

025

FAGRAPPORT

Levedyktighetsanalyser av skandinavisk brunbjørn

Bernt-Erik Sæther
Steinar Engen
Jon E. Swenson
Øyvind Bakke
Finn Sandegren

Levedyktighetsanalyser av skandinavisk brunbjørn

Bernt-Erik Sæther^{1,2}
Steinar Engen^{1,3}
Jon E. Swenson¹
Øyvind Bakke³
Finn Sandegren⁴

¹ Norsk Institutt for Naturforskning, Tungasletta 2, 7005 Trondheim

² Zoologisk Institutt, NTNU, 7055 Dragvoll

³ Institutt for matematiske fag, NTNU, 7055 Dragvoll

⁴ Forskningsavdelingen, Svenska Jägareförbundet, Box 7002,
S-75007 Uppsala, Sverige

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

Det 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

I tillegg publiserer NINA og NIKU-ansatte sine forskningsresultater i internasjonale vitenskapelige journaler, gjennom populærfaglige tidsskrifter og aviser.

Sæther, B-E., Engen, S., Swenson, J.E., Bakke, Ø. & Sandegren, F. 1997. Levedyktighetsanalyser av skandinavisk brunbjørn. - NINA fagrapport 25: 1- 41.

Trondheim, mars 1997

ISSN 0805-469X

ISBN 82-426-0791-5

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 M. 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.: 16203

Ansvarlig signatur:



Oppdragsgiver:

Direktoratet for Naturforvaltning

Referat

Sæther, B-E., Engen, S., Swenson, J.E., Bakke, Ø. & Sandegren, F. 1997. Levedyktighetsanalyser av skandinavisk brunbjørn. - NINA Fagrapport 25: 1- 41.

Basert på data fra svenske radiomerkete brunbjørn (*Ursus arctos*) har vi foretatt en analyse av levedyktigheten til små bestander av brunbjørn. En analyse av overlevelsen til de radiomerkete dyrene viste geografisk forskjell i den aldersavhengige dødeligheten. I nord varierte dødeligheten lite med alder, mens overlevelsen blant dyr merket i sør økte med alder. Analysene ble derfor foretatt separat for de to bestandene. Vekstraten var høy i begge bestandene ($r = 0.13$ i nord og $r = 0.15$ i sør). Estimatet for den demografiske variansen ($\hat{\sigma}_e^2$) var 0.180 i nord og 0.155 i sør. I nord var en signifikant miljøvarians til stede ($\hat{\sigma}_e^2 = 0.003$). I sør gir derimot observasjonene ikke grunnlag for å påstå at $\sigma_e^2 > 0$.

Ved å anta at en aldersstrukturert bestand uten tetthetsregulering kan tilnærmes i et stokastisk miljø med en diffusjon, kan man estimere forventet levetid av en brunbjørnbestand. Vi definerer i samsvar med IUCNs kriterier en levedyktig bestand som en bestand hvor sannsynligheten for at bestanden vil dø ut i løpet av 100 år er mindre enn 10 %. Når man tar hensyn til usikkerheten i parametrene finner man at en startbestand på minimum 8 hunnbjørner (≥ 1 år) må være til stede i en nordlig bestandstørrelsen være noe mindre, ca. 6 hunnbjørner (≥ 1 år). Dette forutsetter at dagens høye vekstrate i bestanden opprettholdes også i fremtiden, og at denne ikke blir redusert gjennom endringer i bestandens demografiske egenskaper, f.eks. gjennom økt beskatning.

Levedyktigheten til brunbjørn-bestander er sterkt følsom ovenfor endringer i beskatningstrykket. F.eks. vil et tilleggsuttak på 15 % i forhold til dagens nivå blant svenske radiomerkete bjørner medføre en høy risiko for at selv store bestander vil dø ut.

Emneord: Bjørn - levedyktighet - miljøvariasjon

Bernt-Erik Sæther^{1,2}, Steinar Engen^{1,3}, Jon E. Swenson¹, Øyvind Bakke³ og Finn Sandegren⁴

¹ Norsk Institutt for Naturforskning, Tungasletta 2, 7005 Trondheim

² Zoologisk Institutt, NTNU, 7055 Dragvoll

³ Institutt for matematiske fag, NTNU, 7055 Dragvoll

⁴ Forskningsavdelingen, Svenska Jägareförbundet, Box 7002, S-75007 Uppsala, Sverige

Abstract

Sæther, B-E., Engen, S., Swenson, J.E., Bakke, Ø. & Sandegren, F. 1997. Population viability analysis of Scandinavian brown bears. - NINA Fagrapport 25: 1- 41.

We report an analysis of the viability of small brown bear (*Ursus arctos*) populations, based on data from radio-marked brown bears in Sweden. A comparison of the survival of these bears showed a geographical difference in age-dependent mortality. In the northern study area, survival varied little with age, but in the southern study area, survival increased with age. Therefore, the analyses were carried out separately for the two populations. The population growth rate was high in both populations ($r = 0.13$ in the north and $r = 0.15$ in the south). Estimates of the demographic variance ($\hat{\sigma}_e^2$) were 0.180 in the north and 0.155 in the south. In the north, we found a significant environmental variance ($\hat{\sigma}_e^2 = 0.003$). In the south, however, the data did not indicate that $\sigma_e^2 > 0$.

By assuming that an age-structured population without density-dependent population regulation can be approximated in a stochastic environment by using a diffusion, one can estimate the expected survival time of a brown bear population. We follow the IUCN criteria in defining a viable population as a population with a less than 10% chance of becoming extinct within 100 years. When taking the uncertainty in the parameters into account, we found that a starting population of at least 8 female bears (≥ 1 year old) was necessary in the north to assure that this requirement was met. In the south, the minimum starting population was somewhat less, about 6 females (≥ 1 year old). This assumes that the present high population growth rate continues and is not decreased by changes in the population's demographic characteristics, e. g. through increased harvest.

The viability of brown bear populations is strongly sensitive to changes in harvest pressure. For example, an additional take of 15% percentage points above the present level observed in radio-marked bears in Sweden would result in a high risk that even large populations would become extinct.

Key words: Brown bear - time to extinction - population viability - environmental variability

Forord

Etter oppdrag fra Direktoratet for Naturforvaltning (DN) har vi gjennomført en levedyktighetsanalyse av skandinavisk brunbjørn. Analysene er basert på data fra det skandinaviske bjørneprosjektet, finansiert av DN, Statens Naturvårdsverk og NINA.

Vi vil rette en takk til alle feltmedarbeiderne som har gjort disse analysene mulig. Videre vil vi takke A. Islam og J. Østnes for programmeringshjelp og R. Lande for verdifull diskusjon.

Trondheim, mars 1997

Bernt-Erik Sæther

Innhold

| | |
|--|-----------|
| Referat | 3 |
| Abstract | 3 |
| 1 Formål | 5 |
| 2 Faktorer som påvirker levedyktigheten til små bestander .. | 6 |
| 2.1 Betydningen av genetikk og demografi for levedyktigheten til små bestander | 6 |
| 2.2 Betydningen av demografi for små bestanders levedyktighet | 6 |
| 2.2.1 Typer av stokastisk variasjon | 7 |
| 2.2.2 Tiden til utdøing | 7 |
| 2.3 Kriterier for levedyktighet | 8 |
| 3 Det skandinaviske bjørneprosjektet | 9 |
| 3.1 Den skandinaviske brunbjørnen | 9 |
| 3.2 Det skandinaviske bjørneprosjektet: historikk og målsetninger | 9 |
| 3.3 Datainnsamling | 9 |
| 3.4 Den skandinaviske brunbjørnen: livshistorie | 10 |
| 4 Levedyktighet av en aldersstrukturert bestand | 11 |
| 4.1 Innledning | 11 |
| 4.2 Definisjoner | 11 |
| 4.3 Individbasert simuleringsmodell | 12 |
| 5 Sårbarhetsberegninger av den skandinaviske brunbjørnbestanden | 13 |
| 5.1 Innledning | 13 |
| 5.2 Demografiske parametre | 13 |
| 5.3 Bestandsutvikling | 14 |
| 5.3.1 Diffusjonstilnærming | 14 |
| 5.3.2 Individbasert simuleringsmodell | 14 |
| 5.4 Tid til utdøing | 22 |
| 6 Diskusjon | 27 |
| 6.1 Demografiske karaktertrekk | 27 |
| 6.2 Levedyktighetsanalysene | 27 |
| 7 Litteratur | 29 |
| 8 Appendix | 31 |

1 Formål

Formålet med den følgende rapport er å gi en kvantitativ analyse av sårbarheten til små bestander av skandinavisk brunbjørn (*Ursus arctos*) og hvilke faktorer som påvirker denne. Det vil legges spesiell vekt på å definere de bestandsstørrelser som er nødvendige for å opprettholde demografisk levedyktige bestander. Disse kritiske bestandsstørrelsene representerer minimumsantallet som må være til stede for med en gitt sannsynlighet å sikre overlevelsen av en bestand over et gitt tidsrom, og tar ikke hensyn til uheldige genetiske effekter av små bestandsstørrelser.

2 Faktorer som påvirker levedyktigheten til små bestander

2.1 Betydningen av genetikk og demografi for levedyktigheten til små bestander

En sikring av levedyktige bestander av arter som opptrer i små tettheter er avhengig av at to viktige forutsetninger blir oppfylt:

- Man må unngå at bestandene blir så små at det forårsaker genetisk forringelse av bestanden slik at muligheten for å utvikle nye tilpasninger begrenses. Med andre ord må man sikre en bestandsstørrelse som er så stor at sjansen for innavl er liten og at man forhindrer at den genetisk variasjonen 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.

Av dette følger at både populasjonsgenetiske og demografiske faktorer er bestemmende for levedyktigheten av små bestander. Relativt store bestandsstørrelser er nødvendig for å unngå tap av genetisk variasjon gjennom drift. Basert på enkle populasjonsgenetiske beregninger argumenterte f.eks. Frankel (1974) og Franklin (1980) for at en effektiv bestandsstørrelse må være på minst 500 individer for å opprettholde et typisk nivå av arvable genetisk variasjon i bestanden. I tillegg kommer farene for en negativ effekt på fenotypen gjennom fiksering av skadelige mutasjoner. Nye undersøkelser av effekter av mutasjoner (oppsummert i Lande 1995) 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 mer vanlige skadelige mutasjoner. Lande (1995) beregnet ut fra slike milde negative effekter av mutasjoner at en effektiv bestandsstørrelse på 5000 individer er nødvendig for å opprettholde tilstrekkelig genetisk variasjon til å sikre muligheten for adaptive tilpasninger, f.eks. som en respons til endringer i miljøet. Dette er 10 ganger større enn det opprinnelige «Franklin-Soulé-antallet». Siden den effektive bestandsstørrelsen normalt er langt mindre enn den observerte (Grant og Grant 1992, Nunney 1993, Nunney og 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). Dette er bestander som er langt større enn de skandinaviske bestandene av store rovdyr.

I det følgende vil vi derfor kun betrakte betydningen av demografiske faktorer for en sikring av levedyktige bestander av store rovdyr. Demografiske endringer har i de fleste tilfeller langt større betydning for levedyktigheten av små bestander enn genetiske faktorer (Lande 1988). Det er imidlertid viktig å understreke at demografiske levedyktighetsanalyser *underestimerer* utdøelsesrisikoen gjennom at effekten av en forringelse av den genetiske kvaliteten ikke inkluderes i analysene.

2.2 Betydningen av demografi for små bestanders levedyktighet

Tilfeldigheter spiller en langt større rolle for bestandsutviklingen i en liten bestand enn i en stor bestand. Effekten av slike tilfeldige (stokastiske) hendelser må derfor bygges inn i modellene over bestandsutviklingen til små bestander. (Cohen 1977, 1979, Goodman 1967, Roughgarden 1975, Tuljapurkar 1982, 1989, Tuljapurkar og Orzack 1980, Turelli 1977). Effekten av stokastiske hendelser for bestandsutviklingen er illustrert av Sæther og Engen (1997).

Dersom tilfeldige hendelser har stor betydning for bestandsutviklingen, vil nemlig bestandsstørrelsen være nær den gjennomsnittlige bare med en ganske liten sannsynlighet. Man må derfor forutsi fordelingen av bestandsstørrelser etter et gitt tidsrom t , noe som er mye mer komplisert og krever mer informasjon om prosessene enn det som skal til for å beregne gjennomsnittet. I noen tilfeller vil denne fordelingen ha liten spredning, i andre tilfeller stor. Bevaringsbiologer er spesielt opptatt av sjansen for at en bestand skal bli utsløttet. Dette skjer når bestandsstørrelsen er lik 0. Beregningene blir ofte forenklet hvis en definerer en bestand som utdødd hvis den bare har ett individ, noe som alltid vil skje dersom bestanden har kjønnnet formering.

Dessverre er det lite teori tilgjengelig om betydningen av ulike faktorer for levedyktigheten til en liten bestand. Mye av analysene er basert på modeller bygget på biologisk urealistiske antagelser. Likevel kan analyser av slike forenklete modeller gi en del generell innsikt som er viktig for analyser av mer realistiske, kompliserte situasjoner.

La oss anta en bestand hvor alle individer er like, som vokser med en konstant vekstrate r pr. individ og hvor all videre vekst stopper opp når bestandsstørrelsen N kommer opp til bæreevnen K . Hvis vi tillater oss å betrakte N som en kontinuerlig størrelse, innebærer dette 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 dette at bestanden vokser eksponentielt med tiden t slik at $N(t) = N_0 e^{rt} = N_0 \lambda^t$, hvor $\lambda = e^r$ er den faktoren bestandsstørrelsen multipliseres med hvert år. Vekstraten 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.

Sannsynligheten for at en slik type bestand vil dø ut, er bestemt av vekstraten r . Hvis $r \geq 0$, 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. Starter vi på bæreevnen K er tiden dette vil ta (d.v.s. tiden det tar til $N = 1$) eksakt være $-(\ln K)/r$. I en slik modell vil altså tiden til utdøing øke proporsjonalt med logaritmen til størrelsen av utgangsbestanden.

2.2.1 Typer av stokastisk variasjon

Det er mange årsaker til at endringer i populasjonen må beskrives ved hjelp av stokastiske variabler. *Demografisk stokastisitet* skyldes tilfeldige uavhengige forskjeller som opptrer mellom individer i deres evne til å reprodusere seg eller overleve (May 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 samtidig (May 1974, Goodman 1987, Lande 1993). En viktig årsak til miljøstokastisitet er forskjeller mellom år. Selv om betydningen av miljøstokastisitet er størst ved små bestandsstørrelser, vil den i motsetning til demografisk stokastisitet også påvirke levedyktigheten til en stor bestand.

En tredje type tilfeldig variasjon er *katastrofer*. Dette er store miljøendringer som forårsaker kraftige reduksjoner i bestandsstørrelsen. På samme måte som miljøstokastisitet vil betydningen av katastrofer være avhengig av bestandsstørrelsen (Lande 1993, Mangel og 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 (Markov-prosesser som er kontinuerlig i tid og rom) til å beregne den gjennomsnittlige tiden T til utdøing for en bestand. For å ha et fast utgangspunkt antar vi at vi starter på bæreevnen K . Dette er den bestandsstørrelsen hvor vekstraten $\bar{r} = 1$. 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. Standardavviket til endringen, ΔN , i bestandsstørrelse fra ett år til det neste vil være $\sqrt{NV_d}$.

Lande (1993) viste at gjennomsnittstiden til utdøing for en bestand med demografisk stokastisitet øker tilnærmet eksponenti-

elt med bæreevnen ($\propto e^{\frac{2r}{V_d}K}$ 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 nå øker 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 da proporsjonalt med logaritmen til bæreevnen K .

Dette viser at sjansen for at bestanden blir utslettet i stor grad vil være bestemt av bærekapasiteten K i en bestand med demografisk stokastisitet. 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, d.v.s. effekten av miljøstokastisitet og katastrofer vil langt overskride effekten av demografisk stokastisitet.

Generelt kan variansen til r med relativt stor nøyaktighet kunne

uttrykkes på formen $\text{var}(\bar{r}) = V_e + \frac{V_d}{N}$, hvor V_e kalles miljøvarian-

sen. Betydningen av *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. F.eks. vil en bestand med gjennomsnittlig vekstrate lik 0 ($r = 0$) over tid avta i størrelse p.g.a. effekten av tilfeldige variasjoner i miljøet (Lande 1993).

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 potens-

funksjon av K ($T \propto K^{\frac{2}{V_e}\bar{r}}$). 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 minske risikoen for at en bestand skal bli utslettet ved å øke bærekapasiteten, såfremt vekstraten er positiv.

Denne reduksjonen i risikoen for utdøing som følge av økt bærekapasitet 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 og Tier 1993, 1994). I sin ytterste konsekvens vil en hendelse som f.eks. 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 og 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 og Tier (1993) viser nemlig i mange situasjoner vil bestandens levetid øker langsomt med bestandsstørrelsen selv i nærvær av katastrofer.

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 miljøvarians, kan man konkludere at miljøvariansen er den avgjørende faktoren som for en gitt vekstrate bestemmer levetiden til en bestand. Sjansen for at den dør ut avtar imidlertid raskt med økende bestandsstørrelse. Denne sammenhengen er igjen avhengig av vekstraten i stammen (Foley 1994). Den relative betydningen av demografisk varians og miljøvarians for en bestands sjanse for å dø ut er framstilt i **figur 2.1**. Denne sammenhengen avviker fra Shaffer (1987), som la langt større vekt på betydningen av katastrofer.

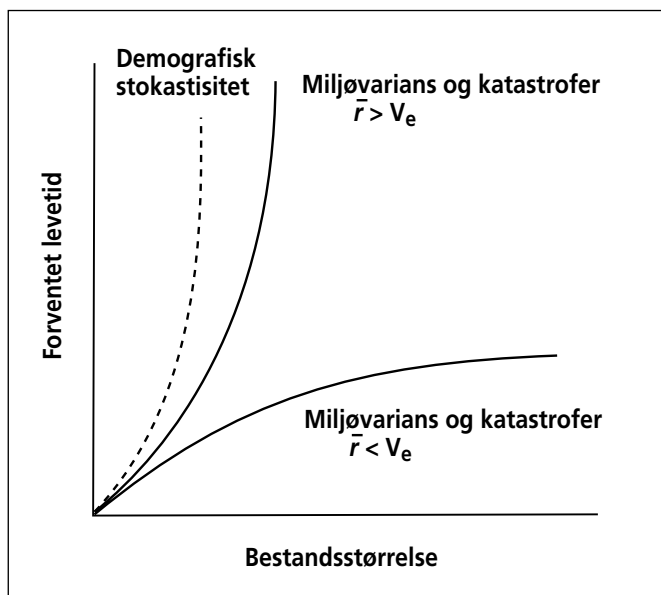
Forløpet av sammenhengen mellom sjansen for utdøing og bestandsstørrelsen vil variere fra art til art, bestemt av de demografiske egenskapene i bestanden og virkningen av de stokastiske svingningene i miljøet. Likevel kan disse analysene tyde på at bestandene er mindre utsatt for å dø ut som en konsekvens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

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.

2.3 Kriterier for levedyktighet

Disse analysene av levedyktigheten til små bestander ledet Mace og Lande (1991) til å forslå kvantitative kriterier til å vurdere graden av bestanders sårbarhet.

Anvendelsen av slike kriterier innebærer flere fordeler. For det første er definisjonene basert på en eksakt definert risiko. Denne vil kunne fastsettes av forvaltningsmyndighetene. Plassering av



Figur 2.1

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). \bar{r} is the mean growth rate and V_e is the environmental variance (V_e).

Tabell 2.1 IUCN's forslag til en kvantitativ klassifisering av arter og bestander til ulik grad av truetthet (etter Mace og Lande 1991 og IUCN 1994). - IUCN's proposed quantitative classification of populations or species according to degree of vulnerability (according to Mace and Lande 1991 and IUCN 1994).

| Kategori Category | Definisjon Definition |
|-------------------------------|--|
| Kritisk (Critical) | 50 % sjanse for utdøelse innen 5 år eller to generasjoner * 50 % chance of extinction within 5 years or two generations |
| Direkte truet (Endangered) | 20 % sjanse for utdøelse innen 20 år eller 10 generasjoner* 20 % chance of extinction within 20 years or 10 generations |
| Sårbar (Vulnerable) | 10 % sjanse for utdøelse innen 100 år 10 % chance of extinction within 100 years |

Generasjoner benyttes når denne perioden er lengst - Generations are used when this results in a longer period.

arter eller bestander i de ulike kategorier av sårbarhet vil derfor bli entydig bestemt av den foreliggende informasjon, uavhengig av taxa, observatør eller geografisk region. For det andre inneholder definisjonene et tidsaspekt. Sjansen for at en art dør ut er et vitenskapelig meningsfylt begrep bare dersom det referer til et gitt tidsintervall og en utgangsbestand av en gitt størrelse. Tidsintervallene som skal betraktes, vil igjen bestemmes av forvaltningen. For det tredje er en bestands tilhørighet til en sårbarhetskategori bestemt av dens demografiske egenskaper, og det miljøet den befinner seg i, 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).

Flere problemer eksisterer også ved bruken av slike kvantitative sårbarhetskategorier. For det første krever beregninger av sjansen for at en bestand vil dø ut i løpet av et gitt tidsrom svært gode data som foreløpig er til stede bare hos et fåtall arter. Uansett vil estimatene av disse sannsynlighetene være beheftet med store usikkerheter, som også må analyseres. For det andre inngår ikke genetiske betraktninger i sårbarhetskategoriene.

IUCN valgte likevel å benytte kvantitative anslag av sjansen for at en bestand skal dø ut i løpet av et gitt tidsrom basert på Mace og Lande (1991) som et viktig kriterium i sitt «Rød liste»-arbeid (**tabell 2.1**). Det er viktig å understreke at flere forskere mener at disse kriteriene er for svake og aksepterer for store risikoer for utdøing (Sæther og Engen 1997).

Av praktiske hensyn vil vi likevel følge IUCNs inndeling (IUCN 1994):

En bestand defineres som levedyktig dersom sannsynligheten for at bestanden vil dø ut i løpet av 100 år er mindre enn 10 %.

3 Det skandinaviske bjørneprosjektet

3.1 Den skandinaviske brunbjørnen

Brunbjørnen var en gang utbredt over hele Skandinavia, men ble nesten utryddet. Stammen var så stor som 4000-5000 individer på midten av 1800-tallet, men hadde minsket til noen få små og isolerte stammer ved mellomkrigstida. Samlet størrelse i de fire reststammer som overlevde var ca. 130 (Swenson et al. 1995). Bjørnestammen overlevde i Sverige og har økt til ca. 1000 individer (Swenson & Sandegren, upubl.). Men den er fremdeles delt i fire sub-populasjoner som er geografisk atskilt fra hverandre (Swenson et al. 1994). Data fra radiomerkete utvandrende ungbjørner og fra genetiske studier viser at det er sannsynlig at det er en god del utveksling av hannbjørner mellom disse sub-populasjoner, men at det er lite sannsynlig at det finnes noen utveksling av hunnbjørner (Taberlet, et al. 1995, Swenson et al. upubl.).

3.2 Det skandinaviske bjørneprosjektet: historikk og målsetninger

Det skandinaviske bjørneprosjektet begynte i Sarek nasjonalpark, Norrbottens län i Sverige i 1984. Allerede i 1985 ble det utvidet til et sørlig studieområde i den nordlige delen av Kopparbergs län og den sørvestlige delen av Gävleborgs län. Prosjektet har pågått uavbrutt i begge studieområdene siden, med en utvidelse av det sørlige studieområdet til å omfatte Hedmark fylke da prosjektet ble et felles svensk-norsk prosjekt fra 1987 (Wabakken et al. 1992). Prosjektet har vokst til å bli det største bjørneprosjekt i Eurasia, målt i antall radiomerkete bjørner, og et av de største i verden. 168 bjørner hadde til og med utgangen av 1995 blitt merket med radiosendere, 71 i den nordlige og 97 i den sørlige sub-populasjonen (Swenson et al. 1994).

Prosjektets målsetting er å samle basiskunnskaper om den skandinaviske brunbjørnen. Arealbruk var et viktig emne i begynnelsen, og hovedsakelig hannbjørner ble merket først. Etterhvert ble flere hunnbjørner merket, og prosjektet har de seinere årene hatt som hovedmålsetting å samle data om hunnbjørners reproduksjon og overlevelse og ungenes spredning. Derfor var det lagt vekt på å følge merkede hunnbjørner og deres avkom så lenge som mulig. Dette datasettet danner grunnlaget for levedyktighetsberegningene.

3.3 Datainnsamling

Alle analyser presentert i denne rapporten er basert på overlevelsesdata fra radiomerkete hunnbjørner og deres (umerkede) årssunger fra 1984 til 1995. Bjørnene ble funnet ved å spore dem på vårsnø. De ble så bedøvet fra et helikopter. Alderen til bjørner som ikke ble fulgt fra fødselen, ble estimert fra tellinger av antall årringer på et snitt av en premolar tann (Craighead et al. 1970). Årsunger som forsvant ble antatt å være død. Ungene ble merket med radiosendere på våren som ett-åring, mens de fremdeles var sammen med mora. Tidspunkt for start av beregning av

overlevelse var våren når bjørnene kom ut av hiet, fordi det var da alle bjørner som skulle merkes ble merket eller ommerket.

Overlevelseshraten benyttet i den individ-baserte simulering-modellen ble beregnet ved bruk av Kaplan-Meier metoden (Kaplan og Meier 1958). Dødsfall forårsaket av merking inngikk ikke i disse beregningene.

Antall årsunger ble bestemt gjennom observasjon av hunnbjørnene, oftest fra fly, så snart som mulig etter at de forlot hiet. I sør ble hiene besøkt, men dette var vanligvis ikke mulig i nord p.g.a. vanskelige terrengforhold og få veier. Ungene ble talt igjen ved brunsttidens slutt rundt midsommer, og igjen like før familien gikk i hiet. Det største antallet unger observert ble benyttet som estimat for antall unger som forlot hiet.

Antall bjørner som inngikk i datagrunnlaget for overlevelse og kullstørrelse er sammenfattet i **tabell 3.1**.

3.4 Den skandinaviske brunbjørnen: livshistorie

Alder ved første reproduksjon varierte mellom nord og sør. I nord fødte ingen av 8 hunnbjørner unger ved 4-års alderen, mens 5 av 7 hunnbjørner fødte for første gang som 5-åring. To hunnbjørner som ikke hadde født tidligere hadde unger som 6-åring. I sør fødte 6 av 12 hunnbjørner allerede ved 4-års alderen. 4 av 6 hunnbjørner var førstefødende som 5-åring. Vi hadde i sør ingen førstegangsfødende 6-åringer, men antok at alle som ikke hadde født tidligere gjorde det ved denne alder. Ingen forskjell ble funnet i den gjennomsnittlige kullstørrelsen mellom førstefødende ($\bar{x} = 2.4$, $N=5$) og hunnbjørner som hadde født tidligere ($\bar{x} = 2.4$, $N=17$, $t=0.11$, $df=20$, $P > 0.1$). Som forventet ut fra dette, ble det ikke funnet noen aldersavhengig variasjon i kullstørrelsesfordelingen (**tabell 3.1**).

Den gjennomsnittlige kullstørrelsen var ikke signifikant forskjellig ($t = 0.04$, $df = 52$, $P > 0.1$) i de to sub-populasjonene ($\bar{x} = 2.4$ både i den nordlige ($N = 22$) og den sørlige ($N = 31$) bestanden).

Tabell 3.1 Overlevelse og reproduksjon hos brunbjørn i den nordlige (N) og sørlige (S) bestanden i årene 1984-1995. M= Hann, F= Hunn. - Survival and reproduction in brown bears in northern (N) and southern (S) Scandinavia in the years 1984-1995. M= male. F=female.

| Område Area | Kjønn Sex | Alder Age | Overlevelse Survival | N for overlevelse N for survival | Andel hunnbjørner med hvert antall årsunger Proportion of females with the given number of offspring | | | | |
|----------------|--------------|------------------|-------------------------|---|---|------|------|------|------|
| | | | | | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 |
| N | M+F | 0 | 0.9800 | 50 | | | | | |
| | | 1 | 0.8947 | 19 | | | | | |
| | | 2 | 0.8889 | 10 | | | | | |
| | | 3 | 1.000 | 8 | | | | | |
| | | 4 | 0.8750 | 8 | | | | | |
| S | M+F | 5+ | 0.9230 | 15 (54 år-years) | 0.58 | 0.06 | 0.19 | 0.13 | 0.04 |
| | | 0 | 0.7162 | 74 | | | | | |
| | | 1 | 0.8067 | 22 | | | | | |
| | | 2 | 1.0000 | 13 | | | | | |
| | | 3 | 1.0000 | 11 | | | | | |
| | | 4 | 1.0000 | 10 | 0.57 | 0.06 | 0.17 | 0.20 | 0 |
| 5+ | 0.9661 | 18 (62 år-years) | 0.57 | 0.06 | 0.17 | 0.20 | 0 | | |

4 Levedyktighet av en aldersstrukturert bestand

4.1 Innledning

Teoretiske analyser av stokastiske bestandsmodeller vil være et viktig hjelpemiddel i utarbeidingen av forvaltningsstrategier for trua og sårbare arter (Boyce 1992). Problemet for en praktisk anvendelse av de generelle resultatene oppsummert i kapittel 2 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. Det har videre vært uklart om, og eventuelt hvordan, bestandsutviklingen kan beskrives tilnærmet som diffusjonsprosesser. Lande og Orzack (1988) viste hvordan aldersstrukturerte populasjoner uten demografisk stokastisitet kan tilnærmes med diffusjon når miljøstokastisiteten i overlevelse og reproduksjon er liten. De var imidlertid ikke i stand til å inkludere demografisk stokastisitet i sine analyser, men antydte viktigheten av å utvikle slike tilnærmelser. Dette problemet er løst av Engen og Bakke (in prep.). Denne metoden er presentert i Appendiks 1.

4.2 Definisjoner

I kapittel 2 har vi gitt en generell innføring i hvordan både demografisk varians og miljøvariens påvirker sjansen for at en bestand dør ut. For å kunne estimere disse størrelsene trenger vi imidlertid en mer presis definisjon. Dessuten må begrepene utvides til også å omfatte aldersstrukturerte populasjoner.

Vi tar utgangspunkt i en populasjon der alle voksne individer har de samme egenskaper med hensyn til overlevelse og reproduksjon, spesielt ingen aldersstruktur. Bidraget (R_i) av et individ i til neste sesong er antall hunnlige avkom som overlever pluss 1 dersom hunnen overlever til neste sesong (Sæther og Engen 1997, Engen et al. in prep., Sæther et al. in prep.). Anta at $\text{Var}(R_i)$ er den samme for alle i og at $\text{cov}(R_i, R_j)$ er like for alle (i, j) med $i \neq j$, og la N være bestandsstørrelsen. Den demografiske variansen defineres da som

$$\sigma_d^2(N) = \text{var}(R_i) - \text{cov}(R_i, R_j) = \frac{1}{2} \text{var}(R_i - R_j) \quad (4.1)$$

der $i \neq j$. Denne parameteren beskriver variasjonene mellom individene innen samme sesong (se kapittel 2), og kan altså generelt være avhengig av bestandsstørrelsen.

I et variabelt miljø vil den midlere verdien av R_i kunne variere fra år til år p.g.a. variasjoner i næringsforhold, predasjonstrykk etc. Denne miljøvariansen kan defineres som

$$\sigma_e^2(N) = \text{cov}(R_i, R_j), \text{ for } i \neq j \quad (4.2)$$

der $i \neq j$ og R_i og R_j fremdeles er bidrag innen samme år. Som det framgår av (4.1) og (4.2) vil beregningene av både σ_d^2 og σ_e^2 kreve data over individuell variasjon i reproduksjonssuksess og dødelighet.

Legg merke til at miljøvariansen er definert som en kovarians og

derfor også kan være negativ dersom det er sterk intraspesifikk konkurranse (Engen et al. in prep.). Vi velger likevel å benytte begrepet «miljøvariens» siden dette allerede er innarbeidet (se kapittel 2).

La ΔN være endringen i populasjonsstørrelse fra en sesong til den neste. Ut fra definisjonene (4.1) og (4.2) er da

$$\text{var}(\Delta N) = \sigma_d^2(N)N + \sigma_e^2(N)N^2 \quad (4.3)$$

(Engen et al. in prep.). I en analyse av data fra kjøttmeisbestanden i Wytham Wood, England viste Sæther et al. (in prep.) at spesielt den demografiske variansen avtok med økende bestandsstørrelse. Det er derfor viktig å ta hensyn til bestandstettheten i beregningene av σ_d^2 og σ_e^2 i tetthetsregulerte bestander.

En diffusjonsprosess er en prosess som er kontinuerlig i tid og rom og er beskrevet ved prosessens infinitesimale forventning og varians. For et lite tidsintervall Δt er $E(\Delta N) = \mu(N)\Delta t + o(\Delta t)$, hvor $\mu(N)$ er prosessens infinitesimale forventning, og $E(\Delta N)^2 = \nu(N)\Delta t + o(\Delta t)$, hvor $\nu(N)$ er den infinitesimale variansen. Det kan by på store metodiske fordeler å tilnærme diskrete prosesser med diffusjoner fordi en rekke kjente resultater for diffusjonsprosesser da kommer til anvendelse (Karlin og Taylor 1981 gir en oversikt over en rekke slike resultater). En aldersstrukturert bestand uten tetthetsregulering i et stokastisk miljø kan tilnærmes med en diffusjon med $\mu(N) = rN$ og $\nu(N) = s_d^2 N + s_e^2 N^2$ (Engen og Bakke in prep., Appendiks 1) Denne tilnærmelsen kan benyttes til å utvikle metoder for beregning av de tre nøkkelparametrene r , s_d^2 og s_e^2 ut fra de stokastiske egenskapene til de aldersbestemte overlevelses- og reproduksjonsratene. Rent matematisk svarer nå r , s_d^2 og s_e^2 til begrepene spesifikk vekstrate, demografisk varians og miljøvariens.

En slik beskrivelse av bestandsutviklingen ved hjelp av en diffusjonsprosess gir muligheter til å utlede flere parametre som er viktig i levedyktighetsberegninger av trua eller sårbare arter (Appendiks 1, Engen og Bakke in prep.).

Vi antar at en bestand dør ut når $N = 1$. En slik bestand uten tetthetsregulering med bestandsstørrelse N når $t = 0$, og hvor s_d^2 og s_e^2 er uavhengig av bestandsstørrelsen, vil enten vokse mot uendelig eller før eller siden dø ut. Bestanden vil dø ut med sannsynlighet 1 dersom

$$r_0 = r - \frac{1}{2}s_e^2 < 0$$

Dersom $r_0 > 0$ er sannsynligheten for at bestanden dør gitt ved

$$\left(\frac{\alpha + N}{\alpha + 1}\right)^{-\beta}$$

hvor $\alpha = \frac{s_d^2}{s_e^2}$ og $\beta = \frac{2r_0}{s_e^2}$. Variansene s_d^2 og s_e^2 er definert i

likningene (5) og (6) i Appendiks 1. Forventet tid til bestanden dør ut gitt $r_0 < 0$ kan finnes ved å integrere Green-funksjonen for prosessen fra 1 til uendelig (Lande et al. 1995). Resultatet er gitt ved likning (8) i Appendiks 1.

Som vist i Appendiks 1 vil bestandens spesifikke vekstrate $E(\Delta \ln N)$, alltid være liten for små verdier av N dersom den demo-

grafiske variansen er positiv. Hvis $r_0 > 0$ finnes da en *kritisk bestandsstørrelse* (C) hvor den spesifikke vekstraten vil være lik 0.

Ved lavere bestandstetthet vil da den spesifikke vekstraten bli negativ. Som vist i ligning (13) i Appendiks 1 får vi at

$$C = \frac{s_d^2}{2r - s_e^2} = \frac{s_d^2}{2r_0}$$

for $r_0 = r - \frac{1}{2}s_e^2 > 0$. Hvis $r_0 < 0$ defineres $C = \infty$ fordi

vekstraten til $\ln(N)$ da vil alltid være negativ for alle N .

Kritiske populasjonsstørrelser kan også defineres ut fra sannsynligheten for at bestanden før eller siden dør ut. Dersom denne skal være mindre enn p , må N være større enn

$$N_p = \frac{p \frac{s_e^2}{2r_0} (s_d^2 + s_e^2) - s_d^2}{s_e^2}$$

(ligning (14) i Appendiks 1).

4.3 Individbasert simuleringsmodell

Det ble utarbeidet en individbasert simuleringsmodell, der det ble tatt utgangspunkt i en startbestand med dyr av kjent alder og kjønn rett etter reproduksjon. For hver enkelt hunnbjørn ble antall år siden hun sist fødte angitt, samt antall gjenlevende unger (dersom hun fødte denne sesongen).

Dødeligheten av ungene i løpet av det første leveåret ble delt i to kategorier. Først ble død av hele ungekullet modellert (forårsaket av en felles ytre faktor). Denne sannsynligheten for at hele kullet skulle gå tapt (p_k) avhang av alderen til mora, og om hun var i live. Deretter ble en individavhengig dødsrisiko (p_i) modellert. Om slik død inntraff, var uavhengig fra unge til unge. Også denne sannsynligheten var avhengig av alderen til mora, og om hun var i live. Sannsynligheten for at en unge overlever (P) ble dermed

$$P = (1 - p_k)(1 - p_i)$$

Naturlig død av dyr ≥ 1 år ble først modellert for tidsrommet januar-juli. Deretter ble jaktuttaket modellert, og til slutt naturlig død i tidsrommet august-desember. Døds sannsynligheten varierte med kjønn og alder (**tabell 3.1, 4.1**).

Sannsynligheten for kjønnsmodning ved en bestemt alder var bestemt ut fra data (se kapittel 3), og første fødsel ble modellert i henhold til disse. Deretter ble sannsynligheten for første fødsel gjort avhengig av antall år siden forrige fødsel (1 - 4 år), og av om hele kullet døde. Dette ville i så fall framskynde tidspunktet for ny fødsel (se **tabell 4.2**).

Gitt at fødsel finner sted, ble fødsel av 1, 2, 3 eller 4 unger modellert med gitte aldersuavhengige sannsynligheter (**tabell 4.2**).

Tabell 4.1 Mortalitetsparametre benyttet i de individbaserte simuleringene i de to bestandene. p_k = sannsynligheten for tap av hele kullet. p_i = sannsynligheten for at en enkelt unge skal dø. - Mortality parameters used in the individual-based simulation model in the two populations. p_k = probability of mortality of the whole litter, p_i = probability of mortality of a single juvenile.

| Parameter - Parameter | Bestand - Population | |
|--|-------------------------|---------------|
| | Sør South | Nord North |
| p_k | | |
| Mor død <i>Mother dead</i> | 0.9 | 0.9 |
| Mor 4-5 år <i>Mother 4-5 years</i> | 0.56 | 0.045 |
| Mor ≥ 6 år | 0.21 | 0.045 |
| p_i | | |
| Mor død | 0.9 | 0.9 |
| Mor 4-5 år | 0.14 | 0.02 |
| Mor ≥ 6 år | 0.096 | 0.02 |
| Dødelighet januar-juli, hanner <i>Mortality, Jan-July, males</i> | | |
| 1 år <i>1 year</i> | 0.051 | 0.15 |
| 2 år | 0.00 | 0.082 |
| 3 år | 0.17 | 0.10 |
| 4 år | 0.00 | 0.14 |
| ≥ 5 år | 0.00 | 0.00 |
| Dødelighet januar-juli, hunner <i>Mortality, Jan-July, females</i> | | |
| 1 år <i>1 year</i> | 0.15 | 0.11 |
| 2 år | 0.00 | 0.11 |
| 3 år | 0.00 | 0.00 |
| 4 år | 0.00 | 0.00 |
| ≥ 5 år | 0.018 | 0.022 |
| Dødelighet august-desember, hanner <i>Mortality, Aug-Dec, males</i> | | |
| 1 år <i>1 year</i> | 0.00 | 0.00 |
| 2 år | 0.00 | 0.15 |
| 3 år | 0.21 | 0.12 |
| 4 år | 0.00 | 0.20 |
| ≥ 5 år | 0.072 | 0.21 |
| Dødelighet august-desember, hunner <i>Mortality, Aug-Dec, females</i> | | |
| 1 år <i>1 year</i> | 0.074 | 0.00 |
| 2 år | 0.00 | 0.00 |
| 3 år | 0.00 | 0.00 |
| 4 år | 0.00 | 0.13 |
| ≥ 5 år | 0.035 | 0.041 |

For hver kombinasjon av sub-populasjon (sør eller nord), vekstrate i bestanden (naturlig og med jaktuttak, d.v.s. redusert med 0.05, 0.10 og 0.15) og startbestand (3, 5 eller 10 individer) ble det gjort 10 simuleringer.

For å trekke startbestandene med 3, 5 og 10 hunndyr (≥ 1 år), ble først en konstruert bestand med en startbestand på ca. 100 dyr simulert over ca. 20 år. Dette ble gjort med parametre for den

sørlige og nordlige bestanden slik at to startbestander med over 1000 dyr ble generert med bruk av parametrene i **tabell 4.1** og **4.2**. Startbestander med 3 hunnbjørner ble generert ved å trekke individer fra disse store bestandene, 10 startbestander i både sør og nord. Hvis en mor med unger yngre enn ett år ble trukket ut, ble også mor og søsken tatt med dersom dette ikke medførte at startbestanden ble større enn 3 hunndyr. I så fall ble trekningen forkastet. Samme framgangsmåte ble valgt for å danne startbestander med 5 og 10 hunner, slik at 60 delbestander ble generert.

Simuleringene ble gjort til bestanden nådde 10 000 individer, og maksimalt i 100 år.

Tabell 4.2 Fekunditetsparametre benyttet i de individbaserte simuleringene i de to bestandene. p_f : sannsynlighet for tid til neste fødsel gitt at kullet ikke dør som 0-åringer. - Fecundityparameters used in the individual-based simulations in the two populations. p_f : probability of time to next birth given that the litter survives the first year of life.

| Parameter - Parameter | Bestand - Population | |
|--|-------------------------|---------------|
| | Sør South | Nord North |
| Sannsynlighet for første fødsel Probability for the first birth | | |
| 4 år | 0.50 | 0.00 |
| 5 år | 0.25 | 0.71 |
| 6 år | 0.25 | 0.29 |
| p_f | | |
| 2 år | 0.89 | 0.42 |
| 3 år | 0.11 | 0.50 |
| 4 år | 0.00 | 0.08 |
| Sannsynlighet for tid til neste fødsel at kullet dør som 0-åringer Probability of time to next birth given that the litter dies in the first year of life | | |
| 2 år | 0.89 | 0.42 |
| 3 år | 0.11 | 0.50 |
| 4 år | 0.00 | 0.08 |
| Sannsynlighet for antall unger Probability for the number of offspring | | |
| 1 | 0.13 | 0.14 |
| 2 | 0.42 | 0.45 |
| 3 | 0.42 | 0.32 |
| 4 | 0.03 | 0.09 |

5 Sårbarhetsberegninger av den skandinaviske brunbjørn-bestanden

5.1 Innledning

Som det framgår i kapittel 2 og 4 kan levedyktigheten til en liten bestand beregnes dersom man har kunnskap om vekstraten i bestanden og størrelsen på den demografiske variansen og miljøvariansen. Gjennom det skandinaviske bjørneprosjektet (se kapittel 3) foreligger data som muliggjør slike levedyktighetsberegninger.

5.2 Demografiske parametre

Ingen signifikante ($P > 0.1$) forskjeller ble funnet hverken i overlevelse eller reproduksjon i noen av de to bestandene blant hunner som er 4 år eller eldre. I de videre beregningene ble derfor alle disse individene slått sammen til en årsklasse. Vi antar også at fordelingen til antall avkom ikke varierer fra sesong til sesong slik at vi bare trenger å modellere den demografiske stokastiske komponenten av reproduksjonen. Dette skyldes at ingen signifikant årsvariasjon ble funnet hverken i kullstørrelse eller sannsynligheten for at en hunnbjørn skal føde (Swenson og Sandegren upublisert). Derimot kan sannsynligheten for overlevelse variere stokastisk fra år til år blant annet p.g.a. variasjoner i miljøforholdene. Modelleringen av stokastisiteten i $p(x,t)$, sannsynligheten for at en x -åring i år t overlever til alder $x+1$, er vist i Appendiks 2.

Resultatene av analysene av aldersvariasjonen i overlevelse viser stor overlevelse for alle aldersgrupper i begge bestandene. En forskjell ble imidlertid funnet mellom den nordlige og sørlige bestanden i mønsteret av den aldersavhengige variasjonen (**tabell 5.1**). I sør øker sannsynligheten for å overleve med økende alder mens den i nord faktisk avtar. Dette skyldes sannsynligvis at eldre individer i nord er mest utsatt for irregulær avgang. En vesentlig årsak til den høyere avgangen i de yngste aldersgruppene i sør er muligens intraspesifikk predasjon på ungene av eldre hannbjørner (Swenson et al. i 1997). I sør har man større variasjon mellom sesongene i overlevelse blant de yngste enn blant de eldste aldersklassene (**tabell 5.1**). En slik aldersavhengig miljøeffekt som reduserer den forventete overlevelsen, er ikke til stede i den nordlige bestanden. En mulig årsak til denne forskjellen kan være en geografisk forskjell i den sosiale strukturen av bjørnebestandene gjennom en større beskatning av voksne hannbjørner i sør enn i nord. En konsekvens av dette er større tap av årsunger i den sørlige bestanden (Swenson et al. i 1997).

Både i den nordlige og sørlige bestanden ble det funnet en høy vekstrate, r . I nord er estimatet $\hat{r} = 0.13$, mens det er noe høyere i sør, $\hat{r} = 0.15$ (**figur 5.1a, 5.2a**). Fordelingen av bootstrap-replikaterne viser imidlertid at dette estimatet er relativt usikkert i begge bestandene. Sannsynligheten for at et bootstrap-replikat for \hat{r} skal være > 0 er likevel svært stor i begge bestandene.

I begge bestandene ble det funnet en demografisk varians signifikant større enn 0 (**figur 5.1b, 5.2b**). I nord er $\hat{\sigma}_d^2 = 0.180$, mens den i sør er noe mindre, $\hat{\sigma}_d^2 = 0.155$. Som

for r er usikkerheten i estimatet høy, men sannsynligheten er svært stor for at bootstrap-replikatene for s_d^2 blir > 0.1 i begge bestandene.

Større forskjell mellom de to delbestandene ble funnet i størrelsen på miljøvariansen (s_e^2). I nord er miljøvariansen estimert til $\hat{s}_d^2 = 0.003$. Selv om usikkerheten i estimatet er svært stor, viser fordelingen av bootstrap-replikatene at s_e^2 antagelig er > 0 i denne bestanden (**figur 5.1c**). I sør gir observasjonene ikke grunnlag for å påstå at $s_e^2 > 0$ (**figur 5.2c**). Med andre ord er årsvariasjonen i r større i nord enn i sør.

Tabell 5.1 Den estimerte aldersavhengige overlevelse $p(x, t)$ i den nordlige og sørlige bjørnebestanden, der x er alder og t tid. Stokastisiteten i $p(x, t)$ modelleres ved å anta at logit-verdien er normalfordelt, d.v.s. $\text{logit}[p(x, t)] = \phi(x) + \varphi(x)U_t$, hvor $\phi(x)$ og $\varphi(x)$ er funksjoner av alderen x og U_t er en sekvens av uavhengige normalfordelte variable. $\phi(x)$ og $\varphi(x)$ blir da henholdsvis forventning og standardavvik til $\text{logit}[p(x, t)]$.

$$\beta(x) = \frac{e^{\phi(x)}}{1 + e^{\phi(x)}}$$

som er overlevelsen når vi setter $\varphi(x)$ (eller U_t) lik 0, d.v.s. vi ignorerer miljøstokastisiteten. $\phi(x)$ viser hvordan miljøstokastisiteten i overlevelsen avhenger av alder. - The estimated age-specific survival $p(x, t)$ in the northern and southern population. The stochasticity in $p(x, t)$ is modelled by assuming that the logit-value is normally distributed, i.e. $\text{logit}[p(x, t)] = \phi(x) + \varphi(x)U_t$, where $\phi(x)$ and $\varphi(x)$ are functions of age x and U_t is a sequence of independent normally distributed variables. $\phi(x)$ and $\varphi(x)$ then become the expectation and standard deviation of $\text{logit}[p(x, t)]$.

$$\beta(x) = \frac{e^{\phi(x)}}{1 + e^{\phi(x)}}$$

which is the survival when $\varphi(x)$ (or U_t) is set to 0, i.e. the environmental stochasticity is excluded. $\phi(x)$ shows the age-specificity in the environmental stochasticity.

| Alder Age | Bestand Population | $\beta(x)$ | $\varphi(x)$ | Forventet overlevelse Expected survival |
|--------------|-----------------------|------------|--------------|--|
| 0 | Nord North | 0.9601 | 0.0000 | 0.9601 |
| | Sør South | 0.8320 | 1.3136 | 0.7720 |
| 1 | Nord | 0.9517 | 0.0000 | 0.9517 |
| | Sør | 0.8867 | 0.6732 | 0.8697 |
| 2 | Nord | 0.9416 | 0.0001 | 0.9416 |
| | Sør | 0.9252 | 0.3450 | 0.9217 |
| 3 | Nord | 0.9296 | 0.0001 | 0.9296 |
| | Sør | 0.9513 | 0.1768 | 0.9507 |
| 4+ | Nord | 0.9153 | 0.0004 | 0.9153 |
| | Sør | 0.9687 | 0.0906 | 0.9685 |

5.3 Bestandsutvikling

5.3.1 Diffusjonstilnærming

Ved å anta at bestands-svingningene kan tilnærmes med en diffusjonsprosess (se Appendiks 1) kan man benytte parametrene i **figurene 5.1 og 5.2** til å simulere bestandsvariasjonene i den nordlige og sørlige bestanden. Simuleringen er ment å illustrere de teoretiske beregningene av sannsynligheten for at populasjonen dør ut.

Ved å hente parametre fra fordelingene i **figurene 5.1 og 5.2** generert fra bootstrap-replikatene kan man undersøke hvordan usikkerhet i parameterestimatene reduserer muligheten for prediksjon av bestandsutviklingen. I **figurene 5.3 og 5.4** er det gjengitt 10 ulike simuleringer av bestandsutviklingen i henholdsvis den nordlige og sørlige bestanden med forskjellig bestandsstørrelse som utgangspunkt. For hver enkelt simulering er parametrene hentet fra den simultane bootstrap-fordelingen til (r , s_d^2 , s_e^2). Den høye vekstraten i bestanden gjør at sjansen for at selv små bestander vil dø er liten uansett hvordan trekningen fra bootstrap-fordelingen faller ut. Både i nord og sør vil en bestand på bare 3 hunndyr (≥ 1 år gamle) ha stor sjanse for å overleve. Selv når vi starter med så få individer som 5 hunner (≥ 1 år gamle) dør ingen av de simulerte bestandene ut i løpet av en periode på 200 år.

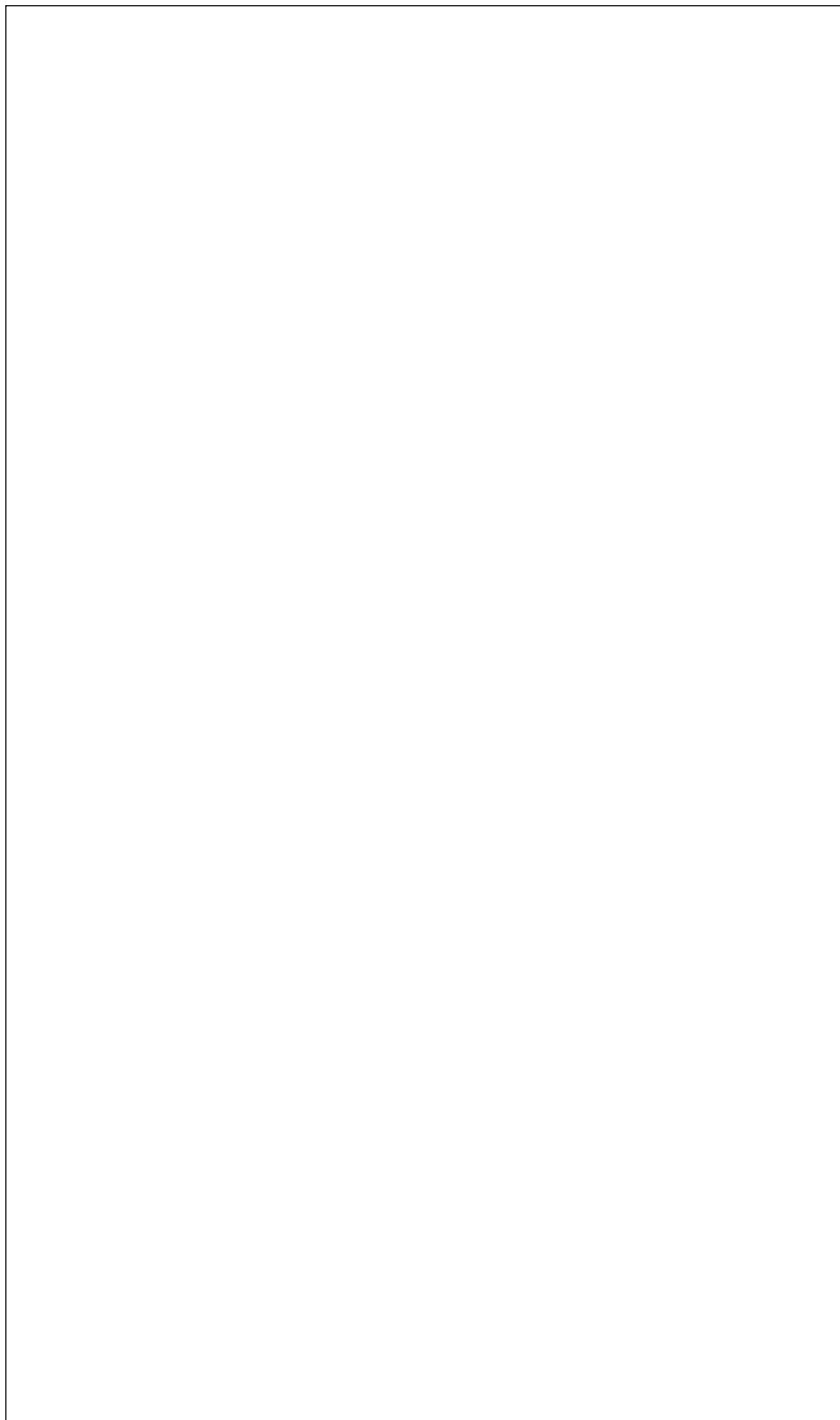
En viktig årsak til den raske bestandsveksten i selv små bestander er den høye overlevelsen av voksne individer i begge bestandene (**tabell 5.1**). Selv en svak nedgang i denne overlevelsen øker sjansen betraktelig både i nord og sør for at bestanden dør ut (**figurene 5.3, 5.4**). Ved f.eks. å fjerne 15 % flere bjørner enn i dag (m.a.o. et tilfeldig totaluttak på 15 % pr. år utover dagens uttak av radiomerkete bjørner) vil sannsynligheten for at en bestand på 10 hunndyr overlever i 100 år være svært lav. **Figur 5.5** illustrerer hvor usikre prediksjonen av populasjonsstørrelsen blir hvis man forsøker å forutsi mange år framover i tid. Usikkerheten skyldes både den demografiske og miljøbestemte variansen i prosessen, og usikkerheten i estimatene for r , s_d^2 og s_e^2 . Likevel viser det seg at nedre endepunkt for 99 %-prediksjonsintervallet for populasjonen i sør etter 100 år er større enn 100 individer hvis utgangsbestanden er 20 hunndyr. En populasjon på denne størrelsen forventes derfor å klare seg i løpet av dette tidsrommet. Hvis vi velger et 95 %-intervall gjelder dette også for en populasjon av tilsvarende i størrelse i nord.

5.3.2 Individbasert simuleringsmodell

Resultatene fra simuleringer av den individbaserte simuleringsmodellen som presentert i kapittel 4.3 viser svært stort samsvar (**figurene 5.6, 5.7**) med simuleringene hvor bestandsutviklingen beskrives ved hjelp av en diffusjonstilnærming (**figurene 5.3, 5.4**). Uten en økning i uttaket ble vekstraten, r , estimert til 0.129 i nord og 0.166 i sør. Dette overenstemmer godt med estimatene fra diffusjonsmodellen (**figurene 5.1a, 5.2a**). Av spesiell betydning er også at disse simuleringene viser en stor sjanse for utdøing når beskatningen av små bestander øker. Dette viser at vår diffusjonstilnærming gir en realistisk beskrivelse av bestandsutviklingen.

Figur 5.1

Bootstrap-fordelingen av vekstraten (r) (a), den demografiske variansen (s_d^2) (b) og miljøvariansen (s_e^2) (c) i den nordlige bestanden av skandinavisk brunbjørn. - The bootstrap distribution of the population growth rate (r) (a), the demographic variance (s_d^2) (b) and the environmental variance (s_e^2) (c) in the northern population of the Scandinavian brown bear.



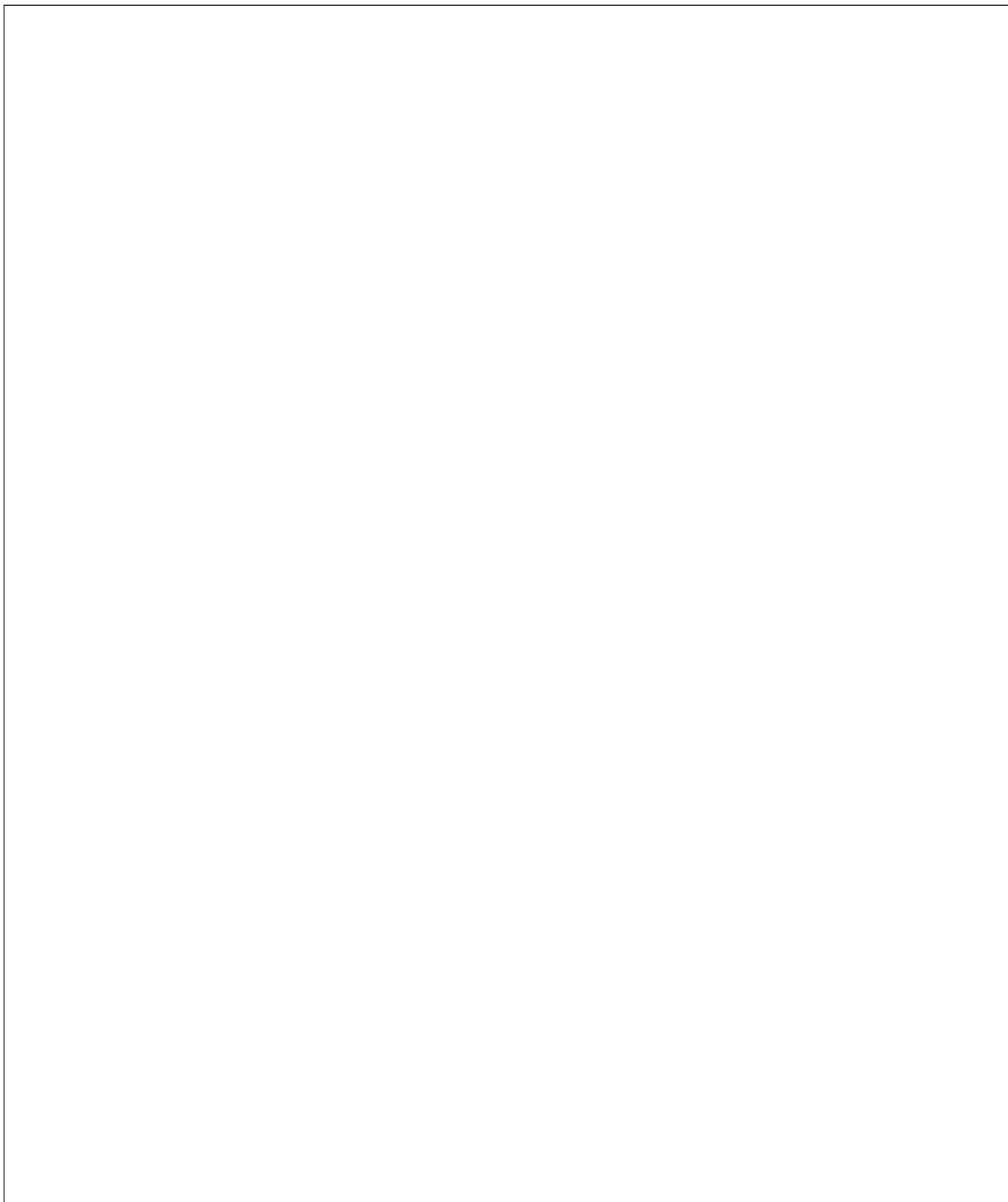
Figur 5.2

Bootstrap-fordelingen av vekstraten (r) (a), den demografiske variansen (s_d^2) (b) og miljøvariansen (s_e^2) (c) i den sørlige bestanden av skandinavisk brunbjørn. - The bootstrap distribution of the population growth rate (r) (a), the demographic variance (s_d^2) (b) and the environmental variance (s_e^2) (c) in the southern population of the Scandinavian brown bear.



**Figur 5.3**

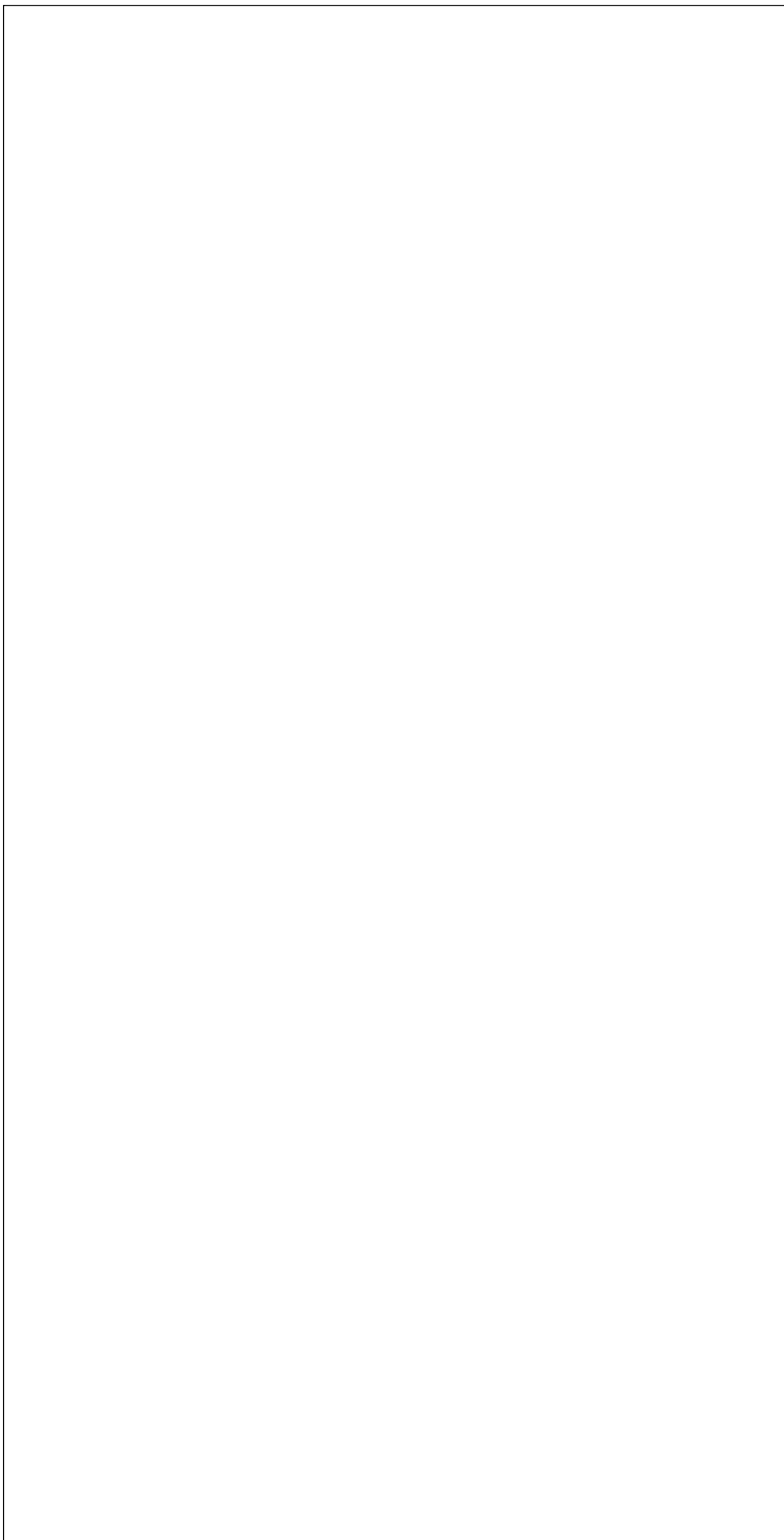
Simulering av utviklingen til den nordlige bestanden med forskjellig utgangsbestand og forskjellig vekstrate. I simuleringene er det antatt at bestandsvekslingene kan beskrives ved hjelp av en diffusjonsprosess. I hver simulering er parametrene hentet ut fra bootstrapfordelingene. - Simulation of the growth of the northern population in relation to initial population size and different population growth rates. We assume that the population fluctuations can be approximated by a diffusion process. In each simulation the parameters are chosen from the bootstrap distribution.

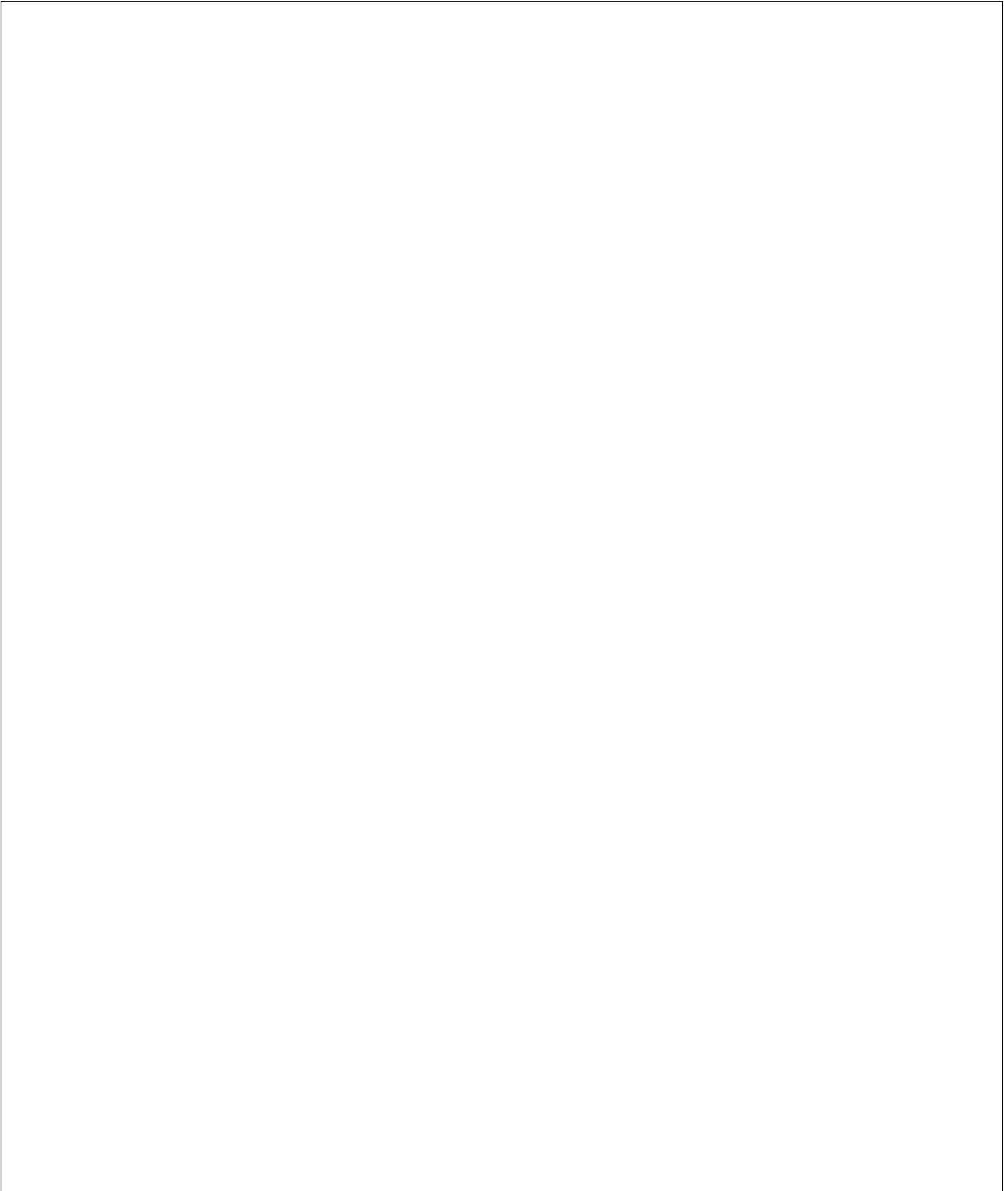
**Figur 5.4**

Simulering av utviklingen til den sørlige bestanden med forskjellig utgangsbestand og ulike vekstrater. I simuleringene er det antatt at bestandsvekslingene kan beskrives ved hjelp av en diffusjonsprosess. I hver simulering er parametrene hentet ut fra bootstrap-fordelingene. - Simulation of the growth of the southern population in relation to initial population size and different population growth rates. We assume that the population fluctuations can be approximated by a diffusion process. In each simulation the parameters are chosen from the bootstrap distribution.

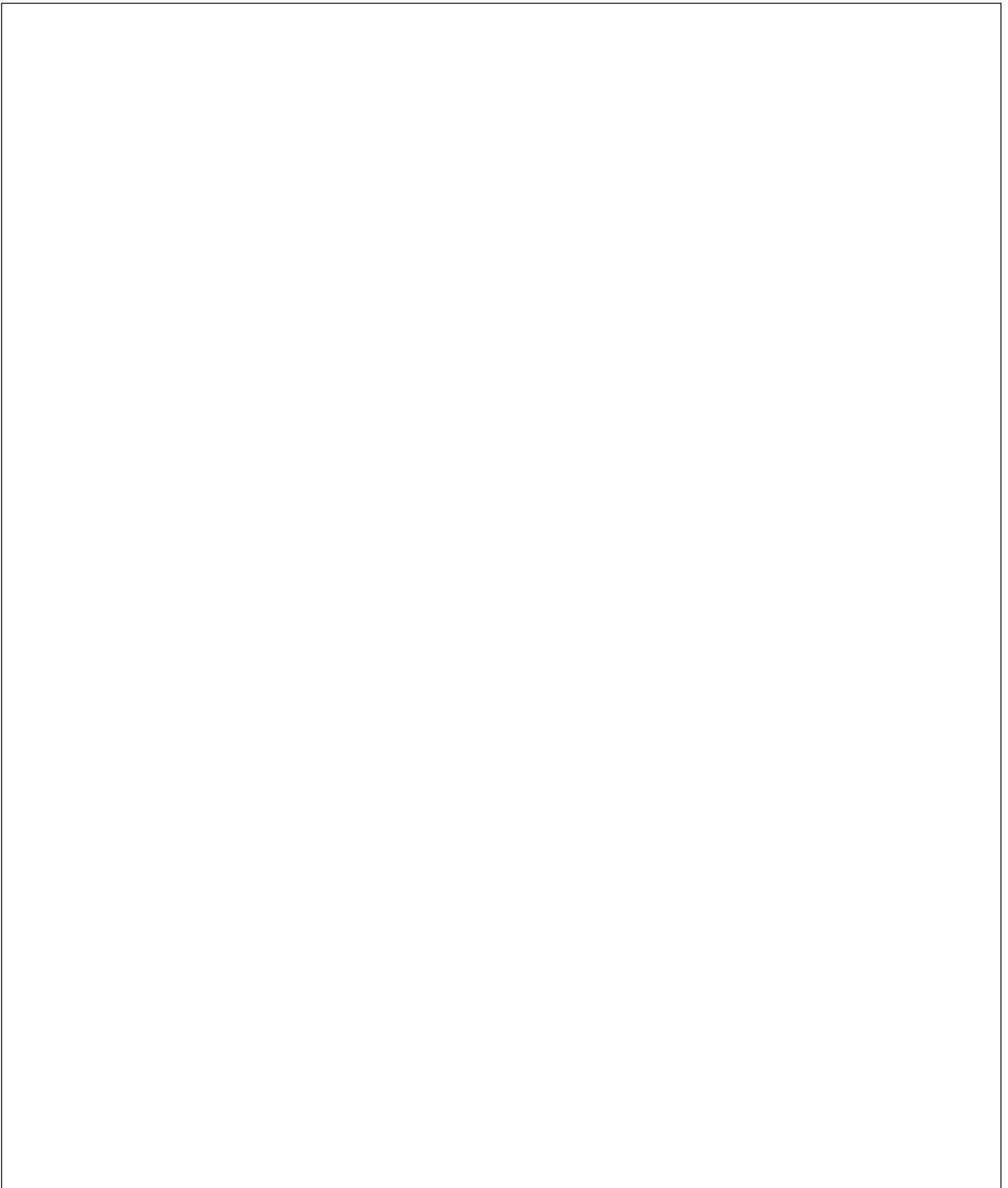
Figur 5.5

Prediksjonsintervall for populasjonsstørrelsen for (a) den nordlige og (b) den sørlige bestanden. Utgangspopulasjonen er på 20 hunnbjørner.
- Prediction interval of the population size in (a) the northern and (b) the southern population. The initial population size was 20 adult females.



**Figur 5.6**

Simulering av utviklingen til den nordlige bestanden med forskjellig utgangsbestand og ulike vekstrater. I simuleringene er den individ-baserte modellen benyttet med parametre gitt i **tabell 4.1 og 4.2**. - The simulation of the population growth of the northern population in relation to different initial population sizes and different population growth rates. In the simulations an individual-based model is used with parameters in **table 4.1 and 4.2**.



Figur 5.7

*Simulering av utviklingen til den sørlige bestanden med forskjellig utgangsbestand og ulike vekstrater. I simuleringene er den individbaserte modellen benyttet med parametre gitt i **tabell 4.1 og 4.2**. - The simulation of the population growth of the southern population in relation to different initial population sizes and different population growth rates. In the simulations an individual-based model is used with parameters in **table 4.1 and 4.2**.*

Det viktigste unntaket er at variasjonen i bestandsutviklingen er mindre ved høye vekstrater i den individbaserte simuleringsmodellen (**figurene 5.6, 5.7**) enn når bestandsutviklingen beskrives ved hjelp av en diffusjon (**figurene 5.3, 5.4**). Dette skyldes at miljøstokastisitet ikke er inkludert i den individbaserte modellen og at det ikke tas hensyn til usikkerheten i parametrene. Som vist i kapittel 2 vil miljøstokastisitet påvirke bestandsutviklingen også av store bestander.

5.4 Tid til utdøing

Ut fra estimatene av vekstraten (r), den demografiske variansen (s_d^2) og miljøvariansen (s_e^2) (**figurene 5.1, 5.2**), kan man regne ut sannsynligheten for at en brunbjørn-bestand vil dø ut når vi varierer bestandsstørrelsen. Vi antar i disse beregningene at ingen tetthetsregulering er til stede (se Appendiks 1). Generelt *avtar* sannsynligheten for at en bestand skal dø ut med økende bestandsstørrelse. For brunbjørn-bestanden er dette illustrert i **figurene 5.3, 5.4, 5.6 og 5.7**. Samtidig *øker* alltid sannsynligheten for at bestanden dør ut med lengden av tidsperioden som betraktes (**figur 5.5**). I både nord og sør når man imidlertid etter en viss tid en terskel hvor det ikke skjer en videre økning med tiden i sjansen for at bestanden dør ut. I sør er denne terskelen nådd allerede etter 30 år mens det i nord skjer først etter ca. 60 år. Sjansen for utdøing vil derfor være relativt uavhengig av om man betrakter en tidsperiode på 50 eller 100 år.

Figurene 5.8 og 5.9 viser bootstrap-fordelingen til sannsynligheten for at en bestand av en gitt størrelse skal dø ut, basert på bootstrap-replikater for (r, s_d^2, s_e^2). Sannsynligheten for at selv en liten bestand skal overleve er relativt høy og øker sterkt med bestandsstørrelsen. Ved små bestandsstørrelser er det imidlertid en viss sjanse for at bestanden dør ut. En økning av uttaket medfører imidlertid at sjansen for at bestanden dør ut øker betraktelig.

Når man skal bestemme den bestandsstørrelsen som er nødvendig for å sikre levedyktighet, er det viktig å ta hensyn til usikkerheten i parameterene. I tilfeller med usikre anslag må man ut fra «Føre var»-prinsippet velge høyere bestandsanslag for levedyktige bestander enn i tilfeller med presise estimater. Vi har tatt hensyn til en slik estimerings-usikkerhet i våre beregninger av *kritiske bestandsstørrelser*. Den kritiske bestandsstørrelsen (C) er den minimale bestandsstørrelsen for positiv vekstrate (se kapittel 4.2 for formelle definisjoner). En forutsetning for å ha en levedyktig bestand er at man har en slik positiv vekstrate. Bootstrap-fordelingen av den kritiske bestandsstørrelsen både i nord og sør viser at en bestand må være større enn 3-4 hunndyr (≥ 1 år gamle) for at vekstraten skal være positiv (**figur 5.10, 5.11**). En levedyktig bestand må minst være av denne størrelse.

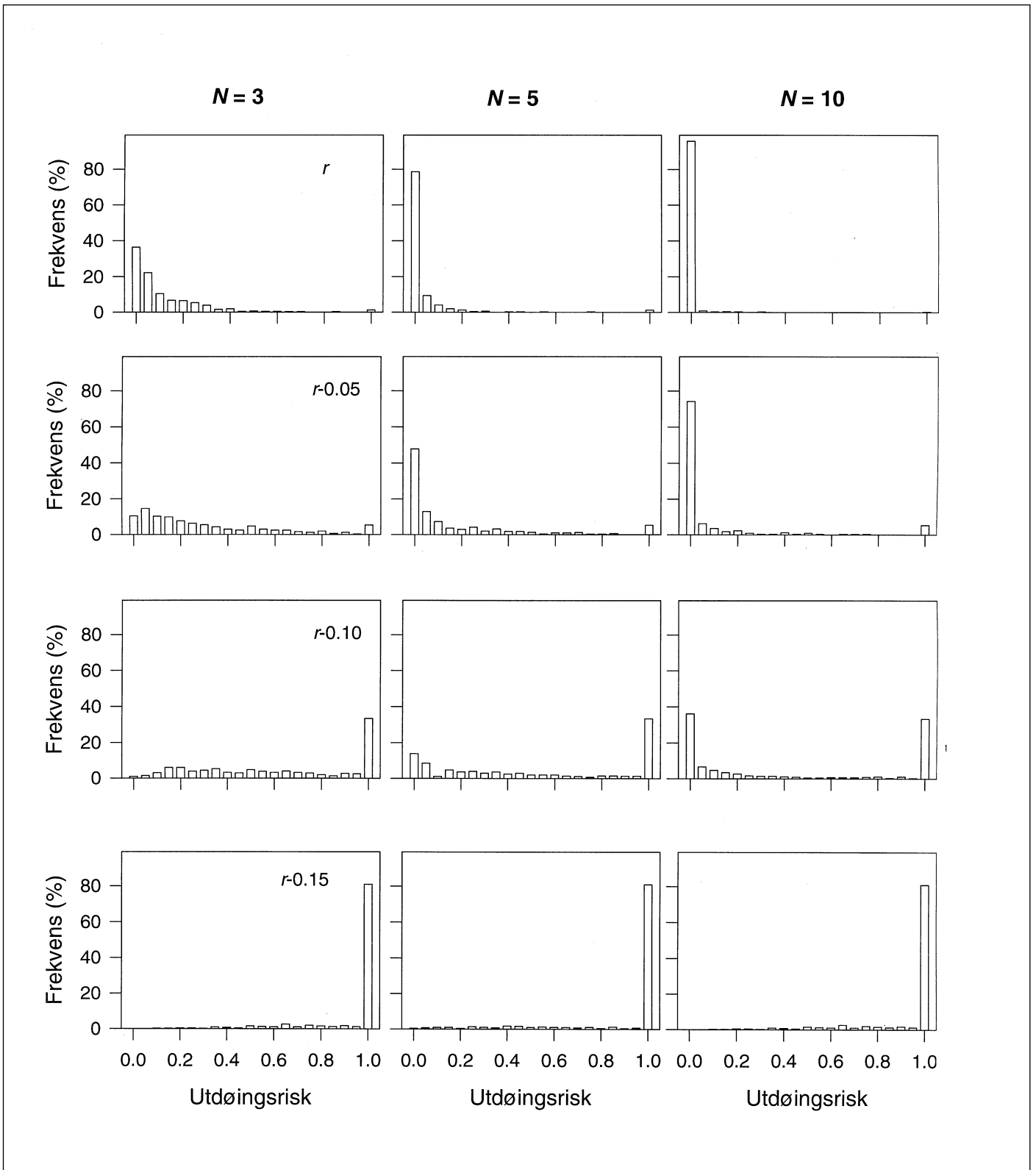
IUCN har foreslått at en bestand er levedyktig når sjansen for at bestanden dør ut i løpet av 100 år er mindre enn 10 % (IUCN 1994). Imidlertid øker sjansen for utdøingen ikke vesentlig etter 50 år slik at i dette tilfellet er ikke perioden som betraktes av avgjørende betydning. Bootstrap-fordelingen av den bestandsstørrelsen hvor sjansen for å overleve er større enn 90 % ($N_{0.90}$) viser at i nord må 8 hunner (≥ 1 år gamle) være til stede (**figur 5.10**). I

sør vil denne bestandsstørrelsen være noe mindre, ca. 6 hunner. Dersom man ønsker å fastsette levedyktighetskriteriet til 95 % sjanse for å overleve, som foreslått av Sæther og Engen (1996), vil den kritiske bestandsstørrelsen $N_{0.95}$ være henholdsvis 9 og 7 hunner i nord og sør (**figurene 5.10, 5.11**).

En reduksjon i vekstraten f.eks. igjennom et økt uttak av voksne dyr har en stor effekt på disse kritiske bestandsstørrelsene (**figurene 5.10, 5.11**). Et totalt uttak på 10 % pr. år utover nåværende uttak av radiomerkete bjørner medfører f.eks. at bestandsstørrelsen må være større enn 25 hunndyr for å oppfylle IUCNs levedyktighetskriterier (IUCN 1994) når vi også tar hensyn til usikkerheten i populasjonsestimatene. På samme måte vil et tilleggsuttak på 15 % medføre at selv svært store bestander ikke vil være levedyktig. Under 5.0 % av bootstrap-replikaterne for estimatene av henholdsvis C , $N_{0.90}$ og $N_{0.95}$ vil være større enn 25 hunndyr ved dagens uttak mens ved et tilleggsuttak på 15 % vil mer enn 82 % av verdiene være større enn denne verdien (**tabell 5.2**). Dette understreker at sjansen for at selv store bestander nær bærekapasiteten K kan dø ut dersom beskatningstrykket øker for mye.

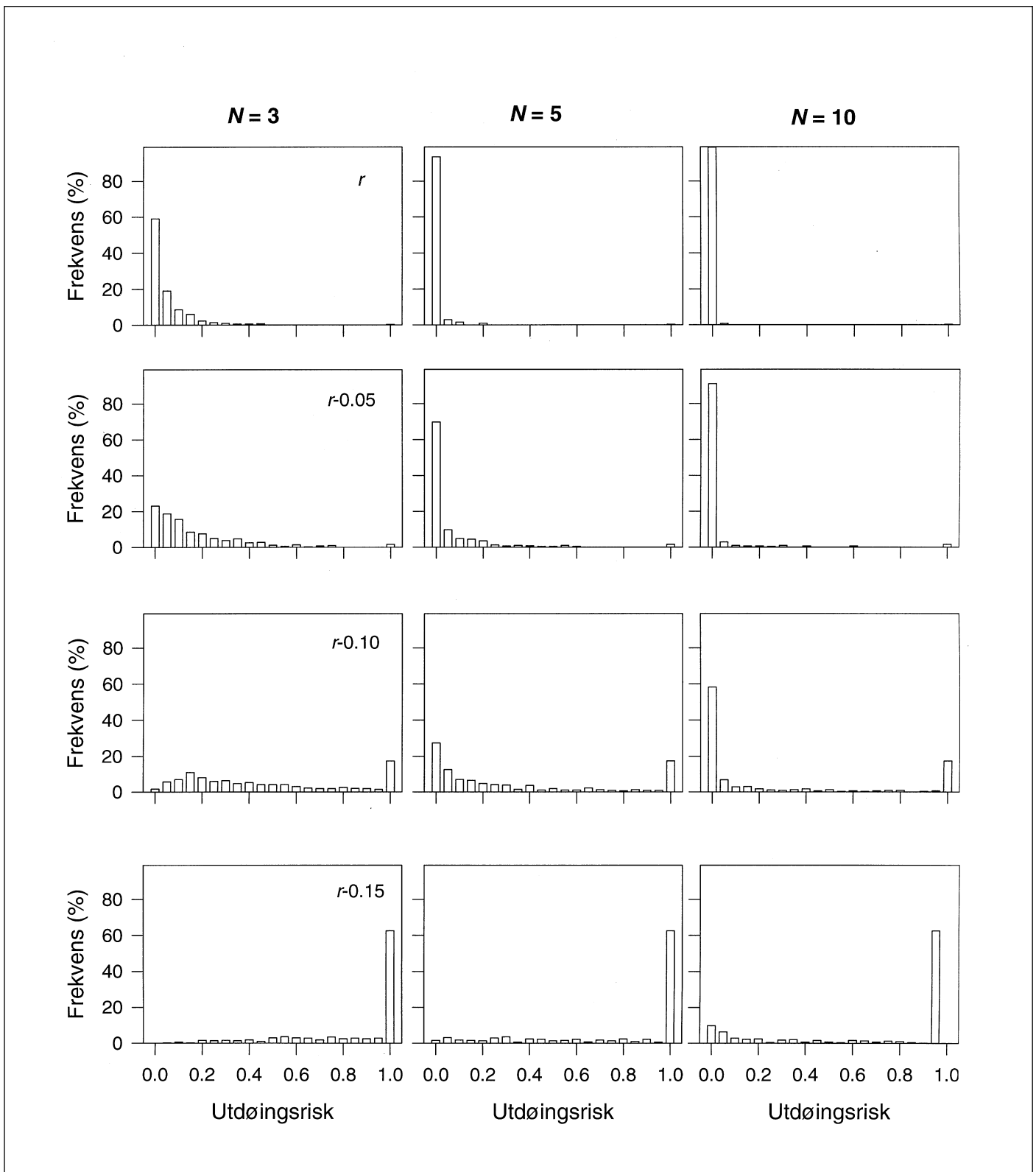
Tabell 5.2 Prosentandelen av bootstrap-replikaterne for den kritiske bestandsstørrelsen (C), og den bestandsstørrelsen hvor sannsynligheten for at bestanden skal overleve er henholdsvis 90 % ($N_{0.90}$) og 95 % ($N_{0.95}$) som er større enn 25 individer for ulike nivå av uttak i den nordlige og sørlige bestanden. Over denne bestandsstørrelsen (25 individer) antas tetthetsregulering å få betydning. - The percentage of the bootstrap replicates that is greater than a critical population size (C) of 25 individuals, and the population size where the probability that the population will survive is 90 % ($N_{0.90}$) and 95 % ($N_{0.95}$), respectively, for different harvest rates in the two populations. Density-dependent factors may have an effect for populations larger than 25 females.

| Uttak Harvest | C | | $N_{0.90}$ | | $N_{0.95}$ | |
|------------------|---------------|--------------|---------------|--------------|---------------|--------------|
| | Nord North | Sør South | Nord North | Sør South | Nord North | Sør South |
| r | 1.4 | 0.0 | 7.8 | 4.6 | 7.8 | 5.0 |
| $r-0.05$ | 6.0 | 1.6 | 14.2 | 11.0 | 13.1 | 9.8 |
| $r-0.10$ | 36.8 | 17.6 | 48.1 | 30.9 | 44.9 | 29.1 |
| $r-0.15$ | 82.6 | 59.0 | 88.5 | 71.0 | 87.2 | 79.0 |



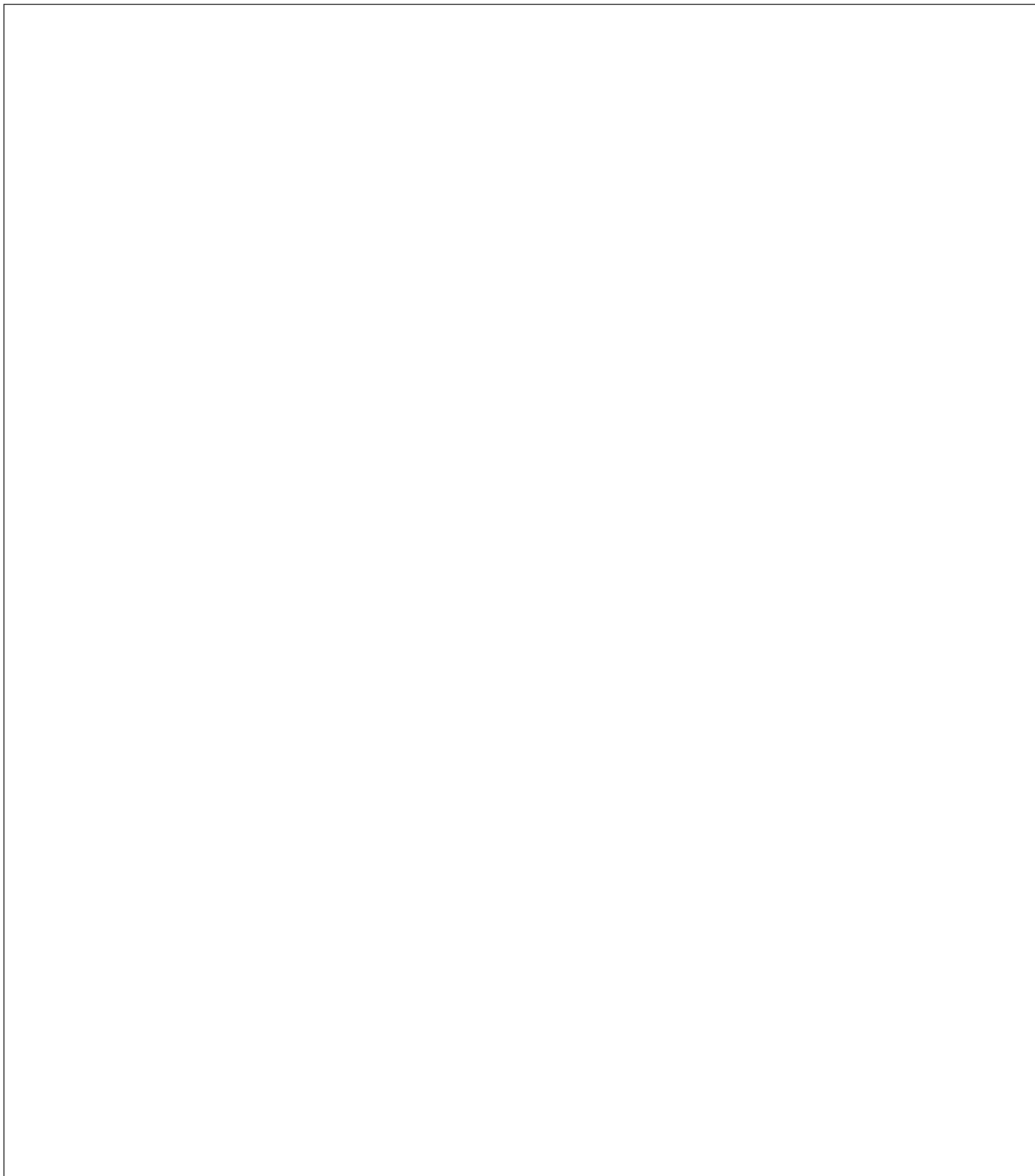
Figur 5.8

Bootstrap-fordelingen av sannsynligheten for at en nordlig bestand av ulik størrelse dør ut for forskjellige vekstrater. - The bootstrap distribution of the probability that a northern population will go extinct in relation to population growth rates and initial population size.



Figur 5.9

Bootstrap-fordelingen av sannsynligheten for at en sørlig bestand av ulik størrelse dør ut for forskjellige vekstrater. - The bootstrap distribution of the probability that a southern population will go extinct in relation to population growth rates and initial population size.

**Figur 5.10**

Bootstrap-fordelingen for estimatene av kritisk bestandsstørrelse (C), og bestandsstørrelsen hvor sannsynligheten for at bestanden skal overleve er henholdsvis 90 % ($N_{0,90}$) og 95 % ($N_{0,95}$) for ulike vekstrater i den nordlige bestanden. Den kritiske bestandsstørrelsen er den minimale bestandsstørrelse hvor vekstraten vil være positiv (se tekst for nærmere forklaring). De kritiske bestandsstørrelsene er bare angitt for bestander hvor eventuell tilstedeværelse av tetthetsregulering antas å være av liten betydning ($N < 25$, se også **tabell 5.2**). - The bootstrap distribution of the estimates of the critical population size (C) of the northern population, and the population size when the probability that the northern population will survive is 90 % ($N_{0,90}$) and 95 % ($N_{0,95}$), respectively, for different harvest rates. Critical population size is the minimum population size where the growth rate will be positive (see text for explanation). The critical population sizes are given only for populations where any potential density-dependent effects is assumed to be of minor importance ($N < 25$, see **table 5.2**).

**Figur 5.11**

Bootstrap-fordelingen for estimatene av kritisk bestandsstørrelse (C), og bestandsstørrelsen hvor sannsynligheten for at bestanden skal overleve er henholdsvis 90 % ($N_{0,90}$) og 95 % ($N_{0,95}$) for ulike nivå av uttak i den sørlige bestanden. Den kritiske bestandsstørrelsen er den minimale bestandsstørrelse hvor vekstraten vil være positiv (se tekst for nærmere forklaring). De kritiske bestandsstørrelsene er bare angitt for bestander hvor eventuell tilstedeværelse av tetthetsregulering antas å være av liten betydning ($N < 25$, se også **tabell 5.2**). - The bootstrap-distribution of the estimates of the critical population size (C) in the southern population, and the population size when the probability that the southern population will survive is 90 % ($N_{0,90}$) and 95 % ($N_{0,95}$), respectively, for different harvest rates. Critical population size is the minimum population size where the growth rate will be positive (see text for explanation). The critical population sizes are given only for populations where any potential density-dependent effects is assumed to be of minor importance ($N < 25$, see **table 5.2**).

6 Diskusjon

6.1 Demografiske karaktertrekk

En høy vekstrate ($r \geq 0.13$) ble funnet i både den nordlige og sørlige bestanden (**figurene 5.1a, 5.2a**). Dette er høyere verdier enn tidligere funnet for brunbjørn i nord-amerikanske bjørnebestander, hvor vekstraten (λ) ikke overstiger 1.1 ($r = 0.0953$) (Servheen et al. 1994, Hovey og McLellan 1996). I grizzly-bjørn bestanden i Yellowstone Nasjonal Park, USA, hvor noen av de beste dataene foreligger, estimerte f.eks. Eberhardt et al. (1994) $\lambda = 1.046$ (± 0.023 (SD)), hvor vekstraten ble beregnet ved hjelp av Euler-Lotka-ligningen ut fra estimater av overlevelse og reproduksjon.

Årsaken til den høye vekstraten hos begge de to skandinaviske delbestandene skyldes en kombinasjon av to forhold: høy overlevelse og stor ungeproduksjon. McLellan (1994) sammenfattet reproduksjonsparametrene fra 16 nordamerikanske stammer av brunbjørn. Begge de skandinaviske stammene hadde de korteste intervallene mellom kullene, den laveste alderen for kjønnsmodning og de største kullstørrelsene. Vi estimerte en høy overlevelse av hunnbjørner helt fra den første fasen av livet (**tabell 5.1**). Spesielt overlevelsen i de yngste aldersklassene er langt høyere i Skandinavia enn i mange nord-amerikanske brunbjørnbestander (Bunnell og Tait 1985). Forskjellen blant eldre hunnbjørner er imidlertid liten, hvor overlevelsen også i nord-amerikanske bestander er 0.90 eller høyere (Eberhardt et al. 1994, Hovey og McLellan 1996). Basert på data fra radiomerkete hunnbjørner fra perioden 1984-94 kalkulerte Boyce (1995) den daglige overlevelseshastigheten for voksne hunnbjørner fra Yellowstone National Park til 0.999861, noe som gir en årlig overlevelse på 0.95. Sammen med en langt høyere ungeproduksjon sammenlignet med nord-amerikanske bestander (Eberhardt et al. 1994), gir dette en svært høy vekstrate i de skandinaviske stammene.

I vår analyse baserer vi oss på at radiomerkete individer har den samme dødsrisiko og reproduksjonsevne som umerkede bjørner. Sannsynligvis er dette ikke tilfellet. Jakt på bjørn var tillatt på ca. 75% av arealet i kommuner i Sverige som var åpen for bjørnejakt, mens hele 67% av de radiomerkete bjørnene befant seg i områder stengt for bjørnejakt i jaktida (Swenson et al. 1994). Dette var fordi bjørnejakt ikke er tillatt i nasjonalparkene i nord og fordi flere store skogsselskaper i sør har hatt en restriktiv holdning til bjørnejakt. Det er dessuten mye som tyder på at ulovlig felling er av mindre omfang i våre studieområder, spesielt i nord (Swenson et al., upubl. data). Alt dette gjør at våre resultater er noe optimistiske. *Våre anslag representerer derfor de absolute minimum for levedyktige bjørnebestander.*

6.2 Levedyktighetsanalysene

I det følgende betrakter vi en bestand som levedyktig kun ut fra demografiske betraktninger, m.a.o. kun basert på en vurdering av sannsynligheten for at bestanden er til stede etter et gitt tidsrom. Vi tar her ikke hensyn til tap av genetisk variabilitet og muligheten for etablering av skadelige mutasjoner i bestanden. Å unngå slike genetiske effekter vil kreve langt større bestandsstør-

relser enn det som er nødvendig for å opprettholde demografisk levedyktighet (Lande 1995). Det er derfor viktig å understreke disse genetiske betraktningene viser at våre beregninger representerer et nødvendig *minimum* for å opprettholde levedyktige bestander.

I våre beregninger har vi antatt en homogen bestand hvor det ikke er emigrasjon eller immigrasjon. Teoretiske analyser viser at migrasjon har stor betydning for den demografiske levedyktigheten til en bestand (Hanski og Gyllenberg 1993). En svært interessant videreføring av de foreliggende analyser vil være en beregning av antall immigranter per år som er nødvendig for å sikre en etablering av en bestand f.eks. over en 10-års periode. Preliminære resultater tyder på at hannbjørner, men ikke hunner, kan flytte fra den ene skandinaviske delbestanden til den andre (Taberlet et al. 1995).

Våre levedyktighetsanalyser er basert på at bestandsutviklingen kan beskrives som en diffusjonsprosess. Teoretiske analyser har vist at dette er mulig selv for små populasjoner dersom vekstraten ikke er for høy (Dennis et al. 1981, Engen og Bakke in prep.) og stokastisiteten ikke for stor (Lande og Orzack 1988, Engen & Bakke in prep.). Anvendelsen av diffusjonstilnærmelsen gjør at man oppnår analytiske uttrykk for flere parametre som bestemmer levedyktigheten til en bestand (Foley 1994, Engen og Bakke in prep.). Videre kan man ved å benytte diffusjonstilnærmelsen estimere de essensielle parametrene fra data. I mange av de simuleringsmodellene som i dag benyttes i levedyktighetsanalyser må man anvende ukjente inngangsvariable basert på ganske tilfeldige gjetninger og parametre som ikke er estimert fra data. Slike gjetninger kan ha store konsekvenser for konklusjonene. Som forventet ut fra dette, fant Mills et al. (1996) svært stor variasjon mellom fire slike vidt anvendte modeller i prediksjonene av sannsynligheten for at en hypotetisk grizzly-bjørn bestand skulle dø ut.

En annen viktig antagelse som er gjort i våre beregninger er at vi har antatt eksponentiell vekst, m.a.o. at det ikke eksisterer noen form for tetthetsavhengig nedgang i reproduksjon eller økning mortalitet. Slike effekter vil være ekstremt vanskelige å påvise hos en så fåtallig og langlevende art som brunbjørn. Mills et al. (1996) foreslår derfor også at alle resultater fra levedyktighetsanalyser bør oppgis både med og uten tetthetsavhengighet til stede. Hos brunbjørn vil eventuelle effekter av bestandsstørrelse på reproduksjon eller dødelighet opptre ved langt større tettheter enn det man finner i dag i Norge og vil derfor være av liten praktisk betydning. Det er imidlertid viktig å understreke at tilstedeværelsen av tetthetsavhengige prosesser vil øke bestandsstørrelsene som er nødvendig for å sikre levedyktige bestander som framstilt i **figur 5.10** og **5.11**. Dette er årsaken til at vi i disse figurene ikke har beregnet sannsynligheten for at relativt store bestander vil dø ut (**tabell 5.2**). Ingen sterk tetthetsavhengighet hverken i reproduksjon eller dødelighet er hittil dokumentert hos brunbjørn (McLellan 1994).

Som forventet ut fra generell teori (Leigh 1981, Goodman 1987, Lande 1993), har vekstraten i bestanden stor innflytelse på sannsynligheten for at en liten brunbjørnbestand dør ut (**figurene 5.8, 5.9, 5.10, 5.11**). Denne vil være sterkt påvirket av endringer i både reproduksjon og mortalitet. Dersom vi antar at en lik an-

del av alle aldersklasser tas ut, vil en nedgang i vekstraten på 5 % medføre at voksenoverlevelsen blant de voksne hunnbjørnene i nord må gå ned fra 0.9685 (**tabell 5.1**) til 0.8707 (**tabell 6.1**). Dette viser at vekstraten er svært følsom for variasjoner i overlevelsesraten, og at levedyktigheten av brunbjørnbestander derfor vil for en stor del vil være bestemt av størrelsen på denne dødeligheten. En slik følsomhet av en bestands levedyktighet for variasjoner i dødeligheten er i samsvar med konklusjonene fra andre levedyktighets-analyser av store rovdyr (Shaffer 1983, Suchy et al. 1985, Stenseth og Steen 1987, Boyce 1995). En analyse av hvordan alders-avhengige endringer i mortaliteten p.g.a. uttak av dyr påvirker sannsynligheten for at en bestand dør ut ligger imidlertid utenfor mandatet for det foreliggende prosjektet.

Våre analyser viser at selv små bestander av brunbjørn kan være levedyktig. Dette er i samsvar med Swenson et al. (1995), som beregnet at så få som 130 bjørner kunne ha vært til stede når bestanden var på det laveste rundt 1930 i de fire reststammene som overlevde utryddelsesforsøket i Sverige i det forrige århundre. Flere reststammer som var tilstede i 1910-20 har imidlertid dødd ut, men de fleste var i Norge, hvor dødeligheten antageligvis var større enn i Sverige p.g.a. mer intens forfølgelse (Swenson et al. 1995).

Det er viktig å understreke at den høye levedyktigheten av små brunbjørnbestander forutsetter samme demografiske parametre som for de radiomerkete bjørnene. Spesielt vil en økning i mortaliteten raskt medføre en svært stor økning i antallet voksne hunnbjørner som er nødvendig for å sikre levedyktige bestander (**figurene 5.10, 5.11**). Sikring av kjerneområder for bjørn som foreslått i Stortingsmelding 27 (1991-92) vil derfor kreve et svært sterkt vern av hunnbjørner.

I mange levedyktighetsanalyser antar man at alle parametre kan estimeres eksakt. I våre analyser har vi estimert usikkerheten i parametrene og vurdert effekten av denne usikkerheten på nøyaktigheten i estimatene av risikoen for utdøing (**figurene 5.10, 5.11**). I både den nordlige og sørlige bestanden må man ha mer enn 6-8 hunnbjørner til stede (**figurene 5.10, 5.11**) for å sikre en levedyktig bestand i henhold til IUCN's kriterier (IUCN 1994) når man tar hensyn til usikkerheten i parametrene, nemlig mindre enn 10 % sjanse for utdøing i løpet av 100 år (se kapittel 2). Siden utdøingsrisikoen når en terskel etter et visst tidsrom, har tidsrommet som betraktes liten innflytelse på utdøingsrisikoen etter at denne terskelen er nådd. Om man betrakter et tidsvindu på 50 år eller 100 år (Mace og Lande 1991) får dette derfor små konsekvenser for størrelsen på den levedyktige bestanden (**figurene 5.10, 5.11**). Sjansen for at en brunbjørnbestand dør ut, avtar også sterkt når bestanden har nådd en viss størrelse (**figurene 5.3, 5.4, 5.6, 5.7, 5.8, 5.9, 5.10, 5.11**). Om man velger en sannsynlighet på 5 % (Sæther og Engen 1997) eller 10 % for å anse en bestand som levedyktig vil derfor ha liten innflytelse på størrelsen av den levedyktige bestanden.

Disse betraktningene viser at opprettholdelse av en levedyktig brunbjørn bestand krever en bestandsstørrelse over et visst minimum. Over denne bestandsstørrelsen vil bestanden ha en svært stor sjanse for å overleve dersom de demografiske egenskapene ikke endres. Derimot vil en bestand under denne kritiske bestandsstørrelsen raskt kunne dø ut, spesielt dersom vårt estimat

for vekstraten tilfeldigvis er blitt for stort. Det er derfor viktig at ytterligere data samles inn slik at presisjonen i estimeringen av denne og andre viktige parametre for levedyktigheten av brunbjørnbestander kan forbedres.

Tabell 6.1 Reduksjonen i aldersavhengige forventete overlevelses-rater i den nordlige og sørlige bestanden som forårsaker en reduksjon i vekstraten på 5 %, 10 % og 15 % når en lik andel individer tas ut i alle aldersklasser. De forventete overlevelser uten uttak er gitt i **tabell 5.1**. - The reduction in age-dependent expected survival rates of the northern and the southern population causing a reduction in the population growth rate by 5, 10 and 15 percentage points, respectively, when a similar proportion is removed in each age-class. The expected survival rates without greater removal are given in **table 5.1**.

| Uttak | r -0.05 | | r -0.10 | | r -0.15 | |
|---------|---------|--------|---------|--------|---------|--------|
| | Nord | Sør | Nord | Sør | Nord | Sør |
| Harvest | North | South | North | South | North | South |
| 0 | 0.9133 | 0.7344 | 0.8687 | 0.6985 | 0.8264 | 0.6645 |
| 1 | 0.9053 | 0.8273 | 0.8611 | 0.7869 | 0.8191 | 0.7486 |
| 2 | 0.8957 | 0.8767 | 0.8520 | 0.8340 | 0.8104 | 0.7933 |
| 3 | 0.8843 | 0.9043 | 0.8411 | 0.8602 | 0.8001 | 0.8183 |
| 4+ | 0.8707 | 0.9213 | 0.8202 | 0.8763 | 0.7878 | 0.8336 |

7 Litteratur

- Abramowitz, M. & Stegun, I.A. 1964. Handbook of Mathematical Functions with Formulas, Graphs and Mathematical Tables. - National Bureau of Standards, Applied Mathematical Series 55, U.S. Government printing office, Washington D.C.
- Bartlett, M.S. 1960. Stochastic population models. - Methuen & Co., London.
- Boyce, M. S. 1992. Population viability analysis. - Ann. Rev. Ecol. Syst. 23: 481-506.
- Boyce, M.S. 1995. Population viability for Grizzly bears (*Ursus arctos horribilis*): a critical review. - Rep. Interagency Grizzly Bear Committee.
- Bunnell, F.L. & Tait, D.E.N. 1985. Mortality rates of North American bears. - Arctic 38: 316-323.
- Caughley, G. 1994. Directions in conservation biology. - J. Anim. Ecol. 63:215-244.
- Cohen, J.E. 1977. Ergodicity of age structure in populations with Markovian vital rates, III: Finite-state moments and growth rate; an illustration. - Adv. Appl. Prob. 9: 462-475.
- Cohen, J.E. 1979. Comparative statics and stochastic dynamics of age-structured populations. - Theor. Pop. Biol. 16: 159-171.
- Craighead, J. J., Craighead, F. C., Jr. & McCutchen, H. E. 1970. Age determination of grizzly bears from fourth premolar tooth sections. - J. Wildl. Manage. 34: 353-363.
- Dennis, B., Munholland, P.L. & Scott, J.M. 1991. Estimation of growth and extinction parameters for endangered species. - Ecol. Monogr. 61: 115-123.
- Eberhardt, L.L., Blanchard, B.M. & Knight, R.R. 1994. Population trend of the Yellowstone grizzly bear as estimated from reproductive and survival rates. - Can. J. Zool. 72: 360-363.
- Efron, B. & Tibshirani, R.J. 1993. An introduction to bootstrap. - Chapman & Hall, New York.
- Engen, S. & Bakke, Ø. in prep. Diffusions approximations to discrete population models.
- Engen, S. & Lande, R. 1996a. Population dynamic models generating the lognormal species abundance distribution. - Math. Biosci. 132: 169- 184.
- Engen, S. & Lande, R. 1996b. Population dynamic models generating species abundance distributions of the gamma type. - J. theor. Biol.
- Engen, S., Bakke, Ø. & Islam, A. (in prep.) Demographic and environmental stochasticity- concepts, definitions and estimation methods. - Biometrics.
- 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. I: Soulé, M.E. & Wilcox, B.A. (eds.). Conservation Biology. - Sinauer Associates, Sunderland, Mass. Pp. 135-149.
- Goodman, D. 1987. The demography of chance extinction. I: Pages 11-34 in: Soulé, M.E., (ed.). Viable Populations for Conservation. Cambridge Univ. Press. pp. 11-34.
- Goodman, L. 1967. The probability of extinction for birth-and-death processes that are age-dependent or phase-dependent. - Biometrika 54: 579-596.
- Grant, P.R. & B.R. Grant 1992. Demography and the genetically effective sizes of two populations of Darwin's finches. - Ecology 73: 766-784.
- Greenwood, J.J.D. 1995. A second silent spring. - Trends Ecol. Evol. 10:264-266.
- Hanski, I. & Gyllenberg, M. 1993. Two general metapopulation models and the core-satellite species hypothesis. - Am. Nat. 142: 17-41.
- Hovey, F.W. & McLellan, B.N. 1996. Estimating population growth of grizzly bears from Flathead River drainage using computer simulations of reproduction and survival rates. - Can. J. Zool. 74: 1409-1416.
- IUCN 1994. IUCN Red List Categories. IUCN Species Survival Commission, Gland.
- Kaplan, E.L. & Meier, P. 1958: Nonparametric estimation from incomplete observations. - J. Am. Stat. Assoc. 53: 457-481.
- Karlin, S. & Taylor, H.M. 1981. A second course in stochastic processes. - Academic Press, New York.
- Lande, R. 1988. Genetics and demography in biological conservation. - Science 241: 1455-1460.
- Lande, R. 1993. Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity, and random catastrophes. - Am. Nat. 142: 911-927.
- Lande, R. 1995. Mutation and conservation. - Cons. Biol. 9:782-791.
- Lande, R. & Orzack, S.H. 1988. Extinction dynamics of age-structured populations in a fluctuating environment. - Proc. Natl. Acad. Sci. USA 85: 7418-7421.
- Lande, R., Engen, S. & Sæther, B.-E. 1995. Optimal harvesting of fluctuating populations with a risk of extinction. - Am. Nat. 145: 728-745.
- Leigh, E.G., Jr 1981 The average lifetime of a population in a varying environment. - J. theor. Biol. 90: 213-239.
- Leslie, P.H. 1948. Some further notes on the use of matrices in population mathematics. - Biometrika 35: 213-245.
- Lynch, M., Conery, J. & Bürger, R. 1995. Mutation accumulation and the extinction of small populations. - Am. Nat. 146: 489-518.
- Mace, G.M. & Lande, R. 1991. Assessing extinction threats: toward a reevaluation of IUCN threatened species categories. - Cons. 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.
- May, R.M. 1973. Stability in randomly fluctuating versus deterministic environments. - Am. Nat. 107: 621-650.
- May, R.M. 1974. Complexity and stability in model ecosystems, 2nd edition. - Princeton University Press, Princeton, NJ.
- McCullagh, P. & Nelder, J.A. 1989. Generalized linear models. - Chapman & Hall, London.
- McLellan, B. 1994. Density-dependent population regulation of brown bears. - Ninth Int. Conf. Bear Res. and Manage, Monogr. Ser. No. 3: 15-24.
- Mills, L.S., Hayes, S.G., Baldwin, C., Wisdom, M.J., Citta, J., Mattson, D.J. & Murphy, K. 1996. Factors leading to different viability predictions for a grizzly bear data set. - Conserv. Biol. 10: 863-873.
- 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. - *Cons. Biol.* 8: 175-184.
- Roughgarden, J. 1975. A simple model for population dynamics in stochastic environments. - *Am. Nat.* 109: 713-736.
- Servheen, C. et al. 1994. Report of the Northern Ecosystem researchers on grizzly bear population trends in the North and South Forks of the Flathead, and the Blackfoot Indian Reservation of the NCDE; the Cabinet-Yaak ecosystem; and the Selkirk ecosystem; and future data needs to improve trend estimates. - Rep. Interagency Grizzly Bear Committee.
- Shaffer, M. L. 1981. Minimum population sizes for species conservation. - *BioSci.* 31:131-134.
- Shaffer, M. L. 1983. Determining minimum viable population sizes for the grizzly bears. - *Int. Conf. Bear Res. and Manage.* 5: 133-139.
- Shaffer, M.L. 1987. Minimum viable populations: coping with uncertainty. I: Soulé, M.E. (ed.). *Viable populations for conservation.* - Cambridge University Press, Cambridge, pp. 69-86.
- Stenseth, N.C. & Steen, H. 1987. Små bestanders dynamikk med spesiell referanse til bjørn, jerv og ulv i Norge: Et teoretisk studium. - *Viltrapport* 45: 1-43.
- Suchy, W.J., McDonald, L.L., Strickland, M.D. & Anderson, S.H. 1985. New estimates of minimum viable population size for grizzly bears of the Yellowstone ecosystem. - *Wildl. Soc. Bull.* 15: 223-228.
- Swenson, J.E., Sandegren, F., Bjärvall, A., Söderberg, A., Wabakken, P. & Franzén, R. 1994. Size, trend, distribution and conservation of the brown bear *Ursus arctos* population in Sweden. - *Biol. Cons.* 70: 9-17.
- Swenson, J.E., Wabakken, P., Sandegren, F., Bjärvall, A., Franzén, R. & Söderberg, A. 1995. The near extinction and recovery of brown bears in Scandinavia in relation to the bear management policies of Norway and Sweden. - *Wildl. Biol.* 1: 11-25.
- Swenson, J.E., Sandegren, F., Söderberg, A., Bjärvall, A., Franzén, R. & Wabakken, P. 1997. Infanticide caused by hunting of male bears. *Nature.* i trykk.
- Sæther, B.-E. & Engen, S. 1997. Forvaltning av små bestander. En teoretisk undersøkelse. - NINA Fagrappport 24.
- 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. - *Am Nat.*
- Taberlet, P., Swenson, J.E., Sandegren, F. & Bjärvall, A. 1995. Localization of a contact zone between two highly divergent mitochondrial DNA lineages of the brown bear *Ursus arctos* in Scandinavia. - *Conserv. Biol.* 9: 1255-1261.
- Tuljapurkar, S.D. 1982. Population dynamics in variable environments. III. Evolutionary dynamics of *r*-selection. - *Theor. Pop. Biol.* 21: 141-165.
- Tuljapurkar, S.D. 1989. An uncertain life: demography in random environments. - *Theor. Pop. Biol.* 35: 227-294.
- Tuljapurkar, S.D. & Orzack, S.H. 1980. Population dynamics in variable environments. I. Long-run growth rates and extinction. - *Theor. Pop. Biol.* 18: 314-342.
- Turelli, M. 1977. Random environments and stochastic calculus. - *Theor. Pop. Biol.* 12: 140-178.
- Wabakken, P., Bjärvall, A., Franzén, R., Maartmann, E., Sandegren, F. & Söderberg, A. 1992. Det svensk-norske bjørneprosjektet 1984-1991. - NINA Oppdragsmelding 146.

8 Appendix