (*Lutra lutra* L. 1758). - Dr. avhandling, Anatomischen Institut. Tierärztliche Hochschule, Hannover.

Vedlegg 1

Korreksjonsfaktorer for økning i biltrafikken og forsinkelse i innsamlingen av oterskrotter. Tall fra Statens veivesen over prosentvis trafikkendring for hver landsdel i forhold til 1986 er utgangspunkt for trafikk-korreksjonene. For Hordaland – Nord-Trøndelag (H – NT) er trafikkendringen for Trøndelag brukt. For Nordland – Finnmark (N – F) er endringene for Nord-Norge brukt. – *Correction factors for the increase in road traffic and for the delay in the collection process for otters that died in a particular year. The traffic factors were based on regional percentage change in road traffic relative to 1986, given by The State Road Authorities. The traffic change in Trøndelag was used for Hordaland – Nord-Trøndelag (H – NT) and the traffic change in North Norway was used for Nordland – Finnmark (N – F).*

Ar –Year	Trafikk-faktor <i>Traffic factor</i>		Innsamlingsfaktor <i>Collection factor</i>
	H – NT	N – F	Begge områder - <i>Both areas</i>
1987	0.94	1.02	1.00
1988	0.92	1	1.00
1989	0.92	0.98	1.00
1990	0.90	0.98	1.00
1991	0.92	0.97	1.00
1992	0.88	0.97	1.01
1993	0.88	0.96	1.02
1994	0.85	0.95	1.04
1995	0.84	0.95	1.08

Vedlegg 2

Funksjoner benyttet i kurvetilpasning. – *Arithmetic functions used in curve fit.*

Lineær funksjon: $Y = b_0 + b_1 t$

Kvadratisk funksjon: $Y = b_0 + b_1 t + b_2 t^2$

Kubisk funksjon: $Y = b_0 + b_1 t + b_2 t^2 + b_3 t^3$

Logaritmisk funksjon: $Y = b_0 + b_1 \ln(t)$

Ekspensiell funksjon: $Y = b_0 e^{rt}$

S- funksjon: $Y = e^{(a+b/t)}$,

der Y er (korrigert) antall otrer, t er tidsvariabelen (år nr.) og b_0 , b_1 , b_2 , b_3 og r er estimerte koeffisienter. – *Y is the number of otters, t is the time variable (year no.) and b_0 , b_1 , b_2 , b_3 and r are estimated coefficients.*

Vedlegg 3

Beregning av glattet aldersfordeling for hunnotrer, a: basert på trafikkdrepte hunner, b: basert på alle innsamlede hunner.

f_x = aldersfordeling i materialet, $r = 0,089$ (vekstrate for hunnsegmentet i bestanden). – *Calculation of smoothed age distributions for otter females, a: based on road-killed females, b: based on all collected females. f_x = age distribution among collected females, $r = 0.089$ (growth rate for the female segment of the population).*

a)

Alder Age	f_x	e^{rx}	$f_x \cdot e^{rx}$	Glattet Smoothed
1	138	1.09	150.85	104
2	32	1.19	38.23	64
3	33	1.31	43.10	47
4	24	1.43	34.26	38
5	28	1.56	43.69	34
6	25	1.71	42.64	32
7	17	1.86	31.70	30
8	13	2.04	26.49	27
9	7	2.23	15.59	22
10	6	2.44	14.61	17
11	8	2.66	21.29	11
12	1	2.91	2.91	6
13	1	3.18	3.18	2

b)

Alder Age	f_x	e^{rx}	$f_x \cdot e^{rx}$	Glattet Smoothed
1	260	1.09	284.20	214
2	67	1.19	80.05	114
3	52	1.31	67.91	73
4	32	1.43	45.68	55
5	37	1.56	57.74	46
6	30	1.71	51.17	42
7	23	1.86	42.88	39
8	20	2.04	40.76	37
9	11	2.23	24.51	34
10	11	2.44	26.79	29
11	12	2.66	31.94	22
12	3	2.91	8.73	14
13	3	3.18	9.54	8

Vedlegg 4

Beregning av relativt antall nyfødte i aldersfordelingen for påkjørte hunner og hunner totalt i perioden 1987-1995. R_i er beregnet i tabell 9. $N_{i, \text{ påkjørt}}$ og $N_{i, \text{ totalt}}$ er de respektive antall hunner i hver alderskategori. Kolonnene "Nyfødte" er $R_i * N_{i, \text{ påkjørt}}$ og $R_i * N_{i, \text{ totalt}}$. De viser hvor mange nyfødte hunner som gjennomsnittlig ville ha blitt produsert i løpet av et år i en bestand som besto av hunnene i hver av kolonnene $N_{i, \text{ påkjørt}}$ og $N_{i, \text{ totalt}}$. – *Calculation of the relative number of new-born females used in the population age distributions based on road-killed females and all females during 1987-1995. Calculated R_i are shown in Table 9. $N_{i, \text{ road-killed}}$ and $N_{i, \text{ total}}$ represents the number of females at each age. The columns "New-born" equals $R_i * N_{i, \text{ road-killed}}$ and $R_i * N_{i, \text{ total}}$, showing the mean number of new-born females that would be produced during one year by the females in each of the columns $N_{i, \text{ road-killed}}$ and $N_{i, \text{ total}}$.*

Alder (år) Age (years)	R_i	$N_{i, \text{ påkjørt}}$ $N_{i, \text{ road-killed}}$	Nyfødte påkjørt New-born road-killed	$N_{i, \text{ totalt}}$ $N_{i, \text{ total}}$	Nyfødte totalt New-born total
1	0.16	138	22	260	42
2	0.57	32	18	67	38
3	0.77	33	25	52	40
4-9	1.26	114	144	153	193
>= 10	0	23	0	40	0
Sum			209		313

ISSN 0802-4103
ISBN 82-426-0993-4

569

NINA
OPPDRAGS-
MELDING

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

NINA
Norsk institutt
for naturforskning