CAND.SCIENT.-OPPGAVE I BIOLOGI

Tetthet, klima, alder og livshistorie i en tamreinflokk i Finnmark

Rolf Rødven

13. januar 2003

DET MATEMATISK-NATURVITENSKAPELIGE FAKULTET

Institutt for Biologi

Universitetet i Tromsø, N-9037 Tromsø

Tetthet, klima, alder og livshistorie i en tamreinflokk i Finnmark

Rolf Rødven

13. januar 2003

Universitetet i Tromsø
2003

Forord

Analyse av livshistoriestrategier består i stor del av å bestemme, ved gitte inngangsfaktorer, det mest sannsynlige utfallet av en hendelse. Min ferdigstillte oppgave viser at sannsynlighetsberegning er basert på tilfeldige hendelser. Det finnes ganger når det minst sannsynlige skjer. Så tilfeldig at noen kanskje vil kalle det et under.

Når oppgaven nå er skrevet er det derfor flere som må takkes. Dr Nicholas Tyler har hatt gleden av å være min hovedveileder. Lange dager og kvelder har blitt brukt, under sterk kritisk sensur.

Dr Mads C. Forchhammer vært min eksterne veileder under hovedfagsarbeidet. Hans erfaring og hans evne til å sette seg inn i problemer, og forklare enkelt, har gjort gjennomføringen av atskillig arbeidet lettere.

I tillegg til mine formelle veiledere, har Dr Torkild Tveraa vært den personen som har gjort dette arbeidet mulig. Vi har etter hvert innsett at rein og sjøfugler ikke er så forskjellig (med unntak av logistikk). Uten hans analytiske evne, hjelpsomhet og evige tålmodighet ville denne oppgaven vært vanskelig å gjennomføre.

En stor takk reineier Mattis A. Sara, og hans familie, for å ha gitt meg innblikk i økologi fra en reineierens ståsted. Takk til Ole Johansen og Eirik Ropstad for initiering av prosjektet, og til alle som har hjulpet med å samle inn data i løpet av perioden.

En takk også til Ivar Folstad, Vera Hausner, Cathrine Henaug, Raul Primicerio, Geir Rudolfsen og Øystein Varpe for kritikk og kommentarer til oppgaven. Takk til Dr Rolf A. Ims og Dr Nigel G. Yoccoz for hjelp ved statistiske og økologiske spørsmål, og til Gunvor W. Granaas og Tove Midtun for hjelp til postere og kart. Takk til Kjetil Bjerk ved DNMI for klimadata, og Reindriftsforvaltningen for reintall og logistikk. Takk til alle mine medstudenter, for å ha holdt ut med meg. En spesiell takk til samboer Giovanna og partner-in-crime Sunna.

Oppgaven har vært finansiert av Reindriftens Utviklingsfond (RUF) og Universitetet i Tromsø (UiTø). RUF, Nordisk Organ for Reinforskning (NOR), Senter for Samiske studier og UiTø har støttet reiser for å presentere resultater fra oppgaven.

Referansene i oppgaven er ført etter malen til Journal of Applied Ecology. I denne versjonen (21. februar 2003) er skriftfeil redigert, samt at enkelte detaljer er tillagt i forordet. Versjonen er ellers identisk med min cand. scient. thesis.

"Det er ofte blitt antatt at mennesket har valgt ut dyr og planter til domestisering som har en usedvanlig sterk medfødt tendens til å variere og likeledes tåle forskjellige klimaer. Jeg bestrider ikke at disse egenskapene i høy grad har forøkt verdien av de fleste av våre avlsprodukter; men hvordan skulle en villmann, da han først temmet et dyr, overhodet kunne vite om det ville variere i de kommende generasjoner, og om det ville tåle andre klimaer? Har den beskjedne variabiliteten hos eselet eller perlehøna, eller rensdyrets lave toleranse ovenfor varme, eller kamelens ovenfor kulde, forhindret dem fra å bli temmet?" - Charles Darwin (1859): "Om artenes opprinnelse"

"All animals are equal, but some animals are more equal than others" – George Orwell (1951): "Animal Farm"

Innhold

FORORD 3

SAMMENDRAG 5

SUMMARY 6

INTRODUKSJON 7

MATERIAL OG METODE 10

Studieområde og -enhet 10

Datainnsamling 12

Dataanalyse 13

RESULTATER 18

Aldersstratifisering 18

Vektvariasjon 18

Fruktbarhet 23

Overlevelse av kalver 26

DISKUSJON 28

Effekter av tetthet 28

Effekter av klima 29

Effekter av alder 31

Populasjonsregulering i sesongmessige miljø 32

Om metode 34

APPENDIX 36

LEGENDS 37

Tables 37

Figures 38

Appendices 40

REFERANSER 41

Sammendrag

Hos klauvdyr skjer endringer i populasjonsdynamikk hovedsakelig gjennom endringer i overlevelse av juvenile og fruktbarhet. I sesongmessige miljø er det foreslått at regulering av populasjonsstørrelse skjer gjennom tetthetsavhengig dødelighet om vinteren, mens fruktbarhet er bestemt av variasjon i klima. Dette mønsteret synes dog å variere mellom ulike arter med forskjellig livshistorie og innad i arter mellom individer av forskjellig alder. Analyser av vekt, drektighet og overlevelse av kalver i en tamreinflokk i Finnmark viser at økt tetthet reduserer vårvekt og drektighet hos simlene. Kalvens vekt om høsten er også negativt relatert til tetthet, mens simlenes høstvekt er positivt relatert til tetthet. Dette indikerer at simlene prioriterer egen vekst framfor kalvens vekst i år med høy tetthet. Vekta til simler og kalver om høsten og til overlevelsen til kalvene var negativ relatert til snømengde. De yngste og eldste simlene produserte en lavere andel kalver enn simler av midlere alder. Produksjonen til de yngste og eldste simlene var imidlertid ikke sterkere påvirket av klima og tetthet enn hos simlene av midlere alder. Resultatene fra dette studiet viser at tetthet og klima påvirker rekrutteringen i studieflokken, men de støtter ikke hypotesen om at regulering i sesongmessige miljø skjer gjennom tetthetsavhengig dødelighet om vinteren, og klimapåvirket variasjon i fruktbarhet. Resultatene indikerer at simlas vekt har betydning for effekten av klima og tetthet på kalvens livshistorie. Endringen av det sesongmessige mønsteret i overlevelse og reproduksjon på grunn av variasjon i simlas vekt kan gi forsinkede responser til miljøpåvirkning og varige populasjonsvingninger.

Summary

Population dynamics in ungulates are mainly influenced by variation in juvenile mortality and fecundity. In seasonal environments regulation has been suggested to occur through density dependent mortality in winter, while fecundity is affected by density independent variation in climate. This pattern seems however to change between species with different life history strategies and between individuals of different age within species. Analysis of variation in body mass, pregnancy and survival of calves in a reindeer-herd in Finnmark show that increasing density reduces body mass in spring and pregnancy rates among females. Density influenced body mass of females in autumn positively, but body mass of calves negatively. This suggests that females favour own mass gain over the growth of the calf when the density is high. Increasing amount of snow reduced body mass of calves and females in autumn, and reduced the survival of calves. Body mass and production differed between females of different ages. Reproductive output of the youngest and oldest females was lower than that of prime-aged females. Yet there was no difference in the effect of either density or snow on production between females of different age. This study shows that density and climate affect recruitment, but do not support the hypothesis about reproduction in seasonal environments. The results suggest that the body mass of the female may modify the effect of climate and density on the life history of the calf. The modification of seasonal pattern in survival and reproduction because of the mother's body mass is suggested to imply delayed responses to environment and persistent population fluctuations.

Introduksjon

Hos klauvdyr er populasjonssvingninger hovedsakelig styrt av variasjon i fruktbarhet samt overlevelse av juvenile (Gaillard et al. 1998; Gaillard et al. 2000; Eberhardt 2002). Endringer i fruktbarhet og overlevelse kan skyldes regulering gjennom tetthetsavhengig faktorer (Fowler 1987; Hixon et al. 2002) eller tilfeldig variasjon i tetthetsuavhengige faktorer, som for eksempel klima (Post & Stenseth 1999; Ottersen et al. 2001; Stenseth et al. 2002). I følge David Lack (1954) vil overlevelse være tetthetsavhengig regulert gjennom overlevelse om vinteren i tempererte områder, mens fruktbarhet vil hovedsakelig være relatert til variasjon i klima (Sæther 1997).

Det relative bidraget av tetthetsavhengige og tetthetsuavhengige faktorer varierer imidlertid mellom ulike klauvdyrarter (Putman et al. 1996; Sæther 1997) som en følge av deres livshistoriestrategi (Clutton-Brock et al. 1997; Clutton-Brock & Coulson 2002). For eksempel har Soay sau (*Ovis aries*) en høy fruktbarhet. Andelen tvilling-lam er høy og de fleste søyene blir drektige allerede første leveår (Clutton-Brock et al. 1991). Hjort (*Cervus elaphus*) derimot, har en lavere fruktbarhet. Kollene produserer maksimalt en kalv per år, og blir drektig først når de er to eller tre år gamle (Clutton-Brock et al. 1982). Denne forskjellen i livshistoriestrategi mellom Soay sau og hjort medfører at variasjon i tetthet og klima påvirker disse artene på forskjellig vis. For eksempel skyldes variasjon i overlevelse av nyfødte lam variasjon av tetthet, mens variasjon i overlevelse av nyfødte hjortekalver er styrt av klima (Clutton-Brock et al. 1997).

Responsen til tetthet og klima varierer også innad i populasjoner avhengig av individenes alder (Gaillard et al. 1998, 2000; Albon et al. 2000; Coulson et al. 2001; Gaillard et al. 2001). Livshistorie til de enkelte individer formes etter deres egen vekt og omgivende miljø (McNamara & Houston 1996). På grunn av sin høye vekstrate er unge individer mest

sensitiv for endringer i miljøbetingelser (Metcalfe & Monaghan 2001), og spesielt hos unge mødre må reproduktiv investering avveies nøye mot vekst (Stearns 1992). Som en følge av dette vil unge mødres investering i reproduksjon være sterkere påvirket av klima og tetthet enn hos eldre mødre (f.eks. Clutton-Brock 1991, 1997; Milner et al. 1999a; San José et al. 1999; Gaillard et al. 2001; Mysterud et al. 2001a). I tillegg kan den relative innflytelsen av klima og tetthet på overlevelse og fruktbarhet variere mellom ulike aldersgrupper. For eksempel er det hos Soay sau rapportert at mens vinterklima har effekt på overlevelsen til alle aldersgrupper, så har tetthet bare effekt på overlevelsen til de yngste og eldste individene. Dynamikken til populasjonen av Soay sau er dermed avhengig av dens aldersstruktur (Coulson et al. 2001).

Hos klauvdyr påvirker tetthet og klima demografiske parametre gjennom kroppsvekt (f.eks. Calder 1984; Clutton-Brock et al. 1988; Sæther 1997). Vektvariasjon har store konsekvenser for individenes fitness (Kruuk et al. 1999), både gjennom overlevelse (f.eks. Guinness et al. 1978; Clutton-Brock et al. 1992, 1996; Milner et al. 1999ab) og reproduksjon (f.eks. Sæther & Haagenrud 1983; Ropstad et al. 1991; Langvatn et al. 1996; Adams & Dale 1998; Focardi et al. 2002). Klauvdyrs høye vekt gjør det lettere å registrere vektvariasjon, og dermed identifisere mekanismer som skaper demografiske forandringer (Sæther 1997). Det er derfor fordelaktig å undersøke innflytelsen av tetthet og klima på livshistorieparametre i sammenheng med endring i vekt og vekst (f.eks. Clutton-Brock et al. 1988; Sæther & Heim 1993; Sæther et al. 1996; Post et al. 1997; Sæther 1997).

Rein (*Rangifer tarandus*) i de sub-arktiske områdene er utsatt for store variasjoner i klima (Fitz-Patrick 1997). Stor variasjon i klima og lange vintre, gjør at man både kan forvente tetthetsuavhengige og tetthetsavhengige endringer av fruktbarhet og dødelighet hos kalver om vinteren (Caughley & Gunn 1993; Sæther 1997; Post & Klein 1999; Behnke 2000). Reinens miljø gir i denne sammenheng muligheter til å studere hvordan sesongmessige

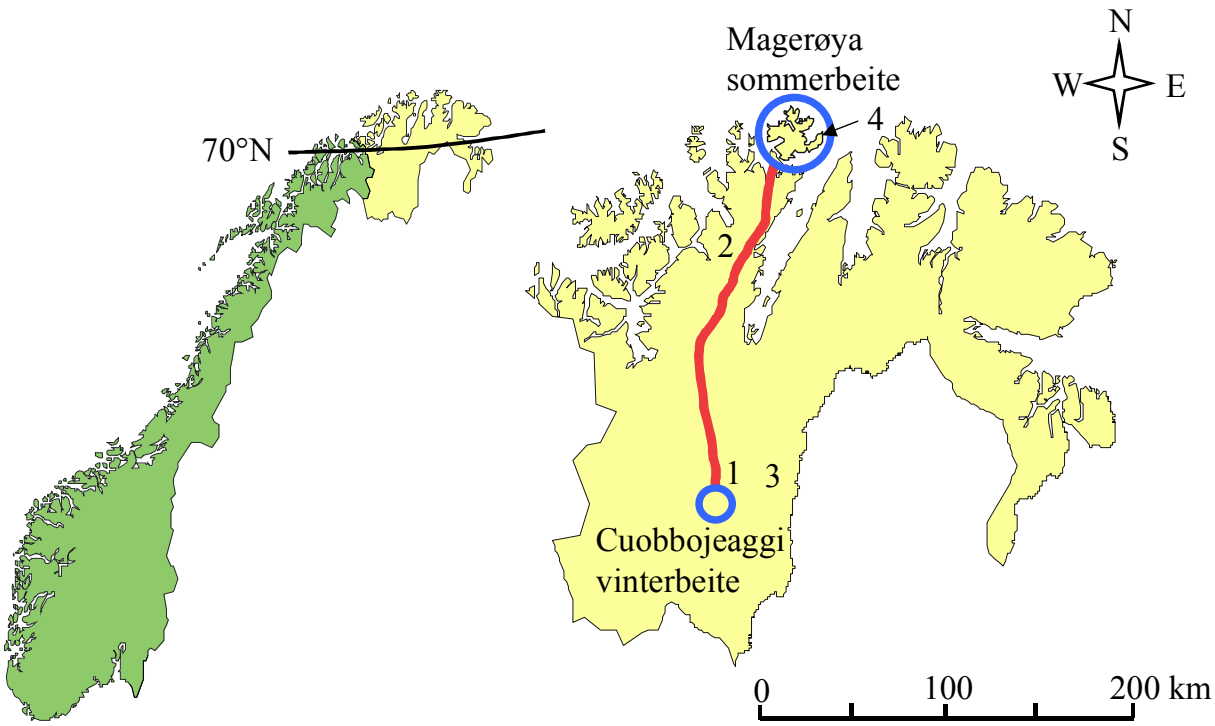
begrensninger og regulering gjennom tetthetsavhengighet samvirker i områder med stor klimavariasjon (Kumpula 2001). Tidligere studier av rein i Fennoskandia har vist at klima påvirker vekt (Helle & Kojola 1994), og rekruttering (Post & Stenseth 1999; Helle et al. 2001). Samtidig har høy tetthet av rein en negativ effekt på deres vekst (Skogland 1990; Kumpula & Nieminen 1992; Helle & Kojola 1994) og overlevelse (Skogland 1990; Helle & Kojola 1993). Hvordan innflytelsen av tetthet og klima varierer innenfor ulike aldersgrupper i ulike sesonger er imidlertid i liten grad undersøkt (Kumpula 2001).

Denne oppgaven baserer seg på data fra et studium av en reinflokk i Finnmark fra 1992 til 2000. Formålet har vært å undersøke hvordan årlig variasjon i tetthet og klima påvirker vektutvikling, drektighet samt overlevelse av kalver i ulike sesonger. Videre er det undersøkt hvordan ulike aldersgrupper responderer til variasjon i tetthet og klima.

Material og metode

Studieområde og -enhet

Studiet ble gjennomført i Finnmark i perioden 1992-2000 i en reinflokk bestående av omtrent 400 dyr. Fra slutten av april til slutten av september beiter reinen på Magerøya (71°00'N, 25°30'Ø) som har et bruttoareal på 434 km^2, Figur 1). Magerøya har et kystklima, med milde somre og vintre (Henriksen 1997) (Appendix 1). Vegetasjonen er karakterisert som sørlig arktisk (Moen 1998), og består i stor del av karplanter. Dominerende planter er dvergbusker som krekling (*Empetrum nigrum* ssp) og greplyng (*Loiseleuria procumbens*), bjørk *(Betula nana*), vier (*Salix* spp), starr (*Carex* spp), og gress (*Descampsia* spp, *Poa* spp). Av rovdyr finnes det kongeørn (*Aquila chrysaetos*) i sommerbeiteområdene (Fylkesmannen i Finnmark, pers. kom.). I september flyttes flokken sørover mot indre deler av Finnmarksvidda og ankommer vinterbeitet ved Cuobbojeaggi (69°15'N, 24°30'Ø) etter 1. november. Plantesammensetningen er her i stor grad de samme som på sommerbeite, med en viss økning i andelen av lav (blant annet *Cladina* (*Cladonia*) spp., *Cetraria nivalis*, *Stereocaulon* spp) (Mathiesen et al. 2000). Lavressursene på vinterbeitet utgjorde i 1998 omtrent 30% av potensielt lavdekke (Gaare & Tømmervik 2000). I tillegg til kongeørn, finnes det også rovdyr som jerv (*Gulo gulo*) og gaupe (*Lynx lynx*) i vinterbeiteområdene (Fylkesmannen i Finnmark, pers. kom.). Flokken flyttes nordover til sommerbeite igjen i begynnelsen av april. Fra 1997 har flokken blitt transportert deler av strekningen med bil, enten fra Cuovdatmohkki (69°23'N, 24°30'Ø) eller Kokelv (70°36'N, 24°38'Ø) (Figur 1).



Figur 1 Lokalitet til forsøksflokken, i Finnmark. Magerøya sommerbeite og Cuobbojeaggi vinterbeite er merket med blå ring. Trekkvei mellom vinter- og sommerbeite er merket med rødt. 1: Cuovdatmohkki opplastningspunkt, 2: Kokelv opplastningspunkt, 3: Karasjok værstasjon: 4: Helnes fyr værstasjon.

Samtlige dyr i flokken blir individmerket med plastklips når de er ca. 4 måneder gamle. De ulike individers vekst, overlevelse og reproduksjonshistorie er således kjent. Kalvene utgjør ca. ¼ av studieflokken. De aller fleste oksene blir slaktet når de er 1 ½ år gamle, slik at den voksne delen av flokken hovedsakelig består av simler. Kalver slaktes kun dersom de er skadet. Alle kalver behandles oralt med Ivermectin®, ved merking i september. Ivermectin® reduserer infeksjon av parasitter, spesielt hud- (*Hypoderma tarandi*) og svelgbrems (*Cephenemyia trompe*) (Oksanen 1999), og kan øke appetitt og kalvevekst (Arneberg et al. 1996; Arneberg & Folstad 1999, se også Oksanen et al. 1998).

Flokken drives på tradisjonelt vis, men har vært fôret med høy i perioden mars/april fra 1993 til 2000. Fôringen har således startet rett før eller rett etter tidspunktet dyrene er veid. Fôr er innkjøpt for samme beløp hvert år, og den innkjøpte fôrmengden er kjent fra 1997 (Appendix 1). Nøyaktig fôrmengde gitt dyrene og fôringsdato ble kun registrert våren 2000.

Det ble da gitt 57,9 gram (SD = 26,3 gr) tørrvekt (DM) høy (tørrvekt = 85% av våtvekt: Moen et al. 1998) per dyr per dag, fra 2. mars til 24. april. Denne fôrmengden utgjør omtrent 9 % av hva som er frivillig fôr-opptak per dag hos kalver i januar (Moen et al. 1998, utregnet i forhold til gjennomsnittsvekt av kalver i april 2000). Til sammen gir dette 1,84 kg høy (1,56 kg DM høy) per dyr i løpet av vinteren. Fôring kan øke dyrenes vekt, produksjon og overlevelse. Helle & Kojola 1994 viste en økning i slaktevekt av kalver om høsten på omtrent 0,065 kg per kg tørrhøy gitt (range mengde fôr: 50-150 kg) i løpet av vinteren (se også Kumpula et al. 1998). Rognmo et al. 1983 viste at kalver til simler som fikk et kraftfôr tilskudd hadde høyere vekt ved fødselen og høyere sannsynlighet for å overleve den første uka etter fødsel. Dyrene i begge disse forsøkene ble gitt en større mengde fôr enn hva som ble gjort i forsøksflokken, og betydningen av fôringen tas opp i diskusjonen.

Datainnsamling

Dyrene ble veid i september, før flytting fra sommerbeite, og deretter i mars eller april før flytting fra vinterbeite. Vekten (Berkel Scanvekt) ble kalibrert for hvert 20 – 30 dyr. Vekttap i gjerdet i september er på 535 (SE = 17,2; n = 96) gram per time hos voksne simler (Rødven & Tyler 2001a). Fordi dyrene veies i tilfeldig rekkefølge vil dette ikke skape systematiske feil.

Drektighet ble estimert ved målinger av plasmakonsentrasjon av progesteron i perifert blod ved veiing om våren (McNeilly & Fraser 1987). Konsentrasjonen av progesteron i blod har en bimodal fordeling, og grenseverdi for drektighet ble bestemt ut fra fordelingsplott. Simler med høyere progesteronkonsentrasjon enn grenseverdien ble vurdert å være drektig (Gerhart et al. 1997; Russell et al. 1998). Hvorvidt simla hadde kalv ble observert ved veiing i september. Identifisering av hvilke kalver som tilhørte hvilke simler ble utført av reineierne i reingjerdet basert på dyrenes adferd, som for eksempel diing eller tett assosiasjon under bevegelse. Slik adferd har i andre studier vært vist pålitelig for identifisering av mor-avkom

par hos rein (Lavigueur & Barrette 1992). Overlevelse av kalver de første 4 måneder ble beregnet utfra andel simler registrert drektig om våren som hadde kalv i september. Overlevelse av kalver fra 4 til 16 måneder ble beregnet på bakgrunn av gjenobservasjon av individmerkede dyr ved veiing i september. Analysen av kalveoverlevelsen fra 4 til 16 måneder ble begrenset til simlekalver fordi gjenobservasjon av oksekalver ikke registreres ved 16 måneder. Da ikke alle dyr gjenobserveres gjennom hele den forventede levetid vil overlevelsesestimater i dette studiet være underestimert (Lebreton et al. 1992). Undersøkelse av 1992 og 1993 cohortene viser imidlertid at kun en liten andel av tidligere antatt døde dyr blir observert senere (cohort 1992: 9%, cohort 1993: 7%). Sannsynligheten for at et individ blir oversett er heller ikke avhengig av dets størrelse ved 4 måneder.

Dataanalyse

Statistiske analyser ble gjort i Statistica (StatSoft 2001) og SAS (SAS Institute Inc. 1990). Vektvariasjon hos kalver og simler ble analysert ved hjelp av generelle lineære modeller (GLM). Dette er en matrisebasert analyse som tillater bruk av både kontinuerlige og kategoriske forklaringsvariable (Løvås 1999). Residualer ble testet for avvik fra normalfordeling ved utvidet Shapiro-Wilks-test (Royston 1982; Kleinbaum et al. 1998; Horton 1978) og normalitetsplott (Zar 1999). Homogenitet av variansen ble testet med Hartleys test for kategoriske variable (Horton 1978), og ved residualplott for kontinuerlige variable (Kleinbaum *et al.* 1998). Uavhengighet (multikollinaritet) ble testet ved analyse av korrelasjoner mellom de ulike variabler (Appendix 2) (Kleinbaum et al. 1998). Parameterverdiene for linære modeller ble estimert ved minste kvadraters metode (*Least square estimates*) (Kleinbaum *et al.* 1998). Analyse av reproduksjon, overlevelse, og tilstedeværelse av kalver om høsten ble gjennomført ved hjelp av logistisk regresjon (Cox & Snell 1989). Grad av samsvar mellom modellen og dataene (*Goodness of fit*) ble vurdert ut fra kriteriene *deviance* / antall frihetsgrader, hvor verdier nært 1 tyder på en god tilpasning

(Kleinbaum et al. 1998). Parametrene ble bestemt på grunnlag av *maximum likelihood*, hvor skala-parameteren var fiksert. Empiriske overlevelsesfrekvenser ble plottet i forhold til den logistiske modellen for å vurdere hvor godt modellen samsvarer med de ulike verdier (Cox & Snell 1989).

Følgende tetthets- og klimaparametre ble undersøkt:

Tetthetsparametre:

- *Tetthet:* Tetthet på vinterbeite for forsøksflokken varierer avhengig av hvilket beite den måles på og hvorvidt målemetodene tar hensyn til andre flokker. Vinterbeitet Cuobbojeaggi (81 km^2) er ikke avgrenset fra tilgrensende flokker i Karasjok vinterbeitedistrikt (2727 km^2). Det totale antall dyr i Karasjok vinterbeitedistrikt har i perioden variert fra 28 100 til 47 157 dyr. Vintertetthet er påvirket av naboflokker som flytter igjennom beitet. Tilstedeværelse av naboflokker reduserer også den effektive størrelsen av vinterbeite. Således vil effektiv tetthet på vinterbeitet kunne variere fra 4,9 individer per km^2 til 37,1 individ per km^2 innad i år. Sistnevnte tall inkluderer flokker som flytter igjennom vinterbeitet og press fra naboflokker. Magerøya sommerbeite (434 km^2) er avgrenset fra andre flokker. Studieflokken er her en del av hele Magerøyaflokken, som i perioden har variert fra 2444 til 4538 dyr. Selv om hvor stor del av sommerbeitet som er brukt av dyrene i ulike år ikke er kjent, er presisjonen i beregninger av tetthet større på sommerbeite enn på vinterbeite. Tetthet ble beregnet fra offisielle reintall, per 31. mars (se for eksempel Reindriftsforvaltningen 2002). Tettheten på sommer- og vinterbeite er sterkt positivt korrelert ($r = 0,91$), og sommertetthet ble brukt som tetthetsparameter i analysene på grunn av høyere presisjon i dette tetthetsestimatet.

Klimaparametre:

- *Temperatur:* Middeltemperatur for juli ble innhentet fra Meteorologisk Institutts værstasjonen ved Helnes fyr (71°4'N, 26°12'Ø) på Magerøya.
- *Snømengde:* Gjennomsnittlig snødybde for perioden oktober til og med mai ble registrert ved Meteorologisk Institutts værstasjon ved Karasjok (69°29'N, 25°30'Ø), ca. 40 km øst for vinterbeitet.

Ulike klima- og tetthetsvariable var relatert til hverandre (Appendix 2). Det var en tidstrend i tetthet, hvor tetthet i ett år var positivt korrelert med tetthet det etterfølgende år ($r = 0,80$). År med høy tetthet hadde en svak negativ samvariasjon med gjennomsnittlig julitemperatur ($r = -0,48$), men ingen samvariasjon med snømengde ($r = 0,06$). Det var en sterk negativ korrelasjon mellom snømengde og julitemperatur ($r = -0,74$). Det vil derfor være vanskelig å skille effekt av snømengde og sommertemperatur. Fordi modeller med snømengde og tetthet var mindre kollineære med tetthet, enn modeller med julitemperatur og tetthet, ble julitemperatur derfor ikke tatt med i modellene rapportert her. Analyse av modeller med julitemperatur istedenfor snømengde syntes imidlertid ikke å endre seleksjon av modeller vesentlig.

Alderseffekter:

- *Alder:* Siden effekten av klima og tetthet på kalvevekt vil kunne bli påvirket av den aldersstrukturen i populasjonen (Coulson et al. 2001; DeYoung et al. 2000; Gaillard et al. 2000; Clutton-Brock & Coulson 2002), ble materialet stratifisert etter simlenes aldersgruppe. Aldersintervallene ble bestemt utfra fordelingen av simlenes vekt i populasjonen om våren (Figur 2). Aldersgruppene ble tatt med i modellene som en faktor.

I tillegg kontrollerte jeg for følgende faktorer for å øke presisjonen i analysene:

- *Mors reproduksjonsstatus:* Diing er kostbart (Clutton-Brock et al. 1989), og kan ha stor effekt på morens vekt (McEwan & Whitehead 1971; Chan-McLeod et al. 1994). Reproduksjonsstatus ble derfor tatt med som en faktor i modellen for høstvekt av simlene.
- *Kalvens kjønn:* Fordi reinen viser seksuell dimorfisme i størrelse som voksen (Clutton-Brock et al. 1982), ble kalvens kjønn tatt med som faktor i analysen av kalvevekt.
- *Veiedato:* Tidspunkt for veiing om våren varierte med 31 dager. Veiedato ble derfor tatt med i modellen for å kontrollere for vektendring i perioden. Om høsten er det stort overlapp i veietidsrom de ulike år. Gjennomsnittlig veiedato om høsten var relatert til tetthet og klima (Appendix 2). Gjennomsnittlig veiedato om høsten ble derfor ikke tatt med i analysene av vektvariasjon om høsten.

Følgende modeller ble testet:

Simlenes vekt om våren:

Vekt = alder + snømengde + tetthet + (alder x snømengde) + (alder x tetthet)

Simlenes vekt om høsten:

Vekt = reproduksjonsstatus + alder + snømengde + tetthet + (alder x snømengde) + (alder x tetthet)

Kalvenes vekt om høsten:

Vekt = kjønn + alder + snømengde + tetthet + (alder x snømengde) + (alder x tetthet)

Drektighet og tilstedeværelse av kalv om høsten:

P(drektighet) = alder + snømengde + tetthet året før + (alder x snømengde) + (alder x tetthet året før)

Overlevelse av kalv om sommer (0-4 måneder) og påfølgende år (4-16 måneder):

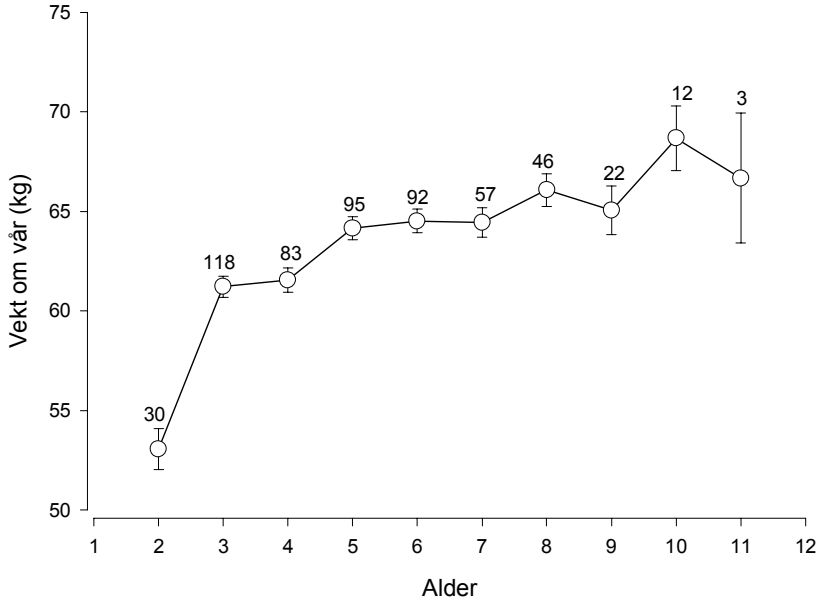
P(overlevelse) = alder + snømengde + tetthet + (alder x snømengde) + (alder x tetthet)

Den endelige modellen ble valgt ut basert på Akaikes Informasjons Kriterium (AIC). Kombinasjoner av den fulle modellen ble testet, hvor modellen med den laveste AIC-verdien ble ansett som den mest relevante (Lindsey 1997; Burnham et al. 1995; Burnham & Anderson 1998; Anderson & Burnham 2001). I tilfeller hvor differansen i AIC-verdi (Δ AIC) var mindre enn 1, ble modellen med færrest parametre valgt (Lindsey 1997; Burnham & Anderson 1998; Loison & Langvatn 1998; Anderson & Burnham 2001; Anderson et al. 2001). Siden bruk av modellseleksjon er et relativt nytt fenomen i økologisk forskning (Yoccoz 1991; Burnham & Anderson 1998; Johnson 1999) er også test-statistikk fra to-sidige hypotese-tester oppgitt (Robinson & Wainer 2002). I tilfeller hvor interaksjoner er tatt med i den endelig modellen , er disse gitt ved type 1 SS (*Sums of Squares*). Post-hoc tester mellom ulike nivåer av faktorer er testet med Tukeys test for linære modeller og med Bonferroni korreksjon for log-linære modeller (Kleinbaum et al. 1998). Såfremt annet ikke er spesifisert, er verdier oppgitt ved minste kvadrater gjennomsnitt (*LS means*) for linære modeller, og ved predikerte gjennomsnitt for log-linære modeller med standard feil (1 SE). Forklaringsverdi (partielle korrelasjoner, R_p^2 for linære modeller og andel av *deviance* forklart for log-linære modeller) ble beregnet når variabelen ble lagt sist til i modellen (Kleinbaum et al. 1998).

Resultater

Aldersstratifisering

Simlenes vekt om våren økte med økende alder (Figur 2). Toåringer var de letteste, etterfulgt av 3-4 åringer. Simler i alderen 5-7 år fulgte deretter og simler som var 8 år og eldre var tyngst. Kun en ettåring hadde kalv om høsten i løpet av studieperioden (Tyler, upubliserte data) og ettåringene ble derfor ikke tatt med i analysene.



Figur 2 Simlers vekt om våren i forhold til deres alder. Dataene er samlet inn i perioden 1992-2000 i Finnmark. Tall over symbol angir utvalgsstørrelse.

Vektvariasjon

Simlene var lettere om våren i år hvor tettheten var høy. Vekten sank med 2,4 ± 0,7 kg fra året med lavest tetthet (1997: 5,6 rein/km^2), til det året med høyest tetthet (1992: 10,5 rein/km^2). Vintre med mye snø var assosiert med økt vekt om våren, hvor simlene veide 1,5 ± 0,5 kg mer

etter den mest snørike vinteren (1996: 45,23 cm) enn etter vinteren med minst snø (1998: 31,02 cm). Vekten av simler om våren var ulik i de ulike aldersgruppene. 2-årige simler (47,7 ± 0,4 kg) var lettest om våren, etterfulgt av 3-4-årige simler (59,0 ± 0,3 kg). Simler som var 5-7 år gamle (62,9 ± 0,3 kg), og simler som var 8 år og eldre (65,0 ± 0,5 kg) var de tyngste om våren. Totalt forklarte modellen med tetthet, snømengde, veiedato og alder 48 % av vektvariasjonen om våren (Tabell 1).

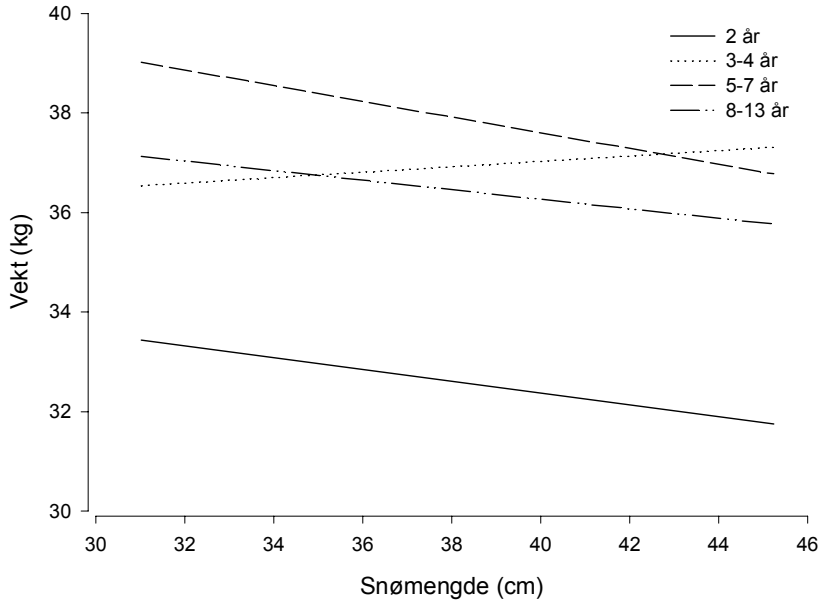
Simlenes vekt om høsten var positivt relatert til tetthet. Vekten økte med 2,8 ± 0,5 kg fra året med lavest tetthet til året med høyest tetthet. Simler som hadde kalv veide 2,1 ± 0,2 kg mindre enn simler uten kalv om høsten. Også om høsten var det forskjell i vektene til de ulike aldersgruppene av simler. 2-årige simler (67,7 ± 0,4 kg) var lettest etterfulgt av 3-4-årige simler (73,7 ± 0,3 kg). Simler som var 5-7 år (77,1 ± 0,3 kg) og eldre (77,7 ± 0,4 kg) var de tyngste. Totalt forklarte modellen med tetthet, alder og reproduktiv status 27 % av vektvariasjonen blant simler om høsten (Tabell 1).

Kalvevekten om høsten var negativt påvirket av tetthet, det vil si motsatt respons i forhold til voksne simler. Vekten sank med 1,1 ± 0,9 kg fra året med lavest til året med høyest tetthet. Kalvene veide 1,4 ± 0,7 kilo mindre etter vinteren med mest snø i forhold til den med minst snø. Sammenhengen mellom snømengde og vekt var forskjellig mellom kalver til mødre av ulik alder. Kalver til 3-4 år gamle simler veide mer etter snørike vintre, mens kalver til andre simler hadde redusert vekst etter snørike vintre (Figur 3). Det var også en sammenheng mellom mødrenes alder og kalvenes vekt. Kalvene til de yngste mødrene (2 år) veide mindre (33,0 ± 0,7 kg) enn kalvene til 3-4 årige simler (36,8 ± 0,3 kg) og kalvene til simler som var 5-7 år gamle (38,5 ± 0,2 kg) og eldre (38,8 ± 0,4 kg) veide mest. Videre veide simlekalvene 0,97 ± 0,16 kg mindre enn oksekalvene. Modellen med snømengde, tetthet, mors alder og kjønn forklarte totalt 15,7 % av variasjonen i kalvevekt (Tabell 1).

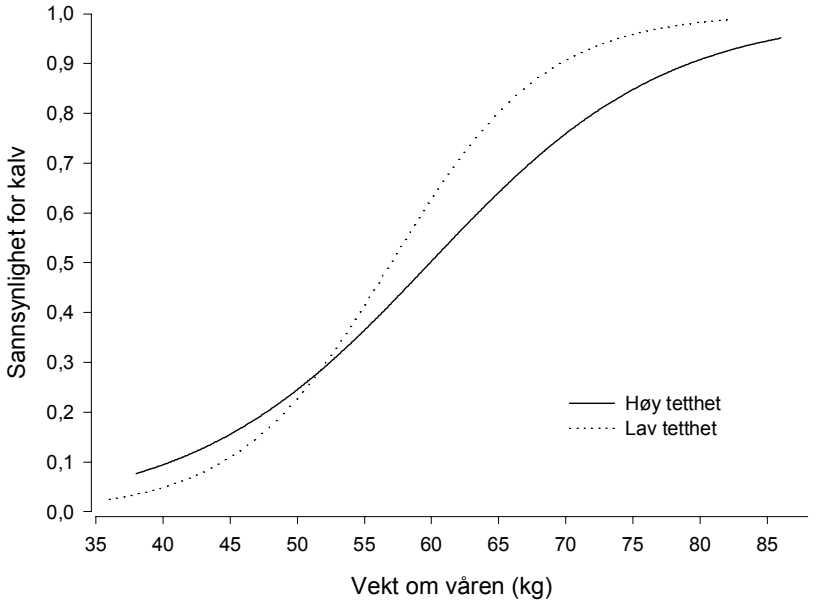
Terskelmasse for simlene for å produsere kalv og ressursallokering endret seg ved økende tetthet. Simlene måtte være tyngre i år med høy tetthet (tetthet > 7,6 rein/km^2) enn i år med lav tetthet for å oppnå samme sannsynlighet for å produsere kalv (høy tetthet: $\beta = 0{,}1138 \pm 0{,}0133$; lav tetthet: $\beta = 0{,}1751 \pm 0{,}0151$; Figur 4). I tillegg var det en tendens til at simlene investerte mindre i kalver (vekt kalv vs. simlevekt om våren) i år med høy tetthet enn i år med lav tetthet (Høy tetthet. $\beta = 0{,}3286 \pm 0{,}0416$; lav tetthet: $\beta = 0{,}3826 \pm 0{,}0358$).

Tabell 1 Effektestimater av tetthet, klima og alder på vekten av simler og kalver. F-verdi er gitt ved en tosidig test, hvor d.f. angir antall frihetsgrader. [1] F-verdier er gitt ved type I test, i angitt rekkefølge. Partiell R^2 er gitt som R^2 i tabellen.

Respons	Parameter		Estimat	SE	F-verdi	d.f.	p	R^2
Simlevekt, vår	Intercept		65,8719	2,1606	929,50	1,1067	<0,001	
	Veiedato		-0,0869	0,0162	28,97	1,1067	<0,001	0,014
	Tetthet		-0,0497	0,1404	12,54	1,1067	0,004	0,006
	Snømengde		0,1021	0,0386	7,00	1,1067	0,008	0,002
	Aldersgruppe				319,03	3,1067	<0,001	0,465
		2 år	-10,9765	0,3673				
		3-4 år	0,3768	0,3233				
		5-7 år	4,28	0,3210				
		8 + år	0					
Simlevekt, høst	Intercept		69,6713	0,85323	6667,61	1,1421	<0,001	
	Tetthet		0,5087	0,1106	27,57	1,1421	<0,001	0,014
	Kalv vs. ikke kalv		-2,0822	0,1736	143,82	1,1421	<0,001	0,074
	Aldersgruppe				148,67	3,1421	<0,001	0,230
		2 år	-6,3357	0,3246				
		3-4 år	-0,3351	0,2617				
		5-7 år	3,0251	0,2673				
		8 + år	0					
Kalvevekt, høst[1]	Intercept		41,8024	1,6919	54334,87	1,713	<0,001	
	Kjønn	*Hann vs. hunn*	0,9686	0,1627	40,82	1,713	<0,001	0,042
	Aldersgruppe				24,26	3,713	<0,001	0,016
		2 år	-2,9990	3,7010				
		3-4 år	-5,2380	2,1016				
		5-7 år	3,8111	2,0498				
		8 + år	0					
	Snømengde		-0,0958	0,0459	6,17	1,713	0,013	0,005
	Tetthet		-0,2322	0,1161	4,40	1,713	0,036	0,005
	Snømengde x Aldersgruppe				2,96	3,713	0,032	0,010
		2 år	-0,0224	0,1069				
		3-4 år	0,1526	0,0604				
		5-7 år	-0,0619	0,0594				
		8 + år	0					



Figur 3 Sammenhengen mellom snømengde vinteren før fødsel og vekten til kalver i september. Kalvene er gruppert etter mødrenes alder. Linjene viser predikert verdi, kontrollert for endringer i tetthet. Stigningstall (kg/cm) for aldersgrupper: 2år: -0,1181, 3-4 år: 0,0542, 5-7 år: -0,1576, 8-13 år: -0,0958.



Figur 4 Sannsynlighet for å ha kalv om høsten relatert til simlenes vekt om våren. Heltrukken linje viser sannsynlighet ved høy tetthet, stiplet linje viser sannsynlighet ved lav tetthet.

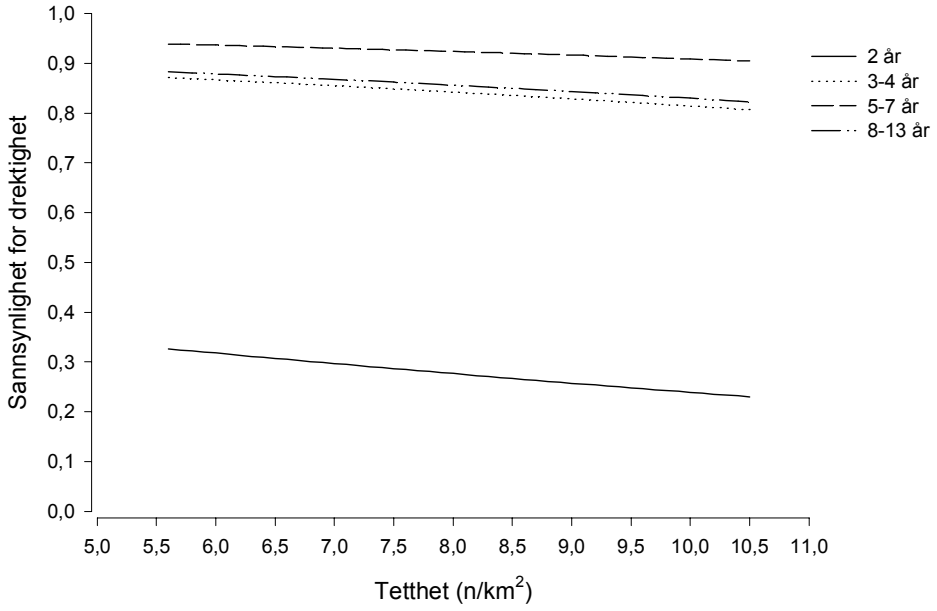
Fruktbarhet

Den gjennomsnittlige andelen drektige simler (2 år og eldre) har vært 85 % (SD = 11 %) i perioden. Andelen drektige simler sank med 7 ± 2 % fra året med lavest til året med høyest tetthet (Figur 5). Andelen drektige var lavest blant toårige simler (28 ± 2 %), og steg kraftig for 3-4 år gamle simler (84 ± 1 %) og 5-7 årige simler (92 ± 1 %). Andelen drektige individer sank igjen blant eldre simler (86 ± 3 %). Totalt forklarte modellen med tetthet foregående sommer og alder 26 % av variasjonen i drektighet (Tabell 2).

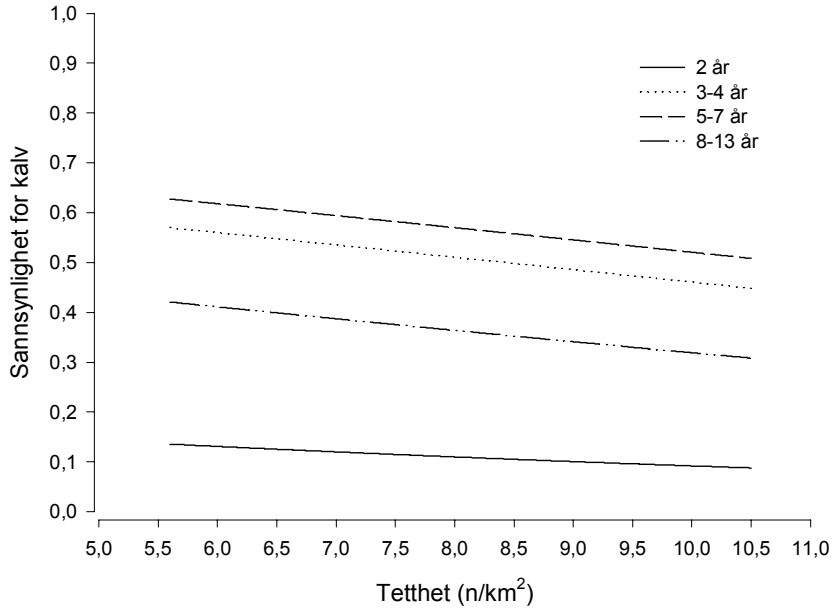
Den gjennomsnittlige andelen simler (2 år eller eldre) som har kalv om høsten har vært 43 % (SD = 8 %) i studieperioden. Denne andelen var både påvirket av tetthet og snømengde. Andelen simler med kalv om høsten sank med 10 ± 3 % fra året med lavest tetthet til året med høyest tetthet foregående sommer (Figur 6). Videre sank andelen simler med kalv om høsten med 9 ± 2 % fra vinteren med minst snø til vinteren med mest snø (Figur 7). Sannsynligheten for å ha kalv var lavest blant 2 år gamle simler (11 ± 1 %) og økte gradvis med alder (3-4 år: 51 ± 1 %) inntil simlene var 5-7 år gamle (57 ± 1%), men sank blant simler som var 8 år og eldre (39 ± 1%). Totalt forklarte modellen med tetthet foregående sommer, snømengde foregående vinter og aldersgruppe 11% av variasjonen i andel simler som hadde kalv om høsten (Tabell 2).

Tabell 2 Sannsynligheten for å være drektig om våren og ha kalv om høsten i forhold til variasjon i tetthet, klima og alder. χ^2-verdi er gitt ved tosidig likelihood ratio test, hvor d.f angir antall frihetsgrader.

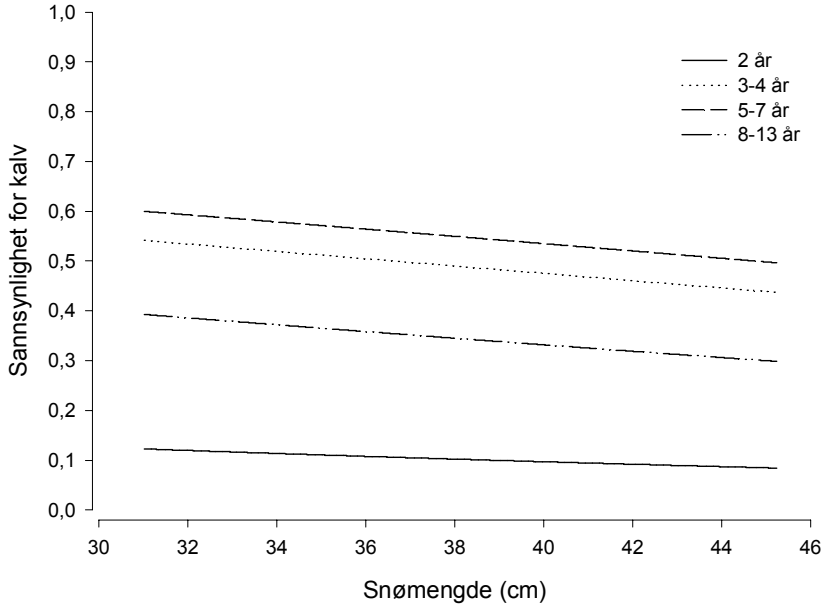
Respons	Parameter	Estimat	SE	χ^2	d.f	p	% deviance
Drektighet	Intercept	2,5691	0,5280	23,68	1	<0,001	
	Tetthet	-0,0986	0,0558	3,12	1	0,077	0,3
	Aldersgruppe			310,01	3	<0,001	25,4
	2 år	-2,7415	0,2815				
	3-4 år	-0,1069	0,2730				
	5-7 år	0,7110	0,2981				
	8 + år	0					
Kalv om høst	Intercept	1,2682	0,4140	9,38	1	0,002	
	Tetthet	-0,0996	0,0355	7,94	1	0,005	0,3
	Snømengde	-0,0295	0,0113	6,84	1	0,009	0,3
	Aldersgruppe			228,95	3	<0,001	9,8
	2 år	-1,5321	0,1369				
	3-4 år	0,6012	0,0882				
	5-7 år	0,8405	0,0872				
	8 + år	0					



Figur 5 Sannsynlighet for at simlene skulle være drektige i forhold til variasjon i tetthet året før. Linjene viser predikerte verdier for de ulike aldersgruppene.



Figur 6 Sannsynlighet for at simlene har kalv om høsten i forhold til variasjon i tetthet året før. Linjene viser predikerte verdier for de ulike aldersgruppene.



Figur 7 Sannsynlighet for at simlene har kalv om høsten i forhold til variasjon i snømengde. Linjene viser predikerte verdier for de ulike aldersgruppene.

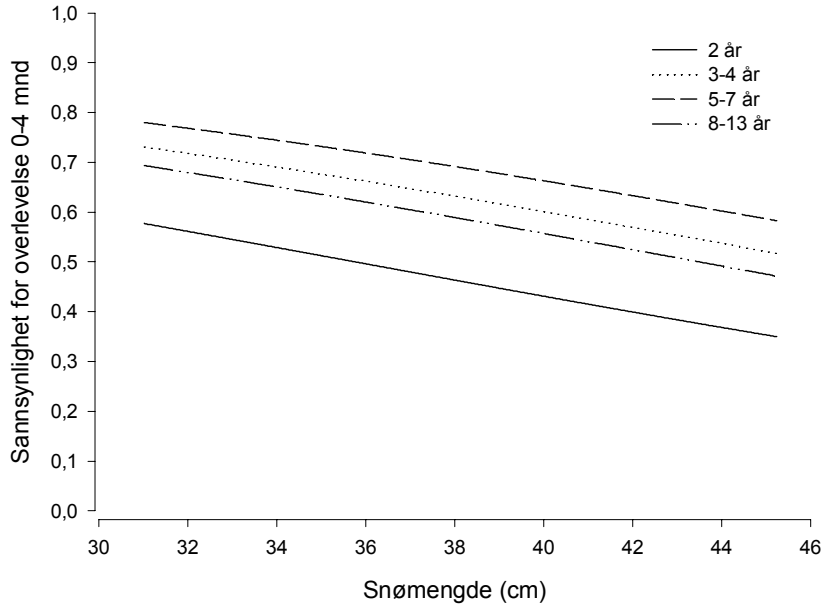
Overlevelse av kalver

Den gjennomsnittlige andelen kalver som overlevde den første sommeren (mai-september) var 68 % (SD = 10 %) i studieperioden. Overlevelse av kalv var ikke relatert til tetthet, men overlevelsen sank med 22 ± 6 % fra året hvor det var minst snø til året med hvor det var mest snø (Figur 8). Kalvene til 2 årige simler (51 ± 7 %) hadde lavere sannsynlighet for å overleve de første fire måneder enn kalvene til 3-4 årige mødre (66 ± 1 %) og 5-7 år gamle mødre (73 ± 1%), i likhet med kalver til simlene som var 8 år og eldre (61 ± 3 %). Totalt forklarte modellen med snømengde og alder 3,7% av variasjonen i overlevelse av kalver de første 4 måneder etter fødsel (Tabell 3).

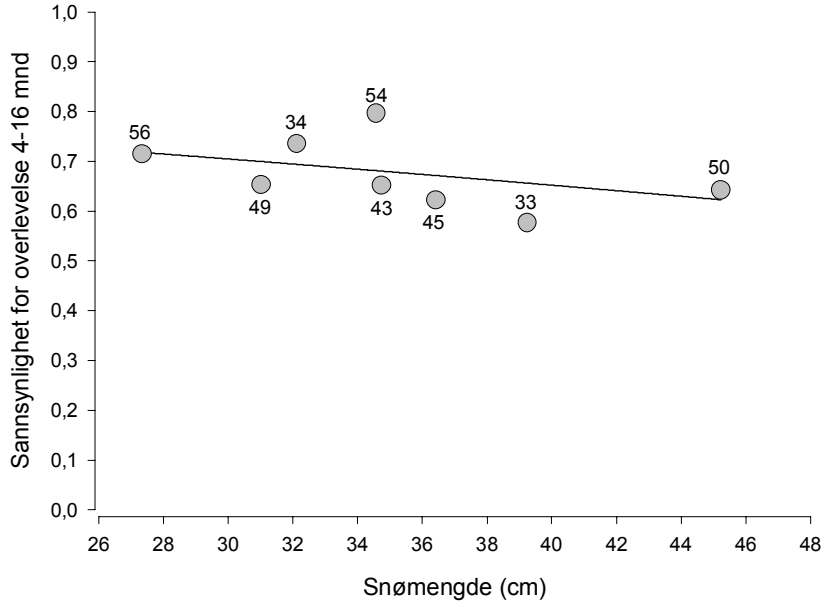
Den gjennomsnittlig andelen kalver som overlevde fra de var 4 til de var 16 måneder gamle var 67 % (SD = 7 %) i studieperioden. Overlevelse av kalvene sank med 10 ± 8 % fra vinteren hvor det var minst snø til vinteren med mest snø, men denne effekten var svak (Tabell 3, Figur 9). Totalt forklarte modellen med snømengde bare 0,3 % av variasjonen i overlevelse fra 4 til 16 måneder (Tabell 3).

Tabell 3 Sannsynligheten for å overlevelse av kalvene første sommer (0-4 måneder) og første vinter og andre sommer (4 til 16 måneder) i forhold til variasjon i tetthet, klima og alder. χ^2-verdi er gitt ved tosidig likelihood ratio test, hvor d.f angir antall frihetsgrader.

Respons	**Parameter**	**Estimat**	**SE**	**χ^2-verdi**	**d.f**	**P**	**% deviance**
Overlevelse 0-4 måneder	Intercept	2,8459	0,5337	28,44	1	<0,001	
	Snømengde	-0,0655	0,0148	19,73	1	<0,001	1,8
	Aldersgruppe			14,35	3	0,002	1,3
	2 år	-0,5052	0,2091				
	3-4 år	0,1820	0,1252				
	5-7 år	0,4478	0,1245				
	8 + år	0					
Overlevelse 4-16 måneder	Intercept	1,5951	0,7359	4,70	1	0,030	
	Snømengde	-0,0242	0,0207	1,37	1	0,243	0,3



Figur 8 Sannsynlighet for at kalvene skulle overleve fra de er 0 til de er 4 måneder i forhold til variasjon i snømengde. Linjene viser predikerte verdier for de ulike aldersgruppene.



Figur 9 Sannsynlighet for at kalvene skulle overleve fra de er 4 til de er 16 måneder i forhold til variasjon i snømengde Linje viser predikert verdi for overlevelse. Sirkler viser empirisk overlevelse for de ulike snømengder, hvor tall angir prøvestørrelse.

Diskusjon

Reinbeitesystemer har vært forsøkt delt inn i likevekts- og ikke-likevektssystemer. Populasjonsdynamikken i de førstnevnte er antatt å være dominert av regulering gjennom tetthetsavhengighet og i de sistnevnte av tilfeldig klimavariasjon (Kumpula 2001). Dette studiet viser at variasjon i fitnessparametre i en tamreinflokk både er påvirket av tetthets- og klimavariasjon.

Effekter av tetthet

Tetthet hadde en negativ effekt på simlenes vekt om våren og kalvenes vekt om høsten. Den negative effekten av tetthet på vekt hos simlene gjenspeilet seg i en reduksjon i drektighet og andel simler som hadde kalv om høsten. Dette kan skyldes at reproduksjon ofte er relatert til en terskelmasse hos simla (Reimers 1983; Ropstad et al. 1991; Cameron et al. 1993; Gerhart et al. 1997). De fleste studier av klauvdyr viser en negativ effekt av populasjonstetthet på vekt (Skogland 1983, 1985; Clutton-Brock et al. 1987a; Kumpula & Nieminen 1992; Vincent et al. 1995; Clutton-Brock et al. 1997; Kumpula et al. 1998; Andersen & Linnell 2000). I dette studiet var tetthet negativt relatert til kalvenes vekt men positivt relatert til simlenes vekt om høsten. Denne tilsynelatende motsetningen kan ha to ulike biologiske forklaringer. For det første sank andelen simler med kalv om høsten med økende tetthet samtidig som terskelvekten for ha kalv om høsten økte. Det vil si, ei simle må være tyngre for å produsere kalv i år med høy tetthet enn i år med lav tetthet. Liknende responser er også funnet hos hjort (Clutton-Brock & Albon 1989, Putman et al. 1996), og indikerer at det i år med høy tetthet hovedsakelig er de tyngre simlene som reproduserer. Dette resulterer i at den gjennomsnittlige vekten blant simler om høsten vil øke.

Det er imidlertid en sterk positiv korrelasjon mellom mors vekt og kalvens vekt i forsøksflokken (Rødven et al. 2001b), noe som også er dokumentert hos andre hjortedyr

(f.eks. Rognmo et al. 1983; Skogland 1984; Clutton-Brock et al. 1988; Kojola 1993; Birgersson & Ekvall 1997; Andersen et al. 2000; Tveraa et al. 2001). Dette burde forårsake produksjon av tyngre kalver om høsten i år med høy tetthet, noe som også er blitt foreslått for hjort og Soay sau (Rose et al. 1998; Forchhammer et al. 2001). Kalvenes vekt er imidlertid negativt relatert til tetthet i mitt materiale, og antyder at det også kan være en annen mekanisme som kan forklare sammenhengen mellom tetthet og høstvekt hos simle og kalv. Rein har lang levetid og optimaliserer sin livstids reprodusjonssuksess gjennom prioritering av egen overlevelse framfor reproduksjon (Gaillard et al. 1998, 2000). Dette gjøres ved å allokere ressurser til seg selv på bekostning av sitt avkom når tilgangen på ressurser er begrenset (Gaillard & Yoccoz, upubliserte data). Mine resultater indikerer at simlene allokerer ressurser til seg selv, ved å investere mindre i kalvene ved høye tettheter. En slik prioritering er også vist hos canadisk villsau (*Ovis canadensis*), hvor lette søyer investerer relativt mindre i sitt avkom enn tunge søyer (Festa-Bianchet & Jorgenson 1998). Dette kan forklare hvorfor kalvene har redusert vekst, til tross for at det er de tyngste simlene som reproduserer ved høy tetthet. Allokering av ressurser vil imidlertid neppe medføre at simlene går opp i vekt (Clutton-Brock et al. 1996). Dette tyder på at den motsatte tetthetsresponsen i vekt hos simler og kalver skyldes en kombinasjon av de to mekanismene, hvor terskelvektsendring hos reproduserende simler medfører økning i simlenes vekt, mens ressursallokering ligger til grunn for nedgang i kalvenes vekt.

Effekter av klima

Snømengde hadde en positiv innvirkning på simlenes vekt om våren, men en negativ innvirkning på kalvenes vekt om høsten. Den negative effekten av snø kan skyldes at mye snø reduserer tilgjengeligheten av beite i siste del av drektighetsperioden (Helle et al. 2001) og dermed øker reproduksjonskostnandene (Forchhammer 2000). Dette kan forårsake lavere vekt hos kalven (Bergerud 1975; Kumpula & Nieminen 1992, i Post & Stenseth 1999; Post et al.

1997; Hjeljord & Histøl 1999). Mye snø kan imidlertid også øke kvaliteten på sommerbeitene ved å øke tilgjengelighet av planter med høyt næringsinnhold gjennom sommeren (Post & Stenseth 1999; Mysterud et al. 2001bc). Hos hjortedyr har derfor vintre med mye snø også vist seg å være positivt korrelert med vekt om høsten (Loison et al. 1999, Solberg et al. 1999, Mysterud et al. 2001ab). Siden økt snømengde medfører en nedgang i vekt på kalver om høsten i mitt studie, synes belastningen av redusert tilgjengelighet av beite om vinteren å være større enn gevinsten av en eventuell forbedret kvalitet på sommerbeite. Dette betyr at dyrene ikke klarer å kompensere for en negativ effekt av snømengde på vekt i løpet av sommeren, og kan få betydning for reproduktiv suksess senere (Metcalfe & Monaghan 2001; Rødven et al. 2002). Reduksjon i vekt har vist seg å redusere overlevelse av juvenile (f.eks. Clutton-Brock et al. 1987a, 1992; Milner et al. 1999a; Festa-Bianchet et al. 1997; Unsworth et al. 1999; Loison et al. 1999; Keech et al. 2000; Rødven et al. 2002). Snømengde hadde i mitt studium en negativ effekt på vekt og også på overlevelse hos kalvene, noe som også er funnet i studier av rein i Finland (Helle et al. 2001).

Snømengde var positivt assosiert til simlenes vekt om våren. Dette kan skyldes metodiske forhold. Sesongmessige vektendringer hos rein kan være ikke-lineære og vekt synes å synke raskere på slutten av vinteren (Leader-Williams 1988; Tyler et al. 1999). Vi tenderte til å veie dyrene tidligere i år med mye snø (Appendix 2). Selv om det ble kontrollert for veiedato kan et ikke-lineært vekttap i kombinasjon med endringer i veietidspunkt om våren medføre at dyrene tilsynelatende veier mer i år med mye snø. Effekten kan imidlertid også skyldes fôring, såfremt dyrene er fôret mer, eller spiser mer fôr i år med mye snø.

Snømengde var negativt korrelert med julitemperatur, og betydningen av de to variablene er ikke lett å skille i mitt materiale. Høye julitemperaturer kan derfor ha hatt en positiv effekt på kalvevekt om høsten. En slik positiv respons kan skyldes at biomasseproduksjon av planter er positivt påvirket av temperatur (Albon et al. 1992; Van

Soest 1994; Aanes 2002). Hvis biomasse av plantene begrenser vekt hos rein vil økt temperatur kunne ha positiv innflytelse på vekt (Picton 1979; Van der Wal et al. 2000; Mårrell 2001), slik det er vist hos hjortedyr (Albon et al. 1992; Weladji et al. 2002). På den annen side vil økt temperatur også kunne ha negativ innvirkning på vekt hos hjortedyr (Sæther 1985; Albon et al. 1987; Gaillard et al. 1996; Langvatn et al. 1996; Solberg et al. 1999; Weladji et al. 2002). Dette er forklart med at økt temperatur kan forårsake økt insektsplage (Helle & Tarvainen 1984; Colman 2000) eller raskere sessongmessig nedgang i næringsinnholdet i beiteplantene (Van Soest 1994; Langvatn et al. 1996). Hvis julitemperatur i større grad enn snømengde styrer respons i vekt, kan dette studiet tyde på at vekst hos reinen på Magerøya om sommeren er mer avhengig av biomasse enn av kvaliteten av beiteplantene.

Effekter av alder

Aldersvariasjon hos simlene forklarte størsteparten av variasjonen i simlevekt, drektighet og kalveoverlevelse. Hos hjortedyr er årlig variasjon i fitness-parametre størst blant de yngste aldersgruppene (Gaillard et al. 2000). Resultatene fra mitt studium viser at simler som er 2 år har lavere vekt, lettere kalver, lavere drektighet og lavere kalveoverlevelse gjennom sommeren enn eldre simler. Drektighet og kalveoverlevelse blant de 2 årige simlene syntes imidlertid ikke å være sterkere påvirket av variasjon i klima og tetthet enn blant eldre simler. Således avviker mine resultater fra observasjoner hos hjort, hvor fruktbarhet er sterkere påvirket av tetthet hos unge koller enn hos eldre (Clutton-Brock et al. 1987b). Dette kan tyde på at forsøksflokken lever i et marginalt miljø hvor kun individer av høy kvalitet blir drektig når de er 2 år gamle. De kan dermed være i stand til å takle klima- og tetthetspåvirkning på lik linje med de eldre simlene.

Drektighet og kalveoverlevelse gjennom sommer og andel kalv varierte i de ulike aldersgruppene. For eksempel hadde 3-4 år gamle simler lavere drektighet enn simler som var

8 år og eldre, men høyere overlevelse av kalver gjennom sommeren. Dermed hadde 3-4 år gamle simler høyere sannsynlighet for å ha kalv om høsten enn simlene som var 8 år og eldre, til tross for at de hadde lavere drektighet. Dette kan skyldes at unge simler investerte mer i kalver enn eldre simler ved vanskelige miljøforhold. Dette er støttet opp av at kalvene til 3-4 år gamle simler veide mer enn kalvene til eldre simler etter vintre med mye snø. Den økte investeringen hos 3-4 år gamle simler kan skyldes at de mangler erfaring med hvor stor investering som er nødvendig for kalvens overlevelse. Det er dokumentert at eldre hopper hos villhester (*Equus caballus*) investerer mindre i føll enn unge hopper som et resultat av erfaring (Cameron et al. 2000). Mine resultater viser, i sum, at selv om rein er et langtlevende dyr, har dyrene i forsøksflokken en relativt kort og intensiv reproduktiv periode. Endringer i aldersstruktur og økologiske forhold for unge dyr i flokken vil dermed kunne medføre betydelige endringer i rekruttering, slik det også er vist hos andre klauvdyr (Coulson et al. 2001; Gaillard et al. 2000).

Populasjonsregulering i sesongmessige miljø

Tetthet og klima påvirker overlevelse og reproduksjon hos unge individer i mitt studie, i likhet med i andre studier av klauvdyr (Gaillard et al. 1998, 2000). Til tross for at forsøksflokken lever i et sesongmessig miljø gir likevel ikke resultatene fra mitt studie støtte for tetthetsavhengig overlevelse og klimaavhengig fruktbarhet (Lack 1966; Sæther 1997). Mine resultater tyder derimot på det motsatte; overlevelse av kalv er bedre forklart av snømengde om vinteren enn av tetthet av dyr på beite. I tillegg synes drektighet hos voksne simler å være påvirket av tetthet. Dessuten er det vist at alder ved første reproduksjon er påvirket av kalvens vekst fram til den er 16 måneder (Rødven et al. 2002). Dette tyder på at flere faktorer enn sommerklima, som for eksempel tetthet, har innflytelse på start av reproduksjon. Disse observasjonene er ytterligere i kontrast med observasjoner av tetthetsavhengig overlevelse og klimaavhengig fruktbarhet, skjønt fôring og samvariasjon mellom variabler kan ha hatt

betydning for resultatet. En årsak til at mine resultater i liten grad støtter opp om tetthetsavhengig overlevelse og klimaavhengig fruktbarhet kan være at predasjon har endret det sesongmessige mønsteret i regulering (Peterson et al. 1984; Jedrzejewski et al. 2002; Post et al. 2002). Interaksjoner mellom klima og tetthet om vinteren kan i tillegg ha medført en underestimering av tetthetens innflytelse på dødelighet (Portier et al. 1998). Selv om det i dette studiet er kontrollert for variasjon i livshistorie mellom aldersgrupper, kan forskjeller i kondisjon mellom individer av samme alder medføre forskjellig livshistoriestrategi (McNamara & Houston 1996). En slik forskjell i livshistorie kan skyldes at mors vekt ofte har stor innflytelse på avkommets respons til variasjon i tetthet og klima (Lindström 1999; Mousseau & Fox 1998). En sterk effekt av simlas vekt på kalvens vekst kan skape forsinkede responser i kalveoverlevelse og kan dermed være en viktig årsak til endring av mønsteret i populasjonsregulering (Sæther 1997; Mousseau & Fox 1998; Benton et al. 2001; Beckerman et al. 2002).

Betydningen av vekt på livshistorie, samt manglende effekt av tetthet på overlevelse og av klima på fruktbarhet, kan forårsake at populasjonsregulering hos rein er noe annerledes enn hva som er vist hos andre klauvdyr (Clutton-Brock et al. 1997; Sæther 1997). Økt tetthet og snømengde reduserer rekruttering direkte, og virker samtidig negativt på kalvens vekt om høsten. Lav vekt vil igjen kunne påvirke kalvenes framtidige overlevelse og fruktbarhet (Rødven et al. 2002). Samtidig vil simlenes tendens til å øke vekten i år med høy tetthet fremme deres mulighet for drektighet i påfølgende år – også i år med vanskelige miljøbetingelser. Som en konsekvens av høy drektighet hos voksne simler, en sterk effekt av mors vekt på kalveproduksjon, og en langvarig effekt av miljø på unge individers framtidige fitness, kan man forvente vedvarende svingninger i rekruttering hos rein (Sæther 1997; Benton et al. 2001; Beckerman et al. 2002; Lindström & Kokko 2002).

Om metode

Effektene av klima og tetthet som jeg har beskrevet ovenfor er mindre klare i mitt studium enn i andre undersøkelser av klauvdyr (f.eks. Putman et al. 1996; Coulson et al. 2000; Forchhammer et al. 2002). Dette kan skyldes at reinen i forsøksflokken flytter mellom innlandsbeite og kystbeite. Miljøparametre som beskriver tetthet og klima for forsøksflokken vil derfor kunne ha liten presisjon som beskrivelse for miljøet reinen faktisk opplever. Presisjon av tetthetsparametre har stor betydning for resultatene, i dette så vel som i andre studier (Mysterud et al. 2001a). Endringer i temperatur og nedbør er korrelert i området flokken befinner seg (Hanssen-Bauer & Førland 1998), men klima kan også være avhengig av lokale forhold. For eksempel kan forskjeller i topografi innen samme klimasone medføre ulik grad av ising av beiter og vindpakking av snø. For hjort er det dessuten vist at elevasjon hadde betydning sammenhengen mellom vinterklima og slaktevekt (Mysterud et al. 2001b). Denne analysen behandler data fra 9 år, slik at enkeltår med store avvik i tetthet eller klima kan ha stor innflytelse på estimatene. Andre undersøkelser viser at store pattedyr først blir påvirket ved store endringer i klima og tetthet (Fowler 1981; Clutton-Brock et al. 1991). Det er også vist at slaktevekt av rein i studieområdet først blir betydelig påvirket av tetthet når denne overstiger de tettheter som observert i mitt studie (tetthet > 10,8 rein/km^2, Tveraa et al., upubliserte data). Således kan høyere tettheter, og også høyere snømengder gi større effekter enn det jeg observerte.

Forflytninger av flokken og fôring kan ha dempet effekten av klima og tetthet på reinen. For eksempel kan forflytninger innad på vinterbeite tilpasses snømengde i de forskjellige deler av vinterbeite. Dette vil kunne medføre en svakere effekt av snømengde på dyrene. I tillegg er forsøksflokken fôret om våren. Tetthets- og klimaeffekter hos klauvdyr virker i stor grad gjennom begrensing av mattilgang (Sæther 1997), og fôringen i studieflokken er derfor et problem for tolkning av resultatene. Fôring kan øke vekten på

dyrene, og dermed også øke produksjon og overlevelse, noe som igjen vil kunne redusere eller fjerne effektene av klima og tetthet (Helle & Kojola 1993; Kumpula 2001). Små endringer i kroppsvekt kan gi store effekter på reproduksjon (Gerhart et al. 1997) og overlevelse (Clutton-Brock et al. 1992) hos klauvdyr. Effekten av fôringen i forsøksflokken kan derfor ikke neglisjeres. Man kan forvente å finne de sterkeste effektene av fôring på senvinteren, når beitetilgjengeligheten er begrenset og fôringen utgjør den største delen av det totale energiopptaket. Fôringen vil således ha større effekt på overlevelse av kalver og vekt om våren enn vekt om høsten (Rognmo et al. 1983). Mine konklusjoner basert på vårvekt og kalveoverlevelse vil dermed i større grad være heftet med usikkerhet omkring tilleggsfôringen enn konklusjonene basert på vektdataene fra høsten. Det må imidlertid anmerkes at tilleggsfôring heller vil redusere enn øke innflytelsen av tetthet og klima på vekt, drektighet og overlevelse. Mine konklusjoner fra dette studiet er således konservative. Problemene med samvariasjon mellom variable og fôring kan og bør utbedres ved framtidige studier.

Appendix

Appendix 1 Variasjon i klima, tetthet, veiedato og fôring i perioden 1992- 2000. Detaljer om de ulike variable er gitt ovenfor. Veiedato er gitt med juliansk dato (1. januar = 1). I.k = ikke kvantifisert mengde fôr innkjøpt.

Miljøfaktor	**1992**	**1993**	**1994**	**1995**	**1996**	**1997**	**1998**	**1999**	**2000**
Julitemperatur (°C)	9,3	10,5	10	8,8	8,5	9,4	10,4	10,7	10,7
Snømengde (cm)	33,57	32,12	36,42	34,74	45,23	39,24	31,02	34,58	27,34
Tetthet på sommerbeite (n/km^2)	10,5	8,6	8,9	8,5	7,8	5,6	6,3	6,2	6,3
Tetthet på vinterbeite (n/km^2)	17,3	15,9	16,4	15,3	13,9	13,3	11,8	11,4	10,7
Veiedato, vår	74		96	81	90	79	75	65	104
Veiedato, høst	260	260	261	254	256	262	261	262	265
Mengde tørrhøy (kg)	0	0	i.k	i.k	i.k	2500	2000	1631	1633

Appendix 2 Pearsons korrelasjonskoeffisienter mellom klima- og tetthetsparametre, samt veiedato for årene 1992-2000. Signifikante korrelasjoner ($p < 0,05$) er uthevet. Dyrene ble ikke veid våren 1992, slik at n = 9 for alle variable unntatt veiedato om vår hvor n = 8.

	Klima		**Tetthet**		**Veiedato**	
	Snømengde	Julitemperatur	Vinterbeite	Sommerbeite	Vår	Høst
Snømengde		**-0,74**	0,25	0,06	-0,07	-0,52
Julitemperatur	**-0,74**		-0,46	-0,37	-0,01	**0,78**
Vintertetthet	0,25	-0,46		**0,91**	-0,02	-0,49
Sommertetthet	0,06	-0,37	**0,91**		0,05	-0,43
Veiedato, vår	-0,07	-0,01	-0,02	0,05		0,17
Veiedato, høst	-0,52	**0,78**	-0,49	-0,43	0,17	

Legends

Tables

Table 1

Effect estimates of density, climate and age on body mass of females and calves. F-values given by two-tailed test, d.f = degrees of freedom. 1F-values givens by type 1 sums of squares, in given order. Partial R^2 is given as R^2 in the table. In table: Veiedato = date of weighing, Tetthet = density (n/km2), Snømengde = amount of snow (cm), Aldersgruppe = age group, Simlevekt, vår = body mass of females in spring, Simlevekt, høst = body mass of females in autumn, Kalvevekt, høst = body mass of calves in autumn, hann = male, hunn = females.

Table 2

Probability of being pregnant in spring, and having calf in autumn related to variation in density, climate and age. χ^2-values is given by two-tailed likelihood ratio test. D.f gives degrees of freedom. In text: Drektighet = pregnancy, Kalv om høst = calf by foot in autumn, the rest like table 1.

Table 3

Probability for the calves to survive their first summer (age 0-4 months) and first winter and second summer (age 4-16 months) related to variation in density, climate and age. χ^2-values is given by two-tailed likelihood ratio test. D.f gives degrees of freedom. In text: Overlevelse 0-4 måneder: Survival 0-4 months, Overlevelse 4-16 måneder: Survival 4-16 months, rest like table 1).

Figures

Figure 1

Location of the study herd, in Finnmark county. Magerøya summer-pasture and Cuobbojeaggi winter pasture is marked by a blue ring. Migration route between summer- and winter-pasture is marked with red. 1: Cuovdatmohkki pick-up point, 2: Kokelv pick-up point, 3: Karasjok weather station, 4: Helnes lighthouse weather station.

Figure 2

Body mass (kg) of females in spring related to their age. Data gathered in Finnmark county for the period 1992-2000. Numbers above symbols indicate sample-size.

Figure 3

Relations between amount of snow the winter before birth and the body mass of calves in autumn. Calves are grouped after the age of their mothers (år = age). The lines show predicted values, after controlling for variation in density. Slopes (kg/cm): 2 years old = -0.1181, 3-4 years old = 0.0542, 5-7 years old = -0.1576, 8-13 years old = -0.0958.

Figure 4

Probability of having a calf by foot in autumn related to the body mass of the females in spring. Full line shows probability at high density (above average density), dotted lines shows probability at low density.

Figure 5

Probability of females to be pregnant related to variation in density the year before. The lines show predicted values for the different age-groups.

Figure 6

Probability of females to have calf by foot in the autumn related to variation in density the year before. The lines show predicted values for the different age groups.

Figure 7

Probability of females to have calf by foot in the autumn related to variation in amount of snow in the winter. The lines show predicted values for the different age groups.

Figure 8

Probability for the calves to survive from 0 to 4 months of age related to variation in the amount of snow the winter before birth. The lines show predicted values for the different age groups.

Figure 9

Probability for the calves to survive from 4 to 16 months of age related to variation in the amount of snow in winter. The lines show predicted values for the different age groups. The dots show the empirical survival frequencies for the different amounts of snow, where numbers indicate sample-size.

Appendices

Appendix 1

Variation in climate, density, date of weighing and supplemental feeding in the period 1992-2000. Details are given above. Date of weighing is given as Julian date (1st of January = 1). I.k. = not quantified amount of hay bought.

Appendix 2

Pearson correlation coefficients between climate density and weighing date for the years 1992-2000. Significant correlations ($p < 0.05$) is in bold. The animals were not weighed the spring 1992, thus n = 9 for all parameters but date of weighing in spring (vår) were n = 8.

Referanser

Aanes, R. (2002) *Spatio-temporal dynamics in Svalbard reindeer (Rangifer tarandus platyrhynchus).* Dr.scient thesis. Norwegian University of Science and Technology.

Adams, L.G. & Dale, B.W. (1998) Reproductive performance of female Alaskan caribou. *Journal of Wildlife Management* **62,** pp. 1184-1195.

Albon, S.D., Clutton-Brock, T.H. & Guinness, F.E. (1987) Early development and population-dynamics in red deer 2. Density-independent effects and cohort variation. *Journal of Animal Ecology* **56,** pp. 69-81.

Albon, S.D., Clutton-Brock, T.H. & Langvatn, R. (1992) Cohort Variation in Reproduction and Survival: Implications for Population Demography. *The Biology of Deer* (ed Brown,R.D.), pp. 15-21. Springer-Verlag, New York.

Albon, S.D., Coulson, T.N., Brown, D., Guinness, F.E., Pemberton, J.M. & Clutton-Brock, T.H. (2000) Temporal changes in key factors and key age groups influencing the population dynamics of female red deer. *Journal of Animal Ecology* **69,** pp. 1099-1110.

Andersen, R., Gaillard, J.M., Linnell, J.D.C. & Duncan, P. (2000) Factors affecting maternal care in an income breeder, the european roe deer. *Journal of Animal Ecology* **69,** pp. 672-682.

Andersen, R. & Linnell, J.D.C. (2000) Irruptive potential in roe deer: density-dependent effects on body mass and fertility. *Journal of Wildlife Management* **64,** pp. 698-706.

Anderson, D.R. & Burnham, K.P. (2001) Commentary on models in ecology. *Bulletin of the Ecological Society of America* **82,** pp. 160-161.

Anderson, D.R., Link, W.A., Johnson, D.H. & Burnham, K.P. (2001) Suggestions for presenting the results of data analyses. *Journal of Wildlife Management* **65,** pp. 373-378.

Arneberg, P. & Folstad, I. (1999) Predicting effects of naturally acquired abomasal nematode infections on growth rate and food intake in reindeer using serum pepsinogen levels. *Journal of Parasitology* **85,** pp. 367-369.

Arneberg, P., Folstad, I. & Karter, A.J. (1996) Gastrointestinal nematodes depress food intake in naturally infected reindeer. *Parasitology* **112,** pp. 213-219.

Beckerman, A., Benton, T.G., Ranta, E., Kaitala, V. & Lundberg, P. (2002) Population dynamic consequences of delayed life-history effects. *Trends in Ecology and Evolution* **17,** pp. 263-269.

Behnke, R.H. (2000) Equilibrium and non-equilibrium models of livestock population dynamics in pastoral africa: their relevance to arctic grazing systems. *Rangifer* **20,** pp. 141-152.

Benton, T.G., Ranta, E., Kaitala, V. & Beckerman, A.P. (2001) Maternal effects and the stability of population dynamics in noisy environments. *Journal of Animal Ecology* **70,** pp. 590-599.

Bergerud, A.T. The reproductive season of Newfoundland caribou. Canadian Journal of Zoology 53, 1213-1221. 1975.

Birgersson, B. & Ekvall, K. (1997) Early growth in male and female fallow deer fawns. *Behavioral Ecology* **8,** pp. 493-499.

Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (1998) *Model selection and inference : a practical information-theoretic approach*. Springer, New York.

Burnham, K.P., White, G.C. & Anderson, D.R. (1995) Model selction strategy in the analysis of capture-recapture data. *Biometrics* **51,** pp. 888-898.

Calder, W.A. (1984) *Size, function, and life history*. Harvard University Press., Cambridge, Mass.

Cameron, E.Z., Linklater, W.L., Stafford, K.J. & Minot, E.O. (2000) Aging and improving reproductive success in horses: declining residual reproductive value or just older and wiser? *Behavioral Ecology and Sociobiology* **47,** pp. 243-249.

Cameron, R.D., Smith, W.T., Fancy, S.G., Gerhart, K.L. & White, R.G. (1993) Calving success of female caribou in relation to body-weight. *Canadian Journal of Zoology* **71,** pp. 480-486.

Caughley, G. & Gunn, A. (1993) Dynamics of large herbivores in deserts - kangaroos and caribou. *Oikos* **67,** pp. 47-55.

Chan-McLeod, A.C.A., White, R.G. & Holleman, D.F. (1994) Effects of protein and energy-intake, body condition, and season on nutrient partitioning and milk-production in caribou and reindeer. *Canadian Journal of Zoology* **72,** pp. 938-947.

Clutton-Brock, T.H. (1991) *The Evolution of Parental Care*. Princeton University Press, Princeton.

Clutton-Brock, T.H. & Albon, S.D. (1989) *Red deer in the Highlands*. BSP Professional Books, Oxford.

Clutton-Brock, T.H., Albon, S.D. & Guinness, F.E. (1987b) Interactions between population-density and maternal characteristics affecting fecundity and juvenile survival in red deer. *Journal of Animal Ecology* **56,** pp. 857-871.

Clutton-Brock, T.H., Albon, S.D. & Guinness, F.E. (1988) Reproductive Success in Male and Female Red Deer. *Reproductive Success - Studies of Individual Variation in Contrasting Breeding Systems* (ed Clutton-Brock, T.H.), pp. 325-343. The University of Chicago Press, Chicago and London.

Clutton-Brock, T.H., Albon, S.D. & Guinness, F.E. (1989) Fitness costs of gestation and lactation in wild mammals. *Nature* **337,** pp. 260-262.

Clutton-Brock, T.H. & Coulson, T. (2002) Comparative ungulate dynamics: the devil is in the detail. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **357,** pp. 1285-1298.

Clutton-Brock, T.H., Guinness, F.E. & Albon, S.D. (1982) *Red deer. Behaviour and ecology of two sexes*, 1 edn. Edinburgh University Press, Edinburgh.

Clutton-Brock, T.H., Illius, A.W., Wilson, K., Grenfell, B.T., Maccoll, A.D.C. & Albon, S.D. (1997) Stability and instability in ungulate populations: an empirical analysis. *American Naturalist* **149,** pp. 195-219.

Clutton-Brock, T.H., Major, M., Albon, S.D. & Guinness, F.E. (1987a) Early development and population-dynamics in red deer 1. Density-dependent effects on juvenile survival. *Journal of Animal Ecology* **56,** pp. 53-67.

Clutton-Brock, T.H., Price, O.F., Albon, S.D. & Jewell, P.A. (1991) Persistent instability and population regulation in Soay sheep. *Journal of Animal Ecology* **60,** pp. 593-608.

Clutton-Brock, T.H., Price, O. F., Albon, S.D. & Jewell, P.A. (1992) Early development and population fluctuations in Soay sheep. *Journal of Animal Ecology* **61,** pp. 381-396.

Clutton-Brock, T.H., Stevenson, I.R., Marrow, P., MacColl, A.D., Houston, A.I. & McNamara, J.M. (1996) Population fluctuations, reproductive costs and life-history tactics in female Soay sheep. *Journal of Animal Ecology* **65,** pp. 675-689.

Colman, J.E. (2000) *Behaviour patterns of wild reindeer in relation to sheep and parasitic flies.* Dr. Scient thesis. Univeristy of Oslo.

Coulson, T., Catchpole, E.A., Albon, S.D., Morgan, B.J., Pemberton, J.M., Clutton-Brock, T.H., Crawley, M.J. & Grenfell, B.T. (2001) Age, sex, density, winter weather, and population crashes in Soay sheep. *Science* **292,** pp. 1528-1531.

Coulson, T., Milner-Gulland, E.J. & Clutton-Brock, T.H. (2000) The relative roles of density and climatic variation on population dynamics and fecundity rates in three contrasting

ungulate species. *Proceedings of the Royal Society of London Series B - Biological Sciences* **267,** pp. 1771-1779.

Cox, D.R. & Snell, E.J. (1989) *Analysis of binary data*. Chapman and Hall, London.

DeYoung, R.W., Hellgren, E.C., Fulbright, T.E., Robbins, W.F. & Humphreys, I.D. (2000) Modeling nutritional carrying capacity for translocated desert bighorn sheep in western Texas. *Restoration Ecology* **8,** pp. 57-65.

Eberhardt, L.L. (2002) A paradigm for population analysis of long-lived vertebrates. *Ecology* **83,** pp. 2841-2854.

Festa-Bianchet, M. & Jorgenson, J.T. (1998) Selfish mothers: reproductive expenditure and resource availability in bighorn ewes. *Behavioral Ecology* **9,** pp. 144-150.

Festa-Bianchet, M., Jorgenson, J.T., Bérubé, C.H., Portier, C. & Wishart, W.D. (1997) Body mass and survival of bighorn sheep. *Canadian Journal of Zoology* **75,** pp. 1372-1379.

Fitz-Patrick, E.A. (1997) Arctic soils and permafrost. *Ecology of Arctic Environments* (eds Woodin,S.J. & Marquiss,M.), pp. 1-40. Blackwell Science, Oxford.

Focardi, S., Pelliccioni, E.R., Petrucco, R. & Toso, S. (2002) Spatial patterns and density dependence in the dynamics of a roe deer (*Capreolus capreolus*) population in central Italy. *Oecologia* **130,** pp. 411-419.

Forchhammer, M.C. (2000) Timing of foetal growth spurts can explain sex ratio variation in polygynous mammals. *Ecology Letters* **3,** pp. 1-4.

Forchhammer, M.C., Clutton-Brock, T.H., Lindström, J. & Albon, S.D. (2001) Climate and population density induce long-term cohort variation in a northern ungulate. *Journal of Animal Ecology* **70,** pp. 721-729.

Forchhammer, M.C., Post, E., Stenseth, N.C. & Boertmann, D.M. (2002) Long-term responses in arctic ungulate dynamics to changes in climatic and trophic processes. *Population Ecology* **44,** pp. 113-120.

Fowler, C.W. (1981) Density dependence as related to life history strategy. *Ecology* **62,** pp. 602-610.

Fowler, C.W. (1987) A Review of Density Dependence in Populations of Large Animals. *Current Mammalogy* (ed Genoways,H.H.), pp. 401-441. Plenum Press, New York.

Gaare, E. & Tømmervik, H. Bevanger, K. & Olden, L.L. Overvåking av lavbeiter i Finnmark. 638, 1-31. 2000. NINA. NINA Oppdragsmelding.

Gaillard, J.M., Delorme, D., Boutin, J.M., Van Laere, G. & Boisaubert, B. (1996) Body mass of roe deer fawns during winter in 2 contrasting populations. *Journal of Wildlife Management* **60,** pp. 29-36.

Gaillard, J.M., Festa-Bianchet, M. & Yoccoz, N.G. (1998) Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. *Trends in Ecology and Evolution* **13,** pp. 58-63.

Gaillard, J.M., Festa-Bianchet, M. & Yoccoz, N.G. (2001) Population ecology - not all sheep are equal. *Science* **292,** pp. 1499-1500.

Gaillard, J.M., Festa-Bianchet, M., Yoccoz, N.G., Loison, A. & Toïgo, C. (2000) Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics* **31,** pp. 367-393.

Gaillard, J.M. & Yoccoz, N.G. (upubliserte data) Temporal variation in survival of mammals and it's impact on fitness: a case of environmental canalization?

Gerhart, K.L., Russell, D.E., Van Dewetering, D., White, R.G. & Cameron, R.D. (1997) Pregnancy of adult caribou (*Rangifer tarandus*): evidence for lactational infertility. *Journal of Zoology* **242,** pp. 17-30.

Guinness, F.E., Clutton-Brock, T.H. & Albon, S.D. (1978) Factors affecting calf mortality in red deer (*Cervus elaphus*). *Journal of Animal Ecology* **47,** pp. 817-832.

Hanssen-Bauer, I. & Førland, E.J. Annual and seasonal precipitation variations in Norway 1896-1997. 27/98 KLIMA, 1-37. 1998. Oslo, Norwegian Meteorological Institute. DNMI - Rapport.

Helle, T. & Kojola, I. (1993) Reproduction and mortality of Finnish semi-domesticated reindeer in relation to density and management strategies. *Arctic* **46,** pp. 72-77.

Helle, T. & Kojola, I. (1994) Body-mass variation in semidomesticated reindeer. *Canadian Journal of Zoology* **72,** pp. 681-688.

Helle, T., Niva, A. & Kojola, I. (2001) Impact of snow cover on the reindeer population in Käsivarsi, NW Finland: is North Atlantic Oscillation (NAO) involved? *Suomen Riista* **47,** pp. 75-85.

Helle, T. & Tarvainen, L. (1984) Effects of insect harrassment on weight gain and survival in reindeer calves. *Rangifer* **4,** pp. 24-27.

Henriksen, P. (1997) *Aschehoug & Gyldendals Store Leksikon*. Kunnskapsforlaget, Oslo.

Hixon, M.A., Pacala, S.W. & Sandin, S.A. (2002) Population regulation: historical context and contemporary challenges of open vs. closed systems. *Ecology* **83,** pp. 1490-1508.

Hjeljord, O. & Histøl, T. (1999) Range-body mass interactions of a northern ungulate - a test of hypothesis. *Oecologia* **119,** pp. 326-339.

Horton, R.L. (1978) *The general linear model : data analysis in the social and behavioral sciences*. McGraw-Hill., New York.

Jedrzejewski, W., Schmidt, K., Theuerkauf, J., Jedrzejewska, B., Selva, N., Zub, K. & Szymura, L. (2002) Kill rates and predation by wolves on ungulate populations in Bialowieza primeval forest (Poland). *Ecology* **83,** pp. 1341-1356.

Johnson, D.H. (1999) The insignificance of statistical significance testing. *Journal of Wildlife Management* **63,** pp. 763-772.

Keech, M.A., Bowyer, R.T., Ver Hoef, J.M., Boertje, R.D., Dale, B.W. & Stephenson, T.R. (2000) Life-history consequences of maternal condition in Alaskan moose. *Journal of Wildlife Management* **64,** pp. 450-462.

Kleinbaum, D.G., Kupper, L.L., Muller, K.E. & Nizam, A. (1998) *Applied Regression Analysis and Other Multivaiable Methods*, 3 edn. Duxbury Press, Pacific Grove.

Kojola, I. (1993) Early maternal investment and growth in reindeer. *Canadian Journal of Zoology* **71,** pp. 753-758.

Kruuk, L.E., Clutton-Brock, T.H., Rose, K.E. & Guinness, F.E. (1999) Early determinants of lifetime reproductive success differ between the sexes in red deer. *Proceedings of the Royal Society of London Series B - Biological Sciences.* **266,** pp. 1655-1661.

Kumpula, J. (2001) *Productivity of the semidomesticated reindeer (Rangifer t. tarandus* L.*) stock and carrying capacity of pastures in Finland during 1960-1990's.* PhD thesis. University of Oulu.

Kumpula, J., Colpaert, A. & Nieminen, M. (1998) Reproduction and productivity of semidomesticated reindeer in northern Finland. *Canadian Journal of Zoology* **76,** pp. 269-277.

Kumpula, J. & Nieminen, M. (1992) Pastures, calf production and carcass weights of reindeer calves in the Orianniemi co-operative. *Rangifer* **12,** pp. 93-104.

Lack, D. (1954) *The natural regulation of animal numbers.* Oxford university Press, London.

Lack, D. (1966) *Population studies of birds*. Clarendon Press, London.

Langvatn, R., Albon, S.D., Burkey, T. & Clutton-Brock, T.H. (1996) Climate, plant phenology and variation in age of first reproduction in a temperate herbivore. *Journal of Animal Ecology* **65,** pp. 653-670.

Lavigueur, L. & Barrette, C. (1992) Suckling, weaning, and growth in captive woodland caribou. *Canadian Journal of Zoology* **70,** pp. 1753-1766.

Leader-Williams, N. (1988) *Reindeer on South Georgia : the ecology of an introduced population*. Cambridge University Press., Cambridge.

Lebreton, J.D., Burnham, K.P., Clobert, J. & Anderson, D.R. (1992) Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals - a unified approach with case-studies. *Ecological Monographs* **62,** pp. 67-118.

Lindsey, J.K. (1997) *Applying generalized linear models*. Springer., New York.

Lindström, J. (1999) Early development and fitness in birds and mammals. *Trends in Ecology and Evolution* **14,** pp. 343-348.

Lindström, J. & Kokko, H. (2002) Cohort effects and population dynamics. *Ecology Letters* **5,** pp. 338-344.

Loison, A. & Langvatn, R. (1998) Short- and long-term effects of winter and spring weather on growth and survival of red deer in Norway. *Oecologia* **116,** pp. 489-500.

Loison, A., Langvatn, R. & Solberg, E.J. (1999) Body mass and winter mortality in red deer calves: disentangling sex and climate effects. *Ecography* **22,** pp. 20-30.

Løvås, G.G. (1999) *Statistikk - for universiteter og høgskoler*, 1 edn. Universitetsforlaget AS, Oslo.

Mathiesen, S.D., Haga, Ø.E., Kaino, T. & Tyler, N.J.C. (2000) Diet composition, rumen papillation and maintenance of carcass mass in female norwegian reindeer (*Rangifer tarandus tarandus*) in winter. *Journal of Zoology* **251,** pp. 129-138.

McEwan, E.H. & Whitehead, P.E. (1971) Measurement of the milk intake of reindeer and caribou calves using tritated water. *Canadian Journal of Zoology* **49,** pp. 443-447.

McNamara, J.M. & Houston, A.I. (1996) State-dependent life histories. *Nature* **380,** pp. 215-221.

McNeilly, A.S. & Fraser, H.M. (1987) Effect of gonadotropin-releasing-hormone agonist-induced suppression of LH and FSH on follicle growth and corpus-luteum function in the ewe. *Journal of Endocrinology* **115,** pp. 273-282.

Metcalfe, N.B. & Monaghan, P. (2001) Compensation for a bad start: grow now, pay later? *Trends in Ecology and Evolution* **16,** pp. 254-260.

Milner, J.M., Albon, S.D., Illius, A.W., Pemberton, J.M. & Clutton-Brock, T.H. (1999b) Repeated selection of morphometric traits in the Soay sheep on St Kilda. *Journal of Animal Ecology* **68,** pp. 472-488.

Milner, J.M., Elston, D.A. & Albon, S.D. (1999a) Estimating the contributions of population density and climatic fluctuations to interannual variation in survival of Soay sheep. *Journal of Animal Ecology* **68,** pp. 1235-1247.

Moen, A. (1998) *Nasjonalatlas for Norge: Vegetasjon*. Statens Kartverk, Hønefoss.

Moen, R., Olsen, M.A., Haga, Ø.E., Sørmo, W., Aagnes Utsi, T.H. & Mathiesen, S.D. (1998) Digestion of timothy silage and hay in reindeer. *Rangifer* **18,** pp. 35-45.

Mousseau, T.A. & Fox, C. W. (1998) The adaptive significance of maternal effects. *Trends in Ecology and Evolution* **13,** pp. 403-407.

Mysterud, A., Yoccoz, N.G., Stenseth, N.C. & Langvatn, R. (2001a) Effects of age, sex and density on body weight of norwegian red deer: evidence of density-dependent senescence. *Proceedings of the Royal Society of London Series B - Biological Sciences* **268,** pp. 911-919.

Mysterud, A., Stenseth, N.C., Yoccoz, N.G., Langvatn, R. & Steinheim, G. (2001b) Nonlinear effects of large-scale climatic variability on wild and domestic herbivores. *Nature* **410,** pp. 1096-1099.

Mysterud, A., Langvatn, R., Yoccoz, N.G. & Stenseth, N.C. (2001c) Plant phenology, migration and geographical variation in body weight of a large herbivore: the effect of a variable topography. *Journal of Animal Ecology* **70,** pp. 915-923.

Mårrell, A. (2001) *Summer Feeding Behaviour of Reindeer and Its Relation to the Food Resource.* Licentiate thesis. Swedish University of Agricultural Sciences.

Oksanen, A. (1999) *Endectocide treatment of the reindeer.* Dr. scient thesis. University of Helsinki.

Oksanen, A., Norberg, H. & Nieminen, M. (1998) Ivermectin treatment did not increase slaughter weight of first-year reindeer calves. *Preventive Veterinary Medicine* **35,** pp. 209-217.

Ottersen, G., Planque, B., Belgrano, A., Post, E., Reid, P.C. & Stenseth, N.C. (2001) Ecological effects of the North Atlantic Oscillation. *Oecologia* **128,** pp. 1-14.

Peterson,R.O., Page, R.E. & Dodge, K.M. (1984) Wolves, moose, and the allometry of population cycles. *Science* **224,** pp. 1350-1352.

Picton, H.D. (1979) A climate index and mule deer fawn survival in Montana. *International journal of Biometeorology* **23,** pp. 115-122.

Portier, C., Festa-Bianchet, M., Gaillard, J.M., Jorgenson, J.T. & Yoccoz, N.G. (1998) Effects of density and weather on survival of bighorn sheep lambs (*Ovis canadensis*). *Journal of Zoology* **245,** pp. 271-278.

Post, E. & Klein, D.R. (1999) Caribou calf production and seasonal range quality during a population decline. *Journal of Wildlife Management* **63,** pp. 335-345.

Post, E. & Stenseth, N.C. (1999) Climatic variability, plant phenology, and northern ungulates. *Ecology* **80,** pp. 1322-1339.

Post, E., Stenseth, N.C., Langvatn, R. & Fromentin, J.M. (1997) Global climate change and phenotypic variation among red deer cohorts. *Proceedings of the Royal Society of London Series B - Biological Sciences* **264,** pp. 1317-1324.

Post, E., Stenseth, N.C., Peterson, R.O., Vucetich, J. A. & Ellis, A.M. (2002) Phase dependence and population cycles in a large-mammal predator-prey system. *Ecology* **83,** pp. 2997-3002.

Putman, R.J., Langbein, J., Hewison, A.J.M. & Sharma, S.K. (1996) Relative roles of density-dependent and density-independent factors in population dynamics of british deer. *Mammal Review* **26,** pp. 81-101.

Reimers, E. (1983) Reproduction in wild reindeer in norway. *Canadian Journal of Zoology* **61,** pp. 211-217.

Reindriftsforvaltningen. Ressursregnskap for reindriftsnæringen. 1-144. 2002. Alta, Bjørkmanns.

Robinson, D.H. & Wainer, H. (2002) On the past and future of null hypothesis significance testing. *Journal of Wildlife Management* **66,** pp. 263-271.

Rognmo, A., Markussen, K.A., Jacobsen, E., Grav, H. J. & Blix, A.S. (1983) Effects of improved nutrition in pregnant reindeer on milk quality, calf birth weight, growth, and mortality. *Rangifer* **3,** pp. 10-18.

Ropstad, E., Lenvik, D., Bø, E., Fjellheim, M.M. & Romsås, K. (1991) Ovarian function and pregnancy rates in reindeer calves (*Rangifer tarandus*) in southern Norway. *Theriogenology* **36,** pp. 295-305.

Rose, K.E., Clutton-Brock, T.H. & Guinness, F.E. (1998) Cohort variation in male survival and lifetime breeding success in red deer. *Journal of Animal Ecology* **67,** pp. 979-986.

Royston, J.P. (1982) An extension of Shapiro and Wilk's w test for normality to large samples. *Applied Statistics* **32,** pp. 115-124.

Russell, D.E., Gerhart, K.L., White, R.G. & Van Dewetering, D. (1998) Detection of early pregnancy in caribou: evidence for embryonic mortality. *Journal of Wildlife Management* **62,** pp. 1066-1075.

Rødven, R. & Tyler, N.J.C. (2001a) Short-term loss in body mass in reindeer. *Rangifer Report* **5**, pp. 82-82.

Rødven, R., Forchhammer, M.C. & Tyler, N.J.C. (2001b) Environmental variability and live body mass of reindeer calves at weaning. 9th North American Caribou Workshop. Presentasjon.

Rødven, R., Forchhammer, M.C., Tveraa, T. & Tyler, N.J.C. (2002) Life history consequences of variation in early development in female reindeer calves (*Rangifer tarandus tarandus*). 5th International Deer Biology Congress. Poster.

San José, C., Braza, F. & Aragón, S. (1999) The effect of age and experience on the reproductive performance and prenatal expenditure of resources in female fallow deer (*Dama dama*). *Canadian Journal of Zoology* **77,** pp. 1717-1722.

SAS Institute Inc. (1990) SAS for Windows.

Skogland, T. (1983) The effects of density dependent resource limitation on size of wild reindeer. *Oecologia* **60,** pp. 156-168.

Skogland, T. (1984) The effects of food and maternal conditions on fetal growth and size in wild reindeer. *Rangifer* **4,** pp. 39-46.

Skogland, T. (1985) The effects of density-dependent resource limitations on the demography of wild reindeer. *Journal of Animal Ecology* **54,** pp. 359-374.

Skogland, T. (1990) Density dependence in a fluctuating wild reindeer herd - maternal vs offspring effects. *Oecologia* **84,** pp. 442-450.

Solberg, E.J., Sæther, B.E., Strand, O. & Loison, A. (1999) Dynamics of a harvested moose population in a variable environment. *Journal of Animal Ecology* **68,** pp. 186-204.

StatSoft Inc. (2001) STATISTICA (data analysis software system), version 6 for Windows.

Stearns, S.C. (1992) *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, Oxford.

Stenseth, N.C., Mysterud, A., Ottersen, G., Hurrell, J. W., Chan, K.S. & Lima, M. (2002) Ecological effects of climate fluctuations. *Science* **297,** pp. 1292-1296.

Sæther, B.E. (1985) Annual variation in carcass weight of norwegian moose in relation to climate along a latitudinal gradient. *Journal of Wildlife Management* **49,** pp. 977-983.

Sæther, B.E. (1997) Environmental stochasticity and population dynamics of large herbivores: a search for mechanisms. *Trends in Ecology and Evolution* **12,** pp. 143-149.

Sæther, B.E., Andersen, R., Hjeljord, O. & Heim, M. (1996) Ecological correlates of regional variation in life history of the moose *Alces alces*. *Ecology* **77,** pp. 1493-1500.

Sæther, B.E. & Haagenrud, H. (1983) Life history of the moose (*Alces alces*): fecundity rates in relation to age and carcass weight. *Journal of Mammalogy* **64,** pp. 226-232.

Sæther, B.E. & Heim, M. (1993) Ecological correlates of individual variation in age at maturity in female moose (*Alces alces*) - the effects of environmental variability. *Journal of Animal Ecology* **62,** pp. 482-489.

Tveraa, T., Fauchald, P., Henaug, C. & Yoccoz, N.G. (2001) Naturlig produksjon og høsting i reindriftsnæringen. NINA rapport 1-8.

Tyler, N.J.C., Fauchald, P., Johansen, O. & Christiansen, H.R. (1999) Seasonal inappetance and weight loss in female reindeer in winter. *Ecological Bulletins* **47,** pp. 105-116.

Unsworth, J.W., Pac, D.F., White, G.C. & Bartmann, R.M. (1999) Mule deer survival in Colorado, Idaho, and Montana. *Journal of Wildlife Management* **63,** pp. 315-326.

Van der Wal, R., Madan, N., van Lieshout, S., Dormann, C., Langvatn, R. & Albon, S.D. (2000) Trading forage quality for quantity? Plant phenology and patch choice by Svalbard reindeer. *Oecologia* **123,** pp. 108-115.

Van Soest, P.J. (1994) *Nutritional ecology of the ruminant*, 2 edn. Cornell University Press, New York.

Vincent, J.P., Bideau, E., Hewison, A.J.M. & Angibault, J.M. (1995) The influence of increasing density on body-weight, kid production, home-range and winter grouping in roe deer (*Capreolus capreolus*). *Journal of Zoology* **236,** pp. 371-382.

Weladji, R.B., Klein, D.R., Holand, Ø. & Mysterud, A. (2002) Comparative response of *Rangifer tarandus* and other nothern ungulates to climatic variability. *Rangifer* **22,** pp. 33-50.

Yoccoz, N.G. (1991) Use, overuse, and misuse of significance tests in evolutionary biology and ecology. *Bulletin of the Ecological Society of America* **72,** pp. 106-111.

Zar, J.H. (1999) *Biostatistical Analysis*, 4 edn. Prentice Hall, New Jersey.