

## Elgens genetiske struktur i Norge

Erling J. Solberg  
Knut H. Røed  
Øystein Flagstad  
Bernt Erik Sæther  
Morten Heim  
Reidar Andersen  
Christer M. Rolandsen



## **NINAs publikasjoner**

### **NINA Rapport**

Dette er en ny, elektronisk serie fra 2005 som erstatter de tidligere seriene NINA Fagrapport, NINA Oppdragsmelding og NINA Project Report. Normalt er dette NINAs rapportering til oppdragsgiver etter gjennomført forsknings-, overvåkings- eller utredningsarbeid. I tillegg vil serien favne mye av instituttets øvrige rapportering, for eksempel fra seminarer og konferanser, resultater av eget forsknings- og utredningsarbeid og litteraturstudier. NINA Rapport kan også utgis på annet språk når det er hensiktsmessig.

### **NINA Temahefte**

Som navnet angir behandler temaheftene spesielle emner. Heftene utarbeides etter behov og serien favner svært vidt; fra systematiske bestemmelsesnøkler til informasjon om viktige problemstillinger i samfunnet. NINA Temahefte gis vanligvis en populærvitenskapelig form med mer vekt på illustrasjoner enn NINA Rapport.

### **NINA Fakta**

Faktaarkene har som mål å gjøre NINAs forskningsresultater raskt og enkelt tilgjengelig for et større publikum. De sendes til presse, ideelle organisasjoner, naturforvaltningen på ulike nivå, politikere og andre spesielt interesserte. Faktaarkene gir en kort framstilling av noen av våre viktigste forskningstema.

### **Annen publisering**

I tillegg til rapporteringen i NINAs egne serier publiserer instituttets ansatte en stor del av sine vitenskapelige resultater i internasjonale journaler, populærfaglige bøker og tidsskrifter.

**Norsk institutt for naturforskning**

# **Elgens genetiske struktur i Norge**

Erling J. Solberg

Knut H. Røed

Øystein Flagstad

Bernt Erik Sæther

Morten Heim

Reidar Andersen

Christer M. Rolandsen

Solberg, E. J., Røed, K. H., Flagstad, Ø., Sæther, B.-E., Heim, M., Andersen, R., Rolandsen, C. M. 2009. Elgens genetiske struktur i Norge. NINA Rapport 467. 35 s.

Trondheim, april 2009

ISSN: 1504-3312

ISBN: 978-82-426-2037-8

RETTIGHETSHAVER

© Norsk institutt for naturforskning

Publikasjonen kan siteres fritt med kildeangivelse

TILGJENGELIGHET

Åpen

PUBLISERINGSTYPE

Digitalt dokument (pdf)

KVALITETSSIKRET AV

Inga E. Bruteig

ANSVARLIG SIGNATUR

Inga E. Bruteig (sign.)

OPPDRAGSGIVER(E)

NINA, DN, kommuner

FORSIDEBILDE

Elgku i Engerdal, Erling J. Solberg

NØKKEWORD

*Alces alces*, DNA-mikrosatellitter, elg, fylker, genetikk, kommuner, mtDNA, Norge, overvåking, rekrutteringsrater, slaktevekt

KEY WORDS

*Alces alces*, carcass mass, counties, DNA-microsatellites, genetics, monitoring, moose, mtDNA, municipalities, Norway, recruitment rates

KONTAKTOPPLYSNINGER

**NINA hovedkontor**

7485 Trondheim  
Telefon: 73 80 14 00  
Telefaks: 73 80 14 01

**NINA Oslo**

Gaustadalléen 21  
0349 Oslo  
Telefon: 73 80 14 00  
Telefaks: 22 60 04 24

**NINA Tromsø**

Polarmiljøsentret  
9296 Tromsø  
Telefon: 77 75 04 00  
Telefaks: 77 75 04 01

**NINA Lillehammer**

Fakkeltgården  
2624 Lillehammer  
Telefon: 73 80 14 00  
Telefaks: 61 22 22 15

[www.nina.no](http://www.nina.no)

## Sammendrag

Solberg, E. J., Røed, K. H., Flagstad, Ø., Sæther, B.-E., Heim, M., Andersen, R., Rolandsen, C. M. 2009. Elgens genetiske struktur i Norge. NINA Rapport 467. 35 s.

Elgen er en viktig naturressurs i Norge med stor økonomisk og rekreasjonsmessig betydning. Til tross for dette vet vi lite om elgens genetiske variasjon, og således evnen den norske elgen har til å takle forandringer i miljøet eller potensielt negative effekter av høsting. Basert på historiske kilder som antyder at den skandinaviske elgbestanden var svært lav for 150-200 år siden, er det imidlertid grunn til å anta at dagens elg er etterkommere av et begrenset antall individer og at den genetiske variasjonen følgelig er lav.

For å undersøke hvorvidt dette kan være tilfelle, samt få en bedre oversikt over den genetiske bestandsstrukturen, har vi analysert den genetiske variasjonen i den norske elgbestanden. Analysene er basert på vevsprøver fra 585 elg innsamlet fra 159 kommuner fordelt over hele elgens utbredelsesområde i Norge. Alle individene ble analysert for genetisk variasjon i 15 mikrosatellitter, hvorav 130 individer også ble analysert for variasjon i mitokondrielt DNA (mtDNA). I tillegg undersøkte vi hvordan den genetiske struktureringen samvarierte med elgens vekt og reproduksjon i de forskjellige delene av utbredelsesområdet.

Alle de 15 mikrosatellittene viste betydelig grad av variasjon. Antall alleler registrert per mikrosatellitt varierte fra 4 til 13 med en middelvei på 7,5. Gendiversiteten varierte fra 0,30 til 0,79 mellom mikrosatellitter, med et gjennomsnitt på 0,66. Gjennomgående fant vi høyere genetisk variasjon - uttrykt som heterozygositet, allelrikdom og antall private alleler - hos elg fra Sør-Trøndelag til Finnmark, samt i Oppland og grensefylkene til Sverige. Fra Buskerud til Rogaland var den genetiske variasjonen lavere. Også på Vestlandet (Møre til Hordaland) var den genetiske variasjonen høyere, mest sannsynlig fordi denne bestanden er etablert av immigranter fra både Østlandet og Trøndelag.

Variasjonen i mtDNA viste det samme geografiske mønsteret. Totalt registrerte vi 7 haplotyper, hvorav 4 kun ble registrert i ett eller to individer. Flest haplotyper registrerte vi i Finnmark og Troms (4) og i grensefylkene på Østlandet (4). I Øst- og Sørlandsfylkene fra Oppland til Rogaland registrerte vi kun 2 haplotyper. To av de mest sjeldne haplotypene er tidligere registrert hos elg i Finland, mens en av de mest vanlige haplotypene tidligere er registrert i Sverige.

Basert på allelvariasjonen i mikrosatellittene fant vi at den norske elgbestanden kan struktureres i 2-5 genetiske delbestander. Denne inndelingen gav en sørlig og en nordlig hovedbestand, der grensen ligger mellom Trøndelag og Østlandet. Den nordlige bestanden kan ytterligere struktureres i en delbestand nord (nordnorsk bestand) og en sør for Salten i Nordland (midtnorsk bestand). I sør kan bestanden struktureres i en østlig delbestand, hovedsakelig i fylkene Hedmark, Akershus og Østfold (østnorsk-øst bestand), og en sørvestlig delbestand fra Telemark til Rogaland (sørnorsk bestand). Mellom disse bestandene, i Oppland, Buskerud og Vestfold, er det antydning av en tredje sørlig delbestand (østnorsk-vest bestand). Også elgen fra Hordaland og Sogn og Fjordane synes å tilhøre denne delbestanden, noe som samsvarer med at denne også er den nærmeste potensielle kildebestanden.

Resultatet av de genetiske analysene er i samsvar med de historiske kildene som antyder at elgen var utryddet fra det meste av Norge i første halvdel av 1800-tallet, og kun tilbake i deler av Hedmark, Trøndelag, og et fåtall små bestander lenger øst i Sverige og i Finland. De genetiske forskjellene mellom elgen på Østlandet og den midtnorske bestanden kan således være et resultat av isolasjon og genetisk drift i denne perioden eller det kan skyldes genetiske forskjeller som eksisterte i bestanden før bestandsflaskehalsen på 1800-tallet.

En slik forklaring betyr også at det meste av dagens norske elgbestand er et produkt av innvandring fra disse kildebestandene. Fordi antallet individer som grunnlegger nye bestander ofte er få og ikke representerer hele den genetiske bredden i kildebestandene, kan dette forkla-

re hvorfor den genetiske variasjonen er lavere i de mer vestlige delbestandene på Øst- og Sørlandet. På Vestlandet får vi det motsatte forholdet fordi elg fra to forskjellige kildebestander (Hedmark og Trøndelag) møtes og hybridiserer.

Elgbestanden i Finnmark og Troms fremstår mer som et resultat av innvandring fra Nord-Sverige, Finland og/eller Russland enn fra bestander lenger sør i Sverige og Norge. Dette støttes av at bestanden i dette området hadde flest antall private alleler, hvilket vil si alleler som kun finnes i denne men ikke andre undersøkte delbestander. Tilsvarende fant vi at 3 av 7 mtDNA haplotyper ble funnet i Finnmark-Troms, men ikke i noen av de andre delbestandene.

Basert på jegerrapporterte elgobservasjoner fant vi at andelen ku med kalv og tvillingraten (antall kalv per kalvku) fordelte seg signifikant forskjellig mellom kommuner med forskjellig bestandstilknytning. De høyeste verdiene fant vi i kommuner med nordnorsk og midtnorsk bestandstilknytning, mens kommuner med østnorsk-vest og sørnorsk bestandstilknytning hadde generelt lavere verdier. Det var også en tendens til at elg med sørlig bestandstilknytning var noe lettere ved en gitt alder enn elg med nordlig bestandstilknytning.

Hvorvidt dette avspeiler et årsaksforhold er usikkert da mye av variasjonen i bestandskondisjon i Norge er et resultat av endringer som har inntruffet i løpet av de siste 10-15 årene, og som delvis kan forklares av tetthetsavhengig næringsbegrensning. Det er likevel mye som tyder på at det eksisterer morfologiske og reproduktive forskjeller mellom elgen i Nord- og Sør-Norge som delvis kan ha genetiske årsaker.

Det samlede materialet for Norge gav ingen antydninger om at den norske elgbestanden nylig har gjennomgått en bestandsflaskehals av kort varighet. Splitter vi materialet opp i fylker finner vi likevel en tendens til flaskehalseffekt i flere sørlige fylker, men ikke i nord. Dette kan tyde på at bestandsreduksjonen på 1800-tallet kanskje først og fremst påvirket de sørlige bestandene, mens de nordlige bestandene i mindre grad er tappet for alleler og/eller at de har hatt jevnlig kontakt med bestander lenger øst.

Ut fra et bevaringsbiologisk perspektiv er det ønskelig at den genetiske variasjonen som er tilbake i den norske elgbestanden ikke forringes ytterligere. Høy genetisk variasjon kan være avgjørende for at elgen klarer å takle de pågående klimaendringene, samt andre menneskeskapte endringer i miljøet. Det er også en økende forståelse av at jakt og høsting har negative effekter på den genetiske variasjonen i viltbestander, men mer forskning er nødvendig for å avklare hvorvidt jakt taper den norske elgbestanden for genetisk variasjon. I påvente av bedre kunnskap om slike aspekter bør forvaltningen innta en konservativ holdning til selektiv jakt. Tilsvarende tror vi det er viktig å etablere genetisk overvåking av den norske elgen, og de andre hjorteviltartene. Materialet som inngår i denne rapporten vil i så henseende utgjøre et verdifullt referansemateriale for fremtidige gjentak.

Erling J. Solberg, Øystein Flagstad & Morten Heim, Norsk institutt for naturforskning, 7485 Trondheim. [erling.solberg@nina.no](mailto:erling.solberg@nina.no)

Knut H. Røed, Norges veterinærhøgskole, Postboks 81 46 Dep., 0033 Oslo

Christer Moe Rolandsen, NINA naturdata, c/o Norsk institutt for naturforskning, 7485 Trondheim.

Bernt-Erik Sæther, Institutt for biologi, Norges teknisk-naturvitenskapelige universitet (NTNU), 7491 Trondheim.

Reidar Andersen, NTNU Vitenskapsmuseet, Seksjon for naturhistorie, 7005 Trondheim.

## Abstract

Solberg, E. J., Røed, K. H., Flagstad, Ø., Sæther, B.-E., Heim, M., Andersen, R., Rolandsen, C. M. 2009. The genetic structure of moose in Norway. NINA Report 467. 35 pp.

The moose is an important wildlife resource in Norway with large economic and recreational value. Still, we have little information about the genetic variation and population structure of the Norwegian moose population, and thus its potential to cope with environmental changes and effects of hunting. However, based on historical records we have reasons to believe that the current large and widespread population originates from a few individuals surviving in the border area between Norway and Sweden (in the counties of Hedmark and Trøndelag) in the early 1800s, and consequently that the genetic variation can be low.

To get a better overview of these aspects we examined the population structure and genetic diversity of moose in Norway based on tissue samples from 585 moose killed during the hunting season in 2005 and 2007. The samples were collected from 159 municipalities within all parts of the distributional range of moose in Norway. All moose were analyzed for variation in 15 microsatellites while 130 moose were also analyzed for variation in mitochondrial DNA (mtDNA). In addition, we examined to what extent carcass mass and reproductive rates varied between subpopulations with different genetic characteristics.

The number of alleles recorded on each microsatellite ranged from 4 to 13, with a mean value of 7.5. The average gene diversity was 0.66, ranging from 0.30 to 0.79 among microsatellites. In general, we found higher heterozygosity, allele richness and number of private alleles in moose from Sør-Trøndelag to Finnmark, as well as in the counties of Oppland, Hedmark, Akershus and Østfold. In the eastern and southern counties from Buskerud to Rogaland the genetic variation was lower. Also on the west coast (Møre og Romsdal to Hordaland), the genetic variation was relatively high, most likely because this population is founded by immigrants from both Trøndelag and Hedmark.

The variation in mtDNA showed a similar geographical pattern. In total we recorded 7 different mtDNA haplotypes, of which 4 were found in only one or two specimens. We recorded most haplotypes in moose from Troms and Finnmark (4) in the very north, and in moose from the border counties in Southeast Norway (4). In the eastern and southern counties from Oppland to Rogaland we recorded only 2 haplotypes. Two of the less common haplotypes have previously also been recorded in Finland, whereas one of the most common haplotypes has been recorded in Sweden.

Based on the microsatellite variation, the Norwegian moose population can be structured into 2-5 different subpopulations. The most distinct split was between a northern and a southern subpopulation, where the border zone is between the counties of Sør-Trøndelag and Oppland-Hedmark. The northern subpopulation can further be structured into two subpopulations, one north (northern Norwegian subpopulation) and one south (central Norwegian subpopulation) of Salten in the county of Nordland. In the south, the population can be structured into an eastern subpopulation (eastern Norwegian subpopulation), mainly covering the counties of Hedmark, Akershus and Østfold, and a subpopulation in southwest (southern Norwegian subpopulation) from Telemark to Rogaland. In between these subpopulations – in the counties of Oppland, Buskerud and Vestfold - there are some evidences of a third subpopulation (western Norwegian subpopulation). Also the moose in Sogn og Fjordane and Hordaland on the west coast seems to belong to this population, indicating that the population in this area is founded by immigrants from the east. Further north, in Møre og Romsdal, the moose is more similar to the moose in the central Norwegian population.

The results correspond with historical records indicating that moose were exterminated from most of Norway in the early 19<sup>th</sup> century, and only present in parts of Trøndelag and Hedmark, as well as in a few populations in Sweden and Finland. Accordingly, moose in most parts of the

present distributional range in Norway are most likely descendants of recent immigrants from the source populations in Hedmark and Trøndelag. This can explain why the genetic variation is lower in the more western populations in southeast Norway, i.e. because a limited number of colonizers usually do not represent the full genetic distribution in the source population (founder effects). On the north-west coast of Norway (Hordaland-Møre og Romsdal) we partly observe the opposite effect because founders from two different source populations meet and hybridize. The moose in the northernmost part of Norway (Finnmark and Troms) appear to be stronger influenced by moose populations in Russia, Finland and northern Sweden than populations further south. This is supported by the fact that this population had the highest number of private alleles and unique mtDNA haplotypes.

Based on hunter reported moose observations we found that the calving rate (proportion females with calf/calves) and twinning rate (calves per calf rearing female) varied significantly between subpopulations of different genetic composition. Higher values were found in the northern and central Norwegian moose population, whereas lower values were found in the western and southern Norwegian moose population. A similar non-significant trend was found with respect to carcass mass. Interestingly, the level of genetic heterozygosity was lower in the populations with low recruitment rates. However, it is uncertain to what extent this reflects a causal relationship as the current large spatial variation in moose population condition (reproductive rates and carcass masses) in Norway have occurred relatively recently, and is also related to variation in moose density and food limitation.

The genetic sample provided some indications of a recent bottleneck effect in parts of southern Norway, but not in the north. This suggest that the strong population decrease in the 18<sup>th</sup> and 19<sup>th</sup> century that is indicated by the historical records, first of all affected the moose in Southern Norway, whereas the population in the north probably has been more influenced by larger and more continuous populations further east.

From a conservation point of view it is important that the genetic variation left in the Norwegian moose population is not further reduced. Genetic variation can be crucial for how the moose is able to cope with climatic change and other human-mediated changes in the environment. In addition, harvesting can have negative effects on the genetic variation, but the long term effects are not yet fully understood. Pending better knowledge about the genetic effects of harvesting we therefore advise the moose management to be conservative with respect to very selective harvesting, and suggest that genetic surveys should be part of the regular monitoring of game populations. In this respect, the data analyzed in this study may constitute a valuable reference material to similar studies in the future.

Erling J. Solberg, Øystein Flagstad & Morten Heim, Norwegian Institute for Nature Research, NO-7485 Trondheim. [erling.solberg@nina.no](mailto:erling.solberg@nina.no)

Knut H. Røed, Norwegian School of Veterinary Science, Box 81 46 Dep., NO-0033 Oslo

Christer Moe Rolandsen, NINA naturdata, c/o Norwegian Institute for Nature Research, NO-7485 Trondheim.

Bernt-Erik Sæther, Department of Biology, Norwegian University of Science and Technology (NTNU), NO-7491 Trondheim.

Reidar Andersen, Museum of Natural History and Archaeology, Section of Natural History, NO-7491 Trondheim.



# Innhold

<b>Sammendrag</b> .....	<b>3</b>
<b>Abstract</b> .....	<b>5</b>
<b>Innhold</b> .....	<b>7</b>
<b>Forord</b> .....	<b>8</b>
<b>1 Innledning</b> .....	<b>9</b>
1.1 Elgens globale utbredelse.....	9
1.2 Historisk utbredelse og bestandsutvikling i Skandinavia og Finland .....	10
1.3 Faktorer som påvirker den genetiske variasjonen innen bestander .....	11
1.3.1 Tilfeldig genetisk drift og effektiv bestandsstørrelse .....	11
1.3.2 Genetiske effekter av bestandsekspanasjon og -sammentrekning .....	12
1.3.3 Effekter av høsting.....	12
1.4 Genetiske markører .....	13
<b>2 Studieområde, materiale og metode</b> .....	<b>14</b>
2.1 Labtekniske analyser .....	15
2.1.1 DNA-mikrosatellitter.....	15
2.1.2 Mitokondrielt DNA.....	15
2.2 Bestandsgenetiske analyser .....	15
2.2.1 Genetisk variasjon .....	15
2.2.2 Genetisk strukturering .....	16
2.2.3 Flaskehalsen i bestandsstørrelse .....	16
2.2.4 Genetisk struktur, slaktevekter og rekrutteringsrater .....	16
<b>3 Resultater</b> .....	<b>17</b>
3.1 Genetisk variasjon.....	17
3.1.1 Variasjon i mikrosatellitter.....	17
3.1.2 Variasjon i MtDNA .....	18
3.2 Flaskehalsen og demografisk utvikling .....	18
3.3 Geografisk strukturering av den norske elgbestanden .....	18
3.4 Forholdet mellom genotype og slaktevekt .....	20
3.5 Sammenhenger mellom geografisk strukturering og rekrutteringsrater.....	21
<b>4 Diskusjon</b> .....	<b>23</b>
4.1 Elgens genetiske bestandsstruktur .....	23
4.2 Betydningen av bestandsflaskehalsen på 1800-tallet .....	25
4.3 Variasjonen i reproduksjonsrater og vekt mellom delbestander .....	25
4.4 Forvaltningskonsekvenser og veien videre .....	26
<b>5 Referanser</b> .....	<b>29</b>
<b>6 Appendiks</b> .....	<b>34</b>

## Forord

Denne rapporten oppsummerer resultatene fra et toårig prosjekt omkring elgens genetiske struktur i Norge. Prosjektet ble igangsatt av undertegnede etter en rekke forespørsler fra fjernt og nært omkring den norske elgens genetiske sammensetning og grad av geografisk strukturering. Kontakt ble opprettet med Professor Knut Røed ved Veterinærhøgskolen og senere Øystein Flagstad ved NINA - begge med lang erfaring fra genetiske studier av store pattedyr. I tillegg inngår Professor Bernt Erik Sæther (NTNU), Professor Reidar Andersen (NTNU, Vitenskapsmuseet), Christer M. Rolandsen (NINA naturdata) og Morten Heim (NINA) i prosjektgruppa.

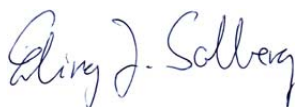
Som følge av den generelle interessen for temaet, og behovet for økonomisk og praktisk hjelp, ble alle norske elgjakkkommuner forespurt om økonomisk støtte og hjelp til å samle inn det nødvendige vevsmaterialet. Av 259 omsøkte elgjakkkommuner bidro 154 kommuner med vevsprøver fra 1-10 elger skutt i 2007, hvorav 88 kommuner også bidro med økonomisk støtte. Disse kommunene takkes for både praktisk og økonomisk hjelp. Tilsvarende takker vi Direktoratet for naturforvaltning og Norges forskningsråd som begge har bidratt økonomisk til prosjektet. Eirin Bjørkvoll, Torunn Moe og Martin G. Hansen takkes for å ha organisert data og etter sjekket geografiske posisjoner.

Spesielt takker vi alle jegerne og lokale forvaltere som har bidratt med å samle inn det nødvendige materialet ute i skogen. Dette gjelder i første rekke de som har samlet inn vevsprøver og registrert andre data fra de skutte elgene. I tillegg har vi i rapporten benyttet sett elg-data fra en rekke kommuner. Hvert år registreres slike data av elgjegere som siden rapporterer dem til kommunale databaser og videre til Hjorteviltregisteret. Begge typer data er uvurderlige i vår streben etter å forstå elgens biologi og økologi. Takk for hjelpen!

Undertegnedes begrensede kunnskaper om genetiske analyser og tolkning av genetiske data ble vesentlig styrket av å lese Hallvar Haanes' utmerkede doktorgradsavhandling: Genetic variation and structure in Norwegian red deer. Mye av teorigrunnet i avhandlingen ble benyttet i herværende rapport.

Analysene som gjennomføres i denne rapporten er på ingen måte uttømmende, og resultatene som framkommer bør derfor vurderes som foreløpige. Mer omfattende analyser av materialet vil bli gjennomført i tiden som kommer. Resultatene av disse analysene vil bli publisert i internasjonale vitenskapelige journaler og i norske populærvitenskaplige magasiner.

Trondheim, april 2009



Erling J Solberg  
Prosjektleder

# 1 Innledning

Etter hvert som viltforvaltningen intensiveres er det økende behov for objektive kriterier som kan beskrive utviklingen innen viltbestander over tid (Hank 1981). Det er derfor etablert program for overvåking av forskjellige viltarter, hvor hovedhensikten er å følge den løpende utviklingen i diverse bestandsegenskaper. Et av de mest omfattende overvåknings-programmene i Norge er overvåkningsprogrammet for elg, hvor utvalgte parametere måles og innsamles fra elg skutt under jakta (eks. slaktevekt, fruktbarhet og alder) i syv forskjellige områder (Solberg m. fl. 2006, 2008). I tillegg pågår det årlig rapportering av antall, kjønn og alder av elg observert av elgjegere i stort sett alle elgjakkkommuner i landet. Fra dette materialet utledes det forskjellige kondisjonsvariabler og bestandsindekser som har vist seg å kunne gi forvaltningen et relativt presist bilde på endringer i bestandskondisjon, -tetthet og -struktur (Solberg m. fl. 2006).

Et element som ikke fanges opp av denne type overvåking er hvordan elgens genetiske sammensetning varierer innen og mellom bestander - og over tid. Slik kunnskap er mindre viktig for den løpende jaktforvaltningen, men kan være viktig for forståelsen av elgens framtidige utviklingsmuligheter i Norge. Spesielt gjelder dette kunnskap om genetisk variasjon (bredden) innen og mellom bestander, og i hvilken grad elgen er genetisk utrustet til å takle framtidige endringer i miljøet. I økende grad erfarer vi at klimaet endrer seg, og den rådene oppfatning blant klimaforskere er at disse prosessene vil forsterkes i fremtiden. Vi kan derfor forvente at fremtidens klima i Norge vil kunne avvike vesentlig fra dagens og at elgens framtidige leveforhold i Norge vil endre seg i takt med dette.

Evnen til å tilpasse seg endringer i miljøet via naturlig seleksjon øker med graden av genetisk variasjon (Hedrick 2004). Så langt besitter vi imidlertid svært lite kunnskap om elgens genetiske struktur i Norge og i hvilken grad det eksisterer genetiske forskjeller mellom enkeltbestander. Tilsvarende har vi lite kunnskap om hvorvidt det genetiske mangfoldet øker eller synker, for eksempel som følge av selektiv jakt (se under). Dette er lite tilfredsstillende ettersom vi først kan ta de nødvendige forvaltningsgrep når vi kjenner til elgens genetiske tilstand, og i hvilken grad det eksisterer elgbestander med spesielle genetiske egenskaper. I denne rapporten har vi tatt sikte på å redusere dette missforholdet mellom dagens begrensede kunnskap om elgens genetik, og utfordringene vi vil møte med hensyn miljøendringer i fremtiden.

Rent praktisk har vi løst dette ved å samle inn vevsprøver fra elg som er skutt i et bredt utvalg av elgjakkkommuner i Norge og siden ekstrahert fra dette materialet forskjellige markører som kan si noe om disse individenes genetiske sammensetning. Basert på variasjonen i disse markørene har vi så forsøkt å beskrive den genetiske strukturen til elgen i Norge, både med hensyn til variasjonen innen og mellom individer, og mellom delbestander. Vi har særlig undersøkt hvorvidt det eksisterer geografiske forskjeller i genetisk sammensetning - og i så fall hvor vi har typiske skillelinjer, og hvorvidt det eksisterer områder av landet med helt spesielle genetiske egenskaper. I den sammenhengen har det vært av spesiell interesse å undersøke hvorvidt dagens genetiske mønster er i samsvar med det vi har av historiske kunnskaper om elgens utbredelse og bestandsutvikling i Norge.

## 1.1 Elgens globale utbredelse

Elgbestanden i Norge utgjør den vestligste utposten av en stor sammenhengende bestand som strekker seg via barskogsområdene i Sverige og Finland, gjennom hele det nordlige Russland og fram til Beringstredet i øst. I sør opptre elgen i Baltikum, i Hviterussland, Polen, Tsjekia og Ukraina, og lenger øst, inn i det nordlige Mongolia og Kina. Videre forekommer elgen i barskogbeltet og delvis på tundraen i Alaska og Canada, med unntak av nordlige tundraområder og Stillehavskysten av Canada. Sør for grensa til USA finnes den i nordlige Rocky Mountains og i de nordøstlige statene. I førhistorisk tid fantes det også elg så langt sør som i Japan og så langt vest som i Irland (Geist 1998). Dagens utbredelse dekker imidlertid fortsatt store deler av den opprinnelige med unntak av enkelte områder i sør og vest i Eurasia (Trense 1989,

Geist 1998, Gill 1990, Schmölcke & Zachos 2005). I deler av det tidligere utbredelsesområdet rapporteres det jevnlig om enkeltindivider (f.eks. i Ungarn, Romania, Østerrike, Tyskland; Gill 1990), men dette er sannsynligvis kun individer på vandring fra reproduserende bestander lenger nord og øst. Også i Danmark var det nylig en elg. Den kom svømmende fra Sverige i juli, 1999, og ble trafikkdrept i mai, 2000 (Sunde & Riis Olesen 2007).

Elgen som art utviklet seg trolig først i Asia før den spredde seg til Europa og Nord-Amerika (Geist 1998). Den var borte fra Nord-Amerika inntil slutten av siste istid da den trakk inn fra Beringia mellom Sibir og Alaska (Geist 1998). I Nord-Amerika utviklet elgen seg siden til fire ulike underarter, mens det i Eurasia er mer eller mindre aksept for tre underarter (Boeskorov 1997). I tillegg fantes det en underart i Kaukasus (*Alces alces caucasicus*) som døde ut på 1800-tallet. Størst morfologisk og genetisk forskjell er det mellom den europeiske og vestsibirske underarten (*A. a. Alces*), med 68 kromosomer, og den østsibirske (*A. a. pfizenmayeri*) og de amerikanske underartene som har 70 kromosomer (Geist 1998). Grensen mellom disse gruppene ligger antakelig omkring elven Yenisei i Sibir (Boeskorov 1997). Også en mer sørlig østasiatisk underart (*A. a. cameloides*) er antatt å tilhøre den østsibirske og amerikanske gruppen (Geist 1998), men dette er ennå ikke endelig bekreftet med genetiske studier. Den store genetiske forskjellen har fått enkelte til å hevde at den europeiske elgen og elgen i Øst-Asia og Amerika er to forskjellige arter (Boeskorov 1997).

I Skandinavia og Finland er det tidligere gjennomført et fåtall genetiske analyser av elg (f.eks. Ryman m.fl. 1980, Ellegren m.fl. 1996, Charlier m.fl. 2007). Disse antyder at det er en viss forskjell mellom bestanden i Sør-Finland, i Nord-Skandinavia, og bestandene lenger sør i Skandinavia. Denne forskjellen kan delvis ha oppstått etter at elgen koloniserte Skandinavia etter siste istid (Ryman m.fl. 1980), men også ved at elger med ulikt genetisk opphav koloniserte Fennoskandia fra henholdsvis sør og nordøst (Markgren 1974, Hundertmark m.fl. 2002, Schmölcke & Zachos 2005). For eksempel viser genetiske studier at reinen i Skandinavia med stor sannsynlighet innvandret både fra sør og nordøst (Flagstad & Røed 2003, Røed 2005), og det samme er tilfelle for den Skandinaviske brunbjørnen (Taberlet m.fl. 1995).

## 1.2 Historisk utbredelse og bestandsutvikling i Skandinavia og Finland

Vi har begrenset kunnskap om elgbestandens størrelse og utbredelse før den offisielle fellingsstatistikken ble innført i 1889. Funn fra boplasser og fordelingen av helleristninger og fangstgroper antyder imidlertid at elgen hadde en vid utbredelse i Norge i perioden fra steinalderen og fram til middelalderen (Collett 1911, Jacobsen & Andersen 1990, Hufthammer 2006, Rosvold 2006, Austrheim m.fl. 2008). Dette gjaldt også for deler av Vestlandet, der det i våre dager finnes lite eller ingen elg. Fra 1600-1700-tallet var det så en vedvarende nedgang i bestandsstørrelse og utbredelse frem til tidlig på 1800-tallet (Collett 1911). I følge Collett (1911) var bestanden på begynnelsen av 1800-tallet så sterkt redusert i antall og utbredelse at elgen kun var å finne i deler av Trøndelag (Tronhjems-Amterne) og Hedmark (i Østerdalen og på Hedmarken), og kanskje kun i Hedmark på 1830-1840-tallet. Noe senere, i 1850-årene, ble det anslått at omkring 200 elg ble felt per år i Norge (Collett 1911).

En tilsvarende utvikling fant sted i Sverige (eks. Ryman m.fl. 1980) og i Finland (Nygrén 1987). Spesielt etter at Gustav den III igjen tillot allmuen å jakte elg i 1789 fikk elgstammen i Sverige en knekk, og tilsvarende var det en nedgang i den finske bestanden i siste halvdel av 1700- og første halvdel av 1800-tallet. På midten av 1800-tallet var den finske stammen på grensen av total utryddelse og fredet over hele landet (Nygrén 1987). I Sverige er det antydning at bestanden var helt ned mot 200 individer på 1820-tallet, fordelt på små bestander i Småland (Götaland), Bergslagen (Svealand) og i indre Norrland (Thörnqvist 1997). I følge Ellegren m.fl. (1996) bærer imidlertid den genetiske variasjonen i dagens svenske bestand ingen tegn på en så dramatisk reduksjon (se også Wilhelmson m.fl. 1978).

Uavhengig av kilder, antyder disse historiske beretningene at vi hadde svært lite elg tilbake i Skandinavia og Finland i første halvdel av 1800-tallet, og at dagens store og sammenhengene

bestand kan antas å ha sitt utspring i de kildebestandene som var tilbake. I Norge gjelder dette først og fremst elgbestanden i Hedmark (som kan ha vært knyttet til bestanden i Bergslagen i Sverige) og muligens også en gjenværende bestand i indre Trøndelag. I tillegg kan vi ha mottatt innvandrere fra bestanden i indre Norrland (som muligens var identisk med Trønderbestanden) og fra bestander i Finland og lenger øst.

Etter innførsel av strengere jaktlover på midten av 1800-tallet og vesentlig reduksjon i den Skandinaviske ulvebestanden, fikk vi igjen en økning i antall og utbredelse av elg både i Norge (Collett 1911) og Sverige (Thörnqvist 1997), og det samme var tilfelle i Finland (Nygrén 1987). Til å begynne med var økningen relativt svak, og selv så sent som i 1920 ble den norske elgen fredet som følge av tilbakegang i stammen. Skal en dømme ut fra den offisielle fellingsstatistikken var trolig den norske stammen under 5 000 dyr i denne perioden. I de etterfølgende årene økte igjen avskytingen, men først på slutten av 1930-tallet passerte den offisielle avskytingen 1 500 dyr per år.

På dette tidspunktet var elgen hovedsakelig utbredt i barskogsområdene på Østlandet og i Trøndelag og Nordland opp til Rana (Olstad 1945). Enkelte mindre bestander var også etablert lenger nord (f.eks. i Målselv og Pasvik), og streifyr ble jevnlig observert innefor store deler av dagens utbredelsesområde i Nord-Norge. Det samme var tilfelle i Rogaland og Møre og Romsdal, men ennå ikke i Sogn og Fjordane eller Hordaland (Olstad 1945). Siden økte antallet og utbredelsen ytterligere inntil alle fylker, også Sogn og Fjordane og Hordaland, hadde en etablert bestand på 1960- og 1970-tallet.

### **1.3 Faktorer som påvirker den genetiske variasjonen innen bestander**

Den historiske utviklingen har med stor sannsynlighet påvirket den genetiske sammensetningen til den skandinaviske elgbestanden. Den genetiske sammensetningen endres via forskjellige evolusjonære prosesser, slik som naturlig utvalg og tilfeldige prosesser (Hedrick 2000). Mutasjoner er en slik tilfeldig prosess, og den viktigste kilden til ny genetisk variasjon. I tillegg kan nytt genetisk materiale introduseres til en bestand ved innvandring. Tilsvarende vil naturlig utvalg, som virker på den arvbare delen av fenotypen, medføre at en organisme gradvis kan endres genetisk og tilpasses det lokale miljøet. I så måte vil den genetiske variasjonen til en organisme både reflektere lokale tilpasninger og utgjøre et grunnlag for fremtidige tilpasninger til endringer i miljøet. I isolerte bestander av begrenset størrelse vil også tilfeldig genetisk drift og manglende genflyt mellom bestander påvirke den genetiske variasjonen. Disse prosessene kan medføre at bestander blir gradvis mer strukturerte og oppdelt i genetiske delbestander.

#### **1.3.1 Tilfeldig genetisk drift og effektiv bestandsstørrelse**

I enhver begrenset bestand med individer som formerer seg seksuelt, vil frekvensen av de forskjellige genene endre seg fra en generasjon til den neste. Dette skyldes tilfeldigheter i hvilke individer som formerer seg og bidrar til neste generasjon. Jo færre individer i bestanden, desto større forskjell kan en forvente i genfrekvensen mellom generasjoner. Denne tilfeldige prosessen kalles genetisk drift, og blir mer uttrykt desto mindre bestanden er. Som påpekt over var den Skandinaviske elgbestanden svært utarmet på begynnelsen av 1800-tallet, noe som kan ha medført mye genetisk drift mellom generasjoner. Slik genetisk drift medfører ofte at genetisk variasjon går tapt, og at de gjenværende individene kun besitter deler av den opprinnelige variasjonen.

Denne prosessen kan ytterligere forsterkes av at den effektive bestandsstørrelsen alltid er lavere enn den faktiske bestandsstørrelsen (Wright 1931, Hartl & Clark 1997). Med effektiv bestand mener vi en ideell bestand der alle individer formerer seg og alle kan pare seg med hverandre. I enhver bestand vil det imidlertid være individer som ikke formerer seg, enten fordi de er for unge (eller gamle) eller fordi det er ulikt antall hanner og hunner. I tillegg vil det for polygyne arter (som elgen) være slik at enkelte hannedyr (okser) ofte forestår det meste av paringene, mens andre hanner ikke får tilgang til en make overhode (Clutton-Brock 1989). Elgen er derfor en art med potensielt stor avstand mellom faktisk og effektiv bestandsstørrelse, både fordi en stor andel av bestanden ikke reproducerer (eks. kalv og åringer) og fordi det er ujevn

fordeling i antall paringer mellom oksene. Som påpekt under kan i tillegg høsting av hjorteviltbestandene medføre at forskjellen mellom den faktiske og den effektive bestandsstørrelsen øker.

### 1.3.2 Genetiske effekter av bestandsekspanasjon og -sammentrekning

Når bestander reduseres i antall som følge av overhøsting eller andre årsaker (klima, predasjon, sykdom), vil graden av genetisk drift øke. Dette vil igjen øke sannsynligheten for at et allel går tapt. Alleler er ulike varianter av samme DNA streng (sekvens). For genomisk DNA (DNA i cellekjernene) arves halvparten fra mor og halvparten fra far. Dersom farens bidrag for en DNA streng er forskjellige fra morens bidrag får avkommet to forskjellige alleler og er således heterozygot for denne DNA strengen. Om allelene er like vil organismen være homozygot. En DNA-sekvens kan kode for en viss egenskap i organismen, eller det kan være en ikke-kodende sekvens. Et individs genotype bestemmes av hvilke alleler som et gitt gen eller gruppe av gener besitter.

I tillegg til genomisk DNA foreligger det også DNA i mitokondriene (mtDNA) som befinner seg i cytoplasmaet i cellene. Dette nedarves kun fra moren og til forskjell fra genomisk DNA har individer kun én variant av mtDNA. Ulike varianter av mtDNA kalles haplotyper.

Sjeldne alleler er ofte de første til å forsvinne fra en bestand når den synker i effektiv bestandsstørrelse, mens mer vanlige alleler i mindre grad vil utradere av genetisk drift. Fordi vanlige alleler utgjør genotypen for de fleste heterozygote individene i en bestand, vil gjerne mangfoldet av alleler synke raskere enn graden av heterozygositet i perioder med lav bestandsstørrelse (bestandsflaskehals). Ved å undersøke antallet sjeldne alleler i bestander, samt allelvariasjonen og graden av heterozygositet kan man få et inntrykk av hvor redusert bestanden har vært og over hvor lenge bestanden befant seg ved lav bestandsstørrelse.

For bestander som har gjennomlevd flere eller langvarige bestandsflaskehals kan selv relativt vanlige alleler ha gått tapt og antall homozygote genotyper (to like alleler) vil øke. Dette kan medføre at vitaliteten til den gjenværende bestanden reduseres, både fordi mange individer besitter skadelige alleler i homozygot form og fordi flere fordelaktige alleler er tapt. Den samme effekten vil oppstå ved styrt innavl (parringer mellom beslektede individer).

Når bestander igjen øker i antall og utbredelse kan dette påvirke den genetiske sammensetningen av bestanden i de rekoloniserte områdene. Spesielt når antallet individer som grunnlegger den nye bestanden ("founders") er få, er det lite sannsynlig at de representerer hele den genetiske bredden som var tilstede i kildebestanden. Graden av avvik vil gjerne øke med avstanden til kildebestanden og synke med økende migrasjon og/eller spredning mellom opprinnelig og ny bestand (Hartl & Clark 1997). I den grad bestandsekspanasjonen fører til at to bestander med relativt ulik genetisk struktur møtes, kan en i grensesonen oppleve paringer mellom genetisk adskilte individer. Slik hybridisering medfører at avkommene får alleler fra begge kildebestanden med det resultat at den genetiske variasjonen igjen øker (Hartl & Clark 1997), med mulige positive effekter på bestandenes vitalitet (Coulson m.fl. 1998).

### 1.3.3 Effekter av høsting

Indirekte vil jakt og høsting av viltbestander kunne påvirke den genetiske variasjonen via de prosessene som er nevnt over. I løpet av de siste 1000 årene har menneskelig høsting antagelig hatt en vesentlig påvirkning på bestandsdynamikken til elgen, først via intensiv bruk av dyregreaver og siden med mer og mer effektive håndvåpen. For eksempel var bestandsflaskehalsen på 1800-tallet i stor grad forårsaket av overhøsting, med sannsynlige konsekvenser for den genetiske variasjonen. Senere, på siste halvdel av 1900-tallet, fulgte så en kraftig bestandsøkning, delvis som følge av forbedret jaktlovgivningen og jaktforvaltning. Spesielt stor økning opplevde vi etter at selektiv høsting av kjønns- og aldersgrupper (kalv, åring, eldre) ble innført på slutten av 1960-tallet ('rettet avskyting'). Paradoksalt nok kan også dette ha ført til reduksjon i elgens genetiske variasjon (eks. Ryman m.fl. 1981, Engen m.fl. 2005)..

En konsekvens av retta avskyting over tid er at kjønns og alderstrukturen i bestanden endrer seg. I Norge har avskytingen i løpet av de siste 35 årene vært rettet mot kalv og åringdyr og en overvekt av okser blant de voksne individene. Resultatet er at dagens elgbestander i hovedsak består av voksne elgkyr, og til dels svært få voksne okser i mange områder. Av samme grunn har elgkyrnes gjennomsnittsalder økt med ca ett år, mens oksene har opplevd en tilsvarende nedgang (Solberg m. fl. 2006).

En effekt av dette er at den genetisk effektive bestandsstørrelsen er vesentlig mindre enn den faktiske bestandsstørrelsen. Dette er fordi den genetisk effektive bestandsstørrelsen øker med synkende kjønnsrate (andel okser) i bestanden (fordi mange kalver har samme far) og økende variasjon i familiestørrelse (fordi mange kalver har samme mor). I tillegg vil den synke med økende fluktuasjon i bestandsstørrelsen (Wright 1931, Caballero 1994, Frankham 1995, Engen m.fl. 2005). Dagens jaktmønster har en tendens til å endre alle disse forholdene i retning av redusert effektiv bestandsstørrelse.

I tillegg til kjønns- og aldersspesifikt høsting, foregår det også en viss grad av jaktseleksjon innefor kvotekategorier (Solbergs m. fl. 2000, Nilsen og Solberg 2006). Jaktseleksjon har mye til felles med naturlig utvalgsprosesser (naturlig seleksjon), men i stedet for at det er miljøet (både det biotiske og abiotiske) som bestemmer hvilke individer som får reproducere seg - og således neste generasjons genetiske sammensetningen - vil jaktseleksjonen fremelske karaktertyper som ikke prefereres av jegere. Generelt sett har vi funnet at jegerne foretrekker å skyte store og eldre okser og yngre og mindre fruktbare kyr. Det siste kan forklares ved at yngre, og derfor mindre fruktbare kyr sjeldnere kommer i følge med kalv under jakta og i større grad utsetter seg selv for å bli skutt. Slik styrt uttak av spesifikke individer er en utvalgsprosess (avslutningsprosess) som kan bidra til at viktig genetisk materiale tapes fra bestandene.

## 1.4 Genetiske markører

For å undersøke den genetiske variasjonen er det vanlig å analysere variasjonen i en eller flere typer genetiske markører. Slike markører bør reflektere den genetiske variasjonen, enten via fenotypiske trekk, eller uttrykt via genomisk DNA eller mtDNA. Ofte benyttes spesifikke fragmenter av ikke-kodende DNA med mye variasjon som genetiske markører. Små mengder av slike markørfragmenter kan oppformes ved bruk av spesifikke "primere" (korte DNA-sekvenser som gjenkjenner homologe sekvenser i det analyserte DNAet) og teknikker som "polymerase chain reaction" (PCR), hvoretter de spesifikke fragmentene kan identifiseres ved hjelp av en prosess kalt elektroforese.

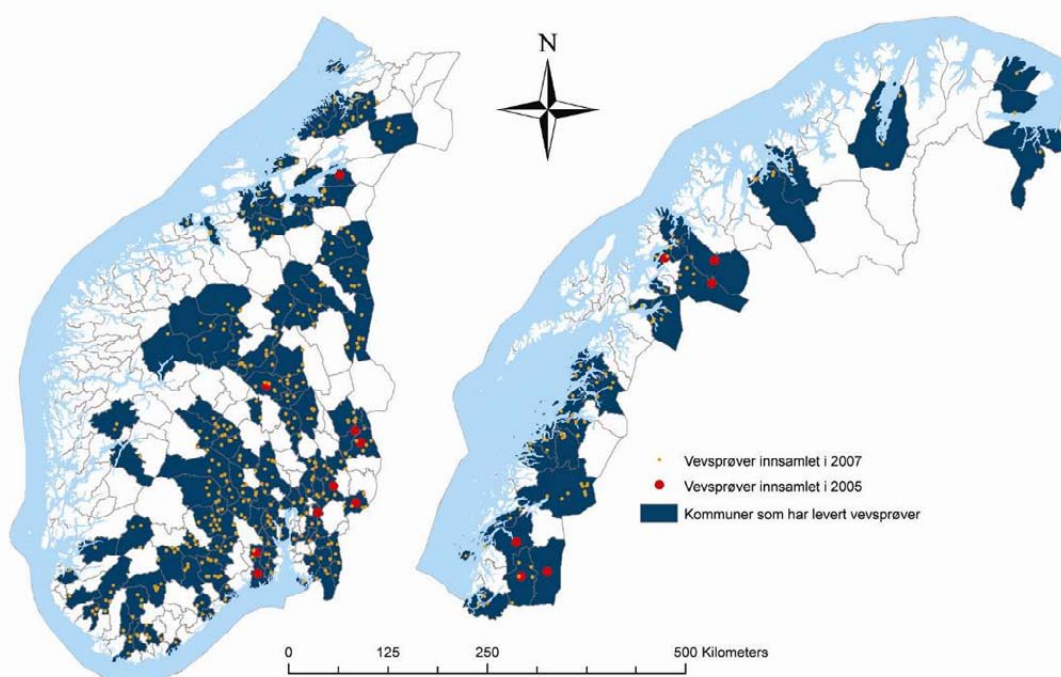
Markørene som ble benyttet i denne rapporten var DNA-mikrosatellitter og mitokondrielt DNA (mtDNA). Mikrosatellitter er repeterte sekvenser av genomisk DNA med mye genetisk variasjon. Slike genetiske markører er spesielt egnet til å avdekke genetisk struktur i bestander. Ved å analysere hvert dyr for variasjon i 10-20 ulike mikrosatellitter kan en bygge opp en genetisk profil ("DNA-fingeravtrykk") som er særegent for hvert enkelt individ (eneggede tvillinger vil ha samme profil). Tilsvarende kan den benyttes til å vurdere grad av genetisk slektskap mellom enkeltindivider og mellom delbestander. Denne variasjonen vil også gi informasjon om geografisk utstrekning av de enkelte delbestander og grad av genetisk utveksling mellom disse.

MtDNA befinner seg i mitokondriene, som er spesielle cellelegeme uavhengig av kjernen. I denne undersøkelsen har vi analysert for sekvensvariasjon i en del av mtDNAet som vanligvis innehar mye variasjon (kontroll regionen). Til forskjell fra mikrosatellitter blir mtDNA kun overført til neste generasjon gjennom morslinjer (fra mor til avkom). Variasjon i mtDNA reflekterer genetiske skillelinjer som strekker seg langt tilbake i tid og er derfor spesielt egnet til å karakterisere enkeltindividers morslinjer og således avdekke ulike opprinnelse til underbestander.

## 2 Studieområde, materiale og metode

Ut fra ønsket om å få en så bred som mulig oversikt over den genetiske variasjonen i den norske elgbestanden, definerte vi studieområdet som hele utbredelsesområdet for elg i Norge. I det aller meste av utbredelsesområdet er elgen gjenstand for jakt. Av den grunn sendte vi en forespørsel til alle kommuner med elgjakt i Norge om hjelp til å samle inn vevsprøver fra elg (ca 259 kommuner). Totalt ønsket vi materiale fra 1000 individer skutt under jakta 2007, hovedsaklig fra kalv av begge kjønn da disse er enklest å aldersbestemme. Også data fra eldre aldersgrupper ble imidlertid akseptert og analysert.

Den opprinnelige planen var å samle inn vevsprøver fra en elg per 120 km<sup>2</sup> jaktareal (ca 1/1000 av samlet jaktareal). Kommuner med stort elgareal ble derfor forespurt om å bidra med flere vevsprøver enn små elgkommuner. Vi ba om vevsprøvene som hovedsakelig var fra elg skutt mer enn 5 km fra hverandre for å redusere sannsynligheten for at individene var nært beslektet.



**Figur 2.1.** Geografisk fordeling av prøvematerialet. Mørkeblå farge antyder kommuner med innsamlet vevsprøver fra elg; gule punkter er ca geografisk posisjon der elgene med vevsprøver ble skutt i 2007. Røde sirkler antyder senterpunktet i kommuner med vevsprøver fra annet innkommet vevsmateriale (hovedsakelig fra kjever fra overvåkingskommuner) i 2005.

Samlet fikk vi inn vevsprøver fra 460 elg fordelt over 154 kommuner. Prøvene fordelte seg over kommuner fra alle norske fylker, men med en svak overvekt av kommuner på det sentrale Østlandet (Fig. 2.1). Foruten materialet innsamlet ved hjelp av kommunene, inkluderte vi vevsprøver fra ytterligere 156 elg innsamlet via Overvåkingsprogrammet for hjortevilt (se Solberg m.fl. 2008) eller andre prosjektet i 2005. Materialet kom fra totalt 15 forskjellige kommuner fordelt over hele landet (Fig. 2.1). Totalantallet elg med vevsprøver ble således 616.

Vevsprøvene som ble innsamlet i 2007 var i all hovedsak en bit av øret, mens prøvene fra 2005 hovedsakelig var muskelfibre som ble skrapet av tilsendte kjever. Vevsprøven ble kon-



servert i prøveglass med 96 % etanol og oversendt Veterinærhøgskolen for genetiske analyser.

Fra elgene med vevsprøver registrerte vi også dødsdato, kjønn, alder (kalv, åring, eldre) og slaktevekt. Vi ba også om geografisk posisjon og/eller stedsnavn der elgen var felt. Mange responderte med å oppgi en nøyaktig GPS-posisjon. For prøver der det kun var oppgitt stedsnavn var det i de fleste tilfeller mulig å innhente opplysninger om geografisk posisjon fra kart. For et fåtall individer med vev i 2007, og alle individer med vev fra 2005, har vi kun benyttet senterpunktet i jaktkommunen som fellingsposisjon.

I tillegg til slaktevekter fra dyrene som inngår med vevsprøver, benyttet vi sett elg-data for å beskrive elgbestandenenes rekrutteringsrater i kommunene med tilgjengelig vevsdata. Sett elg-data er kjønns- og aldersspesifikke elgobservasjoner som hvert år systematisk registreres av norske elgjegere og rapporteres til kommunale og nasjonale databaser (Solberg m.fl. 2006). I disse analysene benyttet vi data fra 159 kommuner innsamlet i perioden 2000-2007 (n = 938 000 observasjoner med kjent kjønn og alder).

## 2.1 Labtekniske analyser

### 2.1.1 DNA-mikrosatellitter

DNA ble isolert fra vevsprøven (ørevev, muskelvev) ved bruk av kommersielle DNA isole-ringskit (Qiagen spinkolonner). For å finne egnede mikrosatellitter som kan benyttes på elg ble et stort antall primersett som tidligere var karakterisert for arter som storfe, sau og rein, testet på elg. Denne prosedyren ga 15 ulike primersett som gjenkjente homologe DNA-sekvenser hos elg, og som viste variasjon mellom og innen individer. Mikrosatellittene ble så oppkonsentrert ved hjelp av PCR. Fragmentene ble separert ved hjelp av elektroforese i en DNA-sekvensmaskin (ABI 3100).

### 2.1.2 Mitokondrielt DNA

Kontrollregionen av mtDNA ble oppkonsentrert ved bruk av PCR og ved å benytte universelle primere som gjenkjente elgens DNA. Et fragment på 517 basepar (DNA nukleotider) ble deretter sekvensert ved hjelp av sekvensreaksjon, og sekvensrekkefølgen karakterisert ved bruk av en DNA-sekvensmaskin (ABI 3100).

## 2.2 Bestandsgenetiske analyser

### 2.2.1 Genetisk variasjon

Graden av genetisk variasjon i mikrosatellitter i den norske elgbestanden ble uttrykt som antall alleler registrert for hver mikrosatellitt og gjennomsnittlig over alle 15 mikrosatellitter. Allelrikdom (allel richness) uttrykker antall alleler korrigert for antall individer analysert i delbestanden.

Et annet mål på grad av genetisk variasjon er genetisk diversitet som uttrykker heterozygositeten innen delbestanden korrigert for utvalget fra totalbestanden. I tillegg registrerte vi antall private alleler. Dette er alleler som kun finnes i en delbestand, men ikke i andre. Tilstedeværelse av slike alleler kan tyde på at bestander har veldig liten grad av utveksling med andre bestander eller det reflekterer import av gener fra områder som ikke har blitt undersøkt. For å teste for regionale forskjeller i grad av genetisk variasjon ble materialet fordelt på fylket der de var innsamlet.

For mtDNA ble variasjonen uttrykt som antall registrerte haplotyper og som haplotypediversitet. Sistnevnte uttrykker variasjonen mellom individer.

### **2.2.2 Genetisk strukturering**

For elgen i Norge som har en mer eller mindre kontinuerlig utbredelse, er det utfordring å beskrive eventuelle delbestander. Ved bruk av statistiske prosedyrer kan en likevel få et visst inntrykk av hvordan bestanden er genetisk strukturert. I denne rapporten analyserte vi graden av genetisk oppdeling ved hjelp av algoritmen STRUCTURE (Pritchard m.fl. 2000). Dette er en Bayesiansk analyse av genetiske slektskapet mellom individer. Algoritmen ("serie av operasjoner") fordeler individer til grupper av individer (clustre eller delbestander) hvor den genetiske variasjonen skal være mest mulig i Hardy-Weinberg likevekt. I bestander med tilfeldig parring forventes det for genetiske markører som mikrosatellitter at det er en lovmessig sammenheng mellom allel-frekvenser og utbredelsen av genotypene (Hardy-Weinberg likevekt).

Vi brukte den statistiske prosedyren (STRUCTURE) uten informasjon om hvor prøvene ble tatt, til å avgjøre hvordan det samlede datasettet (alle individene) best kan inndeles i genetiske delbestander, og hvor mange delbestander som best karakteriserer materialet. Ved i ettertid å lokalisere hvor de enkelte prøveindividene er skutt, kan en så lokalisere de enkelte delbestandene. Analysen ble gjort ved å teste for oppdeling av totalmaterialet i fra en til ti delbestander, hver med 10 gjentak.

### **2.2.3 Flaskehals i bestandsstørrelse**

Bestandsflaskehals av relativt kort varighet kan medføre tap av alleler uten at dette betyr noen større reduksjon i den genetiske variasjonen. Dette kan testes ved å sammenligne observert heterozygositet med forventet verdi ut fra antallet observerte alleler. Sannsynligheten for at den norske elgbestanden har gått gjennom en relativt nylig flaskehals ble testet ved hjelp av dataprogrammet BOTTLENECK (Cornuet og Luikart 1996) med en tofase-modell for mutasjon (90 % "stepwise mutation modell"). Testen ble gjort både for hele materialet under ett og for materialet fordelt på fylker.

### **2.2.4 Genetisk struktur, slaktevekter og rekrutteringsrater**

Mikrosatellittene som er benyttet i dette studiet er fra ikke-kodende sekvenser i kjerne-DNAet og er således ikke direkte knyttet mot fenotypiske egenskaper hos elgen (eks. størrelse, kroppsform, reproduksjonsegenskaper). Eventuelle observerte genetiske forskjeller mellom bestander er imidlertid en indikasjon på at andre - kodende sekvenser – med betydning for fenotypiske forhold også kan variere mellom bestandene. For å få et visst inntrykk av hvorvidt dette kan være tilfelle, undersøkte vi forholdet mellom genetiske egenskaper og henholdsvis slaktevekten til elgen og indekser på den observerte bestandsrekrutteringsraten i kommunen der elgen var skutt. Rekrutteringsraten ble beregnet som antall kalv sett per kalvku (tvillingraten) og andel kyr med kalv fra sett elg-materialet innsamlet i hver kommune i perioden 2000-2007.

Basert på materialet innsamlet i 2005 og 2007 hadde vi slaktevekten fra 393 individer med data på kjønn, alder og genetisk bestandstilknytning. Bestandstilknytning ble definert ut fra den delbestanden som var mest dominerende innen hvert enkelt individ. Tilsvarende hadde vi sett elg-data fra 144 av kommunene med genetiske data. For analysene som inkluderte rekrutteringsrater definerte vi bestandstilknytningen basert på gjennomsnittet for alle individene med genetiske data innen hver enkelt kommune. Kommuner med 1 individ hadde således samme statistiske påvirkning i analysen som kommuner med 10 individer.

### 3 Resultater

Totalt sett var vi i stand til å benytte 585 av de 616 vevsprøvene til genetiske analyser. De gjenværende ble kassert p.g.a. manglende eller for dårlig DNA. De kasserte prøvene var hovedsakelig fra materialet innsamlet i 2005 (kun en prøve fra 2007 materialet ble kassert). Alle 585 prøvene ble analysert for 15 mikrosatellitter. Totalt ble 8300 av 8775 genotyper registrert. De resterende 5 % viste for dårlig resultat til å kunne tolkes tilfredsstillende. Av økonomiske årsaker ble det analysert for variasjon i mtDNA fra kun 130 individer fordelt utover landet.

#### 3.1 Genetisk variasjon

##### 3.1.1 Variasjon i mikrosatellitter

Alle mikrosatellittene viste betydelig grad av variasjon i den norske elgbestanden. Antall alleler registrert per mikrosatellitt varierte fra 4 til 13 med en middelværdi på 7.5. Gjennomsnittlig gendiversitet for alle mikrosatellittene var 0,66 og varierte fra 0,33 til 0,79 for de enkelte mikrosatellittene.

Den genetiske variasjonen på fylkesnivå er vist i Tabell 3.1. Gjennomgående var det høyere genetisk diversitet og allelrikdom fra Sør-Trøndelag og nordover, samt i Oppland, Hedmark, Akershus og Østfold. Fra Buskerud til Rogaland var den genetiske variasjonen lavere, noe som samsvarer med hypotesen om at elgbestandene i disse områdene er et produkt av innvandring fra gjenværende bestander i Hedmark på 1800-tallet. Også på Vestlandet var det høy genetisk variasjon, mest sannsynlig som følge av stor geografisk spredning av prøveindividene.

Det samme mønsteret var til stede i antallet private alleler i de forskjellige fylkene (Tabell 3.1). Tilstedeværelse av slike alleler kan tyde på at bestander har liten grad av utveksling med andre bestander eller at de påvirkes genetisk fra områder som ikke har blitt undersøkt. Det høye antallet private alleler i Finnmark og Troms kan antyde begge deler ettersom kontaktflaten mot Nordland er relativt kort, samt at individer fra bestander i Finland og Russland med stor sannsynlighet har påvirket den genetiske sammensetningen. De private allelene i Nordland og Sør-Trøndelag er sannsynligvis mer et produkt av påvirkning fra bestander i Sverige.

I Sør-Norge fant vi private alleler i Hedmark og Oppland, men ikke lenger vest eller sør (Tabell 3.1). Dette understøtter igjen hypotesen om at disse bestandene er et resultat av innvandring fra den gjenværende bestanden i Hedmark.

**Tabell 3.1.** Forskjellige mål på genetisk variasjon fordelt på fylke, samt betydningen av en nylig flaskehalseffekt (signifikansverdi, *P*, for Wilcoxon en-haletest).

Region	N	Genetisk diversitet	Antall alleler	Allelrikdom	Antall private alleler	Flaskehalseffekt, P-verdi
Finnmark-Troms	45	0,627	5,47	4,08	6	0,548
Nordland	68	0,657	6,00	4,25	2	0,195
Nord-Trøndelag	47	0,625	5,33	4,04	0	0,511
Sør-Trøndelag	36	0,662	5,40	4,17	1	0,360
Oppland	68	0,634	4,93	3,82	1	0,013
Buskerud	58	0,615	4,93	3,67	0	0,126
Vestfold	28	0,593	4,00	3,49	0	0,041
Telemark	46	0,591	4,40	3,48	0	0,195
Aust-Agder	14	0,570	3,60	3,40	0	0,138
Vest-Agder–Rogaland	27	0,574	4,00	3,45	0	0,047
Hordaland–Møre og R.	10	0,650	4,13	4,05	0	0,138
Hedmark	78	0,641	5,53	4,07	2	0,126
Akershus	38	0,638	4,80	3,91	0	0,024
Østfold	18	0,624	3,87	3,61	0	< 0,001

### 3.1.2 Variasjon i MtDNA

MtDNA-materialet viste i alt ulike 7 haplotyper (Tabell 3.2). Fire av haplotypene ble registrert i kun ett eller to individer, mens 84 % av individene hadde en av de to vanligste haplotypene (Nor-A og Nor-B). Tre av haplotypene er tidligere registrert i henholdsvis Sverige (haplotype Nor-A) og i Finland (haplotype Nor-402 og Nor-509). Førstnevnte var til stede i alle undersøkte regioner i Norge (Tabell 3.2), mens haplotype Nor-402 og Nor-509 kun var til stede i Finnmark. De andre haplotypene er så langt ikke registrert i den offentlig tilgjengelige databasen (NCBI) hvor alle nye gener og haplotyper blir registrert. Det siste skyldes antagelig i mindre grad at disse haplotypene er unike for Norge, men mest det faktum at få omfattende undersøkelser er gjennomført av elgens genetiske struktur i Skandinavia.

**Tabell 3.2.** Fordelingen av haplotyper fra mtDNA innsamlet i forskjellige fylker. Totalt 142 prøver er fordelt på 7 forskjellige haplotyper.

Region	Haplotype						
	Nor-396	Nor-402	Nor-509	Nor-529	Nor-A	Nor-B	Nor-C
Finnmark-Troms	1	1	2		15		
Nordland					9	1	1
Sør-Trøndelag-Nord-Trøndelag					19	2	3
Møre-Sogn og Fjordane-Hordaland					4	1	2
Oppland-Buskerud					5	8	
Vestfold-Telemark					3	12	
Aust-Agder-Vest-Agder-Rogaland					6	5	
Hedmark-Akershus-Østfold				1	13	16	12
<b>Totalt</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>1</b>	<b>74</b>	<b>45</b>	<b>18</b>

Nukleotide- og haplotypediversiteten for landet som helhet var henholdsvis 0,0074 (SD=0,0025) og 0,616 (SD=0,027). Samlet sett var haplotypediversiteten høyere fra Møre/Trøndelag og nordover enn sør for Dovre (Tabell 3.2). Bestandene i sør var i all hovedsak dominert av 3 haplotyper, Nor-A, Nor-B og Nor-C.

Av de mer sjeldne haplotypene ble hele tre stykker registrert i Finnmark-Troms, noe som støtter opp under hypotesen at bestandene her er et resultat av eller påvirket av innvandring fra øst. Tilsvarende samsvarer funnet av en uvanlig haplotype i Hedmark-Østfold (Nor-529) med observasjonen av flere private mikrosatellitt-alleler i samme region.

### 3.2 Flaskehals og demografisk utvikling

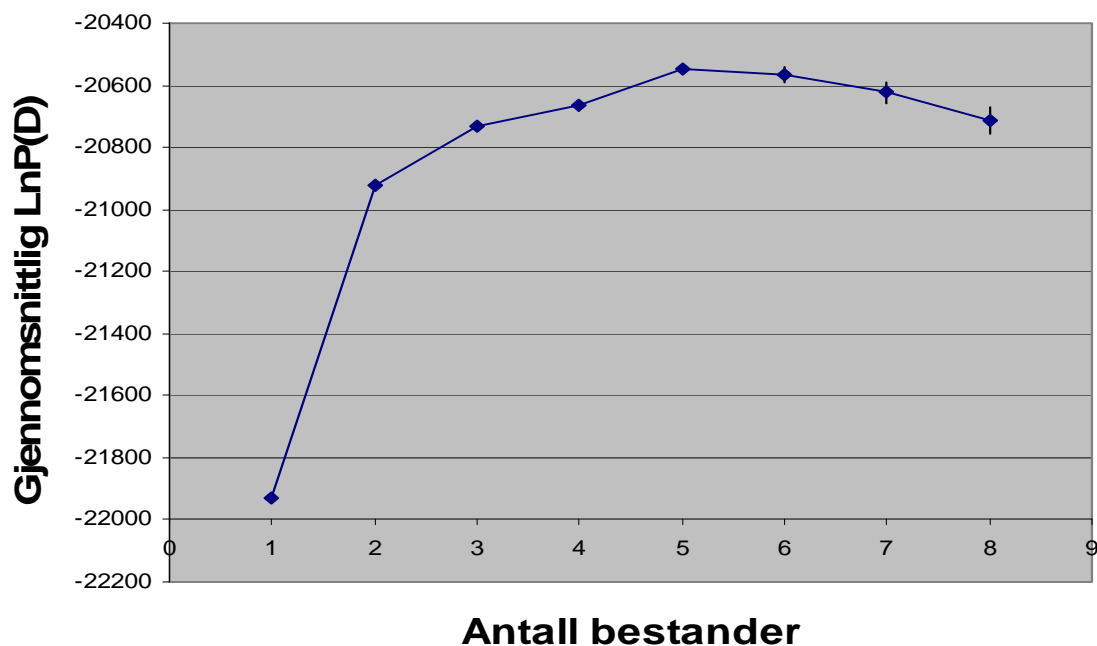
Materialet sett under ett ga ingen antydning om at den norske elgbestanden nylig har gått igjennom en bestandsflaskehals. Splitter vi materialet på fylke (Tabell 3.1) finner vi likevel en tendens til flaskehalseffekt i Oppland, Vestfold, Vest-Agder-Rogaland, Akershus og Østfold, men kun i Østfold om vi justerer for antallet analyser (type 1 feil, Bonferoni-justering). Vi undersøkte også dette forholdet etter å ha delt den norske bestanden i en nordlig og en sørlig delbestand (se under). Heller ikke denne analysen gav sterke indikasjoner på en bestandsflaskehals i nord ( $p = 0,262$ ), mens den antyder at bestanden Sør-Norge har gjennomgått en bestandsflaskehals ( $p = 0,076$ ).

### 3.3 Geografisk strukturering av den norske elgbestanden

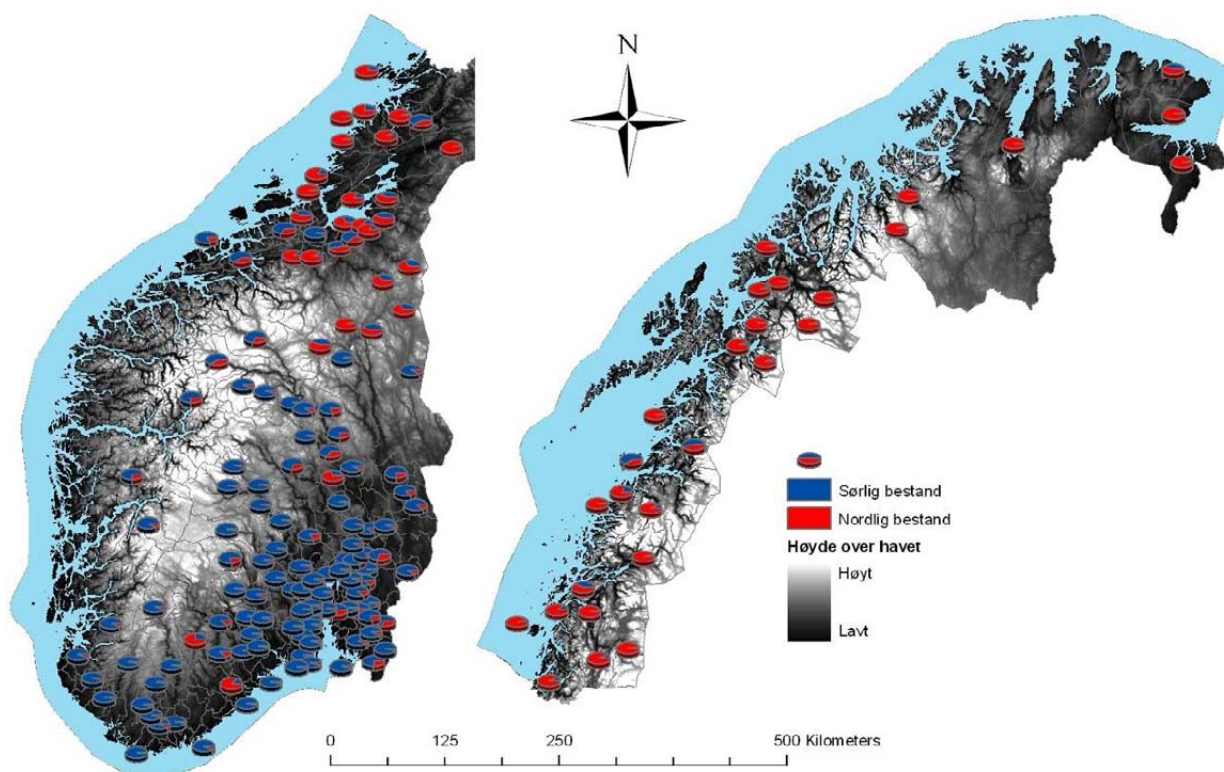
Utfallet av analysen med algoritmen STRUCTURE viste økende Hardy-Weinberg-likevekt ved økende oppdeling fra 1 til 5 delbestander, mens ytterligere strukturering ikke fikk støtte i analysen (Fig. 3.2).

En inndeling i 2 delbestander medførte den største økningen i forklaringsverdi og antyder således den største genetiske forskjellen i materialet (Fig. 3.2). Ved en slik inndeling får vi en nordlig og en sørlig bestand der skillet ligger mellom Trøndelag og Østlandet (Fig. 3.3, Appendiks

1). Det er imidlertid også en del "nordlige" gener til stede i Møre og Romsdal, Oppland, Hedmark, Akershus og Østfold (appendiks 1).

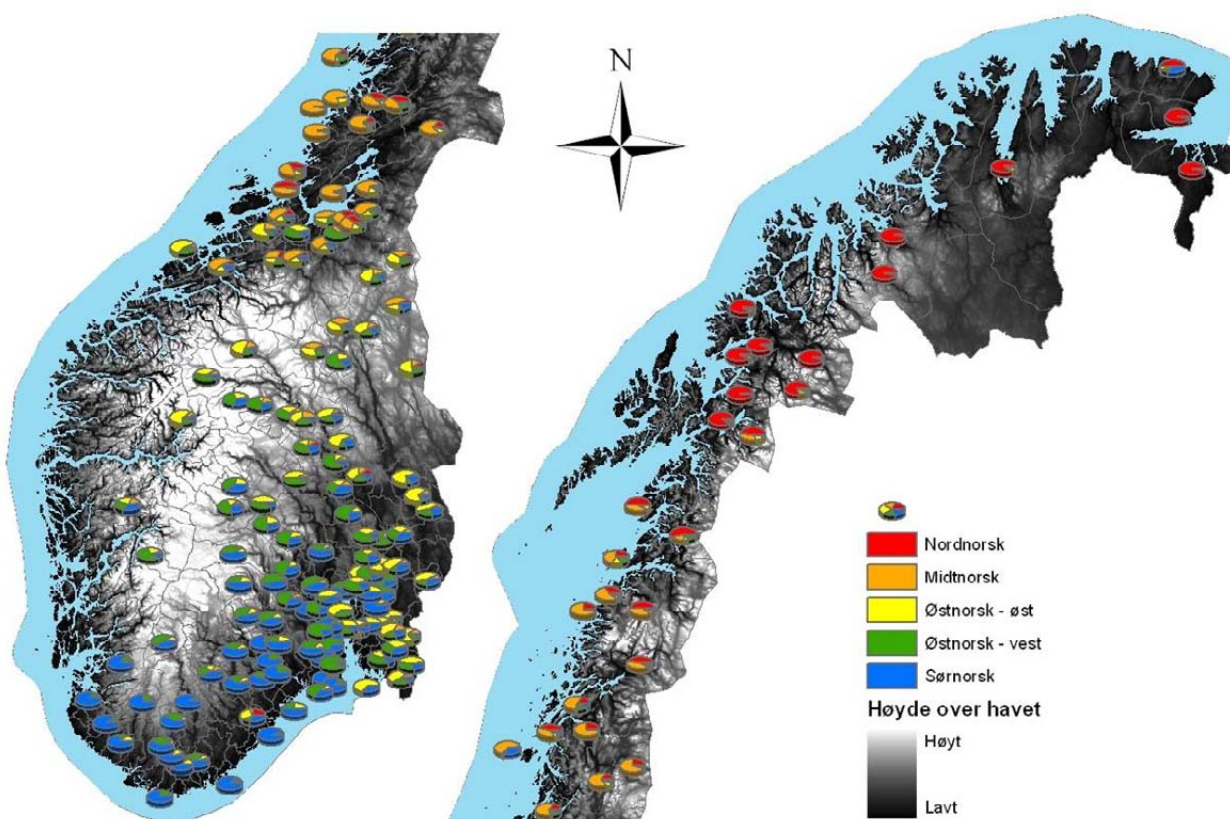


**Figur 3.2.** Sannsynligheten for at individene med DNA-prøver kan deles inn i 1-8 bestander. Analysen antyder at den norske elgbestanden best kan struktureres i 5 delbestander.



**Figur 3.3.** Fordeling av bestandsgenetiske karakterer hos elg i norske kommuner når totalbestanden struktureres i 2 delbestander. Hver 'kake' viser gjennomsnittlig fordeling for alle individer innen kommunen.  $N = 585$  elg fordelt på 159 kommuner.

En oppdeling i 5 delbestander gav den beste forklaringen av variasjonen i materialet. En slik inndeling antyder en genetisk strukturering i 2 delbestander i nord og 3 delbestander sør for Dovre (Fig. 3.4, appendiks 1, nedre panel). I nord er det en glidende overgang mellom en delbestand i Finnmark, Troms og nordlige deler av Nordland (nordnorsk bestand) og en delbestand fra Salten i Nordland til Sør-Trøndelag (midtnorsk bestand). I sør er bildet noe mer uklart, spesielt i overgangssonene. De to mest distinkte bestandene er bestanden i området Hedmark, Akershus og Østfold (østnorsk-øst bestand) og bestanden Telemark, Agder og Rogaland (sørnorsk bestand). En mer uensartet delbestand, østnorsk-vest bestand, dominerer i Oppland, Buskerud og deler av Vestfold (Fig. 3.4).



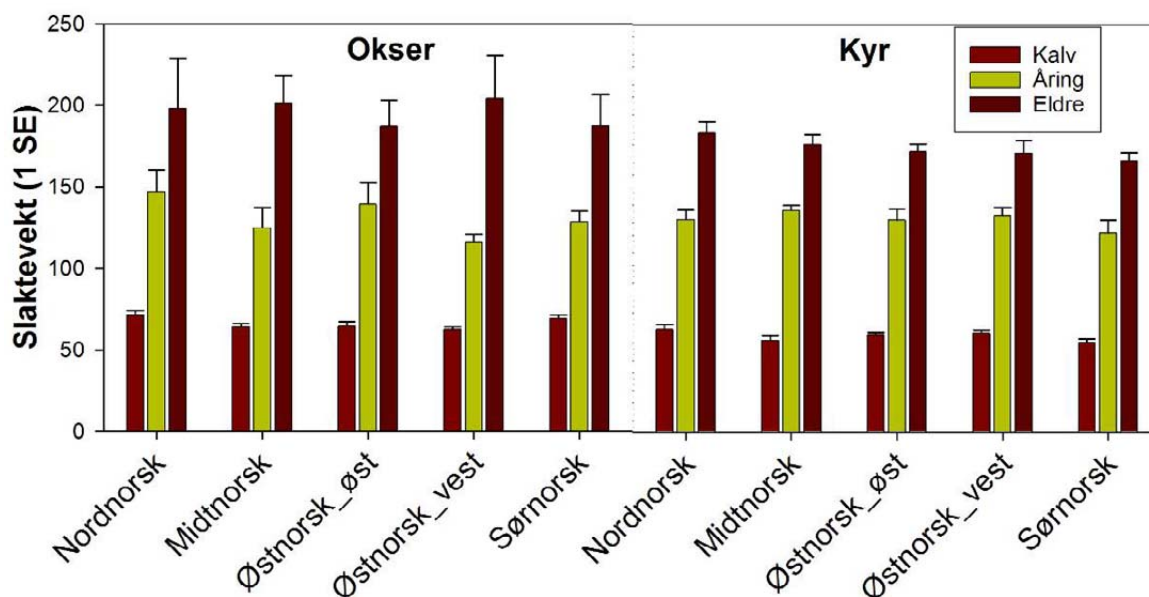
**Figur 3.4.** Fordeling bestandsgenetiske karakterer hos elg i norske kommuner når totalbestanden struktureres i 5 delbestander. Hver 'kake' viser gjennomsnittlig fordeling for alle individer innen kommunen.  $N = 585$  elg fordelt på 159 kommuner.

Også elgen på Vestlandet nord for Rogaland er relativt uensartet (Fig. 3.4). Elgen i Hordaland og i Sogn og Fjordane synes å være mest genetisk beslektet med elgen i Oppland og Buskerud, mens elgen i Møre og Romsdal er mest beslektet med elgen i Sør-Trøndelag. Disse er også de mest sannsynlige kildebestandene tatt i betraktning potensielle innvandringsveier.

Overgangene mellom delbestandene er flytende og følger på ingen måte fylkesgrensene (Fig. 3.4). Dette er spesielt tydelig i overgangen mellom Trøndelag, Hedmark og Oppland, der tre delbestander møtes. Likeledes ser vi at bestandskarakterene blir mer tydelige desto lengre en kommer fra overgangssonene.

### 3.4 Forholdet mellom genotype og slaktevekt

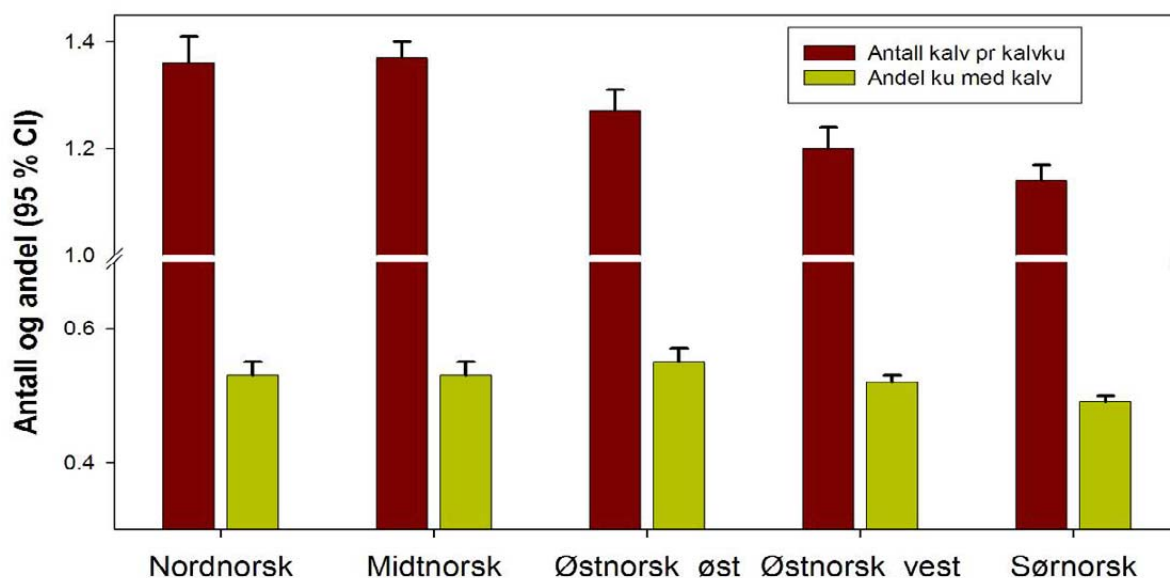
Som forventet var det betydelige forskjeller i slaktevekt mellom aldersgrupper og mellom okser kyr (Fig. 3.5). Det var også en svak tendens til at elg med mer sørlig bestandstilknytning var noe mindre enn elg med nordlig bestandstilknytning. Denne forskjellen var imidlertid ikke statistisk sikker, verken for kjønns- og alderklasser samlet eller enkeltgrupper alene ( $p > 0,10$ ).



**Figur 3.5.** Gjennomsnittlig fordeling av slaktevekt hos elg med forskjellig genetisk bestandstilknytning. Bestandsinndelingen er basert på hvilke bestandsegenskaper som dominerer i individenes genetiske materiale.

### 3.5 Sammenhenger mellom geografisk strukturering og rekrutteringsrater

I motsetning til slaktevektene fordelte den observerte tvillingraten seg statistisk signifikant forskjellig mellom kommuner med forskjellig bestandstilknytning (Fig. 3.6). Gjennomgående var tvillingraten høyest i kommuner med nordnorsk og midtnorsk bestandsdominans etterfulgt av kommuner med østlig og sørlig bestandstrekk.



**Figur 3.6.** Fordeling av gjennomsnittlig antall kalv per kalvku (tvillingraten) og andel ku med kalv i kommuner (2000-2007) med forskjellig genetisk bestandstilknytning. Bestandsinndelingen er basert på hvilke bestandsgenetiske egenskaper som dominerer innen kommunen. Merk at skalaen på y-aksen er brutt.

Gjennomsnittlig andel kyr med kalv varierte i mindre grad mellom kommuner med forskjellig bestandstilknytning, spesielt blant de fire nordligste bestandene. Andelen var imidlertid signifi-

kant lavere i kommuner med sørnorsk dominans ( $p < 0,05$ ). Dette viser at reproduksjonsforholdene eller overlevelsen av kalv gjennom den første sommeren varierer mellom de respektive delbestandene.



## 4 Diskusjon

### 4.1 Elgens genetiske bestandsstruktur

Bestander av store pattedyr i Skandinavia er ofte genetisk strukturerte (eks. Taberlet m.fl. 1995, Walker m.fl. 2001, Hellborg m.fl. 2002, Røed 2005, Haanes 2008), og det samme synes å være tilfelle for den norske elgbestanden. Basert på vevsprøver fra 585 elg skutt i 159 kommuner fant vi en geografisk fordeling av genetisk materiale som tilsier at elgen i Norge har begrenset utveksling mellom landsdeler. Algoritmen STRUCTURE antydte at den norske elgbestanden med stor sannsynlighet kan struktureres i opp til 5 forskjellige genetiske bestander. Denne inndelingen gav en sørlig og en nordlig hovedbestand, der grensen ligger mellom Trøndelag og Østlandet. Den nordlige bestanden kan ytterligere struktureres i en delbestand i nord (nordnorsk bestand) og en sør for Salten i Nordland (midtnorsk bestand), mens bestanden i sør kan inndeles i en østlig (østnorsk-øst), vestlig (østnorsk-vest) og sørlig delbestand (sørnorsk bestand).

Tatt i betraktning Norges geografiske utstrekning og landskapsutforming, var det ikke overraskende å finne en viss grad av genetisk strukturering. Til tross for at elgen kan spre seg over relativt store avstander, og dessuten uten problemer er i stand til å krysse større fjorder og fjellpartier, er ytterpunktene i elgens utbredelsesområde i Norge for stor til å kunne tilsi en jevnlig utveksling av genetisk materiale. Forskjeller i haplotyper og private alleler mellom elgen i nord og sør understøtter dette. For eksempel ble 3 av 7 registrerte mtDNA haplotyper kun funnet i Finnmark og Troms, men ikke i noen av områdene lenger sør. Faktisk var det bare en av haplotypene som var representert i alle delbestandene. Tilsvarende fant vi en eller flere private mikrosatellitt-alleler innefor de fleste av de genetiske delbestandene. Gitt det relativt store antallet elg undersøkt er det derfor grunn til å tro at det genetiske mønsteret som observeres gir en rimelig god refleksjon av elgens genetiske bestandsstruktur i Norge.

En relativt distinkt inndeling i en nordlig og sørlig bestand i Skandinavia ble også antydte av Ryman m.fl. (1980) basert på enzym-fordelingen innen og mellom 13 forskjellige elgbestander i Norge (3) og Sverige (10). Basert på fordelingen av prøvebestandene synes skillelinjen å gå et sted i Midt-Skandinavia på høyde med Hedmark-Sør-Trøndelag. Tilsvarende fant Charlier m.fl. (2007) at den svenske elgbestanden kan deles inn i en nordlig, sentral og en sørlig delbestand basert på variasjonen i 6 mikrosatellitt loci. Analysen inneholdt imidlertid kun prøver fra 4 geografisk forskjellige områder, og ingen bestander nær grensa til Norge. Det er derfor ikke usannsynlig at den svenske elgbestanden vil vise seg å være ytterligere genetisk oppdelt når analysene gjennomføres på et bredere geografisk utvalg.

Dagens genetiske struktur i Norge samsvarer i stor grad med hva vi forventet basert på den historiske utviklingen i elgens utbredelse og bestandsstørrelse i Skandinavia. Som antydte innledningsvis tilsier de skriftlige historiske kildene at elgen var utryddet fra det meste av Norge i første halvdel av 1800-tallet, og kun var tilbake i deler av Hedmark og Trøndelag, samt i Norrland i Nord-Sverige og et fåtall små bestander lenger sør i Sverige, og i Finland. Det betyr i så fall at det meste av dagens norske elgbestand er et resultat av bestandsvekst og spredning fra disse kildeb Bestandene og at det genetiske materialet i de reetablerte områder i all hovedsak vil være identisk med hva vi finner i kildeb Bestandene.

I samsvar med dette fant vi få unike genetiske egenskaper hos elgen vest for den østligste delbestanden i Sør Norge (hovedsaklig i Hedmark, Akershus og Østfold), med unntak av et privat allel i Oppland. Faktisk var det heller en tendens til det motsatte, at den genetiske sammensetningen av elgen lenger vest kun var et utvalg av det genetiske materialet i øst. Dette kan forklares med at antallet individer som har grunnlagt de nye bestandene har vært relativt få og derfor ikke representerer hele den genetiske bredden i kildeb Bestandene ("founder" effekt, Austerlitz m.fl. 1997, Excoffier 2004). Ut fra en slik mekanisme kan vi også forvente at graden av forskjell øker med spredningsavstanden (Ibrahim m.fl. 1996). Dette støttes av at vi fant lave-

re genetisk variasjon i Agderfylkene og i Rogaland, i områder som befinner seg relativt langt unna den sannsynlige kildebestanden i Hedmark.

På Vestlandet, fra Hordaland til Nordmøre, var den genetiske variasjonen tilsynelatende større enn på Sørlandet, til tross for at også denne regionen befinner seg langt fra kildebestandene, og er vanskeligere tilgjengelig (høye fjellpartier). Dette kan også være grunnen til at denne delen av Norge er rekolonisert ganske nylig (Collett 1911, Olstad 1945). Den relativt høye variasjonen i dette området skyldes imidlertid mest at området er rekolonisert fra kildebestandene i både Trøndelag og Hedmark, noe som kan skape et inntrykk av høy genetisk variasjon i regionen. Elgen i Møre og Romsdal er således mest beslektet med elgen i Trøndelag, mens elgen i Sogn og Fjordane og Hordaland er mest beslektet med elgen i Oppland og Buskerud (østnorsk-vest bestand). Detaljstudier av enkeltindivider fra Vestlandsfylkene antyder også en viss grad av hybridiseringen mellom individer fra forskjellige delbestander. Det samme var tilfelle for elgen nord i Oppland og Hedmark og elgen sør i Sør-Trøndelag, noe som kan forklare tendensen til høyere genetisk variasjon i disse fylkene enn i fylker lenger sør og nord (Tabell 3.1).

I praksis antyder dette at graden av spredning mellom det østlige Norge og bestanden vest for Mjøsa og Oslofjorden har vært for svak til å utjevne den genetiske strukturen i Sør-Norge som har oppstått i perioden med bestandseksponasjon. Dette er interessant fordi bestandene i Sør-Norge for det meste har økt i antall og dessuten har vært til dels svært tette de siste 20-30 årene (Solberg m.fl. 2006). I slike perioder kan flere individer spre seg til nabobestander og således redusere de genetiske forskjellene (eks. Hartl & Clark 1997). På den annen side er det antydning at elgen i Sør-Norge sprer seg over kortere avstander enn i bestander lenger nord (Sæther m.fl. 1992). I tillegg er det funnet at spredningssannsynligheten og avstanden synker heller enn øker, med økende bestandstetthet hos flere arter (Støen m.fl. 2006). Hvis det også er tilfelle for elgen, kan bestandsreduksjonen som er gjennomført i store deler av i Sør-Norge de siste 5-15 årene føre til økt spredning mellom delbestander, med en potensielt utjevneende virkning på den genetiske sammensetningen.

Den høyeste genetiske variasjonen fant vi for elg i de to nordlige delbestandene - fra Sør-Trøndelag til Finnmark. Som i Sør-Norge er det sannsynlig at disse bestandene er et resultat av spredning fra den gjenværende bestanden i Trøndelag og fra bestander på svensk, finsk og russisk side av grensen. Ryman m.fl. (1980) antyder ingen vesentlige genetiske forskjeller mellom elgbestanden i Nordland og i Västerbotten, noe som antyder at disse har mye av den samme genetiske opprinnelsen. Dette støttes også av nyere telemetristudier som viser at elgen i grenseområdet mellom Nordland og Västerbotten trekker og sprer seg både østover og vestover, og til dels over svært lange avstander (Schön m.fl. 2008).

Det samme bevegelsesmønsteret er funnet i Troms (Sæther m.fl. 1992, Solberg m.fl. upubl. data), der hoveddalførene på både norsk og svensk side kanalisere mye av spredningen på tvers av grensen. I følge Olstad (1945) etablerte elgen seg i dette området først tidlig på 1900-tallet. Basert på den genetiske skillelinjen mellom den nordnorske og midtnorske bestanden nord i Nordland (Fig. 3.4), finner vi det mest sannsynlig at denne bestanden er etablert av innvandrende elg fra Sverige. Dette samsvarer også med Ryman m.fl. (1980) som fant at elgen i Norrbotten rett øst for Troms (og i nord Finland) var genetisk forskjellig fra elgen lenger sør i Västerbotten.

I Finnmark og Troms er det sannsynlig at også elg fra Finland og Russland har bidratt med genetisk påvirkning. I Pasvik er det jevnlig forflytning av elg over grensen til Russland (E. Lund pers. med.), og tyngdepunktet i elgbestanden i Vest-Finnmark lå lenge i de indre kommunene mot Finskegrensen. Funnet av to haplotyper i Finnmark og Troms, som tidligere også er funnet i Finland, understøtter antagelsen at elgen i dette området har sin opprinnelse fra finske bestander. Uten mer genetiske data fra tilgrensende områder er det imidlertid umulig å avklare hvilke bestander som har bidratt mest til dagens elgbestand i nord.

## 4.2 Betydningen av bestandsflaskehalsen på 1800-tallet

Mens de genetiske forskjellene mellom delbestandene i Sør-Norge tilsynelatende skyldes tap av genetisk variasjon og genetisk differensiering i rekoloniseringsfasen, kan den de genetiske forskjellene mellom bestanden på Østlandet og i Midt-Norge også være et resultat av isolasjon og genetisk drift i perioden med bestandsreduksjon for 100-300 år siden. Genetiske forskjeller kan oppstå raskt ved bestandsflaskehals (Chakraborty & Nei 1977), og perioden med lav bestandsstørrelse kan derfor ha forårsaket de genetiske forskjellene mellom bestandene i sør og bestandene i nord.

En slik hypotese støttes av de historiske kildene som antyder en splittelse mellom bestandene i Trøndelag og Norrland i nord og i Hedmark og Bergslagen (og kanskje Småland) i sør. I den grad denne splittelsen vedvarte over flere generasjoner kan genetisk drift ha medført vesentlig genetisk differensiering. På den annen side var det lite som tydet på at den norske elgbestanden har gått gjennom en så alvorlig bestandsflaskehals som antydnet i de mest pessimistiske historiske kildene, og det samme synes å være tilfelle i Sverige (Ellegren m.fl. 1996, Charlier m.fl. 2008). Vi fant for eksempel ikke tilstrekkelig avvik mellom det observerte antallet alleler og den forventede heterozygositeten til å konkludere med en relativt nylig bestandsflaskehals i Norge. Tilsvarende, basert på variasjonen i minisatellitter fra 28 elg, konkluderte Ellegren m.fl. (1996) med at den svenske elgbestanden umulig kan ha gjennomgått en veldig kraftig bestandsreduksjon på 1800-tallet. Lokale flaskehals i deler av Skandinavia kan likevel ha oppstått som følge av "founder" effekter i rekoloniseringsfasen, for eksempel som antydnet for Østfold i vårt materiale og som også synes å være tilfelle med elgen i Sør-Sverige (Charlier m.fl. 2008).

En alternativ forklaring på den distinkte genetiske forskjellen mellom elgen i nord og sør i Norge og Sverige (Ryman m.fl. 1980), er at elgen koloniserte Skandinavia både fra sør og fra nordøst etter siste istid (Markgren 1974). På det tidspunktet eksisterte det en landbru fra Sverige til kontinentet og mange pattedyrarter (og planter) benyttet sannsynligvis denne forbindelsen til å kolonisere Skandinavia da isen trakk seg tilbake. Samtidig kan individer fra de samme artene, men fra forskjellige kildebestander, ha kolonisert Skandinavia via Finland. Basert på genetiske analyser er det antydnet en slik tosidig kolonisering av Skandinavia for brunbjørn og flere smågnagerarter (Taberlet m.fl. 1998), noe som har medført distinkte genetiske forskjeller mellom de nordlige og sørlige bestandene av disse artene. De samme innvandringsveiene ble antageligvis også benyttet av den Skandinaviske villreinen (Flagstad og Røed 2003, Røed 2005).

Fordelingen av vanlige og sjeldne haplotyper fra elgen i nord og sør er i samsvar med hva vi ville forvente hvis også elgen koloniserte Skandinavia fra to forskjellige kildebestander. Samtidig kan et tilsvarende mønster oppstå som følge av bestandsoppsplitting og genetisk drift. En mer systematisk innsamling og analyse av genetisk materiale fra elgbestander i Sverige, Finland, Polen og Baltikum vil sannsynligvis bedre kunne avklare hvorvidt også den Skandinaviske elgen innvandret både fra nord og fra sør.

## 4.3 Variasjonen i reproduksjonsrater og vekt mellom delbestander

Basert på den genetiske bestandsstrukturen undersøkte vi også hvorvidt det er forskjeller i andre karakterer mellom delbestander. Tidligere studier har vist at det eksisterer både morfologiske (vekt og kroppsutforming) og reproduktive forskjeller mellom elgbestander i Skandinavia (Sæther m.fl. 1992, Andersen & Sæther 1996, Solberg m.fl. 2006, Lundmark 2008), men det er ikke kjent i hvilken grad disse forskjellene skyldes genetiske forhold. De kan også være et uttrykk for forskjeller i miljøet. For eksempel kan varierende næringstilgang medføre at elgen i forskjellige områder vokser med forskjellig hastighet, og at elg med samme kroppsstørrelse produserer ulikt antall kalver eller gevirstørrelse. Identiske individer (eks. eneggede tvillinger) kan således utvikle svært forskjellige karakterer avhengig av hvilke miljø de befinner seg i (fenotypisk plastisitet).

I dette studiet fant vi at kalveproduksjonen fordelte seg forskjellig mellom de forskjellige genetiske delbestandene, og at det er en tilsvarende tendens til fordeling av aldersspesifikke vekter (slaktevekt). I materiale finner vi i gjennomsnitt den laveste heterozygositeten i den sørnorske bestanden - der reproduksjonsratene også er lavest – mens det motsatte er tilfelle i den midt-norske og nordnorske bestanden. Lav heterozygositet som følge av genetisk drift kan medføre at bestander får redusert fruktbarhet og levedyktighet (Lande 1988, Westemeier m.fl. 1998), særlig i bestander som opplever stressede leveforhold som følge av andre årsaker (Bijlsma m.fl. 1997). Hos hvithalehjort er det for eksempel funnet en positiv sammenheng mellom graden av heterozygositet og tvillingrate (Chesser & Smith 1987), kroppsstørrelsen (Chesser & Smith 1987) og gevirstørrelsen (Scribner m.fl. 1989). Den observerte variasjonen i rekrutteringsrater hos elgen i Norge kan derfor i prinsippet være påvirket av forskjeller i den genetiske variasjonen mellom områder.

Fra andre studier vet vi imidlertid at det også har vært store forskjeller i bestandstetthet mellom de forskjellige delbestandene, samt varierende næringsforhold (Solberg m.fl. 2006). Dette kan ha skapt det samme mønsteret uavhengig av de genetiske forskjellene. For eksempel var det på 1990-tallet svært høye bestandstettheter i fylkene fra Buskerud til Vest-Agder, noe som sannsynligvis medførte økt næringsstress og påfølgende redusert kroppsvest og kalveproduksjon (Solberg m.fl. 2006). Av samme grunn er de lave vektene og reproduksjonsratene et relativt nytt fenomen i disse områdene, noe vi ikke skulle forvente om de utelukkende skyldtes genetiske forhold.

Den observerte samvariasjonen mellom rekrutteringsrater og genetiske egenskaper må derfor ikke betraktes som dokumentasjon på at forskjeller i rekrutteringsrate helt eller delvis er styrt av genetiske egenskaper – men mer som et interessant utgangspunkt for videre studier. En fremtidig tilnærming kan være å undersøke sammenhengen mellom genotype og fenotypiske trekk i områder der elg med forskjellig genotype lever side om side og opplever samme miljøbetingelser. Slike forhold finner vi i hybridsonene mellom de genetiske delbestandene. Av særlig interesse er området mellom Sør-Trøndelag og nordlige Oppland og Hedmark, der elgen har varierende innslag av alleler fra den nordlige og sørlige hovedbestanden (appendiks 1).

#### **4.4 Forvaltningskonsekvenser og veien videre**

I utgangspunktet antok vi at mye genetisk variasjon i den Skandinaviske elgbestanden ble tapt under bestandsflaskehalsen på 1800-tallet, og at dagens bestand ville ha lav genetisk variasjon. Resultatene antyder imidlertid at variasjonen i mtDNA haplotyper og heterozygositeten i mikrosatellitter ikke bærer preg av å være veldig lav. Gjennomgående er den genetiske heterozygositeten i den norske bestanden høyere enn hva som er rapportert fra Canada (Wilson m.fl. 2003) og Alaska (Schmidt m.fl. 2009), og sammenlignbare med verdiene som Charlier m.fl. (2007) fant i Sverige. Også sammenlignet med andre arter (eks. Hellborg m.fl. 2002) fremstår mikrosatellittvariasjonen hos elgen i Norge som relativt moderat, selv om direkte sammenligninger mellom arter og bestander vanskeligjgjøres av at forskjellig antall og type mikrosatellitter er benyttet (Weber 1990).

I den norske bestanden finner vi at den genetiske variasjonen er høyest i nord. Dette var også hva vi forventet gitt den nærmere kontakten mellom bestandene her og bestandene lenger øst. Med dagens kontinuerlige utbredelse og høye bestandstetthet både i Sverige og Finland forventer vi at det vil fortsette å være direkte kontakt mellom disse bestandene, noe som sikrer en jevnlig utveksling av genetisk materiale og stor grad av genetisk variasjon. Tatt i betraktning Nord-Norges geografiske utforming er det likevel klart at elgbestandens videre utvikling i denne regionen i stor grad vil være avhengig av bestandsutviklingen i våre naboland.

I Sør-Norge er den genetiske variasjonen lavere, og enkelte av analysene antyder at dette kan skyldes en relativt nylig bestandsflaskehals (eks. på 1800-tallet). I tillegg ser vi at den genetiske variasjonen synker desto lenger vest og sør vi kommer i landet. Dette er noe urovekkende i

lys av de pågående klimaendringene, der vi forventer ytterligere økning i temperatur i fremtiden. Elgen er utviklet som art i et nordlig miljø og er derfor svært godt tilpasset snø og lave temperaturer, men lite tilpasset høye temperaturer. Ved temperaturer over  $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$  vinterstid og  $16\text{-}20\text{ }^{\circ}\text{C}$  sommerstid har elgen problemer med å kvitte seg med overskuddsvarme, noe som fører til økt energiomsetning, redusert aktivitet og på sikt redusert kondisjon (Renecker & Hudson 1986, Schwartz & Renecker 1997). Samtidig synes elgen å være dårlig tilpasset parasitter og sykdommer med sørlig opprinnelse (Geist 1998), noe vi i framtiden kan forvente høyere frekvens av i sør.

I praksis betyr dette at elgen på Sørlandet i større grad enn lenger nord, kan oppleve perioder med stressende miljøforhold i fremtiden. For å takle disse utfordringene vil elgen i sør være tjent med høy genetisk variasjon, noe som bedrer forutsetningene for lokale tilpasninger til endrede leveforhold. Det er derfor viktig at elgbestanden i sør ikke tappes ytterligere for genetisk variasjon og at den genetiske kontakten med bestandene lenger nord og øst opprettholdes.

Slik kontakt opprettholdes best ved at det ikke opprettes fysiske stengsler eller soner av uegnede habitat (eks. urbane sentra) som hindrer elgen i å spre seg fra øst til vest. I tillegg er det avgjørende at jakttrykket avpasses slik at aktuelle spredningsindivider får anledning til å leve opp og spre seg. Hos elgen som hos mange andre hjortedyr, sprer oksene seg lengre enn kyrne (Ballard m.fl. 1991), og oksene vil derfor i større grad kunne opprettholde kontakt mellom delbestander. I løpet av de siste 30 årene har vi imidlertid tappet elgbestandene for okser som følge av høyere jakttrykk på okser enn på kyr (eks. Sæther m.fl. 2001), med det resultat at dagens bestander har omkring dobbelt så mange kyr som okser (Solberg m.fl. 2006). Fra et bevaringsøkologisk perspektiv vil det være ønskelig at bestandskjønnsraten ikke dreies ytterligere i mer ekstrem retning.

Elgbestandene på Vestlandet synes å være bedre stilt enn på Sørlandet som følge av innvandring både fra nord og øst. Dette har skapt et bredere genetisk utvalg, særlig på Nordvestlandet, noe som gjør bestanden bedre egnet til å møte fremtidige miljøendringer. I den grad de nordlige genotypene fortsetter å spre seg sørover kan dette få positive effekter på den genetiske sammensetningen på hele Vestlandet, og i beste fall helt ned til Sørlandet. Den sterke øst-vest-orienteringen av fjordsystemene og delvis barriereeffekt av disse tilsier dog at den sørlige delen av Vestlandet i større grad vil påvirkes av elg som kommer sørfra eller over fjellet fra Østlandet, enn av elg som sprer seg ned langs kysten fra Trøndelag og Møre.

I tillegg til å påvirke andelen spredningsindivider kan jakta påvirke den genetiske sammensetningen av elgbestandene direkte ved å påvirke den effektive bestandsstørrelsen og således graden av genetisk drift. Den effektive bestandsstørrelsen er en ideell bestand der alle individene formerer seg og alle kan pare seg med hverandre (se Introduksjonen). Generelt er det ønskelig å ha en høy effektiv bestand for å unngå for mye genetisk drift og tap av genetisk variasjon. For elgen vil den effektive bestandsstørrelsen alltid være mindre enn den faktiske bestandsstørrelsen, men det relative forholdet kan variere mye.

Spesielt kjønnsraten i bestanden er en faktor med stor betydning for det relative forholdet mellom effektiv og faktisk bestandsstørrelsen ( $N_e/N$ ). Jo færre okser i bestanden, desto lavere vil  $N_e/N$  være fordi neste generasjon i økende grad vil være et resultat av få fedre. I en modellsimulering antydte således Ryman m.fl. (1981) at selektive jakt av hanndyr kan bringe den effektive størrelsen av en hjorteviltbestand til under 20 % av den faktiske bestandsstørrelsen ( $N_e/N < 0,2$ ). Det samme var antydte av Sæther m.fl. (upubliserte data). Særlig om kjønnsraten reduseres ytterligere under 30 % okser (2,3 kyr per okse) reduseres den effektive bestandsstørrelsen mye, med påfølgende stor økning i genetisk drift mellom generasjoner (Sæther m.fl. upubliserte data). Fordi  $N_e$  endrer seg i takt med den faktiske bestandsstørrelsen - gitt at andre forhold er konstant - vil det være særlig viktig å holde en balansert kjønnsrate i perioder med bestandsreduksjon.

Det er også mye som tyder på at høy avskyting av eldre individer øker graden av genetisk drift mer enn tilsvarende avskyting av kalv og åringsdyr (Ryman m.fl. 1981, Sæther m.fl. upubliserte data). Dette er fordi generasjonstiden øker vesentlig når avskytingen fokuseres mot de yngre aldersgruppene (eks. Ryman m.fl. 1981), og fordi den effektive bestandsstørrelsen per generasjonstid øker (Sæther m.fl. upubliserte data). I tillegg viser flere studier at høy avskyting av eldre dyr og/eller selektiv høsting av individer med spesifikke karakterer kan føre til evolusjonære responser i viktige egenskaper (Jachmann m.fl. 1995, Coltman m.fl. 2003, Allendorf m.fl. 2008). For eksempel viser modellstudier at høy avskyting av eldre hunndyr kan føre til redusert alder for kjønnsmodning og potensielt lavere kalveproduksjon hos hjortevilt (Proaktor m.fl. 2007).

I praksis betyr dette at et jaktforvaltningsregime med høy avskyting av kalv og åringsdyr, samt balansert avskyting av okser og kyr er mest forenelig med et ønske om å opprettholde høy genetisk variasjon, og for å unngå andre uheldige endringer i genetiske egenskaper. Et slikt dødelighetsmønster samsvarer i stor grad med det mønsteret som observeres i elgbestander som hovedsakelig begrenses og reguleres av predasjons fra ulv og bjørn, og som vi kan forvente har vært viktig for den evolusjonære utviklingen av dagens elg. I all hovedsak samsvarer dette mønsteret også med det forvaltningsregimet som praktiseres i de fleste elgjaktkommuner i Norge i dag. Kjønnsraten er imidlertid fortsatt skjev i mange kommuner som følge av tidligere selektiv høsting.

Til tross for en rekke modellstudier vet vi fortsatt lite om effekten av jakt på den genetiske variasjonen i naturlige elgbestander. Den norske elgbestanden er imidlertid stor, og i store bestander vil det også skapes genetisk variasjon ved mutasjoner og rekombinasjon av gener, og ved at individer med andre genetiske egenskaper innvandrer fra Sverige, Finland og Russland. Det er imidlertid å forvente at jakt vil fortsette å være den rådende dødelighetsårsak for elgen i Norge i overskuelig fremtid, og det samme vil antagelig være tilfelle i våre naboland. Et av delmålene med dette arbeidet var derfor å etablere et referansemateriale over dagens genetiske tilstand. Med tilgang til et slikt materiale kan vi gjenta undersøkelsen av den genetiske variasjonen på et senere tidspunkt, og i større grad være i stand til å avgjøre hvorvidt genetisk variasjon tapes som følge av den til enhver tid rådende jaktpraksis.

## 5 Referanser

- Allendorf, F. W., England, P. R., Luikart, G., Ritchie, P. A. & Ryman, N. 2008 Genetics effects of harvest on wild animal populations. *Trends in Ecology & Evolution* 23, 327-337.
- Andersen, R. & Sæther, B.-E. 1996. Elg i Norge. - N. W. Damm & Søn A.S. Teknologisk Forlag. 144 s.
- Austerlitz, F., JungMuller, B., Godelle, B., Gouyon, P. H. 1997. Evolution of coalescence times, genetic diversity and structure during colonization. *Theor. Popul. Biol.* 51:148-164.
- Austrheim, G., Solberg, E.J., Mysterud, A., Daverdin, M. & Andersen, R. 2008. Hjortedyr og husdyr på beite i norsk utmark i perioden 1949-1999. NTNU Vitensk. mus. Rapp. zool. Ser. 2-2008: 123 pp. NTNU, Vitenskapsmuseet, Trondheim.
- Ballard, W. B., Whitman, J. S. & Reed, D. J. 1991. Population dynamics of moose in South-central Alaska. *Wildlife Monographs*, 1-49.
- Bijlsma, R., Bundgaard, J., Boerema, A. C., Van Putten, W. F. 1997. Genetic and environmental stress and the persistence of populations. S 193-207 i Bijlsma, R. & Loeschcke (red.) *Environmental stress, adaptation and evolution*. Birkhäuser Verlag, Basel.
- Boeskorov, G.G. 1997. Chromosomal differences in moose (*Alces alces* L., Artidactyla, Mammalia). - *Russian Journal of Genetics* 33: 974-978.
- Caballero, A. 1994. Developments in the prediction of effective population size. *Heredity* 73: 657-679.
- Chakraborty, R. & Nei, M. 1977. Bottleneck effects on average heterozygosity and genetic distance with stepwise mutation model. *Evolution* 31: 347-356.
- Charlier, J., Laikre, L. & Ryman, N. 2007. Genetic structure and evidence of a local bottleneck in moose in Sweden. *Management and Conservation Note*. DOI: 10.2193/2007-122.
- Chesser, R. K. & Smith, M. H. 1987. Relationship of genetic variation to growth and reproduction in the white-tailed deer. Side 168-177 i C. M. Wemmer (red.) *Biology and management of the Cervidae*. Smithsonian Institutio, Washington, D.C, USA.
- Clutton-Brock, T. H. 1989. Mammalian mating systems. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 236: 339-372.
- Collett, R. 1911. *Norges Pattedyr*. – H. Aschehoug & Co. (W. Nygaard), Kristiania. 744 s.
- Coltman, D. W., O'Donoghue, P., Jorgenson, J. T., Hogg, J. T., Strobeck, C. & Festa-Bianchet, M. 2003 Undesirable evolutionary consequences of trophy hunting. *Nature* 426, 655-658.
- Coulson, T. N., Pemberton, J. M., Albon, S. D. m.fl. 1998. Microsatellites reveal heterosis in red deer. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 265: 489-495.
- Cournet, J. M. & Luikart, G. 1996. Description and power analysis of two tests for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data. *Genetics*, 144: 2001-2014.
- Ellegren, H., Mikko, S., Wallin, K. & Andersson, L. 1996. Limited polymorphism at major histocompatibility complex (MHC) loci in the Swedish moose *Alces alces*. *Molecular Ecology* 5: 3-9.

- Engen, S. Lande, R., & Sæther, B.-E. 2005. Effective size of a fluctuating age-structured population. *Genetics* 170: 941-954.
- Excoffier, L. 2004. Patterns of DNA sequence diversity and genetic structure after range expansion: lessons from the infinite-island model. *Molecular Ecology* 13: 853-864.
- Flagstad, Ø. and Røed, K.H. 2003. Mitochondrial DNA phylogeography and population history of reindeer and caribou, *Rangifer tarandus* L. *Evolution*, 57(3): 658-670.
- Frankham, R. 1995. Effective population size and adult population size ratios in wildlife – a review. *Genet. Res.* 66: 95-107.
- Geist, V. 1998. *The deer of the world: their evolution, behaviour, and ecology.* - Swan Hill Press, UK. 421 s.
- Gill, R. 1990. Monitoring the status of European and North American cervids. - *Global Environment Monitoring System Information Series No. 8.* UNEP, Nairobi. 195 s.
- Haanes, H. 2008. Genetic variation and structure in Norwegian red deer. PhD thesis. Norwegian School of Veterinary Science, Dept. of Basic Sciences and Aquatic Medicine, Oslo.
- Hanks, J. 1981. Characterization of Population Condition. In: Fowler, C. W. and T. D. Smith, (eds.); *Dynamics of Large Mammal Populations*, pp 47-73. John Wiley and Sons, New York, New York, USA.
- Hartl, D. L. & Clark, A. G. 1997. *Principles of population genetics.* Sinauer Associates, Sunderland, US.
- Hedrick, P.W. 2005. *Genetics of Populations.* Third Edition. Jones and Bartlett Publishers, Sundbury, Massachusetts, USA.
- Hellborg, L., Walker, C. W., Rueness, E. K., Stacy, J. E., Kojola, I., Valdmann, H., Vila, C., Zimmermann, B., Jakobsen, K. S. & Ellegren, H. 2002. Differentiation and level of genetic variation in northern European lynx (*Lynx lynx*) population revealed by microsatellite and mitochondrial DNA analysis. *Conservation Genetics* 3: 97-111.
- Hufthammer, A.K. (2006). The vertebrate fauna of eastern Norway – from the Ice Age to the Middle Ages. *Kulturhistorisk Museum (Oslo) – Skrifter* 4, 191-202.
- Hundertmark, K. J., Schields, G. F., Udina, I. G., Bowyer, R. T., Danilkin, A. A. & Schwartz, C. C. 2002. Mitochondrial phylogeography of moose (*Alces alces*): Late Pleistocene divergence and population expansion. - *Molecular Phylogenetics and Evolution* 22: 375-387.
- Ibrahim, K. M., Nichols, R. A., Hewitt, G. M. 1996. Spatial patterns of genetic variation generated by different forms of dispersal during range expansion. *Heredity*, 77: 282-291.
- Jachmann, H., Berry, P. S. & Imae, H. 1995 Tusklessness in African elephants- a future trend. *African Journal of Ecology* 33, 230-235.
- Jacobsen, H. & Andersen, R. 1990. Elgen, et ettertraktet bytte gjennom tusener av år. S. 125-127 i: Semb-Johansson, A. & Frislid, R. (red.). *Norges dyr. Pattedyrene* 3. - J. W. Cappelen's Forlag a/s, Oslo.



- Lande, R. 1988. Genetics and demography in biological conservation. *Science*, 241: 1455-1460.
- Lundmark, C. 2008. Morphological and Behavioural Adaptations of Moose to Climate, Snow, and Forage. Doctoral Thesis, Swedish University of Agricultural Sciences, *Acta Universitatis agriculturae Sueciae* 2008:67.
- Markgren, G. 1974. The moose in Fennoscandia. – *Le Naturaliste canadien*. 101: 185-194.
- Nilsen, E. B. & E. J. Solberg 2006. Patterns of hunting mortality in Norwegian moose populations. *European Journal of Wildlife Research* 52: 153-163.
- Nygren, T. 1987. The history of moose in Finland. *Swedish Wildl. Res. Suppl.* 1: 49-54.
- Olstad, O. 1945. *Jaktzoologi. Landpattedyrene*. J. W. Cappelens Forlag, Oslo. 249 s.
- Pritchard, J. K., Stephens, M. & Donnelly, P. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155: 945-959.
- Proaktor, G., Coulson, T. & Milner-Gulland, E. J. 2007 Evolutionary responses to harvesting in ungulates. *Journal of Animal Ecology* 76, 669-678.
- Renecker, L. A. & Hudson, R. J. 1986. Seasonal energy expenditure and thermoregulatory response of moose. *Canadian Journal of Zoology* 64: 322-327.
- Røed, K.H. 2005. Refugial origin and postglacial colonization of holarctic reindeer and caribou. *Rangifer*, 25(1): 19-30.
- Rosvold, J. 2008. Do Single Prehistoric Human Dwelling Sites Reveal Changes in the Relative Abundance of Moose to Red Deer in Western Norway? Master thesis in Biology, NTNU, Trondheim.
- Ryman, N., Baccus, R., Reuterwall, C. & Smith, M. H. 1981 Effective population size, generation interval, and potential loss of genetic variability in game species under different hunting regimes. *Oikos* 36, 257-266.
- Ryman, N., Reuterwall, C., Nygren, K. & Nygren, T. 1980. Genetic variation and differentiation in Scandinavian moose (*Alces alces*): are large mammals monomorphic? - *Evolution* 34: 1037-1049.
- Sæther B.-E., Solbraa, K., Sødal, D. P. & Hjeljord, O. 1992. Sluttrapport Elg-Skog-Samfunn. – NINA Forskningsrapport 28. 153 s.
- Sæther, B.-E., Heim, M., Solberg, E. J., Jacobsen, K. S., Olstad, R., Stacy, J. & Sviland, M. 2001. Effekter av rettet avskyting på elgbestanden på Vega. – NINA Fagrapport 049. 39 s.
- Schmidt, J. I., Hundertmark, K. J., Bowyer, R. T. & McCracken, K. G. 2009. Population structure and genetic diversity of moose in Alaska. *Journal of Heredity*. 100: 170-180.
- Schmölcke, U. & Zachos, F. E. 2005. Holocene distribution and extinction of the moose (*Alces alces*, Cervidae) in Central Europe. *Mammalian Biology – Zeitschrift für Säugetierkunde*, 70329-344.

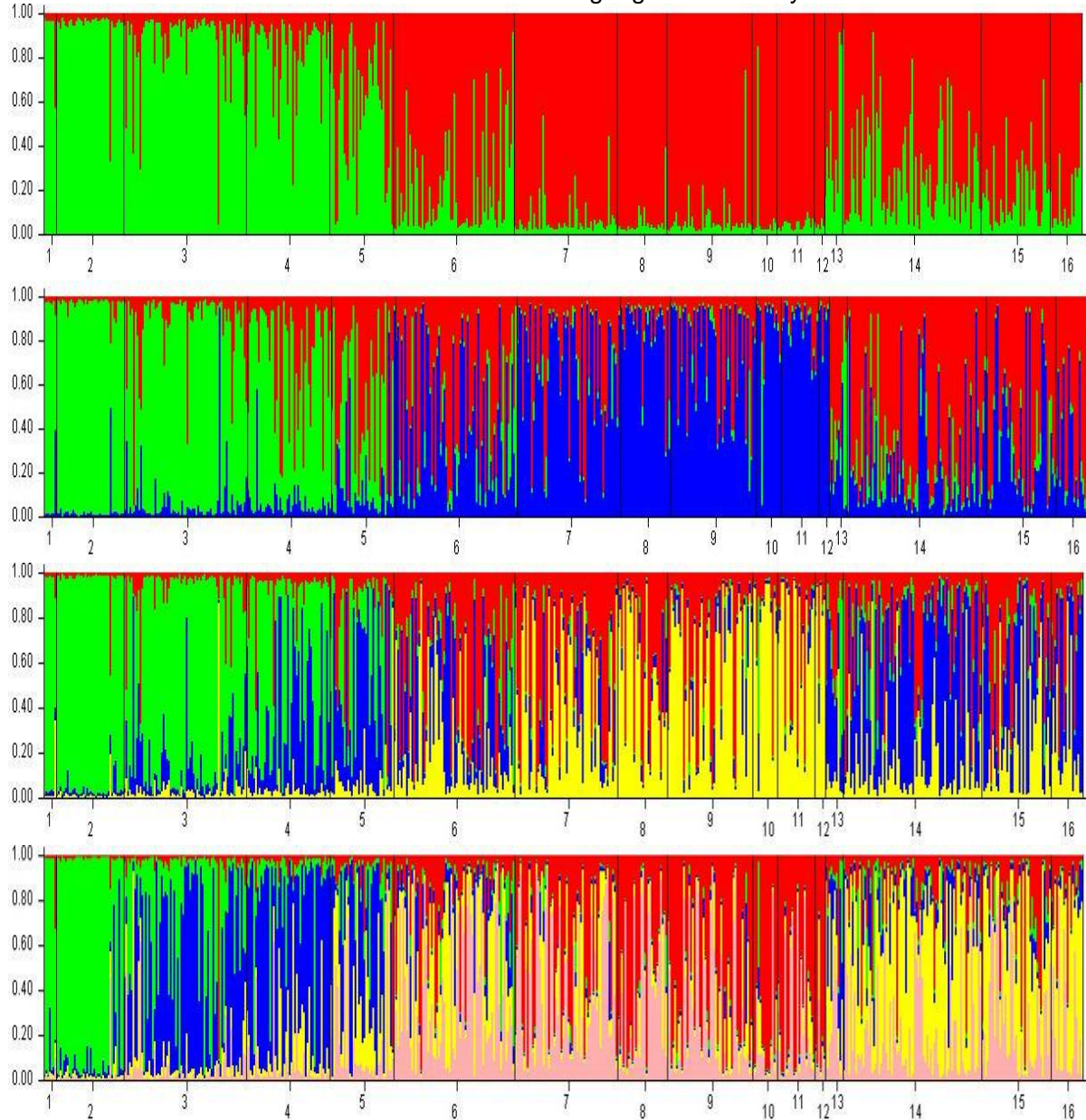
- Schön, M., Ericsson, G. & Dettki, H. 2008. Älg i MittSkandia 2004 – 2007: Slutrapport. SLU, Umeå.
- Schwartz, C. C. & Renecker, L. A. 1997. Nutrition and Energetics. Sidene 441-478 I: A. W. Franzmann & C. C. Schwartz, editors. Ecology and Management of the North American Moose. Smithsonian Institutional press.
- Scribner, K. T., Smith, M. H. & Johns, P. E. 1989. Environmental and genetic components of antler growth in white-tailed deer. *Journal of Mammalogy*, 70: 284-291.
- Solberg, E. J., A. Loison, B-E. Sæther & O. Strand. 2000. Age-specific harvest mortality in a Norwegian moose *Alces alces* population. *Wildlife Biology* 6: 41-52.
- Solberg, E. J., Rolandsen, C. M., Heim, M., Grøtan, V., Garel, M., Sæther, B.-E., Nilsen, E. B., Austrheim, G., Herfindal, I. 2006. Elgen i Norge sett med jegeøyne. En analyse av jaktmaterialet fra overvåkningsprogrammet for elg og det samlede sett elg-materialet for perioden 1966-2004. NINA Rapport 125.
- Solberg, E. J., Veiberg, V., Strand, O., Andersen, R., Langvatn, R., Heim, M., Rolandsen, C. M., Holmstrøm, F. & Solem, M. I. 2008. Hjortevilt 2007 – Årsrapport fra Overvåkingsprogrammet for hjortevilt. NINA Rapport 380. 65 s.
- Støen, O-G., A. Zedrosser, S. Sæbø, J. E. Swenson 2006. Inversely density-dependent natal dispersal in brown bears *Ursus arctos*. *Oecologia* 148: 356–364
- Sunde, P & C. Riis Olesen. 2007. Elg i Danmark? Vurdering af mulighederne for og konsekvenserne af etablering af en dansk elg-bestand. Faglig rapport fra DMU nr. 617.
- Taberlet, P., Fumagalli, L., Wust-Saucy, A.-G. & Cosson, J.-F. 1998. Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology* 7: 453-464.
- Taberlet, P., Swenson, J. E., Sandegren, F., Bjärwall, A. 1995. Localisation of a contact zone between highly divergent mitochondrial DNA lineages of the brown bear *Ursus arctos* in Scandinavia. *Conserv. Biol.*, 9: 1255-1261.
- Thörnqvist, M. 1997. Historien bakom 100 års älgstatistik. *Svensk Jakt* 1: 4-12.
- Trense, W. 1989. The big game of the world. - Verlag Paul Parey, Hamburg. 413 s.
- Walker, C. W., Vilá, C., Landa, A., Lindén, M. & Ellegren, H. 2001. Genetic variation and population structure in Scandinavian wolverine (*Gulo gulo*) populations. *Mol. Ecol.* 10: 53-63.
- Weber, J. L. 1990. Human DNA polymorphism and methods of analysis. *Corr. Opin. Biotechnol.* 1: 166-171.
- Westemeier, R. L., Brawn, J. D., Simpson, S. A., Esker, T. L., Jansen, R. W., Walk, J. W., Kershner, E. L., Bouzat, J. L. & Paige, K. N. 1998. Tracking the long-term decline and recovery of an isolated population, *Science*, 282: 1695-1698.
- Wilhelmson, M., Juneja, R. K. & Bengtson, S. 1978. Lack of polymorphism in certain blood proteins and enzymes of European and Canadian moose (*Alces alces*) *Naturaliste Can.* 105: 445-449.

Wilson, P. J., Grewal, S., Rodgers, A., Rempel, R., Saquet, J., Hristienko, H., Burrows, F., Peterson, R. & Bradley, N. W. 2003. Genetic variation and population structure of moose (*Alces alces*) at neutral and functional DNA loci. *Can. J. Zool.* 81: 670-683.

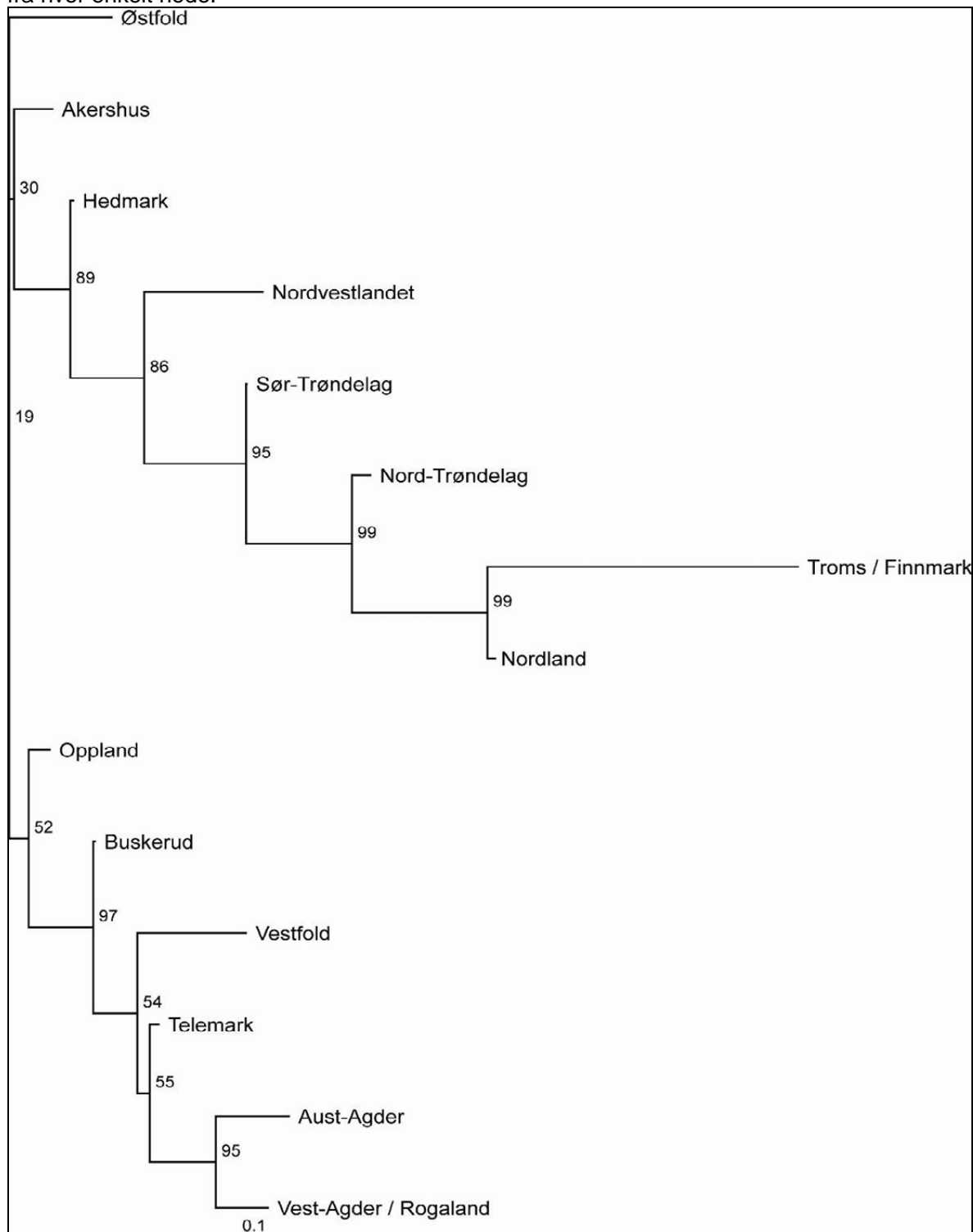
Wright, S. 1931. Evolution in mendelian populations. *Genetics* 16: 98-160

## 6 Appendiks

**Appendiks 1.** Sannsynligheten (posteriori) for at de respektive individene med DNA-prøver tilhører en av 2 (øverst), 3, 4 eller 5 (nederst) forskjellige delbestander. Utfallet av analysene antyder at den norske elgbestanden best kan struktureres i 5 delbestander. Fordelingen er splittet på følgende fylker: 1 Finnmark, 2 Troms, 3 Nordland, 4 Nord-Trøndelag, 5 Sør-Trøndelag, 6 Oppland, 7 Buskerud, 8 Vestfold, 9 Telemark, 10 Aust Agder, 11 Vest-Agder, 12 Rogaland, 13 Hordaland, Sogn og Fjordane, Møre og Romsdal, 14 Hedmark, 15 Akershus, 16 Østfold. N = 585 individer. Individene er ikke fordelt geografisk innen fylke.



**Appendiks 2.** Dendrogram over elgens slektskapsforhold i Norge fordelt på fylke. Elg fra fylker som befinner seg nær hverandre er mer beslektet. Dendrogrammet viser at elgen i Troms og Finnmark er mest beslektet med elgen i Nordland, Trøndelag og den østlige delen av Østlandet og minst beslektet med elgen i området fra Oppland til Rogaland. Tallene i grenenes knutepunkt (noder) er bootstrap-verdier, som viser den statistiske styrken til forgreiningsmønsteret fra hver enkelt node.







# NINA Rapport 467

ISSN:1504-3312

ISBN: 978-82-426-2037-8



## Norsk institutt for naturforskning

NINA hovedkontor

Postadresse: 7485 Trondheim

Besøks/leveringsadresse: Tungasletta 2, 7047 Trondheim

Telefon: 73 80 14 00

Telefaks: 73 80 14 01

Organisasjonsnummer: NO 950 037 687 MVA

[www.nina.no](http://www.nina.no)