

024

FAGRAPPORT

Forvaltning av små bestander
En teoretisk bakgrunn

Bernt-Erik Sæther
Steinar Engen



NINA • NIKU

NINA Norsk institutt for naturforskning

Forvaltning av små bestander

En teoretisk bakgrunn

Bernt-Erik Sæther
Steinar Engen

NINA•NIKUs publikasjoner

NINA•NIKU utgir følgende faste publikasjoner:

NINA Fagrapport

NIKU Fagrapport

Her publiseres resultater av NINAs og NIKUs eget forskningsarbeid, problemoversikter, kartlegging av kunnskapsnivået innen et emne, og litteraturstudier. Rapporter utgis også som et alternativ eller et supplement til internasjonal publisering, der tidsaspekt, materialets art, målgruppe m.m. gjør dette nødvendig.

Opplag: Normalt 300-500

NINA Oppdragsmelding

NIKU Oppdragsmelding

Dette er det minimum av rapportering som NINA og NIKU gir til oppdragsgiver etter fullført forsknings- eller utredningsprosjekt. I tillegg til de emner som dekkes av fagrapportene, vil oppdragsmeldingene også omfatte befaringsrapporter, seminar- og konferanseforedrag, årsrapporter fra overvåkningsprogrammer, o.a.

Opplaget er begrenset. (Normalt 50-100)

NINA-NIKU Project-Report

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

Opplaget varierer avhengig av behov og målgruppe.

Temahefter

Disse behandler spesielle tema og utarbeides etter behov bl.a. for å informere om viktige problemstillinger i samfunnet. Målgruppen er "almenheten" eller særskilte grupper, f.eks. landbruket, fylkesmennenes miljøvernavdelinger, turist- og friluftlivskretser o.l. De gis derfor en mer populærfaglig form og med mer bruk av illustrasjoner enn ovennevnte publikasjoner.

Opplag: Varierer

Fakta-ark

Hensikten med disse er å gjøre de viktigste resultatene av NINA og NIKUs faglige virksomhet, og som er publisert andre steder, tilgjengelig for et større publikum (presse, ideelle organisasjoner, naturforvaltningen på ulike nivåer, politikere og interesserte enkeltpersoner).

Opplag: 1200-1800

Sæther, B.-E. & Engen, S. 1996. Forvaltning av små bestander. en teoretisk bakgrunn. - NINA Fagrapport 024: 1-39.

Trondheim, januar 1997

ISSN 0805-469X

ISBN 82-426-0745-1

Forvaltningsområde:

Bevaring av naturens mangfold

Conservation of biodiversity

Rettighetshaver ©:

NINA•NIKU Stiftelsen for naturforskning
og kulturminneforskning

Publikasjonen kan siteres fritt med kildeangivelse

Redaksjon:

Bernt-Erik Sæther

NINA•NIKU, Trondheim

Design og layout:

Eva Marie Schjetne

Kari Sivertsen

Tegnekontoret NINA•NIKU

Sats: NINA•NIKU

Trykk: Strindheim Trykkeri AL

Opplag: 500

Trykt på miljøpapir

Kontaktadresse:

NINA•NIKU

Tungasletta 2

7005 Trondheim

Tel: 73 58 05 00

Fax 73 91 54 33

Tilgjengelighet:: Åpen

Prosjekt nr.: 16207

Ansvarlig signatur:

Odd Terje Sand

Oppdragsgiver:

Direktoratet for Naturforvaltning

Referat

Sæther, B.-E. & Engen, S. 1996. Forvaltning av små bestander. En teoretisk bakgrunn. - NINA Fagrapport 024: 1-39.

Formålet med dette prosjektet er å studere egenskapene til bestandsdynamikken til små bestander, og bruke denne innsikten til å utarbeide forslag til prinsipper for forvaltningen av små bestander slik at det biologiske mangfoldet kan opprettholdes. Populasjonsdynamikken til små bestander er karakterisert av at tilfeldigheter spiller en større rolle for bestandssvingningene enn i store bestander. To typer stokastisitet er spesielt viktig. Demografisk stokastisitet skyldes variasjon mellom individer i deres evne til å reproducere og overleve. Miljøstokastisitet skyldes tilfeldig variasjon som påvirker alle individer likt på et bestemt tidspunkt. Vi må derfor benytte stokastiske bestandsmodeller som inkluderer både demografisk og miljøstokastisitet i studiet av egenskapene til slike små bestander.

Teoretiske analyser viser at sjansen for at en bestand dør ut i første rekke er bestemt av bestandsstørrelsen og vekstraten i bestanden. Selv med positiv vekstrate kan sannsynligheten for at en liten bestand dør ut være stor. Denne utdøelsesrisiken øker med økende demografisk varians og miljøvariens.

For å kunne foreta levedyktighetsberegninger utviklet vi en metode for å estimere både demografisk, stokastisitet og miljøstokastisitet fra data. Denne metoden baserer seg på data over antall avkom som hvert enkelt individ rekrutterer til neste generasjon. Med i utgangspunkt i slike data kan man estimere både demografisk varians og miljøvariens sammen med effekten av tetthetsregulering. Dessverre tar metoden ikke hensyn til effekten av aldersstruktur.

Kjøttmeisbestanden i Wytham Wood utenfor Oxford, England er en av verdens lengst studerte fuglebestander hvor individbaserte data foreligger helt tilbake til 1947. Gjennom et samarbeid med forskere fra Edward Grey Institute i Oxford har vi benyttet disse dataene til å beregne demografisk varians og miljøvariens. Vekstraten i bestanden var svært høy, $r = 0.97$. Miljøvariensen (σ_e) var signifikant større enn 0 ($0.0793 \pm 0.017(\text{se})$), mens den demografiske variansen (σ_d) var større (0.569 ± 0.042). Årsvariasjonen i σ_e var uavhengig av tettheten, mens σ_d avtok signifikant med økende tetthet. Forventet levetid av denne bestanden vil være svært lang, hele $\approx 10^{19}$ år.

Disse dataene kan benyttes til å undersøke hvilke faktorer som påvirker levedyktigheten til denne kjøttmeisbestanden. Analysene viste at den forventede levetiden til bestanden avtok sterkt med avtagende bestandsstørrelse. For en gitt bestandsstørrelse økte sjansen for at bestanden skulle dø ut sterkt med avtagende vekstrate. For en gitt vekstrate sank bestandens levetid med økende miljøvariens og demografisk varians.

I mange tilfeller har man behov for å fjerne individer også fra små bestander. Et slikt uttak må skje på en måte at den minima-

liserer sjansen for at en uheldig hendelse skal opptre, f.eks. at bestanden dør ut. Våre analyser viser at den optimale strategien for å oppnå dette er å gjennomføre såkalt terskelhøsting, hvor individer tas ut bare når antall individer overstiger en viss terskel. Denne terskelen er bestemt av flere faktorer. For eksempel må man ha høyere terskel (nærmere bæreevnen) når høstingseffektiviteten er høy og når miljøvariansen er stor. På samme måte må man ved usikre bestandsanslag være langt mer forsiktig med å redusere bestandsstørrelsen gjennom høsting enn i de tilfellene hvor man kjenner bestandsstørrelsen relativt nøyaktig. I slike tilfeller med usikre bestandsstørrelser foreslår vi en ny høstingsstrategi, *proporsjonal terskelhøsting*. Dette innebærer at når den estimerte bestandsstørrelsen er større enn terskelen høster man bare en viss andel av den overskytende bestandsstørrelsen.

Mace & Lande (1991) foreslo at man innførte kvantitative kriterier i vurderingen av sårbarheten til en bestand. De foreslo at i en direkte truet bestand skal sannsynligheten for at bestanden dør ut innen 5 år være minst 50 %, mens i truet bestand skal den tilsvarende sannsynligheten være minst 20 % i løpet av en 20 års periode. I den minst utsatte sårbarhetskategorien (sårbar) er sannsynligheten for at bestanden dør ut i løpet av 100 år minst 10 %. IUCN har seinere akseptert disse standardene.

Våre resultater fra kjøttmeisbestanden i Wytham Wood viser at bestanden må ned til svært lave tettheter for at den skal anses som sårbar, mens overgangen mellom direkte truet og truet skjer over et svært kort intervall av bestandstettheter. Kravet for at en art skal anses som truet eller sårbar bør derfor skjerpes i forhold til dagens IUCN-standard. Vi foreslår at en art anses som truet dersom sannsynligheten for at den dør ut i løpet av 20 år er 10 %. På samme måte bør en bestand hvor sannsynligheten for utdøelse i løpet av 100 år er større enn 5 % anses som sårbar.

Disse analysene viser at vekstraten er svært bestemmende for en bestands sjanse til å dø ut. Levedyktigheten til en liten bestand vil sannsynligvis være sterkt korrelert med de faktorer i miljøet som påvirker denne. Gjennom beregning av elastisitets- og sensitivitetsindekser kan man sammenligne effekten på vekstraten av en gitt endring i en livshistoriekomponent på ulike stadier av livssyklusen. Disse analysene viser at vekstraten til såkalte **overlevelsesearter** (arter med stor overlevelse, men med liten reproduksjonsevne) er sterkere påvirket av en endring i voksen-overlevelse enn såkalte **høy-reproduktive arter**. Vekstraten til disse artene er i langt sterkere grad påvirket av endringer i tidlig i livet. De såkalte **riskutjevningsartene** (måker, vadefugl, dykkender) representerer en mellomting mellom disse to ekstremene. Dette er arter med lang livslengde, men relativt store kull. Dette er arter tilpasset et variabelt miljø slik at de kan produsere et stort antall unger i et fåtall gunstige år.

For forvaltningen blir det derfor av avgjørende betydning å sikre tilstrekkelige overlevelsedområder av høy kvalitet til overlevelsese- og riskutjevningsartene.

Abstract

Sæther, B. -E. & Engen S. 1996. Management of small populations. A theoretical background. - NINA Fagrapport 024: 1-39.

The purpose with the present project is to examine the characteristics of the dynamics of small populations. The results from these analyses will be used to suggest general principles for the management of small populations. In general, stochastic factors have a greater influence on the population fluctuations of small than of large populations. Two different types of stochasticity are especially important. Demographic stochasticity is caused by individual differences in the ability to produce offspring and to survive. Environmental stochasticity affects at a given time all individuals similarly. Here we present models that include both types of stochasticity.

Theoretical analyses of a simple density dependent model without age-structure shows that the probability of extinction of a population is dependent on the population growth rate and the population size. At small population sizes even a population with a positive growth rate can go extinct under the influence of demographic or environmental stochasticity.

In order to conduct population viability analysis we developed a method to estimate the demographic and environmental variances from field data. This method is based on the number of female offspring recruited to the population per female and censuses of the population size. Unfortunately, the age-structure is in these analyses assumed to have no effect.

We then used the method to estimate the probability of extinction of the population of great tit in Wytham Wood outside Oxford, England. Both the demographic and environmental variance were in this population significantly larger than 0. The demographic variance decreased with population size, whereas no density-dependence was found in the environmental variance. The population growth rate was very high ($r = 0.97$). Based on these estimates we calculated the expected time to extinction of this population to $\approx 10^{19}$ years. An examination of the factors influencing this estimate showed that it was especially sensible to variation in the population growth rate, r .

Traditionally, the focus of harvest strategies has been to maximize the yield of the population either in terms of number animals or economic gain. We argue that in particular in small populations that another harvest strategy should be chosen, i.e. that we should minimize the risk of an unfortunate event. In the most extreme case this will involve that we should reduce the chances for that the population will go extinct. Our analyses show that a threshold harvesting strategy is optimal in such cases. By choosing this strategy, we allow harvest of the population only when the population size is above a certain threshold. This threshold is influenced by several factors. For instance, the threshold will be closer to carrying capacity K when the harvest efficiency is high

or when the environmental variance is large. Similarly, uncertainty in population estimates will also increase the threshold. In this case, we propose another strategy, **proportional threshold harvesting**, that involves harvesting only of a proportion of the population when the estimated population is larger than the threshold.

Mace & Lande (1991) proposed that quantitative criteria should be used to assess the vulnerability of a population or a species. IUCN later adopted this approach. Our results from the analyses of the extinction risk of the great tit population in Wytham Wood show that only very small populations of this species will be considered threatened according to IUCN's criterias, and that changes in the assessment to different vulnerability categories occurred over very small intervals of population sizes. We therefore recommend stronger criterias for assessing species to different risk categories than proposed by IUCN. For instance, we suggest that a population should be considered threatened if the risk of extinction is greater than 5 % within a period of 100 years.

The theoretical analyses and the results from the great tit population in Wytham Wood show that the population growth rate strongly influences the probability that a small population will go extinct. Calculations of sensitivity- and elasticity- indexes show that the effect of a change in a demographic variable on the population growth rate will depend on the life history characteristics of the species. For instance, a change in the adult survival rate of **survival species** will have a greater effect on the population growth rate than a similar change of the adult survival rate of a **high-reproductive species**. The **bet-hedging species** is also species with a long generation time, but has relatively large clutches. They represent species that respond to a variable environment by producing a large number of offspring a few good years. A central management focus for survival and bet-hedging species should be to secure sufficient large areas of good quality to maintain a high survival rate and reduce the impact of density-dependence.

Forord

Denne rapporten er gjennomført med støtte fra Direktoratet for naturforvaltning. Tilleggsfinansiering fra Norges Forskningsråd og NINA har også vært viktig for gjennomføring av prosjektet.

Vi vil rette takk til Øyvind Bakke, Aminul Islam, Vemund Jaren, Russel Lande, Robin H. McCleery, Christopher Perrins, Thor Harald Ringsby og Erling J. Solberg for all hjelp.

Trondheim november 1996

Bernt Erik Sæther*
NINA
Tungasletta 2
7005 Trondheim

*Dagens adresse:
Zoologisk Institutt
NTNU
7055 Dragvoll

Steinar Engen
Institutt for matematiske fag
NTNU
7055 Dragvoll

Innhold

Referat	3
Abstract	4
Forord	5
1 Innledning	6
1.1 Genetiske eller demografiske prinsipper for forvaltningen av små bestander ?	6
1.2 Trusler mot små bestander	7
1.3 Problemstillinger	8
2 Forholdet mellom deterministiske og stokastiske bestandsmodeller	8
2.1 Deterministiske bestandsmodeller	9
2.2 Stokastiske bestandsmodeller	9
2.2.1 Typer av stokastisk variasjon	9
2.2.2 Tiden til utdøing	9
2.3 Konklusjon og oppsummering	11
3 Stokastiske bestandsmodeller: estimering av parametre	12
3.1 Innledning	12
3.2 Definisjoner av demografisk varians og miljøvariens	12
3.3 Estimering av demografisk varians og miljøvariens	12
3.4 Kjøttmeisa i Wytham Wood, Oxford: en langtids- studie	13
3.5 Risk for utdøing og forventet levetid av kjøttmeisbestanden i Wytham Wood	14
3.6 Konklusjon	15
4 Uttak av individer fra små bestander	17
4.1 Innledning	17
4.2 Prinsipper for uttak av individer	17
4.3 Terskeluttak- en optimal strategi for uttak av individer i små bestander	19
4.4 Proporsjonal terskelhøsting for uttak av dyr ved usikre bestandsanslag	21
5 Sårbarhetskategorier	25
5.1 Kvalitative eller kvantitative sårbarhetskategorier?	25
5.2 En praktisk anvendelse av sårbarhetskategoriene	25
5.3 Diskusjon	27
6 Populasjonsdynamikk i forhold til livshistorievariasjon	29
6.1 Innledning	29
6.2 Samvariasjon mellom livshistoriekarakterer	29
6.3 Betydningen av livshistorie-endringer for populasjonsdynamikken	30
6.4 Populasjonssvingninger og populasjonsregulering i forhold til livshistoriekategori	31
6.5 Konklusjoner	33
7 Konklusjoner og tilrådninger	34
8 Litteratur	35

1 Innledning

Det økende presset mot det biologiske mangfoldet gav opphav til en rekke nye faglige utfordringer for populasjonsbiologien. Fra å være mest opptatt med grunnforskningsmessige problemstillinger knyttet til av en forståelse av bestandsutviklingen til vanlige og lett-studerte arter måtte populasjonsbiologene begynne å gi tilrådinger om forvaltningen av sjeldne og sårbare arter. To problemer oppsto da raskt. For det første manglet populasjonsdynamiske grunnlagsdata fra de fleste av disse artene. For det andre var det ikke modeller tilgjengelig som kunne beregne viktige parametre (sjansen for utdøing, forventet levetid, etc.) i forvaltningen av slike arter.

Teoretikere svarte raskt på denne utfordringene og utviklet modellverktøy som kunne benyttes til å beregne sjansen for at en liten bestand skal dø ut gitt en del forutsetninger. Disse resultatene dannet grunnlaget for såkalte *levedyktighets-analyser*. I slike beregninger estimeres sjansen for at en bestand dør ut gitt bestemte forutsetninger (se Boyce 1992 og Burgman et al. 1993).

Resultatene fra slike analyser gav raskt opphav til en del generaliseringer om hvilke faktorer som var viktigst å ta hensyn til for å sikre levedyktige bestander. To overordnede målsetninger er viktige for forvaltningen av slike bestander:

- Man må unngå at bestandene blir så små at man får genetisk forringelse av bestanden slik at evnen mistes til å utvikle nye tilpasninger som en respons til endringer i miljøet (Pease et al. 1989). Med andre ord må man sikre en bestandsstørrelse som er så stor at sjansen for innavl er liten og at den genetisk variasjon ikke blir redusert gjennom genetisk drift.
- Bestandene må ikke bli så små at de dør ut på grunn av tilfeldige hendelser, enten i miljøet eller tilfeldig demografisk variasjon i bestanden selv.

Med andre ord var både en demografisk og en populasjonsgenetisk tilnærming nødvendig for å forstå hvordan man skulle opprettholde levedyktige bestander av trua og sårbare arter.

1.1 Genetiske eller demografiske prinsipper for forvaltningen av små bestander ?

De genetiske betraktningene basert på generell populasjonsgenetisk teori ledet til opphavet av de såkalte «magiske tallene» i bevaringsbiologien. Basert på enkle populasjonsgenetiske beregninger argumenterte Frankel (1974) og Franklin (1980) at en effektiv bestandsstørrelse på 500 individer var nok til å opprettholde et typisk nivå av arvbær genetisk variasjon i bestanden. Dette «magiske tallet» ble raskt inkludert i flere forvaltningsplaner (Lande 1988a), trass i at beregningene er basert på mange antagelser og lite data

(Lande & Barrowclough 1987). Mye av den informasjon som har kommet til de seinere årene viser at mange av disse første generaliseringene ikke var korrekte. Lande (1995) inkluderte f.eks. nyere estimater av mutasjonsrater i beregningene. Nye undersøkelser av effekter av mutasjoner viser nemlig at ca. 25 % av mutasjonene bare har en svak negativ effekt på fenotypen og derfor vil ha en langt større sjanse for fiksering i genotypen enn en vanlig mutasjon. Lande beregnet ut fra disse dataene at **en effektiv bestandsstørrelse på 5000 individer er nødvendig for å opprettholde tilstrekkelig genetisk variasjon til å sikre muligheten for adaptive tilpasninger**. Dette er 10 ganger større enn det opprinnelige «Franklin-Soulé-antallet». Siden den effektive bestandsstørrelsen normalt er langt mindre enn den observerte (Grant & Grant 1992, Nunney 1992, Nunney & Elam 1994), innebærer dette at nødvendig genetisk variasjon for evolusjonære endringer bare kan sikres over tid i svært store bestander. Andre beregninger støtter disse konklusjonene (Lynch et al. 1995).

Den andre «magiske bestandsstørrelsen» på 50 individer er mer empirisk basert på erfaringer fra husdyravl. Innavlskoeffisienten øker med $1/2N_e$ per generasjon hvor N_e er den effektive bestandsstørrelsen. Vanligvis er det få problemer i husdyravl med en økning i innavlskoeffisienten med ca. 1 % per generasjon. Dette tilsier at $N_e > 50$ individer for å unngå en for høy grad av innavl (Franklin 1980). Problemet med grunnlaget for denne anbefalingen er at husdyr allerede i mange generasjoner har vært utsatt for seleksjon mot skadelige alleler. I en vill bestand vil derimot frekvensen av skadelige alleler kanskje være høyere og på den måten vil man raskere oppnå innavlsdepresjon (Simberloff 1988, Lande 1995, Lynch et al. 1995).

Disse resultatene viser at en langt større bestandsstørrelse er nødvendig for å opprettholde en genetisk sunn og livskraftig bestand enn størrelsen på de fleste bestander av trua og sårbare arter. Dette ledet Lande (1988a) i en innflytelsesrik, men omdebattert artikkel, til å forutsi at tap av biologisk mangfold vil hovedsakelig være forårsaket av demografiske faktorer, mens nedgang i bestandens levedyktighet pga. uheldige effekter av endringer i den genetiske sammensetningen vil i de fleste tilfeller spille en langt mindre rolle. Analyser av stokastiske bestandsmodeller (Leigh 1981, Goodman 1987a, Lande 1993) basert på grunnleggende teori utviklet av Bartlett (1960) og May (1973, 1974) gav støtte for denne oppfatningen.

Levedyktighets-analyser basert både på populasjonsgenetiske og demografiske modeller har vært spesielt konsentrert om å studere effektene av ulike stokastiske faktorer som antas å spille en viktig rolle for overlevelse av en bestand med et fåtall individer (Simberloff 1988, Boyce 1992, Burgman et al. 1993). Denne fokuseringen på stokastisitet har den seinere tiden gitt opphav til kritikk. Spesiell oppmerksomhet vakte kritikken til den kjente australske populasjonsekologen Graeme Caughley. I en viktig artikkel i 1994 argumenterte Caughley for at det han kalte «småbestands-dogmet» har fått alt for stor innflytelse i bevaringsbiologien. Grunnlaget for denne kritikken var det manglende empiriske

fundamentet for mange av konklusjonene basert på teoretiske analyser av demografiske og populasjonsgenetiske prosesser i små bestander. I stedet foreslo han en alternativ angrepsvinkel, hvor man ved å analysere bestander som har avtatt i antall, muligens vil kunne identifisere felles karaktertrekk for de populasjonsøkologiske prosesser som foregår ved en slik nedgang. Slike karaktertrekk vil, hevdet Caughley, danne grunnlaget for utvikling av en ny teori for de populasjonsdynamiske egenskaper i slike avtagende bestander. Essensen i hans kritikk er at bevaringsbiologene har vært for opptatt av variasjer i små bestander enn av de faktorer som har gjort at bestandene til syvende og sist ble små, nemlig at den gjennomsnittlige årlige vekstraten har vært mindre enn 1.

Et sentralt poeng i den foreliggende rapporten vil være å vise at disse to tilnærmelse ikke er alternativer, men i stedet supplerer hverandre. Vi vil argumentere for at vi trenger forståelse både for hvilke faktorer som påvirker vekstraten og variansen i denne. Selv om opprettholdelse av genetisk variasjon er viktig for å opprettholde potensialet for evolusjonære endringer, vil vi følge Lande (1988a) og konsentrere oss om demografiske prosesser i små bestander. Slik kunnskap er også grunnlaget for å forstå endringer i den genetiske sammensetningen i små bestander (Crow & Denniston 1988, Nunney 1993).

1.2 Trusler mot små bestander

De viktigste truslene mot det biologiske mangfoldet i Norge er oppsummert i den norske landstudien av biodiversitet (DN 1992). Her blir forurensning og fysiske inngrep (f.eks. arealbruk, høsting av biologiske ressurser og uttak av mineraler og energi) pekt ut som de viktigste hovedårsakene til tap av biologisk mangfold som en følge av menneskelig virksomhet. Hos små bestander vil sannsynligvis reduksjon i areal eller fragmentering av habitater, og tap av individer som en direkte eller indirekte følge av menneskelig aktivitet, ha spesiell stor negativ effekt.

Effekter av habitat-fragmentering

Tap og ødeleggelse av viktige habitat-typer er blant de viktigste truslene mot det biologiske mangfoldet i Norge (DN 1992) som i resten av verden. De negative effekter på bestandens levedyktighet av tap og ødeleggelse av optimale habitat-typer er intuitivt enkelt å forstå. Verre er det å kunne vurdere konsekvenser av endringer i fordelingen av ulike habitat-typer i landskapet, f.eks. når større sammenhengende områder med relativt ensartet habitat brytes opp i mindre enheter. Slike endringer i landskapets struktur påvirker de demografiske egenskapene til bestandene på en komplisert måte (Harrison 1994). Et fellestrekk er imidlertid at oppbrytning av et større sammenhengende område i mindre enheter vil medføre at sannsynligheten øker for at den enkelte delbestand dør ut (Burkey 1989), dersom alle andre forhold holdes konstant. I praksis vil dette motvirkes av en utveksling av individer mellom delbestandene (Hanski & Gyllenberg 1993). Videre vil de bestandsdynamiske egenskapene til bestanden endre seg når den

splittes opp i flere enheter (Harrison et al. 1988, Hanski et al. 1995). Konsekvensene av fragmentering for en bestands sjanse til å overleve kan derfor være svært vanskelig å forutsi (Harrison & Quinn 1989, Burkey 1989, Hanski & Gilpin 1991). En årsak til dette er endringer vil skje over tid, og vil ikke oppdages på kort sikt før en svært stor andel av habitat er fjernet (Andrén 1995).

Disse uklarhetene når det gjelder konsekvensene av fragmentering har gitt opphav til usikkerhet i utarbeidingen av konkrete overordnede forvaltningsstrategier for bevaring av artsmangfoldet. Når det f.eks. gjelder opplegg for verneplanarbeidet, har man fått en diskusjon om man skal prioritere arbeide med å etablere få, men store verneområder, eller om man heller skal forsøke å verne mange, små områder (Diamond 1975, Wilson & Willis 1975, Simberloff 1988, Burkey 1989, 1995).

En årsak til at forskerne ennå ikke har vært i stand til å gi mer presise forutsigelser omkring effektene av habitat-fragmentering er at få modeller basert på realistiske antagelser er utviklet. Et unntak er modellen til Lande (1987) som viste at habitat-fragmentering kunne ha stor konsekvens for levedyktigheten til great spotted owl, *Strix occidentalis* i USA (Lande 1988b). Hanski & Gyllenberg (1993) presenterte også en modell som viste seg å være i stand til å forutsi effektene av bestandsfragmentering for levedyktigheten til sommerfuglbestander (Hanski et al. 1995). Dynamikken i begge disse modellene er svært influert av utdøingsrisiken i den enkelte delbestand (Goodman 1987b). En bedre forståelse av de faktorer som påvirker en liten bestands sjanse for å dø ut vil derfor gjøre oss i bedre stand til bedre å forutsi effektene av habitat-fragmentering.

Uttak av individer fra små bestander

Forvaltningen opplever ofte et behov for å fjerne individer selv fra små bestander. Dette kan skje av to årsaker:

- 1 For det første kan små bestander av enkelte sjeldne arter oppleves som trussel mot menneskelig næringsvirksomhet. I Norge kan dette best eksemplifiseres av konflikten mellom rovdyr og husdyrhold. I mange tilfeller oppstår ønsket om å fjerne enkeltindivider fra bestanden for å minske skadepresset. Konsekvensene av et slikt uttak av individer for bestandens levedyktighet har bare i liten grad vært forstått.
- 2 Den andre årsaken til at man ønsker å ta ut individer fra en liten bestand er å forhindre utarming av ressursgrunnlaget. I mange tilfeller er bestander store klauvdyr i dag konsentrert til områder av langt mindre utstrekning enn tidligere, ofte pga. at artens opprinnelige habitat er tatt i bruk til ulike former for menneskelig virksomhet (Owen-Smith 1988). Dette innebærer at presset på beiteressursene lokalt kan bli svært stort. For å unngå overbeiting og ressursutarming ønsker man ofte å begrense bestandsstørrelsen. Konsekvensen av en slik høsting for bestandens sjanse til å overleve bare i liten grad er forstått.

1.3 Problemstillinger

Formålet med denne rapporten vil derfor være

- å presentere modeller for analyser av dynamikken til små bestander,
- utvikle metoder for å estimere parametrene i disse modellene fra tilgjengelige data,
- benytte disse estimatene til å analysere betydningen av ulike demografiske faktorer for små bestanders levedyktighet.

Disse teoretiske resultatene vil så bli benyttet til å undersøke

- hvilken strategi man skal benytte når individer skal fjernes fra små bestander for å minimalisere uheldige effekter av et slikt tap.

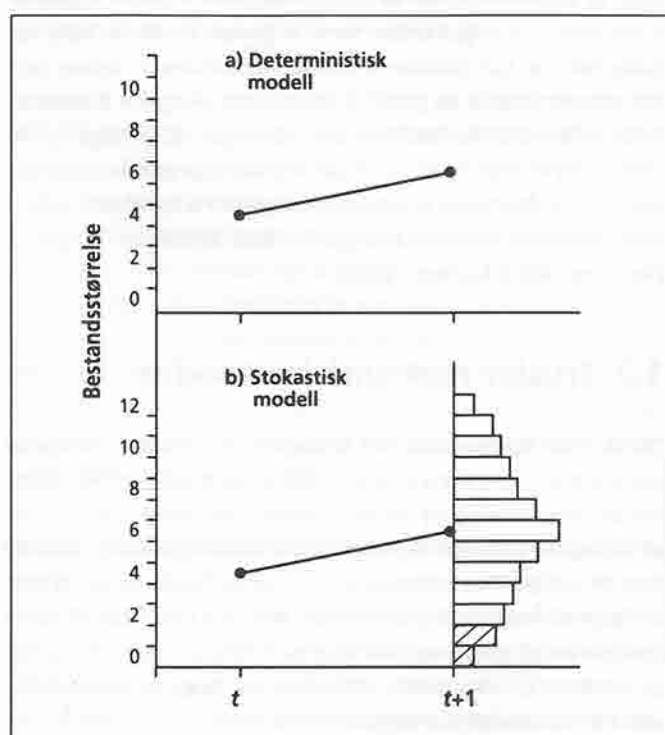
Ut fra disse analysene vil vi

- gi et forslag til kvantitative kriterier for graden av arters sårbarhet og
- undersøke om livshistorie-egenskaper kan være et hjelpemiddel til å vurdere arters sårbarhet.

2 Forholdet mellom deterministiske og stokastiske bestandsmodeller

Hva gjør små bestander spesielle? Hvorfor kan vi ikke behandle bestander med et fåtall individer på samme måte som bestander med tusenvis av individer? Den store forskjellen er at tilfeldigheter spiller en langt større rolle for bestandsutviklingen i en liten bestand. Effekten av slike tilfeldige (stokastiske) hendelser må derfor bygges inn i modellene over bestandsutviklingen til små bestander.

Betydningen av tilfeldige hendelser for bestandsutviklingen er illustrert i **figur 2.1**. Vanligvis har populasjonsbiologene vært



Figur 2.1

Sammenligning bestandsutviklingen i (a) en deterministisk og (b) en stokastisk populasjonsmodell. I den deterministiske modellen beskrives bestandsutviklingen eksakt fra t til $t+1$. I den stokastiske bestandsmodellen kan bestanden etter tid $t+1$ ta alle verdier representert i søylediagrammet med en sannsynlighet gitt ved høyden på søyla. I det lange løp vil likevel begge modellene i dette tilfellet gi den samme bestandsstørrelsen etter tid $t+1$. Det skraverte feltet i søylediagrammet representerer sannsynligheten for at en kjønnnet bestand vil dø ut, mao. når bestandsstørrelsen $N \leq 1$.

- A comparison of the population fluctuations in (a) a deterministic and (b) a stochastic model. In the deterministic model the population development from time t to $t+1$ can be described exactly. In the stochastic population model the population size at time $t+1$ is given by the distribution shown by the columns. The shaded part of the columns give the probability that a sexual population will go extinct, i.e. when the population size $N \leq 1$.

opptatt av å beskrive endringer i den gjennomsnittlige bestandsstørrelsen fra et tidspunkt til et annet. Man har brydd seg lite om variasjonen omkring dette gjennomsnittet. Dersom tilfeldige hendelser har betydning for bestandsutviklingen, vil nemlig bestandsstørrelsen være nær den gjennomsnittlige bare med en viss sannsynlighet. Man må derfor forutsi fordelingen av bestandsstørrelser etter et gitt tidsrom t , noe som er mye mer komplisert enn å beregne gjennomsnittet. I noen tilfeller vil denne fordelingen ha liten spredning, i andre tilfeller stor. Som bevaringsbiologer er vi spesielt opptatt av sjansen for at en bestand skal bli utslettet. Dette skjer når bestandsstørrelsen er lik 0 for en art med ukjønnnet formering og når den er lik 1 for en bestand med kjønnnet formering. Kjenner vi derfor fordelingen av bestandsstørrelsen N ved tid t , kan vi beregne sannsynligheten for at bestanden dør ut, som er sannsynligheten for at $N \leq 1$.

2.1 Deterministiske bestandsmodeller

For å forenkle analysene antar vi en bestand hvor alle individer er like, som vokser med en konstant vekstrate r per individ og hvor all videre vekst stopper opp når bestandsstørrelsen N kommer opp til bæreevnen K . Dette innebærer at

$$\frac{dN}{dt} = \begin{cases} rN & \text{for } 1 < N < K \\ 0 & \text{for } N = K \end{cases} \quad (2.1)$$

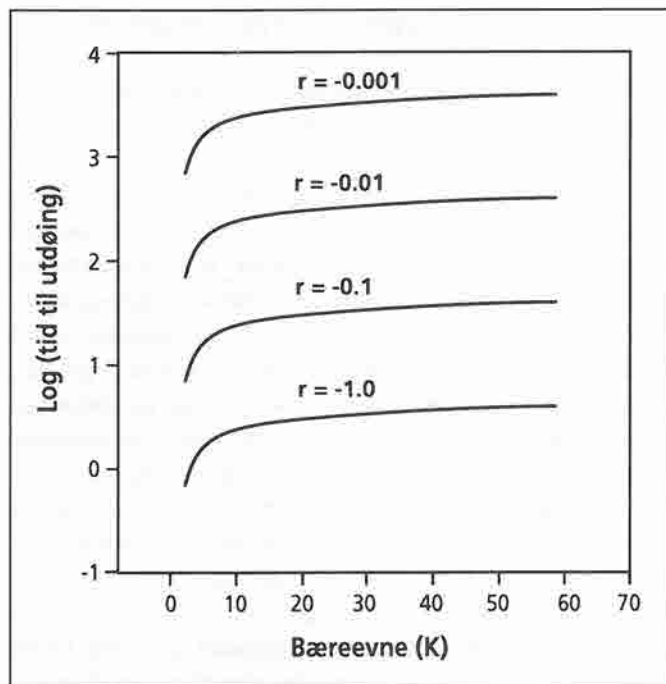
For en startbestand N_0 mellom 1 og K , følger det av (2.1) at bestanden vokser eksponentielt med tiden t slik at $N(t) = N_0 e^{rt} = N_0 \lambda^t$, hvor λ er den faktoren bestandsstørrelsen multipliseres med hvert år. r er derfor den naturlige logaritmen til λ ($r = \ln \lambda$). Selv om dette er en svært forenklet bestandsmodell, illustrerer den likevel en del generelle egenskaper ved bestandsdynamikken til små bestander.

Sjansen for at en slik type bestand vil dø ut, er bestemt av vekstraten r . Når $r \geq 0$, vil bestanden overleve i uendelig lang tid. Ved positive vekstrater ($r > 0$) vil bestanden vokse til K og deretter holde seg på denne bestandsstørrelsen, mens bestanden vil være stabil på utgangsbestanden når $r = 0$. Dersom r er negativ, vil derimot en slik bestand vil dø ut (**figur 2.2**). Starter vi på bæreevnen K er tiden dette vil ta (dvs. tiden det tar til $N = 1$) eksakt lik $T(K) = -(\ln K)/r$. I en slik modell vil altså tiden til utdøing øke med logaritmen til størrelsen av utgangsbestanden, som i dette tilfellet altså er lik K .

2.2 Stokastiske bestandsmodeller

2.2.1 Typer av stokastisk variasjon

Tilfeldige hendelser kan opptre av ulike årsaker. **Demografisk stokastisitet** skyldes tilfeldige forskjeller som opptrer mellom individer i deres evne til å reproducere seg eller overleve (May



Figur 2.2

Tid til utdøing i en deterministisk bestandsmodell for ulike negative verdier av vekstraten r . - Time to extinction in a deterministic population model for different growth rates $r \leq 0$.

1974, Shaffer 1981). Effekten av demografisk stokastisitet på populasjonsveksten er størst ved små bestandsstørrelser fordi betydningen av individuelle variasjoner vil utviskes når bestandsstørrelsen øker. **Miljøstokastisitet** kommer fra små eller moderate svingninger i miljøet som påvirker fødsels- eller dødsraten til alle individene i bestanden likt (May 1974, Goodman 1987a, Lande 1993). En viktig årsak til miljøstokastisitet er forskjeller mellom år. I motsetning til demografisk stokastisitet er miljøstokastisitet viktig både i små og store bestander.

En tredje type tilfeldig variasjon er **katastrofer**. Dette er store miljøendringer som forårsaker en kraftig reduksjon i bestandsstørrelsen. På samme måte som miljøstokastisitet vil betydningen av katastrofer være avhengig av bestandsstørrelsen (Lande 1993, Mangel & Tier 1993, 1994). En glidende overgang eksisterer mellom katastrofer og miljøstokastisitet. Svært stor miljøstokastisitet vil ha omtrent samme effekt som moderate katastrofer.

Det neste steget vil nå være å undersøke hvordan disse ulike formene for tilfeldig variasjon som en bestand er utsatt for, påvirker dens sjanse for å overleve på sikt. På den måten kan vi bestemme hvilke forhold som vil ha størst betydning i forvaltningen av små og sårbare bestander. I den forbindelse vil vi følge framstillingen til Lande (1993).

2.2.2 Tiden til utdøing

La oss benytte den forenklete bestandsmodellen (2.1) og anta at bestandsveksten r er relativt liten. Da kan vi benytte resultater fra

teorien om diffusjonsprosesser til å beregne den gjennomsnittlige tiden til utdøing, T , for en bestand som er på bærevnen K . Vi vil først studere effekten av demografisk stokastisitet, deretter miljøstokastisitet og til slutt betydningen av katastrofer.

I en bestand hvor all vilkårlig variasjon skyldes **demografisk stokastisitet**, kan vi anta at vekstraten r er en stokastisk variabel med gjennomsnitt $\bar{r}$ og varians V_d/N . Her er V_d den demografiske variansen. En av de viktigste forskjellene mellom en deterministisk og en stokastisk bestandsmodell kan illustreres ved å undersøke bestandsutviklingen når den gjennomsnittlige vekstraten $\bar{r} = 0$. I en deterministisk modell vil bestanden holde seg stabil på den bestandsstørrelsen vi startet med. I en stokastisk modell hvor fremdeles $\bar{r} = 0$, men med demografisk stokastisitet, vil vi oppleve svingninger i bestandsstørrelsen. Størrelsen på disse svingningene vil være bestemt av den demografiske stokastisiteten.

Fra Lande (1993) vet vi at gjennomsnittstiden til utdøing for en bestand med demografisk stokastisitet øker tilnærmet eksponentielt med bærevnen (eksponent $\frac{2r}{V_d}$ for store K) når den gjennomsnittlige vekstraten $\bar{r} > 0$. Mer interessant er det å betrakte hva som skjer når $\bar{r} = 0$. Da avhenger igjen T av K , men øker nå T lineært med K . Når bestanden avtar ($\bar{r} < 0$), får vi nesten det samme som i en deterministisk modell uten stokastisitet. Tiden til utdøing øker proporsjonalt med logaritmen til bærevnen K .

Dette viser at i en bestand med demografisk stokastisitet vil sjansen for at bestanden blir utslettet i stor grad være bestemt av bærekapasiteten K . Når K blir større, øker tiden til utdøing kraftig, selv når den gjennomsnittlige vekstraten er negativ. Derfor kan vi se bort fra demografisk varians når K overstiger en viss verdi.

Generelt kan variansen til $\bar{r}$ med relativt stor nøyaktighet kunne uttrykkes på formen $\text{var}(\bar{r}) = V_e + \frac{V_d}{N}$, hvor V_e kalles miljøvariansen. Betydningen av denne **miljøstokastisiteten** for en bestands sjanse til å overleve er langt vanskeligere å vurdere enn tilfellet var for den demografiske stokastisiteten. Når bare miljøstokastisitet er tilstede, blir den langsiktige vekstraten i bestanden

$$\bar{r} = r - \frac{V_e}{2}$$

Miljøstokastisiteten nedsetter altså den langsiktige vekstraten. For eksempel vil en bestand med den gjennomsnittlige vekstrate lik 0 ($r = 0$) over tid avta i størrelse pga. effekten av tilfeldige variasjoner i miljøet.

Når den langsiktige bestandsveksten er positiv ($\bar{r} > 0$), viser flere arbeider (Leigh 1981, Goodman 1987, Lande 1993, Foley 1994) at tiden til utslettelse for en gitt V_e øker som en potensfunksjon med K (potens $(\frac{2}{V_e})\bar{r}$). Med andre ord øker tiden til utslettelse langsommere med bestandsstørrelsen enn i modellen med bare demografisk varians. Selv veldig store bestander kan ha relativt kort forventet tid til utslettelse hvis miljøvariansen er

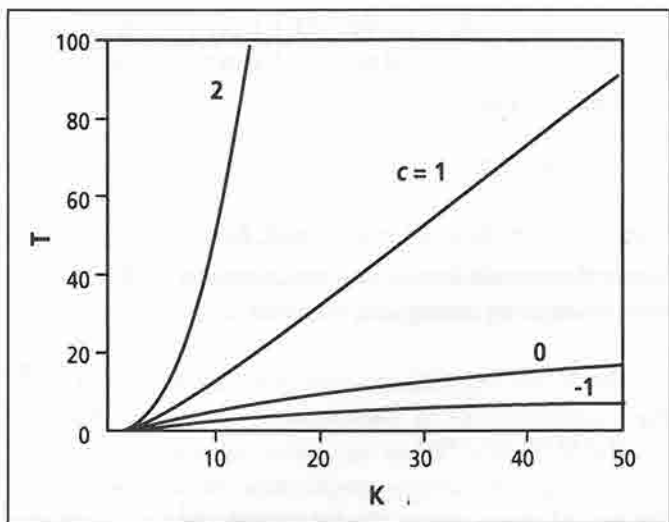
stor. På samme måte som for demografisk varians kan man minke risikoen for at en bestand skal bli utslettet ved å øke bærekapasiteten, såfremt vekstraten er positiv.

Denne reduksjonen i risiken for utdøing ved å øke bærekapasiteten oppnår man ikke i samme grad når bestandsstørrelsen er stabil eller når vekstraten er negativ. Dette henger sammen med at bestandens forventede levetid bare øker med **logaritmen** av bærekapasiteten. Med andre ord vil en tidobling av bestandsstørrelsen fra 10 til 100 individer bare øke levetiden med det samme som en økning fra 1 til 10 individer. Derfor vil miljøvariansen være viktig for sjansen for at en bestand dør ut også i større bestander.

Betydningen av **katastrofer** for en bestands mulighet til å overleve er langt vanskeligere å vurdere (Lande 1993, Mangel & Tier 1993, 1994). I sin ytterste konsekvens vil en hendelse som medfører en total ødeleggelse av bestandens habitat selvsagt føre til at den dør ut. I de tilfeller hvor ikke hele, men store deler av bestanden forsvinner, blir det langt vanskeligere å vurdere effekten av denne typen stokastisitet. Dette vil på en kompleks måte avhenge av hvor hyppig slike katastrofer opptrer og hvor store de er (Lande 1993, Mangel & Tier 1993, 1994). I mange situasjoner synes effekten av slike hendelser på bestandens levetid å avhenge av bestandsstørrelsen på en liknende måte som tilfellet var for miljøvariansen (disse to begrepene kan da også være vanskelig å skille fra hverandre). Analysene til både Lande (1993) og Mangel & Tier (1993) viser nemlig at ofte øker bestandens levetid i nærvær av katastrofer bare langsomt med bestandsstørrelsen.

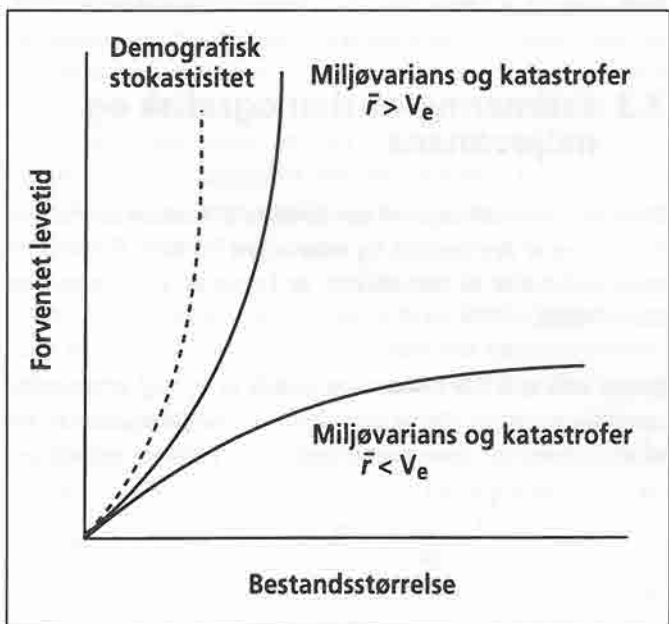
Disse teoretiske analysene viser at demografisk varians har betydning for en bestands levetid bare når bestanden er svært liten. Dersom man betrakter katastrofer som en ekstrem form for miljøvariens, kan man konkludere at for en gitt vekstrate er miljøvariansen den avgjørende faktoren som bestemmer en liten bestands levetid. Sjansen for at den dør ut avtar imidlertid raskt med økende bestandsstørrelse. Denne sammenhengen er igjen avhengig av vekstraten i stammen (**figur 2.3**, Foley 1994). Det relative forholdet mellom demografisk og miljøvariens for en bestands sjanse for å dø ut er framstilt i **figur 2.4**. Vi ser at denne sammenhengen avviker fra Shaffer (1987), som la langt større vekt på betydningen av katastrofer.

Forløpet av sammenhengen mellom sjansen for utdøing og bestandsstørrelsen vil variere fra art til art, bestemt av de demografiske egenskapene i bestanden og de stokastiske svingningene i miljøet. Likevel kan disse analysene tyde på at bestandene er mindre utsatt for å dø ut som en konsekvens av stokastiske variasjoner enn det de tidlige analysene av Leigh (1981) og Goodman (1987a) tydet på.



Figur 2.3

Gjennomsnittlig tid til utdøing for forskjellige miljøvarianser (V_e) for en bestand som opprinnelig befinner seg på bæreevnen K . Hver kurve representerer en verdi av $c = 2\bar{r}/V_e - 1$, hvor $\bar{r}$ er den gjennomsnittlige vekstraten. For en gitt $\bar{r}$, vil c avta med økende V_e . - The mean time to extinction for different environmental variances (V_e) of a population initially at the carrying capacity K . Each curve represents a value of $c = 2\bar{r}/V_e - 1$ where $\bar{r}$ is the mean growth rate. For a given $\bar{r}$, c will decrease with increasing V_e .



Figur 2.4.

Forventet levetid av en bestand av ulik størrelse under innflytelse av demografisk og miljøvarians (fra Caughley 1994 etter Lande 1993). $\bar{r}$ er den gjennomsnittlige vekstraten med miljøvarians V_e . - The expected mean time to extinction of a population in relation to population size under the influence of demographic variance and environmental variance (from Caughley 1994 after Lande 1993).

2.3 Konklusjon og oppsummering

Disse analysene gir en god innsikt i hvordan ulike former for stokastisitet kan påvirke en liten bestands sjanse for å dø ut. Imidlertid er det viktig å ta i betraktning at konklusjonene er basert på analyser av en modell uten aldersstruktur og hvor bestanden vokser uten noen form for tetthetsbegrensning til bæreevnen K er nådd. Den viktigste mangelen er likevel som påpekt av Caughley (1994) at vi totalt mangler kunnskap om størrelsesorden på mange av parametrene (f.eks. demografisk varians og miljøvarians) som inngår i beregningene og som styrer (ved siden av vekstraten r) sannsynligheten for at bestanden dør ut. Man skal derfor være varsom med uten videre å overføre konklusjonene fra disse teoretiske analysene til praktisk forvaltning.

Den store forskjellen i dynamikk mellom en stokastisk og deterministisk modell hvor $\bar{r}$ i det stokastiske tilfellet var lik vekstraten r i den deterministiske modellen (2.1) viser at man ikke kan beskrive dynamikken i små bestander bare ut fra kunnskap om vekstraten i bestanden. Variansen i vekstraten vil ofte ha stor betydning for svingningene i slike bestander.

3 Stokastiske bestandsmodeller: estimering av parametre

3.1 Innledning

Som vi har sett i kapittel 2, kan teoretiske analyser av stokastiske bestandsmodeller være et viktig hjelpemiddel i utarbeidingen av forvaltningsstrategier for trua og sårbare arter (Boyce 1992). Problemet for en praktisk anvendelse av disse generelle resultatene har vært at vi har manglet metoder for å estimere parametrene i modellene (Caughley 1994). Vi har derfor ikke en gang kjent til grove størrelsesordener på mange av de parametrene som inngår i beregningene.

De følgende analysene baserer seg på en metode utviklet av Engen et al. (in prep.). Denne blir benyttet til å estimere demografisk og miljøvarians i en av de lengst studerte fuglebestander i verden, nemlig kjøttmeisbestanden i Wytham Wood utenfor Oxford i det sørlige England. Disse dataene blir så benyttet til å beregne viktige parametre for en sårbarhetsvurdering av denne bestanden. Seinere (kapittel 6) vil disse resultatene bli benyttet til en vurdering av hvor truet denne bestanden vil anses å være i henhold til IUCN sårbarhetskriterier (Mace & Lande 1991, Mace 1995), og hvordan variasjoner i forskjellige parametre vil påvirke denne sårbarhetsvurderingen.

3.2 Definisjoner av demografisk varians og miljøvarians

En generell populasjonsmodell for en art kan være

$$\Delta x = rx - g(x) = x\rho(x) \quad (3.1)$$

hvor x og $x+\Delta x$ er bestandsstørrelsen etter henholdsvis $t = 0$ og $t = 1$, r er vekstraten i bestanden ved små tettheter og $g(x)$ er en økende funksjon med $g(0) = 0$. Denne funksjonen beskriver effekten av tetthetsreguleringen ved at den gjør Δx (tilveksten) mindre ettersom tettheten øker. $\rho(x)$ er det enkelte individs bidrag til den totale tilveksten Δx . Bestanden er på bæreevnen, $x = K$, når $\Delta x = rx - g(x) = 0$, eller $\rho(x) = 0$.

I en stokastisk versjon av (3.1) vil det enkelte individs bidrag innen en generasjon variere stokastisk. La $R_1, R_2, \dots, R_x$ være bidraget til $\rho(x)$ fra hvert individ. Vi antar at bidraget for hvert individ har den samme fordeling og at kovariansen mellom hvert par (R_i, R_j) , $i \neq j$, er lik. Variansen i Δx kan generelt splittes opp i varianser og kovarianser

$$\text{var}(\Delta x|x) = \text{var}\left(\sum_{i=1}^x R_i|x\right) = \sum_{i=1}^x \text{var}(R_i|x) + 2 \sum_{i < j} \text{cov}(R_i, R_j|x) \quad (3.2)$$

som kan bli skrevet som

$$\text{var}(\Delta x|x) = x^2 \tau(x) + x[\sigma^2(x) - \tau(x)] \quad (3.3)$$

hvor $\sigma^2(x) = \text{var}(R_i|x)$ og $\tau(x) = \text{cov}(R_i, R_j|x)$, $i \neq j$.

Vi oppnår generelle formler i overensstemmelse med (3.2) ved å definere miljø- og demografisk «varians» som

$$\sigma_e^2(x) = \tau(x) \quad (3.4)$$

og

$$\sigma_d^2(x) = \sigma^2(x) - \tau(x) \quad (3.5)$$

Definert på denne måten blir den demografiske variansen den stokastiske variasjonen i bidraget til hver enkelt hunn innen et år, mens miljøvariansen er den delen av bidraget som er felles for alle hunnene et enkelt år. Dersom det ikke er noen kovarians i hunnernes bidrag innen det enkelte år, blir følgelig $\sigma_e^2 = 0$ og $\sigma_d^2 = \text{var}(R_i|X_i)$.

Vi legger med en gang merke til to egenskaper ved disse definisjonene:

1 «Miljøvariansen» er egentlig en kovarians som da også kan ta negative verdier!

2 Begge variansene avhenger av bestandsstørrelsen. Dette er forskjellig fra hvordan disse størrelsene vanligvis er definert (se f.eks. May 1974, Leigh 1981, Goodman 1987a og Lande 1993).

3.3 Estimering av demografisk og miljøvarians

Disse generelle definisjonene kan benyttes til å utlede estimatorer for å beregne demografisk og miljøvarians fra data. For en nærmere beskrivelse av metodikken, se Engen et al. (in prep.) og Islam (1995).

La oss anta at vi i år t kjenner n_t verdier av R_{ij} , og at bestandsstørrelser $X_0, X_1, \dots, X_k$ er kjent for $(k+1)$ etterfølgende år. Da vil estimatorene for demografisk varians ($\sigma_e^2(X_t)$) og miljøvarians ($\sigma_d^2(X_t)$) være gitt ved

$$\hat{\sigma}_d^2(X_t) = \frac{1}{n_t - 1} \sum_{j=1}^{n_t} (R_{ij} - \bar{R}_t)^2 \quad (3.6)$$

og

$$\hat{\sigma}_e^2(X_t) = \left[\frac{\Delta X_t}{X_t} - \bar{r} + \frac{\hat{g}(X_t)}{X_t} \right]^2 - \frac{\hat{\sigma}_d^2(X_t)}{X_t} \quad (3.7)$$

Her angir $\bar{r}$ and $\hat{g}(X_t)$ estimat for henholdsvis $\bar{r}$ and $g(X_t)$. Formen på tetthetsavhengigheten ($g(X_t)$) kan imidlertid variere mye. For enkelhets skyld la oss anta at det enkelte individs bidrag avtar som en lineær funksjon av bestandsstørrelsen. I en slik **logistisk modell** vil $g(X_t) = -\bar{r}X_t / \hat{K}$, hvor $\hat{K}$ er et estimat for bæreevnen hvor $\Delta X = 0$.

3.4 Kjøttmeisa i Wytham Wood, Oxford: en langtidsstudie

Beregningene i kapittel 3.2 viser at dersom man har tilgang på data over bestandssvingninger og antall rekrutter et utvalg av hunnene bidrar med til neste generasjon kan man beregne både demografisk varians og miljøvariens. I sin tur kan disse estimatene benyttes til å beregne andre parametre som er viktige for bevaringsbiologer (sjanse for utdøing, bestandens levetid etc.).

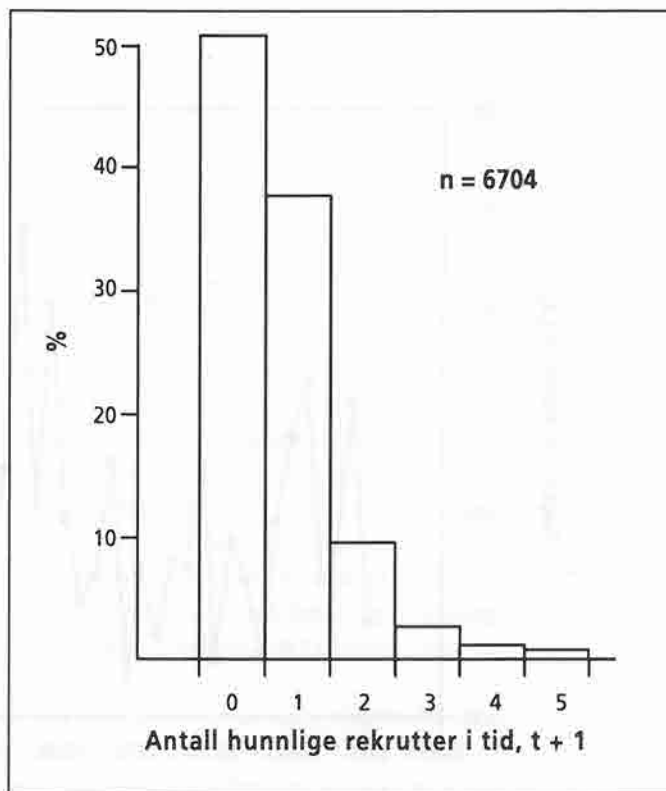
En av de lengste individbaserte bestandsstudier som overhodet har vært foretatt, er undersøkelsen av kjøttmeisbestanden i Wytham Wood utenfor Oxford i det sørlige England. Disse studiene ble startet av den verdenskjente engelske økologen og ornitologen David Lack i 1947. Allerede i starten av denne undersøkelsen var man forutseende nok til å ringmerke fuglene slik at kontinuerlige populasjonsdata, for en stor del basert på data fra enkeltindivider, nå er tilgjengelige for en periode på snart 50 år. Gjennom et samarbeid med **Robin McCleery** og **Christopher Perrins** ved Universitetet i Oxford har vi fått tilgang på rådataene i denne undersøkelsen. Siden vi er avhengig av en grundig gjennomgang av skogen for å oppdage alle rekrutter, avgrenset vi undersøkelsesperioden til årene fra og med 1960.

Hvert år har skogen vært gått nøye gjennom og identiteten til alle hekkende fugler som var ringmerket, bestemt ut fra individspesifikke fargekombinasjoner. I tillegg ringmerkes alle første-gangshekkere. Gjennom en grundig oppfølging gjennom hele hekkeperioden bestemmes hekkesuksessen til nesten alle de hekkende parene. På den måten kan man utarbeide svært gode estimat over årsvariasjonen i de fleste viktige demografiske variabler i bestanden basert på data innsamlet fra enkeltindivider (ungeproduksjon, dødelighet, rekrutteringsrater). For en nærmere beskrivelse av feltmetodikk og historie, se Lack (1966) og McCleery & Perrins (1988).

Fordelingen av antallet nye hunner som en voksen hunn rekrutterer til bestanden etterfølgende år, viser stor variasjon i rekrutteringsevne R_j . Her er R_j definert som antallet hunnlige avkom som ble observert i skogen året etter dersom den voksne forsvinner fra bestanden. Dersom hunnen overlever, legges 1 til dette antallet.

Som det framgår av **figur 3.1**, rekrutterer de fleste hunner ingen eller bare ett avkom. Store verdier av R_j finner en bare blant et fåtall hunner. En slik stor individuell variasjon i evnen til å rekruttere individer til framtidige generasjoner er også funnet i en rekke studier av ulike fuglearter (Clutton-Brock 1988, Newton 1989).

I løpet av undersøkelsesperioden skjedde det store variasjoner i størrelsen på kjøttmeisbestanden i Wytham Wood (**figur 3.2**). Antallet hekkende par varierte med 284 %, fra 120 par i 1976 til 341 par i 1983. Som tidligere påvist (Lack 1966, McCleery & Perrins 1985), påvirker denne variasjonen i tetthet rekrutterings-

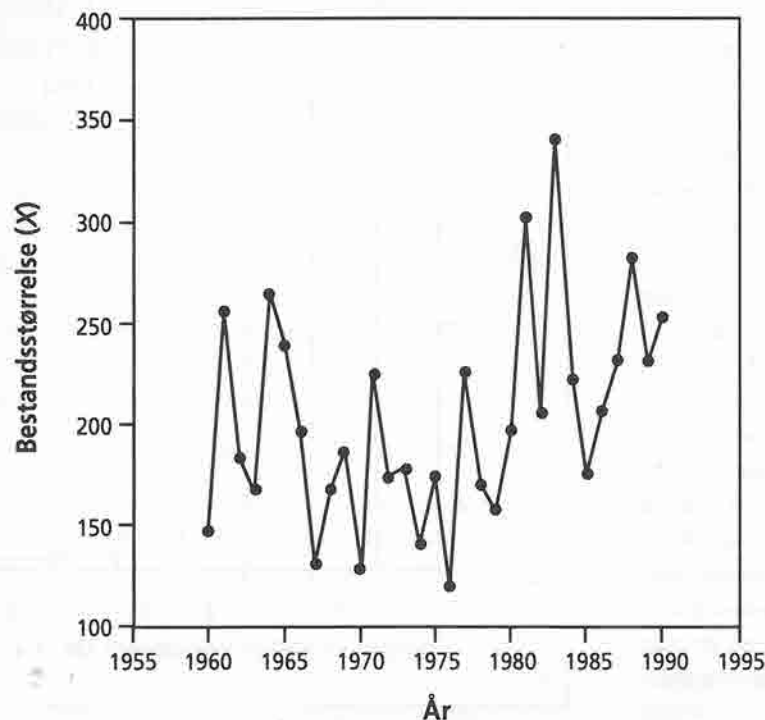


Figur 3.1

Fordelingen av antall hunner som en hekkende hunn i år t rekrutterer til kjøttmeisbestanden i Wytham Wood etterfølgende år $t + 1$. - The distribution of the number of female recruits in year $t + 1$ produced by breeding great tit females in Wytham Wood in year t .

evnen i bestanden. Ved store tettheter avtar både ungeproduksjonen samtidig som dødeligheten av ungfugl og voksne øker. En logistisk modell (se kapittel 3.3) gir derfor en fornuftig beskrivelse av bestands-svingningene i denne bestanden. Ut fra dataene estimerer vi $\hat{K} = 216$ og $\rho = 0.96$ for kjøttmeisbestanden i Wytham Wood. Dette innebærer at vekstraten ved små tettheter er svært rask, noe vi også ser fra **figur 3.2**.

Hos småfugl har alder en relativt liten betydning for evnen til å rekruttere avkom til etterfølgende generasjoner (Sæther 1990). Vi kan derfor anta at de observerte verdiene av R_j i **figur 3.1** representerer variasjoner i rekrutteringsraten til bestanden bestemt av tetthet og miljøforskjeller, og i bare liten grad skyldes variasjon i alderssammensetning. Ved å benytte disse dataene finner vi fra ligning (3.6) og (3.7) en demografisk varians $\sigma_d^2 = 0.569 \pm 0.042$ (se) og en miljøvariens $\sigma_e^2 = 0.0793 \pm 0.017$. Begge var signifikant større enn 0 ($t = 13.64$ og $t = 4.78$, d.f. = 30, $P < 0.001$ for henholdsvis demografisk varians og miljøvariens). Disse størrelsene er store (jfr. verdier brukt i simuleringene til Caughley 1994). Ut fra de generelle teoretiske resultatene til bl.a. Lande (1993) kan de i utgangspunktet forventes å ha stor betydning for denne bestandens sjanse til å dø ut. Disse estimatene er derfor et viktig resultat i seg selv fordi de sier noe om hvilke størrelsesorden disse parametrene kan ha i bestander ute i naturen.

**Figur 3.2**

Svingningene i kjøttmeisbestanden i Wytham Wood 1960-91. - The fluctuations of the great tit population in Wytham Wood 1960-91.

Et problem eksisterer imidlertid med disse beregningene: Vi antar at alle hunner som rekrutteres til bestanden, blir observert etterfølgende år. I noen tilfeller vil imidlertid fuglene bli observert som førstegangshekkere i Wytham Wood seinere i livet. Dette kan skyldes at de ble oversett i sitt første hekkeår, at de la egg første gang som 2 år gammel eller at de hekket første gangen utenfor undersøkelsesområdet for seinere å vende tilbake. Alle hunnlige avkom som et seinere år ble observert hekkende i Wytham Wood, ble derfor benyttet som et grunnlag for beregningene av demografisk og miljøvarians ut fra ligningene (3.6) og (3.7). Verdien for den demografiske variansen ble med disse dataene litt større ($\sigma_d^2 = 0.616 \pm 0.045$ (se)) mens miljøvariansen avtok litt ($\sigma_e^2 = 0.0791 \pm 0.017$). Disse verdiene er imidlertid så like at forskjellene vil ha liten praktisk betydning i levedyktighetsberegninger.

Som forventet ut fra definisjonene (se kapittel 2.1), var årsvariasjonen i estimatene av den demografiske variansen ($\hat{\sigma}_d^2$) og miljøvariansen ($\hat{\sigma}_e^2$) uavhengig av hverandre (figur 3.3a). Den demografiske variansen avtok med tettheten (figur 3.3b). Dette kan forventes ut fra at variansen i rekrutteringsraten R_j blir mindre ved store tettheter fordi færre hunner blir i stand til å produsere et høyt antall nye hunner. Miljøvariansen var derimot uavhengig av populasjonsstørrelsen (figur 3.3c).

3.5 Risk for utdøing og forventet levetid av kjøttmeisbestanden i Wytham Wood

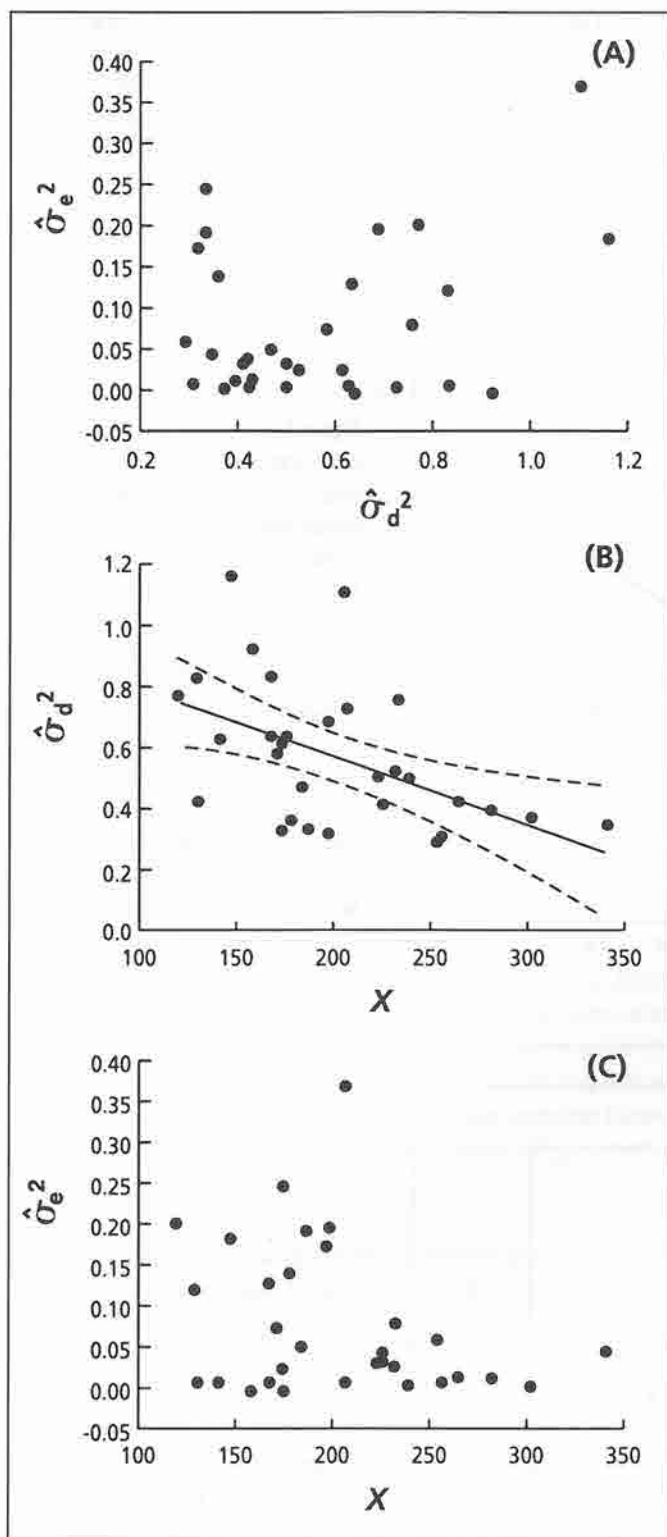
Resultatene fra kapittel 3.3 kan benyttes til å beregne sjansen for at kjøttmeisbestanden i Wytham Wood vil dø ut. Disse kompliserte utregningene er basert på beregning av den såkalte Green-funksjonen (Karlin & Taylor 1981) for diffusjonsprosessen $\mu(x) = rx(1 - \frac{x}{K})$ og $v(x) = \sigma_e^2 x^2 + \sigma_d^2 x$. Green-funksjonen er definert som $G(x, x_0) = 2 m(x) S(x)$ for $x < x_0$ og $2 m(x) S(x_0)$ for $x > x_0$, hvor x_0 er initial populasjonsstørrelse,

$$S(x) = \int_1^x s(u) du, s(u) = \exp(-2 \frac{\mu(u)}{v(u)}) \text{ og } m(x) = 1 / (s(x)v(x)).$$

Denne funksjonen gir den forventete tid bestanden tilbringer på hver bestandsstørrelse før den dør ut. Selve beregningene er svært kompliserte, men er beskrevet i detalj i Lande (1993), Lande et al. (1994, 1995) og Sæther et al. (in prep.).

Fordelingen av de bestandsstørrelser som ble observert igjennom den 31-årige undersøkelsesperioden var svært lik den som ble beregnet ut fra Green-funksjonen (figur 3.4). Dette tyder på at modellen er realistisk og at estimeringsmetoden fungerer bra.

Green-funksjonen kan derfor benyttes til å beregne den forventede gjennomsnittlige levetiden til kjøttmeisbestanden i Wytham Wood. Denne vil være gitt av integralet fra 1 til uendelig av den



Figur 3.3

Den estimerte miljøvariansen ($\hat{\sigma}_e^2$) forhold til den demografiske variansen ($\hat{\sigma}_d^2$) (a), og bestandsstørrelsen X (b) og miljøvariansen i forhold til bestandsstørrelsen X (c) i kjøttmeisbestanden i Wytham Wood. Linjen i (b) representerer regresjonslinjen med 95 % konfidensintervall (prikket linje). - The estimated environmental variance ($\hat{\sigma}_e^2$) in the great tit population in Wytham Wood in relation to the demographic variance ($\hat{\sigma}_d^2$) (a), and the population size X (b) and the environmental variance in relation to the population size X (c).

forventete tid bestanden tilbringer på hver bestandsstørrelse før den dør ut. Disse kalkulasjonene gir en forventet levetid av kjøttmeis bestanden ca. 10^{19} år. Sjansen for at bestanden dør ut i løpet av en gitt periode som f.eks. 500 år (P_{500}) vil da være

$P_{500} = 1 - e^{-\frac{500}{T}} \approx 10^{-17}$ (figur 3.5). Med andre ord er sjansen for at denne bestanden skal dø ut være svært lav dersom bestandsvingningene fortsetter på samme måte som i løpet av den 31-årige undersøkelsesperioden.

Hvorfor er kjøttmeisbestanden i Wytham Wood så lite utsatt for utdøing? Dette skyldes hovedsakelig den raske vekstraten ved små tettheter. Dersom forholdene endrer seg slik at denne vekstraten reduseres, vil også denne bestandens sjanse for å dø ut raskt øke dramatisk (figur 3.5). En økning i miljøvariansen vil ha en tilsvarende effekt. Dette bekrefter tidligere teoretiske analyser som viser at en liten bestands sjanse for å dø ut, for en gitt bestandsstørrelse, er bestemt av både vekstraten og miljøvariansen (Leigh 1981, Shaffer 1981, Goodman 1987a, Lande 1993, Foley 1994).

En annen faktor som påvirker sjansen for at denne bestanden skal dø ut, er estimatet for bærevnen, K . Dersom denne reduseres, f.eks. gjennom uthogging av deler av skogen, vil den forventede gjennomsnittlige levetiden til bestanden reduseres kraftig (se kapittel 5 for nærmere diskusjon).

3.6. Konklusjon

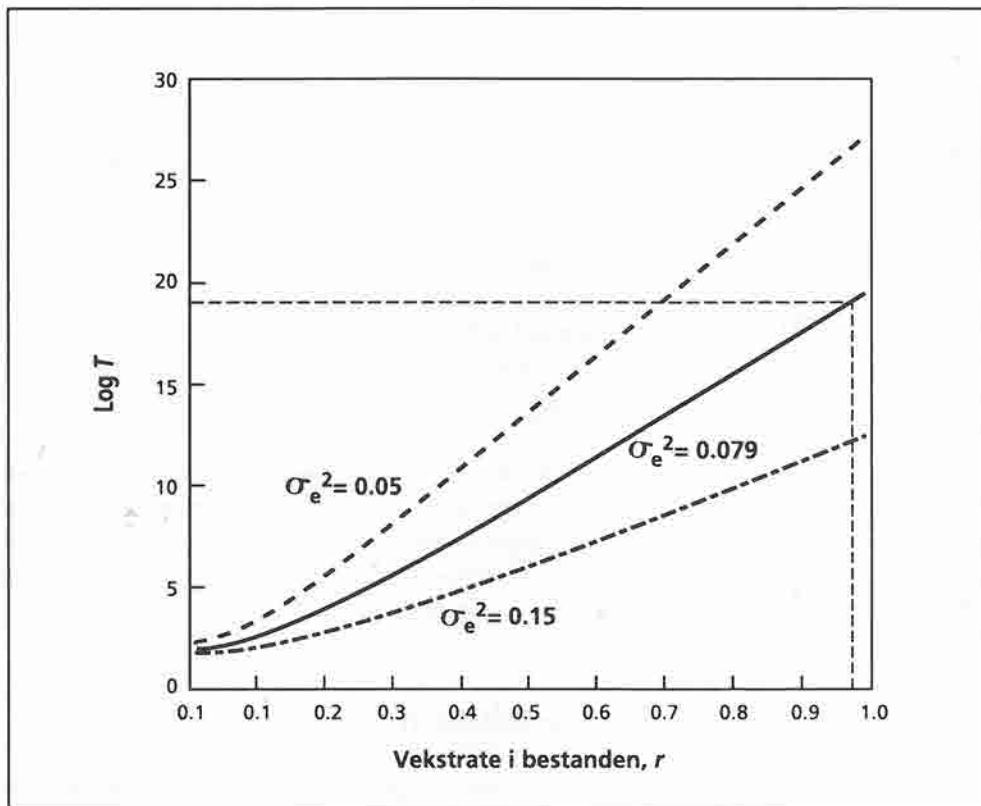
Resultatene fra beregningene foretatt i dette kapittelet viser at i en bestand uten aldersstruktur kan mange av de parametrene som påvirker en liten bestands sjanse til å dø beregnes ut fra data. Slike beregninger krever imidlertid lange tidsserier både over variasjoner i tetthet og demografiske data innsamlet fra kjente individer. I Norge som i mange andre land foreligger mange av disse datasettene i delvis ubearbeidet form, innsamlet av amatører eller ideelle organisasjoner. Det er viktig for den framtidige forvaltningen og bevaringen av det biologiske mangfoldet at innholdet i disse datasettene så snart som mulig får en bedret tilgjengelighet.

Resultatene fra beregningene av demografisk og miljøvarians viser at disse kan være svært store. En forståelse av dynamikken og sårbarheten til små bestander kan derfor ikke skje uten at kunnskap om disse parametrene foreligger.

Sjansen for at kjøttmeisbestanden i Wytham Wood skal dø ut vil være svært liten dersom bestandssvingningene i skogen fortsetter på samme som i undersøkelse perioden samt at bærevnen K i skogen ikke reduseres, f.eks. gjennom at deler av den hogges ut. Årsaken til dette er den høye vekstraten i bestanden. Dette støtter analysene til den kjente økologen **Stuart Pimm** (oppsummert i Pimm 1991) som viste at engelske fuglearter med høy reproduksjonsrate hentet seg raskere inn igjen etter perioder med ekstreme miljøbetingelser enn arter med lav reproduksjonskapasitet.

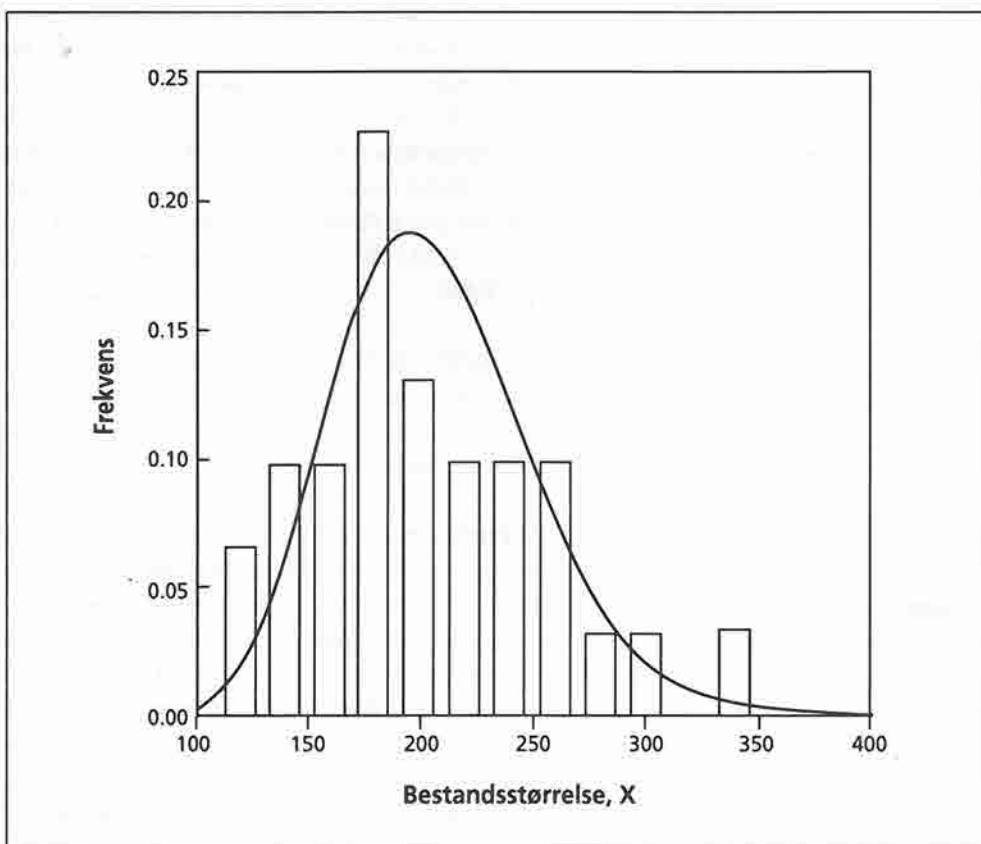
Den høye vekstraten ved små tettheter i Wytham Wood trenger ikke alene skyldes endringer i rekrutteringsevnen i bestanden selv. Dersom graden av innvandring er inverst tetthetsavhengig (slik at immigrasjonsraten avtar med økende tetthet) kan den høye vekstraten også skyldes høy innvandring av nye individer ved lave tettheter. Dersom dette er tilfelle, kan forhold i omgivelsene

rundt Wytham Wood som reduserer immigrasjonsraten og dermed reduserer vekstraten, øke risken for at denne bestanden dør ut (**figur 3.5**). Både hos kjøttmeis (Greenwood et al. 1989) som hos andre spurvefuglarter er graden av dispersal høy, spesielt blant hunnene. Dette understreker hvor sårbare enkeltbestander kan være for landskapsøkologiske endringer.



Figur 3.4

Den forventede tiden til utdøing ($\log T$) i forhold til vekstraten i bestanden r for ulike verdier av miljøvariansen (σ_e^2) i kjøttmeisbestanden i Wytham Wood. Den heltrukne linja viser $\log T$ med reelle verdier for σ_e^2 og σ_d^2 . Den tynnprikkete linja indikerer den estimerte $\log T$ med de estimerte parametrene. - The expected time to extinction ($\log T$) in relation to the population growth rate r for different values of the environmental variance (σ_e^2) in the great tit population in Wytham Wood. The curve shows $\log T$ with the estimated values of σ_d^2 and σ_e^2 . The strippled line gives $\log T$ for the parameters estimated from the data.



Figur 3.5

Den estimerte kvasistasjonære fordelingen av bestandsstørrelsen (den heltrukne linja) og den virkelige fordelingen (søyler) av bestandsstørrelsene hos kjøttmeisbestanden i Wytham Wood i perioden 1960-90. Metoden for å beregne den estimerte fordelingen er beskrevet i Sæther et al. (in prep.). - The estimated quasi-stationary distribution (curve) and the actual distribution (columns) of the great tit population size in Wytham Wood 1960-90.

4 Uttak av individer fra små bestander

4.1 Innledning

Individer kan ønskes fjernet fra små bestander hovedsakelig av tre grunner:

- 1 Tilstedeværelsen av selv et fåtall individer av enkelte arter kan oppfattes som en trussel mot ulike former for menneskelig virksomhet. Et klassisk eksempel på en slik konflikt er den begrensningen mange opplever tilstedeværelsen av store rovdyr setter på muligheten til å drive et økonomisk effektivt, utmarksbasert husdyrhold. I slike konfliktsituasjoner oppstår lett ønsket om å fjerne dyr fra bestanden.
- 2 En konsekvens av menneskets behov for arealer er at mange arter blir avgrenset til langt mindre områder enn tidligere. Spesielt for store pattedyr kan en slik reduksjon i leveområdene størrelse ha store konsekvenser for deres evne til å overleve. Dette er arter som ofte foretar lange vandringer for best å utnytte sesongavhengige variasjoner i tilbudet av beiteplanter. Dersom muligheter for slike vandringer begrenses, blir tettheten av slike arter fort så stor at beitegunnlaget utarmes. Konsekvensen blir at bærevnen reduseres og sjansen for at bestanden skal overleve på lang sikt avtar.
- 3 Mange sjeldne arter har en stor økonomisk betydning. Dette kan skyldes popularitet i dyreparker og zoologiske hager, eller ønsket om reintroduksjon til deler av artens opprinnelige utbredelsesområde, f.eks. for jaktformål. I en bærekraftig viltforvaltning, spesielt i den tredje verden, vil slike inntekter kunne være av stor betydning og et viktig incitament for gjennomføring av ulike forvaltningstiltak.

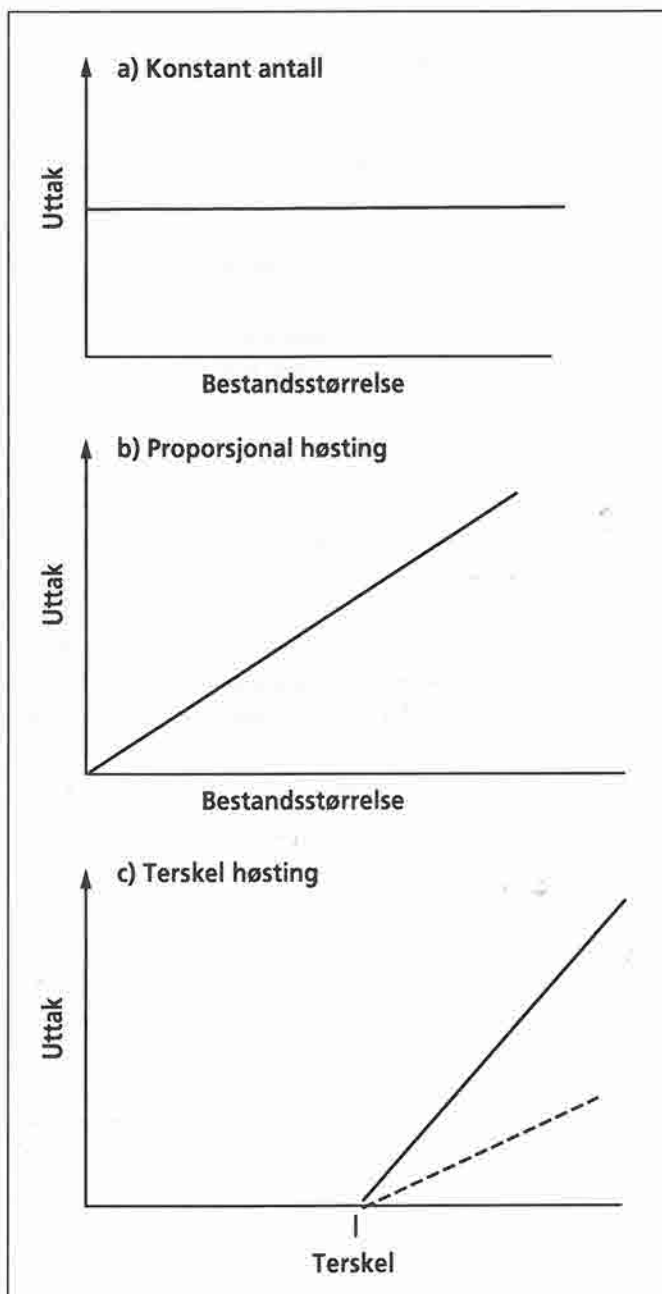
Uttak av individer fra små bestander er selvsagt problematisk av flere årsaker. Både sosial organisering og den genetiske sammensetningen kan fort endres når individer fjernes. Etter vår mening vil likevel den mest uheldige konsekvensen være at en reduksjon i bestandsstørrelse pga. at individer fjernes, gjør bestandsutviklingen mer følsom for tilfeldigheter, noe som på lang sikt vil øke sjansen for at bestanden vil dø ut (se kapittel 2 og 3). Spesielt vil dette gjelde under forhold hvor miljøet varierer mye.

I det følgende vil vi undersøke om det eksisterer prinsipper for hvordan vi skal forta et uttak av individer i små bestander slik at vi minimaliserer effekten for at uheldige hendelser skal opptre. Mer presist ønsker vi å foreta uttaket på en slik måte at vi minimaliserer sjansen for at bestanden dør ut. Slike strategier kan danne grunnlag for en bærekraftig høsting av arter som er relativt fåtallig, men som har stor økonomisk verdi.

4.2 Prinsipper for uttak av individer

Uttak av et konstant antall individer

Uttak av individer fra en bestand kan foretas etter tre forskjellige prinsipper (figur 4.1). I mange bestander har man **et konstant uttak**, hvor man gjerne tar ut et lite antall individer relativt uavhengig av bestandsstørrelsen. Fastsetting av de norske vågevalkvotene skjer på mange måter etter dette prinsippet.



Figur 4.1

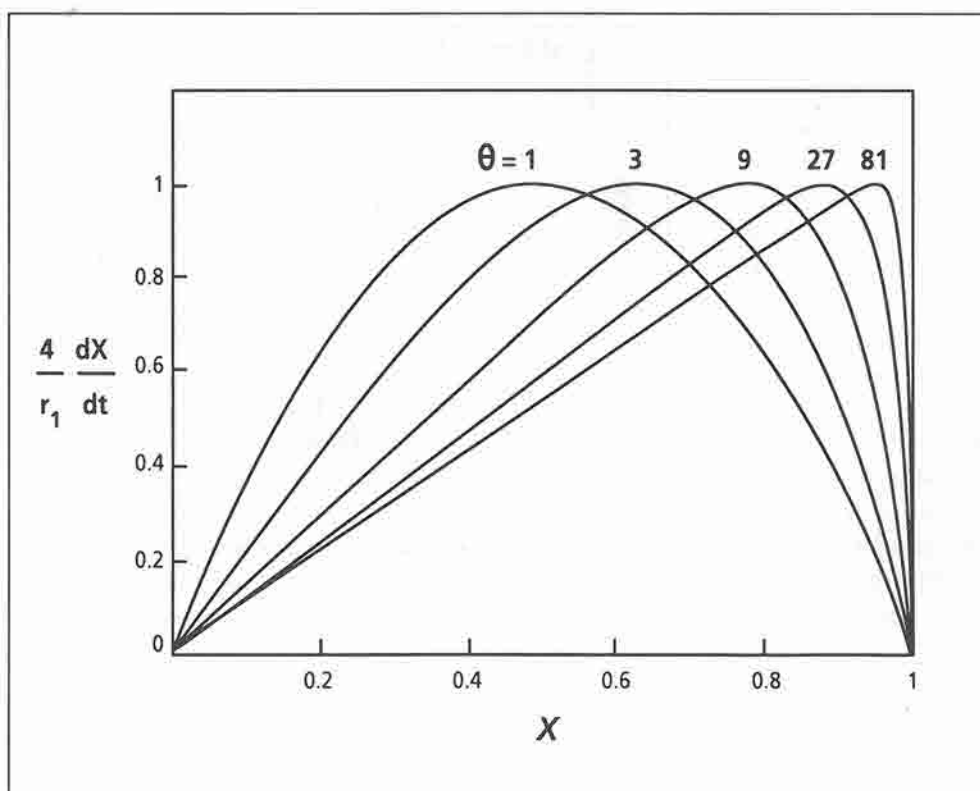
Ulike prinsipper for høsting av bestander. Den prikkete linjen indikerer proporsjonal terskelhøsting. - Different harvest strategies of populations. The striped line shows proportional threshold harvesting.

Proporsjonalt uttak med bestandsstørrelsen

Den mest vanlige høstingsformen er **et proporsjonalt uttak**, hvor antall dyr som fjernes øker proporsjonalt med bestandsstørrelsen (**figur 4.1**). Denne metoden er f. eks. nærmest enerådende i forvaltningen av marine fiskebestander. I de fleste bestander vil antallet nye rekrutter til stammen, og dermed høstingspotensialet, avta med bestandstettheten. Den tettheten hvor den maksimale rekrutteringen vil opptre, kan variere sterkt (**figur 4.2**). Formen på tetthetsreguleringen kan beskrives ved hjelp av en parameter θ . Når θ er stor, vil den maksimale tetthetsreguleringen skje svært nærme K (**figur 4.2**). Dette er tilfellet for mange store ungulater hvor rekrutteringen begynner å avta først ved svært store tettheter (Fowler 1981, 1987). Når $\theta = 1$ er tetthetsreguleringen maksimal ved $K/2$. Derfor vil siktemålet for en slik proporsjonal høsting å holde bestanden på den størrelsen hvor tilveksten er maksimal (Ricker 1954, Beverton & Holt 1957). Ved denne tettheten oppnås **den maksimale vedvarende avkastningen** («maximum sustainable yield») av stammen. Med en logistisk bestandsmodell (se kapittel 3.3.) vil denne tettheten være $K/2$ hvor da det maksimale utbyttet vil være $rK/2$, hvor r er vekstraten og K bæreevnen.

Dette forvaltningsprinsippet er enkelt og har derfor hatt stor appell. Det har dannet grunnlaget for utarbeidingen av forvaltningsregimer for mange av verdens økonomisk viktigste fiskerier (Getz & Haight 1989). Appellen til dette forvaltningsprinsippet blir ytterligere forsterket ved at Clark (1990) har vist at disse biologiske resultatene relativt lett kan bygges inn i økonomisk modellering. Dessverre har maksimalisering av den vedvarende avkastningen vist seg å være vanskelig anvendbar i praktisk ressursforvaltning. Dette har flere årsaker (Walters 1986, Hilborn & Walters 1992, Ludwig et al. 1993), hvor de viktigste er:

- Det tas ikke hensyn til effekten av aldersstruktur. Variasjoner i rekruttering skjer bare som en konsekvens av endringer i tetthet. Hos de fleste høstbare arter endres individenes evne til å produsere avkom, og til å overleve, med alder. Endringer i alderssammensetning, som f.eks. en konsekvens av høsting, vil derfor ofte ha større konsekvenser for rekrutteringen til stammen enn endringer i tetthet (Caughley 1977, May 1981).
- Miljøet oppfattes som konstant. De viktigste demografiske parametrene i bestanden varierer bare som følge av variasjoner i tettheten. Analyser av høstingsmodeller har vist at stokastisk variasjon i rekrutteringsevnen har store konsekvenser for valg av høstingsstrategier (Beddington & May 1977, May et al. 1978).
- Det forutsettes at både bestandsstørrelsen og formen på forholdet mellom tilvekst og bestandsstørrelse er nøyaktig kjent. Ofte er usikkerheten både i bestandsanslag og i formen på rekrutteringskurven svært stor (Engen et al. in prep. b). Ricker (1963) og Sæther et al. (1992) har grafisk framstilt hvordan usikkerhet i bestandsanslag kan få dramatiske utslag på bestandsutviklingen når en bestand høstes med hensyn på en maksimalisering av det vedvarende utbyttet.
- Ingen endring i bestandens livshistorie-egenskaper som en følge av høstingen forutsettes skje. I mange tilfeller er høstingen en kraftig selektiv mekanisme i bestanden (Skogland 1989, Stokes et al. 1993). En slik intens seleksjon kan endre bestandens livshistorie-egenskaper, som igjen kan medføre endringer i sammenhengen mellom rekruttering og bestandstetthet (Law & Grey 1989).



Figur 4.2

Formen på tetthetsavhengighet som en funksjon av relativ bestandsstørrelse ($X = N/K$) for forskjellige verdier av θ . Kurven er skalert slik at maksimum av dX/dt er den samme som i den logistiske modellen ($\theta = 1$). - The form of the density dependence as a function of the relative population size ($X = N/K$) for different values of θ . The curve is scaled so that the maximum of dX/dt is the same as in the logistic model ($\theta = 1$).

Terskeluttak

En mer uvanlig strategi er **et terskel uttak**, hvor bestanden høstes kraftig når bestandsstørrelsen overstiger en terskel (**figur 4.1**). Ingen individer tas ut når bestandsstørrelsen ligger under dette nivået. Dette prinsippet ligger bak uttaket av elefant i Krüger Nasjonalpark i Sør-Afrika hvor dyr fjernes når antallet overstiger et visst nivå for å unngå overbelastning på beitemene. Armbruster & Lande (1993) viste at denne måten å forvalte elefantbestander kan være svært god.

4.3 Terskeluttak- en optimal strategi for uttak av individer i små bestander

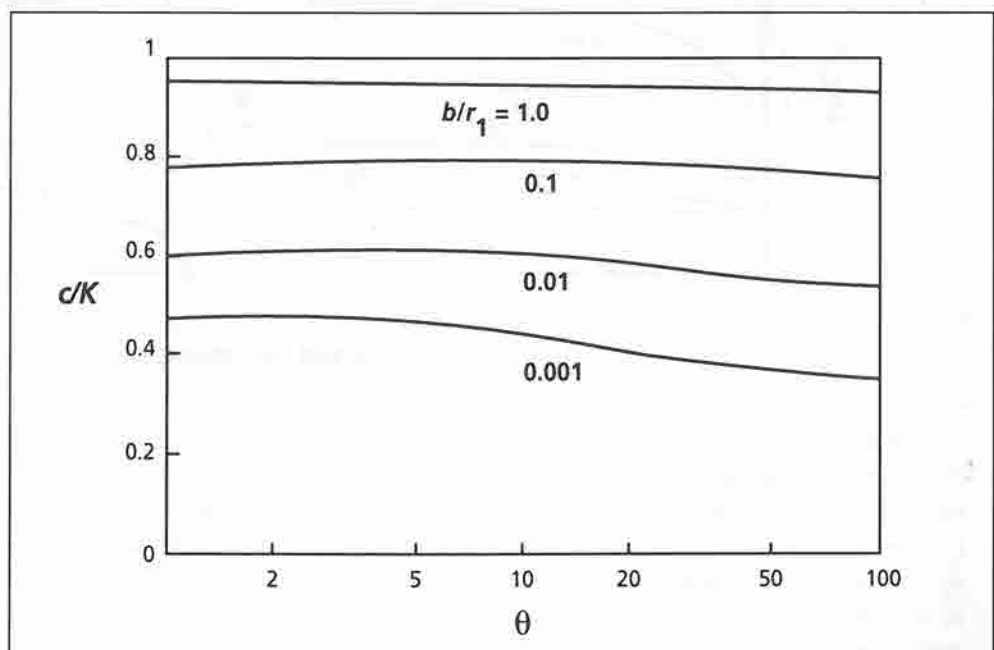
Som vi har sett, bygger det rådende forvaltningsprinsippet maksimering av den vedvarende avkastningen på forutsetninger som sjelden er oppfylt i naturlige system. Et slikt misforhold mellom systemets egenskaper og premissene for modellering vil lett kunne gi usikre prediksjoner. En slik usikkerhet kan ha spesiell stor betydning i vurderingen av effekter av uttak av individer i små bestander hvor små feil kan ha store negative konsekvenser pga. det lille antallet individer involvert.

For å basere forvaltningen av små bestander på modeller basert på biologiske mer realistiske antakelser introduserte Lande et al. (1995) stokastisk bestandsmodellering for å analysere effekten av uttak i små bestander. Formålet med disse analysene var å studere effekten av en fjerning av individer på bestandens sjanse til å dø ut. På bakgrunn av disse resultatene kan man da beregne den strategien for fjerning av dyr som gitt bestemte forutsetninger minimaliserer sjansen for at en utdøing skal skje. Man kan beregne den høstingsstrategien som bestanden før den dør ut, enten

- maksimaliserer det totale utbyttet av bestanden eller
- maksimaliserer utbyttet av bestanden per år.

Figur 4.3

Den relative bestandsstørrelsen (c/K) hvor det forventete utbyttet av dyr man kan ta ut før bestanden dør ut er maksimalisert i forhold til den tetthet hvor tetthetsreguleringen er maksimal, θ , for ulike høstingsintensiteter, b . r_1 er vekstraten i bestanden. Den maksimale tetthetsreguleringen skjer nærmere K for økende θ (se **figur 4.2**). - The relative population size (c/K) where the expected yield before extinction is maximized in relation to the density with maximum density dependence, θ , for different harvesting rates, b . r_1 is the population growth rate. The maximum density dependence occurs closer to K for increasing θ (see **figure 4.2**).



Disse beregningene gir oss et grunnlag for å velge en strategi for fjerning av dyr i en liten bestand som minimaliserer sjansen for at en uheldig hendelse skal opptre.

La oss anta at endringen i bestandsstørrelse fra ett år til et annet er relativt liten, som er tilfelle for de fleste større pattedyr og fuglearter med lite reproduksjonspotensial. Den årlige endringen i en bestand av størrelse N vil da være $M(N) = M_0(N) - y(N)$ hvor $M_0(N)$ er dynamikken i fravær av høsting og $y(N)$ er reduksjonen pga. uttaket av individer. $V(N)$ er variansen i den årlige endringen, gitt den nåværende størrelsen. En deterministisk modell vil gi en bestandsstørrelse hvor avkastningen er maksimalisert. Utdøing vil aldri skje. Derimot vil det i en stokastisk modell eksistere mange optimale løsninger som svarer til en bestemt utdøelsesrisiko. Lande et al. (1995) viste at det generelt eksisterer i slike modeller en optimal høstingsstrategi hvor bestand høstes så effektivt som mulig når den overstiger en terskel c , mens ingen høsting skjer når $N < c$.

Analysene av denne modellen gav flere generelle resultater. Ett av disse understreker den store betydningen av høstingseffektiviteten. La oss tenke oss den ekstreme situasjonen at vi har en ubegrenset kapasitet til å høste. I slike tilfeller vil den optimale terskelen som bestanden skal holdes på være lik løsningen av $M_0 = 0$, noe som gir $c = K$ (Lande et al. 1995). Dyr kan bare tas ut når bestandsstørrelsen overstiger bæreevnen K . Dette overraskende resultatet holder generelt, uansett den opprinnelige bestandsstørrelsen, formen for tetthetsavhengighet eller størrelsen på den stokastiske variasjonen (Lande et al. 1995, Sæther et al. 1996). Terskelhøsting er også den optimale høstingsstrategien også i mer realistiske situasjoner hvor høstingseffektiviteten er begrenset. Da vil $c < K$, m.a.o. bestanden kan høstes ned til et lavere nivå når evnen til å ta ut dyr avtar (**figur 4.3**). Høstingseffektiviteten er derfor en svært viktig faktor som bestemmer hvor sårbar en liten bestand er ovenfor høsting. I de tilfellene hvor den er stor, må bestanden holdes på et nivå nærmere K enn i de tilfellene hvor den er liten fordi høy høstingseffektivitet vil for-

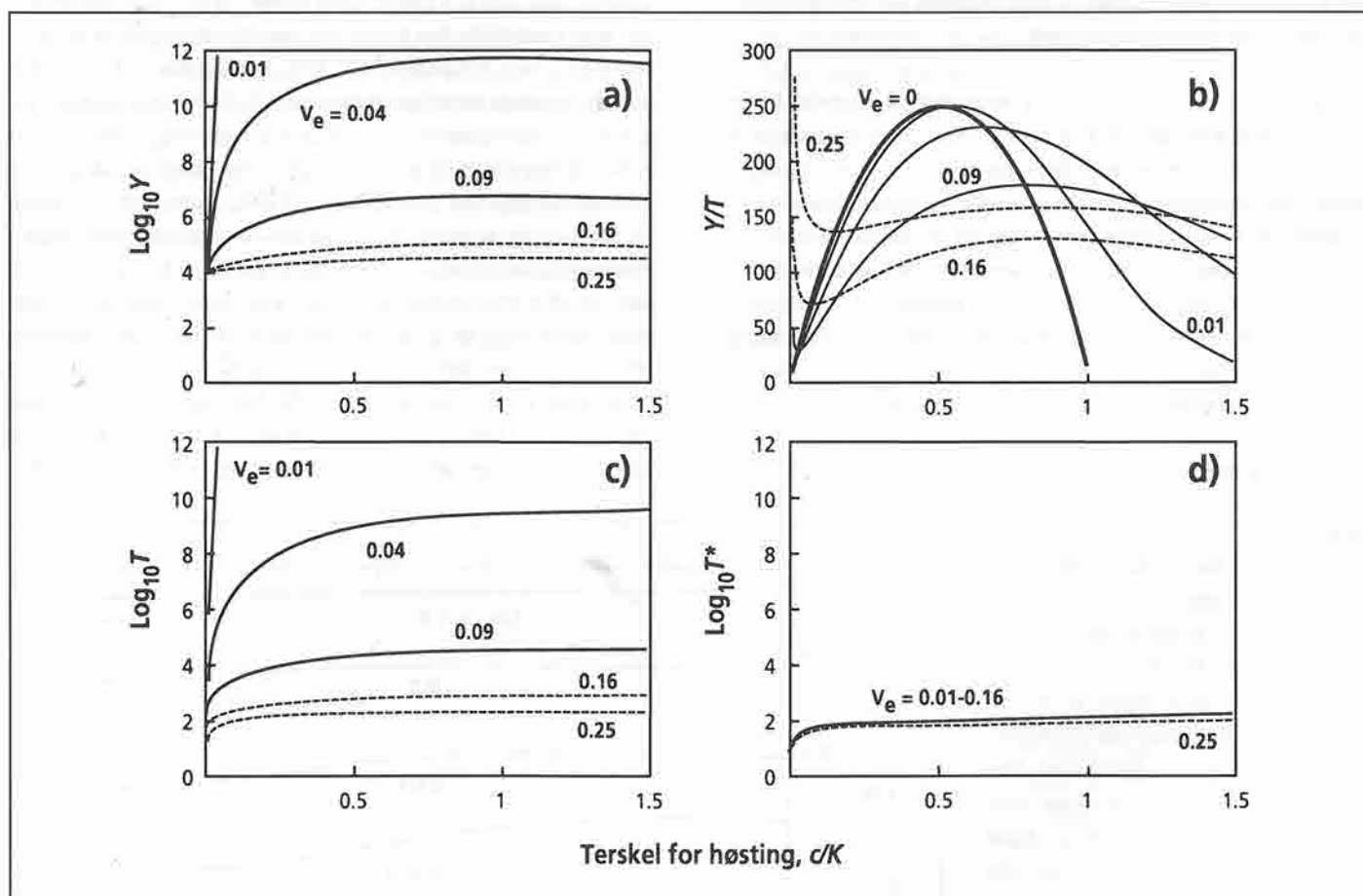
sterke stokastiske variasjoner i bestands-svingningene og dermed gjøre bestanden i denne situasjonen mer sårbar for å dø ut.

Et annet generelt resultat er at utbyttet med en slik terskelhøsting utgjør en stor andel av det som er mulig med en mer risiko-utsatt høstingsform (figur 4.4a, 4.4b). Ved lave verdier av miljøvariansen vil utbyttet ved en slik høstingsstrategi være svært lik det man får fra å forsøke å holde bestanden på den størrelsen som maksimiserer det årlige utbyttet. Dette skyldes at man får en relativ stabil fordeling av bestandstettheter, noe som illustreres ved at varigheten på den siste fasen hvor bestanden dør ut (figur 4.4d) er mye kortere enn den forventete levetiden av bestanden (figur 4.4c).

Øker den stokastiske variasjonen avtar antallet vi kan ta ut fra bestanden (figur 4.4a), og den forventete levetiden av bestanden blir kortere (figur 4.4c). Hvor stor denne reduksjonen vil være, avhenger av formen på tetthetsreguleringen, uttrykt ved parameteren θ (se figur 4.2). Ved lav miljøvarians betyr formen på tetthetsreguleringen lite for hvor den optimale terskelen ligger (figur 4.5). Derimot når miljøvariansen er svært stor, maksimiseres ut-

byttet ved å redusere bestanden til et lavere ved stor θ enn ved lav θ (figur 4.5). Faktisk vil man i dette tilfellet kunne redusere bestanden til et lavere nivå enn når man ikke tar hensyn til den stokastiske variasjonen (figur 4.5). Dette skyldes at når en bestand med stor miljøvarians ligger nær K , vil den nå lett nå opp i så store tettheter at bestandsveksten blir kraftig redusert pga. en svært kraftig tetthetsregulering, noe som kan øke sjansen for at den dør ut. For samme miljøvarians, avtar imidlertid generelt det totale utbyttet fra en gitt bestandsstørrelse med økende θ (figur 4.6). Tiden til utdøing avtar også tilsvarende med økende θ .

Ønsker man å ta ut et visst antall dyr per år, vil dette antallet generelt maksimiseres ved en lavere terskel enn den som maksimiserer det totale utbyttet av bestanden før den til syvende og sist dør ut (figur 4.4 a,b, 4.6). Denne terskelen er også bestemt av stokastisiteten. Opp til en viss miljøvarians øker denne terskelen med den stokastiske variasjonen. Ved svært stor variabilitet avtar terskelen, fordi sjansen for utdøing likevel er svært høy selv i fravær av høsting. Da lønner det seg å ta ut så mye som mulig på kortest mulig tid, noe som knapt kan anses som bærekraftig høsting.

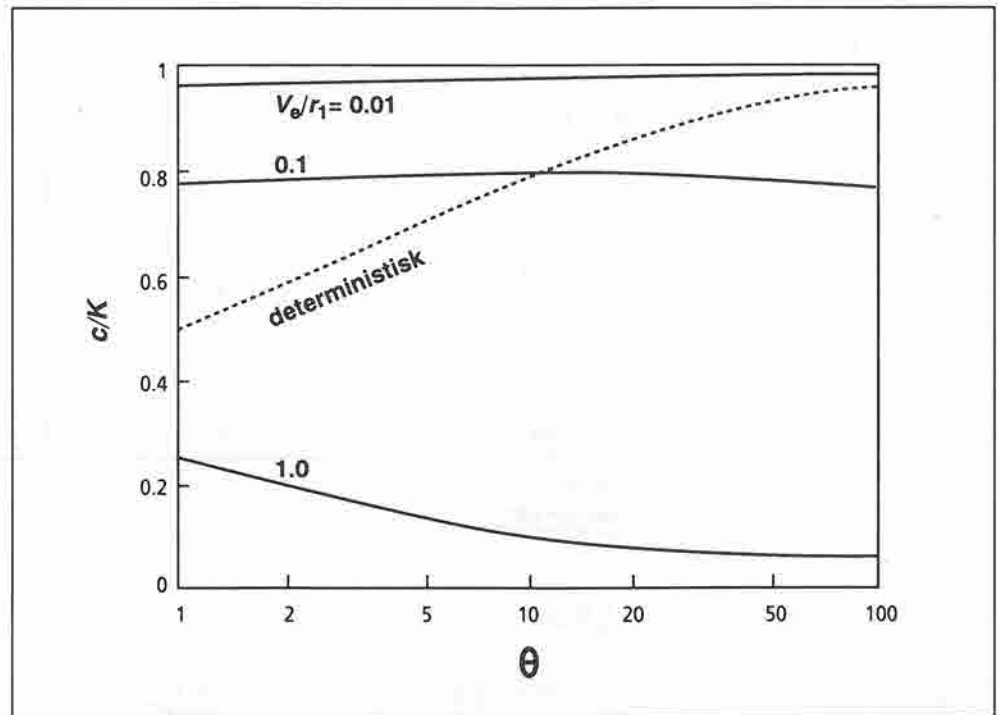


Figur 4.4

Det forventete totale utbyttet som kan tas ut før bestanden dør ut (a), det gjennomsnittlige årlige utbyttet (b), forventet levetid av bestanden (c) og varigheten på den siste fasen av nedgangen fra bestanden hvertfall er på c til den når 0 (d) for forskjellig miljøvarians (V_e) når bestanden høstes ned til ulike terskler (c/K). I (b) er det årlige utbyttet i den deterministiske modellen (i fravær av stokastisitet) vist ved den tykke heltrukne linja. - The expected total yield before extinction (a), the mean annual yield (b), the mean time to extinction (c) and the length of the final stage of extinction from c to 0 (d) for different environmental variances (V_e) when the population is harvested down to different thresholds (c/K). In (b) the thick line shows the annual yield in the deterministic model.

Figur 4.5.

Den relative bestandstørrelsen (c/K) hvor det forventete utbyttet av dyr man kan ta ut før bestanden dør ut er maksimalisert i forhold til den relative tettheten hvor tetthetsreguleringen er maksimal, θ , for forskjellige miljøvarianser, V_e , r_1 er vekstraten i bestanden. Den bestandstørrelsen hvor det maksimale vedvarende utbyttet i fravær av stokastisk variasjon er maksimalisert, er vist ved den prikkete linja. - The relative population size (c/K) where the expected yield to extinction is maximized for different values of θ for different environmental variances, V_e , r_1 is the population growth rate. The strippled line shows the population size maximizing the deterministic sustained yield.



Oppsummering

Disse analysene viser at stokastisiteten i miljø og formen på tetthetsreguleringen står i et komplisert samspill når det gjelder å bestemme den optimale høstingsstrategien. Generelle forvaltningsprinsipper basert på sammenhenger mellom formen på tetthetsreguleringen og artens livshistorie-egenskaper som foreslått bl.a. av Charnov (1993a, b) kan derfor gi svært uheldige resultater i forvaltningen av små bestander. Disse generelle resultatene viser også at valget av forvaltningsstrategier for små bestander hvor sjansen for å dø ut er til stede, vil også være bestemt av hva som ønskes optimalisert (Lande et al. 1994). Uttaket av dyr fra en bestand kan være bestemt av et ønske om enten en maksimalisering av det totale antallet dyr som ønskes fjernet eller en maksimal årlig avkastning. Valget av optimaliseringskriterium vil imidlertid gi forskjellige strategier for uttak av dyr.

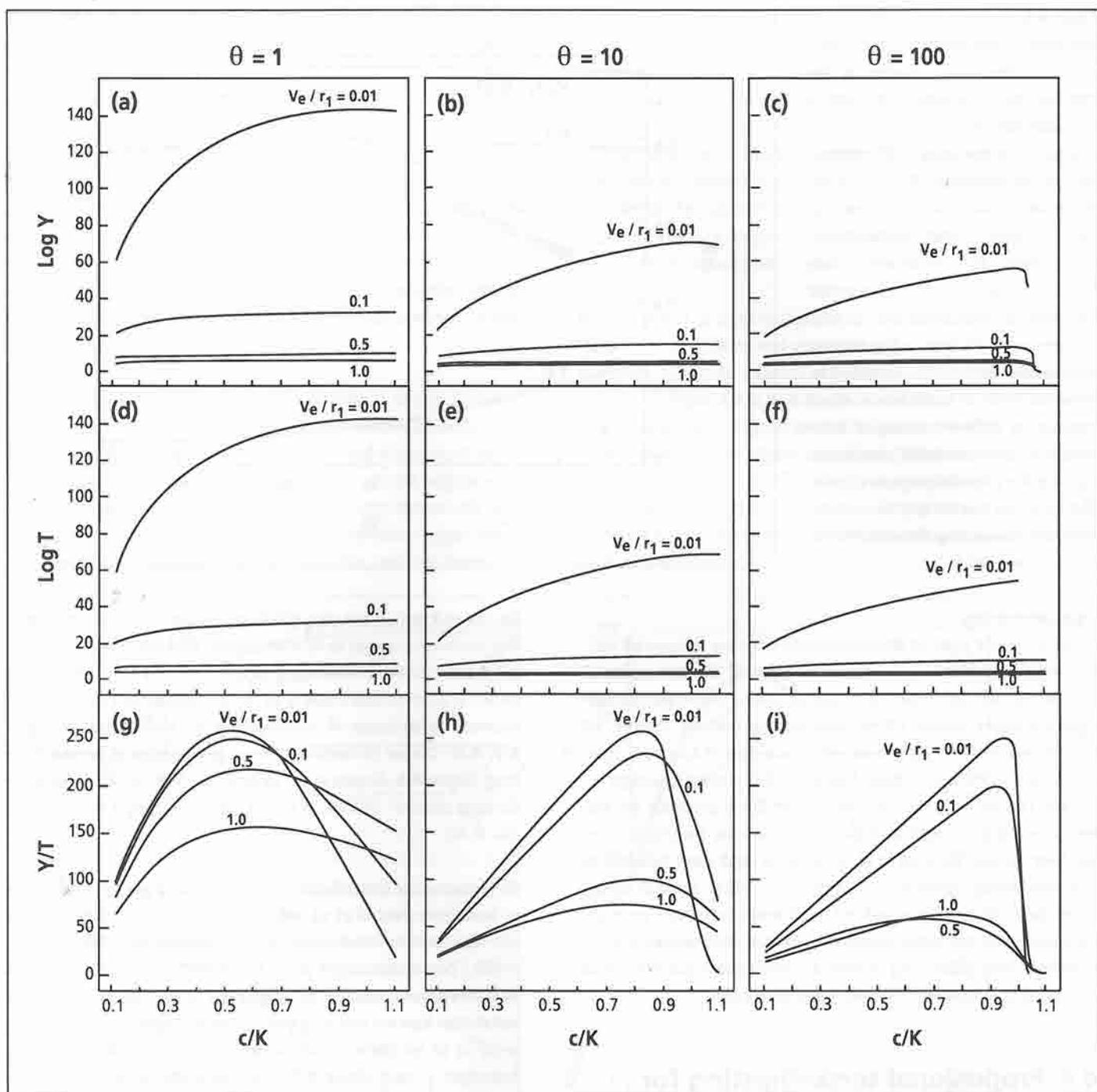
4.4 Proporsjonal terskelhøsting for uttak av dyr ved usikre bestandssanslag

I mange tilfeller kjenner man ikke nøyaktig antallet dyr i stammen. Selv i de tilfellene hvor takseringen er foretatt etter anerkjente metoder, opplever man fort store usikkerheten i bestandssanslag (Engen et al. in prep. b). I mange tilfeller vil variasjonskoeffisienten i bestandssanslaget være mellom 0.5 og 0.7. Denne usikkerheten vil sannsynligvis være enda større i de tilfellene hvor man må basere seg på indirekte informasjon, f.eks. fra jegere eller tilfeldige observasjoner fra lokalbefolkningen. Likevel oppstår også i slike tilfeller behovet for å høste eller fjerne dyr.

En slik usikkerhet har stor effekt på valget av høstingsstrategi. Når bestandssanslaget er relativt presist, skal høstingen skje etter terskelprinsippet. Imidlertid vil det ved en viss usikkerhet være bedre at bare en viss andel q av de individene som den estimerede bestandstørrelsen $\hat{N}$ overstiger en viss terskel c tas ut (figur 4.7, 4.8). Denne strategien kaller vi **proporsjonal terskelhøsting** (figur 4.1, Engen et al. in prep. b). Mer presist innebærer dette at uttaket $y(\hat{N}) = q[\hat{N} - c]$ når $\hat{N} > c$, og ikke noe uttak når $\hat{N} \leq c$.

En proporsjonal terskelhøsting minsker muligheten for å redusere bestanden ned til et så lavt nivå at sjansen for at den dør ut blir stor fordi bestandstørrelsen var overestimert. Når usikkerheten i bestandssanslaget øker, kan man ta ut en mindre andel av det høstbare overskuddet (figur 4.7, 4.8). Ved økende miljøvariabilitet kan en (for en bestemt estimeringsusikkerhet) imidlertid ta ut en større andel av det antallet dyr som bestanden overstiger c med (figur 4.7). Den optimale terskelen som bestanden kan høstes ned til, øker som regel med miljøvariansen (figur 4.8). Dette innebærer at når variabiliteten i miljøet øker, vil det bli færre år hvor høsting kan skje. De årene høsting er mulig skal man ta ut en stor andel av det tilgjengelige overskuddet. Konsekvensen av en slik strategi vil være at variasjonen i utbyttet mellom år øker (figur 4.9). Valget av en slik strategi er uavhengig av variasjon i vekstraten til bestanden (Engen et al. in prep. b). På samme måte som for effekten av tetthetsavhengighet (se kapittel 4.2), bestemmes høstingsstrategien (terskelen som bestanden kan høstes ned til) av egenskaper ved miljøet (miljøvariansen) og i mindre grad av bestandens egenskaper.

En konsekvens av disse resultatene er at en optimal høstingsstrategi vil kreve at høsting ikke skjer hvert år (figur 4.9).



Figur 4.6.

Det forventede totale utbyttet som kan tas ut før bestanden dør ut (Y), forventet levetid av bestanden (T) og det gjennomsnittlige årlige utbyttet for 3 forskjellige θ når bestanden høstes ned til ulike terskler (c/K). V_e er miljøvariansen og r_1 er vekstraten i bestanden. - The expected total yield before extinction (Y), mean time to extinction (T) and the mean annual yield (Y/T) for three different values of θ when the population is harvested to different thresholds (c/K). V_e is the environmental variance and r , the population growth rate.

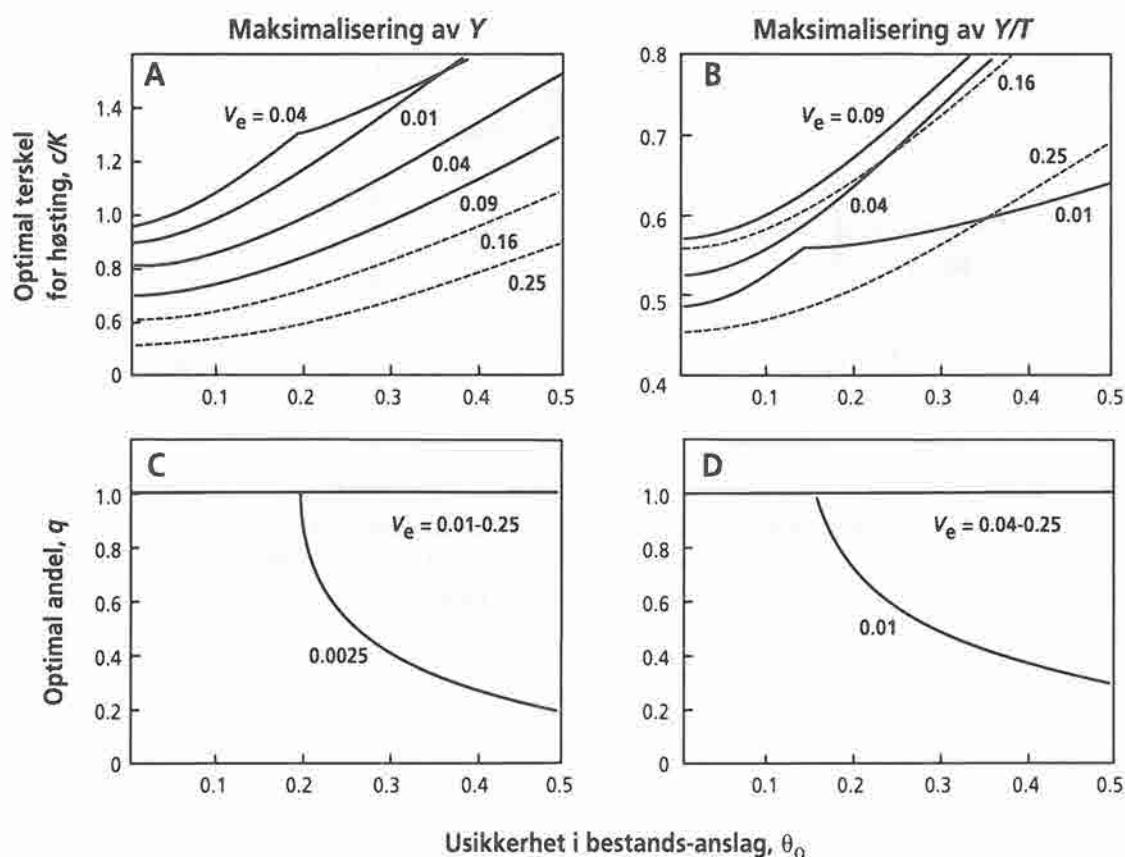
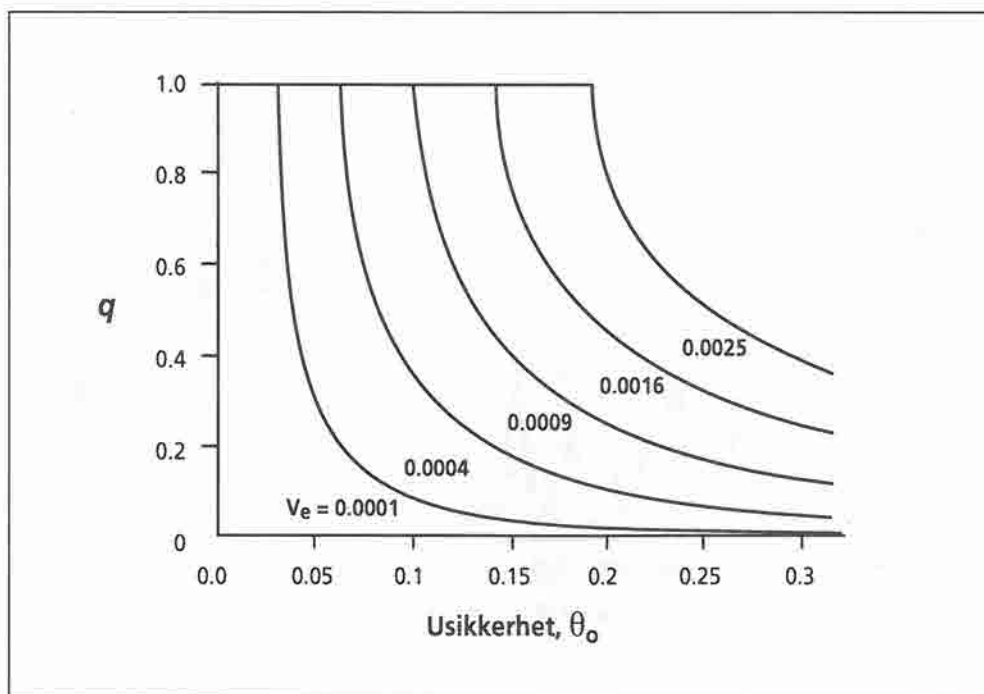
Utfordringen både for forskning og forvaltning vil derfor være i større grad enn i dag å utvikle samfunnsøkonomiske rammebetingelser som gjør det mulig å ha en høstingsintensitet som varierer mellom år. Dette kan f.eks. være

- fondsoppbygning som sikrer at utbyttet av høstingen fordeles over flere år,

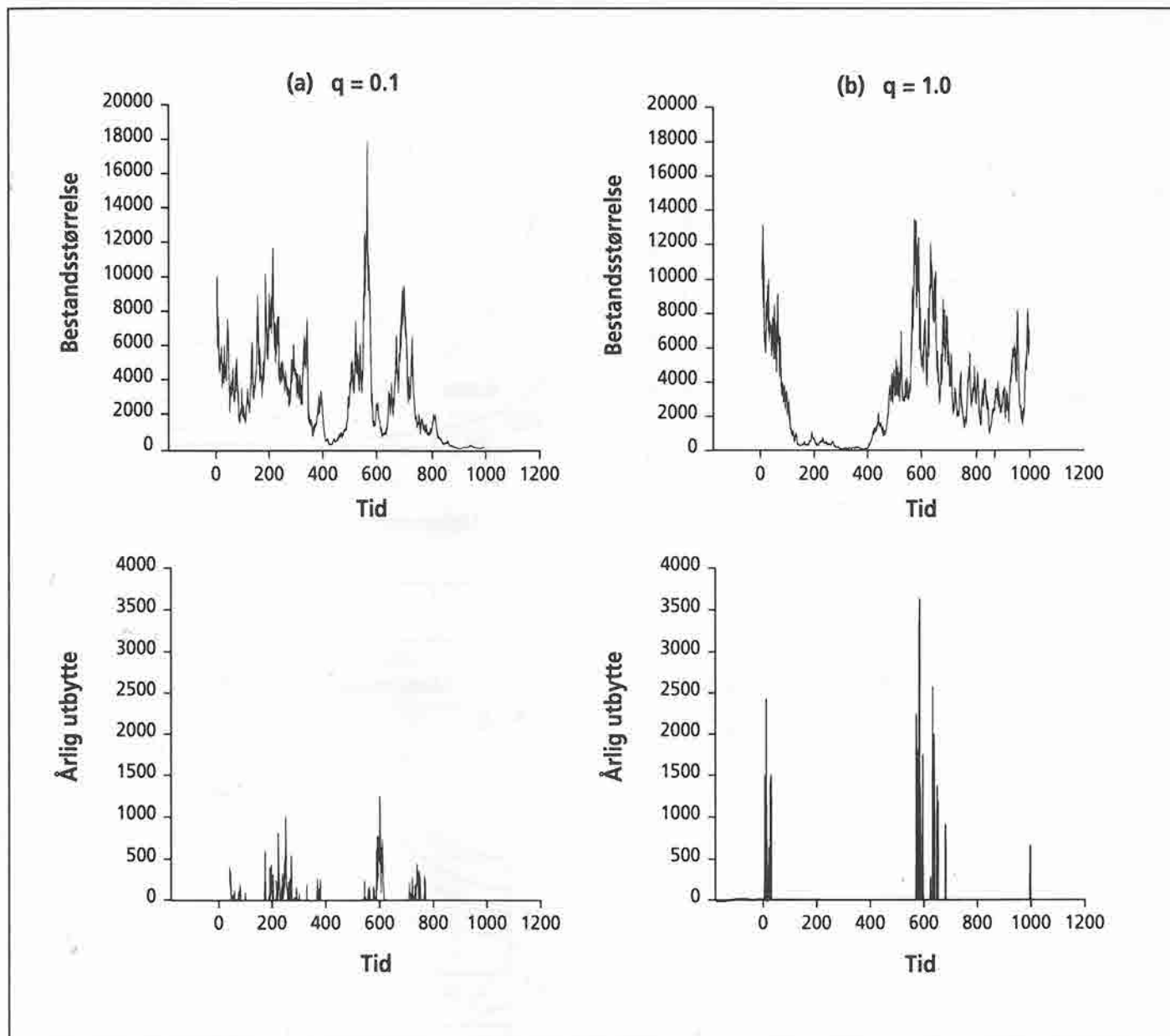
- etablering av forsikringsordninger mot manglende mulighet for høsting,
- eller
- opplegg som høster ressurser som varierer uavhengig av hverandre i ulike år.

Figur 4.7

Andelen av den høstbare delen av bestanden ($\hat{N} > c$) som kan tas ut (q) for forskjellig grad av usikkerhet i bestandsanslaget, θ_0 når det forventete totale utbyttet av bestanden skal maksimaliseres. V_e er miljøvariansen. - The proportion of the population that can be harvested ($\hat{N} > c$) which can be removed (q) for different uncertainties in the population estimate θ_0 when the expected total yield before extinction is maximized. V_e is the environmental variance.

**Figur 4.8**

Den optimale bestandsstørrelsen (c/K) og den optimale andelen av den høstbare delen av bestanden ($\hat{N} > c$) som kan tas ut (q) for forskjellig grad av usikkerhet i bestandsanslaget, (θ_0), når det forventete totale utbyttet av bestanden (Y) (a, c) og når det gjennomsnittlige årlige utbyttet (Y/T) (b,d) skal maksimaliseres. V_e er miljøvariansen. - The optimal population size (c/K) and the optimal proportion of the population that can be removed when $\hat{N} > c$ (q) for different uncertainties in the population estimate (θ_0) when the expected total yield before extinction (Y) (a,c) and the mean annual yield (Y/T) is maximized. V_e is the environmental variance.



Figur 4.9

Simulering av variasjoner over tid i bestandsstørrelsen og det årlige utbyttet når det forventet totale utbyttet ønskes maksimalisert for en gitt verdi av andelen av den høstbare delen av bestanden ($\hat{N} > c$) som kan tas ut (q). (a) $q = 0.1$, (b) $q = 1.0$. - Simulation of temporal variation in the population size and the annual yield when maximizing the total yield for a given value of the harvestable proportion that can be removed, q . (a) $q = 0.1$, (b) $q = 1.0$.

5 Sårbarhetskategorier

5.1 Kvalitative eller kvantitative sårbarhetskategorier?

En kategorisering av arter i forhold til graden av sårbarhet er et viktig forvaltningsmessig hjelpemiddel både internasjonalt og nasjonalt. Blant de viktigste publikasjonene i denne sammenhengen er IUCN's Rød liste-publikasjoner som lister opp utsatte arter for en lang rekke taxa. Med den oppmerksomhet som slike artslister oppnår, vil plassering av arter i ulike kategorier ofte ha stor forvaltningsmessig konsekvens og være et viktig grunnlaget for f.eks. internasjonalt konvensjonsarbeid. Det er derfor viktig at klare definisjoner eksisterer for graden av truet slik at man unngår at arter i forskjellige taxa blir vurdert ulikt, og at vurderingen skjer relativt ensartet uavhengig av geografisk region. En vanlig kvalitativ kategori-inndeling benyttet i norske rødlist er vist i **tabell 5.1**.

Vurderinger av arters sårbarhet og truet etter inndelingen i **tabell 5.1** vil for en stor del være basert på skjønn. Dette gjør at en slik kategorisering av arter gjerne blir utsatt for mye diskusjon. Dette skyldes hovedsakelig to svakheter knyttet til en slik subjektiv evaluering av graden av truet:

- 1 Personer med forskjellig taxonomisk eller geografisk bakgrunn vurderer artenes truet forskjellig. Dette leder fort til usikkerhet omkring enkelte arters - og da ofte spesielt kontroversielle arters - status. En slik usikkerhet kan på sikt ha en negativ effekt på arbeidet med å bevare artene.
- 2 Usikkerhet er knyttet til definisjonene. De ulike gradene av sårbarhet er ikke klart definert. Bruk av de ulike sårbarhetskategoriene f.eks. i aktiv landskapsplanlegging eller i handlingsplaner for spesielle artsgrupper blir derfor vanskelig fordi det vanskelig kan fastslås hva som kreves for at en art eller en bestand skal bevege seg fra et sårbarhetsnivå til et annet.

For å bøte på disse svakhetene foreslo Mace & Lande (1991) et alternativt klassifiserings-system for ulike nivåer av arters sårbarhet. Denne klassifiseringen er basert på kvantitative analyser av sårbarhetsmodeller som beskrevet i kapittel 2 og 3. Formålet med denne klassifiseringen var å foreslå en **kvantitativ** måte å vurdere sjansen for at en bestand eller en art dør ut. Det ble foreslått 3 kategorier av truet: **kritisk** (engelsk critical), **direkte truet** (endangered) og **sårbar** (vulnerable). Hver av disse kategoriene ble gitt en kvantitativ definisjon (**tabell 5.2**).

Disse definisjonene har tre viktige egenskaper:

- 1 Definisjonene er basert på eksakt definert risiko. Denne vil kunne fastsettes av forvaltningsmyndighetene. Plassering av arter eller bestander til de ulike kategorier av sårbarhet vil derfor bli entydig bestemt ut fra den foreliggende informasjon, uavhengig taxa, observatør eller geografisk region.
- 2 Definisjonene inneholder et tidsaspekt. Sjansen for at art dør ut er bestemt av tidsaspektet. For eksempel vil en art i den direkte truede kategorien (**tabell 5.2**) over en 150 års-periode ha samme sjanse for å dø ut som en art i den kritiske kategorien (**figur 5.1**). Tidsvindueene som skal betraktes, vil igjen bestemmes av forvaltningen.
- 3 Arter eller bestanders tilhørighet til ulike sårbarhetskriterier er bestemt av deres demografiske egenskaper og ikke av årsakene til at de har blitt truet. Det har ofte vist seg vanskelig i praksis å demonstrere sammenhenger mellom f.eks. menneskelig virksomhet og en arts tilbakegang (Greenwood 1995).

5.2 En praktisk anvendelse av sårbarhetskategoriene

Selv om de kvantitative sårbarhetskategoriene i **tabell 5.2** internasjonalt nå brukes som grunnlag for utarbeidingen av «Rød lister» (Mace 1995) mangler man ofte viktige data og mange forenklen-

Tabell 5.1. Inndeling i ulike sårbarhetskategorier i norske rødlist (DN 1992). - The description of different categories of vulnerability used in Norwegian Red lists (DN 1992).

Kategori	Forkortelse	Definisjon
Utryddet (Extinct)	Ex	Arter (taxa) som ikke er påvist de siste 50 år
Direkte truet (Endangered)	E	Arter som står i fare for å dø ut/ utryddet
Sårbar (Vulnerable)	V	Arter som står i fare for å dø ut i nære framtid dersom de negative faktorene fortsetter å virke
Sjelden (Rare)	R	Arter som opptre i små bestander som for tiden ikke er direkte truet eller sårbare
Usikker (Intermediate)	I	Bestander som enten kan være direkte truet, sårbar eller sjelden, men hvor det ikke er mulig ut fra den foreliggende kunnskap å fastslå sårbarhets-status
Utilstrekkelig kjent (Insufficiently known)	K	Bestander som man antar, men ikke vet sikkert, tilhører en av de ovennevnte kategorier

de antagelser må gjøres (Boyce 1992, Caughley 1994). Mange av forutsetningene som ligger innebygd i noen av programpakkene som ofte benyttes i slike analyser (f.eks. VORTEX (Lacy 1993)) vil sjelden være oppfylt eller man bare må gjette på størrelsen av parametrene (Caughley 1994). Harcourt (1995) har på en glimrende måte illustrert hvor kraftig slike antagelser kan slå ut med sitt eksempel på anvendelse av sårbarhetsanalyser av fjellgorillaen.

For å gi et eksempel på praktisk anvendelse av de kvantitative sårbarhetsanalysene vil vi benytte resultatene fra analysene av kjøttmeisdataene fra Wytham Wood presentert i kapittel 3. Her har vi estimerer for de fleste parametrene som trengs til å beregne risiken for at en bestand vil dø ut (jfr. kapittel 2). Slike beregninger er en forutsetning for anvendelse av de kvantitative sårbarhetskategoriene som beskrevet i **tabell 5.2**. Konsekvensen av bruken av disse kategoriene vil bli illustrert ved å undersøke i hvordan graden av truethet vil forandre seg når bestandsstørrelsen av kjøttmeis endrer seg. I praksis er det scenariet vi tenker oss at en uthogging av skogen i Wytham Wood er planlagt slik at bæreevnen K reduseres. Det vi ønsker å vurdere er hvilken konsekvenser dette har for sjansen for at kjøttmeisbestanden skal overleve på sikt.

En vurdering av konsekvensene av en endring i graden av truethet vil lettest skje ved å beregne den forventete levetid av en bestand i de ulike kategoriene i **tabell 5.2**. Den forventede levetiden inneholder både tidsaspektet og sannsynligheten for utdøing. På den måten har man en parameter hvor både risiken og det tidsrommet man betrakter inngår (Burgman et al. 1993). Sammenhengen mellom sannsynligheten for å dø ut P i løpet av et gitt tidsrom t og den forventede levetiden T er tilnærmet gitt ved

$$P_t = 1 - e^{-\frac{t}{T}} \quad (5.1)$$

Dette innebærer at den maksimale forventede levetiden for en art i den kritiske kategorien vil være 7.2 år, i den direkte truede kategorien 89.7 år og i den sårbare kategorien 952.3 år.

Dersom vi benytter disse beregningene på kjøttmeisbestanden i Wytham Wood ser vi at en bestand på litt over 10 par ikke vil være truet i henhold til kategoriseringen i **Tabell 5.2** (**figur 5.1**). Under dette nivået vil bestanden allerede ved ca. 8 par bli karakterisert som sårbar og deretter kritisk ved ca. 5 par. Dette viser at en be-

stand med høy vekstrate (se kapittel 3) tåler en reduksjon til lave bestandsstørrelser. Når antallet blir tilstrekkelig lavt, vil små endringer i bæreevnen ha store konsekvenser for graden av truethet.

Vi kan nå utnytte disse dataene til å undersøke hvilke egenskaper ved bestanden som har størst konsekvenser for hvor truet vi anser bestanden å være. Den faktoren som bestemmer dette i kjøttmeisbestanden vår er utvilsomt vekstraten i bestanden ved lave tettheter. La oss anta at vi varierer denne. Vi får liten effekt på bestandsstørrelsen som bestemmer nivået hvor situasjonen er kritisk. Derimot har en variasjon i vekstraten en enorm effekt på om vi vil anse bestanden som direkte truet. Ved en lav vekstrate vil en bestand som ellers har egenskapene til kjøttmeisa i Wytham Wood være i henhold til kriteriene i **tabell 5.2** være ansett direkte truet uansett bestandsstørrelse (**figur 5.1**). Årsaken til dette er den høye demografiske og miljøvariansen i bestanden som gjør at vekstraten må være høy dersom bestanden skal overleve over tid. Selv når vekstraten er relativ høy, har variasjoner i vekstraten stor effekt. For eksempel når vekstraten blir redusert til $r = 0.5$ må vi nesten ha en dobbelt så stor bestand for at bestanden ikke skal anses å være sårbar (**figur 5.1**).

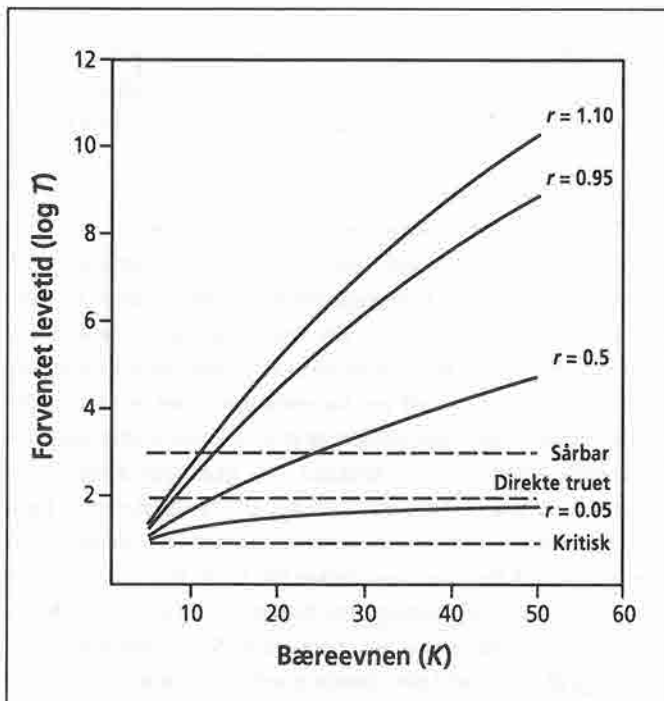
Vi ønsker å undersøke hvordan variasjoner i demografisk og miljøvarians vil påvirke hvordan vi klassifiserer truetheten til kjøttmeisbestanden i Wytham Wood når bestandsstørrelsen varierer. Siden vekstraten er så viktig for graden av truethet (**figur 5.1**), må studere effekten av en variasjonen i disse variansene både for en lav og en høy verdi av r . Ved en lav vekstrate ($r = 0.2$) forårsaker en variasjon i den demografiske variansen (σ_d^2) at den bestandsstørrelsen som er nødvendig for at bestanden ikke lenger skal klassifiseres som sårbar fra ca. 50 til ca. 300 individer (**figur 5.2a**). Ved høy en vekstrate har variasjoner i σ_d^2 liten betydning for vår vurdering av graden av truethet (**figur 5.2b**).

Variasjon i miljøvariansen σ_e^2 har også store konsekvenser for vår vurdering av graden av truethet. Ved lav en vekstrate $r = 0.2$ vil en økning i σ_e^2 fra 0.05 til 0.15 øke bestandsstørrelsen som er nødvendig for at bestanden ikke skal anses som sårbar fra ca 50 individer til i overkant av 300 individer (**figur 5.3a**). I tilfeller hvor både σ_e^2 og σ_d^2 er stor vil en reduksjon i vekstraten medføre en kraftig økning i den nødvendige bestandsstørrelsen for at bestanden ikke skal anses som truet (**figur 5.2b, 5.3b**).

Tabell 5.2. Et kvantitativt forslag til klassifisering av arter og bestander til ulik grad av truethet (etter Mace & Lande 1991 og IUCN 1994). - A proposal of a quantitative classification of species and populations to different categories of risk (after Mace and Lande 1991 and IUCN 1994).

Kategori/ category	Definisjon/ definition
Kritisk (Critical)	50 % sjanse for utdøelse innen 5 år eller to generasjoner *
Direkte truet (Endangered)	20 % sjanse for utdøelse innen 20 år eller 10 generasjoner*
Sårbar (Vulnerable)	10 % sjanse for utdøelse innen 100 år

* Generasjoner benyttes når denne perioden er lengst



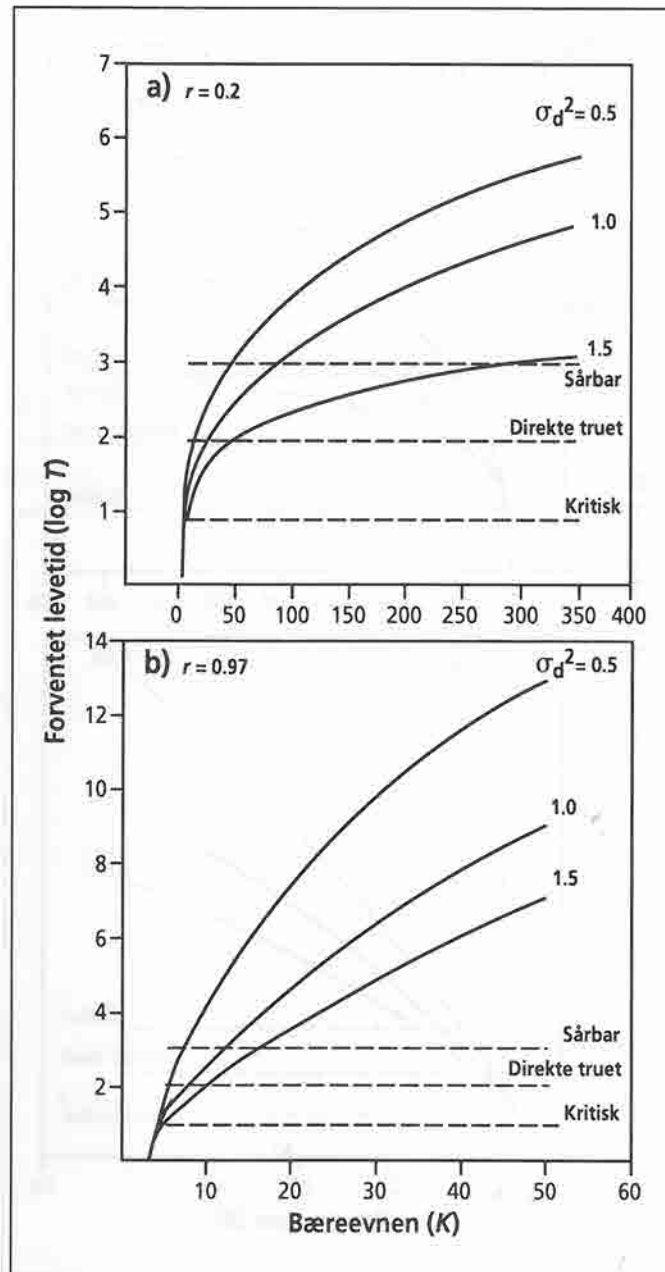
Figur 5.1

Forventet levetid av kjøttmeisbestanden i Wytham Wood i forhold til bestands-størrelsen (uttrykt ved bæreevnen, K) for forskjellige verdier av vekstraten, r . Forventet levetid av bestanden for ulike grader av truethet i henhold til kvantitative kriterier foreslått av Mace & Lande (1991, se **tabell 5.2**) er indikert med vannrette linjer. - The mean time to extinction of the great tit population in Wytham Wood in relation to the population size (expressed as the carrying capacity, K) for different values of the population growth rate, r . The expected mean time to extinction of populations in different categories of threat according to Mace & Lande (1991, see **table 5.2**) is indicated by horizontal lines.

5.3 Diskusjon

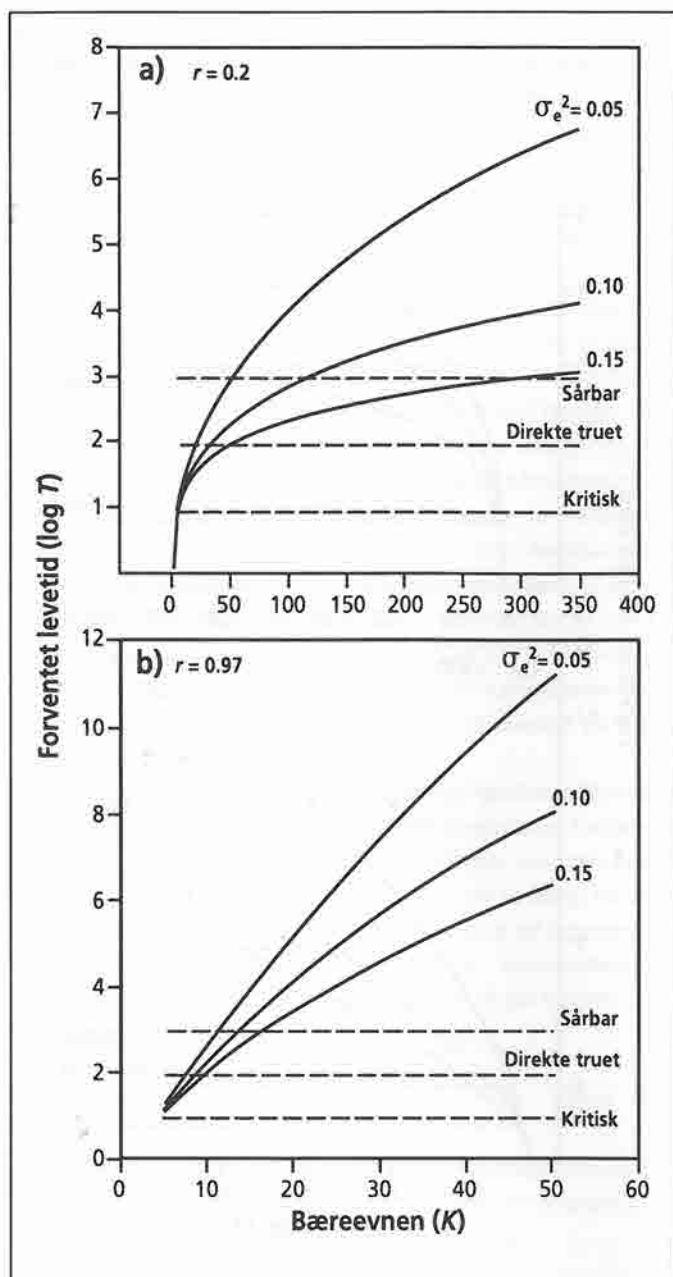
Bruken av kvantitative kriterier for å vurdere arter eller bestanders grad av sårbarhet krever data som foreløpig er tilgjengelig bare for et begrenset antall taxa. Det beste datagrunnlaget foreligger uten tvil blant vertebratene. Selv om det også her er store mangler med kvaliteten på dataene (se kapittel 6) viser erfaringene fra arbeidet i IUCN-regi at bruken av en slik kvantitativ tilnærming i sårbarhets-vurderinger generelt fører til at bestander og arter blir ansett som mer truet enn tidligere (Mace 1995). På spesielle workshop går utvalgte eksperter gjennom det tilgjengelige datagrunnlaget for ulike grupper og vurderer graden av truethet. I nesten alle grupper hvor en slik kvantitativ gjennomgang er foretatt, har man ansett at situasjonen som langt mer alvorlig enn tidligere antatt.

Våre analyser viser at vekstraten i bestanden har stor betydning for hvor truet en bestand blir ansett å være. Dette samsvarer med resultater fra teoretiske analyser (se kapittel 2 og Leigh 1981, Goodman 1987a, Lande 1993, Foley 1994). Betydningen



Figur 5.2

Forventet levetid av kjøttmeisbestanden i Wytham Wood i forhold til bestands-størrelsen (uttrykt ved bæreevnen, K) for forskjellige verdier av demografisk varians, σ_d^2 , for (a) $r = 0.2$ og (b) $r = 0.97$ (den observerte r i bestanden, se kapittel 3). Forventet levetid av bestanden for ulike grader av truethet i henhold til kvantitative kriterier foreslått av Mace og Lande (1991, se **tabell 5.2**) er indikert med vannrette linjer. - The mean time to extinction of the great tit population in Wytham Wood in relation to the population size (expressed as the carrying capacity, K) for different values of the demographic variance, σ_d^2 , for (a) $r = 0.2$ and (b) $r = 0.97$. The expected mean time to extinction of populations in different categories of threat according to Mace and Lande (1991, see **table 5.2**) is indicated by horizontal lines.



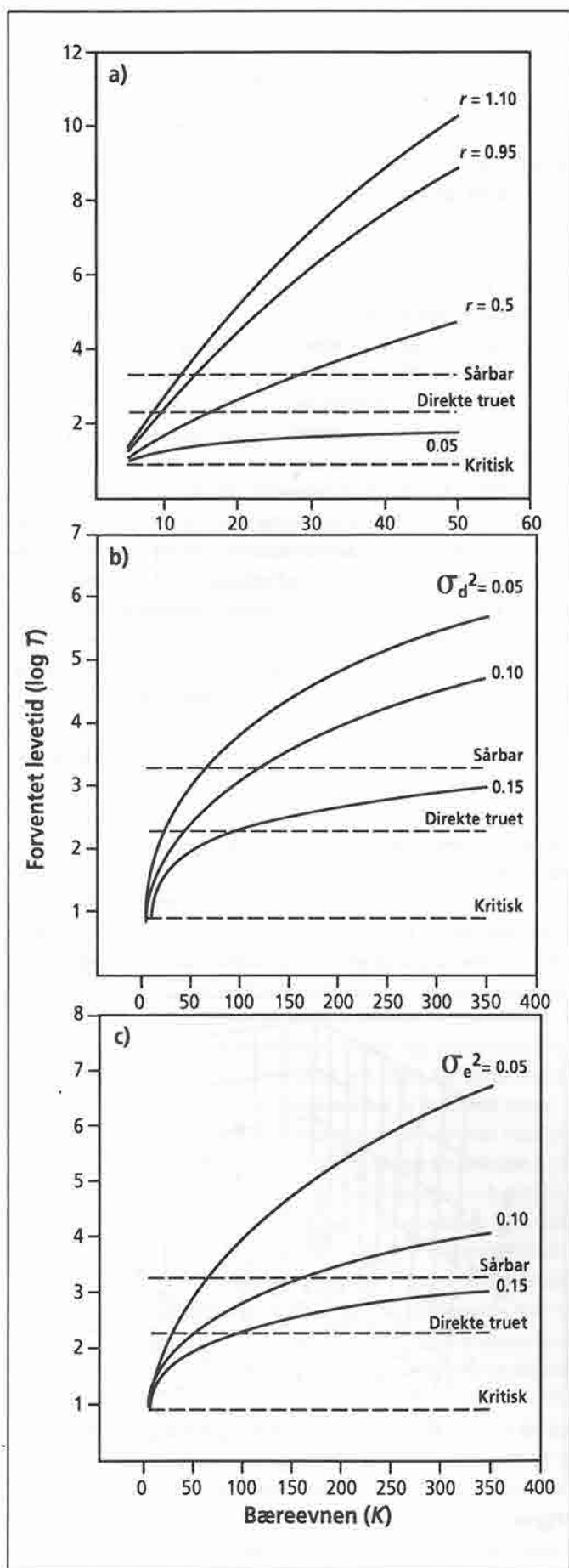
Figur 5.3

Forventet levetid av kjøttmeisbestanden i Wytham Wood i forhold til bestandsstørrelsen (uttrykt ved bæreevnen, K) for forskjellige verdier av miljøvarians, σ_e^2 , for (a) $r = 0.2$ og (b) $r = 0.97$ (den observerte r i bestanden, se kapittel 3). Forventet levetid for ulike grader av truethet i henhold til kvantitative kriterier foreslått av Mace og Lande (1991, se tabell 5.2) er indikert med vannrette linjer. - The mean time to extinction of the great tit population in Wytham Wood in relation to the population size (expressed as the carrying capacity, K) for different values of the environmental variance, σ_e^2 , for (a) $r = 0.2$ and (b) $r = 0.97$. The expected mean time to extinction of populations in different categories of threat according to Mace and Lande (1991) (see table 5.2) is indicated by horizontal lines.

av andre faktorer som f.eks. demografisk og miljøvarians vil være sterkt avhengig av vekstraten i bestanden (figur 5.2, 5.3). Ved lave vekstrater vil en variasjon i disse variablene ha en enorm effekt om bestanden skal anses som sårbar eller ikke.

Anvendelsen av kriteriene til Mace & Lande (1991) på kjøttmeisbestanden i Wytham Wood viser at forskjellen mellom kritisk og direkte truet opptrer ved svært små bestandsstørrelser. Forskjellen i størrelsen på bestandsstørrelse mellom disse to kategoriene er også svært liten. Selv med svært gode data vil det være vanskelig å skille mellom disse to kategoriene av truethet. Samtidig ser vi at spesielt ved lav vekstrate er det en stor spennvidde av bestander hvor graden av truethet ikke endrer seg. Den forventete levetiden av en bestand som ikke anses å være truet relativt kort (i underkant av 1000 år). Ut fra resultatene i figur 5.1-5.3 bør det vurderes om kravet til sjansen for utdøelse i «direkte truet»-kategorien bør senkes fra 20 % til 10 % og fra 10 % til 5 % i «sårbar»-kategorien. Kravet til den forventete levetiden i de to kategoriene vil da i henhold til (5.1) endres fra 89.7 år til 190.5 år for en art i den direkte truede kategorien og fra 952.3 år til 1961 år for en art i den sårbare kategorien (figur 5.4).

Disse analysene viser at hvordan miljøvariansen varierer i forhold til vekstraten i bestanden har stor betydning for hvor utsatt bestanden skal være. Dersom miljøvariansen er konstant eller til og med øker med vekstraten, vil den bestandsstørrelsen som er nødvendig for at en art skal anses som ikke truet, være langt større for en art med lav vekstrate enn en art med høy vekstrate. Med andre er ikke informasjon om utelukkende vekstraten tilstrekkelig for en vurdering av en arts truethet (jfr Caughley 1994), spesielt for arter med lav vekstrate. I dag kjenner vi dessverre bare i liten grad sammenhengen mellom vekstraten og miljøvariansen (Pimm 1991).

**Figur 5.4**

Forventet levetid av kjøttmeisbestanden i Wytham Wood i forhold til bestands-størrelsen (uttrykt ved bæreevnen, K) (a) for forskjellige verdier av vekstraten, r , og for forskjellige verdier av (b) demografisk varians, σ_d^2 , og (c) miljøvariens, σ_e^2 . I (b) og (c) er $r = 0,2$. Forventet levetid av bestanden for ulike grader av truethet i henhold til de nye kvantitative kriterier foreslått (se tekst side 28) er indikert med vannrette linjer. - The mean time to extinction of the great tit population in Wytham Wood in relation to the population size (expressed as the carrying capacity, K) for different values of (a) the population growth rate, r , (b) the demographic variance, σ_d^2 , and (c) the environmental variance, σ_e^2 . In (b) and (c) $r = 0.2$. The expected mean time to extinction of populations according to the proposed new categories of threat (see text p. 28) is indicated by horizontal lines.

6 Populasjonsdynamikk i forhold til livshistorievariasjon

6.1 Innledning

I kapittel 2 undersøkte vi ved hjelp av teoretiske beregninger hvilke faktorer som påvirker sjansen for at en liten bestand dør ut. Disse resultatene ble benyttet til å beregne levedyktigheten til en bestand av kjøttmeis utenfor Oxford i England (kapittel 3). En konklusjon fra disse analysene er at både selve vekstraten i bestanden og variansen i denne har stor innflytelse på levedyktigheten til en liten bestand. I kapittel 5 ble konsekvensene av disse resultatene for vurderinger av ulike bestanders eller arters sårbarhet drøftet. Det ble her foreslått at graden av truetthet i større omfang enn tidligere bør fastsettes ut fra kvantitative risikoanalyser som foreslått av Mace & Lande (1991) og seinere anvendt av IUCN (IUCN 1994).

Beregninger som foretatt i kapittel 3 vil i overskuelig framtid bare kunne foretas for et begrenset antall arter fordi svært omfattende data er nødvendig for å få presise estimater. For å kunne utnytte disse resultatene i praktisk forvaltning vil vi derfor være avhengig av å kunne si noe om størrelsesordenen av de parametrene som har størst innflytelse for sjansen at en art skal avta dramatisk i størrelse.

For svært mange pattedyr- og fuglearter har vi i dag god grunnleggende kunnskap om de fleste forhold av reproduksjonsbiologien (Bennett & Harvey 1987, Sæther 1987, Harvey et al. 1989). Slike data publiseres også for et stadig økende antall taxa (Blacburn 1991, Shine & Charnov 1992). For mange grupper har man også god kunnskap om aldersavhengige mortalitetsrater (Sæther 1988, Promislow & Harvey 1990, Martin 1995). Data om interspesifikk variasjon i mange livshistoriekarakterer er derfor til stede for et stort antall arter.

Resultatene av analysene presentert i kapittel 2 og 3 viste at vekstraten og miljøvariansen var de to faktorer som hadde størst innflytelse på sjansen for at en liten bestand dør ut. I dag vet vi lite om hvilke forhold som bestemmer vekstraten i en bestand. Som kraftfullt påpekt av Caughley (1994), mangler vi fullstendig i dag en forståelse av hvorfor bestandsstørrelsen av noen arter avtar, m.a.o. at den gjennomsnittlige vekstraten $\bar{\lambda}$ er mindre enn 1. Konsekvensen av en slik utvikling er selvsagt at risken for utdøing øker for en stadig større andel av bestandene hos slike arter (Gaston 1994).

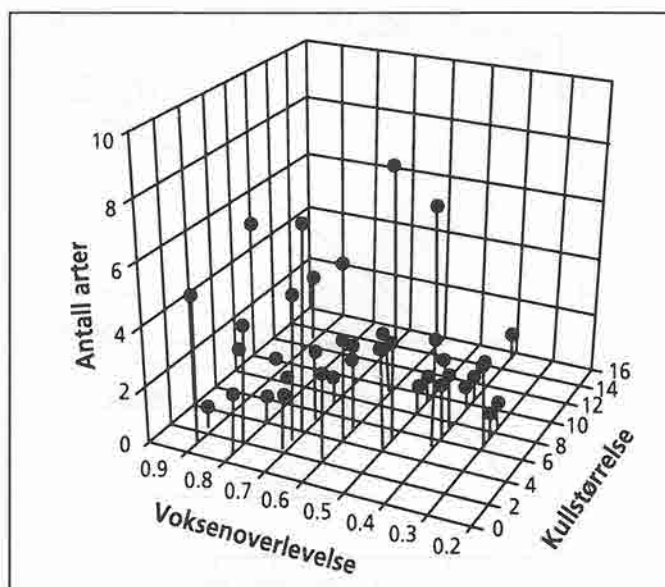
Siden livshistoriekarakterer er kjent for et relativt stort antall arter, vil vi her undersøke om denne informasjonen kan utnyttes til å karakterisere bestandsutviklingen. En slik sammenheng mellom livshistorievariasjon og populasjonsdynamikk vil kunne benyttes til å forutsi hvilke forhold i miljøet som vil ha størst sjanse til å påvirke artens bestandsutvikling. For eksempel kan man tenke seg at noen arter vil være mest følsomme for endringer i overlevelse utenfor hekkesesongen mens andre er mer avhengig av

høy reproduksjonssuksess for å opprettholde en positiv vekstrate. Slik informasjon vil være svært viktig for forvaltningen i utarbeidingen av strategier for bevaringen av ulike type arter.

6.2 Samvariasjon mellom livshistoriekarakterer

Flere undersøkelser fra en lang rekke taksonomiske grupper har påvist klare sammenhenger mellom ulike livshistoriekarakterer (Harvey et al. 1989, Sæther 1987, 1988). Et generelt mønster fra flere grupper er at noen arter kjennetegnes av en stor produksjon av avkom tidlig i livet, men hvor dødeligheten er svært høy. Kontrasten er langlevende arter som bruker lang tid til å bli kjønnsmodne og da maksimalt kan produsere ett eneste avkom i løpet av en vellykket hekkesesong. Disse gruppene representerer på mange måter to ytterpunkter av en «hurtig-langsom akse». Plasseringen av artene langs denne akse er for en stor del bestemt av voksendødeligheten. Analyser fra flere taksonomiske grupper har vist at artsforskjeller i voksendødeligheten kan benyttes som indikator på variasjon i reproduksjonsparametre som kullstørrelse, ungenes vekstrate og alder ved kjønnsmodning. En slik sammenheng er bl.a. funnet for fugl (Sæther 1987, 1988) og pattedyr (Promislow & Harvey 1990).

I første rekke gjennom det enorme feltarbeidet foretatt av amatørornitologer gjennom en årrekke foreligger det i dag relativt presise data om de fleste livshistoriekarakterer til en svært stor andel av de europeiske fugleartene. Dette gjør oss i stand til å undersøke fordelingen av livshistoriekarakterer hos en gruppe fra et avgrenset geografisk region. Denne fordelingen viser (figur 6.1) som forventet ut fra tidligere analyser (Sæther 1987, 1988) at artene fordeler seg langs en «hurtig-langsom akse». Mange arter er



Figur 6.1

Fordelingen av europeiske fuglearter ($n = 104$) i forhold til voksenoverlevelse og kullstørrelse. - The distribution of European bird species ($n = 104$) in relation to adult survival rate and clutch size.

kjennetegnet av en stor kullstørrelse, tidlig kjønnsmodning og høy dødelighet. De fleste spurvefuglartene befinner seg her. En annen samling består av langlevende arter med bare 1 egg i kullet og sein kjønnsmodning. Sjøfuglartene utgjør en stor andel av denne gruppen. I tillegg til disse to samlingene av arter fins det også en tredje gruppe arter. Denne kjennetegnes av høy overlevelse og ofte sein kjønnsmodning, men relativ stor kullstørrelse. Her finner vi mange gjess, dykkender, vadere og måker. I tillegg finner vi enkelt dagrovfugler og ugler i denne gruppen.

En slik forekomst av tre grupperinger viser at noen kombinasjoner av livshistoriekarakterer forekommer mer hyppig enn andre. En slik gruppering av arter kan derfor benyttes til å dele inn artene i ulike livshistoriekategorier. Utgangspunktet for inndelingen er kvaliteten på henholdsvis hekke- og overlevelseshabitater. Komparative analyser har nemlig vist at det er en positiv sammenheng mellom kullstørrelsen og evnen til å bringe mat til ungene (Sæther 1994a). Hos arter med små kullstørrelser er derimot foringseffektiviteten lav. Dette tyder på at store kull forekommer i habitater med høy fødetilgang. Vi vet ikke hvilke forhold i habitatet som bestemmer disse variasjonene i foringseffektivitet. Analyser viser imidlertid at variasjoner i kullstørrelser oppstår svært tidlig i en arts utviklingshistorie (Sæther 1988) og må derfor berøre fundamentale trekk i artenes biologi. For eksempel er det vist at arter som lever på vanlige, men små næringsdyr har lavere foringseffektivitet og dermed mindre kullstørrelse enn arter som forer ungene med store næringsdyr (Sæther 1994b).

Vi følger et forslag opprinnelig framsatt av Alerstam & Høgstedt (1982) og Sibly & Calow (1985) hvor det blir antatt at tilpasninger til å overleve utenom hekkesesongen må gå på bekostning av tilpasninger som øker reproduksjonskapasiteten. En art kan derfor aldri være god til både å reprodusere seg og å overleve. Derfor vil en art ikke både effektivt kunne utnytte overlevelseshabitatene. Vi antar derfor at en arts livshistorie-egenskaper er bestemt av kvaliteten på henholdsvis hekke- og overlevelseshabitatene. I den første gruppen finner vi arter som har gode forhold for hekking, men hvor overlevelsessjansene er små. Her finner vi de **høyreproduktive artene**. Dette er gruppen av arter med høy kullstørrelse hvor forholdene i hekketida tillater produksjon av et stort antall avkom. Forholdene er imidlertid dårlige for å overleve. Kontrasten til denne gruppen er **overlevelseseartene**, arter som lever i habitater kjennetegnet med svært høy voksenoverlevelse (ofte over 0.90). Disse artene er i stand til å overleve i habitater som er dårlige for ungeproduksjon, hvor forholdene ofte ikke tillater oppfostring av mer enn ett avkom. Den tredje gruppen lever også i gode overlevelseshabitater, men hekkehabitatenes kvalitet varierer stokastisk fra det ene året til det andre. Under slike miljøbetingelser vil **riskutjevningssartene** overleve gjennom at de forsøker gjennom flere sesonger å legge et stort antall egg slik at de kan utnytte en enkelt god hekkesesong maksimalt når den først opptrer. Med det store antallet avkom som da vil bli produsert, vil en vellykket hekking oppveie for alle de mislykkete

Denne kategoriseringen av artene er skjematisk framstilt i **figur 6.2**.

		Hekkehabitat	
		Dårlig	God
Overlevelseshabitat	Dårlig		Høyreproduktive arter
	God	Overlevelsesearter	Riskutjevningssarter

Figur 6.2

En skjematisk framstilling av ulike livshistoriekategorier i forhold til kvaliteten på henholdsvis vinter- og sommerhabitatet. Det skraverte området beskriver en umulig kombinasjon - A schematic presentation of different life history categories in relation the quality of summer and winter habitats, respectively. The cross-hatched area represents an impossible combination.

6.3 Betydningen av livshistorieendringer for populasjonsdynamikken

En gruppering av arter ut fra deres livshistorie-egenskaper er et viktig grunnlag for etableringen av en generell sammenheng mellom livshistorievariasjon og populasjonsdynamikk. For å kunne analysere dette videre er vi avhengig av å kvantifisere hvordan endringer i en livshistoriekomponent vil influere på populasjonsdynamikken. Vi er spesielt opptatt i å undersøke hvordan slike endringer vil påvirke vekstraten i bestanden, λ .

I en aldersstrukturert bestand vil antallet individer i aldersklasse 1 ved tid $t + 1$ ($n_1(t+1)$) være gitt ved

$$n_1(t+1) = F_1 n_1(t) + F_2 n_2(t) + \dots \quad (6.1)$$

hvor F_i angir fertiliteten som her defineres som antall individer i aldersklasse 1 på tid $t + 1$ per individ i aldersklasse i ved tid t . På samme måte kan antallet individer i de andre aldersklassene i angis som

$$n_i(t+1) = P_{i-1} n_{i-1}(t) \quad \text{for } i = 2, 3, \dots, \omega \quad (6.2)$$

hvor P_{i-1} er overlevelse av aldersklasse $i - 1$ og ω er antall aldersklasser. Dersom $n(t+1)$ er antall individer av de ulike aldersklasser

i ved tid t er

$$\mathbf{n}(t+1) = \mathbf{A} \mathbf{n}(t) \quad (6.3)$$

hvor $\mathbf{n}$ er en søylevektor hvor n_i er elementer og $\mathbf{A}$ er Leslie-matrisa. $\mathbf{A}$ er ligningssystemet 6.1 og 6.2 skrevet på matrisform. Elementet i den i 'te rekke i den j 'te søyla i Leslie-matrisa kaller vi a_{ij} . $\mathbf{A}$ er en ikke-negativ matrise som er gitt ved at

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} F_1 & F_2 & F_\omega \\ p_1 & 0 & 0 \\ 0 & p_2 & 0 \\ 0 & 0 & p_\omega \end{pmatrix} \quad (6.3)$$

Vekstraten i bestanden er gitt ved den høyeste egenverdien til denne matrisa. På den måten kobles populasjonsdynamikk til livshistorie-egenskaper. For en nærmere beskrivelse av bruken av Leslie-matriser, se Caswell (1989).

For å kunne undersøke hvordan endringer i en del av livshistorien vil påvirke populasjonsdynamikken, beregner vi to viktige parametre fra Leslie-matrisa $\mathbf{A}$, sensitiviteten (s_{ij}) og elastisiteten (e_{ij}) til vekstraten λ av en endring i en livshistoriekomponent a_{ij} . I henhold til Caswell (1989) er disse to parametrene gitt ved

$$s_{ij} = \frac{\partial \lambda_{ij}}{\partial a_{ij}} \quad (6.5)$$

og

$$e_{ij} = \frac{\partial \log \lambda_{ij}}{\partial \log a_{ij}} \quad (6.6)$$

hvor s_{ij} angir effekten av en endring i matrise-elementet a_{ij} på vekstraten λ og e_{ij} angir den **proporsjonale** endringen i λ som følger av den samme relative endringen i a_{ij} . Fra e_{ij} får man derfor det relative bidraget av hver a_{ij} til λ . På den måten kan man sammenligne effekten på λ av den samme relative endringen i ulike livshistoriekarakterer.

I **figur 6.3** presenterer vi s_{ij} and e_{ij} -verdier for tre fuglearter, som representerer et eksempel fra hver av de ulike livshistoriekategoriene framstilt i **figur 6.2**. Allerede ut fra dette begrensede datasettet kan man vise tre forhold som sannsynligvis er av generell natur:

- 1 Som forventet (Caswell 1989, p. 123), er λ mer følsom ovenfor endringer i de yngre aldersklassene i overlevelse enn i fekunditet.
- 2 Både sensitiviteten og elastisiteten av λ til en endring i fekunditeten i de yngste aldersklassene avtar når voksenoverlevelsen øker. Med andre ord vil vekstraten av langlevende arter være mindre influert av endringer i fekunditeten enn hos en kortlevende art.
- 3 Den største elastisiteten av λ til en endring i voksenoverlevelsen ble funnet hos de to mest langlevende artene. I kontrast til dette var λ hos kjøttmeis (som har lav voksenoverlevelse) svært følsom for endringer i overlevelse i de yngste aldersklassene.

Dette viser at ved å utnytte disse teknikkene til å studere følsomheten av λ for endringer i de ulike matrise-elementer a_{ij} kan vi

vurdere hvordan effekten av den samme endringen i en demografisk variabel vil variere for de ulike arter avhengig av deres livshistorie-egenskaper. Noen arter vil f.eks. være svært følsomme for små endringer i voksenoverlevelse mens vekstraten til andre arter vil være mer påvirket av endringer i fekunditeten, spesielt blant de yngste aldersklassene. Med andre ord er det sannsynlig at effektene av den samme endringen i en demografisk variabel vil være avhengig av hvilken type livshistoriekategori (**figur 6.2**) arten tilhører.

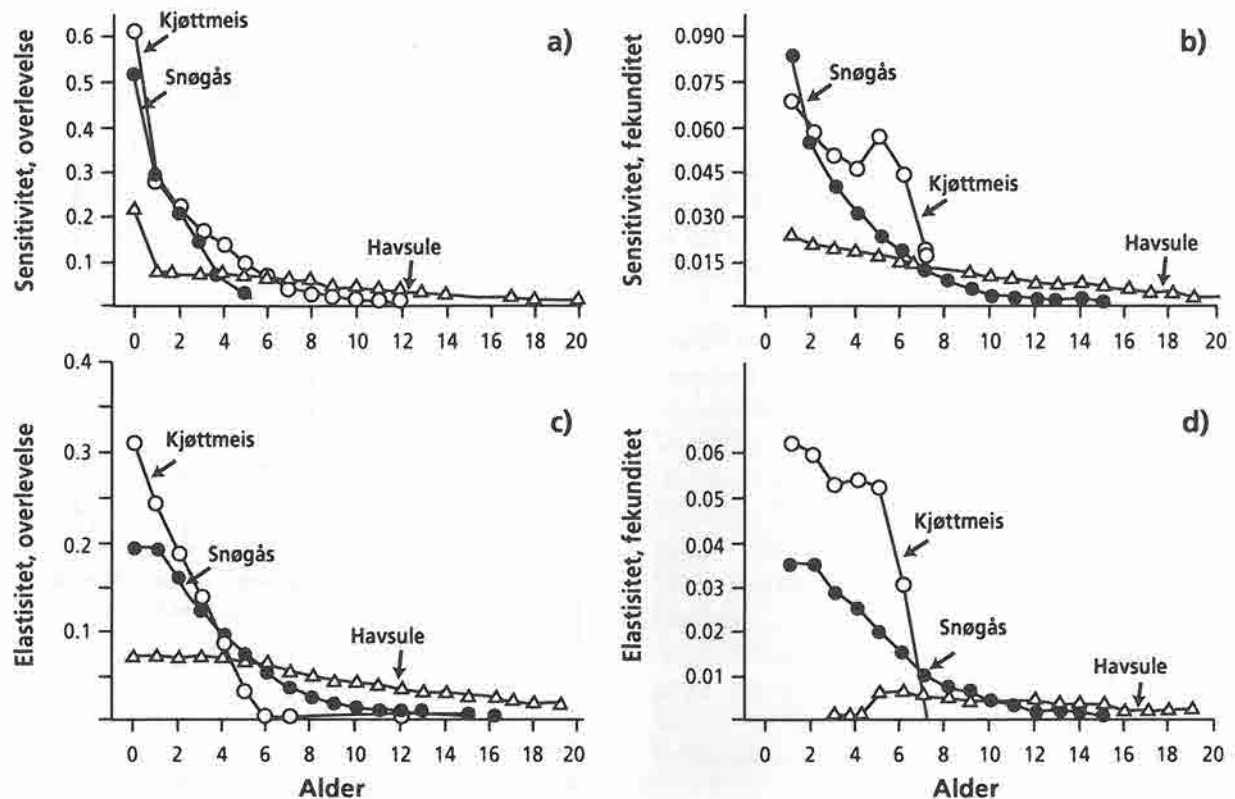
6.4 Populasjonssvingninger og populasjonsregulering i forhold til livshistoriekategori

Hypotesene presentert i kapittel 6.2 og 6.3 forutsier en sammenheng mellom bestandssvingninger og livshistorievariasjon. Bestandsvekslingene til de høyreproduktive artene skal være mest influert av rekrutteringen av antall unge individer til bestanden, noe som sannsynligvis igjen vil være mest avhengig av vinteroverlevelsen til ungfuglene. Motsetningen er overlevelsesarter hvor bestands-svingningene skal være mest styrt av variasjoner i voksenoverlevelsen. Riskutjevningsartene utgjør en mellomting mellom disse to gruppene hvor man vil oppleve store kortsiktige svingninger bestemt av hekkesesongens kvalitet med store bestander etter gode år. De langsiktige endringene vil derimot sannsynligvis også her være mest styrt av endringer i voksenoverlevelsen.

Simuleringer viser at sjansen for at en bestand skal dø ut også vil være bestemt av formen for tetthetsavhengighet (Ginzburg et al. 1990). Denne sammenhengen er relativ komplisert: sjansen for utdøing øker både ved stor og lav tetthetsavhengighet. Dette viser også at kunnskap om de tetthetsavhengige prosessene i bestanden vil være viktig når man skal analysere sammenhengen mellom livshistorievariasjon, populasjonsdynamikk og hvor utsatt bestanden er for å dø ut.

Varley & Gradwell (1960, 1970) utviklet **k-faktor analysen** for å beskrive bestandsvariasjoner på en kvantitativ og objektiv måte. Metoden var spesielt utviklet for insektpopulasjoner, men er også benyttet for andre arter. Her vil gi en oversikt over de studier som er gjort på dyr og fugler for å undersøke om resultatene fra k-faktor analysene varierer i forhold til artens livshistoriekarakterer.

K-faktor analyser antar diskrete generasjoner, m.a.o. at bestandens egenskaper ikke varierer i forhold til alderssammensetningen i bestanden. Dette er selvsagt en antagelse som ofte ikke er oppfylt, men vi antar i det følgende at effekten av endringer aldersstruktur vil være liten i forhold til de forskjeller som forårsakes av variasjon i livshistorie-egenskaper. Metoden er basert på den forutsetning at bestandsendringer kan tolkes som dødelighet i ulike stadier av bestandssyklusen. Mortaliteten i løpet av et slikt stadium uttrykkes som $\log_{10}$ av forholdet mellom bestandstørrelsen før og etter at dødeligheten har skjedd. Ved denne framgangsmåten vil de enkelte faktorene $k_1, \dots, k_n$ i de ulike stadiene av livs-



Figur 6.3

Aldersavhengig variasjon av sensitiviteten og elastisiteten av vekstraten λ i forhold til forskjeller i mortalitet (a og c) og fekunditet (b og d) for en overlevelsesart (havsule *Sula bassana*), en høyreproduktiv art (kjøttmeis) og en riskutjevningsart (snøgås *Anser caerulescens*). Data: kjøttmeis fra McCleery & Perrins (1988) med en ungfugloverlevelse på 0.22 (Bulmer & Perrins 1973), snøgås fra Figur 7.3 og 7.4 i Cooke et al. 1995, med 1. års overlevelse $P_0 = 0.424$ og 2. års overlevelse $P_1 = 0.756$, og havsule fra tabell 18 i Nelson 1978). - Age-specific variation in the sensitivity and elasticity of the population growth rate in relation to differences in mortality (a and c), and fecundity (b and d) for a survival species (gannet *Sula bassana*), a high-reproductive species (great tit) and a bet-hedging species (lesser snow geese *Anser caerulescens*). Data: great tit from McCleery and Perrins (1988) with a juvenile survival rate of 0.22 (Bulmer and Perrins 1973), lesser snow geese from Fig. 7.3 and 7.4 in Cooke et al. 1995, with 1. year survival rate $P_0 = 0.424$ and 2. year survival rate $P_1 = 0.756$, and gannet from table 18 in Nelson 1978).

syklusen adderes opp til totalmortaliteten, K . Når k-faktorene plottes mot tiden, vil styrken på korrelasjonen mellom de ulike k-faktorene og K vise hvilken av disse som forklarer størst av variansen i totalmortaliteten og dermed $\log(\bar{\lambda})$, den såkalte nøkkel faktoren (engelsk key-faktor). Regresjonskoeffisienten i regresjonen mellom de enkelte k-faktorene og K gir det relative bidraget av de ulike delmortaliteten til det totale tapet (Podoler & Rogers 1975). Korrelasjonen mellom de ulike k-faktorene og bestandstettheten indikerer også hvilke stadium av livssyklusen bestandsreguleringen med størst sannsynlighet vil opptre.

Som en ser av dette, krever k-faktor analyser relativt lange tidsreier for å gi fornuftige resultat. Dessverre er det ikke foretatt et tilstrekkelig antall undersøkelser til at man kan foreta en statistisk analyse mellom hvordan resultatene fra k-faktor analyser avhenger av artens livshistorie-egenskaper, f.eks. med komparative

metoder som beskrevet av Harvey & Pagel (1991). Likevel ser man i det relativt begrensede datasettet allerede noen mønster:

1 Det er en forskjell mellom precokiale (arter hvor ungene er relativt uavhengige av foreldrene ved klekking) og altrikale (arter hvor ungene i tiden like etter klekking er fullstendig avhengig av varming og mating av foreldrene) fuglearter i hvilken del av sesongen som forklarer mest av bestandsvariasjonene (figur 6.4). I alle, unntatt en precokial art, forklarer k-faktorer fra hekkesesongen størstedelen av variasjon i bestandsvingningene. Det eneste unntaket er skotsk lirype *Lagopus lagopus* (Podoler & Rogers 1975), hvor høsten er viktigst. Det henger sammen at i denne perioden forsvinner de fuglene som mislykkes i å etablere territorium (Watson 1971). Likevel forklares en stor del av variansen i bestandsutviklingen også hos denne arten ved variasjoner i hekkesuksess. Det motsatte

mønsteret ble funnet blant altrikale arter. Med ett unntak kunne størstedelen av bestandsvariasjonene forklares med forskjeller i tapet av fugl utenfor hekkesesongen. Denne gangen var unntaket kattugla *Strix aluco* i Wytham Wood hvor bestandssvingningene var nøye korrelert med antallet par som gikk til hekking om våren (Southern 1970). Antallet par som etablerte seg var imidlertid negativt korrelert med avgangen av fugl utenfor hekkesesongen (Podoler & Rogers 1975), noe som medførte at få fugler gikk til hekking i år med store tap av fugl. Også hos denne arten har derfor forhold utenfor hekkesesongen stor betydning for bestandssvingningene.

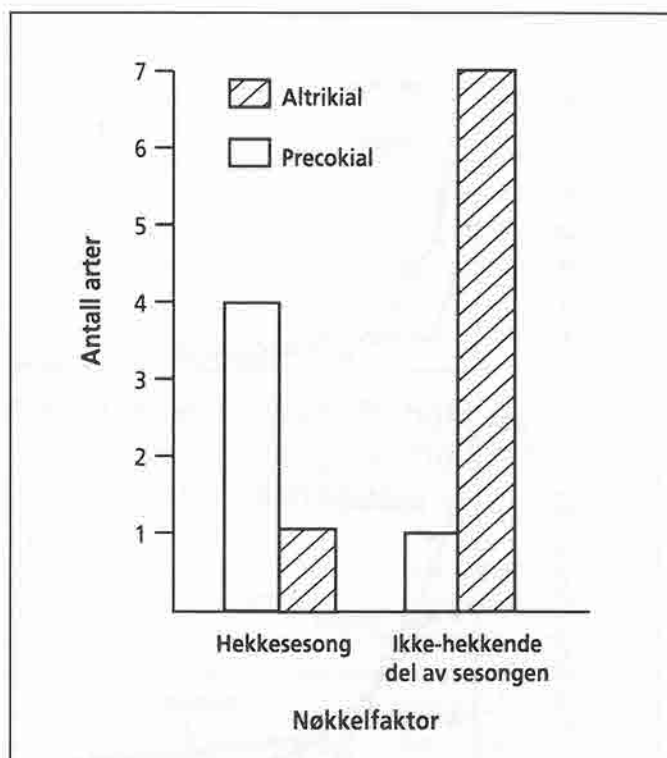
- 2 Det andre mønsteret som var til stede i det begrensede materialet av k-faktor analyser var at tetthetsavhengighet forekom i de fleste av de undersøkte bestandene, og at denne hovedsakelig foregår utenfor hekkesesongen. I alle av de 12 tilfellene hvor et signifikant forhold mellom en k-verdi og bestandstetthet ble funnet, var k-verdien for tapet utenfor hekkesesongen signifikant negativt korrelert med bestandstettheten. I tillegg ble det hos tre arter (granmeis *Parus montanus* (Ekman 1984), ringdue *Columba palumbus* (Dempster 1975) og rapphøne *Perdix perdix* (Blank et al. 1967)) funnet en signifikant tetthetsavhengighet også for en k-faktor fra hekkesesongen. Dette mønsteret ble også funnet av Sinclair (1989), hvor det i en stor andel (61 %) av fuglestudiene ble funnet tetthetsavhengighet i mortaliteten utenfor hekkesesongen.

Blant pattedyr er det publisert færre k-faktor analyser enn blant fugl. Trass i det svært begrensede utvalget av undersøkelser, ble et tilsvarende mønster funnet som for fugl. For eksempel hos den afrikanske buffalo *Syncerus caffer* var kalvedødeligheten den viktigste k-faktoren, men her ble det ikke funnet noen tetthetsavhengighet. Derimot økte avgangen av voksne dyr signifikant med bestandsstørrelsen (Sinclair 1977). Hos hjort *Cervus elaphus* (Clutton-Brock et al. 1985) and Soay sau *Ovis aries* (Clutton-Brock et al. 1991) var igjen tetthetsavhengig tap om vinteren nøkkelfaktoren.

Selv om antallet undersøkelser er begrenset, støtter de foreløpige resultatene hos fugl og pattedyr (se også Sinclair 1989) hypotesen til Lack (1954, 1966) om at rekrutteringen til en bestand for en stor del er styrt av tetthetsuavhengige faktorer. Bestandsreguleringen skjer gjennom en tetthetsavhengig avgang, hovedsakelig utenfor hekkesesongen.

6.5 Konklusjoner

Analyser av følsomheten til vekstraten λ av endringer i et bestemt element i Leslie-matrisa kan vise seg å være et viktig hjelpemiddel til å forstå konsekvensene av en endring i en demografisk variabel på bestandsutviklingen. Som påpekt av Green & Hiron (1991), er det nå viktig empirisk å undersøke om bestandsendringer faktisk best kan forklares ved endringer i de mest følsomme livshistoriekomponentene. Dersom en slik sammenheng er til stede, kan slike analyser vise seg å være et viktig forvaltningsmessige hjelpemiddel til å forstå langsiktige bestandsendringer.



Figur 6.4

Et sammendrag av resultatene fra k-faktor analysene hos precokiale og altrikale fuglearter i forhold til tidspunktet av sesongen hvor den høyeste korrelasjonen mellom en k-faktor og det totale tapet opptrer. De altrikale artene benyttet i analysene er: Spurvehauk *Accipiter nisus* (Newton 1988), kattugle *Strix aluco* (Southern 1970, Podoler & Rogers 1975), kirkeugle *Athene noctua* (Exo 1987), ringdue *Columba palumbus* (Dempster 1975, Murton & Westwood 1977), svarhvit fluesnapper *Ficedula hypoleuca* (Järvinen 1987), rødstjert *Phoenicurus phoenicurus* (Järvinen 1987), kjøttmeis *Parus major* (Krebs 1970, McCleery & Perrins 1985) og granmeis *Parus montanus* (Ekman 1984). De precokiale artene er: Stokkand *Anas platyrhynchos* (Hill 1984), rapphøne *Perdix perdix* (Blank et al. 1967, Podoler & Rogers 1975), lirype *Lagopus lagopus* (Watson 1971, Podoler & Rogers 1975), fjellrype *Lagopus mutus* (Weeden & Theberge 1972) og avosett *Recurvirostra avocetta* (Hill 1988). - A summary of the results from k-factor analysis of precocial and altricial bird species in relation to the part of the season when the closest correlation between the total losses and a single k-factor was found. The altricial species included in the analyses are: sparrow hawk *Accipiter nisus* (Newton 1988), tawny owl *Strix aluco* (Southern 1970, Podoler and Rogers 1975), little owl *Athene noctua* (Exo 1987), wood pigeon *Columba palumbus* (Dempster 1975, Murton and Westwood 1977), pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* (Järvinen 1987), redstart *Phoenicurus phoenicurus* (Järvinen 1987), great tit *Parus major* (Krebs 1970, McCleery and Perrins 1985) and willow tit *Parus montanus* (Ekman 1984). The precocial species are: mallard *Anas platyrhynchos* (Hill 1984), partridge *Perdix perdix* (Blank et al. 1967, Podoler and Rogers 1975), willow grouse *Lagopus lagopus* (Watson 1971, Podoler and Rogers 1975), ptarmigan *Lagopus mutus* (Weeden and Theberge 1972) and avocet *Recurvirostra avocetta* (Hill 1988).

Et eksempel kan illustrere potensialet i denne angrepsmåten. Bestandsutviklingen av overlevelsesarter skal i henhold til sensitivitetsanalysene være sterkt påvirket av endringer i voksenoverlevelse. Undersøkelser av vandrealbatross *Diomedea exulans* i det sørlige Atlanterhavet har vist en kraftig bestandsreduksjon (Weimerskirch & Jouventin 1987, Croxall et al. 1990). Populasjonsdynamiske analyser (Croxall et al. 1990) har vist at denne reduksjonen i bestandsstørrelsen er nøyaktig den som kan forventes ut fra en observert nedgang i voksenoverlevelse.

Resultatene i kapittel 6.2. viser at arter kan deles inn i ulike grupper, basert på fellestrekk i livshistorie-egenskaper. Blant europeiske fugler kan man f.eks. identifisere tre slike hovedgrupperinger (figur 6.2). Selv om analysene er basert på et svært begrenset datasett, eksisterer det flere sterke indikasjoner på at det kan være en sammenheng mellom populasjonsdynamikk og livshistorievariasjon. Resultatene fra k-faktor analysene tyder f.eks. på at hos altrikale arter spiller forhold utenfor hekkesesongen en større rolle for bestandsfluktuasjonene enn hos arter hvor ungene er velutviklet allerede ved klekking (figur 6.4). Tetthetsreguleringen skjer også hos de fleste artene utenfor hekkesesongen. Dessverre er disse resultatene hovedsakelig basert på data fra en bestemt livshistoriekategori, nemlig de høyreproduktive artene (figur 6.2). Det gjenstår derfor å se om denne generaliseringen holder når man inkluderer en større spennvidde av arter.

Tilstedeværelsen av slike sammenhenger kan være et viktig hjelpemiddel i overordnede prioriteringer av innsatsen i arbeidet med vern av artsmangfoldet:

- For overlevelsesarter og riskutjevnsarter viser sensitivitetsanalysene (figur 6.3) at endringer i voksenoverlevelsen vil ha større konsekvenser for bestandsutviklingen enn hos høyreproduktive arter. Analyser av konsekvenser av ulike inngrep i miljøet må derfor legge spesiell vekt på eventuelle effekter på voksenoverlevelsen hos disse artene.
- Små bestandsstørrelser øker sjansen for at bestanden skal dø ut (kapittel 2,3). For mange arter ser regulering av bestandsantallet til hovedsakelig å foregå utenfor hekkesesongen. Opprettholdelse av levedyktige bestander vil for mange arter være knyttet til våre evne til å sikre tilstrekkelig store områder med gode habitater som gir høy overlevelse mellom hekkesesongene. For mange trekkende arter vil dette innebære et forpliktende internasjonalt samarbeid.
- Bestandssvingningene til mange riskutjevnsarter (figur 6.2) er nøye korrelert med hekkesuksessen. Vi vet i liten grad hvilke faktorer som bestemmer variasjonen i disse artenes hekkesuksess. Dette kan skyldes variasjoner i kvaliteten av hekkehabitaterne eller i de hekkendes hunnenes kondisjon. En forståelse av hvordan ulike former for menneskelig virksomhet påvirker de faktorer som bestemmer reproduksjonssuksessen vil være viktig for å sikre levedyktige bestander av disse artene.

7 Konklusjoner og tilrådninger

Denne undersøkelsen har vist hvordan ulike parametre vil påvirke en bestands sjanse for å dø ut. Disse analysene har vist at en positiv vekstrate ikke er tilstrekkelig for at en liten bestand vil overleve over tid dersom den demografiske variansen eller miljøvariansen er stor. Ved å benytte den nye estimeringsmetoden for beregning av disse variansene viste analyser av kjøttmeisbestanden i Wytham Wood i Sør-England at begge kan være høye i naturlige bestander, og at de derfor sterkt influerer på sjansen for at bestanden skal overleve.

For å kunne etterprøve generaliteten i estimatene fra kjøttmeisbestanden bør demografisk og miljøvarians estimeres i fra så mange taxa som mulig. Dette vil kreve langtidsserier med innsamlinger basert på data fra enkeltindivider. I Norge har vi flere slike dataserier, flere basert på en enorm innsats fra amatører. Det er av avgjørende betydning at ressurser blir gjort tilgjengelig slik at disse dataene blir sikret for framtiden, og bearbeidet slik at resultatene kan benyttes i en større sammenheng.

Tilstedeværelsen av både en demografisk og en miljøvarians som er signifikant større enn 0 innebærer at risken for utdøing øker med avtakende bæreevne K . Dette viser at en reduksjon i arealet av en habitattype (f.eks. som en konsekvens av ulike inngrep) med en reduksjon av bestandenes bæreevne som følge nødvendigvis vil måtte medføre at sjansen for at bestandene dør ut også øker. Dette vil være en prosess som vil gå over tid. Hastigheten vil være bestemt av vekstraten i bestanden ved lave tettheter og størrelsen på den demografiske variansen og miljøvariansen (kapittel 2 og 3).

Denne hastigheten vil variere for de ulike arter avhengig hvordan de ulike parametrene som bestemmer artens levedyktighet forholder seg til endringer i artens livshistorie-egenskaper. Det verst tenkelige scenarioet vil være om miljøvariansen og demografisk varians er størst blant arter med lav vekstrate. Dersom dette er tilfellet, vil langt flere individer være nødvendig for å opprettholde en levekraftig bestand enn hos arter med høye vekstrater.

Bruken av kvantitative sårbarhets kategorier gir muligheten for en vurderingen av konsekvensen av slike inngrep. Forvaltningen kan da ut fra «Føre-var prinsippet» presist definere hvilke risk som tåles, og bruke dette som et grunnlag for konsekvensvurderinger. Det er imidlertid utopisk å tro at vi vil kunne innhente et tilstrekkelig datagrunnlag i hvert enkelt tilfelle for å kunne foreta slike beregninger. Basert på artssammensetning og generelle sammenhenger mellom de parametre som påvirker sjansen for at en bestand dør ut, vil slike beregninger sannsynligvis gi viktig informasjon om konsekvenser av inngrep i et område.

For å kunne utføre slike analyser trenger vi metoder for å estimere de parametrene som bestemmer levedyktigheten (se kapittel 2 og 3) også for en aldersstrukturert bestand. Det er viktig at en slik metodeutvikling blir initiert så snart som mulig.

Et forsøk på praktisk anvendelse av de kvantitative sårbarhetskategoriene foreslått av Mace & Lande (1991) og seinere anvendt av IUCN (IUCN 1994) viste imidlertid at forskjellen mellom den «kritiske» og den «direkte truet» kategorien oppsto ved svært små bestandsstørrelser. Forskjellen i størrelse mellom en bestand kategorisert som «kritisk» og en «direkte truet» bestand var også svært liten. Det bør derfor vurderes om kravet til levedyktighet både i den «direkte truet» og den «sårbare» kategorien skal skjerpes. En mulighet kan være at sannsynligheten for å utdøing skal være 10 % i stedet for 20 % i løpet av 20 år for en art som er direkte truet og 5 % i løpet av 100 år for en art som er sårbar. Dette vil medføre at kravet om forventet levetid i de to kategoriene vil øke fra 89.7 år til 190.5 år for en art i den «direkte truet» kategorien og fra 952.3 år til 1961 år for en art i den «sårbare» kategorien.

Styrken ved bruken av stokastisk bestandsmodellering som beskrevet i kapittel 2 og 3 kan best illustreres i vurderingen av konsekvensene av uttak av individer fra små bestander. Bestandsdynamikken til mange arter hvor dette av ulike årsaker kan være aktuelt (se kapittel 4.1), er kompleks, kjennetegnet av stor variabilitet både i tid og rom (Owen-Smith 1988). Våre analyser viser at denne variabiliteten karakteriseres ved demografisk varians og miljøvariens, som gjør det mulig å utlede generelle prinsipper - riktignok ved bruk av komplisert matematikk - for hvordan et uttak av individer skal skje for å minimalisere negative konsekvenser av dette for bestandsdynamikken.

Litteratur

- Alerstam, T. & Högstedt, G. 1982. Bird migration and reproduction in relation to habitat for survival and breeding. - *Ornis Scand.* 13: 25-37.
- Andrén, H. 1995. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. - *Oikos* 71: 355-366.
- Armbruster, P. & Lande, R. 1993. A population viability analysis for African elephant (*Loxodonta africana*): how big should reserves be? - *Conserv. Biol.* 7: 602-610.
- Bartlett, M.S. 1960. Stochastic population models. Methuen & Co., London.
- Beddington, J.R. & May, R.M. 1977. Harvesting populations in a randomly fluctuating environment. - *Science* 197: 463-465.
- Bennett, P.M. & Harvey, P.H. 1987. Active and resting metabolism in birds: allometry, phylogeny and ecology. - *J. Zool.* 213: 327-363.
- Bennett, P.M. & Harvey, P.H. 1988. How fecundity balances mortality in birds. - *Nature* 333: 216.
- Beverton, R.J.H. & Holt, S.J. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. - *Fish. Invest., Serie 2*, 19: 1-533.
- Blank, T.H., Southwood, T.R. E. & Cross, D. J. 1967. The ecology of the partridge. I. Outline of population processes with particular reference to chick mortality and nest density. - *J. Anim. Ecol.* 36: 549-556.
- Boyce, M. S. 1992. Population viability analysis. - *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 23: 481-506.
- Bulmer, M. G. & Perrins, C. M. 1973. Mortality in the great tit. - *Ibis* 115: 277-289.
- Burgman, M.A., Ferson, S. & Akcakaya, H.R. 1993. Risk assessment in conservation biology. - Chapman & Hall, London.
- Burkey, T.V. 1989. Extinction in nature reserves: the effect of fragmentation and the importance of migration between reserve fragments. - *Oikos* 55: 75-81.
- Burkey, T.V. 1995. Extinction rates in archipelagoes: implications for populations in fragmented habitats. - *Cons. Biol.* 9: 527-541.
- Caswell, H. 1989. Matrix population models. - Sinauer Ass. Inc. Pub., Sunderland, Massachusetts.
- Caughley, G. 1977. Analysis of vertebrate populations. - John Wiley & Sons, London.
- Caughley, G. 1994. Directions in conservation biology. - *J. Anim. Ecol.* 63: 215-244.
- Charnov E. C. 1993a. Life History Invariants. - Oxford Univ. Press, Oxford.
- Charnov, E.L. 1993b. Is maximum sustainable yield independent of body size for mammals (and others)? - *Evol. Ecol.* 7: 309-311.
- Clark, C.W. 1990. Mathematical Bioeconomics. 2nd edition. - John Wiley & Sons, New York.
- Clutton-Brock, T.H. 1988. Reproductive Success. - University of Chicago Press, Chicago.

- Clutton-Brock, T.H., Major, M. & Guinness, F.E. 1985. Population regulation in male and female red deer. - J. Anim. Ecol. 54: 831-846.
- Clutton-Brock, T.H., Price, O.F., Albon, S.D. & Jewell, P.A. 1991. Persistent instability and population regulation in soay sheep. - J. Anim. Ecol. 60: 593-608.
- Cooke, F., Rockwell, R.E. & Lank, D.B. 1995. The snow geese of La Pérouse Bay. - Oxford Univ. Press, Oxford.
- Croxall, J.P., Rothery, P., Pickering, S.P.C., & Prince, P.A. 1990. Reproductive performance, recruitment and survival of wandering albatrosses (*Diomedea exulans*) at Bird Island, South Georgia. - J. Anim. Ecol. 59: 775-796.
- Crow, J.F. & C. Denniston 1988. Inbreeding and variance in effective population numbers. - Evolution 42: 482-495.
- Direktoratet for Naturforvaltning 1992. Biologisk mangfold i Norge. En landstudie. DN-rapport 1992- 5a.
- Dempster, J.P. 1975. Animal population ecology. - Academic Press, London.
- Diamond, J.M. 1975. The island dilemma: lessons of modern biogeographic studies for the design of nature reserves. - Biol. Conser. 7: 129-146.
- Ekman, J. 1984. Stability and persistence of an age-structured avian population in a seasonal environment. - J. Anim. Ecol. 53: 135-146.
- Engen, S., Bakke, Ø. & Islam, A. (in prep. a) Demographic and environmental stochasticity- concepts, definitions and estimation methods. - Biometrics.
- Engen, S., Lande, R. & Sæther, B.-E. (in prep. b). Optimal harvesting of fluctuating populations based on uncertain population estimates. - J. theor. Biol.
- Exo, K.M. 1987. Das Territorialverhalten des Steinkauzes (*Athene noctua*). Dr. thesis. University of Cologne.
- Foley, P. 1994. Predicting extinction times from environmental stochasticity and carrying capacity. - Cons. Biol. 8:124-137.
- Frankel, O.H. 1974. Genetic conservation: our evolutionary responsibility. - Genetics 78:53-65.
- Franklin, I.R. 1980. Evolutionary changes in small populations. - Pp. 135-149 i Soulé, M.E. & Wilcox, B.A. (eds.). Conservation Biology. Sinauer Associates, Sunderland, Mass.
- Gaston, K. J. 1994. Rarity. - Chapman & Hall, London.
- Getz, W.M. & Haight, R.G. 1989. Population Harvesting. - Princeton Univ. Press, Princeton.
- Ginzburg, L.R., Ferson, S. & Akcakaya, H.R. 1990. Reconstructibility of density dependence and the conservative assessment of extinction risks. - Cons. Biol. 4: 63-70.
- Goodman, D. 1987a. The demography of chance extinction. - Pp. 11-34 i Soulé, M. E. (ed.). Viable Populations for Conservation. Cambridge Univ. Press.
- Goodman, D. 1987b. Considerations of stochastic demography in the design and management of biological reserves. - Natural Resources Modelling 1: 205-234.
- Grant, P.R. & B.R. Grant 1992. Demography and the genetically effective sizes of two populations of Darwin's Finches. - Ecology 73: 766-784.
- Green, R. E. & Hiron, J.M. 1991. The relevance of population studies to the conservation of threatened birds. - Pp. 594-636. i Perrins, C.M., Lebreton, J.D. and Hiron, G.J.M. (eds.) Bird Population Studies. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Greenwood, P.J., Harvey, P.H & Perrins C.M. 1979. The role of dispersal in the great tit (*Parus major*): the causes, consequences and heritability of natal dispersal. - J. of Anim. Ecol. 48: 123-142.
- Greenwood, P.H. 1980. Mating systems, philopatry, and dispersal in birds and mammals. - Animal Behaviour 28: 1140-1162.
- Greenwood et al. 1989.
- Greenwood, J. J. D. 1995. A second silent spring. - Trends Ecol. Evol. 10: 264-266.
- Hanski, I. & Gilpin, M.E. 1991. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. - Pp. 3-16 i Gilpin, M.E. & Hanski, I. (eds.). Metapopulation Dynamics: Empirical and Theoretical Investigations. Academic Press, London.
- Hanski, I. & Gyllenberg, M. 1993. Two general metapopulation models and the core-satellite species hypothesis. - American Naturalist 142: 17-41.
- Hanski, I., Pöyry, J., Pakkala, T. & Kuussari, M. 1995. Multiple equilibria in metapopulation dynamics. - Nature 377: 618-621.
- Harcourt, A. H. 1995. Population viability estimates: theory and practice for a wild gorilla population. - Cons. Biol. 9: 134-142.
- Harrison, S. 1994. Metapopulations and conservation. - Pp. 111-128 i Edwards, P.J., May, R.M. & Webb, N.R. (eds.). Large-scale ecology and conservation biology. Blackwell Science, Oxford.
- Harrison, S. & Quinn, J.F. 1989. Correlated environments and the persistence of metapopulations. - Oikos 56: 293-298.
- Harrison, S., Murphy, D.D. & Ehrlich, P.R. 1988. Distribution of the bay checkerspot butterfly, *Euphydryas editha bayensis*: evidence for a metapopulation model. - American Naturalist. 132: 360-382.
- Harvey, P.H. & Pagel, M.D. 1991. The Comparative Method in Evolutionary Biology. - Oxford Univ. Press. Oxford.
- Harvey, P.H., Read, A.F. & Promislow, D.E.L. 1989. Life history variation in placental mammals: unifying the data with the theory. - Oxford Surv. Evol. Biol. 6: 13-31.
- Hilborn, R. & Walters, C.J. 1992. Quantitative Fisheries Stock Assessment. - Chapman and Hall, London.
- Hill, D.A. 1984. Population regulation in the mallard. - J. Anim. Ecol. 53: 191-202.
- Hill, D.A. 1988. Population dynamics of the avocet (*Recurvirostra avosetta*) breeding in Britain. - J. Anim. Ecol. 57: 669-683.
- Islam, A. 1995. Statistical analysis of demographic and environmental stochasticity. - Cand. scient. thesis, Universitetet i Trondheim.
- IUCN 1994. IUCN Red List Categories. IUCN Species Survival Commission, Gland.
- Järvinen, A. 1987. Key-factor analyses of two Finnish hole-nesting passerines: comparisons between species and regions. - Ann. Zool. Fennici. 24: 275-280.
- Karlin, S. & Taylor, H.M. 1981. A second course in stochastic processes. - Academic Press, New York.

- Krebs, J.R. 1970. Regulation of numbers in the great tit. - *J. Zool.* 162: 317-333.
- Lack, D. 1954. The natural regulation of animal numbers. - Oxford Univ. Press, London W.
- Lack, D. 1966. Population studies of birds. - Oxford Univ. Press, London W.
- Lacy, R.C. 1993. VORTEX: a computer simulation model for population viability analysis. *Wildl. Research* 20: 45-65.
- Lande, R. 1987. Extinction thresholds in demographic models of territorial populations. - *American Naturalist* 130: 624-635.
- Lande, R. 1988a. Genetics and demography in biological conservation. - *Science* 241: 1455-1460.
- Lande, R. 1988b. Demographic models of the northern spotted owl (*Strix occidentalis caurina*). - *Oecologia* 75: 601-607.
- Lande, R. 1993. Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity, and random catastrophes. - *American Naturalist* 142: 911-927.
- Lande, R. 1995. Mutation and conservation. - *Cons. Biol.* 9: 782-791.
- Lande, R. & Barrowclough, G.F. 1987. Effective population size, genetic variation, and their use in population management. - Pp. 87-124 i Soulé, M.R. (ed.). *Viable Populations for Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lande, R., Engen, S. & Sæther, B.-E. 1994. Optimal harvesting, economic discounting and extinction risk in fluctuating populations. - *Nature* 372: 88-90.
- Lande, R., Engen, S. & Sæther, B.-E. 1995. Optimal harvesting of fluctuating populations with a risk of extinction. - *American Naturalist* 145: 728-745.
- Law, R. & Grey, D.R. 1989. Evolution of yields from populations with age-specific cropping. - *Evol. Ecol.* 3: 343-359.
- Leigh, E.G., Jr 1981 The average lifetime of a population in a varying environment. - *J. theor. Biol.* 90: 213-239.
- Ludwig, D., Hilborn, R. & Walters, C. 1993. Uncertainty, resource exploitation and conservation: lessons from history. - *Science* 260: 17, 36.
- Lynch, M., Conery, J. & Bürger, R. 1995. Mutation accumulation and the extinction of small populations. - *American Naturalist* 146: 489-518.
- Mace, G.M. 1995. Classification of threatened species and its role in conservation planning. - Pp. 197-213 i Lawton, J.H. & May, R.M. (eds.) *Extinction Rates*. Oxford University Press, Oxford.
- Mace, G.M. & Lande, R. 1991. Assessing extinction threats: toward an reevaluation of IUCN threatened species categories. - *Conserv. Biol.* 5: 148-157.
- Mangel, M. & Tier, C. 1993. A simple direct method for finding persistence times of populations and application to conservation problems. - *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 90: 1083-1086.
- Mangel, M. & Tier, C. 1994. Four facts every conservation biologist should know about persistence. - *Ecology* 75: 607-614.
- Martin, T.R. 1995. Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food. - *Ecol. Monogr.* 65: 101-127.
- Major, P.F. 1978. Predator prey interactions in two schooling fishes, *Caranx ignobilis* and *Stolephorus purpureus*. - *Anim. Behav.* 26:760-777.
- May, R.M. 1973. Stability in randomly fluctuating versus deterministic environments. - *American Naturalist* 107: 621-650.
- May, R.M. 1974. Complexity and stability in model ecosystems, 2nd edition. - Princeton University Press, Princeton, NJ.
- May, R.M. 1981. Models for single populations. - Pp. 5-29 i May, R.M. (ed), *Theoretical Ecology*. 2nd edition. Blackwell, London.
- May, R.M., Beddington, J.R., Horwood, J.W. & Shepherd, J.G. 1978. Exploiting natural population in an uncertain world. - *Math. Biosci.* 42: 219-252.
- McCleery, R. H. & Perrins, C. M. 1985. Territory size, reproductive success and population dynamics in the great tit, (*Parus major*). - Pp. 353-373 i Sibly, R.M. & Smith, R.H. (eds.). *Behavioural ecology. Ecological consequences of adaptive behaviour*. Blackwell Sci. Pub., London.
- McCleery, R.H. & Perrins, C.M. 1988. Lifetime reproductive success of the great tit, *Parus major*. - Pp. 136-153 i Clutton-Brock, T.H. (ed). *Reproductive success*. University of Chicago Press, Chicago.
- Murton, R.K. & Westwood, N.J. 1977. Avian breeding cycles. - Clarendon Press. Oxford.
- Nelson, B. 1978. The gannet. - T & A.D. Poyser, Berkhamsted.
- Newton, I. 1988. A key factor analysis of a sparrowhawk population. - *Oecologia* 76: 588-596.
- Newton, I. 1989. Lifetime reproduction in birds. - Academic Press, London.
- Nunney, L. 1992. Estimating the effective population size and its importance in conservation strategies. - *Transaction of the Western Section of the Wildlife Society* 28: 67-72.
- Nunney, L. 1993. The influence of mating system and overlapping generations on effective population size. - *Evolution* 47: 1329-1341.
- Nunney, L. & Elam, D.B. 1994. Estimating the effective population size of conserved populations. - *Conserv. Biol.* 8: 175-184.
- Owen-Smith, N. 1988. Megaherbivores. - Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Pease, C.M., Lande, R. & Bull, J.J. 1989. A model of population growth, dispersal and evolution in a changing environment. - *Ecology* 70: 1657-1664.
- Pimm, S.L. 1991. The Balance of Nature? - Chicago University Press, Chicago.
- Podoler, H. & Rogers, D. 1975. A new method for the identification of key factors from life table data. - *J. Anim. Ecol.* 44:85-114.
- Promislow, D.E.L. & Harvey, P.H. 1990. Living fast and dying young: a comparative analysis of life history variation in mammals. - *J. Zool.* 22:417-437.
- Ricker, W.E. 1954. Stock and recruitment. - *J. Fish. Res. Board Can.* 11: 559-623.
- Ricker, W.E. 1963. Big effects from small causes: two examples from fish population dynamics. - *J. Fish. Res. Board Can.* 20: 257-264.
- Shaffer, M.L. 1981. Minimum population sizes for species conservation. - *BioSci.* 31: 131-134.

- Shaffer, M.L. 1987. Minimum viable populations: coping with uncertainty. - Pp. 69-86 i Soulé, M.E. (ed.) *Viable populations for conservation*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Shine, R. & Charnov, E.L. 1992. Patterns of survival, growth, and maturation in snakes and lizards. - *Am. Nat.* 139:1257-1269.
- Sibly, R. & Calow, P. 1985. Classification of habitats by selection pressures: a synthesis of life-cycle and *r/K* theory. - Pp 75-90 i Sibly, R.M. & Smith, R.H. (eds.) *Behavioural Ecology*. Blackwell Sci. Pub., Oxford.
- Simberloff, D. 1988. The contribution of population and community biology to conservation science. - *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 19: 473-511.
- Sinclair, A.R.E. 1977. *The African Buffalo: A study of resource limitation of populations*. - University of Chicago Press, Chicago.
- Sinclair, A. R. E. 1989. Population regulation in animals. - Pp. 197-241 i Cherrett, J.M. (ed.) *Ecological concepts*. Blackwell Sci. Pub, Oxford.
- Skogland, T. 1989. Natural selection of wild reindeer life history traits by food limitation and predation. - *Oikos* 55: 101-110.
- Southern, H.N. 1970. The natural control of a population of tawny owls (*Strix aluco*). - *J. Zool. Lond.* 162: 197-285.
- Stokes, T.K., McClade, J.M. & Law, R. 1993. The exploitation of evolving resources. - *Lecture Notes in Biomathematics* 99, Springer-Verlag, Berlin.
- Sæther, B.-E. 1987. The influence of body weight on the covariation between reproductive traits in European birds. - *Oikos* 49: 78-88.
- Sæther, B.-E. 1988. Patterns of covariation between life-history traits of European birds. - *Nature* 331: 616-617.
- Sæther, B.-E. 1990. Age-specific variation in reproductive performance of birds. - *Curr. Ornithol.* 7: 251-282.
- Sæther, B.-E. 1994a. Food provisioning in relation to reproductive strategy in altricial birds: a comparison of two hypothesis. - *Evolution* 48: 1397-1406.
- Sæther, B.-E. 1994b. Reproductive strategies in relation to prey size in altricial birds: homage to Charles Elton. - *American Naturalist* 144: 285-299.
- Sæther, B.-E., Solbraa, K., Sødal, D.P. & Hjeljord, O. 1992. Sluttrapport Elg-Skog-Samfunn. - NINA Forskningsrapport 28: 1-153.
- Sæther, B.-E., Engen, S. & Lande, R. 1996. Density-dependence and optimal harvesting of fluctuating populations. - *Oikos*.
- Sæther, B.-E., Engen, S., Islam, A., McCleery, R. & Perrins, C.M. (in prep.) Environmental stochasticity and extinction risk in a population of a small songbird, the great tit. *American Naturalist*.
- Varley, G.C. & Gradwell, G.R. 1960. Key factors in population studies. - *J. Anim. Ecol.* 29: 399-401.
- Varley, G. C. & Gradwell, G. R. 1970. Recent advances in insect population dynamics. - *Ann. Rev. Ent.* 15: 1-24.
- Walters, C. 1986 *Adaptive management of renewable resources*. - Macmillan Publishing Company, New York.
- Watson, A. 1971. Key factor analysis, density dependence and population limitation in red grouse. - *Proc. Adv. Study. Inst. Dynamics Numbers Popul. Oosterbeek 1970*. 548-564.
- Weimerskirch, H. & Jouventin, P. 1987. Population dynamics of the wandering albatross, *Diomedea exulans* of the Crozet Islands: causes and consequences of the population decline. - *Oikos* 49: 315-322.
- Wilson, E.O. & Willis, E.O. 1975. *Applied biogeography*. -Pp. 522-534 i Cody, M. L. & Diamond, J. M.(eds). *Ecology and Evolution of Communities*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts.

ISSN 0805-469X
ISBN 82-426-0745-1

024

NINA
FAGRAPPORT

NINA Hovedkontor
Tungasletta 2
7005 TRONDHEIM
Telefon: 73 58 05 00
Telefax: 73 91 54 33

NINA
Norsk institutt
for naturforskning