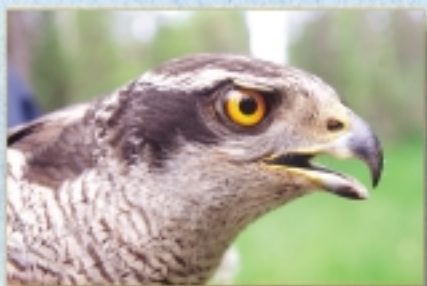


NINAs strategiske instituttprogrammer 1996-2000

Bevaring av biodiversitet
- fra gener til landskap
Sluttrapport



NINA Temahefte 17



NINAs strategiske instituttprogrammer
1996-2000

Bevaring av biodiversitet
- fra gener til landskap
Sluttrapport

NINA Temahefte 17

NINAs strategiske instituttprogrammer 1996-2000: Bevaring av biodiversitet - fra gener til landskap. Sluttrapport. - NINA Temahefte 17: 1-125.

Trondheim, oktober 2001

ISSN 0804-421X
ISBN 82-426-1176-9

Forvaltningsområde:
Bevaringsbiologi
Conservation biology

Rettighetshaver ©:
NINA•NIKU Stiftelsen for naturforskning og kulturminneforskning

Publikasjonen kan siteres fritt med kildeangivelse

Redaksjon:
Kjetil Hindar
Bror Jonsson
NINA•NIKU

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

Trykk:Trykkerihuset Skipnes

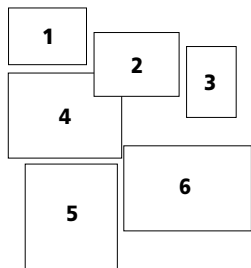
Opplag: 600

Trykt på miljøpapir

Kontaktadresse:
NINA•NIKU
Tungasletta 2
7485 Trondheim
Tel: 73 80 14 00
Fax 73 80 14 01
<http://www.ninaniku.no>

Omslagsfoto:

- 1: Torgeir Nygård
- 2: Dag H. Karlsen
- 3: Gunn Paulsen
- 4: Dag H. Karlsen
- 5: Christina Skarpe
- 6: Bjørn Ove Johnsen



NINAs strategiske instituttprogrammer 1996-2000

I perioden 1996-2000 har NINA gjennomført tre instituttprogrammer. Programmene, som har bestått av langsiktig og målrettet forskning, framkom gjennom dialog mellom NINA, Basisbevilgningsutvalget under Norges Forskningsråd og Direktoratet for naturforvaltning (DN). For NINA er de strategiske programmene grunnleggende for opprettholdelse og videreutvikling av fagkompetansen rettet mot miljøforvaltningen. Gjennom programmene styrkes fagkompetansen innen områder der NINA tradisjonelt har vært sterke. De gir også mulighet til å videreutvikle kompetansen innen nye områder der forvaltningen trenger naturforskning. Dette har vært gjort både gjennom kompetanseoppbygging av egne forskere og teknisk ansatte og rekruttering av nye medarbeidere der dette har vært nødvendig eller ønskelig. I programmene har man lagt vekt på å publisere resultatene i internasjonale fora etterhvert som de har framkommet, 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 tre programmene har omhandlet systemøkologiske virkninger av naturinngrep, bevaringsbiologi og høsting fra naturlige dyrestander. Gjennom en rekke på tre rapporter gir vi herved en samlet framstilling 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 studiene 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 er viktige i NINAs nasjonale og internasjonale forskningssamarbeid. Den økonomiske støtten har også vært flersidig. Mange av delprosjektene har fått ekstern økonomisk støtte, f.eks. fra Forskningsrådet, EU og/eller forvaltningen i tillegg til den støtten som programmene har gitt. Dette har økt omfanget av prosjektene, og gitt dem nyttig kvalitetssikring underveis 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 internasjonalt perspektiv. Denne flersidigheten ved finansieringen har vært vesentlig for å gi prosjektene det volumet som har vært nødvendig for gjennomføringen av moderne miljøforskningsprogrammer. Vi mener dette er en god modell som har vært brukt i alle de instituttprogrammene NINA har drevet.

Det er vårt håp og tro at forvaltningen og samfunnet for øvrig vil finne sluttrapportene nyttige og interessante. Ønsker man imidlertid å gå dypere inn i enkeltresultatene henvises det til de vitenskapelige publikasjonene som kommer ut fra programmene. Rapportene er gitt en populær form, og man har i liten grad valgt å gå inn på metodikk, forsøksbetingelser og statistisk analyse. Dette blir bare gitt i de separate artiklene som publiseres fra delprosjektene.

Koordinator for igangsetting, gjennomføring og rapportering av de strategiske instituttprogrammene i NINA er forskningssjef Bror Jonsson.

Det er med stor glede NINAs forskere gir denne oppsummeringen, og de vil samtidig rette en stor takk til alle de som har bidratt til å gjøre prosjektene vellykket.

Tor G Heggberget
direktør

Referat

NINAs strategiske instituttprogrammer 1996-2000: Bevaring av biodiversitet - fra gener til landskap. Sluttrapport. - NINA Temahefte 17: 1-125.

NINAs instituttprogram «Bevaring av biodiversitet - fra gener til landskap» hadde som hovedmålsetning å utvikle metoder for sårbarhetsvurderinger av bestander, arter og biologiske samfunn. Forskningstemaer for instituttprogrammet har vært a) små og isolerte bestanders biologi, b) effekter av fragmentering, c) effekter av introduksjoner og d) utvikling av sårbarhetsanalyser. Disse temaene er studert på ulike organisasjonsnivåer fra gener til landskap.

Genetisk variasjon mellom individer av en art danner grunnlaget for mangfoldet av arter og i siste instans for mangfoldet i biologiske samfunn og økosystemer. Vi har studert genetisk mangfold hos utvalgte arter av rovdyr, fisk, sommerfugler og strandplanter. Sentrale temaer har vært dokumentasjon av genetisk va-

riasjon innen bestander og genetisk differensiering mellom bestander, og mekanismer for opprettholdelse av genetisk variasjon hos små bestander.

Bjørnens genetiske situasjon er komplisert i Skandinavia. Bestanden består av to svært forskjellige enheter når det gjelder mitokondrie-DNA, noe vi tolker som et resultat av innvandring fra sør og nordøst etter den siste istiden. Dessuten består den av fire forskjellige genetiske enheter når det gjelder kjerne-DNA, noe som vi mener er et resultat av at arten overlevde i fire områder under utryddelsesforsøket. Sveriges målsetting er å tillate disse fire bjørnebestandene å øke i utbredelse og vokse sammen. I dagens situasjon anbefaler vi at forvaltningen fortsatt tar utgangspunkt i de fire bestandene, som er geografisk, demografisk og genetisk forskjellige.

Fra midten av 1800-tallet og fram til 1970-tallet ble bestanden av jerv (*Gulo gulo*) i Skandinavia kraftig redusert som ledd i offentlige program for bekjempelse av rovdyr. Etter at fredninger og jaktrestriksjoner ble innført på 1970- og 1980-tallet, økte jerven igjen i utbredelse og antall. Genetiske prøver ble samlet inn fra Nord-Sverige, Nord-Norge og Sør-Norge fra perioden før og etter 1970. Analyser av kjerne-DNA (mikrosatellitter) viser at det er svært liten genetisk variasjon hos skandinaviske jerver sammenlignet med jerver fra Nord-Amerika. Dette kan skyldes tidligere eller mer nylige flaskehalseffekter ved at få individer har dannet utgangspunktet for dagens bestander. På tross av den lille genetiske variasjonen, er det forskjeller mellom de ulike innsamlingsområdene. Dette tyder på at det er en begrenset utveksling av gener mellom bestandene. Den observerte oppdelingen mellom bestandene tilsier aktsomhet i forvaltningen når det utstedes lisenser og fellingstillatelser, spesielt for den relativt isolerte bestanden av jerv i Sør-Norge.

Nye DNA-teknikker gjør det mulig å studere genetisk dynamikk i gammelt materiale, slik som museumspreparater og tørkede fiskekjell. Lakseskjell er brukt i økologisk analyse gjennom hele 1900-tallet i Norge, og fins lagret i store mengder. Vi isolerte DNA fra skjell fra Tovdalselva på Sørlandet fra 1910 og 1950-tallet (før og under forsuring) og 1997 (etter kalking). De to første stikkprøvene viste små genetiske forskjeller, mens de to sistnevnte viste signifikante genetiske forskjeller på linje med forskjeller mellom bestander. Vi kan derved vise at laksen døde ut i elva som følge av forsuring og at elva nå koloniseres av laks fra andre steder.

Fire arter av sommerfugler i slekten *Coenonympha* er analysert med enzymelektroforese. To av artene (*hero* og *arcania*) har en begrenset utbredelse i Norge, og de to andre (*tullia* og *pamphilus*) har en vid utbredelse. Vi fant signifikant genetisk differensiering over korte geografiske avstander hos alle artene, og en sammenheng mellom graden av genetisk variasjon og levedyktighet mellom arter, men ikke innen arter. Både graden av genetisk variasjon og graden av lokal genetisk differensiering så ut til å variere mellom geografiske regioner hos de best studerte artene. En forvaltningsmessig konklusjon er at sikring av flere nærliggende habitater vil være en styrke for bestandene av den truede herosommerfuglen, og generelt, at en forvaltning som kombinerer tiltak innenfor og utenfor verneområder, vil bidra til å sikre eksistensen til en rekke landlevende, virvelløse dyr.



Foto: Roar Lund

Genetisk analyse av tre sjeldne strandplanter i Oslofjorden er foretatt ved hjelp av enzyrnelektroforese. To av artene, gul hornvalmue (*Glaucium flavum*) og østersurt (*Mertensia maritima*) har gjennomgått en reduksjon i antall bestander de siste 100 år, mens strandkål (*Crambe maritima*) har hatt en betydelig framgang i den samme perioden. For de to artene i tilbakegang ble det ikke funnet genetisk variasjon i de undersøkte enzymene. En mulig årsak til liten genetisk variasjon antas å være at området ligger i utkanten av artenes utbredelsesområde. For strandkål ble det påvist stor genetisk variasjon. Variasjonen var minst i den nordlige delen av fjorden; et område som først nylig er kolonisert av arten. Koloniseringen her har sannsynligvis skjedd gjentatte ganger via havspredning, men dette har ennå ikke ført til like høy variasjon som i fjordens sørlige deler.

I bevaringsprogrammer er det i stor grad fokusert på bevaring av genetisk variasjon som sådan, slik den kan måles med molekylærgenetiske markører. Flere og flere avlsprogrammer i zoologiske hager og lignende benytter slike markører for å måle suksess. Imidlertid er det mulig at slike programmer overser dyrenes fitness, som er av stor viktighet når de en gang skal reintroduseres i naturen. Målet med ett prosjekt har vært å undersøke fitnesskonsekvenser av avl av organismer i fangenskap. Vi bruker guppier fra Trinidad (*Poecilia reticulata*) som en modellorganisme på grunn av deres raske generasjonstid, og sammenligner avlsprogrammer som har som mål å maksimere genetisk variabilitet med programmer som tilfeldig bestemmer parringer eller også lar organismene selv bestemme partner ("fri parring"). Effektiviteten til de ulike programmene kvantifiseres som opprettholdelse av genetisk variasjon og mer viktig: opprettholdelse av fitness, inkludert avkommets overlevelse, hunnenes fekunditet, parringssuksess, morfologi og endringer i naturlige atferdsmønstre (f.eks. respons til risiko, kurtisering). På grunn av det langvarige tidsperspektivet i dette prosjektet (7-9 generasjoner) er det fremdeles pågående.

For å bevare artene må vi forstå hvordan de har oppstått og hvordan vi på enklest og best mulig måte kan gjenkjenne dem i naturen. Både sommerfugler og fugler har ofte påfallende farge-tegninger og andre ytre trekk som det er nærliggende å bruke når vi skal dele dem inn i arter. Vi har funnet at slike karakterer ikke alltid reflekterer det genetiske slektskapet mellom bestandene. En skotsk bestand av dagsommerfugler av slekten *Aricia*, som har et spesielt vingemønster, var ikke så forskjellig fra de skandinaviske nabobestandene at den kunne regnes som egen art. På den annen side fant vi at en haukørn av slekten *Spizaetus* på Java, som tidligere var antatt å være en underart av fjellhaukørnen, viser så store genetiske forskjeller fra denne at den best kan oppfattes som en egen art.

Laks og ørret er to godt kjente arter, som ikke alltid er så enkle å skille fra hverandre. Vandrende bestander av de to artene har et ganske likt levevis og har overlappende gytesteder og gytetid. Fra tid til annen danner de to artene hybrider med hverandre. Vi har undersøkt forekomsten av hybrider i Nordvest-Europa, og sett på mekanismer som påvirker sannsynligheten for hybridisering. De fleste hybridene vi finner har laks til mor og ørret til far. Vi fant at et høyt innslag av rømt oppdrettslaks økte andelen hybrider, og kan vise at rømt laks har en større sannsynlighet for å gyte med ørret enn det vill laks har. Mest sannsynlig befruktes

noen lakserogn av små, kjønnsmodne ørrethanner, som sniker seg til muligheten for befruktning istedenfor å slåss for den, som de store hannene gjør.

Ett av de sentrale spørsmålene i bevarings- og evolusjonsbiologi, er hvor mange arter det fins på jorda. Ved hjelp av en ny metode for å samle inn insekter i trekronene i tropisk skog i Panama, har vi fremskaffet nye data omkring planteetende billers vertstilknytning. Resultatene kaster nytt lys over debatten omkring antall arter på jorda. Det var nesten like mange billearter knyttet til lianer som trær, og billefaunaen på lianer var mer vertsspesifikk. Vertsspesifisiteten til billeartene ble beregnet ved hjelp av en ny matematisk modell og viste at i gjennomsnitt 8 av 100 arter er monofage (dvs. lever av én planteart). Dette er en lavere spesialiseringsgrad enn tidligere antatt og er basis for et revidert anslag for antall tropiske leddyr på ca 5 millioner arter.

Indikatorer for biologisk mangfold kan hjelpe oss å si noe om det totale mangfoldet, men er ikke enkle å operasjonalisere. Ett problem ligger i å definere hva indikatorene skal og kan beskrive. På nasjonalt nivå er vi begrenset av liten tilgang på datasett over sentrale miljødata. Vi mangler også nasjonale atlas med høy oppløsning for de fleste organismegrupper. På landskapsnivå og regionalt nivå er situasjonen bedre. Miljødata er tilgjengelige fra markslagskart (DMK), og feltarbeid kombinert med overvåkingsprogram gjør oss i stand til å relatere indikatorer til mangfold på arts- og samfunnsnivå. Vi har vist at i ruter på 1 km² reagerer insekter, fugler og planter svært forskjellig på variasjon i markdekke. Vi kan også vise at ulike mål på landskapets kompleksitet gir ganske gode indikasjoner på mangfoldet i flere taksonomiske grupper. En lovende indikator for bevaring er landskapsheterogenitet som både tar hensyn til habitatrikdom og småskala miljøvariasjon.

To ressurskrevende og langvarige prosjekter har dokumentert mangfold hos utvalgte organismegrupper i to store biotoper i Norge: kystgranskogen og de subarktiske bjørkeskogene. I hvert prosjekt er det også gjennomført storskala effektstudier av henholdsvis fragmentering i granskog, og treslagsskifte til gran i bjørkeskog (under). Kystgranskogen i Trøndelag har et betydelig antall arter av virvelløse dyr. Dette er vist gjennom et intensivt innsamlingsopplegg for leddyr i Mosvik kommune i Nord-Trøndelag. Flere av artene utgjør hva vi kan kalle et svakt oseanisk element i faunaen. Den regionale kunnskapen om disse dyrenes forekomst er svært dårlig. Hele 30% av de ca 500 artene av biller, tege, maur og edderkopper som ble funnet var ikke tidligere kjent fra denne delen av Nord-Trøndelag. Vi trenger derfor store løft innen dette feltet for å oppnå den grunnleggende kunnskap som er nødvendig for å forvalte naturområdene våre på en forsvarlig måte.

Den subarktiske fjellbjørkeskogen med alle dens særegenheter har et geografisk tyngdepunkt i Nord-Norge, men har vært gjenstand for svært lite økologisk forskning. Spesielt er mangfoldet av bjørkeskoger tilknyttet til klimatiske gradienter fra kyst til innland, og stor grad av naturlig fragmentering på grunn av fjelltopografi, forskjellig fra barskogen. Ved NINAs Avdeling for arktisk økologi i Tromsø er det igangsatt et 5-årig prosjekt som har til hensikt å belyse hvilke faktorer som bestemmer struktur og dynamikk i utvalgte dyresamfunn i dette økosystemet. Småpatte-

dyr, en viktig gruppe for økosystemets funksjon, viste en veldig liten grad av romlig synkroni i populasjonsdynamikk i de to første årene av prosjektet. Det samme gjaldt målere (liten frostmåler og fjellbjørkemåler), en annen viktig gruppe for bjørkeskogens dynamikk. Fuglesamfunn viste stor grad av variasjon mellom de to årene og mellom de ulike fjorddistriktene, med noe høyere variabilitet i nord.

Kunnskap om bestanders og arters sårbarhet kan formaliseres i såkalte levedyktighetsanalyser. I dette programmet er det gjennomført levedyktighetsanalyser av brunbjørn og av strandplanter med små populasjonsstørrelser. Den skandinaviske brunbjørn har den høyeste bestandsveksten som er dokumentert for arten. Begge studiebestander er levedyktige; 8 binner eldre enn 1 år i nord og 6 i sør er nok for at bestanden har en 90% sannsynlighet til å overleve i 100 år. I 1996 bestod den skandinaviske bestanden av ca. 1000 bjørner, hvorav 26-55 «gjennomsnittsbjørner» i fem områder i Norge. Vi har ikke nådd levedyktighetsnivået i noen av kjerneområdene. For både å høste og bevare en levedyktig bjørnebestand anbefaler vi å høste 35% av det beregnede antall bjørner over en terskel på 12 binner, noe som leder til en bestand på ca 20 binner. Dette antallet kunne være lavere med mer nøyaktige bestandsestimeringsmetoder enn de som brukes i dag.

Fire arter av strandplanter er benyttet for å studere levedyktigheten til sjeldne planter som forekommer med små populasjoner. Artene er studert med hensyn på antall forekomster og utvikling i bestandsantall over tid innen Oslofjorden, populasjonsstørrelser, levetid for individene, reproduksjons- og spredningsbiologi, populasjonsgenetisk struktur, forstyrrelsesregime i habitattene, og kulturpåvirkning. Datamaterialet er benyttet til å utvikle generelle kriterier vedrørende vurdering av sjeldne plantearters levedyktighet på regional skala, og til å gi anbefalinger for hvilken kunnskap om slike arter som er nødvendig for at artene kan forvaltes forsvarlig. Naturhistoriske data fra eldre litteratur og herbariesamlinger gir nyttig informasjon om trenden i bestandsutvikling. Egenskaper knyttet til artens biologi er viktige for å vurdere i hvilken grad artene er tilpasset en eksistens i små populasjoner, mens kunnskap om spredningsbiologi, habitatvalg og effekten av kulturpåvirkning er nødvendig for å vurdere ulike typer av forvaltning.

Fragmentering av habitater slik som skog og gressmark, er antatt å være en sentral trussel mot biologisk mangfold. Vi valgte sommerfugler for å studere effekter av fragmentering av kulturlandskapet, siden sommerfugler er sensitive til forandringer i habitatkvalitet og mye anvendt i miljøovervåking. Vi studerte sommerfuglenes forekomst i ulike habitatflekker og deres bevegelser mellom dem. Vi fant at habitatets kvalitet, samt dets størrelse, historie og grad av fragmentering, var viktige for forekomsten av sommerfugler. Vi fant også at små, isolerte habitatflekker sjelden hadde sommerfugler, selv om habitatkvaliteten var god. Korridorer med egnet habitat som binder sammen flekker og større områder, er viktige for å sikre sommerfuglenes spredning i landskapet og deres totale habitatutnyttelse. Resultatene fra dette studiet kan brukes til å utvikle bevaringsplaner i landbruket.

Store planteetere, som husdyr, antiloper og elefanter, avhenger av og samvirker med en næringsressurs som er heterogen på uli-

ke skalaer. For å optimalisere sin beiting, selekterer planteeterne habitater og næringsplanter på en hierarkisk måte. Ulike faktorer, som enten tiltrekker eller frastøter planteeterne, kan påvirke seleksjonen på ulike skalaer. En forståelse av disse faktorene og hvordan de påvirker dyrenes bruk av landskapet, plantearterne og den individuelle planten, er nødvendig for å forvalte husdyr og store, ville planteetere med sikte på en bærekraftig bruk av beiteressursene.

Norske barskoger er i dag et fragmentert landskap av skog i ulike vekstfaser, der arealer med gammel og døende skog er svært begrenset. Vi ville undersøke hvordan utvalgte organismegrupper i kystgranskog i Mosvik kommune i Nord-Trøndelag ble påvirket gjennom eksperimentelt å fragmentere skogen etter to ulike flatehogstmønstre. Resultatene viste at fragmenteringen hadde lite å si for dynamikken og artssammensetningen i skogen etter to år. Det er imidlertid sannsynlig at kvaliteten og størrelsen på den gjenstående gammelskogen har større effekt på artssammensetningen enn hvordan hogsten faktisk foregår. For at rødlistearter skal klare fragmenteringen, må den gjenstående skogen være av en viss størrelse og forbli urørt for å sikre kontinuitet i habitater.

Introduksjon av organismer er en annen sentral trussel mot det biologiske mangfoldet. Programmet har studert introduksjoner med kulturorganismer på innenartsnivå og på samfunns- og økosystemnivå. De økologiske og genetiske effektene av rømt oppdrettslaks på ville bestander er studert gjennom en serie av forsøk, inkludert et eksperiment på vassdragsnivå. Her ble effektene kvantifisert gjennom utsetting av genetisk kartlagt oppdretts- og villaks. Oppdrettslaks var konkurransemessig og reproduktivt underlegne, og oppnådde mindre enn en tredjedel av gytesuksessen til villfisk. Denne reduksjonen i gytesuksess var sterkere hos oppdrettshanner enn hunner, og medførte at mesteparten av genstrømmen fra oppdrettslaks inn i den ville lakseestammen kom fra gyting mellom ville hanner og oppdrettshunner. Det var også indikasjon på seleksjon mot oppdrettsgenotyper i tidlige livsstadier, men ikke senere. Vi fant bevis for ressurskonkurranse og konkurransemessig fortrenging, siden produktiviteten til den ville bestanden ble redusert med mer enn 30 %. Kontrollerte kryssninger identifiserte medfødte forskjeller i atferd (f. eks. aggresjon, respons til risiko) og vekst (inkludert produksjon av veksthormon) mellom oppdretts- og villaks på grunn av domestisering. Reproduktiv suksess over én generasjon (voksen til voksen) hos oppdrettslaks var 16 % av den hos den ville bestanden. Våre resultater indikerer at årlige invasjoner av oppdrettslaks kan redusere vilde populasjoners produktivitet, bryte ned lokale tilpasninger, og redusere det genetiske mangfoldet til villaksen.

Kjennskap til hvor langt gener spres fra én generasjon til en annen, er en viktig del av kunnskapen som trengs for å vurdere risiko i tilknytning til utsetting av genmodifiserte organismer. Vi har jobbet med modeller for å beregne disse størrelsene i fra grovt sett to ulike typer data. Vi har utviklet en ny type generell modell som gjør det mulig å trekke slutninger om spredningsmønsteret ut fra data på genetisk variasjon mellom bestander. Videre har vi utviklet en modell som beskriver genspredning fra forsøk som måler pollenspredning fra en sentral kilde. Begge typer modeller er testet for planter som er eller kan bli gjenstand for genmodifikasjon.

I de siste 30-40 år har det skjedd en utstrakt planting av gran i Nord-Norge, særlig på de begrensede arealene med høyproduktiv bjørkeskog som finnes i denne landsdelen. Ved Avdeling for arktisk økologi i Tromsø ble det igangsatt i 1997 et 5-årig prosjekt som har til hensikt å belyse hvordan dette treslagsskiftet påvirker utvalgte dyresamfunn på landskapsnivå i Troms og Nordland. Til tross for at plantasjene fremdeles er relativt små, kan vi fastslå at granplantingene har klare effekter på de dyresamfunn som har blitt studert. Nye arter av fugl har kommet til, mens andre arter av både løpebiller, fugl og småpattedyr blir sjeldnere etter treslagsskiftet. Vi har også sett at det er store, sannsynligvis naturlige, geografiske forskjeller i dyresamfunnene i skogen i Nord-Norge. Denne store geografiske variasjonen må det tas hensyn til i planleggingen av framtidige økologiske studier, i overvåkningsprogrammer og når man legger strategier for forvaltning av det biologiske mangfoldet i skogen i Nord-Norge.

To av prosjektene i programmet, som er gjennomført under svært forskjellige miljøforhold, er relevante for å vurdere effekter av storskala miljøendringer, slik som klimaforandringer. Røyas variasjon i livshistorie er betydelig, selv mellom innsjøer på Svalbard. I Arkvatnet, som er blant verdens nordligste lokaliteter med sjørøye, må begrepet sjørøye oppfattes operativt. Individene alternerer mellom et anadromt (vandrende) og et stasjonært levesett, og enkelte individer vandrer ut i sjøen først ved 15-16-årsalderen. Vi har ennå ikke datagrunnlag til å stadfeste om dette kun kan relateres til årlige variasjoner i tilgjengelighet mellom fersk- og saltvann, dvs. styrt av miljøbetingelsene. Resultatene har uansett interesse dersom en skal vurdere bestandeffekter av klimaendringer, for eksempel global oppvarming. Bestanden i Vårfluesjøen, i motsetning til Arkvatnbestanden, synes å være delt i to økologiske typer (morfer) – en vandrende og en stasjonær.

Storskala menneskeskapte miljøendringer inkluderer ikke bare klima, men også endringer i atmosfærisk sammensetning, nitrogencyklus og bruk av landskapet. For å overleve i raskt endrede miljøer, som de halvtørre savannene i Afrika, må plantene være tilpasset til å tåle det biotiske og abiotiske miljøet på den mest ressursøkonomiske måten. Kombinasjonen av ulike karaktertrekk som bladstørrelse og rottybde bestemmer hvorvidt en art blir en vinner eller taper når klimaet blir tørrere eller beitetrykket blir hardere. Dette har igjen betydning for bærekraftigheten til ulike former for markanvendelse og for fremtidig bosetning på landsbygda.

Emneord: Genetisk mangfold, fitness, artsmangfold, hybridisering, skogøkosystemer, fragmentering, beiting, introduksjoner, klimaendring, levedyktighetsanalyse, forvaltning av biologisk mangfold.

Kjetil Hindar, Norsk institutt for naturforskning, Tungasletta 2, N-7485 Trondheim.

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

Abstract

NINA's Strategic Institute Programmes 1996-2000: Conservation of biodiversity - from genes to landscapes. Final report. - NINA Temahefte 17: 1-125.

NINA's institute programme «Conservation of biodiversity - from genes to landscapes» had as its main goal to develop methods for vulnerability analysis of populations, species and biological communities. Research topics for the programme have been (a) the biology of small and isolated populations, (b) effects of fragmentation, (c) effects of introductions, and (d) development of vulnerability analyses. These topics have been studied at different levels of biological organisation from genes to landscapes.

Genetic variation among individuals within a species provides the foundation for diversity among species and ultimately for the diversity of biological communities and ecosystems. We have studied genetic diversity of select species of carnivores, fish, butterflies and coastal plants. Central areas of research have been documentation of genetic variation within populations and genetic differentiation between populations, and mechanisms for maintenance of genetic variation in small populations.

The genetic status of the brown bear in Scandinavia is rather complicated. There are two very different mitochondrial DNA clades, which we interpret as a result of immigration from the south and the northeast after the last Ice Age. In addition, there are four distinct nuclear DNA units, which we believe is a result of bears surviving in only four relict populations after the attempt to exterminate them in Scandinavia. The Swedish goal is to allow these four units to increase and merge. For the time being, we recommend that managers continue to use these four units, which are presently different geographically, demographically, and genetically.

Wolverine (*Gulo gulo*) numbers in Scandinavia were significantly reduced from the middle of the 19th century up until the 1970s as a result of predator removal programmes and hunting. Protective legislation in both Sweden and Norway in the 1970s and 1980s has resulted in increased densities and distribution. Genetic samples were collected from northern Sweden, northern Norway and southern Norway from the period before and after 1970. Analysis of 15 nuclear DNA (microsatellite) markers showed very little genetic variation in Scandinavian wolverines as compared to wolverines in North America. This could be due to former or more recent population "bottlenecks" whereby the extant population originated from very few individuals. Significant subdivision among extant populations was discovered, which in turn indicates a limited exchange between sub-populations. The observed sub-division among populations calls for management caution when issuing harvest quotas, especially for the geographically isolated population in southern Norway.

Novel DNA techniques make it possible to study genetic dynamics in old material, such as museum collections and dried fish scales. Scales are used in ecological analyses of Atlantic salmon (*Salmo salar*), and have been collected for that purpose for one hundred years. We extracted DNA from scales from River Tovdalselva, southern Norway, collected in 1910 and the 1950s

(before and during acidification of the watercourse) and in 1997 (after liming to acceptable water quality). We found that the two former samples show little genetic differentiation, whereas the two latter show significant genetic differences at the level of differences between populations. Thus, we can demonstrate that the local salmon went extinct as a result of acidification and that the river is now recolonised by Atlantic salmon from elsewhere.

Four butterfly species of the genus *Coenonympha* were analysed by enzyme electrophoresis. Two of the species (*C. hero* and *arcania*) have a limited distribution in Norway whereas the two others (*pamphilus* and *tullia*) are widely distributed. We found significant genetic differentiation over short geographic distances in all species, and an association between genetic variation and viability between species but not within species. Both the level of genetic variation within populations, and the amount of genetic differentiation between populations, varied between geographic regions for the well studied species. One conclusion with management implications is that protection of several, neighbouring localities will strengthen the conservation of the threatened *C. hero*, and more generally, that management combining actions within and outside conservation areas will secure the existence of a large number of terrestrial invertebrates.

Three beach plant species that are considered rare in the Oslo Fjord were analysed genetically by means of enzyme electrophoresis. Two of the species, *Glaucium flavum* and *Mertensia maritima*, have diminished in the number of occurrences throughout the last 100 years, while *Crambe maritima* have become much more common within this period of time. In the two decreasing species no genetic variation was found in the studied enzymes. A possible explanation for this may be that the Oslo Fjord is situated on the edge of the distribution area of these species. In *Crambe maritima* the genetic variation was large, but less in the northern parts which have only recently been colonised by this species. This colonisation has probably occurred several times by means of dispersal by the sea, but this has not yet given as high variation as in the southern parts of the fjord.

Conservation programmes often focus on genetic variation as such, which can be estimated using a number of molecular genetic markers. An increasing number of captive breeding programmes in zoos uses such markers to measure success. However, such programmes may overlook individual fitness, which is of utmost importance when animals are reintroduced to the wild. The aim of one project has been to examine the fitness consequences of captive breeding programmes. Using the Trinidadian guppy (*Poecilia reticulata*) as a model organism, because of its rapid generation time, we compare the effectiveness of captive breeding programmes designed to maximise genetic variability with programmes that (a) randomly determine matings and (b) allow animals to determine their own matings ("free mating"). The effectiveness of the different programmes are being quantified in terms of maintaining genetic variation; and more importantly, maintaining fitness, including offspring viability, female fecundity, mating success, morphology and changes in natural behavioural patterns (e.g., risk sensitivity, courting). Because of the long-term nature of this project (7-9 generations of captive breeding), it is ongoing.

At the species level, efficient conservation is dependent on an understanding of how species evolve and how they can be recognized in nature. Both butterflies and birds have striking colours and other morphological features that are often used for delineation of species and other taxa. We have found that such characters do not always reflect the underlying genetic relationships. In studies of British and Scandinavian butterflies of the genus *Aricia*, Scottish populations appear to be conspecific with Scandinavian ones although the two are distinguished by specific wing patterns. In hawk eagles (*Spizaetus* spp.), we found that one sub-species found on the island of Java should be raised to species rank.

Atlantic salmon and brown trout (*S. trutta*) are two well defined species, which are not always easily distinguished from one another. Migratory populations of the two species have a quite similar life history, and overlapping spawning sites and spawning times. Occasionally, the two species form interspecific hybrids. We investigated the rate of hybridisation in northwestern Europe, and looked at mechanisms promoting hybridisation. Most hybrids we find have salmon mothers and trout fathers. High invasion rates of farm escaped salmon seem to result in elevated levels of hybridisation, and experiments show farm females are more likely to involve in spawning with trout than are wild females. The most probable route to hybridisation is through small males, which sneak opportunities for fertilisation of eggs rather than fight for it, as big salmonid males do.

A central question in conservation and evolutionary biology is how many species inhabit the Earth. Using a new method for collecting insects from the canopy of a tropical forest in Panama, we have found new data on the host association of phytophagous beetles. The results shed new light on the debate about the number of species on Earth. We found almost as many beetle species associated with lianas as with trees, and the beetle fauna on lianas was more host specific. The host specificity of beetles was estimated using a new mathematical method and showed that on average 8 out of 100 species are monophagous. This is a lower degree of specialisation than formerly used and is the basis for a revised estimate of the number of tropical arthropods at approximately 5 million species.

Biodiversity indicators can help in evaluations of total biodiversity, but are difficult to make operational. The first problem arises in defining what we want biodiversity indicators to indicate. At the national level, the development of indices of biodiversity is restricted by the poor availability of national data sets of land cover and other environmental data. Lack of high-resolution atlas data for species currently restricts validation of indicator work. However, at the landscape and regional levels the situation is more promising. Environmental data such as land cover (DMK) is more widely available and linking fieldwork to monitoring projects such as the 3Q programme offers the opportunity to study what indicators really tell us about biodiversity from species to community levels. We have shown that in areas of 1km² insects, birds and plants respond very differently to variation in land cover. We also found that some basic measures of landscape complexity are quite reliable measures of biodiversity across taxonomic groups. Of these, a measure of spatial heterogeneity that captured both the richness of habitats in a landscape and the grain size seems a robust indicator for conservation interests.

Two resource-demanding and long-lasting projects within the programme have set out to determine the biodiversity of select groups of organisms in two Norwegian biotopes: the coastal spruce forest and the sub-Arctic birch forest. Each project is also associated with large-scale effect studies of fragmentation in spruce forest, and plantings of spruce in birch forest, respectively (below). The coastal spruce forest in the counties of Trøndelag has a large number of terrestrial invertebrates. This is documented through an intensive collection regime for arthropods in the Mosvik municipality in Nord-Trøndelag. Several species represent what we recognise as an oceanic element in the forest fauna. The regional knowledge of the occurrence of these species is rather poor. Thirty per cent of the ca 500 species of beetles, bugs, ants and spiders found were not previously known from this region of Nord-Trøndelag. This demonstrates a need for large efforts into attaining the basic knowledge necessary for managing natural biota in forest ecosystems.

Sub-Arctic birch forests are the dominant ecosystem in north Norway. They represent a unique, but very little studied, ecosystem. In particular, the diversity of birch forests associated with the strong climatic gradients from coast to inland, and the high level of natural forest fragmentation due to the mountainous topography, make them a very different ecosystem compared to the taiga. NINA's Division of Arctic Ecology in Tromsø started in 1998 a 5-years project focusing on the factors driving the structure and dynamics of different animal communities of this ecosystem. Small mammals, an important group for the functioning of the ecosystem, showed very little spatial synchrony in their dynamics during the first two years of the project. The same was true of geometrid moths, another important group for the dynamics of birch forests. Bird communities showed also extensive variation between the different fjords and the two years, with somewhat higher variation in the north.

Knowledge about the vulnerability of populations and species can be formalised in so-called population viability analyses (PVA). In this programme, we have performed PVA on the Scandinavian brown bear and on four rare beach plants with small population sizes. The Scandinavian brown bear has the highest growth rate documented for the species. Both study populations were viable; 8 females over 1 year old in the north and 6 in the south were enough for the population to have a 90% chance of surviving 100 years. In 1996 the Scandinavian population was about 1000 bears, of which 26-55 were in 5 areas of Norway at any given time. Populations are not viable in any of the 5 Norwegian core areas. To both harvest and conserve a viable bear population, we recommend harvesting 35% of the estimated population over 12 females, which would result in a population of about 20 females. This number could be lower with more reliable census methods.

Four beach plant species are used as cases for studying the viability of rare plants occurring in small populations. The species are analysed with respect to the number of occurrences and the temporal change in number of populations within the Oslo Fjord, population sizes, longevity of individuals, reproductive biology and dispersal, genetic structure, habitat disturbance and influence by man. The material is used for assigning general criteria regarding evaluation of the viability of plant species that are

rare on a regional scale, and to give recommendations for what information is needed for a proper management of such species. Older literature containing the natural history of a region and herbarium specimens give important information about frequency changes. Knowledge of the biological properties of the species is important for evaluating to what extent the species are adapted to survival in small populations, while dispersal, habitat choice and the extent to which the species' viability is influenced by man are important factors for choosing a sustainable management regime.

Fragmentation of habitats such as forest and grasslands is considered one of the major threats to biodiversity. Butterflies were selected to study the effects of fragmentation in a variety of cultural landscapes as they are sensitive to changes in habitat quality and fragmentation and widely used for environmental monitoring. We studied butterfly distribution and movement between habitat patches. Our results found that habitat quality, size, history and fragmentation were all important in determining butterfly distribution. We also found that small and isolated patches were rarely occupied by butterflies, even when they had a high quality. Connecting patches together seems an important measure in increasing their dispersal through the landscape and thus the overall use of available habitat. The results can be used in developing farm conservation plans.

Large herbivores generally depend on and interact with a food resource that is heterogeneous in different scales. To optimise foraging, herbivores select habitats and food items in a hierarchical way, and different attracting and deterring factors may govern selection at different scales. The understanding of these factors, and how they influence animal utilization of landscape, plant species and individual plants is important for management of livestock and wild animals and for a sustainable utilization of browsing and grazing resources.

Norwegian spruce forests represent a fragmented landscape of trees in various stages of growth, where areas with old and dying forest are very small. We investigated how select groups of organisms in the coastal spruce forest of Mosvik municipality, North-Trøndelag, were influenced by fragmentation of the forest along two different logging patterns (few large vs many small fragments). The results showed that the fragmentation meant little for the dynamics and species composition of the forest two years later. It is likely that the quality and size of the remaining old forest had a higher influence on species composition than the actual pattern of fragmentation. In order for Red List species to survive fragmentation, the remaining forest must be of a certain size and be left un-logged for securing continuity of habitats.

Introduction of exotic organisms is another major threat to biological diversity. The programme has studied effects of introduction of culture organisms from the intraspecific level to the community and ecosystem levels. The ecological and genetic effects of escaped farm Atlantic salmon on native populations have been studied through a series of experiments, including a whole-river experiment where the release of genetically-screened farm and native salmon allowed quantitative analysis of the effects. Farm fish were competitively and reproductively inferior, achie-

ving less than a third the breeding success of native fish. Moreover, this inferiority was sex biased, being more pronounced in farm males than females, and resulting in the principal route of gene flow involving native males mating with farm females. There were also indications of selection against farm genotypes during early survival, but not thereafter. Evidence of resource competition and competitive displacement, however, existed as the productivity of the native population was depressed by more than 30%. Controlled crosses identified innate differences in behaviour (i.e. aggression and risk sensitivity) and growth (including growth hormone production) between farm and wild salmon due to domestication. Ultimately, the lifetime reproductive success (adult-to-adult) of farm fish was 16% that of native salmon. Our results indicate that such annual invasions have the potential to impact population productivity, disrupt local adaptations and reduce the genetic diversity of wild salmon populations.

Knowledge about how far genes spread from one generation to the next, is an important part of the knowledge needed for assessing the risks from releases of genetically modified organisms. We have used models to estimate these parameters from essentially two types of data. We developed a new, general model which allows us to draw inferences about patterns of genetic migration from data on genetic variation between populations. Moreover, we have developed a model which estimates the spread of genes from experiments measuring pollen dispersal from a central source. Both types of model have been tested on plant species which are or could be subject to genetic modification.

Plantations of spruce have taken place over large areas in north Norway, and particularly in the productive birch forests which have a rather limited distribution. The Division of Arctic Ecology in Tromsø has started in 1997 a 5-years project focusing on the effects of spruce plantations on different animal communities at the landscape level in two areas of Troms and Nordland counties. Despite the rather small size of most plantations, we found clear differences in bird, shrew endoparasite and carabid beetle communities as well as in small mammal density, between birch forests and spruce plantations. Most species had lower abun-

dance in spruce plantations, but some southern bird species occurred mainly in spruce-dominated habitat. Interestingly, the two areas differed rather substantially with respect to bird communities independently of the effects of spruce plantations, a result which should be taken into account in a management or monitoring perspective.

Finally, two projects in contrasting environments bear some relevance to studying effects of large-scale environmental changes, including climate change. The variation in life history of Arctic charr is considerable, even among lakes on the Svalbard islands. In Lake Arkvatnet, which is among the northernmost localities with anadromous (migratory) charr, anadromy must be considered operationally. Individual charr alternates between an anadromous and a resident way of life, and some individuals do not migrate until 15-16 years-of-age. We cannot yet determine whether this only relates to annual variation in accessibility to and from the sea, i.e. governed solely by environment. At any rate, the results have interest for assessment of population consequences of environmental change, for example global warming. In contrast to Lake Arkvatn charr, another studied population in Lake Vårfluesjøen, appears to be segregated into two ecological forms (morphs) – one migratory and one resident.

Large-scale anthropogenic environmental change does not only include climate, but also changes in atmospheric composition, nitrogen cycling and human land-use. To survive in a rapidly changing environment, like the semi-arid savannas of Africa, plants must be adapted to cope with the biotic and abiotic environment in the most resource-economic way. The combination of different attributes like leaf size or rooting depth determines whether a species becomes a winner or a loser if, for example, the climate gets drier or the grazing pressure gets more intense. This, in turn, has importance for the sustainability of various forms of land-use and for future rural livelihood.

Key words: Genetic diversity, fitness, species diversity, hybridisation, forest ecosystems, fragmentation, introductions, climate change, population viability analysis, biodiversity management.



Foto: Oddvar Hanssen

Forord

Tap av biologisk mangfold er et globalt miljøproblem som det haster å gjøre noe med. I 1992 vedtok FN-konferansen om miljø og utvikling en internasjonalt bindende Konvensjon om biologisk mangfold. I Norge er Konvensjonen nylig fulgt opp med St. meld. 42 (2000-2001), der det legges opp til at alle samfunnssektorer skal ta ansvar for å integrere hensynet til biologisk mangfold i sin forvaltning. Denne forvaltningen skal være kunnskapsbasert, og bygge på kartlegging av biologisk mangfold og forvaltningsrelevant forskning.

NINA fokuserte på biologisk mangfold i sitt strategiske instituttprogram "Bevaring av genressurser" for 1991-95, der særlig bestandsøkologiske problemstillinger ble vektlagt. I instituttprogrammet "Bevaring av biodiversitet - fra gener til landskap" er fokus utvidet, og alle nivåer for biologisk mangfold har vært gjenstand for studier. En felles problemstilling har vært hvordan kunnskap om mangfoldet på ulike nivåer kan bistå forvaltningen i sårbarhetsvurderinger av mangfoldet.

I instituttprogrammet har NINA samarbeidet med en rekke norske og utenlandske forskningsinstitusjoner. Dette har medført at NINA har kunnet angripe fagområder og problemstillinger som er nye for institusjonen. Siden oppstarten i 1996 har i alt 20 NINA-prosjekter mottatt støtte fra programmet. De fleste prosjektene har i tillegg hatt delfinansiering fra Norges forskningsråd, Direktoratet for naturforvaltning og EU. Ved en midtveis-evaluering av instituttprogrammet vektla våre internasjonale evaluere at programmet klarte å koble forvaltningsrelevans til generelle økologiske og evolusjonære spørsmål. Det er å håpe at dette reflekteres i sluttrapporten som nå foreligger.

Jeg vil herved rette en takk til alle som har bidratt til gjennomføringen av instituttprogrammet.

Trondheim, juni 2001

Kjetil Hindar
programkoordinator

Innhold

Referat	4
Abstract	7
Forord	11
1 Instituttprogrammet	13
2 Mangfold på gen- og bestandsnivå	15
2.1 Genetisk mangfold hos bjørn	16
2.2 Lav genetisk variasjon hos skandinaviske jerver	20
2.3 DNA-analyse av utdøing og rekolonisering	22
2.3.1 DNA-studier av lakseskjell	22
2.3.2 Utdøing og rekolonisering av laks på Sørlandet	22
2.4 Genetisk mangfold hos sommerfugler	24
2.4.1 Er arters levedyktighet knyttet til deres genetiske variasjon?	24
2.4.2 Studieobjektene	24
2.4.3 Mellomartsvariasjon i genetisk mangfold	25
2.4.4 Genetisk variasjon i periferien	26
2.4.5 Genetisk variasjon og levedyktighet hos <i>C. tullia</i>	26
2.4.6 Komparativ genetisk struktur sett i lys av artenes biologi	26
2.4.7 Implikasjoner for forvaltningen	27
2.5 Genetisk mangfold hos strandplanter med små bestander	28
2.5.1 Liten genetisk variasjon i arter i tilbakegang	28
2.5.2 Stor variasjon i en art i framgang	29
2.6 Avl i fangenskap: konflikt mellom å bevare genetisk variasjon og naturlig atferd	34
3 Mangfold på arts- og samfunnsnivå	36
3.1 Molekylær og tradisjonell taksonomi: Ørner og sommerfugler	37
3.1.1 Finnes det endemiske sommerfuglarter i Nordvest-Europa?	38
3.1.2 Nye asiatiske ørnearter	39
3.2 Hybridisering mellom laks og ørret	43
3.3 Vertsspesifisitet og artsdiversitet i tropene	45
3.3.1 Et gammelt fagfelt	45
3.3.2 Feltarbeid i tretronene	46
3.3.3 750 arter nye for vitenskapen	46
3.3.4 Billene og deres vertstilknytning	47
3.3.5 Lianer like viktige som trær	47
3.3.6 Antall arter av leddyr i tropene	47
4 Mangfold på økosystem- og landskapsnivå	50
4.1 Indikatorer for biologisk mangfold	51
4.1.1 Hva er indikatorer og hvorfor trenger vi dem?	51
4.1.2 Hva indikerer indikatorer?	51
4.1.3 Bruk av landskapsindekser	52
4.1.4 Indikatorer for større skala	53
4.1.5 Hvordan anvende denne informasjonen?	54

4.2	Mangfold av virvelløse dyr i barskog.....	55	5.6	Effekter av rømt laks på villaks	94
4.2.1	Den norske faunaen av virvelløse dyr er dårlig kjent	55	5.6.1	Reproduktiv suksess hos oppdrettslaks og interaksjoner med vill laks i en elv	94
4.2.2	Artsmangfold i kystgranskog i Trøndelag	56	5.6.2	Genetiske effekter av oppdrett på avkommets atferd, morfologi og fitness	95
4.2.3	Billene dominerer	56	5.6.3	Evnen til reproduksjon hos første-generasjons krysninger (vill x oppdrettsfisk)	96
4.2.4	Fellene fanger ulikt	57	5.6.4	Trusselen fra kunstig avl	96
4.2.5	Teger i skog	58	5.7	Genstrøm fra genmodifiserte planter	98
4.2.6	Parasittveps, en viktig men lite kjent gruppe av insekter	59	5.7.1	Modeller for genstrøm	98
4.2.7	Maur har en nøkkelrolle i skogøkosystemet	59	5.7.2	Direkte metoder	99
4.2.8	Sårbare edderkopper i barskog	59	5.7.3	Indirekte metoder	99
4.3	Struktur og dynamikk i subarktiske bjørkeskoger.....	61	5.7.4	Implikasjoner for studier av genmodifiserte planter	101
4.3.1	Geografisk utbredelse	61	5.8	Treslagsskifte i bjørkeskog.....	102
4.3.2	Naturlig dynamikk	62	5.8.1	Skog i nord	102
4.3.3	Klimagradientstudier ved Avdeling for arktisk økologi	62	5.8.2	Et landskapsøkologisk prosjekt på effekter av treslagsskifte	103
4.3.4	Struktur og dynamikk i fuglesamfunn	62	5.8.3	Fuglesamfunn	104
4.3.5	Bestandsdynamikk hos småpattedyr	63	5.8.4	Bestandstetthet av smågnagere	104
4.3.6	Bestandsdynamikk hos målere	63	5.8.5	Parasitter hos spissmus	104
4.3.7	Perspektiver	67	5.8.6	Løpebiller	104
			5.8.7	Perspektiver	104
5	Sårbarhetsvurderinger i forvaltningen av biologisk mangfold	69	5.9	Røyeotolitten som ferdsriver: Livshistorievariasjon i ekstremt og uforutsigbart miljø.....	107
5.1	Levedyktighetsanalyse for bjørnen i Skandinavia.....	70	5.9.1	Hva er typisk for innsjøsystemer på Svalbard?	107
5.2	Levedyktighetsanalyse av sjeldne plantearter	73	5.9.2	Hva eter Svalbardrøya?	109
5.2.1	Endringer i forekomst over tid	73	5.9.3	Finnes røye over hele Svalbard?	109
5.2.2	Biologiske egenskaper ved arten	76	5.9.4	Røyeotolitten som ferdsriver	110
5.2.3	Populasjonsstruktur	76	5.9.5	Røyebestanden i Vårflusjøen	110
5.2.4	Egenskaper ved habitatet	76	5.9.6	Arkvatn - verdens nordligste vassdrag med sjørøye?	110
5.2.5	Interaksjoner med andre arter	77	5.9.7	Livshistorievariasjon i ekstremt og uforutsigbart miljø	113
5.2.6	Kulturpåvirkning	78	5.10	Storskala miljøendringer og vegetasjon	114
5.2.7	Oppsummering	78	5.10.1	Hva gjør en art til vinner eller taper på en tørr afrikansk savanne?	114
5.3	Fragmentering i kulturlandskapet og sommerfuglers landskapsøkologi	80	5.10.2	Fins det PFT i Kalahari?	115
5.3.1	Kartlegging av landskap	81	5.10.3	PFT langs en nedbørgradient	115
5.3.2	Målinger av romlig sammenheng	81	5.10.4	Å overleve i et foranderlig klima	115
5.3.3	Sommerfugler som indikatorer på fragmentering	81	5.10.5	Betydningen av intensivert husdyr-beite på tørr savanne	116
5.3.4	Landskapsstudier av sommerfugler: Habitatkvalitet og størrelse	81	5.10.6	En beitegradient i tid og rom	116
5.3.5	Landskapets struktur og historie er avgjørende for utbredelse av sommerfugl	82	5.10.7	Husdyrbeite i et foranderlig miljø	117
5.3.6	Hvordan kan resultatene anvendes?	83	5.10.8	Forandring i tid og rom	117
5.4	Artssammensetning og beitetrykk på savanne.....	85	6	Syntese og måloppfyllelse	118
5.4.1	Store planteetere og deres miljø	85	7	Publikasjoner fra programmet	
5.4.2	Kvistbeite fra halvørken til tørr skog	86		Avhandlinger	120
5.4.3	Hvilke områder foretrekkes i heterogene landskap?	86		Internasjonale publikasjoner	121
5.4.4	Ulike arter på menyen	87		Rapporter og populærvitenskapelige artikler	124
5.4.5	Valg av individuelle trær	88			
5.4.6	Eksperimentelt beite	88			
5.5	Eksperimentell fragmentering av barskog.....	89			
5.5.1	Blåbær går tilbake	90			
5.5.2	Tørrere miljø og mer barkbiller	91			
5.5.3	Liten effekt på fugler	92			
5.5.4	Truede og sårbare arter	92			
5.5.5	Konklusjon	93			

1

Instituttprogrammet



Foto: Per Jordhøy

Biologisk mangfold (biodiversitet)¹ går i dag tapt i et uakseptabelt høyt tempo. Tap av biologisk mangfold er en irreversibel prosess i et menneskelig tidsperspektiv, og er trolig ett av de alvorligste, menneskeskapt miljøproblemene vi står overfor. Dette har ført til at bevaring av biologisk mangfold og bærekraftig bruk av biologiske ressurser har stått høyt på den politiske dagsorden de siste årene, både nasjonalt og internasjonalt.

Truslene mot det biologiske mangfoldet kan grupperes i fire: ødeleggelse og fragmentering av leveområder (inklusive forurensning), overbeskatning, introduksjon av fremmede arter, og ringvirkninger av de ovennevnte truslene, for eksempel via tap av en viktig art i næringskjeden. Det er en betydelig kunnskapsmangel om effekten av de ulike truslene, om hvilke bestander, arter og biologiske samfunn som er mest sårbare, og om effekten av de virkemidler som forvaltningen rår over. Norge har et beskjedent artsmangfold i forhold til det globale mangfoldet, og har ennå ikke opplevd noen betydelig reduksjon av mangfoldet. Denne situasjonen gir Norge både forvaltnings- og forskningsmessige fortrinn: Det er mulig å gjennomføre forvaltningstiltak før det er for sent, og våre økosystemer

er oversiktlige nok til å tillate utarbeidelsen av generelle biologiske prinsipper som grunnlag for disse tiltakene.

På denne bakgrunn fikk NINAs instituttprogram «Bevaring av biodiversitet - fra gener til landskap» følgende hovedmålsetting: *Å utvikle metoder for sårbarhetsvurderinger av bestander, arter og biologiske samfunn.*

Forskningstemaer for instituttprogrammet har vært a) små og isolerte bestanders biologi, b) effekter av fragmentering, c) effekter av introduksjoner og d) utvikling av metoder for sårbarhetsvurderinger. Disse temaene henger sammen faglig og forvaltningsmessig: Sårbarhet er i seg selv en funksjon av bestandsstørrelse og isolasjon. Fragmentering påvirker begge disse parametrene, og introduksjoner kan gjøre det samme. Syntesen av denne kunnskapen er utviklingen av et forvaltningsverktøy som kan anvendes til å forutsi hvor sårbar en

¹ **Biologisk mangfold** er mangfoldet av livsformer, de økologiske funksjonene de har, og den genetiske variasjonen de inneholder.

bestand er, basert på kunnskap om dens størrelse og isolasjon, trusselbildet den er utsatt for, og artens økologiske egenskaper.

En formalisert, kvantitativ sårbarhetsvurdering kalles ofte en levedyktighetsanalyse (engelsk: population viability analysis, PVA). Dette er det mulig å gjennomføre for velavgrensede bestander av godt kjente arter. Slike analyser er basert enten på demografiske eller populasjonsgenetiske betraktninger av konsekvensene av liten bestandsstørrelse. I begge tilfeller fins det en omfattende teori som gir bakgrunn for å utføre analysene.

Sårbarhetsvurderinger kan også gjøres på andre biologiske organisasjonsnivåer enn den enkelte bestand. Men selv for en gruppe av bestander som lever i hvert sitt miljø og utveksler individer med hverandre, øker analysenes kompleksitet betraktelig og det fins små muligheter til å gjøre annet enn generelle analyser av levedyktighet. Og når vi beveger oss til høyere organisasjonsnivåer som art, biosamfunn, økosystemer og landskap, fins det lite eller ingen økologisk teori å bygge på. Her blir sårbarhetsanalysene av kvalitativ natur, og de må i stor grad bygge på komparative analyser, eksperimenter og på kunnskap om modellorganismer eller -økosystemer.

NINAs instituttprogram har angrepet dette problemkomplekset på ulike organisasjonsnivåer i det biologiske hierarkiet, og med en rekke ulike arter og lokaliteter som studieobjekter. Programmet har delvis videreført forskning som ble initiert i tre av NINAs instituttprogrammer for 1991-1995. Der la NINA vekt på å forstå effektene av noen av de faktorene som truer det bio-

logiske mangfoldet. Effekter av fragmentering var tema for de to instituttprogrammene «Landskapsøkologi» (sluttrapport 1997) og «Bevaring av genressurser» (sluttrapport 1999). I det sistnevnte programmet var også populasjonsbiologiske konsekvenser av introduksjoner og høsting sentrale tema. Landskapsøkologiprogrammet la i tillegg vekt på å beskrive romlige mønstre og prosesser, mens genressursprogrammet forsøkte å identifisere fellestrekk hos truede og sårbare arter. I tillegg til disse to instituttprogrammene var deler av «Store rovdvyr økologi i Norge» (sluttrapport 1998) fokusert på overlevelsesmulighetene til små bestander av de store rovdvyrne.

Mens NINAs instituttprogrammer i perioden 1991-1995 i stor grad var fokusert på bestandsøkologiske problemstillinger, har vi i programmet «Bevaring av biodiversitet - fra gener til landskap» i større grad satset på forskning omkring biologiske samfunn og økosystemer. Dette har vært en bevisst prioritering fra NINAs side, i tråd med føringer i internasjonal bevaringsbiologi og i den nasjonale forvaltningen av biologisk mangfold. I denne sluttrapporten presenterer vi de viktigste resultatene fra instituttprogrammet. Flere prosjekter er imidlertid ikke avsluttet ennå. For disse er presentasjonen av en foreløpig karakter, og hovedresultatene vil først foreligge etter at denne rapporten er trykket. En oversikt over de publikasjonene som programmet hittil har gitt opphav til, og til de doktorgradsavhandlingene og hovedfagsoppgavene som er utført med støtte fra programmet, er gitt i et eget kapittel.

2

Mangfold på gen- og bestandsnivå



Foto: Per Jordhøy

Genetisk variasjon mellom individer av en art danner grunnlaget for mangfoldet av arter og i siste instans for mangfoldet i biologiske samfunn og økosystemer. Vi har studert genetisk mangfold hos utvalgte arter av rovdyr, fisk, sommerfugler og havstrandplanter. Sentrale tema har vært dokumentasjon av genetisk variasjon innen bestander og mellom bestander, og mekanismer for opprettholdelse av genetisk variasjon hos små bestander.

Små bestander av bjørn og jerv er studert med såkalte mikrosatellitter, som er høyvariable deler av arvestoffet (DNA) i cellekjernen. Begge arter var i sterk tilbakegang fram til 1980-tallet som følge av avskyting og annen bekjempelse av rovdyr, og det var av interesse å vite hvorvidt dagens bestander opprettholder normale nivåer for genetisk variasjon. Videre er det av sentral forvaltningsinteresse å kjenne det genetiske slektskapet mellom nåværende bestander. Mikrosatellitter er også benyttet for å studere en laksebestand som var sterkt redusert og sannsynligvis utryddet som følge av forsuring på Sørlandet. I dette tilfellet har vi brukt gamle, tørkede lakseskjell som kilde

til å studere den historiske laksebestanden i elva fra tiden før forsuring.

Fire arter av sommerfugler, hvorav én står på Bern-konvensjonens liste over truede arter, ble studert med enzynelektroforese. I denne komparative analysen var det av interesse å studere hvorvidt arter med en stor utbredelsessuksess i Norge er genetisk mer variable enn sine nærstående slektninger. Samme teknikk ble også benyttet til å studere genetisk variasjon i sjeldne havstrandplanter i Oslofjorden. Til dette studiet ble det valgt ut to arter som har vært i sterk tilbakegang, og én art som har økt i utbredelse de siste hundre årene.

Et prosjekt med Trinidad-guppier som modellorganisme, har påbegynt et langtids-studium av den mulige konflikten mellom genetisk variasjon og individuell fitness som kriterium for et vellykket bevaringsprogram. Dette studiet fokuserer på betydningen av at dyr greier seg ved utsetting i naturen, selv etter flere generasjoner i fangenskap.

2.1

Genetisk mangfold hos bjørn

Jon E. Swenson

Nåværende adresse: Institutt for biologi og naturforvaltning, Norges landbrukshøgskole, N-1432 Ås.

Hvor relevant er kunnskapen om genetikk for forvaltning av den skandinaviske bjørnebestanden? Vi ser at genetikk blir tatt hensyn til mer og mer i bevaring og forvaltning av bestander. Bjørnens genetiske situasjon er komplisert for en forvalter—bestanden består av fire forskjellige genetiske enheter når det gjelder kjerne-DNA og to svært forskjellige enheter når det gjelder mitokondrie-DNA. Målsetningen hos forvaltere i Sverige er å tillate de fire bjørnebestandene å øke i utbredelse og vokse sammen. Det kan ikke være riktig å holde disse bestandene adskilt for å opprettholde de genetiske forskjellene vi ser i dag. Men, vi anbefaler at forvaltningen fortsatt tar utgangspunkt i de fire bestandene, som er geografisk, demografisk og genetisk forskjellige i dag.



Foto: Roar Lund (bilde tatt under kontrollerte betingelser)

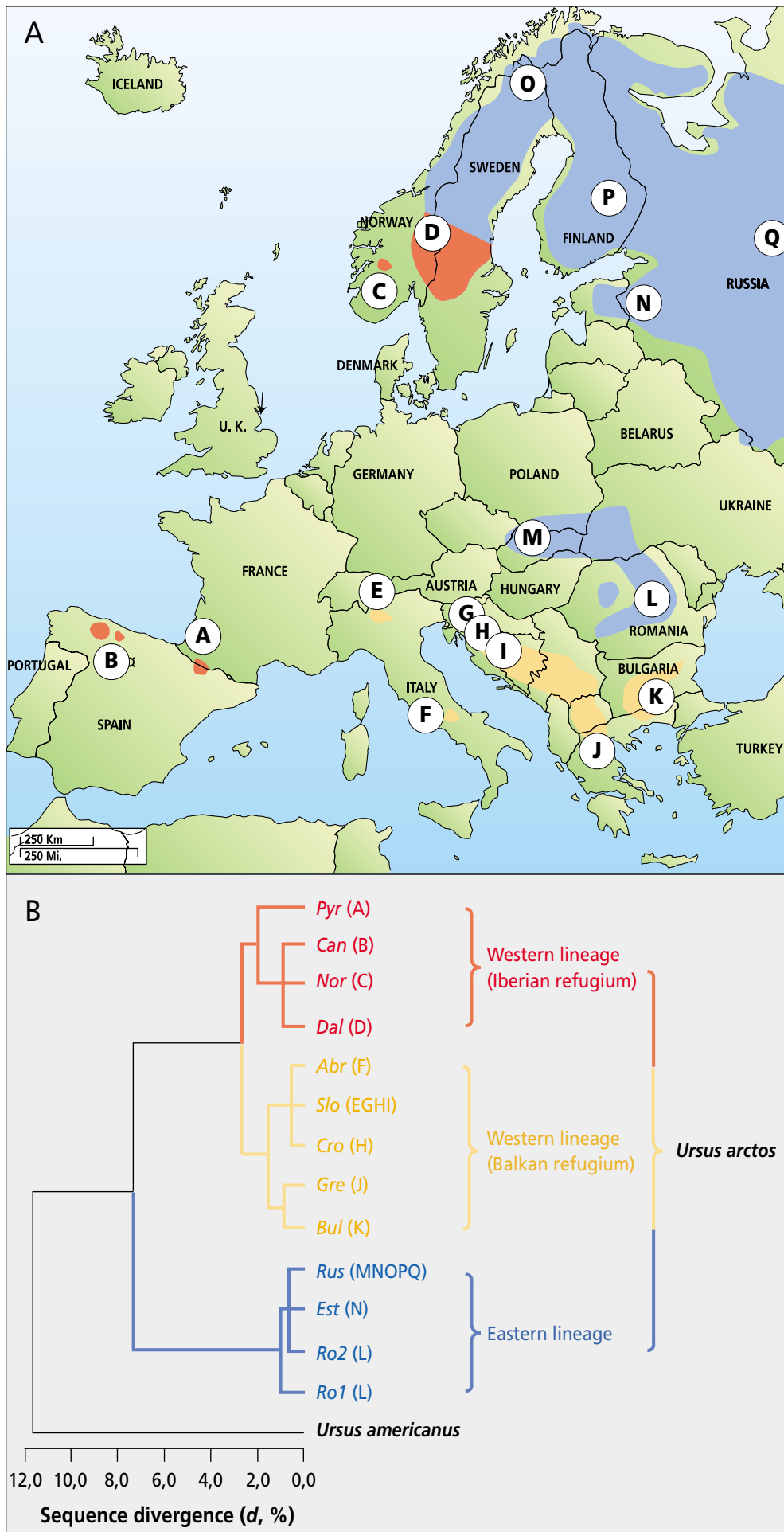
Brunbjørnen har den største utbredelse av alle de åtte bjørneartene i verden. I dag finner vi brunbjørn fra Spania gjennom Eurasia til vestlig Canada og USA. Taksonomer har delt brunbjørnen inn i mange forskjellige underarter, basert på morfologiske forskjeller. Genetikere har lenge vært nysgjerrige på den genetiske strukturen hos brunbjørnen i dette store utbredelsesområdet og ville undersøke hvordan de ulike gruppene var i slekt med hverandre. Men, den første store undersøkelsen av slektskap hos brunbjørnen ble ikke utført på grunn av nysgjerrighet—det var en konkret og praktisk grunn. Den franske staten ønsket å gjeninnføre bjørnen til deler av Pyreneefjellene der den var utryddet. Pierre Tablerlet fikk oppdraget om å kartlegge de genetiske forholdene mellom bjørnene som fantes i Europa for å finne ut hvor i fra de burde hente bjørner. Han brukte seg av mitokondrie-DNA (mtDNA, se **rammeartikkel 3.1.1**) og resultatet var overraskende. Det viste seg at bjørnene i Europa tilhører to store genetiske linjer, en østlig og en vestlig, som har vært adskilt i kanskje 850 000 år. Bjørnene i den store østlige linjen finnes fra sentrale Skandinavia og østover helt til Canada. Den vestlige linjen er delt i to, bjørnene i Italia og Balkan utgjør en del. Den neste store overraskelsen var at bjørnene i Spania, Frankrike, Sør-Norge og Dalarna-Härjedalen-Hälsingland i Sverige utgjør den andre delen av den vestlige linjen (**figur 2.1.1**). Den vestlige linjen kan være den eldste brunbjørnlinje som er funnet—altså »urbrunbjørnen», i hvert fall i Europa. Den er også den mest truede linjen, bortsett fra den delen som finnes i det sørlige Skandinavia.

Den franske staten bestemte seg omsider for å velge bjørner fra Slovenia for innføring til Frankrike—fordi skandinaviske bjørner spiser for mange sauer. Men, vi hadde fått kontakt med Pierre Taberlet og dette førte til et samarbeid om bjørnens genetikk i Skandinavia. Det første vi gjorde var å analysere flere prøver for å bedre kartlegge utbredelsen av de to mtDNA-linjene hos oss. Resultatet var overraskende—det finnes en skarp grense mellom de to linjene (**figur 2.1.2**). Ingen av 53 binner var innenfor »feil» område, og bare 4 og 69 hannbjørner var i »feil» område. Alle fire hannbjørner var innenfor en forventet avstand fra deres egentlige område, basert på dokumenterte utvandningsavstander.

Vi tolker resultatene slik at Skandinavia ble kolonisert fra to kanter etter den siste istida. Noen bjørner kom sørfra, de som er nærmest beslektet med bjørnene i Spania og Frankrike. Det fantes en gang et stort sammenhengende utbredelsesområde for bjørn over hele Vest-Europa. Andre bjørner kom østfra, fra et isfritt refugium nær Uralfjellene. De møttes etter ismassene i sentrale deler av Skandinavia hadde smeltet og de enorme flodene med smeltevann hadde minsket. Dette mønsteret er også dokumentert hos noen arter av smågnagere og spissmus i Skandinavia.

Figur 2.1.1

Genetiske relasjoner mellom brunbjørnene i Europa, basert på mitokondrie-DNA. Figuren viser utbredelsen av de forskjellige genetiske linjene (A), og hvor genetisk like de er (B). Figuren er fra Taberlet & Bouvet (1994). - Genetic relationships among brown bear populations in Europe, based on mitochondrial DNA. The figure shows the geographic distribution of the various lineages (A), and how close they are genetically (B). The figure is modified from Taberlet & Bouvet (1994).



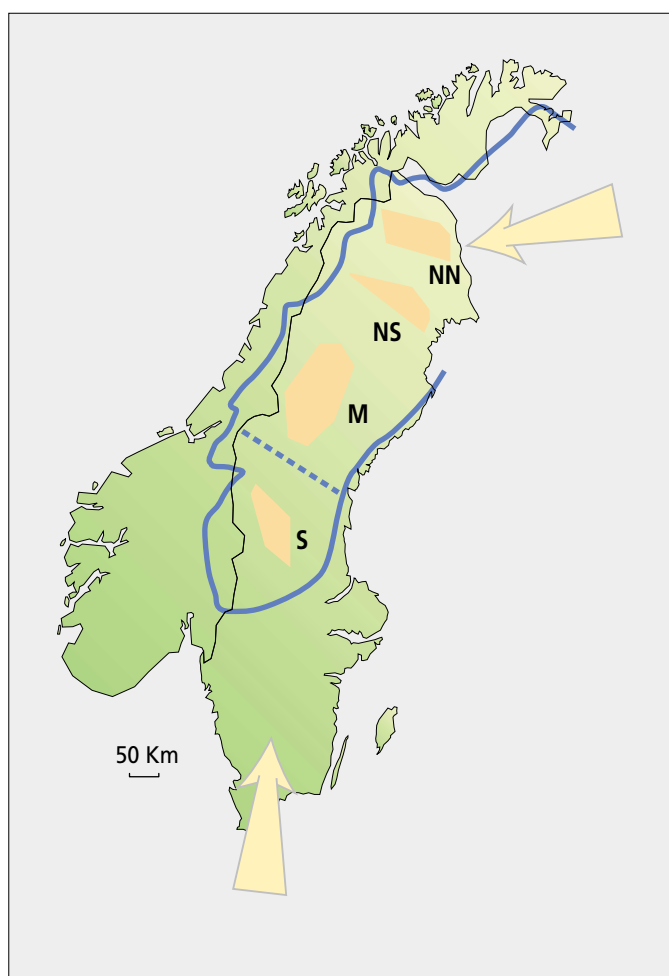
Dette var svært interessant, men vi stod igjen med flere spørsmål—inkludert mange som var viktige for forvaltningen. For det første hadde vi ikke funnet variasjon i de genene (lociene) som vi undersøkte. Vi vet at bjørnen ble utryddet i Norge og nesten utryddet i Sverige—kanskje bare 100-150 var tilstede i fire reliktbestander rundt 1930. Betyr dette at bjørnen hadde mistet mye genetisk variasjon? Og hva med bestanden som finnes i Hedmark, Dalarna, Härjedalen og Hälsingland? Er den den eneste levedyktige bestanden som finnes igjen i den vestlige mtDNA linjen som består av bjørner fra Spania, Frankrike og Sør-Skandinavia? I så fall, må denne bestanden få et spesielt forvaltningshensyn? Og, ikke minst, har bjørner fra den østlige og vestlige linjen blandet seg med hverandre? Våre data var bare fra mtDNA, som kun nedarves fra mora til avkom. Det betyr at vi ikke kunne oppdage om hannbjørnene hadde krysset grensen mellom linjene og parret seg der.

Med hjelp fra Lisette Waits i tillegg til Pierre Taberlet, har vi prøvd å besvare disse spørsmålene ved å analysere kjerne-DNA. Kjerne-DNA er det vi vanligvis tenker på når vi hører om DNA—halvparten kommer fra far og halvparten fra mor. Nitten mikrosatelitt-loci (**rammeartikkel 2.3.1**) fra 380 bjørner ble analysert. Dette er et enormt materiale og er blant de største genetiske studiene som er utført på viltlevende pattedyr.

Svaret om genflyt var egentlig ikke en overraskelse. Resultatene viste at det var stor likhet mellom de fire bestandene, selv om hver bestand var forskjellig, genetisk sett. Forskjellen mellom den

sørlige bestanden, bestand S, (som tilhører den vestlige mtDNA linjen) og den neste bestanden mot nord, bestand M, (som tilhører den østlige mt-DNA linjen) var ikke større enn mellom bestand M og den neste bestanden mot nord, bestand NS (som begge tilhører den østlige mtDNA-linjen, **figur 2.1.2**). Dette betyr at hannene må ha sørget for genflyt mellom bestandene. Vi har påvist gjennom radiotelemetri at hannbjørner har en stor evne til å vandre langt—opp til 500 km fra fødestedet. Så, selv om binnene sannsynligvis ikke har blandet seg noe særlig siden de to linjene møttes for 8 000 til 10 000 år siden, har genene blitt blandet av hannene. Derfor kan vi ikke anse den sørlige bestanden for en genetisk ren (med hensyn til kjerne-DNA) reliktbestand av den vestlige mt-DNA linjen.

Svaret om genetisk variasjon var en stor overraskelse. Det viste seg at de fire bestandene i Skandinavia hadde høy genetisk variasjon. Sammenlignet med 12 nord-amerikanske bestander, var våre bestander »midt på treet» (**figur 2.1.3**). Forventet heterozygositet basert på 8 mikrosatelitt-loci varierte fra 0,27 til 0,78 hos de 12 bestandene, og fra 0,67 til 0,70 hos de skandinaviske bestandene. Overraskende nok hadde våre bestander like stor genetisk variasjon som flere nord-amerikanske bestander som aldri har vært gjennom en flaskehals i bestandsstørrelse, så vidt vi vet. Og våre bestander hadde høyere genetisk variasjon enn grizzlybjørnbestanden i og rundt Yellowstone nasjonalpark, som har vært isolert fra andre brunbjørnbestander siden ca 1920 og som bestod av bare ca 140 bjørner i 1972. To andre bestander med enda lavere genetisk variasjon fins på øyer utenfor Alaskas kyst. På Kodiakøya er den genetiske variasjonen så liten at det er vanskelig å fastslå hvem som er far til ungene med bruk av DNA-fingerprinting. Bjørnene er for like. Disse to bestandene har sikkert vært isolert på disse øyene i lang tid.



Figur 2.1.2

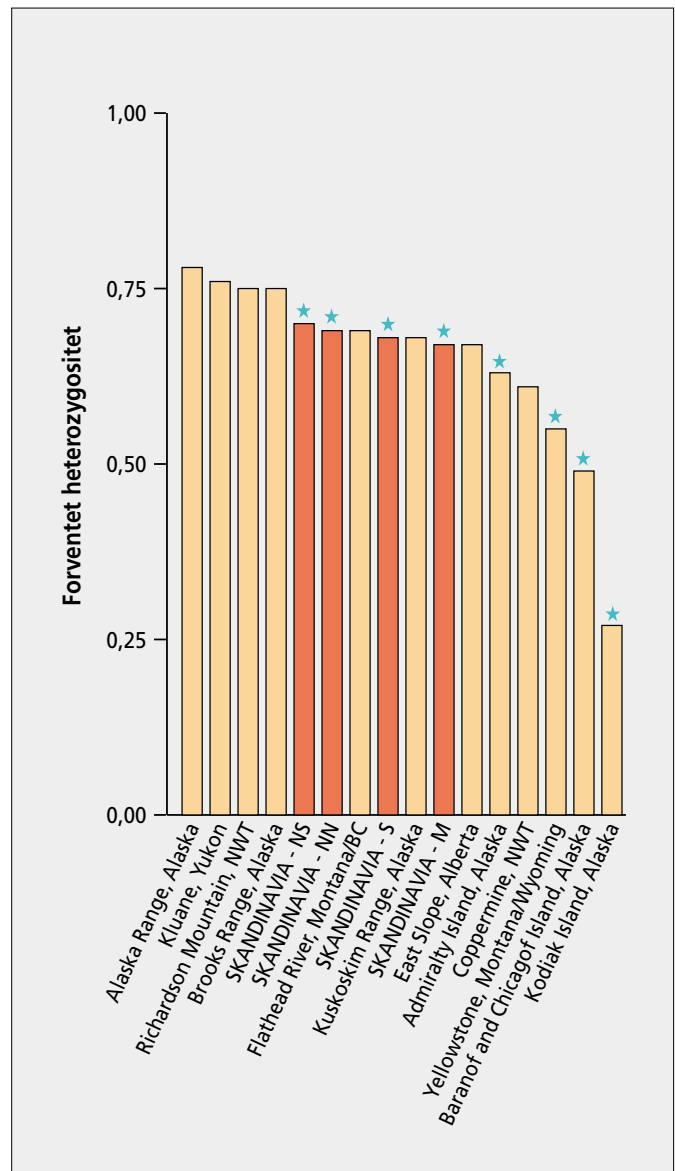
Utbredelsen av brunbjørn i Skandinavia, med reproduksjonsområder i orange (hvor 95% av binnene finnes). Den prikkede linjen viser grensen mellom de to mtDNA-linjene og pilene viser to sannsynlige innvandringsveier etter den siste istida. Figuren er fra Taberlet et al. (1995). - The distribution of the brown bear in Scandinavia, with female concentration areas in orange (where 95% of the females occur). The broken line shows the border between the two mitochondrial DNA lineages and the arrows indicate the two probable colonization routes after the last Ice Age. The figure is from Taberlet et al. (1995).

Når en bestand går gjennom en flaskehals, forventer vi at gener blir borte gjennom innavl og tilfeldigheter på grunn av at så få individer reproducerer. Noen bjørner kan ha en bestemt genvariant og dø før de klarer å formere seg. Da blir genvarianten borte fra bestanden. Dette har sannsynligvis skjedd også i Skandinavia da de få bjørnene som fantes var delt i fire bestander som overlevde utryddelsesforsøket. Men, om genvarianter ble borte i en eller to bestander av tilfeldigheter, kan de ha kommet tilbake med innvandrende hannbjørner fra en annen bestand etter at bjørnebestanden i Sverige begynte å vokse i antall og utbredelse. Vi har dokumentert med telemetri og med genetiske analyser at hannbjørner har beveget seg mellom bestander. I to bestander er ikke fordelingen av genotyper i genetisk likevekt. Dette kan tyde på at innførsel av genvarianter fortsetter. Det kan derfor ha vært en fordel at bjørnen overlevde i fire atskilte bestander, når bestandene omsider fikk genetisk kontakt igjen.

I bevaringsgenetikk prøver man oftest å opprettholde de genetiske forskjellene som finnes mellom bestander, fordi de kan være tilpasninger til lokale forhold. Vi vet ikke om dette er tilfellet hos bjørnen i Skandinavia. Vi vet at bjørnen opprinnelig var utbredt over hele den skandinaviske halvøya og at genflyt har »visket ut» mesteparten av forskjellen i kjerne-DNA hos de to mtDNA-linjene. Den genetiske strukturen vi ser blant de fire bestandene i Skandinavia i dag kan være et følge av gentap da bestandene gikk gjennom flaskehalsen, lokale tilpasninger, eller begge deler. Svenske myndigheter og den nye svenske rovdyrutredningen har begge foreslått at bjørnebestanden i Sverige får fortsette å vokse i antall og utbredelse, hvilket betyr at de fire bestandene sannsynligvis kommer til å »smelte sammen». Dette er en naturlig prosess som leder til en utbredelse av bjørn som var vanlig under nesten hele den tida bjørnen har vært i Skandinavia siden istida. Det kan da ikke være riktig å holde disse bestandene adskilt for å opprettholde de genetiske forskjellene vi ser i dag. Men, vi anbefaler at forvaltningen fortsatt tar utgangspunkt i de fire bestandene, som er geografisk, demografisk og genetisk forskjellige i dag.

Figur 2.1.3

Genetisk heterozygositet, basert på kjerne-DNA mikrosatellitter, i 16 bestander av brunbjørn. De røde søylene viser de fire skandinaviske bestandene (se **figur 2.1.2**), og stjerner viser hvilke bestander som er eller har vært isolert i historisk tid. Data fra Waits et al. (2000). - Genetic heterozygosity, based on nuclear DNA microsatellites, of 16 brown bear populations. The red columns are the four Scandinavian populations (see **figure 2.1.2**), and stars indicate which populations are or have been isolated in historical time. Data from Waits et al. (2000).



2.2

Lav genetisk variasjon hos skandinaviske jerver

Arild Landa, Roy Andersen og Ingmund Halgunset

Jerven er et av nordområdenes mest sjeldne og minst kjente store rovdyr. Mens den tidligere var utbredt over det meste av Norge og så langt sør som Värmland i Sverige, førte en sterk etterstrebelse til at en restbestand overlevde i fjellområdene mellom Norge og Sverige rundt 1970-tallet. Etter at jerven ble fredet har bestandene igjen økt i antall og utbredelse, men dagens bestander har lav genetisk variasjon fordelt på flere underbestander.

Det norske og svenske jervprosjektene har sammen med Chris Walker ved Hans Ellegrens lab ved Universitetet i Uppsala, samlet inn og analysert prøver fra jerv i Nord-Norge (81 prøver), Nord-Sverige (51 prøver) og Sør-Norge (21 prøver). Vi hadde også tilgang til noen få (10) svenske prøver fra før 1969 da den ble fredet (**figur 2.2.1**). I Sør-Norge ble jerven fredet i 1973 og i Nord-Norge i 1982.

Ved hjelp av kjerne-DNA undersøkte vi variable (polymorfe) mikrosatellitter på 16 forskjellige loci (se **rammeartikkel 2.3.1**). Resultatene viste at den genetiske variasjonen hos Skandinaviske jerver er svært liten. Det var kun to til fem alleler per locus og allelene var i liten grad forskjellig fra motsvarende steder på ensartete kromosom, dvs heterozygositeten var lav og varierte fra 0,269-0,374 over alle de undersøkte prøver. Siden amerikanske jerver viser langt større variasjon, er den lave genetiske variasjon hos jerv i Skandinavia neppe et artsproblem. Den lave variasjonen skyldes mest sannsynlig historiske hendelser, men en kan ikke utelukke nylige hendelser. Dette kan være såkalte 'founder'-effekter etter siste istid eller mer nylige flaskehals-effekter som har medført at få individer, dvs et lite genetisk utvalg, har dannet utgangspunktet for nye bestander og der genetisk drift har medført ytterligere tap av genetisk variasjon. At historiske hendelser (etter istiden) kan forklare dagens lave genetiske variasjon hos jerv i Skandinavia, støttes ytterligere av at mitokondrielt DNA, dvs arvemateriale som kun nedarves via mødre, bare viste

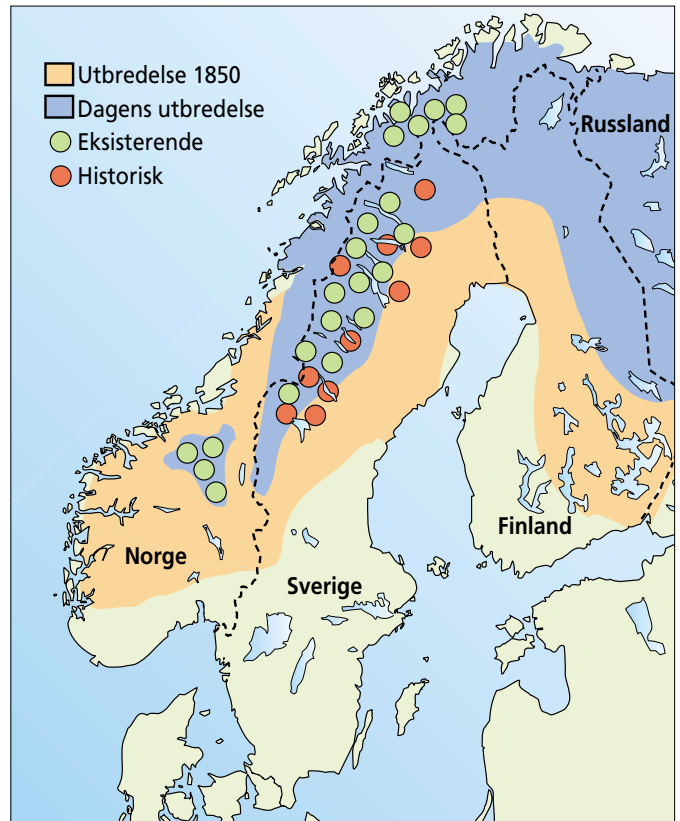


Foto: Roy Andersen

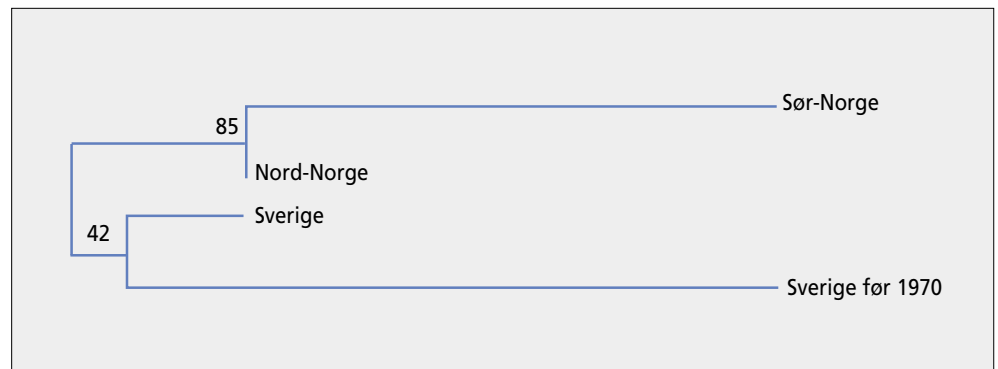
én enkelt haplotype (variant) i den såkalte 'D-loop' av mtDNA, som vi undersøkte. D-loop benyttes ofte til nettopp å påvise genetisk variasjon hos pattedyr (inklusive rovdyr).

Når vi sammenlignet materialet i tid og rom, viste det seg at alle innsamlingsområdene var statistisk forskjellige fra hverandre (gjennomsnittlig genetisk differensiering $F_{ST} = 0,045$). Den største forskjellen var mellom Sør-Norge og de svenske prøvene fra før 1970 ($F_{ST} = 0,142$). Dette er ikke overraskende da jervene i Sør-Norge har utgangspunkt i et fåtall dyr som reetablerte seg i området på slutten av 1970-tallet, mens jervene fra før 1970 sannsynligvis hadde en genetisk variasjon som ble redusert på grunn av den sterke avskytingen. Den genetiske avstanden var minst mellom den sørnorske og den nordnorske bestanden (Neis genetiske distanse, $D_A = 0,037$), og det er derfor mest sannsynlig at de har sitt utspring derfra (figur 2.2.2).

Den genetiske forskjellen mellom dagens bestander har vist at det er en begrenset utveksling av gener mellom bestandene. Dette betyr at en i forvaltningen må utvise en stor varsomhet når en tildeler fellingskvoter fordi lokal utryddelse vil medføre ytterligere tap av en allerede meget lav genetisk variasjon. Spesielt gjelder dette den fåtallige og sårbare bestanden i Sør-Norge. Samtidig er det også viktig at jerver kan bevege seg farefritt mellom de ulike bestandene slik at de dermed gis mulighet til å utveksle gener.



Figur 2.2.1
Jervens utbredelse i Fennoskandia før 1850, rundt fredningen på 1970-tallet og i dag. – The distribution of wolverine in Fennoscandia before 1850, in the 1970s when the species was protected, and today.



Figur 2.2.2
Genetisk avstand (Neis D_A) mellom stikkprøver av jerv. Tallverdier angir bootstrap-verdier fra 100 distansematriser bootstrappet over loci (fra Walker et al. 2001). – Genetic distance (Nei's D_A) between samples of wolverine. Numbers indicate bootstrap values from 100 distance matrices bootstrapped across loci (from Walker et al. 2001).

2.3

DNA-analyse av utdøing og rekolonisering

Kjetil Hindar, Kirsti Kvaløy og Torveig Balstad

Analyse av såkalte DNA-mikrosatellitter tillater studier av genetisk dynamikk over mange generasjoner i naturlige populasjoner, basert på lagret biologisk materiale. Tørkede fiskeskjell er et materiale som egner seg for DNA-analyser. De viser at laksen i den forsurete Tovdalselva før utdøing, og den laksen som nå rekoloniserer elva, er like forskjellige som laks fra ulike elver.

Hvor genetisk like er dagens populasjoner de som eksisterte for mange generasjoner siden? Hva betyr flaskehals i bestandsstørrelsen, eller endog utdøing og senere reetablering i samme lokalitet? Analyse av korte sekvenser av DNA tillater nå analyse av genetisk dynamikk i populasjoner som vi tidligere ikke kunne studere på grunn av metodebegrensninger. Teknikker for oppformering av små mengder DNA gjør det mulig å studere allelfrekvenser i populasjoner som kun eksisterer i form av lagret biologisk materiale. Derved kan vi lage tidsserier som studerer genetisk dynamikk over mange generasjoner. I dette prosjektet



Foto: Ukjent

benytter vi slike teknikker til å analysere genetisk variasjon i skjellprøver av laks *Salmo salar*. Målsettingen er å analysere generelle bevaringsbiologiske problemstillinger knyttet til tap av genetisk variasjon gjennom studier av genetisk dynamikk hos utvalgte laksebestander i store deler av 1900-tallet.

2.3.1 DNA-studier av lakseskjell

Danske forskere har nylig demonstrert at mikrosatellitter kan påvises i tørkede lakseskjell, og at teknikken kan brukes til å studere genetisk variasjon over mange tiår. I ett studium undersøkte Einar Eg Nielsen og medarbeidere laksebestanden i Skjern Å, den eneste gjenværende bestanden i Danmark. Bestanden har gått gjennom en betydelig flaskehals i løpet av dette århundret, og det var til og med tvil om den nåværende bestanden var basert på en restbestand av laks fra Skjern Å eller om den representerte fremmed fisk som hadde kolonisert elva. Nielsen og medarbeidere viste ved mikrosatellittanalyse av laksunger fra Skjern Å i 1989 at disse liknet mer på fisken i samme elv før bestandsreduksjonen (1930-tallet) enn på to andre elver som drenerer til Nordsjøen (hvorav den ene, Ättran i Sverige, er den nærmeste lakseførende elva i forhold til Skjern Å). De viste også at Skjern-stikkprøven fra 1989 inneholdt mindre genetisk variasjon enn stikkprøvene fra 1930, og kunne forklare dette med at bestanden hadde tapt genetisk variasjon (alleler men ikke heterozygositet) på grunn av en flaskehals i bestandsstørrelsen. En alternativ forklaring, nemlig at et materiale basert på yngel (1989-årsklassen) inneholder mindre genetisk variasjon enn et materiale basert på voksen fisk (flere årsklasser på 1930-tallet) kunne imidlertid ikke avvises. Det er derfor behov for å undersøke genetisk dynamikk i samme type stikkprøve fra flere ulike tidsepoker før en kan fastslå med sikkerhet hva en flaskehals betyr for tap av genetisk variasjon hos laks.

Ved NINA fins det et betydelig skjellmateriale av laks, som er samlet inn helt tilbake til tidlig på 1900-tallet, da Knut Dahl viste at man kunne bruke skjell som ferdskrivere for studier av laksens alder, vekst, smoltifisering og kjønnsmodning. Dette skjellmaterialet gir muligheter til genetiske studier av laksebestander som i dag er utdødd, som har vært kraftig redusert som følge av forurensning, vassdragsregulering eller sykdomsintroduksjon, eller som har vært gjenstand for store introduksjoner av kunstig reproduert laks av stedegen eller fremmed stamme.

2.3.2 Utdøing og rekolonisering av laks på Sørlandet

En rekke norske laksebestander er utryddet i løpet av 1900-tallet, først og fremst som et resultat av forurensning. I samarbeid med et prosjekt som følger reetableringen av laks i kalkede elver på

Sørlandet, har vi undersøkt sørlandselven Tovdalselva (se **foto**). NINA påbegynte i 1997 et studium av rekolonisering av laks i Tovdalselva, etter at fullkalking av hovedelva ble igangsatt høsten 1996.

Fra Tovdalselva har vi gammelt skjellmateriale av voksen laks som ble samlet inn i elva i 1910, og et materiale av repeterte gytere av laks fra 1955-56 (sannsynligvis merket som gytere av smålaks i elva i 1954). Vi har isolert DNA og oppformert mikrosatellitter fra skjellmaterialet fra Tovdalselva både fra 1910 og fra 1955-56. Disse stikkprøvene har vi sammenliknet vi med mikrosatellitt-variasjon i DNA ekstrahert fra naturlig reproduert ungfisk samlet inn i Tovdalselva i 1997, dvs yngel fra den første vellykkete reproduksjonen etter fullkalking (Ingen yngel ble funnet i elva i 1996).

I vår genetiske analyse av det historiske materialet, har vi sammenliknet allelisk variasjon i 5-8 mikrosatellitt-loci. Resultatene antyder at bestanden i Tovdalselva før utdøing, var noe mer genetisk variabel enn den nylig rekoloniserte bestanden, målt som antall alleler i omtrent like store stikkprøver. Vi gjorde også en parvis analyse av de tre stikkprøvene av laks fra Tovdalselva med hensyn til genetisk likhet. Vi fant at de to stikkprøvene fra hhv. 1910 og 1955-56 ikke skilte seg signifikant i allelfrekvensfordeling i noe mikrosatellitt-locus, selv om de er tatt med 45 års mellomrom. På den andre siden var de to stikkprøvene fra hhv. 1955-56 og 1997 høyt signifikant forskjellige.

Graden av genetisk differensiering mellom stikkprøvene (målt som Wrights fikseringsindeks, F_{ST} som angir andelen av den genetiske variasjonen som skyldes forskjeller mellom stikkprøver), viste liten genetisk differensiering mellom prøvene fra 1910 og 1955-56 ($F_{ST} = 0,002$) og en betydelig større differensiering mellom 1955-56 og 1997 ($F_{ST} = 0,039$). Denne siste verdien er nær det som er vanlig å finne mellom prøver av laks fra ulike elver. Vi kan derfor slå fast at laksen i Tovdalselva ikke overlevde forsuring "uoppdaget", men faktisk døde ut og nå blir erstattet av en ny laksestamme.

Rammeartikkel 2.3.1

DNA – et varig kjemikalium

Nedbryting av DNA tar til med én gang et individ dør. Men de meterlange DNA-trådene i hver celle med sine milliarder av basepar brytes ikke ned til sine minste bestanddeler med en gang (dvs basene A, T, C og G). Selv etter lang tids nedbryting kan man finne igjen ubrutte DNA-sekvenser på noen 100- eller 1000-talls basepar, og i de tilfellene forråtnelsen går langsomt, kan dette gi grunnlag for DNA-analyse av biologisk materiale fra organismer som døde for tusenvis av år siden. Et spektakulært eksempel er kvantifisering av genetiske forskjeller mellom neanderthalere og nålevende mennesker.

Slike DNA-analyser tar utgangspunkt i varianter som oppfores ved såkalt PCR (**rammeartikkel 3.1.1**). Denne teknikken blir stadig oftere brukt ved populasjonsgenetiske studier av variable loci, slik som mikrosatellitter eller sekvenser i det mitokondrielle DNAet. Mikrosatellitter er repetitive segmenter av DNA hvor det repeterte motivet består av 1-4 basepar. Genetisk variasjon detekteres som variasjon i antall repetisjoner av motivet, for eksempel kan ett allel ha 50 repetisjoner av CT, mens andre alleler har 51 eller 49 repetisjoner. Mutasjonshastigheten er høyere i mikrosatellitter enn i andre DNA-sekvenser, sannsynligvis fordi nye alleler oppstår ved "glijptak" i replikasjonen (som fylles av en ny CT), og ikke av punktmutasjoner. Noen mikrosatellitter er hypervariable med opp mot 25 alleler eller mer, og kan ha en forventet heterozygositet på langt over 90%. Selv om denne typen polymorfisme sjelden er forbundet med funksjonelle gener, blir uttrykk som alleler og loci benyttet for å beskrive de oppformede DNA-fragmentene.

Mikrosatellittanalyse krever kjennskap til endesequensene (primere) for de repeterte segmentene som skal oppfores. For laks fins det et stort antall slike primere, som blant annet er utviklet ved Norges veterinærhøgskole i forbindelse med genkartlegging hos oppdrettslaks.

2.4

Genetisk mangfold hos sommerfugler

Kjetil Hindar, Kaare Aagaard, Torveig Balstad og Oddvar Hanssen

Genetisk analyse av sommerfugler kan gi verdifull informasjon om artenes biologi og forvaltning. En komparativ analyse av fire arter av ringvinger (*Coenonympha* spp.) viser at den truede herosommerfuglen har liten genetisk variasjon, at alle de studerte sommerfuglene kan oppvise genetisk differensiering over svært korte avstander, at det generelt er mindre genetisk variasjon mot yttergrensene av artenes utbredelse, og at kunnskap om fordelingen av habitater kan være viktig for å forstå en arts genetiske struktur. Dette krever en forvaltning som er observant i forhold til endringer i (kultur)landskapet, spesielt for levestedene til den truede herosommerfuglen.



Foto: Oddvar Hanssen

2.4.1 Er arters levedyktighet knyttet til deres genetiske variasjon?

Ett av de sentrale ubesvarte spørsmålene i bevaringsbiologien er hvorvidt det er en sammenheng mellom genetisk variasjon og levedyktighet i naturlige bestander. Dette spørsmålet kan delvis besvares ved å undersøke 1) hvorvidt bestander og arter som er ansett for å være truet har mindre genetisk variasjon enn ikke-truede slektninger, og 2) hvorvidt redusert genetisk variasjon (beregnet med enzymelektroforese eller andre molekylærgenetiske metoder) gjør en bestand mindre levedyktig.

Det fins flere eksempler på truede bestander som har liten genetisk variasjon. På den andre siden fins det også eksempler på truede bestander som har høy genetisk variasjon, og på ikke-truede bestander med liten genetisk variasjon. En klar mangel ved eksisterende kunnskap er at det ikke fins komparative studier der nærbeslektede arter og bestander er undersøkt.

Sommerfugler (Lepidoptera) er interessante studieobjekter for bevaringsbiologiske studier, fordi den betydelige kunnskapen om denne gruppen både blant profesjonelle og amatører gjør dem spesielt godt egnet til studier av generell karakter. Vi har studert den genetiske strukturen til fire arter av slekten *Coenonympha* som har ulik utbredelse i Norge, og hvorav én art (herosommerfuglen, *C. hero*) har internasjonal vernestatus gjennom Bern-konvensjonen. Undersøkelsen hadde to delmål:

- Å undersøke den genetiske strukturen til fire arter av *Coenonympha* med ulik utbredelse i Europa.
- Å undersøke om det er noen sammenheng mellom genetisk variasjon og levedyktighet innen og mellom disse artene.

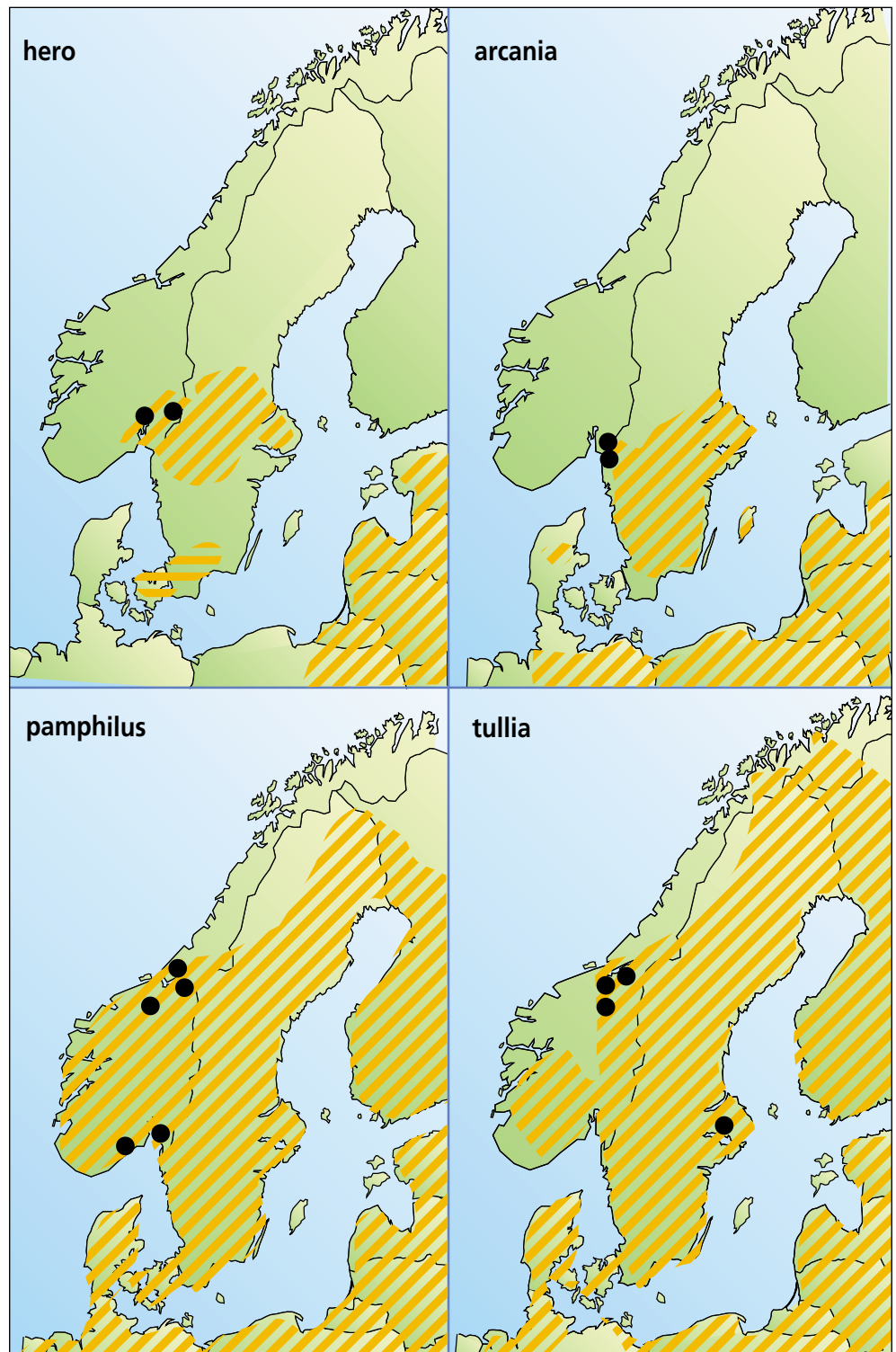
2.4.2 Studieobjektene

Slekten *Coenonympha* hører til underfamilien Satyrinae, som på norsk har fått navnet ringvinger. *Coenonympha* har fire arter med ulik utbredelse i Norge (**figur 2.4.1**). To av artene, *C. arcania* og *C. hero*, har en meget begrenset utbredelse på Østlandet. *C. tullia* er vidt utbredt, men litt sjelden på myr over store deler av Østlandet og Trøndelag. *C. pamphilus* er meget vanlig i hele Sør-Norge. Disse fire, nærbeslektede artene har således en høyst ulik utbredessuksess i Norge.

Vi brukte enzymelektroforese (**rammeartikkel 2.4.1**) til å analysere genetisk 78 *Coenonympha hero*, 55 *C. arcania*, 171 *C. pamphilus* og 225 *C. tullia*. I alt mellom 19 og 25 enzymkodende gener (loci) kunne analyseres for hver av de fire artene. I disse genene beregnet vi den gjennomsnittlige genetiske variasjonen (heterozygositet eller genetisk diversitet, se **rammeartikkel**

Figur 2.4.1

Utbredelseskart over *Coenonympha* spp. i Skandinavia med angivelse av innsamlingslokaliteter. – Distribution map and sampling localities for *Coenonympha* spp. in Scandinavia.



2.4.2) innen bestander og arter, og den relative genetiske differensieringen mellom bestander innen hver art.

2.4.3 Mellomartsvariasjon i genetisk mangfold

Vi fant betydelige artsforskjeller i graden av genetisk variasjon hos fire arter av dagsommerfugler i slekten *Coenonympha* (**figur 2.4.2**). Heterozygositeten (H_T , standardisert til 25 gener) ble beregnet til $H_T=0,018$ for *hero*, $0,060$ for *arcania*, $0,099$ for *tullia*

og $0,101$ for *pamphilus*. Den laveste heterozygositeten ble altså funnet hos *C. hero*, som har internasjonal vernestatus gjennom Bern-konvensjonen. Dette er interessant, fordi klassifiseringen av herosommerfuglen som truet i Europa er gjort uten kunnskap om artens lave genetiske variasjon. Våre analyser av herosommerfuglen finner støtte i en undersøkelse av genetisk variasjon hos *Coenonympha* spp. i Mellom-Europa, der det også ble funnet lavere heterozygositet hos *C. hero* enn hos andre *Coenonympha*-arter. Hvorvidt den lave genetiske variasjonen representerer en trussel i seg selv, er kanskje tvilsomt. Men som det fremgår under, er fortsatt levedyktighet hos norske popula-

sjoner av hero avhengig av en betydelig tilpasningsevne til skiftende arealutnytting. Dette betyr at lav genetisk variasjon kan begrense mulighetene for tilpasning hos arten og dermed begrense mulighetene for fortsatt eksistens.

2.4.4 Genetisk variasjon i periferien

De norske bestandene av de fire *Coenonympha*-artene er generelt sett mindre genetisk variable enn bestander i mer sentrale deler av utbredelsesområdet. Denne påstanden støttes av en sammenlikning av våre resultater med Martin Wiemers' resultater fra Mellom-Europa, der alle *Coenonympha*-artene (med unntak av *C. tullia*) ser ut til å ha mer genetisk variasjon enn i Norge (figur 2.4.3). Påstanden støttes også av våre sammenlikninger av den genetiske variasjonen hos *C. pamphilus* og *C. tullia* fra Sør-Skandinavia, som hos begge artene er høyere i stikkprøver fra hhv. Østlandet og Uppsala-området (Uppland) enn i stikkprøver fra Trøndelag. Dette resultatet gir støtte til generelle populasjonsgenetiske og biogeografiske hypoteser om at bestander i periferien av utbredelsesområdet har mindre genetisk variasjon enn sentrale bestander.

2.4.5 Genetisk variasjon og levedyktighet hos *C. tullia*

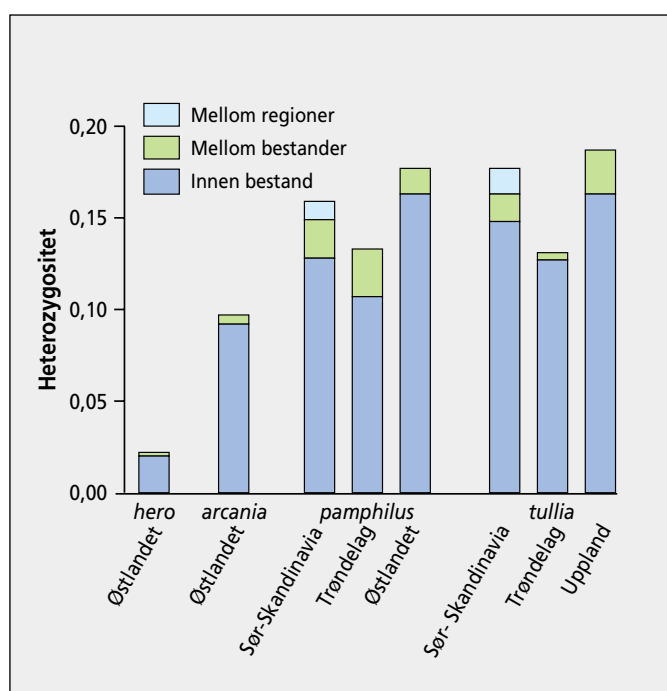
En foreløpig test av variasjon/levedyktighetshypotesen i en metapopulasjon av *C. tullia* fra Uppsala-området, tyder på ingen eller kun en svak sammenheng mellom graden av genetisk variasjon (heterozygositet) i 7 delbestander, og levedyktighet, slik Torbjørn

Ebenhard i Uppsala målte som klekkbarheten hos egg i de samme delbestandene. Heterozygositeten i de 7 delbestandene varierte mellom $H_S = 0,231 \pm 0,076$ og $0,430 \pm 0,066$ (gjennomsnitt \pm standardfeil), noe som antyder at vi skal kunne påvise sammenhenger mellom heterozygositet og levedyktighet og/eller bestandsstørrelse - dersom slike sammenhenger eksisterer.

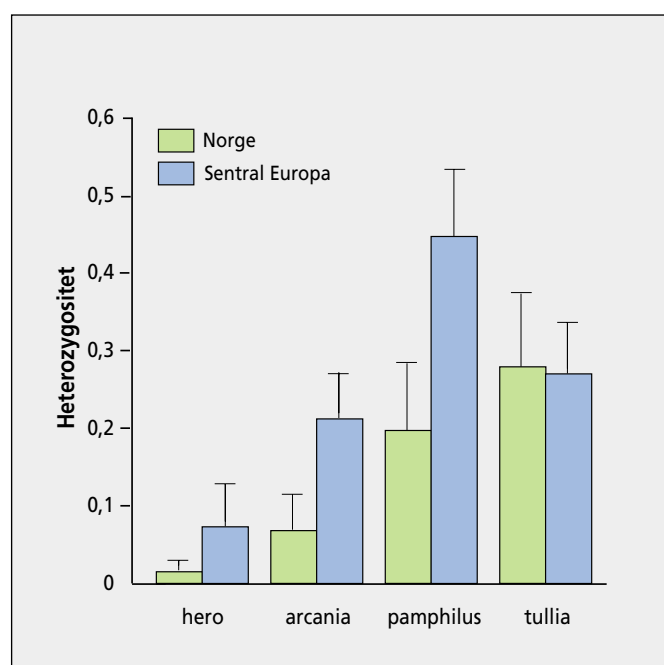
2.4.6 Komparativ genetisk struktur sett i lys av artenes biologi

Materialet vi har undersøkt, gjør oss i stand til å sammenlikne genetisk variasjon mellom bestander over avstander fra noen få km til flere hundre km for alle artene. Dette er spesielt interessant for de to vanligste artene, hvorav *C. tullia* forventes å vise større genetisk isolasjon enn *C. pamphilus* ved samme geografiske avstand, både ut fra betraktninger om habitatet (som kan være svært fragmentert hos *C. tullia*) og om reproduksjonsbiologi (parring skjer nærmere klekkestedet hos *C. tullia*).

Resultatene våre synes ikke å gi noen generell støtte til hypotesen om at *C. tullia* skal være mer genetisk differensiert enn *C. pamphilus* fra samme område (figur 2.4.2). Derimot ser det ut til at den genetiske differensieringen innen begge arter varierer med hvor i utbredelsesområdet undersøkelsen er gjort. *C. pamphilus* er mer differensiert i Trøndelag enn på Østlandet, mens *C. tullia* er mindre differensiert i Trøndelag enn i Uppsala-området. Dette tyder på at det ikke er egenskaper ved de to artene som forklarer forskjeller i differensiering (for eksempel reproduksjonsbiologien), men kanskje heller egenskaper ved habitatet. Det kan hende at *C. tullia* opplever Trøndelag som et mer kontinuerlig



Figur 2.4.2 Mengde og fordeling av genetisk variasjon (forventet heterozygositet) hos fire arter av *Coenonympha* i Skandinavia. – Amount and distribution of genetic variation (expected heterozygosity) in four *Coenonympha* species in Scandinavia.



Figur 2.4.3 Sammenlikning av genetisk variasjon hos fire arter av *Coenonympha* fra Skandinavia og Mellom-Europa, basert på heterozygositeten i 7 loci. – Comparative genetic variation in four *Coenonympha* species from Norway and Middle Europe, based on heterozygosity estimates for 7 loci.

habitat enn det *C. pamphilus* gjør, fordi myr er en mer vanlig landskapstype enn eng i Trøndelag, mens de to artene opplever tørrere og varmere områder lengre syd som motsatt, dvs at Østlandet og Uppsala-traktene oppleves mer «fragmentert» for *C. tullia* og mer «kontinuerlig» for *C. pamphilus*. Dette blir en noe spekulativ forklaring, som bør undersøkes nærmere gjennom en landskapsøkologisk analyse.

2.4.7 Implikasjoner for forvaltningen

Herosommerfuglen har i løpet av de siste tiårene forsvunnet fra mange lokaliteter rundt Oslofjorden, sannsynligvis på grunn av urbanisering. De gjenværende bestandene i dette området flyr på tørre enger og tildels i hager på øyer i indre Oslofjord (bl.a. Ostøya). Slitasje på disse øyene som følge av økt trafikk (og delvis fortettet bebyggelse) vil være en fortsatt trussel for herosommerfuglen i området.

I mer landlige lokaliteter i indre Akershus og sørlige Hedmark flyr herosommerfuglen på fuktige enger, nesten alltid i forbindelse med våtmark. Her ser det ut til å være grøfting og gjenplantning av myr og fuktig gressmark, samt redusert beiting, som er den største trusselfaktoren mot herosommerfuglen. For eksempel var en god lokalitet på 1970-tallet helt gjengrodd i 1993, da en NINA-undersøkelse sjekket artens bestandsstatus i Norge. Dette antyder at selv de største bestandene av herosommerfugl raskt kan trues av arealendringer.

Rammeartikkel 2.4.1

Enzymelektroforese

Artene ble analysert med standard horisontal stivelsesgel enzymelektroforese på NINAs populasjonsgenetiske laboratorium i Trondheim. Abdomen og thorax (som er betegnelsene for bakkropp og mellomkropp hos insekter) ble analysert hver for seg på inntil 4 forskjellige buffersystemer. Vi farget for 22 enzymer som er kodet for av 30 loci (et locus/ flere loci betegner sted(er) på kromosomene som koder for et protein, og brukes ofte synonymt med gen eller arveanlegg). Teknikken avdekker variasjon i et gen ved at enzymene forekommer i ulike varianter, som ut fra sin vandringslengde på stivelsesgelen kan tolkes som at de er produkter av et gen som enten er heterozygot (dvs at mor og far har gitt ulike arveanleggsvarianter eller *alleler* til individet, som da får genotypen *ab*) eller homozygot (dvs like arveanleggsvarianter fra mor og far, som gir genotypen *aa* eller *bb*). Enzymelektroforese avdekker ikke all genetisk variasjon i et gen, slik de kunne vært avdekket om vi kjente genets DNA-sekvens. For at elektroforetiske varianter kan skilles, må de ha ulik elektrisk ladning eller ulik struktur som gjør at de får ulik vandringslengde på gelen. Noen aminosyrer, som er byggeklossene i enzymer og andre proteiner, kan skiftes ut uten at enzymet får annen ladning eller struktur, og mutasjoner kan skje uten at de gir opphav til noen annen aminosyre. Teknikken er likevel mye benyttet, fordi den kan gi mye genetisk informasjon med relativt liten innsats og med enkel apparatur. Mer informasjon om enzymelektroforese er gitt i rammeartikkel 4.2 i "Bevaring av genressurser" (NINA Temahefte 9, 1999).

Rammeartikkel 2.4.2

Mål for genetisk variasjon og genetisk differensiering

Ut fra genotypedataene fra laboratoriet kan vi regne ut frekvensen av de ulike allelene og den gjennomsnittlige heterozygositeten i hvert gen og bestand (populasjon). Forventet heterozygositet (også kalt genetisk diversitet) i hvert variabelt gen i hver delbestand (sub-populasjon) er beregnet som $h = 1 - \sum p_i^2$, der p_i er frekvensen av det i -te allelet. Heterozygositeten i hver sub-populasjon (H_S) er gjennomsnittet av heterozygositeten i alle de undersøkte genene, både variable og ikke-variable. Den relative genetiske differensieringen mellom sub-populasjoner er beregnet som $F_{ST} = 1 - (\bar{H}_S/H_T)$, der \bar{H}_S er den gjennomsnittlige heterozygositeten i alle sub-populasjonene og H_T er heterozygositeten i totalpopulasjonen (dvs alle populasjoner i studieområdet, sett under ett). Den relative genetiske differensieringen kan beregnes etter en hierarkisk analyse, der vi angir graden av differensiering mellom regioner, mellom lokaliteter innen region, og mellom stikkprøver innen lokalitet.

2.5

Genetisk mangfold hos strandplanter med små bestander

Odd Egil Stabbetorp, Olav Skarpaas* og Inger Nordal*

* Biologisk institutt, Universitetet i Oslo, N-0316 Oslo

For å vurdere populasjonsbiologien til plantearter som forefinnes i små bestander, ble det studert fire plantearter som er knyttet til strender. Undersøkelsen er gjort i Oslofjorden, og resultatene kan derfor sies å være knyttet til en geografisk skala på regionalt nivå. Foreløpig er tre av artene (strandkål, gul hornvalmue og østersurt) undersøkt genetisk ved hjelp av enzyelektroforese. Det er interessant at vi finner en skarp kontrast mellom to arter i tilbakegang (med svært liten genetisk variasjon) og en art i framgang (med svært stor genetisk variasjon). Vi tror imidlertid at den lave genetiske variasjonen i artene i tilbakegang heller er en konsekvens av redusert bestandsstørrelse enn en årsak til det.

2.5.1 Liten genetisk variasjon i arter i tilbakegang

Østersurt og gul hornvalmue (**rammeartikkel 2.5.1**) har ingen påviselig variasjon i de undersøkte enzymsystemene i stikkprøver fra Oslofjorden. Av gul hornvalmue ble individer fra alle tilstedeværende bestander undersøkt for 8 enzymsystemer som representerte 15 ulike loci. For østersurt ble det benyttet 9 enzymsystemer i en tilsvarende undersøkelse.

Det er uvanlig at et så vidt omfattende plantemateriale ikke inneholder påviselig variasjon. Resultatet må sees i sammenheng med disse artenes biologi og populasjonsstruktur. Av viktige egenskaper som fører til redusert genetisk variasjon er at begge artene er selvpollinerende, de har små bestander, og undersøkelsesområdet er i utkanten av artenes utbredelsesområde.



Foto: Dag Svalastog

Felles for de to artene er også at de har vært i en kraftig tilbakegang med hensyn på antall bestander i Oslofjorden de siste 100-150 år (se nedenfor). For østersurt har vi sammenlignet Oslofjordmaterialet med materiale fra Finnmark, Grønland, Island og Svalbard. Svalbardmaterialet viste avvikende alleler i to enzymsystemer (AAT og PGM), mens det øvrige materialet var identisk med Oslofjordmaterialet. Svalbardplantene er dessuten noe morfologisk avvikende; de tilhører en arktisk rase som har vært beskrevet som en egen varietet av arten. Østersurt som art synes derfor å vise liten genetisk variasjon, og det er mulig at leveforholdene på sterkt eksponerte strender generelt bidrar til å redusere genetisk variasjon i de artene som er tilpasset livet her.

I hvilken grad liten genetisk variasjon kan sies å være negativt for en plantearts levedyktighet, er problematisk å vurdere. Generelt anses innavl som negativt, fordi det bidrar til at skadelige alleler lett kommer til uttrykk. I selvpollinerende planter er det tvilsomt om dette har betydning. Både østersurt og gul hornvalmue har høyst sannsynlig forfedre som var tilpasset fremmedpollinering. Ved overgangen til selvpollinering inntreer et fenomen som i internasjonal botanisk litteratur betegnes 'purging' (engelsk for utrensning). 'Purging' innebærer at ugunstige alleler som finnes i populasjonen kommer til uttrykk i homozygot tilstand, og at det skjer en kraftig seleksjon som hurtig utrydder slike ugunstige alleler. Hvis dette skjer, er det stor sannsynlighet for at en slik utviklingslinje vil dø ut. Men i de tilfellene hvor linjen klarer seg, vil den representere en genetisk linje som er rensset, eller 'purged' for ugunstige alleler, og levedyktigheten kan derfor fortsatt være god. Både gul hornvalmue og østersurt viser god frøsetting i Oslofjorden, og det synes derfor som om innavl ikke innebærer noe presserende problem. På en lengre tidsskala kan imidlertid mangel på genetisk variasjon redusere bestandenes evne til å tilpasse seg endringer i voksestedsforholdene.

2.5.2 Stor variasjon i en art i framgang

I motsetning til gul hornvalmue og østersurt er strandkål på kraftig frammarsj i undersøkelsesområdet (jf. **figur 5.2.1**). Strandkål viste et meget komplisert mønster i isoenzymene; sannsynligvis har arten åtte utgaver av hvert gen (arten har 60 kromosomer). Mønstrene var derfor umulig å tolke i forhold til mendelsk nedarving, men det var mulig å påvise en betydelig genetisk variasjon. Av 7 undersøkte enzymsystemer for 319 individer som representerer Oslofjordområdet fra nord til sør ble det funnet variasjon i 5 enzymsystemer. Ved å sammenholde båndmønstrene ble det påvist 130 ulike "multilocus fenotyper" (individer som tilhører samme multilocus fenotype har samme båndmønstre i samtlige enzymsystemer). Ingen av multilocus fenotypene var dominerende i materialet, og det var heller ikke særskilt forskjell i hvilke multilocus fenotyper som opptrådte i ulike deler av fjorden: Mange av båndmønstrene forekom i flere deler av området. En diversitetsanalyse viser imidlertid tydelig at materialet fra Indre Oslofjord har betydelig mindre variasjon enn materialet fra Ytre Oslofjord. Dette må sees i sammenheng med at det er først de siste 20 årene at arten har invadert Indre Oslofjord (se **kapittel 5.2**), og det er derfor rimelig å anse populasjonene i Indre Oslofjord som et begrenset utvalg av de genotypene som er representert i de ytre delene. I spredningssammenheng er det interessant at den genetiske variasjonen i Indre Oslofjord tydelig viser at det må ha vært en rekke koloniseringer til området. Dette stemmer godt overens med observasjoner av artens gode spredningsevne med havstrømmer.



Figur 2.5.1

Strandkål (*Crambe maritima*). Akvarell av Svetlana Voronkova. - *Sea Cale* (*Crambe maritima*). Water-colour by Svetlana Voronkova.

Rammeartikkel 2.5.1

Strandplanter med små bestandsstørrelser

Strandkål (*Crambe maritima*)

Strandkål er en storvokst, flerårig urt som tilhører korsblomstfamilien. Arten er lett kjennelig ved sine store, tykke, kålaktige blader ved basis, og en stor, opptil meterhøy blomsterstand med tusenvis av hvite blomster. Frukten er en enfrøet nøtt med et tykt skall som gir frøene en utmerket flyteevne, og våre eksperimenter viser at disse kan flyte i over et halvt år i saltvann uten å miste spireevnen. Arten har to adskilte utbredelsesområder: De nordlige deler av Svartehavet, samt den europeiske Atlanterhavskysten fra Nord-Spania til Skagerak og Østersjøområdet. I Norge utgjør de ytre deler av Oslofjorden og Sørlandskysten de viktigste områdene. Her må arten i dag regnes som vanlig, mens den i tidligere tider var regnet som en stor sjeldenhet (**figur 5.2.1**).

Arten er avhengig av næringstilførsel i form av tang og tare som blir skyllet opp av havet, hvilket innebærer at den i stor grad er knyttet til sørvendte bukter som er lite beskyttet mot vind og bølger. Det er her den framherskende sørvestlige vinden fører til størst opphopning av materiale fra havet, og det dannes ofte markerte voller av drivgods og tang. Strandkål trenger imidlertid flere år på å utvikle seg fra frøplante til frøproduserende individer, og det er derfor på de litt eldre tangvollene at arten dominerer. Slike lokaliteter vil derfor i hovedsak ha et svært begrenset areal, noe som er en viktig årsak til at bestandene på hver enkelt lokalitet er små: Bare på spesielt utformede strender overstiger bestandsstørrelsen 200 individer. Også det faktum at disse habitatene er gjenstand for kraftig forstyrrelse i form av havets innvirkning ved storm- og springfloepisoder bidrar til å holde bestandsstørrelsene nede.

Figur 2.5.2

Strandtorn (*Eryngium maritimum*).
 Akvarell av Svetlana Voronkova. - *Sea Holly* (*Eryngium maritimum*).
 Watercolour by Svetlana Voronkova.

**Strandtorn** (*Eryngium maritimum*)

Strandtorn tilhører skjermplantefamilien, til tross for sitt sterkt avvikende utseende med mange små blomster samlet i tette hoder. Bladene er tykke, stive, og med kraftige pigger, og i likhet med mange andre strandplanter har de et tykt vokslag som gir planten en blågrønn farge. Strandtorn er flerårig. Arten er spredd langs hele den europeiske kysten fra Svartehavet og Middelhavet nordover langs Atlanterhavs-kysten til Skottland og Oslofjord-området. I Østersjøen forekommer arten spredt nord til Gotland og Estland. I den norske lista over truede arter ("rødlista") er arten vurdert som sårbar, dvs at arten antas å være i sterk tilbakegang, og at den kan bli direkte truet av utryddelse hvis den negative

utviklingen fortsetter. I Norge finnes det fortsatt levedyktige bestander på Lista-strendene. Ellers forekommer den bare på 5 lokaliteter i Ytre Oslofjord, men av disse er det bare én lokalitet (Jomfruland) som synes levedyktig. Mens våre tellinger fra Jomfruland i perioden 1997-1999 viser et individtall på ca 100 individer (de fleste sterile), varierer tallene fra de andre lokalitetene fra 1 til 20. I den svenske rødlista er arten vurdert som sjelden. I motsetning til de tre andre strandartene som omtales her, er strandtorn knyttet til sandstrender. Sandstrender er yndete utfartssteder, og dette er nok en av grunnene til artens tilbakegang: av de ca 30 lokalitetene i Oslofjorden hvor planten fantes tidligere, men ikke i nåtid, er mange benyttet i stor utstrekning til rekreasjonsformål.

**Figur 2.5.3**

Gul hornvalmue (Glaucium flavum). Akvarell av Svetlana Voronkova. - Yellow Horned-Poppy (Glaucium flavum). Water-colour by Svetlana Voronkova.

Gul hornvalmue (*Glaucium flavum*)

Gul hornvalmue er en urt i valmuefamilien med store oransje-gule blomster. I skandinavisk litteratur angis den ofte å være toårig, men i de populasjonene vi har fulgt gjennom prosjektperioden har vi kunnet påvise individer som med sikkerhet er fem år gamle. Normalt produseres forholdsvis få blomster per individ (<10), men dette antallet varierer sterkt (fra en til flere hundre). Frukten er en lang, smal kapsel (skulpe) som inneholder flere hundre frø, og som åpner seg ved modning. Frøene synker etter kort tid i saltvann, og arten later derfor til å ha svært begrenset evne til havspredning. I Norge er gul hornvalmue ikke funnet andre steder enn i Oslofjordområdet, som representerer de nordligste forekomstene i verden av denne arten. Ellers finnes den langs kysten av Europa nord til Nederland og England, med tyngdepunkt i Middelhavs-

området. I den norske rødlista er arten oppført som sårbar. Det samme gjelder den svenske og den danske rødlista. Arten regnes i skandinavisk litteratur å være knyttet til samme type lokaliteter som strandkål, det vil si etablerte tangvoller, men våre undersøkelser av de gjenværende lokalitetene viser at dette er en sannhet med modifikasjoner. Av de 12 strendene hvor arten fremdeles finnes i Norge, er det bare én hvor den direkte er knyttet til tangvoll. Den desidert største bestanden (både i areal og antall) er på øya Søndre Søster i Fredrikstad kommune, og her er arten knyttet til en stor sandavsetning, til dels i betydelig avstand (opptil 90 m) fra stranda. Av de 28 lokalitetene hvor arten er dokumentert, men i dag utdødd, synes imidlertid mange å gjelde tanginfluerte strender. Tilbakegangen synes derfor å ha medført en endring med hensyn på hva slags habitat arten oftest forekommer i.

Figur 2.5.4

Østersurt (*Mertensia maritima*).
 Akvarell av Svetlana Voronkova. -
 Oyster Plant (*Mertensia maritima*).
 Water-colour by Svetlana Voronkova.



Østersurt (*Mertensia maritima*)

Østersurt tilhører rubladfamilien. Den er svært lettkjennelig på sin spesielle bygning: Velutviklede individer består av mange (50-150) opptil meterlange, liggende greiner fra et felles utgangspunkt. Hvert individ danner derfor sirkulære matter på de steinete strendene hvor arten forekommer. Det produseres rikelig med små, lyseblå blomster i de ytre deler av greinene. Fra hver blomst dannes det 4 smånøtter som ved modning faller av det visnende skuddet. Disse har utmerket flyteevne, og østersurt synes derfor meget godt tilpasset

havspredning. I motsetning til de andre artene som inngår i denne undersøkelsen, har østersurt en nordlig utbredelse, med forekomster langs hele kysten av Canada og Alaska i tillegg til den europeiske utbredelsen som omfatter Kola, norskekysten, Island og Skottland (sjelden). Dessuten forekommer den fåtallig på den svenske vestkysten (oppført som sårbar i den svenske rødlista), mens den i dag regnes som utdødd i Danmark. Arten er knyttet til sterkt vind- og bølgeeksponerte strender med oppkastet tang i likhet med strandkål, men i motsetning til denne har østersurt vist en kraftig tilbakegang over de siste 100 år (jf. **figur 5.2.4**).

2.6

Avl i fangenskap: konflikt mellom å bevare genetisk variasjon og naturlig atferd

Ian A. Fleming

Nåværende adresse: Coastal Oregon Marine Experiment Station, Oregon State University, Newport, OR 97365, USA

Med et økende antall bestander og arter som trues av utryddelse, blir flere og flere bestander opprettholdt ved avl i fangenskap (levende genbanker, dyrehager osv.). Et mål med disse bestandene er å minimere tap av genetisk variasjon, og avlsprogrammer er utarbeidet for å inkorporere rutiner for dette. Imidlertid er effekten av slike programmer på atferdsmønstre og andre 'fitness'-relaterte egenskaper ukjent. Parringsregimene som er foreslått av genetiske årsaker, er i konflikt med naturlige atferdsmønstre hos dyr der intens naturlig og seksuell seleksjon virker under reproduksjonen. Ved kun å fokusere på genetisk variasjon, kan egenskaper som er viktige for overlevelse i naturen, endres eller forsvinne.

Målet med dette prosjektet er å undersøke 'fitness'-konsekvenser av programmer hvor dyr avles i fangenskap. Mer spesifikt foretar vi et studie over lengre tid (7-9 generasjoner) for å anslå til hvilken grad kunstig avl kan modifisere naturlige atferdsmønstre hos dyr. Ved å sammenligne parringsmønstre under naturlige og kunstige forhold, samt egenskapene til de resulterende avkom, håper vi å oppnå en økt innsikt i hvordan naturlige atferdsmønstre endres hos dyr som avles i fangenskap. Dette studiet sammenligner effektiviteten til avlsprogrammer som er

designet for å maksimere genetisk variasjon med avlsprogrammer som a) tilfeldig bestemmer parringer eller b) lar dyrene bestemme sine parringer selv. Effektiviteten til de ulike avlsprogrammene kvantifiseres ved mål som 1) opprettholdelse av genetisk variasjon og 2) opprettholdelse av 'fitness' (konkurranssevne), inkludert overlevelse hos avkom, hunnens fekunditet (eggantall), parringssuksess, morfologi og endringer i naturlige atferdsmønstre (f.eks. kurtise og fryktreaksjon).

De fleste avlsprogrammer fokuserer på opprettholdelse av genetisk variasjon og ignorerer ofte atferds- og parringsmønstre hos de involverte dyrene (f.eks. genbanken for laks i Norge og de fleste dyrehager). Slike atferds- og parringsmønstre påvirker imidlertid artens 'fitness' i naturen, og er derfor trolig kritiske for hvor vellykkede re-introduksjoner vil være. Den skadelige neglisjeringen av artens naturlige atferd kan illustreres ved det store antallet mislykkede utsettinger. For eksempel, hos laks kan det kunstige miljøet i oppdrettsanlegget medføre endringer i livshistorie og reprodutiv 'fitness' hos arten i løpet av én generasjon. Videre kan dette miljøet medføre raske genetiske endringer når dyrene holdes der over flere generasjoner.

Det foreligger en betydelig bekymring over manglende fokus på genetisk variasjon i avlsprogrammer. Utilstrekkelige metoder har



Foto: Roar Lund

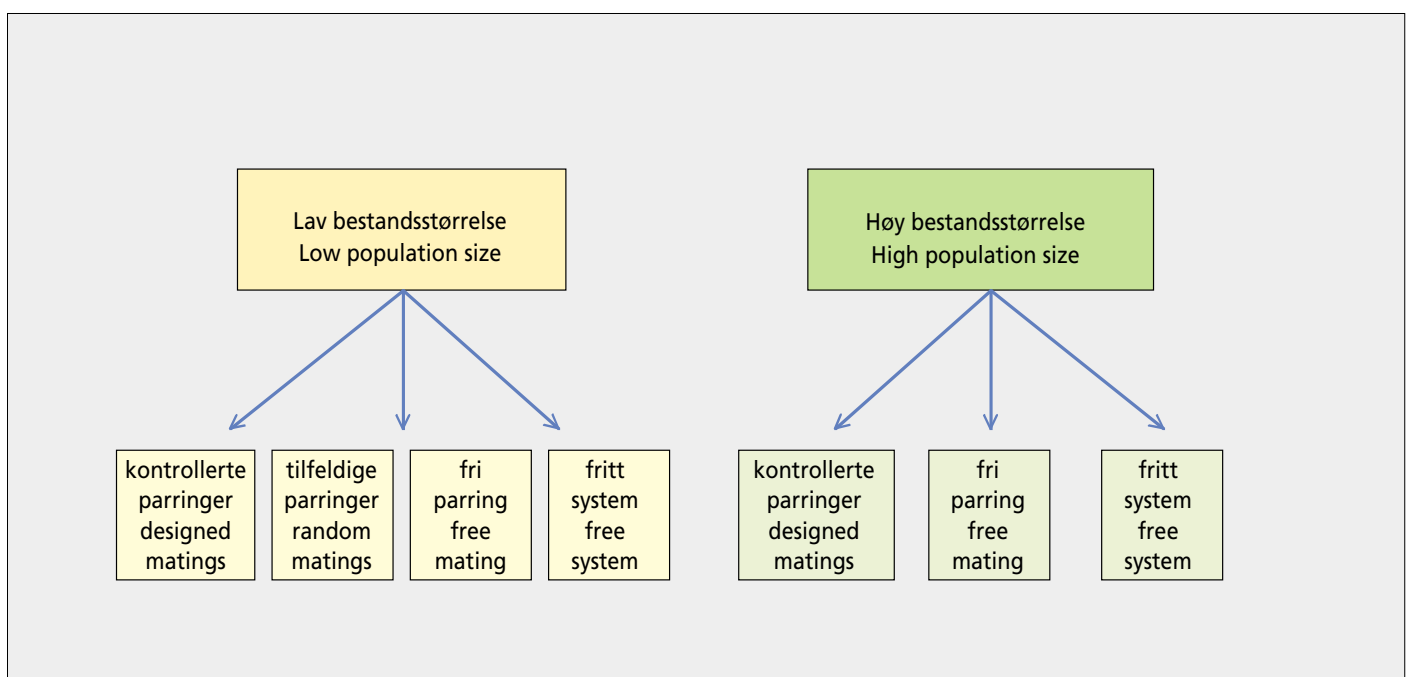
ført til tap av genetisk variasjon, med potensielle skadelige effekter. Frankham og kollegaene hans har ved hjelp av en serie forsøk med bananfluer (*Drosophila*) vist at genetisk variasjon hos dyr avlet i fangenskap kan opprettholdes ved å 1) utjevne den genetiske representasjon fra hvert dyr som brukes til å danne neste generasjon, 2) utjevne familiestørrelsen fra hvert par og 3) utjevne kjønnsforholdet til de reproduserende individene. I en stadig økende grad forsøker avlsprogrammer å inkorporere slike rutiner. Imidlertid er effekten av slike programmer på atferdsmønstre og andre 'fitness'-relaterte egenskaper ukjent. Parringsprosedyrene som er foreslått av genetiske årsaker er i konflikt med de naturlige atferds- og parringsmønstre hos dyr, hvor intens naturlig og seksuell seleksjon virker på en rekke egenskaper. Ved å følge disse prosedyrene, kan atferdsmønstre og andre egenskaper som er viktige for overlevelse i naturen, endres eller forsvinne.

Vi foretar derfor et studie hvor vi undersøker den potensielle konflikten mellom opprettholdelse av genetisk variasjon ved avl i fangenskap og endringer i naturlige atferds- og parringsmønstre. En av de mest effektive metoder for slike studier er å bruke en modellorganisme med rask generasjonstid og som enkelt kan kultiveres, slik det har blitt gjort med *Drosophila*. Videre bør resultatene gjelde også for virveldyr, og viktigere, for arter med polygame parranningssystem. Guppier fra Trinidad/Venezuela (*Poecilia reticulata*) ble valgt på grunn av at 1) de har kort generasjonstid, 2) de er enkle og billige å holde i fangenskap, 3) man har bred kunnskap om deres genetikk og 4) de har et polygamit parranningssystem. Bruken av guppier som modellorganisme vil også gjøre oss i stand til å dra paralleller fra disse studiene til laks, en art som nå aktivt blir avlet for bevaring i Norge. Studiet vil kunne kvantifisere den potensielle konflikten som kan eksistere mellom opprettholdelse av genetisk variasjon ved kunstig avl og tap av 'fitness' assosiert med endrede parranningmønstre.

Dette studiet er av lang varighet (7-9 generasjoner) og pågår fremdeles. I 1998 ble 500 guppier samlet fra Quareelva i Trinidad for å etablere populasjoner i laboratoriet i Trondheim. I løpet av denne tiden ble også data på morfologi og kurtiseatferd samlet. Avkom fra guppier fra Trinidad ble samlet ved å plassere hunner i isolasjon før de fødte. Hunnen og avkommene ble fotografert for å kvantifisere livshistorieegenskaper slik som fekunditet og avkomstørrelse. Avkommene ble så brukt til etablering av en rekke avlslinjer.

Avlslinjene ble etablert for to ulike populasjonsstørrelser fordi innviseffekter er mer sannsynlig for små populasjonsstørrelser, der opprettholdelse av genetisk variasjon er sannsynlig å være av stor verdi. Ved store populasjonsstørrelser er trolig effekten av seksuell seleksjon viktigere. Fire parranningsregimer ble etablert for hver populasjonsstørrelse: i) kontrollerte parringer for opprettholdelse av genetisk variasjon, ii) tilfeldig parring av individer, iii) fri parring, hvor individuelle fisk fritt kan velge og konkurrere om make, noe som tillater seksuell seleksjon, og iv) frie systemer uten kontroll av populasjonsstørrelse etter etablering (**figur 2.6.1**). Åtte replikater for hver linje ble etablert og er for tiden i sin andre generasjon.

En preliminær analyse av genetisk variasjon innen populasjoner ved å bruke tidligere identifiserte enzymkodende gener, samt noen nye, viste lave nivåer for variasjon (heterozygositet). Dette tyder på at det vil være viktig å bruke andre genetiske markører som kan framvise større grad av polymorfisme (f.eks. DNA mikrosatellitter). Mikrosatellitter er høyt variable og kan i tillegg til å overvåke tap av heterozygositet, også brukes til å spore avkom i første og senere generasjoner tilbake til spesifikke individer i utgangspopulasjonene, fordi hvert individ vil ha en unik DNA-profil når flere mikrosatellitter studeres.



Figur 2.6.1

Parranningsregimer for oppdrettsforsøk med guppier. – Mating regimes for captive breeding experiments with guppies.

3

Mangfold på arts- og samfunnsnivå



Foto: Oddvar Hanssen

Bevaringsbiologien og naturforvaltningen har i stor grad fokusert på artsnivået. Likevel er vår kunnskap om hva som utgjør en art i mange tilfeller upresis, og når det gjelder jordas totale artsrikdom varierer estimatene fra 2 til 100 millioner arter.

*For å bevare og forvalte arter må vi gjenkjenne dem i naturen og vite noe om slektskapet mellom dem. Både sommerfugler og fugler har ofte påfallende fargetegninger og andre ytre trekk som det er nærliggende å bruke når vi skal dele dem inn i arter og underarter. Vi har undersøkt arts- og underartsproblematikk hos dagsommerfugler av slekten *Aricia* og haukørner av slekten *Spizaetus*. I begge tilfeller har vi brukt sekvensering av en del av det mitokondrielle DNAet, som er mye benyttet i analyser av det evolusjonshistoriske slektskapet mellom arter (fylogeni).*

Et annet prosjekt har sett på hybridisering mellom to godt kjente arter, laks og ørret. I dette prosjektet har vi fokusert på hvilke mekanismer som gjør at individer av to arter en sjelden gang krysser seg med hverandre.

Et sentralt spørsmål i bevarings- og evolusjonsbiologien, er hvor mange arter det fins på jorda. Siden insektene utgjør den desidert største gruppa, varierer beregningene mye med estimater for insektenes artsrikdom. Et samarbeidsprosjekt med Smithsonian Tropical Research Institute i Panama har studert vertsspesifisiteten (graden av avhengighet til plantearter) til biller i trekronene i tropisk skog. Dette er en nøkkelfaktor for å gi mer presise estimater av den totale artsrikdommen av insekter i tropisk skog.

3.1

Molekylær og tradisjonell taksonomi: Ørner og sommerfugler

Kaare Aagaard, Kirsti Kvaløy og Jan Ove Gjershaug

Bevaring av de ulike artene med deres genetiske variasjon står sentralt i moderne naturforvaltning. Målsetningen bak Rio-konvensjonen er nettopp å bevare naturens mangfold slik den er uttrykt i arter. Men skal vi kunne ta vare på artene, må vi også ha så mye kunnskap at vi kan gjenkjenne artene og variasjonen innen artene. Vi har sett på disse grunnleggende problemene ved å studere to sommerfuglarter i Nordvest-Europa og flere ørnearter i Sørøst-Asia.

Navneord som "kjøttmeis" og "blåmeis" skiller seg fra andre navneord på objekter eller ting ved at det ikke er vi mennesker som har bestemt hva som skal samles under det enkelte artsnavnet. De fleste navneord eller substantiv i språket blir definert ved bruk, sedvane eller mer formelt ved en definisjon i et leksikon. Bak denne definisjonen finner vi en felles forståelse av hvor grensene for det bestemte navneordet går, *stol* skiller fra *krakk* og

hus fra *hytte* på en måte som de fleste brukerne av norsk er enig i og er med på å definere ved stadig bruk.

Begrepet *art* i biologisk sammenheng kan defineres av oss, det er også gjort på en rekke måter. Men *arten selv* skiller seg fra de andre begrepene ved at den ikke defineres av oss, men av organismene selv. Artene finnes i naturen – det eksisterer et antall individer som bindes sammen og skiller seg fra andre individer på en spesiell måte som gjør at vi kaller ett slikt fellesskap for blåmeis og et annet for kjøttmeis.

Platon tok for seg begrep eller navneord i en hulelignelse hvor han tenkte seg at menneskene sitter med ryggen mot virkeligheten og ser skygger av de virkelige tingene – det menneskene ser er ufullstendige manifestasjoner av "eidos" (idéer) – vi kjenner igjen en hest fordi vi har et bilde eller en idé om hvordan den ideelle hesten skal se ut – alle hestene vi ser er ufullkomne, men kan gjenkjennes og innordnes.



Foto: Torgeir Nygård

Tanken i denne hulelignelsen er forbløffende moderne dersom vi bytter ut Platons eidos med en »genpool» - artens samlede genetiske materiale. Vår oppgave som biologer blir å avdekke hvilke individer som utgjør de ulike fellesskapene eller artene. Dette kan gjøres gjennom å registrere en rekke karakterer eller særtrekk og bruke disse til å gi en best mulig beskrivelse av arten og dens variasjon. På den annen side kan en si at Platons artsbilde var utpreget statistisk (typologisk) og på den måten ulikt dagens evolusjonære artsoppfatning.

Utseendet eller morfologien var i lang tid det eneste taksonomene kunne bruke ved beskrivelse av de tusenvis av »nye» arter som ble registrert etter at Linné hadde foreslått et entydig navnesystem i 1753 for planter og i 1758 for dyr. I noen tilfeller var det lett å oppdage at individer som var til forveksling lik hverandre av utseende, hadde svært ulik oppførsel eller økologi – to sangfuglarter var lettere å identifisere i felt enn i en skinnsamling. Den morfologiske beskrivelsen var ikke tilstrekkelig, karakterer hentet fra andre av artens egenskaper måtte også brukes.

Samtidig oppdaget taksonomene at noen av de morfologiske karakterene varierte mellom individer som tydelig tilhørte samme bestand, eller fra bestand til bestand. En bedre forståelse av variasjoner innen bestander og mellom geografisk atskilte bestander ga rom for variasjon i beskrivelsen av artens egenskaper. Vi beveget oss fra en typologisk artsbeskrivelse til et artsbegrep som la mer vekt på alle de biologiske egenskapene en art har.

Gjennom studiet av individvariasjonen i for eksempel fuglens fjærdrakt eller sommerfuglens vingemønster våknet interessen for forståelsen av hvordan slike egenskaper ble nedarvet i bestanden. Genetiske studier ble en viktig del av den moderne taksonomien og også for forståelsen av artsbegrepet.

Enkelte morfologiske karakterer kan gi nyttig informasjon om slektskap mellom bestander og arter. Men de fleste morfologiske og økologiske egenskaper bestemmes ofte av et ukjent antall gener. De er dessuten ofte utsatt for miljøpåvirkning, og egner seg derfor ikke til kvantifisering av slektskap. For å kunne bestemme graden av genetisk likhet mellom individer, populasjoner eller arter er det nødvendig å identifisere genvarianter (alleler) i et større antall gener hos enkeltindivider. Dette kan gjøres ved å studere molekylærgenetiske markører. Ved å arbeide med karakterer som gjenspeiler en tilfeldig samling av individets arveanlegg eller med selve den genetiske koden, kan vi få svært sikker informasjon om bestandenes genetiske variasjon.

Det er mange problemer med å definere hva en art er. Men om vi begrenser oss til å gi en definisjon som gjelder for arter som forplanter seg kjønnnet og opptrer samtidig i tilnærmet samme geografiske område, kan vi definere en art slik: *Grupper av samavlende naturlige bestander som er formeringsmessig isolert fra andre slike grupper* (Ernst Mayr 1963).

Det er som nevnt lett å se at definisjonen ikke passer på arter som formerer seg ukjønnnet. Videre er det vanskelig å teste om bestander som er atskilt i rom eller tid, virkelig er isolert fra hverandre formeringsmessig. Men det viktigste for oss i denne sammenhengen er at vi kan forvente at nærstående arter har litt ulik arvemasse, oppstått ved at de har vært reproduktivt isolert

fra hverandre og derfor har vært utsatt for ulike genetiske prosesser. I gener som ikke seleksjonen virker på, vil reproduktivt atskilte grupper akkumulere genetiske forskjeller som følge av genetisk drift (tilfeldigheter i reproduksjonen) og mutasjoner. Små forskjeller i ikke-selekterte gener kan derfor fungere som »merkelapper» som forteller oss noe om hvilke individer som deler de ulike genpoolene.

3.1.1 Finnes det endemiske sommerfuglarter i Nordvest-Europa?

Det er få eller nesten ingen dyrearter som bare er kjent fra (=endemisk for) Skandinavia eller Storbritannia. En dagsommerfugl som i Storbritannia er kjent som "The Northern brown argus" (*Aricia artaxerxes*) ble for noen år siden antatt å være en endemisk art for Nord-England og Skottland. Enkelte bestander av denne arten er imidlertid svært lik de nordskandinaviske bestandene av "søsterarten" og dette "artsparet" er også vanskelig å skille fra en tredje art, "The Brown argus" (*Aricia agestis*), som finnes i Sør-England, Danmark og Skåne.

Dersom *A. artaxerxes* virkelig var endemisk for Storbritannia, ville det være både oppsiktsvekkende i dyregeografisk sammenheng og viktig for hvilken status arten skulle få i britisk naturforvaltning. I samarbeid med entomologer i Birmingham og Lund samlet vi inn eksemplarer av både den sørlige arten, den nordlige britiske og den nordlige skandinaviske. Den nordlige og sørlige arten ble funnet å fly sammen på nordspissen av Jylland og i en overgangssone i Midt-England.

Utseendemessig skiller bestanden i Skottland seg ut fra alle andre bestander i ett karaktertrekk: dyrene har en hvit flekk midt inne på forvingen. Bortsett fra dette er de svært lik dyr fra Jylland og Skåne. Videre er dyr bestemt som *A. artaxerxes* fra henholdsvis Midt-Norge og Nord-England nokså like, de norske dyrene utgjør en mellomform mellom de skotske og de engelske når det gjelder vingefarge og innslag av orange flekker.

Fra nordenden av Wales og i et belte tvers over England fant vi dyr som var vanskelig å artsbestemme ut fra utseendet alene. De kan like gjerne være fargevarianter av *A. artaxerxes* som av *A. agestis*. Sør for dette området i England og i deler av Wales flyr sommerfugler som er tydelige *A. agestis* og forskjellig fra *A. artaxerxes* i Nord-England, men lik *A. agestis* slik den ser ut i Skåne og på Jylland.

Dyrene ble undersøkt ved sekvensering av mitokondrie-DNA (**rammeartikkel 3.1.1**) og med enzyrnelektroforese (se **rammeartikkel 2.4.1**). Resultatene viste at det var tydelig forskjell mellom den nordlige og sørlige arten, altså mellom *A. artaxerxes* og *A. agestis*, - også på Jylland der de flyr sammen. Men det er ikke store genetiske forskjeller, verken i mtDNA (**figur 3.1.1**) eller i enzyrnkodende gener, mellom de britiske og skandinaviske bestandene av den nordlige arten *A. artaxerxes*. I dette tilfellet bekrefter de molekylærgenetiske metodene et artsskille som ble foreslått gjennom tradisjonelle krysningstudier for ca 30 år siden mellom den sørlige og nordlige arten, mens et morfologisk basert forslag som ville gitt en endemisk britisk art, ikke kan bekrefte. I Skandinavia møtes de to artene på Jylland, der de er

lette å skille både morfologisk og med de to genetiske metodene vi brukte. I et par bestander fra grenseområdet mellom artene i Storbritannia, gir imidlertid mtDNA og enzymgener ulik artstilhørighet. Dette kan være et resultat av at gener i mitokondriene og i cellekjernen har ulik dynamikk, som særlig kommer til uttrykk der to arter hybridiserer med hverandre.

Forskjellen mellom *A. agestis* og *A. artaxerxes* er på ca 3 % i den undersøkte delen av mtDNA. Dette tilsvarer en atskillelse på ca 1,5 millioner generasjoner, det vil si at disse artene som i dag har henholdsvis to og én generasjon i året, har vært atskilt i opp mot 1 million år. De har med andre ord eksistert i meget lang tid før de siste istidene begynte.

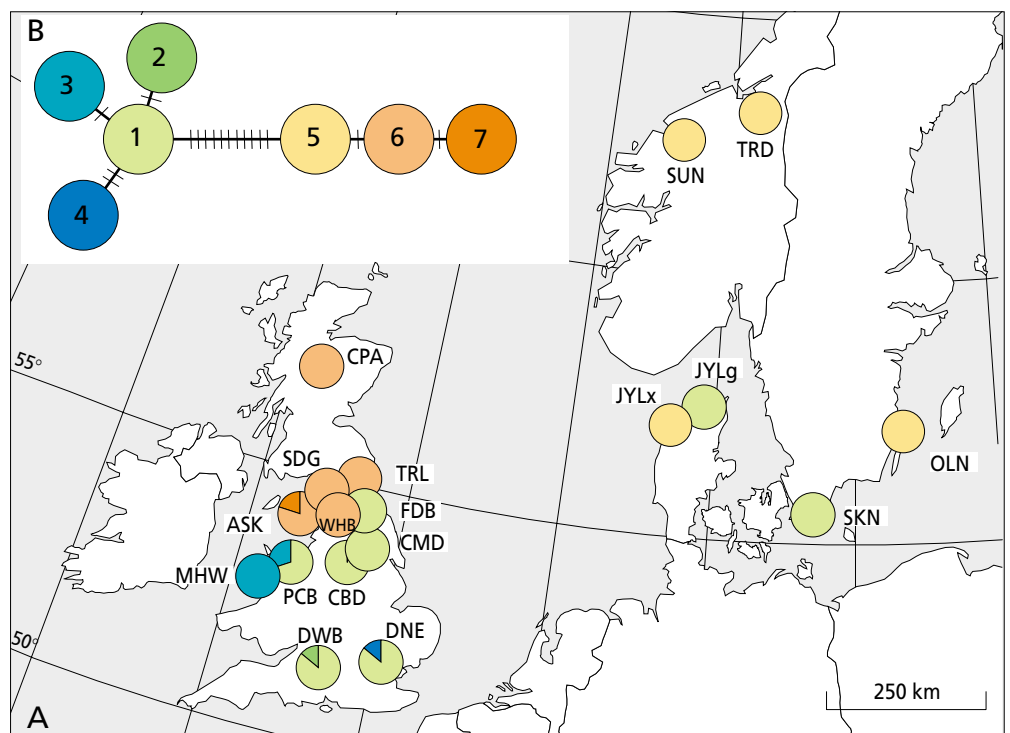
3.1.2 Nye asiatiske ørnearter

Systematikken til ørner i *Spizaetus*-slekten i Asia har alltid vært meget usikker og har vært basert mer på subjektivt skjønn enn på målbare karakterer. I 1924 beskrev den tyske taksonomen Stresemann javahaukørnen *Spizaetus bartelsi* som en ny underart av fjellhaukørn *Spizaetus nipalensis*. I 1938 reviderte han sitt syn og plasserte den som en underart under arten wallacehaukørn *Spizaetus nanus*. Den amerikanske taksonomen Amadon

mente derimot at javahaukørnen skulle ha status som en egen art. Denne statusen var ansett som usikker da vi startet vårt prosjekt. Våre genetiske undersøkelser har vist at Amadon hadde rett. Vi har ved sekvensering av mitokondrie-DNA målt en genetisk avstand mellom javahaukørn og de andre artene i samme slekt til mellom 3,4 og 12,5 %, som støtter oppfatningen av at javahaukørnen må oppfattes som en distinkt art (**figur 3.1.2**).

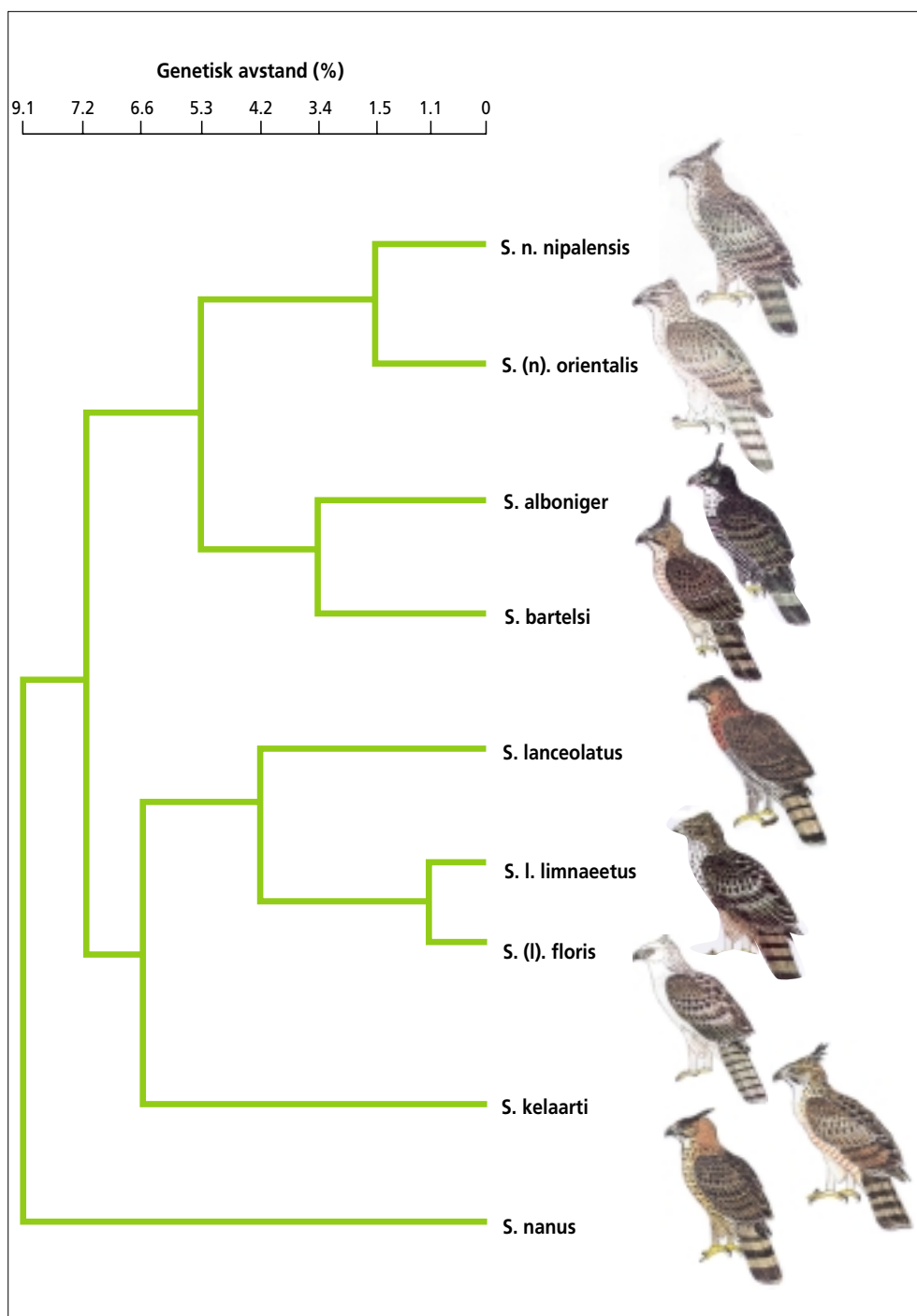
Tidligere undersøkelser har vist at ulike ørnearter vanligvis har hatt forskjeller (genetisk avstand) i mtDNA-sekvenser på mer enn 1,8 %, unntaksvis kan forskjellen være så liten som 0,3 %. Underarter har vanligvis en genetisk avstand på mindre enn 1 %. Generelt kan vi derfor si at genetiske avstander på mindre enn 2 % alene ikke gir grunnlag for å avgjøre taksonomisk status. Men en fylogenetisk analyse vil kunne avdekke om bestandene tilhører samme monofyletiske gruppe. I de tilfeller de ikke gjør det, er det grunn til å endre taksonomisk status fra underart til art. Det ser ut til at reproduktive isolasjonsmekanismer kan oppstå mellom svært nærstående fuglearter, men at det likevel kan foregå en viss grad av hybridisering.

Javahaukørnen er endemisk for øya Java i Indonesia, og er nærmest beslektet med blythaukørn *Spizaetus alboniger* som er utbredt på naboøya Sumatra (**figur 3.1.3**). Det ble funnet to ulike



Figur 3.1.1

Geografisk fordeling av *Aricia* mtDNA haplotyper i Nordvest-Europa. Pai-diagrammene viser forekomsten av haplotype 1-7, hvis innbyrdes genetiske forskjeller er vist med én tverrstrek per substitusjon. Kartkodene er: CPA, Couper Angus; TRL, Thrislington; SDG, Smardale Gill; FDB, Fordan Bank; WHB, Whitbarrow; ASK, Arnside Knott; CMD, Coombesdale; CBD, Cressbrook Dale; PCB, Pennycordynn-bach; MHW, Marle Hall Woods; DNE, Dancersend; DWB, Daneway Bank; TRD, Trondheim; SUN, Sunndalen; JYL, Jylland; OLN, Öland; SKN, Skåne. - Geographical distribution of *Aricia* mtDNA haplotypes in northwestern Europe. Pie diagrams show frequency occurrence of mtDNA haplotypes no. 1-7, whose phylogenetic relationships are indicated by each slash representing one substitutional difference.

**Figur 3.1.2**

Hypotetisk fylogenetisk tre over asiatiske haukeørnarter. Genetisk avstand mellom de mest nærbeslektete artene er angitt. Fuglesilhuetter fra Weick, F. & Brown, L. H. 1980. *Birds of Prey of the World*. - Paul Parey, Hamburg. © The Hamlyn Publishing Group Ltd, London. – Hypothetical phylogenetic tree for hawk eagle species in Asia. Genetic distances between the most closely related species are indicated.

mtDNA-haplotyper hos javahaukørnen som var mer forskjellige innbyrdes enn den ene var fra blythaukørn. Dette kan tyde på at det tidligere har foregått hybridisering mellom artene. Dersom en hunn av blythaukørn har fløyet over til Java (som var landfast under istidene) og hekket sammen med en javahaukørn, vil mitokondriegenene fra denne hybridiseringen ha blitt bevart i bestanden. Disse artene er sannsynligvis så økologisk like at de normalt ikke kan opptre i samme område, da den ene arten ville ha utkonkurrert den andre.

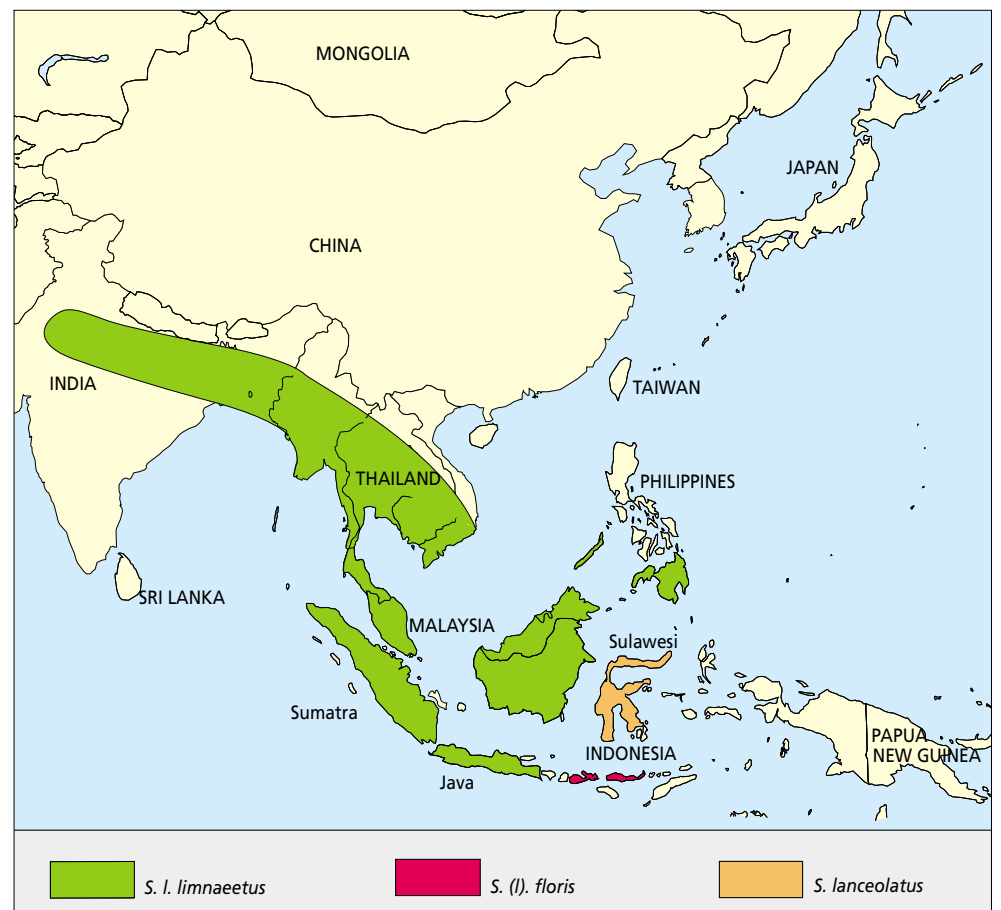
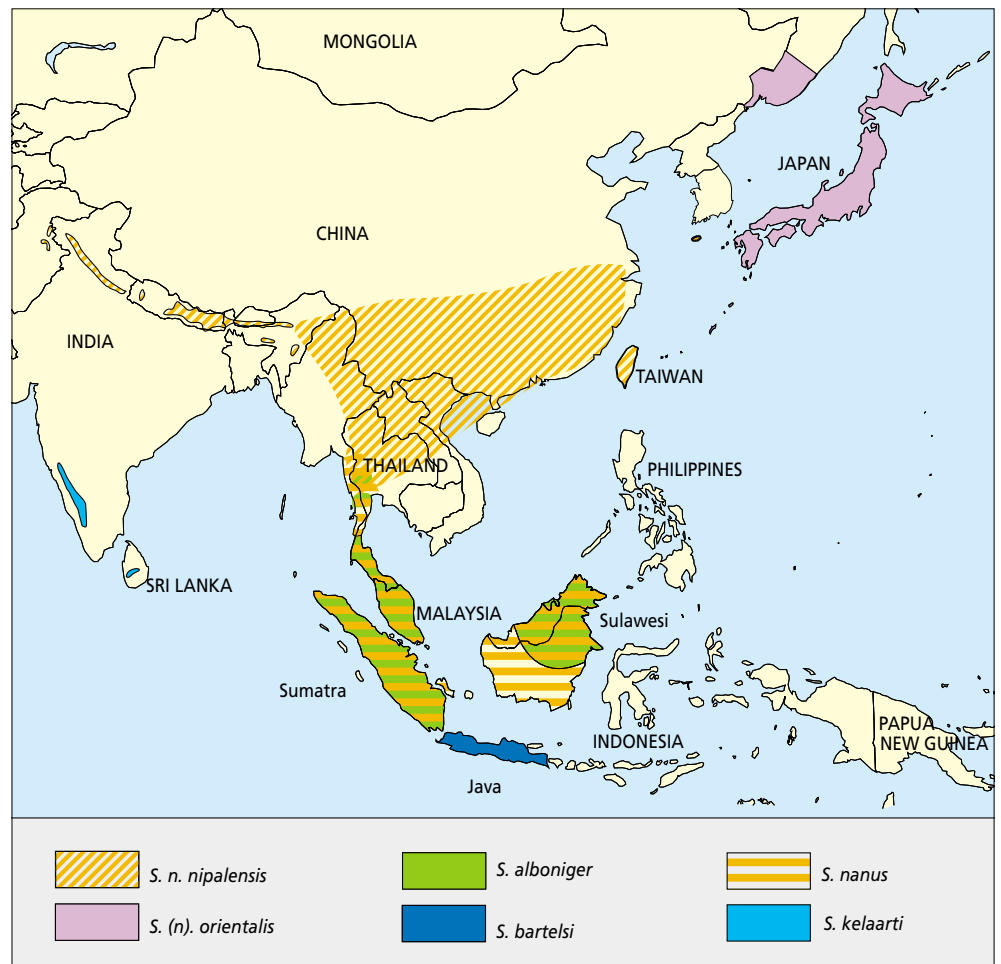
Et annet taksonomisk problem vi har studert i denne undersøkelsen, er om den østligste underarten *floris* av variabelhaukørn *Spizaetus limnaeetus* bør ha artsstatus. Våre genetiske analyser tyder på at *floris*, som bare finnes utbredt på de to små øyene

Flores og Sumbawa i Indonesia, er genetisk meget lik de andre underartene. Men den er meget forskjellig morfologisk fra de andre formene, og bør etter vår oppfatning bli regnet som en egen art, floreshaukørn *Spizaetus floris*. Det arbeides for tiden med å få opprettet verneområder på disse to indonesiske øyene. Denne antatt nye ørnearten vil bli brukt som en "flaggskipart" i dette arbeidet.

Vi har også funnet to forskjellige haplotyper hos sulawesihaukørn *Spizaetus lanceolatus*, som er endemisk for den indonesiske øya Sulawesi. Den ene var genetisk identisk med *limnaeetus*, mens den andre var 4,5 % forskjellig fra denne. Disse to artene er morfologisk meget ulike og våre feltstudier har også vist at ungene har meget forskjellig tiggerop. Den ene haplotypen

Figur 3.1.3

Utbredelsen av noen asiatiske hauk-ørnarter. – Distribution of selected hawk eagle species in Asia.



stammer trolig fra en hybridisering mellom de to artene, og mitokondrie-DNA fra *limnaeetus* er siden blitt bevart i bestanden. Alternativt er dette individet en feilbestemt *limnaeetus*, da ungfugler av disse artene er meget like.

Fjellhaukørn *Spizaetus nipalensis* blir i dag regnet å bestå av tre underarter: *nipalensis* i Himalaya og deler av Kina, *kelaarti* i sørlige India og Sri Lanka, og *orientalis* i Japan og tilgrensende sørøstlige deler av Russland. Våre foreløpige resultater indikerer at *kelaarti* bør regnes som en egen art, indiahaukørn *Spizaetus kelaarti* som skiller seg med hele 7,6 % fra *nipalensis*. Den synes å være nærmere i slekt med andre haukørnarter. Denne antatt nye indiske arten er etter tilgjengelige opplysninger meget sjelden, og vil nå trolig få en langt større oppmerksomhet enn da

den ble regnet som en underart av en vidt utbredt vanlig art. Underarten *orientalis* viste en genetisk forskjell fra *nipalensis* på 1,5 %, som sammen med de store morfologiske forskjeller trolig gir grunnlag for også å skille ut denne som en egen art, japanhaukørn *Spizaetus orientalis*. I samarbeid med en japansk forskergruppe som har studert biologien til *orientalis* i mange år, vil vi prøve å skaffe materiale fra ørner på Taiwan, som skiller seg morfologisk fra både *orientalis* og *nipalensis*. Deres taksonomiske tilhørighet er ikke tidligere blitt undersøkt.

Konklusjonen er at molekylærgenetiske metoder ser ut til å være godt egnet til å løse noen taksonomiske problem som tradisjonell taksonomi basert på morfologi ikke har klart.

Rammeartikkel 3.1.1

Metoder for analyse av mitokondrielt DNA

Mange av artene inkludert i denne studien, er enten truet eller vanskelig tilgjengelig for analyse. Det gjelder særlig ørnene som omfatter arter som klassifiseres som truet. Analysen baserer seg derfor på 150-200 år gamle fjær fra flere ulike museer. De fleste bestandene av de undersøkte sommerfuglene er stabile og gode, men også her kan det for enkelte bestander være aktuelt å vurdere analysemetoder som ikke krever at individene avlives.

PCR (polymerase chain reaction)-teknikken har vært utgangspunktet for en del av dette prosjektet. Innen molekylærgenetiske metoder er nok denne teknikken den mest revolusjonerende fordi et gitt område av et DNA-molekyl kan analyseres selv om materialet er av meget begrenset mengde, f.eks. fra små dyr, eller i en dårlig forfatning slik som i f.eks. gammelt museumsmateriale. Denne teknikken blir ofte brukt ved populasjonsgenetiske studier av polymorfe loci (genetisk variable steder på kromosomer, ofte arveanlegg), slik som de genetisk variable mini- eller mikrosatellitter eller slik som her til genetiske studier av mitokondrielt DNA, dvs DNA som ikke følger cellekjernen men tilhører små organeller, mitokondrier, som finnes i cytoplasmaet i cellene.

Oppformering av et spesifikt område av DNA-molekylet med spesifikke primere ('primer' = en syntetisk oligonukleotid som benyttes til å starte dannelsen av en ny DNA-tråd) er mest vanlig ved benyttelse av PCR-teknikken. Dette krever forhåndsinformasjon om DNA-sammensetningen til en organisme. Tilgjengeligheten av genetisk informasjon om den enkelte organisme kan være svært varierende. Dette må taes i betrakt-

ning ved valg av metode. Bruken av universelle PCR-primere, dvs primere som kan benyttes for analyse av flere ulike arter, gjør det mulig å analysere arter hvor det ikke på forhånd eksisterer noen informasjon. Slike universelle primere kan enten være basert på primere som vil oppformere tilfeldige DNA-sekvenser, eller det kan være primere basert på områder av en organismes genom (det genetiske innholdet i et komplett (haploid) kromosomsett) som er sterkt evolusjonsmessig konserverert slik at de vil kunne fungere på flere typer organismer.

Mitokondrielt DNA (mtDNA) er i dag én av de mest brukte markørene for bestemmelse av fylogenetiske relasjoner mellom nært beslektede arter og populasjoner av samme art. MtDNA har generelt maternell nedarving (dvs nedarving fra mor til avkom), enkel struktur, ingen rekombinasjon (dvs genetisk utveksling med andre DNA-molekyler), liten størrelse og rask evolusjon. I tillegg til disse fordelene ved bruk av denne typen DNA i genetisk analyse, medfører den evolusjonsmessige konserveringen av deler av molekylet at informasjon rundt DNA-sekvensen til hver enkelt art ikke er nødvendig å opparbeide på forhånd.

Taksonomiske systematikk-studier ved hjelp av mitokondriegenet for cytokrom B er spesielt hyppig brukt hos fugl, men også hos insekter kan en finne flere studier hvor dette genet er i fokus. I studiene beskrevet her ble det foretatt en karakterisering av det mitokondrielle cytokrom B genet ved at genet først ble oppformert v.h.a. PCR-teknikken og at sammensetningen i DNA-tråden fra hver individuelle prøve ble sammenliknet ved å bestemme den fullstendige DNA-sekvensen. Prøver med liten genetisk forskjell antas å være nærmere beslektet enn de med større genetisk forskjell og de beregnede forskjellene kan gi grunnlag for klassifisering av bestander i ulike arter og underarter.

3.2

Hybridisering mellom laks og ørret

Kjetil Hindar, Ian A. Fleming, Lars Petter Hansen og Torveig Balstad

Nåværende adresse: Coastal Oregon Marine Experiment Station, Oregon State University, Newport, OR 97365, USA

Laks og ørret krysser seg en sjelden gang med hverandre. Det er vanligere for rømt oppdrettslaks å delta i slike kryssninger, enn det er for vill laks.

Laks og ørret deler slektsnavnet *Salmo*, men har ulike artsnavn, henholdsvis *salar* og *trutta*. De har overlappende utbredelsesområde i Europa, forholdsvis lik livshistorie og gytebiologi, og de har delvis overlappende gytetid og gytsted i elvene. Hva er det da som hindrer dem i å krysse seg med hverandre? Og er denne grensen absolutt? Vi har undersøkt disse spørsmålene i samarbeid med fiskebiologer i Skottland, Nord-Irland og Irland.

I urørte elver i Norge, Storbritannia og Irland er andelen laks-x-ørrethybrider blant yngelen i gjennomsnitt 0,6%, varierende fra 0 til 5%. I fire elver i Skottland og Norge med høye innslag av rømt oppdrettslaks, varierte andelen hybrider fra 0,4 til 7% med et gjennomsnitt på 3,7%. De fleste hybridene har laks til mor og ørret til far. Forekomsten av hybrider så ikke ut til å variere med graden av overlapp i gytetid eller -sted, men viste en positiv korrelasjon med andelen rømt oppdrettslaks i gytebestanden. I et utsettingsforsøk i elven Imsa (jf. **kapittel 5.6**), fant vi signifikant høyere andel laks-x-ørrethybrider i avkommet etter oppdrettslaks enn i avkommet etter villaks.

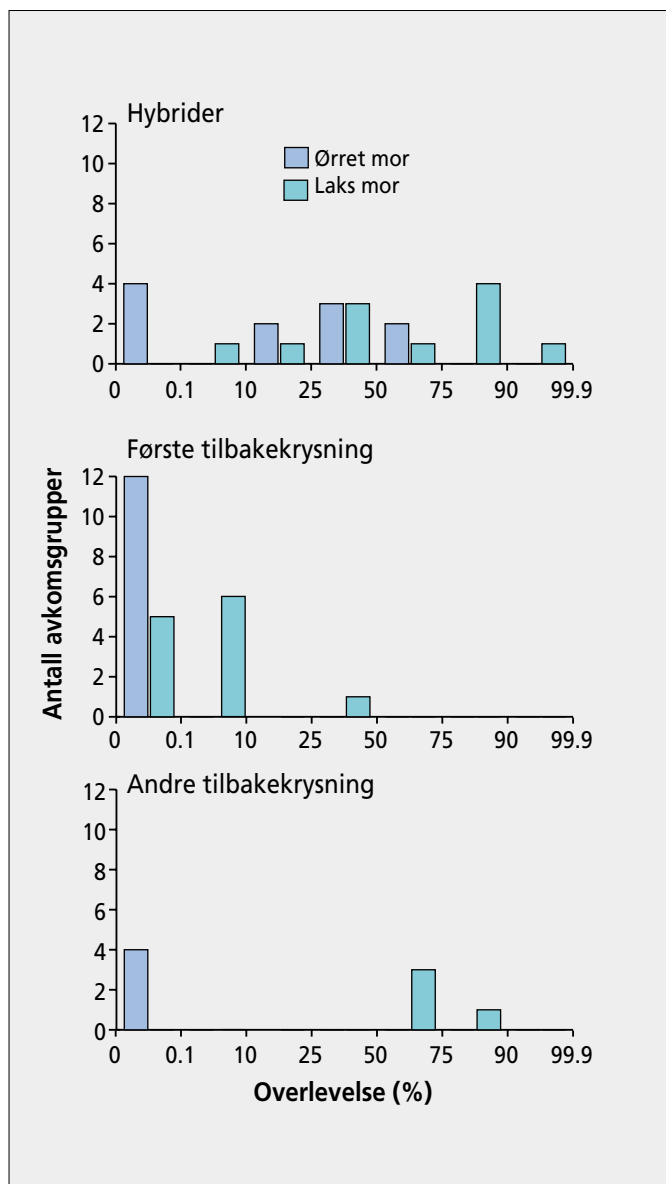
Forekomst av små, kjønnsmodne hanner (av begge arter), og atferden som de kjønnsmodne hunnene har overfor disse hannene, kan være en nøkkelfaktor til å forstå hybridisering mellom laks og ørret. Hver hunnfisk legger eggene sine i en gytegrøp. De fleste eggene blir befruktet av en dominant hannfisk. Dette

paret prøver å jage bort konkurrenter, men i den grad de ikke greier det, blir en andel av eggene befruktet av andre hannfisk, deriblant småhanner. I forsøk observerte vi at laks var mindre effektiv i å jage bort konkurrenter enn ørret. Vi observerte også at oppdrettslaks var mindre effektive enn villaks. Som et resultat av dette, ble en større andel av eggene til oppdrettslaks befruktet av småhanner. Dette får oss til å tro at den vanligste formen for laks-x-ørrethybridisering skjer gjennom kryssning av (rømt) hunnlaks og småhanner av ørret.

Førstegenerasjonshybrider mellom laks og ørret har god overlevelse i ferskvann. De har en atferd som ligger midt mellom laks- og ørretunger i forhold til å forsvare et territorium, og de kan være overlegne i veksthastighet. Hybridene smoltifiserer bedre enn ørretunger, men vi har ikke fått en eneste gjenfangst av de vi har merket og satt ut i sjøen. At noen hybrider kan overleve et sjøopphold, vet vi imidlertid fra andre studier. Reproduksjons- evnen til hybridene er dårlig, og dette er sannsynligvis den viktigste årsaken til at vi sjelden ser innblanding av ørretgener i laks eller *vice versa*. Vi har imidlertid greid å krysse hybridhanner med laksehunner, og fikk noen få overlevende avkom. Blant disse såkalte tilbakekryssningene, fikk vi også kjønnsmodne hanner som vi greide å krysse med laksehunner (**figur 3.2.1**). Dette betyr at det i svært sjeldne tilfeller av hybridisering mellom laks og ørret, kan skje en genetisk lekkasje fra den ene arten til den andre i senere generasjoner. Men den viktigste effekten av hybridisering mellom de to artene i naturen, ser ut til å være den økologiske effekten av å produsere avkom som konkurrerer om mat og plass i elva men ikke selv reproducerer.



Foto: T. G. McInnes ABIPP



Figur 3.2.1

Overlevelse av avkomsgupper av hybridisering mellom laks og ørret, og av to generasjoner av tilbakekryssinger til hunner av de to artene, fra befruktning til startfôring. Resultatene er vist separat for laks- og ørretmødre. - Survival of offspring groups of hybridisation between Atlantic salmon and brown trout, and of two generations of backcrosses to females of the two species, from fertilisation until start-feeding. Results are shown separately for Atlantic salmon and brown trout dams, respectively.

3.3

Vertsspesifisitet og artsdiversitet i tropene

Frode Ødegaard

Hvor mange arter finnes det på jorda? Dette er kanskje et av de første spørsmål menneskeheten har stilt seg. Men debatten er fortsatt het og anslagene har variert fra 2 til mer enn 100 millioner arter de siste årene. Ved hjelp av en helt ny metode for å samle inn insekter i tre-kronene i tropisk skog, har vi fremskaffet et datasett som kaster nytt lys over denne debatten.

3.3.1 Et gammelt fagfelt

Systematisk registrering og navnsetting på arter er en svært gammel vitenskap som har røtter helt tilbake til Aristoteles. Fagfeltet taksonomi sto imidlertid stille i mer enn 2000 år før Carl von Linné innførte den binære nomenklaturen og publiserte sitt berømte verk *Systema Natura* hvor han beskrev ca 4400 dyrearter og 7300 plantearter i 1758. På denne tiden trodde man muligens at dette antallet var nært opptil det virkelige antall arter på jorda. Intensivt taksonomisk arbeid de påfølgende hundre år førte til at antall artsbeskrivelser økte eksponentielt. I år 1800

var det kjent 60 000 dyrearter mens i 1850 hadde antallet økt til 450 000. Biologene måtte innse at artsmangfoldet var langt høyere enn forfedrene kunne ane. I dag er det beskrevet ca 1 700 000 arter av nålevende organismer og av disse er ca 1 250 000 klassifisert som dyrearter. Til tross for at raten av artsbeskrivelser ikke har avtatt, trodde man ikke det fantes mer enn 2-3 millioner dyrearter inntil for 20 år siden. Men så, i 1982 estimerte den amerikanske entomologen Terry Erwin at det kunne være hele 30 millioner arter på jorda basert på studier av insekter i tre-kronene i tropisk skog. Disse habitatene hadde tidligere ikke vært tilgjengelige for biologer, men vha. av såkalt canopy-fogging, dvs at en sprøyter insektgift opp i tre-kronene og samler inn materialet som faller ned vha trakter, regnet det bokstavelig talt nye arter ned fra denne ukjente verden.

Erwins estimat blåste nytt liv i diskusjonen om antall arter på jorda. Bortsett fra datagrunnlaget på 1200 billearter, inneholder estimatet kun gjetninger omkring billenes vertsspesifisitet og diverse prosentforhold mellom ulike faunaer, noe han har blitt kritisert for. Det geniale med denne måten å beregne artsmangfol-



Foto: STRI

det på er imidlertid at hvert enkelt av punktene kan testes vitenskapelig etter hvert som relevante datasett blir tilgjengelige. Ett av de mest usikre gjetningene gjaldt andelen planteetende billearter som er spesifikke til sin vertsplante. Erwin mente at 20% av billeartene han fant kun spiste på dette treet (**tabell 3.3.1**). Med dette som utgangspunkt, var målet å oppnå et bedre datagrunnlag for vertsspesifisiteten til tropiske biller for å kunne gi et sikrere anslag om antall arter på jorda.

3.3.2 Feltarbeid i trekrone

Siden målet med prosjektet var å revidere Erwins estimat, var det naturlig å velge samme sted, samme habitat og samme dyregruppe som Erwin brukte, dvs biller i trekrone i av tropisk skog i Panama. Studiet ble derfor utført i Metropolitan nasjonalpark i Panama der Smithsonian Tropical Research Institute (STRI), med støtte fra bl.a. Norge, har oppført en 42 m høy bygningskran i en tørr tropisk skog. Kranas arm er 51 m lang slik at 0,8 hektar skog kan studeres. Fra gondolen i denne krana er alle ytre greiner i de øvre sjikt av skogen lett tilgjengelige slik at en kan studere artene der de lever (se **foto**).

Å drive forskning i trekrone i tropisk skog har lenge vært vanskelig pga mangel på egnet metodikk. Man har forsøkt seg med klatring i tau, plattformer, og "walkways" m.m. Disse metodene er spesielt dårlig egnet til fangst av insekter, da de har sin begrensning i størrelsen på arealet en kan undersøke, dessuten er de fleste konstruksjonene avhengig av fundament på tynne greiner slik at en aldri når de ytterste greinene der det meste av bladproduksjonen foregår. Det er vist at unge blader er mest at-

traktive for planteetende insekter og trekrone er derfor utvilsomt et meget viktig levested for mange insekter. Det er foreslått at så mye som 2/3 av alle insektarter i tropiske skoger har sitt hovedtilholdssted i trekrone. Den beste metoden for innsamling av insekter fra trekrone har vært canopy-fogging, men metoden er problematisk pga at en ikke kan si noe om biologien til artene som faller ned. Canopy-krana er derfor et stort framskritt som gir unike muligheter til å studere trekrone-insekter i deres rette element.

3.3.3 750 arter nye for vitenskapen

Feltarbeidet besto i å undersøke 50 arter av trær og lianer (i motsetning til Erwins ene treart) for å finne ut hvor mange arter av biller som spiser de ulike planteartene, og hvor mange plantearter hver enkelt billeart spiser, for å avgjøre hvor spesifikke billene er i sitt vertsvalg.

Planteetende biller av familiene praktbiller (Buprestidae), trebukker (Cerambycidae), bladbiller (Chrysomelidae) og snutebiller (Curculionidae) ble studert. Totalt ble 35 479 individer fordelt på 1167 arter innsamlet. Til sammenligning er dette omtrent like mange arter som finnes i hele Skandinavia av disse familiene. Det ble funnet vertstilknytninger for 697 arter vha spiseobservasjoner og sannsynlighetsbaserte metoder.

I underkant av 35% av artene er beskrevet, dvs at ca 750 arter er nye for vitenskapen, noe som gir en indikasjon på at vi virkelig snakker om en ukjent verden. En så høy andel ubeskrevne arter er dessuten normalt for innsamlinger fra trekrone i tropene.

Tabell 3.3.1 Estimat for antall leddyrarter som finnes i tropiske skoger (Erwin, Col. Bull. 36, 1982). – Erwin's estimate of the number of arthropods in tropical forests.

1	Antall billearter fra "gassing" av trekrone til 19 individer av <i>Luehea seemannii</i> (Tiliaceae)	1200
2	Antall vertsspesifikke billearter	163
	Tropisk gruppe	Antall arter
	Herbivore	682
	Predatorer	296
	Fungivore	69
	Nedbrytere	96
		1200+
	Vertsspesifisitet	Antall vertsspesifikke
	Herbivore	20%
	Predatorer	5%
	Fungivore	10%
	Nedbrytere	5%
		162,9
3	Ett hektar tropisk skog har i gj.snitt 70 trearter. Antall vertsspesifikke biller i trekrone per hektar (70 x 163)	11 410
4	Tillegg for biller som spiser på andre trær (11410 + 1038)	12 448
5	Billene utgjør 40% av alle leddyrarter Antall leddyrarter i trekrone pr hektar (12 448 x 100)/40	31 120
6	Trekronefaunaen utgjør 2/3 av totalfaunaen i tropene Antall leddyr pr hektar (31 120 x 3)/2	41 389
7	Det finnes ca 50 000 tropiske trearter. Antall tropiske leddyr (basert på samme formel som over)	30 000 000

3.3.4 Billene og deres vertstilknytning

Erwin benyttet seg bl a av den kunnskap som finnes om insektenes spesifisitet til vertsplanter for å beregne antall arter på jorda. Vertsspesifisiteten angir hvor stor andel av insektartene på en plante som er spesifikt knyttet til bare denne ene planten. En kompliserende faktor er at det finnes alle graderinger av hvor spesifikke insektene er. Noen arter spiser på én plante mens andre spiser på 2 eller kanskje 5 planter og andre igjen spiser på nesten alle plantene. Man kan ta hensyn til dette ved å uttrykke vertsspesifisiteten vha en indeks som kalles effektiv spesialisering (**rammeartikkel 3.3.1**). I tillegg vil enkelte arter være spesialister lokalt mens de i hele sitt utbredelsesområde kan spise på en lang rekke planter. Det er derfor viktig å begrense beregninger av vertstilknytning til lokal skala. Resultater i dette studiet viser at vertsspesifisiteten er avhengig av antall potensielle vertsplanter i nærmiljøet. F eks i en boreal skog med få planter, vil derfor insektene være mer spesialisert enn i en tropisk skog med mange planter simpelthen pga at det er mindre å velge mellom. Den tropiske skogen hvor studiet ble utført, inneholder ca. 500 arter av trær og lianer. Vertsspesifisiteten til billeartene (effektiv spesialisering) ble beregnet til ca 8%, dvs at 8 av 100 arter i skogen er i gjennomsnitt monofage (**rammeartikkel 3.3.1** og **figur 3.3.2**). Dette er altså under halvparten av Erwins antagelse på 20%. Det er imidlertid viktig å være klar over at denne beregningen gjelder kun for denne skogen spesielt. Det finnes ikke tilgjengelige data som kan avgjøre om disse tallene er representative for andre steder på jorda.



Figur 3.3.1

Lianer har tidligere vært lite fokusert som vertsplanter for insekter. Mer enn 70 arter av biller viste seg å være spesialisert til å leve av slyngtrådene til lianer. Dette levesettet er ikke beskrevet tidligere. Foto: STRI. – Lianas have been little focussed as host plants for insects. More than 70 species of beetles appeared to be specialised on liana tendrils. This life form has not been described earlier. Photo: STRI.

3.3.5 Lianer like viktige som trær

Erwin baserte sine beregninger av artsmangfold på billers tilknytning til trær som vertsplanter. Det finnes imidlertid også andre livsformer av planter i tropiske trekroner som man kan anta at huser en betydelig insektfauna. Dette gjelder først og fremst lianer og epifytter. Totalt 24 arter av trær og 26 arter av lianer ble sammenlignet med hensyn til vertsspesifisitet for billefaunaen og antall arter av biller som var knyttet til de respektive vekstformer av planter. Til sammen ble det registrert nesten like mange billearter på lianene som på trærne. Hver plantart var vert for ca 50 billearter i gjennomsnitt.

Billefaunaen som var knyttet til lianer var signifikant mer vertsspesifikk enn den som var knyttet til trær. Dette skyldes en høyere spesialiseringsgrad blant artene som spiser grønne plantedeler på lianer, spesielt mange arter var knyttet til lianenes slyngtråder (**figur 3.3.1**). De trelevende artene var imidlertid mer spesialisert på trær enn på lianer. Blomsterbesøkende arter viste ingen forskjell i spesialiseringsgrad og var generelt svært lite spesifikke til vertsplante (**figur 3.3.3**).

Disse resultatene viser at lianer er minst like viktige som trær for å opprettholde et lokalt artsmangfold av biller i denne skogen. For å avgjøre om dette er et generelt mønster, trengs studier fra flere steder samt av andre store taksonomiske grupper.

3.3.6 Antall arter av leddyr i tropene

Et økende antall masseinnsamlinger av leddyr fra tropiske skoger de siste årene har gjort det mulig å forbedre datagrunnlaget for Erwins estimat. Et eksempel på hvordan dette kan gjøres er vist i **tabell 3.3.2**. Strukturen på enkelte trinn i estimatet er endret for å utnytte dataene best mulig. Dvs at vertsspesifisiteten til andre funksjonelle grupper (predatorer, soppspisere og nedbrytere) er kuttet og erstattet med andelen av planteetende biller i forhold til alle biller. I tillegg har det vært nødvendig å legge til enkelte trinn. Dette gjelder f eks de artene som er knyttet til andre livsformer av planter (lianer og epifytter) som opprinnelig ikke var tatt hensyn til. Et stort problem med estimater basert på vertsspesifisitet er at denne faktoren kan variere i tid og rom. Dette er forsøkt tatt hensyn til gjennom å beregne andelen biller som er knyttet til planten lokalt i forhold til hele utbredelsesområdet til planten. En korreksjonsfaktor for at billene er mer spesifikke til vertsplanten lokalt enn i hele deres utbredelsesområde er også innført.

Den reviderte versjonen av estimatet anslår en artsrikdom av tropiske leddyr på ca 5 millioner arter. Det er imidlertid fortsatt stor usikkerhet knyttet til det reviderte estimatet. Sikkerheten styrkes imidlertid av at dette artsantallet ligger innenfor det intervallet som indikeres av andre, uavhengige estimeringsmetoder, nemlig 3-10 millioner arter (**tabell 3.3.3**). På dette grunnlag er det derfor lite trolig at det finnes mer enn 10 millioner arter av tropiske leddyr.

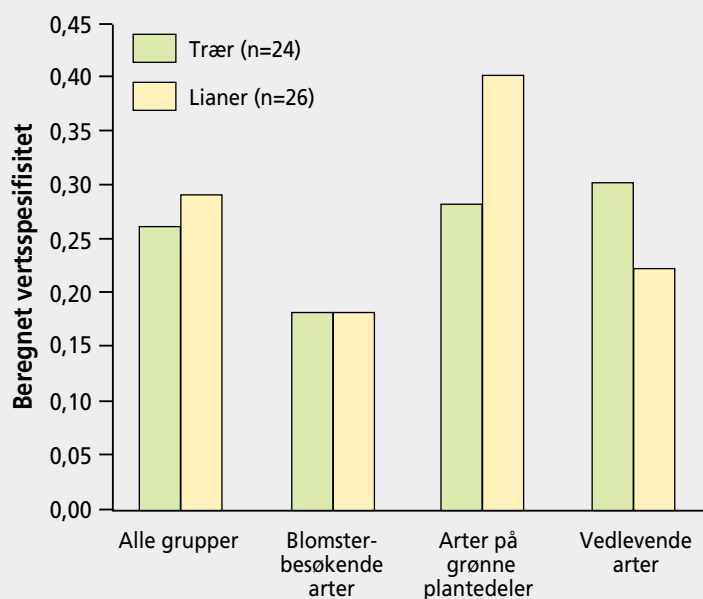
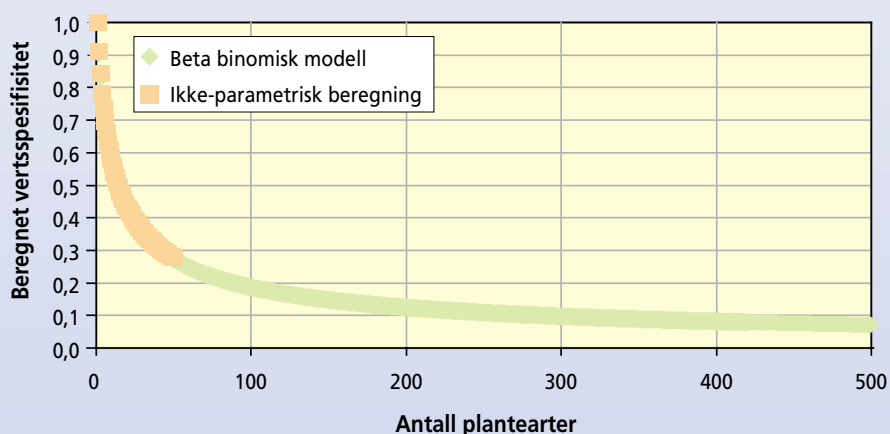
Rammeartikkel 3.3.1

Effektiv spesialisering

– en ny modell for beregning av vertsspesifisitet

Modellen er basert på registreringer av antallet vertsplanter som hver insektart utnytter. Metoden gjør det mulig å beregne vertsspesifisitet for insektsamfunn som en funksjon av antall potensielle vertsplantearter i skogen. Vertsspesifisiteten kan uttrykkes som en index (effektiv spesialisering) der de mest spesialiserte artene, de monofage, har vertsspesifisitet lik 1 (100%). En polyfag art som spiser på alle planteartene har vertsspesifisitet lik 0. På grunnlag av datasettet på 50 plantearter ble vertsspesifisiteten beregnet (●). En beta binomisk modell ble brukt til ekstrapolering for å anslå vertsspesifisiteten når samfunnet inneholdt flere plantearter (◆). Denne skogen inneholder ca 500 arter av trær og lianer. Billenes vertsspesifisitet vil da ligge på ca 8% (figur 3.3.2).

Figur 3.3.2



Figur 3.3.3

Beregnet vertsspesifisitet (effektiv spesialisering) for planteetende biller knyttet til 24 trearter og 26 lianearter. Billearter som finnes i blomster, de som spiser grønne plantedeler og vedlevende arter er behandlet hver for seg. - Estimated host specificity (effective specialisation) for phytophagous beetles associated with 24 tree species and 26 liana species. Flower visitors, green feeders and wood borers are shown separately.

Tabell 3.3.2 Revisjon av Erwins estimat på grunnlag av nye empiriske data for hvert av trinnene etter Ødegaard (2000). Beregnet antall er basert på medianverdier av datasettene på hvert trinn mens minimums- og maksimumsverdiene er beregnet på grunnlag av kvartiler. – A revised Erwin's estimate on the basis of new empirical information on each step from Ødegaard (2000). Estimated numbers are based on medians whereas minimum- and maximum values are based on quartiles.

Hvor mange arter finnes det?	Min.	Beregnet antall	Maks.
1 Antall planteetende biller i trekrone			
a) Effektivt antall billearter spesialisert på ulike livsformer av planter			
Trær			
Nedre kvartil: 3.0, Median: 3.9 Øvre kvartil: 4.7			
x 37 000 trearter i tropene	111 000	144 300	173 900
Lianer			
Nedre kvartil: 3.8, Median: 4.7, Øvre kvartil: 5.6			
x18 500 lianearter i tropene	70 300	87 000	103 600
Epifytter			
0,5 arter er effektivt spesialisert på epifytter			
x 20 000 epifyttarter i tropene	10 000	10 000	10 000
Totalt antall arter som er knyttet til trær lianer og epifytter	191 300	241 300	287 500
b) Andelen planteetende billearter som finnes på plantene lokalt i forhold til hvor mange som finnes på disse plantene i hele deres utbredelsesområde.			
Nedre kvartil: 44%, Median: 47%, Øvre kvartil: 50%	383 000	513 300	652 000
c) Korreksjonsfaktor mellom samfunn			
Anslag: 2.5 (May, 1990)	153 000	205 300	261 000
2 Antall billearter i trekrone			
Andelen planteetende biller i forhold til alle grupper av biller i trekrone.			
Nedre kvartil: 40%, Median: 44%, Øvre kvartil: 47%	326 000	466 600	652 000
3 Antall billearter			
Andelen biller i trekrone i forhold til biller i alle sjikt i skogen.			
Nedre kvartil: 29%, Median: 42%, Øvre kvartil: 58%	561 000	1 111 000	2 249 000
4 Antall leddyrtarter			
Andelen biller i forhold til alle leddyrt.			
Nedre kvartil: 22%, Median: 23%, Øvre kvartil: 23%	2 441 000	4 830 000	10 224 000

Tabell 3.3.3 Ulike beregninger av antall leddyrtarter på jorda. Alle metodene er uavhengig av hverandre. – Various estimates of global arthropod species richness. The methods used are mutually independent.

Beregnet antall arter	Metode
5,0 – 6,7 millioner	Forholdet mellom beskrevne og ubeskrevne arter i prøver, (Stork, <i>Biodiv. Conserv.</i> 2, 1993)
2,75-8,75 millioner	Forholdet mellom antall insektarter og plantearter, (Gaston, <i>Funct. Ecol.</i> 6, 1992)
10 millioner	Forholdet mellom kroppsstørrelse og artsantall hos dyrearter, (May, <i>Phil. Trans. Roy. Soc.</i> 330, 1990)
5 millioner	Eksperters kvalifiserte gjetninger, (Gaston, <i>Conserv. Biol.</i> 5, 1991)
4,9-6,6 millioner	Ekstrapolerte forhold fra kjente faunaer i kjente regioner, (Stork & Gaston, <i>New Scientist</i> 1729, 1990)
4,8 millioner	Vertsspesifisitet hos tropiske biller, (Ødegaard, <i>Biol. J. Linn. Soc.</i> 71, 2000)

4

Mangfold på økosystem- og landskapsnivå



Foto: Odd Terje Sandlund

Det er bred enighet om at den beste måten vi kan bevare arter på, er å beskytte deres leveområder. Dette krever studier av artsmangfoldet i utvalgte dyre- og plantegrupper innen samme område, og en forståelse av hvilke økologiske faktorer som er viktigst for deres dynamikk. Videre er det et behov for å undersøke om enkle miljøindekser kan fungere som indikator på biologisk mangfold inntil man har mer presis kunnskap om mangfoldet.

I et prosjekt om indikatorer på biologisk mangfold, er det kartfestet data på arealbruk, klima, økologisk sonering og vegetasjonsdekke. Dette sammenholdes med artslistene for godt kjente grupper som fugler, karplanter og utvalgte grupper av virvelløse dyr. Fokus er på muligheten til å knytte sammenhenger mellom biologisk mangfold og noen enkle miljøindekser i kulturlandskapet. To ressurskrevende og langvarige prosjekter dokumenterer mang-

fold hos utvalgte organismegrupper i to skogøkosystemer i Norge: kystgranskogen og de subarktiske bjørkeskogene.

I kystgranskogen, der vi eksperimentelt undersøker effekter av fragmentering (neste kapittel), er det biologiske mangfoldet dokumentert for flere taksonomiske grupper og trofiske nivåer. Her rapporteres mangfoldet blant virvelløse dyr, som vi generelt har svært begrenset kunnskap om i Norge.

I studiet av de subarktiske bjørkeskogene, der vi også undersøker effekten av treslagsskifte (neste kapittel), har fokus vært på bjørkeskogens dynamikk i tid og rom. To dyregrupper, småpattedyr og målere, ble valgt ut spesielt som studieobjekt på grunn av deres betydning for økosystemets funksjon og dynamikk. I tillegg har prosjektet sett på fuglesamfunnene som en indikator på strukturelle variasjoner i bjørkeskogen.

4.1

Indikatorer for biologisk mangfold

Gary Fry, Wenche Dramstad*, Wendy Fjellstad* og Lars Erikstad

*Nåværende adresse: Norsk institutt for jord- og skogkartlegging, Postboks 115, N-1431 Ås

En god indikator for biologisk mangfold har evnen til å forenkle og kvantifisere, samtidig som den er anvendelig. Den bør kunne fungere som en erstatning for detaljert og ressurskrevende forskning inntil mer detaljert kartlegging av arter og deres leveområder foreligger. For at en slik indikator skal kunne være anvendelig og effektiv, må den ha et presist og etterprøvbart forhold til biologisk mangfold, som for eksempel artsmangfold eller forekomst av nøkkelarter og viktige naturtyper.

4.1.1 Hva er indikatorer og hvorfor trenger vi dem?

Indikatorer er nødvendige for forvaltning og bevaring av biologisk mangfold, for eksempel gjennom å kartlegge forskjeller i biologisk mangfold mellom områder eller for ett område over tid. De er spesielt viktige i miljøovervåking og kartlegging av miljøtrusler, studier av hvorvidt vi har oppnådd konkrete miljøstandarder og for å vurdere miljøets tilstand. Ideelt sett kunne en ha brukt fordeling og kvalitet av naturtyper samt kartlegging av arter for å gjøre beregninger av biologisk mangfold. I dag er imidlertid ikke slike data tilgjengelige, og det er tilnærmet umulig å få en fullstendig oversikt over det biologisk mangfoldet. En god indikator har evnen til å forenkle og kvantifisere biologisk mangfold, samtidig som den er anvendelig for forvaltere og politikere. Den bør kunne fungere som en erstatning for detaljert og ressurskrevende forskning, inntil kartlegging av arter og deres habitater foreligger. Indikatorer for biologisk mangfold er uunnværlige ved forvaltning av naturressurser og for å kunne møte de krav Norge har til miljørapportering.

For at en indikator skal kunne være anvendelig og effektiv, må den ha et presist og etterprøvbart forhold til biologisk mangfold, som for eksempel artsmangfold eller forekomst av nøkkelarter og områder med viktige naturtyper. Det er derfor viktig å forstå hvordan og under hvilke forutsetninger en indikator kan knyttes til disse variablene.

Indikatorer for biologisk mangfold kan fungere på forskjellige nivåer:

- *indikator-arter*: arter som er spesielt følsomme for endringer i miljøet;
- *indikator-ressurser*: mengde egnet habitat eller andre uunnværlige ressurser;
- *mål-indikator*: hvorvidt vi har oppnådd konkrete miljøpolitiske målsetninger.

I praksis vil det i forvaltningen være nødvendig å bruke et utvalg av indikatorer, definert som *Drivkrefter*, *Press/påvirkning*, *Tilstand*, *Konsekvenseffekt* og *Virkemidler og tiltak* (DPTKV), der hver og en av disse beskriver ett aspekt ved naturforvaltningens syklus (**figur 4.1.1**).

4.1.2 Hva indikerer indikatorer?

Vi har foretatt studier på en geografisk skala der lokale beslutninger for bruk av jordbruksareal har direkte innvirkning på arters fordeling og overlevelse. Det er på dette nivået vi lettest er i stand til å undersøke hva indikatorer for biologisk mangfold for-

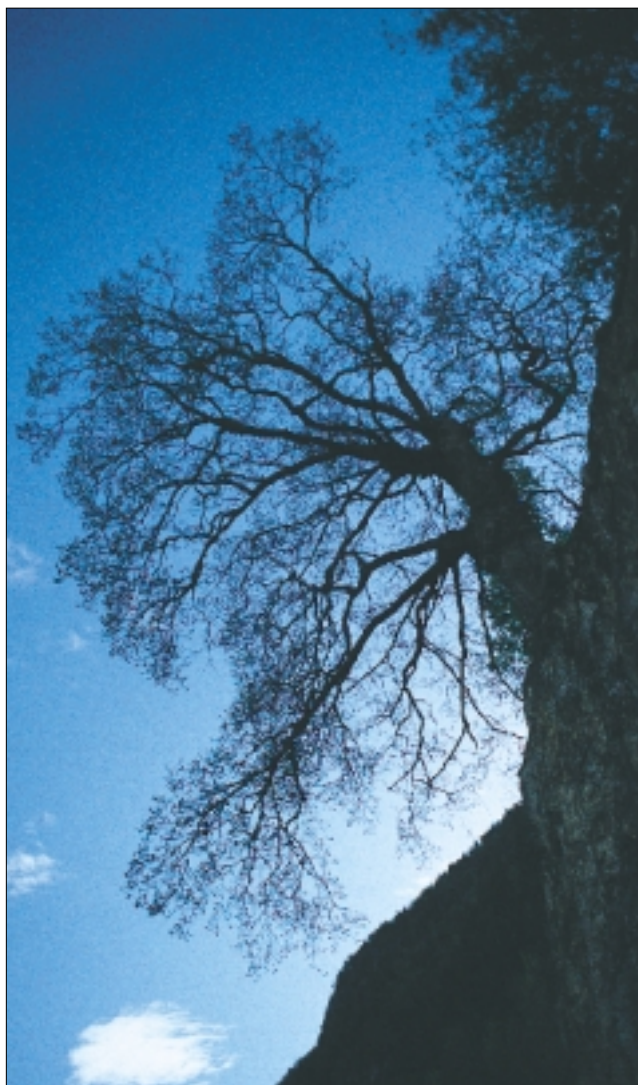
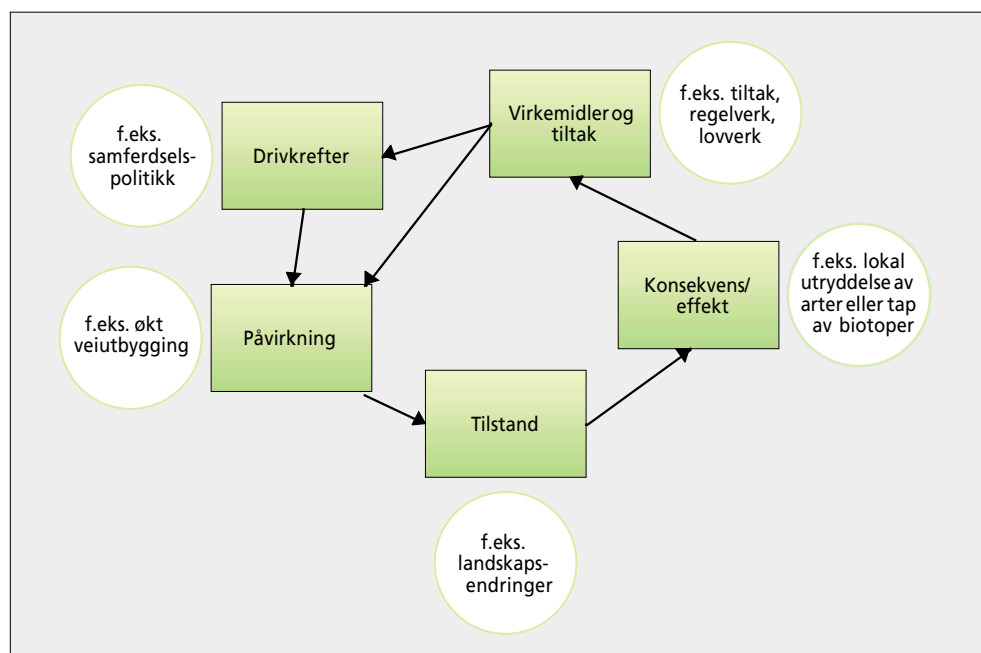


Foto: Per Jordhøy

teller oss, samt studere de tilhørende økologiske prosessene. Da landsdekkende kartlegging av arter ikke eksisterer i Norge på dette nivået (<1 km²), ble det fokusert på innsamling av data i 1 km² store ruter for utvalgte arter av fugler, planter og insekter (**figur 4.1.2**). Innsamlingen ble utført som en del av 3Q-prosjektet: *Tilstandsovervåking og resultatkontroll i jordbrukets kulturlandskap*. Samarbeidet med 3Q-prosjektet tillot oss å bruke et vidt spekter av data, blant annet knyttet til hvordan området ble brukt, områdets vegetasjon og landskapsstruktur (se **tabell 4.1.1**), for slik å undersøke hvorvidt sammenstilling av slike data var anvendelige som indikatorer for biologisk mangfold.

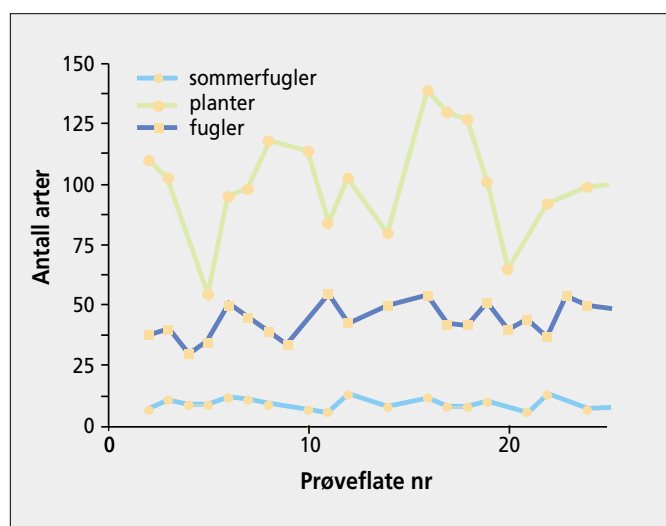
4.1.3 Bruk av landskapsindekser

Vi undersøkte en rekke landskapsindekser, blant annet mengden av forskjellige typer arealdekke som jordbruksområder, skogsarealer og bygninger, samt den romlige fordelingen mellom disse. Mengde og typer av skog er gode indikatorer for mangfold av fuglearter på landskapsnivå. Resultatene viste at flaten må inneholde en viss mengde skog for å være rik på fuglearter (**figur 4.1.3**). Gamle villaområder med frukthager og busker kan også være artsrike områder for fugler (se Flate 1916 i **figur 4.1.3**).



Figur 4.1.1

Indikatorkjeden DPTKV: Drivkrefter er krefter som virker inn på biologisk mangfold; Påvirkning er konkrete faktorer som øker presset på biologisk mangfold; Tilstand er indikatorer for miljøets tilstand; Konsekvens er effekter som følge av press eller forstyrrelser på biologisk mangfold; Virkemidler blir iverksatt på grunnlag av disse konsekvensene. – The indicator chain DPTKV: D = driving forces; P = factors affecting biodiversity; T = environmental status; K = consequences for biodiversity; V = management actions.



Figur 4.1.2

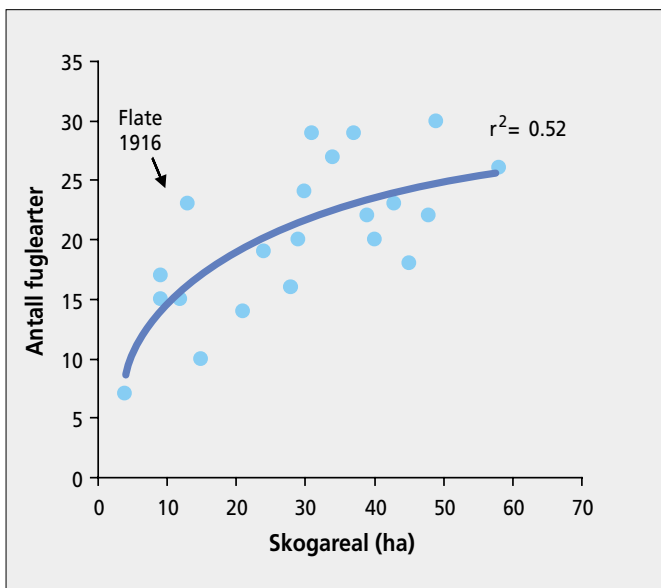
Sammenheng mellom mangfoldet av planter, fugler og sommerfugler per 1 km² flater viser at en må tolke indikatorarten med omhu. – Relationship between species richness of plants, birds and butterflies shows little correlation and indicates that much care is needed in interpreting biodiversity indicators across taxonomic groups.

Størrelse, form, antall og variasjon av habitatflekker ble beregnet, i tillegg til mer komplekse studier av kjerneområder, fragmentering av habitatflekker og mangfold av habitater. Disse ble sammenlignet med informasjon om biologisk mangfold fra de samme områdene. For eksempel, sanglerke (*Alauda arvensis*) er knyttet til jordbruksarealer. I flere europeiske land har bestandene blitt kraftig redusert og sanglerke er ofte brukt som indikator av miljøtilstand i åkerlandskapet. Den beste indikatoren for antall observasjoner av sanglerke er den gjennomsnittlige teigstørrelsen på åpne områder (**figur 4.1.4**).

Sammenhenger mellom indikatorer på landskapsnivå og biologisk mangfold kan overføres til kommunalt eller regionalt nivå ved å sammenligne resultater fra forskjellige geografiske regioner. Disse studiene viser at landskapsindekser kan knyttes til biologisk mangfold på flere nivå. Dette kan beskrives ved hjelp av enkle modeller for korrelasjon mellom vegetasjon og tetthet av arter, så vel som ved mer komplekse landskapsmålinger, som for eksempel indekser for landskapheterogenitet. Heterogenitetsindekser reflekterer habitatvariasjonen i landskapet og viser god sammenheng med både botaniske og zoologiske aspekter av biodiversitet (**figur 4.1.5**).

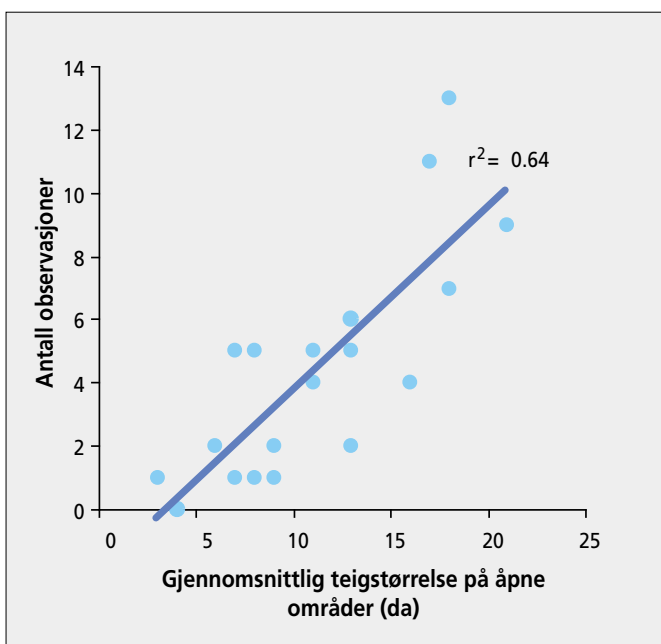
Tabell 4.1.1 Romlige strukturer for arealdekke utarbeidet av det nasjonale overvåkingsprogrammet for kulturlandskap (3Q) – Spatial structures for aerial cover developed by the Norwegian monitoring programme for cultural landscapes (3Q).

- Antall og fordeling av ulike arealtyper.
- Fragmentering av ulike arealtyper.
- Lengde og fordeling av ulike kanttyper.
- Antall og fordeling av åkerholmer.
- Areal av potensielle habitater for ulike arter.
- Antall og romlig fordeling av spesielle enkeltforekomster som f.eks. enslige trær og gårdsdammer.
- Antall og lengde av veier.
- Antall og lengde av andre lineære elementer, som for eksempel grøfter og gjerder.
- Indeks for landskapets heterogenitet, som et uttrykk for antallet av ulike arealtyper i et landskap og skala.
- Indeks for landskapets diversitet, som et uttrykk for hvordan de ulike arealtypene fordeler seg i landskapet.



Figur 4.1.3

Forholdet mellom antall arter av fugl observert og skogareal per km². - The relationship between the number of species of birds and amount of forest in kilometer squares.



4.1.4 Indikatorer for større skala

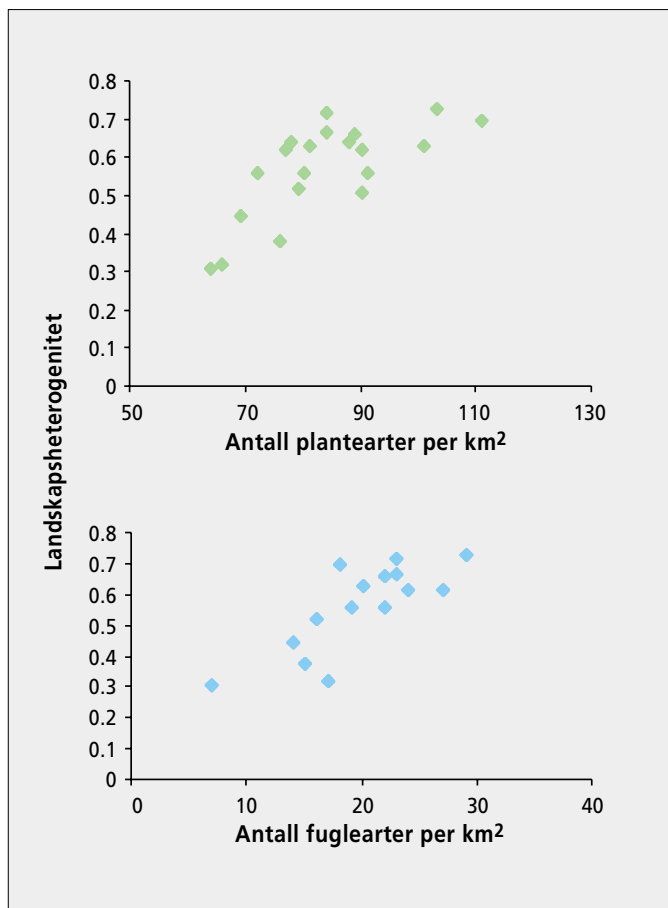
Da de prosesser som virker inn på biologisk mangfold varierer med skala, er det nødvendig å utvikle flere typer indikatorer.

Fra landskap til kommunalt nivå - Biologisk mangfold på en middels skala eller opp til kommunalt nivå varierer med arealdekke og bruk av områdene. På denne skalaen (10-100 km²) er det mulig å bruke resultater fra studier på fin skala mot data relatert til markslag (DMK) og økonomiske kart for å si noe om biologisk mangfold. Typiske pressfaktorer på dette nivået er veitbygging, skogbruk og urbanisering, som også kan kartlegges for å utforske forholdet mellom pressfaktorer og endringer i miljøet (**figur 4.1.1**). Det er også mulig å undersøke utbredelse av vegetasjonstyper og naturtyper i forhold til for eksempel markslag, topografi, geologi, bruk og infrastruktur. Slik informasjon gir en god bakgrunn for kartlegging av miljøets sårbarhet. Informasjonen er også detaljert nok til å utforske sammenhenger mellom årsaker, miljøtrusler og konsekvenser for spesielle biotoper, for eksempel effekt av utvidelsen av skogsveier på nøkkelbiotoper. Pågående kartlegging av biotoper og arter på kommunalt nivå vil kunne gi et godt grunnlag for videre utvikling av indikatorer på regional skala.

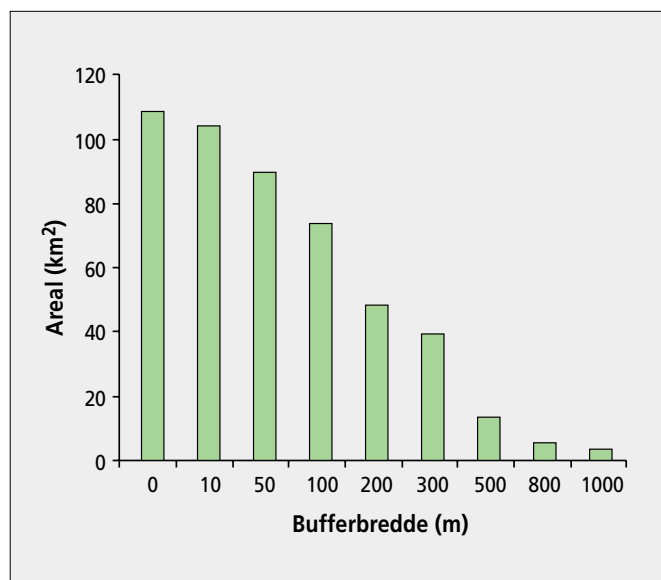
Indikatorer for biologisk mangfold på regionalt og nasjonalt nivå - Biologisk mangfold på regionalt og nasjonalt nivå er først og fremst knyttet til prosesser på større skala, som klima, landformer og andre biogeografiske faktorer. Slike indikatorer er av stor interesse for å kunne identifisere endringer i biologisk mangfold på nasjonalt nivå, blant annet for utbredelse av arter eller habitat. Viktige data som terreng, klima og geologi er allerede tilgjengelig i digital form for Norge. Måten indikatorer for stor skala forholder seg til biologisk mangfold på, gjør at det kreves en detaljert kartlegging av arter og habitater eller en kombinasjon av forskjellige faktorer for å kunne utvikle kart av naturtyper basert på terreng og miljødata (**figur 4.1.6**).

Figur 4.1.4

Sanglerke (*Alauda arvensis*) er knyttet til jordbruksarealer. En god indikator for sanglerke er den gjennomsnittlige teigstørrelsen på åpne områder. - The skylark is related to open agricultural landscapes. A good indicator of this species is the average size of open fields.



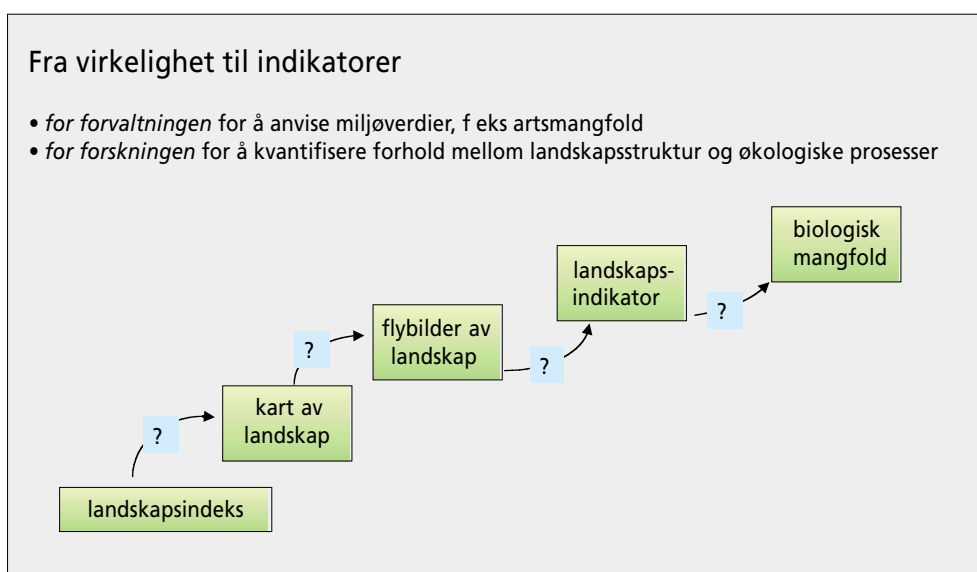
Figur 4.1.5
Sammenheng mellom landskapsheterogenitet og antall plante- og fuglearter per km². Fra Fjellstad et al. (2001). - The relationship between landscape heterogeneity (as a measure of grain size) and number of plant and bird species per km². From Fjellstad et al. (2001).



Figur 4.1.6
Inngrepsindikator: "Uberørt" skogareal i Ski kommune i forhold til avstand fra offentlig og privat veinett. - A disturbance indicator: "Undisturbed" forest area in Ski municipality as a function of distance to public and private road networks.

4.1.5 Hvordan anvende denne informasjonen?

Informasjonen kan anvendes til å identifisere miljøtrusler og årsaker til disse på habitater og arter, identifisere hvilke landskapsmønstre som er viktige for ulike artsgrupper, samt forstå artenes behov for leveområder og spredningskorridorer. Vi trenger forskning på indikatorer for å utvikle indekser som kan forenkle og meddele informasjon om biodiversitet. I mange tilfeller er informasjonen vi ønsker svært vanskelig eller umulig å måle (**figur 4.1.7**). Forskning kan bidra til utvikling av biodiversitetsindikatorer med å kartlegge hva en indikator kan og ikke kan fortelle oss om miljøtilstand eller endringer i tilstand over tid.



Figur 4.1.7
Fra virkelighet til indikator. - From reality to indicator: Diagram showing the steps through which errors can accumulate in linking indicators based on remote sensing to ecological processes. The challenge is to understand the relationship between the aspect of biodiversity we are interested in and some feature of the landscape, that this feature can be captured accurately by remote sensing sources, that we can interpret remote sensing data to produce accurate digital maps and that we can calculate meaningful indices from these maps.

4.2

Mangfold av virvelløse dyr i barskog

Frode Ødegaard og Bjørn Åge Tømmerås

Kystgranskogen i Trøndelag har et betydelig antall arter av virvelløse dyr. Flere av artene utgjør hva vi kan kalle et svakt oseanisk element i faunaen. Den regionale (fylkesvise) kunnskapen om disse dyrenes forekomst er svært dårlig. Hele 30% av de ca 500 artene av biller, teger, maur og edderkopper som ble funnet var ikke tidligere kjent fra denne delen av Nord-Trøndelag. Vi trenger derfor store løft på dette feltet for å oppnå den grunnleggende kunnskap som er nødvendig for å forvalte naturområdene våre på en forsvarlig måte.

4.2.1 Den norske faunaen av virvelløse dyr er dårlig kjent

En stor andel av det totale artsmangfoldet i Fennoskandia finnes i barskogene. I Norge er kunnskapen om artssammensetningen av virvelløse dyr i barskoger relativt god for enkelte grupper, men for mange grupper er det store huller i kunnskapen. Totalt kjen-

ner vi bare ca 15 000 av de mer enn 23 000 insektartene som forventes å finnes her. Det er derfor et stort behov for dokumentasjon av artsmangfold også i vår del av verden. Internasjonalt er oppgaven med å dokumentere eksisterende biodiversitet innen et område under rivende utvikling. I Costa Rica har kjempeprosjektet «All Taxon Biodiversity Inventory» som mål å finne alle artene innenfor et utvalgt område.

I forkant av dette studiet ble det utarbeidet en oversikt over hva som var funnet av biller og storsommerfugler i midtre del av Norge. Til tross for at disse to insektgruppene er blant de best kjente i landet, gikk det fram at kunnskapen også om disse er ufullstendig. Dette innebærer at bakgrunnen for å forutsi hvilke arter som faktisk forekommer i et område i Midt-Norge er begrenset. Hensikten med dette prosjektet var å dokumentere artsmangfoldet av biller, teger, maur og edderkopper fra gran-skog i Midt-Norge. Parasittveps, som er en svært artsrik, men lite kjent gruppe, ble dokumentert på familienivå.



Foto: Oddvar Hanssen

4.2.2 Artsmangfold i kystgranskog i Trøndelag

Forsøksområdet lå i Mosvik kommune i Nord-Trøndelag og består av gammel granskog med et svakt oseanisk preg som kommer til uttrykk i vegetasjonen, såkalt kystgranskog (**figur 4.2.1**). Den dominerende skogtypen er småbregneskog av bregne-skrubbærtypen. Skogbunnen er fuktig med frodige mose-matter. De virvelløse dyrene ble fanget vha ulike typer insektfeller (**rammeartikkel 4.2.1**) som ble plassert etter et bestemt forsøksoppsett (**rammeartikkel 4.2.2**).

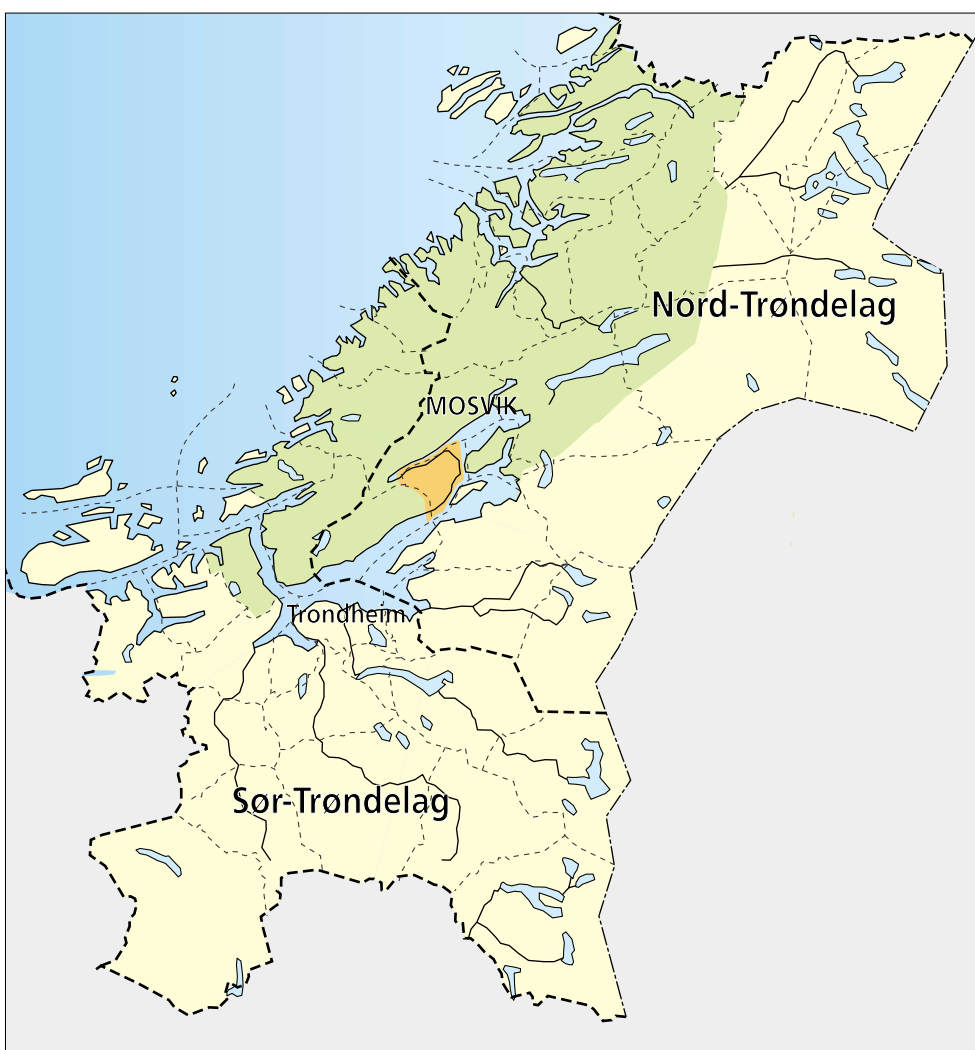
4.2.3 Billene dominerer

Billene utgjør ca 20% av Norges insektfauna og omlag halvparten av de ca 3450 billeartene som er registrert i Norge er påvist i Midt-Norge. I fellematerialet fra Mosvik ble det totalt påvist 409 arter som tilsvarer 11,8 % av Norges billefauna (**tabell 4.2.1**). Totalt 83 644 individer av biller ble identifisert til art, og 21,9%

av artene ble bare fanget i ett individ, noe som indikerer at området fremdeles er ufullstendig undersøkt etter tre sesonger med intensiv fellefangst. Det forventes at artsantallet vil øke ytterligere hvis man bruker andre innsamlingsmetoder f.eks. manuell fangst.

Kun to rødlistearter av biller ble påvist i løpet av studiet. Dette gjelder den hensynskrevende arten *Agathidium pallidum* (Leiodidae) som lever i tresopp på bjørk og bartrær, og kortvingen *Placusa incompleta* trenger overvåking. Denne arten lever under bark på bartrær hvor den lever av sopp. Mosvik representerer en av kun få kjente lokaliteter for disse to artene i Norge.

Man kunne tenke seg at dette geografiske området har innslag av vestlige eller oseaniske elementer i faunaen. Når det gjelder biller, finnes det forholdsvis få slike arter og flere av disse går sannsynligvis ikke så langt nord som til Trøndelag. Det er derfor ikke så overraskende at kun tre arter fra dette studiet har en vestlig utbredelse i Norge; *Trechus obtusus*, *Choleva sturmi* og *Hapalaraea vilis*. Løpebillen *T. obtusus* er utbredt og meget vanlig



Figur 4.2.1

Oversiktskart som viser kystgranskogen og kommunene i Sør- og Nord-Trøndelag fylke. Mosvik kommune er avmerket. - Map showing the coastal spruce forest and the municipalities in the counties of Sør- and Nord-Trøndelag. Mosvik municipality is indicated.

Tabell 4.2.1 Antall individer, totalt antall påviste arter og antall arter som er nye for NTI (Nord-Trøndelag, indre del), Trøndelag, antall arter der Mosvik er ny nordgrense i Norge og antall arter som er foreslått rødlistede i hver taksonomiske gruppe fra forsøksområdet i Mosvik, Nord-Trøndelag. – Number of individuals, total number of species, and number of species new to the interior part of the county and the region, respectively, species with a new recorded northern limit, and red-listed species within taxonomic groups sampled in the experimental area of Mosvik.

Gruppe	Antall individer	Ant. arter	Nye NTI	Nye Trønd.	Ny nordgr.	Rødlistede
Biller (Coleoptera)	83644	409	104	44	24	2
Teger (Heteroptera)	402	20	12	7	2	-
Maur (Formicidae)	?	7	-	-	-	-
Snylteveps (Hym., Parasitica)	63194	(20 familier)				
Edderkopper (Araneae)*	4917	44 (59)	33	25	10	6

* Individtallene er basert på deler av det bestemte barberfelle materialet og refererer seg til 44 arter. Ytterligere 10 arter er kvalitativt påvist i barberfellene, mens 5 arter er i tillegg påvist i andre felletyper. Opplysninger om nye arter for NTI og Trøndelag samt nordgrenser baserer seg på Hauge (*Insecta Norvegiae* 4, 1989).

i fuktig skog i kystområder fra Hordaland til Troms. Det ene individet av *C. sturmi* fra Mosvik representerer det andre norske funnet av denne arten. Arten er kun kjent fra Hordaland men antas å være sterkt oversett pga at den lever i smånagenganger. Kortvingen *H. vilis* er utbredt langs kysten fra Rogaland til Troms hvor den finnes under bark på bartrær.

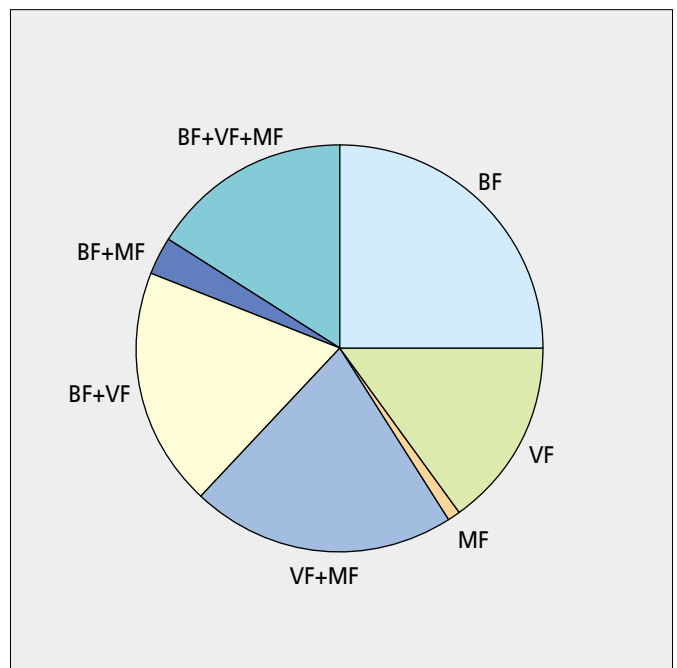
Flere billearter kan sannsynligvis betegnes som svakt oseaniske. På grunnlag av en tilsvarende felleundersøkelse i en granskog som ligger i overgangssonen mellom svakt oseanisk og kontinental vegetasjonsseksjon i Lierne i Nord-Trøndelag, kan en få en pekepinn på hvilke arter dette gjelder. Totalt 20 arter som ble funnet rikelig i felle materialet fra Mosvik ble ikke påvist i Lierne. Et eksempel på en slik art er lærløperen, som er den største løpebilla som finnes i Norge.

4.2.4 Fellene fanger ulikt

Barberfeller, vindusfeller og malaisefeller fanger forskjellige utvalg av billearter. Andelen av arter som fanges i enkeltfeller eller i kombinasjoner av felletyper er illustrert i **figur 4.2.2**. Her er alle arter som er funnet i 5 eller flere individer til sammen i alle felletypene inkludert. Rundt 40 % av artene er bare funnet i barberfeller eller vindusfeller mens bare 1 % av artene er kun funnet i malaisefeller. Det ser ut til at artene som går i malaisefeller i stor grad overlapper med de som fanges av vindusfellene. Malaisefellene gir derfor ikke noe stort tilskudd til det dokumenterte artsmangfoldet, men de kan være viktige for å oppnå et bedre bilde av artenes relative individantall. Bare 16% av artene er funnet i alle tre felletypene, noe som bekrefter viktigheten av å kombinere flere felletyper for å dokumentere billefaunaen i skogshabitater.

Tilveksten av nye arter etter hvert som en samler inn data kan illustreres vha. såkalte artsakkumulasjonskurver. Disse kurvene illustrerer antall arter plottet mot et mål for innsamlingsinnsats. Slike mål kan være antall individer, tid eller antall prøver. Tilveksten av nye arter i en felletype kan si noe om hvor mange nye

arter en kan forvente med en gitt økt innsamlingsinnsats. Ved å lese av ved hvilken innsats kurven flater av, kan man også si noe om når området er tilfredsstillende undersøkt. Vi kan definere at utflating inntreffer når artstilveksten er 1 ny art pr 1000 individ. Vi kan kalle dette nivået for standardisert tilvekstrate.



Figur 4.2.2

Andelen av 256 billearter fra Mosvik som ble funnet i de ulike felletypene eller i kombinasjoner av disse. Arter som forekom med færre enn 5 individer til sammen i alle felletypene er utelatt. BF=barberfeller, VF=vindusfeller, MF=malaisefeller. – Proportions of 256 beetle species from Mosvik found in each trap type and in combinations of traps, respectively. Species represented by fewer than 5 individuals in all trap types combined are not shown. BF = barber traps, VF = window traps, MF = malaise traps.

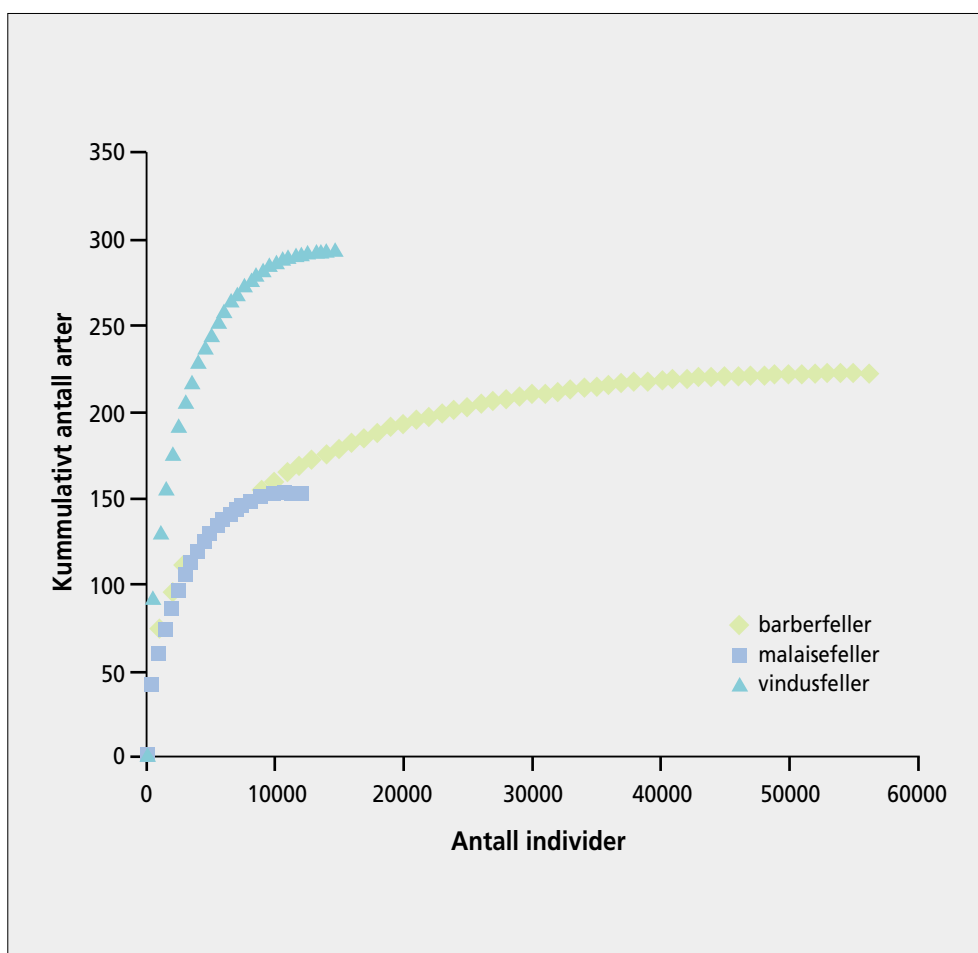
Hver enkelt metodes relative potensiale til å påvise arter kan illustreres ved å plote artsakkumulasjonskurver for alle felletypene (**figur 4.2.3**). Antall individer ved standardisert tilvekstrate for hver av felletypene ligger på henholdsvis 32 000 individer for barberfellene, 11 000 individer for vindusfellene og 9000 individer for malaisefellene. Det vil altså være tilstrekkelig å samle inn til sammen 52 000 individer med den nevnte fordeling mellom de tre felletypene. Dette vil være en generell ledetråd, men innsamlingsinnsatsen må selvfølgelig tilpasses til formålet med studiet.

Ved dokumentasjon av arts mangfold i et område er det viktig å ha et optimalt forhold mellom antall feller av hver felletype for å spare ressurser. Dette kan beregnes når vi vet artstilveksten ved standardisert tilvekstrate i hver av felletypene og fellens fangstefektivitet (antall individer pr felle pr felledøgn). Det optimale forholdet mellom antall feller av hver felletype vil være 7 vindusfeller og 10 barberfeller pr malaisefelle på en innsamlingsstasjon. Dette indikerer at forholdet mellom antall feller av de ulike felle-

typene på en stasjon i dette studiet (10 barberfeller, 5 vindusfeller og en malaisefelle) er nært det optimale når hensikten er å påvise nye arter med samme sannsynlighet i flere felletyper.

4.2.5 Teger i skog

Tegene (Heteroptera) har overveiende en sørlig utbredelse i Norge og de fleste artene er knyttet til åpne områder som eng og hei. Flere arter av tege er imidlertid strengt bundet til skog. Dette gjelder bl.a. barktegene (Aradidae), som lever av tresopp, og mange arter av nebbteger (Anthocoridae) som stort sett er rovdyr. Det er i dag påvist 450 ulike arter av tege i Norge. Fra Mosvik ble det totalt påvist 402 individer av tege fordelt på 20 arter, altså bare 4,5% av Norges tegefauna. Dette er kun ca 1/3 av det artsantallet en kunne forvente hvis tegene var like godt representert som biller. Den mest spesielle arten var *Pityopsallus lapponicus* (Miridae) som i Skandinavia bare er påvist i Nordland og i Dalarna i Sverige. Arten lever på gran og ble påvist i til sam-



Figur 4.2.3

Tilveksten i antall billearter plottet mot antall individer av biller for barberfeller, vindusfeller og malaisefeller. Skogen defineres som tilfredsstillende undersøkt når tilveksten er en ny art per 1000 individer. Dette utflatingsnivået inntreffer ved 32 000 individer for barberfellene, 11 000 individer for vindusfellene og 9000 individer for malaisefellene. – Cumulative number of species plotted against the number of beetle specimens collected for barber traps, window traps and malaise traps, respectively. The area is defined as sufficiently sampled when the rate of increase is one new species per 1000 new specimens collected.

men 10 individer et av årene innsamlingen foregikk. Hele 12 av artene fra Mosvik er ikke tidligere kjent fra Nord-Trøndelag indre del, 7 av disse er nye for Trøndelag. Artene *Myrmedobia coleoptrata* (Microphysidae) og *Phytocoris pini* (Miridae) har Mosvik som ny nordgrense i Norge. Dette reflekterer mer at tegene er dårlig undersøkt i området enn at artene er spesielle.

4.2.6 Parasittveps, en viktig men lite kjent gruppe av insekter

Det finnes lite data på parasittveps i Norge, og kunnskapen om denne gruppen er generelt veldig mangelfull. Parasittveps er en stor gruppe med mer en 2000 kjente norske arter fordelt på 32 familier. Man regner imidlertid med at det kan finnes nærmere 7000 arter i Norge. Den sentrale økologiske betydningen av gruppen er godt kjent. Mange av artene parasitterer på skadeinsekter i skog, f.eks. barkbiller. Parasittveps har derfor en viktig funksjon i utvikling og regulering av økosystemene i skog.

I malaisefellematerialet er det i hovedsak flest individer innen familiene Diapriidae og Ichneumonidae. I barberfelle materialet dominerer vingeløse individer innen familien Scelionidae. Endel individer innen Diapriidae-familien er også funnet i barberfelle materialet, og flesteparten av disse er vingeløse i motsetning til individene fra malaise- og vindusfellene. Totalt er det funnet flest individer innen familien Diapriidae. Materialet innen Proctotropidae, Diapriidae og Platygasteridae er kvalitativt gjennom søkt for faunistisk interessante arter. Totalt 9 nye arter for vitenskapen er beskrevet, mens *Aclista praeclara* Nixon, 1957 (Diapriidae) er ny art for Norge.

4.2.7 Maur har en nøkkelrolle i skogøkosystemet

Det er funnet 7 arter av maur i forsøksområdet i Mosvik. Totalt er det registrert 22 arter maur i Trøndelag. Tre eitermaurarter (*Myrmica* spp.) er funnet i noe ulike habitater. *Myrmica scabrinodis* ser ut til å trives best på fuktige myrer, mens *M. ruginodis* og *M. sulcinodis* finnes på tørrere lokaliteter i skogen. Det er funnet bare to kolonier av stokkaur *Camponotus herculeanus* som begge hadde kolonier inne i levende grantrær. Svartspetten har hakket ut store hull for å komme til disse koloniene. En tredje koloni ble funnet like utenfor forsøksfeltet i en råttne stubbe som lå på bakken.

Maurusamfunnene i barskog er hovedsakelig bestemt av de konkurransesterke og territorielle skogsmaurartene (*Formica* spp.). Interaksjoner mellom ulike arter av skogsmaur resulterer i en distinkt artsfordeling i terrenget som avhenger av konkurranseevne. De sprer seg utover områder på opptil mange kvadratkilometer ved knoppskyting av nye tuer. Med den dominerende rolle maurene har i insektsamfunnene i barskogen er det trolig at deres forekomst vil være med på å bestemme forekomsten av en del andre insekter. Mange insekter lever i et intimt samliv med maur og er helt avhengig av disse.

4.2.8 Sårbare edderkopper i barskog

Materialet fra barberfellene består av 54 arter av edderkopper fordelt på 5 familier. Familien Linyphiidae dominerer materialet med 44 arter. Fra vindusfellene og fra malaisefellene er det funnet 5 arter i tillegg.

Vi kjenner lite til utbredelsen til norske edderkopper, men de fleste artene fra barberfellene i Mosvik er vanlige og karakteristiske arter i barskoger. Edderkoppsamfunnene i kystgranskogen ligner mer på de man finner i Sverige og Finland enn i Vestlandets skoger, de to mest dominante artene (*Centromerus arcanus* og *Tenuiphantes alacris*) er imidlertid felles og disse ser ut til å være dominante over det meste av landet. Seks arter har Mosvik som ny nordgrense i Norge.

To karakteristiske barskogsarter, *Clubiona subsultans* (Clubionidae) og *Pithyophantes phrygianus* (Linyphiidae), dominerer i busk og tresjiktet. De mest interessante funnene var imidlertid fire sjeldne araneider, *Araneus nordmanni*, *A. saevus*, *Araniella alpica* og *Gibbaraneae omoeda*. Bortsett fra *A. alpica* har ingen av disse vært registrert i Norge på vel 100 år. Funnene regnes derfor som meget interessante, spesielt siden disse artene regnes som sårbare for moderne skogsdrift i Sverige. Det er sannsynlig at de krever større områder med eldre bartrær. Alle tre lever i trekroene og vi kjenner svært lite til deres økologi. *A. alpica* regnes som sjelden og vi har få funn fra Norge, kun fra Trøndelag i moderne tid. En annen spesiell art som ble funnet i malaisematerialet er *Dipoena torva* (Theridiidae). Dette er en art som krever eldre bartrær med furet og oppsprukket bark. Der spinner den sine nett og lever av skogsmaur. Kun ett eksemplar er tidligere funnet i Norge. Det er til sammen funnet 6 rødlistearter av edderkopper fra området.

Rammeartikkel 4.2.1

Fangstmetoder for innsamling av virvelløse dyr

Ved dokumentasjon av artsmangfold er det viktig å velge innsamlingsmetoder som sikrer et best mulig resultat. I dette studiet har vi brukt tre ulike felletyper som utfyller hverandre mht artsutvalget de fanger.

Barberfeller (fallfeller)

Bruk av barberfeller er en av de mest anvendte innsamlingsmetoder for virvelløse dyr som lever på bakken. Barberfeller består av et plastbeger som graves ned i jorda slik at kanten av begeret går i ett med jordoverflaten. Størrelsen på begeret varierer vanligvis fra 5 til 15 cm diameter i åpningen. Begeret fylles med konserveringsvæske ca 1/3 opp i begeret. Hvis fellene tømmes ofte, er det tilstrekkelig med såpevann. For å unngå regnvann, monteres et tak av f.eks. plexiglass over fella. For å lette tømmingen av fellene, settes ofte to beger inni hverandre hvorav det øverste har en finmasket netting i bunnen. Ved tømming vil da konserveringsvæsken bli igjen i bunnen når en bytter det øverste begeret. Barberfellene kan brukes hele året så lenge det ikke er snø. Som regel vil det være lurt å sette ut fellene med en gang snøen er gått om våren. Fellene settes helst i serier på f.eks. 5 og 5 med 1-2 meters mellomrom. Barberfeller egner seg godt til de insektgruppene vi har studert, særlig biller (Coleoptera), edderkopper (Araneae) og vingeløse parasittveps (Hymenoptera Parasitica). Barberfeller fanger best arter som er aktive og bruker store områder. Fordelene med denne metoden er at den er enkel og effektiv, og svært god til å påvise store og aktive arter. Ulemper er at felletypen gir relativt svakt, kvantitativt sammenligningsgrunnlag.

Vindusfeller

Vindusfeller er den felletypen som benyttes mest for fangst av flygende insekter. I praksis vil alle typer flygende insekter fanges i større eller mindre grad, men hovedvekten er likevel biller. En vindusfelle fungerer ved at svermende insekter flyr mot det gjennomsiktige "vinduet" (kan lages av ulike typer glass, pleksiglass og plast) og faller ned i en trakt forbundet til en oppsamlingsbeholder. Fellene vil ikke være helt usynlige for insektene. Oppfattelsen av lys av bestemte bølgelengder varierer noe mellom arter. Blant de insektgruppene som oppdager hindringen, unngår bare de som klarer å svinge unna i tide å bli fanget. Dette gjelder i liten grad for biller som ikke er spesielt dyktige flygere. I det de treffer vindusfellen klapper vingene sammen, og de faller ned i trakta og konserveres i beholderen.

Malaisefeller

Malaisefeller er bygget på prinsippet om at flygende insekter søker oppover når de møter en hindring. En malaisefelle er i realiteten et telt med vegg på midten laget av et tynt, gaslignende stoff. Prototypen av malaisefellen er konstruert slik at det høyeste punktet ender i et rør som leder til en oppsamlingsbeholder med konserveringsvæske. Malaisefellen kan plasseres hvor som helst, men fanger best i en lysning, der det ikke er for mye vind og hvor det vil være naturlig for dyrene å søke opp mot lyset. Malaisefellene er effektive for fangst av årevinger (Hymenoptera), tovinger (Diptera) og sommerfugler (Lepidoptera), men også støvlus (Psocoptera), trips (Thysanoptera) og sikader (Auchenorrhyncha). I tillegg fanges en del arter av teiger (Heteroptera), biller (Coleoptera) og edderkopper (Araneae).

Rammeartikkel 4.2.2

Forsøksoppsettet og materialet

Området, som har et areal på ca 1 km², ble målt opp i ruter på 50 x 50 m og avmerket i terrenget. I alt 16 innsamlingsstasjoner ble tilfeldig plassert midt i en slik rute. Hver stasjon ble inndelt i 50 ruter à 1 x 1 m, og av disse ble det trukket ut fem tilfeldige ruter der barberfeller ble plassert parvis. Ved hver stasjon ble det også plassert fem vindusfeller og et malaisetelt. Fellene ble satt ut så tidlig som mulig etter at snø og tele tillot det og ble tømt hver tredje uke gjennom hele sesongen fra 1994 til og med 1997. Til sammen 160 barberfeller, 80 vindusfeller og 16 malaisefeller ble brukt.

Materialet av biller og teiger er fullstendig bearbeidet for sesongene 1994 og 1996, og delvis bearbeidet for sesongen 1997. Parasittveps er fullstendig bearbeidet i 1994 og delvis bearbeidet i 1997. Edderkoppmaterialet fra barberfellene i 1994 og 1997 er delvis bestemt. Edderkopper fra andre felletyper er kvalitativt bestemt i likhet med maur.

4.3

Struktur og dynamikk i subarktiske bjørkeskoger

Nigel G. Yoccoz, Rolf A. Ims og Karl-Birger Strann

Til tross for at den subarktiske fjellbjørkeskogen med alle dens særegenheter har et geografisk tyngdepunkt i Nord-Norge har den vært gjenstand for svært lite økologisk forskning. Dette står i sterk kontrast til barskogene våre som har en meget sterk forskningsstatus. I et nasjonalt perspektiv er denne statusforskjellen mellom disse to skogtypene paradoksal. Mens den boreale barskogen i Norge utgjør kun en forsvinnende liten og relativt artsfattig utløper av den gigantiske Euro-asiatiske taigaen, huser Norge de største arealene og det største mangfoldet av de subarktiske bjørkeskogene i Europa. Ved Avdeling for arktisk økologi i Tromsø er det igangsatt et 5-årig prosjekt som har til hensikt å belyse hvilke faktorer som bestemmer struktur og dynamikk i utvalgte dyresamfunn i dette økosystemet. I denne artikkelen beskrives målene for prosjektet og noen foreløpige resultater.

4.3.1 Geografisk utbredelse

I Fennoskandia danner fjellbjørka sammenhengende belter av skog mellom barskogen og fjellområdene og mellom grensen for den nordlige barskogstaigaen og kysten/kysttundraen. Disse subarktiske fjellbjørkeskogene er i hovedsak et maritimt fenomen knyttet til den isfrie nordlige atlantehavskysten og er betinget av et klima som har både oseaniske og kontinentale elementer. Denne skogtypen utgjør et unntak fra det generelle mønstret i Amerika og Eurasia hvor barskogen grenser direkte opp mot tundraen og de alpine områdene. Bortsett fra noen begrensede forekomster på Grønland, Island, i de nordre Uralfjellene og i Kamtschatka er disse nordlige skogene et eksklusivt Fennoskandisk økosystem. Den begrensede geografiske utbredelsen av de subarktiske bjørkeskogene gir de nordiske land et spesielt ansvar for forskningen og forvaltningen av dette økosystemet. Nord-Norge har videre en spesiell posisjon siden bjørkeskogenes utbredelse her er særlig omfattende (50% av landets



Foto: Karl-Birger Strann

53 000 km² løvskogsareal finnes i form av bjørkeskog nord for Saltfjellet). Norges posisjon i denne sammenhengen styrkes ytterligere ved at man finner det største mangfold av ulike bjørkeskogtyper i kystnære områder i Nord-Norge.

I motsetning til taigaen lenger sør, som har en naturlig stor og relativt sammenhengende utbredelse, forekommer de subarktiske bjørkeskogene i form av smale belter og isolerte arealer avgrenset av fjell/tundraområder og eksponerte kyststrøk. Disse bjørkeskogene er således fra naturens side et mye mer fragmentert system på stor skala enn hva taigaen er. Spesielt har mange av de rikere bjørkeskogforekomstene, hvis utbredelse er begrenset til lokaliteter med spesielt gunstige edafiske og klimatiske forhold, en flekkvis fordeling i det typiske nord-norske landskapet som er gjennomskåret av fjell og fjordområder. Det er sannsynlig at disse topografiske landskapsformasjonene fungerer som økologiske filtre eller barrierer i dette systemet.

4.3.2 Naturlig dynamikk

Også med hensyn til naturlige forstyrrelsesregimer atskiller den subarktiske bjørkeskogen seg klart fra taigaen. Mens skogbranner var den dominerende forstyrrelsesfaktor som skapte en dynamisk landskapsmosaikk i den opprinnelige barskogen, er branner helt uviktig i bjørkeskogene. Den dominerende naturlige forstyrrelsesfaktoren i de subarktiske bjørkeskogene er derimot biotisk - bestående av massive storskala utbrudd av fjellbjørkemåler og endel andre målerarter, særlig liten frostmåler. Disse utbruddene som synes å ha en ganske regelmessig periodisitet på 10 år, kan utradere all skog over store arealer. Det er antatt at bjørkemålerutbruddene kan ha betydelige ringvirkninger på andre komponenter i økosystemet. I tillegg til målerutbruddene utgjør også de utpregede 4-5 års svingningene i de nordlige smånagerbestandene et viktig aspekt i bjørkeskogenes dynamikk. Det har vært foreslått at smånagersvingningene i noen grad kan være påvirket av målerutbruddene, uten at det finnes noe empirisk belegg for en slik hypotese.

De subarktiske bjørkeskogene har en svært smal "klimatisk nisje" og hele systemet kan i noen grad oppfattes som en bred økoton. Følgelig er dette økosystemet et av de mest utsatte for klimaendringer i Fennoskandia. Et interessant poeng i denne sammenhengen er at klimaendringene kan virke indirekte gjennom at intensiteten og utbredelsen av naturlige forstyrrelsesfaktorer (særlig målerutbrudd) forandres.

4.3.3 Klimagradiestudier ved Avdeling for arktisk økologi

Ved avdeling for arktisk økologi i Tromsø har vi igangsatt et forskningsprosjekt som i første rekke har til hensikt å frambringe ny basal kunnskap om strukturen og dynamikken til utvalgte dyresamfunn i de subarktiske bjørkeskogene. Vi gjør dette gjennom studier langs klimagradienter på et utvalg av nøkkel- og indikatorarter. Den ene gradienten er en geografisk gradient i stor skala (nord-sørgradient) hvor vi studerer fem fjorddistrikter fra Skjomen i sør til Porsanger i nord (de mellomliggende distriktene er Målselv, Nordreisa og Alta). I hvert fjorddistrikt har vi et tran-

sekt med fem punkter over en mindre geografisk skala som starter fra dalstrøkene innenfor fjordbotnen til fjordmunningen (innland-kystgradient). På hvert av de fem punktene i innland-kystgradienten har vi et nytt topografisk transekt som går fra fjæra/lavland til tregrensa. På denne måten dekker vi klimagradienter på tre skalaer.

Fire dyresamfunn studeres i denne designen:

Småpattedyr: En funksjonelt viktig dyregruppe i nordområdene som inngår i sentrale relasjoner i næringskjedene og har en svært variabel populasjonsdynamikk.

Fugl: En tallrik/artsrik og heterogen dyregruppe som bl.a. er følsomme for strukturelle variasjoner i bjørkeskogen på ulik skala.

Målere: Særlig to arter; liten frostmåler og fjellbjørkemåler, har en meget stor innflytelse på hele økosystemet gjennom bestandsutbrudd hvor skogen i enkelte strøk blir utradert p.g.a. deres beiting. De er også viktige som næring for en rekke arter; for eksempel, spissmus og fugl.

Løpebiller: Artsrik gruppe med en rekke klimafølsomme arter. Enkelte arter ser også ut til å være i stand til å endre livshistoriestrategi ifølge klima.

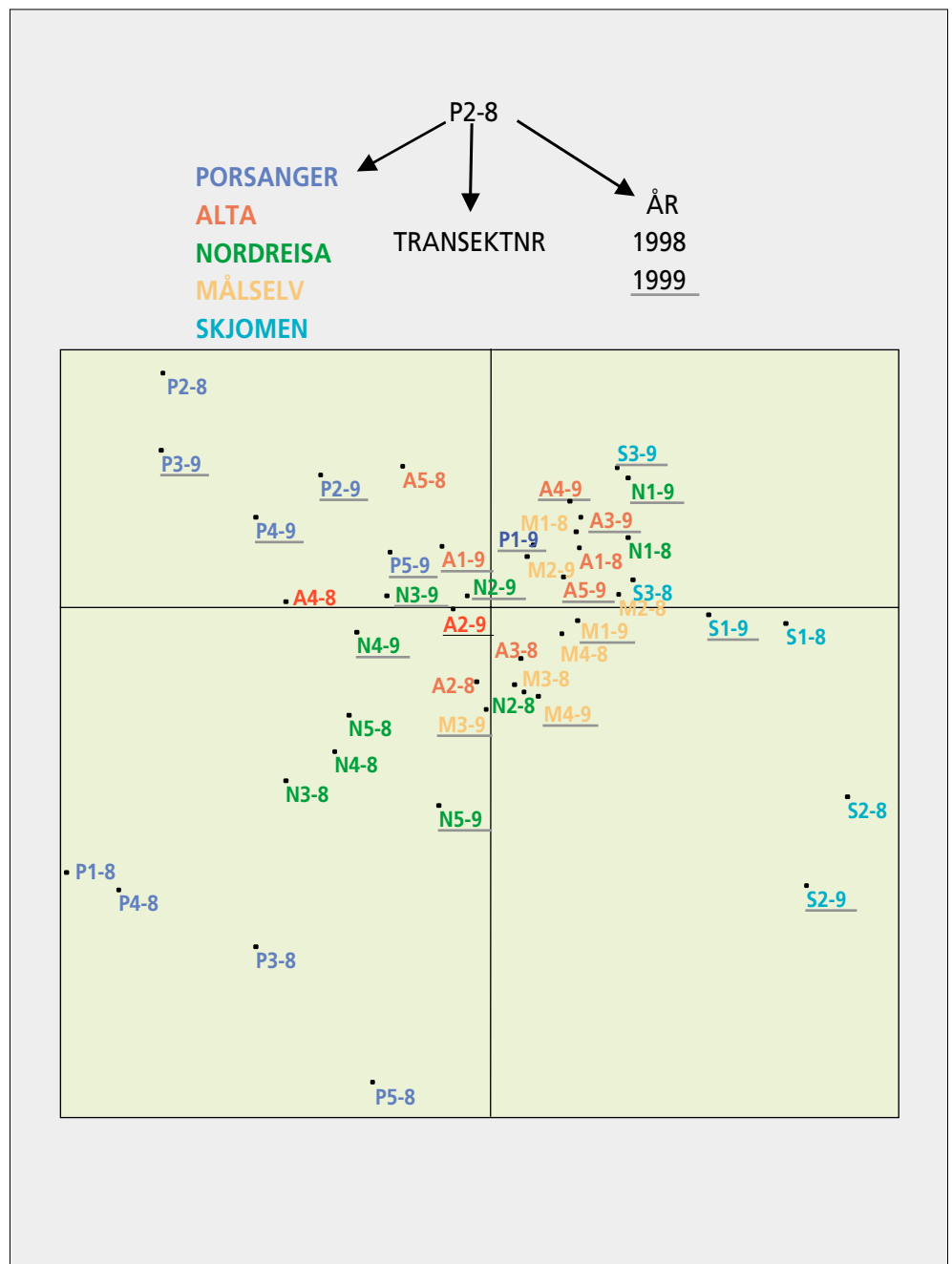
For småpattedyr og målere fokuserer vi vesentlig på bestandsdynamikken, dvs hvordan bestandene varierer i rom og tid. En viktig oppgave i prosjektet er å undersøke om klima kan synkronisere svingningene over større områder. For de mer artsrike gruppene som fugl og løpebiller, kan vi også fokusere på samfunnsparametre som artsrikhet og mengdeforholdet mellom artene. Prosjektet startet i 1998 og skal i første omgang vare i fem år. En såpass lang tidsperiode er helt nødvendig for at vi skal kunne gi holdbare konklusjoner på bakgrunn av den variable bestandsdynamikken til mange av artene i bjørkeskogen. Her kan vi derfor kun referere noen foreløpige resultater (dvs fra de første 2 årene) som illustrerer en del viktige poenger i prosjektet.

4.3.4 Struktur og dynamikk i fuglesamfunn

Samfunnsdata basert på punkttransekt-takseringer av fugl viser at det er først og fremst det nordligste (Porsanger) og sørligste fjorddistriktet (Skjomen) som skiller seg ut med hensyn på samfunnsstruktur (**figur 4.3.1**). Det er foreløpig ingen klare forskjeller langs innland-kystgradienten eller i topografi-gradienten. Særlig gråsisik utgjør en viktig art i de nordligste bjørkeskogene. Denne arten varierer også kraftig i antall fra år til år trolig i takt med bjørkas frøproduksjon. Dette bidrar mest til at årene 1998 og 1999 atskiller seg fra hverandre i Porsanger (se **figur 4.3.1**). Det relativt artsfattige fuglesamfunnet nord i bjørkeskogen kan således se ut til å være mer dynamisk enn de mer artsrike samfunn lengre sør. Typiske sørlige arter som er vanlige i Skjomen er slike som rødstrupe, ringdue, bokfink, svarttrost og rugde.

Figur 4.3.1

Ordinasjonsplot som viser likhet og forskjeller i fuglesamfunnene i transektene langs innland-kystgradientene innen de fem fjorddistriktene i årene 1998 og 1999. – Ordination plot showing similarities and differences in bird communities along inland-coast transects within five fjord districts, 1998 and 1999.



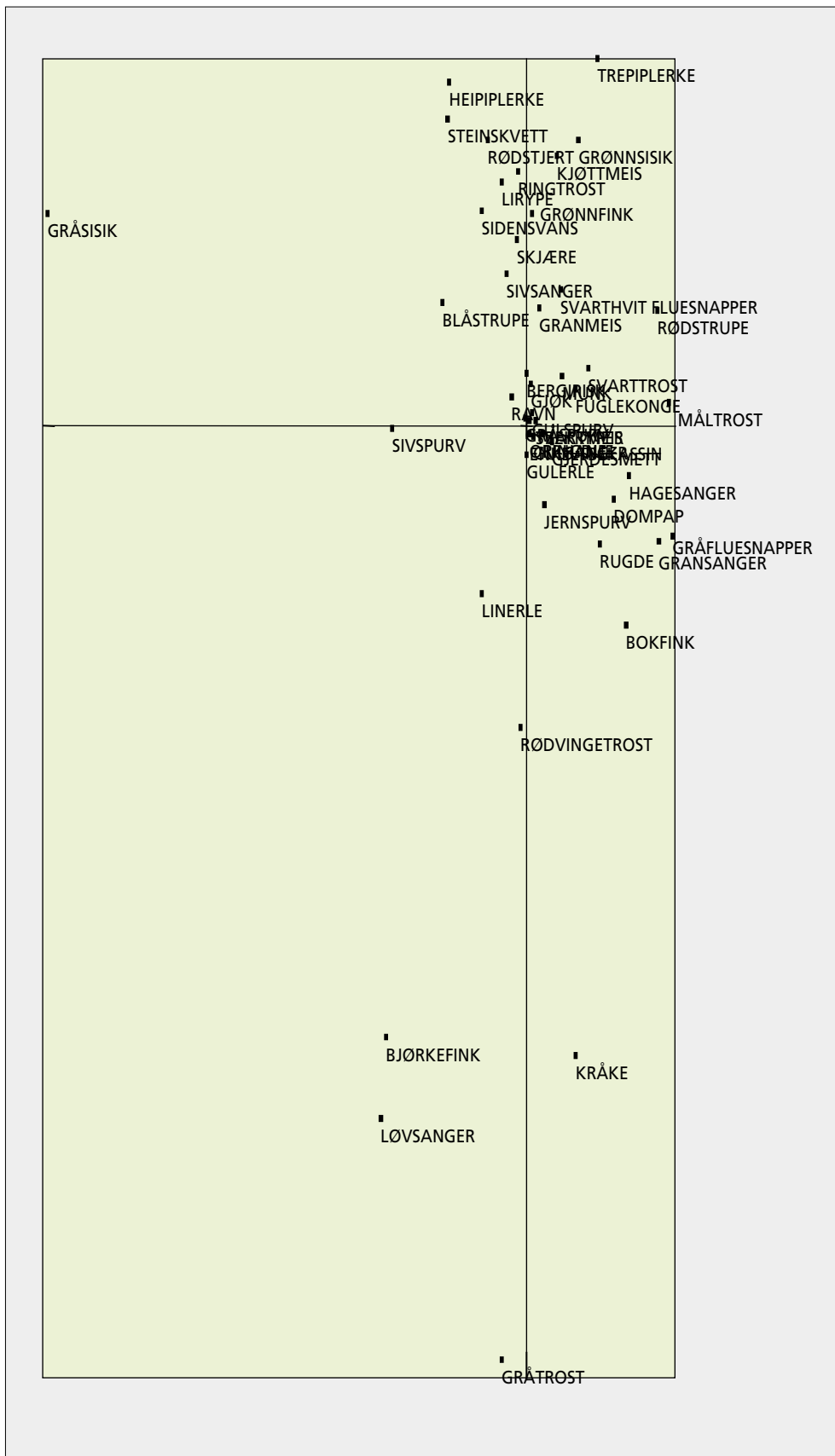
4.3.5 Bestandsdynamikk hos småpattedyr

Formålet med fangst av spissmus og smågnagere var å estimere grad av synkronitet i bestandsdynamikken på en regional skala, og hvorvidt svingningene følger klare "klimadomener". Fangsten som baserer seg på fangst-gjenfangst (av levende dyr), har vist en forbausende stor grad av romlig variasjon mellom de ulike fjorddistriktene i de to årene prosjektet har vart. Porsanger og Skjomen hadde topp i bestandene av rødmus og gråsidemus i 1998, med en klar nedgang i 1999 (tabell 4.3.1). I Nordreisa og Alta var det ingen klare forskjeller mellom årene, mens Målselv hadde en økning i smågnagerbestanden fra 1998 til 1999. Det ser således altså ikke ut til å være noen helt klar synkronitet på denne skalaen hos de to vanligste smågnagerartene. Vanlig

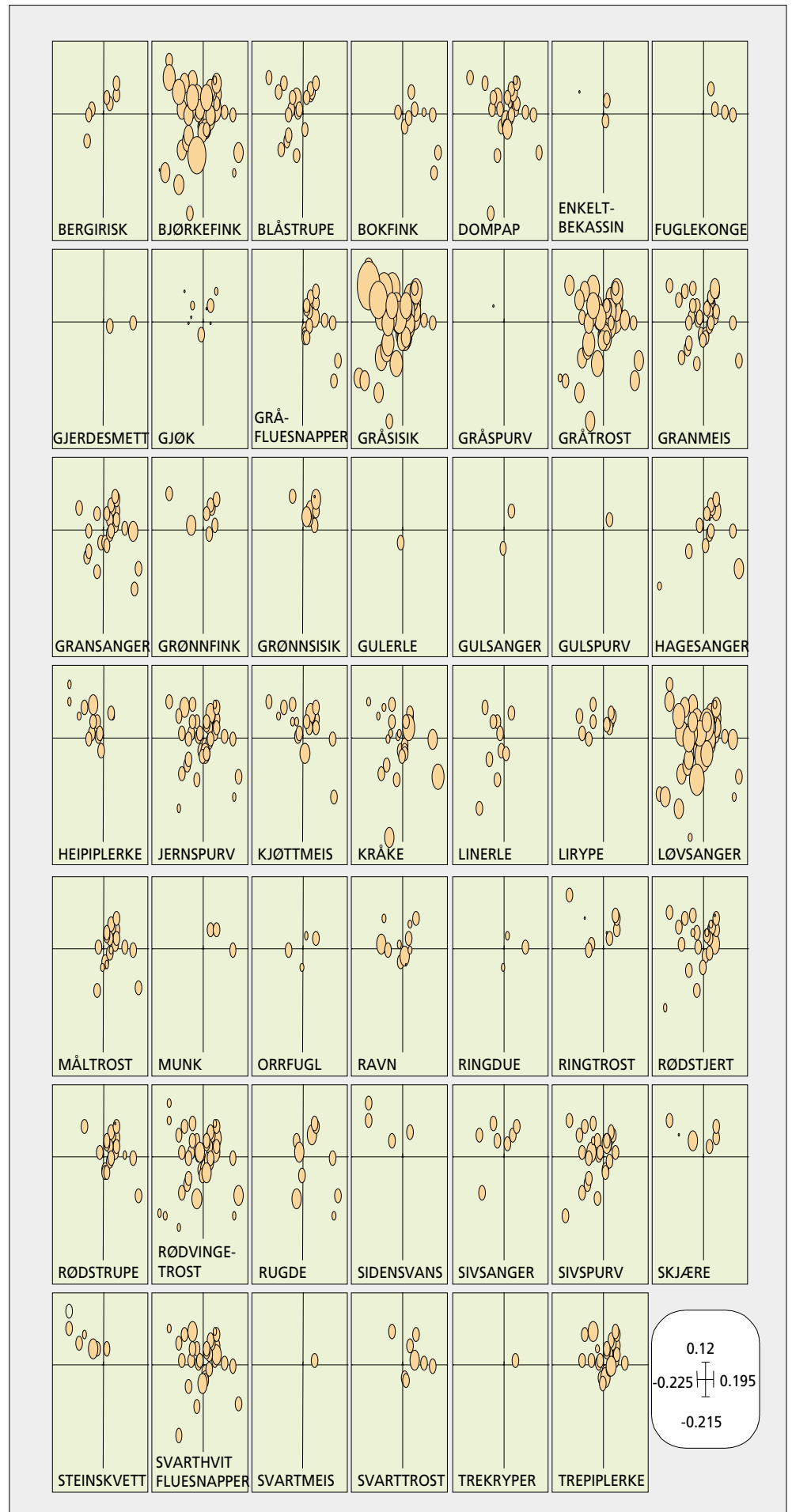
spissmus har hatt en oppgang i bestandene i alle fjordtransektene, og synes ikke å være synkrone med smågnagerne. Innen fjordtransektene ser det generelt ut til at tettheten av spissmus øker fra innland til kyst, mens det foreløpig ikke er klare mønstre å spore på denne skalaen hos smågnagerne. I det nordligste transektet (Porsanger) kommer lappspissmusa inn i materialet, mens Skjomen utgjør nordgrensen i Norge for klatremus.

4.3.6 Bestandsdynamikk hos målere

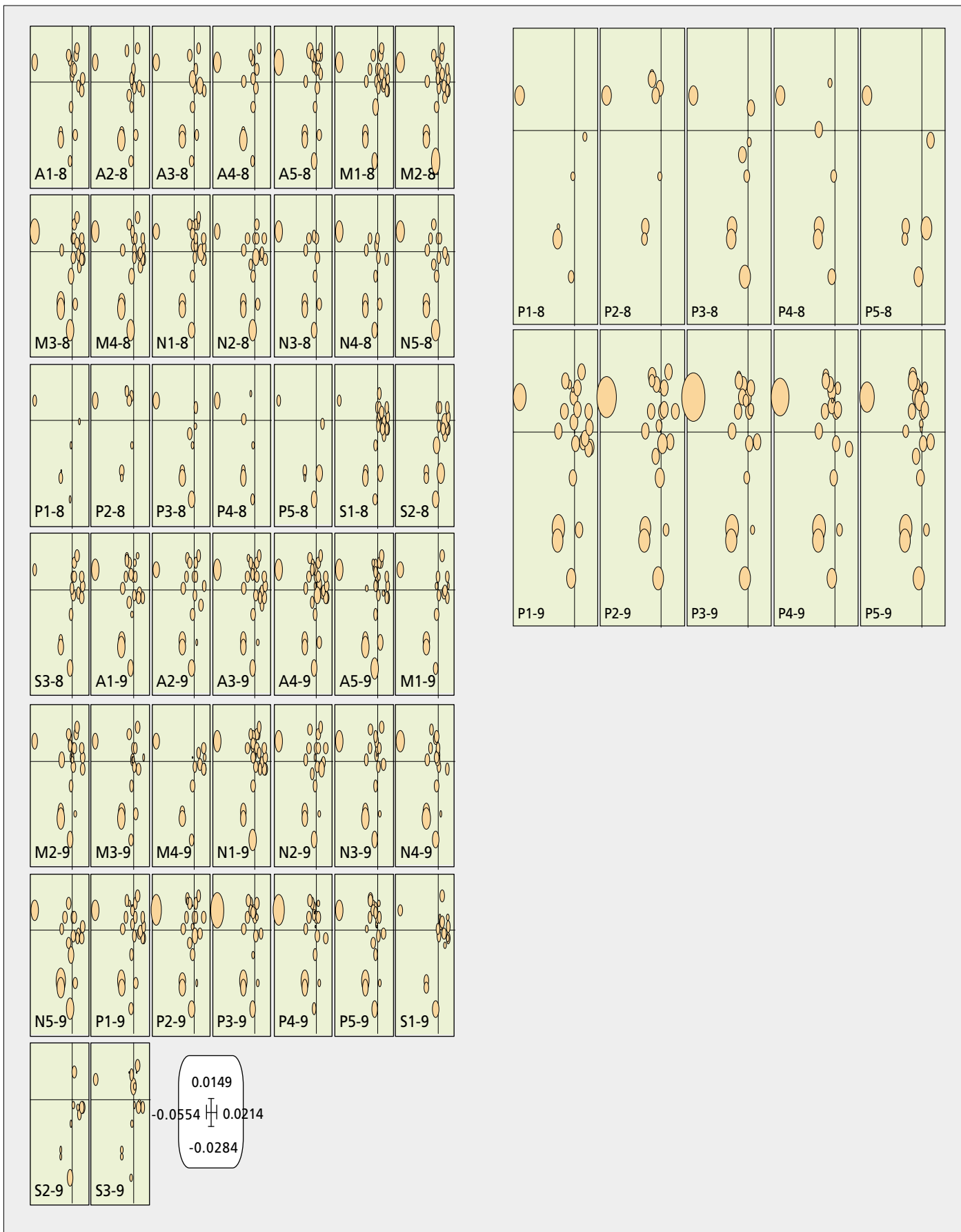
Etter en stor topp i målerbestandene på midten av 90-tallet har bestandene "crashet" i alle fjorddistriktene våre. Tetthetene har vært så lave at registreringer ikke har vært mulige. Vi har derfor



Figur 4.3.1
Forts.



Figur 4.3.1
Forts.



Figur 4.3.1
Forts.

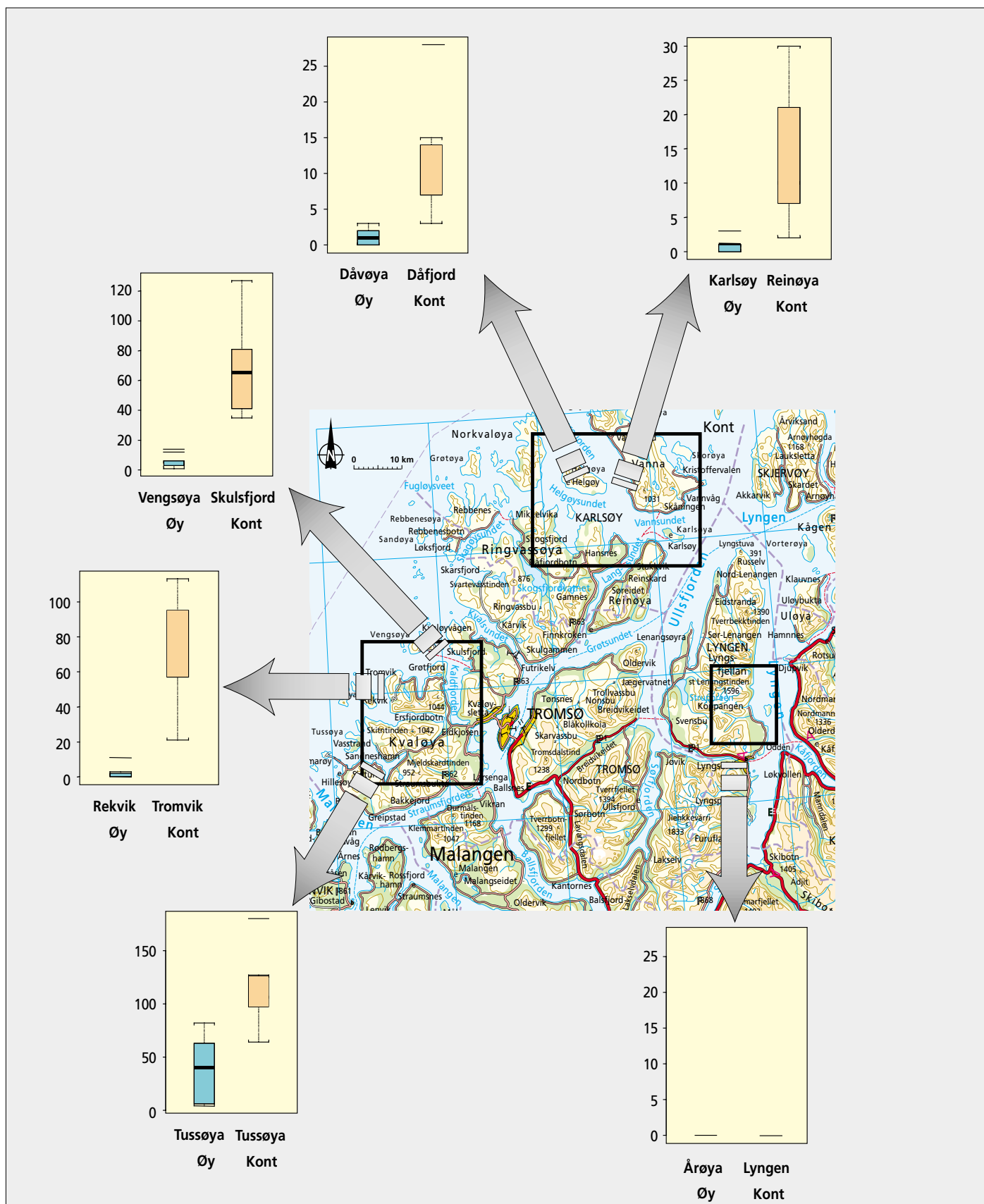
Tabell 4.3.1 Fangster (antall individ) av de vanligste småpattedyrene i fjordtransektene i de to første årene av prosjektet. – Number of individuals caught for the most common small rodents in the fjord transects during 1998 and 1999.

	Vår 1998	Høst 1998	Vår 1999	Høst 1999
Vanlig spissmus				
Porsanger	0	50	7	96
Alta	0	27	6	195
Nordreisa	-	81	14	134
Måselv	-	18	16	174
Skjomen	26	166	0	270
SUM	26	342	43	869
Rødmus				
Porsanger	41	110	21	60
Alta	18	98	19	88
Nordreisa	-	132	34	119
Måselv	-	53	11	94
Skjomen	22	76	9	33
SUM	81	469	92	394
Gråsidemus				
Porsanger	126	297	45	154
Alta	2	15	9	20
Nordreisa	-	5	3	13
Måselv	-	2	0	5
Skjomen	14	14	2	10
SUM	142	333	59	202

flyttet studiene av målere til de store øyene og fjordstrøkene utenfor Tromsø hvor det var til dels tette bestander av liten frostmåler i 1999. Det har blitt registrert målere langs 12 transekter som hver er 2 km lange og med et estimeringspunkt for hver 200m. Både mindre øyer og tilhørende "kontinenter" (store øyer som Kvaløya og Ringvassøy) har blitt registrert. Tetthetsvariasjonene var ekstreme med tall fra 0 til 1110 individer per transekt. Transektene med ingen registrerte målere var lokalisert til et område i Lyngen med relativt kontinentalt klima, mens rekordtettheten var å finne på yttersiden av Kvaløya som har et oseanisk klima. De store ulikhetene i tetthet er forbausende tatt i betraktning at det har blitt hevdet tidligere at bestandene av disse målerne er i fase over store områder. Disse data som riktignok foreløpig er basert på et år, tyder på at det er regionale mønstre og en tendens til at øyer og "kontinenter" er ute av fase med hverandre (**figur 4.3.2**). Materialet vil bli gjort gjenstand for populasjonsgenetiske analyser for å analysere spredningsrater/distanser. Målerstudiene vil fortsette i første omgang fram til og med sommeren 2002.

4.3.7 Perspektiver

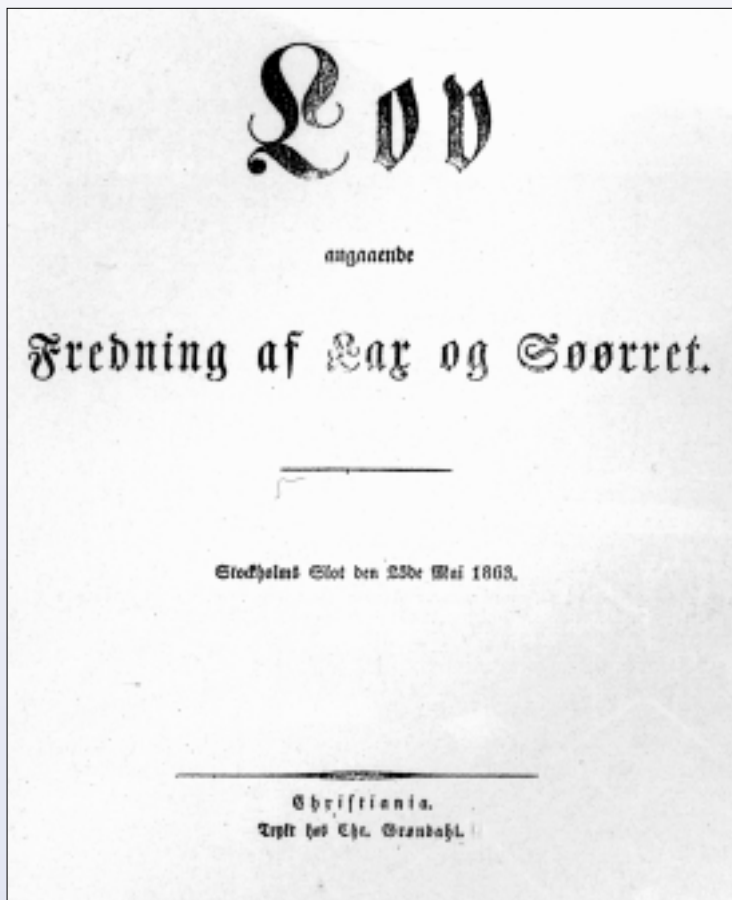
Målerne er kanskje de viktigste dyrearten i bjørkeskogene og synkroniteten avgjør hvor store arealer med skog som blir påvirket (i enkelte tilfeller drept) samtidig. Dette vil igjen påvirke strukturelle forhold i bjørkeskogen (skogbestandsmosaikken) på en stor skala med virkninger for det øvrige mangfoldet. Grad av (a)synkronitet hos både målere og smågnagere vil være bestemmende for andre arter i næringskjeden som har disse organismene som næring. Blant annet vil det bestemme om utpregede smågnagerpredatorer som f.eks. ugler utvikler et nomadisk levested hvor de sporer opp topper i smågnagerbestandene på stor skala når disse er asynkrone. Endringer i synkronitetsmønsteret hos smågnagerne, f.eks. som en følge av klimaendringer, kan således få virkninger for slike predatorer. Gjennom dette prosjektet vil vi kunne belyse sannsynligheten for slike scenarier, samt andre klimabetingede effekter på det biologiske mangfoldet i de subarktiske bjørkeskogene.



Figur 4.3.2
 Variasjon i tetthet av liten frostmåler innen og mellom 12 transekter i ytre Troms. Hvert av de fem diagrammene viser midlere tetthet og variasjonen rundt dette middeltallet innen hvert transekt som enten lå på et "kontinent" eller en mindre øy utenfor kontinenttransektet. – Variation in the density of winter moth within and between 12 transects in outer Troms county. Each diagram shows mean density and variability around the mean for each transect, which was situated either on a "continent" or on a small island outside the continent transect, respectively.

5

Sårbarhetsvurderinger i forvaltningen av biologisk mangfold



Faximile fra bok

En levedyktighetsanalyse er utført på den skandinaviske brunbjørnen og på havstrandplanter på øyer i Oslofjorden. Andre typer sårbarhetsvurderinger er utført i forhold til effekten av fragmentering og beiting, effekten av introduksjoner og mulige effekter av klimaendringer.

Bjørnen i Skandinavia kan ut fra sin innvandringshistorie oppdeles i en nordlig og sørlig bestand. Levedyktigheten er vurdert for begge bestandene ut fra deres bestandsstørrelse og –tilvekst. I tillegg har fokus vært på hvordan ulike jakttrykk påvirker levedyktigheten.

I studiet av havstrandplanter er levedyktighet vurdert ut fra artenes biologi og deres leveområde. Det er lagt vekt på å utvikle generelle kriterier for som kan brukes av forvaltningen til vurdering av levedyktigheten til sjeldne planter.

Andre typer sårbarhetsvurderinger i dette programmet er sterkt knyttet til effektstudier. Effekter av fragmentering av kulturlandskapet er studert ved hjelp av sommerfugler som modellorganisme. Effekter av store planteeters beitetrykk er studert på en afrikansk savanne. I ett prosjekt er det gjennom-

ført en storstilt, eksperimentell fragmentering av kystgranskog for å studere ulike hogstregimers effekt på planter, fugler og virvelløse dyr.

Effekter av introduksjon av organismer er både studert på innenartsnivået og på samfunns- og økosystemnivå. På innenartsnivået har vi studert den relative reproduksjonssuksessen (fitness) til rømt oppdrettslaks gjennom en hel generasjon i en vill laksebestand. Videre har vi arbeidet med modeller for genspredning fra genmodifiserte planter til ville slektninger. På samfunns- og økosystemnivå har vi påbegynt et stort prosjekt som skal vurdere effektene av treslagsskifte ved granplantning i subarktiske bjørkeskoger.

To klimaeffektstudier er gjennomført under helt forskjellige klimaregimer. På Svalbard har vi benyttet øresteinene til røye som en ferdskriver for individenes livshistorie. Derved kan vi registrere hvorvidt røya har vært i sjøen, og hvilke klimaforhold som gjorde dette mulig. I Botswana har vi gruppert en rekke plantearter i forhold til deres funksjonelle egenskaper, og vurdert deres sårbarhet i forhold til fremtidige endringer i klima eller beitetrykk.

5.1

Levedyktighetsanalyse for bjørnen i Skandinavia

Jon E. Swenson

Nåværende adresse: Institutt for biologi og naturforvaltning, Norges landbrukshøgskole, N-1432 Ås.

Bestandsveksten hos den skandinaviske brunbjørnen er den høyeste som er dokumentert for brunbjørn. Levedyktighetsanalysen viste at begge studiebestander var svært levedyktige og at det er nok med 8 binner eldre enn 1 år i nord og 6 binner i sør for at bestanden skulle ha en 90% sannsynlighet til å overleve i 100 år. Disse resultatene er gode nyheter i Norge, et land med store tap av ubevoktede sauer på utmarksbeite til store rovdyr. I 1996 var den felles svensk-norske bestand ca 1000 bjørner, hvorav 26-55 «gjennomsnittsbjørner» i fem områder i Norge. Dette betyr at vi fremdeles ikke har nådd minimumsnivået for en levedyktig bestand i noen av kjerneområdene. For både å høste og bevare en levedyktig bjørnebestand (under 10% sannsynlighet til å dø ut i løpet av 100 år) bør man ha en terskel på 12 binner og en høstingsrate på 35% av differensen mellom estimert antall bjørner og terskelen for høsting. Dette vil lede til en bestand som stabiliserer seg på ca 20 binner. Om vi kunne utvikle mer nøyaktige metoder for å estimere bestandsstørrelse, kunne vi tillate et lavere antall bjørner.

Fleire bestander av den nord-amerikanske brunbjørnen er truet, hvilket har ført til et stort antall demografiske og populasjonsdynamiske studier og flere levedyktighetsanalyser av arten. Vi har dokumentert at den skandinaviske brunbjørnen har en reproduksjonsrate som er vesentlig høyere enn den nord-amerikanske brunbjørnen. Dette gjør det vanskelig å overføre nord-amerikanske resultater til vår bjørn. Derfor har vi samarbeidet med Bernt-Erik Sæther, Steinar Engen og Øyvind Bakke om en levedyktighetsanalyse av den skandinaviske brunbjørnen, basert på en ny analysemetode som de hadde utarbeidet for bestander med data på individer som ble fulgt over lang tid. I denne metoden er demografisk- og miljøvarianse viktig. Den demografiske variasjonen beskriver tilfeldig variasjon mellom individene i sannsynlighet for å formere seg og overleve. Miljøvariansen beskriver variasjonen i sannsynligheten til å overleve mellom år.

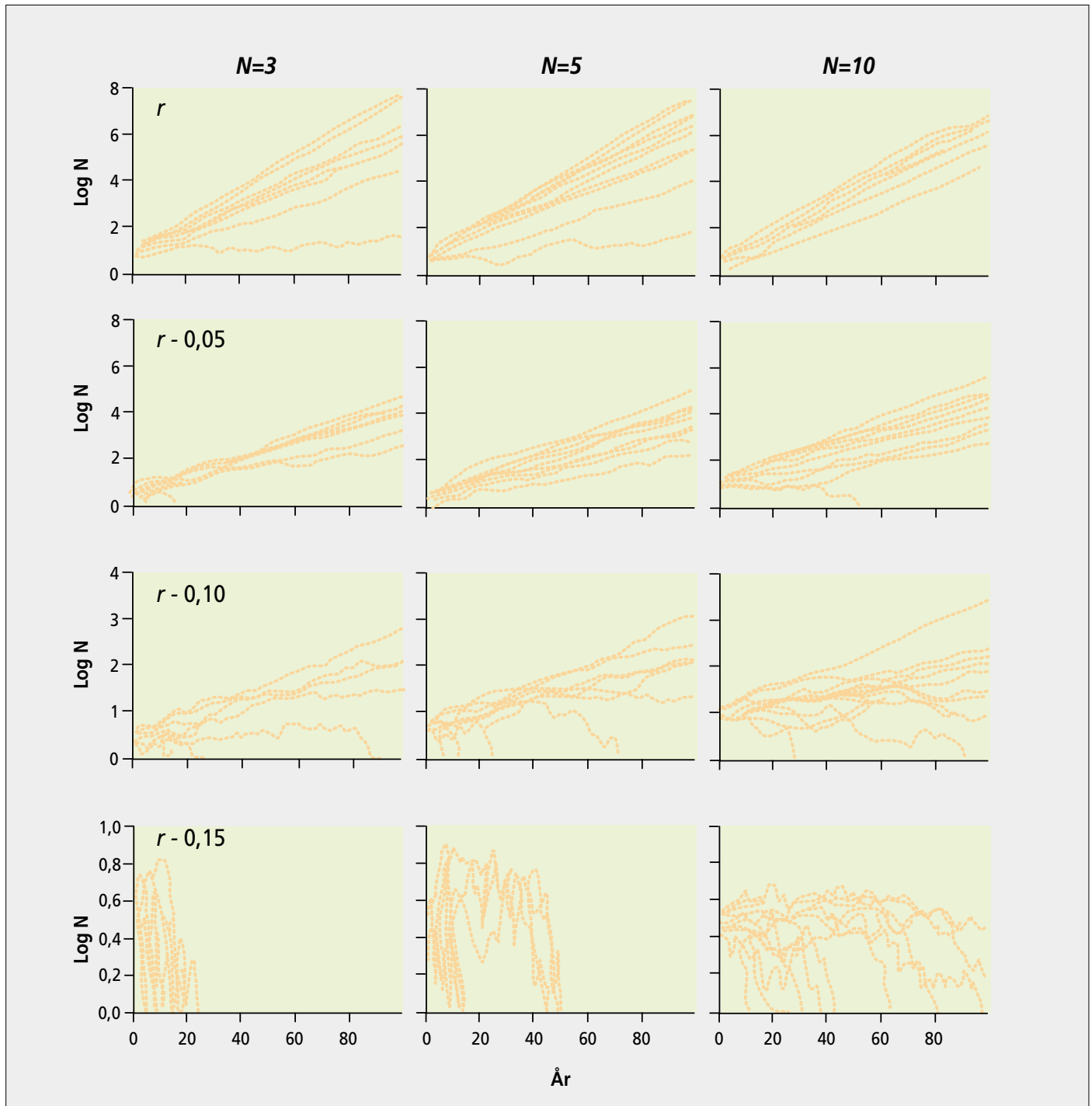
En populasjonsanalyse med bruk av en diffusjonstilnærming viste at den nordlige bestanden vokste med ca 14 % årlig, at det var betydelig demografisk varianse i denne parameteren, men statistisk sett ingen miljøvarianse. Vi har dokumentert hos radiomerke-



Foto: Staffan Widstrand/De 5 stora

de bjørner at noen binner er svært dyktige mødre, mens andre sjelden lykkes å få fram unger som overlever det første året. I den sydlige bestanden vokste bestanden med ca 16 % årlig, og det var betydelig demografisk varians og en del miljøvarians. Miljøvariansen i sør var et resultat av årlig variasjon i overlevelse hos årsunger. Vi fant at årsunger hadde en høyere dødelighet et-

ter at en voksen hannbjørn døde i studieområdet, sannsynligvis fordi nye, innvandrede hannbjørner drepte årsunger for å få paringsmuligheter med mora. Ei binne som mister sine unger går nesten umiddelbart i brunst. Hvis den nye hannbjørnen ikke dreper ungene, må han vente ett til to år før binna er klar til paring.



Figur 5.1.1

Simulering av utviklingen til den nordlige bestanden av brunbjørn med forskjellig utgangsbestand og forskjellig vekstrate. I simuleringen er det antatt at bestandsvekslingene kan beskrives ved hjelp av en diffusjonsprosess. I hver simulering er parametrene hentet fra bootstrapfordelingene. Fra Sæther et al. (1997, NINA Fagrapport 25). - Simulation of the growth of the northern population of brown bears in relation to initial population size and different population growth rates. We assume that the population fluctuations can be approximated by a diffusion process. In each simulation the parameters are chosen from the bootstrap distribution. From Sæther et al. (1997, NINA Fagrapport 25).

Bestandsveksten i våre bestander var den høyeste som er dokumentert for brunbjørn. Den nest høyeste var 9 % årlig vekst, i en bestand i British Columbia, Canada. Våre bestander viste høyere reproduksjonsrater enn 16 brunbjørnbestander fra Nord-Amerika, og reproduksjonen hos våre bjørner var 70-80 % av det som er teoretisk mulig for brunbjørn.

Levedyktighetsanalysen viste at begge bestander var svært levedyktige. Med verdiene for reproduksjon og overlevelse som vi dokumenterte, var det nok med 8 binner eldre enn 1 år i nord og 6 binner i sør for at bestanden skulle ha en 90 % sannsynlighet til å overleve i 100 år. Om vi økte denne sannsynligheten til 95 %, var det nok med 9 binner i nord og 7 i sør. Men, analysen viste at bestandene var likevel svært sårbare for høsting. Hvis bestandens vekstrate ble senket, f. eks. med økt høsting av binner, økte også sannsynligheten dramatisk for at bestanden ville minske eller dø ut, spesielt ved lavt bestandsantall (**figur 5.1.1**). Dette resultatet forklarte to fenomen som vi har sett tidligere: at noen bjørner klarte å overleve i isolerte bestander i Sveriges fjellverden under utryddelsesforsøket, som endte i Sverige på slutten av 1800-tallet, og at bjørnebestanden sannsynligvis var overbeskattet ved for høyt jakttrykk i Sverige på 1950- og 1960-tallet.

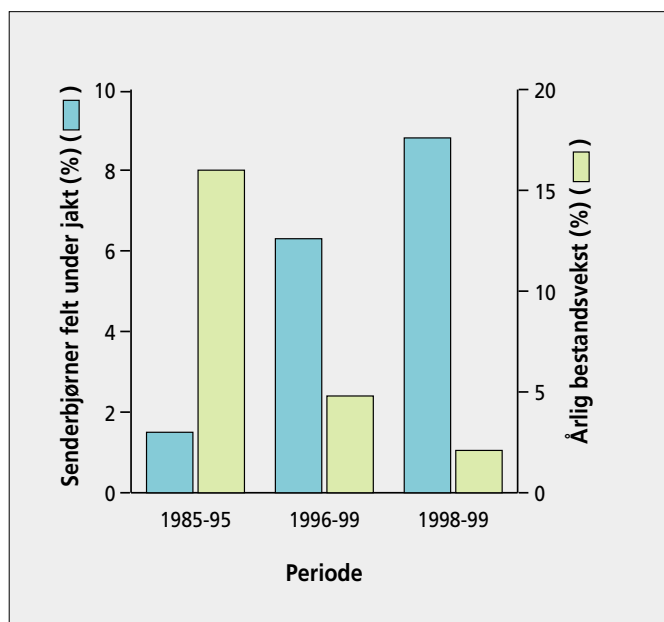
Resultatene av levedyktighetsanalysen er gode nyheter i Norge, et land med store tap av ubevoktede sauer på utmarksbeite til store rovdyr. Stortinget har bestemt at det skal finnes levedyktige bestander av bjørn i fem kjerneområder langs grensen. I 1996 anslo vi den felles svensk-norske bestand til å være ca 1000 bjørner, hvorav 26-55 «gjennomsnittsbjørner» i Norge. Vi brukte begrepet «gjennomsnittsbjørn» fordi de fleste bjørner i Norge har en del av leveområdet sitt i våre naboland. Om lag 30-40 % av de norske bjørnene finnes i Pasvik, det eneste området i Norge med påvist årlig yngling. Dette betyr at vi fremdeles ikke har nådd minimumsnivået for en levedyktig bestand i noen av kjerneområdene, selv ikke i Pasvik.

Med tanke på det høye konfliktnivået, ville vi vite hvordan man eventuelt kunne høste en liten bestand for å holde den på et minimum, men levedyktig, nivå. Vi samarbeidet med Jarle Tufto om et modelleringsstudie, som viste at man kunne nå denne målsetting ved proporsjonal terskelhøsting. Dette betyr at man høster en viss andel av bjørner som overstiger en viss terskel. Denne metoden krever selvsagt en god takseringsmetodikk, slik at forvaltere vet hvor bestanden er i forhold til terskelen. Dessverre er det svært vanskelig å anslå antall eller tetthet av bjørner, og modellarbeidet viste at bestandens status var sårbare for takseringsmetodikkens nøyaktighet. Med en metodikk som var lite nøyaktig, måtte man tillate en høyere terskel eller bare uttak av et fåtall individer for å unngå overbeskatning og utryddelse. Dagens takseringsmetodikk er relativt lite nøyaktig, hvilket betyr at for både å høste og bevare en levedyktig bjørnebestand (under 10 % sannsynlighet til å dø ut i løpet av 100 år) bør man ha en terskel på 12 binner og en høstingsrate på 35 % av differensen mellom estimert antall bjørner og terskelen for høsting. Dette vil lede til en bestand som stabiliserer seg på ca 20 binner. Om vi kunne utvikle mer nøyaktige metoder for å estimere bestandsstørrelse, kunne vi tillate et lavere antall bjørner.

Våre resultater kommer stort sett fra modellering av våre felldata. Etter det ble kjent at den skandinaviske brunbjørnen viser ver-

dens høyeste vekstrate for en brunbjørnbestand, har svenskene økt fellingskvotene betydelig, spesielt i det sørlige studieområdet (som grenser med Hedmark). Dette har gitt oss muligheten til å teste våre resultater fra modellering. Dødelighet forårsaket av lovlig jakt blant våre radiomerkede bjørner var korrelert med antall skutte bjørner i det samme året, hvilket viser at våre data er representative. Vi har sammenlignet data fra sør fra 1981-95 (som var brukt i modellering) med data fra 1996-99. Antall bjørner felt lovlig var 2,8 respektivt 15,5 årlig. Fellingskvotene var enda høyere ved slutten av perioden. I 1998-99, ble det felt 20,5 bjørner årlig. I **figur 5.1.2** ser vi en klart negativ sammenheng mellom andel bjørner skutt under jakt, og bestandens vekstrate. Resultatene er ennå preliminnære, men de stemmer bra med det som var forventet, basert på modelleringene.

Mye tyder på at felling av ca 20 bjørner årlig i området øst for Hedmark kommer til å stoppe bestandsveksten, eller begrense den kraftig. Våre data på utvandrende bjørner tyder på at bestandsvekst er en viktig faktor som påvirker utvandring hos bjørner. Det er derfor mulig at økende svensk avskyting kan føre til et lavere antall bjørner som vandrer inn til Østlandsområdet.



Figur 5.1.2
Forholdet mellom andelen av senderbjørner felt under jakt pr år (mørkegrønne søyler) og beregnet årlig bestandsvekst i prosent (lysegrønne søyler) i tre perioder i Dalarna og Hälsingland, øst for Hedmark. - Relationship between the proportion of radio-marked brown bears killed by hunting annually (dark green columns) and the calculated annual population growth rate in percent (light green columns) during three periods in Dalarna and Hälsingland, central Sweden.

5.2

Levedyktighetsanalyse av sjeldne plantearter

Odd Egil Stabbetorp og Olav Skarpaas*

* Biologisk institutt, Universitetet i Oslo, N-0316 Oslo

De fire strandplantene som er presentert i kapittel 2.5, er også benyttet for å studere levedyktigheten til sjeldne planter. I tillegg til å analysere den genetiske strukturen i populasjonene, har vi vurdert endringer i artenes frekvens ut fra historiske data, samt bestandsutviklingen for artene innen prosjektperioden med hensyn på bestandsstørrelse, rekruttering og etablering av nye bestander. Vi har benyttet dette til å utvikle kriterier for å vurdere hvorvidt forekomsten av en art representerer et levedyktig populasjonssystem innen et gitt område. Kriteriene er generert med tanke på at de skal fungere for alle plantearter; ikke bare for de artene som har vært gjenstand for nærmere undersøkelse her. Noen kriterier (f eks. naturlig forstyrrelse, kulturpåvirkning) vil være forskjellige for ulike arter, men det overordnede innholdet i kriteriene burde kunne anvendes generelt. En gjennomgang av sjeldne arter ut fra de angitte kriteriene burde gi et viktig bidrag til å forvalte de ulike artene på en bærekraftig måte. Østersurt, gul hornvalmue og strandtorn må regnes som sårbare for videre bestandsreduksjon i undersøkelsesområdet. Strandkål, som ble regnet som en stor sjeldenhet i mellomkrigstiden, viser bestandsøkning og stor levedyktighet.

5.2.1 Endringer i forekomst over tid

Utbredelsesareal - I hvilken grad en sjelden art er truet av utryddelse innenfor et område er avhengig av hvordan utviklingen i antall forekomster av arten har endret seg over tid. Hvis antall forekomster viser seg noenlunde konstant over tid, er det grunn til å anta at artens levedyktighet i området er rimelig god, mens en nedgang i forekomster kan representere en trend som vil fortsette framover. Problemet er å dokumentere bestandsutvikling over så vidt lange tidsrom at dette er mulig. Vi har gått igjennom den historiske dokumentasjonen vedrørende forekomsten av de fire planteartene innenfor Oslofjorden for å vurdere hvorvidt et slikt historisk materiale kan benyttes til å si noe om bestandsutviklingen for sjeldne arter. Det viser seg at i det minste for arter som botanikerne har vært spesielt oppmerksomme på fordi de er iøyenfallende og ansett som "klenodier" i forbindelse med plantesamling, kan dette gi en god pekepinn på endringer som har skjedd over en periode på 150 år. Dette vil selvfølgelig også variere mellom geografiske områder: Oslofjorden ligger nær Oslo, hvor botanisk datasamling skjøt fart ved M. N. Blytts botaniske reiser på Østlandet med tilhørende innsamlinger og reiseberetninger i 1820-årene.



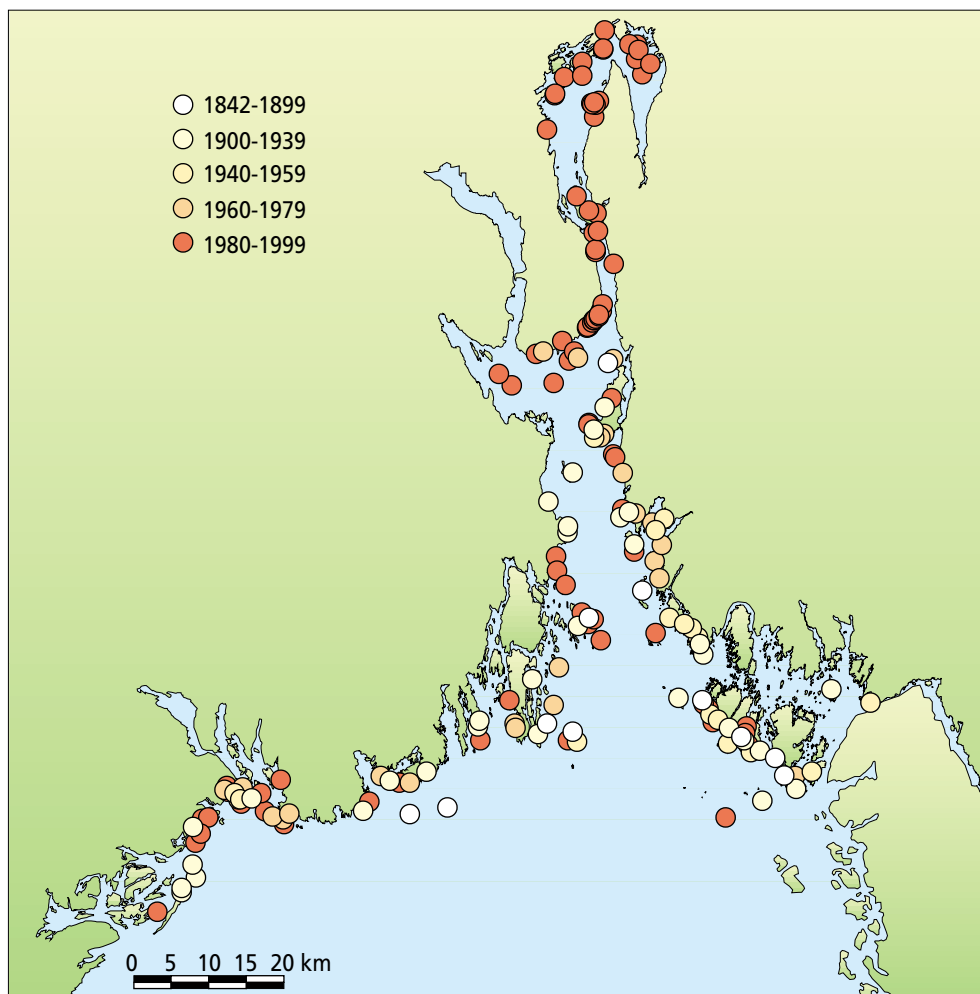
Foto: Odd Egil Stabbetorp

Strandkål synes å være i sterk ekspansjon (**figur 5.2.1**). De eldste funnene i Norge er fra Hvaler og Nøtterø i 1842. I Indre Oslofjord er det ingen dokumentasjon av funn fra før 1980. Arten synes både å ha ekspandert i areal og tetthet. Østersurt (**figur 5.2.2**) har hatt en kraftig nedgang i antall lokaliteter i ytre del av fjorden, mens den har forsvunnet fullstendig i de indre og midtre delene. Gul hornvalmue viser et tilsvarende mønster som østersurt, men det er tydelig at mens østersurt synes å ha vært forholdsvis vanlig på eksponerte strender i forrige århundre, var gul hornvalmue en sjelden plante allerede den gang: det totale antall observasjoner er betydelig mindre (totalt 36 dokumenterte lokaliteter, hvorav 7 fremdeles har populasjoner). En annen forskjell er at alle populasjonene av gul hornvalmue som fremdeles eksisterer, har vært kjent i lang tid, mens dette ikke er tilfelle for østersurt. Strandtorn har i likhet med gul hornvalmue alltid vært sjelden, og nedgangen har også her vært markert (5 gjenværende lokaliteter av 28). Med hensyn på endring i utbredelsesareal har altså strandkål hatt en sterkt positiv utvikling, mens østersurt og gul hornvalmue har hatt en sterk negativ utvikling. For strandtorn spenner de gjenværende bestandene ut nesten hele det historiske utbredelsesarealet, slik at forandringen for denne arten har vært liten i forhold til dette kriteriet.

Tetthet av forekomster - Analyse også av denne formen for endring krever datamateriale for en lengre tidsperiode. For strandkål

er det en påviselig økning i tettheten av strender hvor arten finnes innen undersøkelsesområdet, mens de tre øvrige artene har en negativ utvikling i henhold til dette kriteriet.

Populasjonsstørrelser - De foreliggende historiske dataene gir normalt ikke informasjon om størrelsen på de enkelte bestandene, men fra spredte kommentarer og enkelte mer spesifikke rapporter synes det som om bestandene av disse artene alltid har bestått av relativt få individer. Innenfor undersøkelsesperioden 1996-1999 er det påvist store svingninger i populasjonsstørrelse. Ett eksempel for gul hornvalmue på Søndre Søster (Fredrikstad kommune) er vist i **figur 5.2.3**. Dette er den største gjenværende norske populasjon av arten, og i perioden 1984 til 1986 er bestanden rapportert å variere fra 10 til 100 individer. Det er tydelig at 1996 var en svært god sesong for spiring i populasjonen, mens antall blomstrende individer var 11. Fram til 1998 var det god overlevelse av de unge individene, noe som førte til en sterk økning av antall fertile individer. I 1999 gikk populasjonsstørrelsen noe ned, noe som sannsynligvis delvis skyldes at arten er kortlevet, og at en del av rekruttene fra 1996 har nådd enden av sitt livsløp. Antall nye, sterile individer er forholdsvis konstant i perioden 1997 til 1999 og forholdsvis lav i forhold til det store frøantallet som ble produsert disse årene. Dette indikerer at andelen av frø som spirer et gitt år er avhengig av spesielle værforhold, sannsynligvis god tilgang på fuktighet om våren. Ut fra at gul hornval-

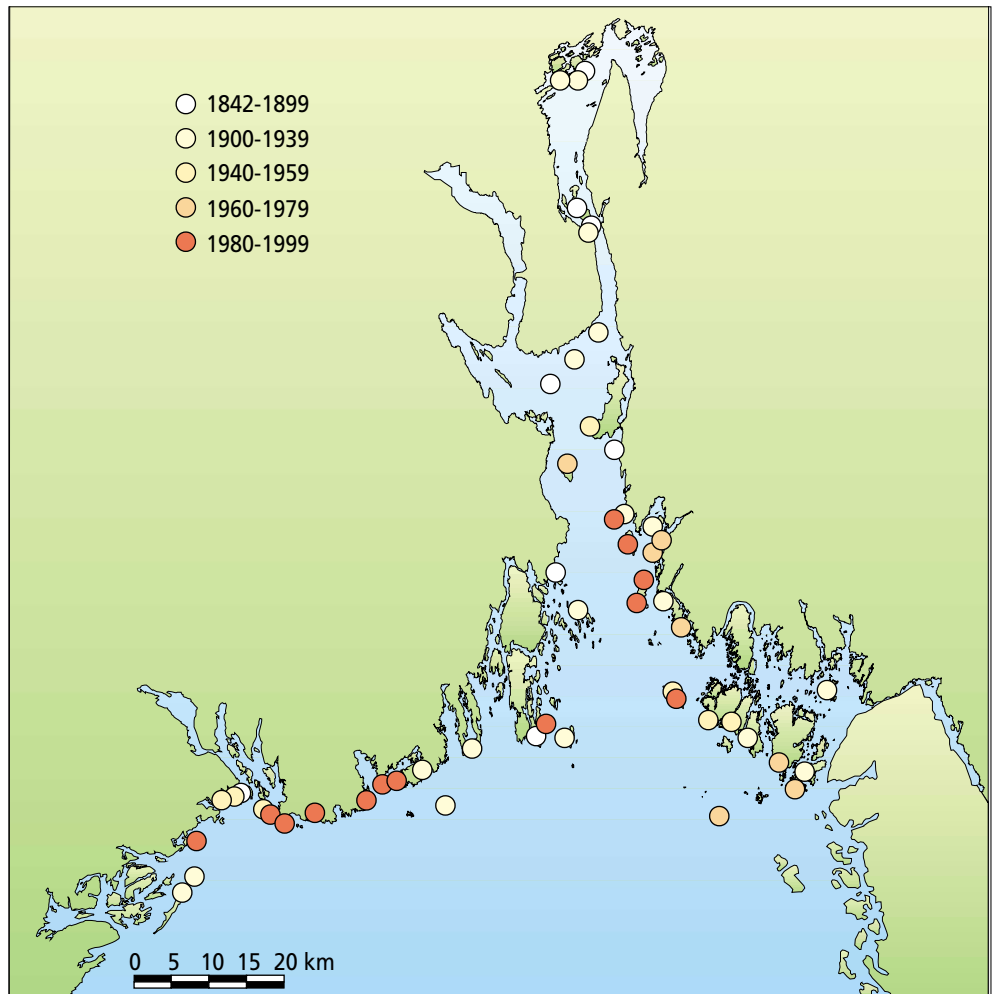


Figur 5.2.1

Utbredelse av strandkål (*Crambe maritima*) i Oslofjordområdet, med angivelse av tidspunkt for **første** funn på den enkelte lokalitet. - Distribution of Sea Kale (*Crambe maritima*) in the Oslo Fjord. Symbols represent **first** observation on each locality.

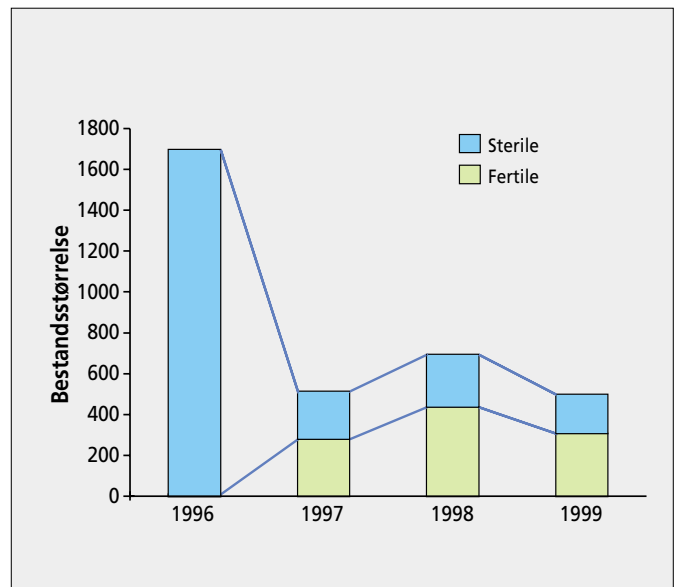
Figur 5.2.2

Utbredelse av østersurt (*Mertensia maritima*) i Oslofjordområdet, med angivelse av når arten **sist** er observert på de ulike lokalitetene. - Distribution of Oyster Plant (*Mertensia maritima*) in the Oslo Fjord. Symbols represent **last** observation on each locality.



mue er en sørlig, varmekjær art, kan vinterkulde være den begrensende faktoren for artens utbredelse. I undersøkelsesperioden har vintrene vært unormalt milde, og den forholdsvis positive bestandsutviklingen av gul hornvalmue på Søndre Søster må sees i lys av dette. De øvrige bestandene av arten er langt mindre, men viser en tilsvarende variasjon og forholdsvis god overlevelse fra år til år. Østersurt hadde et svært godt spiringsår i 1998, mens det i 1996, 1997 og 1999 var svært få frøplanter. Etablerte individer har hatt god overlevelse, med unntak av at noen av de mest haveksponerte populasjonene ble sterkt desimert fra 1996 til 1997 på grunn av en kraftig springflo på ettervinteren. Sannsynligvis er slike værepisoder avgjørende for bestandsutviklingen, siden arten vokser svært langt nede på stranda. Strandtorn har hatt en svak negativ tendens i de små populasjonene, mens den ene bestanden av noe størrelse (på Jomfruland) har hatt tilfredsstillende rekruttering. Strandkål har tydeligvis svært langlevete individer, og liten dødelighet og moderat rekruttering fører til relativt små endringer av bestandsstørrelsene i undersøkelsesperioden.

Siden bestandsstørrelsene tydeligvis fluktuerer sterkt fra år til år, er det ikke mulig å påvise noen markert trend i disse basert på en tidsserie på fire år.



Figur 5.2.3

Variasjon i populasjonsstørrelse for gul hornvalmue (*Glaucium flavum*) på Søndre Søster 1996-1999. - Size variation in a population of the Yellow-Horned Poppy (Søndre Søster, Fredrikstad) 1996-1999.

5.2.2 Biologiske egenskaper ved arten

Pollinering/inkompatibilitetssystem - Reproduksjonssystemet hos høyere planter viser stor variasjon. Hos mange arter finnes genetiske systemer som kontrollerer at selvpollinering ikke fører til frøutvikling, såkalte selvinkompatibilitetssystemer. Slike arter vil være mer sårbare mot en reduksjon i bestandsstørrelsen enn selvpollinerende arter. Vi har undersøkt hvorvidt slike mekanismer eksisterer i strandkål, gul hornvalmue og østersurt. For samtlige av disse gjelder at de setter rikelig med frø med eget pollen. Strandkål har en svak, men påviselig positiv sammenheng mellom frøsetting per plante og populasjonens størrelse. For levedyktigheten til disse artene synes derfor ikke pollinering å være noen avgjørende faktor.

Frøsetting og fertilitet - Levedyktigheten for en plantepopulasjon er sterkt avhengig av formering, og for mange plantearter er den seksuelle reproduksjonen med frø den viktigste. Samtlige arter setter rikelig med frø. Vi har foretatt spiringseksperimenter med tre av de undersøkte artene, og alle viser varierende, men overveiende god frøsetting. Ut fra frøkvalitet og -mengde synes derfor alle artene å vise høy levedyktighet.

Vegetativ formering - Arter med vegetativ formering har selvfølgelig en fordel i forhold til arter som er fullstendig avhengig av frøsetting for å formere seg: Populasjonene kan øke i antall selv om ytre betingelser forårsaker svikt i frøproduksjonen. Imidlertid har ingen av de 4 undersøkte artene evne til vegetativ formering; all reproduksjon skjer via frø.

Livslengde - Lang levetid for de enkelte individene øker en populasjons levedyktighet ved at arten blir mindre avhengig av jevn rekruttering for å opprettholde bestanden. Vi har lite data på dette foreløpig, men strandtorn og strandkål synes å ha individer som kan leve svært lenge. For strandtorns vedkommende har vi eksempel på ett individ som var blomstret 8 år på rad. I de undersøkte strandkålbestandene var dødeligheten fra 1998 til 1999 minimal, men det trengs flere feltsonger før vi kan benytte de demografiske dataene til å estimere normal livslengde. For østersurt og gul hornvalmue har vi fulgt enkelte individer som har blomstret 4 år på rad. Dette er mest overraskende for gul hornvalmue, fordi den blir ofte angitt å være toårig, dvs at den blomstrer året etter spiring for deretter å dø. Dette er altså ikke tilfelle, men vekstformen og utseendet på våre eldste individer indikerer at de nærmer seg en senilfase, slik at arten sannsynligvis er forholdsvis kortlevet. Østersurt har vært angitt å ha en normal levetid på 5-6 år, men våre observasjoner indikerer at arten kan oppnå en langt høyere alder enn dette.

For alle de undersøkte artene gjelder imidlertid at de er knyttet til voksesteder som ofte gjennomgår store omkalfatringer i form av springflo og storm som kan føre til både utvasking og økt sedimentasjon. Sannsynligheten er derfor stor for at de fleste individene i en populasjon dør pga slike hendelser før den fysiologiske aldringen.

Frøbank - For mange blomsterplanter er det påvist at frø kan overleve lenge i substratet, og spire bare hvis bestemte betingelser er oppfylt. Vi undersøkte muligheten for frøbank ved å samle inn substratprøver fra noen av lokalitetene for de ulike artene. For

strandkål, østersurt og strandtorn fikk vi bare opp 1 – 10 individer, og det kan derfor ikke sies at det er påvist at disse artene har en frøbank som har biologisk betydning. For gul hornvalmue spirte det 48 individer fra 24 substratprøver. Dessuten har vi på en lokalitet (Eløya i Rygge) observert at arten dukket opp igjen på nøyaktig samme sted hvor den ble observert 6 år tidligere, men var borte i mellomtiden. Frøbanken er nok en viktig faktor for å forklare at en så vidt kortlevet art som gul hornvalmue har populasjoner på samme strender over forholdsvis lang tid, og gir et viktig bidrag til å øke levedyktigheten for artens populasjoner. For de øvrige artene antar vi at frøbanken spiller en underordnet rolle.

5.2.3 Populasjonsstruktur

Genetisk variasjon - De populasjonsgenetiske resultatene er gjennomgått i mer detalj i **kapittel 2.5**. Det er interessant at strandkål som er i framgang viser stor genetisk variasjon, mens artene i tilbakegang viser liten genetisk variasjon. Som nevnt er det imidlertid ingenting som tyder på at individene har nedsatt vitalitet pga. sin store grad av homozygoti, og vi er derfor forsiktige med å konkludere at mangelen på genetisk variasjon forårsaker nedsatt levedyktighet hos populasjonene. På en lengre tidsskala skal man allikevel ikke undervurdere betydningen av redusert genetisk variasjon: Variasjonen i arvematerialet kan bidra til at populasjonene lettere kan opprettholde levedyktigheten ved at ulike genotyper favoriseres under skiftende økologiske forhold, noe som fungerer som en buffer i forhold til variasjon i miljøet. Manglende genetisk variasjon må forventes å redusere denne bufferkapasiteten. En slik betraktning er imidlertid ikke mulig å bekrefte eller avkrefte ved hjelp av data samlet innen en svært kort tidsramme.

Sprednings- og koloniseringsevne - Spesielt for arter som forefinnes i små populasjoner vil tilfældige hendelser kunne føre til at enkeltpopulasjoner blir utryddet. Det er derfor viktig for artens levedyktighet at evnen til å etablere nye populasjoner på nye lokaliteter er god. For planter som vokser ved stranden er spredning av frø med havet en nærliggende mulighet, og ingen av artene vi har studert har tilpasninger til andre former for langdistanse-spredning. Vi har testet flyteevnen for spredningsenhetene til tre av artene eksperimentelt i saltvannsakvarier. Strandkål og østersurt har frukter som fløt gjennom hele eksperimentperioden (henholdsvis 6 og 3 måneder), og dette tyder på at de kan spres effektivt med havstrømmer. Den raske ekspansjonen i strandkåleens utbredelsesareal henger sammen med dette. Også for østersurt har vi observert nykoloniseringer. Gul hornvalmue er derimot dårlig tilpasset spredning med havet. Frøene av alle tre artene hadde imidlertid god spiring etter opphold i saltvann.

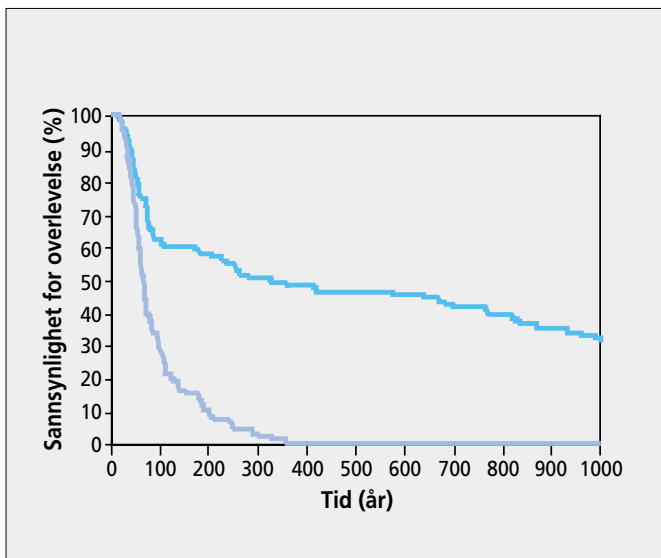
Populasjonsstørrelse - Som nevnt fører små populasjoner til økt risiko for utryddelse. De fire strandplantene har alle små populasjoner, og må regnes som sårbare for utryddelse i henhold til dette kriteriet.

5.2.4 Egenskaper ved habitatet

Habitattap - En av de største truslene mot viltlevende arter er reduksjonen i antall potensielle habitater for arten. Strandtorn, som er knyttet til sandstrender, har forsvunnet fra mange strender

som i dag er intenst benyttet som badestrender. Strandkål, gul hornvalmue og østersurt er alle knyttet til eksponerte, steinete strender med betydelig tilførsel av tang, og en god del av både de historiske og de nåværende lokalitetene har relativt lite ferdsl. Det faktum at strandkål går fram indikerer at habitattap ikke kan være den viktigste forklaringen på de to andre artenes tilbakegang.

Fragmentering - Når habitatene for en art blir oppdelt i mindre områder i forhold til større sammenhengende områder, skjer ikke bare en reduksjon av artens mulige areal, men også en oppstyking av populasjonen som kan føre til negative endringer som følge av endret populasjonsstruktur. Våre arter er neppe særlig utsatt for slik fragmentering: Deres habitatvalg gjør at de alltid har forekommet i små, adskilte populasjoner. En uttynning av forekomstene fører imidlertid til senkning i nyrekruttering fra nabo-populasjoner, og under visse betingelser kan dette medføre en nedgang i sannsynligheten for at populasjonssystemet opprettholdes. Vi har benyttet en metapopulasjonsmodell (Ilkka Hanskis incidence function) for å belyse framtidig bestandsutvikling for østersurt. Modellberegningene er delvis gjort ved å inkludere alle kjente historiske forekomster, dels ved å eliminere de lokalitetene vi vet er ødelagt på grunn av menneskelig aktivitet (15 av totalt 55 lokaliteter). Resultatene (**figur 5.2.4**) viser at sannsynligheten for regional utdøing er betydelig større når antall mulige voksesteder reduseres. Tar vi i betraktning at arten har hatt en minst



Figur 5.2.4
Sannsynlighet for overlevelse (y-aksen) for østersurt i Oslofjorden over tid (x-aksen) uten habitattap (55 historiske lokaliteter) og etter fjerning av habitater som er dokumentert ødelagt (40 gjenværende habitater). Basert på Ilkka Hanskis 'incidence function' metapopulasjonsmodell. Sannsynligheten for overlevelse påvirkes betydelig av nedgangen i antall tilgjengelige habitater. - The probability of survival is highly affected by the reduction in the number of available habitats.

like stor nedgang langs den svenske vestkysten, og at den nå regnes som utdødd i Danmark, hvilket medfører at muligheten for et tilskudd til bestandene i form av langtransporterte frø med havet er begrenset, økes inntrykket av at arten går en usikker framtid i møte. Tilsvarende betraktninger kan gjøres gjeldende for gul hornvalmue og strandtorn.

Naturlig forstyrrelse - Havstrender som voksested er sterkt preget av vindens og bølgenes påvirkning, og med ujevne mellomrom skjer det en regelrett omrøring av substratet, særlig når værforhold gir et sammenfall av høy vannstand og kraftig vind. Levedyktigheten av populasjoner av strandplanter blir derfor sterkt negativt påvirket av disse forholdene. Til tross for at særlig strandkål og østersurt har et usedvanlig dypt og kraftig rotsystem som fungerer som en tilpasning til å overleve slik kraftig forstyrrelse, vil populasjonsstørrelsene bli kraftig redusert i år hvor vinterstormene er kraftigere enn normalt.

5.2.5 Interaksjoner med andre arter

Livsbedingungen i et gitt habitat er ikke bare avhengig av fysiske faktorer som klima, jordsmonn osv., men også hvilke andre arter som inngår i systemet. En endring i samspillet med andre arter kan være av både positiv og negativ karakter.

Endring i konkurranseforhold - I ulike habitater er det stor variasjon i hvilken grad de ulike planteartene konkurrerer med hverandre om lys, vann, næring osv. For de planteartene som studeres her, er det rimelig å anta at konkurranse spiller relativt liten rolle fordi områdene stadig er utsatt for naturlig forstyrrelse. Samtlige fire arter kan regnes som konkurransesvake: de finnes aldri i sluttet vegetasjon. Imidlertid later strandkål til å eliminere de to andre artene fra de næringsrike tangvollene. På tangvoller hvor det i 30-årene fantes blandingsbestander av gul hornvalmue og østersurt, men ikke strandkål (bl a Rauer, Fredrikstad kommune, observasjoner ved professor Rolf Nordhagen) danner i dag strandkål tette bestander. Et fåtall østersurtindivider finnes nær tidevannssonen nedenfor tangvollen, mens gul hornvalmue forekommer sparsomt i en smal sone mellom tangvollen og den sluttete vegetasjonen innenfor. Invasjonen av strandkål kan derfor bidra til nedgangen i de to andre artene.

Pollinatorssystemer - For arter som er avhengig av dyr for pollinering av blomstene, vil en endring i bestandene av pollinatoren kunne ha negative konsekvenser for reproduksjonssystemet. De studerte artene har evne til å sette frø med eget pollen, og de synes ikke å være spesialisert mot spesielle typer insekter. Insekt-pollinering er dessuten en risikopreget strategi i denne type habitater, da sterk vind og derpå redusert insektaktivitet er ikke unormalt i blomstringsperioden. Frøsettingen er dessuten overveiende god, og pollineringssystemet synes derfor ikke å være kritisk for artenes levedyktighet.

Beiting - Planteetende dyr kan influere sterkt på populasjonsdynamikken til de planteartene de beskatter. For de studerte artene er det først og fremst beiting (særlig av husdyr) som har betydning; det er ikke observert frøspisende insekter eller soppangrep på artene.

Strandkål er meget næringsrik og sterkt ettertraktet. Oppstart av sauebeite på Søndre Søster i 1998 resulterte i at strandkålen (som riktignok var fåtallig) ble fullstendig nedbeitet, og bestandene var borte i 1999. En strand på Eløya, Rygge kommune, er delt av et gjerde. På den siden hvor storfe beiter, finnes et par nedbeitede individer, mens det på den andre siden er et sammenhengende belte med flere hundre store individer av strandkål. Utmarksbeite på øyene og i strandsonen var mye vanligere tidligere enn nå, og et flertall av stredene som er egnet for strandartene må antas å ha vært tilgjengelig for husdyr. Reduksjonen i beitebruk kan være av betydning for framgangen for strandkål. Arten beites også av elg, og enkeltindivider kan ha sterkt redusert bladmasse på grunn av masseangrep av stor kålsommerfugl. En bladbillart som er spesifikk for strandkål ble funnet ny for Norge på Rauer i 1995. Bladbillia forekommer her rikelig, men synes ikke å redusere vertsplantenes vitalitet.

Østersurt er også en ettertraktet beiteplante, kanskje særlig i tørre somre er de saftige tykke bladene ettertraktet. Store Sletter ble brukt som sauebeite i 1998, og bestanden av østersurt her ble sterkt nedbeitet. Spor etter beiting av andre dyr er ikke observert. Etablering av sauebeite på Søndre Søster har ført til et markert beitepress på gul hornvalmue. Sauene rører ikke bladverket, men de kniper av de blomstrende skuddene og unge frukter. I 1998 var det likevel ingen påviselig forskjell i fruktsetting mellom individer med spor etter beiting og ikke-beitende individer. Sannsynligvis kompenserte plantene for de tapte organene ved å utvikle sideknopper som erstatning. I 1999 var situasjonen annerledes: mange planter mistet hele sin reproduksjon på grunn av beitingen. Ingen andre dyr er observert å benytte gul hornvalmue som beiteplante.

Strandtorn har et effektivt forsvarsmiddel mot beiting i form av sine stikkende, tornete blad. Det er ikke observert påvirkning av dyr på denne arten.

5.2.6 Kulturpåvirkning

Menneskelig aktivitet kan påvirke levedyktighetene til eksisterende plantepopulasjoner på svært mange måter, både i positiv og negativ retning. En del av elementene som er diskutert overfor (f eks. fragmentering, habitatødeleggelse, beiting) er knyttet til menneskelig aktivitet. Ulike plantearter i ulike miljøer påvirkes av ulike former for menneskelig virksomhet, og en liste over alle direkte og indirekte årsakssammenhenger ville bli svært omfattende, men neppe uttømmende. I tillegg til de påvirkningsmåter som er nevnt ovenfor, er friluftsliv knyttet til stredene og fjorden

en viktig faktor for de strandplantene som diskuteres her. Spesielt gjelder dette strandtorn: sandstrender er spesielt attraktive i sammenheng med badeliv, og det ustabile substratet gjør at planterøtter raskt blir ødelagt ved stor ferdsl. Sandstrender er derfor generelt en truet naturtype i Oslofjordområdet. I tillegg kommer at en piggete framtoning som strandtorn tydeligvis ikke er populær blant barføtte badeturister: Det er observert tydelige spor av bortrydding av individene. Informasjonsskilt på Jomfruland, og tidvis på Åven i Råde kommune, synes å bidra til at plantene får stå i fred. Østersurts skjøre, liggende stengler er svært ømfintlige for tråkk, og de mest livskraftige populasjonene i dag er knyttet til vanskelig tilgjengelige bukter med lite ferdsl. Gul hornvalmue, som har sitt tyngdepunkt noe lengre oppe på stranden enn de andre artene, synes derimot begunstiget av en viss grad av forstyrrelse. Strandkål finnes på mange lokaliteter som er i utstrakt bruk til badeliv, den synes derfor å tolerere slitasje i forholdsvis stor grad.

5.2.7 Oppsummering

Vurderingen av levedyktigheten for de tre best studerte artene er oppsummert i **tabell 5.2.1**. Det er viktig å være oppmerksom på at de ulike kriteriene ikke er uavhengig av hverandre, og en skal være svært forsiktig med å utlede et endimensjonalt mål for levedyktighet ut fra de angitte kriteriene.

Tabellen er likevel et nyttig hjelpemiddel for å vurdere tilstanden og levedyktigheten til de enkelte artene. Noen av vurderingene kan sies å gjelde generelt for strandplanter: Slike plantearter er generelt konkurransesvake, finnes i små populasjoner og de er ofte utsatt for kraftig forstyrrelse. Østersurt, gul hornvalmue og strandtorn må regnes som sårbare, mens strandkål viser stor levedyktighet.

En gjennomgang av sjeldne arter ut fra de angitte kriteriene burde gi et viktig bidrag til å forvalte de ulike artene på en bærekraftig måte. For strandtorn er bevaring av gjenværende sandstrender med liten slitasje et viktig tiltak. Informasjonsskilt synes å fungere i å forhindre fjerning. Gul hornvalmue og (spesielt) østersurt er også truet av økt ferdsl. Den tilsynelatende dårlige spredningsevnen for gul hornvalmue gjør det viktig å konsentrere innsatsen om de habitatene hvor arten fremdeles finnes. Strandkål behøver ingen spesielle forvaltningstiltak i dag, tvert imot vil vi anbefale at det på enkeltlokaliteter hvor strandkål i dag vokser sammen med gul hornvalmue og østersurt foretas eksperimenter med tynning av strandkålbstanden for å vurdere om dette kan ha positiv effekt på bestandsutviklingen av de sårbare artene.

Tabell 5.2.1. Oppsummering av vurderingen av levedyktigheten til de fire plantartene i henhold til de presenterte kriteriene. - : Levedyktigheten påvirkes negativt. +: Levedyktigheten påvirkes positivt. Vurderingene er nærmere beskrevet i teksten. For strandtorn er grunnlaget for vurderingen ennå ikke ferdigstilt. - Summary of the viability of four plant species according to the presented criteria. -: The viability of the species is negatively affected. +: The viability of the species is positively affected. For *Eryngium maritimum* some evaluations have not yet been performed.

	Gul hornvalmue <i>Glaucium flavum</i>	Østersurt <i>Mertensia maritima</i>	Strandtorn <i>Eryngium maritimum</i>	Strandkål <i>Crambe maritima</i>
Endring i forekomst over tid				
utbredelsesareal	-	-	-	+
tetthet av forekomster	-	-	-	+
populasjonsstørrelse	0	0	-	(+)
Biologiske egenskaper ved arten				
pollinering/inkompatibilitetssystem	+	+		+
frøsetting og -fertilitet	+	+		+
vegetativ formering	-	-		-
livslengde	(-)	+	+	+
frøbank	+	-	-	-
Populasjonsstruktur				
genetisk variasjon	-?	-?		+
sprednings- og koloniseringsevne	-	+		+
populasjonsstørrelse	-	-	-	-
Egenskaper ved habitatet				
habitattap	-	0?	-	0?
fragmentering	(-)	-		0
naturlig forstyrrelse	-	-	-	-
Interaksjoner m/andre arter				
endring i konkurranseforhold	-	-	0	0
pollinator	0	0		0
herbivori/frøpredasjon	0	0		0
beite	-	-	+	-
Kulturpåvirkning				
friluftsliv (slitasje/fjerning)	-/+	-	-	(-)

5.3

Fragmentering i kulturlandskapet og sommerfuglers landskapsøkologi

Gary Fry, Wendy Fjellstad*, Odette Sutcliffe og Vegar Bakkestuen

*Nåværende adresse: Norsk institutt for jord- og skogkartlegging, Postboks 115, N-1431 Ås

Landskapsøkologien har gitt oss nye perspektiver innen bevaring og forvaltning av naturressurser, men det er fortsatt problemer knyttet til kartlegging av konsekvenser som følge av landskapsendringer. Vi har studert hvordan sommerfugler reagerer på endringer i kulturlandskapet. Vi fant at kvaliteter ved restbiotopene, samt deres størrelse, isolasjon og historie, hadde betydning for forekomsten av sommerfugler. Resultater fra slike studier vil være avgjørende i planlegging, forvaltning og utforming av jordbrukslandskapet.

Nylige endringer i kulturlandskapet har ført til økende fragmentering av restbiotoper av slåttenger og løvskog. Kvantifiseringen av endringer i landskapet, forholdet mellom disse samt hvordan de virker inn på biologisk mangfold og estetiske verdier på land-

skapsnivå, byr på både praktiske og teoretiske utfordringer. Landskapsøkologien har gitt oss nye perspektiver innen bevaring og forvaltning av naturressurser, men det er fortsatt mange uløste problemer knyttet til kartlegging av konsekvenser som følge av landskapsendringer. Forskere er nå nødt til å utvikle generelle landskapsøkologiske prinsipper og standarder for slike formål.

Studier av fragmenteringseffekter på populasjonsprosesser er ikke lett på grunn av følgende:

- Det er vanskelig å kartlegge landskap.
- Ikke alle konsekvenser av landskapsendringer er målbare innen år eller tiår.
- Landskap er sjelden stabile.
- Det er lett å glemme habitatkvalitet når en studerer landskapets struktur.
- Interaksjoner mellom arter kan påvirkes av endringer i landskapet.

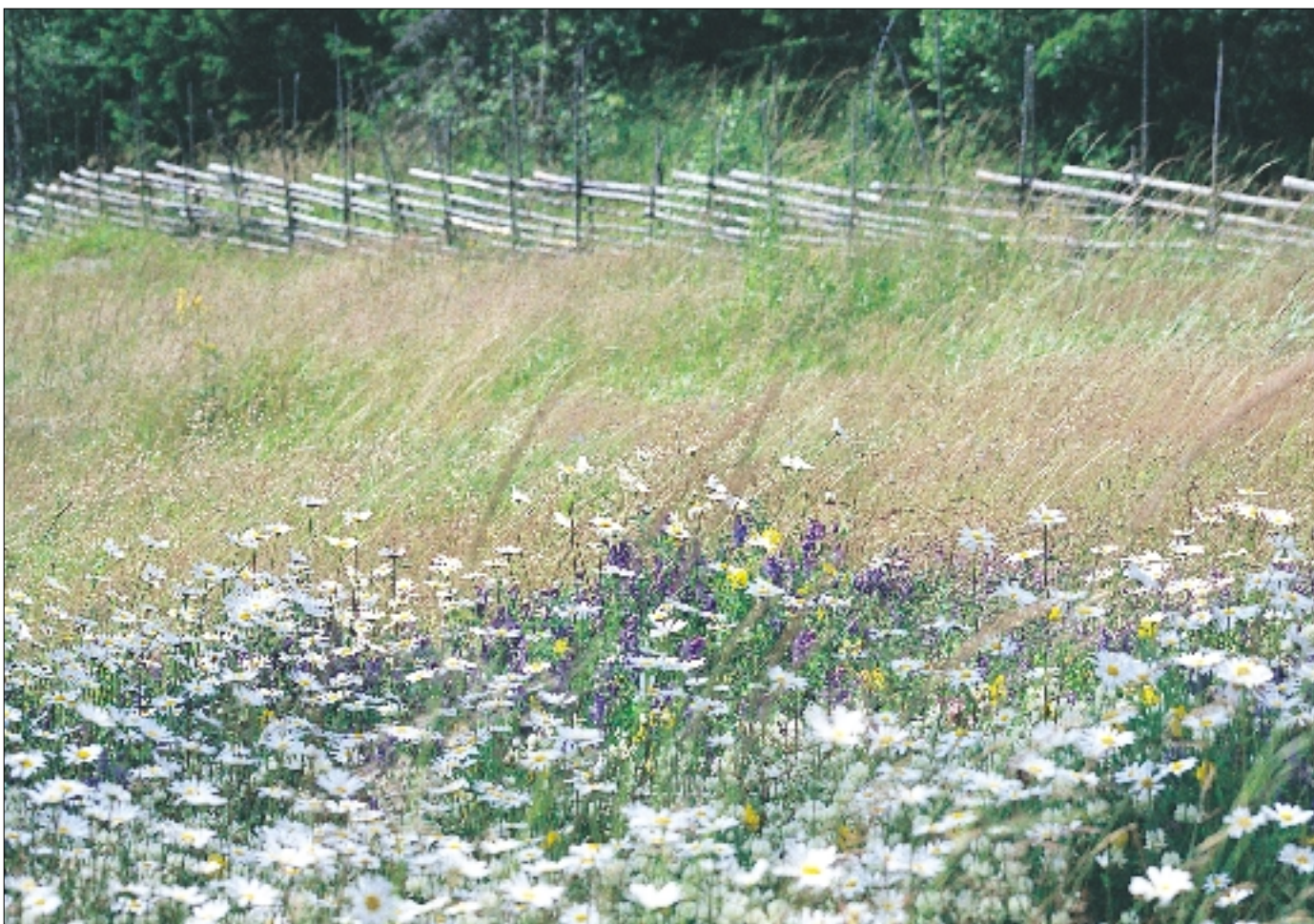


Foto: Odd Terje Sandlund

- Statistisk og økologisk betydning kan forveksles.
- Landskapsstrukturer som er egnede for noen arter kan være lite egnede for andre.

Alle disse faktorene kan resultere i at parallelle studier innen landskapsøkologiske prinsipper likevel motsier hverandre. I virkeligheten er det få landskapsstudier hvor sammenligning er praktisk gjennomførbart, da studier sjelden er så praktisk og teoretisk like at de gir sammenlignbare data. For å kunne utvikle pålitelige data for fragmentering, må vi forsikre oss om at vi kartlegger landskapet slik at økologien til de artene vi studerer blitt tatt i betraktning.

5.3.1 Kartlegging av landskap

Det er dessverre vi som avgjør hva som skal kartlegges, og ikke det studerte dyret eller planten. Beslutningen om en hensiktsmessig skala eller oppløsning for kartleggingen er gjerne tilfeldig eller et resultat av tradisjoner, noe som har ført til at dyr i alle størrelser blir kartlagt for områder på ca 1 m². Slik bestemmer vi også hva vi ikke kartlegger. Landskapsmålinger er svært følsomme for sortering eller utelatelse av elementer. Dette gjelder spesielt for studier av forbindelser mellom habitatflekker (i motsetning til isolasjon), da utelatelse av få punktelementer i landskapet kan endre resultatene dramatisk. Som eksempel kan nevnes en undersøkelse fra en lokalitet i nærheten av Norges landbrukskøleskole på Ås. Området ble kartlagt med høy oppløsning for å inkludere alle biotoper ned til 1 m bredde for lineære element, mens oppløsningsgraden i flere andre studier har vist seg å se bort fra alle elementer under 3 m. Små lineære strukturer er potensielle korridorer for fugler og insekter. Vi fant at ved å utelate elementer under 3 m forsvinner 60% av bindeleddene som faktisk finnes mellom habitatflekkene.

Utelatelse av enkelte populasjoner kan også gi misvisende resultater i studier der effekter av isolasjon på arters utbredelse og overlevelse blir utforsket. Dette gjelder spesielt i studier av metapopulasjoner eller kilde-sluk-dynamikk og definering av begrepet habitatflekk (**rammeartikkel 5.3.1**). Også her er det forskeren som definerer hva en habitatflekk er, og denne definisjonen er ikke alltid gjengitt i publiserte rapporter. Det er vanskelig å vite hva et egnet habitat er, om en ikke er kjent med artens habitatkrav.

5.3.2 Målinger av romlig sammenheng

Vi studerte flere landskapsindekser for fragmentering av landskaper, og kom frem til at det eksisterer mange indekser, men svært få som er lette å tolke. Studiene viser at antall habitatflekker og total mengde av habitater i landskapet forteller oss noe om kornstørrelsen eller oppløsningen av landskapselementer, mens grad av isolasjon mellom habitatflekkene kan måles ved avstanden til nærmeste habitatflekk. Den enkleste måten å kartlegge forbindelser mellom habitater eller isolasjonsgrad på landskapsnivå, var å benytte seg av enkle og lett forståelige målinger. For eksempel gir mengden av egnet habitat innen en bestemt avstand fra en habitatflekk et godt og sammenlignbart mål for sammenhengen mellom habitater i landskapet. Betydningen av

denne avstanden vil selvfølgelig variere med arten av interesse, for eksempel er avstander på mellom 1 og 5 km hensiktsmessig for fugler, mens for enkelte insekter kan denne avstanden variere fra 10 til 100 m. Antall fysiske bindeledd mellom habitatflekker/åkerholmer i åpne landskap, som hekker, gjerder, veikanter, åkerkanter med flere, kan ofte være en indikator av økologisk betydning i landskapet.

5.3.3 Sommerfugler som indikatorer på fragmentering

Sommerfugler har i lang tid blitt brukt som indikatorer for biologisk mangfold. De er svært følsomme for endringer i landskapet, og det er derfor nedgang i mange europeiske bestander. En av de viktigste årsakene til denne nedgangen er endringer i jordbruket. Tap av egnet habitat og fragmentering av resterende områder har forårsaket store vanskeligheter for mange arter. Arter som trives i moderne jordbrukslandskap har gjerne god spredningsevne, har larver som kan ta til seg næring fra vanlige og vidt utbredte plantearter eller har selv evnen til å benytte seg av en mengde forskjellige plantearter. I motsetning til disse artene, har sommerfugler med begrenset spredningsevne og/eller arter avhengige av sjeldne næringsplanter vist den raskeste nedgangen. Mange viktige næringsplanter har vist nedgang da de er avhengige av spesielle biotoper og ugjødslede enger. De er derfor sårbare for endringer i landbruket som fører til en mer intensiv bruk av jorda (f eks gjødsling, sprøytemidler) eller gjengroing.

Vi studerte flere sommerfuglarter, men valgte gullvinge (*Lycaena virgaureae*) som modell. Denne arten er lokalt vanlig, men har en synkende bestand. Larvene er avhengig av planter som forekommer på gressmark (høymole og syre, *Rumex* spp.) og arten har en begrenset spredningsevne. I Norge har forholdene for noen sommerfuglarter forverret seg i løpet av de siste femti årene. Mange gressmarkavhengige arter har vist lokal eller regional nedgang. For mange arter har endringene i intensivt drevne jordbrukslandskap vært så dramatiske at de eneste egnede biotopene for sommerfugler er små restbiotoper som åkerholmer, åkerkanter eller veikanter. Situasjonen er ikke bedre i marginale områder hvor åkrer og enger har blitt forlatt, eller hvor de som fortsatt blir drevet, er små og isolerte.

5.3.4 Landskapsstudier av sommerfugler: Habitatkvalitet og størrelse

For å besvare spørsmål som er vesentlige for landskapsplanlegging utforsket vi flere aspekter ved sommerfugladferd og økologi på landskapskala:

- I hvor stor grad er isolasjon av habitater av betydning for artene?
- Øker korridorer spredningen av individer mellom populasjoner?
- Hvordan blir utbredelsen av sommerfugler påvirket av historien i landskapet?
- Hvordan kan vi forutsi konsekvensen av landbruksendringer i fremtiden?

Vi studerte flere sommerfuglarter ved hjelp av detaljert kartlegging av habitater og registrering av bruk av områder for to kon-

trastfylte områder: Frogn kommune i Akershus og Hjørtedal kommune i Telemark. Frogn er et område med et produktivt jordbruk som har blitt intensivert, mens Hjørtedal er et marginalt jordbruksområde som lider av nedlegging i jordbruket, der kratt invaderer åkrer og enger.

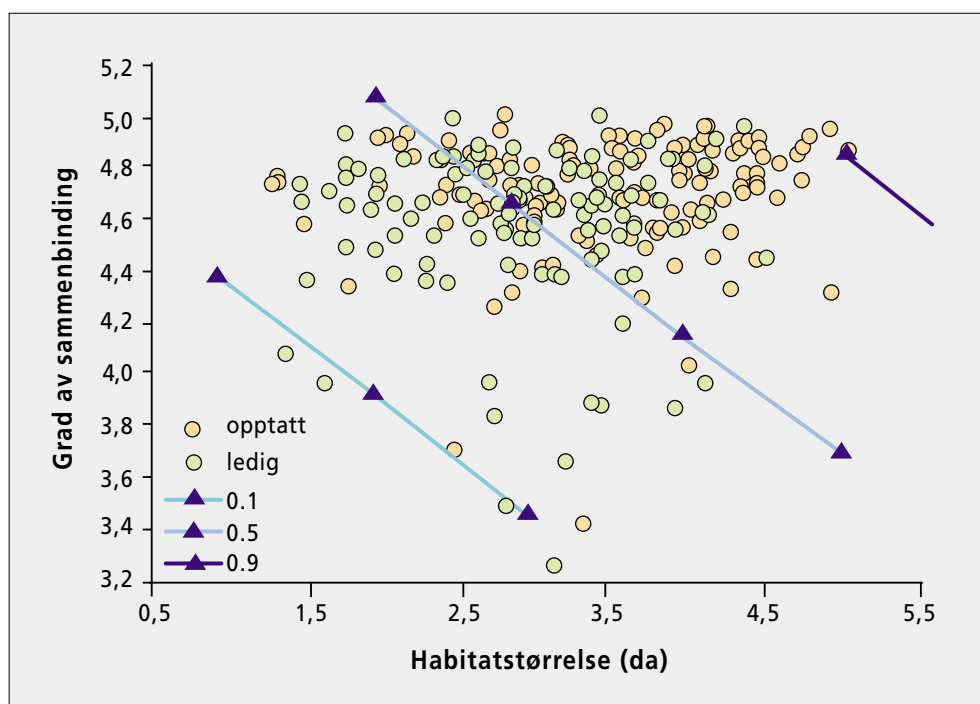
For å studere sommerfuglenes bevegelser i landskapet benyttet vi oss av direkte observasjoner av individer samt merking-slipp-gjenfangst-metoden. Analyser av data er basert på GIS, og habitatkrav og bevegelser av sommerfugler er kartlagt på detaljerte digitale kart. Kartene var også nyttige for å stedfeste observasjoner av sommerfugler, samt kvantifisere spesielle egenskaper ved landskapet. Vi hadde derfor muligheten til å analysere den romlige fordelingen av sommerfugler og prøve ut hvilke aspekter ved landskapet som var av betydning.

Ikke overraskende var egenskaper knyttet til lokaliteten vesentlige for utbredelsen av kulturlandskapets sommerfugler. Resultatene viste at de best egnede sommerfuglbiotopene var områ-

der hvor det fantes næringsplanter for larvene, blomster som nektarkilder for voksne individer og høy eksponering av sollys. Studiene viste også at jo større habitatflekken var, jo bedre, ettersom store områder hadde en større sannsynlighet for å bli benyttet av gullvinger (**figur 5.3.1**).

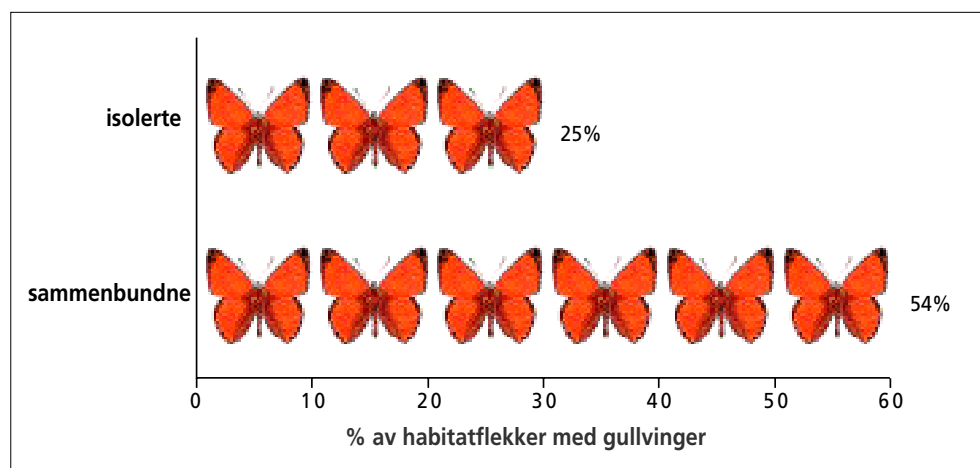
5.3.5 Landskapets struktur og historie er avgjørende for utbredelse av sommerfugl

Isolasjon av habitatflekker (avstander fra 100 til 500 m) viste seg å ha innvirkning på hvorvidt et egnet habitat ble benyttet av gullvinger eller ikke. Sammenbindende lineære habitater i landskapet, som for eksempel hekker, gressbanker eller vegetasjonsrike skogkanter, kan fungere som spredningskorridorer og øke sjansen for at et isolert habitat blir benyttet av gullvinger (**figur 5.3.2**).



Figur 5.3.1

Store habitatflekker og habitatflekker med kort avstand til andre flekker, har en tendens til å ha gullvingebestander hvert år, mens de minste og isolerte habitatflekkene ofte er uten gullvinger. - Large habitat patches and patches close to other patches were found more likely to be occupied by the scarce copper butterfly than small or isolated patches.



Figur 5.3.2

Prosentandel isolerte og sammenbundne habitatflekker hvor gullvingepopulasjoner ble observert. - The proportion of isolated and connected habitat patches occupied by the scarce copper butterfly in a cereal growing area of south-eastern Norway.

Resultatene viste også at historien til biotopen hadde stor innvirkning på hvorvidt et område ble benyttet av en gullvingepopulasjon eller ikke, ettersom tiden området hadde vært isolert av åkrer eller annet uegnet habitat, viste seg å ha stor betydning. Det var svært usannsynlig å finne populasjoner av sommerfugler på områder som hadde vært isolert siden 1950, i forhold til områder som nylig var blitt isolerte. Senere isolasjon skjedde ganske raskt gjennom endringer i jordbrukspolitikken på 60- og 70-tallet. Dette tilsier at det er stor sannsynlighet for at konsekvenser som følge av fragmentering er sterkt forskyvet i tid. Som antatt av metapopulasjonsmodeller for dynamikk hos romlig strukturerte populasjoner, kan det ta flere tiår før slike konsekvenser blir synlige. Vi analyserte resultatene ved hjelp av slike modeller og fant at konsekvenser antatt som følge av økt habitatisolasjon, kan ta fra 30-100 år for stabilisering.

Lignende resultater ble funnet i studiene fra Telemark, der forlatte åkrer hadde endret landskapet for gullvinger og andre sommerfugler. I det enklere og mer åpne landskapet i Akershus, ble empiriske studier av sommerfuglbevegelser mellom egnede habitatflekker benyttet som kildemateriale i en spredningsmodell. En merking-slipp-gjenfangst-studie av sommerfugler ble brukt som grunnlagsdata. Landskapets ulike elementer rundt de egnede habitatflekkene (for det meste åkerholmer) ble kartlagt og deretter rangert etter deres fremkommelighet for sommerfugler. Deretter ble de ulike elementene tilegnet en motstandsverdi (tilsvarende kostnaden en sommerfugl har ved å bevege seg gjennom denne arealtypen). På bakgrunn av dette ble det ved hjelp av GIS-analyser utregnet økologiske distanser mellom de ulike habitatflekkene i området. Ulike motstandsverdier ble testet og sammenlignet med de empiriske dataene. Det viste seg at de GIS-modellerte økologiske distansene mellom habitatflek-

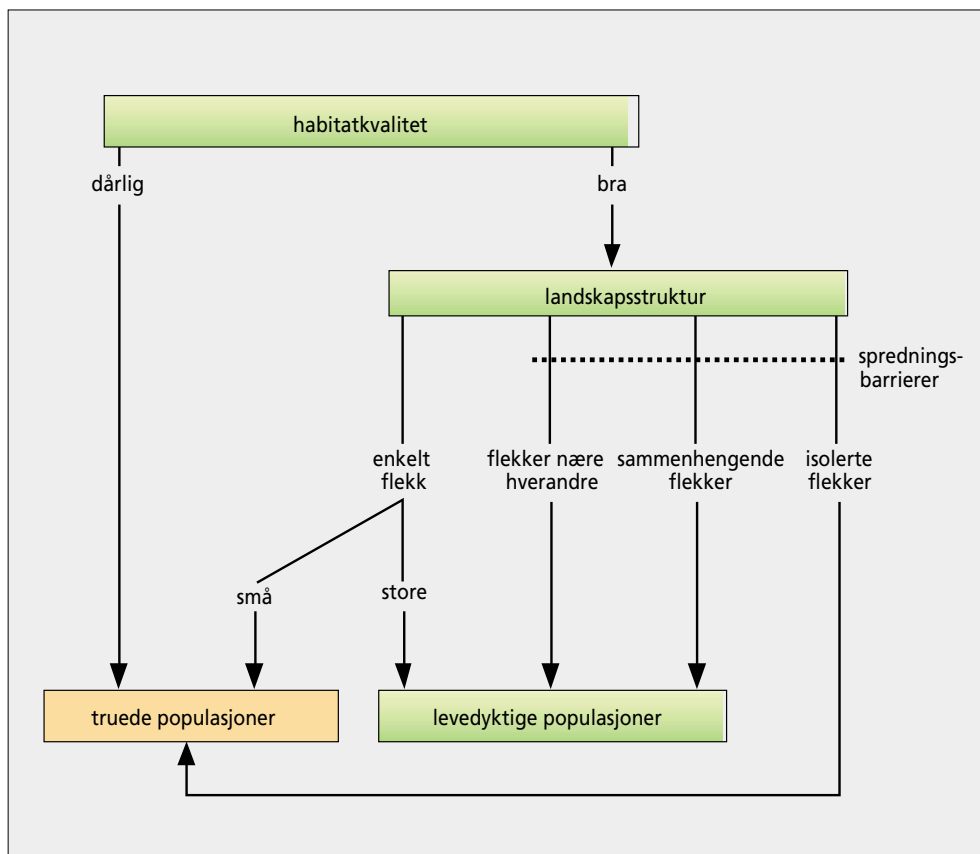
kene var en god indikator til å forutsi sommerfuglbevegelsene. Denne metoden tillot oss å prøve ut potensielle landskapsendringer på sommerfuglenes spredningsevne mellom de små habitatflekkene. Ved å gå inn i GIS-modellen og endre på ulike landskapselementer kan man se hvordan dette påvirker de økologiske distansene mellom habitatflekkene (åkerholmene). Resultatene (**tabell 5.3.1**) viser hvordan fire slike typer endringer forandret bevegelsesmønsteret til sommerfugler. Jo større utvekslingen av individer mellom habitatflekker er, jo større andel av biotopen blir benyttet, noe som igjen øker sjansen for opprettholdelse av populasjonen.

5.3.6 Hvordan kan resultatene anvendes?

Resultater fra slike studier vil være avgjørende i planlegging, forvaltning og utforming av jordbrukslandskapet. Nylig vedtatte endringer for miljøtilskuddsordninger krever at bønder utvikler miljøplaner på gårdsnivå. Landskapsøkologiske studier som disse vil utgjøre et viktig grunnlag i utviklingen av veiledningsmaterieell for miljøplaner for gårdsbruk samt bevaringsplaner for sårbare arter. De vil også øke forståelsen for hvordan romlige prosesser virker inn på populasjoner og hvilke faktorer som gjør arter sårbare for lokal og regional utryddelse (**figur 5.3.3**).

Tabell 5.3.1. Resultater av landskapsendringer for ulike scenarier som øker eller reduserer mengden av lineære habitater i jordbrukslandskap og dermed også i hvor stor grad habitatflekker er bundet sammen (økologisk distanse). - Results of landscape changes for various scenarios that increase or decrease the amount of linear habitats in agricultural landscapes and thereby the connectivity between habitat patches (ecological distances).

Scenario	Endringene	Resultatet
Storskala landbruksintensivering	All infrastruktur og alle korridorer fjernet fra landskapet.	96 % av de økologiske distansene mellom habitatflekker økte for sommerfuglene
Småskala landbruksintensivering	Halvparten av alle korridorer mellom åkrer fjernet	13 % av de økologiske distansene økte for sommerfuglene
Modning i landskapet	All skog i ulike suksesjonsfaser ble regenerert til hogstmoden skog	Hadde ingen effekt på sommerfuglenes kostnad med å ta seg mellom åkerholmene
Landskapsforbedring	Alle grenser i dyrket mark (som representerer overgangssoner mellom ulike avlinger) ble restituert til gressbevokste korridorer	79 % av de økologiske distansene avtok for sommerfuglene

**Figur 5.3.3**

Hovedmomenter for vurdering av overlevelse for sommerfuglpopulasjoner. - Major factors affecting the survival of butterfly populations on farmland.

Rammeartikkel 5.3.1

Noen økologiske definisjoner

Biotop: et område av naturen karakterisert ved nokså ensartet utforming, klima og vegetasjon.

Fragmentering: oppdeling av en tidligere sammenhengende enhet i stadig mindre og mer isolerte deler; både biotoper, habitater og bestander kan bli fragmentert.

GIS: Geografiske informasjonssystemer; system for forvaltning, presentasjon og analyse av stedfestet digital informasjon i form av databaserte kart.

Habitat(flekk): et leveområde for en dyre- eller plantart, karakterisert ved mer eller mindre ensartete egenskaper.

Kilde-sluk-modellen: gjelder for arter som har leveområder av varierende kvalitet; i kildehabitatene er artenes forplantning og overlevelse så god at det produseres et overskudd av

individer; slukhabitatene er så dårlige at bestandene ikke kan opprettholdes.

Korridor: et lineært landskapselement som forbinder restbiotoper eller andre naturpregete biotoper med hverandre; typisk er kantsoner mellom åkrer og langs veier og bekker; *spredningskorridorer* fungerer i hovedsak som transportkanaler for spredning av arter mellom andre restbiotoper; *habitatkorridorer* eller *lineære leveområder* kan derimot utgjøre egne leveområder for arter.

Landskapsstruktur: landskapets romlige (geografiske) mønster av ulike landskapselementer og prosesser.

Metapopulasjoner: *populasjon* (= *bestand*) bestående av mange små populasjoner fordelt på flere isolerte leveområder i et landskap; individene i et leveområde har en viss, men begrenset mulighet til å spre seg til andre leveområder.

5.4

Artssammensetning og beitetrykk på savanne

Christina Skarpe

Store planteetere er avhengig av et variert miljø for å tilfredsstille sine behov for føde, vann, hvileplasser, reproduksjon og skjul for vær og rovdyr. Næringstilgangen, det vil si tilgangen på føde av høy kvalitet, er ofte bestemmende for habitatvalget, men vann kan i noen økosystemer være enda viktigere. Store planteetere beiter selektivt på ulike nivåer fra region til landskap, vegetasjonstype, planteart, planteindivid og ned til det enkelte bitt. De er derved avhengige av et heterogent miljø, og kan også selv bidra til at miljøheterogeniteten øker eller avtar.

5.4.1 Store planteetere og deres miljø

På regional skala har ressursrike områder vist seg å ha større bestander av store planteetere enn ressursfattigere områder. Den naturlige tettheten av store, ville planteetere (for eksempel elefant og kudu-antilope, jf. **foto**) på Afrikas tørre og halvtørre savanner har vist seg å øke lineært med nedbøren, i hvert fall i områder der dyrene har tilgang til drikkevann. På den andre siden er de tørre savannene generelt mer næringsrike enn de fuktige. De har en mer næringsrik vegetasjon og de utnyttes mer intensivt av store planteetere. På en mindre skala, der ett og samme dyr kan velge



Foto: Christina Skarpe

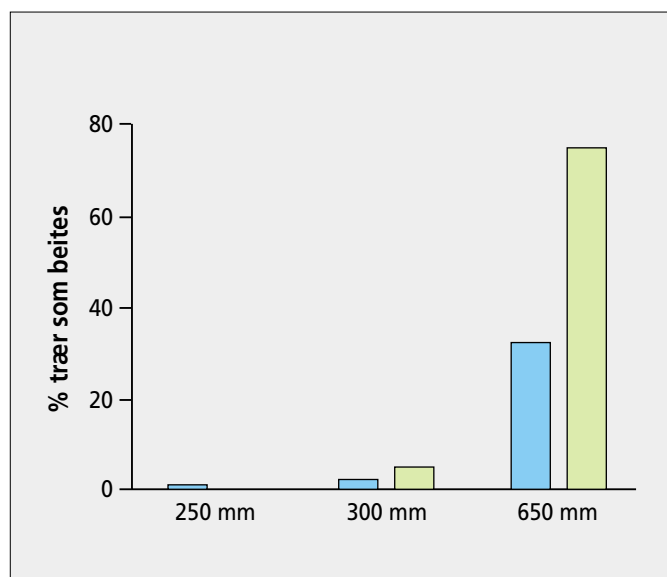
habitat og føde, foretrekkes næringsrike områder, og dyrene tilbringer mest tid der, selv om en stor del av føden i visse system må tas fra fattigere områder. Dyrene foretrekker å beite visse plantearter mer enn andre, selv om slike preferanser kan veksle en del over tid og mellom områder, og enkelte planteindivider kan beites hardt mens naboplanter av samme art kan forbli urørte.

5.4.2 Kvistbeite fra halvørken til tørr skog

Studier vi har gjort i Kalahari, Botswana, viste at beitetrykket av store, ville planteetere på tynne kvister av trær og busker (heretter kalt trær) økte kraftig langs en 800 km lang nedbørgradient fra ca 250 mm gjennomsnittlig årsnedbør i søndre Kalahari til ca 650 i nordre Kalahari. Ved 250 og 350 mm nedbør ble mindre enn 1 % av de tilgjengelige kvistene beitet og mindre enn 6 % av trærne, mens ved 600 mm nedbør ble mer enn 20 % av kvistene og 30-75 % av trærne beitet (**figur 5.4.1**).

Resultatene støtter altså ikke teorien om høyere beitetrykk i tørre, næringsrike savanner. Den kraftige økningen av kvistbeite på den mest fuktige lokaliteten kommer sannsynligvis av at dyrene der har tilgang til permanent overflatevann, hvilket mangler på de tørrere lokalitetene. Tilgangen på drikkevann gir forutsetninger for en både arts- og individrikere gruppe av store kvistbeitere.

Det var liten forskjell i beitetrykket mellom de to tørre studieområdene og utnyttelsesgraden var lav. En bidragende årsak til dette kan være at mesteparten av beitingen ikke skjer i de sanddekte savannene som utgjør mer enn 99 % av landskapet, men i spesielt foretrukne, næringsrike områder.



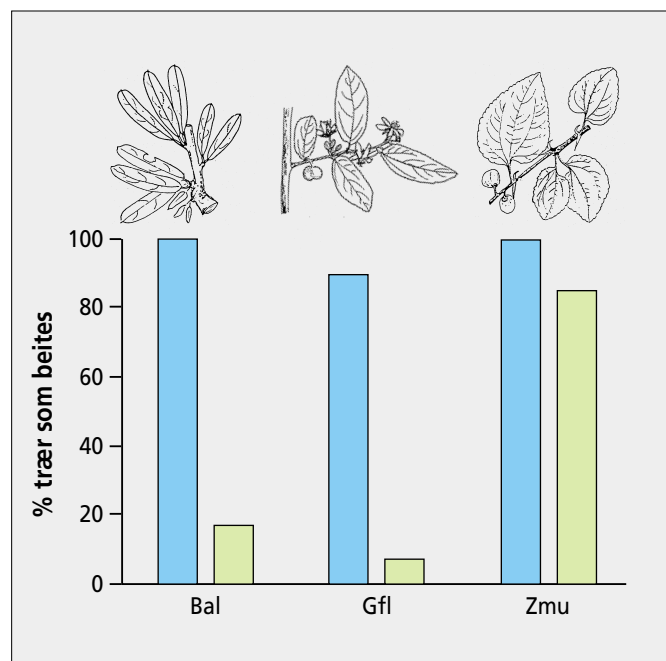
Figur 5.4.1

Andel trær som beites langs en nedbørgradient. Data fra 2 prøvelfelt à 1 ha ved ca 250, 300 og 650 mm årsnedbør. (Ett av feltene ved laveste nedbør hadde nær 0 % av trærne som var beitet.) – Browsing pressure (% trees browsed) along a precipitation gradient. Data from 2 plots à 1 hectare at approximately 250, 300 and 650 millimetre annual precipitation. (One plot at the lowest precipitation had nearly 0 % trees browsed.)

5.4.3 Hvilke områder foretrekkes i heterogene landskap?

Kalahari består av flate, sanddekte savanner med spredte 'pans' innimellom. En 'pan' er en grunn forsenkning med mineralrik leirbunn, fra noen hundre meter til noen kilometer i diameter. Omkring hver 'pan' fins det relativt mineralrik vegetasjon. I de tørrere delene av den studerte nedbørgradienten var kvistbeitet ved 'pans' mer enn 20 ganger mer intensivt enn på den omkringliggende savannen, og 5-10 ganger høyere andel av trærne var beitet (**figur 5.4.2**). På en topografisk mer variabel og fuktigere savanne i sydøstre Botswana, Mokolodi, sammenliknet vi kvistbeite i tre vegetasjonstyper. En klar preferanse ble funnet for én av typene, selv om forskjellen mellom de ulike typene var mindre enn den mellom 'pans' og tørr savanne. Den foretrukne vegetasjonstypen ble ut fra markforhold og topografi antatt å være den mest næringsrike.

I landskapsskala ble altså i begge tilfeller den mest nærings- og mineralrike vegetasjonen foretrukket. 'Pans' utgjør en svært liten del av Kalahari og den foretrukne vegetasjonstypen i Mokolodi var også den med minst utbredelse i landskapet. I begge tilfeller hadde den foretrukne vegetasjonen en større andel trær med forsvaret mot planteetere (tagger eller kjemiske stoffer) enn den omkringliggende vegetasjonen. Disse resultatene støtter opp om nye teorier om beiteseleksjon og planters forsvar mot planteetere, relatert til uvanlighet og tilgjengelighet. Det kan ikke utelukkes at de store planteetere selv bidrar til økt sirkulasjon av næringsstoffer og høyere fødekalitet i disse områdene.



Figur 5.4.2

Beitetrykk (% trær som beites) på tre arter: *Boscia albitrunca* (Bal), *Grewia flava* (Gfl) og *Ziziphus mucronata* (Zmu) ved 'pans' (mørkegrønn) og på åpen savanne (lysegrønn). – Browsing pressure (% trees browsed) on three species: *Boscia albitrunca* (Bal), *Grewia flava* (Gfl) and *Ziziphus mucronata* (Zmu) near pans (dark green columns) and on open savanna (light green columns).

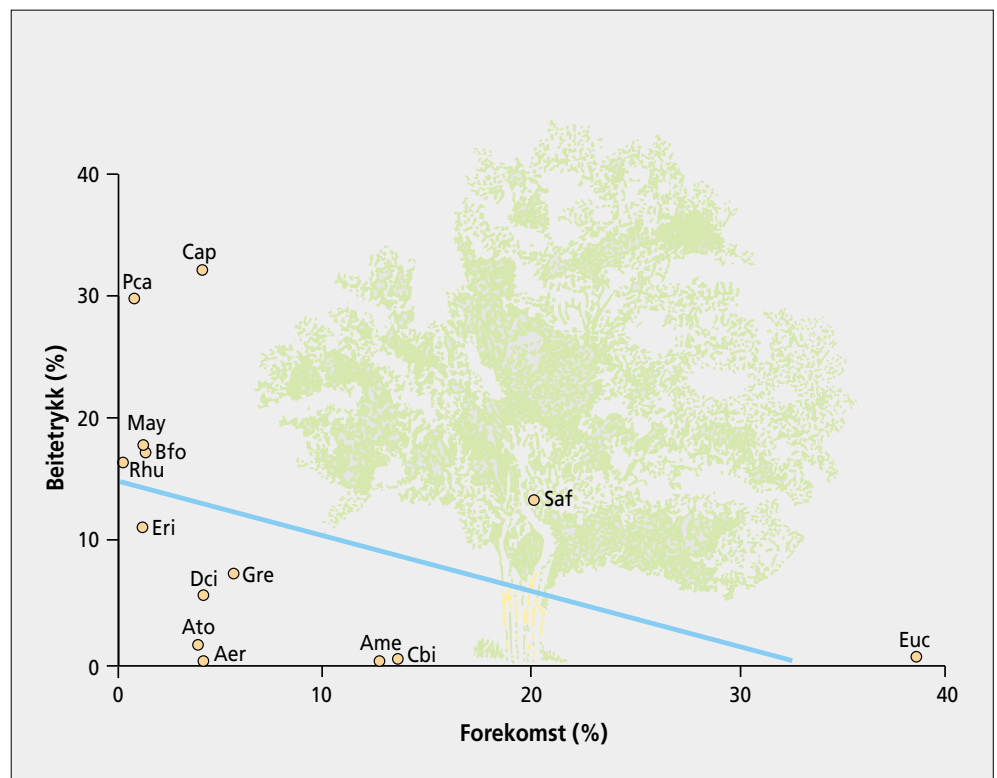
5.4.4 Ulike arter på menyen

Ofte er det ulike trearter som foretrekkes for bladbeite og kvistbeite. I denne undersøkelsen sammenliknet vi kvistbeitet i Mokolodi mellom ulike arter innen hver vegetasjonstype og over hele området (**figur 5.4.3**). Antall bitt per art per areal gir en oppfatning av artens kvantitative betydning for planteeterne. Andelen skudd som beites på en planteart viser hvilket beitetrykk trærne utsettes for, mens forholdet mellom artens andel av samtlige beitede skudd og artens andel av det totale antall skudd i området, viser relativ utnyttelse av plantearten eller med andre ord en samlet preferanse for alle kvistbeitere i området.

Det største antallet bitt ble tatt fra *Combretum apiculatum*, som var den vanligste arten. Beitetrykket over hele området var derimot lavt på denne arten. Beitetrykket varierte kraftig mellom artene, fra at mindre enn 1 % til 30 % av skuddene ble beitet. De artene som hadde høyt beitetrykk tenderte også til å være de mest foretrukne. Det var forskjeller mellom de ulike vegetasjons-

typene både i tilgjengelige arter og i utnyttelsen av de samme artene. Arter som var uvanlige i en vegetasjonstype tenderte til å være mer foretrukket enn de vanlige, og en art som var vanlig i en vegetasjonstype, for eksempel *Combretum apiculatum*, var lite utnyttet der mens den var høyt foretrukket i den vegetasjonstypen der den var minst vanlig. Taggete arter og eviggrønne arter, som har kjemisk forsvar, ble mindre beitet enn andre arter.

Undersøkelsen støtter teorier om et hierarkisk næringsøk hos store planteetere. Valget av beiteart ble truffet innenfor en valgt vegetasjonstype og ikke over hele området. Preferansen for uvanlige arter kan forklares av to ulike teorier, som henholdsvis hevder at dyrene trenger å blande føde fra mange plantearter for 1) å få en balansert diett eller 2) å "spe ut" ulike skadelige forsvarsstoffer hos plantene. Fysiske forvarsmekanismer som tagger av ulike typer gjør at beitingen går senere, noe som minsker det totale konsumet. De karbonbaserte forsvarsstoffene, som er vanligst i dette miljøet, kan heller ikke helt hindre beiting, men gjør at dyrene bare kan ta en begrenset mengde av plantearten.



Figur 5.4.3

Forholdet mellom beitetrykk og planteartenes forekomst i den hardest beitede vegetasjonstypen i Mokolodi. Artene er: *Combretum apiculatum* (Cap), som her er relativt uvanlig og hardt beitet, *Pappea capensis* (Pca), *Maytenus* sp. (May), *Boscia foetida* (Bfo), *Rhus leptodictya* (Rhu), *Ehretia rigida* (Eri), *Grewia* spp. (Gre), *Dichrostachys cinerea* (Dci), *Acacia tortilis* (Ato), *Acacia erubescens* (Aer), *Acacia mellifera* (Ame), *Carissa bispinosa* (Cbi), *Spirostachys africana* (Saf) og *Euclea* spp. (Euc), en eviggrønn, vanlig og lite beitet art. – Relationship between browsing pressure and plant species abundance in the most severely browsed vegetation type in Mokolodi. The species are: *Combretum apiculatum* (Cap), which is uncommon and relatively heavily browsed here, *Pappea capensis* (Pca), *Maytenus* sp. (May), *Boscia foetida* (Bfo), *Rhus leptodictya* (Rhu), *Ehretia rigida* (Eri), *Grewia* spp. (Gre), *Dichrostachys cinerea* (Dci), *Acacia tortilis* (Ato), *Acacia erubescens* (Aer), *Acacia mellifera* (Ame), *Carissa bispinosa* (Cbi), *Spirostachys africana* and *Euclea* spp. (Euc), an ever-green, common and lightly browsed species.

5.4.5 Valg av individuelle trær

Selv innen en planteart foretrekker dyrene å beite av visse individer mens andre kan forbli mer eller mindre urørte. Årsaken kan for eksempel være forskjeller i næringsinnhold, kjemisk forsvar eller fysisk tilgjengelighet.

I denne undersøkelsen hadde forskjeller i høyde mellom individer innen en planteart ikke noen entydig sammenheng med beitetrykk. Derimot fant vi en sammenheng mellom tidligere og aktuelt beite. Et tre som hadde blitt beitet tidligere år hadde større sannsynlighet for å bli beitet enn et tidligere ubeitet nabotre. Til og med beitetrykket var større på individer som var beitet tidligere, enn på tidligere ubeitete individer.

Et høyere beitetrykk på store individer enn på små kan forventes ut fra teorier om at unge individer har et sterkere kjemisk forsvar enn eldre, men dette kunne ikke bekreftes i denne undersøkelsen. Et tre som beites reagerer med både morfologiske og kjemiske forandringer. Etter den klassiske teorien om induert forsvar skulle planten reagere med økt forsvar, og altså bli usmakelig. Mange nyere studier har i stedet funnet at trærne kan svare på kvistbeite med større (men ofte færre) skudd med høyere næringsinnhold og lavere innhold av forsvarsstoffer, og altså bli mer smakelige for dyrene. Resultatene fra denne undersøkelsen støtter derfor den sistnevnte teorien.

5.4.6 Eksperimentelt beite

For å studere nærmere trærnes svar på kvist- og bladbeite, og planteeternes svar på trærnes respons, utførte vi noen eksperimenter i samarbeide med forskere fra Sveriges Lantbruksuniversitet. I to eksperimenter i Mokolodi har vi klippet skudd (simulert kvistbeite) og kappet stammer (simulert for eksempel brann eller elefantbeite), og studert trærnes respons og beitetrykk et år etter behandlingen. Responsen varierte mellom artene, men ofte svarte trærne med å lage større men færre skudd. Beitetrykket økte sterkt, noe som støtter resultatene fra våre observasjonsstudier. Responsen på simulert bladbeite var mer variabel, noe som tidligere er funnet i tempererte områder. Vi har også gjort eksperimenter med simulert kvistbeite under mer kontrollerte betingelser med dyrkede trær av de aktuelle artene og med analyser av morfologiske og kjemiske forandringer. Videre har vi gjort preferanseforsøk der geiter tilbys ulike kvistmateriale fra eksperimentelt behandlede trær. Betydningen av tagger av ulike slag er også testet i forsøk med geiter. Disse eksperimentene er ennå ikke avsluttet.

5.5

Eksperimentell fragmentering av barskog

Frode Ødegaard, Bjørn Åge Tømmerås og Bodil Wilmann

De siste 40 år har størstedelen av de norske barskogene blitt drevet for å oppnå maksimal produksjon. Dette har i praksis vært nesten ensbetydende med flatehogst. Konsekvensene av denne driften er nedkortet omløpstad og store landskapsendringer. Norske barskoger er i dag et fragmentert landskap av ulike skogtilstander, der arealer med gammel og døende skog kun finnes i små avgrensede arealer. Hovedmålet med dette prosjektet har vært å undersøke hvordan utvalgte organismegrupper i granskog påvirkes gjennom eksperimentelt å fragmentere skogen.

Fragmentering av habitater anses som en av hovedtruslene mot populasjoners levedyktighet og økosystemers funksjonsevne. Teoretiske og empiriske studier har dokumentert at fordelingen av habitattyper i landskapet kan ha betydning for populasjonsdynamikken og faren for utdøing hos enkelte arter. Sannsynligheten for utdøing ventes å øke med avtagende populasjonsstør-

relse. Det kan skiller ut tre hovedgrupper for hvordan populasjoner kan påvirkes av habitatfragmentering:

- **Arealeffekt:** Fragmentering fører til at totalarealet av habitatet reduseres. Dette kan medføre reduserte populasjonsstørrelser og dermed økt risiko for lokal utryddelse.
- **Kanteffekt:** Når habitatet fragmenteres, blir fragmentene eksponert for miljøforholdene til andre økosystemer. Slike kanteffekter medfører at mikroklimaet i kanten av et habitat blir forskjellig fra kjernen av habitatet, noe som kan påvirke flora og fauna.
- **Isoleringseffekt:** Fragmentering medfører at små habitatflekker blir mer eller mindre isolert fra hverandre. Lokal utryddelse i en habitatfleck vil dermed med mindre sannsynlighet bli kompensert av rekolonisering fra andre habitatflekker.

De fleste studier som omhandler effekter av habitatfragmentering på artsdiversitet, har også inneholdt arealreduksjon av noen habitattyper. Dette gjør det vanskelig å skille effekten av arealre-



Foto: Odd Terje Sandlund

duksjon fra effekten av økt fragmenteringsgrad pga en positiv sammenheng mellom artsantall og arealstørrelse. Et stort poeng med dette studiet har vært å kontrollere for arealreduksjon gjennom å undersøke fragmenteringseffekter på organismer i den gjenværende delen av skogen.

Hovedmålet med prosjektet har vært å undersøke hvordan utvalgte taksa (fugler, karplanter, moser, biller og parasittveps) i boreal granskog påvirkes av habitatfragmentering. Artssammensetningen og dominansforhold mellom arter i skog påvirkes av habitattendringer. Ved eksperimentelt å fjerne skog i et stor- og et småskalafragmentert mønster, var det mulig å teste effekter av ulike typer habitatfragmentering for å hindre reduksjon eller ødeleggelse av deler av biodiversiteten i boreale granskoger. Prosjektet har spesiell fokus på inngrep i barskog i kystgranskogområdet. Forsøksområdet på ca 1 km² lå i kystgranskog i Mosvik kommune i Nord-Trøndelag.

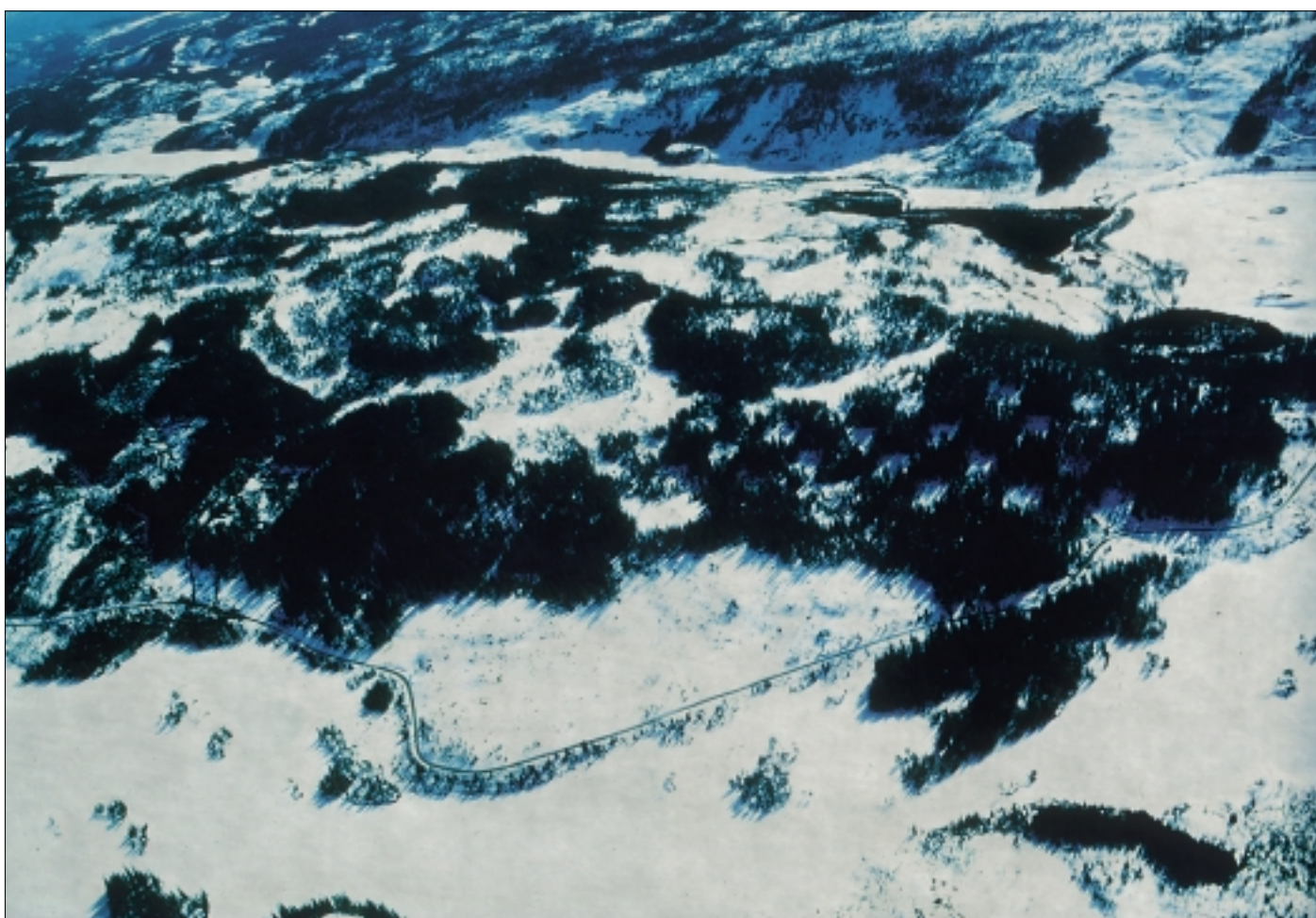
Forsøket foregikk fra 1994 til 1997. Vinteren 1995/96 ble tre flater á 150 x 150 m hugget i en storskalafragmenteringsdel, og 23 flater á 40 x 40 m i en småskalafragmenteringsdel (**figur 5.5.1**). Dette utgjorde omlag halvparten av kubikkmassen i de to fragmenteringsdelene. En kontrolldel ble satt igjen urørt. Temperatur-

og fuktighetsmålinger, fangst av virvelløse dyr, vegetasjons- og strukturanalyser samt taksering av fugler er utført etter metodikk med faste prøveflater. Disse flatene lå både i kontrollfeltet og i den gjenværende delen av skogen som inneholdt trær i de fragmenterte feltene.

5.5.1 Blåbær går tilbake

Klimatisk har forsøksområdet en svak oseanisk påvirkning og består for det meste av skog på frisk til våt, middels næringsrik grunn med en bregnerik vegetasjon (småbregne- og storbregneskog). Ren blåbærskog er det lite av og da mest i litt bratte, noe tørrere partier. Området er gjennomskåret av fuktige partier med fattig og rik sumpskog. I alt 65 arter av karplanter og 55 arter av moser ble identifisert i de faste prøverutene. I tillegg ble det funnet 30 karplanter og 61 mosearter i området. Laven lungenever (*Lobaria pulmonaria*) var vanlig på selje. Lavarter som er tilknyttet kystgranskogen ble ikke funnet.

En mulig effekt av hogsten er at gjenveksten og innvandringen av arter starter i den gjenværende skogen. Ingen slik trend ble funnet fra 1995 til 1997. Siden vegetasjonen på kort sikt ofte vil



Figur 5.5.1

Flyfoto som viser forsøksfeltet i Mosvik kommune i Nord-Trøndelag etter eksperimentell fragmentering av skogen. – Aerial photo of the experimental area in Mosvik municipality, County of Nord-Trøndelag, following experimental fragmentation of the forest. (Foto: Bjørnar Wiseth).

være preget av mer eller mindre tilfeldige endringer, er dette rimelig. Blåbær (*Vaccinium myrtillus*) var den arten som tydeligst reagerte på de endrete forholdene. Allerede sommeren 1996 var bladmengden svært redusert i mange av rutene i de to fragmenterte feltene. Sommeren 1997 ble det i tillegg observert en del døde skudd. Denne nedgangen kan være rent midlertidig, for samtidig ble det registrert en god del nyetablering og nyskudd. Reduksjonen av blåbær har skapt åpninger for andre planter, hvilke arter vil bli være avhengig av frøbankens sammensetning og den vegetative kapasiteten til de tilstedeværende artene.

Mulige effekter av hogsten på vegetasjonen etter de første to årene, dvs korttidseffekter, ble studert ved å sammenligne artenes endring i antall småruter (à 0,06 m²) de forekommer i og hvor stabile artene er i rutene, dvs i hvilken grad de fantes i samme smårute begge årene. Etter fragmenteringen viser skogvegetasjonen i kontrollfeltet størst stabilitet. Analyser viser at de fleste artene har ingen eller liten endring i antall småruter de forekom i her. I de fragmenterte feltene er forholdet annerledes. I både blåbær- og bregnerik vegetasjon var det signifikant større tilbakegang enn framgang mht. antall småruter artene forekom i. Denne korttidseffekten var størst i det småfragmenterte feltet (**figur 5.5.2**). Felles for de to fragmenterte forsøksfeltene er at det i den bregnerike vegetasjonen var en større andel arter med svak nedgang enn andelen arter som var konstante. De artene som finnes i nesten alle rutene er mest stabile også i de fragmenterte feltene.

Vegetasjonsutviklingen videre i de gjenstående teigene kan gå i flere retninger. De påviste forholdene kan vise seg å være enten rent midlertidige endringer eller starten på en suksesjon med irreversible vegetasjonsendringer som resultat. I det første tilfellet vil artssammensetningen bli den samme som tidligere etter en tilpassing til de nye økologiske forholdene. Disse vil kunne bli skapt bl a av de nye, bedre tilpassede individene av blåbær som har vokst opp. Om inngrepet resulterer i irreversible vegetasjonsendringer, kan bare avgjøres med framtidige analyser og under forutsetning av at den gjenstående skogen får være urørt. At effekten etter to år var størst i det småfragmenterte feltet, innebærer ikke nødvendigvis at de største endringene vil komme her. De små hogstflatene på 40 x 40 m vil kunne lukke seg raskere enn de større, og dette vil kunne motvirke effekten av de små skogteigene. De større hogstflatene vil derimot kunne påvirke utviklingen i den nærliggende skogen over lengre tid.

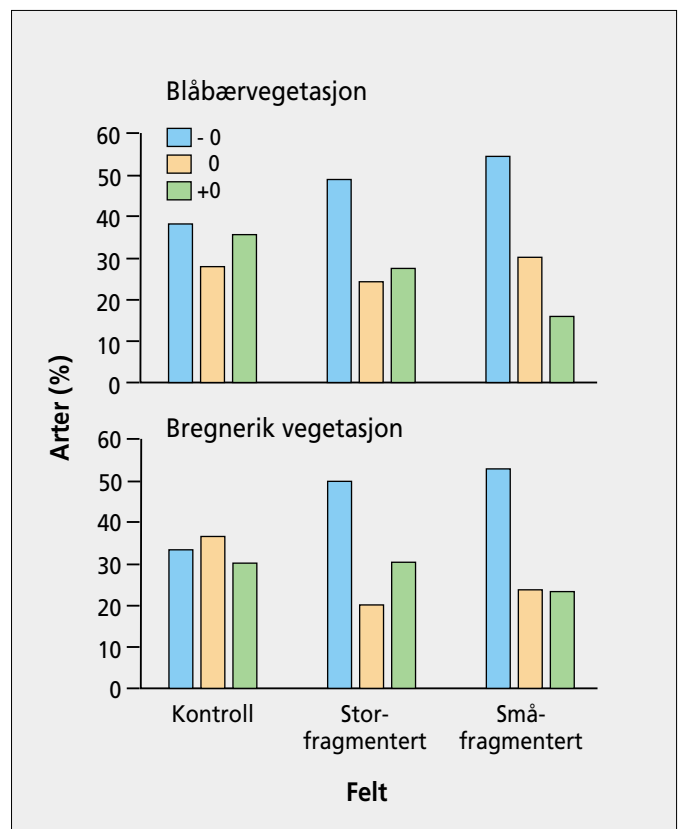
5.5.2 Tørrere miljø og mer barkbiller

De tre typene av insektfeller som ble brukt, vindusfeller, barberfeller og malaisetelt, fanger store mengder insekter. Det totale materialet i den foreliggende studien består av 83 600 individer av biller fordelt på 409 arter og 63 000 individer av parasittveps fordelt på 20 familier (se **kapittel 4.2**). Dette gir et godt grunnlag for å undersøke korttidseffekter av fragmenteringen for disse gruppene.

Hos billene er det påvist korttidseffekter av fragmentering både på samfunnsnivå og på artsnivå. Generelt kan vi si at de mest påfallende effektene ble påvist i det småfragmenterte feltet der billesamfunnet utviklet seg til å domineres av arter som har sitt opti-

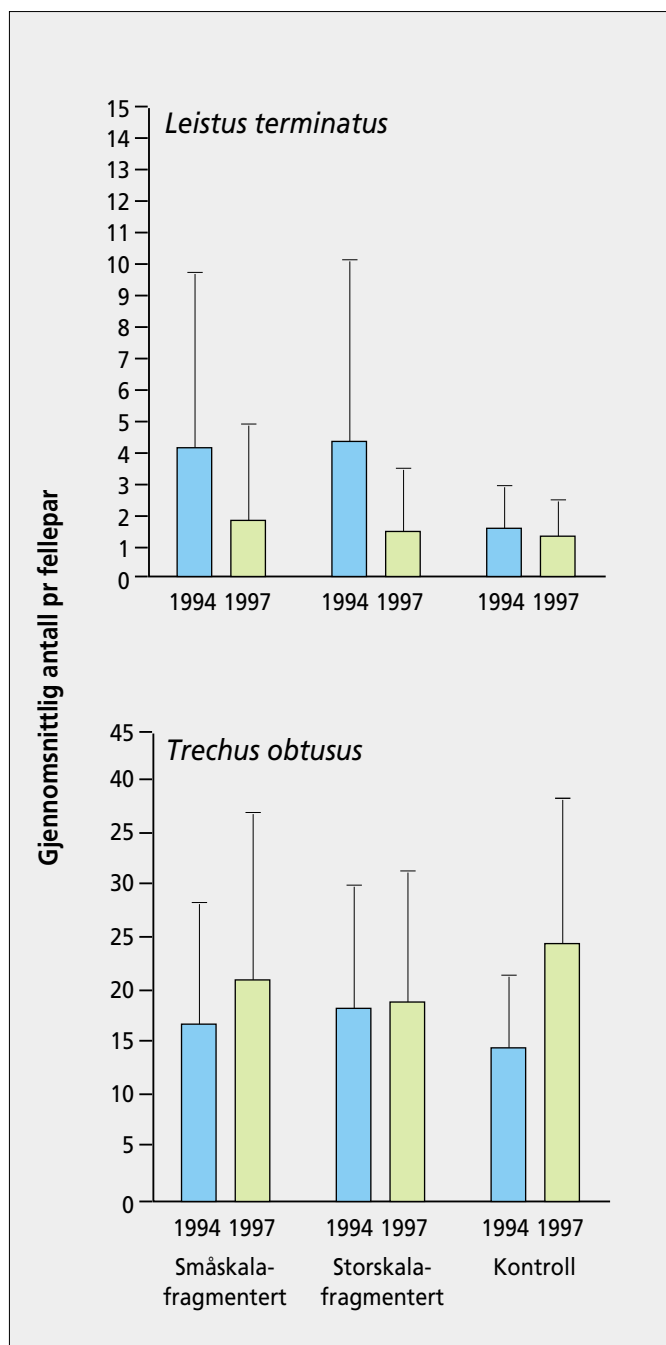
mum i tørrere og mer åpen vegetasjon. Samtidig så vi en signifikant tilbakegang i forhold til kontrollfeltet hos enkelte arter som var knyttet til fuktige habitater, som f eks løpebillene *Leistus terminatus* og *Trechus obtusus* (**figur 5.5.3**). Et interessant trekk er at disse to artene ikke ble påvist i granskog i Lierne i Nord-Trøndelag, et område i overgangen mot kontinental vegetasjon. Dette kan indikere at arter som har høye krav til fuktighet, og som har sin hovedutbredelse i kystområder, vil være sensitive for fragmentering og andre inngrep som innebærer tørrere forhold i skogbunnen.

Artsgrupper som er knyttet til habitater som blir mer vanlige etter fragmentering, viste en signifikant økning etter fragmentering. Dette gjaldt f eks barkbillene *Trypodendron lineatum* og *Hylastes cunicularius*. Barkbillene prefererer trevirke i tidlig nedbrytningsfase. De artene som kan leve av restmaterialet på hogstflatene forventes derfor å bli mer tallrike. Hogsten i seg selv medfører også frigivelse av kjemiske stoffer som er viktige signalstoffer for barkbiller. Muggbilleren *Cryptophagus abietis* som lever av mugg-



Figur 5.5.2

Andel arter (%) som har et redusert antall småruteforekomster (-), er konstant (0) eller har et økt antall småruteforekomster (+) i 1997 i forhold til 1995. a) Blåbærvegetasjon (A4b), basert på en stasjon pr. forsøksfelt. b) Bregnerik vegetasjon (Ab5 - C1), basert på 3-4 stasjoner pr. forsøksfelt. - Percentage of the species which have a reduction of microplot occurrences (-), constant microplot occurrences (0) or an increase of microplot occurrences (+) in 1997 in relation to 1995. a) Bilberry woodland (A4b), based on one station per experimental area. b) Fern-rich woodlands (Ab5 - C1), based on 3-4 stations per experimental area.



Figur 5.5.3

Gjennomsnittlig antall individer (+ 1 SD) av løpebillene *Trechus obtusus* og *Leistus terminatus* fanget per barberfellepar i hvert behandlingsfelt før (1994) og etter (1997) eksperimentell fragmentering i forsøksområdet i Mosvik. – Mean number of individuals (+ 1 SD) of the carabid beetles *Trechus obtusus* and *Leistus terminatus* captured per pair of barber traps in each experimental area before (1994) and after (1997) fragmentation of the Mosvik study area.

sopp i granbar, viste også en økning etter fragmentering. Det var også generelt høyere svermeaktivitet i de fragmenterte områdene sammenlignet med kontrollfeltet.

Korttidseffekter av fragmentering hos parasittveps er vanskelig å påvise på familienivå. Familien Scelionidae viste likevel en så kraftig tilbakegang i de fragmenterte feltene at det er rimelig å anta at en eller to dominerende arter har vist en kraftig negativ respons på fragmenteringen. Disse parasittvepsene er i all hovedsak eggnyltere hos biller.

Effekter som skyldes endrede abiotiske forhold i nærheten av hogstflatene er mest nærliggende å tolke som kanteffekter mens endret habitattilgang kan tolkes som arealeffekter. Fragmenteringseffekter som er viktige i forhold til bevaring av biologisk mangfold er i all hovedsak såkalte isoleringseffekter. Det vil si at avstanden mellom aktuelle habitater for spesialiserte arter blir for stor til at kontinuiteten i populasjonene kan opprettholdes. For å kunne si noe om slike effekter, kreves langtidstudier med fokus på rødlistearter eller arter som lokalt kan betraktes som truede eller sårbare. Dette vil i all hovedsak være snakk om arter med ulikt leveste i tilknytning til senere suksesjonsstadier i nedbrytningen av død ved.

5.5.3 Liten effekt på fugler

Totalt er det i sesongene 1994-1997 registrert 56 fuglearter i takseringsområdet. Av disse er 29 konstatert hekkende og ytterligere 9 er mulig/sannsynlig hekkende. Antall hekkende par totalt hadde en markert nedgang på omlag 20% i begge feltene i 1996 i forhold til 1995. Variasjonen mellom artene er stor. Eksempelvis økte antall bjørkefinkpar sterkt i begge feltene. Dette skyldes trolig et meget godt frøår på gran. Også andre frøspisere som gran-korsnebb, grønnsisik og gråsisik var tallrike i 1996. Andre arter som gjerdesmett, jernspurv, rødstrupe, måltrost, rødvingetrost, løvsanger, fuglekonge og bokfink hadde en markert nedgang i feltene. Fragmenteringen ser ut til å ha påvirket fuglefaunen i liten grad.

5.5.4 Truede og sårbare arter

Områdets fuktighet og innslag av løvtrearter, bl a selje (*Salix caprea*), sammen med forekomsten av død ved gjør at skogen oppfyller mange kryptogamers krav til voksested og bestandsklima. Fire hensynskrevende arter av levermoser; råteflik (*Lophozia ascendens*), stubbeflak (*Calypogeia suecica*), pusledraugmose (*Anastrophyllum hellerianum*) og fauskflik (*Lophozia longiflora*) ble funnet i forsøksområdet. Alle fire er ansett å være truet av moderne skogsdrift. Det virker som om artene ikke ble særlig påvirket av den eksperimentelle hogsten, men det kan skyldes rikelig tilgang på dødt trevirke med egnet kvalitet.

Selv om det ikke ble observert noen effekt av fragmenteringen på de fire hensynskrevende levermoseartene etter to år, kan eventuelle langtidseffekter oppstå. Det er rimelig å anta at enkelte av artene kan få problemer med å opprettholde levedyktige populasjoner dersom ikke tilgangen på død ved blir jevn over tid. Det er likevel mulig at alle artene kan håndtere den fragmenteringen

som er påført skogen i forsøksområdet, forutsatt at gjenstående skog forblir urørt og tilgangen på død ved blir jevn.

Edderkoppene ser ut til å være den mest interessante dyregruppen i studieområdet sett fra en bevaringsbiologisk synsvinkel. Det er til sammen funnet 6 arter av edderkopper fra området som er foreslått rødlistet. Flere av disse regnes som sårbare for moderne skogsdrift i Sverige og mange av dem har ikke vært registrert i Norge på vel 100 år. Dette gjelder bl a hjulspinnere (Araneidae): *Araneus nordmanni*, *A. saevus* og *Gibbaraneae omoeda*. Det er sannsynlig at disse artene krever større områder med eldre bartrær, men vi kjenner lite til deres livssyklus og nøyaktige økologiske krav.

Kun 2 rødlistearter av biller ble påvist i løpet av studiet. Den hensynskrevende arten *Agathidium pallidum* (Leiodidae), er tidligere funnet i tresopp på bjørk og bartrær. Kortvingen *Placusa incompleta* (Staphylinidae), krever overvåking og finnes under bark på bartrær hvor den lever av sopp. Mosvik-lokaliteten representerer én av kun få kjente lokaliteter for disse to artene. Det kan virke noe overraskende å finne bare to rødlistearter av biller i et område med tilsynelatende gode forhold for spesialiserte og sjeldne billearter. Det er flere årsaker til dette. For det første er det sannsynligvis et reelt bilde at det er få rødlistearter pga klimatiske og biogeografiske årsaker. De fleste rødlistearter av biller i barskog er knyttet til områder med høye sommertemperaturer, f eks mer kontinentale skoger eller lavereliggende områder på Østlandet. Sannsynligvis er det andre organismegrupper enn biller som dominerer nedbrytningen av trevirke i suboseaniske barskoger med relativt mye sommernedbør. For det andre er rødlisteartene ofte svært vanskelig å påvise, spesielt når fellene er satt opp tilfeldig. Disse artene er ofte svært fåtallige og lokale og finnes bare i spesielle habitater. Å påvise slike arter krever ofte målrettede artsvisesøk som forutsetter inngående kjennskap til artenes biologi. Derfor er det fullt mulig at mange sjeldne arter er oversett selv om nærmere 84 000 billeindivider ble bestemt. En tredje mulighet er at mange rødlistearter allerede har forsvunnet fra området pga at den nærliggende skogen har blitt drevet intenst i så lang

tid at det har oppstått kontinuitetsbrudd i habitater for krevende arter. I så tilfelle vil de mest alvorlige fragmenteringseffektene på den trelevende billefaunen allerede ha funnet sted. Hvis dette er riktig, vil vi selvfølgelig ikke kunne påvise disse effektene i dag i mangel på et opprinnelig kontrollområde.

Et av de store problemene med utvelgelse av forsøksområde til denne undersøkelsen var nettopp å finne et område som var urørt og så stort at en kunne forvente et opprinnelig artsinventar. Den generelle oppfatningen etter denne undersøkelsen er likevel at biller ikke er en spesielt viktig taksonomisk gruppe i bevaringsbiologisk sammenheng i suboseaniske barskoger i Trøndelag, til forskjell fra andre grupper som moser, lav og edderkopper.

5.5.5 Konklusjon

Denne eksperimentelle fragmenteringen foregikk i en oseanisk, bregnedominert granskog med to typer relativt små hogstflater. I sum kan vi si at kortidseffekter av eksperimentell fragmentering har lite å si for dynamikken og artssammensetningen i de gjenværende skogteigene i dette forsøksområdet. Selv om det etter to år er påvist effekter av hogsten i de gjenstående skogteigene, er det ikke mulig å si om dette vil være rent midlertidige endringer eller starten på en suksesjon med irreversible endringer som resultat. Om inngrepet resulterer i slike endringer kan bare avgjøres med senere analyser, og under forutsetning av at den gjenstående skogen får være urørt.

Det er sannsynlig at størrelsen på den gjenstående gammelskogen, samt mengde, dimensjon og kvalitet av det virket som legges igjen, har større effekt på artssammensetningen enn hvordan hogsten faktisk foregår. For at rødlisteartene av moser og invertebrater skal klare den fragmenteringen som påføres en skog ved hogst, må den gjenstående skogen være av en viss størrelse og forbli urørt for å sikre jevn tilgang på død ved og kontinuitet i habitater.

5.6

Effekter av rømt laks på villaks

Ian A. Fleming*, Kjetil Hindar, Bror Jonsson og Lars Petter Hansen

*Nåværende adresse: Coastal Oregon Marine Experiment Station, Oregon State University, Newport, OR 97365, USA

Dette studiet dokumenterer økologiske og genetiske effekter av rømt oppdrettslaks på ville bestander. Vi kvantifiserer den reproduktive suksessen hos oppdrettslaks og interaksjoner med vill laks i elven Imsa, 2) identifiserer genetiske effekter av oppdrett på atferd, morfologi og 'fitness' hos avkommet og 3) tester evnen til reproduksjon hos første generasjons kryssninger mellom villaks og oppdrettslaks.

5.6.1 Reproduktiv suksess hos oppdrettslaks og interaksjoner med vill laks i en elv

Hvert år vandrer rømt oppdrettslaks opp i elver over store deler av Nord-Atlanteren, og dette har forårsaket en voksende bekymring for hvordan ville bestander påvirkes. Et storskala forsøk ble derfor

gjennomført for å kvantifisere den reproduktive suksessen hos oppdrettslaks og interaksjoner med villaks i en norsk elv. Kjønnsmoden oppdrettslaks og villaks ble genetisk testet, radiomerket og sluppet opp i elva Imsa.

I elva hadde oppdrettslaks og villaks lignende vandringsmønster og gytelokaliteter, men oppdrettslaks gytt tidligere i sesongen. Hanner av både oppdrettslaks og villaks begynte kurtisering kort tid etter at de ble sluppet opp, men villaks kurtiserte hunner oftere enn oppdrettslaks og fikk gytt mer av den opprinnelige mengden melke. Våre resultater viser klart at oppdrettslaks var konkurransemessig og reproduktivt underlegen den ville laksen, og oppnådde mindre enn en tredjedel av gytesuksessen til vill fisk.

Andelen av ville genotyper relativt til oppdrettsgenotyper blant avkommet (i første leveår) var signifikant forskjellig fra fordelings-



Foto: Roar Lund

en blant gytefisk (figur 5.6.1). Mesteparten av fisken var nå av ren vill avstamning (65%), mens gener fra oppdrettsfisk hovedsakelig kom fra krysninger mellom oppdrettshunner og ville hanner. Vi fant tegn til konkurranse om mat og plass i elva, da det var en betydelig overlapp i dietten til avkom av vill og oppdrettet laks samt krysninger mellom disse. Videre var det indikasjoner på at konkurranse medførte forskjeller i romlig fordeling mellom de ulike typene yngel. Dette kan reflektere raskere vekstrate og derfor større størrelse på avkom fra oppdrettslaks og krysninger. Den totale produksjonen av utvandrende smolt var også redusert, særlig for ville hunner, som produserte 30 % færre smolt enn forventet. Denne reduksjonen var den nest største på 16 år, og oppsto til tross for fravær av konkurranse fra eldre årsklasser av laks (elva var tømt for laks før forsøket startet), noe som burde være gunstig for smoltproduksjonen.

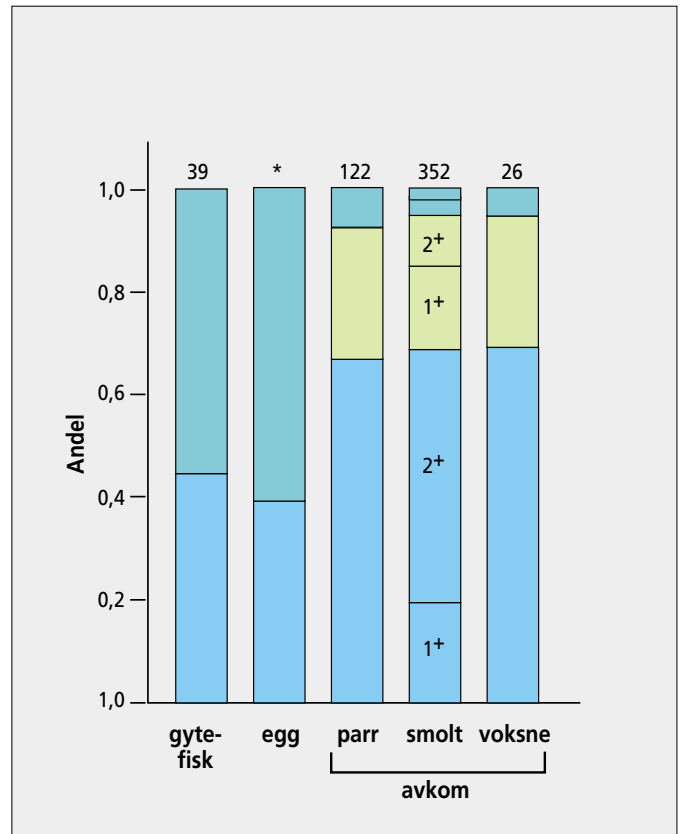
Reproduksjonssuksessen til oppdrettslaks, målt over én generasjon (voksen til voksen) var 16 % av den hos villfisk (figur 5.6.1). I løpet av 1990-åra har rømt oppdrettslaks utgjort 20-40 % av laksen som er registrert over store områder av Nord-Atlanteren, og mer enn 80 % av laksen i enkelte norske bestander. Dette vil få store genetiske konsekvenser for de ville laksebestandene, som etter hvert vil bli mer og mer lik oppdrettslaksen. For rater av genstrøm basert på resultater fra dette studiet, samt gjennomsnittlig andel rømt oppdrettslaks i Nord-Atlanteren, blir halveringstiden til de genetiske forskjellene mellom villaks og oppdrettslaks i størrelsesorden 10 generasjoner. Da oppdrettslaks er vist å være forskjellig fra sitt ville utgangspunkt i allelfrekvenser, allelisk diversitet og kvantitative trekk (se under), synes det klart at rømt oppdrettslaks kan ha betydelige genetiske effekter på ville bestander. Slike effekter er vanligvis negative, og fjerning av disse ved naturlig seleksjon forhindres ved den gjentatte, årlige invasjonen av rømt laks. Denne genetiske effekten kommer i tillegg til potensielle økologiske effekter av interaksjoner mellom rømt og vill fisk på produktivitet (for eksempel smoltproduksjon), og setter spørsmål til hvor levedyktig mange laksebestander er over et lengre tidsperspektiv.

5.6.2 Genetiske effekter av oppdrett på avkommets atferd, morfologi og fitness

Målsetningen ved dette studiet var å bestemme genetisk og miljømessig bidrag til forskjeller i atferd, morfologi og fitness (overlevelse og vekst) mellom oppdrettsfisk, villfisk og krysninger mellom dem. Vi foretok derfor en serie med forsøk, både i klekkeriet og i naturen, for å sammenligne fitnessrelaterte trekk hos avkom fra oppdrettsfisk, villfisk, og krysninger mellom disse. Gruppene ble produsert ved kontrollerte krysninger og foret opp under identiske forhold.

Oppdrettslaksen var sjuende generasjon fisk fra den viktigste kommersielle stammen i Norge, og villfisken var fra elvene Imsa og Lone. I klekkeriet var oppdrettslaks mer aggressiv enn begge ville bestander, og dominerte disse i parvise forsøk. Oppdrettslaks viste også en lavere atferdsmessig respons på et simulert angrep fra en predator, og hadde en høyere vekstrate enn villfisk. Krysninger var generelt intermediære i uttrykket av disse karaktertrekkene. I vill tilstand tydet observasjoner av habitatbruk og

diett på at de ulike typene konkurrerer om territorier og mat, og både oppdrettsfisk og krysninger vokste raskere enn vill fisk. Våre resultater tyder på at disse medfødte forskjellene i atferd og vekst, som trolig er sterkt knyttet til fitness, kan true ville bestander gjennom konkurranse og nedbrytning av lokale tilpasninger. Vi sammenlignet også den samme stammen av oppdrettslaks med den ville stammen denne primært er utviklet fra (Namsen). Også her ble fisken foret opp under identiske forhold, og sammenlignet som førsteårsyngel. Oppdrettslaksen var morfologisk forskjellig fra den ville laksen, da de hadde en mer robust kroppsbygning og kortere finner. Økologisk viktige atferdstrekk var også forskjellige. Oppdrettslaks var mer aggressive i et opp-



Figur 5.6.1

Endringer i andel oppdrettslaks og villaks i elva Imsa etter utslipp av gytefisk av vill og oppdrettet avstamning. Tallverdier over hver søyle representerer enten total populasjonsstørrelse (gytefisk og voksne avkom) eller utvalgsstørrelse ved hvert livsstadie (0+parr og utvandrende smolt). To aldersgrupper av smolt eksisterte; disse er satt sammen for hver type av avkom. Mørkegrønn: oppdrettsavkom, blå: villfiskavkom, lysegrønn: krysninger. * Potensiell egg-deponering var 19 443 for ville hunner og 29 388 for oppdrettshunner (fra Fleming et al. 2000). - Changes in the proportional constitution of the Atlantic salmon population in the river Imsa following the release of wild and farmed salmon. The number above each bar represents either the total population size (spawners and adult offspring) or the sample size examined at each life stage (parr and smolt). Two age groups of smolts existed; these are combined for each offspring type. Dark green: farm offspring, blue: wild offspring, light green: crosses. *Potential egg deposition was 19 443 for wild females and 29 388 for farm females (from Fleming et al. 2000).

drettsmiljø, mens villfisk dominerte i et elvelignende miljø. Oppdrettslaks viste også en lavere atferdsmessig respons på et simulert angrep fra en predator. Det var ikke overraskende at oppdrettsfiskene også vokste raskere, da disse har blitt selektert for rask vekst i det nasjonale avlsprogrammet. Korrelerte responser til denne seleksjonen kan også forklare den høyere smoltfiseringsraten og lavere forekomsten av gyteparr (kjønnsmodne småhanner) hos oppdrettslaksen enn hos villaksen. Konkurransen med villaks reduserte imidlertid veksten hos oppdrettslaksen, særlig i semi-naturlige miljøer. Våre resultater indikerer at oppdrett av laks, som et resultat av seleksjon, raskt genererer genetiske endringer i viktige fitness-relaterte trekk.

I et annet studie fant vi at den domestiserte oppdrettslaksen hadde et høyere nivå av veksthormon (VH) i hypofysen enn villaks fra Namsen, noe som indikerer at VH-aktivitet kan bidra til å forklare den raskere veksten hos oppdrettsfisk. Videre indikerer den økte konsentrasjonen av VH for første gang en sammenheng mellom endokrin regulering av vekst og seleksjon i et oppdrettsmiljø.

Det har også vært foreslått at oppdrett medfører redusert seleksjon fra predasjon og påfører ny seleksjon som tilpasser fisken til innestenging, og samtidig endrer koadapterte atferdsmessige og fysiologiske responser (for eksempel hjerteslagsrate). Prediksjoner fra denne hypotesen ble testet i to forsøk ved å sammenligne oppdrettslaks med villaks fra Namsen. Resultatene indikerer at seleksjon ved domestisering reduserer atferdsmessige responser og endringer i hjerteslagsrate ved økt risiko for predasjon hos ett år gammel fisk, noe som delvis kan forklare den dårlige overlevelsen til laksefisk som slippes ut i naturen. Villfisk hadde også høyere standard hjerteslagsrate enn oppdrettslaks, noe som tyder på at seleksjon ved domestisering tilpasser oppdrettsfisk til innestenging. Hos to år gammel fisk var domestiseringseffektene mindre klare, og den generelle responsen til predasjon mindre uttrykt, noe som indikerer at fenotypisk uttrykte effekter av domestisering er plastiske i forhold til miljømessige forhold og kan variere avhengig av alder, størrelse og tid i fangenskap. Domestiseringsseleksjon kan derfor endre reaksjonsnormer til oppdrettede dyr over miljøgradienter og tid.

5.6.3 Evnen til reproduksjon hos første-generasjons kryssinger (vill x oppdrettsfisk)

Rømt oppdrettslaks er påvist å krysse seg med vill laks, men lite er kjent om den reproduktive og konkurransemessige atferd hos de resulterende kryssingene, og deres evne til å gyte med vill fisk. For å undersøke dette ble villfisk fra elvene Imsa og Lone sammenlignet med kryssinger mellom oppdrettslaks fra den kommersielt viktigste stammen i Norge og villfisk fra disse elvene. I semi-naturlige gytearenaer viste villfisk og kryssinger lignende atferd, med bare små forskjeller i tidspunkt for gyting, frekvens av aggressive interaksjoner og dødelighet. Disse resultatene tyder på liten atferdsmessig hindring mot genstrøm fra kryssinger til ville populasjoner.

5.6.4 Trusselen fra kunstig avl

Det finnes få eller ingen eksempler blant andre dyregrupper til de massive og kontinuerlige utslipp av kultiverte individer som finner sted over store områder med kultivert fisk. Potensialet for storskala innblanding av kultivert fisk i ville populasjoner er enormt og truer den genetiske og økologiske integriteten hos slike populasjoner. Reproduktive interaksjoner er en nøkkel for å forstå trusselen rømt oppdrettsfisk utgjør mot ville bestander. Vi har utviklet en modell som forklarer potensielle faktorer som bestemmer reproduktiv suksess hos kultivert fisk under naturlige forhold og hvordan disse kan påvirke økologiske, genetiske og sykdomsmessige effekter på ville bestander.

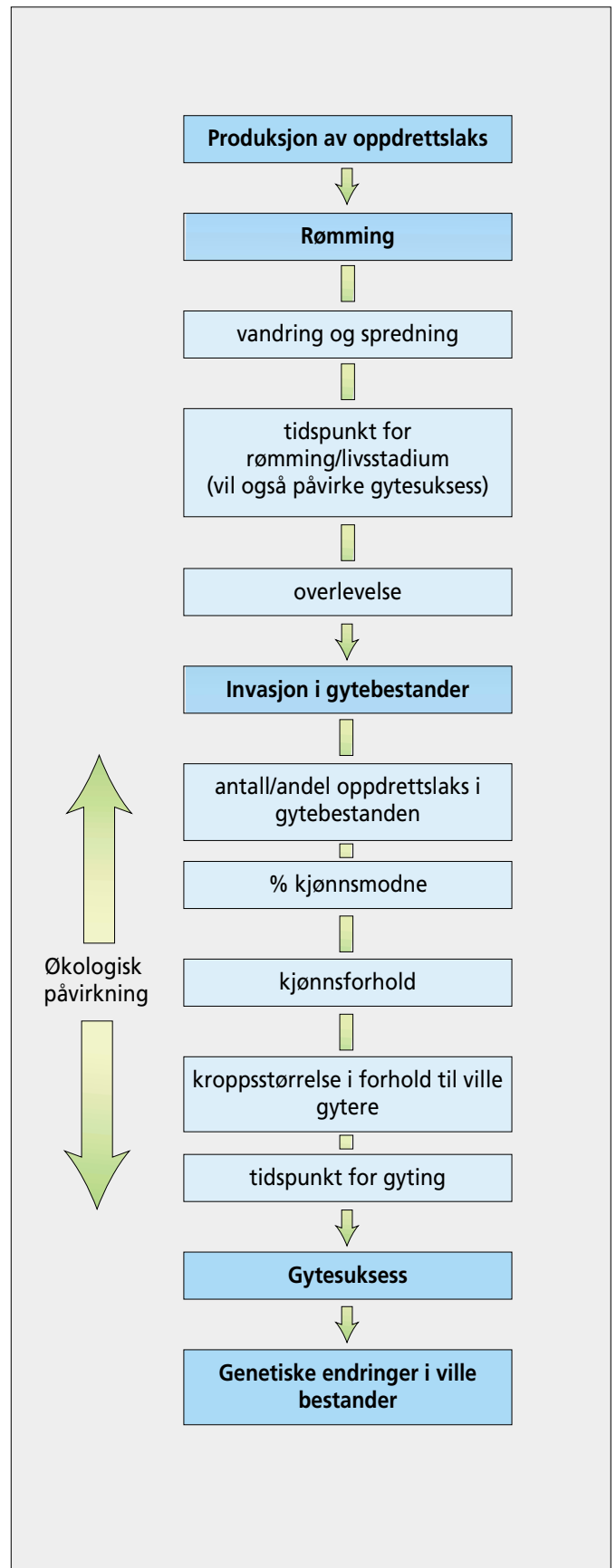
Nåværende kunnskap om rømninger av oppdrettslaks er samlet og utviklet i en generell modell for å identifisere trusler fra akvakultur mot biodiversitet hos fisk (**figur 5.6.2**). Denne modellen integrerer effekter av genetiske og morfologiske forskjeller, feilvandringsrater og migrasjonsmønstre, fitnessmål hos kultivert og ville individer, og potensialet for sykdomsoverføring, for å gi en kvalitativ prediksjon av trusselen mot norske villaksbestander.

Modellparametrene er:

- **Produksjon av oppdrettsfisk:** Mer enn 95 % av laksen i Nord-Atlanteren er oppdrettslaks, og produksjonen fortsetter å øke raskt.
- **Rømninger:** Umoden fisk rømmer fra merder i sjøen. Når fisken blir kjønnsmoden returnerer de som regel til det samme geografiske området som de rømte fra. De går opp i elver for å gyte, og blir særlig lokket til store vassdrag. Fisk som rømmer om vinteren vandrer generelt lengre enn fisk som rømmer ellers i året.
- **Overlevelse:** Dette påvirkes av mange faktorer, inkludert i) størrelse og alder, ii) sted for rømning, iii) tidspunkt for rømning, iv) fysiologisk status hos fisken og v) graden av domestisering hos fisken.
- **Oppgang i elver:** Det er få indikasjoner på en nedgang i andelen oppdrettsfisk som går opp i norske elver, og oppdrettslaks utgjør i gjennomsnitt 22-35 % av fisken på gyteplassene. Kritiske parametre som påvirker i hvor stor grad blanding av gener fra oppdrettslaks inn i ville populasjoner (dvs genstrøm) vil skje inkluderer kjønnsforhold, kjønnsmodning og kroppsstørrelse hos oppdrettsfisk og villfisk.
- **Gytesyksess:** Gytesyksessen til oppdrettsfisk er signifikant lavere enn den hos villfisk. Imidlertid avhenger dette av: i) alder på fisken som rømmer; de som har vært i anlegg lengre har lavere suksess, ii) kjønn; hunner har større suksess enn hanner, iii) kroppsstørrelse; større fisk, særlig for hunner, har større suksess, iv) intensitet av gytekonkurranse (dvs tetthet og kjønnsratio); oppdrettsfisk har lavere suksess ved høyere intensitet av konkurranse og v) gytetidspunkt; påvirker i hvor stor grad egg blir gravd opp av hunner som gyter senere i sesongen.
- **Genetiske påvirkninger:** Oppdrettslaks er genetisk forskjellig fra villaks, både på grunn av deres ikke-lokale avstamning og fordi avl har påvirket allelfrekvenser, allelisk diversitet og uttrykket av kvantitative trekk.
- **Økologiske påvirkninger:** Indikasjoner på redusert produktivitet i ville bestander på grunn av økologiske interaksjoner med rømt oppdrettslaks både for voksne (oppgraving av egg) og for ungfisk (konkurranse og fortrenging).

- **Sykdom og parasitter:** Oppdrett bidrar til spredning av sykdommer og parasitter (for eksempel furunkulose og *Gyrodactylus salaris*), og til å forsterke effekter av disse (for eksempel lakselus).

Dette viser mye av den kompleksiteten som eksisterer i forsøket på å lage enkle prediksjoner. Modellen identifiserer hvilke områder som er av kritisk betydning og ulike tilnærminger for å teste for skadelige effekter. Denne foreløpige, kvalitative modellen er gjenstand for kontinuerlig forbedring og vil bli utviklet til en kvantitativ modell. Arbeidet med modellen har bidratt til innsamling av noe av den mest omfattende og detaljerte kunnskapsbase vedrørende intraspesifikk artsintroduksjon som eksisterer.



Figur 5.6.2

Flytdiagram som viser hovedparametrene i modellen. – Flow diagram showing the major parameters in the model.

5.7

Genstrøm fra genmodifiserte planter

Jarle Tufto*, Kjetil Hindar og Steinar Engen*

*Inst. for matematiske fag, NTNU, N-7491 Trondheim

Mål for hvor langt gener spres fra én generasjon til en annen, utgjør en viktig del av kunnskapen for å vurdere risiko ved utsetting av genmodifiserte planter. Vi har jobbet med modeller for å beregne genspredning med en indirekte metode, der datagrunnlaget er allelfrekvenser i ulike populasjoner, og med en direkte metode, der pollenspredning utgjør datagrunnlaget. Vi har utviklet ny teori for å beregne genstrøm etter begge metodene, og anvendt teorien på bestander av engsvingel og strandbete.

Miljøvirkningene av genmodifiserte (transgene) planter kan knyttes til 1) effekter av selve den genmodifiserte planten, 2) effekter av at det modifiserte genet spres seg til ville slektninger («genstrøm»), og 3) effekter av at genmodifikasjonen fører til endret bruk av planten. Vi har tatt for oss teoretiske og anvendte aspekter av punkt 2 og utviklet ny teori for hvordan genstrøm kan be-

regnes. Denne teorien har vi anvendt på eksperimentelle bestander av engsvingel (*Festuca pratensis*) i et samarbeid med forskere ved Norges landbrukshøgskole, på naturlige bestander av strandbete (*Beta vulgaris* ssp. *maritima*) i et samarbeid med forskere ved Institute of Terrestrial Ecology i England, og på spredningsdata på mais (*Zea mais*) hentet fra publisert litteratur.

5.7.1 Modeller for genstrøm

Hensikten vår var å utvikle modellverktøy for bedre å forstå og forutsi hvordan gener introdusert ved hjelp av genmodifisering vil kunne spres til - og gjennom - en populasjon av ville slektninger. Forutsatt at krysning mellom en transgen plantesort og en vill slektning finner sted (f.eks. mellom sukkerbete og strandbete), og at det innsatte genet er favorisert under naturlige forhold, finnes det allerede populasjonsgenetiske modeller som gir innsikt i hvordan genet vil spres gjennom populasjonen. Sir Ronald Fishers



Foto: Kirsti Kvaløy

velkjente resultat er at bølgefronten som dannes, ettersom genet øker i frekvens i et økende geografisk område, vil bevege seg med en hastighet bestemt av to parametre; seleksjonskoeffisienten s for det favoriserte genet og variansen σ^2 til genets spredning i løpet av én generasjon som følge av frø- og pollenspredning.

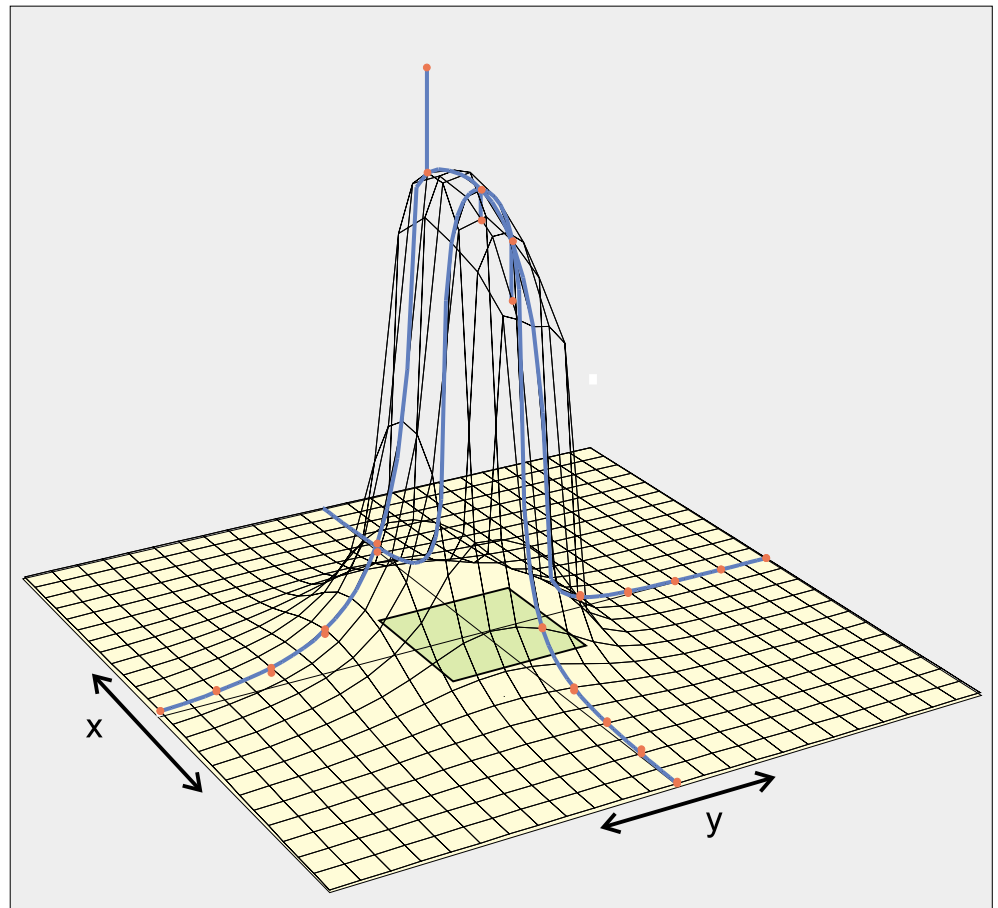
Vi har fokusert på å utvikle metoder for å beregne spredningsvariansen σ^2 (jf. **figur 5.7.1**) ved hjelp av det som har vært kalt *direkte* og *indirekte* metoder i litteraturen. Denne spredningsvariansen er også en viktig parameter i evolusjonsbiologien og er med å bestemme hvorvidt genetiske tilpasninger til lokale miljøforhold kan finne sted. Spredningsvariansen er også interessant for å forstå hvordan evolusjonen virker på spredning betraktet som et eget karaktertrekk.

5.7.2 Direkte metoder

Direkte metoder har i flere tiår vært brukt for å beregne deler av den totale genstrømmen inn i en populasjon. Dette har vært gjort eksperimentelt ved å samle inn pollen avsatt på pollenfeller i ulike posisjoner i forhold til en pollenkilde. Fordi denne typen forsøksoppsett kun gir informasjon om spredningsfordelingen over et begrenset område, er det nødvendig å gjøre antakelser om hvilken form spredningsfordelingen har, siden spredningsvariansen avhenger av hele fordelingen. Vi har utviklet modeller for denne fordelingen basert på fysiske betraktninger om pollenbevegelser. Disse modellene er tilpasset data fra litteraturen ved hjelp av sannsynlighetsmaksimering (**figur 5.7.1**).

Figur 5.7.1

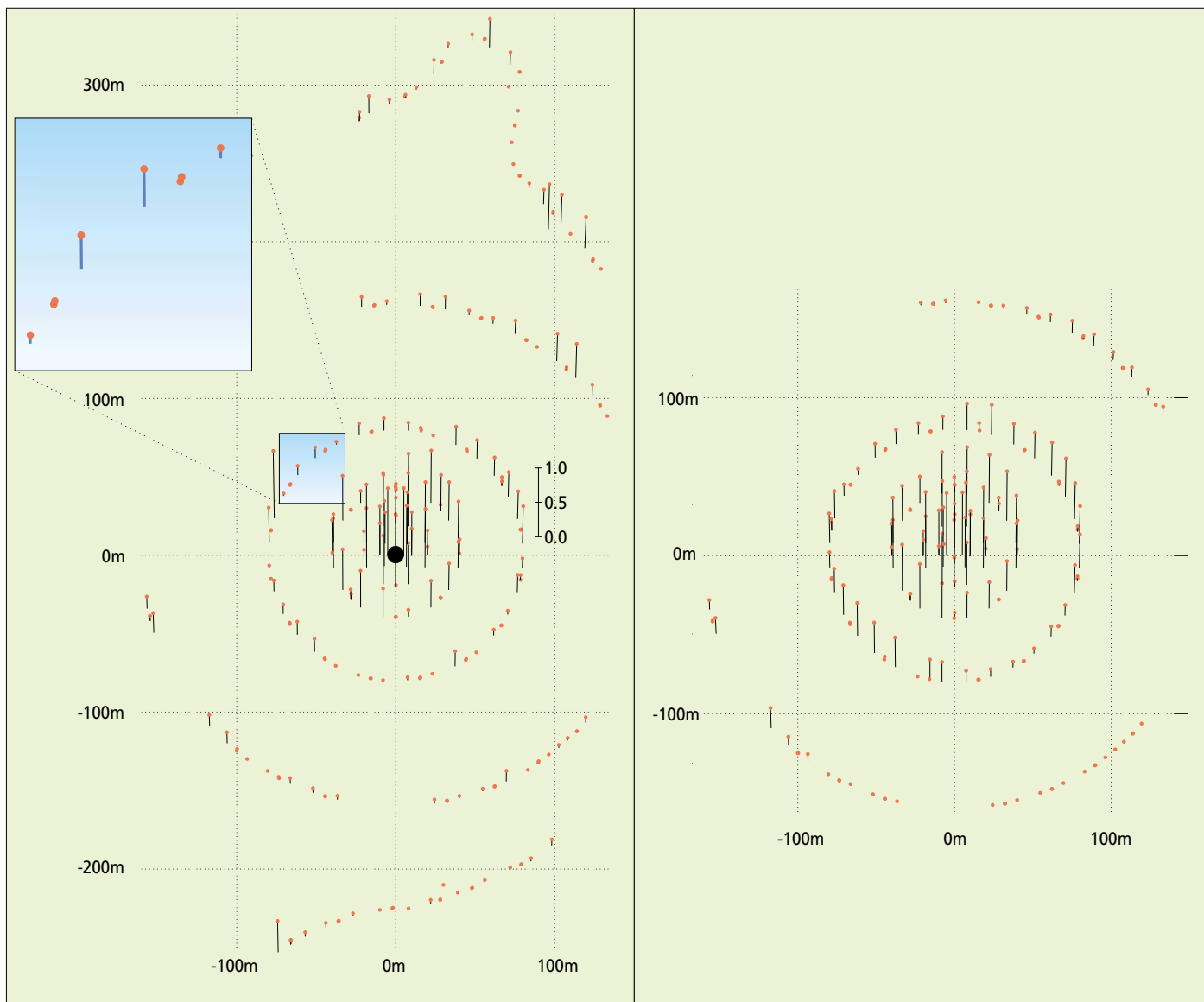
Modellering av pollenspredning hos mais i et datasett fra litteraturen. Spredningsvariansen er angitt ved å vise standardavviket for spredningen langs x- og y-aksen, henholdsvis $SD(x)$ og $SD(y)$. Fra Tufto et al. (1997) – Modelling of pollen deposition in maize based on data from the literature. The dispersal variance is indicated by its standard deviation along the x- and y-axis, $SD(x)$ and $SD(y)$, respectively. From Tufto et al. (1997).



En annet forsøksoppsett som også regnes som en direkte metode, er å la to plantesorter av ulik homozygot type krysspollinere. De to sortene er vanligvis plassert i et lite donorfelt omkranset av et stort reseptorfelt. Ved å samle inn frø fra hver plante og telle antall frø pollinert av donorpollen gir dette informasjon om den underliggende fordelingen av pollenforflytningene og variansen til denne fordelingen. I samarbeid med Minna Nurminiemi og Odd Arne Rognli ved Norges landbrukshøgskole er det utviklet en likelihood-basert statistisk modell for å analysere denne typen data (**figur 5.7.2**). Våre metoder er å foretrekke framfor tradisjonelle analysemetoder basert på enkle former for kurvetilpasninger, bl.a. fordi metodene kan anvendes på et hvilket som helst romlig forsøksoppsett hvor det bl.a. taes hensyn til tettheten og fordelingen av både donor- og resipientplanter. Dessuten gir metodene estimat av relevante parametre (dvs varianser og forventninger til en todimensjonal fordeling), i motsetning til tidligere studier som nesten aldri rapporterer estimat av σ^2 men i stedet andre mål som vanskelig kan regnes om til estimat av σ^2 .

5.7.3 Indirekte metoder

Vi har også utviklet modeller for å beregne genstrøm indirekte fra genetiske forskjeller mellom et sett av populasjoner, skapt av lokal genetisk drift (tilfeldige endringer i allelfrekvenser) i hver populasjon og begrenset av migrasjon mellom populasjonene. Dette har vært et relativt stort forskningsfelt innenfor populasjonsgenetikken, men de fleste metoder som har vært utviklet, har bygget på svært idealiserte antakelser om formen på migrasjonsmønstret. De to mest anvendte modellene er Wrights øymodell, som



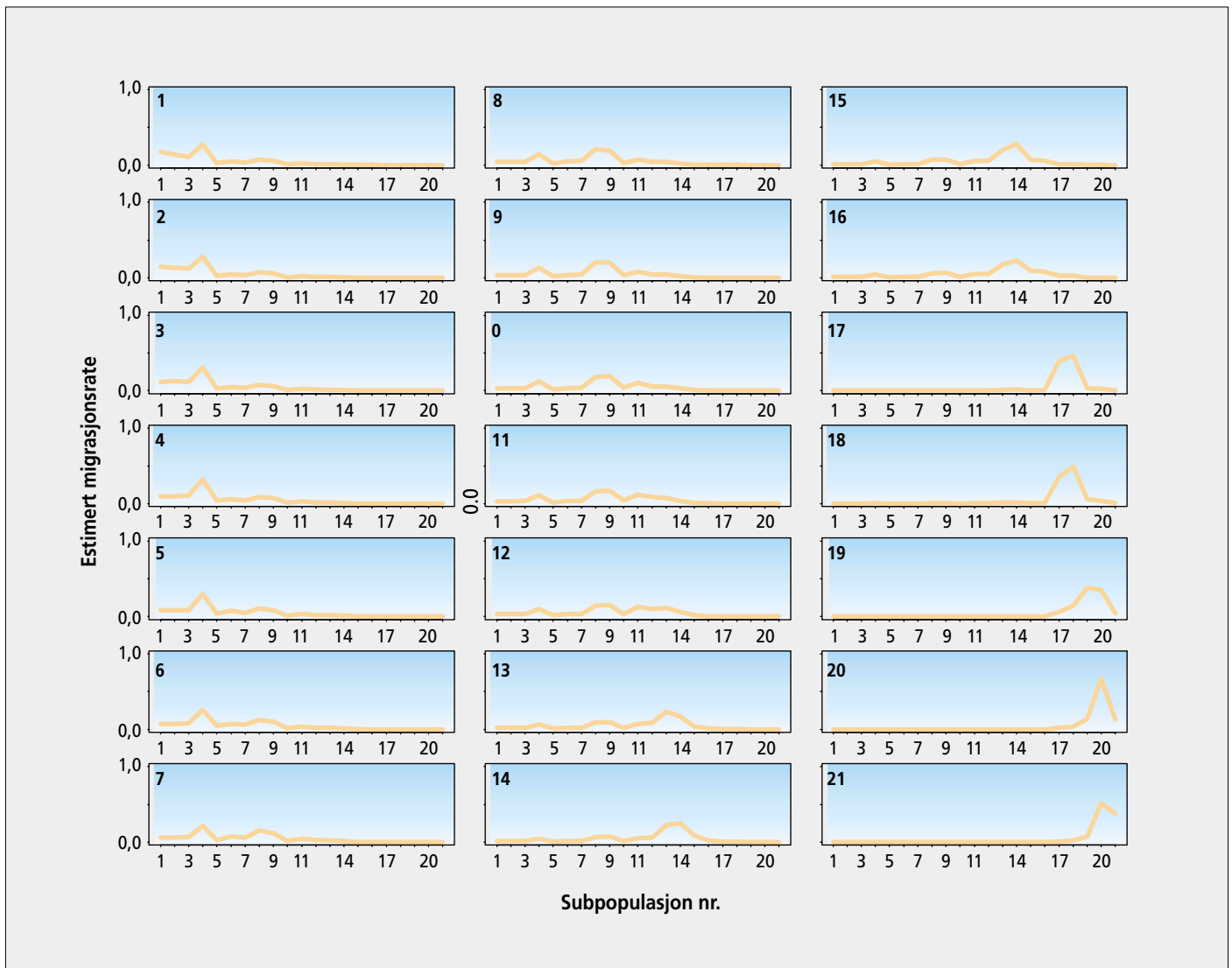
Figur 5.7.2

Observert (venstre) og forventet (ifølge vår modell) spredning av gener fra donorfeltet i et eksperiment med engsvingel. Fra Nurminiemi et al. (1998). – Observed (left) and expected (based on our model) dispersal of alleles from a donor field of meadow fescue. From Nurminiemi et al. (1998).

antar at immigrerende gener har like stor sannsynlighet for å komme fra en hvilken som helst annen populasjon, og Kimura og Weiss sin 'stepping-stone' modell, som antar at immigrerende gener kommer fra nabopopulasjonene.

Vi har utviklet en mer helhetlig tilnærming til dette analyseproblemet, basert på en idé Joe Felsenstein publiserte i 1982. Den essensielle informasjonen i denne typen data ligger i avhengigheten mellom allelfrekvensene i hver populasjon, og hovedproblemet er derfor å utvikle en god tilnærming til hele den flerdimensjonale den samtidige fordelingen til allelfrekvensene, gitt en underliggende migrasjonsmatrise. I et teoretisk arbeid har vi undersøkt ulike alternative måter å gjøre denne tilnærmingen på, og en stepping-stone modell er tilpasset til simulerte data ved å bruke multinormalfordelingen til å beregne sannsynlighetsmaksimerings-estimatorene.

Dette arbeidet ble videreført i et samarbeid med Alan Raybould og Ralph Clarke ved ITE. I dette samarbeidet modellerte vi migrasjonsmønsteret som resultat av frø- og pollenspredning i en bestand av strandbete som de hadde studert (**figur 5.7.3**). Modellen ble tilpasset til innsamlede data på allelfrekvenser i enzymkodende gener og RFLP-analyse (Restriction Fragment Length Polymorphism) av DNA. Ved hjelp av simuleringer gjorde vi sannsynlighetskvote-tester mellom ulike alternativer av den generelle modellen, bl.a. var det mulig å forkaste Wrights klassiske øymodell. Et annet overraskende resultat er at modellen ser ut til å være i stand til å trekke ut informasjon om forholdet mellom effektive (N_e) og absolutte (N) lokale populasjonsstørrelser. Dette er interessant fordi beregning av effektiv populasjonsstørrelse tradisjonelt sett har vært vanskelig og har krevd store mengder demografiske data. I datasettet for strandbete ble likelihood-funksjonen størst for $N_e/N = 0,43$.



Figur 5.7.3

Migrasjonsmatrise for genspredning i en lineær populasjon av strandbete. Kurvene i hvert subplot representerer estimerte sannsynligheter for at et gen har migrert fra hver enkelt av de andre 21 subpopulasjonene. Fra Tufto et al. (1998). – Migration matrix for gene dispersal in a linear population of sea beet. The curves in each sub-plot represent the estimated probability that a gene has migrated from each one of the other 21 sub-plots. From Tufto et al. (1998).

5.7.4 Implikasjoner for studier av genmodifiserte planter

Vårt arbeide gjør det mulig å analysere genetiske data i geografisk oppdelte populasjoner uten å måtte anta at migrasjonen følger forenklede (og urealistiske) mønstre. Vi kan f.eks. anta at det er relativt størst migrasjon mellom nabopopulasjoner, slik tilfellet er under de aller fleste naturlige forhold. Det er også de samme spredningsmålene som inngår som parametre i begge metodene vi har utviklet, noe som gjør sammenligning av metodene mulig. I motsetning til det som ofte har vært hevdet i litteraturen, ser de direkte og indirekte metodene vi har utviklet, ut til å gi estimater av samme størrelsesorden.

De aktuelle estimatene av spredningsvariansen hos de organismene som er studert i dette prosjektet, kan også være av direkte

interesse i vurderinger av miljøeffektene av genmodifiserte planter. I dag baseres kommersiell produksjon av flere viktige kulturplanter på transgene varianter, som er modifisert for egenskaper som herbicidresistens eller insektresistens. De transgene variantene antas generelt å ha redusert 'fitness' i forhold til ikke-modifiserte varianter, men nyere studier tyder på at de også kan ha en selektiv fordel. Om vi f.eks. antar en selektiv fordel på $s = 0,1$ for et transgen introdusert i en sukkerbetebestand med generasjonstid 3 år, og benytter vårt estimat av spredningsvariansen på $\sigma = 70 \text{ m} \cdot \text{gen}^{-1/2}$, viser Fishers spredningsmodell at transgenet vil bevege seg med en asymptotisk hastighet av kun 10 m/år (for bølgefronten). Dette resultatet setter spørsmålsteget ved verdien av kortvarige overvåkingsprogrammer, fordi disse ikke vil kunne skille situasjoner der transgenet favoriseres fra situasjoner der det selekteres imot.

5.8

Treslagsskifte i bjørkeskog

Nigel G. Yoccoz, Rolf A. Ims, Vera Hausner og Therese Sigurdson

I de siste 30-40 år har det skjedd en utstrakt planting av gran i Nord-Norge, særlig på de begrensede arealene med høyproduktiv bjørkeskog som finnes i denne landsdelen. For det biologiske mangfoldet som er knyttet til rik bjørkeskog, fører granplantingen til en fragmentering av et system som fra naturens side allerede er arealbegrenset og flekkvist utbredt. Granplantingen skjer også på bakgrunn av en utstrakt tradisjonell utnyttelse av skogen i form av hogst og beiting som medfører at det gjenstår meget små arealer med relativt urørt, rik bjørkeskog. Videre medfører granplantingen indirekte innvandring av granskogtilknyttede arter fra sør. Ved Avdeling for arktisk økologi i Tromsø er det igangsatt et 5-årig prosjekt som har til hensikt å belyse hvordan dette treslagsskiftet påvirker utvalgte dyresamfunn på landskapsnivå i Troms og Nordland. I denne artikkelen beskrives prosjektet og noen foreløpige resultater.

5.8.1 Skog i nord

I Nord-Norge er bjørka det dominerende treslaget. Det naturlige utbredelsesområdet til gran stanser ved Saltfjellet, mens furua finnes flekkvis i lavereliggende områder helt nord til Porsangerfjorden i Finnmark. Furuskogen er de fleste steder ganske åpen med et stort innslag av bjørk. Bjørkeskogen i Nord-Norge forekommer i svært mange varianter. Store områder, særlig i kontinentale strøk og nær tregrensen, domineres av lavvokst fjellbjørkeskog på relativt fattig lyngmark. Men langs kysten, og særlig i klimatisk avskjermede fjordstrøk, finnes en forbausende høystammet, produktiv bjørkeskog. De frodigste variantene av denne er nesten jungelaktig med et tett buskskikt av andre løvtrær som hegg og vier, samt et rikt utviklet feltskikt av storbregner og høgstauder. Disse produktive "oasene" i den fattigere skogen har på en stor skala en flekkvis utbredelse og utgjør et forholdsvis lite areal i forhold til totalarealet av bjørkeskog i Nord-Norge. I biodi-



Foto: Odd Terje Sandlund

versitetsammenheng er imidlertid disse begrensede arealene med høyproduktiv bjørkeskog "hotspots" med et meget stort antall arter av dyr og planter.

I de siste 30-40 år har det foregått en utstrakt planting av gran, særlig i Troms og Nordland. Ifølge skogbrukets egen statistikk er det siden 1950-tallet plantet rundt 400 000 da bartrær (vesentlig gran) alene i Troms fylke og årlig plantes det omkring 2 mill granplanter, vesentlig på mellomrike og rike boniteter i kystnære strøk. Dette medfører at det særlig er den høyproduktive bjørkeskogen som på sikt kan bli skiftet ut med gran. Det skjer naturlig foryngelse og spredning av gran, i det minste fra en del av planta-sjene. I et klimaendringsspektiv, med varmere sommerklima og dermed økende naturlig foryngelse, kan spredningen av gran skyte fart fra disse planta-sjene i framtida.

5.8.2 Et landskapsøkologisk prosjekt på effekter av treslagsskifte

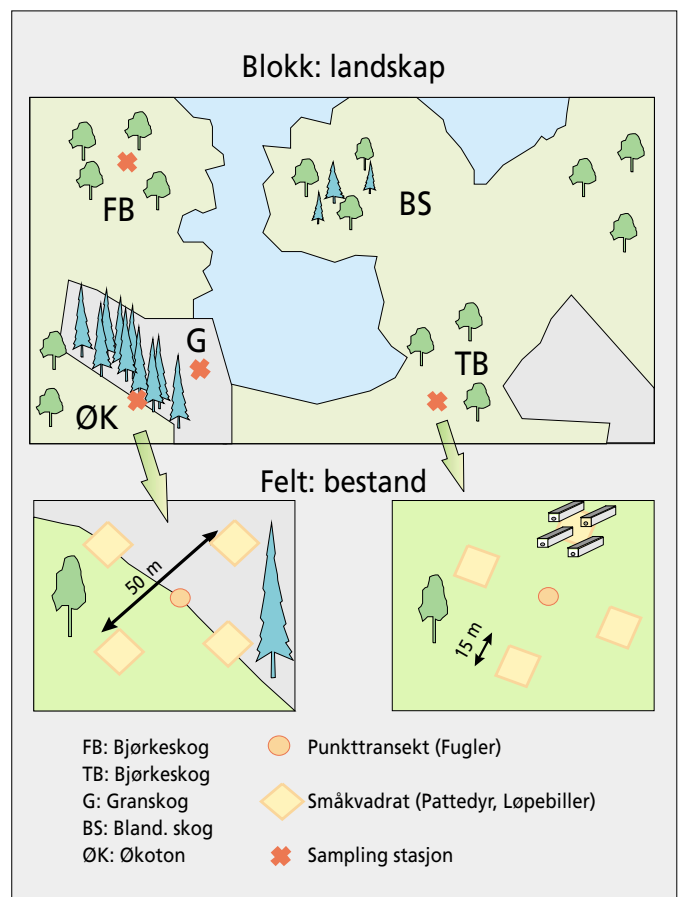
Forskere ved Avdeling for arktisk økologi i Tromsø har igangsatt et prosjekt som tar sikte på å framskaffe kunnskap om hvordan granplantingen påvirker utvalgte dyresamfunn i nord-norsk bjørkeskog. Fire forskjellige dyregrupper har blitt valgt ut for detaljerte studier: småpattedyr, fugl, løpebiller og parasittsamfunn på vanlig spissmus. Disse gruppene representerer vidt forskjellige økosystemer med høyst ulike egenskaper og funksjoner i økosystemet. Småpattedyrene, særlig smågnagere, har en fundamental betydning i næringskjedene som næring for mange rovdyr og ved at de har en stor effekt på vegetasjonen som beitere. Fugl er en svært synlig, artsrik og heterogen dyregruppe som er viktige predatorer (særlig på insekter). Fuglene er også svært følsomme for strukturendringer i skogen på ulike romlige skalaer. Løpebiller er spesielt følsomme for endringer i skogbunnen samtidig som de er en artsrik gruppe. Spissmusparasittene er verken særlig synlige eller spesielt viktige for folk flest. Men de inngår ofte i komplekse økologiske relasjoner med en rekke organismer (de kan ha flere verter) og indikerer derfor tilstanden til deler av økosystemet som det ellers ikke er lett å studere.

Studieområdet er lagt til Skånland og Evenes kommuner på grensen mellom Nordland og Troms. Fugleregistreringer finner sted også i et tilsvarende område i Lyngen i midt-Troms. Disse studieområdene er valgt fordi flere større granbestand er i hogstklasse IV- V (dvs eldre produksjonskog). Framdeles er mesteparten av granplantingene i Nord-Norge så unge at de delvis er skjult under en skjerm av bjørk og har dermed enda liten økologisk betydning. Men dette kan endre seg ganske dramatisk om 20-30 år når disse unge granbestandene har "skygget ut" bjørka. Rent kvalitativt er de fleste av de eldre granplantingene i studieområdene våre svært tette på grunn av manglende skjøtsel i form av tynning/avstandsregulering. Skogbunnen er gjennomgående vegetasjonsfattig og domineres av lite nedbrutt strø i form av kvist og barnåler.

Designen på prosjektet følger en såkalt blokkdesign (se **figur 5.8.1**). Fem atskilte arealer (blokker) er valgt ut i henholdsvis Skånland/Evenes og Lyngen. Innen hver blokk estimeres artssammensetning og bestandstetthet innen de utvalgte dyregruppene i et granbestand (h. kl. IV-V), i økotonen mellom granbestanden og

bjørkeskogen, i blandingskog gran/bjørk (dvs ungt granbestand delvis under en skjerm av bjørk), og i tre varianter av bjørkeskog: tørr og fuktig, relativt fattig bjørkeskog og rik bjørkeskog (denne siste bare i Lyngen).

Analysene gjøres dels på artsnivå hvor vi fokuserer på bestandstetthet og dynamikken i denne over tid, og dels på samfunnsnivå hvor både artsrikhet og samfunnsstruktur (dvs mengdeforholdet mellom artene) estimeres. I analysene på disse to nivåene sammenlignes de forskjellige skogtypene. Vi er særlig interessert i hvordan dyresamfunnene i granbestandene avviker fra bjørkeskogsvariantene. Landskapsøkologiske forhold som granbestandenes størrelse, form og plassering i forhold til andre landskapselementer/skogtyper vil også bli vurdert. Vi studerer også om granplantingen har ulik effekt på dyresamfunnene avhengig av geografisk område, både ved å sammenligne ulike blokker innen hvert studieområde og ved å sammenligne de to studieområdene (Skånland/Evenes og Lyngen).



Figur 5.8.1

Studiedesignen for prosjektet. Prosjektet har 5 blokker i henholdsvis Lyngen og Skånland. I hver blokk registreres dyresamfunn i 6 vegetasjonstyper. Innen hver vegetasjonstype har vi ett registreringspunkt for fugl og fire fangstfelt (småkvadrater) for fangst av småpattedyr og løpebiller. - Study design of the project. Five blocks are used in Lyngen and Skånland. Animal communities are sampled in each of 6 vegetation types within each block. We use point transect for sampling bird communities, and, in Skånland only, trapping for small mammals and carabid beetles.

Vi kom i gang med prosjektet i 1997. Prosjektet skal i første omgang vare i 5 år. En såpass lang tidsperiode er nødvendig fordi det er store år-til-år variasjoner i dyresamfunnenes sammensetning og enkeltbestandenes størrelse i de nordlige bjørkeskogene. Blant annet har smågangerne sine velkjente 3-4 års bestandsvingninger i bjørkeskogen, mens fjellbjørkemåler og liten frostmåler som både påvirker bestandene av spissmus og fugl, har sine toppår med enda lengre intervaller. Det er også verdt å merke seg at teigene med eldre granskog (hk. kl. IV-V) enda er ganske små, noe som gjør det problematisk å ekstrapolere resultatene til å gjelde et framtidig landskapsbilde som vil preges av langt større arealer med granskog. Dvs det vil være lett å underestimere effektene av treslagskifte fordi små fragmenter med eldre granskog som eksisterer i dag vil være preget av kanteffekter. Granplantingene som vi studerte i Skånland varierte i størrelse mellom 0,2-6,5 ha, mens gjennomsnittsarealet av slike plantasjer (større enn 50x50 m) i hele landskapet var 2,2 ha. Granbestandene i Lyngen er større. De vi inkluderte i blokkene våre varierte mellom 0,7-14,5 ha, mens gjennomsnittsstørrelsen var 11,1 ha. Det var også mer gjenværende skog på rikere mark i Lyngen enn hva som er tilfelle i Skånland/Evenes. Bjørkeskogen i begge studieområdene er sterkt påvirket (særlig i Lyngen) av langvarig bruk i form av beiting og hogst. Det gjenværende arealet med rik bjørkeskog er meget lite og sterkt fragmentert i begge studieområdene. I Skånland kunne vi ikke inkludere rik bjørkeskog i blokkdesignen fordi denne skogtypen manglet over store områder; bl.a. fordi den var omgjort til dyrket mark.

5.8.3 Fuglesamfunn

Foreløpige analyser viser at fuglesamfunnene er klart strukturert mhp. skogtype til tross for den forholdsvis finkornede mosaikken (dvs små skogbestandsstørrelser). Typiske barskogsarter som fuglekonge, rødstrupe og grønnsik har invadert området. Ganske oppsiktsvekkende er det at barskogsartene er å finne i ganske unge plantasjer hvor bjørkeinnslaget fortsatt er stort. Fuglesamfunnet i begge studieområdene var klart strukturert med hensyn på skogtype, og ordinasjonsanalyser viste at fuglesamfunnet var strukturert langs en gradient fra rik bjørkeskog til eldre granbestand. Studieområdene var også klart forskjellige (**figur 5.8.2**) som kan skyldes de ulike klimaforhold mellom sør- og midt-Troms eller andre faktorer som forskjellig intensivitet i bruk av utmarka.

5.8.4 Bestandstetthet av smågnagere

Småpattedyr er klart mindre tallrike i de eldre granskogsplantasjene enn i de øvrige skogstypene. Dette mønstret er karest i år med lave bestandstettheter. Prosjektet har så langt inkludert en bestandstopp og to bunnår for både smågnager og spissmus. De to vanligste smågnagerartene, rødmus og markmus, viste dessuten en større variasjoner mellom blokkene enn mellom skogstypene (**figur 5.8.3**). Under toppåret i 1997 hadde bare noen av blokkene en klar bestandstopp.

5.8.5 Parasitter hos spissmus

Spissmus har generelt et rikt samfunn av endoparasitter. Hos vanlig spissmus i Skånland/Evenes fant vi 16 arter: 3 nematoder, 1 trematode og 12 cestoder ble identifisert. Frekvensen av dyr med parasitter (den såkalte prevalensen) var lavere i barskogen enn i de øvrige skogtypene. Hvorvidt dette skyldes lavere tetthet av spissmus eller intermediære verter vet vi foreløpig ikke.

5.8.6 Løpebiller

Løpebillematerialet er artsbestemt, men ikke analysert med hensyn på artsrikhet i påvente av data fra flere år. Materialet består av 1888 individer fordelt på 18 arter. Det er åpenbart at bestandstetthetene gjennomgående er 2-3 ganger lavere i granplantasjene enn i bjørkehogstvariantene.

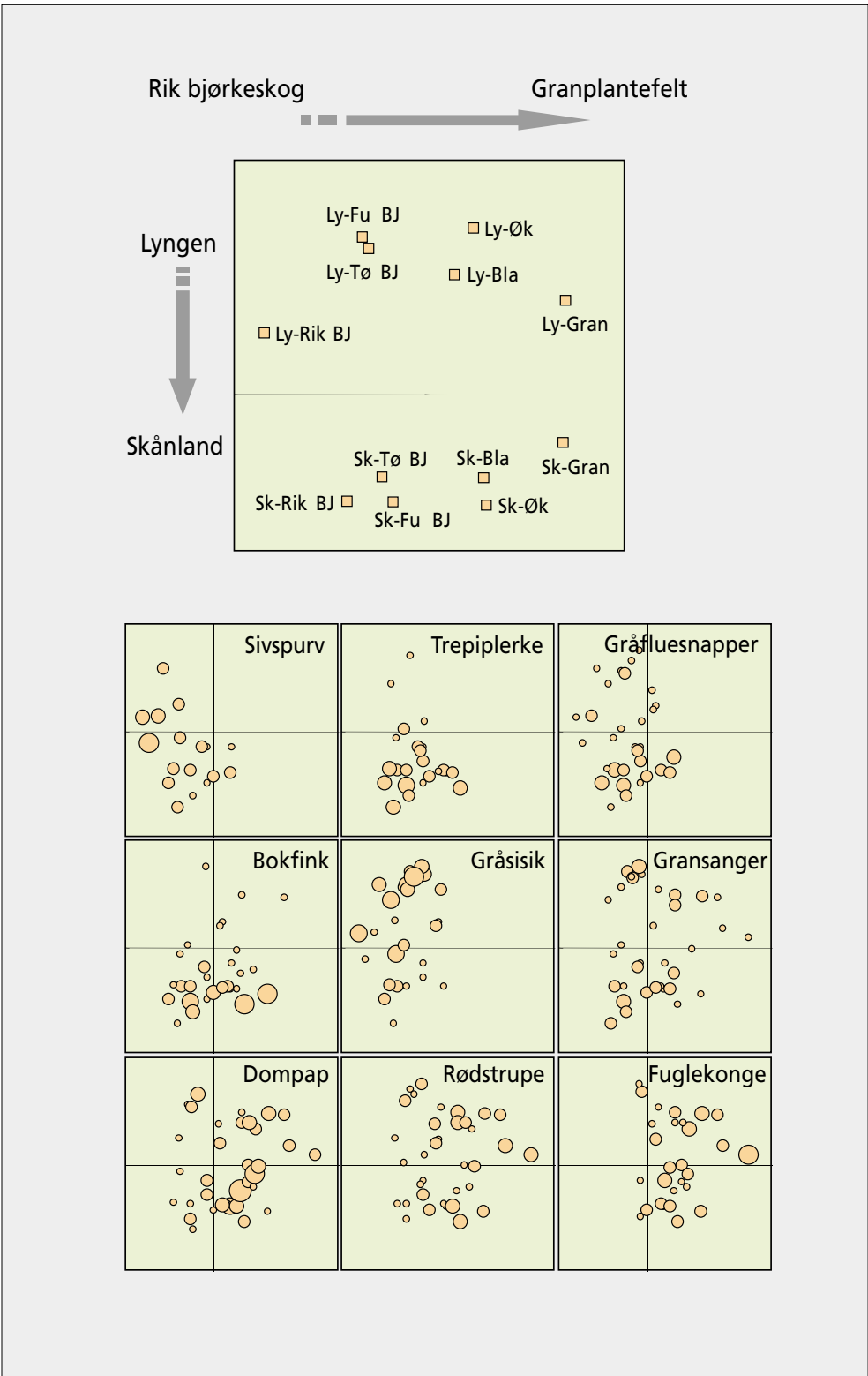
5.8.7 Perspektiver

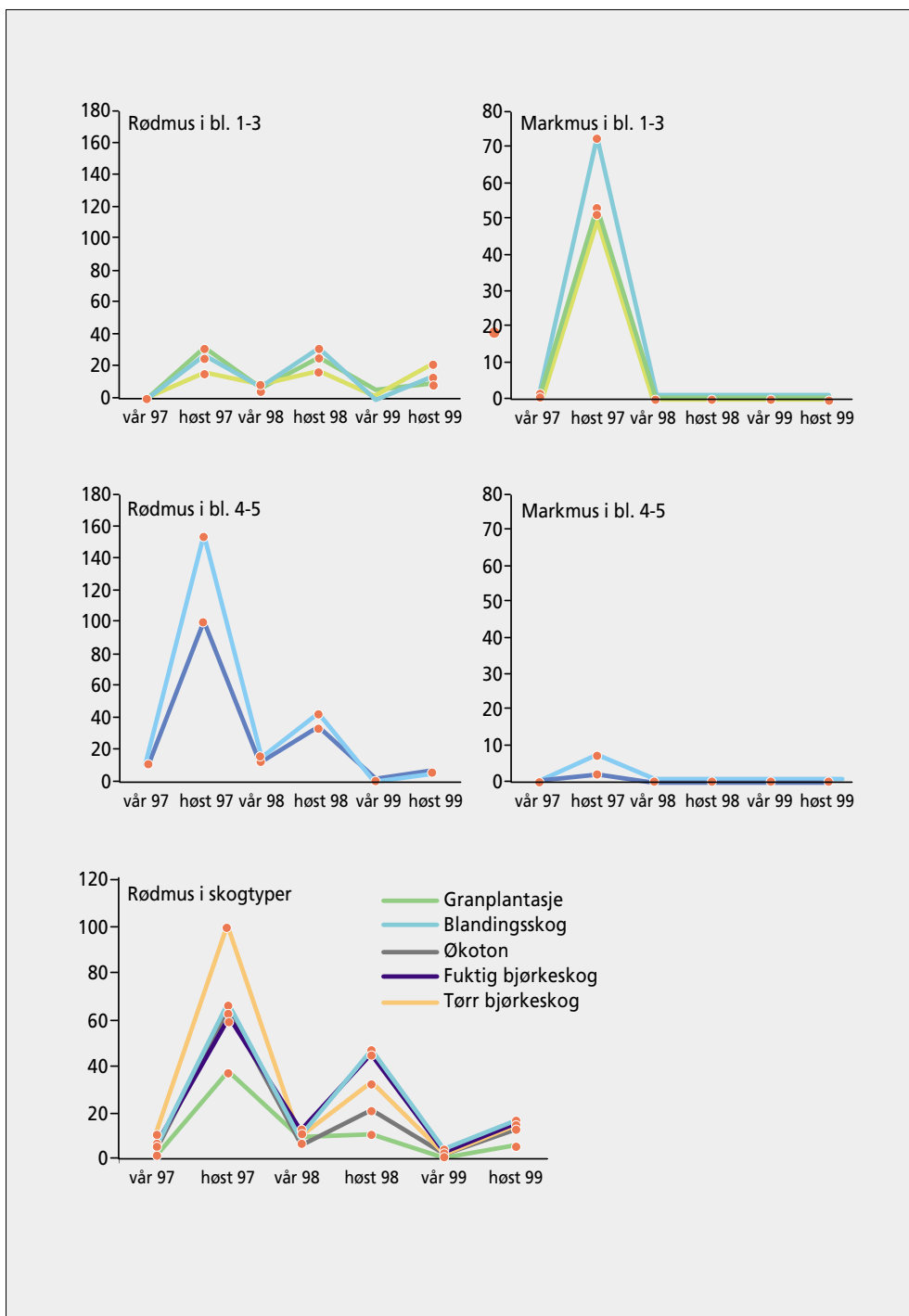
I løpet av 20-30 år vil vesentlige deler av det som gjenstår av arealer med rike og mellomrike bjørkeskoger være skiftet ut med gran. Granbestandene vil være langt flere og større enn hva som er dagens situasjon. Den største utfordringen som vårt prosjekt derfor står ovenfor, er å forutsi hvordan disse pågående, omfattende landskapsendringene vil påvirke dyresamfunnene i de kystnære skogene i Troms og Nordland i framtida. Dette må vi gjøre på bakgrunn av resultater fra en tidlig fase i disse endringene hvor granplantingene er unge, relativt små og dermed klart påvirket av kanteffekter fra det omgivende landskap. Slike ekstrapolasjoner må nødvendigvis bli beheftet med usikkerhet, og det blir vesentlig å anslå hvor stor denne usikkerheten er.

Tre år ut i dette 5-årige prosjektet kan vi allerede fastslå at granplantingene har klare effekter på de dyresamfunn som har blitt studert. Nye arter har av fugl har kommet til, mens andre arter av både løpebiller, fugl og småpattedyr blir sjeldnere etter treslagskifte. Vi har også sett at det er store geografiske forskjeller i dyresamfunnene i skogen i Nord-Norge som ikke kan forklares ut fra de vegetasjonsendringer som skyldes planting av gran. Denne store geografiske variasjonen må det tas hensyn til i planleggingen av framtidige økologiske studier, i overvåkningsprogrammer og når man legger strategier for forvaltning av det biologiske mangfoldet i skogen i Nord-Norge.

Figur 5.8.2

Ordinasjonsplot som viser likheter og forskjeller i fuglesamfunn mellom de ulike skogtypene i Lyngen og i Skånland (det øvre diagrammet). Vi ser en klar gradient langs akse rik løvskog til ren granskog og en klar forskjell betinget av geografi (Lyngen vs. Skånland). Forekomsten av 6 vanlige fuglearter i forhold til de samme gradientene er vist i de nederste diagrammene. For eksempel ser vi at fuglekonge og rødstrupe oftest forekommer i tilknytning til gran, mens sivspurv forekommer mest i rike løvskoger. Gråsisik finnes mest i ren bjørkeskog med tyngdepunkt i Skånland, mens bokfink finnes i de fleste skogtypene og først og fremst i Skånland. - Ordination plot showing the differences and similarities in bird communities sampled in the different forest types in Lyngen and Skånland (upper figure). There is a clear gradient (first axis) from rich birch forests to pure spruce plantations, and a clear regional difference between Lyngen and Skånland (second axis). The presence of the 6 common bird species is shown on the same gradients in the lower plots. Goldcrest and Robin are two species associated with spruce, whereas Reed Bunting is mostly found in rich forests. Redpoll is most common in pure birch forest and is more abundant in Skånland. Chaffinch can be found in most forest types in Skånland only.





Figur 5.8.3

Bestandsdynamikken til rødmus og markmus i forhold til blokk (bl. 1-5) og skogtype (bare for rødmus). Vi ser at rødmus hadde en skikkelig topp i blokkene 4 og 5, men bestanden har vært meget stabil i de øvrige blokkene. Det motsatte bildet gjelder markmusa. Denne arten forekommer kun sporadisk i bjørkeskogen utenom toppårene. - Population dynamics of red and field voles in the different blocks (bl. 1-5) and forest types (only for red voles). Red voles show a peak year in 1997 in blocks 4 and 5, but populations were stable in the other three blocks. The reverse is true of the field vole. The field vole is not usually found in birch forests in years other than peak years.

5.9

Røyeotolitten som ferdskriver: Livshistorievariasjon i ekstremt og uforutsigbart miljø

Martin-A. Svenning

Da avsmeltingen av innlandsisen startet på deler av Svalbard for nærmere 100 000 år siden og breelvene raste utfor den arktiske tundraen, svømte sjørøya opp i ferskvatn for å gyte. Selv om vatnet var kaldt, sterkt tilgrumset av breslam og fattig på næringsdyr, greide røya, som eneste ferskvannsfisk, å etablere seg i dette jomfruelige, ekstreme og uforutsigbare miljøet. I dag er røya fortsatt eneste ferskvannsfisk på Svalbard. For å forstå litt mer av røyas levesett og tilpasninger til ekstreme miljøforhold, har vi ved å benytte røyeotolittene (øresteinene) som ferdskriver, undersøkt to røyebestander på Svalbard. Den ene fra et stabilt miljø, Vårflusjøen, Spitsbergen, og den andre fra et uforutsigbart miljø, i verdens antatt nordligste vassdrag med sjørøye, Arkvatnet, Nordaustlandet.

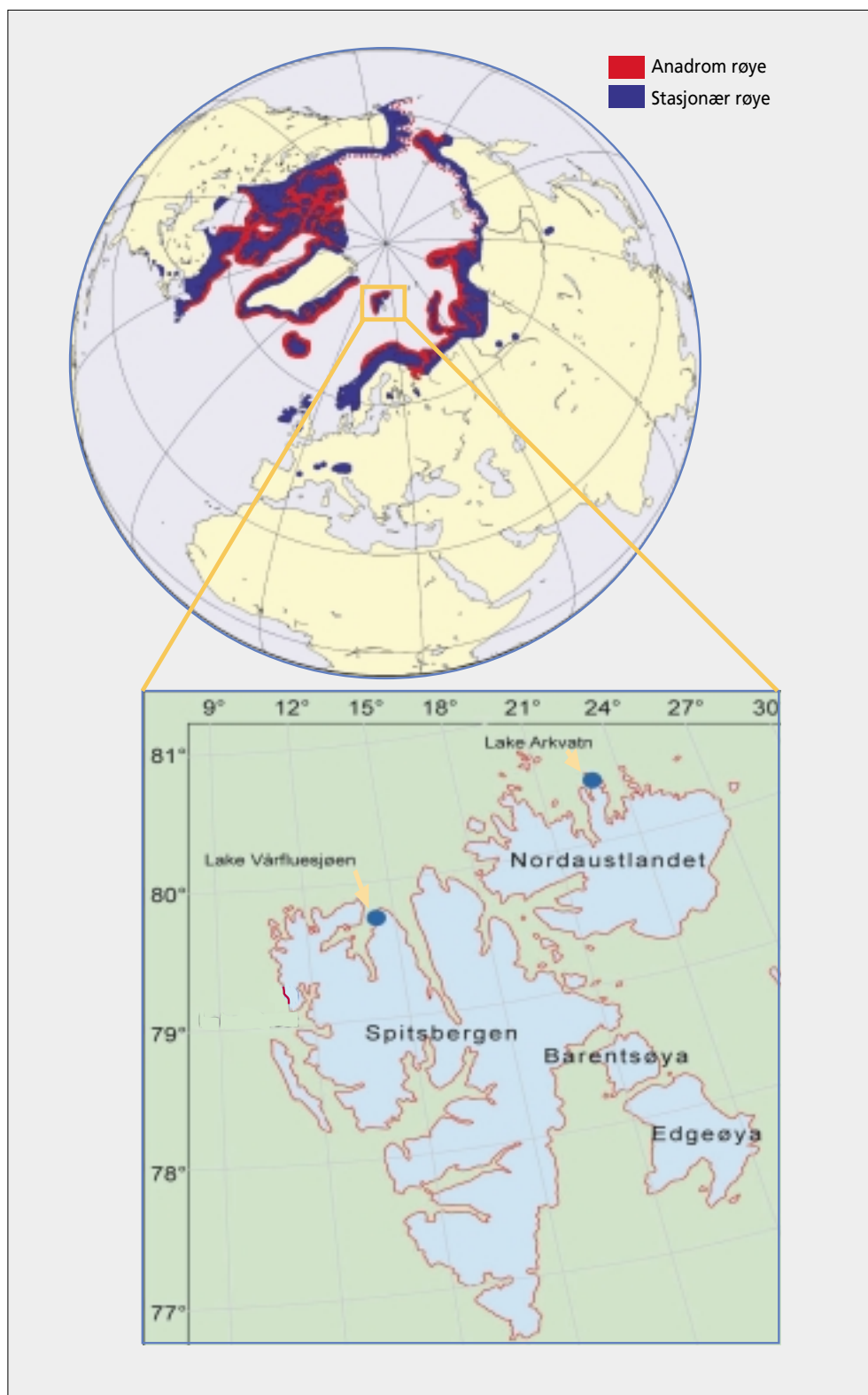
5.9.1 Hva er typisk for innsjøsystemer på Svalbard?

Skillelinjen mellom skoglandet i sør og snaufjellet eller tundraen i nord, *tregrensen*, regnes ofte som skillet mot arktis. Denne ligger ofte nær tigraders isoterme for juli, det vil si linjen som forbinder steder der gjennomsnittstemperaturen i juli er 10 °C. Polarsirkelen og sørgrensen for permafrosten er også brukt som skille mot det vi kaller arktis. De aller nordligste områdene kalles "Høy-arktisk" og omfatter kun Svalbard, nordre deler av Novaya Zemlja, noen øyer nord for Sibir, Grønland og de aller nordligste delene av Kanada. Her er klimaet svært kaldt og ferskvannssystemene huser bare en fiskeart, nemlig røye (**figur 5.9.1**).

Innsjøer på Svalbard er svært kalde, og tilførselen av næringsstoffer er marginal. Det finnes to hovedtyper av innsjøer; klarvannsjøer og bresjøer. I klarvannsjøene, hvor siktedypet som oftest er fra 6 til 8 m, kommer temperaturen sommerstid sjelden over 6



Foto: Martin-A. Svenning



Figur 5.9.1

Utbredelse av røye med avmerking av de to innsamlingslokalitetene på Svalbard. – Distribution of Arctic charr and location of the two sampling sites on Svalbard islands.

°C. I de innsjøene som har isbreer i nedslagsfeltet (bresjøer) er forholdene enda verre. Her vil den økte solstrålingen utover sommeren føre til at isbreene smelter. Dermed reduseres sikten i vannet til bare noen få cm og vanntemperaturen blir sjelden over 4 °C. I de ti månedene med isdekke er temperaturen mellom 0 og 2 °C i begge innsjøtypene.

Istykkelsen varierer stort sett fra 1,5-2 m, men sammenlignet med for eksempel høyfjellssjøer i Norge, er isen vesentlig mer gjenn-

omsiktig. Dette skyldes den lave nedbøren i arktiske områder, samt at lufttemperaturen under innfrysingen er lav. Dermed blir isen kompakt (stålis) og uten innfrosne snølag. Lav nedbør gjennom resten av vinteren gjør at det legger seg lite snø oppå isen. Totalt sett fører dette til at en vesentlig større andel av solstrålene trenger gjennom is-/snølaget. De arktiske områdene har også lange perioder med sollys i løpet av året. På Svalbard er det mer enn 8 timers lys gjennom døgnet allerede fra 10. februar, og fra ca 20. april til 20. august (4 måneder) er det lys døgnet rundt

(midnattssol). På den annen side er det mørketid i fire av vintermånedene.

Totalt sett vil klar is og lite snø likevel føre til at nærmere 75 % av årlig primærproduksjon foregår i de 10 månedene det ligger is på innsjøene. Det er derfor mangel på næringsstoffer - og ikke sollys og temperatur - som er den viktigste enkeltfaktoren som begrenser produksjonen i arktiske innsjøer.

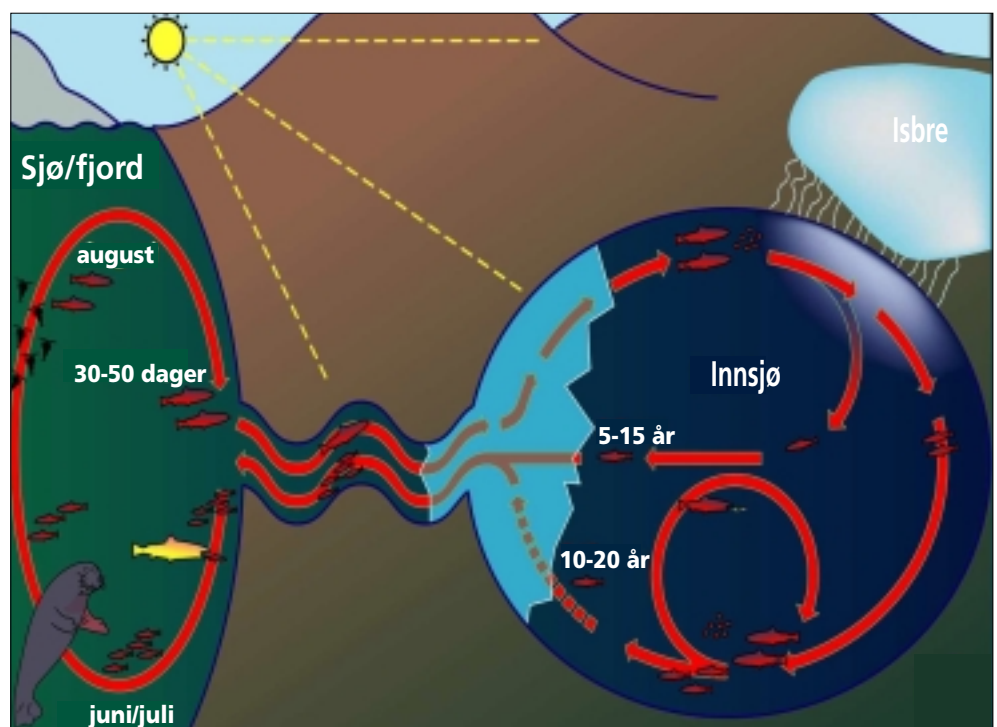
På Svalbard er grunnen permanent frossen (permafrost). Bare litt av det øvre laget tiner hvert år og det skjer lite eller ingen magasinering av nedbøren. På forsommeren (juni/juli) smelter snøen i nedslagsfeltet og det dannes bekker/elver som gir mulighet for at fisk kan vandre mellom innsjøene (ferskvann) og havet (saltvann). Elvene er imidlertid i beste fall åpne bare et par måneder (juli-august), og sjørøya har derfor relativt kort tid på seg før elvene tørrlegges og den må være tilbake fra sjøoppholdet. Utløpselvene/bekkene i innsjøene på Svalbard kan derfor oppfattes som en slags elvekanal mellom fersk- og saltvann som høyst er åpen 7-8 uker hvert år. I de nordligste områdene på øyriket er elvene neppe åpne hvert år.

5.9.2 Hva eter Svalbardrøya?

Faunaen i innsjøer på Svalbard er stort sett begrenset til hjuldyr, bjørnedyr, rundormer, noen få krepsdyr, fåbørstemakk, samt relativt mange fjærmyggarter. Svalbards eneste vårflueart (*Apatania zonella*) finnes bare i noen få røyevassdrag. Hoppekreps, som er mellomvert for bendelmakk, finnes i de fleste innsjøene. Større vannlopper og skjoldkreps beites raskt ned av røya og finnes nesten bare i fisketomme dammer. Steinfluer, øyenstikkere, knott og vannkalver, som er vanlige i innsjøer og elver på fastlandet, er ennå ikke påvist på Svalbard.

Figur 5.9.2

Livssyklus hos røye på Svalbard. - Life cycle in Arctic charr on Svalbard island.



Lav temperatur og begrensede mengder av større næringsdyr, fører derfor til at potensialet for vekst er lavt hos Svalbardrøya. Selv om den beiter hele året, er fødetilbudet sparsomt. Fjærmygg dominerer i dietten; mest som larver, spesielt om vinteren, og som pupper i korte perioder av sommeren. Hoppekreps blir beitet en del senhøstes, mens muslingkreps og til dels vårfluelarver inngår i vinterperioden. Når røya blir om lag 20 cm slår en stor del av bestanden over på fiskediett, dvs blir kannibal, noe som gir grunnlag for vesentlig høyere tilvekst. Dette skjer normalt ikke før røya er blitt 12-15 år. Kannibalisme er svært utbredt i innsjøene på Svalbard, og siden fiskene kan bli svært gamle, kan de også oppnå stor kroppsstørrelse.

I en del av de kystnære vassdragene blir en del av bestanden anadrome, dvs foretar en næringsvandring ut i sjøen (saltvann) om sommeren (**figur 5.9.2**). Røyene er om lag 15-20 cm når de vandrer ut i sjøen for første gang. Dietten hos anadrom røye (sjørøye) på Svalbard er dårlig undersøkt, men det antas at de i stor grad eter marine krepsdyr. Sjørøya vokser svært godt under sjøoppholdet og kan doble vekta i løpet av 4-5 uker. Dersom røya på Svalbard skal oppnå stor kroppsstørrelse, dvs bli 1-2 kg, må den derfor enten leve som kannibal og/eller som sjørøye.

5.9.3 Finnes røye over hele Svalbard?

Svalbard består av fire hovedøyer (**figur 5.9.1**): Nordaustlandet, Spitsbergen, Barentsøya og Edgeøya. Det er ikke påvist røye på Edgeøya. På Barentsøya er det foreløpig bare funnet et vassdrag med ferskvannsstasjonær røye, mens det på Nordaustlandet og Spitsbergen er påvist både ferskvannsstasjonære og anadrome bestander. Det antas at det finnes mellom 150 og 200 innsjøer med ferskvannsstasjonær røye på øyriket, mens sikre sjørøyebestander bare er påvist i om lag 15 vassdrag. I tillegg finnes ferskvannsstasjonær røye både på Bjørnøya og på Jan Mayen.

Avsmeltingen og danningen av innsjøer i enkelte områder på Svalbard kan ha skjedd for mer enn 100 000 år siden og disse områdene var trolig isfrie under vår "siste" istid. Til sammenligning ble de skandinaviske vassdragene dannet for bare 8-10 000 år tilbake. Det er derfor mulig at de første røyene vandret opp i vassdrag på Svalbard for nærmere 100 000 år siden. Det betyr i så fall at røyebestandene på Svalbard er vesentlig eldre enn de fleste andre steder i verden.

De sørligste røyevassdragene ligger helt sør på Spitsbergen (76-77 °N) og de nordligste på nordsiden av Nordaustlandet (80-81 °N). Miljøbetingelsene er imidlertid vesentlig mer ekstreme og uforutsigbare jo lengre nord på øyriket en kommer. På Nordaustlandet er det sannsynlig at elvene i enkelte år åpner seg så sent at gevinsten ved sjøoppholdet blir marginal. I verste fall tiner ikke snøen/isen tilstrekkelig til at utløpselvene åpner seg i det hele tatt. Det er derfor grunn til å spørre seg om det virkelig finnes stabile sjørøyebestander i de nordligste vassdragene på øyriket, og i så fall hvordan de har klart å tilpasse seg et såpass ekstremt og uforutsigbart miljø.

5.9.4 Røyeotolitten som ferdskriver

Otolitter (eller ørestein) er balanseorganer som finnes i hodet hos alle fiskearter. De består hovedsakelig av kalsiumkarbonat, og ligger innkapslet i en slags gelatinpose. Otolittene dannes allerede før fisken klekker og det deponeres nye lag så lenge fisken lever. I tillegg til at det settes av årlige vekstsoner i otolittene - som vi kan bruke til å bestemme fiskens alder - kan omgivelsene fisken lever i også påvirke deponeringen av otolitten. Fordi innholdet av Strontium (Sr) er mye høyere i sjøvann enn i ferskvann, og strontium til en viss grad ligner kalsium (Ca), blir det avsatt vesentlig mer strontium i otolittene hos de røyene som er i sjøen (saltvann) sommerstid. Kvantitativt fører dette til at forholdet mellom strontium og kalsium (Sr/Ca) i otolitten 4-5 dobles når sjørøya vandrer fra ferskvann og ut i sjøen (saltvann) om sommeren. Ved å analysere Sr/Ca-innholdet i hver av sommer- og vintersonene i otolitten hos røya (figur 5.9.3), kan vi derfor blant annet finne ut hvor gamle røyene var når de vandret ut i sjøen for første gang, hvor mange ganger de har vært i sjøen, om de har "hoppet over" sjøvandringen enkelte år og levd som ferskvannsstasjonær osv. En kan med andre ord benytte røyeotolittene som en *ferdskriver* for å beskrive røyas eksakte vandringsmønster og levested (livshistorievalg) flere ti-år tilbake i tid.

5.9.5 Røyebestanden i Vårflusjøen

Vårflusjøen (79°15'N, 14°10'E) ligger på nordvestsiden av Spitsbergen (figur 5.9.1). Innsjøen (1 km²) ligger 25 m over havnivå og er isfri et par måneder i året. Den én km lange utløpselva er åpen *hvert* år, noe som betyr at også sjørøya hvert år (juli – august) kan vandre mellom innsjøen og havet.

Røyene i Vårflusjøen vokser relativt sakte fram til 4-6 årsalderen. Da begynner noen av de største fiskene (ca 15 cm) å vandre til sjøen for første gang, og hos fisk som er eldre enn 6 år, blir bestanden tydelig segregert i to distinkte størrelsesgrupper, dvs i røye mindre eller større enn 20 cm (figur 5.9.4). Alle de små fiskene

som ble fanget hadde hvit kjøttfarge, mens større fisk var lys rød eller røde i kjøttet. Prevalens og relativ tetthet av fiskandmakk (*Diphyllobothrium ditremum*) var signifikant høyere hos fisk mindre enn 20 cm, og marine parasitter (kveis, *Anisakis* spp.) fant vi bare i de store individene. Kondisjonsfaktoren var også vesentlig lavere hos de små (snitt = 0,80) sammenlignet med de store fiskene (snitt = 1,15). Vi fanget også svært få fiskeetere (kannibaler) i Vårflusjøen.

All fisk som ble fanget på oppvandring fra sjøen (saltvann) hadde rødlig kjøttfarge. Magerestene bestod stort sett av marine amfipoder (som inneholder karotenoider) og mange av fiskene var infisert med en marin parasitt (*Anisakis* spp.). Vi antok derfor at de store individene var sjørøyer, mens de like gamle, men mindre individene var ferskvannsstasjonære. Dette ble også bekreftet gjennom otolittanalysene (jf. figur 5.9.3). Alle de store fiskene som ble undersøkt hadde vært i sjøen en til flere ganger, mens de små fiskene som ble studert aldri hadde vært i saltvann. Fisk som hadde begynt å vandre ut i sjøen så også ut til å fortsette med det livet ut. Vi fant videre at de yngste sjørøyene var 4 år gamle, mens de fleste så ut til å vandre ut i sjøen for første gang (førstegangsvandrer) som 6-åringer. De yngste kjønnsmodne stasjonære og anadrome hannene var 7 år og mindre enn 25 % av hanner eldre enn 7 år var kjønnsmodne. De yngste modne residente hunnene var 8 år og mer enn 70 % av hunner eldre enn 8 år var modne. Anadrome hunner ble imidlertid kjønnsmodne først i 12-årsalderen og bare om lag 35 % av hunner eldre enn 12 år var kjønnsmodne. Det var like mange hunner som hanner i begge størrelsesgruppene.

Ved å sammenligne årlig tilvekst i røyeotolittene, fant vi at sjørøyene hadde vokst bedre enn de stasjonære som ungfisk (0 til 4 år), dvs før de vandret ut i havet for første gang. Dette kan være tilfeldig ved at kun de største fiskene, eller de som tilfeldigvis vokser raskest i hver årsklasse, senere blir sjørøye. Det kan heller ikke utelukkes at kun avkom fra sjørøye vandrer ut i sjøen. Dette kan skyldes at sjørøya er større og følgelig har større egg som igjen gir større avkom. Dermed får disse en bedre start på livet og vokser trolig bedre enn avkom fra de mindre, stasjonære foreldrene. Dermed blir kun avkom fra sjørøye store nok allerede i 5-7 årsalderen til å starte sjøvandringen, mens avkom av de stasjonære røyene vokser såpass langsomt at de heller "velger" å bygge opp gonader (blir kjønnsmodne). Alternativt kan det være genetiske forskjeller mellom stasjonær og anadrome fisk, og at avkom fra sjørøye i større grad er genetisk disponert for å vandre ut i sjøen.

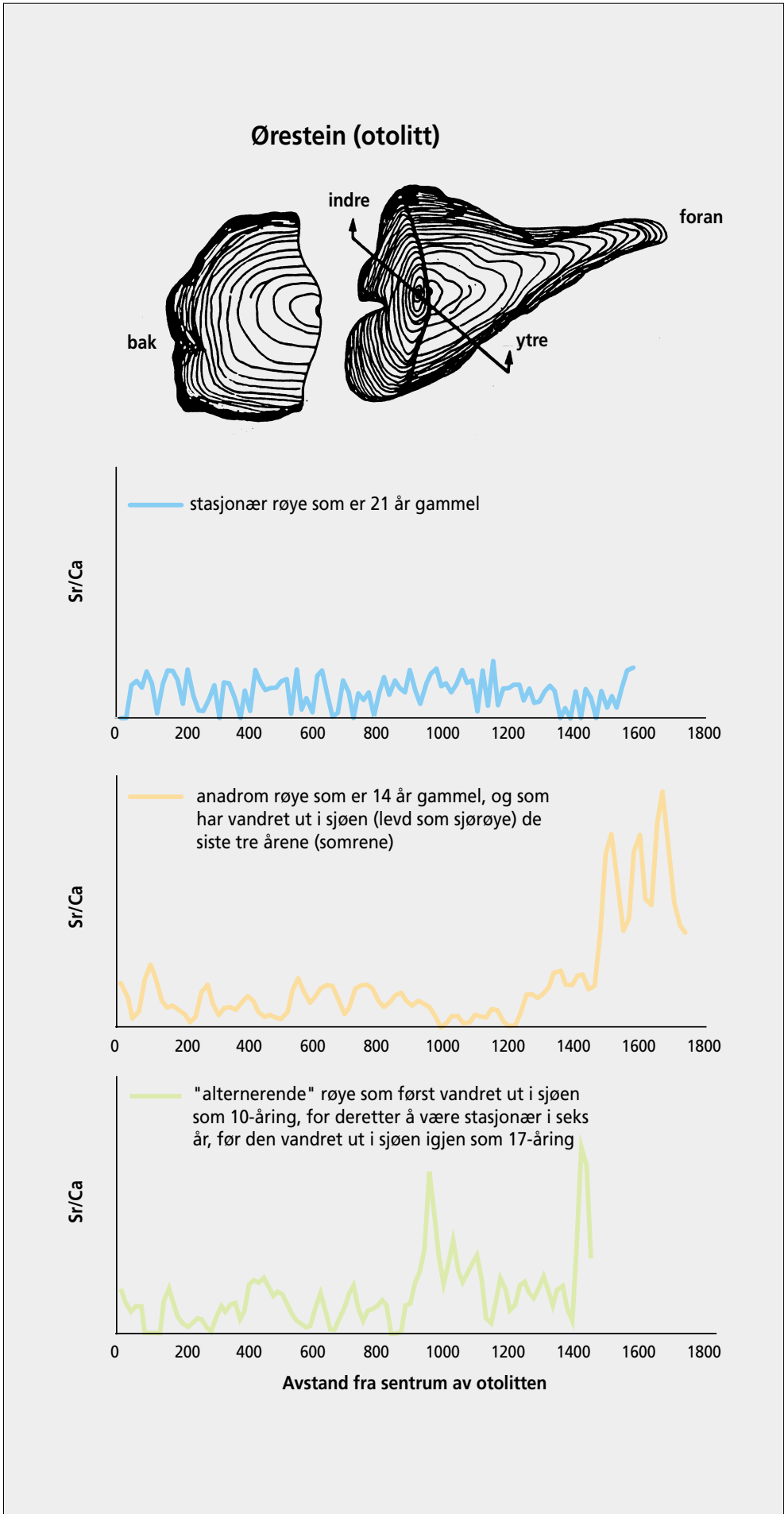
Anadrom og resident røye i Vårflusjøen representerer to økologisk atskilte livshistoriestrategier. Når fiskene er blitt 6-7 år virker det som om nesten alle fiskene en gang for alle har valgt enten å være ferskvannsstasjonær eller å være sjørøye. Slektforholdet mellom de to formene er imidlertid fortsatt uavklart og det er derfor uvisst i hvor stor grad de økologiske forskjellene er genetisk betinget.

5.9.6 Arkvatn - verdens nordligste vassdrag med sjørøye ?

Arkvatnet (80°25'N, 22°57'E) ligger på nordspissen av Prins Oscars land, på Nordaustlandet, Svalbard (figur 5.9.1). I enkelte år ligger det meste av isen på Arkvatnet (foto), og det er usikkert om den om lag 5 km lange utløpselva er åpen hvert år. Det er vi-

Figur 5.9.3

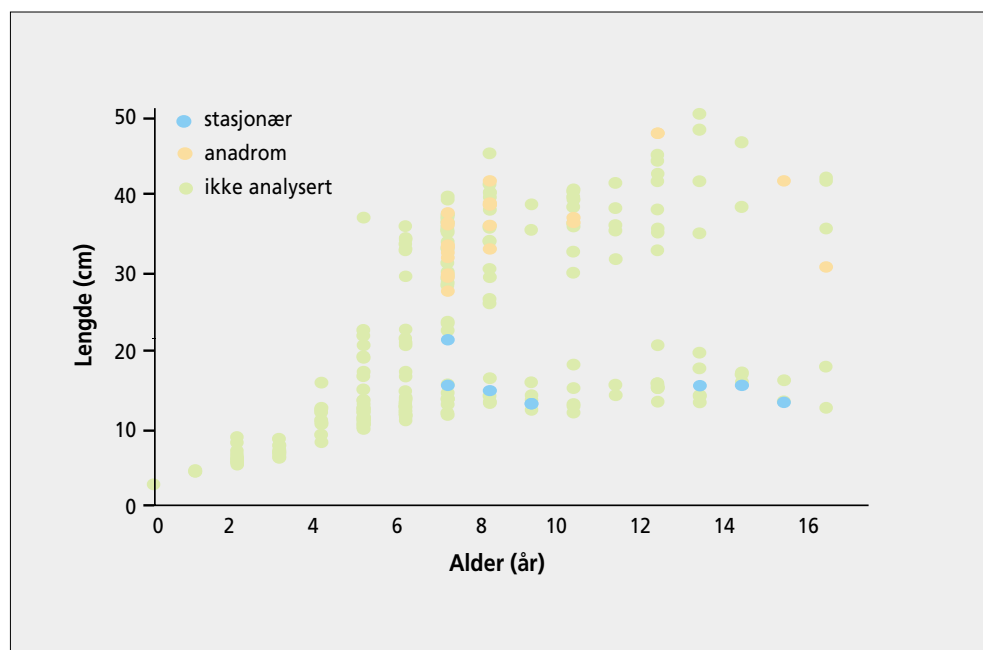
Tre hovedtyper av røye fra Svalbard, slik de kommer til uttrykk ved målinger av Sr/Ca-forholdet i otolittene. - Three main types of Arctic charr from Svalbard islands, as they are expressed through measurements of the Sr/Ca-ratio in the otoliths.



dere trolig stor årlig variasjon både i tidspunktet når elva åpnes, samt hvor lenge den er åpen. Dette innebærer at Arkvatnrøya lever i et svært uforutsigbart miljø, der elva eller "sjøveien" i enkelte år enten 1) ikke er åpen, 2) åpner svært sent, eller 3) er åpen i så kort periode at et eventuelt sjøopphold for røya gir marginal gevinst/vekstøkning. I verste fall dør røya, siden den ikke overlever vinteren i havet. En må derfor skille mellom antatt "gode" år når røya har mulighet til å beite 5-6 uker i sjøen og "dårlige" år når vandringsmulighetene er begrensede og gevinsten ved sjøoppholdet trolig er marginale.

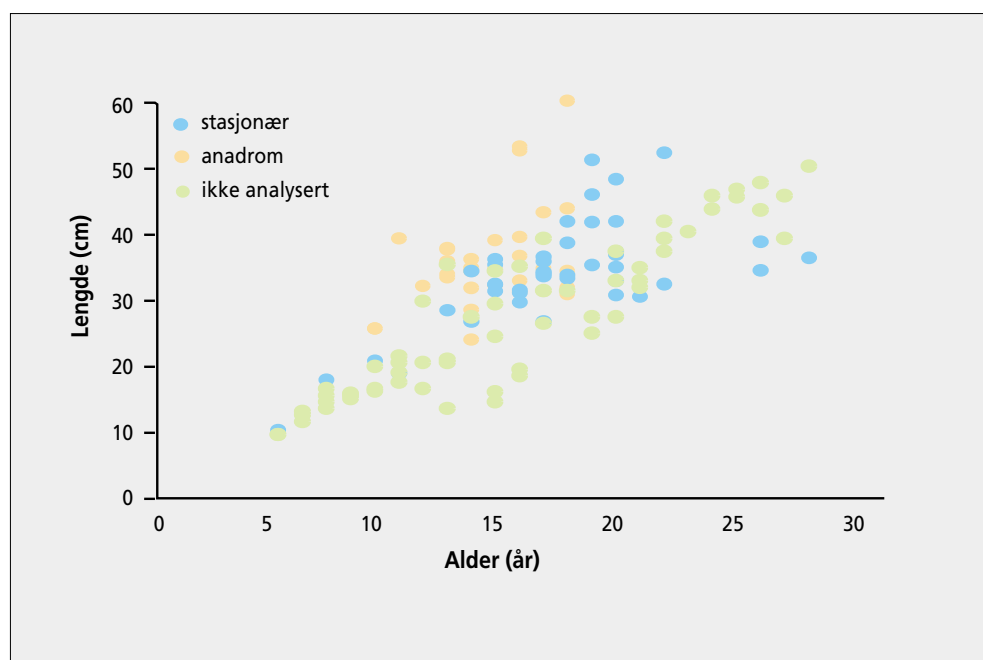
Røyebestanden i Arkvatnet skilte seg fra bestanden i Vårflusjøen på flere måter. Førstegangsvandrende sjørøye var eldre enn 10 år

og vi fant ingen klar segregering i størrelse mellom ferskvannsstasjonær røye og røye som hadde vært flere ganger i sjøen (**figur 5.9.5**). De aller yngste sjørøyene (10-14 år) var dog større enn stasjonære individer ved samme alder. Dette skyldes trolig bedre vekstforhold i sjøvann. For individer i aldersgruppa 15-18 år var imidlertid ferskvannsstasjonære individer like store som de røyene som hadde vært både fem og seks ganger i sjøen. Videre hadde de 18 analyserte røyene eldre enn 18 år aldri vært i sjøen, dvs at sjørøyene ikke blir særlig gamle (**figur 5.9.6**). Totalt sett tyder dette på at sjørøyene vokser bedre i sjøfasen, i alle fall i enkelte år. På den annen side opplever sjøvandrende røye trolig vesentlig høyere dødelighet, og totalt sett kan derfor begge strategiene være like livskraftige.



Figur 5.9.4

Vekst hos stasjonær og anadrom røye i Vårflusjøen. – Growth in resident and anadromous Arctic charr in Lake Vårflusjøen.



Figur 5.9.5

Vekst hos stasjonær og "anadrom" røye fra Arkvatn. – Growth in resident and "anadromous" Arctic charr in Lake Arkvatn.

Røyer som hadde vært i sjøen (saltvann) flere ganger var også vanskelig/umulig å skille visuelt fra ferskvannsstasjonære individer. Kjøttfargen varierte fra grå eller hvit til gul-/røddaktig hos begge typene. Dessuten var begge relativt kraftig infisert av fiskandmakk, og svært få av de fiskene som hadde vært i saltvann hadde marine parasitter når de ble fanget.

Otolittanalysene (Sr/Ca-nivået) viste at røyebestandene i Arkvatnet utviste større variasjon i livshistorieparametre enn hva som er funnet i noe vassdrag tidligere. Enkelte fisk hadde vært i sjøen i flere påfølgende år, mens andre i løpet av sitt 25-30 årige liv aldri hadde vært i sjøvann. Flere fisk hadde imidlertid alternert mellom de to levesettene, dvs vandret ut i sjøen én eller to ganger og så levde i ferskvann i noen år, før de igjen vandret ut i sjøen (**figur 5.9.3**). Det blir derfor vanskelig å definere hvilke individer som kan kalles sjørøye.

En kunne også tenke seg at all "sjørøye" i Arkvatnet egentlig prøvde å vandre ut i sjøen om sommeren, men at de i enkelte år måtte være stasjonære siden elva ikke er åpen. Vi fant også tendenser på at andelen fisk som vandret ut i sjøen varierte mellom år. Dette kunne tyde på at fiskene vandret ut bare i gode år, for eksempel når elva åpnet seg tidlig i sesongen. Det var imidlertid mange fisk som ikke vandret ut i antatt "gode" år, men som hadde gjort det både før og etter. Det er derfor svært vanskelig å forklare hvilke mekanismer som resulterer i hvorvidt Arkvatnrøya i gitte år velger å vandre til sjøen eller ikke. Vi vet fra undersøkelser fra både fastlandet og Svalbard, at dødeligheten hos førstegangs-vandrende røye er høy; fra 65 til 90 %. Dette innebærer at selv om vekstgevinsten for de individene som vandrer i gode år er svært høy, kan andelen som på sikt overlever frem til kjønnsmodning bli svært lav. Det er heller ikke nødvendigvis slik at forholdene i sjøen er gode selv om elva er åpen, noe som betyr at både vekst og overlevelse kan være marginale selv i år hvor elva relativt sett er lenge åpen.

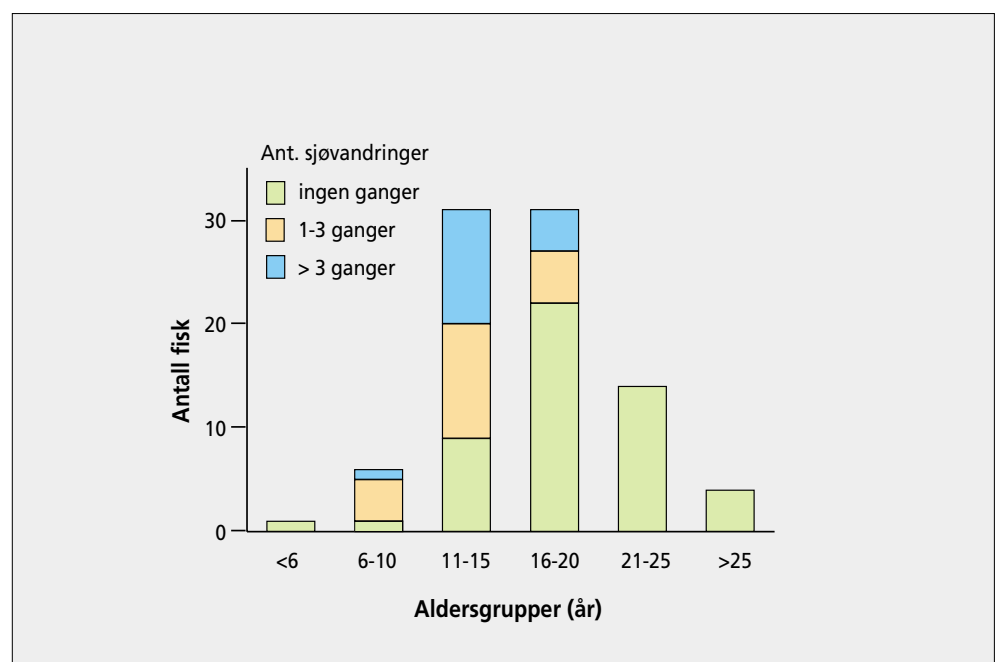
Relativt mange individer ser ut til å leve som kannibal (i alle fall periodevis) og dette gjaldt både vandrende og ikke-vandrende individer. Det er vanskelig å fastslå i hvor stor grad det finnes individer/fraksjoner som spesialisere seg på for eksempel kannibalisme, dvs å være stasjonære hele livet. Vi fant heller ingen signifikante forskjeller i tilvekst hos ungfisk mellom individer som senere i livet vandret mange ganger ut i sjøvann og de som var ferskvannsstasjonære hele livet.

5.9.7 Livshistorievariasjon i ekstremt og uforutsigbart miljø

Ved å benytte røyeotolittene som ferdskrifer, har vi studert livshistoria hos to røyebestander på Svalbard. I Vårflusjøen er utøpselva ("sjøveien") åpen hvert år og når røya har blitt 6-7 år har så å si alle fiskene en gang for alle valgt enten å leve som stasjonær eller som sjørøye. Begge livsstrategiene synes å være livskraftige og økologisk stabile over tid. I Arkvatnet - trolig verdens nordligste vassdrag med sjørøye - er miljøforholdene enda mer ekstreme og endog uforutsigbare. Utløpselva er enten ikke åpen hvert år, eller åpner så sent eller i så kort periode, at det ville være svært risikofyllt for røya å vandre ut i havet. Her velger derfor mange fisk å være stasjonære hele livet, mens andre alternerer mellom et liv som stasjonær/kannibal og som sjørøye. Atter andre forsøker å leve som sjørøye så lenge som mulig. De som lykkes med sjøvandringen vokser godt under sjøoppholdet, men har vesentlig høyere dødelighet enn de som lever hele livet i ferskvann. Det er uvisst om ulike individer spesialisere seg på ulike levesett, samt hvorvidt variasjonen i livshistorie kun er økologisk betinget, eller også har en genetisk komponent.

Figur 5.9.6

Antall sjøvandring hos ulike aldersgrupper av røye fanget i Arkvatn. - Number of sea journeys in different age groups of Arctic charr in Lake Arkvatn.



5.10

Storskala miljøendringer og vegetasjon

Christina Skarpe

Storskala menneskelig påvirkning av miljøet er ikke begrenset til klimaendring. Endringer i for eksempel atmosfærens sammensetning, i kretsløpet av nitrogen og i markanvendelse kan ha like stor eller større betydning på ulike skalaer i tid og rom, og samvirke med hverandre og med klimaet. Et sentralt spørsmål i studiet av storskala miljøendringers betydning for flora og fauna er hvilke egenskaper som gjør en art til vinner eller taper. Slike egenskaper bestemmer forekomsten av arten langs en romlig miljøgradient, og kommer til å bestemme hvilke arter som blir vanlige eller uvanlige eller også dør ut i et raskt foranderlig miljø.

5.10.1 Hva gjør en art til vinner eller taper på en tørr afrikansk savanne?

Tørre tropiske savanner kan forventes å reagere sterkt på klimaendringer som påvirker vannhusholdningen (for eksempel endringer i temperatur eller nedbør). I et kort eller mellomlangt tidsperspektiv er likevel intensivert markanvendelse den viktigste storskala miljøendringen i disse økosystemene.

Jeg har arbeidet i Kalahari, Botswana, og studert 1) egenskaper hos planter i forhold til en klimagradient på regional skala, 2) vegetasjonsdynamikk og planters tilpasninger langs en markanven-



Foto: Christina Skarpe

delsesgradient (husdyrbeite) på landskapsskala, samt 3) hvordan husdyrbruk kan utnytte en endret vegetasjon.

Ulike plantearter har utviklet ulike tilpasninger til for eksempel langvarig tørke, herbivori eller høye temperaturer. Slike tilpasninger kan bestå i utviklingen av visse karaktertrekk kalt 'Plant Functional Attributes' eller PFA, som angår for eksempel bladstørrelse, rottybde eller type av fotosyntese. Hos hver art kombineres et stort antall PFA, og det synes som om mange arter i liknende miljøer og med tilsvarende økologisk funksjon har utviklet liknende kombinasjoner av PFA og dermed utgjør en 'Plant Functional Type' eller PFT. Hvilke PFT man ser kommer naturligvis mye an på hvilke PFA som man velger å studere.

Å kunne gjøre vegetasjonsanalyser med PFT i stedet for med arter er viktig blant annet 1) for å teste hvor godt vi forstår arters tilpasninger, 2) i matematisk modellering, der den store artsrikheten kan være et hinder, og 3) i arbeide med vegetasjon fra ulike floraområder, som ofte har minimal overlapping i arter.

5.10.2 Fins det PFT i Kalahari?

Tjue PFA ble valgt subjektivt for å kunne relateres til tilpasninger til tørt klima. De valgte karakterene inkluderte attributter knyttet til ulike strategier for 1) overlevelse av den tørre vinteren (5 klasser etter Raunkjærers livsformer), 2) bladstørrelse (4 klasser), 3) bladtype (3 klasser), 4) løvfellende – eviggrønn (2 klasser), 5) type av fotosyntese (2 klasser) og rottybde (4 klasser). De 65 vanligste planteartene ble valgt fra en vegetasjonsstudie jeg utførte i Kalahari 1979-1983, og karakterisert ut fra de valgte attributtene. Ordinasjon med 'Correspondence Analysis' ble anvendt for å finne grupper av arter med liknende kombinasjon av attributter, altså PFT. Elleve slike PFT kunne atskilles og betegnes som: Eviggrønne trær, løvfellende finbladete trær, løvfellende bredbladete trær, løvfellende bredbladete busker, flerårige tofrøbladete urter, geofytter (jf. **foto**, som viser den 277 kg tunge tuberen til *Tylosema esculentum*, en art som er godt tilpasset langvarig tørke, brann og herbivorer), flerårige smalbladete gress, flerårige gress med midlere bladbredde, flerårige bredbladete gress, ettårige gress og ettårige tofrøbladete urter (**figur 5.10.1**).

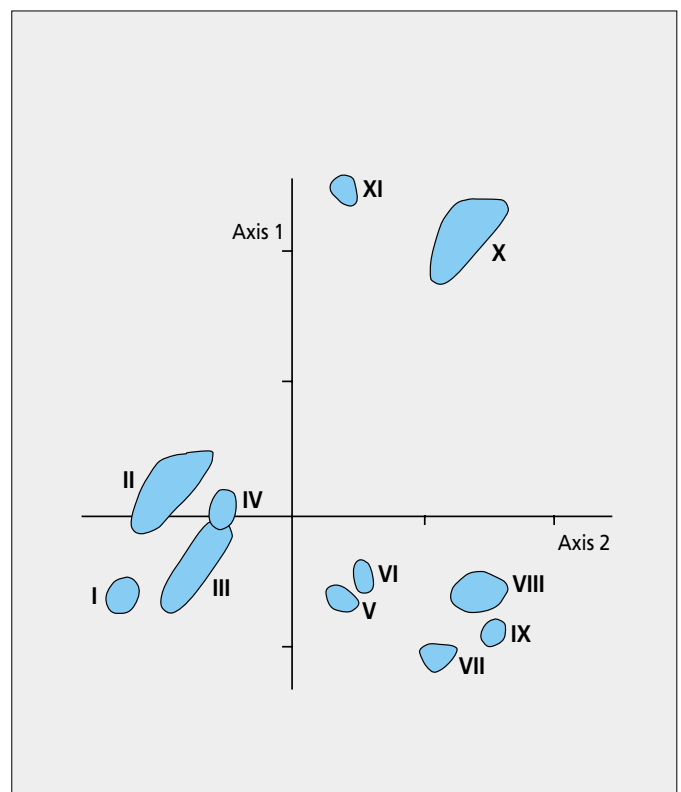
5.10.3 PFT langs en nedbørgradient

Med et vegetasjonskart publisert av A. Blair-Rains og A. D. Yalala (1972) som basis, konstruerte vi et datasett med de viktigste artene ved 20 systematisk plasserte prøvepunkter langs en nedbørgradient fra ca 200 mm gjennomsnittlig årsnedbør i SSV Botswana til ca 650 mm i NNØ. Klimadata ble interpolert fra offisielle data. Materialet ble analysert med ulike former for multivariat statistikk.

Resultatene viste dels at de fleste identifiserte PFT fantes ved de fleste prøvepunkter, og dels at dominerende PFT varierte med årsnedbør og andre variabler relatert til markfuktighet og med temperaturen for den kaldeste måneden. Dette indikerer at de valgte PFA i det minste til en viss utstrekning er relatert til nedbør og lave temperaturer (sannsynligvis frost).

5.10.4 Å overleve i et foranderlig klima

Scenarier for klimaendring indikerer ofte økende tørke for tørr-områder på lave breddegrader. En slik utvikling skulle i følge disse resultatene føre til en nedgang i trearter, framfor alt i bredbladete arter, og følgelig i ratioen trær/gress. En slik utvikling kan dog i noen grad motvirkes av økt effektivitet i vann- og nitrogenutnyttelsen forårsaket av økt karbondioksyd-innhold i atmosfæren. Dette skulle også favorisere arter med C_3 -fotosyntese (**rammeartikkel 5. 10. 1**), for eksempel trearter, relativt til arter med C_4 -fotosyntese, som tropiske gress. Selv en intensivert markanvendelse i form av husdyrbeite ville føre til en økning i andelen trearter.



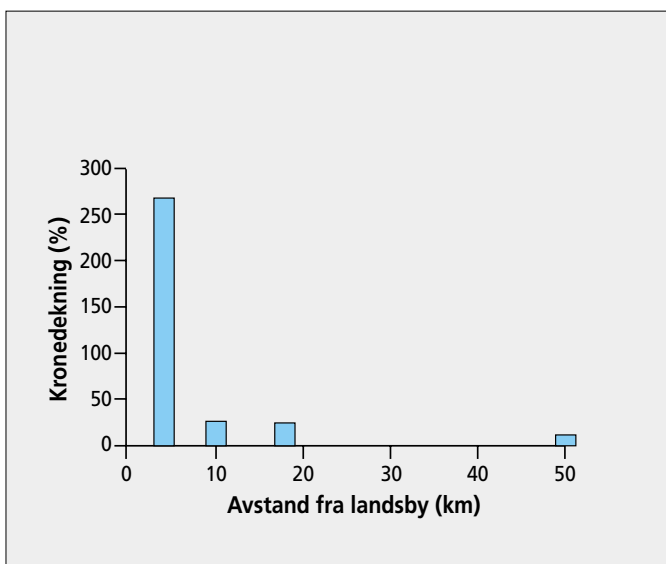
Figur 5.10.1

Plot av første og andre akse i en ordinasjon av 'Plant Functional Attributes' for 65 vanlige kalahariarter. De ulike klustrene representerer I = finbladete trær, II = eviggrønne trær, III = bredbladete små trær, IV = bredbladete store trær, V = geofytter, VI = chameafytter, VII = flerårige gress med middels brede blad, VIII = flerårige bredbladete gress, IX = flerårige smalbladete gress, X = ettårige gress, XI = ettårige urter. – Plot of the first and second axes of an ordination of Plant Functional Attributes for 65 common Kalahari plant species. The different clusters represent I = fine-leaved trees, II = ever-green trees, III = broad-leaved small trees, IV = broad-leaved large trees, V = geophytes, VI = Chamaephytes, VII = perennial grasses with intermediate leaf width, VIII = perennial broad-leaved grasses, IX = perennial narrow-leaved grasses, X = annual grasses, XI = annual forbs.

5.10.5 Betydningen av intensivert husdyrbeite på tørr savanne

Som sagt ovenfor, samspiller klimaendringer med atmosfærens sammensetning og menneskets markanvendelse. I et kort eller mellomlangt tidsperspektiv er sannsynligvis intensivert markanvendelse den viktigste formen for storskala miljøendring i de fleste savannesystemer. Til tross for – eller takket være – de mengder av studier som er gjort om beiting på tørr savanne, er det delte meninger om hva en slik intensivert skulle innebære for jordsmonn og vegetasjon.

I følge "ørkenspredningshypotesen" leder intensivt beite på tørr mark til mer eller mindre irreversibel suksessiv degradering av vegetasjon og jordsmonn mot ørkenaktige forhold. Andre studier konkluderer med at beiting og endringer i beitetrykk knapt har noen betydning for vegetasjonen i tørre, dynamiske system. Atter andre mener at beiting fører til at vegetasjonen endres fra ett stadium til et annet, men deretter bare viser ikke-retningsbestemt dynamikk. I følge den første hypotesen fører beiting til en degradering av vegetasjonen over tid; i følge den andre skulle verken tid eller forskjeller i beitetrykk medføre større forandringer, og i følge den tredje hypotesen skulle vegetasjonen (etter en innledende periode) vise ulikheter på grunn av beitetrykk men ikke variere med tid.



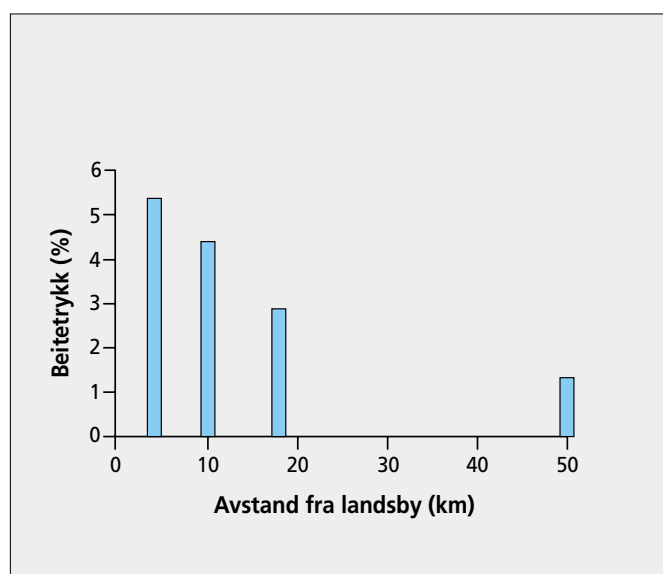
Figur 5.10.2

Total kronedekning av vedvekster i ulik avstand fra landsbyer i Kalahari. Nærmest landsbyene overlapper trekrone slik at total dekning blir mer enn 100 %. – Total canopy cover of woody plants at various distances from villages in Kalahari. Near the villages the total coverage is more than 100 % because of overlapping canopies.

5.10.6 En beitegradient i tid og rom

Jeg har anvendt en studie av en beitegradient i vestre Kalahari, Botswana, analysert i 1979, 1983 og 1999 for å diskutere disse ulike teoriene. Gradienten består av tre 25 km lange transekter som stråler ut fra to nærliggende landsbyer med husdyr. Resultatene viste store forskjeller i vegetasjonen som følge av avstand fra landsbyene (anvendt som et relativt mål på beitetrykket) men liten variasjon med tid. Andelen trearter og flerårige tofrøbladete urter økte med beitetrykket, mens flerårige gress – uavhengig av bladbredde – minket. Ettårige arter viste ingen enhetlig trend, ettersom de var vanlige både i hardt beitede områder nær landsbyene og i brente områder langt fra landsbyene.

Resultatene tolkes lettest som støtte for den tredje hypotesen at beiting forårsaker en endring av vegetasjonen fra ett stadium til et annet. Samtidig konstaterte vi at de tre hypotesene ikke utelukker hverandre. Et vegetasjonsstadium med få planter og mye bar mark kan innebære ørkenaktige forhold, lik det som ble forutsagt av den første hypotesen (ørkenspredning). Likeledes, siden forandringen fra ett stadium til et annet har skjedd kan bare ikke-rettet dynamikk og ingen langsiktig endring av vegetasjonen registreres, i tråd med den andre hypotesen. Av den omfattende litteraturen framgår det at vegetasjonens utvikling under hardt husdyrbeite varierer mellom plasser og studier. Min konklusjon blir at for å forstå innflytelsen av store planteetere i tørre og halvtørre savanner, må man gå ut over forenklete teorier og ta hensyn til plass-spesifikke faktorer og direkte og indirekte interaksjoner mellom husdyrene og økosystemet for øvrig.



Figur 5.10.3

Beitetrykk av kvistbeite (% av totalt antall skudd som beites), i ulik avstand fra landsbyer i Kalahari. – Browsing pressure on twigs (% of total number of shots being browsed) at various distances from villages in Kalahari.

5.10.7 Husdyrbeite i et foranderlig miljø

I halvtørre beitemarker tenderer vedvekster å øke relativt til gress som en følge av beite og eventuelt av stigende karbondioksyddinnhold i atmosfæren. Rundt mange landsbyer i Kalahari er busker og trær så godt som den eneste synlige vegetasjonen og det eneste tilgjengelige beitet under tørketiden. Derfor er kvistbeite viktig selv for kyr, som egentlig foretrekker gress, og kan forventes å bli mer og mer viktig jo mer intensiv markanvendelsen og påvirkningen av atmosfæren blir. Samtidig fins tendens til en økning av geiter, som først og fremst er busketerere, ulikt kyr.

Vi utførte en studie av forekomst og utnyttelse av kvistbeite og dets relasjon til dyretetthet, feltskiktvegetasjon og jordbunnskjemi langs en beitegradient i vestre Kalahari, Botswana. Beitetrykk og artssammensetning av vedvekster varierte med avstand fra landsbyen (**figur 5.10.2** og **5.10.3**). I noen tilfeller ble preferansen for ulike arter endret med avstanden, men stort sett ble de samme artene foretrukket langs hele gradienten. En art som beholder bladene under en del av tørketiden, *Ehretia rigida*, viste det høyeste beitetrykket, mens et par svært vanlige arter var kvantitativt viktigst for dyrene.

5.10.8 Forandring i tid og rom

På regional skala i Kalaharis tørre og halvtørre savanner ser planters ulike tilpasninger til tørkeperiodens lengde og intensitet og til lave temperaturer (frost?) ut til å kunne styre vegetasjonens utvikling. På landskapskala har markanvendelsen, for eksempel husdyrbeite, stor betydning for vegetasjonens utforming, og samspillet mellom store planteetere og deres økosystem er sannsynligvis en del mer komplisert enn de mest populære teoriene antyder. Mye tyder på at andelen vedvekster kan komme til å øke relativt til gress, og at dyr som er tilpasset til å utnytte blad og kvister, for eksempel geiter, kameler og mange ville arter, kan komme til å øke i betydning relativt til gresseterere som kyr og får.

Rammeartikkel 5.10.1

Fotosyntese

Fotosyntesen er den kjemiske reaksjonen som grønne planter utnytter til å binde solenergi og atmosfærisk karbon. Plantene har utviklet mange varianter av denne reaksjonen, som (blant annet) kalles med betegnelsene C_3 - og C_4 -fotosyntese. Den førstnevnte fins blant annet hos de fleste vedvekster, og anses å kunne utnytte et økt innhold av karbondioksyd i atmosfæren. C_4 -fotosyntesen fins fremfor alt hos tropiske gress og krever høye temperaturer for å være effektiv.

6 Syntese og måloppfyllelse



Foto: Jørn Thomassen

Med instituttprogrammet "Bevaring av biodiversitet - fra gener til landskap" har NINA søkt å:

- *gi svar på sentrale spørsmål i bevaringsbiologien,*
- *utvikle metoder som kan brukes i forvaltningen av biologisk mangfold,*
- *øke instituttets spisskompetanse på tradisjonelt sterke fagfelter, og*
- *utvide den faglige bredden i forhold til å møte fremtidige behov.*

Programmet hadde som målsetning å studere bevaringsbiologiske problemstillinger med generell økologisk og forvaltningsmessig interesse. Noen av problemstillingene lar seg ikke besvare fullt ut innenfor rammene av et instituttprogram. NINA har i gjennomføringen av programmet samarbeidet med en rekke institusjoner nasjonalt og internasjonalt, og funnet betydelig ekstern finansiering. Samlet har dette resultert i at programmet har gitt en rekke verdifulle bidrag av stor faglig og forvaltningsmessig betydning. Blant annet har programmet:

- Utført levedyktighetsanalyser av den skandinaviske brunbjørnen og av sjeldne havstrandplanter i Oslofjorden. Analysene er gjort med utgangspunkt i artenes biologi og aktuelle forvaltningstiltak.
- Utviklet ny teori for beregning av insekters vertsspesifisitet, som er en sentral parameter for å kunne beregne lokal og global artsrikdom.
- Utviklet ny teori for beregning av genspredning. Dette har betydning for å vurdere effekter av utsetting av genmodifiserte organismer, og mer generelt for å forstå mikroevolusjon i oppdelte bestander.
- Dokumentert genetisk mangfold hos sårbare arter av rovdyr, sommerfugler og havstrandplanter, samt i en utdødd laksebestand. De genetiske resultatene gir grunnlag for råd om forvaltning av både artene selv og deres leveområder.
- Gitt bidrag til taksonomien til sjeldne og truede haukørner i Sørøst-Asia basert på undersøkelser av mitokondrielt DNA.
- Kvantifisert oppdrettslaksens reproduktive suksess gjennom en hel generasjon i et naturlig økosystem, noe som gir nye muligheter til å kunne vurdere økologiske og genetiske effekter av rømming.
- Gitt et mer presist estimat av artsrikdommen til leddyr i tropisk skog. På lokalt norsk nivå, er det funnet landskapsindekser som kan fungere som indikator for lokalt artsmangfold.
- Dokumentert artsmangfold innen utvalgte organismegrupper i to viktige skogøkosystemer: kystgranskogen og de subarktiske bjørkeskogene.
- Gjennomført storskala effektstudier av endringer i skogøkosystemet som følge av hogst i granskog og treslagsskifte til gran i bjørkeskog.
- Gitt økt økologisk kunnskap om interaksjoner mellom store planteetere og deres ressursgrunnlag i halvtørr, afrikansk savanne. Resultatene kan brukes i planlegging av lokal markanvendelse.
- Funnet biologiske ferdskrivere for arktiske fiskebestander som blant annet gir grunnlag for å studere effekter av klimaendringer.

Gjennomføringen av programmet har vært et stort løft for NINAs ansatte. Temaet har utløst en betydelig kreativitet og forsknings-

innsats, som bare kunne vært finansiert takket være økonomisk støtte fra blant andre Direktoratet for naturforvaltning, Norges forskningsråd og EU. På den ene siden har denne tilknytningen til andre forskningsfinansierende organer og tilgrensende prosjekter begrenset NINAs frihet med hensyn til å skreddersy instituttprogrammets faglige profil. På den andre siden har den eksterne finansieringen tillatt NINA å angripe problemstillinger på en skala som ikke hadde latt seg realisere ved SIP-midler alene.

Storskala økologiske problemstillinger som effekter av fragmentering av granskog, effekter av granplanting i bjørkeskog, nyinnavandring av rovdyr, og effekter av rømt oppdrettslaks i en naturlig laksebestand kan ikke studeres gjennom 3-årsprosjekter. Kontinuiteten som disse prosjektene har fått gjennom instituttprogrammet, og størrelsen de har fått gjennom ekstern finansiering, har derfor vært av uvurderlig hjelp til å sikre forskning omkring miljøeffekter som det tar lang tid å avdekke. Dette har tillatt NINA å bygge opp kompetanse omkring sentrale temaer for bevaring av biologisk mangfold. Denne kompetansen etterspørres både nasjonalt og internasjonalt.

Programmet har styrket NINAs samarbeid med norske universiteter og forskningsinstitutter, og nye samarbeid er utviklet med universiteter i Europa, Nord- Amerika og Afrika. Disse faglige samarbeidene har gitt grunnlag for utarbeidelse av et stort antall vitenskapelige og populærvitenskapelige publikasjoner fra programmet. Dette plasserer NINA i den internasjonale forskningsfronten innenfor utvalgte temaer i skjæringspunktet mellom bevaringsbiologisk grunnforskning og naturforvaltning.

Programmet har også i stor grad bidratt til forskerrekuttering i miljø og utvikling. Tre studenter ved NTNU og én student ved Universitetet i Tromsø har avlagt doktorgrad på prosjekter som inngikk i instituttprogrammet. I tillegg er det avlagt et betydelig antall hovedfagsoppgaver ved disse institusjonene og ved Universitetet i Oslo, Norges landbrukshøgskole og Sveriges lantbruksuniversitet.

Flere av forskningstemaene i instituttprogrammet har betydelig samfunnsmessig interesse. I løpet av programperioden har NINAs ansatte gitt et stort antall bidrag til norske og utenlandske medier, både gjennom avisoppslag og i TV- og radioprogrammer.

7

Publikasjoner fra programmet



Foto: Odd Terje Sandlund

Avhandlinger

- Abildsnes, J. 1998. Korttidseffekter av eksperimentell habitatfragmentering på løpebiller (Carabidae) i en boreal granskog. - Cand. scient. thesis, Department of Zoology, Norwegian University of Science and Technology (NTNU), Trondheim.
- Bråten, A. L. 1997. Browsing by large herbivores in a heterogeneous savanna landscape of Southern Africa. - Cand. scient. thesis, Department of Botany, Norwegian University of Science and Technology (NTNU), Trondheim.
- Byre, A. 2001. *Crambe maritima* L. – from rare to invasive in the Oslo Fjord region. - Cand. scient. thesis, Department of Biology, University of Oslo.

- Einum, S. 1996. Performance of juvenile farmed and native/farmed hybrid Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and implications for native populations. - Cand. scient. thesis, Department of Zoology, Norwegian University of Science and Technology (NTNU), Trondheim.
- Friis, H. 1999. Population viability analysis for *Glaucium flavum* Crantz in the Oslofjord region. - Cand. scient. thesis, Department of Biology, University of Oslo.
- Gillard, S. 1999. Reproductive behaviour and competition between native and native-farmed hybrid Atlantic salmon (*Salmo salar*): the potential for genetic introgression. - Cand. scient.

- thesis, Department of Zoology, Norwegian University of Science and Technology (NTNU), Trondheim.
- Haugen, E. 1999. Bruk av geografiske informasjonssystemer for kartlegging av biologisk mangfold i norsk kommuner. – Cand. scient. thesis, Department of Biology and Nature Conservation, Agricultural University of Norway, Ås.
- Hausner, V. H. 2001. Scenarios for managing coastal birch forests fragmented by spruce. - Dr. scient. (PhD) thesis, Department of Biology, University of Tromsø.
- Mjølnærød, I. B. 1999. Aspects of population genetics, behaviour and performance of wild and farmed Atlantic salmon (*Salmo salar*) revealed by molecular genetic techniques. - Dr. scient. (PhD) thesis, Department of Zoology, Norwegian University of Science and Technology (NTNU), Trondheim.
- Romsaas, H. 2001. Mitochondrial DNA variation in two *Clethrionomys* species in subarctic birch forests in northern Norway: population structure and colonization history. - Cand. scient. thesis, Department of Biology, University of Tromsø.
- Rooke, T. 1998. Responses to simulated browsing in five savanna shrubs. – Cand. scient. thesis, Department of Animal Ecology, Swedish University for Agricultural Sciences, Umeå.
- Sigurdson, T. 2000. Treslagskifte fra bjørk (*Betula pubescens*) til gran (*Picea abies*) i Nord-Norge: Effekter på økologiske prosesser i subarktiske bjørkeskoger. - Cand. scient. thesis, Department of Biology, University of Tromsø.
- Skarpaas, O. 1998. Population viability analysis for the Oyster plant (*Mertensia maritima*) in the Oslofjord region. – Cand. scient. thesis, Department of Biology, University of Oslo.
- Storhaug, R. 2001. Distribution and prevalence of intestinal endoparasites in common shrews (*Sorex araneus*): A study at three different spatial scales in northern birch forests. - Cand. scient. thesis, Department of Biology, University of Tromsø.
- Tufto, J. 1997. Gene flow and genetic drift in geographically structured populations: Ecological, population genetic, and statistical models. - Dr. scient. (PhD) thesis, Department of Zoology, Norwegian University of Science and Technology (NTNU), Trondheim.
- Ødegaard, F. 1999. Host specificity as a parameter in estimates of arthropod species richness. – Dr. scient. (PhD) thesis, Department of Zoology, Norwegian University of Science and Technology (NTNU), Trondheim.
- Bergström, R., Skarpe, C. & Danell, K. 2000. Plant responses and herbivory following simulated browsing and stem cutting of *Combretum apiculatum*. - Journal of Vegetation Science 11: 409-414.
- Dahle, B., O. J. Sørensen, E. H. Wedul, J. E. Swenson & F. Sandegren. 1998. The diet of brown bears *Ursus arctos* in central Scandinavia: effect of access to free-ranging domestic sheep *Ovis aries*. - Wildl. Biol. 4: 147-158.
- Dennis, P., G. Fry & A. Anderson. 2000. The impact of field boundary habitats on the diversity and abundance of natural enemies in cereals. – Pp. 195-214 in B. Ekbom, M. Irwin & Y. Robert (Eds) Interchanges of insects between agricultural and surrounding landscapes. Kluwer, The Netherlands.
- Diserud, O.H. & Ødegaard, F. 2000 The beta binomial model for host specificity among organisms. - Biometrics 56: 16-22.
- Dramstad, W.E., W. Fjellstad, & G. Fry. 1998. Landscape indices – useful tools or misleading numbers? - Pp. 63-68 in Dover, J. & Bunce, R. (Eds) Proceedings of the 1998 European Congress of the International Association of Landscape Ecology 'Key Concepts in Landscape Ecology'. Preston, IALE, U.K.
- Duffy, A. J., Landa, A., O'Connell, M., Stratton, C. & Wright, J. M. 1998. Four polymorphic microsatellites in wolverine (*Gulo gulo*). - Animal Genetics 29: 63.
- Einum, S. & Fleming, I. A. 1997. Genetic divergence and interactions in the wild among native, farmed and hybrid Atlantic salmon. - Journal of Fish Biology 50: 634-651.
- Fjellstad, W. J. & Dramstad, W. E. 1999. Patterns of change in two contrasting Norwegian agricultural landscapes. - Landscape and Urban Planning 45: 177-191.
- Fjellstad, W.J., Dramstad, W.E., Strand, G.-H. & Fry, G. L. A. 2001. Heterogeneity as a measure of spatial pattern for monitoring agricultural landscapes. - Norwegian Journal of Geography 55: 71-76.
- Fleming, I. A. 1996. Reproductive strategies of Atlantic salmon: ecology and evolution. - Reviews in Fish Biology and Fisheries 6: 379-416.
- Fleming, I. A. 1998. Pattern and variability in the breeding system of Atlantic salmon, with comparisons to other salmonids. – Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 55(Suppl. 1): 59-76.
- Fleming, I. A. 2000. What determines the ability of farm salmon to invade wild populations? - Pp. 23-24 in Gallaughier, P. & C. Orr (Eds) Speaking for the Salmon. Workshop Proceedings on Aquaculture and the Protection of Wild Salmon. Continuing Studies in Science, Simon Fraser University, Burnaby, Canada. (ISBN 0-86491-218-8)
- Fleming, I. A. & Einum, S. 1997. Experimental tests of genetic divergence of farmed from wild Atlantic salmon due to domestication. - ICES Journal of Marine Science 54: 1051-1063.
- 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*). - Journal of Applied Ecology 33: 893-905.
- Fleming, I. A., Lamberg, A. & Jonsson, B. 1997. Effects of early experience on the reproductive performance of Atlantic salmon. - Behavioral Ecology 8: 470-480.
- Fleming, I. A., K. Hindar, I. B. Mjølnærød, B. Jonsson, T. Balstad & A. Lamberg. 2000. Lifetime success and interactions of farm salmon invading a native population. - Proc. R. Soc. Lond. B 267: 1517-1524.

Internasjonale publikasjoner

- Abildsnes, J. & Tømmerås, B. Å. 2000. Impacts of experimental habitat fragmentation on ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in a boreal spruce forest. - Ann. Zool. Fenn. 37: 201-212.
- Armstrong, J. D., Grant, J. W. A., Forsgren, H. L., Fausch, K. D., DeGraaf, R. M., Fleming, I. A., Prowse, T. D. & Schlosser, I. J. 1998. The application of science to the management of Atlantic salmon: integration across scales. - Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 55(Suppl. 1): 303-311.
- Armstrong, J. D., Einum, S., Fleming, I. A. & Rycroft, P. A method for tracking the behaviour of mature and immature parr around nests during spawning. - Journal of Fish Biology: In press.
- Berger, J., J. E. Swenson & I.-L. Persson. 2001. Recolonizing carnivores and naïve prey: conservation lessons from Pleistocene extinctions. - Science 291: 1036-1039.

- Friebe, A., J. E. Swenson & F. Sandegren. 2001. Denning chronology of female brown bears (*Ursus arctos*) in central Sweden. - *Ursus* in press.
- Fry, G. 1998. Changes in landscape structure and its impact on biodiversity and landscape values: a Norwegian perspective. - Pp. 81-92 in Dover, J. & Bunce, R. (Eds.) Proceedings of the 1998 European Congress of the International Association of Landscape Ecology 'Key Concepts in Landscape Ecology'. Preston, IALE, U.K.
- Fry, G. 2000. The landscape character of Norway – Landscape values of today and tomorrow. – in B. Pedrolí et al. (Eds) Essays on the Culture of European Landscape. Indigo, Zeist, The Netherlands.
- Fry, G. 2000. Hay meadow landscapes of Norway. – Pp. 11-12 in Wascher, D. M. (Ed.) The Face of Europe – Policy Perspectives for European Landscapes. European Centre for Nature Conservation (ECNC Technical report series), Tilburg.
- Fry, G. & O. Puschmann. 2000. National landscape assessments: Norway. The National Landscape Character Programme. – Ch. 3 in D. M. Wascher (Ed.) Landscapes and sustainability. ECNC, Countryside Agency.
- Fry, G., O. Puschmann, & W. Dramstad. 1999. Geographic information for research and policy; a Norwegian landscape perspective. – Pp. 189-203 in M. B. Usher (Ed.) Landscape Character: Perspectives on Management and Change. SNH/HMSO, Edinburgh.
- Hindar, K. 1998. La biotechnologie menace-t-elle la biodiversité? - Pp. 55-65 in P. Lannoye (Ed.) Transgénique: le temps des manipulations. Editions Frison-Roche, Paris.
- Hindar, K. 1999. Environmental effects of releasing genetically modified fish. - Pp. 79-91 in Genetically modified organisms in Nordic habitats – sustainable use or loss of diversity? TemaNord 1999:542. Nordic Council of Ministers, Copenhagen.
- Hindar, K. 1999. Introductions at the level of genes and populations. - Pp. 149-161 in O. T. Sandlund, P. J. Schei & Å. Viken (Eds) Invasive Species and Biodiversity Management. Kluwer Academic Publishers, London.
- Hindar, K. 2001. Interactions of cultured and wild species. - In M. Tlustý, D. Bengtson, H. O. Halvorson, J. Pearce & R. B. Rheault (Eds) Marine Aquaculture and the Environment. Island Press, Washington, D.C. In press.
- Johnsson, J. I., Höjesjö, J. & Fleming, I. A. 2001. Behavioural and heart rate responses to predation risk in wild and domesticated Atlantic salmon. - Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 58: 788-794.
- Jonsson, N., Jonsson, B. & Fleming, I. A. 1996. Phenotypically plastic response of egg production to early growth in Atlantic salmon, *Salmo salar*. - Functional Ecology 10: 89-96.
- Landa, A., Franzén, R., Bø, T., Lindén, M. & Swenson, J. E. 1998. Active wolverine *Gulo gulo* dens as a minimum population estimator in Scandinavia. - Wildlife Biology 4: 159-168.
- Landa, A., Linnell, J. D. C., Lindén, M., Røskaft, E. & Moksnes, A. 2000. Conservation of Scandinavian wolverines in an ecological and political landscape. - Pp. 1-20 in Griffiths, H. I. (Ed.) Mustelids in a modern world, management and conservation aspects of small carnivore: human interactions. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands.
- Linnell, J. D. C., R. Aanes, J. E. Swenson, J. Odden & M. E. Smith. 1997. Translocation of carnivores as a method for managing problem animals: a review. - Biodiversity and Conserv. 6: 1245-1257.
- Linnell, J. D. C., J. Odden, M. E. Smith, R. Aanes & J. E. Swenson. 1999. Large carnivores that kill livestock: do «problem animals» really exist? - Wildl. Soc. Bull. 27: 698-705.
- Linnell, J. D. C., B. Barnes, J. E. Swenson & R. Andersen. 2000. How vulnerable are denning bears to disturbance? - Wildl. Soc. Bull. 28: 400-413.
- Linnell, J. D. C. J. E. Swenson & R. Andersen. 2000. Conservation of biodiversity in Scandinavian boreal forests: large carnivores as flagships, umbrellas, indicators, or keystones? - Biodiversity and Conserv. 9: 857-868.
- Linnell, J. D. C., J. E. Swenson & R. Andersen. 2001. Predators and people: conservation of large carnivores is possible at high human densities if management policy is favourable. - Animal Conservation 4: In press.
- Matson, G. M., H. E. Casquilho-Gray, J. D. Paynich, V. G. Barnes, Jr., H. V. Reynolds III & J. E. Swenson. 1999. Cementum annuli are unreliable reproductive indicators in female brown bears. - Ursus 11: 275-280.
- Matthews, M. A., W. R. Poole, C. E. Thompson, J. McKillen, A. Ferguson, K. Hindar & K. F. Wheelan. 2000. Incidence of hybridization between Atlantic salmon, *Salmo salar* L., and brown trout, *Salmo trutta* L., in Ireland. - Fish. Mgmt Ecol. 7: 337-347.
- Mjølnørød, I. B., U. H. Refseth, E. Karlsen, T. Balstad, K. S. Jakobsen & 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.
- Mjølnørød, I. B., I. A. Fleming, U. H. Refseth & K. Hindar. 1998. Mate and sperm competition during multiple-male spawnings of Atlantic salmon. - Can. J. Zool. 76: 70-75.
- Mjølnørød, I. B., U. H. Refseth & K. Hindar. 1999. Spatial association of genetically similar Atlantic salmon juveniles and sex-bias in spatial patterns in the river. - J. Fish Biol. 55: 1-8.
- Nurminiemi, M., J. Tufto, N.-O. Nilsson & O.-A. Rognli. 1998. Spatial models of pollen dispersal in the forage grass meadow fescue. - Evolutionary Ecology 12: 487-502.
- Persson, I.-L., S. Wikan, J. E. Swenson & I. Mysterud. In press. The diet of the brown bear in the Pasvik, Valley, northeastern Norway. - Wildl. Biol.
- Radtke, R., M.-A. Svenning, D. Malone, A. Klemetsen, J. Ruzicka & D. Fey. 1996. Migrations in an extreme northern population of Arctic charr, *Salvelinus alpinus*: insights from otolith microchemistry. – Mar. Ecol. Prog. Ser. 136: 13-23.
- Sagør, J. T., J. E. Swenson & E. Røskaft. 1997. Compatibility of brown bear *Ursus arctos* and free-ranging sheep in Norway. - Biol. Conserv. 81: 91-95.
- Sarlöv Herlin, I. L. & G. L. A. Fry. 2000. Dispersal of woody plants in forest edges and hedgerows in a Southern Swedish agricultural area: the role of site and landscape structure. - Landscape Ecology 15: 229-242.
- Schneider, C. & Fry, G. 2001. The influence of landscape grain size on butterfly diversity in grasslands. – Insect Conservation: In press.
- Skarpe, C. 1996. Plant functional types and climate in a southern African savanna. - Journal of Vegetation Science 7: 397-404.
- Skarpe, C. 2000. Desertification, no-change or alternative states: Can we trust simple models on livestock impact in dry rangelands? - Applied Vegetation Science 3: 261-268.
- Skarpe, C., Bergström, R., Bråten, A. L. & Danell, K. 2000. Browsing in a heterogeneous savanna. - Ecography 23: 632-640.

- Skarpaas, O. & Stabbetorp, O. E. In press. Diaspore ecology of *Mertensia maritima*: Effects of physical treatments and their timing on dispersal and germination. – *Oikos*.
- Smith, M. E., J. D. C. Linnell, J. Odden & J. E. Swenson. 2000. The use of guardian animals for reducing livestock depredation. – *Acta Agriculturae Scandinavica Section A, Animal Science* 50: 279-290.
- Smith, M. E., J. D. C. Linnell, J. Odden & J. E. Swenson. 2000. Review of methods to reduce livestock depredation: B. Aversive conditioning, deterrents, and repellents. – *Acta Agriculturae Scandinavica Section A, Animal Science* 50: 304-315.
- Strann, K.-B., Yoccoz, N. G. & Ims, R. A. 2001. Is the heart of the Fennoscandian rodent cycle still beating? A 14-years study of small mammals and Tengmalm's owls in north Norway. – *Ecography*: In press.
- Svenning, M.-A. & Gullestad, N. 2001. Adaptations to stochastic environmental variations: the effects of environmental change on the length of the migratory window of Svalbard Arctic charr. – *Environmental Biology of Fishes*: In press.
- Swenson, J. E. 1999. Does hunting affect the behavior of brown bears in Eurasia? – *Ursus* 11: 157-162.
- Swenson, J. 2000. Der Braunbär (*Ursus arctos*) in Eurasien. – Pp. 89-108 in U. Ganslöber (Ed.). *Die Bären*. Filander Verlag, Fürth.
- Swenson, J. E. & F. Sandegren. 1996. Sustainable brown bear harvest in Sweden estimated from hunter-provided information. – *J. Wildl. Res.* 1: 228-231.
- Swenson, J. E. & S. Wikan. 1996. A population estimate for brown bears in Finnmark County, North Norway. – *Fauna norv. Ser. A*. 17: 11-15.
- Swenson, J. E., F. Sandegren, A. Söderberg, A. Björvall, R. Franzén & P. Wabakken. 1997. Infanticide caused by hunting of male bears. – *Nature* 386: 450-451.
- Swenson, J. E., F. Sandegren, S. Brunberg & P. Wabakken. 1997. Winter den sites abandonment by brown bears *Ursus arctos*: causes and consequences. – *Wildl. Biol.* 3: 35-38.
- Swenson, J. E., R. Franzén, P. Segerström & F. Sandegren. 1998. The age of self-sufficiency in Scandinavian brown bears. – *Acta Theriologica* 43: 213-218.
- Swenson, J. E., F. Sandegren & A. Söderberg. 1998. Geographic expansion of an increasing brown bear population: evidence for presaturation dispersal. – *J. Animal Ecol.* 67: 819-826.
- Swenson, J. E., F. Sandegren, A. Björvall & P. Wabakken. 1998. Living with success: research needs for an expanding brown bear population. – *Ursus* 10: 17-24.
- Swenson, J. E., F. Sandegren, A. Björvall, R. Franzén, A. Söderberg & P. Wabakken. 1998. Status and management of the brown bear in Sweden. – Pp. 111-113 in C. Servheen, S. Herrero and B. Peyton, compilers. *Bears, status survey and conservation action plan*. IUCN/SSC bear and polar bear specialist groups, IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- Swenson, J. E., K. Wallin, G. Ericsson, G. Cederlund & F. Sandegren. 1999. Effects of ear tagging on survival of moose calves. – *J. Wildl. Manage.* 63: 354-358.
- Swenson, J. E., A. Jansson, R. Riig & F. Sandegren. 1999. Bears and ants: myrmecophagy by brown bears in central Scandinavia. – *Can. J. Zool.* 77: 551-561.
- Swenson, J. E., F. Sandegren, A. Söderberg, M. Heim, O. J. Sørensen, A. Björvall, R. Franzén, S. Wikan & P. Wabakken. 1999. Interactions between brown bears and humans in Scandinavia. – *Biosphere Conserv.* 2: 1-9.
- Swenson, J. E., B. Dahle & F. Sandegren. 2001. Intraspecific predation in Scandinavian brown bears older than cubs-of-the-year. – *Ursus* in press.
- Swenson, J. E., F. Sandegren, S. Brunberg & P. Segerström. 2001. Factors associated with loss of brown bear cubs in Sweden. – *Ursus* in press.
- Sægvog, H., K. Hindar, S. Kålås & H. Lura. 1997. Escaped farmed Atlantic salmon replaces the original salmon stock in the River Vosso. – *ICES J. Mar. Sci.* 54: 1166-1172.
- Sæther, B.-E., S. Engen, J. E. Swenson, Ø. Bakke & F. Sandegren. 1998. Assessing the viability of Scandinavian brown bear, *Ursus arctos*, populations: the effects of uncertain parameter estimates. – *Oikos* 83: 403-416.
- Sørensen, O. J., J. E. Swenson & T. Kvam. 1998. Status and management of the brown bear in Norway. – Pp. 86-89 in C. Servheen, S. Herrero & B. Peyton, compilers. *Bears, status survey and conservation action plan*. IUCN/SSC bear and polar bear specialist groups, IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- Tufto, J. 1999. The wave of advance of introduced genes in populations of plants. – Pp. 69-75 in K. Ammann, Y. Jacot, V. Simonsen & G. Kjellsson (Eds). *Methods for Risk Assessment of Transgenic Plants*. III. Ecological risks and prospects of transgenic plants. Birkhäuser Verlag, Basel.
- Tufto, J., S. Engen & K. Hindar. 1996. Inferring patterns of migration from gene frequencies under equilibrium conditions. – *Genetics* 144: 1909-1919.
- Tufto, J., S. Engen & K. Hindar. 1997. Stochastic spatial dispersal processes in plant populations. – *Theoretical Population Biology* 52: 16-26.
- Tufto, J., A. F. Raybould, K. Hindar & S. Engen. 1998. Analysis of genetic structure and dispersal patterns in a population of sea beet. – *Genetics* 149: 1975-1985.
- Tufto, J., B.-E. Sæther, S. Engen, J. E. Swenson & F. Sandegren. 1999. Harvesting strategies for conserving minimum viable populations based on World Conservation Union criteria: brown bears in Norway. – *Proc. R. Soc. Lond. B* 266: 961-967.
- Tømmerås, B. Å. & K. Hindar. 1999. Assessment of long-term environmental impacts of transgenic trees: Norway spruce as a case study. – Pp. 69-75 in K. Ammann, Y. Jacot, V. Simonsen & G. Kjellsson (Eds). *Methods for Risk Assessment of Transgenic Plants*. III. Ecological risks and prospects of transgenic plants. Birkhäuser Verlag, Basel.
- Vangen, K. M., Persson, J., Landa, A., Andersen, R. & Segerström, P. 2001. Characteristics of dispersal and home ranges in young wolverines. – *Canadian Journal of Zoology* 79: 1641-1649.
- Waits, L., P. Taberlet, J. E. Swenson, F. Sandegren & R. Franzén. 2000. Nuclear DNA microsatellite analysis of genetic diversity and gene flow in the Scandinavian brown bear (*Ursus arctos*). – *Molecular Ecology* 9: 421-431.
- Walker, C., Vila, C., Landa, A., Lindén, M. & Ellegren, H. 2001. Genetic variation and population structure in Scandinavian wolverine (*Gulo gulo*) populations. – *Molecular Ecology* 10: 53-63.
- Zedrosser, A., B. Dahle, J. E. Swenson & N. Gerstl. 2001. Status and management of the brown bear in Europe. – *Ursus* 12: in press.
- Ødegaard, F. 2000. How many species of arthropods? Erwin's estimate revised. – *Biol. J. Linn. Soc.* 71: 583-597.
- Ødegaard, F. 2000. The relative importance of trees versus lianas as hosts for phytophagous beetles in tropical forests. – *Journal of Biogeography* 27: 283-296.

- Ødegaard, F., Diserud, O.H., Engen, S., Aagaard, K. 2000. The magnitude of local host specificity for phytophagous insects. - Conservation Biology 14: 1182-1186.
- Økland, F., Lamberg, A., Heggberget, T. G., Fleming, I. A. & McKinley, R. S. 1996. Identification of spawning behaviour in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) by radiotelemetry. - Pp. 35-46 in E. Baras & J. C. Philippart (Eds) Underwater Biotelemetry, Proceedings of the First Conference and Workshop on Fish Telemetry in Europe, University of Liège, Belgium.
- Økland, F., Fleming, I. A., Thorstad, E. B., Finstad, B., Einum, S. & McKinley, R. S. 2000. EMG telemetry to record the intensity of swimming- and breeding-related behaviour in Atlantic salmon. - Pp. 51-58 in Moore, A. & Russell, I.A. (Eds) Advances in Fish Telemetry. Centre for Environment, Fisheries and Aquaculture Science, Lowestoft, U.K.
- Aagaard, K., K. Hindar, A. S. Pullin, C.H. James, O. Hammarstedt, T. Balstad & O. Hanssen. In press. Phylogenetic relationships in brown argus butterflies (Lepidoptera: Lycaenidae: *Aricia*) from north-western Europe. - Biol. J. Linn. Soc.
- Rapporter og populærviten-
skapelige artikler**
- Andersen, R. & J. Swenson. 1999. Wildlife and nature conservation in Scandinavia with special regard to large predators. - Pp. 59-67 in Natura 2000 Eine Chance für den Naturschutz Europas/A chance for nature conservation in Europe. Schriftenreihe des Bundesministerium für Umwelt, Jugend und Familie, Band 14/1999. Vienna.
- Brundin, J. & Karlsson, P. 1999. Browse and browsers in south-western Kalahari. - Report of Minor Field Study, Swedish Agricultural University, Uppsala.
- Busk, H., B. Dahle, A. Jansson, T. Johansen, A. Norin, O. Opseth, I.-L. Persson, R. Riig, L. Stabell, A. Söderberg, J. Swenson, F. Sandegren, K. Wallin & G. Cederlund. 1999. Bjørnen som predator på elg. - Elgen 1999: 12-15.
- Direktoratet for Naturforvaltning 1999. Nasjonal rødliste for true-arter i Norge 1998. Norwegian Red List 1998. - DN-rapport 3: 1-161.
- Fjellstad, W., G. Fry & W. Dramstad. 1999. Utvikling av indikatorer for arealstruktur, biologisk mangfold og tilgjengelighet/opplevelses-kvalitet. Rapport for 1998. - NIJOS 7/99, Ås, 35 pp.
- Gossow, H. & J. Swenson. 1997. Large predator meeting in Austria. - Intern. Bear News 6(3): 12-13.
- Hagen, S. B., R. A. Ims & N. G. Yoccoz. 2001. Målere: nøkkelarter i de subarktiske bjørkeskogene. - Biolog 19(2): 10-16.
- Hanssen, O. In press. Billefaunaen i naturskog og kulturskog i Lierne Nord Trøndelag. - NINA Fagrapport.
- Hanssen, O., Ødegaard, F. & Kvamme, T. 1997. Forslag til rødliste for norske insekter. Del 1. Biller (Coleoptera). - NINA Fagrapport 31: 1-31.
- Hindar, K. 1998. Rømt oppdrettslaks - verknader for den ville laksen? - Pp. 159-165 in A. Eggereide & F. E. Krogh (Eds) Villaksen - verdier, trusler og tiltak. Villaksseminaret 1997, Norsk Villakssenter, Lærdal.
- Hindar, K. 1998. Rømt oppdrettslaks. - Pp. 27-30 in S. Mortensen (Ed.) Havbruksrapport 1998. Fisken og Havet, særnummer 3 - 1998.
- Hindar, K. 1999. Rømt oppdrettslaks - en trussel mot villaksen. - Pp. 56-61 in A. Eggereide, A. Olsen & H. Muladal (Eds) Villaks utan framtid? Villaksseminaret 1999, Norsk Villakssenter, Lærdal.
- Hindar, K. 2001. Miljøeffekter av genmodifiserte organismer. - Pp. 18-19 in Direktoratet for naturforvaltning. "Workshop" om miljøeffekter av genmodifiserte organismer (GMO). Direktoratet for naturforvaltning, Trondheim.
- Hindar, K. & Ø. Skaala. 2001. Utsetting av laksefisk: genetiske aspekter. - Pp. 38-41 in R. Strand, I. A. Fleming & B. O. Johnsen (Eds) Utsettinger av laksefisk. NINA Fagrapport 45.
- Hustad, H. & J. E. Swenson. 2001. Tildeling av skadefellingstillatelser på bjørn som tar sau. - Sau og Geit in press.
- Lacroix, G. L. & Fleming, I. A. 1998. Ecological and behavioural interactions between farmed and wild Atlantic salmon: consequences for wild salmon. - Canadian Stock Assessment Secretariat. Research Document 98/162.
- Laikre, L., T. Järvi, K. Hindar, J. V. Arnekleiv, S. Einum, T. Næss & G. Raddum. 2001. Bevaring. - Pp. 11-16 in R. Strand, I. A. Fleming & B. O. Johnsen (Eds) Utsettinger av laksefisk. NINA Fagrapport 45.
- Landa, A. 1998. Jerven -fjellets omstridte farende fant. - Pp. 8-30 in Brox, K. H. (Ed.). Norsk Natur 98/99. Tapir forlag, Trondheim.
- Landa, A. 1999. Aksjonsplan for bevaring av jerv i Europa. - Verdens Natur 14: 14-16.
- Landa, A. 1999. Spor og tegn. Et hefte til hjelp i bestemmelse av store rovdyr. - NINA-NIKU, Trondheim. 20pp.
- Landa, A., Lindén, M. & Kojola, I. 2000. Action plan for the conservation of wolverines in Europe (*Gulo gulo*). - Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats (Bern Convention) Nature and environment. No. 115: 45 pp.
- Linnell, J. D. C., J. E. Swenson, A. Landa & T. Kvam. 1998. Metodikk for bestandsovervåking av store rovdyr—en litteraturgjennomgang. - NINA Oppdragsmelding 549.
- Lund, R. A., B. Finstad, I. A. Fleming & K. Hindar. 1999. Oppdrettslaks og ville bestander av laksefisk. - Pp. 133-147 in K. H. Brox (Ed.) Brennpunkt Natur: Aktuelt om natur og miljø. Tapir forlag, Trondheim.
- Mork, J., H. B. Bentsen, K. Hindar & Ø. Skaala. 1999. Genetiske interaksjoner mellom oppdrettslaks og vill laks. - Pp. 181-200 in Til laks åt alle kan ingen gjera? Norges offentlige utredninger 1999:9, Statens forvaltningstjeneste, Oslo.
- Sagør, J. T. & J. Swenson. 1996. Sau i bjørneland—kilde til konflikt! - Pp. 8-23 in K. H. Brox (Ed.). Natur 96/97. Tapir forlag, Trondheim.
- Sandegren, F. & J. Swenson. 1997. Bjørnen—viltet, ekologin och människan. - Svenska Jägareförbundet, Stockholm, Sweden.
- Sandegren, F. & J. Swenson. 1997. Det skandinaviska björnprojektet. - Pp. 76-81 in Roviltforvaltning: problemer og utfordringer. Nordisk Jägersamvirke, Rapport Nr. 4-1997.
- Sandegren, F. & J. Swenson. 1998. Nya rön från det Skandinaviska Björnprojektet—projektet om den svenska björnen. - Allt om djur och natur 1998(3): 20-24.
- Sandegren, F. & J. Swenson. 2000. Bjørnen som älgjägare. - Svensk Jakt 2000 (2/3): 62-65.
- Sandegren, F. & J. Swenson. 2001. Åteljakt på björn—bra eller dåligt? - Svensk Jakt 2001 (2/3): 64-65.
- Sandlund, O. T., Tømmerås, B. Å. & Ødegaard, F. 1997. Veien til en ukjent biologisk verden - med bygningskran i tretoppene. - Naturen 121: 245-251.

- Sigurdson, T., Yoccoz, N. G., Ims, R. A. & Haukisalml, V. 1999. Species richness and prevalence of endoparasites in common shrews (*Sorex araneus*) from different forest types in northern Norway. – Page 211 in H. Ylönen, H. Henttonen, P. Laajalahti & J. Niemimaa (Eds). 3rd European Congress of Mammalogy (ECM 3), Jyväskylä, Finland.
- Skarpe, C. 1998. Planter og store planteetere fra tropene til Arktis. –NINA·NIKU Annual Report 1997: 15.
- Skarpaas, O. & Stabbetorp, O. E. 2001. Sjeldenhet og levedyktighet – noen betraktninger med strandplanter som eksempler. – Firladet 14-2: 2-4.
- Stabbetorp, O. E. 2000. Sårbarhetsvurdering av planter med små populasjoner. En studie av havstrandsarter i Oslofjorden. – Pp. 7-8 in T. Bongard (Ed.) Rapport fra fagkonferanse i programmet: Biologisk mangfold – dynamikk, trusler og forvaltning. Norges forskningsråd/NINA Temahefte 15.
- Svenning, M.-A. 2000. Fiskesamfunn i arktiske innsjøer. – Pp. 102-108 in Borgstrøm, R. & L. P. Hansen (Eds.). Fisk i ferskvann - Et samspill mellom bestander, miljø og forvaltning. Landbruksforlaget, Oslo.
- Swenson, J. 1998. Forebyggende tiltak mot rovdyrskader. – Pp. 374-379 in Husdyrforsøksmøtet 1998, Agricultural University of Norway, Ås.
- Swenson, J. E. 1998. Coordination of large-carnivore monitoring, management, and research in Scandinavia. – Pp. 85-88 in C. Breitenmoser-Würster, C. Rohner & U. Breitenmoser (Eds). The re-introduction of the lynx into the Alps, Council of Europe Publishing, Environmental Encounters No. 38.
- Swenson, J. E. 2000. Rovdyr og rovdyrforvaltning. – Pp. 325-329 in I. S. Kristiansen (Ed.) Store Norske Årbok 2000. Kunnskapsforlaget, Oslo.
- Swenson, J. E. 2000. Rovdyr med konsekvenser. – Verdens natur 15(2): 8-11.
- Swenson, J. E. 2000. Bjørnens tilbakekomst. – Det norske videnskaps-akademi, Årbok 2000. In press.
- Swenson, J. & C. Servheen. 1997. Does bear conservation without hunting produce problem bears? – Intern. Bear News 6(4): 11.
- Swenson, J. & F. Sandegren. 1999. Den svenske bjørnebestandens levedyktighet. – Pp. 85-90 in T. Ebenhard & M. Höggren (Eds). Livskraftiga rovdjurstammar. Centrum för biologisk mångfold, Skriftserie 1. Uppsala, Sweden.
- Swenson, J. & F. Sandegren. 1999. Mistänkt illegal björnjakt i Sverige. – Pp. 201-206 in Bilagor till Sammanhållen rovdjurspolitik; Slutbetänkande av Rovdjursutredningen. Statens offentliga utredningar 1999: 146. Stockholm, Sweden.
- Swenson, J. E. & F. Sandegren. 1999. Recolta Anuala suportabila in Suedia potrivit informatiilor provenite de la vânatori. – Simpoz. Internat. Problematika si gestiunea Ursului Brun din Paleartic: 5-13.
- Swenson, J. E. & F. Sandegren. 2000. Conservation of European brown bear populations: experiences from Scandinavia. – Pp. 111-116 in J. F. Layna, B. Heredia, G. Palomero & I. Doadrio (Eds). La conservación del oso pardo en Europa: un reto de cara al siglo XXI. Serie encuentros I. Fundación Biodiversidad, Ministerio de medio ambiente, Madrid, Spain.
- Swenson, J. E., F. Sandegren, M. Heim, S. Brunberg, O. J. Sørensen, A. Söderberg, A. Bjärvall, R. Franzén, S. Wikan, P. Wabakken & K. Overskaug. 1996. Er den skandinaviske bjørnen farlig? – NINA Oppdragsmelding 404.
- Swenson, J., Sandegren, F., Wallin, K. & Cederlund, G. 1998. Karhun ja hirven yhteiselo Skandinaviassa. – Riistantutkimuksen tiedote 149: 3-4.
- Swenson, J. E., F. Sandegren, A. Söderberg & R. Franzén. 1999. Estimarea greutatii totale la ursul brun din Scandinavia - greutate totala si viscerat. – Simpoz. Internat. Problematika si gestiunea Ursului Brun din Paleartic: 14-17.
- Swenson, J. E., N. Gerstl, B. Dahle & A. Zedrosser. 2000. Action plan for the conservation of the brown bear in Europe. – Nature and Environment No. 114, Council of Europe, Strasbourg.
- Swenson, J. E., B. Dahle & F. Sandegren. 2001. Bjørnens predasjon på elg. – NINA Fagrapport 48.
- Sæther, B.-E., S. Engen, J. E. Swenson, Ø. Bakke & F. Sandegren. 1997. Levedyktighetsanalyser av skandinavisk brunbjørn. – NINA Fagrapport 25.
- Söderberg, A. & J. E. Swenson. 1996. Björn på villovägar? – ABC Jakt 10: 6-7.
- Söderberg, A., F. Sandegren & J. Swenson. 1999. En ovanlig vandringsväg. – Våra Rovdjur 2: 8-9.
- 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.
- Tømmerås, B. Å., Wilmann, B., Ødegaard, F., Gjershaug, J. O., Breistein, J., Abildsnes, J., Prestø, T., Aakra, K. & Krogstad, S. 2000. Effekter av fragmentering på biodiversitet i granskog. – NINA Fagrapport 40: 1-89.
- Wilmann, B. 1998. Korttidseffekter etter hogst på gjenstående skogteiger i boreale skoger. En eksperimentell studie i granskog. – NTNU Vitensk.mus. Rapp. bot. Ser. 1998-4: 14-19.
- Ødegaard, F. 1996. Insektdiversitet i panamanske trekroner. – Stiften (internorgan for NINA·NIKU) Nr. 3 1996, 14-15.
- Ødegaard, F. & Coulianos, C.-C. 1998. Forslag til rødliste for norske insekter. Del 2. Teger (Hemiptera, Heteroptera). – NINA Fagrapport 033: 1-15.
- Aakra, K. & Hauge, E. 2000. Provisional list of rare and potentially threatened spiders (Arachnida: Araneae) in Norway including their proposed Red List status. – NINA Fagrapport 42: 1-38.