

Sammenhengen mellom simlens størrelse, kalveproduksjon og rovdyr tap i år med svært ulike beiteforhold

Torkild Tveraa
Per Fauchald
Nigel.G. Yoccoz
Cathrine Henaug

NINA Oppdragsmelding 774

Sammenhengen mellom simlens størrelse, kalveproduksjon og rovdyr tap i år med svært ulike beiteforhold

Torkild Tveraa

Per Fauchald

Nigel.G. Yoccoz

Cathrine Henaug

NINAs publikasjoner**NINA utgir følgende faste publikasjoner:****NINA Fagrapport**

Her publiseres resultater av NINAs 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

Dette er det minimum av rapportering som NINA 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, årsrapporter fra overvåkningsprogrammer, o.a.
Opplaget er begrenset, normalt 50-100.

Temahefter

Disse behandler spesielle tema og utarbeides etter behov bl.a. for å informere om viktige problemstillinger i samfunnet. Målgruppen er "almenheten" eller særskilte grupper, turist- og friluftlivskretser o.l. De gis derfor en mer populærfaglig form og med mer bruk av illustrasjoner enn overnevnte 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 sine forskningsresultater i internasjonale vitenskapelige journaler, gjennom populærfaglige tidsskrifter og aviser.

Tveraa, T., Fauchald, P., Yoccoz, N.G. & Henaug, C. 2003. Sammenhengen mellom simlens størrelse, kalveproduksjon og rovdyr tap i år med svært ulike beiteforhold. Oppdragsmelding 774: 1-14.

Tromsø, januar, 2003

ISSN 0802-4103

ISBN 82-426-1379-6

Forvaltningsområde:

Norsk: Reindriftsforvaltning

Engelsk: Reindeer husbandry management

Rettighetshaver ©:

Norsk institutt for naturforskning (NINA)

Publikasjonen kan siteres fritt med kildeangivelse

Opplag: 50

Kontaktadresse:

NINA

Polarmiljøsentret

9296 Tromsø

Tlf: 77 75 04 00

Fax: 77 75 04 01

Tilgjengelighet: Åpen

Prosjekt nr.: 18535000

Ansvarlig signatur:



Oppdragsgivere:

Direktoratet for naturforvaltning

Reindriftens utviklingsfond

Fylkesmannen i Finnmark

Fylkesmannen i Troms

Referat

Tveraa, T., Fauchald, P., Yoccoz, N.G. & Henaug, C. 2003. Sammenhengen mellom simlens størrelse, kalveproduksjon og rovdyrtap i år med svært ulike beiteforhold. Oppdragsmelding 774: 1-14.

Formålet med dette studiet har vært å kvantifisere i hvilken grad tapene innenfor reindriften in Finnmark skyldes matmangel eller tap til rovdyr. Videre ønsket vi å slå fast hvilke rovdyrarter som er de største skadepolderne.

I Finnmark, såvel som i resten av Fennoscandia, nådde reinbestandene (*Rangifer t. tarandus*) en topp på slutten av åttitallet. Gjennom hele nittitallet har kalveproduksjonene vært vedvarende lav og reinbestandene har gått betydelig tilbake. Dette har ført til dårlig økonomi for den enkelte utøver. I de senere år har det foregått en intens debatt om hvorvidt den vedvarende lave kalveproduksjonen er et resultat av nedbeiting av lavmattene på reinens vinterbeiter inne på Finnmarksvidda, eller et resultat av økende bestander av store dyr som jerv (*Gulo gulo*), gaupe (*Lynx lynx*), og kongeørn (*Aquila chrysaetos*).

For å undersøke dette, har vi studert overlevelse og kalveproduksjon i to reinflokker, en i Vest-Finnmark og en i Øst-Finnmark, i løpet av de siste tre årene. I denne perioden har det vært store forskjeller i tilgangen på vinterbeite som en følge av stor årlig variasjon i snømengde.

Etter den nedbørsrike vinteren i 2000 var tapene svært store. Underernæring hos simlene var hovedårsaken til den lave produksjonen. Tapene til rovdyr syntes imidlertid også å være påvirket av simlens dårlige forfatning. De prosentvise tapene til rovdyr var også store i denne sesongen relativt til de påfølgende årene hvor beitetilgangen gjennom vinterhalvåret var bedre. Det må legges til at tapene til rovdyr har vært svært små, og delvis fraværende, i etterkant av de to siste vintrene hvor snømengden har vært moderat.

Årsaken til at rovdyrtapene øker når simlene er i dårlig hold synes å skyldes at simlene favoriserer egen vekst gjennom sommeren, og dermed også sin egen overlevelse gjennom den påfølgende vinteren, framfor kalvens vekst og overlevelse i etterkant av vintre med ugunstige beiteforhold.

Våre resultater viser videre at det er store forskjeller mellom simlens vekt og sannsynlighet for å produsere kalv i ulike områder i Finnmark. Dette antyder at det kan være vanskelig å bruke sammenhengen mellom simlevekst og produksjon i et område til å beregne produksjonen i et annet område. I tråd med dette resultatet maner vi til forsiktighet med å trekke våre konklusjoner over til andre distrikter og områder hvor forholdene, både med hensyn til klimatiske forhold, størrelsen på rovdyrbestandene såvel som driftsfor-

mene kan være svært så forskjellige fra de områdene som vi har studert.

Forord

Uten hjelp fra en rekke personer ville det ikke ha vært mulig å gjennomføre dette prosjektet. Dette gjelder Per Bæhr og hans familie som introduserte oss for praktisk arbeide med rein i vår første sesong som forskere på rein og reindrift, og som lærte oss en god del om tålmodighet når det sto på som verst våren 2000. Etterhvert har Alf Johansen, Einar Pedersen og resten av Njeaidan-siida tatt over ansvaret for å lære oss mer om rein og reindrift. Det har rett og slett vært gøy! Foruten våre gode samarbeidspartnere i reindriften takker vi Direktoratet for naturforvaltning, Reindriften utviklingsfond, Fylkesmennene i Finnmark og Troms, samt NINA for økonomisk støtte til gjennomføringen av prosjektet. Reindriftsforvaltningen har velvillig lånt oss veieutstyr.

Innledning

I Fennoscandia økte bestandene av tamrein (*Rangifer t. tarandus*) jevnt gjennom hele åttitallet og nådde en topp mot slutten av åttitallet {Finland: (Kumpula et al. 2002), Norge: (Anonym 2002), Sverige: (Danell 2000)}. Gjennom hele nittitallet gikk reintallet kraftig tilbake i de områdene i Norge som hadde de høyeste tetthetene, men til tross for dette har overlevelse av kalv vært vedvarende lav gjennom hele nittitallet, og høy dødelighet av vokse dyr, særlig i Finnmark, har også vært rapportert i etterkant av nedbørsrike vintre (Anonym 2002). Vedvarende lav produksjon har blitt tilskrevet nedbeitingen av lavbeitene på Finnmarksvidda (Johansen and Karlsen 1998) hvor reinen har sine vinterbeiter. Laven vokser svært sakte, og i Finland har det blitt estimert at det kan ta opp mot 30 år før laven restituerer seg i områder hvor den ble beitet bort på åttitallet. (Kumpula et al. 2000, Kumpula et al. 2002). Fra reindriftsnæringens side har de store tapene i stor grad vært tillagt en økning i bestandene av fredede rovdyr som jerv (*Gulo gulo*), gaupe (*Lynx lynx*) og kongeørn (*Aquila chrysaetos*) (Anonym 2002). I hvilken grad den lave produksjonen av kalv og den store dødeligheten av simler i enkelte år skyldes matmangel, en økning i bestandene av rovdyr (Anonym 2000a), samt interaksjonen mellom disse to forholdene, har ikke vært kvantifisert i tidligere studier.

Studier som er gjennomført i områder i USA og Canada, hvor klauvdyr sameksisterer med store rovdyr som ulv (*Canis lupus*), coyote (*C. latrans*), svartbjørn (*Ursus americanus*), grizzlybjørn (*U. arctos*) og fjellløve (*Puma concolor*) har vist at rovdyr kan øke dødsratene hos klauvdyr i år med mye snø, men det har også blitt demonstrert at økt dødelighet skjer i kombinasjon med underernæring, særlig senvinters (Patterson and Messier 2000, Mech et al. 2001, DelGiudice et al. 2002). Underernæring reduserer klauvdrys evne til å unngå rovdyr og det har blitt antydnet at rovdyr hovedsakelig dreper dyr som i fravær av rovdyr uansett ville ha dødd av sult (DelGiudice 1998, Smith et al. 2000). Ugunstige beiteforhold gjennom vinteren er videre dokumentert å øke kalvenes sårbarhet overfor rovdyr den påfølgende sommeren (Singer et al. 1997). I hvilken grad ugunstige vinterforhold fører til at klauvdyr dør av sult, eller blir spist av rovdyr vil være avhengig av hvor ugunstige forholdene gjennom vinteren er, hvilke rovdyr arter som er tilstede, og hvor stor tetthet det er av dem (cf. Van Deelen et al. 1997, DelGiudice et al. 2002).

De siste tjue årene har individbaserte studier av elg (*Alces alces*) (Sæther and Gravem 1988, Sæther and Heim 1993, Sand 1996), hjort (*Cervus elaphus*) (Clutton-Brock 1983, Clutton-Brock et al. 1985, Albon et al. 1987, Clutton-Brock et al. 1987, Clutton-Brock et al. 1988, Coulson et al. 1997), rådyr (*Capreolus capreolus*) (Gaillard et al. 1992, Gaillard et al. 1996, Gaillard et al. 1997, Andersen and Linnell 1998, An-

dersen et al. 2000, Gaillard et al. 2000, Pettorelli et al. 2002), samt Canadisk villsau (*Ovis canadensis*) (Festa-Bianchet et al. 1997, Festa-Bianchet 1998, Festa-Bianchet et al. 1998, Festa-Bianchet et al. 2000) og Soay sau (*O. aries*) (Clutton-Brock et al. 1992, Clutton-Brock et al. 1996, Coulson et al. 2001) gitt oss detaljert kunnskap om hvordan klima, bestandsstørrelse, livshistoriestrategier og demografi interakterer og påvirker populasjonsdynamikken hos klauvdyr (Sæther 1997, Gaillard et al. 1998, Coulson et al. 2001, Clutton-Brock and Coulson 2002). Når bestandene vokser reduseres individenes vektøkning gjennom sommeren. Dette resulterer i redusert vekst og forsinket kjønnsmodning så vel som redusert investering i reproduksjon og følgelig også økt dødelighet hos nyfødte. Dersom forholdene gjennom vinteren er ugunstige, med mye nedbør og redusert tilgang på mat, vil også voksne individer ha redusert sannsynlighet for å overleve. Det gjelder særlig hunner som har reprodusert og som i liten grad har hatt mulighet til å bygge opp kroppsreserver gjennom sommeren.

I Norge baserer forvaltningen av de store rovdirene seg på at dyr som tapes til fredede rovdyr skal erstattes av Staten. Ettersom forvaltningen og reindriftsnæringen har hatt ulike oppfatninger av i hvilken grad lav kalveproduksjon og den til dels høye dødeligheten hos voksne dyr skyldes matmangel eller rovdyr, har dette selvfølgelig også ført til uenighet om hva slags omfang rovdyrerstatningen til den enkelte reindriftsutøver skal ha.

I studiet som presenteres i denne oppdragsmeldinga har vi undersøkt i hvilken grad simlenes overlevelse senvinters og kalveproduksjonen hos tamrein kan relateres til matmangel og rovdyr. For å ha kontroll på dyrene under kalvingen, har dyrene vært holdt i en innhegning gjennom kalvingsperioden. Før dyrene ble sluppet ut på sommerbeite ble de veid og kalvene ble i tillegg påmontert en radiosender som avgir et signal som gjør det lett å peile inn når kalvene dør. Etter at dyrene ble sluppet ut på sine tradisjonelle sommerbeiter peilet vi daglig etter døde kalver i en måned. Dette har gjort oss i stand til å studere hvordan simlenes størrelse er relatert til; (1) simlenes overlevelse gjennom senvinteren og kalvingsperioden og (2) kalvenes overlevelse de første dagene etter fødsel i et miljø fritt for rovdyr, og senere, da de ble sluppet ut av innhegningen, deres overlevelse i et miljø med rovdyr. (3) Videre har obduksjon av døde dyr gjort oss i stand til å avgjøre dødsårsaken. Basert på tidligere studier forventer vi at kalvedødeligheten vil være størst etter vintre med mye nedbør og dårlig tilgang på beiter. Dersom tapet hovedsakelig skyldes rovdyr, forventet vi at tap av kalver hovedsakelig skulle skje utenfor innhegningen og være uavhengig av både kalvenes og mødrenes størrelse. Dersom tap til rovdyr påvirkes av underernæring forventet vi at små mødre med små kalver skulle være mest utsatt for tap. Motsatt, dersom tapene hovedsakelig skyldes underernæring, forventet vi at de primært skulle inntreffe rett etter kalving

mens dyrene gikk i innhegningen. Dersom beiteforholdene gjennom vinteren ble svært dårlige, forventet vi at små simler ville dø.

Materiale og metode

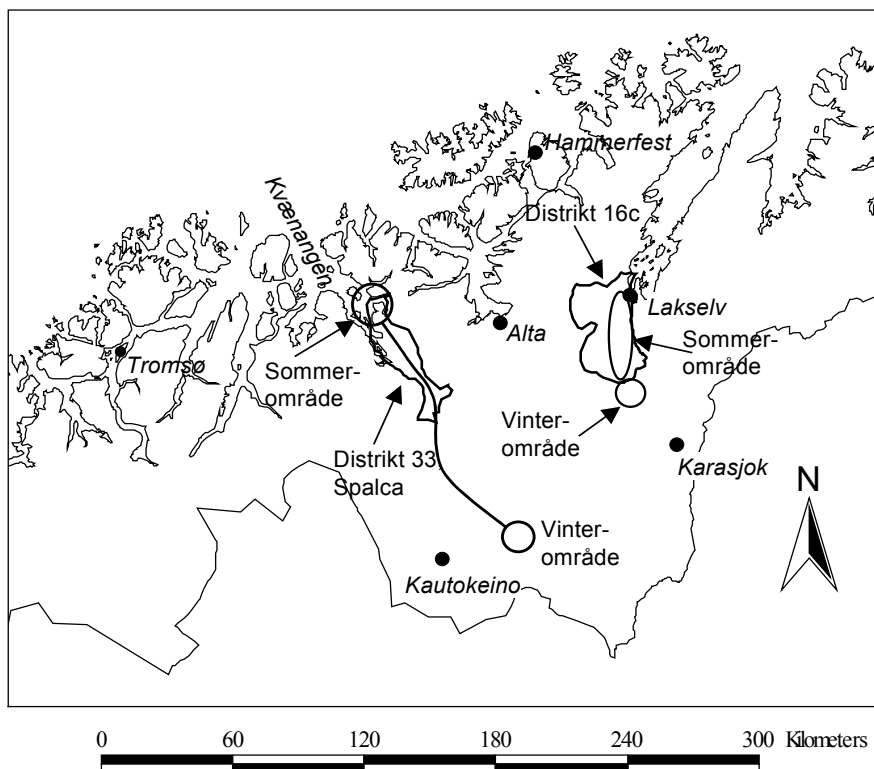
Vi har gjennomført studier ved bruk av dødsvarselsendere i to reinflokker i to forskjellige reinbeitedistrikter. Det ene flokken tilhører distrikt 33 (Spalca) som ligger nord for Kvænangen i Nord-Troms og tilhører Vest-Finnmark reinbeiteområde hvor vi gjennomførte studier i perioden mai 2000 til juli 2001. Vi refererer til denne flokken som Kvænangsflokken. Den andre tilhører distrikt 16C, som ligger vest for Porsanger og tilhører Øst-Finnmark reinbeiteområde. Her har vi gjennomført studier i perioden februar 2001 til juli 2002. Vi refererer til denne flokken som Porsangerflokken.

De første 30 dagene etter at dyrene ble sluppet på frie beiter søkte vi daglig etter signaler som kunne indikere døde kalver ved bruk av en Field-Master, FM-100, mottaker (Advanced Telemetry Systems Inc., USA) og en Yagi-III antenne (SirTrack Inc., New Zealand). I Porsangerflokken peilet vi fra fly når det ikke lengre var å dekke hele studieområdet til fots.

Det er særlig tre rovdyr som har blitt rapportert å drepe reinkalver (jmfør Anonym 2000b). Disse er kongeørn, gaupe og jerv. I tillegg har det blitt observert at rødrev kan ta reinkalver. De ulike rovdyrene har nok så forskjellig avlivningsteknikker og obduksjon kan brukes for å skille tap voldt av de ulike rovdyrene fra hverandre (Bjærvall et al. 1990).

Kvænangsflokken

Kvænangsflokken har sitt vinterbeite øst for Kautokeino (69°00' N, 23°30' Ø) og sitt sommerbeite ved Burfjord (69°55' N, 22°00' Ø). Flokken gjetes vestover, over fjellene, og ut til sommerbeitene ved kysten i april. Distansen fra sommer- til vinterbeitene er ca. 130 km og den første måneden etter kalving er dyrene samlet på en halvøy på ca. 7 x 7 km som ligger rett sør for Burfjord (Figur 1). Når temperaturen stiger utover sommeren og insektene kommer, migrerer reinen østover mot vinterbeitene og opp i fjellene. På grunn av store snømengder (se boks 1) og som resulterte i dårlig forfatning hos dyrene våren 2000, ble dyrene transportert med trailer fra Kautokeino til sommerbeitene ved Burfjord. Våren 2001, ble dyrene gjetet fra vinter- til sommerbeitene på tradisjonelt vis.



Figur 1. Vinterbeiteområde, trekkvei og sommerbeiteområde for studieflokkene. Flokkene er en del av reinbeitedistrikt 33 Spalca med vinterbeite i Vest Finnmark, midtre sone, og reinbeitedistrikt 16c med vinterbeite i Karasjok fellesbeitedistrikt.

Simlene ble føret med høy, lav, og reinfôr fra begynnelsen av april. I kalvingsperioden ble simlene holdt i en innhegning som var ca. 0.3 km x 0.5 km og føret en gang om dagen med 1.0 – 2.5 kg reinfôr, pluss lav, per simle. Fôret ble fordelt på et stort antall krybber (3 individ per krybbe) for å redusere kampen om maten. I starten besto dietten hovedsakelig av lav, men mengden reinfôr ble gradvis økt og var den primære næringskilden gjennom kalvingsperioden. Simlene ble holdt i innhegningen fra 2. mai til 10. juni i 2000 og fra 8. mai til 9. juni i 2001.

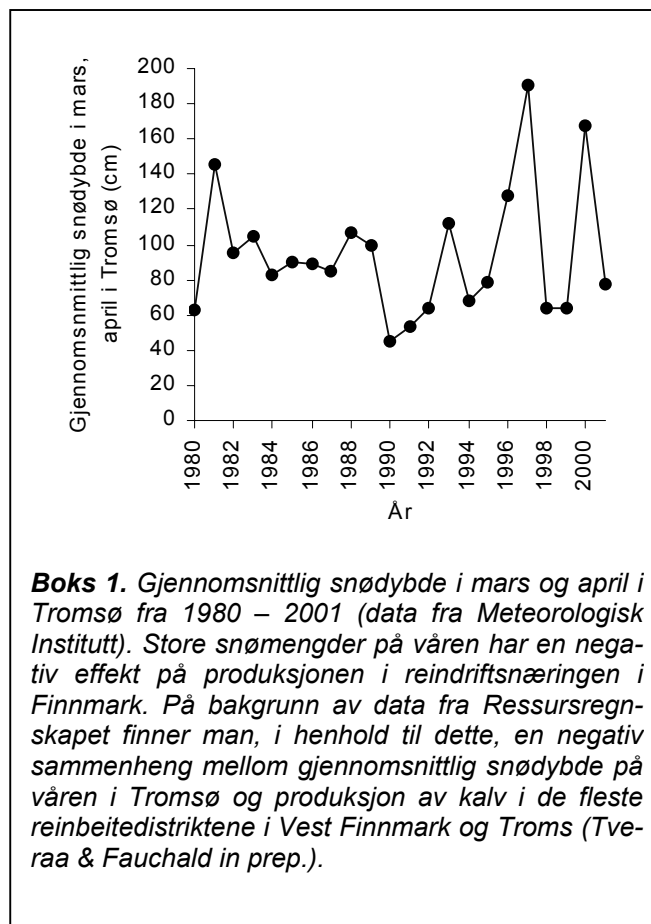
Hunnene ble ikke individmerket før de ble satt i innhegningen i 2000 og enkelte hunner rømte fra innhegningen før de ble merket og veid. Det nøyaktige antallet simler som ble holdt i innhegningen i 2000 var derfor ikke kjent. Vi veide imidlertid 138 simler hvorav 6 døde i innhegningen, 55 aborterte, 14 mistet kalven kort tid etter fødselen og 63 simler forlot gjerdet med kalv. Hunnene som aborterte eller mistet kalven ble veid i perioden 19. mai til 10. juni, mens de som hadde kalv ble veid og sluppet den 4. eller 10. juni. Døde dyr ble veid med en Salter fjærvækt og levende dyr ble veid med en elektronisk vekt (Avery Berker, England) som er spesielt designet for å veie reinsdyr levende. I 2001 holdt vi 82 simler i innhegningen hvorav 35 er inkludert i dette studiet. Disse simlene representerte et tilfeldig utvalg fra flokken. Det var ingen simler som døde i innhegningen i 2001, men 2 simler mistet kalven rett etter fødsel og 2 simler var uten kalv. Alle simlene ble veid og sluppet på frie beiter 9. juni.

Gjennom daglige visitter i innhegningen kunne vi registrere kalvetidspunkt og kalveoverlevelse. I 2000 var vi ikke i stand til å registrere kalvetidspunkt for de enkelte simlene. Kalvedatoene for 2000 representerer derfor observasjoner av nyfødte kalver som fortsatt var våt, eller som ennå ikke var i stand til å gå.

Når dyrene ble løslatt fra innhegningen, ble simlene individmerket med et klips i den ene øret og veid. Kalvene individuelt merket med en dødsvarselsender (Sitrtrack Inc. New Zealand), veid, og inspisert for å slå fast om det var en simle- eller oksekalv, før de ble løslatt. I 2000 var imidlertid atten kalver for små ($x = 4.7$ kg, S.E = 0.2 kg) til å påmonteres dødsvarselsender. Dette resulterte i at bare 45 var store nok ($x = 7.2$ kg, S.E. = 0.26 kg) til at de kunne utstyres med dødsvarselsender.

Alle kalvene ble gjenforent med sine mødre før de ble sluppet ut på sommerbeitene.

For å sammenligne vektøkningen hos simler som reproduserte med de som ikke reproduserte, veide vi et utvalg av simler på nytt 2. februar 2001.



Boks 1. Gjennomsnittlig snødybde i mars og april i Tromsø fra 1980 – 2001 (data fra Meteorologisk Institutt). Store snømengder på våren har en negativ effekt på produksjonen i reindriftsnæringen i Finnmark. På bakgrunn av data fra Ressursregnskapet finner man, i henhold til dette, en negativ sammenheng mellom gjennomsnittlig snødybde på våren i Tromsø og produksjon av kalv i de fleste reinbeitedistriktene i Vest Finnmark og Troms (Tve-*raa & Fauchald in prep.*).

Porsangerflokken

Porsangerflokken har sitt vinterbeite sørvest for Karasjok (69°15' N, 24°30' Ø) og sommerbeite i området som ligger vest for Porsangerdalen og Lakselv (70°03' N, 24°58' Ø). På grunn av store tap har denne flokken vært holdt i en innhegning ved Sangovann (69°46' N, 25°03' Ø) som ligger sørvest for Karasjok fra månedsskiftet januar / februar og fram til kalving. Dyrene har gått fritt utenfor innhegningen på dagen, men har blitt holdt i innhegningen om natten og vært føret med reinfôr daglig klokken 0600. I kalvingsperioden har flokken vært holdt i en stor kalvehage som er ca. 7 x 5 km.

Etter kalving holder flokken seg i et område sør for Sangovann hvor den holdes naturlig samlet av to elver. Når temperaturen stiger svømmer flokken over Sangovann, reiner trekker opp i høyfjellet og sprer seg over et stort område.

Under den tradisjonelle vintersamlingen i januar 2001 ble simlene merket med øreklips og spraymaling og veid med samme type vekt som Kvænangsflokken (se over). Samme prosedyre ble brukt i januar 2002, men simler som allerede hadde klips ble naturligvis ikke merket på nytt.

I likhet med Kvænangsflokken, ble det gått daglige visitter gjennom hele kalvingsperioden for å registrere kalvetidspunkt og dyrene ble veid før de ble sluppet ut på frie beiter. Kalvene ble i tillegg individuelt merket med dødsvarselsender og kjønnsbestemt. Veiing og merking foregikk henholdsvis 5. juni og 25. mai i 2001 og 2002.

Dataene er organisert og analysert ved bruk av programpakken SAS (SAS Institute Inc. 1990). Gjennom alle analysene har vi sjekket gyldigheten av de statistiske modellene ved å studere residualene (se Schlotzhauer and Littell 1991). På grunn av dette, fjernet vi en observasjon fra dataene. Dette var vekten og kalvetidspunktet til en kalv som ble født 3. mai i 2000 i Kvænangsflokken og som veide 14 kilo da vi veide den 10. juni. Videre var det en kalv som stakk av da vi skulle veie den. Simlevektene ble analysert ved bruk av covariansanalyser (Littell et al. 1996) og kalvenes overlevelse ved bruk av logistisk regresjon (Allison 1999). Antall frihetsgrader i modellene er angitt ved d.f. (degrees of freedom). Alle verdiene er presentert som gjennomsnitt \pm 1 SE og p-verdiene er tosidig.

Resultater

Kvænangsflokken

Årlig variasjon

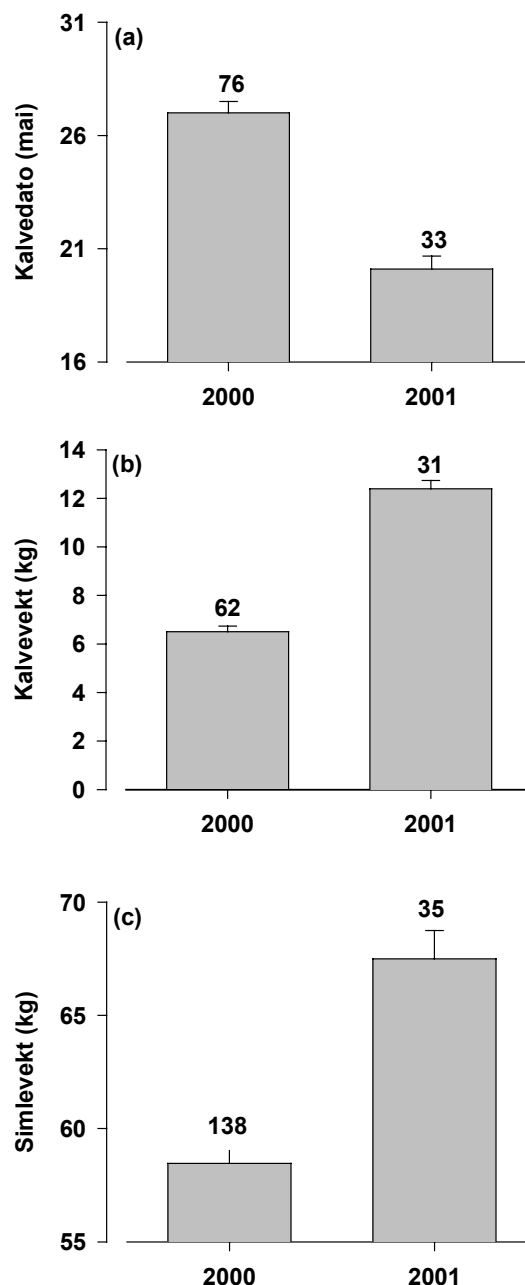
I 2001 var kalvingen $6,5 \pm 1,0$ dager tidligere ($F = 41,9$, d.f. = 1,107, $p < 0,0001$) enn etter den nedbørsrike vinteren 2000 (Figur 2a). I tråd med dette, var kalvene og simlene henholdsvis $6,1 \pm 0,4$ kg ($F = 192,1$, d.f. = 1,91, $p < 0,0001$) og $9,0 \pm 1,5$ kg ($F = 36,4$, d.f. = 1,171, $p < 0,0001$) tyngre i 2001 enn i 2000 (Figur 2 b og c).

Ingen av kalvene som ble utstyrt med dødsvarselsender ($n = 31$) døde i løpet av de 30 første dagene i 2001, men sommeren 2000 døde 10 av 45 kalver med dødsvarselsender i løpet av den samme tidsperioden. Som vi skal se i det påfølgende avsnittet, var skjebnen til både simlene og kalvene nøye relatert til simlenes størrelse.

Vekt, overlevelse og reproduksjon

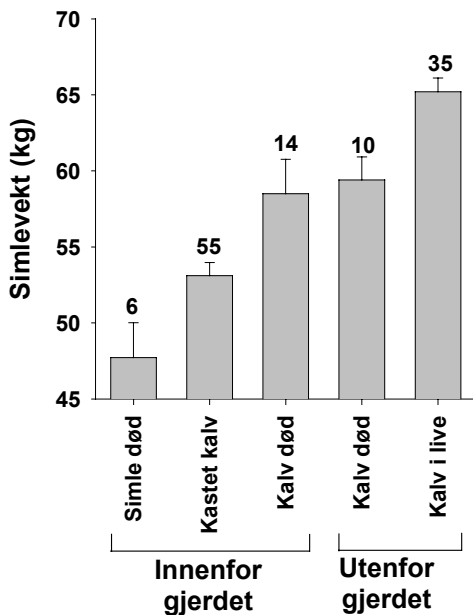
Ettersom det bare var fire simler som ikke forlot innhegningen med kalv i 2001, fokuserer vi på sammenhengen mellom simlenes størrelse og skjebne fra sesongen 2000.

meren 2000. Alle kalvene som døde, ble funnet i løpet Simlene som døde i innhegningen i løpet av ettervinteren og våren 2000 var $5,5 \pm 2,6$ kg mindre de som aborterte, og simlene som aborterte var $5,4 \pm 1,9$ kg mindre enn de som mistet kalven i løpet av de første dagene etter fødsel. Simlene som mistet kalven in-



Figur 2. Sammenligning av (a) kalvedato, (b) kalvevekt, og (c) simlevekt i 2000 og 2001 i Kvænangsflokken. Verdiene er oppgitt som gjennomsnitt \pm 1 SE. Utvalgsstørrelsen er gitt over hver søyle.

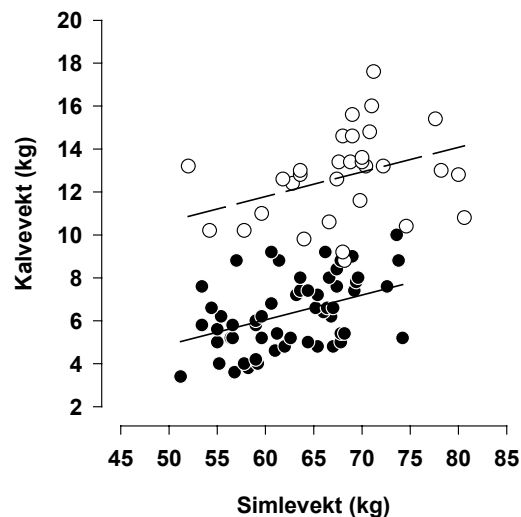
nenfor innhegningen var derimot ikke mindre ($0,9 \pm 2,6$ kg) enn de som mistet kalven etter at de ble sluppet ut av innhegningen. Simlene som fortsatt hadde kalv da vi avsluttet peilingen i midten av juli var $5,8 \pm 2,3$ kg tyngre enn de som mistet kalven i løpet av de første 30 dagene etter slipp fra innhegningen (Figur 3).



Figur 3. Gjennomsnittlig simlevekt (+ 1 SE) for de som døde, kastet kalven, eller mistet kalven i innhegningen, samt vekter for de som mistet kalven utenfor innhegningen og de som ikke mistet kalven. Dataene er fra Kvæningsflokken våren og sommeren 200

Som vi allerede har sett i Figur 2, så var en stor del av variasjonen i kalvevekt forklart av mellom-årsvariasjon. Simlens vekt hadde imidlertid også en positiv effekt på kalvenes vekt (Tabell 1, Figur 4), men det var ingen størrelsesforskjell mellom hunn- og hannkalver på dette tidspunktet (Tabell 1).

Vi fant 10 døde kalver i løpet av de fire første ukene etter at simlene ble sluppet ut fra innhegningen som av de tre første ukene etter peiling og de fleste innen en radius av 2 km fra innhegningen. En ble drept av rødrev, to av gaupe, to av jerv og en uten døde uten synlige tegn etter angrep fra rovdyr. I fire tilfeller fant vi kun senderen og små rester, slik som tarmar, av kalven. I disse fire tilfellene kunne vi derfor ikke bestemme dødsårsaken. På grunn av dette og de små



Figur 4. Sammenhengen mellom levendevekter for simler og kalver i 2000 (fylte sirkler og heltrukken linje) og 2001 (åpne sirkler og stiplet linje) i Kvæningsflokken.

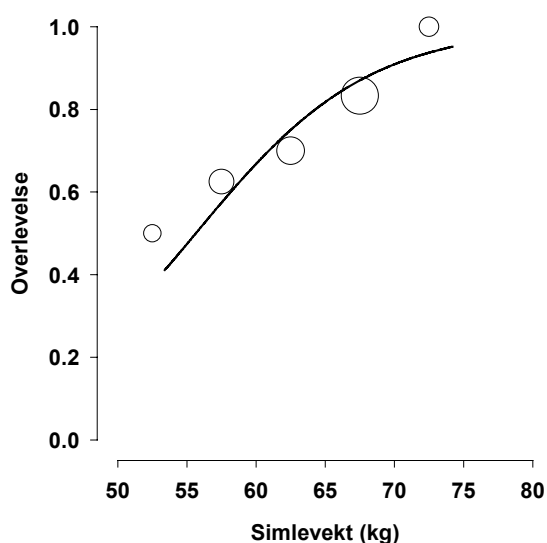
utvalgsstørrelsene, har vi klassifisert kalvene som enten overlevende, eller døde. Videre fant vi rester av åtte kalver som var for små til å utstyres med dødsvarselsendere ved et rødrevhi under sporingen etter en av senderne, og en sender ble lokalisert i en bratt klippe. Ettersom vi ikke var i stand til å identifisere disse kalvene, har vi ikke inkludert disse observasjonene i analysene. Simlene som mistet kalvene sine var mindre enn de som fortsatt hadde kalv da vi avsluttet peilingen (Tabell 2, Figur 5). Hverken kalvens kjønn, eller vekt forbedret denne modellen, men ettersom kalvens vekt er positivt korrelert til vekten på deres mødre, vil en inkludering av den ene faktoren maskere for effekten av den andre. Vi undersøkte derfor effekten av kalvens vekt på overlevelse etter å ha fjernet simlevektene fra analysen. Denne analysen viser at store kalver har større sannsynlighet for å overleve enn små kalver ($\chi^2 = 4,3$, d.f. = 1, $p = 0,039$). Som vi ser av tabell 2, er det en marginal interaksjon mellom kalvens kjønn og simlens kroppsvekt på kal-

Tabell 1. Kovariansanalyse av kalvevekt i forhold til år, simlevekt og kalvens kjønn.

Term	d.f.	Estimat (± 1 SE)	F	P
År (2001 – 2000)	1	5,5 \pm 0,44	195,5	<0,0001
Simlevekt	1	0,13 \pm 0,03	14,8	<0,001
Residual	85			
Total	87			
Ekskluderte termer				
År \times simlevekt	1		1,8	0,18
Kjønn	1		1,8	0,19
Kjønn \times simlevekt	1		0,8	0,37

Tabell 2. Logistisk regresjonsanalyse av kalveoverlevelse de første 30 dagene etter slipp fra innhegningen i forhold til simlens vekt, samt kalvens vekt og kjønn. Dataene er kun fra den ugunstige 2000-sesongen etter som alle kalvene overlevde i 2001.

Termer	Deviance	d.f.	Estimat (± 1 SE)	Δ deviance	Δ d.f.	P
Intercept	47,7	44				
Mors vekt	39,1	43	0,21 \pm 0,08	8.6	1	<0.001
Ekskluderte termer						
Kalvevekt				1.1	1	0.30
Kjønn				0.1	1	0.78
Mors vekt \times kjønn				3.6	1	0.06

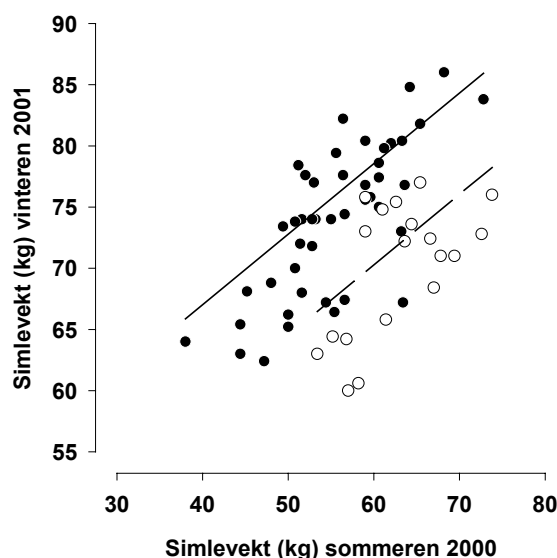


Figur 5. Sannsynligheten for at en kalv skulle overleve de første 30 dagene etter slipp fra innhegningen i forhold til simlens levendevekt. Linjen representerer estimatene fra den logistiske regresjonsmodellen som er presentert i tabell 2. Sirklene representerer overlevelse av kalver innenfor hver 5 kg intervall og størrelsen på sirkelene er proporsjonal til utvalgsstørrelsen.

veoverlevelse. Dette skyldes at det var en sterkere sammenheng mellom simlevekt og overlevelse for hannkalver enn for hunnkalver. Etersom det bare var 6 hann- og 4 hunnkalver som døde, er vi imidlertid forsiktige med å trekke konklusjoner på bakgrunn av dette resultatet.

Reproduksjonskostnader

Simlene som produserte kalv sommeren 2000 var større enn de som mislyktes, men de hadde en betydelig lavere masseøkning i løpet av sommeren og høsten. Vi korrigerte for simlens sommervekt ($F = 60,1$, d.f. = 1,60, $p < 0,0001$), men fant likevel at simlene som produserte kalv var mindre ($66,8 \pm 1,1$ kg) i den påfølgende vinteren enn de som mislyktes ($75,4 \pm 0,7$ kg, $F = 42,39$, d.f. = 1, 60, $p < 0,0001$, Figur 6).



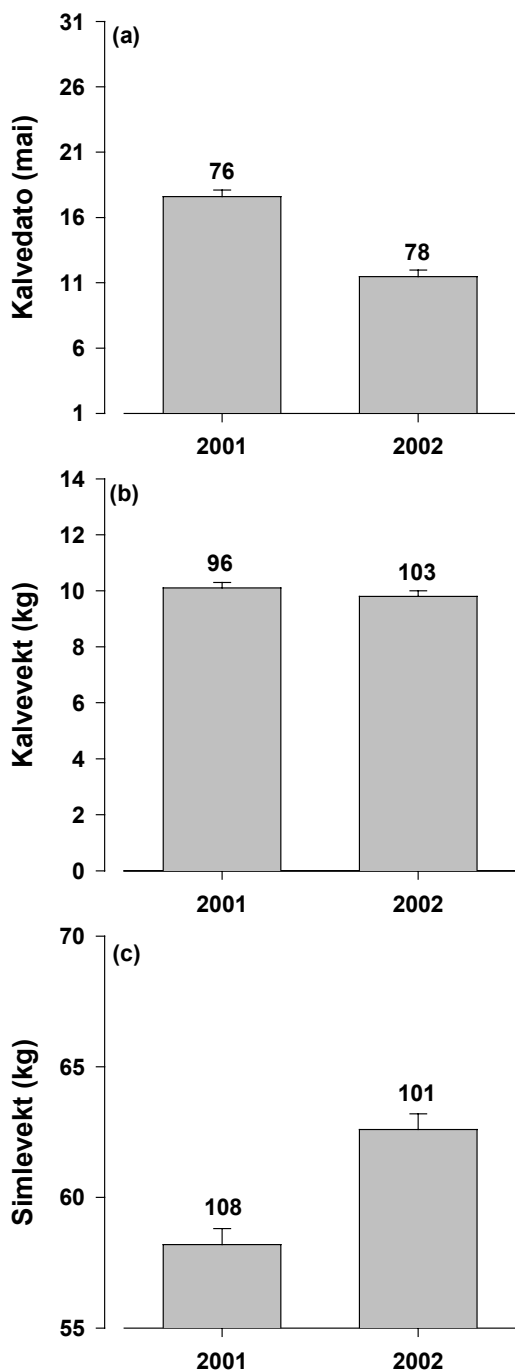
Figur 6. Sammenhengen mellom simlens levendevekt sommeren 2000 og den påfølgende vinteren for de som produserte kalv (åpne sirkler og stiple linje) og de som ikke produserte kalv (fylte sirkler og heltrukken linje).

Interaksjonstermen var ikke signifikant ($F = 0,17$, d.f. = 1,60, $p = 0,68$), dette indikerer at masseendingen var like stor blant store og små individer.

Porsangerflokken

Arlig variasjon

Gjennomsnittlig kalvedato var $6,1 \pm 0,7$ dager og simlene $1,9 \pm 0,8$ kg tyngre i 2002 enn i 2001. Det var ingen forskjell i kalvevekter i de to årene ($0,3 \pm 0,2$). Vi skal imidlertid huske på at dyrene ble veid 11 dager tidligere i 2002 enn i 2001. Kalveproduksjonen var gjennomgående høy i begge årene. I 2001 hadde 88% ($n = 108$) av simlene som gikk i kalvehagen kalv under veiingen 5. juni. I 2002 hadde hele 99% ($n = 105$) av simlene kalv.



Figur 7. Sammenligning av (a) kalvedato, (b) kalvevekt, og (c) simlevekt i 2001 og 2002 i Porsangerflokken. Verdiene er oppgitt som gjennomsnitt +1 SE. Utvalgsstørrelsen er gitt over hver søyle.

I 2001 monterte vi dødsvarselsendere på 92 kalver. Vi hadde en del problemer med den ekspanderende halsklaven og fant 5 sendere hvor vi ikke kunne se tegn til at kalven var drept. Tapet i løpet av den første måneden syntes imidlertid å være lavt. Vi fant bare ett kadaver. Fordi store deler av kalven allerede var oppspist da vi kom fram til kadaveret, var det ikke mulig å slå fast dødsårsaken, men knuste bein antydte et jerv

hadde spist av kalven. I 2002 monterte vi dødsvarselsendere på 101 kalver. I løpet av den første måneden ble en av disse dokumentert drept av jerv. I samme tidsperiode fant vi i tillegg en sender uten funksjonsfeil på den ekspanderende halsklaven og observasjoner viste at kalven som ble påsatt denne klaven ikke lenger var i flokken. Vi har tidligere erfart at jerv kutter hodet av kalvene. Det synes derfor sannsynlig at også denne kalven var drept av jerv.

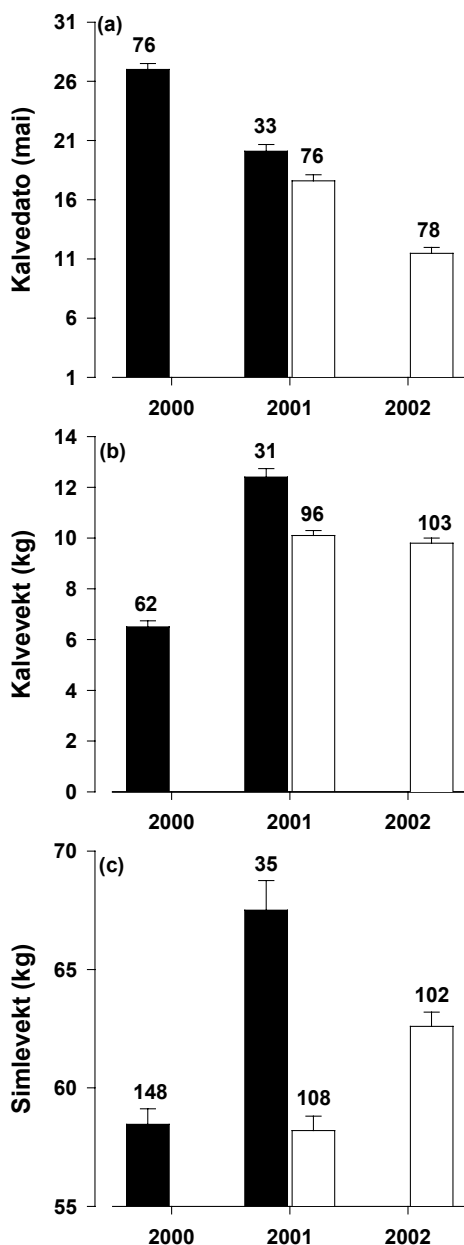
Geografisk og årlig variasjon

I 2000 var gjennomsnittlig kalvedato i Kvænangsflokken 27 mai. Året etter var gjennomsnittlig kalvedato 20. mai (Figur 8). I Porsangerflokken skjedde kalvingen noe tidligere og gjennomsnittlig kalvedato var 18. mai. Porsangerflokken fremskyndet kalvedatoen ytterligere 6 dager i 2001 og gjennomsnittlig kalvedato var 12. mai. Til tross for at gjennomsnittlig kalvedato var 2 dager tidligere i Porsangerflokken, var kalvene 2,3 kilo lettere enn dem i Kvænangsflokken. Kalvene i Porsangerflokken ble riktignok veid 4 dager tidligere, men den daglige kalveveksten (0,36 kg per dag i Kvænangsflokken) er for liten til at dette kan forklare hele denne vektforskjellen. I 2001 var gjennomsnittlig kalvevekt i Porsangerflokken 58 kg mot 68 kg i Kvænangsflokken. Som vi ser av figur 8, så var vektene i Porsangerflokken i 2001 lik de i Kvænangsflokken i 2000. Vektene i Porsangerflokken var noe høyere i 2002 (se figur 8), men fortsatt var de 5 kg lettere enn Kvænangsflokken i 2001. Til tross for at simlene i Porsangerflokken var små sammenlignet med Kvænangsflokken, var produksjonen høy, og tapene i løpet av den første måneden etter slipp små; mindre enn 2 % av kalvene døde i løpet av denne perioden.

Diskusjon

Det generelle bildet synes være: Vintre med store snømengder reduserer simlens tilgang på beite og dermed også simlevektene. Dette resulterer i store tap på grunn av sult og øker også tapet til rovdyr. Når snømengden er mer moderat, er tilgangen på beite bedre og simlene mister mindre vekt i løpet av vinteren. Med bakgrunn i våre studier synes tapene både på grunn av sult og rovdyr å være begrenset.

Det har vært stor årlig variasjon i kalvedato, så vel som vekter på både kalver og simler. Etter den snørike vinteren 2000, opplevde vi at simler i Kvænangsflokken døde. Videre produserte en stor andel av simlene produserte dødfødte kalver, eller mistet kalven før de ble sluppet ut av innhegningen. En relativt stor andel av simlene som forlot innhegningen med kalv mistet kalven i løpet av de første 30 dagen etter slipp. Simlenes skjebne var nøye relatert til hvor store de var. De minste simlene døde i løpet av våren (Figur 3). Noe større simler produserte dødfødte kalver og bare de største simlene var i stand til å produsere kalver som vokste opp. Totalt døde 34 kalver i løpet av våren og sommeren 2000. Fjorten døde før de ble



Figur 8. Sammenligning av (a) kalvedato, (b) kalvevekt, og (c) simlevekt i Kvænangsflokken (fylte søyler) og Porsangerflokken (åpne søyler). Verdiene er oppgitt som gjennomsnitt +1 SE. Utvalgsstørrelsen er gitt over hver søyle.

sluppet ut av innhegningen og 10 døde etter slipp. Av de 10 som døde utenfor innhegningen var det 9 som sannsynligvis ble drept av rovdyr. Vektene på simlene som mistet kalvene sine utenfor innhegningen var imidlertid lik vekten til de simlene som mistet kalvene innenfor innhegningen. Dette tyder på at kalvene som ble tatt av rovdyr var svake og hadde mødre som i liten grad var i stand til å fostre opp kalvene sine. I de andre årene var tidligtapene begrenset. Bruk av radiosendere for å fastslå dødsårsak hos tamrein har tidligere blitt gjennomført i Nord-Trøndelag (Nybygg et

al. 2002) og i Troms (Landa et al. 2001). I disse studiene har det blitt dokumentert at gaupe og jerv står for den største delen av tapene hos ungdyr (< 2 år). For eldre simler viste studiet fra Nord-Trøndelag at simler som falt utenfor klipper, gikk seg fast i ur, eller ble tatt av snøras sto for den største delen av dødsfallene. I studiet i Nord-Trøndelag døde 27,5 % (89 av 323) av de radio-merkede kalvene i perioden 6. august 1995 til 15. april 1996. Gaupe sto for 13,9 % (45 av 323) av totaltapet. I Troms døde 22,0 % (32 av 146) av kalvene i perioden 5. juni 1998 til 7. mai 1999. Rovdyr sto for 16,4 % (24 av 146) av totaltapet.

Resultatene fra vårt studie belyser hvordan rovdyrtapene er relatert til simlenes størrelse, samt beiteforholdene gjennom vinteren. Etter den snørike vinteren 2000 var simlene som mistet kalvene sine utenfor innhegningen ikke av forskjellig størrelse fra dem som mistet kalvene sine innenfor innhegningen, i et miljø fritt for rovdyr. Dette antyder at kalvene som døde utenfor innhegningen ville omkommet også uten rovdyr tilstede. Etter vinteren 2001 hvor snøforholdene var moderate, eller noe mindre enn gjennomsnittet for de siste 20 årene, ble ingen av kalvene drept av rovdyr. På bakgrunn av observasjoner ved revehiet i studieområdet i Kvænangen, vet vi at det var rødrev i området også i 2001, og basert på resultater fra et annet studium vet vi at det også var jerv i området. Reinkalver kan være en viktig del av dietten til rovdyr i år hvor reinen er underernært og svak, men basert på våre resultater synes ikke dette å være tilfelle i år når reinen er i godt hold. I slike år må rovdyrene sannsynligvis i større grad basere seg på andre byttedyr slik som f. eks. smågagere og hare (Boutin et al. 1995, Landa et al. 1997, Kauhala and Helle 2000). Vi skal imidlertid huske på at det kan være store geografiske forskjeller i tapsmønster mellom ulike områder i Finnmark. I hvilken grad dyrene som ble drept av rovdyr i de andre studiene som har vært utført i Norge også var spesielt svake er uklart ettersom disse studiene hadde begrenset kontroll på simlenes og kalvenes status. Undersøkelser fra Sarek Nasjonalpark i Sverige har vist at rein som blir tatt av gaupe generelt sett er avmagret (Pedersen et al. 1999), men om dette var tilfelle for reinen som ble tatt av gaupe i Norge vet vi ikke. I vårt studium var tapene i perioden 2001-2002 begrenset og vi vil ikke trekke bastante konklusjoner. Vi fant imidlertid ingen klare sammenhenger mellom hverken simlens eller kalvens størrelse og sannsynligheten for at kalven skulle overleve i disse årene. Dette tyder på at reinkalvene er mest sårbare overfor rovdyr i dårlige år. I slike år er det imidlertid svake simler som mister svake kalver med begrenset mulighet for å leve opp. I år med bedre tilgang på beite vinterstid er reinen mindre utsatt for rovdyrangrep. Dyrene som blir drept av rovdyr i disse årene ville imidlertid mest sannsynlig hatt store sjanser for å leve opp dersom det ikke hadde vært rovdyr i området. Resultatene fra studiet i Kvænangsflokken i etterkant av den snørike vinteren 2000 illustrerer et av forholdene som forårsaker svært store tap av både simler og kalver til rovdyr i år hvor reinen er svak. Simlenes

evne til å overleve og reprodusere var positivt relatert til deres størrelse. Studier av Soay sau har vist at drektige søyer som ikke har vært i stand til å akkumulere nok fettreserver gjennom sommeren løper stor risiko for å sulte i hjel i løpet av vinteren dersom forholdene er ugunstige (Clutton-Brock et al. 1996, Clutton-Brock et al. 1997). Likeså akkumulerer hjortekoller som produserer kalv mindre fettreserver i løpet av vinteren og har lavere sannsynlighet for å overleve vinteren (Mitchell et al. 1976). I vårt studium opplevde vi at simler som produserte dødfødte kalver var svært utslitt i etterkant av at de hadde kastet kalven. Mange av simlene ble for det mest liggende helt utslitt i flere dager før de kom seg til hektene. Likeså var det flere av kalvene som ble født som trengte flere dager før de var såpass sterke at de ville hatt noen som helst mulighet for å unnsnippe rovdyr. Det synes åpenbart at dersom disse dyrene hadde vært utsatt for rovdyr, så ville de ha hatt svært liten mulighet til å overleve.

Kostnadene ved å produsere kalv er betydelige. Simler som ikke produserte kalv la på seg gjennomsnittlig drøyt 18 kg fra sommeren 2000 til vinteren 2001. Simler som produserte kalv økte vekten sin med bare knappe 5 kg i den samme perioden. Tilsvarende kostnader ved å reprodusere har tidligere vært vist for villsau (*O. canadensis*) i Canada (Festa-Bianchet et al. 1998) og hjort (Mitchell et al. 1976). Hos rein er simlenes størrelse midtvinters en god indikator på deres evne til å produsere kalv den påfølgende sommeren; små simler er ikke i stand til å produsere kalv (Cameron and Smith 1993, Cameron and Ver Hoef 1994). Vurdert ut i fra vårt studium løper også små simler større risiko for å dø i løpet av vinteren. En liten simle som føder en kalv har to muligheter. På den ene siden kan hun investere i kalven sin, men dette vil gå på bekostning av hennes egen mulighet til å bygge seg opp før den kommende vinteren. Dette kan ha svært negativ innvirkning på simlens mulighet til å overleve å reprodusere neste sommer dersom det blir en ugunstig vinter. Alternativt, så kan simlen prioritere å bygge opp sine egne kroppsreserver før neste vinter. Dette vil ha en svært positiv innvirkning på simlens sannsynlighet for å overleve å reprodusere neste år. Våre resultater tyder på at simlene nokså nøye vurderer hvor mye de skal investere i kalven sin i forhold til sin egne kroppsreserver og sannsynlighet for å overleve og reprodusere i senere år.

I 2001 gjennomførte vi studier parallelt i Kvænangsflokken og Porsangerflokken. Kalvetidspunktet var noenlunde likt i de to flokkene og begge flokkene hadde lite eller intet tap. Simlene i Porsangerflokken var imidlertid betydelig lettere enn simlene i Kvænangsflokken. Faktisk var vektene i Porsangerflokken like lave som i Porsangerflokken i 2000 da bare en svært liten andel av simlene var i stand til å produsere kalv. Begge flokkene hadde tilgang på reinfør (pellets) gjennom kalvingsperioden og i ukene før kalving. I tillegg hadde Porsangerflokken vært foret med reinfør gjennom hele vinteren. Kombinert med det faktum at produksjonen var svært høy i Porsangerflokken er det

tydelig at dyrene var i godt hold til tross for at de var små. Hva denne store forskjellen i vekt skyldes vet vi ikke, men disse resultatene antyder at det er nødvendig å studere sammenhengen mellom simlenes vekter og deres sannsynlighet for å produsere kalv i flere områder parallelt for å predikere kalveproduksjonen i forskjellige områder (Jamfør Anonym 1998, se også Lenvik and Aune 1988a, b).

Referanser

- Albon, S. D., T. H. Clutton-Brock, and F. E. Guinness. 1987. Early development and population dynamics in red deer. II. Density-independent effects and cohort variation. *Journal of Animal Ecology* **56**:69-81.
- Allison, P. D. 1999. Logistic Regression using the SAS System: Theory and Application. SAS Institute Inc, Cary, NC, USA.
- Andersen, R., J. M. Gaillard, J. D. C. Linnell, and P. Duncan. 2000. Factors affecting maternal care in an income breeder, the European roe deer. *Journal of Animal Ecology* **69**:672-682.
- Andersen, R., and D. C. Linnell. 1998. Ecological correlates of mortality of roe deer fawns in a predator-free environment. *Canadian Journal of Zoology* **76**:1217-1225.
- Anonym. 1998. Ressursregnskap for reindriftsnæringen. Reindriftsforvaltningen, Alta..
- Anonym. 2000a. Forvaltningsplan for bjørn, jerv, gaupe, ulv og kongeørn i Finnmark. Rapport 2, Fylkesmannen i Finnmark, Vadsø.
- Anonym. 2000b. Ressursregnskap for reindriftsnæringen. Reindriftsforvaltningen, Alta.
- Anonym. 2002. Ressursregnskap for reindriftsnæringen. Reindriftsforvaltningen, Alta.
- Björvall, A., R. Franzén, M. Nordkvist, and G. Åbman. 1990. Renar och Rovdjur. Naturvårdsverket, Solna.
- Boutin, S., C. J. Krebs, R. Boonstra, M. R. T. Dale, S. J. Hannon, K. Martin, and A. R. E. Sinclair. 1995. Population-Changes of the Vertebrate Community During a Snowshoe Hare Cycle in Canada Boreal Forest. *Oikos* **74**:69-80.
- Cameron, R. D., and W. T. Smith. 1993. Calving success of female caribou in relation to body weight. *Canadian Journal of Zoology* **71**:480-486.
- Cameron, R. D., and J. M. Ver Hoef. 1994. Predicting parturition rate of caribou from autumn body mass. *Journal of Wildlife Management* **58**:674-679.
- Clutton-Brock, T. H. 1983. The costs of reproduction to red deer hinds. *Journal of Animal Ecology* **52**:367-383.
- Clutton-Brock, T. H., S. D. Albon, and F. E. Guinness. 1988. Reproductive success in male and female red deer. Pages 538 *in* T. H. Clutton-Brock, editor. *Reproductive Success: Studies of Individual Variation in Contrasting Breeding Systems*. The University of Chicago Press, Chicago & London.
- Clutton-Brock, T. H., and T. N. Coulson. 2002. Comparative ungulate dynamics: the devil is in the detail. *Proceedings of the Royal Society, Biological Sciences* **57**:1285-1298.
- Clutton-Brock, T. H., A. W. Illius, K. Wilson, B. T. Grenfell, A. D. C. MacColl, and S. D. Albon. 1997. Stability and instability in ungulate populations: An empirical analysis. *American Naturalist* **149**:195-219.
- Clutton-Brock, T. H., M. Major, S. D. Albon, and F. E. Guinness. 1987. Early development and population dy-

- namics in red deer. I. Density-dependent effects on juvenile survival. *Journal of Animal Ecology* **56**:53-67.
- Clutton-Brock, T. H., M. Major, and F. E. Guinness. 1985. Population regulation in male and female red deer. *Journal of Animal Ecology* **54**:831-846.
- Clutton-Brock, T. H., O. F. Price, S. D. Albon, and P. A. Jewell. 1992. Early development and population fluctuations in Soay sheep. *Journal of Animal Ecology* **61**:381-396.
- Clutton-Brock, T. H., I. R. Stevenson, P. Marrow, A. D. MacColl, A. I. Houston, and J. M. McNamara. 1996. Population fluctuations, reproductive costs and life-history tactics in female Soay sheep. *Journal of Animal Ecology* **65**:675-689.
- Coulson, T., S. Albon, F. Guinness, J. Pemberton, and T. Clutton-Brock. 1997. Population substructure, local density, and calf winter survival in red deer (*Cervus elaphus*). *Ecology* **78**:852-863.
- Coulson, T., E. A. Catchpole, S. D. Albon, B. J. T. Morgan, J. M. Pemberton, T. H. Clutton-Brock, M. J. Crawley, and B. T. Grenfell. 2001. Age, sex, density, winter weather, and population crashes in soay sheep. *Science* **292**:1528-1531.
- Danell, Ö. 2000. Status, directions and priorities of reindeer husbandry research in Sweden. *Polar Research* **19**:111-115.
- DelGiudice, G. D. 1998. Surplus killing of white-tailed deer by wolves in northcentral Minnesota. *Journal of Mammalogy* **79**:227-235.
- DelGiudice, G. D., M. R. Riggs, P. Joly, and W. Pan. 2002. Winter severity, survival, and cause-specific mortality of female white-tailed deer in north-central Minnesota. *Journal of Wildlife Management* **66**:698-717.
- Festa-Bianchet, M. 1998. Condition-dependent reproductive success in bighorn ewes. *Ecology Letters* **1**:91-94.
- Festa-Bianchet, M., J. M. Gaillard, and J. T. Jorgenson. 1998. Mass- and density-dependent reproductive success and reproductive costs in a capital breeder. *American Naturalist* **152**:367-379.
- Festa-Bianchet, M., J. T. Jorgenson, C. H. Berube, C. Portier, and W. D. Wishart. 1997. Body mass and survival of bighorn sheep. *Canadian Journal of Zoology* **75**:1372-1379.
- Festa-Bianchet, M., J. T. Jorgenson, and D. Reale. 2000. Early development, adult mass, and reproductive success in bighorn sheep. *Behavioral Ecology* **11**:633-639.
- Gaillard, J. M., J. M. Boutin, D. Delorme, G. VanLaere, P. Duncan, and J. D. Lebreton. 1997. Early survival in roe deer: causes and consequences of cohort variation in two contrasted populations. *Oecologia* **112**:502-513.
- Gaillard, J. M., D. Delorme, J. M. Boutin, G. VanLaere, and B. Boisaubert. 1996. Body mass of roe deer fawns during winter in 2 contrasting populations. *Journal of Wildlife Management* **60**:29-36.
- Gaillard, J. M., M. Festa-Bianchet, D. Delorme, and J. Jorgenson. 2000. Body mass and individual fitness in female ungulates: bigger is not always better. *Proceedings of the Royal Society, Biological Sciences* **267**:471-477.
- Gaillard, J. M., M. Festa-Bianchet, and N. G. Yoccoz. 1998. Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. *Trends in Ecology and Evolution* **13**:58-63.
- Gaillard, J. M., A. J. Sempere, J. M. Boutin, G. Vanlaere, and B. Boisaubert. 1992. Effects of age and body weight on the proportion of females breeding in a population of roe deer (*Capreolus capreolus*). *Canadian Journal of Zoology* **70**:1541-1545.
- Johansen, B., and S. R. Karlsen. 1998. Endringer i lavdekke på Finnmarksvidda 1987-96, basert på Landsat 5-TM-data. IT475/1-1998., NORUT Informasjonsteknologi AS., Tromsø.
- Kauhala, K., and P. Helle. 2000. The interactions of predator and hare populations in Finland - a study based on wildlife monitoring counts. *Annales Zoologici Fennici* **37**:151-160.
- Kumpula, J., A. Colpaert, and M. Nieminen. 2000. Condition, potential recovery rate, and productivity of lichen (*Cladonia spp.*) ranges in the Finnish reindeer management area. *Arctic* **53**:152-160.
- Kumpula, J., A. Colpaert, and M. Nieminen. 2002. Productivity factors of the Finnish semi-domesticated reindeer *Rangifer t. tarandus* stock during the 1990s. *Rangifer* **22**:3-12.
- Landa, A., R. Andersen, I. Halgunset, C. Henaug, J. M. Mathisen, F. Valnes, J. L. Fox, Ø. Holand, and T. Tveraa. 2001. Tapsrelaterte problemstillinger hos tamrein i Troms. NINA Fagrapport 50, NINA, Trondheim.
- Landa, A., O. Strand, J. E. Swenson, and T. Skogland. 1997. Wolverines and their prey in southern Norway. *Canadian Journal of Zoology* **75**:1292-1299.
- Lenvik, D., and I. Aune. 1988a. Selection strategy in domestic reindeer. Early mortality in calves related to maternal body weight. 2, Norsk Landbruksforskning.
- Lenvik, D., and I. Aune. 1988b. Utvalgsstrategi i reinflokken. IV. Det tidlige kalvetap relatert til mødrenes vekt. Norsk landbruksforskning **2**:71-76.
- Littell, R. C., G. A. Milliken, W. W. Stroup, and R. D. Wolfinger. 1996. SAS System for Mixed Models. SAS Institute Inc., Cary, NC, USA.
- Mech, L. D., D. W. Smith, K. M. Murphy, and D. R. MacNulty. 2001. Winter severity and wolf predation on a formerly wolf-free elk herd. *Journal of Wildlife Management* **65**:998-1003.
- Mitchell, B., D. McCowan, and I. A. Nicholson. 1976. Annual cycles weight and condition in Scottish red deer *Cervus elaphus*. *Journal of Zoology London* **180**:107-127.
- Nybakk, K., A. Kjelvik, T. Kvam, K. Overskaug, and P. Sunde. 2002. Mortality of semi-domestic reindeer *Rangifer tarandus* in central Norway. *Wildlife Biology* **8**:63-68.
- Patterson, B. R., and F. Messier. 2000. Factors influencing killing rates of white-tailed deer by coyotes in eastern Canada. *Journal of Wildlife Management* **64**:721-732.
- Pedersen, V., J. D. C. Linnell, R. Andersen, H. Andrén, M. Lindén, and P. Segerström. 1999. Winter lynx *Lynx lynx* predation on semi-domestic reindeer *Rangifer tarandus* in northern Sweden. *Wildlife Biology* **5**:203-211.
- Pettorelli, N., J. M. Gaillard, G. Van Laere, P. Duncan, P. Kjellander, O. Liberg, D. Delorme, and D. Maillard. 2002. Variations in adult body mass in roe deer: the effects of population density at birth and of habitat quality. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* **269**:747-753.

- Rødven, R. 2003. Tetthet, klima, alder og livshistorie i en tamreinflokk i Finnmark. Cand. Scient. Thesis. University of Tromsø, Tromsø.
- Sand, H. 1996. Life history patterns in female moose (*Alces alces*): The relationship between age, body size, fecundity and environmental conditions. *Oecologia* **106**:212-220.
- SAS Institute Inc. 1990. SAS/STAT User's Guide: Statistics, Release 6.04 edition. SAS Institute, Cary NC.
- Schlotzhauer, S. D., and R. C. Littell. 1991. SAS System for Elementary Statistical Analysis. SAS Institute Inc., Cary, NC, USA.
- Singer, F. J., A. Harting, K. K. Symonds, and M. B. Coughenour. 1997. Density dependence, compensation, and environmental effects on elk calf mortality in Yellowstone National Park. *Journal of Wildlife Management* **61**:12-25.
- Smith, D. W., L. D. Mech, M. Meagher, W. E. Clark, R. Jaffe, M. K. Phillips, and J. A. Mack. 2000. Wolf-bison interactions in Yellowstone National Park. *Journal of Mammalogy* **81**:1128-1135.
- Sæther, B. E. 1997. Environmental stochasticity and population dynamics of large herbivores: A search for mechanisms. *Trends in Ecology & Evolution* **12**:143-149.
- Sæther, B.-E., and A. J. Gravem. 1988. Annual variation in winter body condition of Norwegian moose calves. *Journal of Wildlife Management* **52**:333-336.
- Sæther, B. E., and M. Heim. 1993. Ecological correlates of individual variation in age at maturity in female moose: The effects of environmental variability. *Journal of Animal Ecology* **62**:482-489.
- Van Deelen, T. R., H. Campa, J. B. Haufler, and P. D. Thompson. 1997. Mortality patterns of white-tailed deer in Michigan's upper peninsula. *Journal of Wildlife Management* **61**:903-910.