

**Fra Robert MacArthur's øy-økologi
til Richard Levins' metapopulasjons-teori**

- ledetråder for faunaforvaltning og skogbruk -

**Kristian Overskaug
Ole Jakob Sørensen
Toralf Bjelkåsen**



**Fra Robert MacArthur's øy-økologi
til Richard Levins' metapopulasjons-teori**

- ledetråder for faunaforvaltning og skogbruk

**Kristian Overskaug
Ole Jakob Sørensen
Toralf Bjelkåsen**



Høgskolen i Nord-Trøndelag

Kompendium

Avdeling for samfunn, næring og natur

ISBN 82-7456-231-3

Steinkjer 2001

INNHold.....	side
Forord.....	2
1. INNLEDNING.....	3
2. R. H. MacARTHUR & E. O. WILSONS ØY-TEORI OG DE FØRSTE FORSKNINGSEKSEMPLERNE; gnageren <i>Rocky Mountain Pika</i> i California.....	4
3. HISTORIEN BAK UTVIKLINGEN AV ØY-TEORIEN.....	7
4. ARTSMANGFOLD OG ØY-ØKOSYSTEMER.....	10
4. 1. Artsantallet og habitat-diversitet.....	12
4. 2. Effekten av arealet alene.....	12
4. 3. Likevekts-teorien.....	14
4. 4. Overmetting og undermetting av arter.....	17
5. EFFEKTER PÅ FAUNAEN AV MENNESKESKAPTE HABITAT-ØYER; DEN FØRSTE OG MER DESKRIPTIVE FORSKNINGSGENERASJONEN.....	17
5. 1. Høgst av Douglas-skog og effekten på faunaen.....	18
5. 2. Hva er tilstrekkelig områdeforvaltning for invertebrater?.....	20
5. 3. Fuglefaunaen i et naturlig fragmentert skogsmiljø.....	21
5. 4. Det er ikke likegyldig hvordan formen på biotopen er!.....	23
5. 5. Skog-fragmentering og fugleliv i Nord-Europa; bevis for areal-effekten?.....	25
6. EFFEKTER PÅ FAUNAEN AV MENNESKESKAPTE HABITAT-ØYER; DEN MER EKSPERIMENTELLE FORSKNINGSGENERASJONEN.....	26
6. 1. En gjennomgang av eksperimentelle fragmenterings-studier.....	27
6. 2. Forskningsfronten ved tusenårsskiftet.....	30
7. VIDEREUTVIKLING AV ØY-TEORIEN; METAPOPLASJONER.....	32
7. 1. Hva er en metapopulasjon?.....	32
7. 2. Hva skiller metapopulasjons-teorien fra øy-økologien?.....	34
7. 3. Empiriske eksempler på metapopulasjoner.....	36
7. 4. Spettet ugle og skogbruk i USA.....	36
7. 5. Evenstad-prosjektet.....	41
7. 6. Tilbake til Pikaen i California; fra øy-økologi-studie til metapopulasjons-studie	42
8. KONKLUSJONER OG PERSPEKTIVER.....	51
9. LITTERATUR.....	56
Appendix 1-7	

Forord

Blant de ulike vitenskapsgrenene er naturforskningen kanskje et fagfelt som er særlig takknemlig å arbeide med fordi den har gode *teorier* å arbeide mot, respektive *metoder* å arbeide med. Fordi naturforskere var tidlig ute med å utvikle teorier som kunne brukes som tolknings-grunnlag, så kan en unngå at biologisk forskning blir "hengende i luften" uten å lande på noe som resultatet kan diskuteres eller måles mot. Allered Hippokrates (ca 460- ca 377 f. Kr.), som konkurrerer med Aristoteles (384-322 f. Kr.) om tittelen "biologiens far", arbeidet ut fra den hypotetisk deduktive metode, dvs. å oppstille hypoteser som det så gjelder å verifisere. Denne arbeidsformen gjør forskningen veldig konkret og målrettet.

En av de nyere teorier som er kommet til, og som er relevant for skogbruk og dyreliv, er *øy-økologi - teorien*. MacArthur & Wilson (1967) antar her en positiv sammenheng mellom forekomsten av antall arter innen et område og dette områdets størrelse. Samspill mellom teorien og innsamling av data har senere produsert innsiktsfull informasjon om hvilke forhold som kan være bestemmende for artsrikdom og levedyktighet hos dyr, for eksempel i en skog.

Øy-økologi-teorien er i de aller seneste år blitt supplert med *metapopulasjons-begrepet* (Hanski & Gilpin 1997); en populasjon av en art bestående av flere små-populasjoner med innbyrdes kontakt. Slik sammenheng mellom delpopulasjoner styrker levedyktigheten til arten. Sentralt i dette konseptet er derfor bl. a. å samle mer presis kunnskap om hvilke betingelser som må være til stede for at suksessfull utveksling mellom småpopulasjoner skal kunne foregå. For eksempel; kan store hogstflater skape vandrings-barrierer for dyrearter knyttet til gammel skog? Altså en teori direkte relevant for skogbrukets ønske om å drive et skogbruk som i minst mulig grad fragmenterer opp landskapet i isolerte skogteiger.

I dette kompendiet referer vi hovedtrekkene i et utvalg forskningsarbeid der henholdsvis øy-økologi-teorien og metapopulasjons-teorien har vært metodiske innfallsvinkler, og vi diskuterer hvordan de ulike resultatene eventuelt kan benyttes i skogbrukets planlegging av skogskjøtsel og fauna-forvaltning. For de som ønsker ytterligere fordypning i stoffet henviser vi til referanselisten gitt bakerst i kompendiet, samt appendix 7 som lister opp et utvalg aktuelle internet-adresser med tema skog-øko-systemer og det biologiske mangfoldet.

Steinkjer 29/3-2001

Kristian Overskaug

Ole Jakob Sørensen

Toralf Bjelkåsen

1. INNLEDNING

Helt siden den berømte reisen med seilskuta "Beagle" og Charles Robert Darwins (1809-1882) besøk på Galapagosøyene, har dyre- og plantelivet på øyer spilt en viktig rolle i forståelse og innsyn i økologiske prosesser. Levedyktigheten til individer og populasjoner som lever på øyer ansees gjerne for å være sårbar, og er avhengig av øyas størrelse og avstand fra fastlandet og muligheten for utvandring og innvandring. De senere ti-årene har denne typen kunnskap, om hvilke faktorer som bestemmer om dyr er i stand til å overleve på øyer, også blitt viktig for fastlandspopulasjoner gjennom de mange "øyer" som finnes også på fastlandet. Slike fastlands-"øyer" kan være naturlig isolerte habitater som eksempelvis oaser i ørkenstrøk og skogåser i prairie- og slettelandskap, men det kan også være menneskeskapt øyer som for eksempel gjenstående skogøyer i skogområder som er skogbrukspåvirket.

I årene fram mot 1960-tallet ble det produsert en mengde rapporter med artslistor for større og mindre øyer og øygrupper. Disse artiklene viste også hvordan enkelte arter som hadde vært representert svært lenge på mindre isolerte øyer ofte hadde utviklet helt særegne lokale tilpasninger både fysiologisk og atferdsmessig. I 1967 skjedde imidlertid et lite kvantesprang da R. H. MacArthur og E. O. Wilson publiserte boka "*The Theory of Island Biogeography*" (MacArthur & Wilson 1967). Boka transformerte den daværende naturhistoriske kunnskapen om artsrikdommen på ulike øyer til en mer eksperimentelt orientert modell som kunne fortelle noe mer presist om hvilke mekanismer som faktisk kunne bestemme om en øy ble tatt i bruk av levende organismer eller ikke, og hvilke særtrekk ved øya og dens omgivelser som eventuelt er med å avgjør om det er "liv laga" for dyreliv der over lengre tid.

Øy-økologi-teorien er dermed interessant for skogbruket, fordi flatehogsten som er praktisert etter 1950-tallet produserer restbestand av skog som kan ligge isolert til. Slik skogbehandling kan med andre ord produsere "skogøyer". Utfordringen blir derfor å lete i resultater fra forskning for å se om det finnes råd som sier noe om det er mulig å arrondere slike skogøyer, og terrenget rundt, på en slik måte at de fortsatt kan inngå som funksjonelle habitater for dyrelivet. I dette kompendiet vil vi derfor gjengi noen forskningsresultater og refleksjoner omkring dette temaet publisert fram til og med 2000. Vi siterer så vel et utvalg teoretiske arbeider som deskriptive og eksperimentelle undersøkelser, og der vi mener resultatene som presenteres kan være relevante for det skandinaviske skogbrukets målsetning om miljøvennlig utnytting og bevaring av biologisk mangfold.

2. R. H. MacARTHUR & E. O. WILSONS ØY-TEORI OG DE FØRSTE FORSKNINGSEKSEMPLENE; - utbredelse og levedyktighet hos gnageren *Rocky Mountain Pika* i California

I "The Theory of Island Biogeography" benytter MacArthur og Wilson (1967) fødsels- og dødsrater hos en populasjon for å beskrive den sannsynlige formen på fluktuasjoner hos små populasjoner, og for å kalkulere forventet overlevelseslengde. Den sannsynlige tiden fram til utryddelse (extinction (E)) er relatert til størrelsen på populasjonen og uttrykkes som;

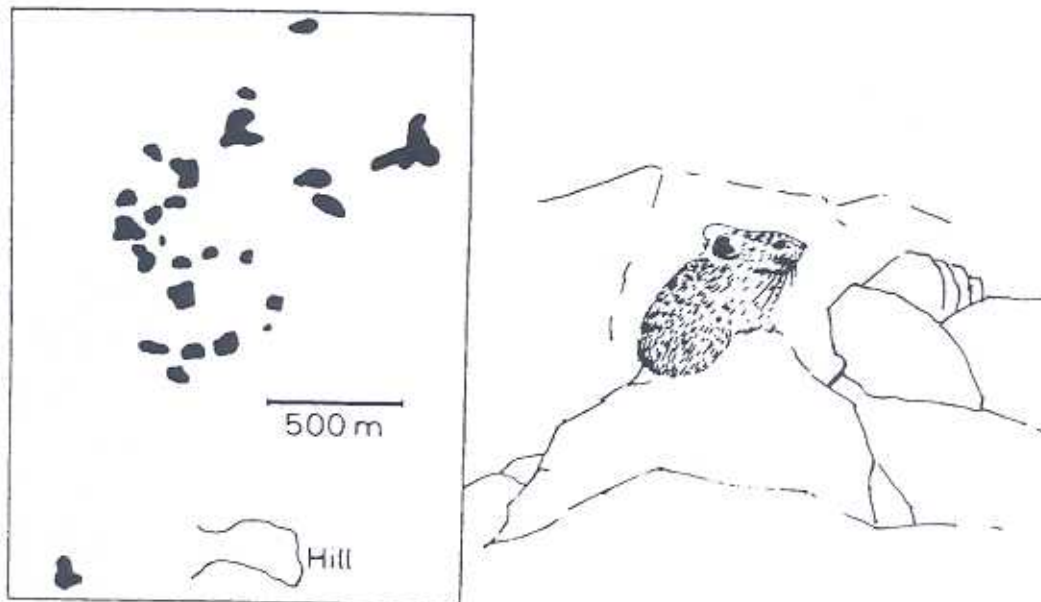
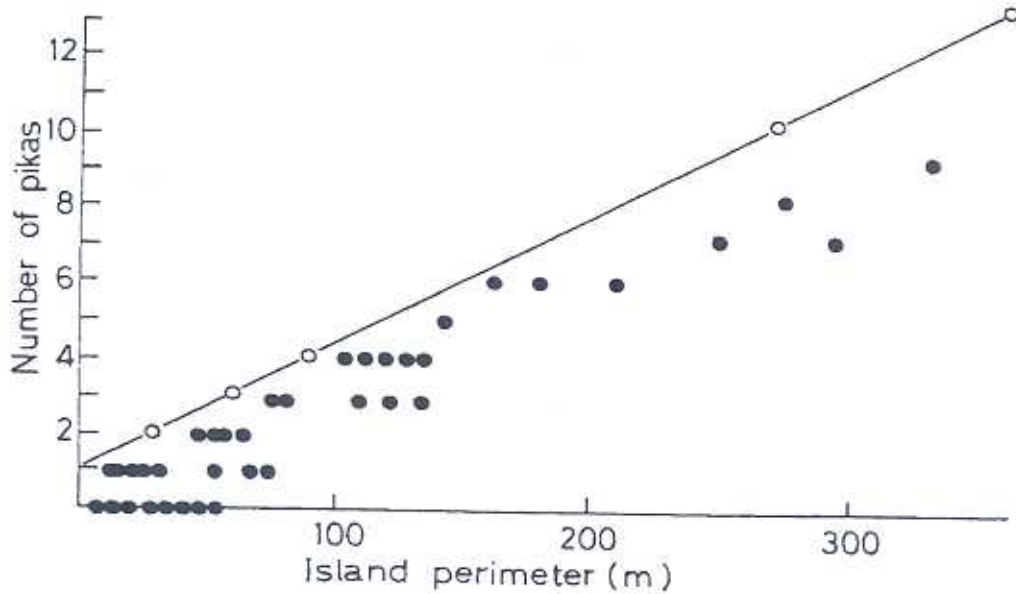
$$E = (1/K\lambda) (\lambda/\mu)^K$$

, der λ er fødselsrate pr. tidsenhet, μ er dødsrate pr. tidsenhet og K den maksimale populasjonsstørrelsen som øya kan understøtte. La oss allerede innledningsvis se på et forskningseksempel der MacArthur & Wilsons' teori ble benyttet for å beskrive overlevelse til dyrepopulasjoner på habitatøyer på fastlandet;

Et av de tidligste forskningseksemplene for en arts overlevelse på en kontinental landskapsøy, og som brukte MacArthurs & Wilsons (1967) innfallsvinkel, benyttet som studiemodell en smågnagerart med forekomst i en nedlagt amerikansk gruveby. Gnageren *Rocky Mountain Pika* *Ochotona princeps* lever og etablerer leveområder særlig i værbitte klipper og blokkmark. Smith (1974) studerte arten i en nedlagt gruveby i California, der dyrene levde på gamle slagghauger rundt byen. Disse haugene var av forskjellig størrelse og lå med forskjellig avstand fra hverandre. Terrenget rundt var ørkenpreget sletteland som blant annet på grunn av mangel på vegetasjon og egnede skjulmuligheter, og forekomsten av predatorer, ikke uten videre kunne forseres av pikaene. Grus- og klippehaugene representerte slik sett typiske habitatøyer (Fig. 1).

Forekomsten (antall dyr) av *pika* på disse habitatøyene var relatert til øyas størrelse, målt som avstanden fra den lokaliteten på habitatøya hvor tettheten av dyr var størst og ut til randsonen for habitatøya der terrenget gikk over i flatt prærieland (Fig. 1). 40% av øyene var ikke kolonisert av gnagerarten. Forspent med data over antall og størrelsen på habitatøyer samt avstanden mellom øyene, og hvilke av øyene som huset studieobjektet og hvor mange individer det var snakk om i hvert tilfelle, kunne Smith (op. cit.) presentere et begrunnet

forslag til overlevelsessevnen hos gnagerforekomstene. På øyer med en K -verdi på > 4 individer hadde forekomsten gode muligheter for å overleve i 100-200 år gitt at det ikke inntraff stokastiske katastrofer på habitat-øya eller i de nærmeste omgivelsene. Disse med K -verdi på > 4 var også de største øyene. De mellomstore øyene hvor pika fantes, hadde som oftest en K -verdi på 2, og var i henhold til beregningene utsatt for å forsvinne i løpet av 0-10 år. De øyene som ikke var kolonisert hadde alle K -verdier på < 3 .



Figur 1. Antallet individer Pika (*Ochotona princeps*) registrert på habitat-øyer av grus og klipper i et ørken-landskap. Kartet viser spredningen av habitat-øyene.

Et problem med overstående studie er å forklare hvorfor ikke de mange ubebodde habitat-øyene raskt ble kolonisert. Forklaringen kan være vanskelige migrasjonsforhold på grunn av mangel på egnede skjulmuligheter. Og, i tillegg kan *avstand* være et stikkord siden de øyene som *ble* kolonisert var de som lå nærmest en annen og bebodd øy (Tab. 1).

Tabell 1. Prosentandelen ikke-koloniserte habitat-øyer i forhold til avstand til kolonisert øy.

Avstand (m) til den nærmeste okkuperte øya	% av ubebodd øyer
0-100	28
101-200	33
201-300	63
301-400	75
401-450	100

Allerede de første forskningseksemplene forankret i øy-økologi-teorien fokuserte altså særlig på areal-størrelse og mulighetene for vellykket migrasjon som viktige faktorer for at populasjoner og antallet arter skal holde seg noenlunde konstant over tid. Særlig den dynamiske balansen i *antallet arter* er sentral i øy-økologien. Detalj kunnskap om enkeltarters populasjons-dynamikk og vandrings-kapasitet er imidlertid *en* måte å tilegne seg kunnskap på og som også kan være relevant for andre arter, slik en overfor benytter *Pikaen* som studieobjekt. Vi skal senere i kompendiet (Kap. 7. 6) komme tilbake til studiet av *Pikaen*, og se hvordan datainnsamlingen på denne arten fortsatte utover på 1990-tallet. Nå ble imidlertid datasettet tolket i henhold til en utvidet teori, - et supplement til øy-økologi-teorien benemnet *metapopulasjons-teorien*. Men før vi på slutten av kompendiet fokuserer på metapopulasjons-konseptet går vi tilbake til hvordan det hele startet; med øy-økologi-teorien.

3. HISTORIEN BAK UTVIKLINGEN AV ØY-TEORIEN

Ganske akkurat som i dag, som for eksempel innenfor utviklingen i skogbruket der begrepet "biologisk mangfold" over noen år nå er blitt mer og mer diskutert og etterhvert implementert i det daglige skogbruket, slik utviklet også teorien om øy-økologien seg over et tidsrom på flere år. Og prosessen for å forstå mer av øy-økologien, bl.a. ved hjelp av innsamling og sammensetting av nye datasett, pågår fortsatt. Klarer en slik sett å se de problemstillinger og kunnskapsbehov som oppstår innenfor skogbruk og naturforvaltning i lys av at kunnskapsoppbygging er dynamiske prosesser - så kan mye være vunnet med hensyn til forståelse av fagfeltets egenart.

Hovedmannen bak teorien om øy-økologien, Robert H. MacArthur (1930-1972) gjorde ferdig sine obligatoriske studier på midten av 1950-tallet som student under zoologen Georg E. Hutchinson ved Yale-Universitetet i USA. Georg E. Hutchinson hadde en studentgruppe som særlig fokuserte på *konkurranse* som nøkkelen til å forstå sammensetningen og dynamikken i dyresamfunn, og der teoretisk modellering ble mye benyttet. I bunnen av hele filosofien lå Gause's prinsipp om arters ekskludering av hverandre gjennom konkurranse. Det var i dette miljøet Robert MacArthur kom inn som student i 1953, og selv om han senere skulle opponere mot deler av de vitenskapelige metodene og veivalgene som Georg E. Hutchinson forfektet, så kom mye av grunnfilosofien fra tiden som student under Hutchinson til å farge MacArthurs videre forskning. Særlig målsettingen om å benytte modeller for å forstå hvordan arter kunne påvirke hverandre under ulike forutsetninger ble framtrædende.

MacArthur ble introdusert til fagfeltet biogeografi på begynnelsen av 1960-tallet. En viktig pådriver og stimulator var Edward O. Wilson, en zoolog som arbeidet ved Harvard-Universitetet i USA i samme tidsrommet, og som også hadde biogeografi som en av sine viktigste interessefelt. I arbeids- og tankeprosessen som senere førte fram til "øy-økologi"-teorien, begynte MacArthur og Wilson med å bruke faunistiske data fra øy-økosystemer som tidligere var samlet inn av andre forskere. Det første skrittet var å benytte allerede eksisterende naturhistoriske data, som oftest artslister, fra øyer og til-liggende fastland, og deretter behandle og sammenligne disse data på nytt i henhold til de spirende tankene om mekanismene bak immigrasjons- og emigrasjonsrater, og betydning av størrelsen på øyer for artsrikdommen. Den videre overordnede målsettingen var deretter å – på bakgrunn av disse grunndata – å formulere teorier og hypoteser som deretter kunne testes eksperimentelt.

Verdien ved å arbeide ut fra eksperimentelle innfallsvinkler var at muligheten da ville være større for å få mer konsise svar på hvilke mekanismer som ligger bak at arter klarer å kolonisere øyer – og også hvorfor de eventuelt forsvinner fra øy-økosystemer etter å ha vært der en tid.

MacArthurs og Wilsons teori var basert på observasjonen, eller inntrykket av, at det var en sammenheng mellom en øy sin størrelse og artsdiversiteten som fantes der. En måte å forklare dette på var å sammenligne ulike karaktertrekk ved omgivelsene, som graden av isolasjon, topografi, ulike habitattyper osv. En alternativ måte, og som etter hvert ble den som MacArthur og Wilson rendyrket, var å tolke diversiteten (dvs. antallet arter) som en dynamisk likevekt mellom immigrasjon og utryddelse. Tanken var ikke ny – den ble diskutert allerede på 1940-tallet av Ernst Mayr (Mayr 1942), og senere også av Frank W. Preston (Preston 1962), men ble mer klart og entydig transformert i øy-økologi-modellen av MacArthur og Wilson (1967). Modellen ble framsatt grafisk ved to kurver; en nedadgående kurve vedrørende immigrasjonsrate og en oppadgående kurve vedrørende utryddelsesrate, målt mot antallet arter tilstede på en hypotetisk øy (se fig 4). Punktet hvor kurvene krysser indikerer likevekts-antallet arter. Modellen kan også illustrere dynamikken i et menneskesamfunn, for eksempel for å tolke dynamikken i antallet mennesker i bysamfunn – ikke da på bakgrunn av byens utviklingshistorie, men som en balanse mellom fødselsrate og immigrasjonsrate og dødsrate og emigrasjonsrate.

Samtidig er det viktig å være klar over modellens svakheter. Den eksakte formen på virkelighetens kurver er ikke kjent, og kurvenes form kan også være situasjonsbetinget. Fullgode data for å etterprøve alle sider ved modellen har også vært vanskelig å framskaffe, men mange av de forsøk som er gjort for å teste den har kommet opp med data som støtter hovedtrekkene i teorien. Og, ikke minst, MacArthur og Wilsons bok innledet på sett og vis en ny og stimulerende økologi-skole, der teorien representerer et referansepunkt som data kunne kontrolleres opp i mot.

Øy-økologi-modellen, i særdeleshet, har inspirert en rekke forskere – og prinsippet har også blitt overført til andre økosystemer enn virkelige øyer. Eksempelvis innenfor forskning om effektene på dyrelivet av menneskeskapt fragmentering av landskaper – herunder skogbruk, landbruk og annen urbanisering av landskapet. I kapittel 5 refereres et utvalg eksempler fra slik forskning, men forut for eksemplene går vi i kapittel 4 et stykke videre inn i de delene av

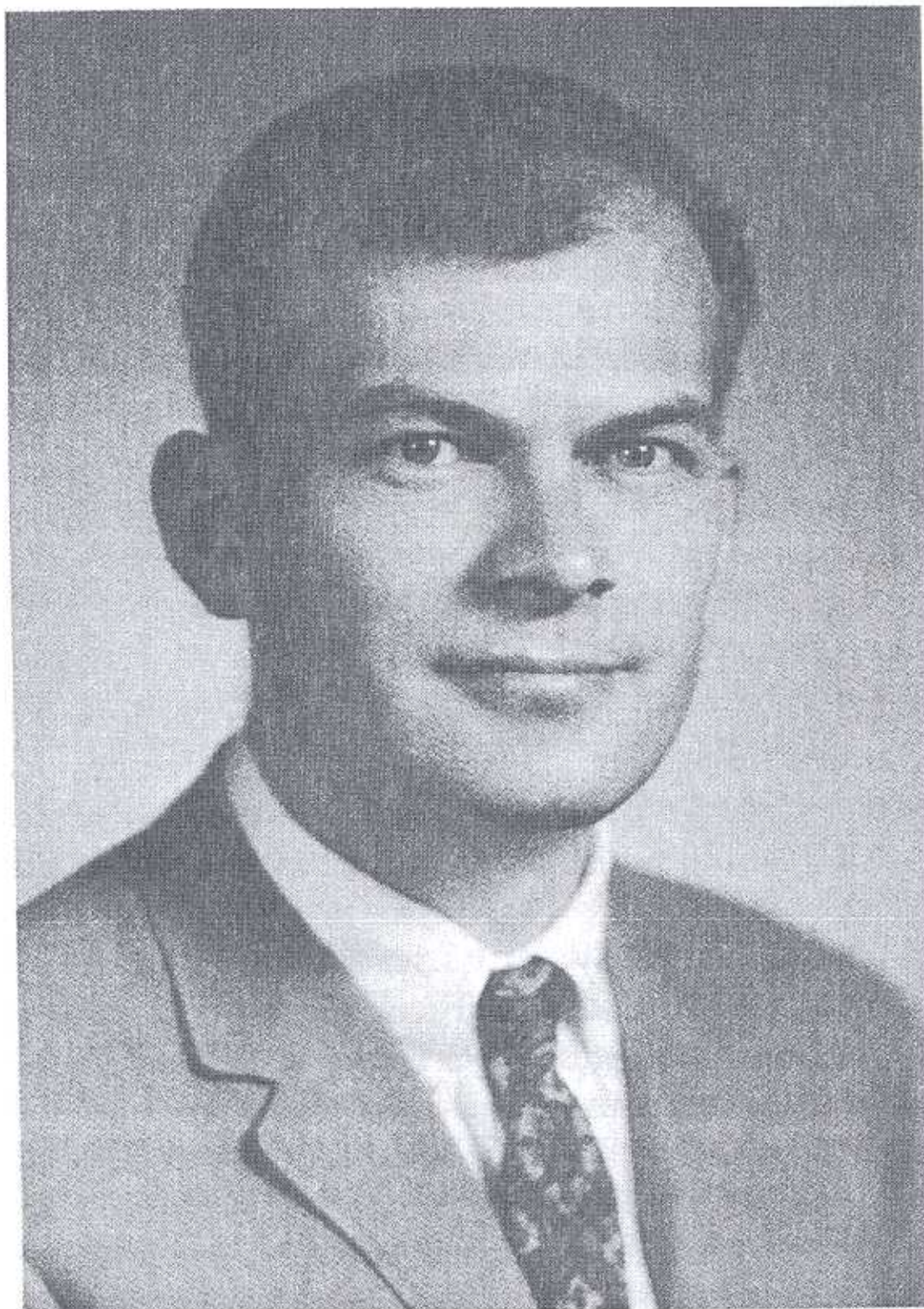
Verdien ved å arbeide ut fra eksperimentelle innfallsvinkler var at muligheten da ville være større for å få mer konsise svar på hvilke mekanismer som ligger bak at arter klarer å kolonisere øyer – og også hvorfor de eventuelt forsvinner fra øy-økosystemer etter å ha vært der en tid.

MacArthurs og Wilsons teori var basert på observasjonen, eller inntrykket av, at det var en sammenheng mellom en øy sin størrelse og artsdiversiteten som fantes der. En måte å forklare dette på var å sammenligne ulike karaktertrekk ved omgivelsene, som graden av isolasjon, topografi, ulike habitattyper osv. En alternativ måte, og som etter hvert ble den som MacArthur og Wilson rendyrket, var å tolke diversiteten (dvs. antallet arter) som en dynamisk likevekt mellom immigrasjon og utryddelse. Tanken var ikke ny – den ble diskutert allerede på 1940-tallet av Ernst Mayr (Mayr 1942), og senere også av Frank W. Preston (Preston 1962), men ble mer klart og entydig transformert i øy-økologi-modellen av MacArthur og Wilson (1967). Modellen ble framsatt grafisk ved to kurver; en nedadgående kurve vedrørende immigrasjonsrate og en oppadgående kurve vedrørende utryddelsesrate, målt mot antallet arter tilstede på en hypotetisk øy (se fig 4). Punktet hvor kurvene krysser indikerer likevekts-antallet arter. Modellen kan også illustrere dynamikken i et menneskesamfunn, for eksempel for å tolke dynamikken i antallet mennesker i bysamfunn – ikke da på bakgrunn av byens utviklingshistorie, men som en balanse mellom fødselsrate og immigrasjonsrate og dødsrate og emigrasjonsrate.

Samtidig er det viktig å være klar over modellens svakheter. Den eksakte formen på virkelighetens kurver er ikke kjent, og kurvenes form kan også være situasjonsbetinget. Fullgode data for å etterprøve alle sider ved modellen har også vært vanskelig å framskaffe, men mange av de forsøk som er gjort for å teste den har kommet opp med data som støtter hovedtrekkene i teorien. Og, ikke minst, MacArthur og Wilsons bok innledet på sett og vis en ny og stimulerende økologi-skole, der teorien representerer et referansepunkt som data kunne kontrolleres opp i mot.

Øy-økologi-modellen, i særdeleshet, har inspirert en rekke forskere – og prinsippet har også blitt overført til andre økosystemer enn virkelige øyer. Eksempelvis innenfor forskning om effektene på dyrelivet av menneskeskapt fragmentering av landskaper – herunder skogbruk, landbruk og annen urbanisering av landskapet. I kapittel 5 refereres et utvalg eksempler fra slik forskning, men forut for eksemplene går vi i kapittel 4 et stykke videre inn i de delene av

øy-modellen som er mest relevant for de problemstillingene vi arbeider med i skogbruket, og næringens tilrettelegging for bevaring av det biologiske artsmangfoldet.



Robert MacArthur

4. ARTSMANGFOLD OG ØY-ØKOSYSTEMER

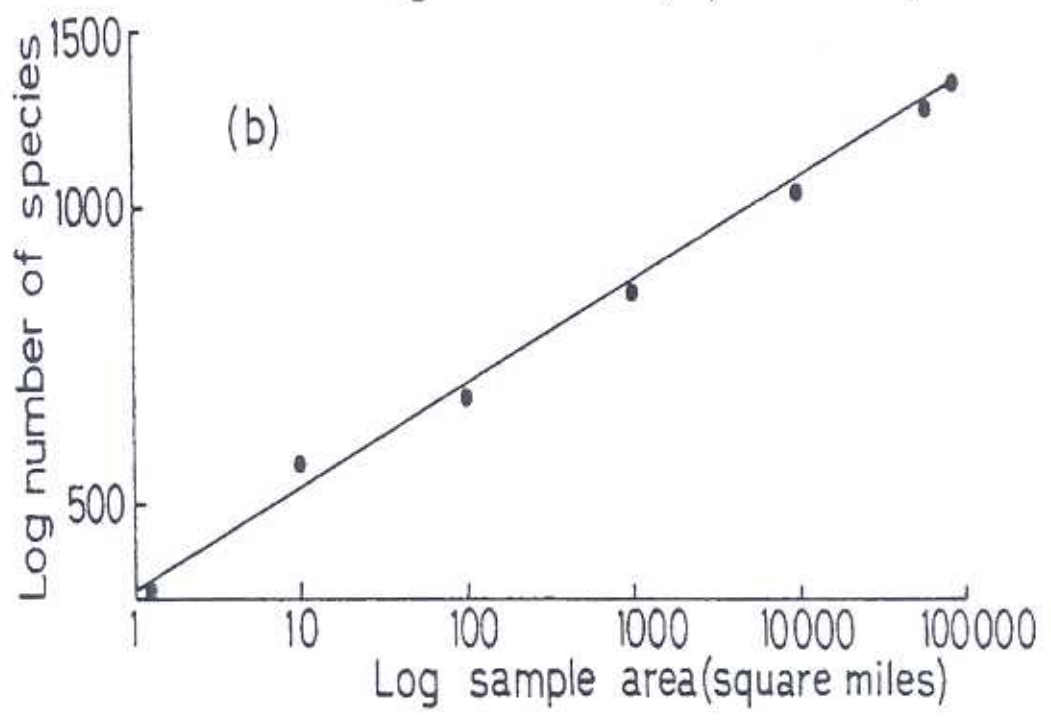
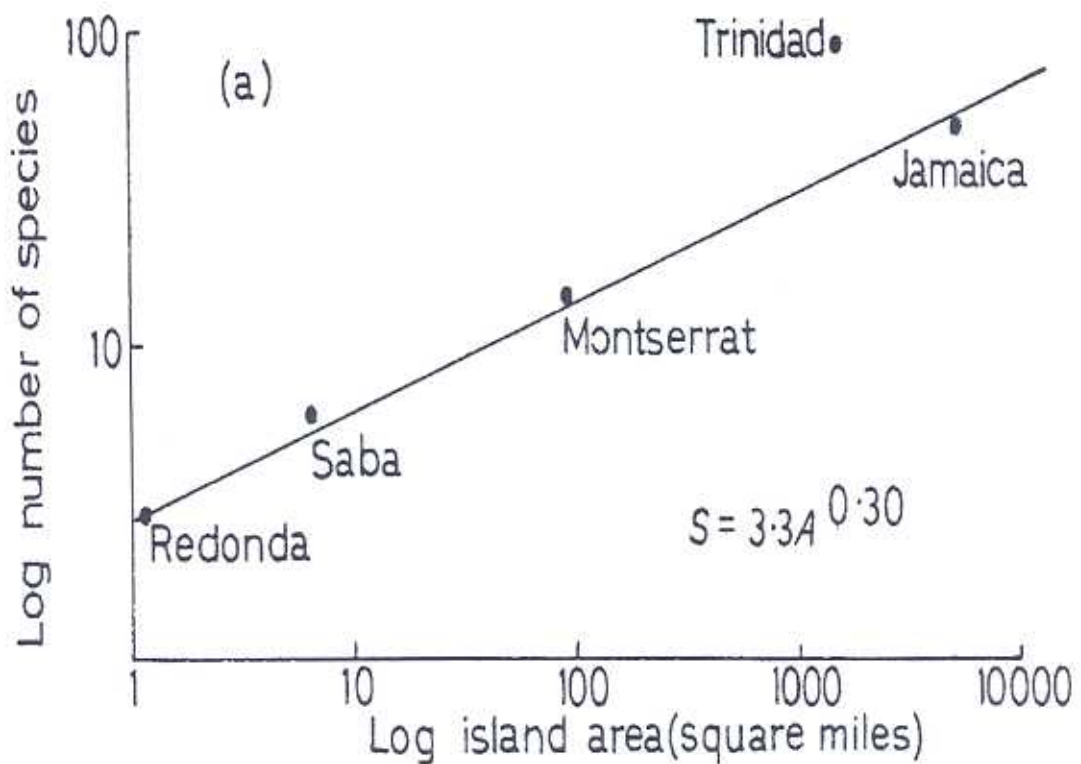
England har 44 ville pattedyrarter. Til sammenligning har Irland, bare noen hundre kilometer videre vestover i havet, halvparten så mange – 22 arter. En nærliggende årsak til denne forskjellen kan være at pattedyr har problemer med å forsere havområdet mellom England og Irland, men flere særtrekk med dyrelivet på de to øyene indikerer imidlertid at forklaringen også kan ha med andre forhold å gjøre enn havstrekningen mellom dem; blant pattedyrene finnes også flaggermus, men bare 7 av Englands 13 arter finnes i Irland. Fugler har også små problemer med å forsere vann-områder om de ønsker det, om ikke avstandene blir veldig store. Likevel, av Englands 171 hekkende fuglearter er det bare 132 i Irland. Hvorfor er det slik en forskjell på antallet arter mellom disse to nabøyene? Den forklaringen som lanseres, og som er mest begrunnet i forskningsresultater, er størrelsesforskjellen på de to øyene; England huser større artsmangfold fordi øya er betydelig større enn Irland!

Etter som dyrelivet på øy-økosystemer kartlegges går det mer og mer klart fram at dess større øya er, dess større artsmangfold finnes det der. Et av de første publiserte studiene som viste dette ble rapportert så tidlig som i 1957 (Darlington 1957); på bakgrunn av forekomsten av reptiler og amfibier på ulike vest-indiske øyer av forskjellig størrelse så viste Darlington (op. cit.) at hvis antallet arter som ble registrert på de ulike øyene ble sammenlignet med størrelsen på øya så var det gjennomgående et lineært forhold (Fig. 2). Forholdet mellom antallet arter og øyas størrelse ble beskrevet ved uttrykket;

$$\log S = \log C + Z \log A$$

- hvor S er antallet arter innenfor samme taxa (artsgruppe), C er en konstant som gir antallet arter når A har en verdi 1. A er øyas areal og Z er hellingen på regressjonen relatert til S og A . Dette uttrykket er etter alt å dømme ganske allmenngyldig fordi det viser seg at selv om C varierer fra taxa til taxa og i ulike deler av verden, så er Z ganske konstant.

Hvorfor er det et slikt ganske klart linert forhold mellom størrelsen på en øy og artsrikdommen som finnes der? Spørsmålet er fortsatt ikke besvart helt ut tilfredsstillende, men to forklaringsmodeller er dominerende, henholdsvis at *arealstørrelsen* alene er nøkkelen – og at *biotopdiversiteten* innenfor det aktuelle arealet er forklaringen. Vi skal i de neste to avsnittene diskutere disse to momentene nærmere.



Figur 2. Antallet arter av amfibier og reptiler på et utvalg vest-indiske øyer av ulik størrelse.

4. 1. Artsantallet og habitat-diversitet

Det virker umiddelbart sannsynlig at siden enhver habitattype gjerne huser sitt eget samfunn av planter og dyr, så vil det være et lineært forhold mellom antall habitatkategorier og antall arter innenfor et gitt område. Problemet er imidlertid at det kan være vanskelig å få til en god oversikt over alle habitater og habitat-nyanser som en må skille mellom i et område (for eksempel en øy), og deretter gjennomføre det samme med like stor presisjon på nytt i et annet område – slik at en kan få til en korrekt sammenligning mellom områdene. Slik sammenligning av områder kan være fruktbar for å identifisere hvilke faktorer som eventuelt gjør ett område spesielt bra eller mindre bra som leveområde for planter og dyr, men det kan altså være vanskelig å hvite sikkert om sammenligningen blir helt relevant.

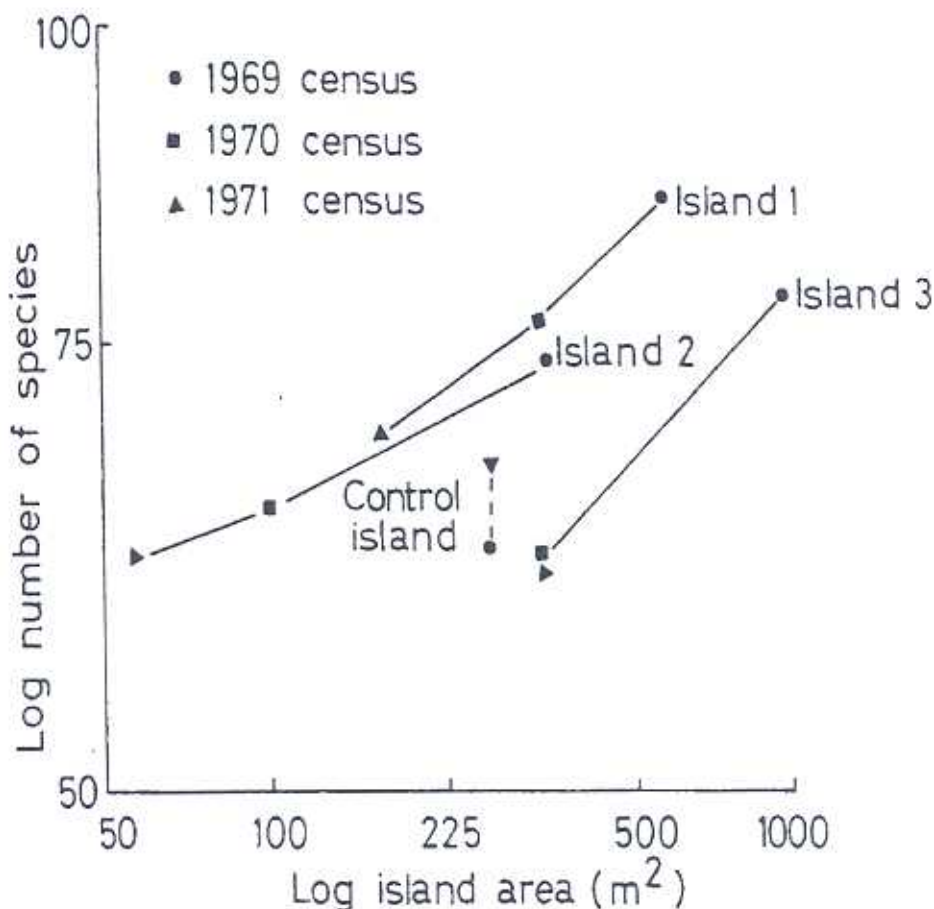
I stedet for en slik vanskelig og detaljert habitatanalyse og habitatinndeling, med de muligheter for irrelevant sammenligning som kan skje, så benytter en seg gjerne av en mer grovere inndeling av variabler som er nøytralt målbare, som eksempelvis arealstørrelse, høyde over havet, antallet fuglearter og antallet plantearter (selv om det her jo også er muligheter for å overse noe). Likevel, sammenligning mellom disse variablene innen og mellom øyer har gitt instruktive pekepinner om hva som for eksempel kan tenkes å være viktig for fuglelivet; for eksempel har en på de tidligere nevnte Galapagosøyene funnet at 73% av variasjonen i antallet fuglearter som lever på de ulike øyene kan tilskrives antallet plantearter (Abbot m. fl. 1977). Likeså, på de skogkleddede fjelltoppene som ligger spredt i de ellers overveiende tørre og steppelignende områdene i deler av Mellom-Amerika, så synes ikke antallet skoglevende fuglearter å være bestemt helt og holdent bare av arealet skogområde som er tilgjengelig. I stedet kan kanskje så mye som 91 % av variasjonen i antallet fuglearter tilskrives kompleksiteten i habitatsammensetningen.

4. 2. Effekten av areal alene

Selv om det i avsnittet overfor refereres data som indikerer at dess flere naturtyper en øy inneholder, dess flere arter finnes der, - så er det samtidig også vist at større øyer likevel gjerne inneholder flere arter en mindre øyer – uavhengig av mengden med ulike naturtyper som finnes på øyene. Størrelsen har i denne sammenheng altså vesentlig betydning. Et eksempel kan være by-parker som er typiske habitatøyer og ofte omgitt av tettbebygde bystrøk som er ganske ubeboelige for de fleste dyrearter. Bare parkene representerer mulige levesteder. I et slikt tilfelle av kartlegging av dyrearter i park-øyer viste Faeth & Kane (1978)

at størrelsen på parkene var ansvarlig for 91 % av variasjonen i antallet insekter (*Diptera*) som levde der.

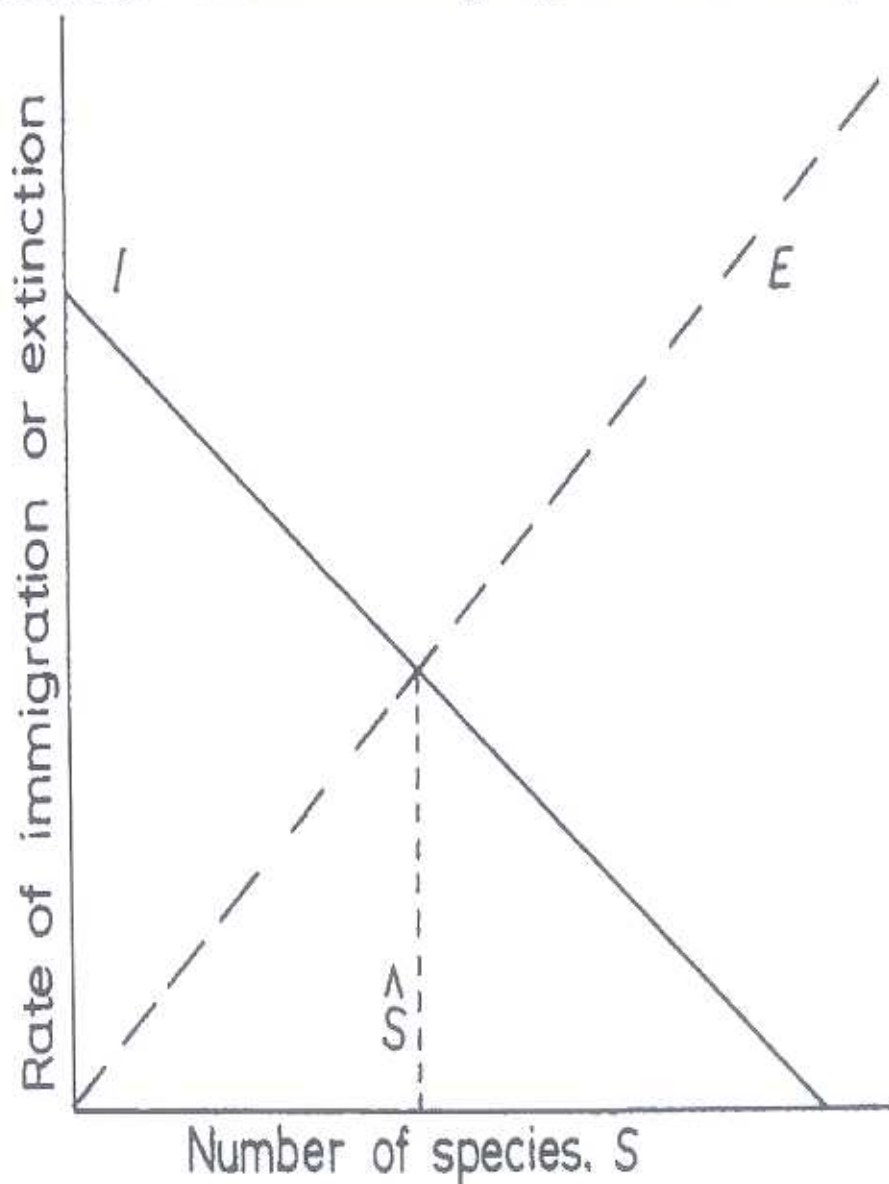
Det kan imidlertid være vanskelig å skille ut hva som er et resultat av størrelse og hva som er resultatet av habitatvariasjon. Simberloff (1976) gjorde et forsøk på å avklare hvilken av disse to variablene som er mest i virksomhet. I forsøket ble størrelsen til åtte små sump-øyer på Florida-kysten i USA redusert eksperimentelt ved tekniske inngrep, mens habitatdiversiteten ble holdt konstant. Vegetasjonen på øyene besto for det meste av mangrove-krattet *Rhizophora mangle*, og dyrelivet var dominert av ulike insekt-arter. Etter en forutgående kartlegging av dyrelivet ble deler av mangrove-krattet fjernet slik at vannspeilet tok helt over – og øyas størrelse ble på denne måten fysisk redusert. Etter en viss tid ble dyrelivet på nytt kartlagt. Resultatet var entydig: reduksjonen i størrelse førte til reduksjon i antall arter, selv om ikke habitatdiversiteten ble påvirket (Fig. 3). Hvorfor er det slik?



Figur 3. Figur fra Simberloffs (1976) studie over effekten på artsmangfoldet i mangroveskoger på Floridakysten etter at skogene ble eksperimentelt redusert i størrelse.

4. 3. Likevekts-teorien

MacArthur & Wilson (1967) foreslo en modell for hva som bestemte forekomsten av arter, og populasjonsdynamikken hos arter i øy-økosystemer. Sentralt i modellen er at antallet arter på en øy representerer en dynamisk likevekt som et resultat av overlappende kontinuerlig immigrasjon av nye arter til øya og utryddelse av arter som allerede befinner seg der. Så snart artsantallet på en øy har nådd slik omtrent "taket" for øyas bæreevne med hensyn til antall arter, så vil antallet arter være ganske konstant over tid – selv om sammensetningen av arter vil kunne variere (Fig. 4 – se nærmere forklaring til figur fire videre i teksten).



Figur 4. En modellpresentasjon av utryddelses-kurven (E) og immigrasjonskurven (I) på en øy – som en funksjon av antallet arter på øya (S). Likevektspunktet for arter på øya er hvor de to kurvene krysser hverandre.

For nærmere å forklare figur 4 kan en tenke seg at en begynner med en hypotetisk øy som ikke inneholder noen av artene som finnes på fastlandet innenfor. MacArthur & Wilson (op. cit.) resonnerer slik at ettersom arter beveget seg fra fastlandet og ut til øya ville immigrasjonsraten – altså antallet nye arter som ankom øya pr. tidsenhet – avta. Her, når det er få arter på øya, er muligheten stor for at en ny immigrant vil tilhøre en annen art enn de som allerede er der fra før. Etter hvert som flere og flere arter etablerer dem selv på øya så vil imidlertid muligheten bli mindre og mindre for at en ny art dukker opp. Med andre ord; immigrasjonspotensialet for en ny art er en ganske jevnt fallende funksjon av artene som allerede er der, S . Immigrasjonsraten vil opphøre helt ($= 0$) når alle artene som finnes på fastlandet også har kolonisert øya.

Imidlertid, en slik situasjon der at alle arter som finnes på fastlandet også finnes på tiliggende øyer, synes å være ganske uvanlig. Dette kommer av at ettersom antallet arter på øya øker så vil også utryddelsesraten til andre arter som blir utkonkurrert øke; på den ene siden er det nå – i en ganske ”mettet” situasjon med hensyn til arter – flere arter som står i fare for å bli utryddet. På den andre siden vil tilstedeværelsen av mange arter også gjerne føre til at antall individer av hver art blir mer fåtallige på grunn av konkurranse artene imellom, og derfor mer utsatt for tilfeldig utryddelse.

På øya er det et definert areal tilgjengelig for dyrelivet, og sammenlignet med fastlandet finnes det intet slingringsmonn med hensyn til arealet som er tilgjengelig for artene. På det punktet i figur 4 hvor immigrasjon- og utryddelsesraten krysser hverandre er immigrasjon- og utryddelsesraten lik hverandre, og antallet arter har nå nådd en likevektsituasjon, S . Dette ”likevektspunktet” er likevel dynamisk og resulterer i en kontinuerlig turnover hos artene. Grunnfilosofien i modellen er derfor å plote I (antallet arter som ankommer øya pr. tidsenhet), og E (antallet som forsvinner) mot S (antallet arter på øya til en hver tid). I og E antas å være tilnærmet lineære funksjoner av S .

Avhengig av hvor mye data en har til rådighet kan MacArthur & Wilsons (1967) modell utledes videre (se e. g. Gorman 1979), og benyttes til å formulere flere spørsmål rundt mekanismene som er i virksomhet ved dyrearters kolonisering av øy-økosystemer. Sentralt i disse problemstillingene vil likevel være størrelse på øya, og avstanden til andre (større) øyer eller fastlandspopulasjoner. Vi skal derfor avslutte denne sesjonen med noen refleksjoner

rundt disse forholdene, samt summere opp de fire hovedprediksjonene som modellen produserer.

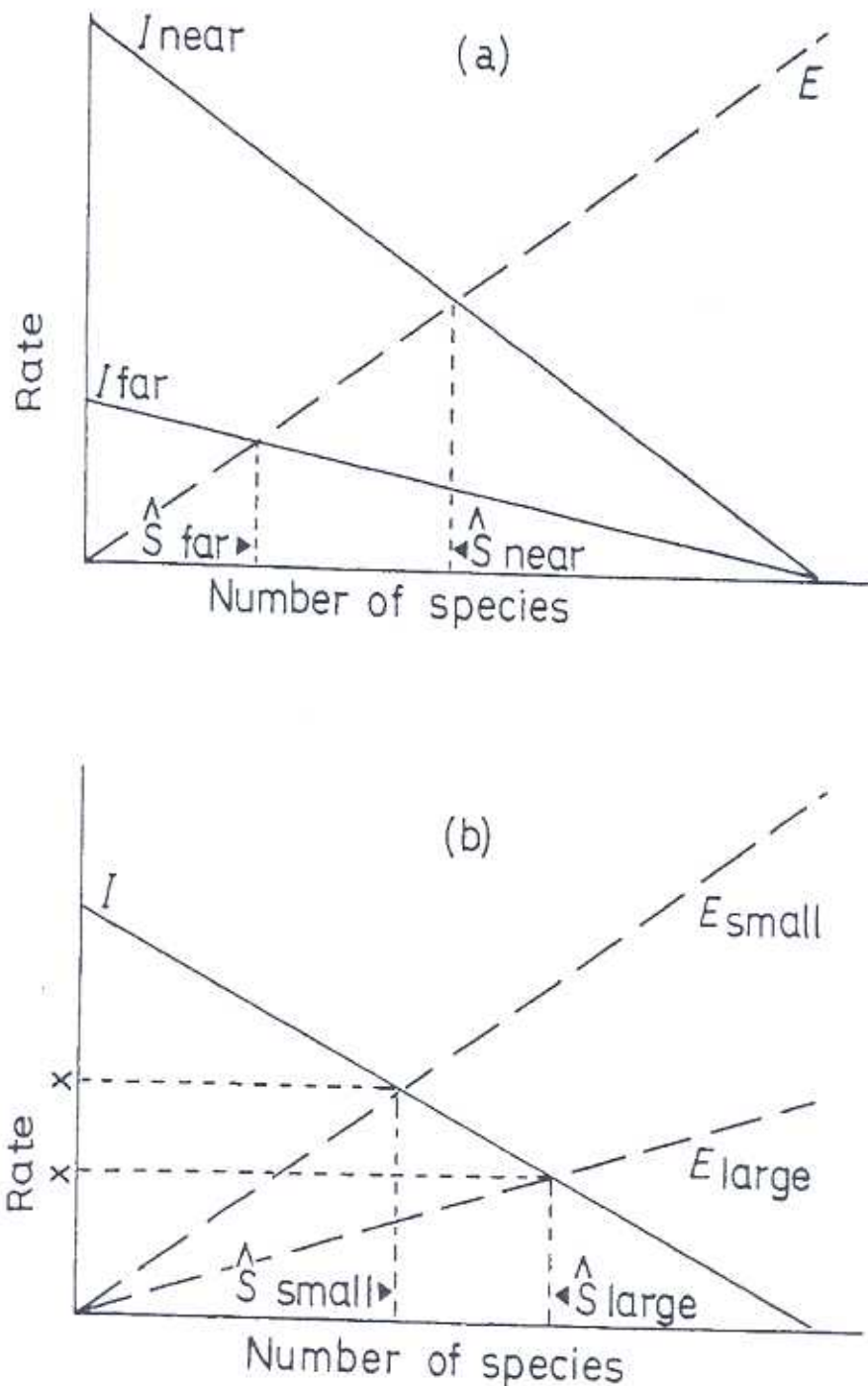
Anta to øyer med lik størrelse og topografi, men i forskjellige avstander til fastlandet. Individuer vil nå fram til den nærmeste øya først, og immigrasjonsraten til denne øya vil derfor bli større enn til den øya som ligger lengre borte, slik det er illustrert i figur 5a på neste side. Anta nå to øyer med samme avstand til fastlandet, men hvor den ene er mye større enn den andre. Siden de er like lett å nå vil immigrasjonsraten være den samme, men den mindre øya vil understøtte mindre populasjoner en den store øya (Fig. 5b).

Den overstående gjennomgangen utkrystalliserer særlig fire teoretiske konklusjoner;

- Antallet arter på en øy skal være konstant over tid,
- (Men), trass i denne stabiliteten vedrørende antallet arter, vil likevel arter over tid forsvinne,
- (Men), arter som forsvinner vil bli erstattet av nye immigranter (slik at artsantallet holdes konstant),
- Denne turnover-raten skal variere inverst med øyas størrelse, dvs. den er raskere på små øyer enn på større øyer.

Støtte for disse prediksjonene kommer fra ulike studier. Eksempelvis er hekkende fuglearter på øygruppa *Channel Islands* utenfor California telt opp en rekke ganger de siste hundre åra (Jones & Diamond 1976), og i tråd med den første konklusjonen overfor har antallet arter vist seg å være svært stabilt. Videre viste disse tellingene at det likevel var en viss forandring i artssammensetningen i løpet av perioden, - i tråd med henholdsvis den andre og tredje konklusjonen overfor. Omsetningen var likevel størst (1.2%) på de små øyene, og mindre (0.3%) på de større øyene, i tråd med den fjerde og siste konklusjonen overfor. Liknende undersøkelser fra andre øy-økosystemer bekrefter også de viktigste prediksjonene i MaxArturs & Wilson's (1967) modell, men turnover-raten er trolig enda høyere i virkeligheten fordi tellinger og overvåking av artssammensetning trolig ikke har vært hyppige nok til å fange opp alle de forandringene som foregår til en hver tid (E. g. Diamond & May 1978). – I de to påfølgende kapitler 5 og 6 vil vi referere ytterligere en del

forskningseksempler som sier noe om øy-økologi-teoriens holdbarhet, og hvordan den eventuelt kan benyttes i skogbrukets faunaforvaltning.



Figur 5. a) Immigrasjonsraten avtar med økende avstand fra fastlandet. Øy-økosystemer som ligger langt fra "kilden" har derfor færre arter ved "likevektspunktet" enn øyer som ligger nærmere "kilden" eller fastlandet. b) Utryddelsesraten varierer inverst med øyas størrelse. Små øyer når "likevekt" med færre arter enn de større, og har høyere turnover.

4. 4. Begrepene "overmetting" og "undermetting" av arter.

Ved utredningen av forholdet mellom arter og areal og avstand fra spredningskilde og undersøkelse av reelt artsantall på noen øyer, oppdaget en at for noen øyer ville artstallet være mindre enn forventet ut fra øya areal - dvs. øya var tilsynelatende undermettet på arter.

På noen andre øyer fant en at artstallet kunne være høyere enn forventet ut fra øyas areal - dvs en tilsynelatende overmetting av arter. Undermetting av arter syntes å være et fenomen koblet til avstand fra antatt spredningskilde - dess lengre øya lå fra antatt spredningskilde - dess større var avviket mellom antall arter en fant i forhold til hva en skulle forvente ut fra arealet. Et annet fenomen som kan dukke opp på svært isolerte øyer, er at antallet endemiske arter på stedet ofte er stort. Det kan se ut til at isolasjon slik sett medfører at evolusjonsmekanismer får enklere spillerom - ofte beskrevet som artssyklus på øyer.

Øyer tilsynelatende overmettet med arter fant en derimot nær antatt spredningshabitat - og historisk sett ville disse øyene en gang vært landfast. Tilsvarende forhold er også funnet på fastlandet, der nåværende habitatøyer tidligere kunne vært del av et større, sammenhengende habitat. Et tenkt slik tilfelle er illustrert i figur 6, og forholdet er viktig i bevaringsbiologisk tankegang. Forenklet betyr det at dersom en skal bevare biologiske samfunn (ev. økosystemer) så er områdenes størrelse av avgjørende betydning. Gjensetting av små arealer (habitater), ofte spredt over store områder vil i en startfase pr. definisjon kunne være overmettet med arter, - en situasjon som over tid medfører sakte reduksjon av artsmangfoldet innen området. Artenes mulighet til å overleve i et område over lang tid vil være avhengig av mange faktorer, som arealkrav, nisjespesialisering og formerings- og forflytningsevne.

I forhold til skogbruksvirksomhet og skogbrukets påvirkning av suksesjonsfordeling og treslagssammensetning på landskapsnivå, - er det all grunn til å ha oppmerksomhet rettet mot følgende forhold; -

- fordelingen av brente områder og påfølgende løvskogsfaser
- arealomfanget og fordelingen av skog i eldre suksesjonsfaser og
- den flekkvise fordelingen av områder med svært lang kontinuitet

Utover dette vil også omfanget av, - og størrelse og fordeling på vernede områder, være planlagt delvis ut fra en modell der øyøkologisk tankegodt er sentralt i forvaltningen både nasjonalt og internasjonalt.

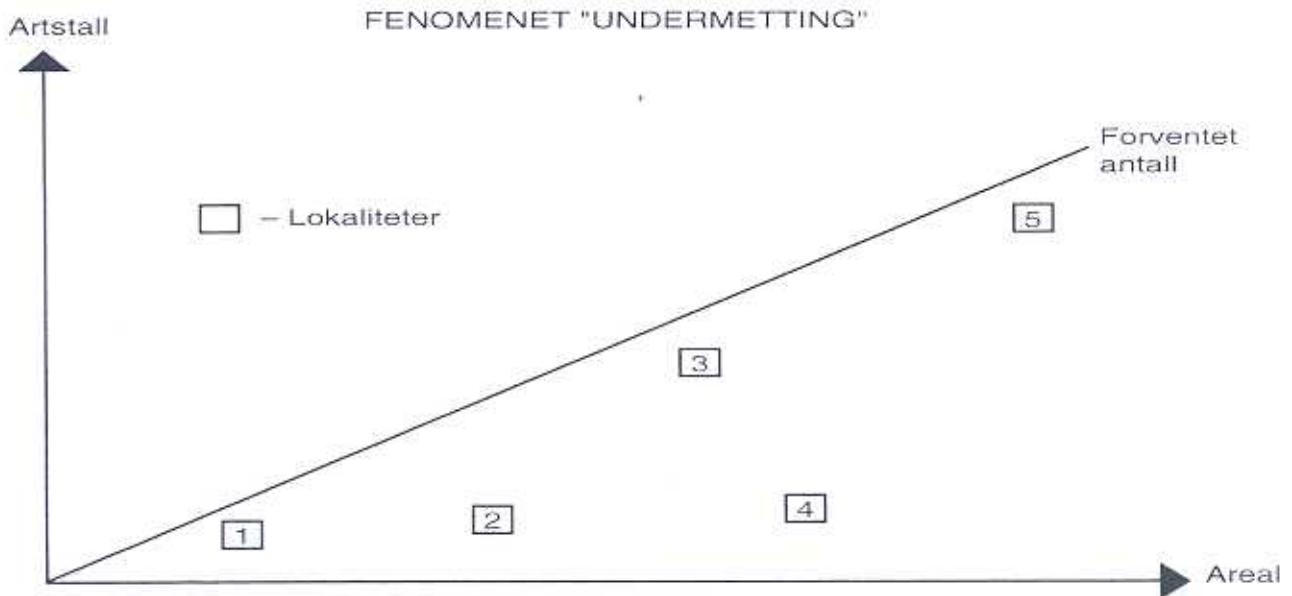


Fig. 6 a: Figuren illustrerer det som ofte er situasjonen i.f.t. arealstørrelsen på et område og antall arter som finnes der; dess større areal-dess flere arter, slik det er illustrert for lokalitet 1, 3 og 5 i figuren. Hvis lokaliteten ligger langt fra andre områder, og rekrutteringen der derfor er dårlig, vil en imidlertid nødvendigvis ikke få den forventede økning i antall arter selv om arealstørrelsen økes, slik lokalitet 2 og 4 i figuren indikerer. Dette fenomenet kalles undermetting (se også fig. 6b).



Fig. 6 b: Som et resultat av for eksempel skogshogst så kan en oppleve et uventet høyt antall arter innenfor gjenstående skogteiger. Fenomenet kalles overmetting, og artsantallet vil avta over tid, og kan også bli lavere enn forventet areal skulle tilsi hvis lokalitetene blir liggende veldig isolert til (se fig. 6 a).

Figur 6. Modeller som illustrerer begrepene undermetting (fig 6a) og overmetting (fig 6b) av arter.

5. EFFEKTER PÅ FAUNAEN AV MENNESKESKAPTE HABITAT-ØYER; DEN FØRSTE OG MER DESKRIPTIVE FORSKNINGSGENERASJONEN

Ettersom det nye tusenåret har nærmet seg så har menneskeskapt oppstyking av opprinnelig mer kontinuerlige naturområder til mindre enheter, utviklet seg til å bli den mest synlige forandringen som kanskje særlig skogområder utsettes for. Effektene av denne virksomheten er likevel fortsatt uklar - men den forskning som har blitt rapportert så langt indikerer at fragmentering både kan ha positive og uheldige konsekvenser for det biologiske mangfoldet.

Flere av de undersøkelser som ble gjennomført i det første ti-året etter at MacArthur & Wilson's (1976) øy-økologi-modell ble publisert, og som gjengis her, har funnet en ganske konsistent sammenheng mellom særlig størrelsen på biotoper og faunarikdommen som finnes der, i den forstand at dess større biotopen er i utstrekning – dess større er artsrikdommen. Altså data som støtter *areal*-faktoren i øy-økologi-konseptet. Samtidig refererer vi også forskningsarbeider som ikke har funnet de forventede resultater ut i fra teoriene i øy-økologi-modellen. Dette gjelder blant annet undersøkelser i nordiske økosystemer, og diskusjonsmomentene som er knyttet til disse resultatene kan være særlig relevante å utdype videre for skogbruket – og naturforvaltningen hos oss.

De fleste av disse første undersøkelsene som benyttet seg av øy-økologi-teorien som utgangspunkt ble gjennomført i de østlige løvskogområdene i Nord-Amerika med fugler som studieobjekter, og der arealet av ulike årsaker har blitt mer og mer oppstykket (Forman et. al. 1976, Galli et. al. 1976, Whitcomb 1977, Ambuel & Temple 1979, Lynch & Wigham 1984). Senere er det gjennomført relevante undersøkelser også i Nord-Europa. I det følgende går vi igjennom og refererer metoder og resultater fra et utvalg av disse artiklene som er publisert de siste årene, og som fokuserer særlig på effekten på faunaen av menneskeskapt fragmentering av skoglandskapet.

I tillegg til å gjengi *resultatene* i de ulike arbeidene som refereres, så skriver vi innledningsvis også kort om *bakgrunnen* for at de aktuelle forskningsprosjektene ble igangsatt, samt at vi til slutt knytter noen *diskusjonsmoment*er til tolkningen av resultatene. Vi gjengir fremst eksempler med bakgrunn i innsamlede data, men vil avslutningsvis også

referere noen nyere modeller som de senere årene er laget med bakgrunn i den stadige tilstrømningen av felldata.

5. 1. Hogst av Douglas-skog og effekten på faunaen (Rosenberg & Raphael 1986)

Forfatterne, Rosenberg & Raphael (1986), viser innledningsvis til øy-økologien som et nyttig verktøy for å eventuelt og forstå hvordan skog-fragmentering kan innvirke på dyrelivet, og henviser så til en del relevante Nord-Amerikanske studier som er gjort innenfor mindre geografiske områder og i regional skala (E. g. Forman et. al. 1976, Galli et. al. 1976).

Utgangspunktet for forfatterne egen undersøkelse er det faktum at innenfor den delen av USA hvor studiet ble gjennomført, Nord-Vestre USA, så har vel 50% (>400 000 ha i 1986) av gammelskogen av Douglas-gran *Pseudotsuga menziesii* blitt avvirket de siste 30-40 årene. Forfatterne ønsker å undersøke hvordan dette eventuelt kan påvirke vertebratfaunaen. Metodiske innfallsvinkel er å gjennom en to-års-periode registrere forekomsten av vertebrater innenfor skogbestand av ulik størrelse og med ulik grad av isolasjon.

Metode:

I dette studiet ble forekomsten/frekvensen av de fleste terrestriske vertebrat-artene innenfor 136 studieplott fordelt på 46 ulike skogbestand i en Douglas-granskog i California talt opp tolv uavhengige ganger hver vår (mai-juni) i årene 1981-1983 (registrert til sammen; fugler = 101 arter, pattedyr = 32 arter og amfibier/salamandere = 24 arter). Skogbestandene hadde ulik størrelse, og var isolert fra andre bestand i ulik grad.

Ved å benytte frekvensdata for hver observerte art fra de 46 skogbestandene og fra de 136 studieplott innenfor disse skogbestandene ble det testet for sammenhengen mellom forekomsten av vertebrat-arter og bestandets størrelse i utstrekning, samt graden av isolasjon og nærhet til hogstflater og andre sluttede trebestand. Bestandene ble inndelt i størrelser fra < 10 ha, 11-20 ha, 21-50 ha, 51-100 ha og til bestander > 100 ha. Disse bestandene varierte fra delvis isolerte skog-øyer til bestander som var en integrert del av større kontinuerlige skogområder på inntil 1000 ha. Ingen av de 46 bestandene var imidlertid helt isolert. Halvparten av de 136 studieplottene innenfor de utvalgte bestandene inneholdt hogstflater og kantsoner.

Resultat;

For forekomsten av de fleste registrerte artene ble det ikke påvist særlig betydelige forskjeller i observasjons-frekvensen innenfor henholdsvis mellomstore og større bestander. Observasjonsfrekvensen av en del arter falt imidlertid betydelig innenfor bestander på under 20 ha. De artene som utviste størst sensitivitet for størrelsen på skogbestander var fisher *Martes pennanti*, grårev *Urocyon cinereoargenteus*, spettet ugle *Strix occidentalis* og vanlig hakkespett *Dryocopus pileatus*. Forfatterne, Rosenberg & Raphael (1986), foreslår at særlig disse artene behøver kontinuerlige gammelskog-bestand på minimum 20 ha innenfor leveområdet før leveområdet blir funksjonelt for dyrene.

Diskusjon;

Komposisjonen av fuglearter, mindre pattedyr, reptiler og amfibier var i denne undersøkelsen altså stort sett den samme i de ulike kategoriene av skogarealer som ble undersøkt, bortsett fra hos et mindre antall arter hvor observasjonsfrekvensen falt fort i bestander < 20 ha. Forfatterene foreslår at årsaken til dette overveiende fraværet av respons hos fuglefaunaen på fragmentering kunne være at de registrerte fugleartene i stor grad var arter som allerede i utgangspunktet var svært tilpasnings-dyktige til et mosaikk-preget skogbilde, for eksempel fluesnapper *Contopus borealis* (Appendix 1), og at bare få av de observerte artene, særlig fisher og spettet ugle, egentlig var gunstige studieobjekter for å avsløre eventuelle uheldige virkninger av fragmentering. I tillegg kan det sies at selv om feltinnsatsen i studiet var betydelig, så foregikk studiet likevel over ganske kort tid. Definisjonen og avgrensning av graden av isolasjon mellom bestandene var også såpass utilstrekkelig og vagt definert at det er vanskelig å vurdere om det virkelig forekom reelle isolasjonseffekter mellom de 46 undersøkte bestandene i dette studiet.

Effekten av *areal* for forekomsten av noen arter, og betydningen av at det må være en viss størrelse på gammelskog-områder før de er funksjonelle leveområder for disse artene, kommer imidlertid godt fram (Appendix 2). Forfatterenes forslag om en minimumsgrense på 20 ha for tolv av de registrerte artene synes derfor å være ganske godt begrunnet. Vi skal senere i gjennomgangen av en del nyere forskningseksempler se at Rosenberg & Raphaels (op. cit.) tolkninger av arealstørrelse som viktig faktor blir bekreftet. Vi skal samtidig også se eksempler på hvor viktig langtidsstudier og overvåking som foregår over flere ti-år – kan være for å få innsyn i hvordan faunaen responderer på forandringer i det fysiske livsmiljøet.

5. 2. *Hva er tilstrekkelig områdeforvaltning for invertebrater?* (Murphy & Wilcox 1986)

Forskningssinnsatsen rundt effektene på faunaen av habitatfragmentering har stort sett benyttet større dyrearter som studieobjekter, og mindre oppmerksomhet har vært knyttet til hvordan ulike typer areal-arrangering påvirker invertebrat-faunaen. Årsaken til at relevante, separate studier på invertebrater er mangelfulle, er bl.a. at det gjerne knytter seg en del mer praktiske utfordringer til det å effektivt studere kravet til livsmiljø hos så vidt små organismer. Det er derfor uklart om forvaltningsstrategier som blir igangsatt for eksempelvis å ivareta leveområdene til pattedyr og fugler, også favner livsmiljø-behovene til invertebrater.

En måte å komme ett skritt nærmere svaret på denne problemstillingen på, kan være å undersøke om mangfoldet av invertebrater innenfor en serie undersøkelsesområder korresponderer med artsrikdommen hos vertebrater innenfor de samme områdene. Hvis det er slik så kan det være at forvaltningstiltak for vertebrater også ivaretar invertebrater på en effektiv måte. Bruce & Wilcox (1986) undersøkte dette ved å sammenligne forekomsten av sommerfugler med forekomsten av fugler og pattedyr, som alle er dyr det er mulig å observere direkte, i tre hovedgrupper av studieområder i ganske tørre ørkenområder i USA. Størrelsesskalaen på studieområdene favnet et utvalg forskjellige områder på henholdsvis ca 1 ha, 500-5000 ha, og 100-3000 km².

Metode:

Fjellområder og dalsøkk med isolerte skogområder, omgitt av tørt, ørkenlignende landskap i Nevada og Uta, ble valgt som studieområder. Feltinventeringer ble gjennomført tre uavhengige ganger i løpet av 1984, i tillegg til at tidligere innsamlede faunistiske artslistene fra de aktuelle studieområdene ble benyttet.

Resultat:

Innenfor de to gruppene av studieområder hvor arealet på forsøksområdene var størst, henholdsvis 500-5000 ha, og 100-3000 km², var det en klar korrelasjon mellom artsrikdommen hos fugler og pattedyr på den ene siden, og sommerfugler på den andre siden. I tillegg til sommerfuglenes sammenhengende forhold mot forekomsten av fugler og pattedyr, ble forekomsten av sommerfugler også testet mot særlig to antatte nøkkelfaktorer for habitatkravet til denne artsgruppen; tilgjengeligheten av nektar og stillestående vann. Resultatet viste at betydningen av disse to variablene var åpenbar for forekomsten av sommerfugler.

Diskusjon:

Generelt viser resultatet fra sammenligningen av diversiteten hos fugler/pattedyr versus sommerfugler at arrondering av skogområder der hensynet til fugler/pattedyr er det primære, også kan omfatte en adekvat forvaltningsparaply for invertebrater. Samtidig peker likevel undersøkelsen også på at noen variabler, som tilgangen på plantenektar for føde og stillestående vann for reproduksjon, og som spesielt favoriserer sommerfuglene, med fordel bør være tilgjengelig for at "korrelasjonen" med antallet arter hos fugler og pattedyr skal være til stede. Dette forholdet er dermed en påminnelse om at det ikke nødvendigvis er automatikk i at områdeforvaltning for fugler og pattedyr samtidig er god områdeforvaltning for invertebrater. Forvaltningstiltak rettet mot arter eller artsgrupper, og som skal ha noenlunde godt håp om å treffe målet, kan derfor med stor fordel sørge for at tiltakene er kunnskapsbasert med hensyn til artens eller artsgruppens biologi.

5. 3. Fuglefaunaen i et naturlig fragmentert skogsmiljø (Dobkin & Wilcox 1986)

I forbindelse med overføring av den opprinnelige øy-økologi-teorien – utviklet med basis i virkelige øyer - til habitat-"øyer" på fastlandet, så er særlig to spørsmål ofte stilt;

- 1) i hvilken grad har habitat-øyer de samme egenskaper for faunaen som virkelige øyer, og
- 2) hvordan påvirker disse egenskapene sammensetningen av artsmangfoldet på kontinentale habitat-øyer?

Dobkin & Wilcox (1986) forsøkte å avklare disse spørsmålene ved å studere fuglefaunaen i et fjellskogterreng i Nevada, USA, sommeren 1983. Klimatiske faktorer og jordbunns-forhold gjør at denne fjellskogen er oppdelt i mindre enheter med ulik størrelse og ulik innbyrdes avstand, slik at studieområdet på sett og vis framstår som et "naturlig eksperiment" – område.

Metode:

Kartleggingen av fuglefaunaen foregikk i to trinn; innledningsvis ble hekkende arter i til sammen tyve separate områder/terrengavsnitt kartlagt. Halvparten av områdene lå i vestvendte lier, mens den andre halvparten lå i østvendte lier. Kartleggingen ble gjort ved bruk av linjetaksering innenfor hvert av de tyve delområdene. Linjetakseringen ble repetert flere ganger. Deretter ble hekkende arter for hele studieområdet kartlagt, inkludert i både de tyve spesielle forsøksområdene og i terrengavsnittene i mellom disse. Den observerte

frekvensen av ulike arter innenfor de tyve separerte studieområdene ble så sammenlignet mot hverandre, og videre ble også hvert område sammenlignet mot den totale fuglefaunaen for hele området som sådan. Himmelfretning, fysiske forhold som størrelse på de tyve forsøksområdene og avstanden mellom dem, samt biologiske forhold som vegetasjonsrikdom innenfor hvert område (altså henholdsvis *areal-* og *habitat-diversitets*-hypotesen i MacArthur & Wilson 1967, se kap. 4) var sentral i sammenligningen.

Resultat;

For 17 av områdene ble det samlet nok data til at de kunne inngå i den videre analysen. I disse områdene ble det registrert til sammen 65 hekkende arter. Disse ble delt i tre kategorier;

- 1) arter som var helt avhengig av den dominerende vegetasjonen i studieområdet – altså "habitatspesialister" som kunne forventes å bli funnet bare innenfor det aktuelle studieområdet (n=20),
- 2) arter som bare var delvis avhengig av vegetasjonstypene i studieområdet (n=18), og
- 3) arter som ble funnet i svært liten grad og som ble ansett for tilfeldige gjester i studieområdet (n=27).

Av de 65 artene ble 53 funnet både i de vest – og østvendte liene, 9 arter ble bare funnet på østsiden og 3 bare på vestsiden. Vedrørende *vegetasjons*-rikdommen versus artsrikdommen var det en positiv sammenheng særlig i de vestvendte liene, men for noen arter også i de østvendte liene. For *arealfaktorens* vedkommende var forekomsten av omtrent halvparten av artene korrelert med størrelsen på de respektive habitatøyene, og innenfor habitatøyer på under 1000 ha sank artsrikdommen raskt. Arealfaktoren hadde særlig stor effekt på de 20 artene under kategori 1) overfor, altså de artene som var særlig knyttet til landskapet innenfor forsøksområdene, og hvor 15 (75%) av artene responderte på arealfaktoren.

Diskusjon;

Selv om det kan være vanskelig å skille klart mellom hva som egentlig er bestemmende for resultatene i Dobkin & Wilcox' (op. cit.) arbeid, *øst-* eller *vest-*sider av dalene, *biotopmangfoldet* eller *størrelsen* på arealet – eller disse faktorene virksomme samtidig, så produserer datasettet flere resultater i tråd med forventningene bak *øy-økologien*. Kanskje særlig synes sammenhengen mellom betydningen av areal i henhold til habitatspesialister å komme ganske godt fram. Den relativt større artsrikdommen i vestvendte områder forklarer forfatterne med innslag av osp *Populus tremula* i disse varme-eksponerte dalsidene, et treslag

som bl. a. favoriserer hekkemuligheter for flere arter av hakkespetter. Gamle hakkespett-hull åpner også for tilstedeværelse av sekundære hullrugere.

Forfatterne gir ikke noe eksklusivt svar på spørsmålene stilt innledningsvis; om det forsknings- og forvaltningsmessige verktøyet som øy-økologien representerer også kan benyttes for "øy"-biotoper på fastlandet? Likevel kan det være mulig å trekke i alle fall to ledetråder ut av arbeidet. For det første er det klart at i tråd med øy-økologi-modellen så synes betydningen av areal igjen å bli bekreftet, i den forstand at hvis for eksempel skogområdet blir for lite i utstrekning så synker artsdiversiteten. I dette studiet syntes terskelen å ligge på rundt 1000 ha før artsrikdommen gikk ned. Og, for det andre, så indikerer studiet at ved benyttelse av øy-økologi-teorien på fastlandet så kan det være viktig å gruppere arter i henhold til i hvilken grad de er avhengig av det aktuelle habitatet som studeres. Dobkin & Wilcox' (op. cit.) studie kan tolkes dit at det er habitatspesialistene som er de gunstige studiemodellene.

5. 4. *Det er ikke likegyldig hvordan formen på biotopen er!* (Temple 1986)

De undersøkelsen vi har gjengitt overfor, samt flere som vi har referert til i teksten, viser en positiv sammenheng mellom størrelsen på for eksempel et skogområde og artsrikdommen som finnes der. Ved et studie i Wisconsin, USA, går Temple (1986) et stykke videre og viser at *formen* på biotopen – om den er lang og smal eller tilnærmet sirkelrund, også kan ha vesentlig betydning for om, og hvordan, biotopen blir tatt i bruk av dyr. Temple (op. cit.) innfører i denne sammenheng begrepet *kjerneområde*, et mindre område *inne* i biotopen, og at det i realiteten er størrelsen på dette kjerneområdet som er den mest bestemmende faktoren mer enn størrelsen på totalområdet for hvordan biotopen vil fungere som viltområde. Størrelsen på kjerneområdet avgjøres av formen på totalområdet som sådan.

Metode:

Til sammen ble fuglelivet studert i 49 separate skogområder/skogbiotoper med eldre skog, og hvor arealene rundt de 49 områdene var ganske åpne slik at hvert av de 49 områdene dannet en habitat-"øy". Totalarealet på hvert område ble så bestemt ved bruk av planimeter, og deretter ble samme redskap benyttet til å beregne arealet på et såkalt "kjerneområde" inne i biotopen. Dette kjerneområdet hadde som kriterium at det skulle være en avstand ut til kanten på skogområdet som sådan på min. 100 meter. Dette vil si at størst kjerneområder oppnådde de områdene som hadde tilnærmet ganske sirkelrund form. Begrunnelsen for disse hundre

meter er at flere undersøkelser indikerer at entén kantsonen representerer en ulempe eller en fordel for de aktuelle artene i området, så vil effekten avta etter ca hundre meter innover i skogen (se for eks. Gates & Gysel 1978). Hekkende fuglearter ble så taksert i hvert skogområde ved linjetaksering. De 49 skogområdene, og forekomsten av arter innenfor hvert av dem, ble så vurdert i henhold til størrelsen på *kjerneområdet*, henholdsvis 0-10, 11-100 og > 100 ha.

Resultat:

Til sammen ble 43 arter registrert under linjetakseringen, og 16 av disse var sensitive for størrelsen på arealet (Appendix 3). Både størrelsen på totalområdet og kjerneområdet var en god indikator på forekomsten av hekkende arter; dess større område dess flere arter/flere hekkende par innen hver art. De to modellene, totalområde og kjerneområde, hadde likevel ikke helt lik effekt på faunaen, i det kjerneområde-modellen gjennomgående var mer følsom enn totalområde-modellen vedrørende variasjonen i populasjons-størrelse hos de artene som var målbar sensitive for størrelsesfaktoren på arealet. Årsaken til totalområde-modellens utilstrekkelighet var at selv om enkelte områder kunne være ganske store i utstrekning, så hadde de på grunn av sin utforming et ganske lite kjerneområde (se figur i appendix 4).

Diskusjon:

Korrelasjonen mellom forekomst og levedyktighet hos arter, og størrelsen på områder, blir ytterligere bekreftet i denne undersøkelsen. Men, forfatteren viser også til en enda sterkere assosiasjon mellom arealfaktor og forekomst av en del fuglearter hvis en tar hensyn til formen på habitatet, i den forstand at et stort område i utstrekning ikke nødvendigvis tilbyr dyrelivet generelt gode levevilkår hvis formen på området er slik at det for arealkrevende og kanskje sky arter ikke er mulig å finne leveområder som er noenlunde usjenert og tilbaketrukket fra kanten av området. Flere undersøkelser viser at langs kantsoner så kan også konkurranse og predasjonstrykk være særlig stort. I henhold til de mange undersøkelser som understreker betydningen av store og sammenhengende arealer, så kan denne undersøkelsen derfor nyansere dette ved å peke på at det kanskje er mer størrelsen på kjerneområdet enn totalområdet som er viktig – i alle fall for en del arter. Det optimale arbeidsredskap for skogforvaltere og naturforvaltere burde kanskje derfor ha vært inngående kunnskap om de enkelte arters habitat- og arealkrav under forskjellige betingelser, samt forholdet til andre arter og hvilke faktorer i livsmiljøet som bestemmer bestandsdynamikken og forekomsten hos de

ulike artene. Slik basalkunnskap foreligger imidlertid bare for noen få arter, om noen i det hele tatt?

5. 5. Skog-fragmentering og fugleliv i Nord-Europa; bevis for areal-effekten? (Haila 1986)

Avslutningsvis i dette utvalget av studier fra 1980-tallet så skal vi ta med en artikkel som reflekterer over hvordan forekomsten og utviklingshistorien til nordiske fuglebestander og deres livsmiljø eventuelt kan vurderes i forhold til prinsippene i øy-økologien. Forfatteren, Yrjö Haila, som er fra Finland, peker her allerede innledningsvis på det kompliserende forhold at de fleste nordlige fuglearter er trekkfugler mellom Norden og Middelhavsområdene, og at de som ikke trekker likevel har en ganske nomadisk livsstil. Blant annet på grunn av dette kan det være vanskelig å finne geografiske områder og dertil hørende, permanent tilstedeværende dyrebestander som er så vidt effektivt isolert fra øvrige populasjoner i den betydning som den opprinnelige øy-økologi-teorien legger til grunn. Derfor er Haila's (op. cit.) utgangspunkt at det i Nordiske områder kan være vanskelig å finne arter og respektive utbredelses-områder der prinsippene i øy-økologien er de avgjørende og virksomme faktorene. Vi oppfatter forfatteren dit hen at han mener det er generelle faktorer hos faunaen andre enn de som forfektes i øy-økologien, for eksempel bestandsnivå hos en art over et større område, som er bestemmende for hvordan forekomsten av arten er i eventuelt mer eller mindre isolerte lokaliteter eller marginale deler av dette større utbredelsesområdet.

Metode:

For å underbygge sitt syn på mekanismene bak utbredelsesmønsteret og dynamikken i nordiske fuglebestander benytter forfatteren egne studier av faunaen på øyer i den finske skjærgården og øyer i den store finske innsjøen Inari, - i begge tilfellene ligger øyene 10-15 km fra fastlandet. I tillegg gjøres det et litteraturstudie over andre relevante forskningsarbeider.

Resultater:

Data fra taksering og overvåking av fuglebestander i skjærgårdsområdet Åland (44 øyer fra 0.5 – 582 ha) og fra øyer i innsjøen Inari (41 øyer fra 0.5 – 885 ha), indikerer at mer enn 90% av artene som forekommer på øyene kan forventes å forekomme der i nettopp den utstrekning de gjør ut fra graden av forekomst av de samme artene på fastlandet. Tilgangen på gunstige habitater tillegges også vekt, særlig i forbindelse med øy-koloniseringen av den siste ti-

prosenten arter hvor spesielt gunstige levesteder og matkilder foreslås mer å kunne forklare forekomsten på øyene enn som et resultat av forekomsten på fastlandet.

I tillegg til egne data presentert overfor så henviser Haila (op. cit.) også til svenske undersøkelser av fuglefaunaen på øyer i de store svenske innsjøene (Nilsson 1977). Disse undersøkelsene tolkes dit hen at tilgjengeligheten/mengden av ulike habitater er en særlig viktig faktor for om øya er kolonisert eller ikke, og at areal-faktoren er mindre viktig – eller ikke viktig i det hele tatt.

Diskusjon:

Etter å ha referert egne undersøkelser og sitert flere andre nordiske undersøkelser publisert på 1970- og 80-tallet, konkluderer forfatteren med at det vanskelig å finne studier fra Nord-Europa som bekrefter *areal*-effekten beskrevet i øy-økologi-teorien. Vedrørende enkeltarter, slik vi tolker ham, så påpeker heller forfatteren mer behovet for å fokusere på habitatkvaliteter og ditto mer kunnskaper om habitatkrav hos enkeltarter. Samtidig foreslår han at det viktigste spørsmålet eller utfordringen er å skape godt grunnlag for stabilitet i populasjonen(e), og i denne sammenhengen er han av den oppfatning at små områder med høykvalitet habitater kan være viktig å ta vare på. Haila (op. cit) foregriper her altså nøkkelbiotop-tankegangen som utover på 1990-tallet og fram til i dag har vært et veldig aktuelt tema i norsk og nordisk skogbruk.

6. EFFEKTER PÅ FAUNAEN AV MENNESKESKAPTE HABITAT-ØYER; - DEN ANDRE OG MER EKSPERIMENTELLE FORSKNINGSGENERASJONEN

Slik MacArthur & Wilson (1967) var opptatt av, så er vesentlige deler av framgang innen naturvitenskapelig forskning betinget av at en knytter arbeidet opp mot en klar problemstilling og en god teori, og at de data som samles inn er egnet som verktøy til å etterprøve den aktuelle teorien. Mangler en denne teoretiske forankringen så kan det bli vanskeligere å tolke data, og dermed også å benytte resultatene som grunnlag for iverksetting av for eksempel forvaltningstiltak. Har man en god teori som utgangspunkt, og eventuelt også klarer å gjennomføre eksperimentelle design på forskningen, så er dette gjerne en særlig god forutsetning for å avklare mer spesifikt hvilke årsakssammenhenger som er i virksomhet – for eksempel innenfor et skogøkologi-system, fordi eksperimenter gir muligheter til å isolere og manipulere enkeltstående faktorer. Eventuelle forvaltningstiltak kan da bli mer konkrete, har antatt større muligheter for å nå målet, og sist - men ikke minst; de er etterprøvbare.

La oss ta et tankeeksperiment for å illustrere dette; hvis en overvåker fuglebestanden innenfor isolerte skoghabitat-"øyer" av ulik størrelses-kategori så kan en få resultater i tråd med *areal*-forklaringen i øy-økologi-teorien – altså mange arter i større enheter og færre arter i mindre enheter. Likevel kan det være mange andre og virksomme faktorer innenfor dette økosystemet vi ikke har innsyn i, og som vel så mye kan være årsaken til forskjellen vi observerer. Eksempler kan være stokastiske fenomen som vi kanskje ikke fanger opp, slik som variasjoner i værforhold som kan påvirke overlevelsessevnen. Eller forskjellen i fuglefaunaen har mer med topografiske strukturer å gjøre enn med arealet med skog. Kanskje løper studiet også over så kort tid at en ikke har oversikten over naturlige variasjoner i populasjonsdynamikk. Deskriptive studier gjennomført over en periode på kanskje bare et eller noen få år kan derfor være vanskelig å tolke, slik det kan se ut fra eksemplene referert i kap. 5.

Eksperimentelle studier innenfor fragmenteringsøkologi utført ute i selve skogen er imidlertid ikke lett å gjennomføre, bl. a. fordi det krever en ressurstilgang i utstyr og personell som gjerne er vanskelig å framskaffe. Samtidig er det naturligvis heller ikke slik at eksperimentell tilnærming, enten den gjennomføres ute i skogen eller under kontrollerte forhold, er noen garanti for at en frambringer konsis og absolutt klarhet i bakgrunnen for de

fenomener en observerer. Likevel har slik arbeidsmetodikk blitt tatt mer og mer i bruk det siste ti-året i forbindelse med fragmenterings-problematikken, og kunnskapen som er kommet fram har stor verdi for naturforvaltningen. I det følgende skal vi referere et utvalg av disse arbeidene som er gjennomført de senere årene, inkludert et norsk forskningsprosjekt som har framskaffet mye ny kunnskap.

6. 1. En gjennomgang av eksperimentelle fragmenterings-studier (Debinski & Holt 2000)

I 2000 trykte tidsskriftet *Consevation Biology* en artikkel som oppsummerte resultatene fra studier som ved eksperimentell tilnærming – eller ved å studere særlig hardt menneske-påvirkede landskaper - har forsøkt å avklare hvordan fragmentering av naturområder kan påvirke plante- og dyrelivet som har tilhold der. Bakgrunnen var den økende interessen innenfor naturforvaltningen gjennom 1990-tallet for denne typen problematikk.

Metode;

Forfatterne, Debinski & Holt (2000), gikk igjennom artikler publisert tilbake til 1984 i to – og tyve av de mest internasjonalt anerkjente økologiske tidsskriftene. De fant 20 relevante studier, og hvor de også gjennomførte et påfølgende intervju med forfatterne der de samlet inn supplerende informasjon om metoder og resultater. Resultatene fra studiene ble så gruppert i henhold til hvilke naturområder som ble studert, hvilken problemstilling det ble fokusert på, og om resultatet støttet utgangshypotesen i studiet.

Resultater;

Av de 20 studiene var seks utført i skog-økosystemer og fjorten i åpent slette/gress-økosystemer. Tema som ble studert var artsmangfold, sammenligning av mangfoldet i mindre isolerte terrengavsnitt mot tilsvarende mindre enheter – men hvor det var vegetasjonsbelter (korridorer) tilstede som bandt sammen enhetene, atferd hos enkeltindivider, demografi, og genetikk. Skaleringen i areal på studiene varierte fra små prøveflater $< 1 \text{ m}^2$ på gress-slette-land, til 1000 ha i regnskog-områder. Studiene hadde løpt fra en periode på fra ned til bare 1 år til opptil 19 år. Blant de studiene som brukte dyr som studiemodeller så var det særlig fokusert på fugler og små pattedyr. Flere studier rapporterte resultater i overensstemmelse med utgangshypotesen, men flere fikk også uventede resultater (Appendix 5 og 6).

Resultatene fra eksperimenter med insektfaunaen som modell viste best overensstemmelse med forventningen om bredest artsrikdom i større fragmenter. Mobile taxa, slik som pattedyr og fugler, generalist-predatorer, og plantearter knyttet til tidlige suksesjons-stadier, responderte imidlertid ikke like godt i forhold til hypotesen. En av de mer generelt støttede hypotesene var forventningen om at artsrikdom og individers forflytning mellom terrengavsnitt er positivt påvirket av korridorer. Likeså var det en tendens til at det etter en oppdeling av områder kunne registreres en ansamling av individer i de gjenstående terrengavsnitt, men som i de etterfølgende årene ble redusert til en tetthet som var lavere enn den opprinnelige. Tre studier som var > 14 år lange demonstrerte viktigheten av langtidsstudier siden disse studiene p. g. a. sin lange varighet registrerte flere viktige forandringer i økosystemet som ellers ikke ville blitt fanget opp.

Diskusjon;

I forhold til de to mest testede hypotesene, større artsrikdom og større tetthet av enkelt-arter innenfor større områder, viste studiene et blandet resultat. De studiene som støttet antagelsen benyttet gjerne arter med liten kropps-størrelse og kort levetid. Likevel var det også enkeltstudier, for eksempel studie 8 i appendix 6, som omhandler større bille-arter, og som viste at store og mer uvanlige arter ble oftest funnet i sammenhengende vegetasjons-områder.

En av de forventningene som mer gjennomgående ble underbygd var hypotesen om at vegetasjons-belter/korridorer mellom for eksempel skogområder hadde positiv effekt på dyrelivet. I 80% ble korridorene benyttet av artene slik en forventet det, og i begge av to spesielt designede studier bidro korridoren til totalt sett øket artsrikdom.

Taxonomiske grupper som gjerne ikke responderte på den forventede måten inkluderte mobile arter, og som dermed antas å ikke ha blitt direkte påvirket av de studiedesign som det ble fokusert på. For eksempel så kunne fragmentene ha vært for små til at de hadde målbar effekt på populasjons-størrelse gjennom den perioden studiet pågikk. Andre grupper som, i alle fall tilsynelatende, ikke reagerte som forventet var de artene med lang levetid og generalist-lignende livsstil. De tre lang-tidsstudiene, for eksempel studie 1 i appendix 5 og 6 som omhandler fugler, viste imidlertid at respons på fragmentering også kan være et spørsmål om tid. Debinski & Holt (op. cit.) påpeker derfor at mange av de "motstridende" resultatene en finner like gjerne kan reflektere at studiene har pågått for kort tid som at en har med reelle overordnede resultatforskjeller å gjøre.

I tillegg til det viktige tids-aspektet, så peker forfatterne også på at selv om et eksperimentelt studie i prinsippet skal ha kontroll med en eller flere faktorer, så er det naturlig å anta at det er flere mekanismer vi likevel ikke favner eller tolker korrekt. For eksempel så tyder mye på at i det en får en fragmenterings-situasjon av for eksempel et skogområde – enten det er gjennom stormfall, brann eller ved hogst, så settes det i gang en kaskade av effekter gjennom økosystemet som modifiserer eller styrker konkurransen mellom og innen arter og påvirker sosiale relasjoner og bevegelser hos individer, hemmer eller favoriserer predatorer, øker kantoneeffekter, påvirker gjennomstrømningen av næringsstoffer, og kan trolig i gitte situasjoner også innvirke på den genetiske komposisjonen hos lokale forekomster av dyr og planter. Derfor, på bakgrunn av dette, så er det kanskje ikke så rart at de relativt få undersøkelser som finnes så langt, og som fortsatt er ganske utilstrekkelige med hensyn til momentene nevnt overfor, spriker noe med hensyn til resultatene.

6. 2. *Forskningsfronten ved tusenårsskiftet* (Zanette 2000)

Levedyktigheten til mange småfugl-populasjoner tilknyttet skog-økosystem er antatt å være følsom for størrelsen på biotopen de lever i, fordi artene oftere blir funnet i store enn i små skogfragmenter (se for eksempel Bellamy et. al. 1996, og referanser der inne). Reduksjon av skogarealer, eller oppdeling av arealene i små fragmenter, er derfor presentert som en mulig forklaring på tilbakegangen i populasjons-størrelse som i en del tilfeller er observert hos småfugler i fragmenterte landskaper (se for eks. Roth & Johnson 1993).

En prediksjonen innenfor denne hypotesen er bl. a. at også selve *reproduksjonssuksessen* reduseres når størrelsen på levearealet går ned, dvs. at antallet overlevende unger går ned slik at produksjonen av avkom blir så lav at den ikke klarer å kompensere for avgangen på voksenindivider. Følgelig vil små fragmenter forventes å inneholde såkalte "sink" (norsk; *avløp*) - populasjoner (fødselsrate < døds-rate), dvs. at populasjonen ikke opprettholdes ved egen hjelp, men må ha påfyll utenfra. Motsatt forventes større skogområder å inneholde såkalte "source" (norsk; *kilde*) - populasjoner (fødselsrate > dødsrate), dvs. populasjoner som produserer et "overskudd" (Pulliam 1988).

Presis kunnskap av denne typen, og som eventuelt kunne ha bekreftet prediksjonen, ville ha gitt en veldig konkret pekepinn om hvordan fragmentering kan innvirke på reproduksjonen.

Men hvordan få til å måle slikt i praksis ute i naturen – på en god og overbevisende måte? Og, samtidig ha oversikt over den eventuelle effekten av også en hel del andre variabler som kan påvirke reproduksjonsresultatet – for eksempel stokastiske elementer som værforhold, og graden av predasjon? Zanette (2000) satte seg som mål å avklare dette gjennom å benytte den lille (16-24 g) australske sangfugl-arten Østlig gul rødstrupe *E. australis* som modellart. Denne arten ble valgt fordi tidligere undersøkelser tydet på at den er sensitiv for leveområdets størrelse, fordi den er stedbunden og relativt lett å fange, merke og deretter observere – og muligheten for å avklare unger- og voksnes overlevelse skulle dermed ligge til rette.

Metode;

Zanette (op. cit) gjennomførte i årene 1995-1997 et studie i et skog/landbruksområde i Nord-Østre Australia der *reproduksjonssuksess, de voksne hunnfuglenes overlevelsessevne* og de generelle *populasjons- svingningene* hos østlig rødstrupe ble overvåket i fire fragmenter, henholdsvis to mindre hver på 55 ha, og to større på henholdsvis 500 og 1000 ha. Gjennom studiet maktet en å fange og fargemerke alle reiringer innenfor de to små studieområdene, samt et antall fugler i utvalgte punkter innenfor de store studieområdene (til sammen n=128), samt 94% av de voksne hunnfuglene tilknyttet disse ungene (n=68). – I henhold til teorien var forventningen dårligere reproduksjon og overlevelsessevne hos fuglene i de to mindre fragmentene sammenlignet mot situasjonen i de to større fragmentene.

Resultater;

Resultatet ble imidlertid noe overraskende siden det alt i alt ikke var mulig å påvise noen særlig forskjell i reproduksjonssuksess, overlevelse hos voksne hunner og populasjonens levedyktighet mellom de ulike studieområdene. Noen mindre forskjeller underveis ble påvist, men uten at dette hadde noen betydning for det endelige resultatet. For eksempel klekket hunnfuglene i de små fragmentene ut *flere* unger enn hunnene i de store fragmentene. En del mer unger i de små fragmentene døde imidlertid mens de var i reiret, slik at ved tidspunktet for ungenes utflyging fra reiret var produksjonen pr. hunn like stor i små og store fragmenter. I forholdet til "source"- "sink" – relasjonene ble heller ikke resultatene som ventet, siden det i gjennomsnitt var populasjonene i de små fragmentene som var de nærmeste til å kunne betegnes som "source" – områder i dette tilfellet. – Årsaken til dette uventede resultatet ble foreslått å være flere faktorer som ikke ble fanget opp under feltarbeidet. Særlig sentral faktor ble predasjon foreslått å være.

Diskusjon:

Innledningsvis her er det viktig å påpeke at dette ikke er det første studiet som ikke får de forventede resultater av sammenligning av demografiske variabler i små og store fragmenter. For eksempel fant Roth & Johnson (1993) i et studie av den amerikanske trostefuglen *H. mustelina*, at populasjoner i habitater med liten utstrekning (15 ha) hadde ganske stabile populasjoner, mens andre undersøkelser fant at der arten forekom i habitater med stor utstrekning (1100-1200 ha) så var populasjonsutviklingen ofte negativ. Andre studier finnes også som kunne vært referert.

Dernest, trass i den betydelige arbeidsinnsatsen som ble lagt i dette studiet, så var det fortsatt en rekke faktorer som kunne ha påvirket resultatet og som ikke var mulig å ha full oversikt og kontroll over. Eksempler kan være nøyaktig informasjon om mattilgang og kondisjon hos fuglene en tid *forut* for studiet, og likeså gjennom studiet. Dette er momenter som kan ha innvirkning. I tillegg antas predasjon på reiret (egg/unger) å ha vært særlig stor i to av studieområdene (et stort og ett lite), men forfatteren ser ikke ut til å kjenne til hvilke typer predatorer som er aktuelle her, samt noen mer presis tallfestet betydning predasjonen kan ha hatt. Det nevnes heller ikke spesifikt hvorfor bare to av studieområdene var særlig utsatt for predasjon, mens de to øvrige så ut til å unngå dette fenomenet.

Trass i de mange spørsmålsteget som kommer opp i dette studiet så ønsker vi likevel å ta det med som et eksempel her, kanskje nettopp for å vise at det fortsatt i år 2000 gjenstår mye før en eventuelt virkelig begynner å forstå hvilke faktorer som er bestemmende ved dyrs populasjonsutvikling. I studiet som er referert overfor er det et samvittighetsfullt arbeid som er nedlagt, og resultatet er verdt å dvele ved nettopp fordi resultatet ikke støtter teoriene som er diskutert så langt. Videre er det viktig å erkjenne hvor mange antatt medvirkende faktorer som ofte ikke lar seg kontrollere, trass i mye feltarbeid. Særlig er det interessant å legge merke til at predasjon synes å bli vurdert som en nøkkelfaktor, men hvor mer eksakt utfyllende informasjon rundt dette er fraværende i artikkelen referert overfor. Naturlig dødelighet som ikke har direkte årsak i menneskelig aktivitet har de senere årene kommet sterkere inn som en del av fauna-forskningen, men den er vanskelig å studere. Likeså kan mye av dødeligheten gjennom predasjon være et direkte/indirekte resultat av menneskelig virksomhet – for eksempel ved at vi påvirker skog og vegetasjon på en slik måte at vi faktisk tilrettelegger for at predatorer får større spillerom. Kanskje er dette er tema som vil bli fokusert på i økende grad i årene framover.

7. VIDEREUTVIKLING AV ØY-TEORIEN; - METAPOPLASJONER

7.1. Hva er en metapopulasjon?

Levins (1970) introduserte termen "metapopulasjon" for å beskrive en større "populasjon" bestående av flere mindre, ustabile del-populasjoner; en *populasjon av populasjoner* med stadige forandringer i levedyktighet innenfor de lokale sub-populasjonene. Prinsippet i teorien er at lokal utryddelse på en lokalitet innen en viss tid vil avløses av ny kolonisering gjennom migranter fra andre livskraftige lokaliteter innen metapopulasjonen. Dersom sannsynligheten for kolonisering, c , er større enn sannsynligheten for utryddelse (extinction), e , så vil metapopulasjonen overleve ($c > e$).

Viktig for utveksling av individer mellom sub-populasjonene er at de områdene individene forflytter seg over ikke hindres av for eksempel fysiske barrierer. Slike fysiske barrierer kan eksempelvis være topografiske hindringer som er vanskelig å forsere eller at naturmiljøet forandrer seg på en slik måte at det som tidligere var naturlige vandringskorridorer ikke lenger kan benyttes. Eksempler på slik forandring kan være skogbranner som utraderer skogområder for en periode, eller fjerning av skog gjennom menneskelig virksomhet. Sentralt i forståelsen av metapopulasjons-teorien er altså å inkludere og gradere denne muligheten for utveksling av individer mellom sub-populasjoner, og samtidig ta hensyn til de typiske dynamiske og stokastiske prosessene som foregår i dyrepopulasjoner.

Allerede mange år tidligere enn Levin's (1970) publikasjon hadde amerikanerne H. G. Andrewartha og L. C. Birch (1954) skrevet boka "Fordelingen og forekomsten av dyr", og der de særlig fokuserte på nettopp de stadige lokale omskiftninger av en art innenfor artens utbredelsesområde - med til dels hyppige utryddelser avløst av ny-koloniseringer, og at dette forholdet er selve drivkraften i dynamikken. Et slikt dynamisk utryddelses- og ny-koloniseringsmønster har senere dannet basis for utviklingen av en rekke modeller og teorier for hvordan populasjonsdynamikken hos en art kan fungere innenfor et delvis sammenhengende utbredelsesområde. Eksempler er modeller av fordelingen av genetiske strukturer, beregning av utryddelses-risiko hos en populasjon, betydningen av migrasjon og metapopulasjonens overlevelsesmuligheter, - og hvor alle disse innfallsvinklene har benyttet metapopulasjons-teori som basis for hvordan sub-populasjoner er strukturert. Selv om Andrewartha & Birch (op cit) ikke brukte ordet metapopulasjon direkte, så var de altså

allerede på 1950-tallet opptatt av grunnelementene i det vi i dag kaller metapopulasjoner. Senere har ulike forfattere diskutert og justert definisjonsrammene for teorien - en prosess som fortsatt pågår.

Det Levins (1970) gjorde var et av de første mer gjennomarbeidede forsøkene på å formulere mer presist definisjonene for hvordan dynamikken og overlevelsessevnen kan være hos en art som eksisterer innenfor et nettverk av separate lokaliteter, selv om alle disse delpopulasjonene hver for seg hele tiden kan være utsatt for å forsvinne. Levins (op. cit.) skilte klart mellom dynamikken hos en enkeltstående populasjon og dynamikken hos et sett av flere lokale populasjoner med innbyrdes kontakt, og for å presisere dette introduserte han variabelen $p(t)$ - definert som andelen av totalt antall sub-populasjoner innenfor metapopulasjonen som er okkupert på et visst tidspunkt, et tidspunkt t . Videre ble særlig to nøkkel-parametre definert; e og m - henholdsvis sansynlighet for utryddelse av en sub-populasjon (e) og sannsynligheten for kolonisering av et område og etableringen av en ny sub-populasjon (m). Forventet endring i andel okkuperte sub-populasjoner fra et tidspunkt til neste (dp/dt) ga følgende modell;

$$dp/dt = mp(1-p) - ep,$$

der altså p betegner raten av okkuperte lokaliteter, t betegner tid, og m og e betegner respektive rekoloniseringsrate og utryddelsesrate. Likevektverdien for p er da gitt ved $p = 1 - e/m$. Derfor, hvis $m > e$, da vil endringen i p bli negativ og som vil føre til utryddelse av metapopulasjonen. Med andre ord kan en reduksjon av andelen okkuperte sub-populasjoner over tid føre til at metapopulasjonen til slutt forsvinner.

I bunnen av denne modellen lå en del forutsetninger, for eksempel at de ulike lokalitetene hadde lik størrelse og kvalitet, samt at sannsynligheten for utryddelse- og kolonisering holdt seg uforandret. Samtidig som denne modellen var et viktig første skritt mot å klarlegge sentrale aspekter knyttet til metapopulasjons-begrepet, så var den også på grunn av de strenge forutsetningene såvidt forenklet at den i sin opprinnelige form bare i få tilfeller har kunne blitt benyttet til fullgodt å beskrive dynamikken i romlig strukturerte populasjoner, dvs. populasjoner som er utbredt over større geografiske områder (se for eks. Hanski & Gilpin 1997). Det siste ti-året har det derfor blitt laget mer realistiske modeller der det har blitt tatt høyde for effekten av stokastiske faktorer i livsmiljøet, og tilsvarende variasjoner i demografiske variabler som for eksempel reproduksjonskapasitet. I tillegg til øy-økologien

som vi har fokusert på så langt i dette kompendiet - eller som en naturlig del og/eller videreføring av øy-økologien - så har metapopulasjonsbegrepet slik sett vokst fram til å kunne bli ytterligere et viktig redskap for bedre å kunne forstå hvilke prosesser innad i populasjonen og i miljøet rundt som kan forklare utbredelses-mønsteret hos en art med en viss utbredelse.

7. 2. Hva skiller metapopulasjonsteorien fra øy-økologi-teorien?

En grunnleggende antagelse i metapopulasjons-konseptet er at det er både mulig og viktig å på den ene side skille mellom lokaliteter som særlig imøtekommer miljøkravet til den arten en fokuserer på, og på den andre side de øvrige omgivelsene. I denne sammenheng er innholdet i metapopulasjons-begrepet nært beslektet med øy-økologi-teorien til MacArthur & Wilson (1967), og som vi har fokusert på så langt i dette kompendiet.

Metapopulasjons-teorien antar også at sub-populasjonene en definerer er store nok til å tillate såkalte panmiktiske lokale populasjoner, dvs. populasjoner som er store nok til at det i utgangspunktet skal være muligheter for tilfeldig partnervalg og parring. Til sammenligning setter ikke øy-økologi-teorien slike spesifikke krav, og tidligere forskning innenfor landskapsøkologien – og som benytter landskap i en eller annen skala som sentral variabel - har gjerne fokusert enten på mindre terrengavsnitt (For eksempel beiteområder; Krebs & Davis (1984), eller større områder (For eksempel mye av den øvrige landskapsøkologien; Forman & Gordon (1986), GAP-analyser; Scott et al. (1991), øko-geografi; Ricklefs & Schluter (1993)). I tillegg inneholder den opprinnelige metapopulasjon-teorien følgende særtrekk;

- Lokalitetene har like stor utbredelse og grad av isolasjon (øy-økologien setter ikke slike krav),
- De ulike lokalitetene innenfor metapopulasjonen har egen dynamikk, tilnærmet upåvirket av hverandre - selv om det altså skal være en viss utveksling mellom populasjonene for at de skal kunne innlemmes i metapopulasjonen (hos øy-økologien ligger det implisitt i teorien at de ulike lokalitetene skal påvirkes av hverandre i større og mindre grad),
- Migrantene påvirker ikke dynamikken i allerede okkuperte sub-populasjoner, men koloniserer tomme områder med sannsynlighet = m (øy-økologien har ikke noen slik terskel for hvor stor utvekslingen mellom individer skal være),

- Metapopulasjonsteorien fokuserer gjerne på en eller to arter og mekanismer *innen* arten som kan være betydningsfull for om arten forsvinner eller ikke, mens øy-økologien gjerne fokuserer på beståelsen av artssamfunn og *antall arter* innenfor mer eller mindre isolerte lokaliteter, og derav er den...
- Statistiske enheten i øy-økologi-teorien *antall arter* innenfor et område, mens den i metapopulasjonen er andelen *okkuperte lokaliteter* med innbyrdes kontakt.

De ovenfor skisserte momentene er forutsetningene for en ideell teoretisk metapopulasjon. Imidlertid er det svært få virkelige metapopulasjoner som tilfredsstillende kravene som er nevnt overfor, og i den virkelige verden må kravene justeres. Den ideen som likevel er helt sentral i metapopulasjons-konseptet er at en i vurderinger av overlevelse hos arter må tilstrebe å se større områder – her; metapopulasjoner, under ett, og at muligheter for utveksling av individer mellom del-populasjoner innen slike større utbredelsesområder kan være vesentlig for arters overlevelse på lengre sikt. Denne helhets-tenkingen ned på artsnivå er kanskje metapopulasjons-teoriens viktigste supplement til øy-økologi-teorien – som mer fokuserer på dynamikken i artssamfunn innenfor enkeltlokaliteter uten dette bredere perspektivet.

7.3. Empiriske eksempler på metapopulasjoner

Mulighetene for å framskaffe distinkt informasjon om graden av migrasjon mellom separate lokaliteter over større områder hos individer innen en art – på en slik måte som metapopulasjons-konseptet fordrer – er veldig ressurskrevende. Denne typen metode eller modell kan derfor være best egnet til å avklare levedyktighet hos arter som har begrensede utbredelsesområder – eller hvor den antatte metapopulasjonen ikke favner større områder enn at det er praktisk mulig å skaffe oversikt over dynamikken i sub-populasjoner og utvekslingen mellom dem.

Hos bl.a. amfibier, sommerfugler, fugler og mindre pattedyr, er det gjennomført studier som har forsøkt å kartlegge forekomster av arten i tilgrensende lokaliteter innenfor større områder - og deretter vurdere overlevelsesnivået hos arten innenfor denne metapopulasjonen. Mengden data som er samlet inn i de ulike studiene, og antall år de har løpt over, er veldig forskjellig, men vi vil her referere to av disse studiene som vi mener ganske godt kan illustrere verdien av å benytte metapopulasjons-konseptet som planleggingsverktøy i landskapsforvaltningen. Vi innleder med et studie om spettet ugle *Strix occidentalis* i California, og går så i eksempel to

tilbake til den lille amerikanske gnageren Rocky Mountain Pika som tidligere er omtalt i kapittel 2. Der ble data fra Pika-studiet, som ble samlet inn på 1970-tallet, tolket med økologi-teorien som verktøy. Imidlertid skal vi nå se at supplerende data samlet inn på 1990-tallet også ga grunnlag for å ta i bruk metapopulasjons-teorien.

7. 4. Spotted Owl og skogbruk i USA (Lahaye et al. 1994)

Spotted Owl er en vel halv kiloen stor amerikansk ugle utbredt som ulike raser i de litt høyereliggende og skogkledde områdene som strekker seg fra Mexico i sør til Britisk Columbia i nord. I flere deler av utbredelsesområdet er arten ansett for å være sårbar for påvirkning fra skogbruket, og den har derfor vært gjenstand for en rekke forskning- og forvaltningsprosjekter der målet har vært å avklare hvordan en eventuelt både kan drive skogen og samtidig sikre arten muligheter for overlevelse. En av disse undersøkelsene som vi skal referere her ble gjennomført i årene 1987-93 og tok for seg en antatt metapopulasjon av arten i fjellområdet Sierra Nevada ganske langt sør i det totale utbredelsesområdet. Denne metapopulasjonen ble vurdert til å bestå av 20 subpopulasjoner i et 34 000 km² område, den største populasjonen bestående av > 200 individer og ned til den minste bestående av < 10 individer (Fig. 7). Demografiske data om disse populasjonene ble innsamlet og sammenlignet med målsettingen om å lage en mest mulig velbegrunnet analyse over den sannsynlige videre bestandsutviklingen til denne metapopulasjonen.

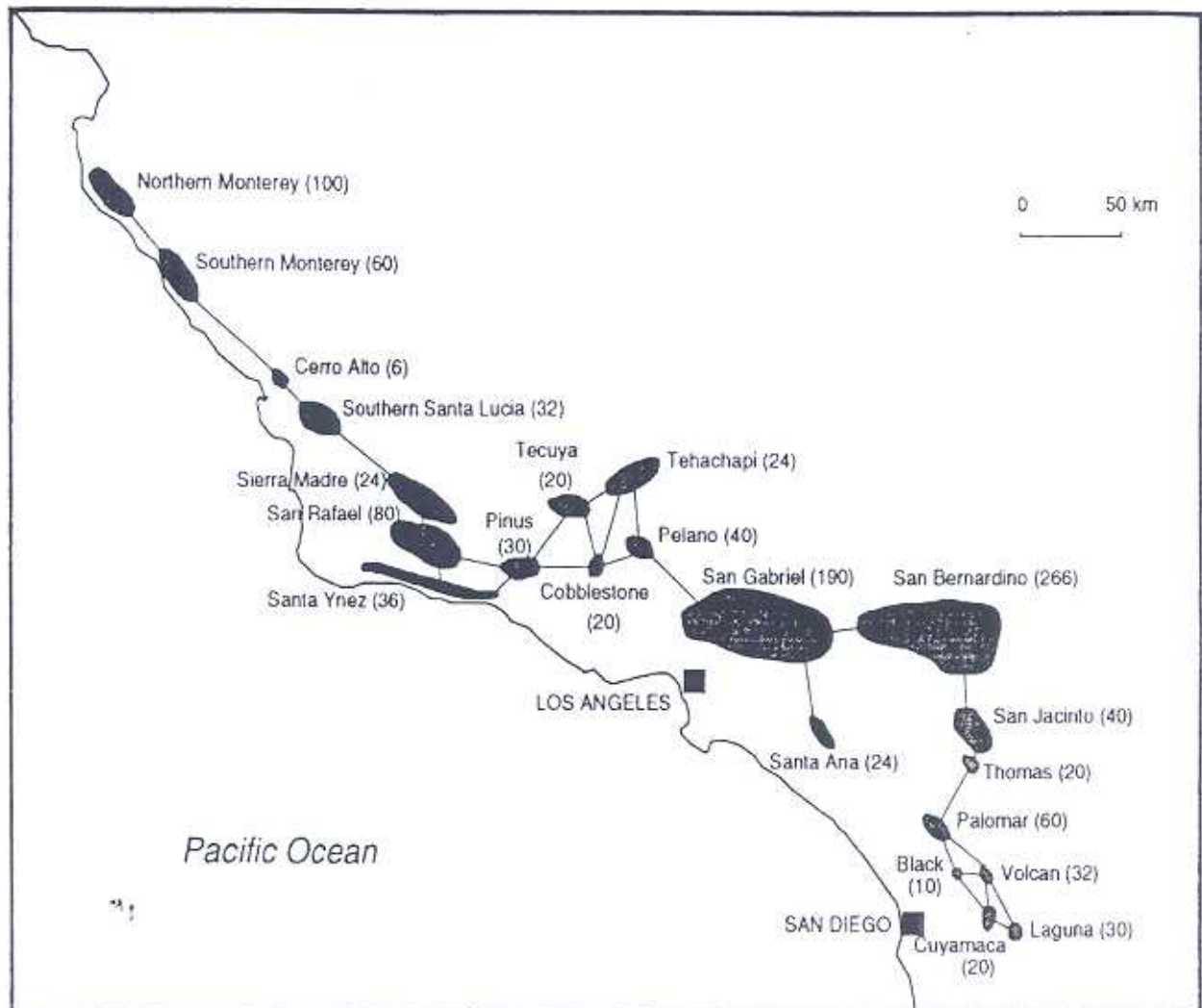
Metode;

Et stort antall Spotted owl i et større utvalg av sub-populasjonene innenfor metapopulasjonen ble fanget og utstyrt med vanlige ringer og fargering-kombinasjoner, slik at de kunne gjenkjennes og identifiseres ved bruk av kikkert. Alle sub-populasjonene ble besøkt og hvorfra et minimum av data over antall territoriehevdende par og deres hekkestatus ble samlet inn. De fleste sub-populasjonene ble gjennomført flere ganger. Flest mulig individer ble da identifisert ved direkteobservasjon og gjenkjenning av fargekombinasjoner.

To av sub-populasjonene, den mindre San Jacinto-populasjonen og den store San Bernardino-populasjonen (Fig. 7), ble særlig godt undersøkt med hensyn til fangst- og fargemerking av fugler - og den eventuelle graden av migrasjon mellom populasjonene. Hvis det ikke eksisterer utveksling mellom sub-populasjoner så vil, i henhold til teorien, disse

områdene der populasjoner dør ut ikke bli re-kolonisert - og metapopulasjonens robusthet som helhet vil svekkes.

Den tette oppfølgingen av de fleste sub-populasjonene gjennom flere år, med årlig fangst og merking av eldre og unge fugler, ga også god innsikt i reproduksjonsstatusen innenfor mange av sub-populasjonene, og om de ulike sub-populasjonene eventuelt hadde en netto reproduksjonsrate eller ikke, samt dermed også hvordan vekstraten (λ) var for hele metapopulasjonen - om den var stabil - dvs. = 1, negativ dvs. < 1, eller positiv - dvs. > 1.



Figur 7. Metapopulasjon hos Spotted Owl i Sierra Nevada, California (LaHaye et al 1994)

Resultat;

Blant mange erfaringer fra dette studiet kan kanskje særlig fire refereres;

- 1) En beregning av den antatte bæreevnen for Spotted owl i studieområdet indikerte at ca 70 % av potensielle territorier var besatt,
- 2) Vedrørende graden av migrasjon mellom de to mest studerte del-populasjonene, San Bernardino og San Jacinto hvor avstanden i mellom er ca 25 km, så ble det ikke påvist utveksling mellom disse populasjonene i løpet av den perioden studiet pågikk. Imidlertid, på grunnlag av den lange tiden arten hadde vært i Sierra Nevada og utbredelsesmønsteret som en kan se i figur 7, så konkluderte forskerne med at slik migrasjon nok måtte foregå - men at den kunne være vanskelig og oppdage og at det kunne gå lang tid i mellom. De foreslo at for avstander opp til 15 km mellom lokaliteter så var det kanskje maximum bare ett individ i året som foretok en forflytning ut av en lokalitet og inn i en ny. Økte avstanden så sank også sannsynligheten for vellykket migrasjon, slik at ved avstander over 30 km var sannsynligheten for okkupasjon av nytt territorie svært lav,
- 3) Analyser av bestandsdata særlig fra den største delpopulasjonen San Bernardino (fig. 7) indikerte en betydelig nedgang i populasjonen gjennom undersøkelsesperioden. Hvis tendensen var den samme i de øvrige metapopulasjonene, og nedgangen kom til å fortsette i samme tempo, så viste de mest pessimistiske analysene at denne metapopulasjonen i så fall ville stå i fare for å forsvinne i løpet av 30-40 år. Mye tydet på at nedgangen var korrelert over hele metapopulasjonen, og
- 4) Årsaken bak denne generelle nedgangen ble foreslått å være en nokså uvanlig lang periode med *tørke*, og som igjen påvirket negativt forekomsten av aktuelle byttedyr for Spotted owl.

Diskusjon;

Innledningsvis er det plausibelt å stille spørsmålet her om dette *er* en metapopulasjon og et metapopulasjonsstudie, slik det presenterer seg? I henhold til forutsetningene for definisjonen av en metapopulasjon, så kan det jo synes som om flere forhold i dette studiet ikke oppfyller disse - for eksempel at dynamikken i delpopulasjoner helst ikke skal være korrelert med hverandre. Dessuten mangler dokumentasjon for at migrasjon forekommer, og studiet har også pågått så kort tid at en ikke har rukket å kartlegge eksempler på lokale utryddelser og derpåfølgende ny-koloniseringer. Likeså er studiet for kort til at en kjenner til hva som kan betraktes som "normal" tetthet, og kanskje kan nedgangen en registrerer i metapopulasjonen være en utvikling tilbake til et balansenivå etter en periode med uvanlig *høy* tetthet?

Vi skal imidlertid ikke diskutere akkurat disse spørsmålet inngående her, men bare påpeke at selv med den store arbeidsinnsatsen som legges for dagen i dette og andre studier så er det ofte vanskelig å besvare alle spørsmål i de teoriene og modellene en stiller opp for studiet, kanskje særlig når studiene gjøres ute i naturen med ville dyrepopulasjoner som modeller. Likevel er studiet av Spotted owl et viktig bidrag til å understreke hvor viktig det er nettopp å ha god oversikt over større deler av populasjonen hos for eksempel en slik antatt sårbar dyreart og hvordan metapopulasjons-teorien kan benyttes som veiviser i å oppnå dette. Følgende utvalg resultater- og diskusjonsmomenter fra studiet kan illustrere dette;

- 1) Både reproduksjonskapasitet og overlevelse hos denne populasjonen var lavere enn hva som er beregnet for andre populasjoner av Spotted owl lenger nord i artens utbredelsesområde, og der ekstra forvaltningstiltak er satt i gang fordi arten er rubrisert som truet,
- 2) Ut fra de data som ble samlet inn var det mulig å gi noen ganske godt begrunnede forslag til hvordan populasjonsutviklingen kunne tenkes å utvikle seg over tid, hovedsakelig innenfor tidsrommet 10-40 år. Slike tidsangivelser kan, og skal, selvfølgelig diskuteres, men at en har utviklet metodiske verktøy til å kunne starte opp med slike beregninger er en verdi i seg selv fordi slike konkrete forslag kanskje er den beste pådriveren til å anstrenge seg ytterligere for å få inn gode data. Metapopulasjons-teorien er verktøyet i denne sammenhengen,
- 3) Årsaken til populasjons-nedgang og den lavere overlevelsessevnen er ikke kjent, men i dette tilfellet skyldes det imidlertid ikke menneskelig aktivitet som skoghogst. Allerede fra naturens side så å si er delpopulasjonene i dette området skilt fra hverandre ved arealer som er ganske fattige på vegetasjon. Er det nettopp mangelen på skogbevokste vandringskorridorer som er nøkkelen til å forstå populasjonens usikre status og framtidspregninger?

Gjennom data fra flere andre studier på spottet ugle der metapopulasjon-metodikken er anvendt, så kan dette spørsmålet langt på veg besvares positivt. I tillegg følges denne konklusjonen om Spotted owls tilknytning til gammel skog også opp av konkrete forslag til skogskjøtsel ned på detaljer omkring behovet for størrelse på skogteiger og avstanden mellom dem - og hvordan skogen ellers skal arronderes for å ivareta livskraftige forekomster av denne uglearten og annet vilt. Vi skal avslutningsvis i denne sekvensen om Spotted owl som modellart referere disse rådene for skogskjøtselen. Harrison et al. (1993) oppsummerer

forvaltningsplanen for Spotted owl i den nordlige delen av artens utbredelsesområde med følgende retningslinjer for skogbruket;

- Hogsten gjennomføres på en slik måte at det står igjen blokker med eldre skog jevnt fordelt utover i landskapet. Hver slik blokk skal være stor nok til å huse 20 par av arten, og avstanden mellom blokkene må ikke overstige 20 km.
- For at arealene mellom blokkene skal kunne fungere som vandringskorridor, så bør skogen i disse mellomliggende områdene hogges etter "50-11-40"-regelen, dvs. at den består av minst 50% trær som er 11 inches (12 inches = 30.479 cm) i brysthøyde diameter, og med minst 40 % horisontal greindekning.

Tiltak av denne typen er beregnet til å sikre metapopulasjonen levedyktighet i overskuelig framtid, selv om også stokastiske begivenheter skulle inntreffe og påvirke populasjonen negativt.

7. 5. Evenstad-prosjektet (Ims et al. 1993)

I Norge har vi også flere egne eksempler på grundig forskning rundt metapopulasjonsteorien, der for eksempel T. H. Ringsby og medarbeidere ved Universitetet i Trondheim (NTNU) har benyttet gråspurvens *Passer domesticus* sin utbredelse på Helgelandskysten som studiekonsept (For eks. Ringsby et al 1999), og der R. A. Ims og medarbeidere ved Universitetet i Oslo (UiO) har studert smånageren fjellrotte *Microtus oeconomus* sin respons på habitatfragmentering under kontrollerte betingelser på forskningsstasjonen Evenstad i Østerdalen (For eks. Ims et al. 1993). Vi skal her som et eksempel fra norsk forskning kort referere litt av det som er framkommet gjennom Evenstad-prosjektet.

Evenstad-prosjektet ble initiert av Rolf Anker Ims ved Universitetet i Oslo i 1989, og hadde som en viktig målsetting å studere fragmentering av habitater for fjellrotta, og måle effektene av habitatpåvirkningen på fjellrottas populasjonsdynamikk. Fjellrotta er her modellart, og studiet blir utført i store innhegninger der en har oversikt over, og kontroll på modellartpopulasjonen. Deretter kan en manipulere habitatet på ulike måter, for eksempel lage øyer med ulik størrelse og form og vandringskorridorer med ulik lengde og bredde, og så observere atferden hos enkelt-individer og fjellrotte-populasjonen som sådan.

Mekanismene som så langt er studert er atferdsmessige responser hos enkelt-individer, og forhold tilknyttet vekst og reproduksjonsforhold (Isaksen 1993, Ims et al. 1993, Ims 1994, 1997, dos Santos et al. 1995, Aars et al. 1995, Klaussen 1996, Prestegard 1996), utbredelsesmønster og spesielle trekk ved migrasjons-atferd (Halle 1995 a, b, Berg 1995, Andreassen et al. 1996 a, b., Hansteen et al. 1997, Fauske et al. 1997, Bjørnstad et al. 1998, Aars 1998, Johannesen 1998, Gundersen & Andreassen 1998), og sosial organisering (Irgens 1996, Moe 1997, Andreassen et al. 1998). Vi skal her kort referere essensen i resultatene fra ett av disse arbeidene, der det ble forsøkt avklart om fjellrotte-forsøkene kunne ha relevans for forvaltningen av storfugl?

Data fra atferds-studier av storfugl på østlandet utført ved hjelp av telemetri-metodikk, og på radio-instrumenterte fjellrotter i inn-hegningene på Evenstad, ble sammenlignet med målsettingen om å undersøke om fjellrotte-studiene kunne tjene som eksperimentelle modell-systemer med hensyn til å forutsi responsen på habitat-fragmentering hos tiur *Tetrao urogallus* (Ims et al. 1993). Hvis dette er tilfelle, for tiur og eventuelt mer generelt, så er det klart at den typen modell-studier en gjennomfører på Evenstad har et enormt potensiale for faunaforvaltningen i skogbruket. Hva ble så resultatet av det første forsøket på å undersøke dette, der fjellrotte og tiur var objektene?

Det ble funnet store likheter i hvordan areal-bruken utviklet seg hos individuelle fjellrotter og tiurer under forskjellig typer moderat påvirkning av habitat-sammensetningen på de respektive artenes oppholdssteder, for eksempel oppdeling av habitatet i mindre fragmenter. Tiurer og fjellrotte-hanner responderte begge på fragmentering av habitatet der de oppholdt seg ved å utvide leveområdet sitt, slik at leveområdet etterhvert inkluderte mer enn et habitat-fragment. Ynglende fjellrotte-hunner som stammet fra en nordlig utbredt og ganske aggressiv fjellrotte-forekomst, fordelte seg under den samme prosessen som single individer utover på enkeltstående habitat-fragmenter. Den samme responsen ble observert hos spillende tiurer om våren; ettersom skogen på leiken og i området rundt ble fjernet og splittet opp, løste grupperingene med tiurer seg opp og de begynte å spille hver for seg utover i skoglandskapet. Ynglende fjellrotte-hunner som stammet fra en mer sørlig utbredt og mindre aggressiv fjellrotte-forekomst, og tiurer utenfor forplantningssesongen, responderte på hard habitatpåvirkning og betydelig grad av fragmentering ved å samle seg i de gjenværende habitatflekkene som imøtekom deres miljøkrav. Her overlappet leveområdene i stor grad.

Disse resultatene indikerer at modell-arter som fjellrotta i Evenstad-studiet kan benyttes som eksperimentelle modell-systemer for å forutsi responsen til andre viltarter, slik som tiur - og som er en mindre egnet art til eksperimentering. Hvis denne typen forskning etterhvert viser seg å kunne være allmenngyldig for flere arter dyr- og fugler, så er dette gode nyheter for faunaforvaltningen i skogbruket.

7. 6. *Tilbake til Pikaen i California; fra øy-økologi-studie til metapopulasjons-studie* (Smith & Gilpin 1997)

Det finnes relativt få langtidsstudier der dyrepopulasjoner er satt inn i et større landskaps-perspektiv, og der det er data nok til at en kan se om, og hvordan, populasjoner oppfører seg i henhold til metapopulasjons-teorien. Noen studier finnes imidlertid, som for eksempel studiet av Spotted owl referert i avsnitt 7. 3.

I dette avsnittet, skal vi hente fram igjen forskningen på en dyreart som vi har nevnt tidligere, den amerikanske *pikaen* (se kap. 2). Denne arten, en vel 130 gram stor gnager, lever opp til seks år. Hunnen får ofte to kull i løpet av forplantningssesongen, men oppfostrer med suksess vanligvis bare ett kull - bestående av gjennomsnittlig tre unger. Ungene vokser raskt og når voksen størrelse den sommeren de blir født. For å ha en mulighet for å selv gå til reproduksjon må de lykkes i å besette et ledig område. Siden de etablerte voksne ofte lever lenge så må en forvente høy bevegelighet hos de unge dyrene.

Imidlertid er det særlig to hindringer som ofte møter de unge pikaene; 1) Etablerte hanner og hunner opprettholder separate territorier, og unge dyr blir jaget ut, og 2) områdene mellom de gunstige pika-biotopene i de delene av Amerika hvor arten er utbredt - som må forseres ved migrasjon - er ofte ørkenaktige strøk hvor pikaen har vanskelig for å gjemme seg for predatorer, samt finne mat og skjulplasser for den harde varmen i disse strøkene. Tettheten hos arten der den finner leveområder er omtrent fire ti åtte individer pr. hektar. Gode biotoper er blant annet slagghaugene i gamle nedlagte gruveanlegg i California.

Her, i en av disse gruvebyene - byen *Bodie* - har en populasjon på ca 120-160 individer av arten blitt studert siden 1969. Resultatene fra de første to tellingene av dyr i henholdsvis 1972 og 1977 ble tolket i henhold til øy-økologi-teorien, og populasjonen syntes da å være i en form for dynamisk likevekt mellom utryddelse (som var inverst relatert til størrelsen på

slagghauger), og re-kolonisering (som var inverst relatert til avstanden mellom slagghaugene). Det var altså en viss kontakt mellom delpopulasjonene som også minnet mye om strukturen i det vi senere kaller metapopulasjoner (Fig. 8).

En tredje telling ble utført i 1989, og en fjerde i 1991. Data fra disse nye tellingene tegnet et noe annet og nytt bilde av populasjonen; omtrent alle delpopulasjonene i en del av Bodie, omtrent 50 % av bestanden, var forsvunnet, mens situasjonen i den andre halvparten var ganske uforandret (Fig. 9). Denne kollapsen i populasjonen i den ene delen av området betydde at en delvis måtte forlate den tidligere oppfatningen om en dynamisk likevekt i populasjonen, og det å bygge tolkningen av populasjonsdynamikken utelukkende på øy-økologi-teoriene om areal-avhengige utryddelser og avstandsavhengige re-koloniseringer. Denne forandringen i populasjonen, og de aktuelle teoriens begrensede evne til å forklare hvorfor og hvordan denne utviklingen hadde skjedd, demonstrerte behovet for mer detaljkunnskap om populasjonen i Bodie, bl. a. om frekvensen av migrasjon og ulike andre sider ved artens atferd.

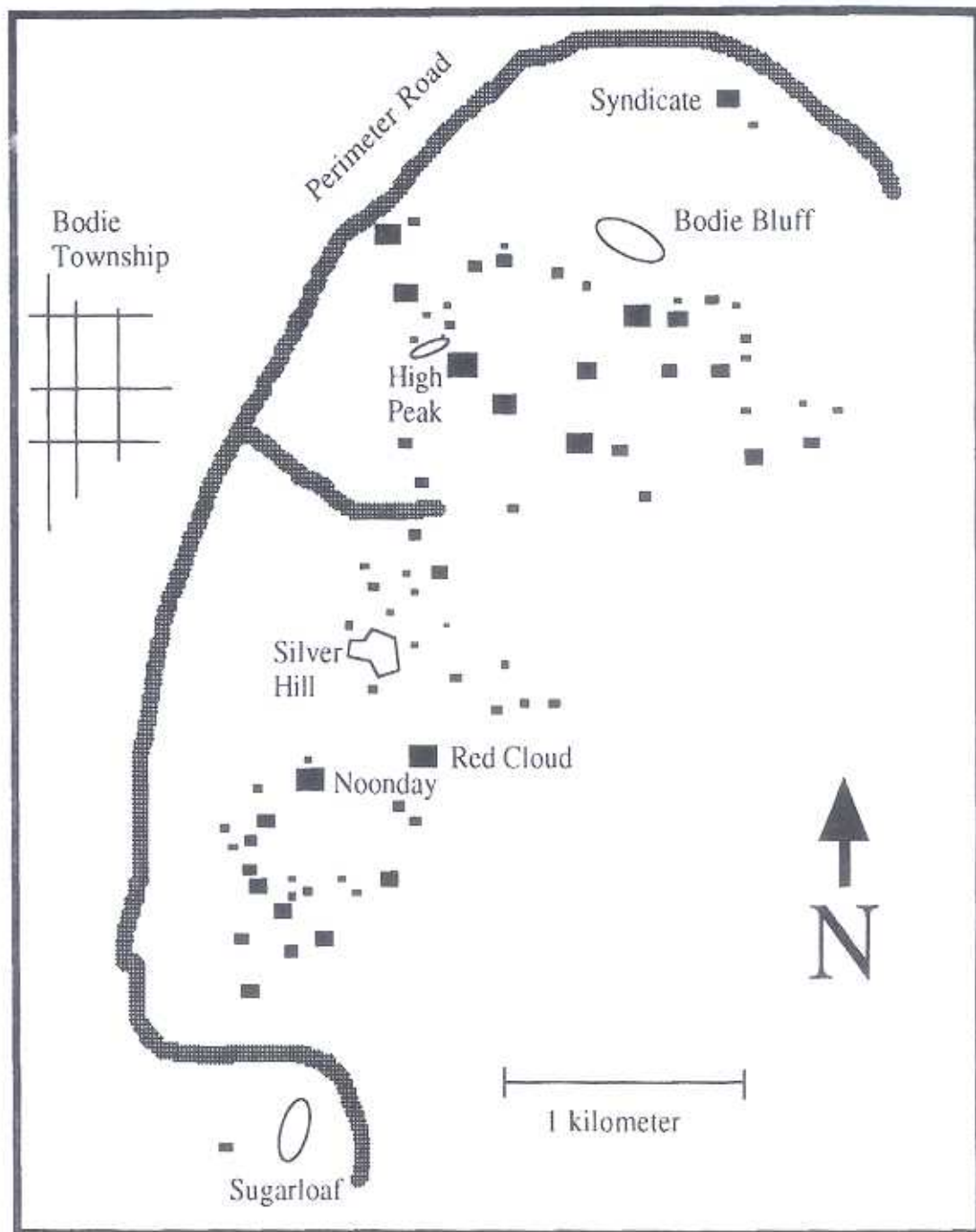
Metode;

Nøkkelen til bedre kunnskap var grundig feltinnsats med konsentrasjon rundt innsamling av originaldata omkring hvilke og hvor mange av slagghaugene som var besatt av pikaen, hvor stor graden var av utveksling mellom de ulike lokalitetene, og hvilke faktorer som eventuelt påvirket og hindret slik utveksling.

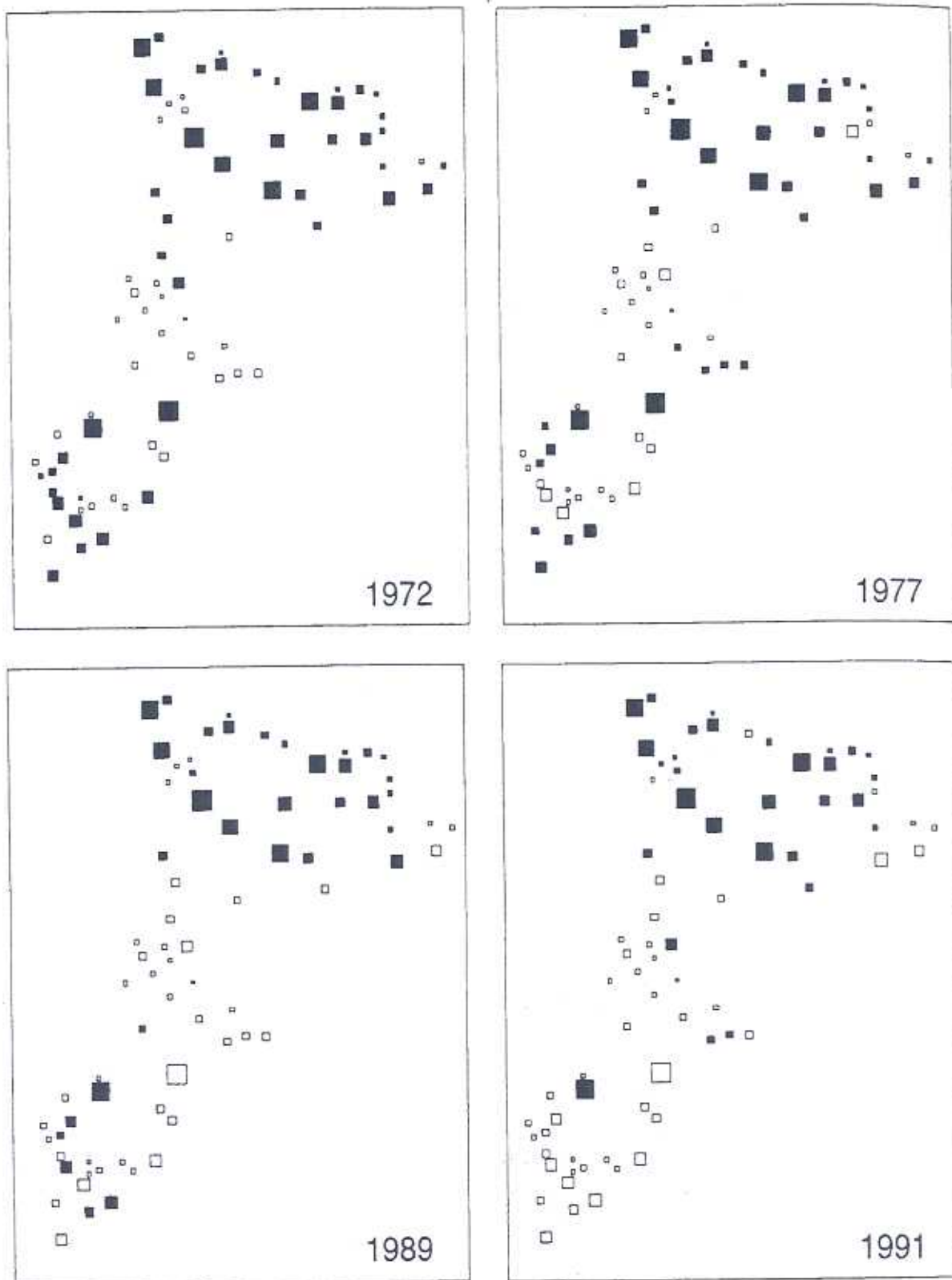
Resultat;

Omtrent 60 % av de antatt akseptable lokalitetene for pikaen var besatt gjennom de første tellingene i 1972 og 1977, mens bare 45 % av antatt potensielle lokaliteter var kolonisert ved de neste to tellingene i 1989 og 1991. Flere dyr ble også registrert ved de første to tellingene, henholdsvis 164 og 140, mens for de to siste tellingene var tallet respektive 118 og 129 dyr. Særlig tydelig var kollapsen i bestanden sør i metapopulasjonen, sør for anleggsvegen "Dirty Road" som her passerer gjennom metapopulasjonen (Fig. 8).

Graden av utveksling av individer mellom delpopulasjoner ble undersøkt ved to anledninger i studieområdet. I ett tilfelle ble 58 individer, altså godt og vel halvparten av populasjonen,



Figur 8. Studieområdet ved den nedlagte gruvebyen Bodie i California, der en antatt metapopulasjon av den lille gnageren Pika (*O. Princeps*) er studert gjennom flere ti-år.



Figur 9. Forandringer i forekomsten av Pika i studieområdet fra 1972-1991.

fanget inn og individmerket. Av 34 voksne individer ble 25 også observert på sitt respektive territorium året etter. Bare for ett voksent individ ble det avklart at det hadde forlatt sitt

opprinnelige territorie og flyttet til et annet. Denne forflytningen gikk til et nabo-område bare 18 meter lenger vekk. Av 24 individ-merkede ungdyr ble bare fem gjenfunnet året etter. To av disse fem hadde forlatt oppvekstområdet og forflyttet seg til nye slagghauger henholdsvis 60 og 150 meter lenger vekk.

I et annet individ-merkings-studie i Bodie ble 105 voksne individer fanget og merket, hvorav ett individ senere forflyttet seg til et nabo-område. I tillegg ble forflytninger hos til sammen 15 ungdyr registrert. Fire av disse femten forflyttet seg innenfor store lokaliteter, i gjennomsnitt 45 m, mens de øvrige elleve forflyttet seg mellom separate slagghauger. Ni av disse dro til den absolutt nærmeste, ledige, slagghaugen i forhold til sitt oppvekstområde, mens de to siste av en eller annen grunn valgte å passerte forbi flere ledige territorier før de valgte å stoppe opp vandringen å slå seg ned. I gjennomsnitt beveget disse elleve individene seg over en strekning på 133 m (range; 70-396 m).

Som ved de to første tellingene, så var også ved de to siste tellingene størrelsen på lokalitetene/slagghaugene viktig for levedyktigheten hos delpopulasjonene. I alle tellingene var den gjennomsnittlige størrelsen på bebodde slagghauger større enn gjennomsnittsstørrelsen på de slagghaugene som *ikke* var bebodd. Likeså var det ved alle de fire tellingene en gjennomgående trend at de lokalitetene som lå mest isolert til også oftest var ubesatte. Det var imidlertid variasjon i resultatene, og i en del tilfeller var datasettet også ganske tvetydig. Eksempelvis kunne en separat bearbeiding og tolkning av levedyktighet hos populasjonen basert på data fra en av de fire tellingene være nokså forskjellig fra konklusjonen som ble resultatet fra tilsvarende isolert bearbeiding av en annen av de fire tellingene.

Diskusjon;

Det mest iøynefallende ved pika-populasjonen i Bodie er kollapsen i den sørlige delen av bestanden, avklart gjennom de to siste tellingene i 1989 og 1991. Forfatterne bruker mye plass på å diskutere bakgrunnen for dette, men finner ingen absolutte og konsise svar. De fokuserer likevel særlig på to hovedteorier.

Den første er om sør-området kanskje har gjennomgående dårligere biotop-kvalitet enn nordområdet, eller om det er andre særtrekk ved landskapet som eventuelt fører til forskjell i levedyktighet i nord og sør. Inngående sammenligninger av nord- og sør-området gir

imidlertid ikke holdepunkter for at det er noen slik forskjell. Likevel peker de på et mulig, men ikke eksklusivt forklarende, moment; i nord finnes en særlig stor lokalitet benemnet "High Peak" (Fig. 8). Denne sub-populasjonen huser et stort antall individer ($K = 50$, se kap. 2) og fungerer muligens som en spesiell "kilde-populasjon" overfor de andre og mindre sub-populasjonene i nord-området, dvs. at "High Peak"-populasjonen hele tiden produserer et overskudd av individer (les; kilde (*source*)-populasjon)) som så sørger for ganske kontinuerlig å fylle opp de eventuelt mindre livskraftige sub-populasjonene (les; avløp (*sink*)-populasjon)) (se også e. g. avsnitt 6. 2. der *source* – *sink* – konseptet diskuteres). Dette kan gi de nordlige sub-populasjonene et fortrinn.

Kvalitetsforskjeller på nord- og sør- området kan også dreie seg om ulikt predasjonstrykk. De mest aktuelle predatorer på pikaen i dette området er rovdyr av røyskattslekten (*Mustela frenata* og *Mustela erminea*). Nøyе kartlegging av rovdyrforekomsten ga imidlertid ikke noe holdepunkt for at tettheten av rovdyr var større i sør- enn i nord-området.

Den andre hovedteorien er at sub-populasjonene i sør-området av en eller flere grunner har sunket så lavt i antall at de har nådd en terskel der produksjonen av dyr ikke lenger er stor nok til at sør-populasjonen ved "egen hjelp" så å si klarer å fylle opp tomme biotoper. Populasjonen havner i en nedadgående spiral, en slags demografisk felle. Stokastiske hendelser, for eksempel episoder med spesielt ugunstig klima, vil da også kunne virke hardere og få større konsekvenser for den fåtallige sør-populasjonen enn for den mer robuste nord-populasjonen.

Imidlertid, hvis metapopulasjonen som sådan fungerer så skal det i prinsippet være mulig at migranter fra de nærmeste sub-populasjonene i nord-området etter hvert besetter de nærmeste ledige lokalitetene i sør-området, og på sikt re-vitaliserer sør-området. Dette kan avhenge av flere forhold, kanskje særlig at de gamle migrasjon- og trekkveiene ikke blir avskåret. I denne sammenheng kan en merke seg at meta-populasjonen i Bodie har en timeglass-form, med et relativt smalt utbredelses-område på midten (se fig. 8 og 9). Gjennom dette midt-området går anleggsvegen "Dirty Road". Det er uklart hvilken rolle denne vegen spiller som eventuelt fragmenterings-moment av metapopulasjonen i Bodie, men generelt sett er vegbygging gjennom naturområder og mulige metapopulasjoner av ulike dyrearter et tema som det etter hvert har blitt satt mer og mer fokus på.

Forfatterne er også særlig opptatt av de ulike verdiene på overlevelseses-beregninger som framkommer om en bearbeider data fra de enkelte år separat, sammenlignet med om en slår sammen data fra alle de fire tellingene. For eksempel var det ut fra data som var tilgjengelig fra de første to tellingene, ingen hentydninger i datasettet om situasjonen som senere skulle oppstå i den sørlige delen av metapopulasjonen – med pikaens fravær fra de mange tidligere okkuperte lokalitetene i den delen av studieområdet. Først ved tredje telling ble disse signalene fanget opp. Dessuten var datasettet ved tredje telling av en annen karakter enn de to forutgående ved at detaljinformasjon om utveksling mellom sub-populasjoner nå var større, og beregningsgrunnlaget derfor bedre. I dette ligger det at for å kunne lage mest mulig gode beregninger for framtidig overlevelse hos dyrebestander som har et utbredelses-mønster av den typen som pikaen har, så er hyppige undersøkelser av bestanden ganske avgjørende.

Hvilke erfaringer er det så mulig å trekke ut fra pika-studiet med hensyn til forståelse og nytteverdien av de to hoved-teoriene som vi har fokusert på i kompendiet, og med hensyn til relevans for skogbruket? Svaret på disse spørsmålsstillingene avhenger nok kanskje av ståsted.

Vi foreslår at i forhold til de forskningsmessige anstrengelsene for å avklare om de ulike *teoriene* kan ha noe for seg, så er pika-studiet av stor verdi av bl.a tre grunner;

- 1) Fordi det har pågått så lenge som det har gjort, og at en har arbeidet så detaljert og med god oversikt over bestanden. Dette gir et sjeldent detaljinnsyn i hvor stor andel av populasjonen som migrerer med suksess, og hvordan en populasjon ellers kan utvikle seg over noen ti-år. Har vi noen dyrepopulasjoner i Norge hvor kunnskapen er så god?
- 2) Fra vårt synspunkt illustrerer studiet i tillegg også veldig godt hvordan øy-økologi-teorien var et gunstig redskap for tolkningen av de første datainnsamlingene, og hvordan betydningen av arealstørrelse og avstand mellom lokaliteter som den gangen ble fokusert senere er blitt styrket gjennom mer rendyrkede metapopulasjons-studier. Metapopulasjons-teorien har her blitt benyttet som innfallsvinkel for å styrke detaljinnsynet i hvilke forandringer populasjonen gjennomgår og hva som kan tenkes å være bakgrunnen for dem, og
- 3) Fordi studiet med sitt lange forløp, og med ulike og til dels overraskende resultater underveis, veldig godt demonstrerer behovet for å ha et "hundre-års-perspektiv" på innsamling av kunnskap om hvordan og hvorfor populasjoner varierer i størrelse. Først ved fortsettelse av studiet får en eksempelvis avklart om sør-delen av studieområdet i

likt en metapopulasjons-struktur. De mulige effektene av skogbruk på et utvalg andre norske fugle- og pattedyr-arter diskuteres også av Overskaug et al. (2000) i et kompendium utgitt ved Høgskolen i Nord-Trøndelag (HiNT). Går vi utenfor skog-økosystemer kan enda flere arter listes opp, og der ulike typer oppdeling og fragmentering av leveområder har vært diskutert som antatt uheldig for den generelle levedyktigheten. Villrein *Rangifer tarandus* og barrierer i form av vegbygging gjennom fjellområder er et eksempel.

Gundersen og Rolstad (op. cit) peker også på de mange artene vi har lite kunnskap om. Av totalt 2.811 rødliste-arter ved inngangen til år 2000 er 1.619 (58%) knyttet til biotoper som påvirkes av skogbruk. For bare en håndfull av disse artene, om noen i det hele tatt, har vi såpass basal-kunnskap at det er mulig å legge opp en langsiktig forvaltningsplan der for eksempel skogbruket kan støtte seg til empirisk begrunnede rådføringer om bl. a. hvor mye skog av ulike aldersklasser som bør stå til enhver tid, hvor store eller eventuelt små hogstflater bør være, og om aktuelle dyrearter i de områdene skogsdrift pågår er utbredt i metapopulasjons-mønster. Utfordringen framover innenfor de nordiske skog-øko-systemene blir kanskje å definere mest mulig begrunnet hvilke arter og ditto populasjoner som kan tenkes å eksistere innenfor rammene av øy-økologi- og metapopulasjons-teorien, og deretter kanalisere forskningsenergien inn mot disse artene og artsgruppene med målet om nærmere å beskrive krav til livsmiljø for å trygge levedyktige metapopulasjoner på lengre sikt.

8. KONKLUSJONER OG PERSPEKTIVER

I et tidligere kompendium fra Høgskolen i Nord-Trøndelag (HiNT), (Overskaug et al. 2000), har vi beskrevet noen eksempler fra de siste tjue årenes forskning og ny kunnskap om norske, skoglevende dyrearters levevis, og de ulike artenes behov for skogsmiljø med ulike kvaliteter. Slike særtrekk ved skogen kan eksempelvis være suksejonsfasen og alder- og treslagblanding. Flere studier, blant annet gjennomført ved hjelp av telemetri-metodikk, hvor en følger enkeltindividens habitat-bruk over flere år, har gitt detaljert innsyn i hvordan gode leveområder for utvalgte fugle- og dyrearter må være.

Slik konkret detaljkunnskap om for eksempel storfuglens avhengighet av arealer med gammel skog, og sumpskog og myrkanter for kyllinger, – eller erkjennelsen av hvor viktig det kan være for en rekke organismer at det finnes en viss forekomst av død ved i skogen, kan i større grad enn tidligere implementeres i all skogskjøtsel og - drift. Skogbruksutdanningen har også de senere årene tilpasset den nye kunnskapen og de nye målsettingene om hvordan mangfoldet av dyreliv kan ivaretaes innenfor skogsdrifta i sine fag.

Kunnskapen om artenes utbredelse og økologi er bygd opp over lang tid. Ut fra dette har en fått dannet grunnlag for teoribygging. To viktige teorier som har blitt viktige styringsverktøy for naturforvaltning og dermed forskningen er teoriene om *Øy-økologi* og *Metapopulasjoner*. Teoriene setter fokus på hva vi eventuelt kan forvente av forandringer i dyrelivet om dyrenes livsmiljø forandres, og har dermed innflytelse på hvorledes vi tenker oss at framtidig skogbruk bør legges opp for å ivareta både biologiske samfunn og enkeltarter i naturområder som påvirkes av skogbrukets forskjellige aktiviteter.

Teoriene ble utviklet henholdsvis på 1960-tallet og på begynnelsen av 1990-tallet, men er imidlertid ikke eksklusivt forskjellige. De har spesielt to *overlappende* felles forutsetninger - slik vi har tolket dem; -

1. begge teoriene antar at areal-størrelsen på et habitat eller et økosystem er av betydning for hvor egnet den er som levested - i den forstand at dess mindre arealet er, dess mindre attraktiv er habitatet som leveområde - og vice versa, og

2. dess mer isolert en habitattype eller et økosystem er, dess mindre mulighet er det for at den vil bli benyttet som levested og forplantningsområde for en eller et mangfold av arter.

Vi foreslår på samme måte at de to teoriene *skiller seg* fra hverandre ved spesielt følgende to momenter;

- 1) **Øy-økologi-teorien** benytter antall arter (Det biologiske mangfoldet) innenfor et nærmere definert område (økosystem) som målestokk på "kvaliteten" på området, i den forstand at dess flere arter området huser over et tidsrom – dess mer robust er området.
- 2) **Metapopulasjons-teorien** benytter på den annen side hovedsakelig en enkelt art, og antall områder (habitat) innenfor en større region som arten til en hver tid koloniserer, som indikator på hvor egnet de ulike områdene er til å bidra med rekruttering i prosessen med opprettholdelse av levedyktigheten til en større populasjon,

Historisk sett kan en kanskje si at **Øy-økologi-teorien** - som var først ute, ryddet grunnen for den senere **Metapopulasjons-teorien**, og slik sett følger opp og utfyller øy-økologi-teorien, men på artsnivå. En søker å få oversikt over hvordan utvekslingen av individer er mellom delområder (habitater) og hvilke konsekvenser det kan få for regionale populasjoner om utvekslingen av individer av en eller annen grunn opphører og delområder går ut av bruk.

For begge teorienes anvendelse er det likevel et felles trekk at for langsiktig forvaltning av områder for enten å bevare et best mulig biologisk mangfold, eller en enkeltart, så er størrelse og grad av isolasjon av områder/habitat viktige parametre. Med en erkjennelse av at mennesket i økende grad nå fragmenterer landskapstyper som skogområdene, og ved dette ofte ytterligere forsterker fragmenteringen og minsker størrelsen på habitattyper (for eksempel gammelskoghabitater), så blir det viktig å skape landskaps/habitat-buffere som skal motvirke den antatt pågående fragmenteringen - enten ved hjelp av habitatkorridorer, ofte kombinert med et nettverk av mer nærliggende habitatøyer som kan virke som "hoppesteiner" for individer på vandring.

I praksis ser en dette ved at data-sett som innledningsvis ble tolket ved hjelp av øy-økologi-teorien, senere er utvidet med mer omfattende data fra over større områder og så videre-tolket ved hjelp av metapopulasjons-teorien (se henholdsvis kap. 2 og kap.7.6 om studiet av gnageren *Pika* i California).

Teoriene støttes av data;

Flere studier referert i dette kompendiet av forholdet artsrikdom - arealstørrelse viser et proporsjonalt forhold, for eksempel i skogområder; dess større skogen er, dess større artsrikdom. Undersøkelser rettet mot å forsøke å utprøve det sentrale punktet i den klassiske Øy-økologi-teorien - effekten av arealstørrelse - støtter altså teorien, sjøl om ikke alle studier er ikke like entydige.

For Metapopulasjons-teoriens vedkommende er studiene som finnes foreløpig færre i antall. Årsaken til dette ligger mye i at det krever store ressurser å gjennomføre så detaljerte studier over så lang tid og over så store områder, som metapopulasjons-teorien fordrer. Det vil si for å kunne undersøke en av teoriens kjernepunkter; - nemlig den betydning det har for levedyktigheten at det er muligheten for utveksling av individer mellom del-populasjoner når en større populasjon er oppdelt i mindre enheter. Undersøkelser som er gjennomført og referert i dette kompendiet indikerer at migrasjon mellom områder kan være en flaskehals i naturen. Migrantene beveger seg da gjerne over terrengavsnitt hvor det er mindre muligheter for å finne mat og skjul, og predasjonsfaren kan være større.

Flere undersøkelser støtter altså viktigheten av å sette søkelyset på tilrettelegging for migrasjon mellom del-områder, slik metapopulasjons-teorien gjør. Vi refererer i kompendiet eksempler som viser at dette er satt ut i praksis, med detaljert beskrivelse av skogsammensetning i vandrings-korridorer mellom større og mer enhetlige skogpartier, og med beregning av avstander mellom disse større skogpartiene som ikke bør overskrides (se avsnitt 7. 4).

Vi vurderer øy-økologi-teorien og metapopulasjons-teorien som svært nyttige måleskalaer som data - eller tanker og ideer - kan diskuteres opp i mot; -

Data kan være informasjon om forekomsten og utbredelsen av en dyreart innenfor et område eller en større region fra år til år, og diskusjonen tilknyttet slike data sentrerer ofte rundt årsaker til forandringer i forekomst og populasjonsstørrelse over tid.

Tanker og ideer kan være refleksjoner en gjør ved vurdering av effekten på dyrelivet ved krymping og oppdeling av naturområder, enten det skjer ved naturlige prosesser som skogbranner eller ved menneskelig aktivitet gjennom skogsdrift.

Det ideelle hadde vært om en kunne kjent mer presist til terskelverdier, for eksempel; hvor lite kan et område være før det opphører å representere et egnet leveområde for en eller flere arter? Eller hvor langt kan det være mellom to skogpartier før avstanden blir så stor at den ikke lenger lar seg forsere av en aktuell art en ønsker spesielt å følge med? Slike detaljerte verdier ned på eksakt dekar-nivå, og som samtidig også skal være allmenngyldige, er kanskje ikke å forvente at en skal oppnå, sjøl om en kjenner noen eksempler. Likevel, på bakgrunn av flere studier vi refererer, og som har forsøkt å avklare disse momentene, så er det klart at det i flere sammenhenger finnes forskningsresultater som gjør det mulig å komme med ganske vel begrunnede forslag til nokså detaljerte retningslinjer for faunaforvaltningen i skogbruket. I enkelttilfeller er dette også gjort (se avsnitt 7. 4). Utfordringen framover blir kanskje vel så mye å finne gode løsninger på hvordan tilgjengelig kunnskap, og resultater fra løpende forskning, kan nyttiggjøres i større skala?

Perspektiver

Hvis en ønsker å benytte *Øy-økologien* og *Metapopulasjons-økologien* som ledetråder i forvaltningen av biologisk mangfold i skogbruket, så foreslår vi at en ut fra et fauna-hensyn kanskje noe forenklet kan si at en i skogsdriften kan ha et to-dimensjonalt syn på hvordan arronderingen av skogen skal legges opp;

1) et mer regionalt grov-skala-bilde der en mest legger *Øy-økologien* - til grunn for å ivareta Biologisk mangfold på økosystem-nivå. Det bør innbefatte planer over suksjonsfordeling i områdene med spesielt blick for andel av eldre naturskoger og ivaretagelse av de mest sårbare habitatene med lang konitnuitet.

2) ved en mer lokal tilpasning kan trolig *Metapopulasjons-økologien* komme til sin anvendelse, men da ut fra hensynet til et sett av nøkkelarter som samlet bør dekke artsmangfoldet i suksjonsspekteret - eksempelvis skogsfuglartene, hakkespetter og nedbrytersopper med krav til lang kontinuitet i dødt, liggende trevirke..

Punkt 1), et grov-skala-bilde, kan være planlegging på regionalt og nasjonalt nivå - ja til og med samarbeid over landegrenser. I en situasjon der et helt eller delvis isolert skogområde har en artsriksdom som kan tenkes å være spesielt avhengig av arealet på akkurat dette aktuelle skogområdet, så kan teoriene som ligger til grunn for *Øy-økologien* være nyttige hjelpemidler i å vurdere skjøtsel av området. Slike nokså isolerte skogområder av varierende størrelse og med større eller mindre isolasjonsgrad, er trolig mulig å finne både på kommunebasis, innenfor fylker og regioner, og over landegrenser. Internasjonalt samarbeid om felles skjøtsel

av tilgrensende og enhetlige naturområder er allerede langt på veg realisert i Norden gjennom blant annet planleggingen av en større felles nordisk nasjonalpark i nord-fennoskandia. Uten at en i denne sammenhengen har benyttet begrepet øy-økologi i argumentasjonen for slikt samarbeid, så er det teoriene i øy-økologien som her har vært ledetrådene; dess større enhetlige naturområder, dess bedre forutsetninger for å opprettholde artsrikdommen på den ene side, og levedyktigheten hos enkeltarter på den andre side. Eksempler på enkeltarter hvor store, intakte naturområder er antatt å kunne bety mye for overlevelsessevnen, er de store rovdirene.

Metapopulasjons-økologien bør også fortløpende vurderes ved at en løfter blikket og forsøker å vurdere hvordan det aktuelle området - trass i eventuell delvis isolasjon - likevel kan tenkes å være del av en større regional populasjon - en metapopulasjon. Hvis artslisten inneholder arter som kan tenkes å være spesielt sårbare for størrelsen på det aktuelle området, og hvor utveksling av individer fra andre del-områder kan være avgjørende for overlevelse både i det aktuelle området spesielt og innenfor en større region generelt, så kan i særlig grad metapopulasjons-teorien være aktuell å bruke som hjelpemiddel i driftsplanleggingen. I bunnen her ligger at en har oversikt over det biologiske mangfoldet lokalt og regionalt.

Punkt 2), en mer lokal innfallsvinkel, kan være planlegging av skogsdrift innenfor begrensede områder - for eksempel innenfor et grunneierlag eller også interkommunalt. Sett fra vårt synspunkt er det altså ikke noe skarpt skille mellom "stor-skala" og "små-skala" her, men heller glidende overganger. I tillegg vil verktøyet en benytter, *Øy-økologi* og/eller *Metapopulasjons-økologi*, avhenge litt om det er spesielt artsdiversitet som er tema, eller om det er levedyktigheten til en art som er spesielt aktuelt.

Likevel foreslår vi at i små-skala skogsdrift ned på grunneier- eller grunneierlag-nivå, så vil det kanskje være spesielt aktuelt å sørge for at drifta unngår å kutte av det som kan representere naturlige vandringsårer for fugler og dyr og dermed kommer i skade for å hindre kontakt mellom sub-populasjoner. Slike vandringsårer kan trolig ivaretaes ved at en del skog og vegetasjon settes igjen. Klarer en å gjennomføre dette nokså systematisk lokalt, så vil en automatisk også oppnå et nokså sammenhengende nettverk av del-områder regionalt, og som imøtekommer mye av intensjonene bak metapopulasjons-teorien.

Et slikt nettverk av del-områder med innbyrdes kontakt gjennom gunstige vandringskorridorer kan bidra til å trygge overlevelsessevnen hos metapopulasjonen. Et eksempel på slike vandringsveger kan være kantsoner mot myr og vassdrag. I tillegg kan en da anta at en slik skogstruktur også vil gjøre det lettere og planlegge i stor-skala-format fordi de grunnleggende forutsetningene da vil være til stede for optimal område-utnyttelse hos arter som eksempelvis har spesielle biotopkrav og et spredt utbredelsesmønster.

Vi har ovenfor nevnt verdien av å ha god oversikt over artsmangfoldet og artenes utbredelse og forekomst i de områdene hvor en driver skogbruksnæring, og i tilgrensende områder. Det er imidlertid ikke alltid like enkelt å inneha slik oppdatert informasjon. Kanskje kan det vurderes om ikke en viss faunakartlegging kan inkorporeres i skogtakseringen, eller at andre typer fauna-takseringer som særlig tjener skogbruket gjennomføres. Imidlertid, ved fravær av slik informasjon kan *Øy-økologi-teorien* og *Metapopulasjons-teorien* være en nøkkel til likevel å gjøre de riktige skogskjøtsel-tiltakene overfor faunaen. Dette fordi de tester av teoriene som er gjort indikerer at om en velger å følge de føringene som vår konklusjon legger opp til, med hensyn til store nok områder og kontakt mellom disse områdene, så favner en trolig automatisk en betydelig del av faunaen.

Til slutt vil vi nevne noen ord som **knytter sammen fauna- og floraforvaltning**. Her vil det være betydelige grad av prinsipielle likhet. Det som gjelder for fauna vil også i hovedsak gjelde for flora (og sopper) både i forhold til *Øyøkologi* og floramangfold så vel som metapopulasjonsteori og artenes tilstedeværelse og spredningsmulighet over tid.

9. LITTERATUR

- Abbot, I., Abbot, L. K. & Grant, P. R. 1977. - *Ecol. Monogr.*, 47: 151-184.
- Ambuel, B. & Temple, S. A. 1983. - *Ecology* 64: 1057-1068.
- Andreassen, H. P., Ims, R. A., & Steinset, O. K. 1996. - *J. of Applied Ecology* 33: 555-560.
- Andreassen, H. P., Halle, S. & Ims, R. A. 1996. - *J. of Applied Ecology* 33: 63-70.
- Andreassen, H. P., Hertzberg, K., & Ims, R. A. 1998. - *Ecology* 79: 1223-1235.
- Andrewartha, H. G. & Birch, L. C. 1954. *The distribution and abundance of animals.* - University of Chicago Press.
- Aars, J. 1998. - Dr. scient-thesis, University of Oslo, Norway.
- Aars, J., Andreassen, H. P. & Ims, R. A. 1995. - *J. of Animal Ecol.* 64: 459-472.
- Bellamy, P. E., Hinsley, S. A. & Newton, I. 1996. - *J. of Applied Ecol.*, 33: 249-262.
- Berg, K. W. 1995. - Cand. scient-thesis, University of Oslo, Norway.
- Bjørnstad, O. N., Andreassen, H. P. & Ims, R. A. 1998. - *J. of Animal Ecol.* 67: 127-140.
- Brainerd, S. M. 1990. - p. 421-435. *The XIXth IUGB-Congress, Transactions, Vol. II: Wildlife Management.* Norwegian Institute for Nature Research, Trondheim.
- Bystrak, D. 1981. *Forest Islands in Man-Dominated Landscapes.* Springer-verlag. - New-York.
- Darlington, P. J. 1957. *Zoogeography.* - Wiley, New York.
- Debinski, D. M. & Holt, R. D. 2000. - *Conservation Biology*, 12 (2): 342-355.
- Diamond, J. M. & May, R. 1978. - *Science*, 197: 266-270.
- Dobkin, D. S. & Wolcox, B. A. 1968. - p. 293-99, i *Wildlife 2000*, The University of Wisconsin Press.
- dos Santos, E. M., Andreassen, H. P. & Ims, R. A. 1995. - *Ecography* 18: 238-247.
- Fauske, J., Andreassen, H. P. & Ims, R. A. 1997. - *Acta Theriologica* 42: 79-90.
- Faeth, S. H. & Kane, T. C. 1978. - *Oecologia*, 32: 127-133.
- Forman, R. T. T. & Gordon, M. 1986. *Landscape Ecology.* - Wiley, New York.
- Forman, R. T. T., Galli, A. E. & Leck, C. F. 1976. - *Oecologia* 26: 1-8.
- Galli, A. E., Leck, C. F. & Forman, R. T. T. 1976. - *Auk* 93: 356-364.
- Gates, J. E. & Gysel, L. W. 1978. - *Ecology* 59: 871-883.
- Gorman, M. 1969. *Island Ecology.* - Chapman and Hall, London.
- Gundersen, V. & Rolstad, J. 1998. *Truede arter i skog.* - Oppdragsrapport 6/98, NISK, Ås.
- Gundersen, G. & Andreassen, H. P. 1998. - *Animal Behaviour* 56: 1355-1366.

- Halle, S. 1995a. - *J. of Biological Rhythms* 10: 211-224.
- Halle, S. 1995b. - *J. of Mammalogy* 76: 88-99
- Hansteen, T. L., Andreassen, H. P. & Ims, R. A. 1997. - *J. of Mammalogy* 61: 280-290.
- Hanski, I. A. & Gilpin, E. M. 1997. - Academic press, 512 pp.
- Haila, Y. 1986. - p. 315-319, i *Wildlife 2000*, The University of Wisconsin Press.
- Harrison, S., Stahl, A. & Doak, D. 1993. - *Conservation Biology*, 7; 950-53.
- Ims, R. A. 1994. - *Ecography* 17: 141-146.
- Ims, R. A. 1997. - *Ecology* 78: 461-470.
- Ims, R. A., Rolstad, J. & Wegge, P. 1993. - *Biological Conservation* 63: 261-268.
- Irgens, E. G. 1996. - Cand. scient-thesis, University of Oslo, Norway.
- Isaksen, K. 1993. - Cand. scient-thesis, University of Oslo, Norway.
- Johannesen, E. 1998. - Dr. scient-thesis, University of Oslo, Norway.
- Jones, H. L. & Diamond, J. M. 1976. - *Condor*, 78: 526-549.
- Klaussen, E. M. J. 1996. - Cand. scient-thesis, University of Oslo, Norway.
- Krebs, J. R. & Davis, N. B. 1984. *Behavioural Ecology, An Evolutionary Approach.* - Blackwell Scientific Publications.
- LaHaye, W. S., Gutierrez, R. J. & H. R. Akcakaya 1994. - *J. Animal Ecol*, 63; 775-785.
- Levins, R. 1970. Extinction. In; M. Gerstenhaber (ed.), *Some Mathematical Problems in Biology.* - Providence, R. I.: American Mathematical Society, pp. 77-107.
- Lynch, J. F. & Whigham, D. F. 1984. - *Biological Conservation* 28: 287-324.
- MacArthur, R. H. & Wilson, E. O. 1967. *The Theory of Island Biogeography.* - Princeton University Press, Princeton.
- Mayr, E. 1942. - New York, Columbia University Press.
- Murphy, D. D. & Wilcox, B. A. 1986. - p. 287-92, i *Wildlife 2000*, The University of Wisconsin Press.
- Moe, J. A. 1997. - Cand. scient-thesis, University of oslo, Norway.
- Nilsson, S. G. 1977. - *Oikos*, 28: 170-176.
- Overskaug, K., Sørensen, O.J. & Bjelkåsen, T. 2000. - *Kompendium, HiNT.*
- Prestegard, I. 1996. - Cand. scient-thesis, University of Oslo, Norway.
- Preston, F. W. 1962. - *Ecology* 43:185-215, 410-32.
- Pulliam, H. R. 1988. - *American Naturalist*, 132; 652-661.
- Ricklefs, R. E. & Schluter, D. (Eds.) 1993. *Species Diversity in Ecological Communities; Historical and Geographical Perspectives.* - University of Chicago press, Chicago.

- Ringsby, T. H., Sæther, B. E., Altwegg, R. & Solberg, E. J. 1999.** – *Oikos* 85: 419-425.
- Rosenberg, K. V. & Raphael, M. G. 1986.** – p. 263-73, i *Wildlife 2000*, The University of Wisconsin Press.
- Roth, R. R. & Johnson, R. K. 1993.** – *Auk*, 110: 37-48.
- Scott, J. M., Csuti, B., & Caicco, S. 1991.** Gap analysis: Assessing protection needs. In "Landscape Linkages and Biodiversity" (W. E. Hudson, ed.), pp. 15-26. – Island Press, Washington, DC.
- Simberloff, D. S. 1976.** – *Ecology*, 57: 629-648.
- Smith, A. T. 1974.** - *Ecology* 55: 1112-1119.
- Smith, A. T. Smith, & Gilpin. M. 1997.** - Spatially correlated Dynamics in a Pika Metapopulation. – p. 407-428, In. Hanski, I. & Gilpin, M. E. (eds). *Metapopulation Biology*. – Academic Press.
- Whitecomb, R. F. 1977.** – *American Birds* 31: 3-5.
- Zanette, L. 2000.** – *J. Animal Ecol.*, 69: 458-470.

Appendix 1.

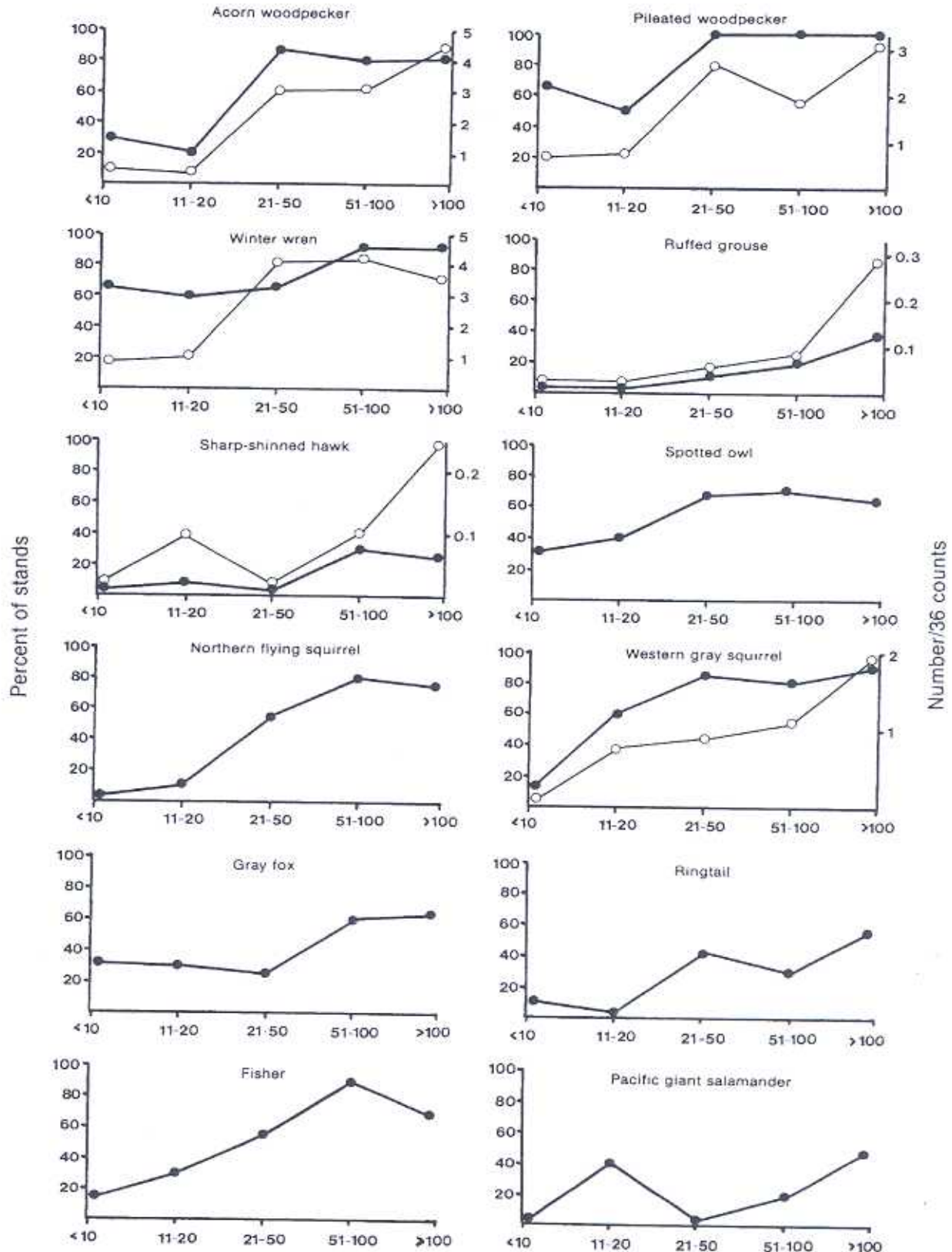
Liste over arter av vertebrater registrert i ulik omfang av fragmentert skog, og responsen hos disse artene i henhold til levestedets grad av isolasjon. Hos de fleste artene ble det ikke registrert betydelig forskjell i frekvensen av forekomst i forhold til hvor stor utstrekning det var på skogbestandet og hvor isolert det var (etter *Rosenberg & Raphael 1986*).

Table 38.4. Associations (partial correlations, controlling for stand age and elevation) between vertebrate species and fragmentation measures in Douglas-fir forests

	Plot (n = 136)		Stand (n = 46)			1000-ha block (n = 46)	
	Distance to clearcut	Length of edge	Area	Insular index	Adjacent hardwood	Percent clearcut	Total edge
Amphibians							
Pacific giant salamander (<i>Dicamptodon ensatus</i>)	ns	ns	++	ns	ns	ns	ns
Rough-skinned newt (<i>Taricha granulosa</i>)	ns	+	ns	ns	ns	ns	++
Ensatina (<i>Ensatina escholtzi</i>)	--	ns	ns	+	ns	ns	ns
Del Norte salamander (<i>Plethodon elongatus</i>)	-	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Western toad (<i>Bufo boreas</i>)	-	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Pacific tree frog (<i>Hyla regilla</i>)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	++
Reptiles							
Western fence lizard (<i>Sceloporus occidentalis</i>)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Sagebrush lizard (<i>Sceloporus graciosus</i>)	+++	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Western skink (<i>Eumeces skiltonianus</i>)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	-
Southern alligator lizard (<i>Gerrhonotus multicarinatus</i>)	ns	ns	ns	ns	--	-	ns
Northern alligator lizard (<i>Gerrhonotus coeruleus</i>)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Birds							
Sharp-shinned hawk (<i>Accipiter striatus</i>)	ns	ns	++	ns	+++	--	ns
Blue grouse (<i>Dendragapus obscurus</i>)	+++	ns	ns	ns	ns	---	---
Ruffed grouse (<i>Bonasa umbellus</i>)	ns	ns	+	ns	+++	ns	ns
Mountain quail (<i>Oreortyx pictus</i>)	-	+	ns	ns	ns	ns	+
Spotted owl (<i>Strix occidentalis</i>) ^a	ns	ns	+	ns	++	ns	ns
Northern pygmy-owl (<i>Glaucidium gnoma</i>)	--	++	ns	+++	ns	ns	+++
Acorn woodpecker (<i>Melanerpes formicivorus</i>)	ns	ns	+++	ns	+++	ns	ns
Red-breasted sapsucker (<i>Sphyrapicus ruber</i>)	ns	ns	+	ns	++	ns	ns
Downy woodpecker (<i>Picoides pubescens</i>)	++	ns	ns	ns	ns	ns	--
Hairy woodpecker (<i>Picoides villosus</i>)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Northern flicker (<i>Colaptes auratus</i>)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Pileated woodpecker (<i>Dryocopus pileatus</i>)	ns	ns	+	ns	++	ns	ns
Olive-sided flycatcher (<i>Contopus borealis</i>)	--	+++	ns	+++	ns	ns	+++
Western wood-pewee (<i>Contopus sordidulus</i>)	--	+++	ns	++	ns	ns	++
Hammond's flycatcher (<i>Empidonax hammondi</i>)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	++
Western flycatcher (<i>Empidonax difficilis</i>)	---	+++	ns	+++	+	+++	+++
Steller's jay (<i>Cyanocitta stelleri</i>)	++	ns	ns	--	ns	ns	ns
Common raven (<i>Corvus corax</i>)	ns	ns	ns	ns	+++	+	ns
Chestnut-backed chickadee (<i>Parus rufescens</i>)	-	ns	++	ns	ns	ns	ns
Red-breasted nuthatch (<i>Sitta canadensis</i>)	ns	ns	ns	ns	--	ns	-
White-breasted nuthatch (<i>Sitta carolinensis</i>)	+++	ns	+++	ns	+	+++	ns
Brown creeper (<i>Certhia americana</i>)	ns	ns	ns	ns	ns	+++	+
House wren (<i>Troglodytes aedon</i>)	-	+++	ns	+++	ns	+++	+++
Winter wren (<i>Troglodytes troglodytes</i>)	ns	-	+++	--	ns	ns	ns
Golden-crowned kinglet (<i>Regulus satrapa</i>)	ns	ns	ns	---	+++	ns	ns
Townsend's solitaire (<i>Myadestes townsendi</i>)	+++	--	ns	---	ns	---	---
Hermit thrush (<i>Catharus guttatus</i>)	ns	ns	ns	ns	++	ns	ns
American robin (<i>Turdus migratorius</i>)	+++	ns	+	--	+	---	ns
Solitary vireo (<i>Vireo solitarius</i>)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	+
Hutton's vireo (<i>Vireo huttoni</i>)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Warbling vireo (<i>Vireo gilvus</i>)	--	++	ns	++	++	ns	++
Orange-crowned warbler (<i>Vermivora celata</i>)	ns	ns	++	ns	ns	ns	ns
Nashville warbler (<i>Vermivora ruticapilla</i>)	+++	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Yellow-rumped warbler (<i>Dendroica coronata</i>)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Black-throated gray warbler (<i>Dendroica nigrescens</i>)	ns	ns	++	ns	ns	ns	ns
Hermit warbler (<i>Dendroica occidentalis</i>)	ns	ns	ns	ns	ns	+	ns
MacGillivray's warbler (<i>Oporornis tolmiei</i>)	---	ns	-	++	ns	++	ns
Wilson's warbler (<i>Wilsonia pusilla</i>)	---	++	ns	+++	ns	+++	+++
Western tanager (<i>Piranga ludoviciana</i>)	++	-	ns	ns	++	---	---
Rufous-sided towhee (<i>Pipilo erythrophthalmus</i>)	---	ns	ns	++	ns	+++	++
Dark-eyed junco (<i>Junco hyemalis</i>)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Brown-headed cowbird (<i>Molothrus ater</i>)	ns	ns	ns	++	ns	ns	++
Purple finch (<i>Carduelis purpureus</i>)	-	++	ns	+++	ns	+	++
Pine siskin (<i>Carduelis pinus</i>)	--	ns	ns	ns	ns	++	ns
Black-headed grosbeak (<i>Pheucticus melanocephalus</i>)	+++	--	++	--	+++	---	---

Appendix 2.

Forekomsten av 12 arter innenfor skogbestander i fem størrelseskategorier. Skogbestander < 20 ha hadde relativt liten forekomst av de tolv aktuelle artene (etter Rosenberg & Raphael 1986).



Appendix 3.

For 16 stjernemerkede hekkende fuglearter viser sammenligningen av forekomsten innenfor ulike områder at de øket målbart i antall dess større kjerneområdet var (etter Temple 1986).

Table 43.1 Percentages of forest fragments in each of three size-classes that supported breeding populations of bird species

Species ^a	Percent occurrence in fragments of indicated size		
	0-10 ha (n = 10)	11-100 ha (n = 31)	>100 ha (n = 8)
Red-headed woodpecker (<i>Melanerpes erythrocephalus</i>)	90	100	100
Downy woodpecker (<i>Picoides pubescens</i>)	80	94	100
Hairy woodpecker (<i>Picoides villosus</i>)*	50	42	100
Northern flicker (<i>Colaptes auratus</i>)	100	100	75
Pileated woodpecker (<i>Dryocopus pileatus</i>)*	0	0	75
Eastern wood-pewee (<i>Contopus virens</i>)	90	87	100
Acadian flycatcher (<i>Empidonax vireescens</i>)*	0	0	75
Least flycatcher (<i>Empidonax minimus</i>)*	10	6	75
Great crested flycatcher (<i>Myiarchus crinitus</i>)	100	100	100
Eastern kingbird (<i>Tyrannus tyrannus</i>)	10	30	25
Blue jay (<i>Cyanocitta cristata</i>)	100	100	100
Black-capped chickadee (<i>Parus atricapillus</i>)	90	94	100
Tufted titmouse (<i>Parus bicolor</i>)*	10	45	75
White-breasted nuthatch (<i>Sitta carolinensis</i>)	100	94	100
House wren (<i>Troglodytes aedon</i>)	100	100	88
Blue-gray gnatcatcher (<i>Polioptila caerulea</i>)*	0	16	75
Veery (<i>Catharus fuscescens</i>)*	20	32	88
Wood thrush (<i>Hylocichia mustelina</i>)*	40	65	100
American robin (<i>Turdus migratorius</i>)	100	100	100
Gray catbird (<i>Dumetella carolinensis</i>)	100	100	100
Brown thrasher (<i>Toxostoma rufum</i>)	40	42	50
European starling (<i>Sturnus vulgaris</i>)	80	48	75
Yellow-throated vireo (<i>Vireo flavifrons</i>)*	20	94	100
Red-eyed vireo (<i>Vireo olivaceus</i>)	90	94	100
Chestnut-sided warbler (<i>Dendroica pensylvanica</i>)*	0	6	88
Cerulean warbler (<i>Dendroica cerulea</i>)*	0	16	100
American redstart (<i>Setophaga ruticilla</i>)*	0	0	75
Ovenbird (<i>Seiurus aurocapillus</i>)*	10	39	100
Mourning warbler (<i>Oporornis philadelphia</i>)*	0	6	50
Common yellowthroat (<i>Geothlypis trichas</i>)	100	65	88
Hooded warbler (<i>Wilsonia citrina</i>)*	0	0	88
Scarlet tanager (<i>Piranga olivacea</i>)*	20	100	100
Northern cardinal (<i>Cardinalis cardinalis</i>)	90	100	100
Rose-breasted grosbeak (<i>Pheucticus ludovicianus</i>)	80	100	100
Indigo bunting (<i>Passerina cyanea</i>)	100	100	100
Rufous-sided towhee (<i>Pipilo erythrophthalmus</i>)	20	32	75
Song sparrow (<i>Melospiza melodia</i>)	50	48	50
Red-winged blackbird (<i>Agelaius phoeniceus</i>)	100	100	100
Common grackle (<i>Quiscalus quiscula</i>)	100	100	100
Brown-headed cowbird (<i>Molothrus ater</i>)	100	100	100
Northern oriole (<i>Icterus galbula</i>)	70	87	75
American goldfinch (<i>Carduelis tristis</i>)	20	19	25
House sparrow (<i>Passer domesticus</i>)	40	23	50

^aSpecies marked with an asterisk are considered sensitive to fragmentation because the original data showed significant differences (chi-square contingency table analyses, $P < 0.05$) in frequency of occurrence between size-classes of fragments.

Appendix 4.

En sammenligning av forekomsten av 16 fuglearter sensitive til habitat-fragmentering i to skoghabitat-øyer med ganske lik størrelse, henholdsvis 39 og 47 ha. Formen på den ene (39 ha) er slik at den ikke har noe egentlig skjernet kjerneområde, mens formen på den andre skoghabitat-øya tillater et kjerneområde på 20 ha ut i fra kriteriet om en buffer på 100 m fra kanten av kjerneområdet og ut til kanten på selve totalområdet. I det første tilfellet hadde ingen av de 16 artene etablert seg i området, mens i det andre tilfellet hadde seks av de 16 artene etablert seg.

Species	Coefficient of determination (r^2) ^a	
	Total-area model	Core-area model
Hairy woodpecker	0.615	0.718
Pileated woodpecker	0.892	0.994
Acadian flycatcher	0.949	0.984
Least flycatcher	0.928	0.986
Tufted titmouse	0.499	0.647
Blue-gray gnatcatcher	0.829	0.987
Veery	0.814	0.985
Wood thrush	0.698	0.766
Yellow-throated vireo	0.927	0.944
Chestnut-sided warbler	0.968	0.982
Cerulean warbler	0.947	0.992
American redstart	0.508	0.820
Ovenbird	0.948	0.994
Mourning warbler	0.949	0.982
Hooded warbler	0.897	0.992
Scarlet tanager	0.929	0.974

Appendix 5.

Oversikt over studier publisert i perioden 1984-2000, og som ved eksperimentelle studiedesign har forsøkt å måle effekt av fragmentering på plante- og dyrelivet (etter *Debinski & Holt 2000*).

Experiment no. and project name or biome	Patch habitat	Matrix habitat	Institutional affiliation	Time span	Fragment size (replication)	Preexisting matrix	Community focus	Reference to scientific literature
1. Biological dynamics	Tropical rainforest	clearcut	Natural Museum of History, Smithsonian Institution	1980-present (19 years)	1 ha (8), 10 ha (8), 100 ha (5), 200 ha (1)	yes	yes	Buonaguidi et al. 1992, Buonaguidi & Slaughter 1997
2. California grassland	California grassland	mowed grass	University of California, Davis	1984-1987 (4 years)	2 m ² (32), 8 m ² (8), 32 m ² (2)	yes	yes	Quinn & Robinson 1987, Robinson et al. 1995
3. Kansas fragmentation study	Kansas grassland	mowed grass	University of Kansas	1985-present (16 years)	50 × 100 m (6), 12 × 24 m (18), 9 × 8 m (82)	no	yes	Holt et al. 1995a, 1995b, Robinson et al. 1992
4. West Wing study	vine shrub forest	pine plantation	CSIRO Division of Wildlife and Ecology	1985-present (14 years)	0.25 ha (6), 0.875 ha (6), 3.062 ha (6)	yes	yes	Margules 1992, Margules 1996
5. Grassland ecosystem	South African grassland	pine plantation	University of Pretoria, South Africa	1991-present (5 years)	0.25 ha (6), 0.875 ha (6), 3.062 ha (6)	yes	yes	Laurveld, personal communication
6. Kamburus project	Kamburus savanna	clearcut	British Columbia Ministry of Forests	1995-present (5 years)	0.1 ha (10), 1 ha (27), 10 ha (5)	yes	yes	Nye 1997, Nye & Probert 1997
7. Missouri Ozark forest restoration project	Missouri Ozark hardwood forest	clearcut	Missouri Department of Conservation	1991-present (9 years)	300 ha (2), 300 ha (1)	yes	yes	Kurz/Silko et al. 1995
8. Colorado grassland	Colorado short grass prairie	mowed grass	University of Colorado	1992-1994 (2 years)	1 m ² (18), 10 m ² (18), 100 m ² (2)	yes	yes	Collaps 1995
9. Boreal mixed wood dynamics project	Canadian boreal mixed woods	clearcut	University of British Columbia, University of Alberta, Edmonton	1995-present (6 years)	1, 10, 30, 100 ha (5 each)	yes	yes	Schmidgessel & Lamm 1997, Schmitzgelew et al. 1997
10. Savannah Beyer Inc. corridor project	clearcut	pine forest	University of Georgia, Forest University, U.S. Forest Service	1994-present (5 years)	128 × 128 m (27) with 60 m wide corridor lengths	yes	yes	Hall 1997, Damschro and Holstead (2000)
11. Miami University fragmentation project	Ohio old field	mowed grass	Miami University	1995-present (5 years)	2 × 2 m (36), 9 × 9 m (36), 15 × 15 m (36)	yes	yes	Criss & Gosholt, personal communication
12. German fragmentation study	Bavarian clover patches	scrub fields and meadows	Göttingen University	1992-present (7 years)	1.2 m ² (18) with replication varying	yes	yes	Kruys & Tschirke 1994
13. Maryland fragmentation study	Virginia old field	mowed grass	University of Virginia	1996-present (9 years)	1 ha (4), 0.25 ha (4), 0.03 ha (4)	no	no	Howers & Doolley 1995
14. Vole behavior and fragmentation	alfalfa patches	mowed grass	Oregon State University	1994 (ongoing 1 month experiments)	25 × 25 m (4), 12.5 × 12.5 m (32), 5 × 5 m (10)	no	no	Wahl et al. 1997
15. Extinct research station	Norwegian meadows	mowed grass	University of Oslo, Norwegian Forest Research Institute, Agricultural	1982-1989 (8 years)	15 × 20 m (9), 15 × 45 m (9), 0.5 ha (2)	no	no	Jans et al. 1995
16. Long Ashum	British croplands	mowed grass	Institute of Arable Crops Research	1995-present (4 years)	9 × 9 m (36), 27 × 27 m (5)	no	yes	Powell
17. Predator-prey interactions and fragmentation	New York goldenrod monoculture	mowed grass	Cornell University	1982-1985 (3 years)	20 m ² (3), 6 m ² (30)	no	no	Kareiva 1987
18. Ohio old field project	Ohio old field	mowed grass	Miami University	annual	160 m ² (3), 40 m ² (16)	no	no	Barrett et al. 1995
19. Swiss Jura mountains	European calcareous grassland	mowed grass	University of Basel, Switzerland	1993-present (6 years)	4.5 × 4.5 m (24), 1.5 × 1.5 m (24), 0.5 × 0.5 m (48)	yes	yes	Isenr & Ehrhard 1995
20. Boreal vole sex ratio	Norwegian grassland	mowed grass	University of Oslo	1990-1995 (5 years)	0.0225 ha (12), 0.675 ha (4)	yes	no	Aars et al. 1995

(continued)

Appendix 6.

Oversikt over de samme studier som i appendix 5, men nå rubrisert til hvilken taxonomisk gruppe som ble studert og om utgangshypotesen for studiet ble støttet eller ikke (etter *Debinski & Holt 2000*).

<i>Project name</i>	<i>Taxonomic group</i>	<i>Hypothesis supported</i>	<i>Reference or contact</i>
Species richness increases with area			
1. Biological dynamics	birds	yes	Bierregaard et al. 1992.
	beetles	no	Stouffer & Bierregaard 1995
	frogs	no	Laurance & Bierregaard 1996
	primates	yes	Laurance & Bierregaard 1996
	plants	no	Quinn & Robinson 1997;
2. California grassland			Robinson et al. 1995
	insects	no	Quinn & Robinson 1987;
			Robinson et al. 1995
3. Kansas fragmentation study	small mammals	no	Holt et al. 1995a, 1995b,
			Robinson et al. 1992
	plants	no	Robinson et al. 1992;
			Holt et al. 1995a, 1995b
4. Wog-Wog study	butterflies	yes	Holt et al. 1995a
	millipedes	no, years 1-7; yes, years 7- present	Margules 1992
	frogs	yes, years 0-5; no, years 5- present	Margules 1996
8. Colorado grassland	beetles	no	Davies & Margules 1998
	insects	yes	Collinge 1995, Collinge & Firman 1998
9. Boreal mixed-wood dynamics project	birds	no, treatments and controls yes, isolated fragments	Schmiegelow et al. 1997
11. Miami University fragmentation project	insects	yes	Crist & Golden, personal communication
19. Swiss-Jura mountains	gastropods	yes	Baur & Erhardt 1995
Species abundance or density increases with area			
1. Biological dynamics	trees (woody)	yes	Beritez-Malvido 1998
	trees (seedling recruitment)	no	Beritez-Malvido 1998.
	beetles	yes	Bierregaard et al. 1992
	birds	no (short term); yes later	Bierregaard & Lovcicoy 1989
3. Kansas fragmentation study	trees	yes	Holt et al. 1995b; Yao et al. 1999
	small mammals	mixed	Foster & Gaines 1991; Schweiger et al. 1999
4. Wog-Wog study	amphipod density	yes	Margules & Milkovits 1994
	scorpions	no	Margules & Milkovits 1994
8. Colorado grassland	insects	no	Collinge & Firman 1998
9. Boreal mixed-wood dynamics project	birds	no, treatments and controls yes, isolated fragments	Schmiegelow et al. 1997
13. Blandy farm fragmentation study	small mammals	no	Bowens & Mitter 1997;
			Dooley & Bowens 1998
14. Vole behaviour and fragmentation	small mammals	no	Wolf et al. 1997
15. Evenstedt research station	small mammals	no	Ins et al. 1994
16. Long Ashton	weevils and parasitoids	yes	W. Powell, personal communication
17. Predator-prey interactions and fragmentation	insects	yes	Kareiva 1987
18. Ohio old field project	small mammals	no	Barrett et al. 1995; Collins & Barrett 1997
Interspecific interactions are modified by fragmentation			
12. German fragmentation study	parasitoids	yes (less parasitism on far patches)	Kruess & Tschamke 1994
<i>Project name</i>	<i>Taxonomic group</i>	<i>Hypothesis supported</i>	<i>Reference or contact</i>
16. Long Ashton	beetles	yes	W. Powell, personal communication
17. Predator-prey interactions and fragmentation	insects	yes	Kareiva 1987
Edge effects influence ecosystem services			
1. Biological dynamics	nutrient cycling	yes	Bierregaard et al. 1992
6. Kamloops project	nutrient cycling	yes	Klenner & Huggard 1997
3. Kansas fragmentation study	nutrient pools	no	Robinson et al. 1992
Corridors enhance movement between fragments			
8. Colorado grassland	insects	yes	Collinge 1995
9. Boreal mixed-wood dynamics project	birds	no for Neotropical migrants yes for transient species	Schmiegelow et al. 1997
10. Savannah river site corridor project	butterflies	yes for some, no for others	Haddad 1997
14. Vole behavior and fragmentation	small mammals	no	Danielson & Hubbard 2000
Connectivity between fragments increases species richness	small mammals	yes	Wolf et al. 1997
8. Colorado grassland	insects	yes	Collinge 1995
9. Boreal mixed-wood dynamics project	birds	no for Neotropical migrants yes for transient species	Schmiegelow et al. 1997

* Where multiple taxa were examined in a single study, there are multiple entries for the same experimental site.

Appendix 7.

Aktuelle web-adresser vedrørende temaet skogbruk og faunaforvaltning

Biodiversity Gopher

[gopher://muse.bio.cornell.edu:70/00/about_this_gopher](http://muse.bio.cornell.edu:70/00/about_this_gopher)

Biodiversity Information Network

<http://www.bdt.org.br/bin21/bin21.html>

Brazilian Tropical Databases

<http://www.bdt.org.br/bdt/english>

Canadian Forestry Center

<http://www.emr.ca/home/nrcan-cfs.html/>

Center for World Indigenous Studies

<http://www.halcyon.com/FWDP/cwisinfo.html/>

Earthwatch

<http://www.unep.ch/earthw.html/>

International Institute for Sustainable linkages

<http://www.mbnet.mb.ca/linkage/>

Natural Resources Canada

<http://www.emr.ca/>