

NINAs strategiske instituttprogrammer 1991-95

Bevaring av genressurser Sluttrapport



NINA Temahefte 9



NINAs strategiske instituttprogrammer
1991-95

Bevaring av genressurser
Sluttrapport

NINA Temahefte 9

NINAs strategiske instituttprogrammer 1991-95:
Bevaring av genressurser. Sluttrapport. - NINA Temahefte 9: 1-80.

Trondheim, februar 1999

ISSN 0804-421X
ISBN 82-426-0948-9

Forvaltningsområde:
Bevaringsbiologi
Conservation biology

Rettighetshaver ©:
NINA•NIKU Stiftelsen for naturforskning
og kulturminneforskning

Publikasjonen kan siteres fritt med kildeangivelse

Redaksjon:
Bernt-Erik Sæther
Bror Jonsson
NINA•NIKU

Design, layout og redigering:
Eva Marie Schjetne
Tegnekontoret NINA•NIKU

Sats: NINA•NIKU
Repro: Trondheim Repro AS
Trykk: Strindheim Trykkeri AL

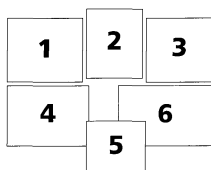
Opplag: 600

Trykt på miljøpapir

Kontaktadresse:
NINA•NIKU
Tungasletta 2
7485 Trondheim
Tel: 73 80 14 00
Fax 73 80 14 01

Omslagsfoto:

- 1: Peter Kirkby
- 2: Tycho Anker-Nilssen
- 3: Oddvar Hanssen
- 4: Arnfinn Langeland
- 5: Torgeir Nygård
- 6: Gary Fry



NINAs strategiske instituttprogrammer 1991-95

I perioden 1991-95 har NINA gjennomført seks instituttprogrammer. Programmene, som har bestått av langsiktig og målrettet forskning, framkom gjennom en dialog mellom NINA og Nasjonal komité for miljøvernforskning (NMF) under Norges allmennvitenskapelige forskningsråd (NAVF). Som strategiske programmer har programmene vært grunnleggende for opprettholdelse og videreutvikling av fagkompetanse i NINA rettet mot miljøforvaltningen. Hensikten har vært å styrke instituttets fagkompetanse innen områder der NINA tradisjonelt har vært sterke, og å utvikle kompetanse innen nye områder der forvaltningen trenger naturforskning. Dette har vært gjort både gjennom kompetanseoppbygging av egne forskere og ingeniører og rekruttering av nye medarbeidere, der dette har vært nødvendig og/eller ønskelig. I programmene har man lagt vekt på å publisere resultatene i internasjonale fora etter hvert som de har fremkommet, så vel som å gjøre dem kjente i relevante, nasjonale sammenhenger. På denne måten har programmene vært vesentlige for å sikre instituttets stilling i markedet spesielt, og styrke vår nasjonale kompetanse innen miljøforskning generelt.

De seks programmene har omhandlet innsjøers produktivitet, bevaring av genressurser, forurensningsøkologi, store rovdyrs økologi, landskapsøkologi og kystøkologi. I tillegg har instituttet hatt et sjuende program om fritidsbruk av natur, som er avsluttet tidligere. I en rekke på seks rapporter gir vi herved en samlet fremstilling av hovedresultatene så langt. Forskning er imidlertid en langsiktig, intellektuell prosess. Selv om feltarbeid og analyser nå i hovedsak er avsluttet, venter vi at nye publikasjoner fortsatt vil komme, basert på de studier som her er utført. Fordi kunnskaps- og kompetanseoppbygging er en kontinuerlig prosess, skal man ikke se på disse sluttrapportene som endelige, selv om de markerer en nyttig avrunding av arbeidet så langt.

Programmene har vært viktige i NINAs nasjonale og internasjonale forskningssamarbeid, og forskere fra mange institusjoner og flere land har deltatt. Den økonomiske støtten har også vært flersidig. Mange av delprosjektene har fått ekstern økonomisk støtte, f.eks. fra forskningsråd, EU og/eller forvaltning, i tillegg til den støtten som har vært bevilget over programmene. Dette har økt omfanget av prosjektene, og gitt dem nyttig kvalitetssikring underveis, f.eks. ved søknads- og framdriftsevaluering. I tillegg har dette vært med på å sikre relevansen for samfunnet av den forskningen som har vært utført, både i nasjonalt og europeisk perspektiv. Denne flersidigheten ved finansieringen har vært vesentlig for å gi prosjektene det volumet som har vært nødvendig for gjennomføring av moderne miljøforskningsprogrammer i stor skala. Vi mener dette er en god modell som videreføres i de nye instituttprogrammene NINA nå har startet.

Det er vårt håp og tro at forvaltning og samfunn vil finne sluttrapportene nyttige og interessante. Ønsker man å gå dypere inn i enkeltresultatene, er det ved slutten av hver rapport et appendiks der referanser til de separate studiene er gitt. Dette er ment som inngangsport til videre fordypning i f.eks. metodikk, forsøksbetingelser eller statistiske analyser. Enkeltarbeidene gir også et bedre bilde av omfanget av arbeidet som ligger bak denne oppsummeringen, og sikkerheten i de konklusjonene som er trukket. Vi mener at dette kan være til god støtte ved bruken av rapportene.

Det er med glede vi gir denne oppsummeringen av de enkelte programmene, og retter en stor takk til alle som har bidratt til å gjøre dem vellykkede.

Eivin Røskaft
direktør

Referat

NINAs strategiske instituttprogrammer 1991-95: Bevaring av genressurser. - NINA Temahefte 9: 1-80

For å vurdere konsekvensene av menneskelige inngrep på det biologiske mangfoldet vil man ofte ha behov for å vurdere effektene på bestandsdynamikken til små bestander. Dette representerer en stor utfordring både for forvaltning og forskning fordi tilfældigheter ofte vil ha en langt større betydning for bestandsutviklingen i en liten enn i en stor bestand. Et viktig mål i instituttprogrammet har derfor vært å utvikle en teori som kan benyttes til å beskrive dynamikken til små bestander. En slik teori vil være et viktig verktøy til å vurdere konsekvensene av ulike inngrep for det biologiske mangfoldet.

Et problem i analyser av populasjonsdynamikken til små bestander er at begrepene ikke har vært entydig definert. Vi presenterer derfor presise definisjoner av to viktige typer stokastisitet. *Demografisk stokastisitet* skyldes variasjon mellom individer i deres evne til å reproducere og overleve. *Miljøstokastisitet* er bestemt av tilfeldige variasjoner som påvirker alle individer i bestanden likt på et bestemt tidspunkt.

Teoretiske analyser viser at sjansen for at en bestand dør ut i første rekke er bestemt av bestandsstørrelsen og vekstraten i bestanden. Imidlertid kan små bestander dø ut selv om vekstraten er positiv forutsatt at den demografiske variansen eller miljøvariansen er stor.

For å kunne foreta levedyktighetsberegninger utviklet vi en metode for å estimere både demografisk og miljøstokastisitet fra data. Denne metoden baserer seg på data over antall avkom som hvert enkelt individ rekrutterer til neste generasjon samt informasjon om bestandssvingningene. Med utgangspunkt i slike data kan man estimere både demografisk varians og miljøvariens sammen med effekten av tetthetsreguleringen på vekstraten.

Denne metoden ble benyttet til å undersøke levedyktigheten av kjøttmeisbestanden i Wytham Wood utenfor Oxford, England. Dette er en av verdens lengst studerte fuglebestander hvor individbaserte data foreligger helt tilbake til 1947. Vekstraten i bestanden var svært høy, $r = 0,97$. Miljøvariansen (s_d) var signifikant større enn 0 ($0,0793 \pm 0,017(\text{se})$), mens den demografiske variansen (s_e) var større ($0,569 \pm 0,042$). Årsvariasjonen i s_e var uavhengig av tettheten, mens s_d avtok signifikant med økende tetthet. Forventet levetid av denne bestanden var svært lang, hele $\approx 10^{19}$ år.

Analysene viste videre 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 en reduksjon i vekstraten. For en gitt vekstrate, sank bestandens levetid med økende miljømessig og demografisk varians.

Årsvariasjonen i størrelsen til elgen i Vefsn var påvirket av både klima og bestandstetthet, samt endringer i kjønnsforholdet i bestanden. Innen en aldersklasse var det blant oksene en positiv sammenheng mellom oksevektene to etterfølgende år, men ikke

to eller flere år seinere. Høye vekter ble registrert etter tørre og kjølige somrer og i år ved lav bestandstetthet. Dette kan forklares ved at kjølige somrer øker tidsperioden med høykvalitetsbeite, mens lav tetthet medfører en høy andel tilgjengelig beite til hvert individ. I tillegg sank vektene med nedgangen i okseandelen i bestanden, noe som kan skyldes at brunstaktiviteten, og derved vektetapet, startet ved yngre alder, hvilket medførte reduserte vekter hos eldre okser. En nær sammenheng mellom endringer i kjønnsforhold og tetthet gjorde det umulig å skille betydningen på vekten av disse to variablene. Kroppsvekten forklarte bare en liten del av variasjonen i antall gevirtakker innen hver aldersgruppe, mens maitemperaturen hadde positiv effekt på gevirstørrelsen til eldre okser.

I mange tilfeller har man behov for å fjerne individer også fra små bestander. Et slikt uttak må skje på en måte som minimaliserer 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 bestandsstørrelsen overstiger en viss terskel. Størrelsen på denne terskelen er bestemt av flere faktorer. F. eks. må man ha en høyere terskel (nærmere bæreevnen) ved stor høstingseffektivitet, 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 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.

Ikke bare antallet individer, men også hvordan uttaket er fordelt på kjønn og alder kan ha betydning i vurderingen av langsiktige effekter av høsting på en bestand. I de fleste skandinaviske elgbestander har man de seinere år foretatt en kraftig dreining av avskytingen mot okser og de yngste aldersklassene. I en elgbestand i Vefsn-dalføret ble det funnet en kraftig reduksjon i slaktevektene til oksene gjennom den perioden hvor denne endringen i avskytingspolitikk har foregått. Spesielt blant de eldste aldersklassene var vektneidgangen stor. En analyse av vektvariasjonene i denne bestanden viste at lave oksevekter var korrelert med både høye tettheter og et skjevt kjønnsforhold. For eksperimentelt å etterprøve betydningen av skeive kjønnsforhold ble det igangsatt et forsøk der man på øya Vega gikk inn og endret kjønns- og alders-sammensetning i en tilnærmet ujaktet elgbestand.

Våre teoretiske analyser viser at vekstraten er svært bestemt for en bestands sjanse til å dø ut. Levedyktigheten til en liten bestand vil sannsynligvis være sterkt korrelert med de miljøfaktorene som påvirker bestandsstørrelsen. Gjennom beregning av elastisitet- 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 *overlevelses-arter* (arter med stor overlevelse, men med liten reproduksjonsevne) er sterkere påvirket av en endring i voksen-overlevelse enn såkalte *høy-reproduktive arter* (f. eks. spurvefugler). Vekstraten til disse artene er i langt sterkere grad påvirket av endringer tidlig i livet. De såkalte *riskutjevning-arterne* (f. eks. måker, vadefugl, dykkender) representerer en mel-

lomting mellom disse to ekstremene. Kjennetegnet for denne gruppen er 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 riskutjevningstypene.

Ulike former for menneskelige inngrep kan påvirke de demografiske egenskapene og den genetiske sammensetningen i en bestand. Vi har spesielt konsentrert oss om effekter av habitatfragmentering og betydningen av introduksjoner for levedyktigheten til en bestand. Man har vektlagt eksperimentelle tilnærminger. Flere av eksperimentene vil imidlertid ikke bli avsluttet før etter instituttprogrammets avslutning.

Teoretiske analyser av demografiske modeller har vist at habitatfragmentering kan ha store konsekvenser for levedyktigheten til en bestand. Et problem med de fleste av disse modellene er at de er basert på biologiske forutsetninger som sjelden eller aldri er oppfylt. Man antar f. eks. ofte at det er ingen demografiske forskjeller mellom delbestandene og at sjansen for kolonisering og utdøing er konstant. Som et grunnlag for å utvikle mer realistiske modeller for å studere effekter habitatfragmentering, ble det etablert et modellsystem bestående av øybestander av gråspurv på Helgelandskysten. Gjennom merking et stort antall individer med unike kombinasjoner av fargeringer kunne man studere hvordan populasjonsdynamikken på de ulike øyene påvirket hverandre. Et viktig resultat var at man innen et begrenset geografisk område fant store demografiske forskjeller mellom bestandene. Slike forskjeller påvirket de seleksjonsprosessene som virket innen bestandene. Konsekvensen for gråspurven av inngrep i dette området ville derfor være avhengig om hvilke type bestander («kilde →» eller «sluk-bestander») som blir berørt. Dette viser at kunnskap om fordelingen av demografisk variasjon i tid og rom ofte vil være av stor forvaltningsmessig betydning.

Et problem som ofte oppstår i konsekvensvurderinger av ulike inngrep i landskapet er å skille betydningen av isolasjon fra effekten av tap av areal. Det ble derfor igangsatt et hogstforsøk hvor man i to områder med gammel granskog i Trøndelag hogde ut samme areal. I det ene området ble tømmeret tatt ut på noen få større flater, mens i det andre området ble hogsten foretatt på mange små flater. Ved å sammenligne endringer i artsdiversiteten hos en rekke grupper i de gjenværende teigene med gammelkog i hver av de to forsøksområdene vil man kunne separere effekten av areal og isolasjon på det biologiske mangfoldet. I dokumenteringsdelen ble det samlet mer enn 50.000 individer med biller fordelt på 316 arter. Innsamlet materiale inneholdt også 15 tegearter, og 39 arter med edderkopper er funnet. Mer enn 50.000 individer av parasittveps fra 20 familier ble også innsamlet. 49 fuglearter ble registrert, mens 95 arter med karplanter, 101 mosearter og 6 lavararter ble identifisert.

Oppsplitting av bestander i mindre enheter kan også ha negative genetiske konsekvenser. Undersøkelser av den genetiske variabiliteten hos fjellrev viste langt mindre variasjon hos de norske stammene sammenlignet med de større arktiske populasjonene. Dette viser sannsynligvis at den norske fjellrevens genetiske variabilitet har blitt redusert gjennom innavl og drift fordi den nå bare fins i mindre isolerte bestander. Denne forklaringen støttes også av

genetiske analyser som viser svært liten utveksling av genetisk materiale mellom de ulike bestandene.

Oppdrettslaks opptrer i stort antall i naturen. Et interessant spørsmål er hvilke genetiske effekter det har når utsetting og rømming av oppdrettsfisk fører til økt immigrasjon av ikke-stedegne individer. De ville laksebestandene er arvemessig (genetisk) forskjellige. Forskjellene mellom lokale bestander tyder på at den genetiske utvekslingen mellom dem er begrenset, noe som støttes av merkeforsøk. Genetiske undersøkelser av enzymkodende gener og DNA-fragmenter, viser at oppdrettslaksen er genetisk forskjellig fra vill laks - til og med fra villaksbestander den er grunnlagt på. Blant annet har oppdrettslaksen tapt genetisk variasjon i forhold til vill laks. Gytesuksessen til rømt oppdrettslaks er begrenset, men forsøk viser at den kan krysse seg med vill laks og etterlate seg avkom i naturen. De langsiktige genetiske effektene av dette er at villaksen blir mer og mer lik oppdrettslaksen. Erfaringer fra tidligere utsettinger av laksefisk tyder på at dette vil få uheldige konsekvenser for villaksbestandene.

Betydningen av langvarig isolasjon kan muligens forklare at de norske og svenske bestandene av den sjeldne sommerfuglarten *Parnassius mnemosyne* generelt var mindre variable enn de fleste bestandene fra sentrale deler av utbredelsesområdet (franske Alper). Genetisk lite variable bestander av arten fins perifert i utbredelsesområdet i Nord-Europa (f. eks. Tafjord) og i Mellom-Europa (f. eks. Galbe i de franske Pyrenéer). De minst variable bestandene som ble undersøkt var imidlertid fra to svenske områder (Blekinge og Uppland), hvor en sterk og vedvarende reduksjon i bestandsstørrelsen, snarere enn langvarig isolasjon, er hovedårsaken til den lave genetiske variasjonen. Dette understreker betydningen av både isolasjon og drift for den genetiske variabiliteten.

Sommerfuglarter opptrer ofte i små, delvis isolerte bestander. Vanligvis er det menneskelige inngrep som har ført til at bestandene har blitt isolert i stadig færre og mindre bestander. Men noen arter, slik som mnemosynesommerfuglen, ser ut til å ha overlevd i hundrevis av år i et naturlig fragmentert landskap skapt av snøskredene i bratte vestlandsdalsider. Mnemosynesommerfuglen er fulgt med fangst-gjenfangst metoden i Sunndalen i perioden 1988-1996. Bestanden gjennomgikk store svingninger i individantall i løpet av undersøkelsesperioden. Utviklingen var imidlertid ikke den samme i alle delbestandene innen Sunndalen. Mens den nederste og øverste delbestanden nesten forsvant rundt 1995, var svingningene i antall mye mer avdempet i de midtre bestandene.

Genetisk analyse av mnemosynesommerfugl er gjennomført med elektroforeses av 20 enzymkodende gener hos bestander i Sunndalen, Tafjord og Veitastrond. Graden av genetisk variasjon (heterozygositet) er størst hos bestanden i Sunndalen og minst hos den i Tafjord. Bestanden i Sunndalen består av flere delbestander som viser store innbyrdes genetiske forskjeller. Enda større genetiske forskjeller fins mellom bestandene i Sunndalen, Tafjord og Veitastrond, som neppe utveksler individer i dag. I Sunndalen er det for det meste god overensstemmelse mellom resultater fra feltundersøkelser og fra den bestandsgenetiske analysen når det gjelder overflyging mellom nabobestander av mnemosynesommerfugl. Avvik mellom felt- og genetikk-resultater

tater kan muligens forklares ut fra historiske årsaker. Ved å sammenligne resultatene fra mnemosynesommerfuglen med undersøkelser vi har gjort på apollosommerfuglen, finner vi at apollo-sommerfuglen er mindre genetisk variabel.

Levedyktigheten til mnemosynesommerfuglen i Sunndalen må sikres gjennom forekomsten av en mosaikk av en rekke naturlige og menneskeskapte lokaliteter med egnet habitat. Vegmyndigheter og aktører i skogbruk og jordbruk må informeres og involveres i forvaltningen av denne landskapsmosaikken. Genetisk variasjon hos *P. mnemosyne* kan bare bevares ved å sikre levedyktigheten til flere bestander, både på mikrogeografisk nivå (Sunndalen) og på makrogeografisk nivå (Norge). Muligheter for naturlig overflyvning mellom etablerte delbestander er viktig. Dette sikres ved at det finnes et nettverk av lokaliteter som - ihvertfall fra tid til annen - inneholder gode mnemosynehabitat.

Dobbeltbekkasin er en av de Vest-Europeiske fugleartene som har vist størst reduksjon i utbredelse og bestandsstørrelse i løpet av den siste 100-150 års perioden. Den vestlige restpopulasjonen av arten har nå sin hovedforekomst i fjellområdene i Skandinavia. Her finner vi nå arten bare hekkende i områder langs tregrensa der det er rikt jordsmonn og der det dermed kan finnes habitater med høye tettheter av deres viktigste føde (meitemark). Dette medfører at arten har en fragmentert utbredelse. Den sterke tilbakegangen av dobbeltbekkasin i Vest-Europa like før århundreskiftet kan forklares med økt menneskelig utnyttelse av næringsrike naturtyper som dobbeltbekkasinen er avhengig av i hekketida. I tillegg hadde trolig jakt på hekkeplassene en negativ påvirkning på bestandsutviklingen. Dobbeltbekkasinen viser stor trohet til hekkeplassen, de lokale populasjonsvariasjoner kan være store og en liten andel av hannene deltar i reproduksjonen. Dette er faktorer som øker mulighetene for tap av genetisk variasjon via tilfeldige prosesser, noe som også kan ha virket negativt inn på artens bestandsutvikling. I tillegg til kunnskap som er nødvendig for forvaltningen av dobbeltbekkasin bistår denne undersøkelsen også med generell kunnskap om prosesser ved bestandsreduksjoner for arter som har en atferd som gjør dem særlig utsatte for tap av genetisk variasjon.

Introduksjon av fremmed genetisk materiale er en viktig trussel mot det genetiske mangfoldet. Spesielt i små bestander kan f. eks. introduksjon av genotyper som er lite tilpasset det lokale miljø føre til at bestandens sjansje til å overleve blir redusert. Vi studerte slike effekter i to modellsystem, gråspurv og laks. Begge disse undersøkelsene viser at etablering av fremmed genetisk materiale lett kan skje i en bestand og at naturlige bestander ikke har noen sterk evne til å rense ut fremmede gener f. eks. gjennom seleksjon. Derimot ser det ut at tilfeldigheter spiller en stor rolle om fremmed genetisk materiale skal bli introdusert i en bestand.

Emneord: Levedyktighetsanalyser, tid til utdøing, habitatfragmentering, stokastisk miljø, introduksjoner, tap av genetisk variabilitet, optimal høsting.

Bernt-Erik Sæther, Zoologisk Institutt, Norges Teknisk-Naturvitenskapelig Universitet, N-7034 Trondheim.

Bror Jonsson, Norsk institutt for naturforskning, Dronningensgt. 13, Postboks 736 Sentrum, N-0105 Oslo.

Abstract

NINAs Strategic Institute Programmes 1991-95: Conservation of genetic resources. - NINA Temahefte 9: 1-80

In order to evaluate the consequences of different human actions on biodiversity, one often needs to study the impact on the dynamics of small populations. An important aim in the institute programme was to develop a theory that can be used to study fluctuations of small populations that are strongly influenced by stochastic variation.

A problem in analyses of the dynamics of small populations is that the concepts are not precisely defined. We introduce definitions of demographic stochasticity (i.e. differences among individuals in reproductive success and survival) and environmental stochasticity (i.e. stochastic variation that has a similar effect on all individuals at a given time).

Theoretical analyses show that the probability of population extinction is mainly depended on the growth rate and size of the population. In addition, even a population with a positive growth rate can go extinct if the demographic or the environmental variance are sufficient large.

We developed a method for analyses of population viability that is based on estimating the parameters from data on individual variation in reproductive success and survival. This method was used to examine the viability of the great tit population in Wytham Wood outside Oxford, England. The population growth rate was high, $r = 0.97$. The environmental variance (s_e) was significantly greater than 0 ($0.0793 \pm 0.017(\text{se})$), whereas the demographic variance (s_d) was larger (0.569 ± 0.042). The expected lifetime of the population was very long, $\approx 10^{19}$ years. The time to extinction decreased with decreasing size and growth rate of the population. Furthermore, increasing demographic and environmental variance also reduced the expected lifetime.

In many cases there is a need to remove individuals even from relatively small populations. In order to minimise the risk of extinction, such a removal should be done by *threshold harvesting*, i.e. individuals are removed only when the population size exceeds a certain threshold. This threshold is strongly influenced by the population growth rate, the environmental stochasticity and the harvesting efficiency. When the population estimates are uncertain, we recommend that *proportional threshold harvesting* is practised. Such a strategy means that only a certain proportion of the individuals above the threshold is removed or harvested.

An analyses of long-term changes in several phenotypic characteristics of moose in a intensively hunted population in northern Norway show that harvest may affect the distribution of the phenotypic traits in the population. A change in the sex ratio by selectively hunting bulls was associated by a reduction in the mean carcass weight, especially among the oldest age-classes. However, it was not possible to distinguish the effects of an increase in population size from the effects of a change

in sex ratio. In order to experimentally examine the effects of such a change in sex ratio on moose bull characteristics we changed the sex ratio in an almost unharmed moose population on the island of Vega in northern Norway.

Theoretical analyses show that the population growth rate is one of the most important variables determining the risk of extinction. Using a Leslie matrix model, a comparative study of how the sensitivity of avian population growth rates is affected by changes in different life history traits suggests that the species can be divided into three different groups. The population growth rate of *survival species* (species that have a long life expectancy when sexually mature, but has a low clutch size) is most strongly affected by variation in the adult survival rate, whereas variation in the fecundity rate shows the most strong influence on *high-reproductive species*. *The bet-hedging species* are species with a relatively long life expectancy but also a large clutch size so that a large number of offspring are produced in some occasional good years. It must be a central management goal to secure a high adult survival rate for survival and bet-hedging species, for instance by securing a sufficient amount of survival habitats during the non-breeding part of the year.

Different forms of human activities can affect the demographic characteristics and the genetical composition of a population. In this programme we have especially studied the effects on population viability of fragmentation and introductions. We have emphasised an experimental approach. However, the results of several of the experiments will first be reported after the end of this programme.

Theoretical analyses of demographic models have shown that habitat fragmentation may strongly affect population viability. A problem often encountered in these analyses is that they are based on assumptions that are rarely or never fulfilled in real populations. As a foundation for the development of more realistic models, we initiated a study of the dynamics of island populations of house sparrow at the coast of Helgeland based on an extensive colour-ringing of individuals. Large differences were found in the demographic characteristics of the island populations even within such a restricted area. These differences influenced in turn the selective processes acting within the populations. Thus, identification of »source populations» which act as a source of immigrants to surrounding areas is likely to be very important when predicting the consequences of different human actions.

A problem often encountered when assessing the consequences of habitat fragmentation is to separate the effects of reduction in population size from increased isolation. An experiment was therefore initiated where an old-growth spruce forest was cut in two different ways. In one part, a certain area was removed by clear cutting. In another part, the same total area was cut but was distributed among several small clear cuttings. This is a long-term experiment where the results will be reported after the termination of this programme. At present about 50 000 specimens of beetles (Coleoptera) representing 316 species have been sampled. The samples also include 15 species of bugs (Heteroptera) and 39 identified species of spiders (Araneae). A

considerable part of the Hymenoptera parasitica, more than 50000 individuals, have been sorted to 20 families. 49 species of birds were recorded. 95 species of vascular plants, 101 species of mosses and 6 lichens were found.

Fragmentation of populations in smaller units may also have negative genetical consequences. Reduced genetic variability is now recorded in several Norwegian arctic fox populations, probably due to a decreased exchange of individuals between populations. Law in Norway protected the arctic fox in 1930. In spite of its long lasting protection, there is no indications of recovery. We therefore wanted to compare the genetic variability in remnant Norwegian populations to the variability found in larger and healthy populations. Tissue samples from Norway was compared to samples from Svalbard, Kola Peninsula and Taimyr. DNA fingerprint analysis gave a total of 13 interpretable bands within a molecular weight of 20- 3 kb. Nuclear variability, expressed by the S_x index, was 0.53 at Dovrefjell and 0.50 in Børgefjell (Norway). This is significantly higher compared to the arctic areas Svalbard (0.27, Kola Peninsula = 0.32 and 0.39 on Taimyr). Sequencing of mt-DNA revealed a total of two haplotypes in the Norwegian materials. This is less than Taimyr (8), Kola Peninsula (5) and Svalbard (8). We conclude that the genetic variability in the Norwegian material are significantly depleted compared to the arctic populations. The applied methods might serve as a tool for a future monitoring programme of the genetic variability in the arctic fox population.

Long-term isolation may explain the reduced genetic variability recorded among the Norwegian and Swedish populations of the rare butterfly *Parnassius mnemosyne* compared to the genetic variability of populations in the central parts of its distributional range (French Alps). However, reduction in population size due to landscape alterations may also be an important cause for reduction in genetic variability in some populations.

Butterflies often occur in small, partially isolated populations. Usually, human activities are to blame for populations becoming isolated in ever fewer and smaller habitat patches. However, some species appear to have survived for hundreds of years in naturally fragmented landscapes. The Clouded Apollo *Parnassius mnemosyne* inhabits habitat patches created by avalanches on steep, valley slopes in the western part of Norway. This species has been monitored using mark-recapture methods in Sunndal during the period 1988-1996. The population has undergone large fluctuations in total number of individuals during the study period. However, population trends differed among sub-populations within Sunndalen. Whilst the sub-populations at either end of the valley were reduced almost to zero in 1995, the variation was much less severe in central populations.

Genetic analyses have been conducted on Clouded Apollo from populations in Sunndal, Tafjord and Veitastrand, using enzyme electrophoresis of 20 enzyme-coding genes. The degree of genetic variation (heterozygosity) is greatest for the population in Sunndal and least for that in Tafjord. The population in Sunndal comprises several sub-populations, between which there is a relatively high degree of genetic differentiation. Even greater genetic differences exist between populations in Sunndal,

Tafjord and Veitstrond, which almost certainly do not exchange individuals today.

In Sunndal there is, for the most part, good agreement between data from field studies and that from the analysis of population genetics, regarding flights between neighbouring populations of Clouded Apollo. Discrepancies between field and genetic data can possibly be explained by historical factors.

Comparing the results from Clouded Apollo studies with work we have conducted on Apollo *P. apollo* reveals that Apollo is generally less genetically variable than the Clouded Apollo. Apollo shows considerably less genetic differentiation between populations. This also applies to Apollos from Gjende which, according to the literature, may represent a different sub-species, *P. apollo jotunensis*. Our results indicate that these Apollos hardly represent more than a local population of the same sub-species as otherwise found in Norway.

The viability of the clouded apollo in Sunndal must be protected through the maintenance of a mosaic of natural and man-made localities of suitable habitat types. The road authorities and interested parties in forestry and agriculture must be informed and involved in the management of this landscape mosaic. The Clouded Apollo's genetic variation can only be preserved through ensuring the viability of several populations, both on the micro-geographic scale (Sunndal) and the macro-geographic scale (Norway). The potential for natural dispersal between established sub-populations is important. This can be ensured through the presence of a network of sites which - at least from time to time - contains good Clouded Apollo habitat.

Large numbers of hatchery reared Atlantic salmon are introduced in nature. An interesting question is what happens when intentional and accidental releases of cultured fish increases the immigration of non-native individuals into wild populations. Wild populations of Atlantic salmon are genetically different. The differences suggest that the genetic exchange between populations is limited, a finding which has support in tagging studies. Genetic analyses of enzyme coding genes and DNA fragments show that cultured (farmed) salmon are genetically different from wild salmon – even from populations they were based on. Loss of genetic variation is one difference. The reproductive success of escaped farmed salmon is rather limited, but experiments show that they can spawn with wild fish and leave offspring in nature. The long-term genetic effects are that wild salmon will become increasingly similar to farmed salmon. Experience from previous releases of non-native populations of salmonid fishes, suggests that this will have negative consequences for the viability and productivity of wild populations.

The West-European great snipe population has experienced a dramatic population reduction in number during the latest 100-150 years. At present this species constitutes a fragmented population that are mainly breeding in mountain areas in Scandinavia, where it inhabits rich habitats along the tree line. There, high densities of its main food type, earthworms, are found. Causes for its decrease in population size are: (1) Increased human exploitation of the rich habitats that great snipes need for breeding. (2) Hunting during the breeding season.

(3) A vulnerable reproductive biology. Great snipes show high fidelity to their breeding sites, only a few males take part in reproduction, and population sizes are some years very low. Combined with its fragmented distribution these three causes increase the chance for loss of genetic variation throughout stochastic processes. The present study gives general knowledge about processes working during population reduction for species with a behavioural traits that make them particularly vulnerable for loss of genetic variation.

Introduction of alien genes is an import threat against the biodiversity. In particular in small populations such introductions may reduce the degree of adaptation to the local environment. We studied such effects in to model system, Atlantic salmon and house sparrow. Both studies show that alien genes could easily be established in a wild population and little »self-cleaning» effects were present for instance due to strong directional natural selection.

Key words: Population viability analysis, time to extinction, habitat fragmentation, environmental stochasticity, loss of genetic variability, optimal harvest, introductions.



Foto: Per Jordhøy

Forord

Forskningmessig representerer Biodiversitetskonvensjonen en stor utfordring gjennom å kreve vurdering av konsekvensene for det biologiske mangfoldet før ulike inngrep i naturen iverksettes. Naturforvaltningen kunnskapsbehov på dette feltet er stort.

Som en respons på denne utfordringen opprettet NINA instituttprogrammet »Bevaring av genressurser». Vi la vekt på å finne en balanse mellom prosjekter som representerte en videreføring av fagfelter der NINAs forskningmessige tradisjon var sterk og prosjekter som innebar en utvidelse av NINAs faglige profil. Fokus ble også lagt på problemstillinger knyttet til forvaltning av enkeltbestander selv om mellomartsinteraksjoner også er blitt berørt.

Gjennom instituttprogrammet har det blitt etablert et omfattende samarbeid med forskningsinstitusjoner i inn- og utland. Mange av disse samarbeidene videreføres også etter at dette programmet ble avsluttet. De fleste prosjektene har i tillegg til støtten fra NINA hatt tilleggsfinansiering fra andre kilder, i første rekke fra Direktoratet for Naturforvaltning og Norges Forskningsråd. Jeg vil med dette rette en takk til alle som har bidratt til gjennomføringen av programmet.

Trondheim, november 1998

Bernt-Erik Sæther
programkoordinator

Innhold

NINAs strategiske instituttprogrammer 1991-95	3
Referat	4
Abstract	6
Forord	9
1 Instituttprogrammet	11
2 Små bestanders biologi	12
2.1 Innledning	12
2.2 Bestandsanalyse	13
2.2.1 Deterministiske og stokastiske bestandsmodeller	13
2.2.2 Tiden til utdøing	13
2.2.2.1 Demografisk stokastisitet	13
2.2.2.2 Miljøstokastisitet	14
2.2.2.3 Katastrofer	14
2.2.3 Estimering av parametre	14
2.2.4 Anvendelse av modellen på kjøttmeisbestanden i Wytham Wood, Oxford	15
2.3 Konklusjon	18
3 Effekter av høsting	19
3.1 Betydning av klima, bestandsstørrelse og kjønnsforhold for årsvariasjon i elgstørrelsen i Vefsndalføret	20
3.1.1 Innledning	20
3.1.2 Effekten av klima på slaktevektene	20
3.1.3 Slaktevekt i forhold til bestandstetthet og kjønnsrate	21
3.1.4 Dreining av kjønnsforhold og kroppsvekst	21
3.1.5 Betydningen av en god start i livet	21
3.1.6 Faktorer som innvirker på gevinstørrelsen	21
3.2 Effekter av dreining av kjønnsforholdet i en elgbestand: Vega-prosjektet	23
3.2.1 Innledning	23
3.2.2 Årsaker til endret kjønnsforhold	23
3.2.3 Konsekvenser av endret kjønnsforhold	24
3.2.4 Avskytingeksperimentet på Vega	24
3.3 Optimale høstingsmodeller i et stokastisk miljø	25
3.3.1 Innledning	25
3.3.2 Prinsipper for uttak av individer	26
3.3.2.1 Uttak av et konstant individantall	26
3.3.2.2 Proporsjonalt uttak	26
3.3.2.3 Terskeluttak	27
3.3.3 Terskeluttak - en optimal strategi for uttak av individer i små bestander	27
3.3.4 Proporsjonal terskelhøsting for uttak av dyr ved usikre bestandsanslag	29
4 Effekter av habitatfragmentering	31
4.1 Populasjonsbiologi hos en metapopulasjon av gråspurv	32
4.1.1 Innledning	32
4.1.2 Gråspurv som modellsystem	33
4.1.3 Konklusjon	34
4.2 Effekter av habitatfragmentering i granskog	35
4.2.1 Innledning	35
4.2.2 Studieområdet	36

4.2.3 Innsamlingsstasjoner.....	37	6 Karakterisering av truede og sårbare arter.....	64
4.2.4 Foreløpige resultater.....	38	6.1 Dobbeltbekasin: sammenheng mellom atferd, habitat- valg og forekomst av en truet fugleart.....	65
4.2.4.1 Invertebrater.....	38	6.1.1 Innledning.....	65
4.2.4.2 Vegetasjon.....	39	6.1.2 Metoder.....	66
4.2.4.3 Fugl.....	39	6.1.3 Resultater.....	66
4.2.5 Konklusjon.....	39	6.1.3.1 En nærings- og habitatspesialist.....	66
4.3 Genetiske effekter av økologisk isolasjon: fjellrev som bevaringsbiologisk modellart.....	40	6.1.3.2 Spillende hanner med svært stort energibehov.....	66
4.3.1 Innledning.....	40	6.1.3.3 Dobbeltbekasin hekker bare der det er god tilgang på høykvalitetsnæring.....	67
4.3.2 Fjellreven lever i små, atskilte bestander.....	40	6.1.3.4 Stor stedtrohet til hekkeområdet.....	67
4.3.3 Genetisk variabilitet er liten.....	41	6.1.3.5 Populasjonsstørrelsene varierer.....	67
4.3.4 Kullstørrelsen er synkende.....	41	6.1.3.6 Få hanner deltar i reproduksjonen.....	68
4.4 Bestandsstruktur og genetisk mangfold i en fragmentert bestand av mnemosynesommerfugl.....	44	6.1.4 Forvaltningsmessige konsekvenser.....	69
4.4.1 Innledning.....	44	6.2 Populasjonsdynamikk i forhold til livshistorievariasjon...70	
4.4.2 Problemstillinger.....	44	6.2.1 Innledning.....	70
4.4.3 Mnemosynesommerfuglen og forvaltningen av denne.....	45	6.2.2 Samvariasjon mellom livshistoriekarakterer.....	71
4.4.4 Bestander av mnemosynesommerfugl i Norge.....	45	6.2.3 Betydningen av livshistorieendringer for populasjonsdynamikken.....	72
4.4.5 Bestandsestimater.....	46	6.2.4 Populasjonssvingninger og -regulering i forhold til livshistorie.....	72
4.4.6 Genetisk analyse.....	47	6.2.5 Konklusjoner.....	74
4.4.6.1 Genetisk variasjon innen bestander.....	47	7 Mål og resultater.....	76
4.4.6.2 Genetisk variasjon mellom bestander....	47	8 Litteratur.....	77
4.4.6.3 Populasjonsdynamikk, spredning og genetisk differensiering.....	48	Vedlegg 1: Publikasjoner fra programmet.....	80
4.4.7 Forvaltningsmessige konsekvenser.....	51		
5 Introduksjoner.....	52		
5.1 Effekter av introduksjoner av fremmed genetisk materiale: et transplantasjonseksperiment med gråspurv.....	53		
5.1.1 Innledning.....	53		
5.1.2 Metode.....	53		
5.1.3 Resultater.....	54		
5.1.3.1 Overlevelse etter transplantering.....	54		
5.1.3.2 Reproduksjonsbiologi.....	54		
5.1.3.3 Føringfrekvenser.....	56		
5.1.3.4 Juvenil overlevelse.....	56		
5.1.4 Konklusjon.....	56		
5.2 Genetiske effekter av introduksjoner på lokale bestander av laks.....	57		
5.2.1 Innledning.....	57		
5.2.2 Problemstillinger.....	57		
5.2.3 Forvaltningsmessig bakgrunn.....	58		
5.2.4 Metoder og materiale.....	58		
5.2.5 Resultater og diskusjon.....	59		
5.2.5.1 Genetisk variasjon mellom naturlige populasjoner.....	59		
5.2.5.2 Genetiske forskjeller mellom villaks og oppdrettslaks.....	61		
5.2.5.3 Gytesuksess hos rømt oppdrettslaks.....	61		
5.2.5.4 Effekter av enveis genstrøm fra oppdrettslaks til villaks.....	61		
5.2.5.5 Langsiktige konsekvenser.....	62		
5.2.6 Forvaltningsmessige konklusjoner.....	62		

1

Instituttprogrammet

Instituttprogrammet «Bevaring av genressurser»

har vært konsentrert om følgende problemstillinger:

- *Små bestanders biologi.*

For å kunne forutsi temporer utvikling i biologiske mangfold er det viktig å kunne beskrive dynamikken til små bestander.

Dette krever kunnskap betydningen av forskjellige typer variasjon (stokastisitet) for bestandsutviklingen.

Et viktig siktemål for instituttprogrammet har vært å utvikle modeller der stokastisitet er inkludert.

Videre har man forsøkt å utvikle metoder for å estimere variabler som inngår i disse modellene.

- *Effekter av høsting.*

Tradisjonelt har høstingsbiologien vært opptatt av å utvikle metoder for å maksimere utbyttet som kan høstes av bestanden i form av biomasse eller annet verdifullt materiale.

Modellene som har vært

benyttet har ofte forutsatt et stabilt miljø og svært gode kunnskaper om bestandenes egenskaper. Gjennom instituttprogrammet har man imidlertid dokumentert at stokastisk variasjon i miljøet spiller en stor

rolle i populasjonsdynamikken til viktige viltarter som for eksempel elg. Teoretiske analyser viser at man i slike tilfelle bør benytte nye prinsipper for beskatningen, som f.eks. terskelhøsting, det vil si at man kan høste den delen av en bestand som overstiger en viss bestandsstørrelse. Et annet viktig problem som følger av høsting, er at vi kan endre bestandenes sammensetning og struktur når vi høster. Instituttprogrammet har fokusert spesielt på effekter av å dreie kjønnssammensetningen og alderssammensetning i norske elgbestander.

- *Effekter av bestandsfragmentering.* Ødeleggelse og oppsplitting av habitater er en av de største truslene mot



Foto: Per Jordhøy

biologiske mangfold.

Et sentralt siktemål i prosjektet har vært å dokumentere populasjonsgenetiske og demografiske effekter av fragmentering i noen grundige studerte bestander.

- *Effekter av etablering.*

I dag kan vi i bare liten grad forutsi hvorvidt nye individer vil etablere seg i en bestand og de økologiske konsekvensene av en eventuell etablering.

Denne problemstillingen har derfor vært behandlet i dette instituttprogrammet.

- *Karakterisering av truede og sårbare arter.*

Ofte må forvaltningen foreta avgjørelser på et begrenset datagrunnlag. I dag mangler vi for eksempel kunnskap om karakteristiske kjennetegn ved truede og sårbare arter. På generelt grunnlag er det derfor vanskelig å kunne gi tilrådingen om forvaltningsmessige tiltak

vedrørende slike bestander. Generelle prinsipper for forvaltningen av slike arter har derfor vært et sentralt tema i instituttprogrammet.

Som det framgår av de fem problemområdene som er presentert ovenfor, har instituttprogrammet fokusert i stor grad vært på økologiske relasjoner på bestandsnivå. Interaksjoner mellom arter har bare i liten grad vært berørt. Dette er en bevisst prioritering som har sammenheng med sammensetningen i NINAs faglige kompetanse. I denne rapporten gir vi et sammendrag av de viktigste resultatene fra instituttprogrammet som til nå er framkommet. Flere prosjekter er imidlertid ennå ikke avsluttet. For disse er presentasjonen av foreløpig karakter, og hovedresultatene vil først foreligge etter at denne rapporten er trykket.

2

Små bestanders biologi

Bernt-Erik Sæther og Steinar Engen

Forhold som påvirker en bestands sjanse til å dø ut kan estimeres på bakgrunn av langsiktige undersøkelser av variasjonen i bestandstetthet og individenes livshistorie. Slike datasett viser at variasjoner i bestanders tetthet, på grunn av demografiske og miljømessige forhold, kan være stor. Forståelse av populasjoners dynamikk forutsetter gode kunnskaper om demografiske og miljømessig varians.

2.1 Innledning

Hva gjør små bestander spesielle? Hvorfor kan vi ikke behandle bestander med et fåtall individer på samme måte som bestander med tusenvis av individer? Det spesielle med små bestander er først og fremst at tilfeldigheter spiller en langt større rolle for bestandsutviklingen enn i store bestander. Effekten av tilfeldige (stokastiske) hendelser må derfor bygges inn i modeller for bestandsutviklingen til små bestander.

Betydningen av tilfeldige hendelser for bestandsutviklingen er illustrert i **figur 2.1**. Vanligvis har populasjonsbiologene vært 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 imidlertid bestandsstørrelsen bare være nær den gjennomsnittlige med en viss sannsynlighet. Man må derfor forutsi fordelingen av bestandsstørrelser etter et gitt tidsrom t , hvilket er mye mer komplisert enn kun å beregne gjennomsnittet. I noen tilfeller vil denne fordelingen ha liten spredning, i andre tilfeller stor. Som bevaringsbiologer er vi spesielt opptatt av å kunne estimere sannsynligheten 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 fordelingen til bestandsstørrelsen N ved tid t , kan vi beregne sannsynligheten for at bestanden dør ut, hvilket er sannsynligheten for at $N = 1$.



Foto: Per Jordhøy

2.2 Bestandsanalyse

2.2.1 Deterministiske og stokastiske bestandsmodeller

For å forenkle analysen, antar vi en deterministisk bestandsmodell der alle individer er like, som vokser med en konstant vekstrate r per individ og hvor veksten stopper når bestandsstørrelsen N kommer opp til bæreevnen K . Dette innebærer at

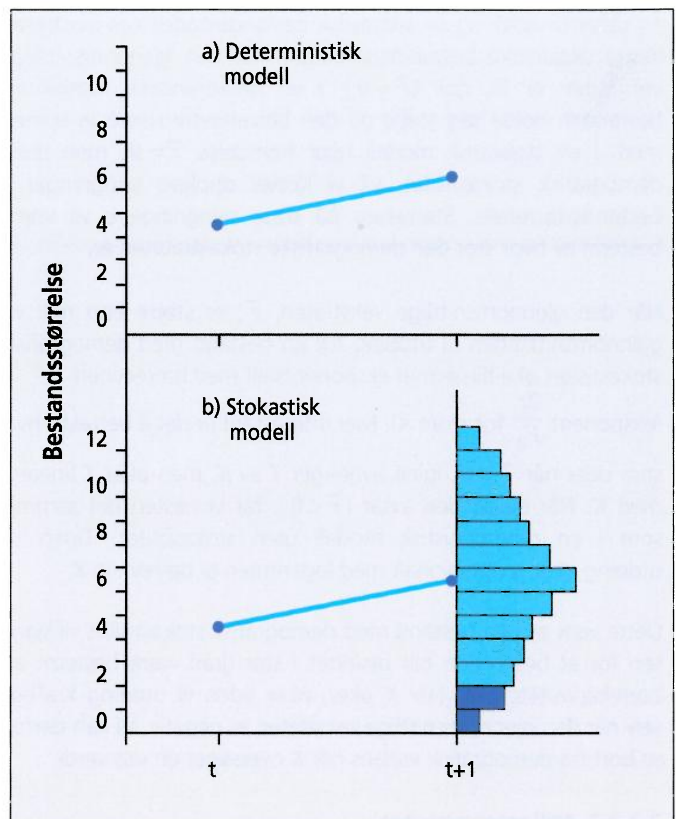
$$\frac{dN}{dt} = \begin{cases} rN & \text{for } 1 < N < K \\ 0 & \text{for } N = K \end{cases} \quad (2.1)$$

For en startbestand N_0 mellom 1 og K vokser bestanden 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 den naturlige logaritmen til λ ($r = \ln \lambda$). Selv om funksjonen (2.1) beskriver en svært forenklet bestandsmodell, illustrerer den likevel generelle egenskaper ved bestandsdynamikken til små bestander.

Sjansen for at en slik 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 utgangsbestandens størrelse når $r = 0$. Dersom r er negativ, vil derimot bestanden dø ut (Sæther & Engen 1997). Starter vi på bæreevnen K er tiden dette vil ta (d.v.s. tiden det tar til $N = 1$) eksakt lik $T(K) = -(\ln K)/r$. I en slik modell vil tiden til utdøing øke med logaritmen til størrelsen av utgangsbestanden, som i dette tilfellet er lik K .

Lar vi tilfeldige hendelser påvirke bestandsstørrelsen, må vi utvikle en stokastisk modell. Stokastisiteten kan være av tre forskjellige typer: (1) Demografisk stokastisitet, dvs variasjon som skyldes tilfeldige forskjeller som opptrer mellom individer i deres evne til å reproducere eller overleve (May 1974, Schaffer 1981). Effekten av demografisk stokastisitet på populasjonsveksten er størst ved små bestandsstørrelser fordi betydningen av individuelle variasjoner vil utviskes når bestandsstørrelsen øker. (2) Miljøstokastisitet eller variasjon som kommer fra små eller moderate svingninger i miljøet, og 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. (3) Katastrofer er stokastisitet på grunn av store miljøendringer som resulterer i en kraftig reduksjon av bestandsstørrelsen. På samme måte som miljøstokastisitet vil betydningen av katastrofer avhenge av bestandsstørrelsen (Lande 1993, Mangel & Tier 1993, 1994). Det er en glidende overgang mellom katastrofer og miljøstokastisitet. Svært stor miljøstokastisitet vil ha omtrent samme effekt som moderat store katastrofer.

Det neste steget er å undersøke hvordan disse formene for tilfeldig variasjon påvirker bestandens sjansje til å overleve over lang tid, slik at vi kan bestemme hvilke forhold som vil ha størst betydning i forvaltningen av bestandene (Lande 1993).



Figur 2.1

Sammenligning av 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 mørke feltet i søylediagrammet representerer sannsynligheten for at en kjønnert bestand vil dø ut, det vil si 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 $N \leq 1$.

2.2.2 Tiden til utdøing

La oss benytte bestandsmodell (2.1) og anta at bestandsveksten r er liten. Vi kan da benytte resultater fra matematikkens teori om diffusjonsprosesser til å beregne den gjennomsnittlige tiden til utdøing, T , for en bestand som er på bæreevnen K . Vi vil først studere effekten av demografisk stokastisitet, deretter miljøstokastisitet og til slutt betydningen av katastrofer.

2.2.2.1 Demografisk stokastisitet

I en bestand hvor all vilkårlig variasjon skyldes demografisk stokastisitet, kan vi anta at bestandens vekstrate, 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 er lik null ($\bar{r} = 0$). 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 likevel oppleve svingninger i bestandsstørrelsen. Størrelsen på disse svingningene vil være bestemt av hvor stor den demografiske stokastisiteten er.

Når den gjennomsnittlige vekstraten, \bar{r} , er større enn null vil gjennomsnittstiden til utdøing for en bestand med demografisk stokastisitet øke tilnærmet eksponentielt med bæreevnen

(eksponent $\frac{2r}{V_d}$ for store K). Mer interessant er det å betrakte hva

som skjer når $\bar{r} = 0$. Igjen avhenger T av K , men 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 proporsjonalt med logaritmen til bæreevnen 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 øker, øker tiden til utdøing kraftig, selv når den gjennomsnittlige vekstraten er negativ. Vi kan derfor se bort fra demografisk varians når K overstiger en viss verdi.

2.2.2.2 Miljøstokastisitet

Kaller vi miljøvariansen V_e , kan variansen til \bar{r} uttrykkes på for-

men $\text{var}(\bar{r}) = V_e + \frac{V_d}{N}$. Betydningen av miljøstokastisitet for en

bestands sjanse til å overleve er vanskeligere å vurdere enn tilfellet var for demografisk stokastisitet. Når miljøstokastisitet er til

stede, blir den langsiktige vekstraten i bestanden $\bar{r} = r - \frac{V_e}{2}$

Miljøstokastisiteten nedsetter altså den langsiktige vekstraten. En bestand med gjennomsnittlig vekstrate lik 0 ($r = 0$) vil over tid avta i størrelse på grunn av tilfeldige variasjoner i miljøet.

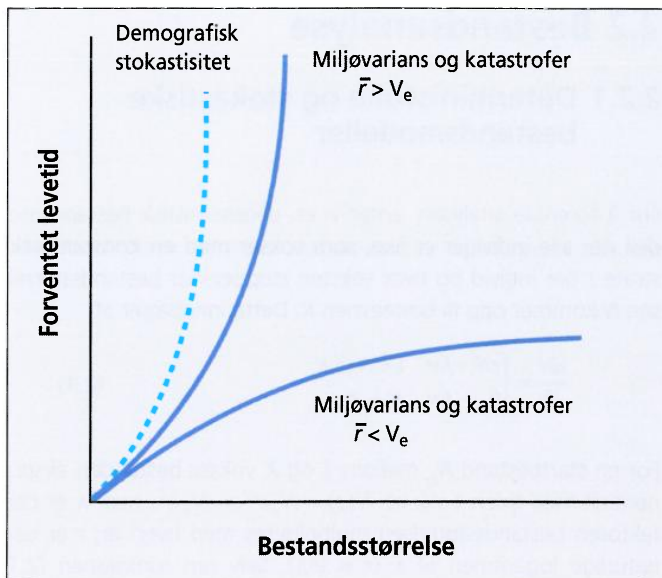
Ved positiv bestandsvekst ($\bar{r} > 0$), (Leigh 1981, Goodman 1987, Lande 1993, Foley 1994) vil tiden til utslettelse for bestander med miljøstokastisitet øke som en potensfunksjon med størrelsen på bæreevnen, K (potens $(\frac{2}{V_e}) \bar{r}$). Dette betyr at tiden til utslet-

telse vil øke langsommere med økende bestandsstørrelse enn i modellen med bare demografisk varians (figur 2.2). Selv store bestander kan utslettes raskt hvis miljøvariansen er stor. Ved positiv vekst i bestanden vil risikoen for at en bestand skal bli utslettet øke med bærekapasiteten.

Ved stabil bestandsstørrelse eller negativ bestandsvekst ($r \leq 0$) vil ikke risikoen for utdøing avta med økende K i samme grad som for positiv vekst ($r > 0$). Dette henger sammen med at bestandens forventede levetid vil øke med logaritmen av bærekapasiteten. En tidobling av bestandsstørrelsen fra 10 til 100 individer vil eksempelvis bare øke levetiden med det samme som en økning fra 1 til 10 individer. Miljøvariansen vil derfor, også for store bestander, være viktig for sjansen for at en bestand skal dø ut.

2.2.2.3 Katastrofer

Det er vanskelig å gi en generell vurdering av betydningen av katastrofer for en bestands mulighet til å overleve (Lande 1993,



Figur 2.2

Forventet levetid av en bestand i forhold til størrelsen under innflytelse av demografisk- og miljøvariens (fra Caughley 1994 etter Lande 1993). \bar{r} er den gjennomsnittlige vekstraten med miljøvariens 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 (V_e (from Caughley 1994 after Lande 1993).

Mangel & Tier 1993, 1994). En hendelse som fullstendig ødelegger habitatet til en bestand, vil føre til at bestanden dør ut. I tilfeller hvor ikke hele, men store deler av bestanden forsvinner, vil sjansen for utdøing avhenge av hvor hyppig katastrofene opptrer og hvor store de er. Effekten av katastrofer på bestandens levetid vil da avhenge av bestandsstørrelsen på en liknende måte som tilfellet var for miljøvariansen (disse to begrepene kan da også være vanskelig å skille fra hverandre). Bestandens levetid i nærvær av katastrofer vil da øke langsomt med bestandsstørrelsen.

Demografisk varians har bare betydning for en bestands levetid når bestandsstørrelsen er svært liten. Ellers vil miljøvariansen være den avgjørende faktoren som bestemmer en liten bestands levetid (katastrofer er ekstrem miljøvariens; figur 2.2). Sjansen for at en bestand vil dø ut avtar raskt med økende bestandsstørrelse. Denne sammenhengen er igjen avhengig av vekstraten i stammen (Sæther & Engen 1997, Foley 1994).

Forløpet i sammenhengen mellom sjansen for utdøing og bestandsstørrelsen vil variere fra art til art, bestemt av bestandens demografiske egenskaper og de stokastiske svingningene i miljøet.

2.2.3 Estimering av parametre

Teoretiske analyser av stokastiske bestandsmodeller er et viktig hjelpemiddel i utarbeidingen av forvaltningsstrategier for truede 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 ikke en gang kjent til grove størrelsesordener på mange av de parametrene som inngår i beregningene. Engen et al. (1998) har derfor utviklet en metode for å analysere effekten av demografisk varians og miljøvariens (**Rammeartikkel 2.1**). Denne metoden brukes i en analyse av en kjøttmeisbestand. Dataene blir så benyttet til å beregne viktige parametre for en sårbarhetsvurdering av denne bestanden. Seinere (kapittel 6) vil disse resultatene bli benyttet til å vurdere hvor truet bestanden er i henhold til IUCN sårbarhetskriterier (Mace & Lande 1991, Mace 1995), og hvordan variasjoner i forskjellige parametre vil påvirke denne sårbarhetsvurderingen.

2.2.4 Anvendelse av modellen på kjøttmeisbestanden i Wytham Wood, Oxford

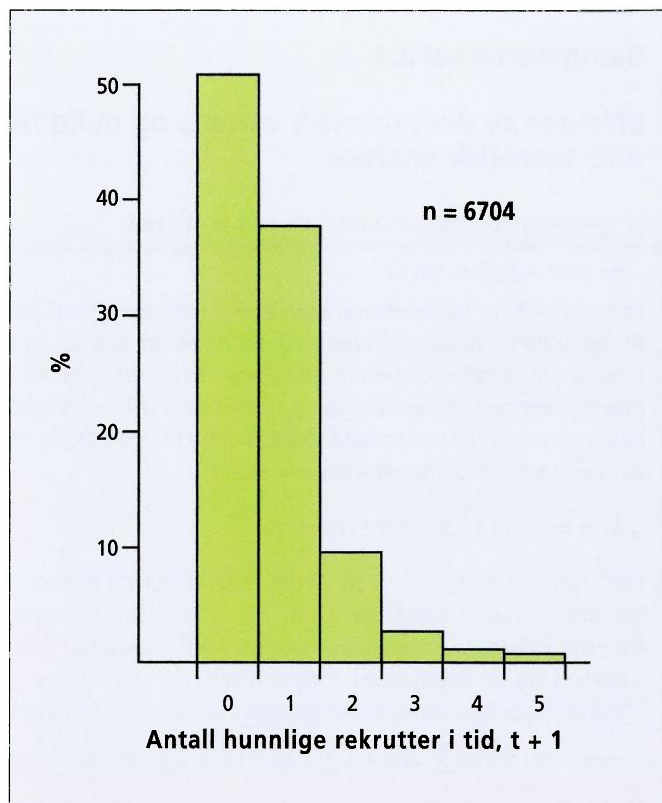
En av de lengste, individbaserte bestandsstudiene av fugl som finnes er undersøkelsen av kjøttmeisbestanden i Wytham Wood utenfor Oxford i Sør-England. Disse studiene ble startet av David Lack i 1947. Man ringmerket fuglene slik at kontinuerlige populasjonsdata for en periode på 50 år er tilgjengelige. Gjennom et samarbeid med Robin McCleery og Christopher Perrins, Universitetet i Oxford, har vi fått tilgang på dataene fra denne undersøkelsen. Vi har avgrenset analysen til årene fra og med 1960 til 1991.

Hvert år har skogen vært nøye gjennomgått, og identiteten til alle hekkende, ringmerkede fugler ble bestemt ut fra individualsifikke fargekombinasjoner. I tillegg ble alle førstegangshekkere ringmerket. Gjennom en grundig oppfølging gjennom hele hekkeperioden bestemmes hekkesuksessen til nesten alle de hekkende parene. På den måten kan man utarbeide svært gode estimater for årsvariasjonen i de fleste viktige demografiske variablene i bestanden (ungeproduksjon, dødelighet, rekrutteringsrate) (Lack 1966, McCleery & Perrins 1988).

Fordelingen av antall nye hunner som en voksen hunn rekrutterer til bestanden etterfølgende år, R_j , viser stor variasjon. 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.

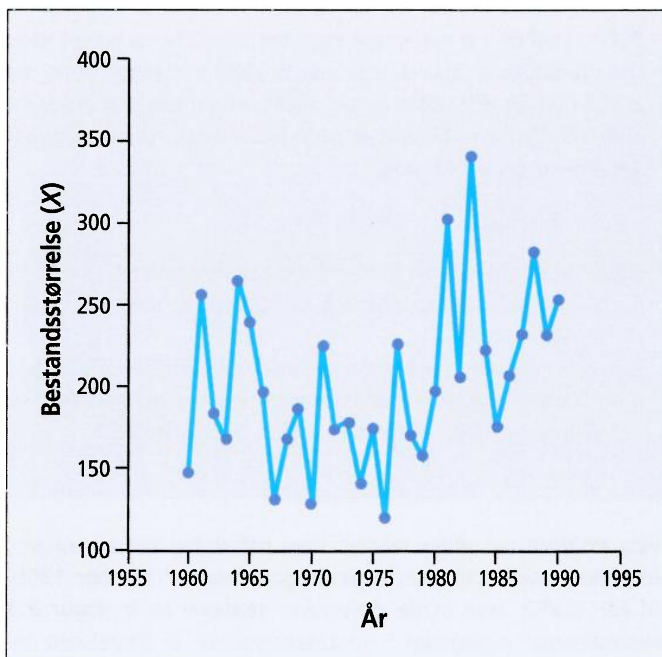
De fleste hunner rekrutterer ingen eller bare ett avkom (**figur 2.3**). Store verdier av R_j finner en bare blant et fåtall hunner. En slik stor individuell variasjon i evnen til å rekruttere individer til framtidige generasjoner er også funnet i en rekke andre studier av ulike fuglearter (Clutton-Brock 1988, Newton 1989).

I løpet av undersøkelsesperioden har størrelsen på kjøttmeisbestanden i Wytham Wood variert mye (**figur 2.4**). Antallet hekkende par varierte med 284 %, fra 120 par i 1976 til 341 par i 1983. Denne variasjonen i tetthet påvirker rekrutteringsevnen i bestanden (Lack 1966, McCleery & Perrins 1985). Ved store tettheter avtar ungeproduksjonen samtidig som dødeligheten av ungfugl og voksne øker. En logistisk modell (se kapittel 3.2) gir en rimelig beskrivelse av bestandssvingningene. Ut fra dataene estimerer vi $K = 216$ og $r = 0.97$. Dette innebærer at vekstraten ved små tettheter er svært høy.



Figur 2.3

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



Figur 2.4

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

Rammeartikkel 2.1

Effekter av demografisk varians og miljøvarians: teoretisk analyse

En generell populasjonsmodell for en art er gitt ved:

$$\Delta x = rx - g(x) = xp(x) \quad (2.1)$$

der 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. $r(x)$ er det enkelte individs bidrag til den totale tilveksten Δx . Bestanden er på bæreevnen, $x = K$, når

$$\Delta x = rx - g(x) = 0, \text{ eller } r(x) = 0$$

I en stokastisk versjon av (2.1) vil det enkelte individs bidrag innen en generasjon variere stokastisk. La R_1, R_2, \dots, R_x være bidraget til $r(x)$ 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

$$\text{var}(\Delta x|x) = \text{var}\left(\sum_{i=1}^x R_i|x\right) = \sum_{i=1}^x \text{var}(R_i|x) + 2 \sum_{i < j} \text{cov}(R_i, R_j|x) \quad (2.2)$$

som kan bli skrevet som

$$\text{var}(\Delta x|x) = x^2 \tau(x) + x[\sigma^2(x) - \tau(x)] \quad (2.3)$$

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 (2.1) ved å definere miljø- og demografisk «varians» som

$$\sigma_e^2(x) = \tau(x) \quad (2.4)$$

og

$$\sigma_d^2(x) = \sigma^2(x) - \tau(x) \quad (2.5)$$

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 følgende

$$\sigma_e^2 = 0 \quad \text{og} \quad \sigma_d^2 = \text{var}(R_i|X_t)$$

Det er to viktige 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).

Disse generelle definisjonene kan benyttes til å utlede estimatører for å beregne demografisk og miljøvarians fra data (Engen et al. in 1998, 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 estimatorer for demografisk varians ($\sigma_d^2(X_t)$) og ($\sigma_e^2(X_t)$) være gitt ved

$$\hat{\sigma}_d^2(X_t) = \frac{1}{n_t - 1} \sum_{j=1}^{n_t} (R_{ij} - \bar{R}_t)^2 \quad (2.6)$$

og

$$\hat{\sigma}_e^2(X_t) = \left[\frac{\Delta X_t}{X_t} - \bar{r} + \frac{\hat{g}(X_t)}{X_t} \right]^2 - \frac{\hat{\sigma}_d^2(X_t)}{X_t} \quad (2.7)$$

Her angir \bar{r} and $g(X_t)$ 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 $g(X_t) = -\bar{r}X_t / \hat{K}$, der \hat{K} er et estimat for bæreevnen og $\Delta X = 0$.

Med hvilken sannsynlighet vil en bestand dø ut? Dette kan estimeres ved den såkalte Green-funksjonen (Karlin & Taylor 1981) for diffusjonsprosessen

$$\mu(x) = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) \quad \text{og} \quad v(x) = \sigma_e^2 x^2 + \sigma_d^2 x$$

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,

$$S(x) = \int_1^x s(u) du, \quad s(u) = \exp\left(-2 \frac{\mu(u)}{v(u)}\right)$$

og

$$m(x) = 1 / (s(x)v(x))$$

Denne funksjonen gir den forventede tiden en bestand tilbringer på hver bestandsstørrelse før den dør ut. Selve beregningene er kompliserte (Lande 1993, Lande et al. 1994, 1995, Sæther et al. 1998).

Hos småfugl har alder 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 (**figur 2.3**) representerer variasjoner i rekrutteringsraten til bestanden bestemt av tetthet og miljøforskjeller, og at dette i liten grad skyldes variasjon i alderssammensetningen. Ved å benytte disse dataene finner vi fra Sæther og Engen (1997, ligninger 3.6 og 3.7) en demografisk varians, $\sigma_d^2 = 0,569 \pm 0,042$ (se), og en miljøvarians

$\sigma_e^2 = 0,0793 \pm 0,017$, som begge er signifikant større enn 0 ($t = 13,64$ og $t = 4,78$, d.f. = 30, $P < 0.001$ for henholdsvis demografisk- og miljøvarians). Disse størrelsene er store (jfr. verdier brukt i simuleringene til Caughley 1994). Ut fra de generelle, teoretiske resultatene til Lande (1993) kan disse variasjonene forventes å ha stor betydning for denne bestandens sjanse til å dø ut. Disse estimatene er derfor viktige resultater i seg selv, fordi de forteller hvilke størrelsesorden disse parametrene kan ha i en bestand ute i naturen.

Et problem eksisterer imidlertid med disse beregningene: Vi antar at alle hunner som rekrutteres til bestanden blir observert første år etter fødselen. I noen tilfeller vil imidlertid fuglene bli observert som førstegangshekkere 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 har kommet utenfra og hekket første gangen utenfor undersøkelsesområdet. Alle hunnlige avkom som et seinere år ble observert hekkende i Wytham Wood, ble derfor benyttet som et grunnlag for beregningene av demografisk og miljømessig varians ut fra ligningene (2.6) og (2.7) i **Rammetekst 2.1**. Verdien for demografisk varians ble med disse dataene litt større (σ_d^2 $0,616 \pm 0,045$ (se)), mens miljøvariansen avtok litt (σ_e^2 $0,0791 \pm 0,017$). Disse verdiene er imidlertid så like at forskjellene har liten praktisk betydning i levedyktighetsberegningene.

Årsvariasjonen i estimatene av demografisk varians ($\hat{\sigma}_d^2$) og miljøvariens ($\hat{\sigma}_e^2$) er uavhengig av hverandre (**figur 2.5a**). Den demografiske variansen avtar med tettheten (**figur 2.5b**). 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 er derimot uavhengig av populasjonsstørrelsen (**figur 2.5c**).

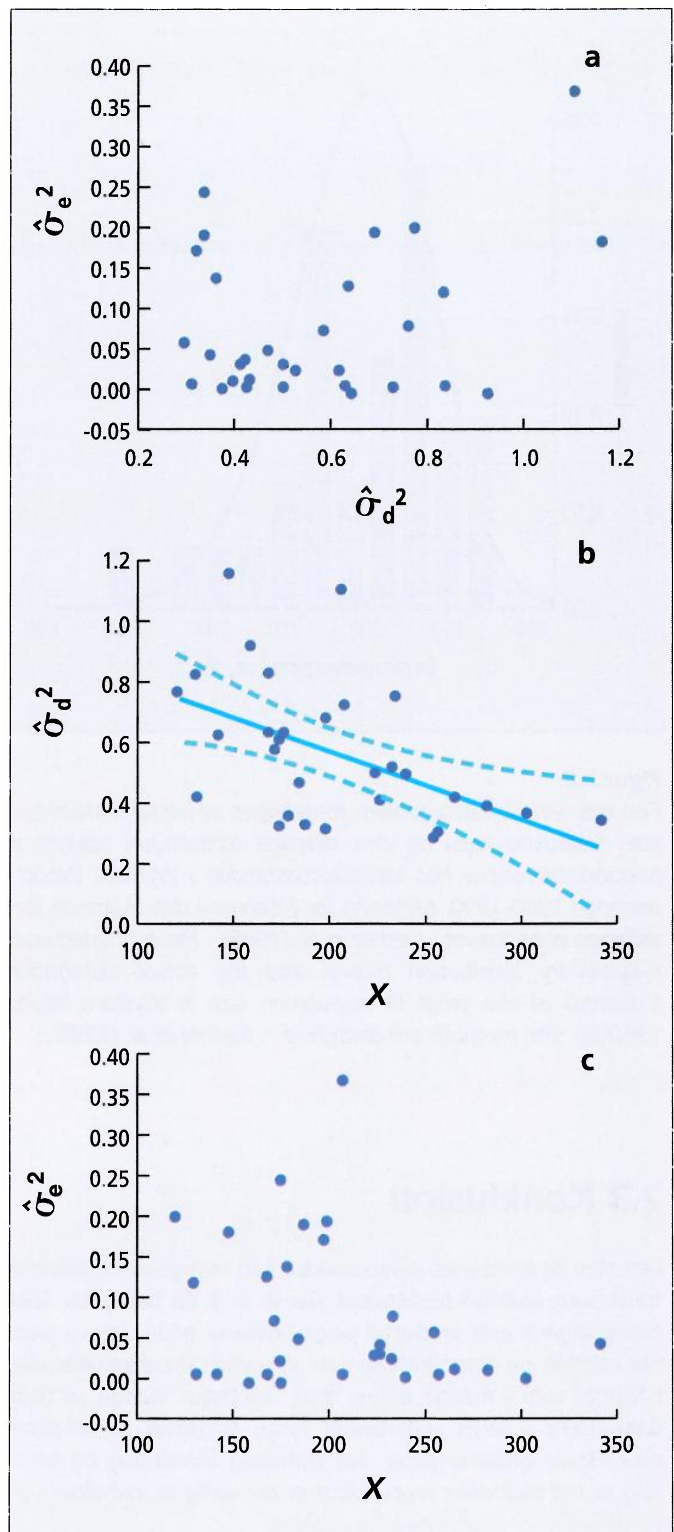
Fordelingen av de bestandsstørrelser som ble observert igjennom den 31-årige undersøkelsesperioden var svært lik den som ble beregnet ut fra Green-funksjonen gitt i rammeartikkelen (**figur 2.6**). Dette tyder på at modellen er realistisk og at estimeringsmetoden fungerer bra.

Green-funksjonen kan derfor benyttes til å beregne den forventede gjennomsnittlige levetiden til kjøttmeisbestanden i Wytham Wood. Disse kalkulasjonene gir en forventet levetid av kjøttmeisbestanden på 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 2.7**). Med andre ord er sjansen for at denne bestanden skal dø ut være svært lav dersom bestandsvingningene fortsetter på samme måte som i den 31-årige undersøkelsesperioden beregningene er basert på.

Hvorfor er kjøttmeisbestanden i Wytham Wood så lite utsatt for utdøing? Dette skyldes hovedsakelig den raske vekstraten den har. Dersom forholdene endrer seg slik at vekstraten reduseres, vil også bestandens sjanse for å dø ut raskt øke (**figur 2.7**). Økning i miljøvariansen vil ha tilsvarende effekt. Dette bekrefter tidligere teoretiske analyser som viser sjansen for at en liten bestand skal dø ut, er bestemt av både vekstraten og miljøvariansen (Leigh 1981, Schaffer 1981, Goodman 1987a, Lande 1993, Foley 1994).

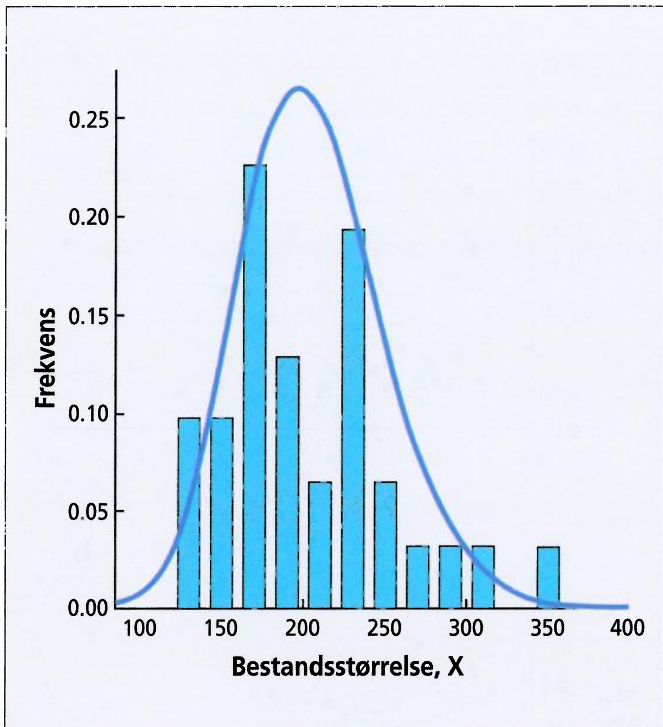
En annen faktor som påvirker sjansen for at denne bestanden skal dø ut, er områdets bærevne, \hat{K} . Dersom denne reduseres, f.eks. gjennom hogging av deler av skogen, vil den forventede gjennomsnittlige levetiden til bestanden reduseres.



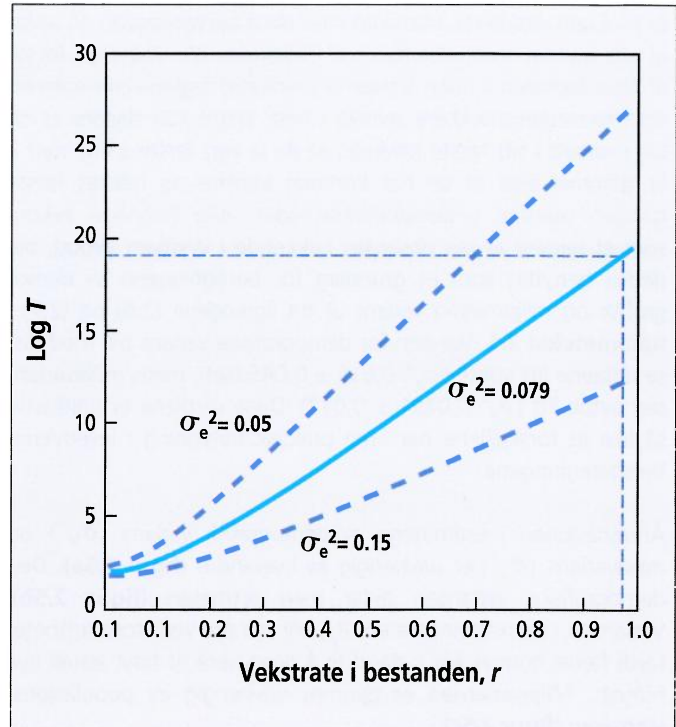
Figur 2.5

Den estimerte miljøvariansen ($\hat{\sigma}_e^2$) i forhold til den demografiske variansen ($\hat{\sigma}_d^2$) (a), og den demografiske variansen (b) og miljøvariansen (c) i forhold til bestandsstørrelsen X 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 demographic variance (b) and the environmental variance (c) in relation to the population size X .

**Figur 2.6**

Den estimerte kvasistasjonære fordelingen av bestandsstørrelsen (den heltrukne linja) og den virkelige fordelingen (søyler) av bestandsstørrelsene hos kjøttmeisbestanden i Wytham Wood i perioden 1960-1990. Metoden for å beregne den estimerte fordelingen er beskrevet i Sæther et al. (1998) - The estimated quasi-stationary distribution (curve) and the actual distribution (columns) of the great tit population size in Wytham Wood 1960-90. The methods are described in Sæther et al. (1998).

**Figur 2.7**

Den forventete tiden til utdøing 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 estimerte verdier for σ_d^2 og σ_e^2 . Den tynn-prikkete linja indikerer den estimerte $\log T$ med de estimerte parametrene. - The expected time to extinction 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.

2.3 Konklusjon

I en liten bestand uten aldersstruktur kan mange av de parametrene som påvirker bestandens sjans til å dø beregnes. Slike beregninger krever imidlertid lange tidsserier både over variasjoner i tetthet og demografiske data innsamlet fra enkeltindivider. I Norge, som i mange andre land, foreligger mange av disse datasettene i delvis ubearbeidet form, innsamlet av amatører eller ideelle organisasjoner. For framtidig forvaltning og bevaring av det biologiske mangfoldet er det viktig at innholdet i slike datasett blir tilgjengelig for analyse.

Resultatene fra beregningene av demografisk og miljømessig varians 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 måte 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. Tilsvarende er det vist at engelske fuglearter med høy reproduksjonsrate hentet seg raskere inn etter perioder med ekstreme miljøbetingelser enn arter med lav reproduksjonskapasitet (Pimm 1991).

Den høye vekstraten ved små tettheter i Wytham Wood trenger ikke alene skyldes endringer i rekrutteringsevnen i bestanden. 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. Er dette tilfelle, kan forhold i omgivelsene rundt Wytham Wood som reduserer imigrasjonsraten og dermed reduserer vekstraten, øke risikoen for at bestanden dør ut (**figur 2.7**). Både hos kjøttmeis som hos andre spurvefuglearter er graden av spredning høy, spesielt blant hunnene (Greenwood 1980, Harvey et al. 1988). Enkeltestander kan derfor være følsomme for landskapsøkologiske endringer.

3

Effekter av høsting



Foto: Tonje Stubsjøen

Høsting griper ofte inn i flere populasjonsbiologiske prosesser. Jakt i seg selv er en viktig selskapsmekanisme som kan forårsake endringer i individenes karakteregenskaper. For våre hjortedyrbestander fører høstingen til en kraftig dreining av kjønnsforholdet ved at okse- ne beskattes hardere enn kyrne. I instituttprogrammet ønsket man både å beskrive konsekvenser av en slik dreining av kjønnsforholdet, og eksperimentelt undersøke eventuelle effekter av en hard oksebeskatning.

Hovedproblemet med høsting av ville bestander har tradisjonelt vært å foreta en korrekt beregning av uttaket. Dette er vanskelig av to årsaker:

(1) Optimalisering av utbyttet krever nøyaktige kunnskaper om hvordan bestandens demografiske egenskaper varierer med bestandstettheten. Slik kunnskap er bare tilgjengelig for et lite antall arter.

(2) Stokastisitet er viktig for populasjonsdynamikken til mange arter som er gjenstand for høsting. Stokastisk variasjon kan oppstå både som en følge av variasjoner i miljøet og som en konsekvens av høstingen i seg selv.

Dette innebærer at det er vanskelig å gi nøyaktige forutsigelser om de populasjonsdynamiske konsekvenser av et uttak av et gitt antall dyr fra en bestand.

3.1

Betydningen av klima, bestandsstørrelse og kjønnsforholdet for årsvariasjon i størrelsen til elgen i Vefsn-dalføret

Erling J. Solberg og Bernt-Erik Sæther

Klima og bestandstetthet, og derved næringsforholdene, i tillegg til kjønnsforhold, er viktig for elgens slaktevekt. Klimaet påvirker gevirstørrelsen hos eldre, men ikke hos unge elgokser.

3.1.1 Innledning

Hos elgoksene er kropps- og gevirstørrelse antatt å være av vesentlig betydning for hvilke individer som skal få overføre sine arvelige egenskaper til senere generasjoner. Paringsuksess kan avhenge både av evnen til å kjempe om kuene og evnen til å passivt å tiltrekke seg dem. Gjennomsnittlig kroppsvekt og gevirstørrelsen påvirker også det årlige jaktutbyttet. Det er derfor naturlig å spørre seg om årsakene til variasjon i kropps- og gevirstørrelse

3.1.2 Effekten av klima på variasjonen i slaktevektene

Den mest nærliggende faktoren som påvirker variasjonen i gjennomsnittlig slaktevekt er rådende beite- og næringsforhold i vekstsesongen. Fôrproduksjonen avhenger av klimaet. Både temperatur og nedbør er essensielle faktorer for vekst og utvikling hos viktige beiteplanter for elgen. Forholdet mellom plantens innhold av protein og fiber, og dermed dens fordøyelighet, varierer med temperatur og nedbør i vekstsesongen. Det er derfor ikke overraskende at det er en sterk sammenheng mellom temperatur og nedbør i sommerhalvåret og elgens gjennomsnittlige slaktevekt om høsten (Solberg & Sæther 1994).

Slaktevektene hos åringene er store hos dyr som var skutt etter en kjølig og tørr forsommer. Dette kan forklares med den lengre perioden planten må vokse i kjølig tørt vær før den når det ut-



Foto: Kjetil Bevanger

vokste og forvedede stadium. Næringsstoffene i plantene vil derfor være tilgjengelige over lengere tid før de bindes opp i ufordøyelige eller tungt fordøyelige forbindelser. Tidligere studier har vist en tilsvarende effekt innen flere bestander som lever under fuktige forhold, mens hos bestander fra relativt tørre strøk av landet (Sørlandet, Østlandet) har dyrene økt veksten etter relativt fuktige somre (Andersen & Sæther 1991). Dette kan tyde på at tørke virker negativt på tilbudet av og næringsinnholdet i viktige beiteplanter.

Hos flere arter av hjortedyr er det vist lav vekt om høsten etter spesielt harde vintre. Ingen slik effekt ble funnet på slaktevektene hos elg fra Vefsn-dalføret, med unntak av de fullvoksne okse- (5-8 år). I denne gruppen viste dyrene lavere slaktevekt etter spesielt kalde vintre (Solberg & Sæther 1994). Tilsvarende forhold kjenner man fra Skottland der kronhjorten, men ikke kolla, hadde lavere vekt etter kalde vintre. Dette ble forklart som en effekt av høyere termoreguleringskostnader hos kronhjorten som var i dårlig form etter brunsts sesongen. Det er nærliggende å tenke seg en tilsvarende forklaring på vekttapet hos de fullvoksne elgoksene fra Vefsn. Sannsynligvis brunster de fullvoksne oksene mest intensivt og vil således være i dårligere form enn ungoksene på vinteren. De blir dermed også mer utsatt dersom ekstreme forhold opptrer den etterfølgende vinteren.

3.1.3 Slaktevekt i forhold til bestandstetthet og kjønnsforhold

I en 23 år lang undersøkelse av elg fra Vefsn-dalføre viste det seg å være jevn nedgang i slaktevektene innen alle aldersgruppene. Hos for eksempel fullvoksne (5 år eller eldre) okser sank gjennomsnittlig slaktevekt med 3 kg i året, fra maksimalt 310 kg i 1968 til et minimum på 250 kg vel 20 år senere.

Samtidig med vektnedgangen var det, ifølge jegerobservasjoner, en økning i antall dyr og en dreining av kjønnsforholdet innen bestanden. Selv om ikke den absolutte bestandsøkningen var mulig å beregne, viste en sjudobling i antall elg observert i de to første jaktukene gjennom perioden at økningen må ha vært stor. Antall okser observert per ku endret seg tilsvarende fra et maksimum på 0.96 i 1971 til et minimum på 0.39 i 1988. Denne kjønnsdreiningen er en effekt av den rettede avskytingen som ble innført fra tidlig på syttitallet med sterkere jakt på okser enn kuer (Solberg et al. unpublisert).

Nedgangen i slaktevekt var nært korrelert med dreiningen i kjønnsforholdet i bestanden (figur 3.1). Det var også en nær sammenheng mellom bestandstetthet og slaktevekt, spesielt blant de yngre aldersgruppene (Solberg & Sæther 1994).

Sammenhengen mellom reduksjonene i oksevektene og andelen okser i bestanden kan forklares ut fra teorien om seksuell seleksjon. Her antas at intensiv konkurranse mellom hannedyr for å oppnå hunndyrenes gunst vil medføre sterk seleksjon av de mest konkurransedyktige hannene. For elgens del betyr dette at de sterkeste oksene med størst evne til å tilkjempe seg kuene, får overføre sitt arvemateriale til neste generasjon i høyere grad enn mindre okser. Ettersom andelen okser i bestanden ble redusert,

er det sannsynlig at den sterke konkurransen delvis opphørte, og mindre okser fikk økte muligheter til å reproducere. Siden brunsten er en hard fysisk belastning både på grunn av sterkt redusert beiting og økt aktivitet (Andersen & Sæther 1996), kan dette medføre at veksten stopper tidligere i livet enn før.

3.1.4 Dreining av kjønnsforhold og kroppsvekst

Det nære forholdet mellom bestandsøkningen og endringen i kjønnsforholdet gjennom perioden gjorde det vanskelig å skille deres forholdsvis betydning. Statistiske beregninger indikerte imidlertid at kjønnsforholdet alene forklarte vektnedgangen hos de eldre elgoksene (fra 3 år og oppover) (figur 3.1). Dette kan også underbygges av at det ikke var statistisk sammenheng mellom bestandsøkning og de gjennomsnittlige kuvektene. Kuvektene holdt seg nesten stabile gjennom hele perioden med bare en meget svak reduksjon. En reduksjon i andelen okser i bestanden vil ut fra seksuell seleksjonsteori forventes å påvirke oksevektene, men ikke kuvektene.

I kontrast til dette har en data fra hjort i Skottland, som viser at en økt bestandstetthet påvirker kronhjortvektene mer enn hindvektene (Clutton-Brock et al. 1982). Der forklares forskjellen med det høyere matbehovet hos de større hannedyrene. Som kjent øker matbehovet med størrelsen, mens evnen til å finne samt fordøye maten antas å være konstant, og uavhengig av dyrenes størrelse.

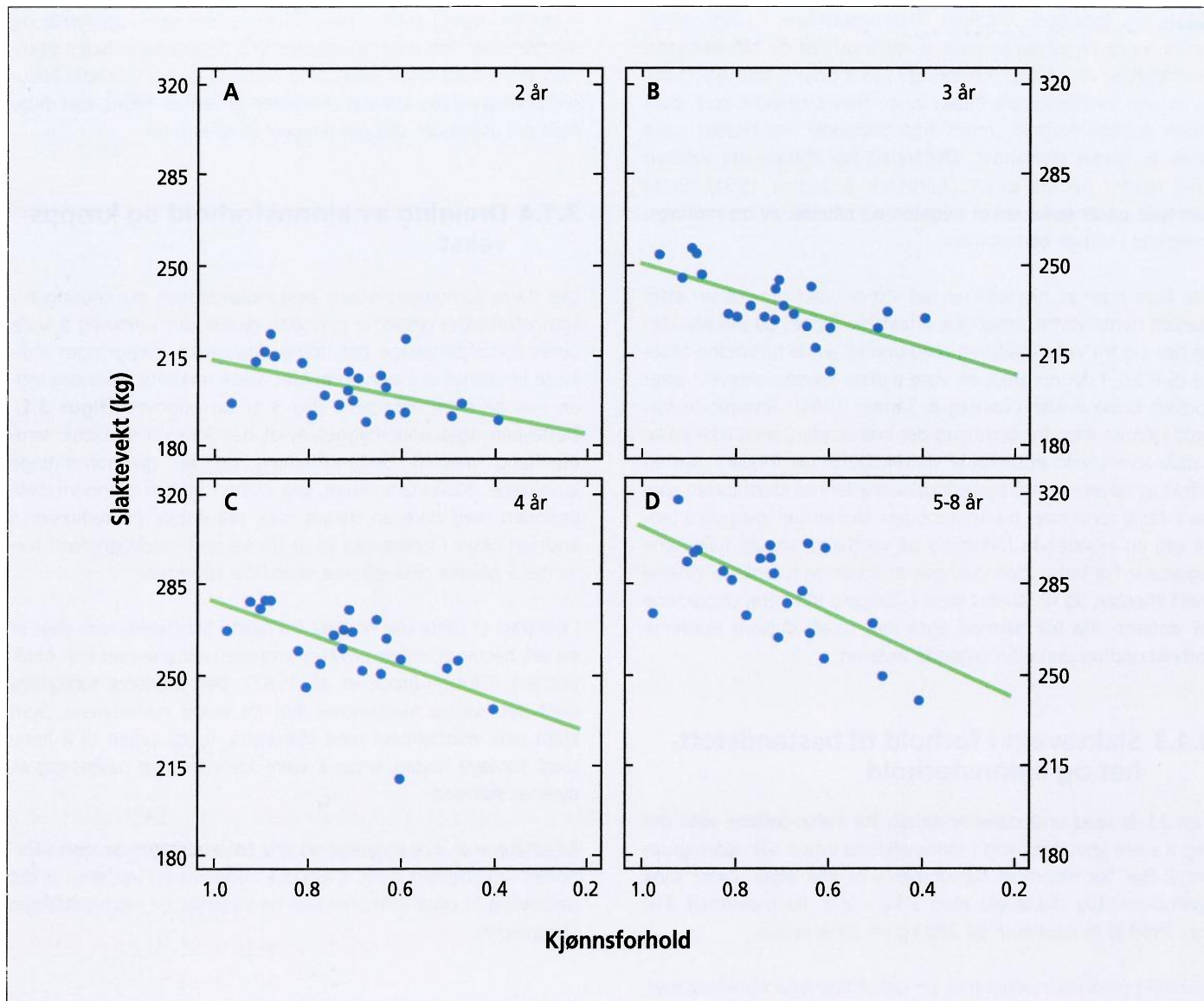
Resultatene er ikke entydige og selv om endringen av kjønnsforholdet umiddelbart synes å forklare nedgangen i vektene, er det sannsynlig at også tettheten kan ha innvirket på vektutviklingen i bestanden.

3.1.5 Betydningen av en god start i livet

Studier av flere arter hjortedyr har vist at en god start i livet, eks. høy fødselsvekt og gode vekstforhold i den første fasen, er vesentlige for den endelige størrelsen som fullvoksen. For elg fra Vefsn-dalføret fant vi imidlertid lite belegg for å si dette. En sammenligning av de gjennomsnittlige vektene hos okser innen alle årsklasser som var født i perioden viste kun et svakt forhold mellom vektene hos åringsokser og vektene som treåringer eller eldre (Solberg & Sæther 1994).

3.1.6 Faktorer som innvirker på gevirstørrelsen

I Vefsnbestanden kunne kroppsvekten bare forklare en lite andel av variasjonen i antall gevirtakker innen hver aldersgruppe (Solberg & Sæther 1994). En studie av 55 gevir fra elg skutt i samme område viste at antallet takker var et godt mål for vekten til geviret (Solberg & Sæther 1994) og dermed også de energetiske kostnadene ved å produsere det. Det betyr at variasjonen i gevirstørrelse ikke alene kan forklares ut fra variasjonen i kroppsvekt.



Figur 3.1
 De gjennomsnittlige årlige slaktevektene til forskjellige aldersgrupper av okser i Vefsn i forhold til det observerte okse : ku forholdet i bestanden. - The annual mean carcass mass in age-groups of male moose in relation to the recorded sex ratio (proportion of males) in the population.

Selv om kroppsvekten hos andre hjortedyr tidligere er dokumentert å være den viktigste faktoren som påvirker gevirstørrelsen er også andre faktorer antatt å virke inn. For eksempel kan både klima og mineralinnholdet i jorda innvirke på veksten til geviret. Tilsvarende er det hos hjort vist at geviret vokser forholdsvis fortere under gode enn under dårlige næringsforhold (Suttie & Kay 1983).

Det undersøkte materialet gav ingen indikasjoner på at gevirene vokste mer etter somrer med gunstig enn ugunstig klima. Derimot kan en tenke seg at sommerklimaet virket inn på gevirstørrelsen hos åringsoksene, siden kroppsvektene var korrelert med takkanttallet. I tillegg viste mai-temperaturene et positivt forhold til gevirstørrelsen hos eldre okser. Det betyr at de yngste oksene indirekte blir påvirket av klima gjennom effekten på kroppsvekten, mens de eldre oksene ble påvirket direkte av klima uavhengig av variasjonen i kroppsvekt.

3.2

Effekter av dreining av kjønnsforholdet i en elgbestand: Vega-prosjektet

Bernt-Erik Sæther, Morten Heim, John Stacy,
Kjetill Jakobsen, Jon Martin Arnemo og Turid Buvik

Det er igangsatt prosjekt på Vega som skal avdekke hvilken effekt dreining av en elgbestands kjønnsforhold har på elgens slaktevekt. Det er imidlertid ennå for tidlig å konkludere fra dette eksperimentet som ble startet i 1992.

3.2.1 Innledning

Undersøkelsene i Vefsn-dalføret viste at oksevektene har avtatt i seinere år, og at denne nedgangen har skjedd samtidig som kjønnsforholdet i bestanden har endret seg (se kapittel 3.1). Problemet med tolkningen av denne observasjonen har vært at det er nær sammenheng mellom kjønnsforholdet og bestandsstørrelsen. For å undersøke om en slik vektredgang står i direkte forhold til en endring av kjønnsforholdet, må en finne ut om oksevektene reduseres selv om bestandsstørrelsen holdes konstant.

3.2.2 Årsaker til endret kjønnsforhold

En nedgang i oksevektene som en følge av en dreining av kjønns- eller aldersforholdet kan ha to ulike årsaker:

(1) Vektnedgangen kan skje som en følge av redusert tilgang på eldre okser. Dette kan føre til at konkurransen mellom oksene avtar eller at kyrne i større grad enn tidligere velger å pare seg med yngre okser. Dette medfører at større andel av de yngre oksene får delta i brunsten med redusert videre kroppsvekst som konsekvens. Denne hypotesen forutsetter at eldre okser i en naturlig sammensatt elgbestand har høyere paringssuksess enn yngre okser, enten på grunn av hunnlig preferanse eller konkurransemessige fortrinn. Endring av aldersstrukturen vil da kunne ha innflytelse på intensiteten av den seksuelle seleksjonen (definert som variansen i paringssuksess mellom oksene), og at det er direkte kobling mellom bestandsstruktur og selektive prosesser i bestanden.



Foto: Erling Johan Solberg

(2) Vektnedgangen kan være en følge av endring i kjønnsforholdet ved at redusert tilgang på okser i forhold til kuer fører til at større andel yngre hanner får delta i brunsten. Dette vil etter den mekanismen som er beskrevet over medføre redusert vekst. Hypotese (1) og (2) er selvsagt ikke uavhengige.

3.2.3 Konsekvenser av endret kjønnsforhold

Dreining av kjønnsforholdet kan også ha direkte konsekvenser for elgstammens produktivitet. Hos alle hjortedyr i tempererte områder endres både kvalitet og kvantitet på sommerbeitene seg gjennom sesongen (White et al. 1983). Et optimalt fødsels-tidspunkt i forhold til utviklingen til beiteplantene kan derfor være svært viktig for elgkalvenes vekst (Andersen & Sæther 1996). Dersom vi antar en sammenheng mellom paringstidspunkt og kalvingstidspunkt, vil en utsettelse av tidspunktet for bedekning, f.eks. som en følge av redusert tilgang på okser av akseptabel kvalitet, medføre en forsinkelse av kalvenes fødsels-tidspunkt. Dette vil i sin tur kunne medføre redusert vektutvikling. Et resultat av dette kan være at kuas framtidige start med å produsere kalver blir forsinket, da tidspunkt for kjønnsmodning har sammenheng med kuas vekt som kalv og åring (Sæther & Heim 1993).

3.2.4 Avskytingeksperimentet på Vega

For å utprøve disse hypotesene ble det i 1992 igangsatt et eksperimentelt avskytningsopplegg av oksebestanden på øya Vega på Helgelandskysten. Her ble det på midten av 1980-tallet naturlig etablert en elgstamme som fikk utvikle seg nesten uten uttak av dyr. Man kan derfor anta at denne bestanden ved starten av prosjektperioden hadde en tilnærmet naturlig alders- og kjønns sammensetning. Metodisk ble det lagt opp til å merke samtlige dyr på øya med radiosendere. Øya er relativt isolert fra omkringliggende elgområder.

Eksperimentet gjennomføres i tre faser. I den første fasen tar vi sikte på å kartlegge hvilke okser som har størst paringssuksess. I den andre fasen, som ble igangsatt etter brunsten i 1994, fjernet vi alle okser eldre enn kalv og lot det som ble produsert av åringsokser året etter foreta bedekningen i 1995. I den siste fasen som ble igangsatt etter brunsten 1996, vil vi dreie kjønns-sammensetningen til ca. 25 % eldre okser i bestanden. Den eksperimentelle endringen i kjønns- og alderssammensetningen blant oksene vil bli gjennomført uten særlig endring av den totale elgtettheten på øya.

Gjennom et samarbeid mellom NINA og Institutt for arktisk veterinærmedisin har 69 forskjellige dyr blitt merket og utstyrt med radiosendere i perioden 1992 til og med 1995. Innvandrende elg har blitt skutt før eller under jakt om høsten. Fra hvert dyr er det tatt en vevsprøve. Disse prøvene vil bli brukt i DNA-fingerprint analyser, foretatt ved Avdeling for generell genetik, Universitetet i Oslo. Ut fra disse analysene skal man bestemme hvilke okser som er fedre til kalvene. Samtlige dyr som ble påsatt nye sendere blir veid. I tillegg blir alle okser veid hver vinter under merkingene. All skutte dyr blir aldersbestemt og veid.

Dyrene blir rutinemessig lokalisert gjennom hele året, med en mer intensiv oppfølging under brunstsesongen i september og oktober. I mai og juni blir kalvingstidspunkt for de enkelte kyr fastslått. Sommerstid blir elgens bruk av området kartlagt.

Disse dataene vil gi en god pekepinn på hvorfor noen okser har større paringssuksess enn andre.

3.3

Optimale høstingsmodeller i et stokastisk miljø

Bernt-Erik Sæther og Steinar Engen

Høsting fra bestander kan være et konstant uttak av individer uavhengig av bestandsstørrelsen, et uttak som varierer proporsjonalt med bestandsstørrelsen eller et terskeluttak der bestanden høstes kraftig når størrelsen overstiger en viss terskel, mens høstingen opphører når bestandsstørrelsen er under denne terskelen. Terskeluttak er en optimal høstingsstrategi for små bestander. Ved usikkerhet om bestandsstørrelsen kan terskelhøstingen gjøres proporsjonal ved at bare en viss andel av de individene som den estimerte bestandsstørrelsen overstiges med, fjernes.

3.3.1 Innledning

Individer fjernes fra små bestander av tre årsaker:

(1) Tilstedeværelsen av selv et fåtall individer av enkelte arter kan oppfattes som en trussel mot ulike former for menneskelig virksomhet. Et klassisk eksempel er den begrensningen mange store rovdyr opplever fordi de påvirker folks mulighet til å drive et økonomisk effektivt, utmarksbasert husdyrhold.

- (2) Menneskets behov for økte arealer fører til at arter blir avgrenset til mindre områder enn tidligere. Spesielt for store pattedyr har en slik reduksjon i leveområdenes størrelse konsekvenser for deres evne til å overleve. Mange av disse artene foretar lange vandringer for å utnytte sesongavhengige variasjoner i tilbudet av beiteplanter. Dersom muligheter for slike vandringer begrenses, blir tettheten fort så stor at beitegrunnet utarmes. Konsekvensen blir at bærevnen reduseres og på lang sikt avtar sjansen for at bestanden skal overleve.
- (3) Mange sjeldne arter har en stor økonomisk betydning. De kan være populære i dyreparker og zoologiske hager, eller til jaktformål. I en bærekraftig viltforvaltning, spesielt i den tredje verden, vil inntekter ved fjerning av enkeltindivider fra slike arter 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 fra slike bestander. Etter vår mening vil likevel den mest uheldige konsekvensen være at reduksjoner i bestandsstørrelsen kan gjøre



Foto: Per Jordhøy

bestandsutviklingen mer følsom for tilfeldigheter. På lang sikt vil dette øke sjansen for at bestanden vil dø ut. Spesielt er dette tilfelle hvis miljøforholdene varierer mye (se kapittel 2).

I det følgende vil vi gjennomgå prinsipper for hvordan man skal forta uttak av individer fra små bestander for å minimalisere sjansen for at bestanden skal dø ut. Slike strategier kan danne grunnlag for en bærekraftig høsting av arter som er relativt fåtallig, men som har stor økonomisk verdi.

3.3.2 Prinsipper for uttak av individer

3.3.2.1 Uttak av et konstant antall individer

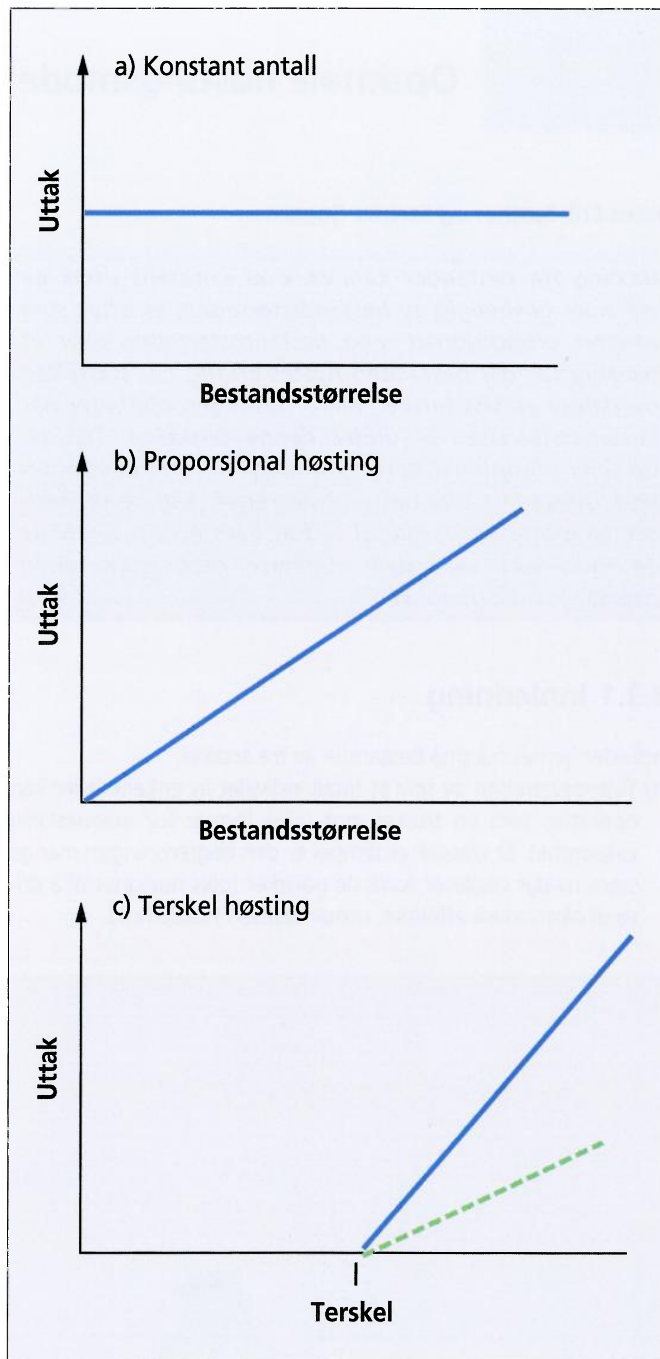
Uttak av individer fra en bestand kan foretas etter tre forskjellige prinsipper (figur 3.2). I mange bestander har man et *konstant uttak*, hvor man gjerne tar ut et lite antall individer uavhengig av bestandsstørrelsen. Fastsetting av de norske vågehvalkvotene skjer etter dette prinsippet.

3.3.2.2 Proporsjonalt uttak

Den mest vanlige høstingsformen er et *proporsjonalt uttak* (figur 3.2) der antall dyr som fjernes øker proporsjonalt med bestandsstørrelsen. Denne metoden er 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 (se figur i Sæther & Engen 1997). Formen på tetthetsreguleringen kan beskrives ved hjelp av en parameter θ . Når θ er stor, vil den maksimale tetthetsreguleringen skje svært nær K . Dette er tilfellet for mange store klauvdyr 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 være at man ønsker å holde bestanden på den størrelsen hvor tilveksten er maksimal (Ricker 1954, Beverton & Holt 1957). Ved denne tettheten oppnås den *maksimal vedvarende avkastningen* («maximum sustainable yield») av bestanden. Med en logistisk bestandsmodell (se kapittel 2) vil denne tettheten være $K/2$ og det maksimale utbyttet vil være $rK/2$, hvor r er vekstraten og K bæreevnen til bestanden.

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 av at Clark (1990) viste 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 og endringer i denne. Variasjoner i rekruttering skjer i følge modellen 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 imidlertid ofte ha større konsekvenser for rekrutteringen til bestanden, enn det endringer i tetthet har (Caughley 1977, May 1981).



Figur 3.2

Ulike prinsipper for høsting av bestander. Den prikkete linja i (c) indikerer proporsjonal terskelhøsting. - Different harvest strategies of populations. The dashed line in (c) indicates proportional threshold harvesting.

- Miljøet oppfattes som konstant og de viktigste demografiske parametrene i bestanden varierer bare som følge av variasjoner i tettheten. I naturlige systemer er imidlertid organismenes miljø i stadig endring. Videre har analyser av høstingsmodeller vist at stokastisk variasjon i rekrutteringsevnen har store konsekvenser for valget av høstingsstrategi (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 stor (Engen et al. 1997). Ricker (1963) og Sæther et al. (1992) har grafisk framstilt hvordan usikkerhet i formen på tetthetsavhengigheten kan få dramatiske utslag på bestandsutviklingen når en bestand høstes med hensyn på en maksimalisering av det vedvarende utbyttet.

- Ingen endring i bestandens livshistorieegenskaper som en følge av høstingen forutsettes å 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 livshistorieegenskaper, som igjen kan medføre endringer i sammenhengen mellom rekruttering og bestandstetthet (Law & Grey 1989).

3.3.2.3 Terskeluttak

En mer uvanlig strategi er å gjennomføre *terskeluttak*, dvs. at bestanden høstes kraftig når bestandsstørrelsen overstiger en viss terskel (**figur 3.2**), mens 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. Armbuster & Lande (1993) viste at denne måten å forvalte elefantbestander på kan være god.

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

Som vist ovenfor, bygger det rådende forvaltningsprinsippet maksimering av vedvarende avkastningen på forutsetninger som ikke er oppfylt for høstede bestander i naturlige systemer. Et slikt misforhold mellom systemets egenskaper og premisene for modellering gir lett usikre eller gale prediksjoner. Dette har spesielt stor betydning ved vurdering av effekter av uttak av individer fra små bestander, der små feil kan ha store negative konsekvenser på grunn av det lille antallet individer som er involvert.

Stokastisk bestandsmodellering ble innført for å kunne basere forvaltningen av små bestander på biologiske mer realistiske antakelser (Lande et al. 1995). Ved hjelp av dette verktøyet kan man analysere effekten av uttak i små bestander. Formålet med disse analysene er å studere effekten av å fjerne individer på bestandens sjansje til å dø ut. Dette gir bakgrunn for å kunne beregne den strategien for fjerning av dyr, som gitt bestemte forutsetninger, minimaliserer sjansjen for at en utdøing skal skje. Man kan beregne den høstingsstrategien som enten:

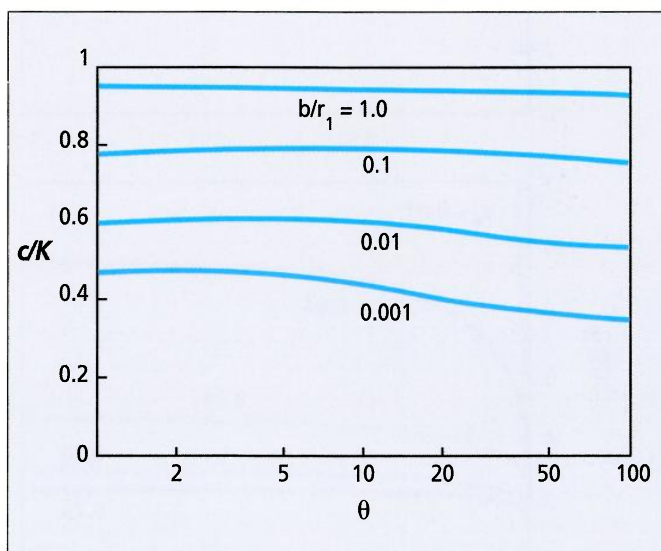
- maksimaliserer det totale utbyttet av bestanden før den dør ut, eller
- maksimaliserer utbyttet av bestanden per år.

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

La oss anta at endringen i bestandsstørrelse fra ett år til neste er liten, som tilfellet er 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 p.g.a. uttaket av individer. $V(N) = V_1 N + V_e H^2$ er variansen i den årlige endringen, gitt den nåværende størrelsen. Her er V_1 demografisk varians og V_e miljøvariansen. En deterministisk modell vil gi en

bestandsstørrelse hvor avkastningen er maksimalisert, og 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 for slike modeller eksisterer det en optimal høstingsstrategi. Denne strategien sier at bestanden skal høstes så effektivt som mulig når tettheten overstiger en terskel c , mens ingen høsting skal skje 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 $M_0 = 0$, hvilket gir $c = K$ (Lande et al. 1995). Dyr kan bare tas ut når bestandsstørrelsen overstiger bæreevnen K . Dette resultatet holder generelt, uansett den opprinnelige bestandsstørrelsen, formen for tetthetsavhengighet eller størrelsen på den stokastiske variasjonen (Lande et al. 1995, Sæther et al. 1996a). Terskelhøsting er også den optimale høstingsstrategien i mer realistiske situasjoner hvor høstingseffektiviteten er begrenset. Da vil $c < K$, det vil si at bestanden kan høstes ned til et lavere nivå når evnen til å ta ut dyr avtar (**figur 3.3**). Høstingseffektiviteten er derfor en 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 forsterke stokastiske variasjoner i bestandssvingningene, og dermed gjøre bestanden mer sårbar for å dø ut.



Figur 3.3

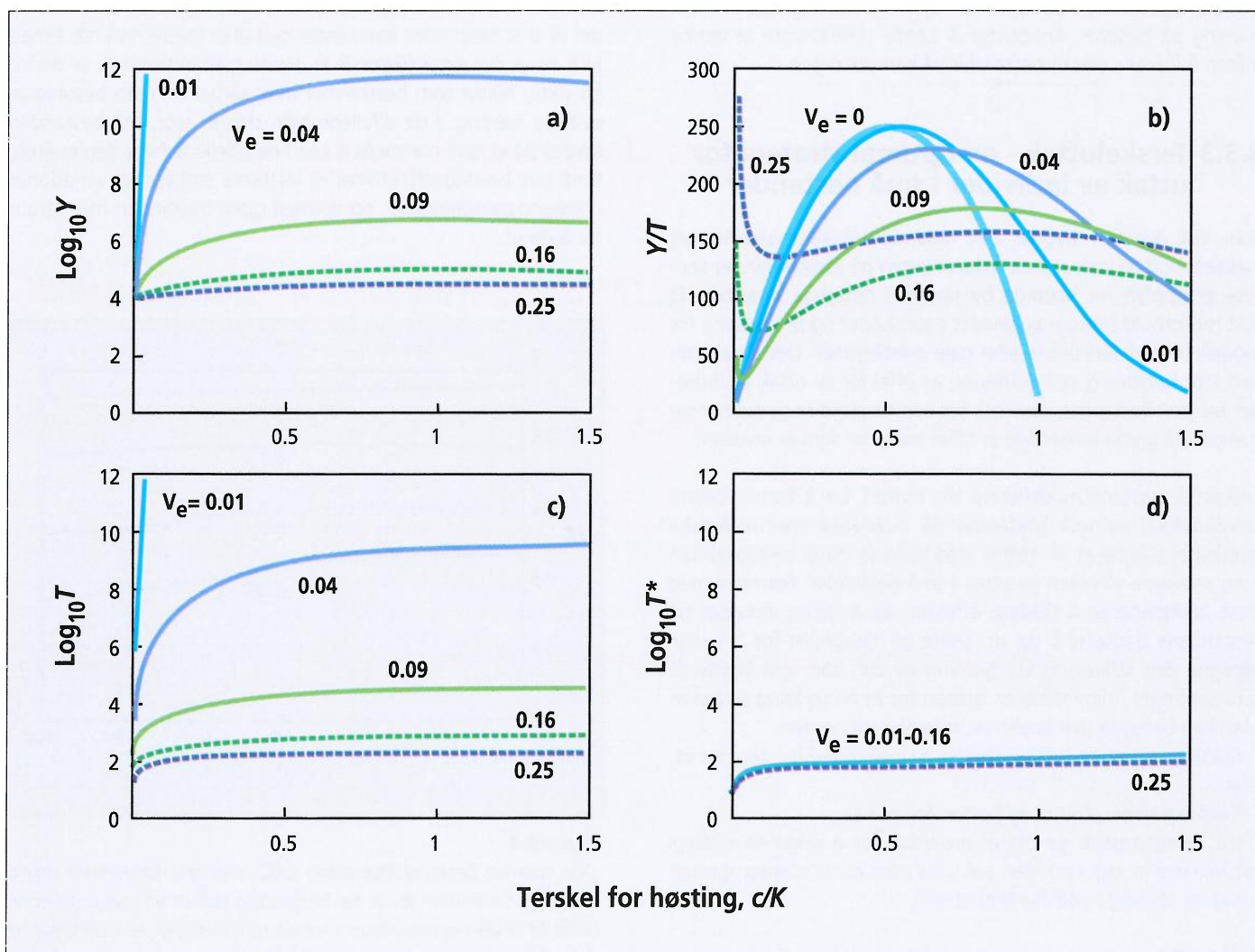
Den relative bestandsstørrelsen (c/K) hvor det forventete utbyttet av dyr man kan ta ut før bestanden dør ut er maksimalisert i forhold til den tetthet hvor tetthetsreguleringen er maksimal, θ , for ulike høstingsintensiteter, b . r_1 er vekstraten i bestanden. Den maksimale tetthetsreguleringen skjer nærmere K for økende θ (se Sæther et al. 1996a). 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 rate, b . r_1 is the population growth rate. The maximum density dependence occurs closer to K for increasing θ (see Sæther et al. 1996a).

Et annet generelt resultat er at utbyttet fra en slik terskelhøsting utgjør en stor andel av det som er mulig ved mer risiko-utsatte høstingsformer (figur 3.4). Ved lave verdier av miljøvariansen vil utbyttet ved en slik høstingsstrategi være svært likt det man får hvis man forsøker å holde bestanden på den størrelsen som maksimaliserer det årlige utbyttet. Dette skyldes at man får en relativt stabil fordeling av bestandstettheter, noe som illustreres ved at varigheten på den siste fasen før bestanden dør ut er mye kortere enn den forventete levetiden av bestanden (figur 3.4).

Øker den stokastiske variasjonen avtar antallet vi kan ta ut fra bestanden, og den forventete levetiden av bestanden blir kortere (figur 3.4). Hvor stor denne reduksjonen vil være, avhenger av formen på tetthetsreguleringen, uttrykt ved parameteren θ (Sæther og Engen 1997). Ved lav miljøvarians betyr formen på tetthetsreguleringen lite for hvor den optimale terskelen ligger (Sæther et al. 1996a). Når miljøvariansen er svært stor, vil derimot utbyttet bli maksimalisert ved å redusere bestanden til et

lavere nivå enn ved stor θ . Faktisk vil man i dette tilfellet kunne redusere bestanden til et lavere nivå enn når man ikke tar hensyn til den stokastiske variasjonen (Sæther et al. 1996a, Lande et al. 1997). Dette skyldes at når en bestand med stor miljøvarians ligger nær K , vil den lett nå opp i så store tettheter, at bestandsveksten blir kraftig redusert på grunn av en svært kraftig tetthetsregulering. Dette kan øke sjansen for at bestanden dør ut. For samme miljøvarians, avtar imidlertid det totale utbyttet fra en gitt bestandsstørrelse med økende θ (figur 3.4). Tiden til utdøying avtar tilsvarende med økende θ .

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 livshistorieegenskaper som foreslått bl.a. av Charnov (1993a, b) kan derfor gi svært uheldige resultater i forvaltningen av små bestander. Disse generelle resul-



Figur 3.4

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 denotes the yield in the deterministic model.

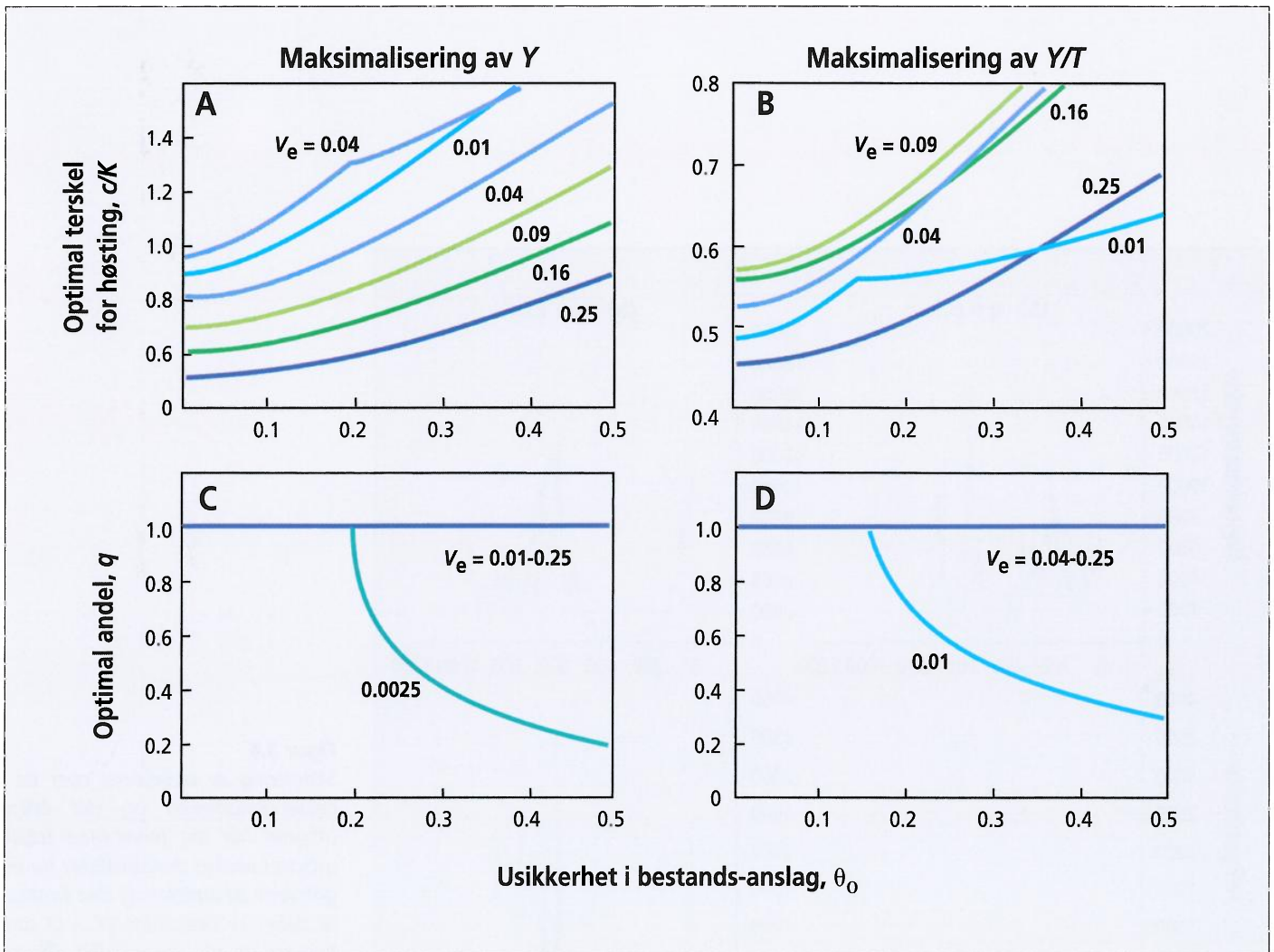
tatene viser også at valget av forvaltningsstrategier for små bestander hvor sjansen for å dø ut er til stede, vil være bestemt av hva som ønskes optimalisert (Lande et al. 1994). Uttaket av dyr fra en bestand kan være bestemt av et ønske enten om maksimalisering av det totale antallet dyr som fjernes eller en maksimal årlig avkastning. Valget av optimaliseringskriterium vil imidlertid gi forskjellige strategier for uttaket av dyr.

3.3.4 Proporsjonal terskelhøsting for uttak av dyr ved usikre bestandsanslag

I mange tilfeller kjenner man ikke det nøyaktige antallet dyr i bestanden. Selv i tilfeller hvor bestandstaksering er foretatt etter anerkjente metoder, kan man oppleve store usikkerheter i bestandsanslagene (Engen et al. 1997). I mange tilfeller vil variasjonskoeffisienten i bestandsanslaget være mellom 0.5 og 0.7. Denne usikkerheten vil sannsynligvis være enda større i de tilfel-

lene hvor man må basere seg på indirekte informasjon, f.eks. fra jegere eller tilfeldige observasjoner fra lokalbefolkningen. Likevel oppstår det også i slike tilfeller behov for å høste eller fjerne dyr. En slik usikkerhet har stor effekt på valget av høstingsstrategi. Når bestandsanslaget er relativt presist, skal høstingen skje etter terskelprinsippet. Imidlertid vil det ved usikkerhet i bestandsanslaget være bedre å bare fjerne en viss andel q av de individene, som den estimerte bestandsstørrelsen N overstiger terskelstørrelsen c med. Denne strategien kaller vi *proporsjonal terskelhøsting* (Engen et al. 1997). Mer presist innebærer dette at uttaket $y(\hat{N}) = q[\hat{N} - c]$ når $N > c$, og ikke noe uttak når $N \leq c$.

Proporsjonal terskelhøsting minsker muligheten for å redusere bestanden til et så lavt nivå at den dør ut fordi bestandsstørrelsen var overestimert. Når usikkerheten i bestandsanslaget øker, kan man ta ut en mindre andel av det høstbare overskuddet (figur 3.5). Ved økende miljøvariabilitet kan en (for en bestemt estimeringsusikkerhet) ta ut en større andel av det antall dyr



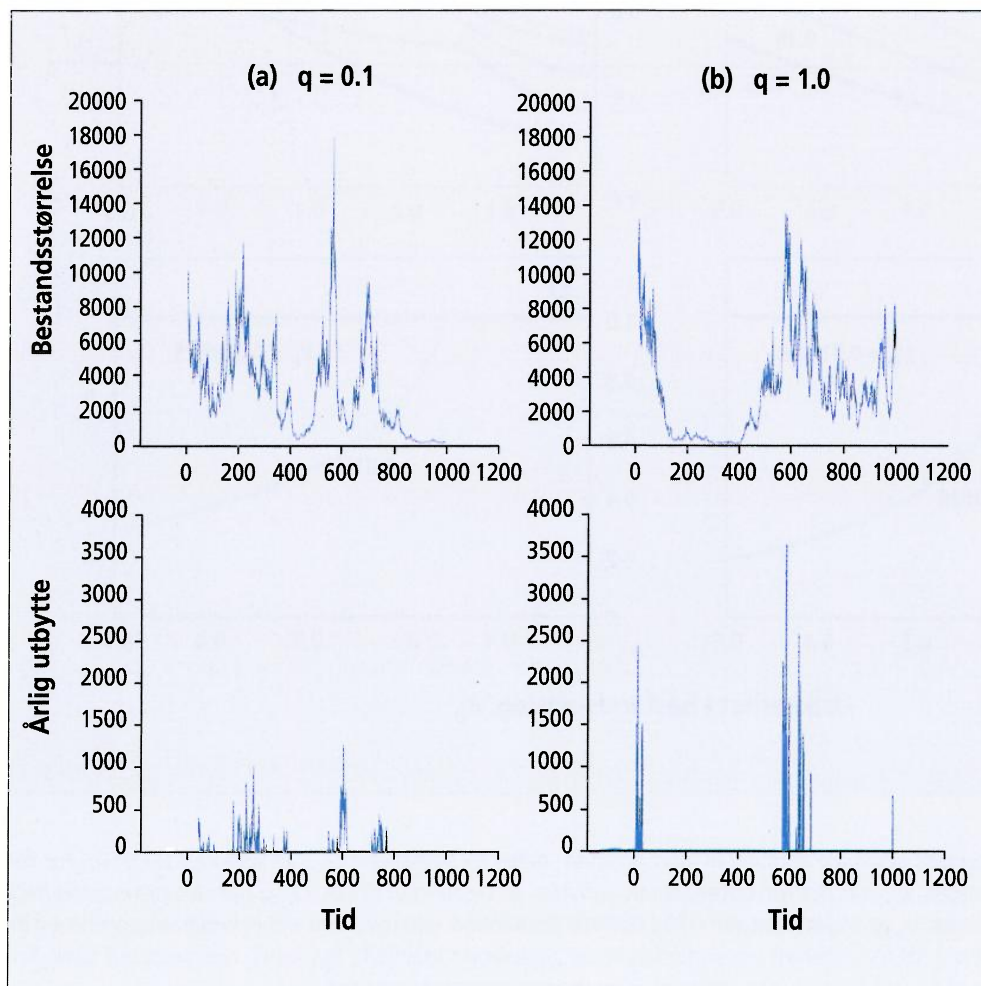
Figur 3.5

Den optimale bestandsstørrelsen (c/K) og den optimale andelen av den høstbare delen av bestanden ($X > c$) 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 $X > c$ (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.

som bestanden overstiger c med. Den optimale terskelen som bestanden kan høstes ned til, øker som regel med miljøvariansen. 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 årlig variasjon i utbyttet øker (**figur 3.6**). Valget av en slik strategi er uavhengig av variasjon i vekstraten til bestanden (Engen et al. 1997). På samme måte som for effekten av tetthetsavhengighet (se kapittel 3.3.3), bestemmes høstingsstrategien (terskelen som bestanden kan høstes ned til) av egenskaper ved miljøet (miljøvariansen) og i mindre grad av bestandens egenskaper (Lande et al. 1995, Sæther et al. 1996a, Lande et al. 1997).

En konsekvens av disse resultatene er at en optimal høstingsstrategi vil kreve at høsting ikke skjer hvert år (**figur 3.6**). 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

- fondoppbygning som sikrer at utbyttet av høstingen fordeles over flere år,
- etablering av forsikringsordninger mot manglende mulighet for høsting,
- opplegg som høster ressurser som varierer uavhengig av hverandre i ulike år.



Figur 3.6

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 ($X > c$) 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) $q = 1.0$.

4

Effekter av habitatfragmentering

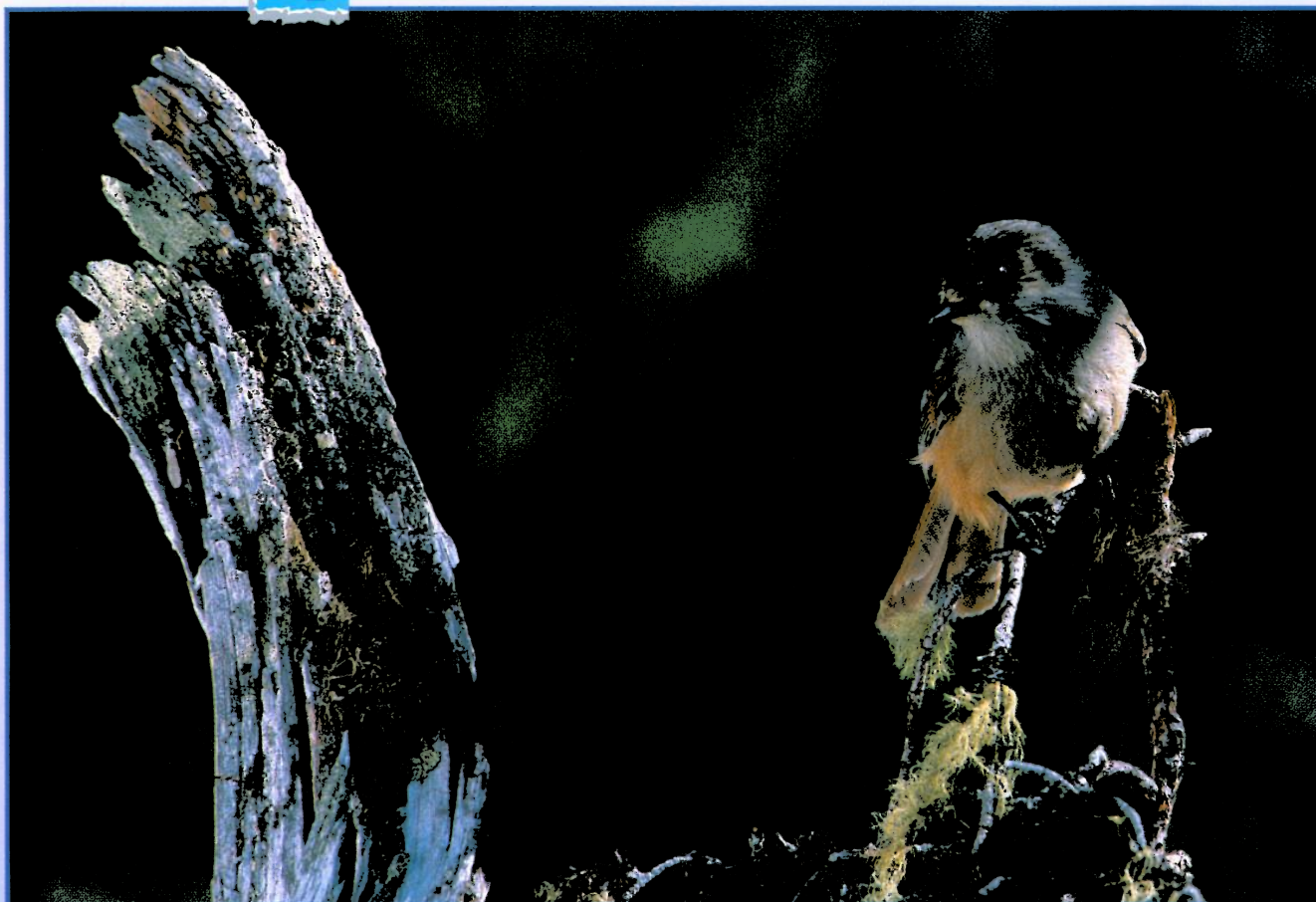


Foto: Olav Strand

Habitatødeleggelse og -fragmentering er en av de viktigste truslene mot det biologiske mangfoldet i vår tid. Det har derfor vært en målsetning for oss å danne et empirisk grunnlag for utvikling av populasjonsdynamiske teorier basert på biologisk mer realistiske antagelser enn tidligere for bedre å forstå konsekvensene av habitatfragmentering.

Habitat-typer kan både forsvinne og bli vanskeligere tilgjengelige gjennom landskapsendringer. Dette kan føre til oppsplitting av bestander i mindre enheter hvilket har store populasjonsdynamiske konsekvenser (Hanski & Gilpin 1991) og som til syvende og sist vil øke sjansen for utdøing. Det teoretiske grunnlaget for vår forståelse av effekten av habitatfragmentering er imidlertid ofte basert på antagelser som sjelden er oppfylt i praksis (Harrison

1994). Vi har valgt en kombinasjon av en deskriptiv og eksperimentell tilnærming. I gråspurvprosjektet som nå gjennomføres, beskrives dynamikken detaljert på individnivå i en fragmentert bestand på Helgeland. På den måten kan man undersøke hvordan bestandutviklingen er bestemt av utveksling mellom delbestanden, og benytte disse dataene til å utvikle estimatører for levedyktighetsberegninger (se kapittel 2.2). I den eksperimentelle delen undersøkes hvordan graden av fragmentering i en granskog påvirker tapet av biologisk mangfold, når man tar hensyn til arealeffekten. I granskog-, fjellrev- og sommerfuglprosjektet er tilnærminger mer beskrivende. I det første av disse beskrives utvalgte deler av biodiversiteten i granskog før man eksperimentelt studerer effekter av habitatfragmentering. I de andre er man spesielt opptatt av å undersøke populasjonsgenetiske effekter.

4.1

Populasjonsbiologi til en metapopulasjon av gråspurv

Bernt-Erik Sæther, Thor Harald Ringsby
og Erling Johan Solberg

Dagens modeller for metapopulasjonsdynamikk bygger på en rekke forutsetninger. Undersøkelser av bestandsdynamikken til øylevende gråspurvbestander på Helgelandskysten viser at disse forutsetningene langt fra er oppfylt. Det er i dag en generell mangel på teori for hvordan slike metapopulasjoner skal behandles i modell-sammenheng.

4.1.1 Innledning

Habitatfragmentering er en viktigste trussel mot det biologiske mangfoldet nasjonalt (DN 1992) og internasjonalt (Goombidge 1993). Et viktig hjelpemiddel til å vurdere effekten av habitatfragmentering på levedyktigheten til truede og sårbare bestander har vært anvendelsen av metapopulasjonsteori (Wahlberg et al. 1996). Gjennom anvendelse av denne teorien kan man beregne sannsynligheten for at en bestand skal dø ut. Hvis man antar at p er andelen av habitatøyer («patcher») som er okkupert ved tiden

t , m sannsynligheten for at en habitatøy blir kolonisert og e sjansen for at en bestand på en habitatøy dør ut, vil endringen i andelen okkuperte habitatøyer være

$$\frac{dp}{dt} = mp(1-p) - ep \quad (4.1)$$

Andelen bebodde øyer ved likevekt, p^* , vil være

$$p^* = 1 - \frac{e}{m} \quad (4.2)$$

Dette enkle resultatet viser at dynamikken i en slik metapopulasjon kun er styrt av en balanse mellom koloniserings- og utdøelsesrate.

Dette resultatet er basert på følgende antagelser:

- Den romlige plasseringen av habitatøyene er ignorert. Hvis spredning av individer mellom habitatøyene er vanligst mellom nærliggende øyer, vil dette innebære at koloniseringsraten i (4.1) vil bli overestimert, når p er liten.
- Alle habitatøyer blir antatt å være like.



Foto: Per Jordhøy

- Bestandsdynamikken innen habitatøyene blir ignorert.
- Emigrasjon og immigrasjon påvirker ikke den lokale dynamikken. Ingen tetthetsavhengighet er derfor til stede.

Selv om denne metapopulasjonsteorien har vist seg anvendbar for mange arter med passiv spredning som tilfellet er f. eks. hos mange sommerfuglarter (Harrison 1994, Hanski et al. 1996), vil disse antagelsene nesten aldri være oppfylt i de fleste bestander av pattedyr og fugler. Det er derfor viktig å framskaffe kunnskaper om hvilke prosesser som påvirker metapopulasjonsdynamikken i slike bestander. På den måten vil man kunne utvikle mer realistiske teorier.

4.1.2 Gråspurv som modellsystem

Som modellsystem, benyttet vi gråspurvbestander i et område på Helgelandskysten (**figur 4.1**). Gråspurven holder seg her, som ellers, nært knyttet til menneskelig bebyggelse. Denne mennesketilknytningen forenkler bestandsestimeringen og innsamling av data over individuell variasjon i reproduksjon og overlevelse. Slike opplysninger er essensielle for levedyktighetsberegningene (se **kap. 2.2.3**). Individmerkinger gir også informasjon om utvekslingen av individer mellom habitatøyene. Totalt har vi siden starten i 1992 merket nesten 3000 individer.

Som i de fleste bestander av små spurvefugler (Sæther et al. 1996b) er juvenil overlevelse hos gråspurv svært viktig for bestandsveksten. På Helgelandskysten varierte denne mellom år (**figur 4.2**) og mellom øyer (Ringsby et al. 1998). Dette illustrerer et forhold som er viktig å ta hensyn til i utviklingen av realistiske modeller for metapopulasjoner av virveldyr: Det eksisterer både en romlig og tidsmessig komponent i den demografiske variasjonen i bestanden.

Størstedelen av ungfuglene døde i den første tiden etter utflyging (**figur 4.2**). Andelen som døde i løpet av vinteren var av-

hengig av hvor stor andel som døde i denne første perioden. I 1993, hvor relativt få individer døde i den første fasen, var vinterdødeligheten langt høyere enn i det etterfølgende året hvor avgangen i den første perioden var langt høyere. Dette kan tyde på at juvenil dødelighet er styrt av en tetthetsavhengig ressursbegrensning.

Forholdene i hekketiden er viktig for ungfugloverlevelsen. Det var nær sammenheng mellom ungenes vekt ved utflyging og sannsynligheten for at den skulle rekrutteres til bestanden det etterfølgende år (**tabell 4.1**). I tillegg var overlevelsen i 1994 korrelert med klekketidspunktet: Unger født seint i sesongen hadde større sjanse for å overleve enn unger født tidlig. Årsaken til dette kan være at ungevekten økte utover i sesongen. Ungfugloverlevelsen var ikke signifikant korrelert med noen annen hekkevariabel som ble undersøkt (**tabell 4.1**).

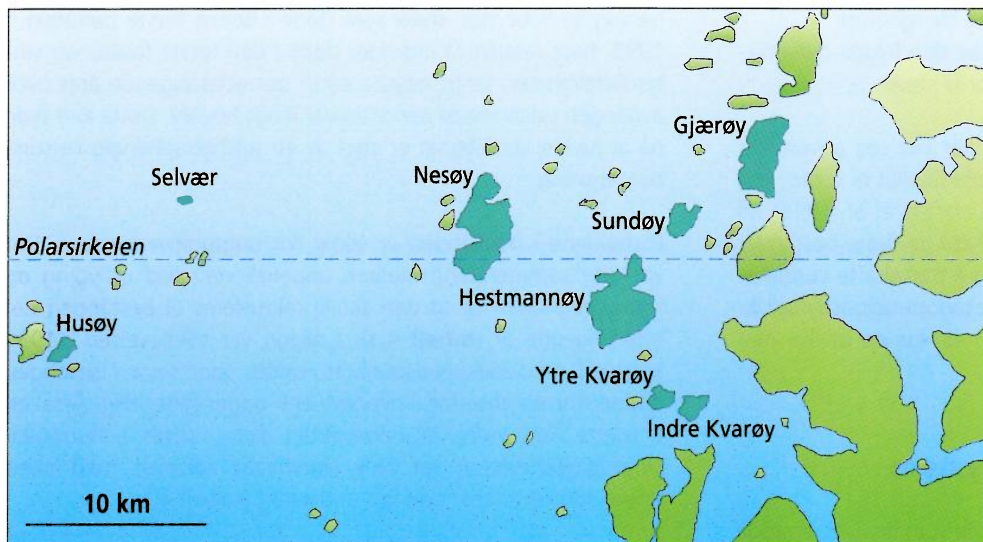
Vi vet ikke hvilke forhold som styrer veksthastigheten til ungene, men mange undersøkelser fra andre spurvefuglarter har vist at størrelsen på mattilgangen er av stor betydning (Roff 1992). I tillegg er været i hekketiden viktig for ungenes vekst.

Romlig variasjon i seleksjonstrykk har stor betydning for mange evolusjonære prosesser (Holt 1996). Bestanders evne til å respondere til endringer i miljøet er sterkt avhengig av mønsteret i individutvekslingen mellom delbestandene (Pease et al. 1989, Holt & Gomulkiewicz in press). Våre data (Ringsby et al. in prep.) viser at det eksisterer stor variasjon både mellom år og mellom øyene i intensiteten av seleksjonen på utseendemessige (morfologiske) karakterer. I både 1993 og 1994 eksisterte det en signifikant positiv seleksjon på tarslengden. Retningen på denne seleksjonen foregikk derimot i motsatt retning i de to årene. I 1994 hadde ungene som overlevde signifikant lengre tars enn gjennomsnittet. I 1993 overlevde imidlertid unger med liten tars best. På to øyer (Hestmannøy og Ytre Kvarøya) var det seleksjon for unger med liten tarslengde. Dette demonstrerer både en romlig og en tidsmessig komponent i seleksjonen på morfologiske karakterer.

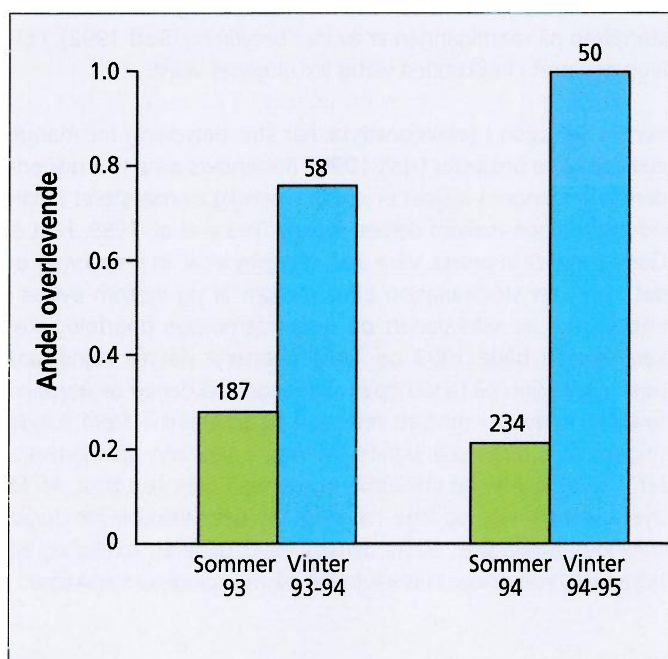
Tabell 4.1 Logistiske regresjonsanalyser mellom sannsynligheten for at en juvenil gråspurv skal rekrutteres til bestanden etterfølgende år i forhold til ulike reproduksjonsvariable. Ungevekten representerer vekten ved utflyging. - Logistic regression analysis of the probability for a juvenile house sparrow to be recruited to the population in the following year on selected life history variables. Juvenile weight is the body mass when the juvenile left the nest.

Uavhengig variabel	År	N	Konstant	Regresjonskoeffisient	Chi-sq.
Ungevekt	93	254	-4,9558	0,1481	22,6640***
	94	302	-3,3781	0,0754	8,6223**
Kullstørrelse	93	251	-0,8944	-0,0971	0,6019
	94	312	-1,0952	-0,0636	0,2170
Ln(klekkedato)	93	254	-3,7929	0,6380	3,4880*
	94	312	-6,1214	1,1611	9,1616**

* $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$

**Figur 4.1**

Lokalisering av de undersøkte gråspurvbestandene på Helgelandskysten - Location of the study populations at the coast of Helgeland.

**Figur 4.2**

Juvenil overlevelse blant gråspurven på Helgelandskysten i 1993 og 1994. - Juvenile survival rate of the house sparrow in the study population at Helgeland in 1993 and 1994.

4.1.3 Konklusjon

Undersøkelsene av populasjonsdynamikken til gråspurvbestanden på Helgelandskysten demonstrerer at forutsetningen for anvendelsen av klassiske metapopulasjonsmodeller (Gilpin og Hanski 1991) ikke er oppfylt fordi de demografiske egenskapene til de ulike delbestandene varierer sterkt. Dette vil ha store konsekvenser for vår evne til å forutsi de populasjonsdynamiske og evolusjonsbiologiske konsekvensene av ulike inngrep i en slik bestand. Selv om ingen andre undersøkelser foreligger som kan bekrefte hvor generelt dette resultatet er, er det grunn til å anta at dette også kan være tilfelle for de fleste andre metapopulasjoner av større virveldyr. Vi mangler i dag analyseverktøy for å kunne vurdere effekten av for eksempel landskapsendringer på levedyktigheten til denne typen bestander. Det trengs derfor å utvikle modeller for dynamikken til metapopulasjoner hvor lokal populasjonsdynamikk inngår og som omfatter både forskjeller i kvaliteten til habitatøyene og hvor migrasjonen er avhengig av den romlige utbredelsen til bestanden.

4.2

Effekter av fragmentering i granskog

Bjørn Åge Tømmerås

Mangfold i vegetasjon, virvelløse dyr og fugl er undersøkt i et utvalgt granskogsområde i Midt-Norge. Den underliggende målsetningen er et ønsket om å forstå prosessene som bestemmer biologisk variasjon i disse habitatene og hvordan fragmentering påvirker disse prosessene. Rapporteringen her gir prosjektstatus på en tidlig fase av studiet før den eksperimentelle fragmenteringen ble gjennomført.

4.2.1 Innledning

For å kunne bevare biodiversitet er det nødvendig å kjenne hvilke arter som er tilstede og hvilke prosesser det er som påvirker deres forekomst.

I Fennoskandia innehar de boreale barskogene en stor del av landenes biodiversitet (DN 1992). Det er et stort behov for dokumentasjon av biodiversitet i disse. Slik dokumentasjon av

eksisterende biodiversitet innen et gitt område med et komplekst sammensatt økosystem, er under rivende utvikling, f. eks. med konseptet «All Taxa Biodiversity Inventory», ATBI (Yoon 1993, D. Janzen pers medd). ATBI tar mål av seg å finne alle levende taksa innenfor et utvalgt område. Beskrivelsen skal lede til forståelse av prosesser som bestemmer biodiversitet, f. eks. ved hjelp av et ATBI-lignende system. Første del av det foreliggende prosjektet har som mål å bidra med dokumentasjon av biodiversiteten innen flere utvalgte taksa, mens fase to og tre skal konsentreres om studier av fragmenteringseffekter. Innenfor perioden for det inneværende instituttprogrammet ble bare den første delen av prosjektet gjennomført.

I Norge er artskunnskapen for invertebratene i boreale skoger liten (DN 1992). Eksempelvis eksisterer det knapt kvantitative data for artsmangfoldet av insekter i skog (Odland et al. 1992). Hensikten med første delmål av prosjektet var derfor å skaffe slike data for utvalgte grupper av virvelløse dyr fra boreal granskog i Midt-Norge.



Foto: Per Jordhøy

Mangelen på kvantitativ kunnskap om biodiversitet i norske barskoger har også en annen konsekvens. Størstedelen av de norske barskogene blir drevet for å oppnå maksimal produksjon, hvilket de siste 40 årene nesten har vært ensbetydende med flatehogst. Konsekvensene av dette er at vi har fått landskapsendringer som avviker mye fra en naturlig skogstruktur, nedkortet omløpstid og bare små arealer som inneholder virkelig gammel skog (DN 1992). Den romlige fordeling av forskjellige habitattyper endres dermed kraftig. Med unntak av mange fjellskogområder er norske skoger i dag kraftig oppdelte, der arealer med svært langtkommede suksjesjonstadier bare finnes i små avgrensede arealer. Dette har store, men ikke klargjorte betydninger for artene som er avhengige av slike stadier (Wiens et al. 1993). Inventering av visse dyregruppene (spesielt invertebrater) i skog av forskjellig alder, kan avdekke konsekvenser for biodiversiteten ved endring av alderssammensetningen i skogene mot yngre skog.

Følgene av habitatfragmentering på faunasammensetningen er ikke empirisk dokumentert (DN 1992). En av grunnene til dette er at det har vært vanskelig å skille arealeffekter fra fragmenteringseffekter. De fleste studiene av habitatfragmenteringseffekter på artsdiversitet har også inneholdt arealreduksjon av noen habitattyper. Begon et al. (1990) viser at det er positiv sammenheng mellom artsantall og arealstørrelse. Det er således vanskelig å skille effekten av arealreduksjon fra effekten av økt grad av habitatfragmentering. Prosjekter på invertebrater og lavere planter i forskningsprogrammet om skogøkologi og flersidig skogbruk har økt kunnskapene om artsinventar i boreale skoger i relasjon til habitatkvalitetsaspekter som mikroklima og substrat. Prosjektene har derimot ikke skaffet oversikt over faktorer som påvirker artsdiversiteten, eller avdekket hvilken betydning habitatfragmentering har for biodiversiteten i boreale skogsområder. Målet med andre del av dette prosjektet er å utføre et eksperimentelt studium som gjør det mulig å skille mellom effekten av arealstørrelse og graden av habitatfragmentering på biodiversiteten.

Teoretiske og empiriske studier har dokumentert at den romlige fordelingen av habitattyper kan ha betydning på populasjonsdynamikken og faren for utdøing av bestanden (se Hanski 1991, Hanski & Gilpin 1991). Tredje del av prosjektet har som mål å sammenligne populasjonsdynamikken hos noen utvalgte arter ved ulike fragmenteringsmønstre (små- og storskalafragmentering) med et kontrollområde, for å kunne følge effekter av fragmenteringen. Sannsynligheten for utdøing forventes å øke med reduksjon i populasjonsstørrelsen. I småskalafragmenterte områder vil derfor den faunistiske omløpstid bli spesielt fulgt, for å undersøke om fragmentering har langtidseffekt på dyreartene som overlever første fase etter fragmenteringsinngrepet.

Ordinasjonsanalyser (f. eks. DCA/CCA) vil bli brukt for å belyse om endringer i artsforekomst kan forklares ut fra endringer i mikroklima/edafiske forhold, eller av arealreduksjon. Korrelasjon mellom populasjonsfluktuasjoner for noen utvalgte arter i hvert av de fragmenterte områdene, vil bli undersøkt. Analyser har vist at graden av synkronitet i populasjonsfluktuasjoner sterkt påvirker muligheten for utdøing (Quinn & Hastings 1987,

Gilpin 1990). Det vil også bli undersøkt om graden av fragmentering influerer på korrelasjonsmønsteret i dynamikken mellom forskjellige fellestasjoner.

I siste del av prosjektet vil populasjonsdynamikken til noen få arter bli fulgt med fokus på korrelasjonen mellom utdøing og populasjonsfluktuasjoner i forskjellige habitatøyer.

4.2.2 Studieområdet

For å finne aktuelle forsøksområder var Statskog (Nord-Trøndelag, Sør-Trøndelag og Hedmark), Fylkesmannen i Sør- og Nord-Trøndelag, Distriktshøgskolen i Nord-Trøndelag, Botanisk Institutt, NTNU, Direktoratet for Naturforvaltning (DN) og en rekke personer tilknyttet skogbruksnæring og naturforvaltning til stor hjelp. Mange forsøksområder er vurdert, og et skogsområde tilhørende Vinje Bruk i Mosvik kommune ble funnet best egnet til prosjektet (**figur 4.3**).

Det lot seg ikke gjøre å finne et område med relativt homogen granskog med en størrelse på ca 3 km², slik vi ønsket. Det synes ikke å eksistere slike sammenhengende skogsarealer med gammel skog større enn 1 km² fra midlere til rike vegetasjonstyper i lavlandet.

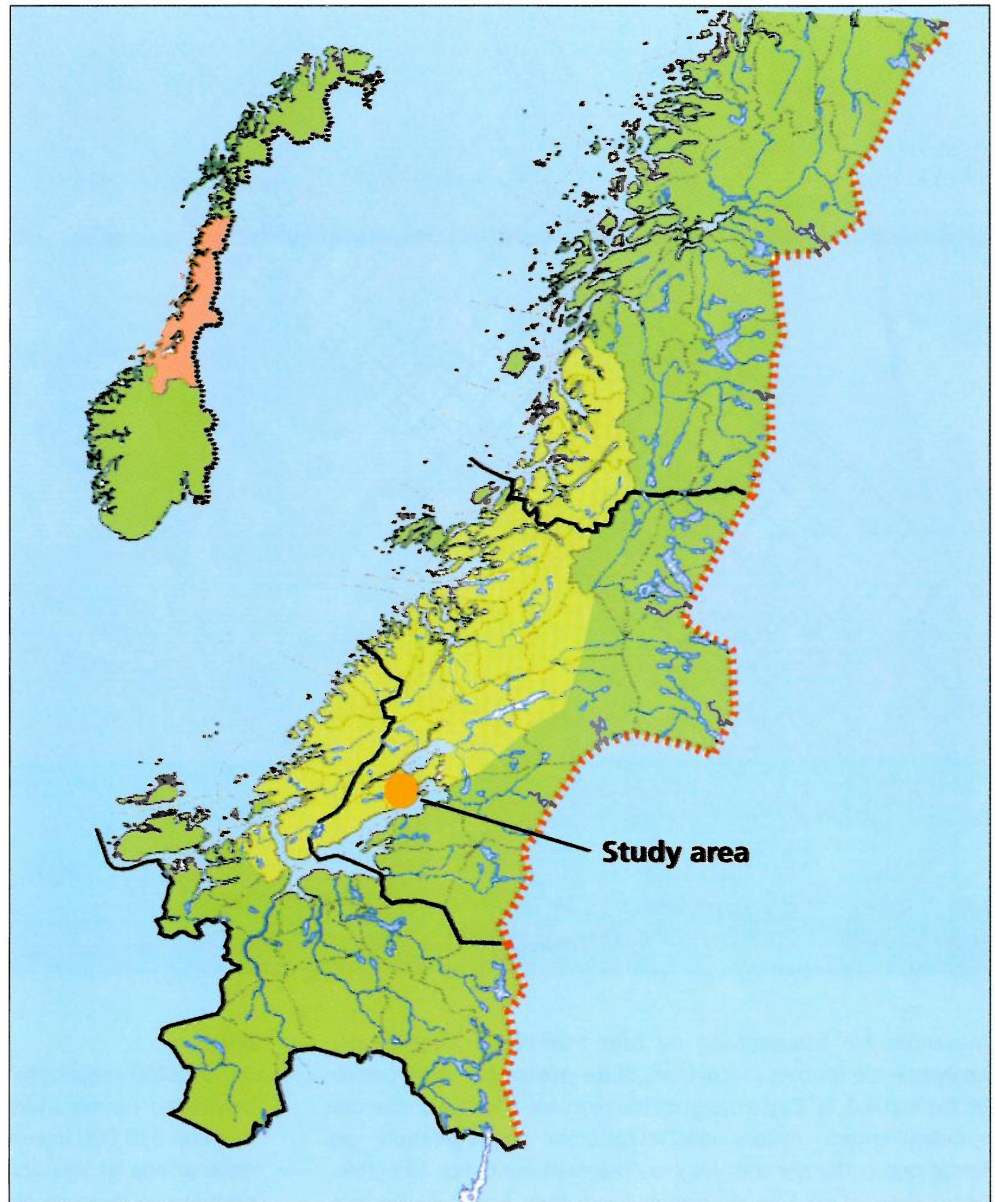
Store deler av landarealet i Mosvik og Leksvik er produktivt og trolig et av de større skogsområdene i Trøndelag, som de siste 30-40 år har vært mest preget av intensiv og sjablonmessig skogsdrift. Vinje Bruk har store skogeiendommer i Mosvik kommune. På et 2-3 km² stort areal ved sørøst-siden av Meltingen har det ikke vært skogsdrift av betydning de siste 70-80 år. Om lag halvparten av arealet er fattig furuskog eller myr, mens resten er et relativt homogent granskogsområde (2-500 m bredt og ca 1800 m langt) bestående av blåbærmark med islett av rikere marktyper. Noen steder er vindfall tatt ut, men skogen har ellers vindfall og døde trær i forskjellige nedbrytingsfaser. En del trær er gamle og storvokste (det ble funnet trær på >150 år).

Det valgte forsøksområdet er om lag 1 km², og ble delt i tre; en småskalafragmentert del, en kontrolldel i midten, og en storskalafragmentert del. Hele forsøksfeltet ble målt opp i 50 m x 50 m store ruter og avmerket i terrenget. Feltsesongene 1994 og 1995 ble gjennomført uten inngrep i forsøksområdet. Vinteren 1995/96 ble halvparten av kubikkmassen tatt ut i de arealene som skulle fragmenteres.

I storskalafragmenteringsdelen vil det bli hogget 3 flater á 150 m x 150 m. Disse tre hogstflatene måtte velges ut fra tidligere vindfallhogst og den faktiske størrelsen på arealet. I småskalafragmenteringsdelen blir et «sjakkruitemønster» med 23 flater á 40 m x 40 m hogget. Ettersom rutene som feltet er oppmålt i er 50 m x 50 m, vil gjenstående skog etter hogst være sammenhengende også i hjørnene. Kontrollfeltet i midten av forsøksområdet blir stående urørt (**figur 4.4**).

Figur 4.3

Kystgranskog forekommer i humide lavlandsområder nær kysten i Midt-Norge. Forsøksområdet beliggende i Mosvik kommune er avmerket. - Coastal spruce forest occurs in humid lowland areas near the coast of Central Norway. Study area at the municipality of Mosvik is indicated.



4.2.3 Innsamlingsstasjoner

Følgende kriterier er definert som avgjørende under den tilfeldige plasseringen av innsamlingsstasjonene:

- innsamlingsstasjonen skal plassert midt i en 50 m x 50 m rute
- ruten skal ikke hogges eller hogst av vindfall skal ikke ha foregått tidligere i 50 m x 50 m rutene
- innsamlingsstasjonene måtte ikke plasseres i myrområder eller bekker
- innsamlingsstasjonene måtte ikke plasseres ved siden av hverandre.

I delen for storskalafragmentering måtte i tillegg følgende krav oppfylles:

- Uttrukket rute måtte ligge i 1. eller 2. rute (50 m x 50 m) fra de på forhånd bestemte hogstfeltene.

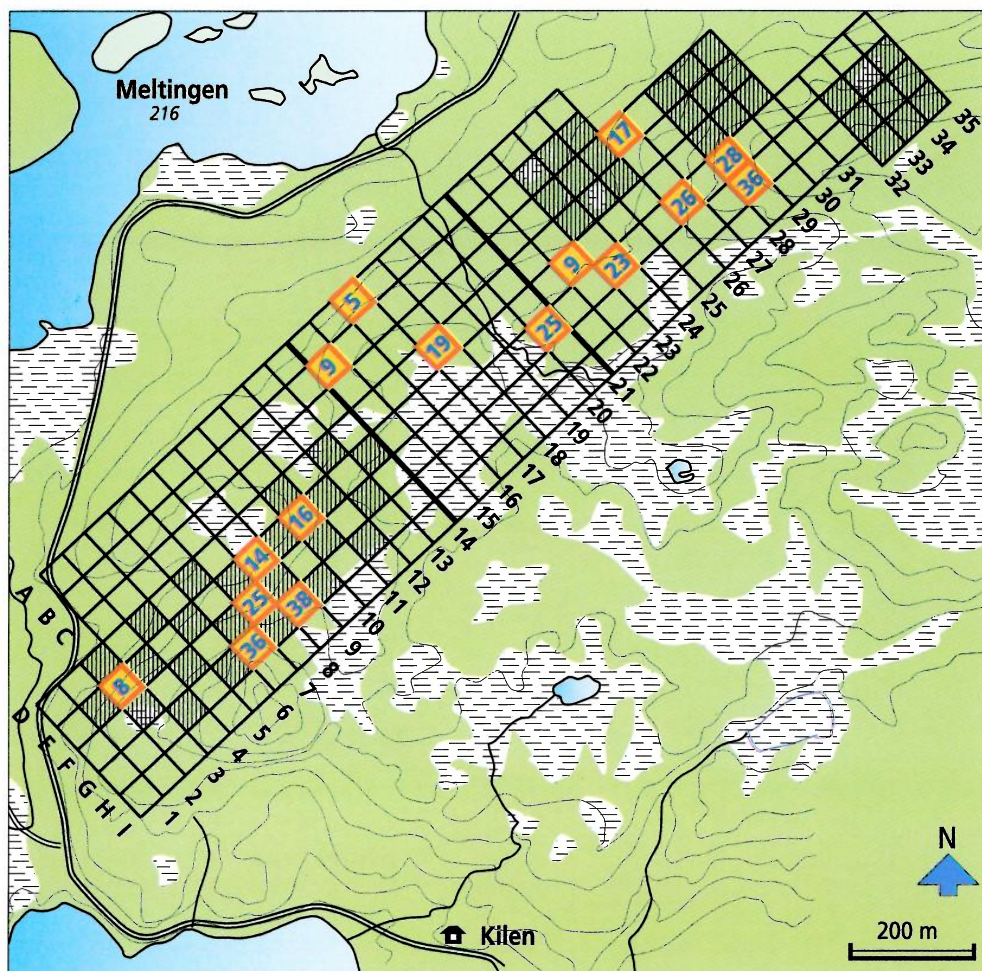
Rutene ble nummerert i alle tre delene før trekning av innsamlingsstasjoner. Første rute som ble uttrukket til småskalafragmentering (nr 16) bestemte hvilke ruter som skulle hogges ut i denne delen av forsøksfeltet. Senere ble uttrukne ruter akseptert dersom ikke kriteriene ovenfor gjorde at de måtte forkastes.

Innsamlingsstasjonene ble plassert midt i 50 m x 50 m rutene, 16 i alt, fordelt med 6 stasjoner i små- og storskalafragmentert del, og 4 stasjoner i kontrolldelen. På alle 16 stasjonene er det merket opp et analysefelt på 5 m x 10 m. En beskrivelse av strukturen for hver stasjon ble utarbeidet feltsesongen 1994.

På to av innsamlingsstasjonene i kontrolldelen ble det montert Squirrel-loggere for kontinuerlig måling av temperatur i jorden, på bakkenivå og 25 cm og 2 m over bakken annen hver time hele sommeren. En fuktighetsmåler (25 cm over bakkenivå) ble også koblet til Squirrel-loggerne på de samme stasjonene.

Oppmålingsmetoden (50 m x 50 m ruter) ble valgt av to grunner. Det gav muligheten til å få den ønskede størrelsen på fragmenteringen og gav muligheten til å bruke standardiserte metoder for registrering av arter, individer og territorieområder ved fugletakseringer.

Analysefeltet på hver stasjon ble inndelt i 50 småruter à 1 m x 1 m. På hvert felt ble barberfeller plassert parvis i kanten på 5 tilfeldig uttrukne småruter. Uttrukne ruter som var i kontakt med



Figur 4.4

Forsøksområdet er inndelt i 50x50 meter ruter som er avmerket i terrenget. Skraverteruter ble hogd vinteren 1995/96. Nummererte ruter viser plasseringen av de tilfeldig utlagte innsamlingsstasjonene. - The study area is divided into 50x50 meters squares which are marked on the ground. Hatched squares were logged during the winter 1995/96. Squares with numbers indicate the random location of the permanent sampling stations.

hverandre ble forkastet og ny rute trukket ut. Vegetasjonsanalysene ble foretatt i tilknytning til de enkelte par av barberfeller (se kap 4.3.1). Dette designet ble gjort for å kunne si noe om sammenhengen mellom invertebratfauna og vegetasjon, og fange opp endringer som følge av fragmentering. For å få ytterligere data vil også vegetasjonen rundt hver enkelt barberfelle grovanalyseres (0,5 m x 0,5 m).

For en nærmere beskrivelse av metoder og prosedyrer, se Tømmerås & Breistein (1995) og Tømmerås et al. (1996).

4.2.4 Foreløpige resultater

4.2.4.1 Invertebrater

Som underlagsmateriale til invertebratundersøkelsene ble det på forhånd gjennom litteratursøk og fra NINAs egne data, utarbeidet en oversikt over hva som er funnet av biller og sommerfugler i midtre del av Norge (Tømmerås & Breistein 1995). Undersøkelsene av disse to insektgruppene var fra før er svært ufullstendige, og vår mulighet til å forutsi hvilke arter som faktisk forekommer i et område i Midt-Norge var derfor begrenset.

Materialet som ble innsamlet er sortert i biller (Coleoptera), teger (Heteroptera), parasittveps (parasittiske Hymenoptera), ikke-parasittiske veps (bl. a. humler, bier, maur og planteveps), sommerfugler (Lepidoptera), edderkopper (Aranea) og en samlegruppe bestående av mygg, fluer, midd, spretthaler og andre.

Biller

Av de 3400 registrerte billearter (Coleoptera) i Norge er knapt halvparten funnet i Midt-Norge. I vårt materialet fra Mosvik er mer enn 530 000 individer fordelt på 316 arter identifisert. 18 av disse artene er nye for Nord-Trøndelag, hvorav 15 er nye for Midt-Norge (Sør- og Nord-Trøndelag). Ni av billeartene som er identifisert fra fangstfelle materialet, representerer en ny nordgrense for Norge. Kortvingene (fam. Staphylinidae) er de vanligste og utgjør nær halvparten av materialet. I alt er 137 av billeartene er trelevende. Den største løpebiller vi har her i landet, lærløperen (*Carabus coriaceus*) ser ut til å bruke alle skogstyper bare fuktigheten er stor nok. Det er funnet 4 trebukkarter (Cerambycidae) i det bearbejdede materialet, mens ingen praktbillearter (Buprestidae) er funnet.

Teger

Det er funnet 15 tegearter (Heteroptera) i det bearbejdede materialet. En av disse (*Pityopsallus lapponicus*) er bare funnet en gang tidligere i Norge.

Parasittveps

Det finnes få data på parasittveps i Norge, og kunnskap om denne gruppen er generelt mangelfull. Parasittveps er en stor artsgruppe som ofte forekommer i store populasjoner. Gruppen har stor økologisk betydning. Mange parasittvepsarter parasitterer på skadeinsekter i skog, f.eks. barkbiller (Bushing 1965, Mills 1983, Tømmerås 1994). Parasittveps spiller en viktig rolle i skogskosystemenes funksjon og utvikling. Innen underordningen

Apocrita antar man at det finnes 32 familier parasittveps i Norge.

Det er hittil identifisert 20 familier fordelt på vel 50.000 individer. I malaisefellematerialet er det i hovedsak flest individer innen familiene Diapriidae og Ichneumonidae. I barberfellematerialet dominerer vingeløse individer innen familien Scelionidae. Noen individer innen Diapriidae-familien er også funnet i barberfellematerialet, og de fleste av disse er vingeløse, i motsetning til individene fra malaise- og vindusfellene. Totalt er det hittil funnet flest individer innen familien Diapriidae.

Edderkopper

Utbredelsen til den norske edderkoppfaunaen er lite kjent (Tveit & Hauge 1982). Edderkoppmaterialet som presenteres her, består av 39 arter fordelt på fem familier. Familien Linyphiidae dominerer med 29 arter. Av disse forekommer 18 arter over det meste av landet, hvorav 5 har nordgrense i Troms. Sju arter har sin hovedutbredelse i høyfjellet i Sør- og Nord-Norge. *Alopecosa trabalis*, *Hahnina montana*, *Asthenargus paganus*, *Walckenaeria acuminata* og *W. cucullata* har Mosvik/Meltingen som ny nordgrense i Norge. Fire arter i materialet er tidligere bare funnet på enkeltlokaliteter i Nord-Norge samt på Sørlandet/Østlandet.

4.2.4.2 Vegetasjon

Registreringene av vegetasjonstypene i forsøksområdet følger "Enheter for vegetasjonskartlegging i Norge" (Fremstad & Elven 1991). Alle smårutene som ble undersøkt i 1994 og 1995 er analysert i forhold til prosjektbeskrivelsen. Artsliste utenfor rutenettet er også utarbeidet (Tømmerås et al. 1996). I forsøksområdet er det identifisert 95 karplantearter, 101 arter av moser og 6 lavarter. Skogens lange bestandskontinuitet gjør at den er sammensatt av levende og døde trær av ulik alder og nedbrytningsstadier. Dessuten gjør områdets humide forhold og innslag av løvtrearter, bl a selje (*Salix caprea*), at skogen oppfyller mange kryptogamers krav til voksested og bestandsklima. De fire levermoseartene råteflik (*Lophozia ascendens*), stubbeflak (*Calypogeia sueci-*

ca), pusledraugmose (*Anastrophyllum hellerianum*) og fauskflik (*Lophozia longiflora*) ble funnet i forsøksområdet. Alle fire er oppført som hensynskrevende og er ansett å være truet av moderne skogsdrift.

4.2.4.3 Fugl

Det ble totalt registrert 49 arter. Av disse ble 27 arter konstatert hekkende og ytterligere seks arter hekker sannsynligvis innenfor takseringsområdet (inkluderer både forsøks- og kontrollområdet). Av de artene som ble registrert hekkende i takseringsområdet viste bjørkefink (*Fringilla montifringilla*) størst dominans både i forsøks- og kontrollområdet.

Det var færre hekkende arter i 1995 enn i 1994 (26 mot 23). Antall hekkende par er redusert med ca 25%. Denne årsvariasjonen er fanget opp av både forsøks- og kontrollområdet.

4.2.5 Konklusjon

Resultatene fra dette prosjektet har flere forvaltningsmessige implikasjoner, spesielt ovenfor skogbruket. Data over hvordan artssammensetningen i en skog påvirkes av habitatendringer vil gjøre det mulig å gjøre forutsigelser om konsekvenser av arealreduksjon (f. eks. ved flatehogst) for antallet arter. Disse forutsigelsene vil bli testet i andre del av prosjektet ved å fjerne skog i et stor- og et småskalafragmentert mønster, og sammenligne dette med situasjonen i et område uten inngrep (kontroll). Forekomst av forskjellige arter (høyere og lavere planter, invertebrater og fugler) dokumenteres i de aktuelle områdene. Art-arealrelasjonene i de to fragmenteringstypene kan klargjøre hvilke effekter ulike hogstflatestørrelser gir på artsinventaret. Eksperimentet vil forhåpentligvis illustrere hvilke flatestørrelser og landskapsmessig organisering som bør velges for å hindre reduksjon eller ødeleggelse av biodiversitet i et borealt skogområde. En annen forvaltningsmessig konsekvens av slik kunnskap er bedre grunnlag for å avgjøre nødvendigheten av reservater og størrelse disse bør ha for å kunne ivareta boreale skogers biodiversitet.

4.3

Genetiske effekter av økologisk isolasjon: fjellrev som bevaringsbiologisk modellart

Olav Strand, Ingrid Bysveen Mjølnerød, Terje Skogland* og Kjetill Jakobsen¹

¹ Biologisk Institutt, avd. for generell genetik, Universitetet i Oslo, postboks 1031 Blindern, 0315 Oslo.

*død 14.09.94.

Målsetningen for prosjektet har vært å benytte DNA-teknikker for å se på den genetiske effekten av fjellrevens bestandsutvikling. Ved hjelp av slik metodikk ble bestandsstørrelsen av fjellrev i Norge estimert til mellom 20 og 80 familiegrupper.

4.3.1 Innledning

Fjellrev ble valgt som studieobjekt av flere grunner. Det er ikke noe annet rovpattedyr i Skandinavia som har vært fredet så lenge. På tross av den langvarige fredningen har ikke fjellrevbestanden økt til sin tidligere utbredelse (Hersteinsson et al. 1989, Angerbjørn et al. 1995, Strand et al. in press.), og fjellrevens bestandssituasjon i Skandinavia er et godt eksempel på begrens-

ningen som artsvernet har, når dette er isolert fra prosessene og endringene i økosystemet forøvrig. I arktis finnes fjellreven fortsatt i større og kommersielt utnyttede bestander (Prestrud 1992). Vi hadde derfor muligheter til å undersøke effekten av bestandsfragmentering på den genetiske variasjonen til arten (se **Rammeartikkel 4.1** for detaljene).

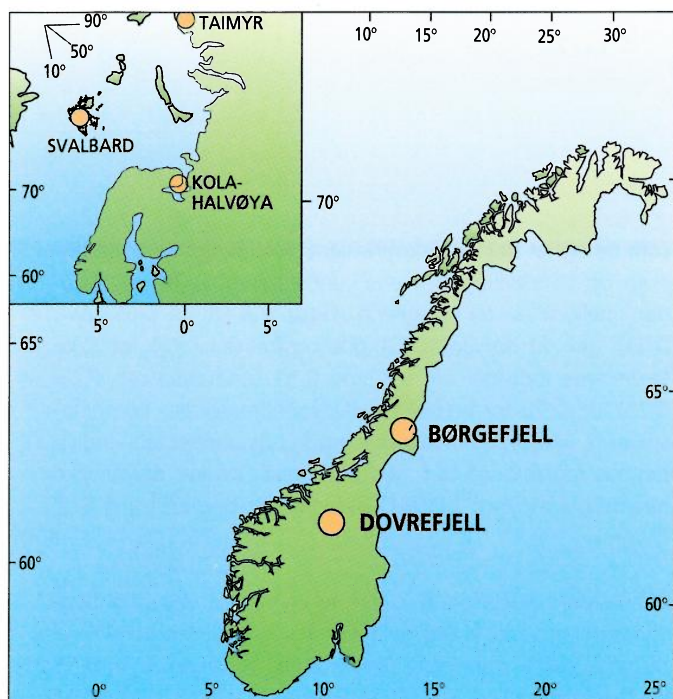
4.3.2 Fjellreven lever i små, atskilte bestander

Flere norske rovdyr, deriblant fjellreven, lever i små, sårbare bestander. På grunn av oppsplitting av leveområdene og lokal utrydding, kan slike bestander være mer eller mindre isolerte. For forvaltningen er det derfor av betydning å kunne bestemme lokale forvaltningsenheter, å ha tilgang på anslag over effektiv bestandsstørrelse, samt ha muligheter til å overvåke det genetiske variasjonsnivået i små bestander.

Vevsprøver for genetiske analyser ble samlet inn på Dovre og i Børgefjell (**figur 4.5**). Analysene av kjerne-DNA viste en klar isolasjon mellom de arktiske og de norske fjellrevstammene.



Foto: Olav Strand



Figur 4.5

Vevsprøver for genetiske analyser ble samlet inn på Dovrefjell og i Børgfjell (Norge). Disse ble sammenlignet med prøver fra Svalbard, Kolahalvøya og Taimyr. - We collected tissue samples from Dovrefjell and Børgfjell (in Norway), and compared the variability in these samples to materials collected at Svalbard, Kola Peninsula and Taimyr.

Videre var det et klart skille mellom fjellrevbestandene på Børgfjell og Dovrefjell. De samme resultatene ble funnet i studiene på mitokondrielt DNA. Metodene er således anvendbare med tanke på å kunne påvise isolering av små stammer og forvaltningsenheter. Sammenhengen mellom variasjonen i kjerne-DNA og innavlsindeks (figur 4.6) kan danne grunnlaget for overvåking av genetisk variasjon i små bestander.

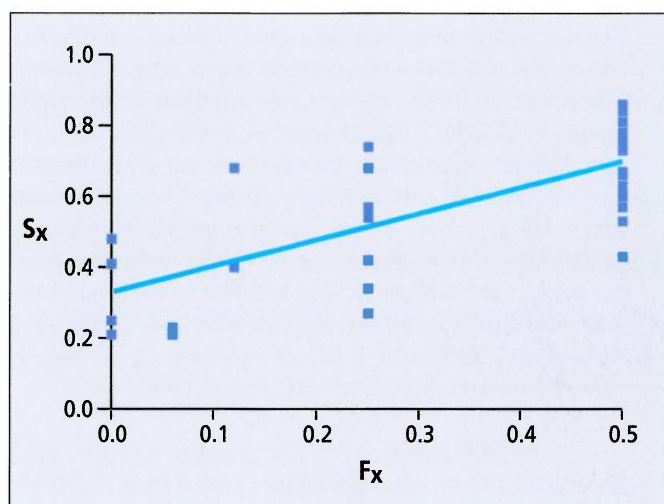
4.3.3 Den genetiske variabiliteten er liten

Undersøkelsen viste at den genetiske variabiliteten var betydelig mindre i de norske stammene, sammenlignet med de arktiske populasjonene. Sett på bakgrunn av fjellrevens bestandsutvikling i Skandinavia og anslag som har vært gjort av bestands størrelse, både med bakgrunn i inventeringer og overvåking av reproduksjon (Angerbjørn et al. 1995, Kaikusalo & Angerbjørn 1995) og beregninger av effektiv bestandsstørrelse (Rammeartikkel 4.1), mener vi at tapt variasjon gjennom innavl og drift er en rimelig forklaring på det lave variasjonsnivået i de norske stammene.

4.3.4 Kullstørrelsen er synkende

Et av de mest sentrale påstandene i bevaringsbiologien er at genetisk variasjon er av betydning for vitalitet og overlevelse (Charlesworth & Charlesworth 1987, Lacky et al. 1993, Packer & Pusey 1993). Kullstørrelsen hos skandinavisk fjellrev har gått

ned i løpet av de siste 20- 30 åra (Angerbjørn et al. 1995, Kaikusalo og Angerbjørn 1995), og er mindre (-1,3 hvalper pr. kull) enn i andre sammenlignbare bestander i Canada og Taimyr (Strand & Angerbjørn upubliseret materiale). Dataseriene som ligger bak disse sammenligningene er meget omfattende, og strekker seg over mer enn 25 år og omfatter mer enn 1000 reproduksjoner. Nedgangen i kullstørrelse kan skyldes flere forhold, og en kan ikke uten videre hevde at det er en sammenheng mellom genetisk variasjonsnivå og kullstørrelse hos skandinavisk fjellrev. Studier av blårev i fangenskap har imidlertid vist at kullstørrelsen reduseres med 0,7- 0,4 hvalper pr. 10 % økning i innavskoeffisienten (Valberg 1993). Våre resultater tyder på at i de norske fjellrevstammene var det en innavskoeffisient på ca 15% (figur 4.7). Dette skulle tilsi en kullstørrelse på 1,1 hvalper, hvilket er i god overensstemmelse med den observerte kullstørrelsen i Skandinavia. Fordi fjellreven finnes i fangenskap, og det finnes klare genetiske effekter av isolasjon i de ville stammene i Norge, mener vi at fjellreven er et godt modellsystem for studier av bevaringsbiologiske problemstillinger.



Figur 4.6

Genetisk likhet uttrykt som s indeks ble testet mot beregnet slektskap hos fjellrever fra Dovrefjell. Lineær regresjon mellom de to variablene viste at den genetiske likhetsgraden (S_x) kan beskrives som $S_x = 0,32 + 0,75f_x$, der f_x er slektskap koeffisienten ($R^2 = 0,55$, $p < 0,01$). - The similarity revealed from fingerprints (S_x) tested against the calculated inbreeding coefficient in foxes of known descent. A linear regression between the two variables expresses S_x as $0.32 + 0.75f_x$, where f_x is the inbreeding coefficient ($R^2 = 0.55$, $p < 0.01$).

Rammeartikkel 4.1

Genetiske undersøkelser av fjellrev

Materialet

Vevsprøver for genetiske undersøkelser av fjellrev ble inn-samlet på åtte forskjellige lokaliteter. I Norge ble det tatt vevsprøver fra fjellrev fra Hardangervidda, Dovrefjell, Børgefjell, og Saltfjellet. Utenfor Norge ble det samlet inn vevsprøver på Svalbard, Kolahalvøya og to lokaliteter på Taimyr i Sibir (**figur 4.5**). I tillegg til dette ble det samlet inn vevsprøver fra et fåtall blårever fra revefarmer. På dette materialet ble DNA-fingerprinting, basert på MB-proben og mitokondrielt (mt-) DNA undersøkt.

Metoden

DNA isolering ble gjort som beskrevet i Stacy et al. (1994). Probemarkering, gelkjøring og DNA fingerprinting ble i hovedsak utført som beskrevet i Refseth et al. (1994).

Genetisk variasjon er målt som antall variable restriksjonsfragmenter ved DNA-fingerprinting basert på M13 proben (Vassart et al. 1987) og mt-DNA (Hultman et al. 1991, Fangan et al. 1994). Bånddelingsfrekvensen (S_x) er definert som andelen av bånd som to individene har felles (Wetton m. flere 1987); $S_{x-y} = 2n_{xy} / (n_x + n_y)$, der n_{xy} er antall bånd som er felles og $(n_x + n_y)$ er det totale antallet bånd hos begge individene. Bare klart synlige og tydelig forskjellige bånd ble skåret som forskjellige. Om identiteten til to bånd var usikre ble disse vurdert som like. Metoden kan derfor være konservativ i forhold til å påvise variasjon, og vil følgelig overestimere bestandenes homozygositet (Lynch 1991).

I tillegg til DNA-fingerprinting ble genetisk variasjon også undersøkt utfra variable haplotyper innen D-loop i mt-DNA. Ca 250 basepar i D-loop området i mitokondrielt DNA (mtDNA) blir PCR-amplifisert og sekvensert direkte ved hjelp av fast fasekvensering (Hultman et al. 1991, Fangan et al. 1994). Dette området tilsvarer området fra tRNA proline til CSBF. Begge tråder blir sekvensert.

Resultatene

Multilocus fingerprinting, basert på M13 proben, ga i gjennomsnitt 13 tolkbare bånd (aleller) innenfor en molekylvekt på 20-3 kilobaser. I gjennomsnitt for alle individene var bånddelingsfrekvensen 0,32, mens vi innen D-loop området i mt-DNA påviste 11 variable posisjoner, som var fordelt på 15 forskjellige haplotyper på 60 individer. Begge teknikkene har derfor en oppløsning (variabilitet) som skulle muliggjøre populasjonsgenetiske studier, samt beregninger av slektskap som er basert enten på mt-DNA variabilitet eller genomisk variasjon.

Slektskapet til fjellreven kan estimeres fra bånddelingsfrekvenser i en regresjonsligning der $S_x = 0,32 + 0,75f_x$, med f_x

som beregnet slektskapskoeffesient. Forholdet mellom slektskap og bånddelingsfrekvens kunne beregnes fra regresjonen mellom de to variablene (**figur 4.6**, $R^2 = 0,55$, $p < 0,01$), slik at forventet bånddelingsfrekvens (S_x) for ikke beslektede individer ble 0,32 og 0,51 for halvsøsken ($f_x = 0,25$), og 0,70 for helsøsken eller foreldre/avkom-kombinasjoner ($f_x = 0,5$). Forholdet mellom S_x hos ubeslektede individer, og regresjonen til f_x ved økt innavl, avviker derfor ikke betydelig fra Lynch's (1991) beregninger der; $E(S) = q + f_x(1 - q)$.

Bånddelingsfrekvensen (S_x), som er et mål på den genetiske variasjonen, varierte betydelig i de forskjellige områdene. Av de undersøkte stammene fant vi minst variasjon, $S_x = 0,53$ på Dovrefjell og $S_x = 0,50$ på Børgefjell, mot $S_x = 0,32$ på Kolahalvøya og $S_x = 0,27$ på Svalbard og $S_x = 0,39$ på Taimyr ($F = 43,7$, $df = 4,277$, $p < 0,01$, **figur 4.7**). I forbindelse med annen forskningsaktivitet, deriblant radiomerking av fjellrev på Dovrefjell, kjenner vi slektskapet til flere av revene i dette området. Vi har derfor beregnet to bånddelingsfrekvenser for Dovrefjellstammen, en som er basert på rever med mindre slektskap enn $f_x = 0,5$ ($S_x = 0,53$), og en beregning som inkluderer alle dyr ($S_x = 0,61$). Sammenligninger mellom områdene indikerer at de norske fjellrevstammene har en genomisk variasjon som er 52- 44% mindre enn de arktiske stammene (**figur 4.7**).

Den effektive bestandsstørrelsen i Norge, med bakgrunn i bånddelingsfrekvensene i Børgefjell og Snøhetta ($S_x = 0,5-0,61$) og en mutasjonsrate (m) på 0.004 pr locus og gamet (Jeffreys et al. 1988), kan estimeres til 43- 110 individer ut fra formelen $N = 1 - S / 4mS$ (Lynch 1991). Fordi bånddelingsfrekvensen (S_x) overestimerer populasjonens homozygositet vil formelen ha en tendens til å underestimere den effektive bestandsstørrelsen. Av samme grunn vil $N = 4-3S / 8mS$ overestimere den effektive bestandsstørrelsen (80-156 individer). På tross av begrensningene ved disse formlene og underestimeringen av homozygositeten, vil bruk av begge formlene, under forutsetning av en drift-mutasjonsbalanse, kunne gi en grov tilnærming til den aktuelle bestandsstørrelsen (Lynch 1991).

Studier av fjellrevens sosiale organisering og reproduksjon (Stand et al. in press), har vist at kjønnsforholdet hos reproduserende rever er tilnærmet lik 1:1, slik at den estimerte bestanden består av anslagsvis 20-80 familiegrupper.

Sekvensering av D-loop sekvensen i mt-DNA viste i alt 11 variable posisjoner. Disse variable setene var fordelt på 15 haplotyper. Fjellreven er dermed ikke ekstremt variabel i

dette området, men variasjonen er akkurat «riktig» for populasjons analyser. Ingen heteroplasm (flere enn en type mt-DNA hos ett og samme individ) ble observert.

Haplotypene kan inndeles i frekvente og mindre frekvente. To haplotyper (26c39c40g67t140t143c148t154a221t228c229t og 26c39c40g67t140t143c148t154-a221t228t229c) finnes hos mer enn 50% av dyrene. Den første (type 1) er spredt i alle populasjonene, mens den andre (type 2) nesten utelukkende finnes hos dyr fra Dovrefjell og Børgefjell. Alle de øvrige haplotypene finnes bare hos noen få individer. Ut fra spredningsmønstrer er type 1 den eldste haplotypen. Hos norske dyr finner vi bare to haplotyper totalt; type 1 og type 2. Dovrefjell- dyr har utelukkende type 2. Variasjonen innad i populasjonene er ellers som følger: Taimyr 8 haplotyper (n=16), Svalbard 8 haplotyper (n=15), Kolahalvøya 5 haplotyper (n=5). Svalbard og Kola ser ut til å ha flere intermedieære haplotyper mellom Sibir og Norge. Den dominerende norske haplotypen (type 2) finnes hos noen få Svalbard- (2) og Kola- dyr (1) og er ikke funnet i materialet fra Taimyr.

Genetisk avstand mellom populasjoner eller individer kan uttrykkes på flere måter. Bånddelingsfrekvensen mellom populasjoner (S_x) er et relativt mål på likheten eller den genetiske avstanden mellom to populasjoner (Lynch 1991). Undersøkelsen viste at det var en betydelig populasjonssegregering mellom Dovrefjell og Børgefjell og de arktiske

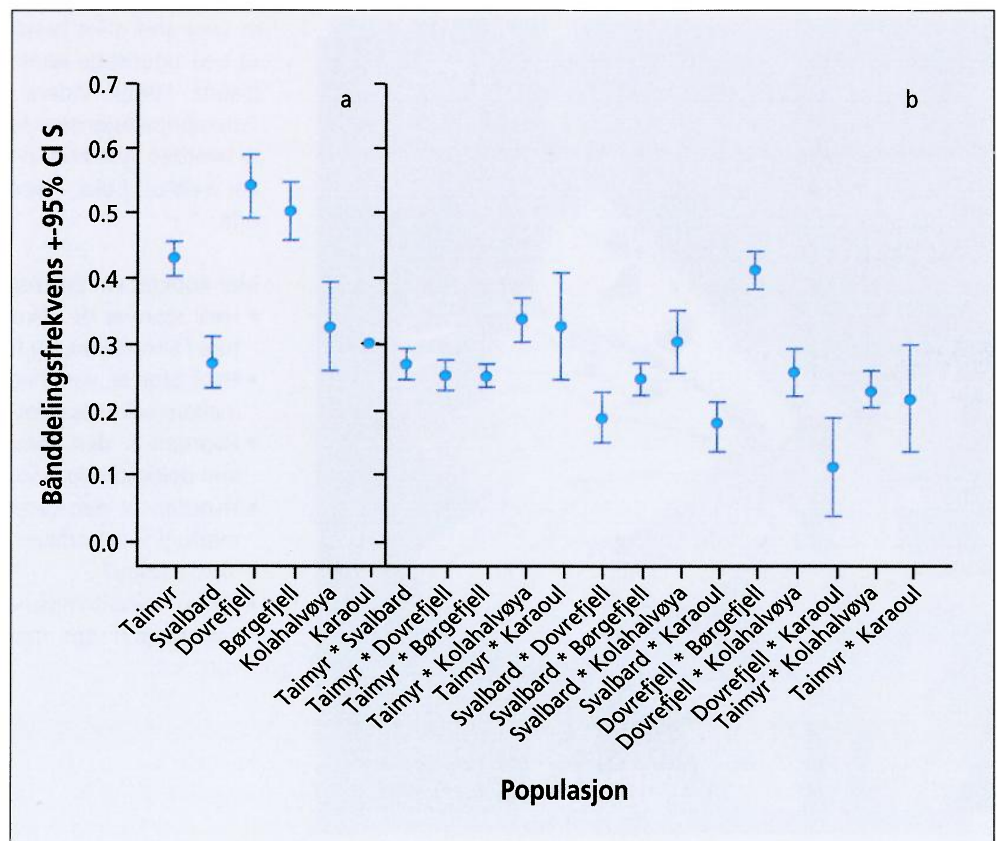
populasjonene (S_{ij} Dovrefjell - arktiske stammer = 0,78, 0,78, 0,82, 0,68 og S_{ij} Børgefjell - arktiske stammer = 0,79, 0,85, 0,81, 0,81 (**figur 4.7**). Bånddelingsfrekvensen innen Børgefjell og Dovrefjell ($S_x = 0,5$ og 0,5-0,61) er betydelig større enn bånddelingsfrekvensen mellom disse stammene ($S_x = 0,41$), hvilket tyder på at fjellrevpopulasjonene på Børgefjell og Dovrefjell er atskilte ($S_{ij} = 0,90$), men at forskjellen mellom bestandene er mindre enn forskjellen til de arktiske bestandene av arten (**figur 4.7**).

Videre antyder vårt materiale på at forskjellen mellom fjellrev fra Børgefjell og Dovrefjell er større enn forskjellen mellom dyr fra Taimyr og Karaoul (**figur 4.7**). S_{ij} er henholdsvis 0,90 mellom de norske stammene, og $S_{ij} = 1,0$ (fullstendig homogenitet) mellom de to stammene på Taimyr. Geografisk avstand mellom Dovrefjell og Børgefjell er ca 480 km i luftlinje, mens tilsvarende for de to områdene på Taimyr er 350 km.

Mt-DNA viser den samme type populasjonsatskillelse som DNA fingerprintingen gjorde. Dessuten er Børgefjell og Dovrefjell-populasjonene distinkte med hensyn til frekvens/forekomst av haplotyper (se ovenfor). Sibir-populasjonene viser liten segregering på mt-DNA nivå. Imidlertid synes mutasjonen 26d (c i posisjon 26 deletert) å følge de østlige og arktiske populasjonene, denne finnes hos alle unntatt norske dyr. Vi kan snakke om arktiske haplotyper som har 26d, og en annen gruppe hvor type 2 (den norske) inngår.

Figur 4.7

Genetisk likhet, basert på bånddelingsfrekvenser (S_x) i de ulike studiepopulasjonene (a) og mellom de ulike populasjonene (b). - Genetic similarity expressed as band sharing indices (S_x) within the different study areas (a) and between the areas (b).



4.4

Bestandsstruktur og genetisk mangfold i en fragmentert bestand av mnemosyne sommerfugl

Kaare Aagaard, Kjetil Hindar, Oddvar Hanssen,
Torveig Balstad og Wendy Fjellstad

Mnemosynesommerfuglen er en sjelden og lokal art i Norge. Denne undersøkelsen av en bestand i Sunndalen, Møre og Romsdal, ga grunnlag for retningslinjer for å sikre bestandens levedyktighet. Dette kan bare skje gjennom opprettholdelse av mosaikken av naturlige og menneskeskapte lokaliteter i området.

4.4.1 Innledning

Det intensive jordbruket i nordvestlige deler av Europa har i økende grad endret levestandardene for en rekke dyr og plantearter de siste 50 år. Endringene er så påfallende at slagordene har skiftet fra en *grønn* natur til en *fargerik* natur. I dette ligger en ny bevissthet om å ta vare på mangfoldet i eng og kantbiotoper.

Fleire arter som er knyttet til disse habitattypene er på sterk tilbakegang. Dette gjelder bl. a. dagsommerfugler som ved leve- sett er lett synlige og tiltrekker seg oppmerksomhet ved farger og fargemønstre. Denne insektgruppen er en av de mest studerte dyregruppene både i bevaringsbiologisk sammenheng og som modellorganismer for teoretisk økologi om små, fragmenterte bestander (Gilpin & Hanski 1991, Harrison 1994).



Foto: Oddvar Hanssen

I Nederland, England og Danmark har en rekke dagsommerfuglarter forsvunnet i løpet av de siste tiårene. Særlig i England har utviklingen blitt fulgt nøye av økologer, og en rekke arbeider beskriver tilbakegangen og stiller opp teoretiske modeller for utdøingshastighet og rekoloniseringsmuligheter (Thomas 1994).

På europeisk nivå har den negative utviklingen i biologisk mangfold ført til at et utvalg av store og lett kjennelige insektarter er blitt tatt inn på appendiks II til Konvensjonen om bevaring av ville dyr og planter i Europa, også kalt Bern-konvensjonen. Tre dagsommerfugler, som også forekommer i Norge, er med på denne listen: *Parnassius apollo*, *Parnassius mnemosyne* og *Coenonympha hero*. Norge er gjennom avtaler forpliktet til å trygge bestander av disse artene (Aagaard 1995).

Denne studien er konsentrert om *P. mnemosyne*, eller mnemosynesommerfugl (**Fig. 4.8**), men vi har også studert de to andre artene og har inkludert noen av resultatene fra de bestandsgenetiske undersøkelsene av apollosommerfuglen.

4.4.2 Problemstillinger

En overordnet problemstilling i all forvaltning av små bestander er hvor små slike bestander av dyrearter kan være, før de dør ut ved ugunstige økologiske forhold, eller på grunn av innavl (Lande 1988). Videre er det meget interessant om såkalte "metapopulasjonsmodeller" (Gilpin & Hanski 1991) kan forklare hvordan systemer av flere små, delvis isolerte bestander unngår å dø ut, f.eks. i løpet av en tiårsperiode eller hundreårsperiode.

Mer konkret var problemstillingene:

- Hvor store er de ulike delbestandene av mnemosynesommerfugl i Sunndalen, og hvor mye varierer de over tid?
- Hvor stor er vandrings- eller migrasjonen av sommerfugler mellom ulike lokaliteter i Sunndalen?
- Hvordan er den genetiske variasjonen fordelt innen og mellom delbestander i Sunndalen?
- Hvordan er den genetiske variasjonen hos mnemosynesommerfugl i Sunndalen sammenliknet med andre bestander i Vest-Europa?
- Hvilke forvaltningsmessige konsekvenser kan vi trekke av kunnskapen om mnemosynesommerfuglens bestandsstruktur?

Figur 4.8

Merkede mnemosynesommerfugler *Parnassius mnemosyne*. - Marked *Clouded Apollo* *Parnassius mnemosyne*. (Foto: Oddvar Hanssen)



4.4.3 Mnemosynesommerfuglen og forvaltningen av denne

I Norge er mnemosynesommerfuglen trolig begrenset til de to fylkene Møre og Romsdal og Sogn og Fjordane. Til nå er den påvist i Sunndalen, Eikesdalen, Tafjord og Veitastrond. Det vil ikke være overraskende om arten blir funnet i flere dalfører i de samme fylkene, særlig i Sogn og Fjordane. Mnemosynesommerfuglen er hos oss bundet til sørvendte dalskråninger hvor stadige snøskredras holder trevegetasjonen nede. Snøskredene har ført til at disse dalskråningene sannsynligvis er blant de eldste, naturlige engstykkene i Norge (Fig. 4.9). De solvarme rasmarene kjennetegnes av en rik flora og fauna, med arter som eksisterer mot nordgrensen av sitt utbredelsesområde i Europa.

I tillegg til de områdene som holdes åpne av snøskred, har menneskelig aktivitet skapt åpne områder i form av dyrket mark, kraftlinjegater og veikanter. Til sammen utgjør disse åpne områdene en mosaikk av midlertidige og permanente åpne enger med kantskog. Mnemosynesommerfuglen er bundet til denne naturtypen og er også avhengig av at riktig vertsplante for larvestadiet forekommer. Mnemosynesommerfuglens larver lever bare på plantearter i lerkesporeslekten (*Corydalis*). Den eneste arten av slekten lerkespore som forekommer på Vestlandet og nordover er vanlig lerkespore (*Corydalis intermedia*). Denne plantearten har rike bestander i løvskogskantene omkring ned og mot de åpne rasmarene i Sunndalen.

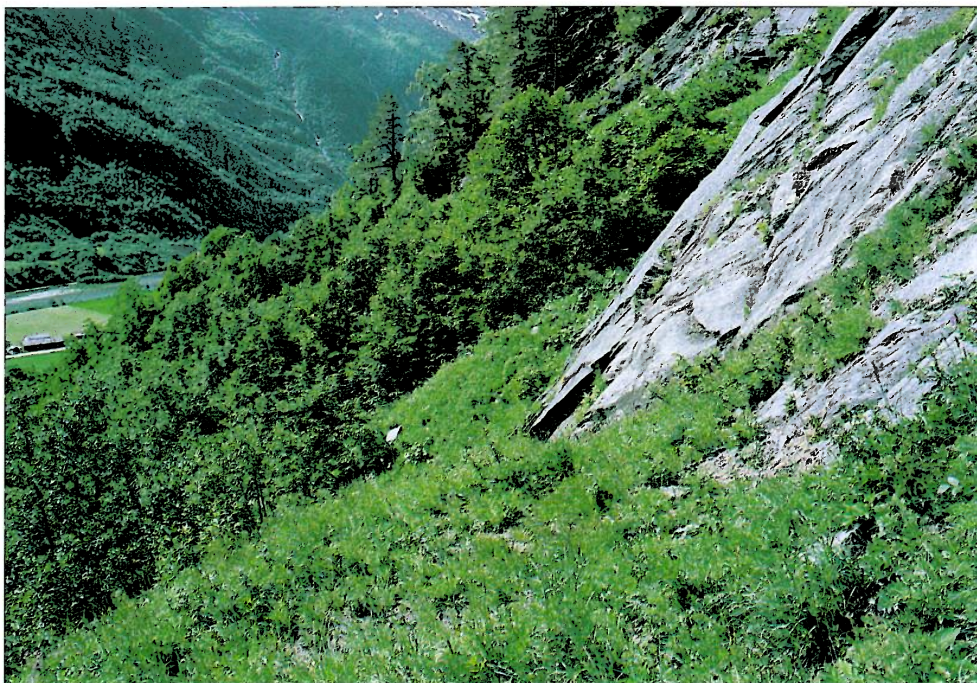
Mnemosynesommerfuglen klekker fra puppestadiet i siste halvdel av mai og første halvdel av juni. Den voksne sommerfuglen flyr til midten av juli. Eggstadiet varer fra denne perioden og helt fram til mars - april neste år. De nyklekkete larvene oppsøker de ferske skuddene av lerkespore, som er en av de tidligste vårplantene. Larvestadiet varer noen få uker fra slutten av mars til begynnelsen av mai. Puppestadiet er kort og den nye generasjonen klekkes igjen i slutten av mai, eller senere i år med en

kald værtype. Denne livssyklusen er noenlunde sammenfallende i tid for bestander både langt sør i Europa og i Norge. Da larvene er helt avhengige av lerkespore som visner i juni, kan denne sommerfuglarten ikke avvike fra en streng årssyklus, ved f.eks. å ha en generasjon nummer to mot slutten av sommeren. Hele syklusen kan imidlertid forskyves i tid dersom vertsplanten utvikler seg senere på året. Ved Veitastrond (Hansen et al. 1993), 450-550 m over havet, er flygende individer observert så sent som i august (Hansen et al. 1993).

4.4.4 Bestander av mnemosynesommerfugl i Sunndalen

Den største kjente bestanden av mnemosynesommerfuglen i Norge finner vi i Sunndalen. Fra 1988 har vi fulgt denne bestanden ved årlige undersøkelser. De to første årene kjente vi fire lokaliteter for arten i Sunndal, men sent på sommeren 1989 og i 1991 ble det oppdaget flere nye lokaliteter. Lokalitetene i Sunndal er vist på figur 4.10. En rapport fra de første undersøkelsene er gitt i Aagaard & Hanssen (1989).

Mnemosyne-lokalitetene i Sunndalen er: Lokalitet A, Orheiman, 35-120 m o.h., er en typisk rasmare. Lokalitet B, Hoelsanden, 20-175 m o.h., er en mosaikk av mindre, åpne områder som veksler i utforming fra veiskråning som blir holdt åpen av myndighetene, til naturlige enger et stykke opp fra dalbunnen. Minste avstand mellom lokalitetene A og B er 1,6 km i luftlinje. Lokalitet C, Litlefale, er satt sammen av kultureng, tidligere hogstflater og en kraftlinjegate. Lokalitet D, Myren, er en helt ut kunstig eng i tidlig gjengroingsfase. Lokalitet E, Snøva, er et mindre engstykke under gjengroing, forlenget med åpne veikanter. Lokalitetene C, D og E ligger innen et område som er ca 2,2 km langt med en høyde over havet på mellom 100 og 130 m. Avstanden mellom C og D er 0,7 km. Mellom D og E er detn 0,9 km. Det er med stor sannsynlighet andre egnede områder i lia bak C, D og E lokalitetene som vi følger. Det første funnet av

**Figur 4.9**

Habitat for mnemosynesommerfugl.
- Clouded Apollo habitat. (Foto:
Oddvar Hanssen)

mnemosynesommerfugl i Sunndal ble gjort i dette området i en høyde av 600 m o.h. (Opheim 1948). Lokalitet F, Gravem, 270-400 m o.h., ligger i tilknytning til en av de største rasviftene i dalen. Lokaliteten er rundt 500 m bred. Lokalitet G, Vollan, 220-470 m o.h., er sammensatt av åpne engstykker som delvis har oppstått ved tidligere snøskred og delvis ved hogst. Området er ca 500 m i utstrekning. Korteste avstand på kartet mellom lokalitetene F og G er 1,2 km. Mellom disse lokalitetene hever terrenget seg opp i 725 m høyde, slik at flygeavstanden blir opp mot 2 km. De områdene som vi kaller lokalitet A til G ligger fordelt i tre klynger. Nederst i dalen ligger A og B. Rundt 12 km lengre opp ligger C og D og E. Øverst i dalen og rundt 9 km fra E ligger F og G. Til sammen utgjør disse lokalitetene et nærmest endimensjonalt (lineært) system av lokaliteter og sublokaliteter med mer eller mindre adskilte bestander av mnemosynesommerfugl. Bestanden av denne arten i Sunndalen kan derfor oppfattes som en naturlig fragmentert bestand som gir gode muligheter for å teste teorier om metapopulasjoner.

Andre bestander av denne arten på Vestlandet er bare undersøkt i kortere perioder. Fra Tafjord har vi noen få bestandsestimater. Bestanden her er sannsynligvis stor, da lokaliteten har en vid, sammenhengende utstrekning .

4.4.5 Bestandsestimater

Bestandene av mnemosynesommerfugl i Sunndal er fulgt ved "fangst-gjenfangst" siden 1988. Denne metoden er ofte brukt ved studier av dagsommerfugler. Sommerfuglene fanges i flukt eller sittende i vegetasjonen, merkes på vingene med vannfast tusj og slippes med en gang. Et meget høyt gjenfangsttall både samme dag og inntil 20 dager etter merking indikerer at mnemosynesommerfuglene ikke tar skade av denne behandlingen (figur 4.8).

Materialet viser at vi har merket rundt tre ganger så mange hanner som hunner. Dette forholdstallet stemmer godt med det som tilsvarende feltundersøkelser i Finland, Tyskland og Frankrike har gitt.

En oversikt over antall merkete hanner og hunner i Sunndalen viser store variasjoner mellom år og lokaliteter (figur 4.11 og 4.12). Mest påfallende er den sterkt nedadgående trend på Orheiman (lokalitet A), hvor antall merkete dyr faller fra over 200 til ingen i løpet av en 7-års periode. Denne lokaliteten står imidlertid i nær kontakt med Hoelsanden (B) hvor det også var et avtakende antall merkete dyr fram til 1995, men hvor resultatet fra 1996 igjen viser en økning. På Litlefale (C) har vi stort sett merket like mange hunner gjennom hele perioden, men antallet hanner var noe lavere i 1994 og 1995 enn i årene før. Vi mangler materiale fra Gravem (F) og Vollan (G) fra perioden før 1990 eller 1991. De første årene ble det merket et stort antall, særlig på Gravem. De tre siste årene har antallet vært lite og på Vollan ble det siste år bare sett ett individ.

Dersom vi estimerer antall dyr i bestanden med den enkleste metoden som er beskrevet foran, får vi et bilde for hannene som stort sett er likt det bildete antall merkete dyr gir (figur 4.13). Beregnet antall blir vanligvis omtrent det doble av antall merkete dyr. For hunner får vi et mer avvikende resultat mellom antall merkete og beregnete individer. De beregnete antallene ligger opp mot en tidobling av antall merkete individer, med størst differanse i de tidlige, rike årene. Ut fra disse beregningene forandres også forholdstallet mellom hanner og hunner. I observasjonsmaterialet er dette forholdstallet (antall hanner delt på antall hunner) ofte mellom 2 og 3. Forholdstallet mellom beregnete antall hanner og hunner er langt lavere. I flere tilfeller blir det lavere enn 1 og bare i få tilfeller er det mer enn 2.

Dersom vi antar at vi merker rundt halvparten av alle hannene og at det er like mange individer av begge kjønn, kan vi som et

grovt estimat på totalt antall dyr velge å multiplisere antall merket hanner med 4. Dette estimatet gir som resultat at vi har minst seks lokaliteter av mnemosynesommerfugl i Sunndalen som i et godt år hver kan ha en bestand på mellom 200 og 500 individer. Mest stabile er de bestandene som ligger i midten av dalen, mens begge ytterbestandene har gått sterkt tilbake de siste årene.

4.4.6 Genetisk analyse

I forbindelse med feltstudiene i Sunndalen er det innsamlet et materiale på 130 individer. Dette er vesentlig hanner som er fanget på slutten av sin flygeperiode, som er analysert med enzyrnelektroforese på NINAs populasjonsgenetiske laboratorium i Trondheim. Vi har videre analysert 27 individer fra Tafjord, 8 individer fra Veitastrond og én fra Eikesdal, og har gjennom et samarbeid med forskere fra Lund og Marseille inkludert materiale fra Sør-, og Mellom-Sverige samt Frankrike for genetiske sammenlikninger. Hvordan det genetiske materialet er undersøkt er beskrevet i **Rammeartikkel 4.2**.

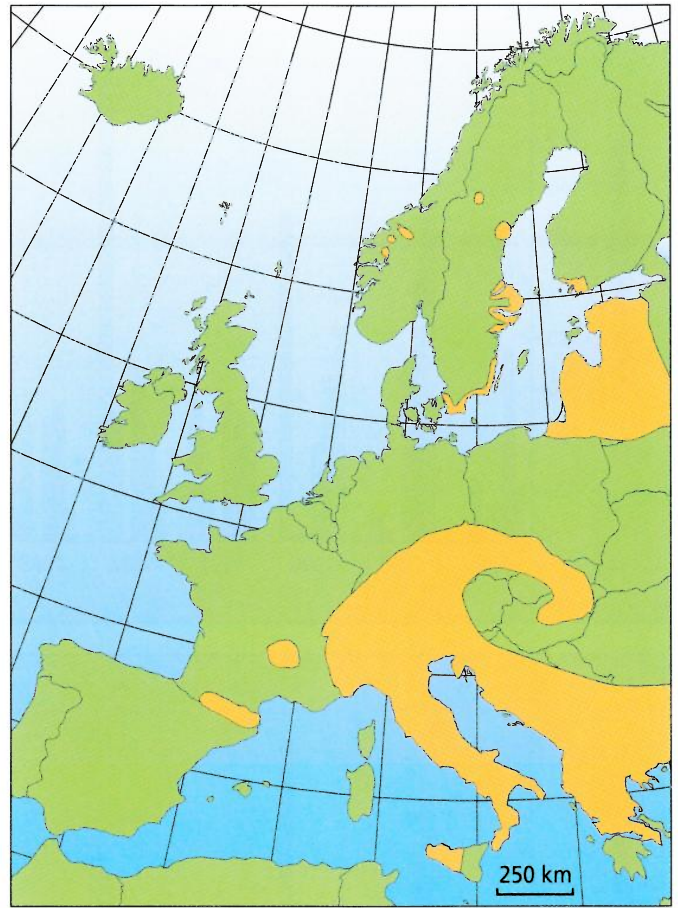
4.4.6.1. Genetisk variasjon innen bestander

Ulike bestander av *P. mnemosyne* viser betydelig variasjon i hvor genetisk variable de er (målt som forventet heterozygositet, **figur 4.14**). Generelt er de norske og svenske bestandene mindre variable enn de fleste bestandene fra sentrale deler av utbredelsesområdet (franske Alper). Genetisk lite variable bestander av arten fins perifert i utbredelsesområdet i Nord-Europa (e.g. Tafjord) og i Mellom-Europa (e.g. Galbe i de franske Pyrenéer). Det ser derfor ut som om geografisk isolasjon kan forklare deler av det mønsteret vi ser i genetisk variasjon innen bestander. De minst variable bestandene i vår undersøkelse er imidlertid fra to svenske områder (Blekinge og Uppland): Disse bestandene er sterkt redusert og truet av utryddelse etter drifts- endringer i kulturlandskapet i løpet av de siste tiårene. I dette tilfellet er det sannsynligvis sterk og vedvarende reduksjon i bestandsstørrelsen, snarere enn geografisk isolasjon, som er hovedårsaken til den lave genetiske variasjonen.

I delbestandene innad i Sunndalen varierer heterozygositeten mindre enn mellom de vest-europeiske bestandene; fra 9,0 % i den mest variable bestanden midt i dalen (lokalitet C, Litlefale) til 7-8 % i lokalitetene lengre nede og oppe i dalen.

4.4.6.2 Genetisk variasjon mellom bestander

De genetiske analysene av *P. mnemosyne* tyder på en høy grad av genetisk differensiering mellom bestander, til og med når det gjelder delbestandene i Sunndalen. Dette kan leses direkte av variasjonen i allelfrekvensene (se **rammeartikkel 4.2**): for eksempel hadde de tre allelene i PGI-enzymet markert forskjellig forekomst i lokalitetene A, B, C, F og G. (Vi har kun analysert et lite antall sommerfugler fra lokalitet D og E; de likner mest på den nedenforliggende lokalitet C.) Det såkalte 100-allelet var vanligst nederst i dalen, mens de to andre allelene var henholdsvis vanlig både nede og oppe i dalen, eller også kun oppe i dalen. I Tafjord og Veitastrond var bestandene fiksert for ett av disse allelene. Dersom vi inkluderer alle våre stikkprøver fra Vest-Europa i sammenlikningen, fant vi i alt 9

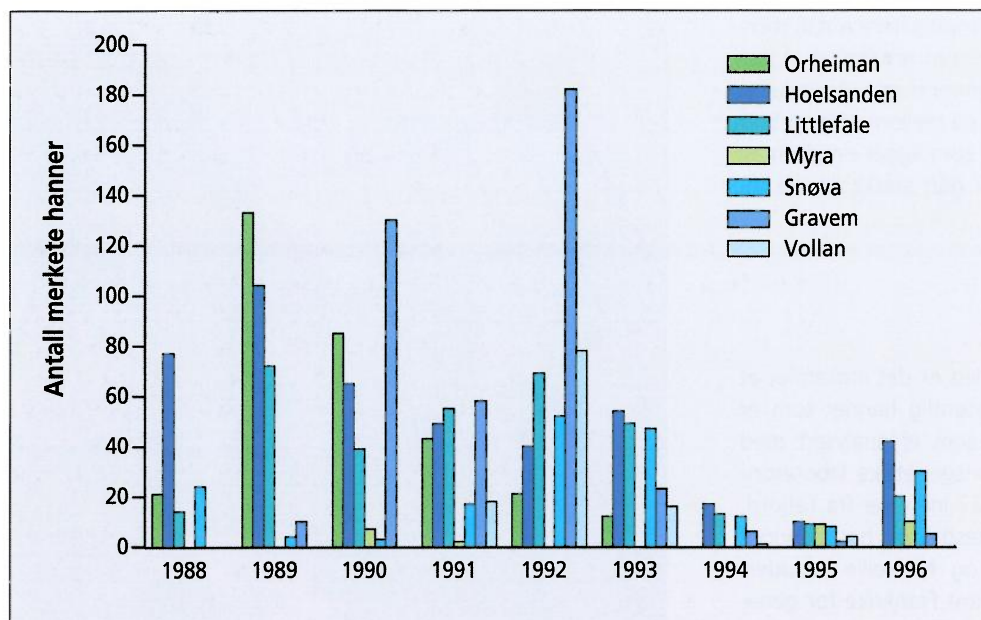


Figur 4.10

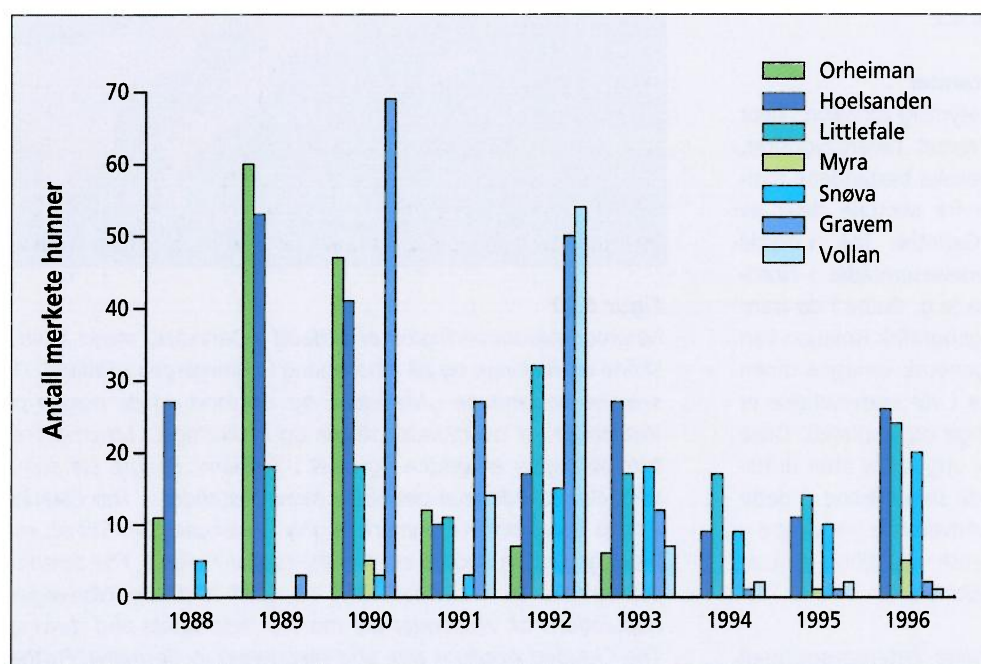
Mnemosynesommerfuglen er utdødd i Danmark, sterkt truet i Skåne og Blekinge og på tilbakegang i skjærgården i Finland. De svenske bestandene i Medelpad og Uppland og de norske på Vestlandet er noenlunde stabile og livskraftige. Mnemosynesommerfuglen er sjelden og truet i Tyskland. Lengre sør som i Middelhavslandene er det tildels store bestander. - The Clouded Apollo is extinct in Denmark, highly endangered in Skåne and Blekinge and in decline on the skerries of Finland. The Swedish populations in Medelpad and Uppland and the Norwegian populations of Vestlandet are more or less stable and thriving. The Clouded Apollo is rare and threatened in Germany. Further south, such as in the Mediterranean countries, there are large populations in some places.

alleler i PGI; enkelte bestander i Pyrenéene var fiksert for et allel som vi ikke fant i Norge.

En analyse av genetisk variasjon innen og mellom bestander (såkalt "hierarkisk analyse av genetisk diversitet", Nei 1987) i Norge viser at når vi tar alle de variable genene i betraktning, finner vi at 30,4 % av den genetiske variasjonen er fordelt mellom bestander (og 69,6 % innen bestand, **figur 4.15**). Av denne variasjonen på 30,4 % fins 14,5 % mellom delbestander innen samme området (dvs. mellom lokalitetene i Sunndalen i dette tilfellet) og 15,9 % fins mellom bestander (dvs. mellom Sunndalen, Tafjord og Veitastrond). Dette viser at den genetiske struktureringen av bestander av *P. mnemosyne* er meget høy, til og med på mikrogeografisk nivå innad i Sunndalen (en

**Figur 4.11**

Antall hanner av mnemosynesommerfugl merket på de ulike lokalitetene i Sunndalen i perioden 1988 til 1996. - Numbers of male Clouded Apollo marked at the different sites in Sunndalen between 1988 and 1996.

**Figur 4.12**

Antall hunner av mnemosynesommerfugl merket på de ulike lokalitetene i Sunndalen i perioden 1988 til 1996. - Numbers of female Clouded Apollo marked at the different sites in Sunndalen between 1988 and 1996.

mer detaljert analyse av Sunndalen er gjort under; litt teori om denne typen genetisk analyse finnes i **kapittel 5.2**).

Den totale mellomkomponenten på 30,4 % viser ifølge Wright (1978) at det neppe skjer nåværende utveksling av *P. mnemosyne* mellom bestandene i de tre undersøkte dalene. Vi har gjort en sammenlignende analyse av de norske bestandene av *P. mnemosyne* med dens større slektning, *P. apollo*. De to sommerfuglartene har ulik utbredelse i Norge (**figur 4.10**), men vår analyse representerer bestander med omtrent samme innbyrdes geografiske avstand og er derfor sammenlignbar i forhold til å måle genetisk forskjell mot geografisk avstand. Analysen viser helt klart at *P. apollo* er mindre genetisk variabel mellom bestander enn *P. mnemosyne* (**figur 4.15**), og at til og med de gruppene av *P. apollo* som er gitt status som ulike underarter, neppe representerer annet enn lokale, genetisk forskjellige bestander av én og samme underart i Norge.

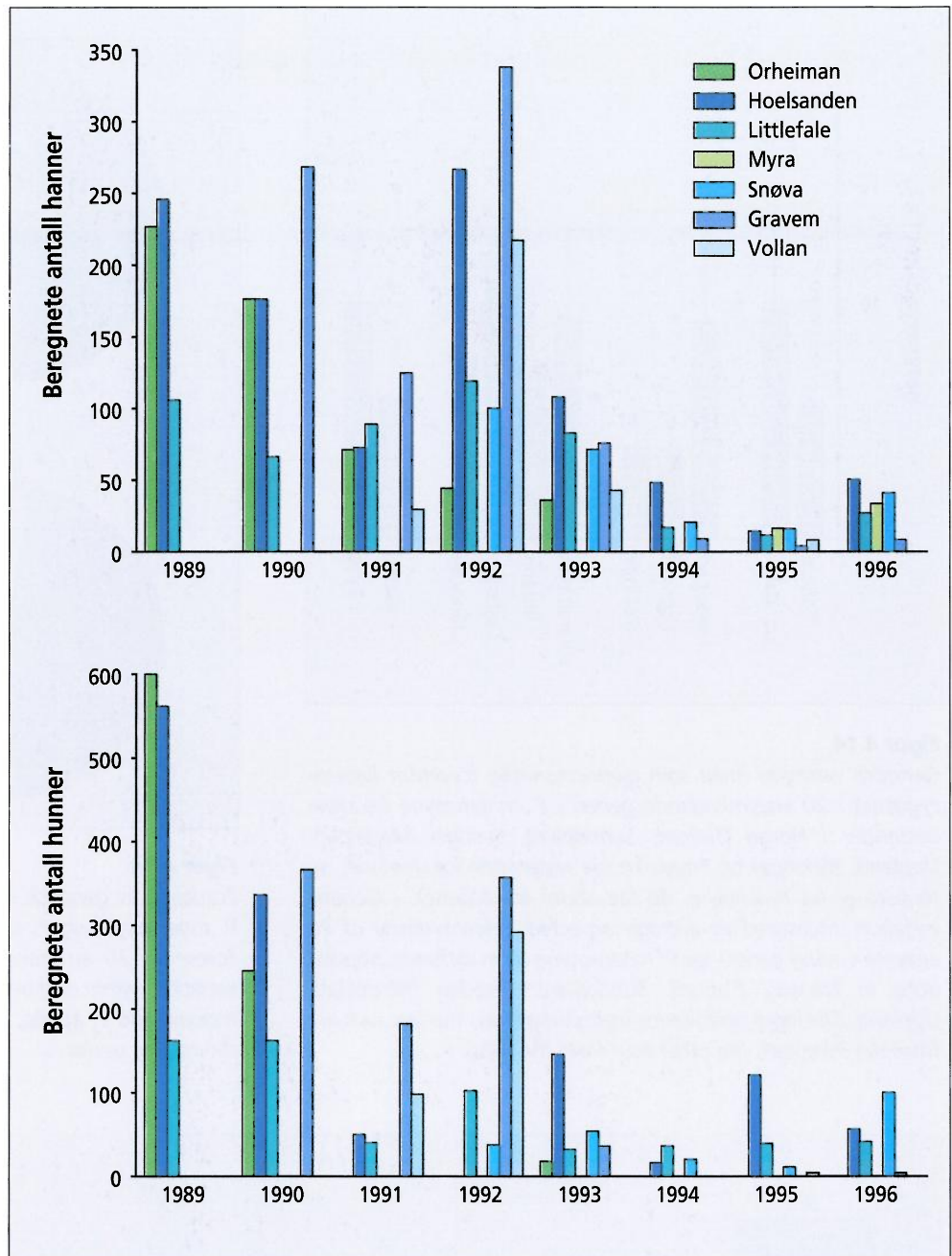
Vi kan også inkludere våre stikkprøver fra Sverige og Frankrike i den hierarkiske analysen av genetisk diversitet hos *P. mnemosyne*. I så fall får vi et ekstra nivå i hierarkiet - mellom regioner (Vestlandet i Norge, sør- og østkysten av Sverige, franske Alper og franske Pyrenéer) - som vil representere et tillegg til "mellomkomponenten" i diversitetsanalysen på grunn av allelfrekvensforskjeller mellom regionene. Analysen viser da at den totale mellomkomponenten i genetisk diversitet hos mnemosynesommerfuglen i Vest-Europa er hele 55 %, som er større enn hos noe annet insekt vi kjenner.

4.4.6.3 Populasjonsdynamikk, spredning og genetisk differensiering

I Sunndalen har vi muligheter til å sammenlikne utvekslingen av individer mellom delbestander slik den kan beregnes ved hjelp av merking-gjenfangst, og ved genetiske metoder. Merkestudiene har i løpet av 7 år vist 7 overflyvere mellom lokalitet A og B, og i

Figur 4.13

Beregnet antall hanner (a) og hunner (b) på de ulike lokalitetene i Sunndalen i perioden 1989 til 1996. - Estimated numbers of males (a) and females (b) at the different sites in Sunndalen between 1989 and 1996.

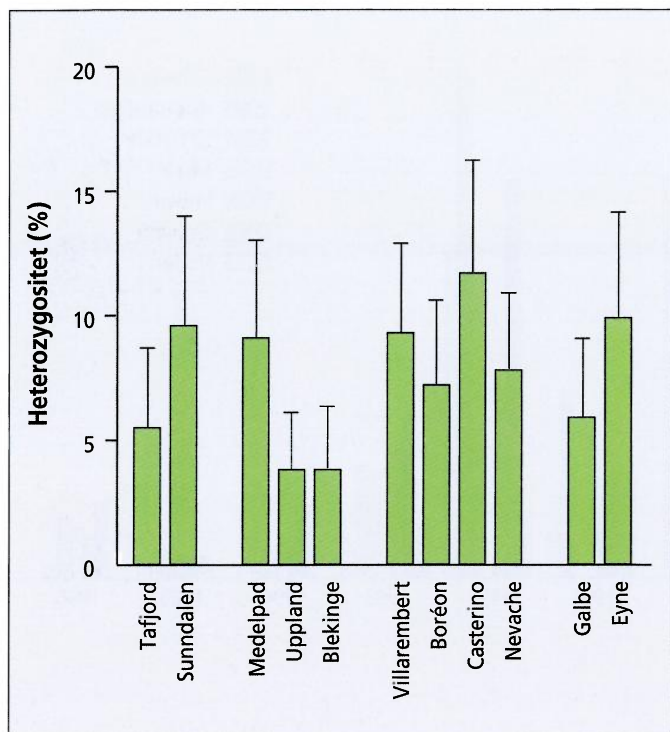


løpet av 5 år 5 overflyvere mellom lokalitet F og G. Dette tilsvarer 1 fanget overflyver pr. år (og pr. generasjon) mellom disse lokalitetene, noe som ut fra beregningene av total bestandsstørrelse skulle tyde på i størrelsesorden 2-4 overflyvere pr. generasjon (figur 4.16). Det er verken funnet overflyvere mellom B og C eller mellom C og F i de årene merkestudiene er gjennomført. De populasjonsdynamiske analysene tyder derfor på at delbestandene kan grupperes i tre: A-B, C, og F-G (overflyvninger er også observert mellom C og D, men tas ikke med her da de genetiske analysene av D og E er basert på for få individer).

De genetiske beregningene for utveksling av individer mellom delbestander er basert på parvis sammenlikning av genetisk forskjell (F_{ST}), som kan omregnes til antall migranter mellom delbestander (Nm , der N er effektiv bestandsstørrelse og m er migrasjonsrate) med formelen $F_{ST} = 1/(4Nm + 1)$. Som det fremgår av figur 4.16, stemmer de genetiske dataene rimelig godt med

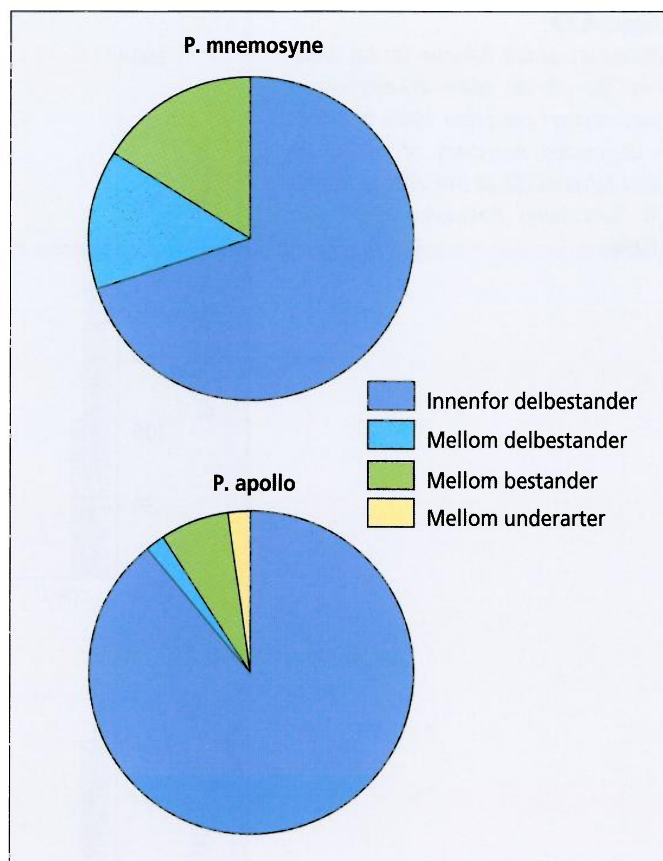
gjenfangstdataene når det gjelder sammenhengen mellom lokalitet A og B, og mellom lokalitet F og G. Videre stemmer genetikken og gjenfangstene overens når det gjelder fravær av utveksling mellom delbestand C og F-G. Det er imidlertid ikke overensstemmelse mellom den genetisk beregnede utvekslingen på 4,3 individer pr generasjon mellom lokalitet B og C, og fraværet av overflyvere mellom disse to lokalitetene.

Disse resultatene er interessante fordi de tyder på at den genetiske likheten som vi kan måle mellom eksisterende delbestander i Sunndalen kan være en effekt av historiske årsaker (f. eks. utdøing og rekolonisering en gang i fortiden) snarere enn av nåværende utveksling av individer (Slatkin et al. 1995). I Sunndalen kan det for eksempel tenkes at den sentralt beliggende delbestanden på Littlefale (lokalitet C) er en kilde for spredning til andre lokaliteter etter flaskehals i bestandsstørrelsen, og at bestanden i dalen oppfører seg som en metapopulasjon (Gilpin



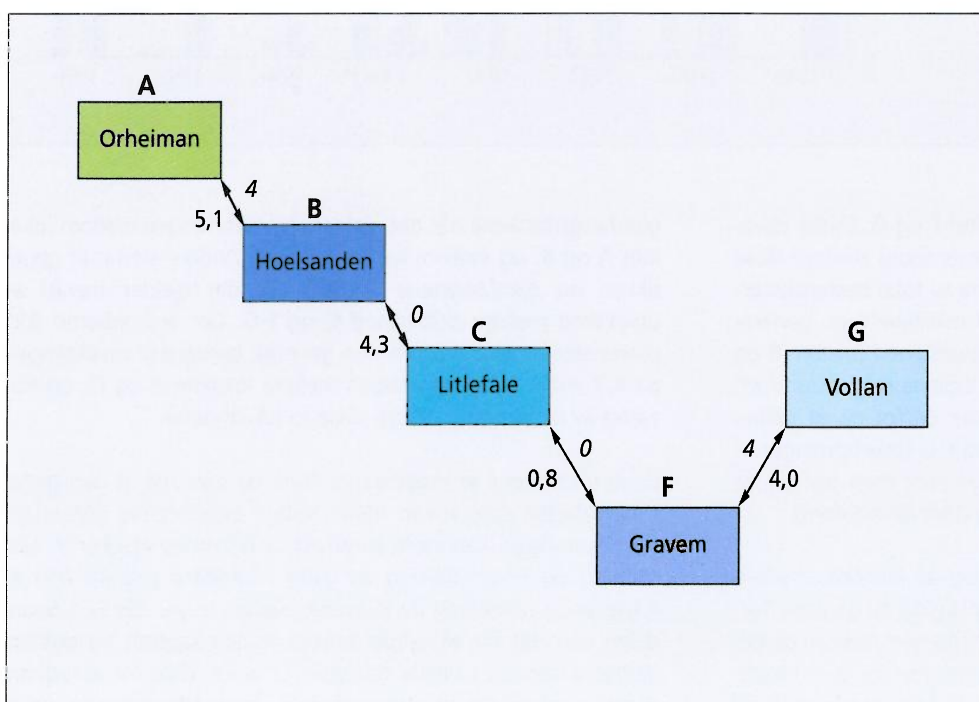
Figur 4.14

Genetisk variasjon (målt som gjennomsnittlig forventet heterozygositet i 20 enzymkodende gener) i *P. mnemosyne* fra ulike bestander i Norge (Tafjord, Sunndalen), Sverige (Medelpad, Uppland, Blekinge) og Frankrike (de resterende lokalitetene; de to siste er fra Pyrenéene, de fire andre fra Alpene). - Genetic variation (measured as average expected heterozygosity of 20 enzyme-coding genes) for *P. mnemosyne* from different populations in Norway (Tafjord, Sunndalen), Sweden (Medelpad, Uppland, Blekinge) and France (remaining sites; the last two are from the Pyrenees, the other four from the Alps).



Figur 4.15

Fordeling av genetisk variasjon innen og mellom bestander hos *P. mnemosyne* og *P. apollo* fra Norge, målt med enzynelektroforese av 20 enzymkodende gener. - Distribution of genetic variation within and between populations of Norwegian *P. mnemosyne* and *P. apollo*, measured by electrophoresis of 20 enzyme-coding genes.



Figur 4.16

Beregning av utveksling av individer av *P. mnemosyne* mellom delbestander på 5 lokaliteter i Sunndalen. Gjenfangstdataene (kursiverte tall over pilene) refererer seg til overflyninger av individer mellom lokaliteter. De genetiske dataene (tall under pilene) refererer seg til den utvekslingen av individer som vi har beregnet ut fra graden av genetisk forskjell mellom lokaliteter. - Exchange of individuals of *P. mnemosyne* between sub-populations at five sites in Sunndalen. Recapture data (numbers in italics above arrows) refer to observed exchange of marked individuals between sites. Genetic data (numbers below arrows) refer to the exchange of individuals that we have calculated based on the degree of genetic difference between sites.

& Hanski 1991). Dette passer sammen med to andre observasjoner i denne undersøkelsen, nemlig: (1) at i nedgangstider for mnemosynebestanden i Sunndalen, er det den sentralt beliggende bestanden som er den mest stabile, og (2) den sentralt beliggende delbestanden er mer genetisk variabel enn bestandene oppe og nede i dalen. Denne analysen skal videreføres etter en nyutviklet metode for å beregne migrasjon mellom bestander ut fra kunnskap om deres allelfrekvenser (Tufto et al. 1996).

4.4.7 Forvaltningsmessige konsekvenser

De økologiske og genetiske analysene av *Parnassius mnemosyne* gir grunnlag for følgende anbefalinger overfor forvaltningen når det gjelder å bevare arten og dens variasjon som et levedyktig element i norsk fauna:

- Levedyktigheten til mnemosynesommerfuglen i Sunndalen må sikres gjennom forekomsten av en mosaikk av en rekke naturlige og menneskeskapt lokaliteter med egnet habitat.
- Vegmyndigheter og aktører i skogbruk og jordbruk må informeres og involveres i forvaltningen av denne landskapsmosaikken.
- Genetisk variasjon hos *P. mnemosyne* kan bare bevares ved å sikre levedyktigheten til flere bestander, både på mikrogeografisk nivå (Sunndalen) og på makrogeografisk nivå (Skandinavia og Vest-Europa).
- Muligheter for naturlig overflyvning mellom etablerte delbestander er viktig, blant annet i form av lokaliteter som - ihvertfall fra tid til annen - inneholder godt mnemosynehabitat.
- Kunnskap om genetiske forskjeller mellom bestander kan brukes til å velge kilde til reetablering av utdødde stammer. Denne kunnskapen er mer kritisk for *P. mnemosyne* enn for den nært beslektede *P. apollo*.

Rammeartikkel 4.2

Metodikk ved populasjonsgenetiske undersøkelser av *Parnassius mnemosyne*

Genetisk variasjon hos *P. mnemosyne* ble studert ved hjelp av enzynelektroforese (Aebersold et al. 1987). Samtlige individer ble analysert for 20 gener (loci). Tolkningen av resultatene følger terminologien for variasjon i enzymgener hos sommerfugler. I dette systemet angis et enzymkodende gen med en forkortelse som henviser til enzymet, for eksempel forkortes aspartat-aminotransferase med AAT. Dersom flere gener koder for dette enzymet, skiller disse genene med nummerering. Det locuset (genet) som koder for det mest anodalt orienterte enzymet (etter at enzymene er separert i et spenningsfelt) nummereres AAT-1, det neste AAT-2, osv. Det vanligst forekommende allelet (anleggsvarianten) i et gen kalles 100-allelet. Andre alleler i det samme genet benevnes i forhold til 100-allelet, der f.eks. 50-allelet har en vandringslengde som er halvparten av 100-allelets. Hver sommerfugl har to alleler i hvert gen, som enten kan være like (genet er da homozygot for dette allelet) eller ulike (heterozygot).

Vi fant genetisk variasjon hos mnemosynesommerfugler fra Sunndalen i følgende enzymkodende gener, som her er angitt med sin standard forkortelse: fosfoglukoseisomerase (PGI), fosfomannoseisomerase (PMI), fosfoglukomutase (PGM-1), fumarase (FUM), glukosefosfatdehydrogenase (G6PDH), isocitratdehydrogenase (IDH) og malisk enzym (ME); i de andre norske bestandene fant vi dessuten variasjon i superoksyddismutase (SOD). I tillegg til disse 8 genene, ble det analysert men ikke funnet genetisk variasjon i ytterligere 12 gener hos *P. mnemosyne* fra Norge. I stikkprøvene fra Frankrike fant vi imidlertid også variasjon i flere av disse: alfaglycerofosfatase (AGP), aspartat-aminotransferase (AAT-1, AAT-2), butyratdehydrogenase (BDH), malatdehydrogenase (MDH-1, MDH-2), peptidase-leucyl-tyrosin (PEP-LT) og triosefosfatisomerase (TPI).

De genetiske analysene, som er referert i hovedteksten, ble basert på standard populasjonsgenetiske metoder for å beregne genetisk variasjon innen og mellom populasjoner (Nei 1987).

5

Introduksjoner

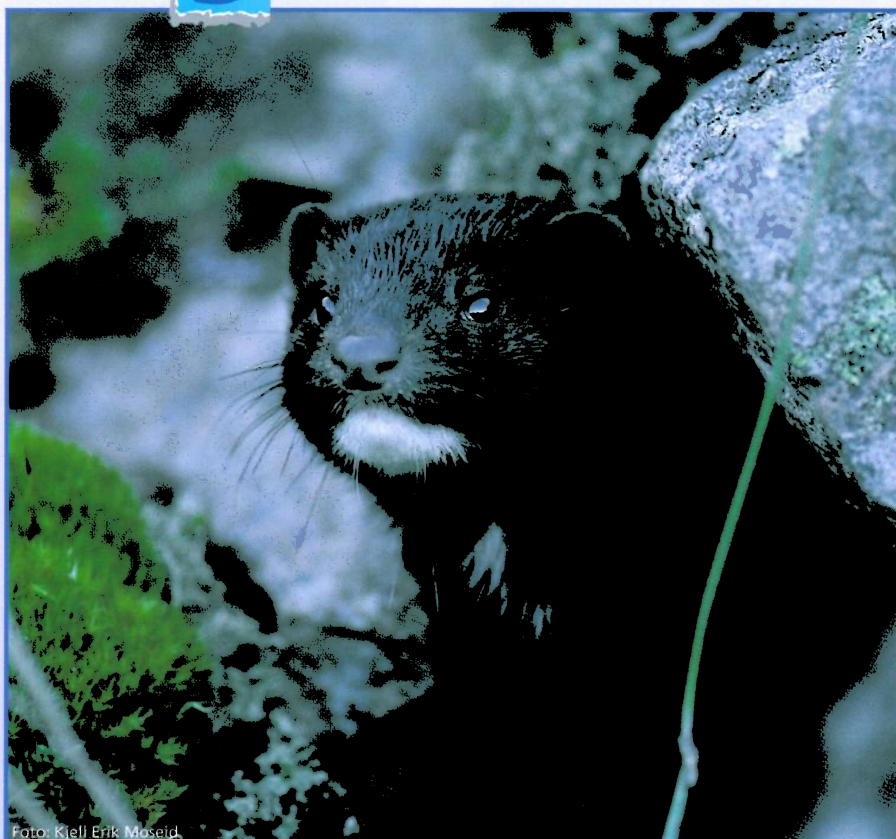


Foto: Kjell Erik Moseid.

Introduksjoner blir oppfattet som en av de store truslene mot det biologiske mangfoldet. I instituttprogrammet har vi konsentrert oss om å undersøke

- *faktorer som påvirker graden av introduksjon av fremmed genetisk materiale innen en bestand,*
- og
- *konsekvenser av denne introduksjonen på bestandens egenskaper.*

Gråspurv og laks er eksempelarter.

5.1

Effekter av introduksjon av fremmed genetisk materiale: et transplantasjonseksperiment med gråspurv

Bernt-Erik Sæther, Steinar Krogstad og Erling J. Solberg

Flytting av gråspurv fra innlandet og Trøndelagskysten til en liten øy utenfor Trøndelagskysten viste at tilfeldig variasjon i sterk grad påvirker sjansen for at fremmede gener skal etablere seg og spres i en liten bestand. Selv når de fremmede individene har en konkurransemessig ulempe, vil slike individer kunne bli etablert i bestanden. Sjansen for at etablering skjer og i sin tur spredning av fremmede gener, vil i stor grad være bestemt av antall individer som blir introdusert.

5.1.1 Innledning

Det har lenge vært kjent at mange arter kan ha stor geografisk variasjon i reproduksjonsbiologi (Moreau 1944, Lack 1954). Disse forskjellene er antatt å være adaptive, det vil si at de har utviklet seg ved hjelp av naturlig seleksjon som en effekt av forskjeller i miljøet. Ved å flytte fugler fra to forskjellige miljøer til samme lokalitet skal en forvente at de individene som flyttes innenfor samme miljøtype skal ha høyere reproduksjonssuksess enn individer som kommer fra andre miljøer. Denne hypotesen

ble testet ved å flytte gråspurv fra innlandet og kysten av Trøndelag til en liten øy utenfor Trøndelagskysten. Deretter kartla vi reproduksjonssuksessen og overlevelsen til disse to gruppene for å undersøke om kystfuglene hadde høyere suksess enn innlandsfuglene.

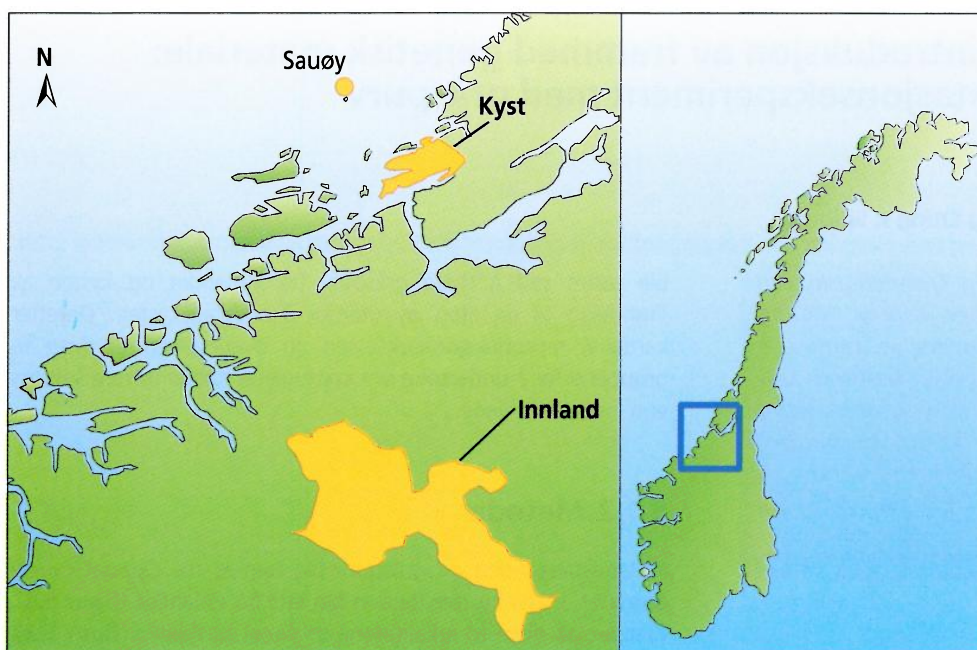
5.1.2 Metode

Innlandsbestanden av gråspurv ble hentet fra Oppdal-Kvikne området, mens kystbestanden ble tatt fra Ørlandet (figur 5.1). Klimaet på disse to lokalitetene er svært forskjellig (figur 5.2). Ørlandet har et oseanisk klima med milde vintre, mye nedbør og lite snø. Klimaet på Oppdal er mer kontinentalt med kaldere vintre, seinere vår og mer snø.

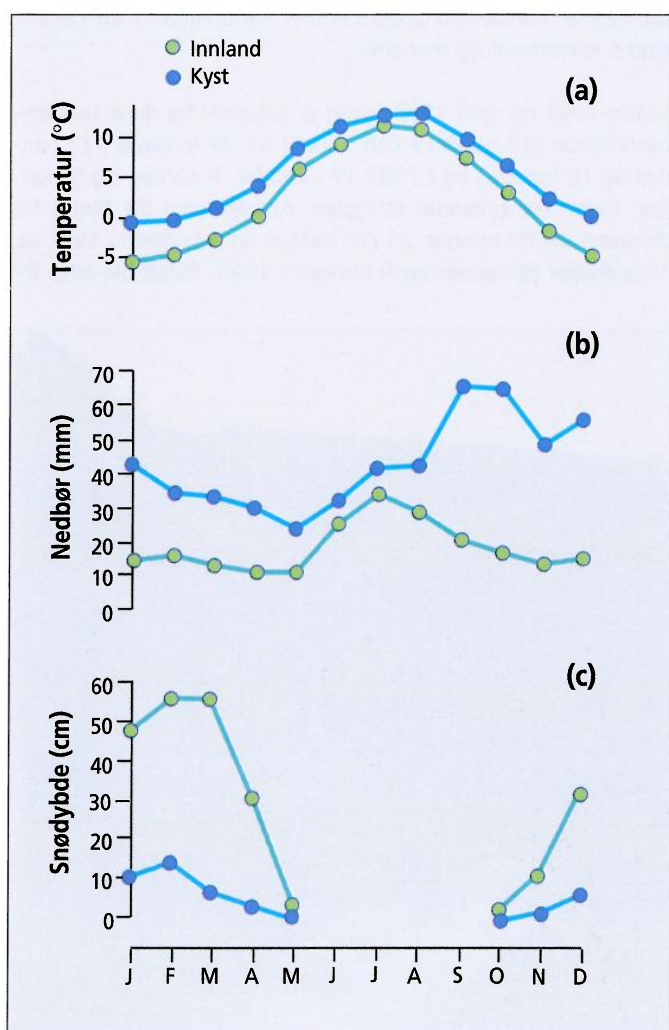
I mars 1992 og april 1993 flyttet vi gråspurv fra disse to kildebestandene til Sauøya i Froan. I 1992 ble 38 individer (22 hanner og 16 hunner) og i 1993 17 individer (8 hanner og 9 hunner) flyttet fra innlandet til kysten. Antallet som ble flyttet fra Ørlandet var litt mindre: 21 (13 hanner og 9 hunner) i 1992 og 11 individer (6 hanner og 5 hunner) i 1993. Totalt ble altså 87



Foto: Per Jordhoy

**Figur 5.1**

Lokaliteter som inngikk i transplanteringseksperimentet av gråspurv i Trøndelag. The location of the study areas in the transplantation experiment of house sparrows in Trøndelag.

**Figur 5.2**

Sesongvariasjon i månedsmiddelet (1961-1991) for temperatur (a), total nedbør (b) og snødybde (c) i de to kildebestandene – The seasonal variation in the monthly means (1961-1991) of temperature (a), total precipitation (b) and snow depth (c) in the two source populations.

individer de to årene flyttet fra de to kildebestandene til Sauøya.

Noen få individer etablerte seg på naboøya Sør-Burøy. Disse er i det følgende behandlet på samme måte som fuglene på Sauøya.

Hos alle fuglene tok vi de vanlige morfologiske målene (Svensson 1992) tarslengde, vingelengde, nebbhengde, nebbhøyde og vekt (se Krogstad et al. 1996 for nærmere beskrivelse). Ungene ble veid og målt hver 3. dag.

På Sauøya kartla vi i 1992 besøksfrekvensen til hver av foreldrene ved hjelp av observasjon med teleskop på så lang avstand at vi ikke forstyrret fuglene. Alle observasjonene ble gjort mellom kl. 5 og 9 om morgenen og mellom kl. 17 og 21 om kvelden.

5.1.3 Resultater

5.1.3.1 Overlevelse etter transplanteringen

Forholdsvis flere utsatte hunner (54 %) enn hanner (22 %) etablerte seg som hekkefugl på Sauøya (figur 5.3). I 1992 forsvant flere av innlandshanner enn kysthanner, mens denne forskjellen ikke var signifikant i 1993.

Ingen signifikant forskjell ble funnet i størrelse eller vekt mellom de fuglene som etablerte seg og de fuglene som forsvant. Dette tyder på at det ikke pågikk noen retningsbestemt seleksjon på bakgrunn av størrelse i perioden etter introduksjonen.

5.1.3.2 Reproduksjonsbiologi

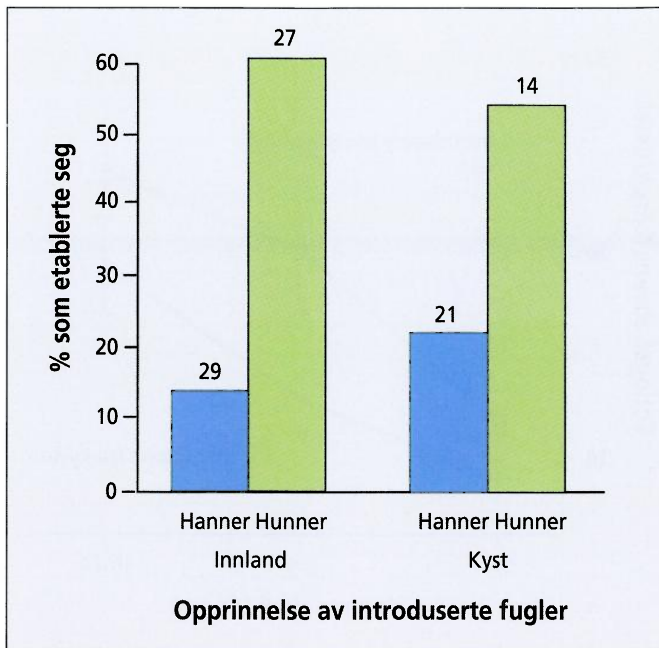
Hekketidspunktet varierte lite mellom de to bestandene (figur 5.4) til tross for store klimatiske forskjellene mellom kildelokalitetene (figur 5.2). De introduserte hunnene fra innlandet la imidlertid egg signifikant seinere enn hunnene i kildebestandene på Oppdal, både når det gjeldt første og andre kull. Derimot avvek ikke tidspunktet for egglegging til det første kullet hos de introduserte kysthunnene signifikant fra eggleggingstids-

punktet i kildebestanden. 2. kullet var imidlertid signifikant forsinket i forhold til kildebestanden også hos kystfuglene. Dette viser at transplanteringen medførte forsinket start av reproduksjon, spesielt blant innlandsfuglene.

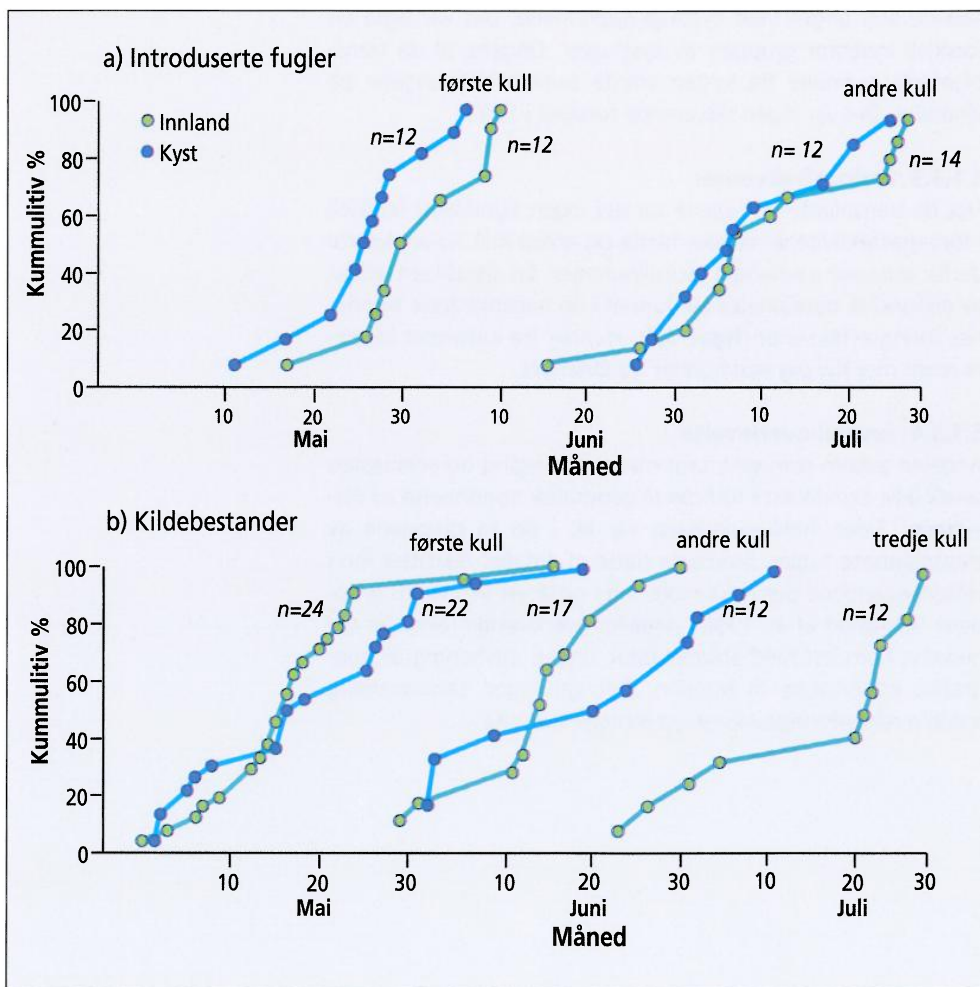
Det var ingen forskjell i kullstørrelse mellom kildebestandene, mellom kildebestandene og de transplanterte fuglene eller mellom de to gruppene av transplanterte fugler (Krogstad et al. 1996). Det var heller ingen forskjell mellom kystfugl og innlandsfugl i det totale antall egg som en hunn la i løpet av sesongen på Sauøy.

Hekkesuksessen varierte mellom år og lokalitet. I 1992 var antallet utfløyene unger svært likt i de to kildebestandene. I 1993, som var en dårlig hekkesesong i innlandet, fikk innlandsbestanden færre flygedyktige avkom pr. påbegynt reir enn kystbestanden. I innlandet var det store tap av både egg og unger på grunn av dårlig vær (lav temperatur kombinert med snø) i slutten av mai og begynnelsen av juni. Det var ingen forskjell i ungeproduksjonen til de to gruppene av fugl introdusert til Sauøy.

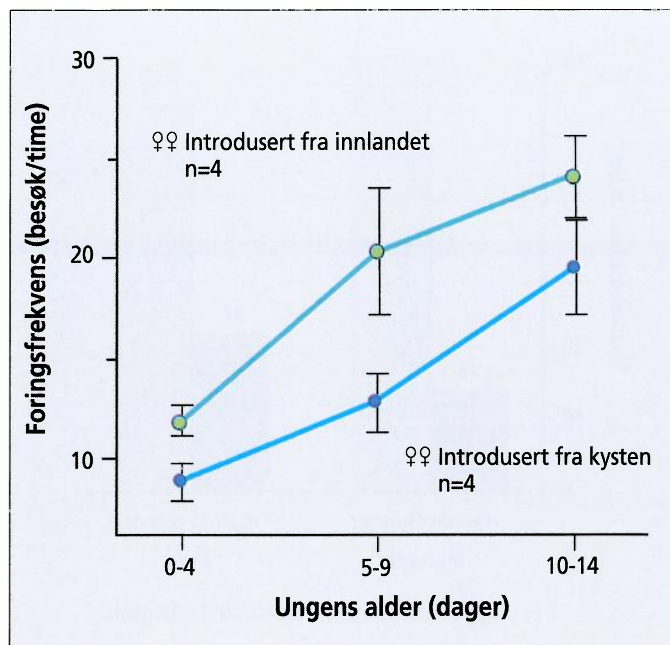
I 1992 ble det funnet forskjell i vekstraten til ungene fra de to kildebestandene fra ungene var 5 til 15 dager gamle. Innlandsungene vokste raskere enn kystfuglungene. Denne forskjellen i vekstrate ble også opprettholdt mellom de to gruppene av transplanterte fugler. Ungene til hunner fra innlandet vokste



Figur 5.3
Andelen av de to transplanterte gruppene av gråspurv som ble tilbake og hekket i forhold til opprinnelsessted og kjønn. Tallene angir antallet i hver gruppe. - The proportion of the two groups of transplanted house sparrows that remained and bred in relation to origin and sex. The figures denote sample size.



Figur 5.4
Tidsregulering av hekkesesongen innen de to gruppene av transplanterte fugler (a) og i de to utgangsbestandene (b). - The timing of the breeding season in the two groups of transplanted birds (a) and in the two source populations (b).



Figur 5.5

Den gjennomsnittlige foringsfrekvensen (med standard feil) til de introduserte hunnene i forhold til geografisk opprinnelsessted og ungens alder.- The mean feeding rate (with SE) of the introduced females in relation to geographical origin and nestling age.

raskere enn unger med kystfugl-opprinnelse. Det var også en forskjell innenfor gruppen av kystfugler. Ungene til de transplanterte hunnene fra kysten vokste seinere enn ungene på Ørlandet. Det var ingen tilsvarende forskjell i 1993.

5.1.3.3 Føringfrekvenser

Hos de transplanterte fuglene var det ingen signifikant forskjell i føringseffektiviteten mellom første og andre kull. Vi analyserte derfor dataene uavhengig av kullnummer. En signifikant effekt av geografisk opprinnelse ble funnet i de transplanterte hunnernes føringseffektivitet (**figur 5.5**). Hunner fra innlandet besøkte reiret mer hyppig enn hunner fra Ørlandet.

5.1.3.4 Juvenil overlevelse

Andelen avkom som gikk tapt mellom utflyging og seinhøsten avvek ikke signifikant i forhold til geografisk opprinnelse av foreldrene. Siden hekkesuksessen var lik i de to gruppene av transplanterte fugler, medførte dette at antallet rekrutter inn i vinterbestandene per hekkende hunn også var lik i de to gruppene (Krogstad et al. 1996). Antallet overlevende rekrutter var negativt korrelert med antallet døde unger, uavhengig av geografisk opprinnelse til hunnen. Det var ingen sammenheng mellom rekrutteringssuksess og morens størrelse.

5.1.4 Konklusjon

Eksperimentet viste tre forhold som er viktig for forståelsen av introduksjoner som økologisk prosess:

(1) Bare en liten andel av de introduserte individene overlevde. Spesielt gjaldt dette hannene. Sjansen for etablering var ikke korrelert med bestemte morfologiske egenskaper til individet, og viste også stor årsvariasjon. Forutsigelser om koloniserings-suksess bør baseres på kunnskap om de sosiale prosessene som foregår i forbindelse med introduksjonen. I dag mangler vi svært mye kunnskap om slike forhold (se Solberg & Ringsby 1997).

(2) Forsøket viste at gråspurven lett tilpasser seg nye forhold. Likevel ble det funnet forskjeller mellom utgangsbestandene i reproduksjonsbiologi, som delvis også ble opprettholdt blant de transplanterte fuglene. Disse ulikhetene var i første rekke knyttet til forskjeller i ungenes veksthastighet. Dette kan tyde på at en stor del av variasjonen i ungenes vekstrate er genetisk bestemt, hvilket også er kjent fra en rekke andre fuglearter (Smith & Wettermark 1995).

(3) Selv om forskjeller eksisterte i reproduksjonsbiologi mellom utgangsbestandene, var ikke disse tilstrekkelige til at fugler med opprinnelse i kystmiljø fikk høyere hekkesuksess enn fugl fra innlandet.

5.2

Genetiske effekter av introduksjoner på lokale bestander av laks

Kjetil Hindar, Torveig Balstad, Ingrid B. Mjølnerød og Jarle Tufto

Veksten i oppdrettsnæringen gir et stadig større potensiale for rømming av oppdrettsfisk, og antall rømte oppdrettslaks som vandrer opp i vassdragene våre for å gyte er høyt. De genetiske effektene av dette på de lokale laksebestandene kan både være direkte og indirekte. Direkte, som følge av samavl mellom oppdrettsfisk og villfisk, indirekte, som følge av endret seleksjonstrykk og bestandsstørrelse. Slike effekter, og mulige følger av disse, var tema for NINAs undersøkelser av denne typen introduksjoner.

5.2.1 Innledning

Introduksjoner av levende organismer benyttes i stor skala for å øke den biologiske produksjonen av økonomisk viktige arter i naturen, blant annet laksefisk og skogstrær. Det er en rekke mulige genetiske problemer for naturlige populasjoner av å introdusere mer eller mindre domestiserte individer av samme art. Blant disse effektene er tap av lokale tilpasninger, tap av populasjoner som følge av sykdomsintroduksjon eller konkurranse, og homogenisering av den genetiske strukturen til arten gjennom tap av genetisk variasjon mellom bestandene (Templeton 1986, Hindar et al. 1991).

5.2.2 Problemstillinger

NINA har siden slutten av 1980-tallet fokusert på mulige genetiske effekter av utsettinger av laks, både fisk som rømmer fra oppdrettsanlegg, og fisk som er utsatt i havbeiteøyemed. I dette arbeidet har følgende spørsmål vært sentrale:

- Hvordan er den genetiske variasjonen fordelt innen og mellom naturlige laksebestander fra ulike vassdrag?
- Hvor genetisk forskjellig er oppdrettslaks fra villaks?
- Hvordan påvirker introduksjon av oppdrettslaks villaksens genetiske struktur?
- Hva er de langsiktige konsekvensene dersom introduksjonen vedvarer?

Selv om disse spørsmålene er formulert for laks, er typen problemstillinger interessante for en rekke arter som opptrer i fragmenterte populasjoner med større eller mindre migrasjon dem imellom. Problemstillingene er også relevante i forbindelse med den økende internasjonale fokuseringen på bruk av genetisk endrete organismer, spesielt i sammenheng med utsetting eller utslipp av genmodifiserte organismer i naturen. Et generelt spørsmål for bevaringsgenetikken, som kan komme til å få stadig økende betydning i årene framover, er:



Foto: Roar Lund

- Hvor stor er den *største, akseptable genstrømmen* fra kulturbestander til naturlige bestander av samme art - uten at de naturlige populasjonene mister sin genetiske og økologiske egenart?

Dette spørsmålet har vi forsøkt å svare på både generelt og spesielt for interaksjonene mellom rømt oppdrettslaks og villaks i Norge (Ryman et al. 1995).

5.2.3 Forvaltningsmessig bakgrunn

Den eventyrlige veksten i oppdrettsnæringen fører til et stadig større potensiale for påvirkning av de ville laksestammene. Mens fangsten av laks i sjøen og elvene tradisjonelt har ligget på ca. 1 500 tonn årlig - i de siste årene under 1000 tonn - har produksjonen av oppdrettslaks økt fra 100 tonn i 1970 til mer enn 300 000 tonn i 1996. Rømt oppdrettslaks har de siste årene utgjort mellom 20 og 30 % av all laks som gyter i norske elver (Lund et al. 1996). Den rømte laksen gyter og etterlater seg avkom (Lura & Sægrov 1991) og kan derved påvirke villfisken genetisk. I tillegg medvirker den rømte laksen til å spre sykdommer og parasitter og til å konkurrere om gyteplass og -partnere i elvene (Hindar & Jonsson 1995, Fleming et al. 1996).

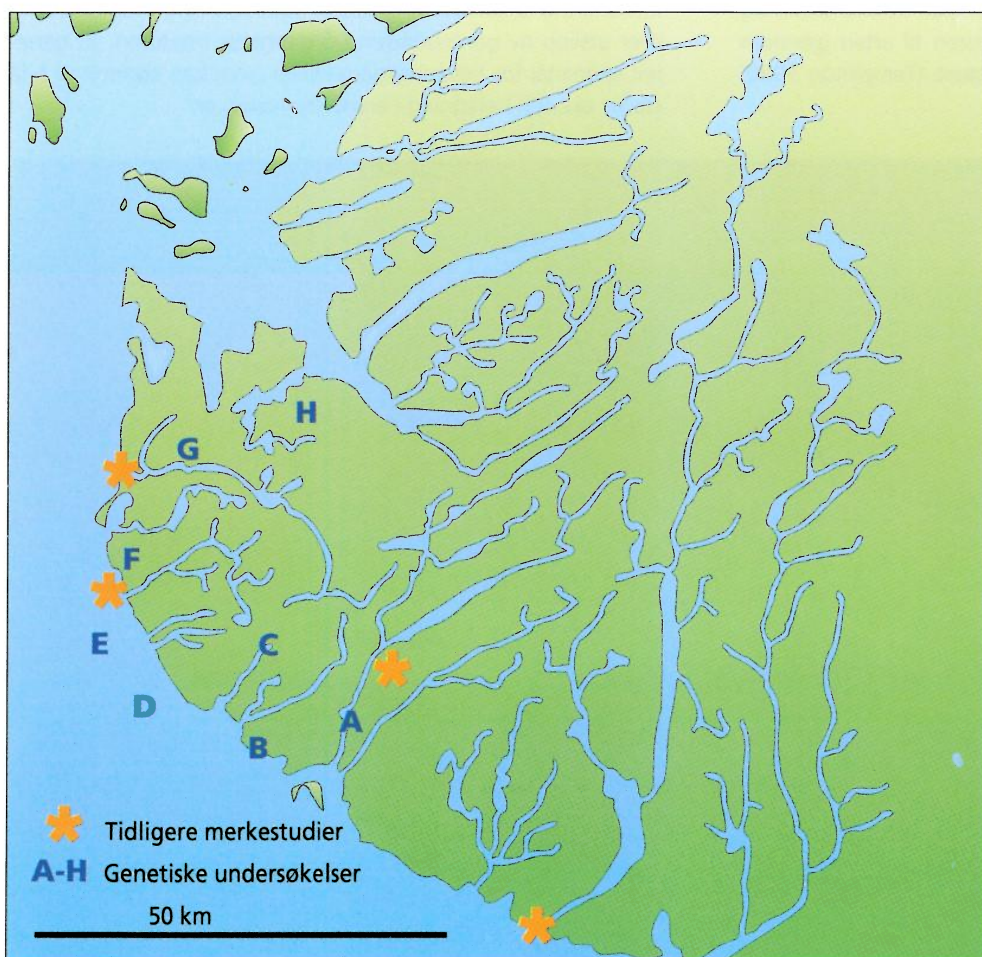
Forvaltningen har de siste årene gjennomført flere tiltak som skal redusere mulighetene for uheldige påvirkninger fra oppdrettslaks til villaks. Ett av disse tiltakene er midlertidige sik-

ringssoner for laksefisk (såkalt «oppdrettsfrie soner»), et annet er en definisjon av miljømål for oppdrettsnæringen. De genetiske undersøkelsene som gjennomføres ved NINA gir grunnlag for å vurdere de genetiske aspektene ved disse tiltakene, og kan dermed brukes til å trekke konklusjoner med relevans både for naturforvaltningen og fiskeriforvaltningen.

5.2.4 Metoder og materiale

Populasjonsgenetisk analyse av laks utføres med enzyrnelektroforese av inntil 50 enzymkodende gener. I et samarbeid med Unn Hilde Refseth og Kjetill S. Jakobsen ved Universitetet i Oslo har vi også benyttet såkalt «DNA fingerprinting» til genetisk analyse av laks. Denne teknikken (som er nærmere beskrevet i **rammeartikkel 4.1, kapittel 4.3**) er delvis basert på bruken av en multilocus (mangegens) DNA-probe (Refseth et al. 1994) og delvis på bruken av flere singlelocus (enkeltgens) DNA-prober som er utviklet i Storbritannia.

Vi har undersøkt en rekke nærliggende laksebestander på Sørvestlandet (**figur 5.6**) der det fins gode estimater av naturlig feilvandring mellom laksebestander (Hindar et al. in prep. c), og rimelig gode estimater av bestandsstørrelse ut fra opplysninger i den offisielle laksestatistikken. Det betyr at vi kan gjøre modellstudier av genetisk differensiering mellom populasjoner ut fra kunnskap om deres naturlige størrelse og feilvandring, og at vi kan sammenlikne resultatene med den genetiske diffe-



Figur 5.6 Lokalteter for genetiske undersøkelser og merkestudier av laks. A, Bjerkreimselva; B, Oгна; C, Fuglestadåna; D, Kvasseheimsåna; E, Varhaugelva; F, Håelva; G, Figgjo; H, Imsa. - Study sites for genetic analyses of Atlantic salmon populations. A, River Bjerkreimselva; B, River Oгна; C, River Fuglestadåna; D, River Kvasseheimsåna; E, River Varhaugelva; F, River Håelva; G, River Figgjo; H, River Imsa.

rensieringen som vi måler med enzymelektroforese (En kort beskrivelse av enzymelektroforese er gitt i rammeartikkel 4.2, kapittel 4.4; den eneste forskjellen er at vi i dette kapitlet følger en navnsetting av enzymene som er foreslått for fisk).

Som et mål på genetisk differensiering mellom populasjoner har vi brukt den standardiserte variansen i allelfrekvenser (p) mellom bestander $F_{ST} = s^2/(p[1-p])$, der s^2 er variansen i p , og p er middelværdien (Wright 1951). Denne størrelsen kan beregnes ut fra genetiske data som forholdet mellom den gjennomsnittlige heterozygositeten i subpopulasjoner (H_S) og heterozygositeten i totalbestanden (H_T) ved $F_{ST} = 1 - (H_S/H_T)$. Med flere enn to alleler i hvert gen kalles F_{ST} ofte G_{ST} (Nei 1978).

Genetiske forskjeller mellom oppdrettslaks og villaks er studert ved å måle heterozygositet og F_{ST} i enzymkodende gener og singlelocus DNA og gjennomsnittlig bånddelingsindeks (S_{xy} , se kapittel 4.3) i multilocus DNA i tre bestander. Disse er én bestand av norsk oppdrettslaks fra Kyrksæterøra (1992-årsklassen) og to bestander av villaks fra lokaliteter som ikke er påvirket av rømt oppdrettslaks, Numedalslågen i Sør-Norge og Tana (sideelven Jiesjokka) i Nord-Norge. Oppdrettsstammen fra Kyrksæterøra 1992 utgjorde én av i alt 4 oppdrettsstammer i det nasjonale seleksjonsprogrammet for oppdrettslaks (Gjedrem et al. 1991).

Gytesuksess til oppdrettslaks i naturen har vi studert i samarbeid med andre av NINAs forskere (Ian A. Fleming og Bror

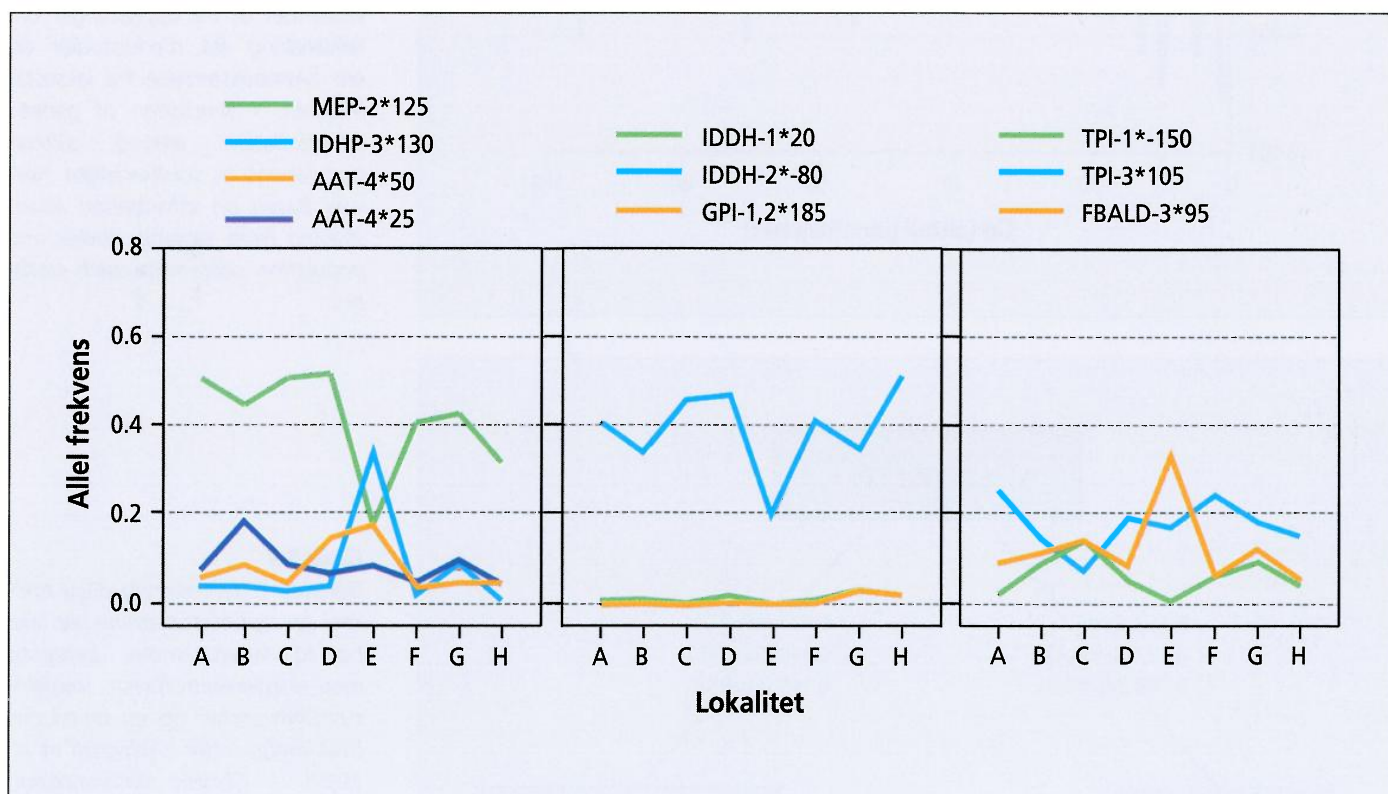
Jonsson) ved å benytte et enzymkodende gen (MEP-2, malisk enzym) til å velge ut en gruppe oppdrettsfisk, homozygot for 125-allelet i MEP-2, og en gruppe villfisk, homozygot for 100-allelet i det samme genet, til å gyte sammen i Imsa i Rogaland. Der har NINA en fiskefelle som fanger all opp- og nedvandrende fisk. I dette forsøket, som ble påbegynt høsten 1993, kan vi ved å måle allelfrekvensene i MEP-2-genet beregne gytesuksessen til de to gruppene, og overlevelsen til avkommet deres.

I samarbeid med Steinar Engen og Øyvind Bakke ved NTNU har vi utviklet modeller som lar oss se inn i framtiden på hvordan allelfrekvensene utvikler seg i naturlige bestander som er utsatt for stadig immigrasjon av oppdrettsfisk. Vi har videre søkt å avdekke de potensielle langsiktige konsekvensene ved å se bakover i tid: Et litteraturstudium gir en oversikt over de genetiske effektene som har skjedd etter utsetninger av laksefisk gjennom de siste hundre årene (Hindar et al. 1991).

5.2.5 Resultater og diskusjon

5.2.5.1 Genetisk variasjon mellom naturlige populasjoner

Den genetiske differensieringen mellom laksepopulasjoner fra Sørvestlandet er målt på bakgrunn av studier av genetisk variasjon i 50 enzymkodende gener (hvorav 9 er variable, **figur 5.7**). Disse laksebestandene har forholdsvis like allelfrekvenser i de fleste variable genene, noe som vi hadde forventet ut fra merkestudier som antyder stor feilvandring mellom disse nærlig-



Figur 5.7

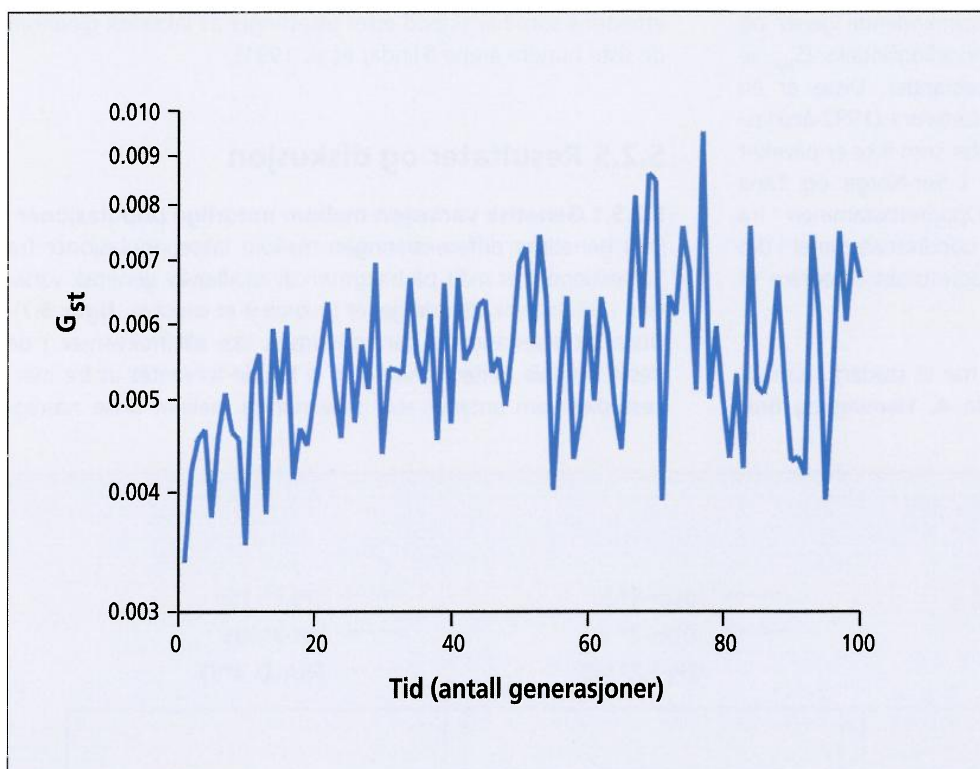
Frekvenser av variante alleler (dvs. andre alleler enn 100-allelet) i enzymkodende gener hos åtte laksebestander på sørvestlandet. Lokalitetsnavnene er angitt i **figur 5.6**. - Frequency of variant alleles (i.e. other alleles than the common 100-allele) in enzyme coding genes in eight populations of Atlantic salmon from southwestern Norway. Localities are shown in **figure 5.6**.

gende elvene (Hindar et al. in prep. c). Den genetiske differensieringen mellom bestandene er beregnet til $G_{ST} = 0,026$.

Vi har videre gjort modellstudier av hva den genetiske differensieringen ville ha vært under forutsetning av at disse laksepopulasjonene har utviklet seg med det feilvandringmønsteret og de lokale populasjonsstørrelsene som vi kan utlede av merkestudier og fangststatistikk. Beregningene viser at den målte genetiske differensieringen er signifikant større enn den vi utleder av modellstudiene (Hindar & Tufto 1995); én realisering av modellen (**figur 5.8**) antyder at G_{ST} stabiliserer seg rundt 0,006 etter ca. 30 generasjoner og at den i løpet av de 100 simulerte generasjonene ikke overstiger 0,01 i en eneste generasjon. Dette resultatet er interessant, fordi det antyder at den

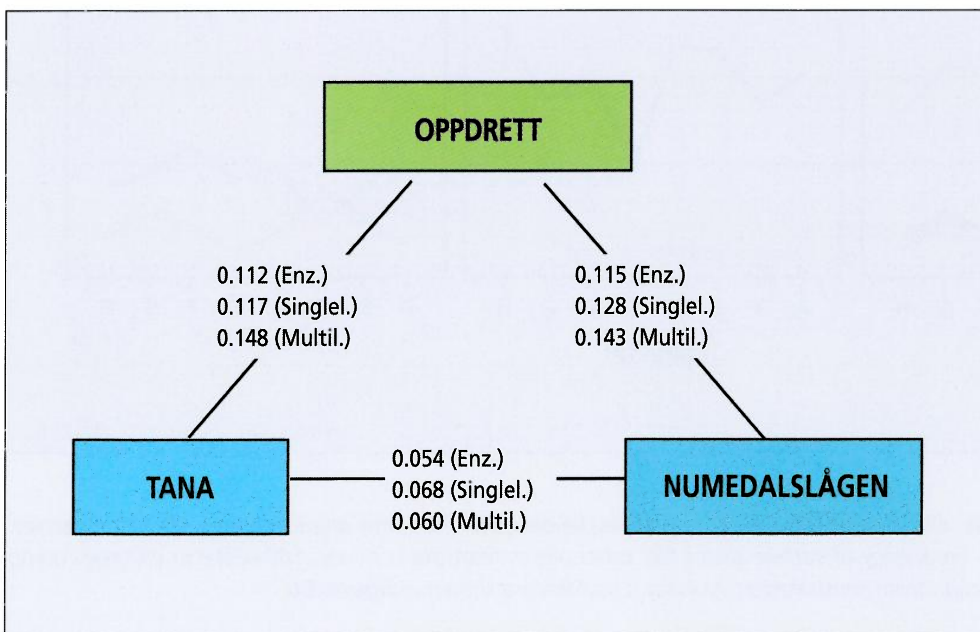
observerte feilvandringen mellom populasjoner (fra merkestudier) er større enn den «genetisk effektive» feilvandringen. Resultatet står i kontrast til det vi fikk for sommerfugler i Sunndalen (**kapittel 4.4**), der vi observerte at feilvandringen - i tråd med det som er vanlig i litteraturen (Slatkin 1987) - er mindre i merkestudiene enn det man kan utlede fra genetiske undersøkelser.

En forklaring på vår observasjon fra laksebestandene på Sørvestlandet kan være at naturlige feilvandrerer har lavere reproduksjonssuksess enn det hjemvandrerer har; en alternativ forklaring er at den effektive bestandsstørrelsen i de undersøkte bestandene er betydelig lavere enn antallet anadrome laks som er tilstede på gyteplassene. Vi arbeider nå med å skille disse forklaringene



Figur 5.8

Simulering av genetisk differensiering mellom laksebestander på sørvestlandet ut fra opplysninger om feilvandring fra merkestudier og om bestandsstørrelse fra laksestatistikken. - Simulation of genetic differentiation among salmon populations in southwestern Norway based on information about straying from tagging studies and population sizes from catch statistics.



Figur 5.9

Genetisk differensiering (G_{ST}) mellom en oppdrettsstamme av laks og to villaksstammer beregnet med enzyelektroforese, singlelocus DNA-prober og en multilocus DNA-probe (etter Mjølnerød et al. 1997). - Genetic differentiation (G_{ST}) between one farmed ("oppdrett") and two wild salmon populations estimated from enzyme electrophoresis, single-locus and multi-locus DNA probes (from Mjølnerød et al. 1997).

fra hverandre, blant annet ved å beregne effektiv bestandsstørrelse i en laksebestand hvor vi kjenner den absolutte bestandsstørrelsen.

5.2.5.2 Genetiske forskjeller mellom villaks og oppdrettslaks

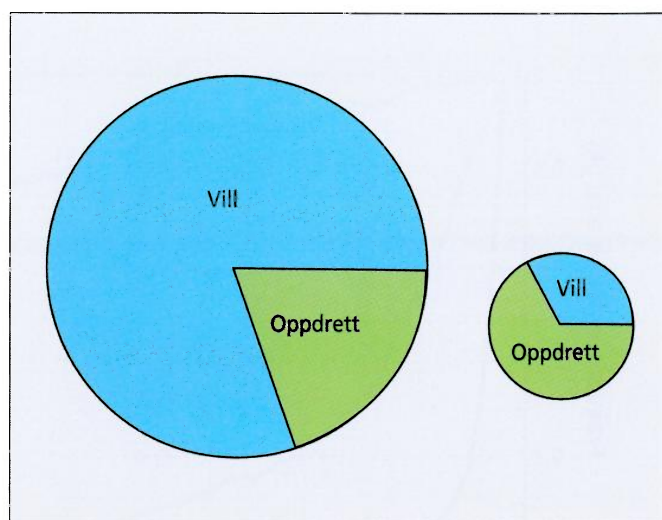
Oppdrettslaks er i utgangspunktet en blanding av laks som ble hentet inn fra en rekke norske elver på første halvdel av 1970-tallet, og som nå er selektert i 6-7 generasjoner for tilpasning til et liv i oppdrett. Oppdrettslaksen skiller seg genetisk fra ville laksestammer, men kvantifisering av disse forskjellene er sjelden foretatt.

Vi har undersøkt genetisk variasjon innen og mellom en oppdrettsstamme og to villfiskstammer med enzyrnelektroforese og to DNA-metoder (Mjølnerød et al. in prep.). Metodene er i utgangspunktet vidt forskjellige i sin evne til å detektere genetisk variasjon: Enzyrnelektroforese finner allelisk variasjon kun når forskjeller på DNA-nivå gir opphav til enzymer med annen ladning, mens DNA fingerprinting finner allelisk variasjon i hypervariable DNA-sekvenser der allelene er ulike antall repetisjoner av én og samme kjernesekvens. Resultatene viste at de to DNA-teknikkene beregnet heterozygositeten til å være tre ganger så høy som den i de variable enzymgenene. Heterozygositeten var ikke signifikant forskjellig mellom de tre stammene verken for gjennomsnittet av 9 enzymkodende gener eller for 3 singlelocus DNA-prober. Begge metodene fant imidlertid et lavere totalt antall alleler i oppdrettsstammen enn i de to villaksstammene. Med multilocusproben fant vi imidlertid både signifikant lavere genetisk variasjon i oppdrettsstammen (målt som gjennomsnittlig bånddeling mellom to tilfeldige individer i bestanden) og et lavere totalt antall bånd. Dette får oss til å konkludere at oppdrettsstammen fra Kyrksæterøra 1992 inneholdt mindre genetisk variasjon enn én upåvirket naturlig laksepopulasjon i Norge.

Beregninger av den genetiske differensieringen mellom populasjoner ga et helt entydig bilde for de tre typene av genetiske markører (**figur 5.9**). Den største genetiske forskjellen ble målt mellom oppdrettsstammen fra Kyrksæterøra og hver av de to villfiskstammene ($G_{ST} = 0,112-0,148$), og en mindre, men fortsatt høyt signifikant genetisk forskjell ble målt mellom villfisk fra Numedalslågen og Tana ($G_{ST} = 0,054-0,068$). Det var liten og ikke-signifikant variasjon mellom typer av markører i disse beregningene. Den årsklassen vi har studert fra Kyrksæterøra skal ifølge Gjedrem et al. (1991) representere et meget høyt (>70 % i 1984) innslag av Namsen-laks. Vi har også gjort en sammenlikning mellom vår stikkprøve og en stikkprøve av Namsen-laks som ble fanget i 1986 (Vuorinen & Berg 1989) for de enzymgenene som ble studert i begge undersøkelsene. Denne viser en høy grad av genetisk differensiering mellom oppdrettslaksen og den villfiskstammen den skulle være mest lik ($G_{ST} = 0,070$).

5.2.5.3 Gytesuksess hos rømt oppdrettslaks

Vi har målt gytesuksessen til oppdrettslaks i forhold til lokal villaks i elven Imsa. Der ble det høsten 1993 satt ut genetisk merket oppdrettslaks og vill laks, og vi har kvantifisert deres suksess fra gyting inntil avkommet var én sommer gammel



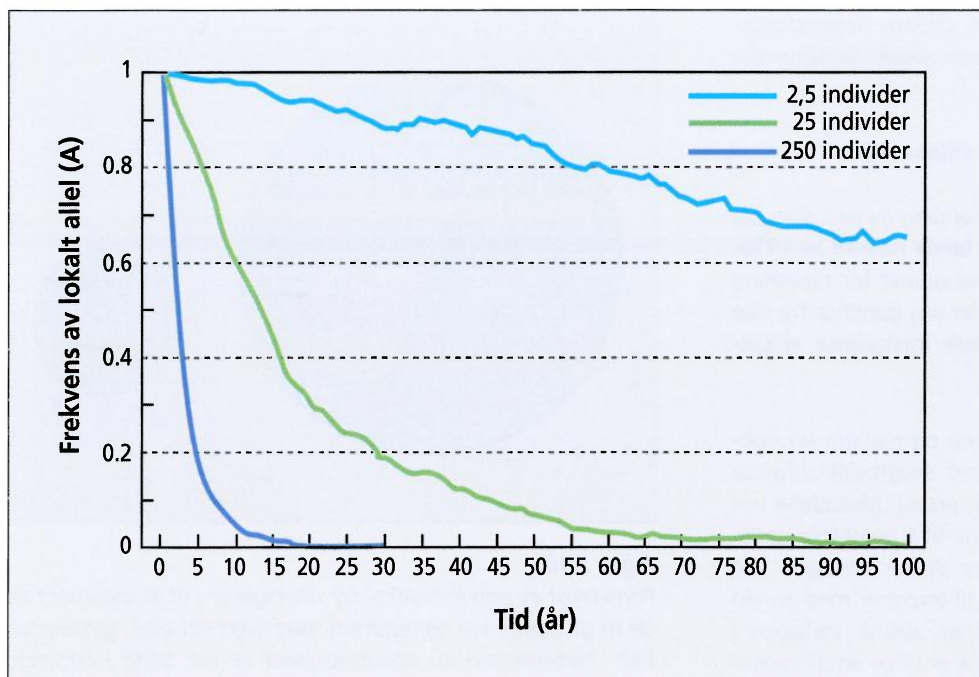
Figur 5.10

Forekomst av oppdrettslaks- og villaks gener i et eksperiment der de to gruppene var representert med hvert sitt allel i gytebestanden. Forekomsten av oppdrettsgenet er vist både i laksunger (alder 0+) og i hybridunger som er kryssninger mellom laks og ørret (etter Fleming et al. in prep.). - Occurrence of alleles designating farmed ("oppdrett") and wild salmon in a natural experiment with genetically marked spawners. The farmed salmon allele is shown both among salmon offspring (age 0+) and among salmon x trout hybrid offspring (from Fleming et al. in prep.).

(Fleming et al. in prep.). Oppdrettslaksen hadde betydelig dårligere reproduksjonssuksess enn den ville laksen (omtrent en femtedel av villaksens suksess, **figur 5.10**), et resultat som stemmer godt overens med de som ble funnet i gytestudier av oppdrettslaks og villaks i bassenger på Ims (Fleming et al. 1996). Et lite antall hybridunger mellom laks og ørret ble også produsert i eksperimentet i Imsa. Oppdrettslaksen var hyppigere representert enn villaksen blant deres foreldre (**figur 5.10**). Denne observasjonen passer med at hybridiseringsraten mellom laks og ørret ser ut til å øke i Norge, blant annet som følge av rømt oppdrettslaks (Hindar & Balstad 1994).

5.2.5.4 Effekter av enveis genstrøm fra oppdrettslaks til villaks

Selv med lav gytesuksess vil rømt oppdrettslaks føre til store endringer i villaksens genetiske struktur over tid, fordi innslaget av oppdrettslaks er så høyt i norske laksebestander. I **figur 5.11** har vi sammen med Øyvind Bakke og Steinar Engen ved NTNU modellert utviklingen i frekvensen av et villaksallel i en bestand hvor det gyter oppdrettslaks i hver gytesesong. Vi har latt oppdrettslaksen være fiksert for et allel som ikke fins hos villaksen, og vice versa. Tre scenarier er illustrert: innvandring av gjennomsnittlig 2,5, 25 og 250 rømte oppdrettslaks hver

**Figur 5.11**

Utviklingen i frekvensen av et lokalt allel i et gen der det introduseres en fremmed stamme som er fiksert for et alternativt allel. Innslaget av fremmed stamme er angitt som gjennomsnittlig antall gytere pr år. Størrelsen på den ville gytebestanden er i hvert tilfelle 500 individer. - Change in frequency of a local allele following introduction of individuals fixed for another allele at the same genetic locus. The proportion of non-native individuals is given as the mean number of spawners per year into a local population of 500 spawners.

gytesesong inn i en villaksbestand med 500 ville gytefisk. Modellen viser at dersom dagens rømmingstall vedvarer (et innslag på 20-30 % rømt oppdrettslaks med lav gytesuksess vil omtrent tilsvare den midterste kurven), vil villaksens genetiske sammensetning byttes ut med oppdrettslaksens i løpet av noen tiår. Sluttproduktet er «forvillet laks», og ikke vill laks. Dette framtidsscenarioet vil nås raskt i de hardest belastede elvene på Vestlandet, der innslaget av rømt oppdrettslaks er inntil 80 %, mens prosessen går senere i vassdrag som ikke har høye innslag av rømt oppdrettslaks.

5.2.5.5 Langsiktige konsekvenser

En tilnæringsmodell for å studere de langsiktige konsekvensene av at det rømmer fisk, kan være å se tilbake på erfaringer med flytting av naturlig eller kunstig reprodusert laksefisk. De to viktigste konklusjonene av en undersøkelse basert på disse erfaringene, er (Hindar et al. 1991):

- (1) De genetiske effektene er ofte utforsigbare. I noen tilfeller har den utsatte fisken ført til gjennomgripende genetiske forandringer hos villfisken (gjennom fullstendig samavl eller også fortrenging av den lokale populasjonen), mens det i andre tilfeller ikke er påvist genetiske forandringer.
- (2) I de tilfellene der det er funnet effekter på viktige økologiske egenskaper, ser disse effektene ut til å være negative sammenliknet med den upåvirkede, lokale populasjonen.

Det er for eksempel vist redusert bestandsstørrelse i generasjonen etter utsetting hos to arter av stillehavslaks, og at en populasjon av regnbueørret økte i tallrikhet etter at man sluttet å sette ut fisk. Det er videre vist negative forandringer i en rekke egenskaper som kan forklare disse observasjonene, som f. eks. redusert yngeloverlevelse, dårligere territorialitet og skjulatferd hos yngelen, lavere overlevelse i sjøen og i elvene før gyting, økt feilvandring, og dårligere motstandskraft mot sykdommer (figur 5.12).

Disse observasjonene tyder på at villfisken er lokalt tilpasset, og at vi bidrar til å bryte ned disse tilpasningene når vi introduserer fremmed fisk av samme art, som reproducerer i vassdraget der de er utsatt.

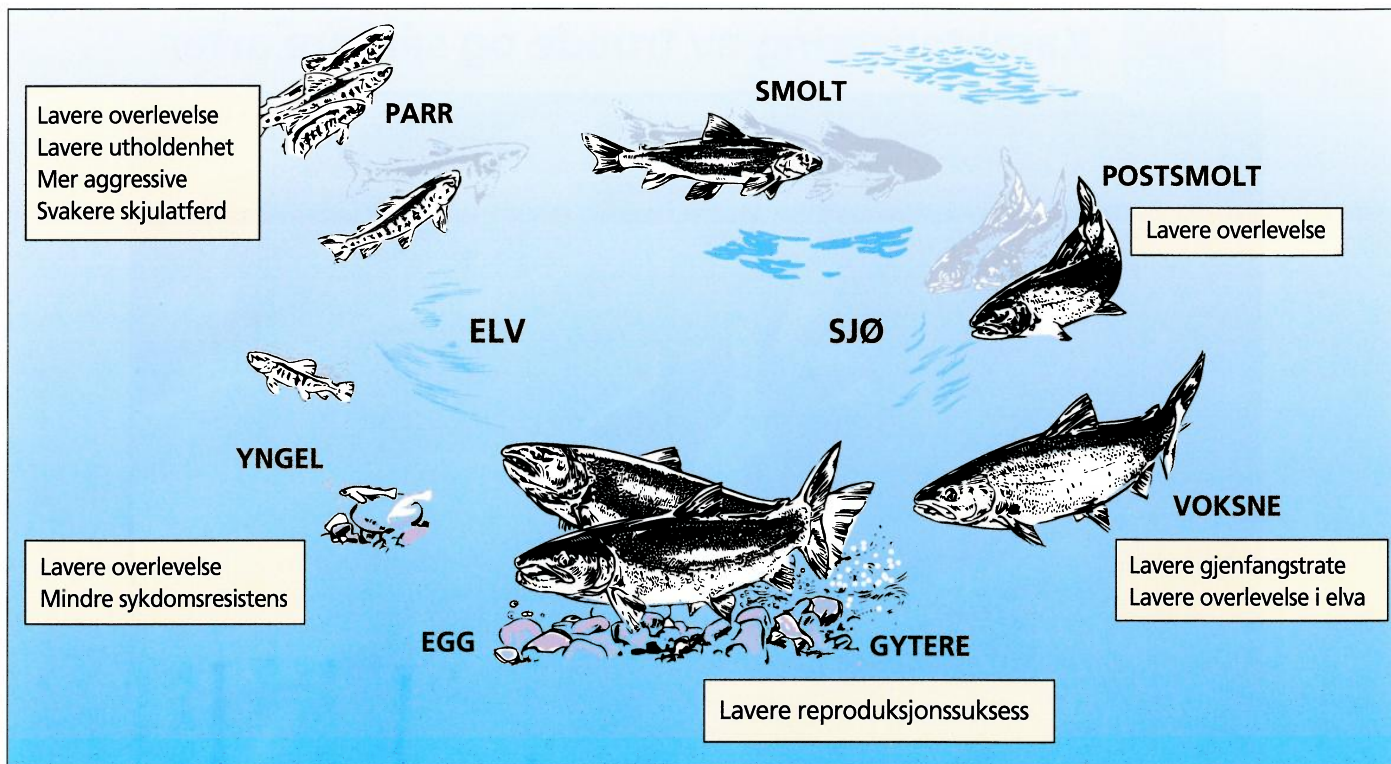
5.2.6 Forvaltningsmessige konklusjoner

Konklusjonen på vår nåværende kunnskap må være at det går galt, men at vi ikke vet hvor fort det går galt for de ville laksebestandene. Vi vet heller ikke mye om hvor mange måter det går galt på, f.eks. om det er konkurranse, sykdomsspredning eller genetisk påvirkning som er den viktigste trusselen for de ville laksebestandene.

«Hvor stor er den største, akseptable genstrømmen fra kulturbestander til naturlige bestander av samme art - uten at de naturlige populasjonene mister sin genetiske og økologiske egenart?». Ryman et al. (1995) foreslo å knytte et svar på dette spørsmålet til graden av genetisk differensiering mellom donor- og mottakerpopulasjon. I små, isolerte populasjoner vil tilfeldigheter alene føre til at populasjonene blir stadig mer genetisk forskjellige. Basert på populasjonsgenetisk teori er det mulig å relatere de genetiske forskjellene mellom populasjoner til det antallet migranter (feilvandrerer) som hver populasjon mottar i hver generasjon. Andelen av den genetiske variasjonen som skyldes genetiske forskjeller mellom populasjoner (F_{ST}), kan under visse betingelser knyttes til antallet immigranter (Nm) med følgende formel:

$$F_{ST} = 1/(4Nm + 1)$$

der N er populasjonsstørrelsen og m er immigrasjonsraten (Wright 1951). F_{ST} (eller G_{ST}) er i denne rapporten beregnet ut fra data som framkommer ved bruk av enzynelektroforese og DNA-metoder. I analysen av oppdrettslaks og villaks var for-



Figur 5.12

Suksess av utsatt fisk av fremmed stamme i forhold til lokal villfisk. (Etter Hindar & Jonsson 1995, basert på en litteraturoversikt av Hindar et al. 1991). - Performance in nature of released (including cultured) salmonids compared with wild conspecifics (from Hindar & Jonsson 1995 and Hindar et al. 1991).

skjellene dem imellom mer enn 0,1, noe som skulle tilsvare en Nm-verdi på 2 eller mindre. I mangel av direkte kunnskap om effekten av genstrøm på naturlige populasjoner, kan dette målet brukes som en første tilnærming til hvor mye genstrøm en kan tillate fra oppdrettslaks til villaks (Ryman et al. 1995). Det betyr at dersom vi ønsker at villaksen skal bevare sin genetiske integritet på lang sikt, kan vi ikke anbefale at rømt fisk utgjør mer enn 2 «genetisk effektive» gytere pr. generasjon i hver lakseelv. Selv om oppdrettslaksen har kun en femtedel så høy gytesuksess som villaksen, blir vår anbefaling færre enn 2-3 rømte laks pr gytesesong (siden en laksegenerasjon er 4-6 år). Vår anbefaling er at slik en størrelse på høyeste tillatte innslag av rømt laks i gytebestander må tas inn som et miljømål for utvikling av oppdrettsnæringen i Norge og internasjonalt.

For å sikre de ville laksestammene, må vi raskt gjennomføre tiltak i og utenfor oppdrettsanlegg som enten hindrer rømming eller også kraftig reduserer sjansen for at rømt fisk vandrer opp i vassdrag og gyter. Noen slike tiltak er:

- Opprettelse av store oppdrettsfrie soner, som må få tilbakevirkende kraft i forhold til etablerte anlegg innenfor sonen. Spesielt er det viktig å beskytte de store lakseførende elvene; aller viktigst er Tanavassdraget i Finnmark.
- Lukkete anlegg, hvilket hindrer rømming mye bedre enn i dag, og gode overvåkingsrutiner for å sikre at inneslutningen virker.

- Bruke steril fisk i oppdrett, eller oppdrettsfisk som ikke klarer seg i naturen.
- Selektivt fiske etter rømt laks, for eksempel ved å påby at villaks slippes ut igjen mens oppdrettslaks beholdes.
- Reduksjon av oppdrettsvolumet dersom ikke noe annet virker for å få ned rømmingstallene til et minimum.
- Spesielle tiltak for å ta vare på genetisk variasjon i de mest truede stammene.

Rømmingssikre anlegg er det beste tiltaket. Dette kan sikre villfiskene både mot genetisk påvirkning og mot sykdomsspredning, og det har også en positiv virkning i næringen selv, som ikke kan ha noen interesse av å drette opp fisk som rømmer. Utvikling av rømmingssikre anlegg krever imidlertid en satsing på teknologiutvikling som vi ser altfor lite av i Norge i dag.

6

Karakterisering av truede og sårbare arter



Foto: Olav Strand

Menneskelig aktivitet påvirker i stadig økende grad enkeltarters utbredelse og populasjonsstørrelse. For noen arter kan medfører dette sterke reduksjoner både i utbredelsesområde og bestandsstørrelse. Bestandsreduksjon og fragmentering av bestander vil videre kunne medføre tap av arvemateriale, og øke mulighetene for utryddelse av arter. I denne sammenheng kan særlig nevnes utveksling av arvemateriale mellom forskjellige populasjoner og andelen av individene i en populasjon som deltar i reproduksjonen. Den første variabelen påvirkes spesielt av organismenes spredningspotensiale, den andre av atferd i forbindelse med forplantningen. Lite utveksling av arvemateriale mellom populasjoner og få reproduserende individer i hver populasjon medfører en økt sannsynlighet for negative effekter ved lave bestandsstørrelser, og kan gi grunnlag for utvikling av genetiske forskjeller mellom subpopulasjoner (Lande & Barrowclough 1987).

Ved hjelp av teoretiske beregninger vurderte vi i kapittel 2.1 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. 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. Konsekvensene av disse resultatene for vurderinger av ulike bestanders eller arters sårbarhet ble drøftet av Sæther & Engen (1997). Det ble her foreslått at graden av truethet i større omfang enn tidligere bør fastsettes ut fra kvantitative risikoanalyser som foreslått av Mace & Lande (1991).

I dette kapitlet drøftes hvilke forhold som har ført til tilbakegang hos dobbeltbekkasin, slik at denne arten nå er truet. Deretter gjennomgås det hvordan vekstraten teoretisk virker inn på en bestands overlevelse.

6.1

Dobbeltbekkasin: sammenheng mellom atferd, habitatvalg og forekomst for en truet fugleart.

John Atle Kålås, Peder Fiske og Stein Are Sæther*.

* Zoologisk institutt, NTNU, 7055 Dragvoll.

Dobbeltbekkasin regnes i dag som en truet fugleart. I løpet av de siste 100-150 år har arten hatt katastrofal tilbakegang og forsvunnet fra store deler av sine tidligere hekkeområder i Midt- og Nord-Europa. Tilbakegangen i lavlandet kan skyldes økt menneskelig utnyttelse av de næringsrike naturtypene som dobbeltbekkasinen trenger i hekketida. I tillegg har trolig jakt på hekkeplassene hatt en negativ påvirkning på bestandsutviklingen. Tap av genetisk variasjon på grunn av artens fragmenterte forekomst kombinert med dens sterke stedtrohet til hekkeplassene og det at få hanner deltar i reproduksjonen, kan også ha virket negativt inn.

6.1.1 Innledning

Dobbeltbekkasin (*Gallinago media*) betraktes i dag som en truet fugleart og er oppført på Bernkonvensjonens liste II (vern av truede, trekkende arter og deres leveområder). Arten har i løpet av de siste 100-150 år vist en nærmest katastrofal tilbakegang og

har forsvunnet fra store deler av sine tidligere hekkeområder i Midt- og Nord-Europa inklusive Tyskland, Danmark, Finland, og laveliggende deler av Sverige og Norge (Løfaldli et al. 1989). Arten har i dag en oppsplittet utbredelse med en Vest-Europeisk bestand i fjellområdene i Skandinavia og en østlig bestand som hekker fra Polen, østover til Ural og nordover til Russisk tundra (Gromadzka et al. 1985, Tomkovich 1992, Kuresoo & Leibak 1994). Den Vest-Europeiske bestanden er estimert til 5 000 - 15 000 individer (Gjershaug et al. 1994). For den østlige bestand er både utbredelse og populasjonsstørrelse dårlig kjent, men også denne bestanden har vist tilbakegang (Gromadzka et al. 1985, Panchenko 1985, Tomkovich 1992, Kuresoo & Leibak 1994).

Dobbeltbekkasinen har et spillsystem der hunnene ofte er svært skjevt fordelt mellom hannene (Höglund 1989, Fiske et al. 1994). Dette medfører at den effektive populasjonsstørrelsen (antall individer som reproduserer) kan være betydelig mindre enn den totale populasjonsstørrelsen. Samtidig kan stedtroheten være stor. Dette fører til at utvekslingen av arvemateriale mellom forskjellige populasjoner blir liten. Disse aspektene i artens atferd kan medføre at den er ekstra utsatt for negative effekter når populasjonene blir små og oppdelte (Lande & Barrowclough 1987).

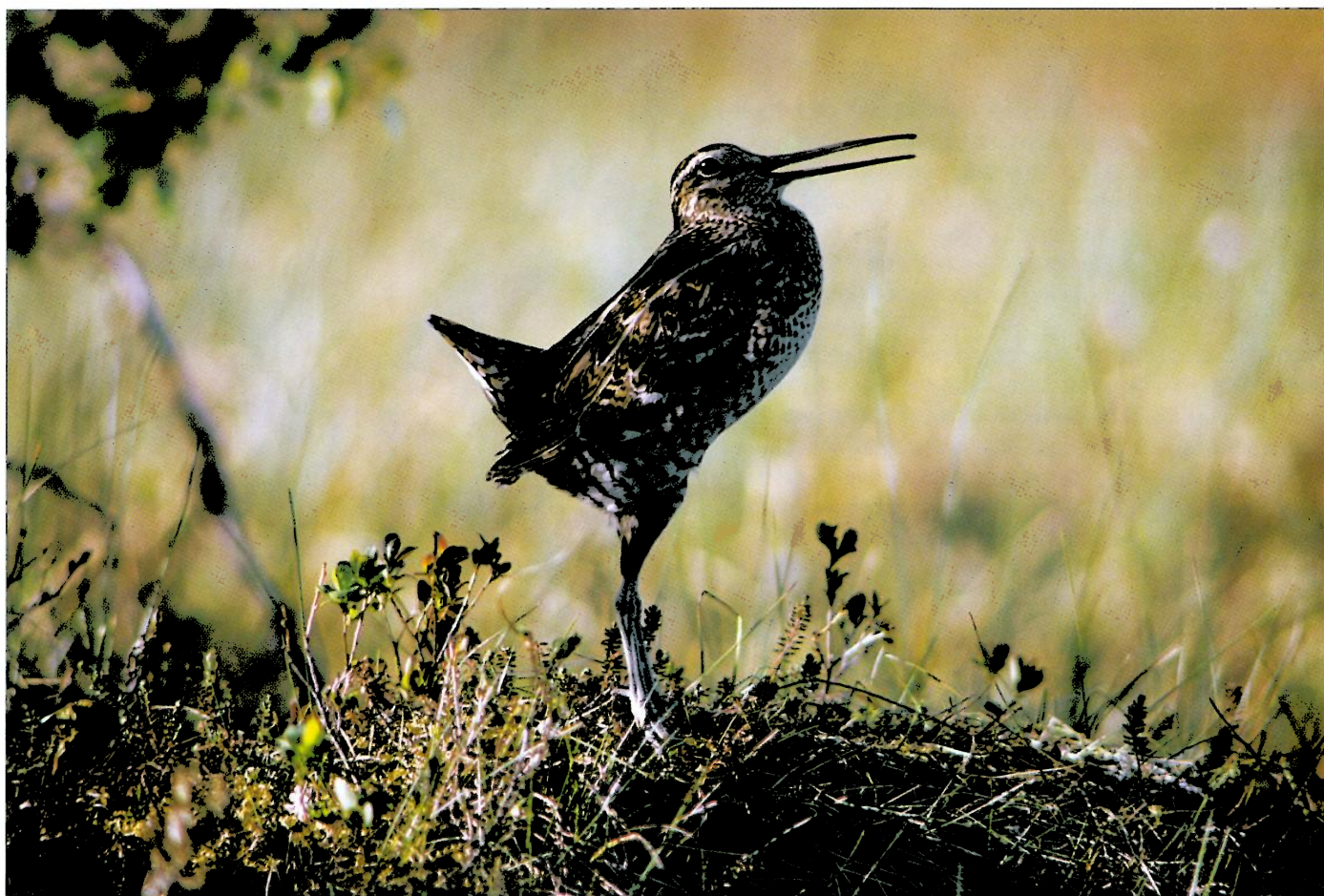


Foto: Øyvind Spjøtvoll

Vi har utført undersøkelser for nærmere å belyse årsaker til dobbeltbekkasinens tilbakegang i Vest-Europa, og vurdere artens sårbarhet for dagens og framtidige trusler. Dette innebærer undersøkelser av populasjonsbiologiske forhold, reproduksjonsatferd og habitatvalg i et intensivstudieområde ved Kongsvoll, samt undersøkelser av sammenhenger mellom habitatkvalitet (fødetilgang) og forekomster av dobbeltbekkasin innen de områder som den Vest-Europeiske restbestanden nå benytter. Dette er kunnskap som er nødvendig for videre forvaltning av arten. Samtidig gir slik kunnskapen grunnlag for å belyse mer generelle prosesser ved populasjonsreduksjoner.

6.1.2 Metoder

Hoveddelen av datainnsamlingen er utført ved Kongsvoll, Dovrefjell, der generell hekkebiologi, variasjon i populasjonsstørrelser og reproduksjonsatferd er studert. Her er det også utført en detaljert undersøkelse over føde og habitatvalg. Det inngår også en ekstensiv studie som omfatter kartlegging av utbredelse og bestandsstørrelse for restbestanden av dobbeltbekkasin i Vest-Europa (fjellområdene i Skandinavia). Prosjektet startet i 1986 og har siden 1991 inngått i NINA's instituttprogram.

6.1.3 Resultater

6.1.3.1 En nærings- og habitatspesialist

Undersøkelsene av dobbeltbekkasinens diet og habitatvalg ved Kongsvoll viser at dobbeltbekkasin er en føde- og habitatspesialist som søker næring i rike habitater med høy tetthet av jordlevende invertebrater (Løfaldli et al. 1992).

Ved Kongsvoll utgjorde meitemark (*Lumbricidae*) over 90 % av føden (vektbasis). Dette er svært næringsrikt mat med høyt innhold av fett, proteiner og essensielle aminosyrer (MacDonald 1983). I forhold til annen potensiell føde i dobbeltbekkasinens utbredelsesområde er meitemark et relativt store byttedyr som i rike habitater kan forekomme i høye tettheter (150 - 250 individer pr m²). Dette gjør næringssøket svært effektivt.

Dobbeltbekkasinen søkte i stor grad føde i fuktige og rike vierkrattområder, og benyttet slike habitater mer enn hva man skulle forvente ut fra relativ forekomst av denne vegetasjonstyper i området. De leter også etter mat i andre vegetasjonstyper, men en detaljert undersøkelse av disse områdene viste at dette var steder med tilsvarende kvaliteter som vierkrattområdene. Arten søker næring på steder der jorda er relativt myk med høy tetthet av meitemark og der vegetasjonen ikke er altfor tett (Løfaldli et al. 1992).

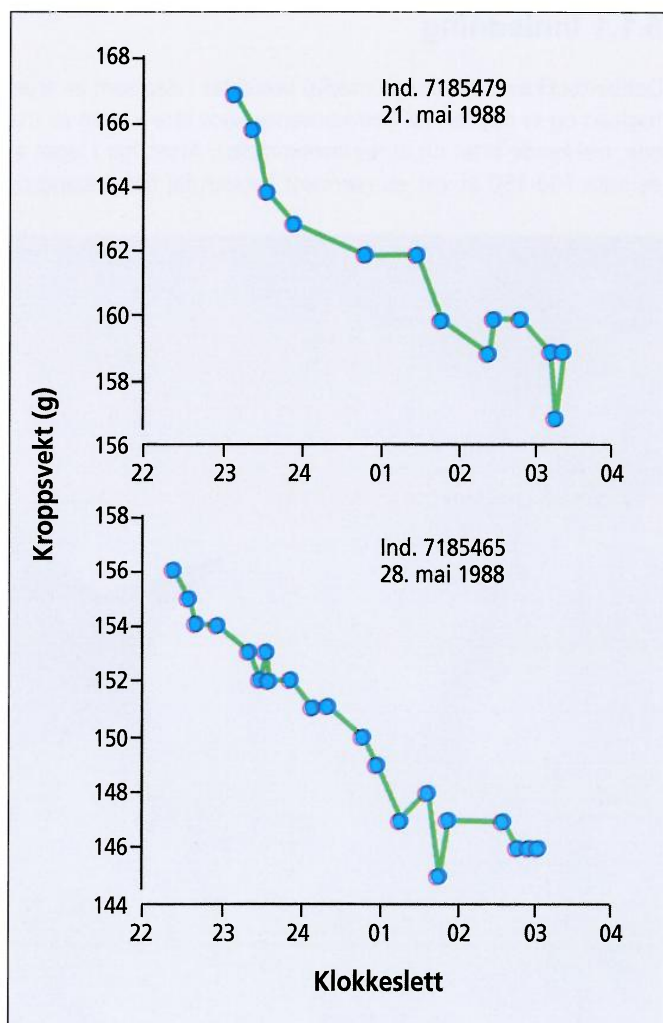
6.1.3.2 Spillende hanner med svært stort energibehov

Med bakgrunn i dobbeltbekkasinens spesielt næringsrike føde og tilsynelatende store behov for næringsrike habitater, undersøkte vi om det var forhold ved artens atferd som betinger spesielt god mattilgang.

Dobbeltbekkasinen er en lek-art der hannene forsvare små territorier (ca 100 m²) på tradisjonelle spillplasser som hunnene oppsøker for å pare seg (Höglund & Lundberg 1987, Fiske et al.

1994, Fiske & Kålås 1995, Fiske et al. 1996). I studieområdet vårt ved Kongsvoll foregår hannenes spill fra omkring 15. mai til midten av juli. Størst antall hunner besøker leikene mellom 20. mai - 10. juni. Forplantningen er mest intenst ved månedskifte mai-juni (Fiske & Kålås 1995). Spillet foregår på den mørkeste tida av døgnet med høyest aktivitet mellom kl 23.00 og 02.30 (sommertid), da også flest hunner besøker leikene (Kålås et al. 1995). Hannenes aktivitet på spillplassen er intens og består av et spill de enkelte hannene utfører fra mer eller mindre faste spilltuer, slossing langs territoriegrensler, forsvar av egne hunner og skremming av hunner som sitter hos nabohannene. Et spill fra en hann varer ca 5 sekunder og disse repeteres ofte (for de mest aktive hannene gjerne 3-4 ganger pr minutt) (Höglund et al. 1992, Fiske et al. 1994). Den høye intensiteten i aktiviteten reflekteres ved at hannene er i gang med spillet igjen 1-2 minutter etter at spillaktiviteten er forstyrt (Kålås et al. 1995). Intensiteten i hannenes aktivitet på spillplassen er størst i perioder med mange hunner til stede og avtar utover sesongen (Kålås et al. 1995).

De spillende hannene har et svært høyt energiforbruk (Höglund et al. 1992). Dette gir seg utslag i en sterk vektreduksjon i for-



Figur 6.1

Eksempler på vekttap for hanner i løpet av en natts spillperiode. Individ nummer og dato er gitt over hver figur. – Examples of body mass loss during a single night of display activity.

bindelse med leken (5 % vekttap pr. spillnatt) (Höglund et al. 1992) (**figur 6.1**). Daglige energiforbruk er estimert til 4 ganger basalmetabolismen. Et slikt forhold mellom basalmetabolisme og daglig energiforbruk er betraktet som det maksimale en organisme over tid kan tåle (Drent & Daan 1980). Vi finner også at energiforbruket er høyest hos de hannene som spillte oftest (Höglund et al. 1992).

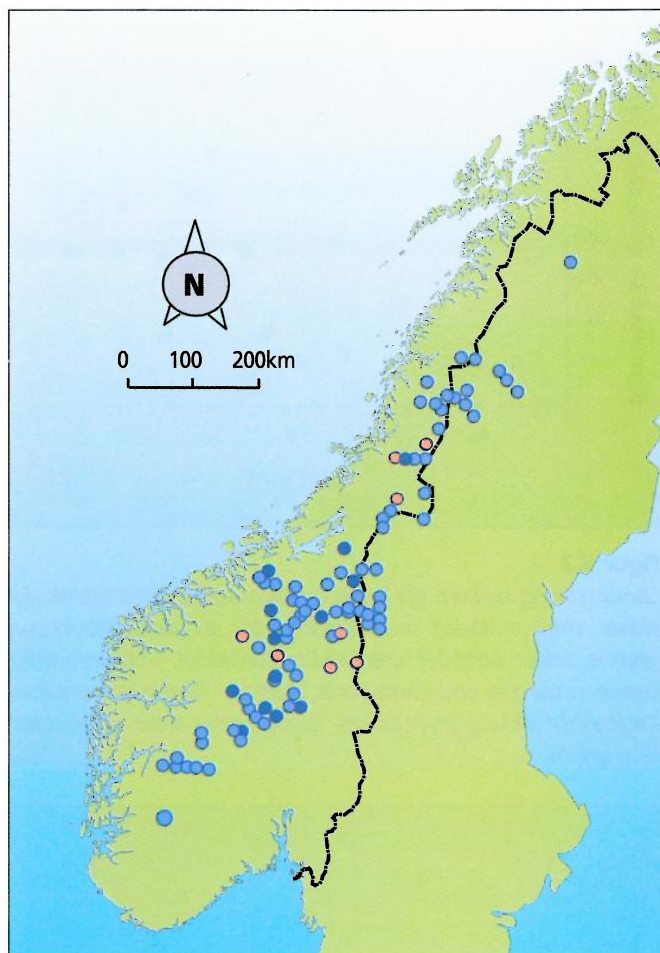
6.1.3.3 Dobbeltbekkasiner hekker bare der det er god tilgang på høykvalitetsnæring

Med bakgrunn i kunnskapen om dobbeltbekkasin-hannenes store energibehov og deres bruk av særlig rike habitater med høy tetthet av meitemark, har vi utført en mer omfattende kartlegging av utbredelse og habitatkvaliteter innen artens utbredelsesområde i Vest-Europa (Kålås et al. 1997). Totalt har vi registrert 125 spillplasser. Alle disse ligger i åpne habitater og er konsentrert til områder langs skoggrensen i sentrale deler av Skandinavia (**figur 6.2**). Innen det aktuelle området har vi undersøkt sammenhenger mellom berggrunnskvalitet, jordkjemiske forhold og biomasse av meitemark i 22 utvalgte områder (14 med forekomster av dobbeltbekkasin og 8 uten forekomster av arten). Vi finner en klar sammenheng mellom pH i jord og biomasse av meitemark (**figur 6.3**), og vi finner høy pH i jord på eller nær forekomster med rik berggrunn. Vi har videre kartlagt forekomstene av rik og fattig berggrunn innenfor det området dobbeltbekkasinen i dag finnes (**figur 6.4**). Ved tilfeldig fordeling av spillplasser for dobbeltbekkasin innen dette området skulle ca 30 % av leikene vært på områder med sure bergarter. Vi har imidlertid ikke kunnet dokumentere en eneste spillplass med en slik plassering. Vi konkluderer derfor med at dobbeltbekkasin bare reproducerer i områder med rikt jordsmonn og dermed god tilgang på meitemark.

6.1.3.4 Stor stedtrohet til hekkeområdet

Dobbeltbekkasinens strenge habitatkrav vil føre til at bestanden blir oppdelt mellom forskjellige steder der disse egnede forholdene forekommer. Når det er begrenset utveksling av fugl mellom slike del-populasjoner vil arter med en slik fragmentert forekomst være spesielt utsatte for tap av genetisk variasjon ved en populasjonsreduksjon.

Undersøkelsene på Kongsvoll viser at dobbeltbekkasiner i stor grad vender tilbake til det samme området ved senere reproduksjon. Beregnet overlevelse av fugler basert på gjentatte observasjoner av samme individ mellom forskjellige år gir et minimumsmål for fuglens overlevelse. På grunn av forskjeller i atferd for hanner og hunner er gjenfangstsansynligheten mellom år forskjellig for kjønnene. For hanner, som er lettest å fange og observere, er gjenfangstsansynligheten estimert til 74 % (SE = 3,0), for hunner er den 51 % (SE = 4,8) (Fiske et al. manus). Med dette som bakgrunn har vi estimert 'tilbakevendingsraten' for hanner til å være i gjennomsnitt ca 50%, mens den for hunner er ca 60% (Fiske et al. manus). Fuglene som er blitt borte er enten døde eller har flyttet til andre områder. For andre arter med tilsvarende trekk og overvintringsattferd som dobbeltbekkasin ligger dødeligheten ofte omkring 50 % pr. år. Dette tyder på at hoveddelen av de fuglene som ikke kommer tilbake er døde, og at en svært liten andel av fugler flytter til nye hekkeområder.



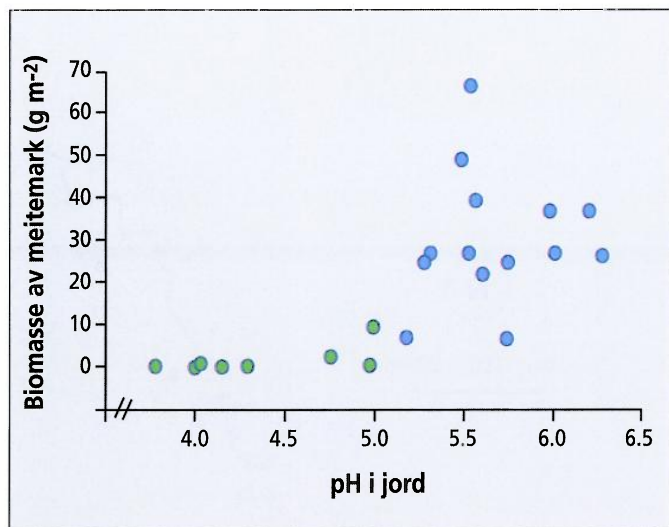
Figur 6.2

Lokalisering av 10x10 km ruter med registrerte spillplasser for dobbeltbekkasin (blå sirkler), samt lokaliteter for innsamling av jordprøver for undersøkelse av sammenhenger mellom jordkvalitet og meitemarkforekomster (mørk blå sirkler - områder med hekkende dobbeltbekkasin, røde sirkler - områder uten dobbeltbekkasin). – Location of 10x10 km squares with registered leks of great snipes (blue dots) and the sites selected for soil sampling (dark blue - areas with lekking great snipes, red - areas without lekking snipes).

I perioden 1986 - 1991 ble det også ringmerket 75 unger, de aller fleste like etter klekking. Vi har senere observert 8 av disse (7 hanner og 1 hunn) i studieområdet. Når en tar i betraktning den høye dødeligheten som vanligvis forekommer for vadefuglunger, særlig i perioden like etter klekking, men også i deres første leveår, betrakter vi en gjenfunnsandel på 10 % til å være høy. Dette indikerer også at dobbeltbekkasinungene i stor grad kommer tilbake til det området der de er født og vokst opp.

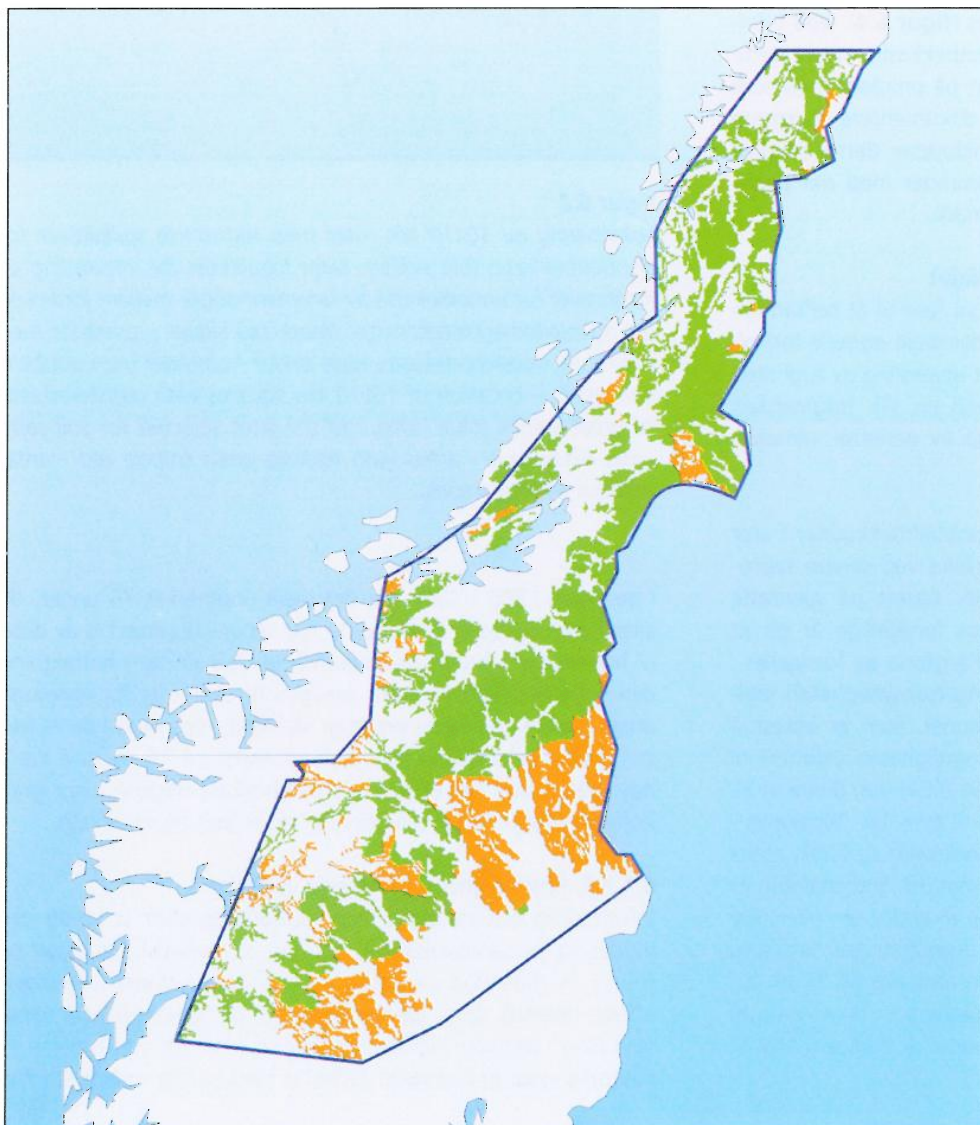
6.1.3.5 Populasjonsstørrelsene varierer

Informasjon om variasjon i populasjonsstørrelser er viktig ved vurdering av sannsynligheter for tap av genetisk variasjon på grunn av tilfeldige prosesser i små populasjoner ('founder' effekt, genetisk drift). Sannsynligheten for tap av genetisk variasjon øker i perioder når bestandene er små, og slikt tap er i all vesentlig grad irreversibelt. Enkeltår med særlig små bestander



Figur 6.3

Sammenheng mellom pH i jord og biomasse av meitemark. Blå sirkler viser områder med forekomster av dobbeltbekkasin, grønne sirkler områder uten dobbeltbekkasin. – Relationships between soil pH and earthworm biomass. Blue circles indicate areas with lekking great snipes, green circles areas without lekking snipes.



Figur 6.4

Fordeling av arealer i midt-Norge som ligger innenfor høydeintervallet ± 200 m. o.h. langs skoggrensa. Dette arealene er igjen delt i de som ligger på eller < 5 km fra rik berggrunn (grønne områder) og de som ligger på sur berggrunn (orange områder). – Distribution of areas in mid-Norway situated along the tree line (± 200 m altitude). These areas are divided in those situated on base-rich bedrocks or < 5 km from such rocks (green), and those situated on acid bedrocks (orange).

vil derfor kunne redusere populasjonens genetiske variasjon, og det er derfor informasjon om minimums-bestandstørrelser og ikke gjennomsnitts-bestander som er av størst interesse ved vurdering av hvor utsatt en bestand er tap av genetisk variasjon.

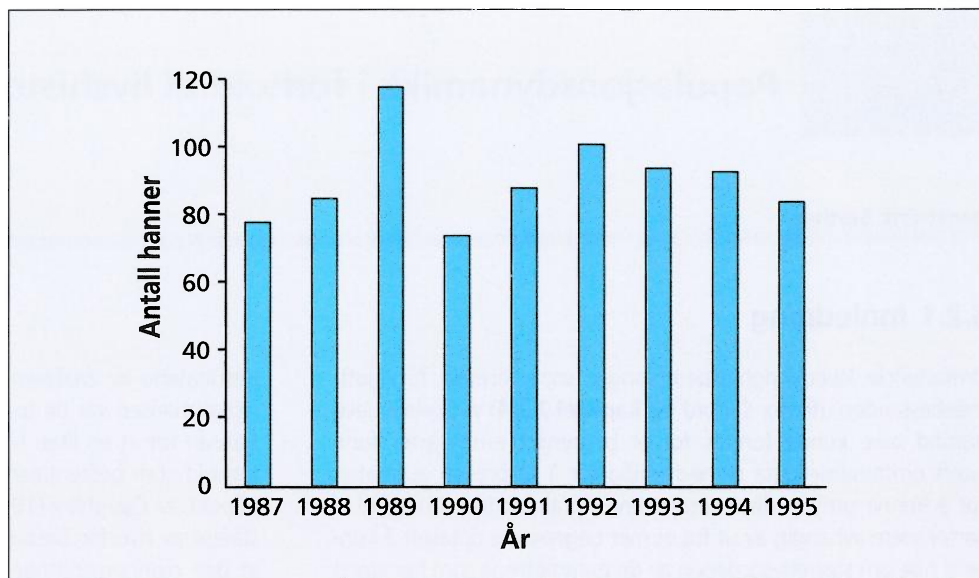
Undersøkelsene av dobbeltbekkasin ved Kongsvoll dekker et ca 6 km² stort område med 5 permanente spillplasser. Ved hjelp av fangst og observasjoner på spillplasser har vi gode mål på bestandsstørrelser av hanner for årene 1987-95. Bestanden av hanner har i denne perioden variert mellom 74 og 118 individer (**figur 6.5**). Det er spesielt antallet nye hanner (i stor grad fugler fra forrige års produksjon) som har variert. Dette kan være forårsaket av f.eks ugunstige temperatur og/eller fuktighetsforhold i hekkeområdet, men det er også indikasjoner på at produksjonen av unger kan være påvirket av forekomsten av smånagere. Dette viser at naturlige prosesser innen hekkeområdet enkelte år kan redusere bestandsstørrelsene langt under gjennomsnittet.

6.1.3.6 Få hanner deltar i reproduksjonen

Antall individer som deltar i reproduksjonen (effektive populasjonsstørrelse) er ofte mindre enn det totale antallet individer i populasjonen. Dette vil særlig være tilfelle for lekarter der flere hunner velger å pare seg med samme hann.

Figur 6.5

Antall hanner observert i det 6 km² store studieområdet ved Kongsvoll, Dovrefjell for perioden 1987-95. – Number of males observed within a 6 km² study area at Kongsvoll, Dovrefjell during the period 1987-95.



Hos dobbeltbekkasin får bare omtrent 1/3 av de hannene som har permanent tilhold på spillplassene pare seg. De fleste av disse paringene utføres av et enda mindre antall hanner (Höglund & Lundberg 1987, Fiske et al. 1994) (**figur 6.6**). Det er også ofte de samme hannene som parer seg flest ganger i flere påfølgende år (Fiske et al. 1994), noe som ytterligere kan redusere den genetiske variasjonen.

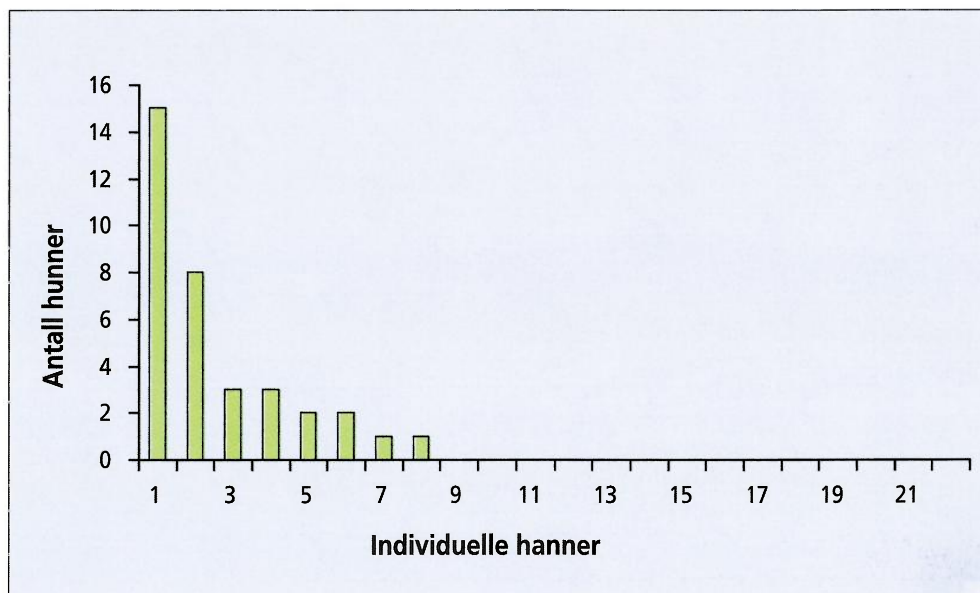
6.1.4 Forvaltningsmessige konsekvenser

Den vestlige restpopulasjonen av dobbeltbekkasin har sin hovedforekomst i fjellområdene i Skandinavia. Det er flere aspekter med artens økologi som gjør den særlig utsatt for menneskelig aktivitet. Arten er en føde og habitatspesialist som søker føde i områder med høye tettheter av meitemark. Dette ser ut til å skyldes hannenes store energibehov i forbindelse med deres spill. I Skandinavia finner vi nå arten stort sett bare hekkende i fjellområder langs tregrensa der det er rikt jordsmonn, og der det kan finnes habitater med høye tettheter av meitemark. Dette medfører at arten naturlig vil ha en fragmentert forekomst.

Dobbeltbekkasinen har stor trohet til hekkeområdet der de lokale populasjonsvariasjonene kan være store. Det er bare en liten andel av hannene som deltar i reproduksjonen. Dette øker mulighetene for tap av genetisk variasjon i sub-populasjoner via genetisk drift. Tilbakegangen av dobbeltbekkasin i Vest-Europa like før århundreskiftet skyldes trolig sterk reduksjon i egnede arealer på grunn av menneskelig aktivitet (jordbruksaktivitet, industrietablering) kombinert med artens krav til spesiell næringsrike habitater. Bestandene har blitt ytterligere reduserte på grunn av jakt på hekkeklassene. Den økte fragmenteringen kan også ha ført til tap av genetisk variasjon som i seg selv kan ha påvirket bestandsreduksjon.

For å opprettholde den Vest-Europeiske bestanden av dobbeltbekkasin er det viktig å ivareta rike, åpne habitattyper langs skoggrensa. På grunn av utsatthet for ytterligere fragmentering vil dette være spesielt viktig for områder som binder del-populasjoner sammen (korridorer). Gjengroing av åpne områder i fjellet og heving av skoggrensa (f.eks ved klimaendring) er en klar trussel mot arten fordi dette vil medføre reduserte arealer av egnede habitater og en ytterligere fragmentering av bestanden.

Figur 6.6 Fordelingen av 35 kopulerte hunner mellom 22 hannene som hadde permanent tilhold på en av spillplassene ved Kongsvoll i 1992. – The distribution of 35 copulated females among the 22 permanent males on one of the leks at Kongsvoll, 1992.



6.2

Populasjonsdynamikk i forhold til livshistorievariasjon

Bernt-Erik Sæther

6.2.1 Innledning

Omfattende levedyktighetsberegninger som foretatt for kjøttmeisbestanden utenfor Oxford (se **kapittel 2.2.4**) 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 ut fra et mer begrenset datasett 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 og 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 over 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. F.eks. kan man tenke seg at noen arter vil være mest følsomme for endringer i



Foto: Per Jordhøy

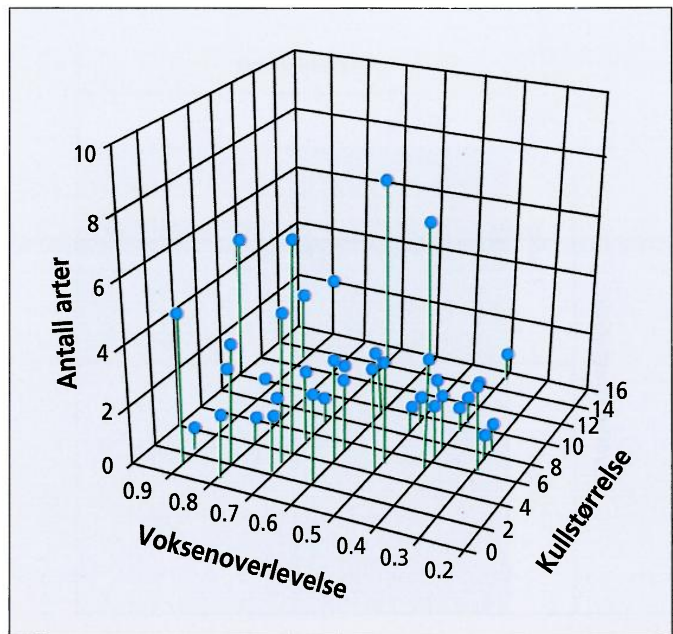
overlevelse utenfor hekkesesongen mens andre er mer avhengig av høy reproduksjonssuksess for å opprettholde en positiv vekstrate. Slik informasjon vil være svært viktig for forvaltningen i utarbeidingen av strategier for bevaringen av ulike type arter.

6.2.2 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 6.7) som forventet ut fra tidligere analyser (Sæther 1987, 1988) at artene fordeler seg langs en «hurtig-langsom akse». Mange arter er enten 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 tilhører enkelte dagrovfugler og ugler 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. F.eks. er det vist at arter som lever på vanlige, men små



Figur 6.7

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.

næringsdyr har lavere foringseffektivitet og dermed mindre kullstørrelse enn arter som forer ungene med store næringsdyr (Sæther 1994b).

Her følger en forklaring basert på et forslag opprinnelig framsatt av Alerstam og 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 reproducere seg og å overleve. Derfor vil en art ikke både effektivt kunne utnytte overlevelseshabitatene og hekkehabitaterne. 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 *overlevelsesartene*, arter som lever i habitater kjennetegnet med svært 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 *risikutjevningssartene* 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 hekkesesongene.

Denne kategoriseringen av artene er skjematisk framstilt i **figur 6.8**.

		Hekkehabitat	
		Dårlig	God
Overlevelseshabitat	Dårlig		Høyreproduktive arter
	God	Overlevelsesarter	Riskutjevningarter

Figur 6.8

En skjematisk framstilling av ulike livshistoriekategorier i forhold til kvaliteten på henholdsvis vinter- og sommerhabitatet. - A schematic presentation of different life history categories in relation the quality of summer and winter habitats, respectively.

6.2.3 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 (Sæther & Engen 1997; **Rammeartikkel 6.1**). Denne analysen viser (1) Vekstraten i unge aldersgrupper er mer følsom ovenfor endringer i overlevelse enn i fekunditet. (2) Både sensitiviteten og elastisiteten til vekstraten for endringer i fekunditeten i de yngste aldersklassene avtar når voksenoverlevelsen øker. (3) Den største elastisiteten til vekstraten for endringer i voksenoverlevelsen ble funnet hos langtlivende artene.

6.2.4 Populasjonssvingninger og -regulering i forhold til livshistorie

Hypotesene presentert over forutsier en sammenheng mellom bestandssvingninger og livshistorievariasjon. Bestandsvekstene 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 bestandssvingningene skal være mest styrt av variasjoner i voksenoverlevelsen. Riskutjevningstypene 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 dør ut også vil være bestemt av formen for tetthetsavhengighet (Ginzburg et al. 1990). Denne sammenhengen er relativt komplisert: sjansen for utdøing øker både ved stor og lav tetthetsavhengighet. Dette viser 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. K-faktor analyse (**Rammeartikkel 6.2**) kan være et viktig hjelpemiddel til å studere slike sammenhenger.

K-faktor analysen av fugl viste to klare mønstre:

(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 6.9**). I alle unntatt en precokial art forklarer hekkesesongen størstedelen av variasjon i bestands-svingningene. 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 bestandsutviklingen også hos denne arten ved variasjoner i hekkesuksess. Det motsatte mønsteret ble funnet blant altrikale arter. Med ett unntak kunne størstedelen 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 hos fugl var at tetthetsavhengighet forekom i de fleste av de undersøkte bestandene, og at denne hovedsakelig foregikk 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 raphøne *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.

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.

Rammeartikkel 6.1

Livshistorieendringenes betydning for populasjonsdynamikken

For å kunne undersøke hvordan endringer i en del av livshistorien vil påvirke populasjonsdynamikken, beregner vi to viktige parametre fra Leslie-matrisa **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

$$s_{ij} = \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} \quad (6.1)$$

og

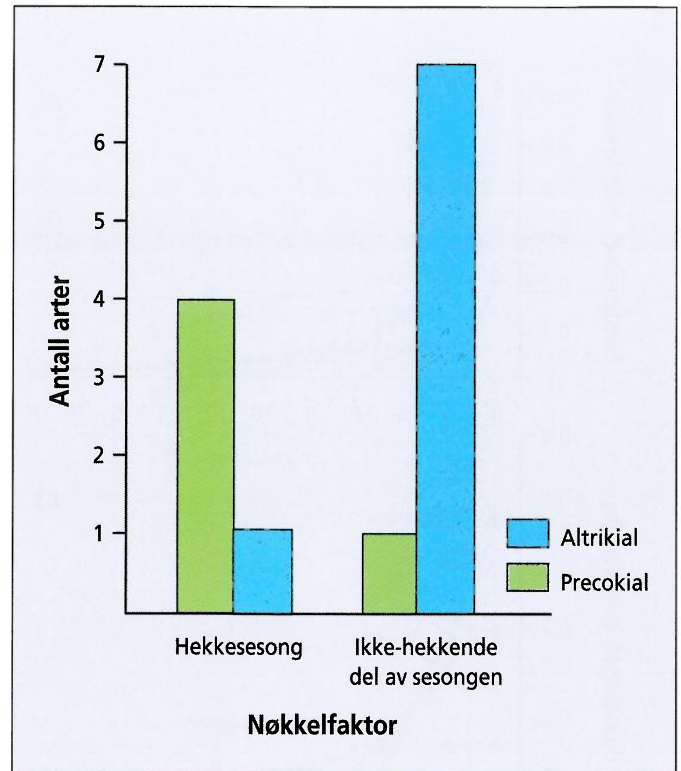
$$e_{ij} = \frac{\partial \log \lambda}{\partial \log a_{ij}} \quad (6.2)$$

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 6.10** presenterer vi s_{ij} og e_{ij} -verdier for tre fuglearter, som representerer et eksempel fra hver av de ulike livshistoriekategoriene framstilt i **figur 6.8**. Allerede ut fra dette begrensede datasettet kan man vise tre forhold som sannsynligvis er av generell natur:

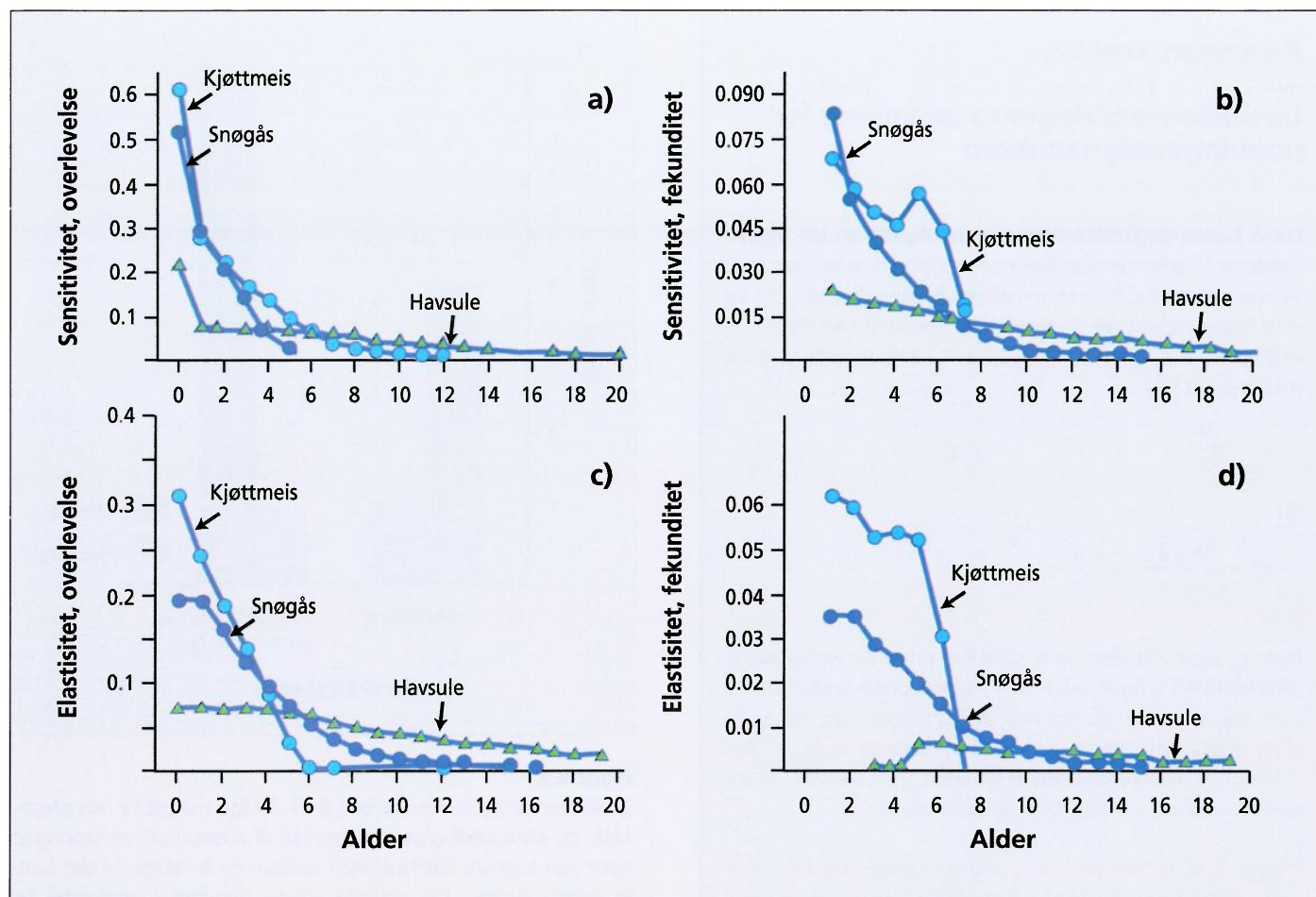
- (1) Som forventet (Caswell 1989, p. 123), er λ i de yngre aldersklassene mer følsom ovenfor endringer i overlevelse enn i fekunditet.
- (2) Både sensitiviteten og elastisiteten av λ til en endring i fekunditeten i de yngste aldersklassene avtar når voksenoverlevelsen øker. Med andre ord vil vekstraten 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 særlig 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 6.8**) arten tilhører.



Figur 6.9

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 (Newton 1988), kattugle (Southern 1970, Podoler and Rogers 1975), kirkeugle (Exo 1987), ringdue (Dempster and Rogers 1975), rødstjert (Järvinen 1987), kjøttmeis (Krebs 1970, McCleery and Perrins 1985) og granmeis (Ekman 1984). De precokiale artene er: Stokkand (Hill 1984), rapphøne (Blank et al. 1967, Podoler and Rogers 1975), lirype (Watson 1971, Podoler and Rogers 1975), fjellrype (Weeden and Theberge 1972) og avosett (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).



Figur 6.10

Aldersavhengig variasjon av sensitiviteten og elastisiteten av vekstraten λ til variasjon i mortalitet (a) og (c) og fekunditet (b) og (d) for en overlevelses (havsule), en høyreproduktiv (kjøttmeis) og en riskutjevningstype (snøgås). Data: kjøttmeis fra McCleery og Perrins (1988) med en ungfugldødelighet på 0,22 (Bulmer and 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 λ 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 figures 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).

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. F.eks. hos den afrikanske buffalo *Synceus 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.

6.2.5 Konklusjoner

Analysen av følsomheten til vekstraten 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 og forutsi langsiktige bestandsendringer.

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 (Weimerkirch og Jouventin 1987, Croxall et al. 1990). Populasjonsdynamiske analyser (Croxall et al. 1990) konkluderte med at denne reduksjonen i bestandsstørrelsen er nøyaktig den som kan forventes ut fra en observert nedgang i voksenoverlevelse.

Resultatene over 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 6.8**). 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 bestandsfluktuationene enn hos arter hvor unge er velutviklet allerede ved klekking (**figur 6.9**). 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 6.8**). 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 riskutjevningarter viser sensitivitsanalysene (**figur 6.10**) at endringer i voksoverlevelsen 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 voksoverlevelsen hos disse artene.
- Små bestandsstørrelser øker sjansen for at bestanden skal dø ut (se over). 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 riskutjevningarter (**figur 6.8**) 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.

Rammeartikkel 6.2

k-faktor analyse

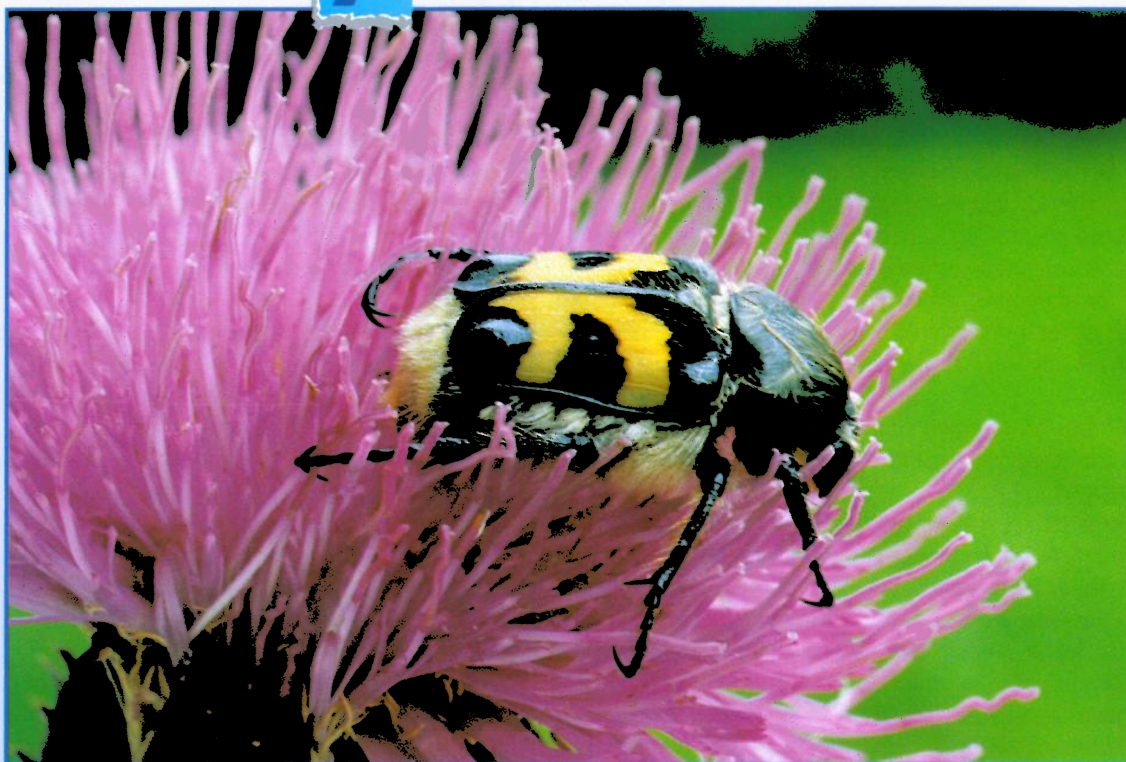
Varley og Gradwell (1960, 1970) utviklet *k-faktor analysen* for å beskrive bestandsvariasjoner på en kvantitativ og objektiv måte. Metoden var spesielt utviklet for insektpopulasjoner, men er også benyttet for andre arter. Her vil gi en oversikt over de studier som er gjort på dyr og fugler for å undersøke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

k-faktor analyser antar diskrete generasjoner. Bestandens egenskaper varierer ikke i forhold til alderssammensetningen i bestanden. Denne antagelsen er sjelden oppfylt, men ofte vil effekten av endringer aldersstruktur være liten i forhold til forskjeller som forårsakes av variasjon i livshistorieegenskaper. Metoden forutsetter at bestandsendringer kan tolkes som dødelighet i ulike stadier av bestandssyklusen. Denne mortaliteten i løpet av et stadium eller nøkkelfaktoren (engelsk «key factor») uttrykkes som \log_{10} av forholdet mellom bestandsstørrelsen før og etter at dødeligheten har skjedd. Ved denne framgangsmåten vil summen av nøkkelfaktorene $k_1 \dots k_n$ i de ulike stadiene av livssyklusen gi 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 $\log(\bar{\lambda})$. 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.

K-faktor analyser krever relativt lange tidsserier 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).

7

Mål og resultater



Flere av målsetningene for instituttprogrammet overlapper med sentrale problemstillinger innenfor bevaringsbiologien. Dette er store problemfelter som det innenfor et instituttprogram er umulig å besvare fullt ut. Programmet illustrerer likevel at man gjennom samarbeid og samfinansiering kan gi vesentlige bidrag av stor forvaltningsmessig betydning.

Programmet har bidratt til oppbyggingen av teori for dynamikken til små bestander. Dette er viktig kunnskap i sammenheng med vurderinger av landskapsmessige inngrep, og ved utarbeiding av forvaltningsstrategier for truede og sårbare arter. Denne teorien gjør oss i stand til å beregne sannsynligheter for at noe skal gå galt, f.eks. at en bestand skal dø ut.

Programmet har dokumentert at fragmentering av bestander eller reduksjon i bestandsstørrelser medfører tap av genetisk variabilitet. Fortsatt kan vi imidlertid si lite om konsekvensene for bestanders levedyktighet av et slikt tap.

En viktig oppgave innenfor bevaringsbiologien er å dokumentere hvorfor uheldige hendelser opptrer. For en art, dobbeltbekasin, beskriver programmet årsakene til at arten i dag er sårbare. Undersøkelsen understreker hvor viktig det er å sikre tilstrekkelig arealer av god kvalitet for overlevelse og reproduksjon.

Den viktigste erkjennelsen som likevel er oppnådd er at manglende kunnskap gjør at vi i dag verken kan dokumentere omfanget eller konsekvensene av tapt biologisk mangfold på individ-, bestands- eller samfunnsnivå.

8 Litteratur

- Aebersold, P. B., Winans, G. A., Teel, D. J., Milner, G. B. & Utter, F. M. 1987. Manual for starch gel electrophoresis: A method for the detection of genetic variation. - NOAA Technical Report, NMFS 61, Seattle.
- Alerstam, T. & Högstedt, G. 1982. Bird migration and reproduction in relation to habitat for survival and breeding. - *Ornis. Scand.* 13: 25-37.
- Andersen, R. & Sæther, B-E. 1992. Functional response during winter of a herbivore, the moose, in relation to age and size. - *Ecology* 73: 542-550.
- Andréon, H. 1995. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. - *Oikos* 71: 355-366.
- Angerbjörn, A., Tannerfeldt, M., Bjærvall, A., Ericson, M., From, J. & Noren, E. 1995. Dynamics of arctic fox population in Sweden. - *Ann. Zool. Fennici.* 32: 55-68.
- Anon. 1993. Proposed criteria for new IUCN-categories of threat. I: Anon.: New criteria for listing species in the Cites. - IUCN-rapport.
- Armbuster, 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.
- Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, C.R. 1990. Ecology: individuals, populations and communities. - Blackwell, Oxford
- Bennett, P. M. & Harvey, P.H. 1988. How fecundity balances mortality in birds. - *Nature* 333: 216.
- Bennett, P.M. & Harvey, P.H. 1987. Active and resting metabolism in birds: allometry, phylogeny and ecology. - *J. Zool.* 213: 327-363.
- 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.
- Braak, C.J.F. ter 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. - *Ecology* 67: 67-79
- 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.
- Bushing, R.W. 1965. A synoptic list of the parasites of Scolytidae (Coleoptera) in North America north of Mexico. - *Can Ent* 97, 5: 449-492.
- 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.
- Charlesworth, D., and Charlesworth, B. 1987. Inbreeding and its evolutionary consequences. - *Ann. Rev. Syst.* 18: 237-268
- 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., Guinness, F. E. & Albon, S. D. 1982. Red deer, Behaviour and Ecology of two sexes. - University of Chicago Press, Chicago. 378 pp.
- 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.
- Clutton-Brock, T.H. 1988. Reproductive Success. - University of Chicago Press, Chicago.
- Cooke, F., Rockwell, R. E. & Lank, D. B. 1995. The snow geese of La Pérouse Bay. - Oxford Univ. Press, Oxford.
- Crow, J.F. & C. Denniston 1988. Inbreeding and variance in effective population numbers. - *Evolution* 42: 482-495.
- 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.
- 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. Conserv.* 7: 129-146.
- DN 1992. Biologisk mangfold i Norge. En landstudie. - DN rapport 5: 1-109
- Drent, R.H. & Daan, S. 1980. The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. - *Ardea* 68: 225-252.
- Ebenhard, T. 1991. Colonisation in metapopulations: a review of theory and observations. - *Biol. J. Linn. Soc.* 42: 105-121.
- Eilertsen, O. & Fremstad, E. 1994. Miljøovervåking Tjølbergodden, jord- og vegetasjonsundersøkelser. - NINA Oppdragsmelding 278: 1-30
- Eilertsen, O. & Often, A. 1994. Terrestrisk naturovervåking. Vegetasjonsøkologiske undersøkelser av boreal bjørkeskog i Gutulis nasjonalspark. - NINA Oppdragsmelding 285: 1-69.
- 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. 1998. Demographic and environmental stochasticity: concepts and definitions. - *Biometrics* 54: 840-846.
- Engen, S., Lande, R. & Sæther, B.-E. (1997). Harvesting strategies for fluctuating populations based on uncertain population estimates. - *J. theor. Biol.* 186: 201-212.
- Exo, K. M. 1987. Das Territorialverhalten des Steinkauzes (*Athene noctua*). Dr. thesis. University of Cologne.
- Fangan, B.M., Stedje, B., Stabbetorp, O.E., Jensen, E.S. and Jakobsen, K. 1994. A general approach for PCR amplification and sequencing of chloroplast DNA from crude vascular plant and algal tissue. - *BioTechniques* 16: 484-494.
- Fiske, P. & Kålås, J. A. 1995. Mate sampling and copulation behaviour of great snipe females. - *Animal Behav.* 49: 209-219.
- Fiske, P., Kålås, J.A. & Sæther, S.A. (in prep.). Survival estimates from a great snipe population in Central Norway in the period 1987-1995.
- Fiske, P., Kålås, J.A. & Sæther, S.A. 1994. Correlates of male mating success in the lekking great snipe (*Gallinago media*). - *Behav. Ecol.* 5: 210-218.
- Fiske, P., Kålås, J.A. & Sæther, S.A. 1996. Do female Great snipe copy each other's mate choice? - *Animal Behav.* 51: 1355-1362.
- Fleming, I. A., Hindar, K., Mjølnerød, I. B. & Jonsson, B. (in prep.). The simulated escape of farmed salmon in a Norwegian river: breeding success, hybridisation and offspring traits.
- Fleming, I. A., Jonsson, B., Gross, M. R. & Lamberg, A. 1996. An experimental study of the reproductive behaviour and success of farmed and wild Atlantic salmon (*Salmo salar*). - *J. Appl. Ecol.* 33: 893-905.
- 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.
- Fremstad, E. & Elven, R. (red) 1991. Enheter for vegetasjonskartlegging i Norge. - NINA Utredning 028.
- Gaston, K. J. 1994. Rarity. Chapman & Hall, London.
- Getz, W.M. & Haight, R.G. 1989. Population Harvesting. - Princeton Univ. Press, Princeton.
- Gilpin, M. & Hanski, I. (red.) 1991. Metapopulation Dynamics. - Academic Press, London.
- Gilpin, M.E. 1990. Extinction of a finite population in correlated environments. I: B. Shorrocks & I. Swingland (red). Living in a patchy environment. - Oxford Science Publ., Oxford, s 177-186.
- 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.
- Gjedrem, T., Gjøen, H. M. & Gjerde, B. 1991. Genetic origin of Norwegian farmed Atlantic salmon. - *Aquaculture* 98: 41-50.
- Gjershaug, J.O., Thingstad, P.G., Eldøy, S. & Byrkjeland, S. 1994. Norsk fugleatlas. - Norsk Ornitologisk Forening. Klæbu.
- Goodman, D. 1987a. The demography of chance extinction. I: Soulé, M. E. (ed.). Viable Populations for Conservation. - Cambridge Univ. Press, Cambridge: 11-34.
- 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. I: Perrins, C. M., Lebreton, J. D. and Hiron, G. J. M. (eds.) Bird Population Studies. - Oxford Univ. Press, Oxford: 594-633.
- Greenwood, J. J. D. 1995. A second silent spring. - *Trends Ecol. Evol.* 10: 264-266.
- Greenwood, P.H. 1980. Mating systems, philopatry, and dispersal in birds and mammals. - *Animal Behaviour* 28: 1140-1162.
- Gromadzka, J., Stawarczyk, T. & Tomialojc, L. 1985. Breeding waders in Poland. - *Wader Study Grp. Bull.* 43: 29-33.
- Hansen, L.O., Heibo, E. & Lønnve, O. 1993. Augustflygende mnemosynesommerfugler i Sogn og Fjordane! - *Insekt-nytt* 18 (2): 13-22.
- Hanski, I. & Gilpin, M. 1991. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. - *Biol. J. Linn. Soc.* 42: 3-16
- Hanski, I. & Gyllenberg, M. 1993. Two general metapopulation models and the core-satellite species hypothesis. - *American Naturalist* 142: 17-41.
- Hanski, I. 1991. Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations. - *Biol. J. Linn. Soc.* 42: 17-38
- 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. & Quinn, J.F. 1989. Correlated environments and the persistence of metapopulations. - *Oikos* 56: 293-298.
- Harrison, S. 1994. Metapopulations and conservation. - I P. J. Edwards, R. M. May & N. R. Webb (red.) Large-Scale Ecology and Conservation Biology. Blackwell Sci. Publ., Oxford: 111-128.
- 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.

- Hersteinsson, P., Angerbjørn, A., Frafjord, K., and Kaikusalo, A. 1989. The arctic fox in Fennoscandia and Iceland: management problems. - *Biol. Cons.* 49: 67-81.
- 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.
- Hill, M.O. & Gauch, H.G. 1980. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. - *Vegetatio* 42: 47-58
- Hill, M.O. 1979. DECORANA - A Fortran program for detrended correspondence analysis and reciprocal averaging. - Cornell Univ., Ithaca, New York
- Hindar, K. & T. Balstad. 1994. Salmonid culture and interspecific hybridization. - *Conserv. Biol.* 8: 881-882.
- Hindar, K. & B. Jonsson. 1995. Impacts of aquaculture and hatcheries on wild fish, pp. 70-87. *In* D. P. Philipp, J. M. Epifanio, J. E. Marsden & J. E. Claussen (Eds) Protection of Aquatic Biodiversity. Proceedings of the World Fisheries Congress, Theme 3. Oxford and IBH Publishing, New Delhi.
- Hindar, K. & J. Tufto. 1995. Dispersal and gene flow in migratory fish populations, p. 147. *In* Fifth Congress of the European Society for Evolutionary Biology. Edinburgh, 4-8 September 1995.
- Hindar, K., Ryman, N. & Utter, F. 1991. Genetic effects of cultured fish on natural fish populations. - *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48: 945-957.
- Hindar, K., Aagaard, K., Balstad, T., Braconnot, S., Descimon, H., Hammarstedt, O. & Hanssen, O. (in prep. a) Extreme genetic differentiation of a threatened butterfly, *Parnassius mnemosyne*, in western Europe.
- Hindar, K., Fjellstad, W., Aagaard, K. & Balstad, T. (in prep. b) Genetic structure of *Parnassius apollo* in Norway.
- Hindar, K., S. Engen, Ø. Bakke, L. P. Hansen & B. Jonsson. (in prep. c). Straying in salmonid fishes.
- Hultman, T., Stål, S., Hornes, E., and Uhlen, M. 1989. Direct solid phase sequencing of genomic and plasmid DNA using magnetic beads as support. - *Nucleic Acids Res.* 17: 4937-4947.
- Höglund, J. & Lundberg, A. 1987. Sexual selection in a monomorphic lek breeding bird: correlates of male mating success in the great snipe (*Gallinago media*). - *Behav. Ecol. Sociobiol.* 21: 211-216.
- Höglund, J. 1989. Sexual selection and the evolution of leks in great snipe *Gallinago media*. - Phd, University of Uppsala.
- Höglund, J., Kålås, J.A. & Fiske, P. 1992. The cost of secondary sexual characters in lekking Great snipe (*Gallinago media*). - *Behav. Ecol. Soc.* 30: 309-315.
- Insekt-Nytt. 1992. Medlemsblad for Norsk Entomologisk Forening. Årg. 17: 3-4.
- Islam, A. 1995. Statistical analysis of demographic and environmental stochasticity. - Cand. scient. thesis, Universitetet i Trondheim.
- Jongman, R.H.G., ter Braak, C.J.F. & van Tongeren, O.F.R. 1987. Data analysis in community and landscape ecology. - Pudoc Wageningen. 299s.
- Järvinen, A. 1987. Key-factor analyses of two Finnish hole-nesting passerines: comparisons between species and regions. - *Ann. Zool. Fennici.* 24: 275-280.
- Kaikusalo, A., and Angerbjørn, A. 1995. The arctic fox population in Finnish Lapland during 30 years, 1964-93. - *Ann. Zool. Fennici.* 32: 69-78.
- 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.
- Krogstad, S., Sæther, B.-E. & Solberg, E.J. 1996. Environmental and genetic determinants of reproduction in the house sparrow: a transplant experiment. - *J. Evol. Biol.* 9: 979 - 991.
- Kruskal, J.B. 1964a. Multidimensional scaling by optimizing goodness of fit to a nonmetric hypothesis. - *Psychometrica* 29: 1-27.
- Kruskal, J.B. 1964b. Nonmetric multidimensional scaling: a numerical method. - *Psychometrica* 29: 115-129.
- Kuresoo, A. & Leibak, E. 1994. Breeding status of snipes in Estonia and in the eastern Baltic region. - *IWRB Publ.* 31: 81-84.
- Kålås, J.A., Fiske, P. & Sæther, S.A. 1995. The effect of mating probability on risk-taking: An experimental study in lekking Great snipe. - *Am. Nat.* 146: 59-71.
- Kålås, J. A., Fiske, P. & Höglund, J. 1997. Food supply and breeding occurrence: the West European population of the lekking great snipe. - *J. Biogeo.* 24: 213-221.
- Lack, D. 1954. The natural regulation of animal numbers. - Oxford Univ. Press, Oxford.
- Lack, D. 1966. Population studies of birds. - Oxford Univ. Press, Ely House, London.
- Lacky, R. C., Petric, A., and Warneke, M. 1993. Inbreeding and Outbreeding in captive Populations of Wild Animal Species. - *In* The Natural history of Inbreeding and Outbreeding. Wilmsen Thornhill, N. ed. Univ. Chicago Press. Chicago. pp 352-374.
- 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., 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.
- Lande, R., Sæther, B.-E. & Engen, S. 1997. Threshold harvesting for sustainability of fluctuating resources. - *Ecology* 78: 1341-1350.
- Lande, R. & Barrowclough, G.F. 1987. Effective population size, genetic variation, and their use in population management. I: Soulé, M.R. (ed.). - *Viable Populations for Conservation*, Cambridge University Press, Cambridge: 87-124.
- 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.
- Lund, R. A., Østborg, G. M. & Hansen, L. P. 1996. Rømt oppdrettslaks i sjø- og elvefisket i årene 1989-1995. - NINA Oppdragsmelding 411: 1-16.
- Lura, H. & Sægrov, H. 1991. Documentation of successful spawning of escaped farmed female Atlantic salmon, *Salmo salar*, in Norwegian rivers. - *Aquaculture* 98: 151-159.
- Lynch, M. 1991. Analysis of population genetic structure by DNA fingerprinting. *In* DNA Fingerprinting: Approaches and Applications. Eds. Burke, T., Dolf, G., Jeffereys, A. J. and Wolff, R. Birkhauser Verlag, Berlin: 113-126.
- Lynch, M., Conery, J. & Bürger, R. 1995. Mutation accumulation and the extinction of small populations. - *American Naturalist* 146: 489-518.
- Løfaldli, L., Höglund, J., Kålås, J.A. & Fiske, P. 1989. Dobbelbekkasinens tilbakegang i Skandinavia - et historisk tilbakeblikk. - *Vår Fuglefauna* 12: 39-43.
- Løfaldli, L., Kålås, J.A. & Fiske, P. 1992. Habitat selection and diet of Great Snipe *Gallinago media* during breeding. - *Ibis* 134: 35-43.
- Mace, G.M. & Lande, R. 1991. Assessing extinction threats: toward a reevaluation of IUCN threatened species categories. - *Conserv. Biol.* 5: 148-157.
- Mace, G.M. 1995. Classification of threatened species and its role in conservation planning. - *In*: Lawton, J. H. & May, R.M. (eds.) Extinction Rates. Oxford University Press, Oxford: 197-213.
- Major, P. F. 1978. Predator prey interactions in two schooling fishes, *Caranx ignobilis* and *Stolephorus purpureus*. - *Anim. Behav.* 26: 760-777.
- 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.
- 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.
- May, R.M. 1981. Models for single populations. - *In*: May, R.M. (ed), Theoretical Ecology. 2nd edition. Blackwell, London: 5-29.
- 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*). *In*: Sibly, R. M. & Smith, R. H. (eds.). Behavioural ecology. Ecological consequences of adaptive behaviour. Blackwell Sci. Pub. Oxford: 353-373.
- McCleery, R. H. & Perrins, C. M. 1988. Lifetime reproductive success of the great tit, *Parus major*. *In*: Clutton-Brock, T.H. (ed). Reproductive success. University of Chicago Press, Chicago: 136 - 153.
- MacDonald, D.W. 1983. Predation on earthworms by terrestrial vertebrates. - *In* Satchell, J.E. (ed). Earthworm Ecology. Chapman & Hall, London.
- Mills, N.J. 1983. The natural enemies of scolytids infesting conifer bark in Europe in relation to the biological control of *Dendroctonus* spp. in Canada. - *Biocon. News and Inf.* 4: 305-328
- Minchin, P. 1987. An evaluation of the relative robustness of techniques for ecological ordination. - *Vegetatio* 69: 89-107.
- Mjølnerød, I. B., U. H. Refseth, E. Karlsen, T. Balstad, K. S. Jakobsen & K. Hindar. (in prep.). Genetic differences between wild and farmed Atlantic salmon (*Salmo salar*) revealed by three classes of genetic markers.
- Moreau, R.E. 1944. Clutch-size: a comparative study, with special reference to African birds. - *Ibis* 86:286-347.
- Muirhead-Thomson, R.C. 1991. Trap Responses of Flying Insects. The influence of Trap Design on Capture Efficiency. - Academic Press limited 24/28 Oval Road, London NW1 7DX.
- Murton, R. K. & Westwood, N. J. 1977. Avian breeding cycles. - Clarendon Press. Oxford.
- Nei, M. 1987. Molecular Evolutionary Genetics. - Columbia University Press, New York.
- 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.
- Nordisk ministerråd. 1983. Metoder til overvågning af fuglelivet i de nordiske lande. - Miljørapport 1983:1
- Nunney, L. & Elam, D.B. 1994. Estimating the effective population size of conserved populations. - *Conserv. Biol.* 8: 175-184.
- 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.

- Odland, A., Bevanger, K., Fremstad, E., Hanssen, O., Reitan, O. & Aagaard, K. 1992. Fjellskog i Sør-Norge: biologi og forvaltning. - NINA Oppdragsmelding 123: 1-90
- Ophelm, M. 1949. To dagsommerfugler med vestlig utbredelse i Norge. - Univ. Bergen, Årbok 1948. - Naturvid. Rekke No 5: 1-11.
- Owen-Smith, N. 1988. Megaherbivores. - Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Packer, C., & Pusey, A. E. 1993. Dispersal, Kinship and Inbreeding in African Lions. In: The Natural history of Inbreeding and Outbreeding. Wilmsen Thornhill, N. ed. Univ. Chicago Press. Chicago. Pp. 375-391.
- Panchenco, V.G. 1985. Great Snipe. In: Migration of birds of Eastern Europe and Northern Asia, Gruiformes - Charadriiformes. Acad. of Sciences of the USSR. Moscow.
- 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.
- Prestrud, P. 1992. Arctic foxes in Svalbard: Population Ecology and Rabies. Dr. Phil. Thesis, Norsk Polarinstittutt, Oslo. 216 pp.
- 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.
- Quinn, J.F. & Hastings, A. 1987. Extinction in subdivided habitats. - Cons. Biol. 1: 198-208.
- Refseth, U. H., Mjølnerød, I. B. & Jakobsen, K. S. 1994. Improved multilocus DNA fingerprinting pattern of Atlantic salmon (*Salmo salar*) using a M13 probe containing both tandem repeat regions. - Molec. Marine Biol. Biotechnol. 3: 347-354.
- 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.
- Ringsby, T.H., Sæther, B.-E. & Solberg, E.J. 1998. Factors affecting juvenile survival in House Sparrow (*Passer domesticus*). - J. Avian Ecol. 29: 241-247.
- Ryman, N., F. Utter & K. Hindar. 1995. Introgression, supportive breeding, and genetic conservation, pp. 341-365. In: J. D. Ballou, M. Gilpin & T. J. Foose (Eds). Population Management for Survival and Recovery: Analytical Methods and Strategies in Small Population Conservation. - Columbia University Press, New York.
- SAS Inst. 1990. SAS/STAT User's Guide: Volume 2, GLM-VARCOMP. - Sas Inst. Inc., Cary, NC.
- Seufert, W. 1990. Untersuchungen zur Ökologie des Schwarzen Apollo (*Parnassius mnemosyne* L.; Lepidoptera: Papilionidae) in der Rhön. - Diplomarbeit an der Julius-Maximilians-Universität Würzburg, Fakultät für Biologie.
- Shaffer, M. L. 1981. Minimum population sizes for species conservation. BioSci. 31: 131-134.
- Shaffer, M.L. 1987. Minimum viable populations: coping with uncertainty. I: Soulé, M.E. (ed.) Viable populations for conservation, pp. 69-86. - 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. 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. I: Cherrett, J.M. (ed.) Ecological concepts. - Blackwell Sci. Pub., pp. 197-241.
- Skogland, T. 1989. Natural selection of wild reindeer life history traits by food limitation and predation. - Oikos 55: 101-110.
- Slatkin, M. 1987. Gene flow and the geographic structure of natural populations. - Science 236: 787-792.
- Slatkin, M., Hindar, K. & Michalakis, Y. 1995. Processes of genetic diversification - I V. H. Heywood (red.) Global Biodiversity Assessment. United Nations Environmental Programme (UNEP), Nairobi, og Cambridge University Press, Cambridge: 213-225.
- Smith, H. G. & Wettermark, K.J. 1995. Heritability of nestling growth in cross-fostered European Starlings *Sturnus vulgaris*. - Genetics 141: 657-665.
- Solberg, E. J. & Sæther, B.-E. 1994. Male traits as life-history variables: annual variation in body mass and antler size in moose (*Alces alces*). - J. Mammal. 75: 1069-1079.
- Southern, H. N. 1970. The natural control of a population of tawny owls (*Strix aluco*). - J. Zool. Lond. 162: 197-285.
- Stacy, J. E., Refseth, U. H., Thoresen, M., Anker Ims, R., Stenseth, N. Chr., & Jakobsen, K. 1994. Genetic variability among root voles (*Microtus oeconomus*) from different geographic regions: populations can be distinguished by DNA fingerprinting. - Biol. J. Linn. Soc. 52: 273-286.
- Stearns, S. C. 1992. The evolution of life histories. - Oxford University Press, Oxford.
- Stokes, T.K., McClade, J.M. & Law, R. 1993. The exploitation of evolving resources. - Lecture Notes in Biomathematics 99, Springer-Verlag, Berlin.
- Strand, O. et al. in press. Home range use and social organisation of the arctic fox. In prep. for publication in J. Mamm.
- Strand, O., Jakobsen, K., Skogland, T. & Mjølnerød, I. 1994. Erfaringer fra prosjektet «Populasjonsetiske effekter av økologisk isolasjon, fjellrev som bevaringsbiologisk modellart. I. Tømmerås, B. Å. red. Fagseminar i forskningsprogrammet på biologisk mangfold, 22-23.9.1994. - NINA Oppdragsmelding 305: 1-27.
- Suttie, J. M., and Kay, 1983. The influence of nutrition and photoperiod on the growth of antlers of young red deer. Pp. 61-71 In: R. D. Brown (ed), Antler Development in Cervidae, Caesar Kleberg Wildlife Res. Inst., Kingsville, TX.
- Svensson, L. 1992. Identification guide to European passerines. - Naturhistoriska Riksmuseer, Stockholm.
- 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. - Am. Nat. 144: 285-299.
- Sæther, B.-E. & Engen, S. 1997. Forvaltning av små bestander. En teoretisk bakgrunn. - NINA Fagrapport 24: 1-39.
- Sæther, B.-E., Engen, S. & Lande, R. 1996a. Density-dependence and optimal harvesting of fluctuating populations. - Oikos 77: 217-226.
- Sæther, B.-E., Ringsby, T.H. & Røskaft, E. 1996b. Life history variation, population processes and priorities in species conservation: towards a reunion of research paradigms. - Oikos 77: 217-226.
- Sæther, B.-E., Engen, S., Islam, A., McCleery, R. & Perrins, C.M. 1998. Environmental stochasticity and extinction risk in a population of a small songbird, the great tit. - Am. Nat. 151: 441-450.
- Sæther, B.-E., Solbraa, K., Sødal, D.P. & Hjeljord, O. 1992. Sluttrapport Elg-Skog-Samfunn. - NINA Forskningsrapport 28: 1-153.
- Templeton, A. R. 1986. Coadaptation and outbreeding depression. I M. E. Soulé (red.) Conservation Biology: the Science of Scarcity and Diversity. - Sinauer, Sunderland, MA: 105-116.
- Thomas, C. D. 1994. Local extinctions, colonizations and distributions: habitat tracking by British butterflies. I S. R. Leather, A. D. Watt, N. J. Mills & K. F. A. Walters (red.) Individuals, Populations and Patterns in Ecology. Intercept, Andover, Hampshire: 319-336.
- Tomkovich, P. S. 1992. Breeding-range and population changes of waders in the former Soviet Union. - Brit. Birds 85: 344-365.
- Tufto, J., Engen, S. & Hindar, K. 1996. Inferring patterns of migration from gene frequencies under equilibrium conditions. - Genetics 144: in press.
- Tveit, L. & Hauge, E. 1982. Notes on *Micragus herbigradus* (Blackwall) and *M. aperus* (O.P. Cambridge) in Norway (Araneae). - Fauna Norv. Ser. B. 30: 34-38
- Tømmerås, B.Å. & Breistein, J. 1995. Fragmenteringsforsøk i barskog. Problemstillinger og metoder samt resultater fra feltsongen 1994. - NINA Oppdragsmelding 342: 1-43
- Tømmerås, B.Å. 1994. Biologisk kontroll av skadeinsekter i skog. Muligheter og økologiske konsekvenser. - NINA Oppdragsmelding 247: 1-33
- Tømmerås, B.Å., Hofgaard, A., Wilmann, B. & Breistein, J. 1996. Fragmenteringsforsøk i granskog. Rapport etter sesongen 1995. - NINA Oppdragsmelding 402: 1-35.
- Valberg, N. N. 1993. Genetic and endocrinological factors influencing reproduction in blue foxes. Dr. Sci. Thesis. Department of Anim. sci. Agricultural Univ. of Norway, Ås.
- van Dorp, D. & Opdam, P.F.M. 1987. Effects of patch size, isolation and regional abundance on forest bird communities. - Landscape Ecol. 1: 59-73
- 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.
- Vassart, G., Georges, M., Monsieur, R., Brocas, H., Lequarre, AS., Christophe, D. 1987. A sequence in M13 phage detects hypervariable minisatellites in human and animal DNA. - Science 235: 683-684.
- Vuorinen, J. & Berg, O. K. 1989. Genetic divergence of anadromous and nonanadromous Atlantic salmon (*Salmo salar*) in River Namsen, Norway. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 46: 406-409.
- 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.
- Wetton, J.H. Carter, RE. Parkin, DT., Walters, D. 1987. Demographic study of wild house sparrow populations by DNA fingerprinting. - Nature 327: 147-149.
- Wiens, J.A., Stenseth, N.C., Van Horne, B. & Ims, R.A. 1993. Ecological mechanism in landscape ecology. - Oikos 66: 369-380.
- Wilson, E. O. & Willis, E. O. 1975. Applied biogeography. - I: Cody, M. L. & Diamond, J. M.(eds). Ecology & Evolution of Communities. Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts, pp. 522-534.
- Wright, S. 1951. The genetical structure of populations. - Ann. Eugenics 15: 323-354.
- Wright, S. 1978. Evolution and the Genetics of Populations. Vol. 4. Variability within and among Natural Populations. - University of Chicago Press, Chicago.
- Yoon, C.K. 1993. Counting creatures great and small. - Science 260: 620-622
- Aagaard, K. & Hanssen, O. 1989. Population studies of *Parnassius mnemosyne* (Lepidoptera) in Sunndalen, Norway. - I: Future of Butterflies in Europe: Strategies for survival. Wageningen: 160-166.
- Aagaard, K. 1995. Sommerfugler - i norsk og nord-europeisk natur. - I K. H. Brox (red.) Natur 1995. Tapir forlag, Trondheim: 167-177.
- Aagaard, K., Hindar, K., Hanssen, O. & Balstad, T. (in prep.). Metapopulation genetics and dynamics of the Clouded apollo *Parnassius mnemosyne* (Lepidoptera).

Vedlegg 1

Publikasjoner fra programmet

- Engen, S., Bakke, Ø. & Islam, A. 1998. Demographic and environmental stochasticity: concepts and definitions. - *Biometrics* 54: 39 – 45.
- Engen, S., Lande, R. & Sæther, B.-E. 1997. Harvesting strategies for fluctuating populations based on uncertain population estimates. - *J. theor. Biol.* 186: 201 – 212.
- Fiske, P. 1990. Makevalgsmekanismer hos dobbeltbekkasin (*Gallinago media*): makevalg på grunn av hannkvalitet eller territoriekvalitet. - *Cand. Scient, Univeristetet i Trondheim.*
- Fiske, P. 1994. Sexual selection in the lekking great snipe (*Gallinago media*): Male mating success and female behaviour at the lek. *Dr.scient. Univ. i Trondheim.*
- Fiske, P. 1994. Sexual selection in the lekking Great snipe (*Gallinago media*). - *J. Orn.* 135: 460.
- Fiske, P., Kålås, J.A. & Sæther, S.A. 1994. Correlates of male mating success in the lekking great snipe (*Gallinago media*). - *Behav. Ecol.* 5: 210-218.
- Fiske, P. & Kålås, J. A. 1995. Mate sampling and copulation behaviour of great snipe females. - *Animal Behav.* 49: 209-219.
- Fiske, P., Kålås, J.A. & Sæther, S.A. 1996. Do female Great snipe copy each other's mate choice? - *Animal Behav.* 51: 1355-1362.
- Gjul, J.M. 1996. Hvorfor viser dobbeltbekkasinhanner frem stjerten sin? - *Cand. Scient, Univeristetet i Trondheim.*
- Hindar, K. 1992. Conservation and sustainable use of Atlantic salmon, pp. 168-185. In O. T. Sandlund, K. Hindar & A. H. D. Brown (Eds). *Conservation of Biodiversity for Sustainable Development.* - Scandinavian University Press, Oslo.
- Hindar, K. & L'Abée-Lund, J. H. 1992. Identification of hatchery-reared and wild Atlantic salmon juveniles based on examination of otoliths. - *Aquacult. Fish. Manage.* 23: 235-241.
- Hindar, K. 1992. Hva er en fiskestamme?, pp. 97-107. In A. H. Erlandsen (Ed.) *Fiskesymposiet. Februar 1992. Vassdragsregulantenenes forening, Asker.*
- Hindar, K. 1993. Rømt oppdrettslaks - et modellsystem for miljøvirkninger av bioteknologi, pp. 42-45. In H. B. H. Drage, J. Husby & H. Eliassen (Eds.) *Bioteknologi. Direktoratet for naturforvaltning, Trondheim.*
- Hindar, K. 1994. Fiskeutsettinger og genetik. - *Fauna (Oslo)* 47: 89-93.
- Hindar, K. & Balstad, T. 1994. Salmonid culture and interspecific hybridization. - *Conserv. Biol.* 8: 881-882.
- Hindar, K. 1995. Ecological and genetic effects of transgenic fish, pp. 233-244. In Council of Europe. *Pan-European Conference on the Potential Long-Term Ecological Impact of Genetically Modified Organisms.* Council of Europe Press, Strasbourg.
- Hindar, K. & Jonsson, B. 1995. Impacts of aquaculture and hatcheries on wild fish, pp. 70-87. In D. P. Philipp, J. M. Epifanio, J. E. Marsden & J. E. Clausen (Eds) *Protection of Aquatic Biodiversity. Proceedings of the World Fisheries Congress, Theme 3.* Oxford and IBH Publishing, New Delhi.
- Hindar, K. & Tufto, J. 1995. Dispersal and gene flow in migratory fish populations, p. 147. In *Fifth Congress of the European Society for Evolutionary Biology.* Edinburgh, 4-8 September 1995.
- Hindar, K. 1996. Introductions at the level of genes and populations, pp. 81-85. In Sandlund, O. T., Schei, P. J. & Viken Å. (Eds.) *Proceedings of the Norway/UN Conference on Alien Species, 1-5 July 1996.* Directorate for Nature Management/Norwegian Institute for Nature Research, Trondheim.
- Hindar, K. 1996a. Bruk/utsetting av genmodifisert fisk, - spredningsrisiko og økologisk risiko, pp. 37-40. In *Rapport fra Bioteknologinemnda åpne møte 15. september 1995.* Bioteknologinemnda, Oslo.
- Hindar, K. 1996b. Vill laks - eller forvillet laks? - *Verdens Natur* 11(2): 34-35.
- Hindar, K. 1996c. Driver vi «genetisk forurensning» av villaksen? - *Norsk Fiskeoppdrett* 20A: 24-25.
- Hindar, K. 1996d. Forvillet oppdrettslaks kan bli det vildeste du får. - *Bellona Magasin* 7-1996: 20-22.
- Hindar, K. 1996e. Stamfiske og utsettinger: noen genetiske vurderinger, pp. 133-137. In *Fiskesymposiet 1996 - foredragssamling.* EnFo Publ. 128-1996. Energiforsyningens Fellesorganisasjon, Lysaker.
- Höglund, J., Kålås, J.A. & Løfaldli, L. 1990. Sexual dimorphism in lekking Great Snipe. - *Ornis Scand.* 21: 1-6.
- Höglund, J., Kålås, J.A. & Fiske, P. 1992. The cost of secondary sexual characters in lekking Great snipe (*Gallinago media*). - *Behav. Ecol. Soc.* 30: 309-315.
- Jonsson, B. (Ed.), Balstad, T., Fleming, I., Hansen, L. P., Heggberget, T. G., Hindar, K., Lund, R., Bysveen Mjølnerød, I., Økland, F., Lura, H., Grahl-Nielsen, O. & Skaala, Ø. 1995. Rømt oppdrettslaks - effekter på ville bestander, pp. 5-13. In *Miljøvirkninger av havbruk: sluttrapport 1990-1994.* Norges Forskningsråd, Oslo.
- Krogstad, S., Sæther, B.-E. & Solberg, E.J. 1996. Environmental and genetic determinants of reproduction in the house sparrow: a transplant experiment. - *J. Evol Biol.* 9: 979 – 991.
- Kålås, J.A. & Løfaldli, L. 1987. On the significance of good physical condition in lekking Great Snipe *Gallinago media* males. - *Fauna Norv. Ser. C. Cinclus* 10: 61.
- Kålås, J.A., Løfaldli, L. & Fiske, P. 1989. Effects of radio packages on great snipe during breeding. - *J. Wildl. Manag.* 53: 1155-1158.
- Kålås, J.A., Fiske, P. & Sæther, S.A. 1995. The effect of mating probability on risk-taking: An experimental study in lekking Great snipe. - *Am. Nat.* 146: 59-71.
- Kålås, J.A., Koresoo, A., Luigujoe, L. & Svartaas, S.L. 1997. Morphometrical comparison between Estonian and Norwegian Great Snipes (*Gallinago media*). - *Proc. Estonian Acad. Sci. Biol. Ecol.* 46: 115-122.
- Kålås, J. A., Fiske, P. & Höglund, J. 1997. Food supply and breeding occurrence: the West-European population of the lekking great snipe (Aves). - *J. Biogeogr.* 24:213-221.
- 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.
- Lande, R., Sæther, B.-E. & Engen, S. 1997. Threshold harvesting for sustainability of fluctuating resources. - *Ecology* 78: 1341-1350.
- Løfaldli, L., Höglund, J., Kålås, J.A. & Fiske, P. 1989. Dobbeltbekkasinens tilbakegang i Skandinavia - et historisk tilbakeblikk. - *Vår Fuglefauna* 12: 39-43.
- Løfaldli, L., Kålås, J.A. & Fiske, P. 1992. Habitat selection and diet of Great Snipe *Gallinago media* during breeding. - *Ibis* 134: 35-43.
- Mjølnerød, I. B., Refseth, U. H., Karlsen, E., Balstad, T., Jakobsen, K. S. & K. Hindar. 1997. Genetic differences between two wild and one farmed population of Atlantic salmon (*Salmo salar*) revealed by three classes of genetic markers. - *Hereditas* 127: 239-248.
- Refseth, U. H., Mjølnerød, I. B., & Jakobsen, K. S. 1994. Improved multilocus DNA fingerprinting pattern of Atlantic salmon (*Salmo salar*) using a M13 probe containing both tandem repeat regions. *Mol. Mar. Biol. Biotechnol.* 3: 347-354.
- Ryman, N., F. Utter & K. Hindar. 1995. Introgression, supportive breeding, and genetic conservation, pp. 341-365. In J. D. Ballou, M. Gilpin & T. J. Foose (Eds). *Population Management for Survival and Recovery: Analytical Methods and Strategies in Small Population Conservation.* - Columbia University Press, New York.
- Solberg, E. J. & Sæther, B.-E. 1993. Fluctuating asymmetry in the antlers of moose (*Alces alces*): does it signal male quality? - *Proc. R. Soc. Lond. B* 254: 251-255.
- Solberg, E. J. & Sæther, B.-E. 1994. Male traits as life-history variables: annual variation in body mass and antler size in moose (*Alces alces*). - *J. Mammal.* 75: 1069-1079.
- Solberg, E.J. & Ringsby, T.H. 1996. Hybridisation between house sparrow *Passer domesticus* and tree sparrow *Passer montanus*. - *Journal für Ornithologie* 137: 525-8.
- Solberg, E.J. & Ringsby, T.H. 1997. Does male badge size signal status in small island populations of house sparrows, *Passer domesticus*? *Ethology* 103: 177-186.
- Steen, J.B., Tøien, Ø. & Fiske, P. 1991. Metabolic adaptations to hypothermic in snipe hatchlings (*Gallinago media*). *J. Comp. Physiol. B.* 161: 155-158.
- Stewart, I.R.K., Ringsby, T.H. & Solberg, E.J. 1997. Absence of haematozoa in passerines from a Norwegian archipelago. *Ornis Fenn.* 74: 201-203.
- Sæther, S. A. 1993. Why do female Great snipe make display calls at the lek. - *Cand. scient theses. Universitetet i Trondheim.*
- Sæther, S. A. 1994. Vocalization of female Great Snipe *Gallinago media* at the lek. - *Ornis Fenn.* 71: 11-16.
- Sæther, S.A., Kålås, J.A. & Fiske, P. 1994. Age determination of breeding shorebirds: Quantification of feather wear in the lekking Great snipe. - *Condor* 96: 959-972.
- Sæther, B.-E. & Engen, S. 1997. Forvaltning av små bestander. En teoretisk bakgrunn. - *NINA Fagrapport* 24: 1-39.
- Sæther, B.-E., Engen, S. & Lande, R. 1996a. Density-dependence and optimal harvesting of fluctuating populations. - *Oikos* 77: 217-226.
- Sæther, B.-E., Ringsby, T.H. & Røskaft, E. 1996b. Life history variation, population processes and priorities in species conservation: towards a reunion of research paradigms. - *Oikos* 77: 217- 226.
- Sæther, B.-E., Engen, S., Islam, A., McCleery, R. & Perrins, C.M. 1998. Environmental stochasticity and extinction risk in a population of a small songbird, the great tit. - *Am. Nat.* 151: 441-450.
- Tufto, J., Engen, S. & Hindar, K. 1996. Inferring patterns of migration from gene frequencies under equilibrium conditions. - *Genetics* 144: 1911-1921.
- Tufto, J., Solberg, E.J. & Ringsby, T.H. 1998. Statistical models of transitive and intransitive dominance structures. - *Anim. Behav.* 55: 1489-1498.
- Tømmerås, B.Å. (1994) Insekter i kystgranskog. I: *Kystgranskogen i Midt-Norge.* - Rapport fra konferanse i Namsos, 2.-3. juni 1994. Fylkesmennene i Nord- og Sør-Trøndelag
- Tømmerås, B.Å. (1996) *Biodiversitet i barskog. I: Gunnerød, T.B. (red.) - NINA-NIKU Årsmelding 1995, s 17.*
- Tømmerås, B.Å. (1997) *Fragmentering av granskog. Skog og Miljø i Trøndelag. - Høgskogen i Nord-Trøndelag (HINT), arbeidsrapport.*
- Tømmerås, B.Å. & Breistein, J. (1995) *Fragmenteringsforsøk i barskog. Problemstillinger og metoder samt resultater fra feltsongen 1994.* - NINA Oppdragsmelding 342: 1-43.
- Tømmerås, B.Å., Hofgaard, A., Wilmann, B. & Breistein, J. (1996) *Fragmenteringsforsøk i granskog. Rapport etter sesongen 1995.* - NINA Oppdragsmelding 402: 1-35.
- Tømmerås, B.Å., Ødegaard, F., Breistein, J., Wilmann, B. & Gjershaug, J.O. (1997) *Fragmenteringsforsøk i granskog, Mosvikprosjektet.* - NINA Oppdragsmelding 488: 1-33.
- Utter, F., Hindar, K. & Ryman, N. 1993. Genetic effects of aquaculture on natural salmonid populations, pp. 144-165. In K. Heen, R. L. Monahan & F. Utter (Eds). *Salmon Aquaculture.* Fishing News Books, Blackwell Scientific Publications, Oxford.

The background is a textured, painterly landscape. The upper portion is a deep blue sky with some white, cloud-like or brushstroke-like textures. The lower portion consists of rolling green hills and fields, also rendered with a textured, brushstroke-like quality. The overall style is reminiscent of a watercolor or oil painting with a heavy, grainy texture.

La fremtiden gå i arv!

ISSN 0804-421X
ISBN 82-426-0948-9