



DIREKTORATET FOR
NATURFORVALTNING

UTREDNING



DN-utredning 7-2012

Testing og modifisering av modeller for å estimere spredning og etablering av fremmede arter

Testing og modifisering av modeller for å estimere spredning og etablering av fremmede arter

DN-utredning 7-2012

Utgiver:

Direktoratet for naturforvaltning

Dato: Oktober 2012

Antall sider: 56

Emneord:

Fremmed art, invasjonologi, kvantitativt kriteriesett, spredningshastighet, utbredelsesmodellering, økologisk risikovurdering

Keywords:

Alien species, ecological risk assessment, invasion biology, modelling of spread, quantitative set of criteria, spread velocity

Bestilling:

Direktoratet for naturforvaltning,
postboks 5672 Sluppen, 7485 Trondheim
Telefon: 73 58 05 00
Telefaks: 73 58 05 01
www.dirnat.no/publikasjoner

Refereres som:

H. Sandvik og B.-E. Sæther 2012.
Testing og modifisering av modeller for å estimere spredning og etablering av fremmede arter. DN-utredning 7-2012

ISBN (Trykt): 978-82-8284-071-2

ISBN (PDF): 978-82-8284-072-9

ISSN (Trykt): 0804-1504

ISSN (PDF): 1891-4616

Layout: Guri Jermstad AS

Trykk: Skipnes AS

EKSTRAKT:

Risikovurderingen av fremmede arter i Norge baseres nå på et nytt kvantitativt klassifiseringssystem av artenes invasjonspotensial og økologiske effekt. Estimeringen av invasjonspotensialet tar i sin tur utgangspunkt i modelleringa av artenes etablering og spredning. Utredninga skisserer forbedringer i metodikken som foreslås brukt i denne klassifiseringa. Vi presenterer en videreutvikling av eksisterende modeller, utvikling av nye modeller samt en uttesting av modellene ved hjelp av 14 reelle og 200 simulerte datasett på spredningen av arter.

Basert på funnene anbefaler vi (1) å opprettholde skillet mellom etablerings-, spredningskriteriet og et ytterligere kriterium som måler koloniseringen av naturtyper; (2) å endre definisjonen av etableringssannsynlighet til artenes forventede levetid; (3) å opprettholde definisjonen av spredning som all form for forflytning eller transport av fremmede arter, uansett mekanisme, vektor eller kanal.

På den metodologiske fronten (4) identifiserer vi populasjonsvekstraten og miljøvariansen til å være de mest betydningsfulle parameterne for etableringssannsynligheten; (5) videreutvikler vi spredningsmodeller; (6) identifiserer vi de modellene og parameteriseringene som gir den beste tilpasninga til de reelle og simulerte datasettene.

Et tydelig resultat av uttestinga er imidlertid også at det ikke fins ett modell som passer for alle spredningsforløp og alle datainnsamlingsrutiner. Ved valg av metode må man bl.a. ta i betraktning hvordan dataene ble samlet inn og hvor ofte arten ble introdusert til Norge.

ABSTRACT:

Risk assessments of alien species in Norway is currently based on a novel quantitative classification system that takes the species's invasion potential and their ecological effects into account. The estimation of invasion potential is grounded in models of the species's rates of establishment and spread. This report summarises the methodological improvements that are suggested to the classification system. We present an improvement of existing models, development of novel models and a test of these models by means of 14 real and 200 simulated datasets on biological invasions.

Based on our findings we recommend to (1) maintain the classification system's three criteria to assess invasion potential, viz. establishment success, spread velocity and area of landscapes colonised; (2) modify the definition of establishment success to expected population lifetime; (3) maintain the definition of spread of alien species as any form of translocation, irrespective of the mechanisms, vectors and pathways involved. In terms of methodology, we (4) identify population growth rate and environmental variance to be the most influential determinants of establishment success; (5) improve models of spread; (6) identify the models and parameterisations that result in the best fit to the real and simulated data.

However, a clear caveat emerged from the results, too, viz. that there is no single model fitting all invasion processes and data qualities. In choosing a method, one has to take into account sampling design and the number of separate introductions.

Forord

På verdensbasis regnes fremmede arter som en av de største truslene mot naturmangfoldet. Fremmede arter fungerer som predatorer på, hybridiserer med, parasitterer og utkonkurrerer et vidt spekter av stedegen europeisk flora og fauna. Som følge av dette reduseres det biologiske mangfoldet, øker trusselen mot allerede truede arter og er i stand til å forandre økosystemene og de tjenestene som disse yter. Dette betyr at fremmede arter ikke bare kan ha store økologiske effekter, men også ha store økonomiske konsekvenser.

Konvensjonen om biologisk mangfold forplikter partene til å: "forhindre innførsel av, kontrollere eller utrydde fremmede arter som truer økosystem, livsmiljø eller arter." Den nye naturmangfoldloven er det viktigste redskapet i forvaltningen av fremmede arter i Norge. Som følge av etableringen av et nasjonalt og internasjonalt regelverk øker stadig behovet for mer kunnskap og nøyaktige analyse verktøy for å møte denne trusselen.

Risikovurderinger er første skansen i forsvaret mot skadelige fremmede arter. Tidligere har disse i stor grad hatt en kvalitativ tilnærming, mye på grunn av at kunnskapen omkring fremmede arter og deres spredning i et nytt miljø har vært mangelfull. Etablering av en standardisert kvantitativ vurdering forutsetter testing av metodikk på modell arter for å øke kunnskapen om faktorer som er avgjørende for fremmede arters evne til å etablere og spre seg.

Denne utredningen har vært en viktig bidrag til metodegrunnlaget for Fremmede arter i Norge – med Norsk Svarteliste (Gederaas m.fl. 2012) og peker samtidig på muligheter for videreutvikling. Utredningen er gjort på oppdrag av Direktoratet for naturforvaltning.

Trondheim, september 2012

Yngve Svarte
direktør, avdeling for artsforvaltning

Forfatternes forord

Denne utredninga er sluttrapporten for modul 2 av prosjektet «videreutvikling av ny kvantitativ risikovurdering av fremmede arter», som ble gjennomført ved Senter for bevaringsbiologi, NTNU, med støtte fra Direktoratet for naturforvaltning (DN). Vi takker DN for finansiering og oppfølging av prosjektet; Artsdatabanken (spesielt Lisbeth Gederaas, Snorre Henriksen, Toril L. Moen, Helge Sandmark, Sigrun Skjelseth) samt ekspertene (spesielt Reidar Elven, Hanne H. Grundt, John Atle Kålås, Olav Skarpaas, Frode Ødegaard) for tilbakemeldinger, innspill og kritikk; og Arild Andersen (Bioforsk), Reidar Elven (Naturhistorisk museum ved Universitetet i Oslo), Hanne H. Grundt (Flowerpower) og Trygve Hesthagen (NINA) for å ha stilt data til rådighet.

Hanno Sandvik og Bernt-Erik Sæther
Senter for bevaringsbiologi, Institutt for biologi, NTNU

Innhold

1 Innledning	6
2 Material og metode	8
2.1 Definisjoner	8
2.2 Testing	9
2.3 Etableringsmodeller	11
2.4 Spredningsmodeller	12
3 Resultater	13
3.1 Kriterium A: etableringssannsynlighet	13
3.2 Kriterium B: spredningshastighet – metode 1	17
3.3 Kriterium B: spredningshastighet – metode 2	32
3.4 Kriterium B: spredningshastighet – alternativ spredningsdefinisjon	35
3.5 Samspill mellom kriterium A og B	36
3.6 Kriterium C: kolonisert naturtype	36
4 Drøfting	37
4.1 Kriterium A: etableringssannsynlighet	37
4.2 Kriterium B: spredningshastighet – estimering	37
4.3 Kriterium B: spredningshastighet – definisjon	38
4.4 Samspill mellom kriteriene A, B og C	39
5 Anbefalinger	40
6 Referanser	41
Anhang A: avledninger	43
Anhang B: simulerte spredningsforløp	45

1 Innledning

Fremmede arter er en av de viktigste truslene mot biologisk mangfold (Mack m.fl. 2000; Simberloff 2005; Dextrase og Mandrak 2006). Selv om ikke alle fremmede arter er skadegjørere, kan enkelte fremmede arter ha store økologiske konsekvenser for stedegne arter og naturtyper og kan påvirke økosystemfunksjoner, men kan også være skadelig for menneskers helse og velferd og utgjøre en økonomisk trussel for jordbruket, skogbruket og fiskeriene (Pimentel m.fl. 2005; CEU 2009; Vilà m.fl. 2010). Opphevinga av regionale så vel som nasjonale handelsbarrierer gjennom globalisering øker spredningsmulighetene og risikoen for etablering av nye ville populasjoner av fremmede arter (Mack m.fl. 2000; Hulme m.fl. 2008).

Pålitelige risikovurderinger er en viktig forutsetning for en målretta forvaltning. Forvaltninga av trua arter har hatt stor nytte av utviklinga av generelle og kvantitative rødlistekriterier (IUCN 2001), som ikke minst gjør det mulig å kommunisere trusselnivåer («sårbar», «sterkt truet» osv.) på tvers av landegrenser og taksonomiske grupper. Kvantitative risikovurderinger har også blitt mer vanlige i bevaringsbiologien i form av levedyktighetsanalyser (*population viability analyses*; Beissinger og McCollough 2002), som kan brukes for å angi arters sårbarhet for utdøing som sannsynligheter innen spesifiserte tidsintervaller (Mace og Lande 1991). Kvantitative risikovurderinger har en rekke fordeler sammenligna med kvalitative vurderinger (Vose 2008), bl.a. fordi de reduserer effekten av subjektive skjønnsvurderinger (Burgman 2002; McCarthy m.fl. 2004), øker resultatenes testbarhet og transparens (Mrosovsky 1997) og standardiserer behandlinga av usikkerhet (Stone m.fl. 1994).

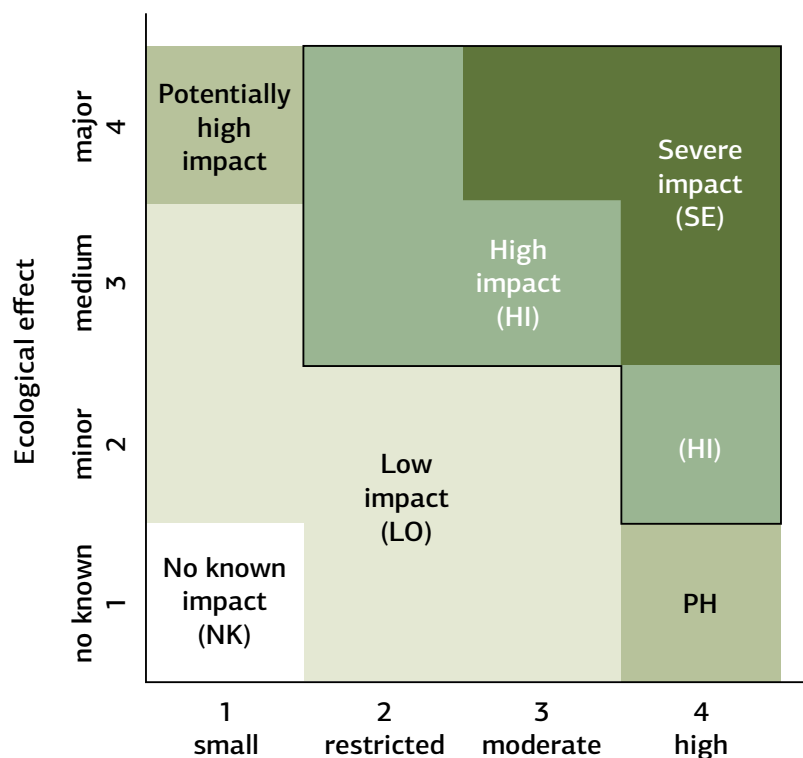
Når det gjelder fremmede arter, foreligger det foreløpig ingen internasjonalt anerkjente kriteriesett som er sammenlignbare med rødlistekriteriene for trua arter. Ulike land opererer med svært forskjellige systemer for å risikoklassifisere fremmede arter (Verbrugge m.fl. 2010; Sandvik m.fl. i arbeid), hvis de i det hele tatt har utarbeida en respons på denne trusselen.

Norge har møtt trusselen som fremmede arter representerer blant annet med *Norsk svarteliste 2007* (Gederaas m.fl. 2007), med en tverrsektoriell nasjonal strategi (Miljøverndepartementet m.fl. 2007), med

naturmangfoldloven (2009) og supplerende forskrifter (bl.a. Miljøverndepartementet i arbeid). Den første svartelista omfatta bare et fåtall av de fremmede artene i Norge og var bygget på rent kvalitative kriterier. For tida gjennomfører Artsdatabanken en (re)klassifisering av samtlige kjente fremmede organismer i Norge (ca. 2600 arter), som vil resultere i en revidert og utvida svarteliste (Gederaas m.fl. i arbeid). Kriteriesettet som blir brukt i dette arbeidet, er utvikla av undertegnede og kolleger ved Senter for bevaringsbiologi (CCB) ved NTNU. Dette kriteriesettet er kvantitativt og generisk (i betydninga «taxonuavhengig»), oppfyller dermed de ovennevnte kravene og er sammenlignbar med rødlistekriteriene. Det gjenstår å se hvilken mottagelse metoden vil få internasjonalt, selv om foreløpige tilbakemeldinger tyder på at den internasjonale interessen for metoden og for den norske anvendelsen av den er høy.

Metoden er beskrevet i detalj i rapporten *Forslag til et kvantitativt klassifiseringssystem for risikovurdering av fremmede arter* (Sæther m.fl. 2010; heretter «Forslag» eller «opprinnelig kriteriesett») og har siden blitt videreutvikla i artikkelen «Towards a generic ecological impact assessment of alien species: a quantitative set of criteria» (Sandvik m.fl. i arbeid; heretter «revidert kriteriesett»). Videreutviklinga fra det opprinnelige til det reviderte kriteriesettet skjedde bl.a. på grunnlag av resultatene som legges frem i denne utredninga. Metodikken kan kort oppsummeres som følger:

Kriteriesettet foreslår å klassifisere fremmede arter i henhold deres invasjonspotensial og økologiske effekt. Risikoen som utgår fra en fremmed art, bestemmes av samspillet mellom disse to egenskapene, som derfor har blitt definert til aksene i et todimensjonalt klassifiseringssystem: *invasjonsaksen og effektaksen* (fig. 1). En art som scorer høyt på begge aksene, oppnår en høy risikokategori osv. (fig. 1). Plasseringa av en art langs invasjonsaksen bestemmes av kriteriene A til C (tab. 1), plasseringa langs effektaksen av kriteriene D til I. Denne utredninga omhandler kun invasjonsaksen av kriteriesettet, dvs. kriteriene A, B, C og deres samspill i å estimere og gjengi en fremmed arts invasjonspotensial. *Invasjonspotensialet* blir bestemt gjennom artens *etableringssannsynlighet* (A), *spredningshastighet* (B) samt dens *kolonisering av naturtyper* (C). De nøyaktige definisjonene angis under (resultatkapitlet) fordi de har gjennomgått flere endringer, mens tabell 1 gir en kortversjon.



Figur 1. Klassifikasjon av fremmede arter ifølge det nye kriteriesettet (Sandvik m.fl. i arbeid). Risikokategorien (impact) bestemmes av artens plassering langs invasjonsaksen og effektaksen.

Tabell 1. Kategorier, kriteriera og terskelverdier for klassifiseringa av fremmede arters invasjonspotensial. Det skal velges den høyeste kategorien som har minst ett kriterium oppfylt (men se fotnote e). Tabellen sammenligner den opprinnelige (Sæther m.fl. 2010) versjonen av kriteriesettet med den reviderte (Sandvik m.fl. i arbeid).

Kriterium	A (opprinnelig)	B (opprinnelig)	A (revidert)	B (revidert)	C (revidert)
Invasjons-potensial	bestands-størrelse ^b	sprednings-hastighet	forventa popula-sjonslevetid ^c	sprednings-hastighet	kolonisert areal av naturtype ^d
1: lite	< 40	< 0,5 km/a	< min(10 a, 5 τ)	< 0,3 km/a	< 5 %
2: begrenset	≥ 40	≥ 0,5 km/a	≥ min(10 a, 5 τ)	≥ 0,3 km/a	≥ 5 %
3: moderat	≥ 100	≥ 10 km/a	≥ min(50 a, 10 τ) OG B ≥ 2 ^e	≥ 10 km/a OG A ≥ 2 ^e	≥ 10 %
4: høyt	≥ 1000	≥ 30 km/a	≥ 1000 a OG B ≥ 3 ^e	≥ 30 km/a OG A ≥ 3 ^e	≥ 20 %

Noter

- ^a Kriteriene var ikke blitt identifisert ved entydige bokstaver i den opprinnelige versjonen. Således var det nåværende A-kriteriet definert av betingelsene 1a, 2b, 3b og 4c; B-kriteriet av 2a, 3a og 4a; C-kriteriet av 2c, 3c og 4b. Tabellen bruker de nåværende betegnelsene også for de opprinnelige kriteriene.
- ^b Bestandsstørrelse var angitt som 90 %-kvantilen av det estimerte individtallet etter 5 generasjoner eller minst 50 år. (Med andre ord: «Det er 90 % sannsynlighet for at bestandsstørrelsen vil være større enn 1000 individer» osv.) Tabellen viser de *intenderte* terskelverdiene av det opprinnelige kriteriesettet. (Den publiserte versjonen opererte feilaktig med flere ulike kvantiler, men med de her angitte terskelverdiene, Sæther m.fl. 2010.)
- ^c Der populasjonslevetida er angitt i år (a) og generasjoner (τ), skal den korteste av de angitte periodene velges.
- ^d I den opprinnelige versjonen av kriteriesettet skilte ikke C-kriteriet mellom lite og begrensa invasjonspotensial, mens terskelverdien mellom begrensa og moderat invasjonspotensialet var 5 %.
- ^e For at kriteriene A og B når de to høyeste kategoriene (3/4), må det andre kriteriet (B resp. A) oppfylle betingelsen 2 resp. 3 for invasjonspotensial. Hvis tilleggsbetingelsen ikke er oppfylt, skal den *nest lavere* invasjonspotensialkategorien velges.

Utviklinga av kriteriesettet har vært nybrottsarbeid, og har som sådan samtidig avdekka flere mangler, hvor det er et betydelig utviklingspotensial for å forbedre risikovurderinga. Spesielt tydelig var behovet for uttesting av modellene på flere arter og taxa. I Forslaget ble spredningsmodellene bare testa på fire arter: én fugl, to insekter og én karplante (tyrkerdue *Streptopelia decaocto*, kastanjemøll *Cameraria ohridella*, harlekinmariehøne *Harmonia axyridis*, parkslirekne *Fallopia japonica*; Sæther m.fl. 2010). Den lite omfattende uttestinga skyldtes delvis tidsmangel, men også at det fins klare begrensninger for data-tilgangen: Det eksisterer svært få egne datasett på spredninga av fremmede arter med tilstrekkelige lange tidsserier med god stedfesting på observasjonene av spredninga, og datasettene er til dels vanskelig å lokalisere og ikke fritt tilgjengelige.

Denne utredninga rapporterer resultatene fra uttestinga av modellene og kriteriesettet. Denne kunnskapen har vært viktig i prosessen med å forbedre selve kriteriesettet til dets nåværende versjon, og det danner grunnlaget for en bedre forståelse av spredningsprosessen. Det har i denne sammenheng vært viktig å teste om modellenes antagelser har vært realistiske, om deres utmating gir pålitelige estimater eller prediksjoner, og hva som er kritiske parametere som bestemmer spredningshastigheta av ulike fremmede arter.

2 Material og metode

2.1 Definisjoner

Innledningsvis bør noen sentrale begreper defineres, som er en forutsetning for å forstå modellene, og som har ligget fast gjennom de ulike metodeendringene:

En fremmed art defineres i denne sammenheng som *etablert* hvis den forekommer med minst én bestand som formerer seg kjønna eller ukjønna i norsk natur og som har en langsiktig vekstrate på $r \geq 0$ og bæreevne på $K > 0$. Etableringssannsynligheta er $1 - \text{utdøingssannsynligheta}$.

Spredning defineres som enhver form for aktiv eller passiv forflytning av individer eller utvidelse av artens forekomstareal, uavhengig av hvilke faktorer, vektorer eller kanaler som ligger til grunn. Spredning ifølge denne definisjonen omfatter altså både egenbevegelse; passiv spredning gjennom vind, vann, dyr eller lignende; tilsikta eller utilsikta antropogen transport; og senere separate innførsler. *Spredningshastighet* er følgelig hastigheta av en tenkt spredningsfront hvis «bevegelse» skyldes samtlige av de nevnte spredningsprosessene, enkeltvis eller i kombinasjon.

Forekomstareal er arealet som en art faktisk forekommer og reproducerer på, ofte angitt med en oppløsning på $2 \text{ km} \times 2 \text{ km}$. *Utbredelsesområde* defineres som den minste konvekse polygonen som kan konstrueres rundt alle artens forekomster (jf. Kålås m.fl. 2010).

Naturtyper defineres i henhold til publikasjonen *Naturtyper i Norge* (Halvorsen m.fl. 2009). Øvrige definisjoner følger Sæther m.fl. (2010) og Sandvik m.fl. (i arbeid).

Estimater an angitt som gjennomsnitt $\pm$ standardfeil. Alle analyser ble gjennomført i R (R development core team 2011).

2.2 Testing

Det opprinnelige kriteriesettet ble testa på følgende måter:

- Det ble innhenta flere nye datasett på observasjoner av fremmede arter i Norge. Vi var således i stand til å bruke datasett på løpebillen *Anchomenus dorsalis*, ørekyte (*Phoxinus phoxinus*) og tolv arter av dekkfrøa planter. Digitaliseringa av ytterligere datasett var planlagt og delvis påbegynt, men lot seg ikke slutføre i prosjektperioden.
- For å kompensere for det noe lave antallet reelle datasett, brukte vi i tillegg simulasjoner til å generere spredningsforløp av tenkte fremmede arter. Se under for detaljer.
- Nyutvikla eller modifiserte modeller ble testa gjennom variasjon av modellparametere. Dette gjør det mulig å identifisere kritiske parametere, mens det kan bli tydelig at andre parametere påvirker resultatet såpass lite at det er tilstrekkelig å finne data på deres størrelsesordenen.
- Under prosjektperioden fikk vi en god del tilbakemeldinger både på kriteriesettet og på modellene som var foreslått brukt under evalueringa av de ulike kriteriene. Parallelt med prosjektet foretok Artsdatabanken en ny vurdering av fremmede arter i Norge etter CCBs kriteriesett. Kriteriesettet ble implementert av Artsdatabanken gjennom opprettelsen av en FremmedArtsBase (Artsdatabanken 2012) og produksjon av en *Veileder for økologiske risikovurderinger av fremmede arter i Norge* (Skjelseth 2011), begge deler i nært samarbeid med CCB. Vurderingene ble gjennomført ved flere ekspertgrupper, som Artsdatabanken hadde oppretta for de ulike taxaene av fremmede arter. Ekspertgruppenes medlemmer omtales her simpelthen som «eksperterne». Tilbakemeldinger kom både fra Artsdatabanken og fra flere av ekspertene (f.eks. Skarpaas 2012).

Datasett. – Det første datasettet omfatter funn av løpebillen *Anchomenus dorsalis* (Carabidae, Coleoptera, Insecta; fig. 2). Arild Andersen (Bioforsk) har samla inn dataene som vi har regna på. Han beskriver arten, som tidligere gikk under navnet *Agonum dorsale* og mangler norsk navn, som «en viktig predator i jordbruksområder, bl.a. på bladlus. Den ble funnet i Norge for første gang i 1965. Siden da har arten bredt seg raskt i Sørøst-Norge, og er i dag en til dels dominerende predator i jordbruksområder i Østfold, Vestfold, Akershus, Buskerud, Telemark og

Aust-Agder (Andersen 1996). For om mulig å øke hastigheta i spredninga innen Norge ble det satt ut (norske) biller av denne arten ved Sandnes, i Lærdal, ved Molde og på Frosta i 1991–92. Bortsett fra ved Molde ble arten funnet igjen i utsettingsområdene 3–4 år seinere, noe som kan indikere at arten reproduserte i utsettingsområdene» (Andersen 2003:2f).



Figur 2. Løpebillen *Anchomenus dorsalis*. © Entomart (<http://www.entomart.be>); fra Wikimedia Commons ([http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Anchomenus_dorsalis_\(2008-04-25\).jpg](http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Anchomenus_dorsalis_(2008-04-25).jpg)).

Ørekyte (*Phoxinus phoxinus*, Cyprinidae, Teleostei, Vertebrata; fig. 3) er en karpefisk som er stedege i Norge. Trygve Hesthagen har stilt data til rådighet som Norsk institutt for naturforskning har samla inn. Hesthagen og kolleger (2006:1) beskriver artens naturlige utbredelse som «hovedsakelig begrenset til de sørøstlige og lavereliggende delene av Sør-Norge og flere av de større vassdragene i Finnmark. I tillegg forekommer arten naturlig i noen få vassdrag i Nord-Trøndelag og Troms. I løpet av 1900-tallet har det imidlertid vært en omfattende spredning av ørekyt her i landet, og den forekommer nå i alle våre fylker.» På grunn av denne spredninga ble ørekyte kategorisert som høyrisikoart i *Norsk svarteliste 2007* (Gederaas m.fl. 2007). Ørekyt kommer imidlertid ikke til å være oppført i den norske svartelista 2012, siden lista nå blir begrensa til fremmede arter, og ørekyt dermed faller utenfor den nye svartelistas definerte ansvarsområde (Gederaas m.fl. i arbeid). Dataene kan likevel brukes til å teste spredningsmodeller, siden arten sprer seg til nye områder, der den kan betraktes som «lokalt fremmed».



Figur 3. Ørekyte. © Márton Zsoldos (<http://zsoldo-seladokepek.freeblog.hu/>); fra Wikimedia Commons (http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Phoxinus_phoxinus_fürge_cselle.jpg).

Datasett på dekkfrøa planter (Magnoliopsida, Tracheophyta) er basert på digitaliserte herbariebelegg, som har blitt gjort tilgjengelig av Reidar Elven og Hanne H. Grundt (Naturhistorisk museum ved Universitetet i Oslo). Vi presenterer her resultater fra tolv arter: kanadisk blåhegg (*Amelanchier lamarckii*, Rosaceae), sandskrinneblom (*Arabidopsis arenosa*, Brassicaceae), rugfaks (*Bromus secalinus*, Poaceae), sibirertebusk (*Caragana arborescens*, Fabaceae), kjempeturt (*Cicerbita macrophylla*, Asteraceae), dielsmispel (*Cotoneaster dielsianus*, Rosaceae), blygmjølke (*Epilobium ciliatum*, Onagraceae), amerikahumleblom (*Geum macrophyllum*, Rosaceae), møllesøtgress (*Glyceria grandis*, Poaceae), kjempesøtgress (*Glyceria maxima*, Poaceae), taggsalat (*Lactuca serriola*, Asteraceae) og kaprifol (*Lonicera caprifolium*, Caprifoliaceae).

Simuleringa. – Simuleringa benytta seg av integro-differensmodellering (Kot m.fl. 1996; van Kirk og Lewis 1997; Neubert og Caswell 2000; Wang m.fl. 2002), der antall individer i en gridcelle er bestemt av populasjons- og spredningsparametere. Norge ble for enkelthets skyld representert ved en rektangel på 250 km bredde og 1500 km lengde, og den valgte gridcellestørrelsen var 1 km × 1 km (dvs. 375 000 gridceller). Hver gridcelle fikk tilvist en randomisert éndimensjonal miljøvariabel M mellom -1 og $+1$ med en romlig autokorrelasjon på 10 km. Miljøvariabelen omtales her som menneskelige befolkningstetthet, men kan tenkes å representere andre egenskaper ved miljøet. Parameterne som ble randomisert for hvert datasett var:

- tidspunkt t_0 for den første introduksjonen (uniform fordeling mellom 1801 og 2001),
- x - og y -koordinatene for den første introduksjonen (uniform fordeling);

- antall individer N_0 som utgjorde den første introduksjonen (uniform logaritmisk fordeling mellom 1 og 10 000);
- den nordlige breddegraden y_{klima} som utgjør en klimatisk begrensning for arten (uniform fordeling mellom 0 og 3000 km nord for Norges sydligste punkt);
- effekten b_{lat} av breddegrad, dvs. hvor skarp den nordlige grensen er (angitt som stigningstall i en sigmoid funksjon for populasjonens bæreevne; uniform logaritmisk fordeling mellom 0,001 og 1)
- foretrukket miljø m (uniform fordeling mellom -1 og $+1$, der negative tall betyr størst bæreevne i fravær av mennesker, mens positive tall kjenner tegner kulturfølgere);
- spesialiseringsgrad s (variabel som angir hvor tolerant arten er for ulike miljøtilstander; uniform logaritmisk fordeling mellom 0,1 og 10);
- introduksjonsraten ι (sannsynlighet per gridcelle per år for en ny introduksjon; uniform potensfordeling mellom 0 og 0,00003);
- artens gjennomsnittlige årlige overlevelseshastighet p_0 (uniform fordeling mellom 0,01 og 1);
- populasjonsvekstraten λ [uniform potensfordeling mellom 1 og 13; denne ble regna om til artens gjennomsnittlige årlige fruktbarhet som $f_0 = \max(0,01; \lambda / p - 1)$];
- den romlige utstrekninga til tetthetsreguleringa δ (uniform logaritmisk fordeling mellom 0,2 og 20);
- overlevelseshastighetens tetthetsavhengighet γ_p (uniform logaritmisk fordeling mellom 0,00001 og 0,1);
- fruktbarhetas tetthetsavhengighet γ_f (uniform logaritmisk fordeling mellom 0,00001 og 0,01);
- miljøvarians σ_e^2 (uniform logaritmisk fordeling mellom 0,01 og 1);
- spredningsdistanse (gammafordeling med en uniform logaritmisk fordelt formparameter k mellom 0,1 og 10 og en uniform logaritmisk fordelt skaleringsparameter θ mellom $k/2$ og $50/k$);
- deteksjonsraten ϕ (uniform fordeling mellom 0 og 1);
- deteksjonsratens variabilitet σ_ϕ^2 i tid (uniform logaritmisk fordeling mellom 0,01 og 0,1).

Det ble antatt at all egenspredning skjer gjennom spredning av «nyfødte individer» (frø/sporer/unger). Tettheta i hver gridcelle ble dermed estimert som summen av (1) antall overlevende individer fra året før, (2) antall «nyfødte individer» (som forble i eller spredte seg til gridcellen fra andre gridceller) og (3) eventuelt antropogent nyintroduserte individer (jf. anhang A):

- 1) Overlevelsen ble modellert som en binomialfordelt prosess avhengig av den gjennomsnittlige tetthetsuavhengige overlevelsen; av tetthets-, klima- og den deterministiske miljøeffekten på overlevelse; og av miljøstokastisitet.
- 2) Fruktbarhet ble modellert som en poissonfordelt prosess avhengig av artens gjennomsnittlige fruktbarhet og tetthetseffekten. Spredninga til en gridcelle ble modellert som en binomialfordelt prosess avhengig av antall nye individer i kildecellen og den gammafordelte sannsynligheta for å forsure avstanden mellom kilde- og målcellen.
- 3) Nye introduksjoner ble modellert som en binomialfordelt prosess avhengig av introduksjonsraten og den menneskelige befolkningstettheta. Antall individer per innførsel ble randomisert, men i samme størrelsesorden som antall individer i den første introduksjonen.

Simuleringa resulterte per iterasjon i ett datasett med de «sanne» posisjonene til alle artens individer. I tillegg ble det generert ti datasett med observasjoner per «sant» forekomstdatasett. Observasjoner av arten ble modellert som en binomialfordelt prosess avhengig av deteksjonsraten, antall individer i gridcellen og menneskelige befolkningstetthet. Simuleringa ble avbrutt når år 2010 var nådd eller når datamengden ble for stor (mer enn 120 000 koloniserte gridceller). Nærmere detaljer om simuleringa er gitt i anhang A.

Det ene «sanne» og de ti observasjonsdatasettene ble så analysert med de ulike spredningsmodellene. Under denne modelleringa ble hver gridcelle behandla som én forekomst, dvs. flere observasjoner i samme gridcelle ble talt som én observasjon. Fordi ikke alle spredningsmodeller konvergente, er ikke de rapporterte stikkprøvestørrelsene helt identiske for de ulike modellene.

Analysen av modellestimatene basert på ulike deteksjonsrater måtte ta høyde for at de ti genererte observasjonsdatasettene ikke er uavhengige av hverandre og det underliggende «sanne» datasettet.

Disse analysene ble derfor gjennomført ved hjelp av blanda effektmodeller (*mixed effects models*, R-pakke `LME4`; Bates m.fl. 2011) med datasett som *random factor*. Signifikansnivåer i blanda effektmodeller ble beregnet via *likelihood ratio*-tester av modellen med og uten den respektive parameteren. Estimeringsfeil ble angitt som den dekadiske logaritmen av forholdet mellom estimatet fra observasjonsdatasettet og fra det «sanne» datasettet:

$$\varepsilon = \lg(\hat{v}_{\varphi=1} / \hat{v}_{\varphi=1}) \quad (1a)$$

For å få omregna denne estimeringsfeilen tilbake til en prosentvis feil av estimatet, setter man

$$f = 1 - 10^{\varepsilon} \quad (1b)$$

2.3 Etableringsmodeller

En bestands forventa levetid ($\bar{T}_{\text{ext}}$), median levetid ($\tilde{T}_{\text{ext}}$) og sannsynlighet p for utdøing innen tidsintervall Δt kan regnes om til hverandre etter de følgende ligningene:

$$p = 1 - e^{-\Delta t / \bar{T}_{\text{ext}}}, \quad (2a)$$

$$\bar{T}_{\text{ext}} = -\Delta t / \ln(1 - p), \quad (2b)$$

$$\tilde{T}_{\text{ext}} = \bar{T}_{\text{ext}} \cdot \ln(2), \quad (2c)$$

Den forventa levetida kan estimeres etter følgende ligning (Leigh 1981; Lande m.fl. 2003):

$$\bar{T}_{\text{ext}} = 2 \int_C^{N_0} s(x) \int_x^{\infty} \frac{1}{s(N)V(N)} dN dx, \quad (3a)$$

der

$$s(N) = e^{-2 \int_C^N M(x)/V(x) dx}, \quad (3b)$$

$$M(N) = (\lambda - 1)N \left[1 - \left(\frac{N}{K} \right)^{\theta} \right], \quad (3c)$$

$$V(N) = \sigma_d^2 N + \sigma_c^2 N^2 + 2\rho\sigma_c\sigma_{\ln K} \frac{\lambda-1}{K} N^3 + \left(e^{\sigma_{\ln K}^2} - 1 \right) \left(\frac{\lambda-1}{K} \right)^2 N^4 \quad (3d)$$

med C : terskelen for kvasiutdøing; K : bestandens bæreevne; $\lambda = e^r$: bestandens årlige vekstrate; N_0 : nåværende populasjonsstørrelse; ρ : korrelasjon mellom vekstraten og miljøstøyen; σ_d^2 : demografisk varians; σ_c^2 : miljøvariens; $\sigma_{\ln K}^2$: temporær varians i bæreevnen; θ : formen på tetthetsavhengigheta.

2.4 Spredningsmodeller

Vi har vurdert tre ulike måter å modellere spredning på, som vi heretter vil omtale som metode 1, metode 2 og metode 3:

1. Spredningsfronten defineres utelukkende på grunnlag av de observerte spredningsdistansene, dvs. av alle observasjonsstedenes avstand fra den første observasjonen av arten i Norge.
2. Spredningsfronten estimeres på grunnlag av tettheta på de observerte forekomstene, mer spesifikt som vendepunktet av en sigmoid tetthetskurve som strekker seg fra den første observasjonen og utover.
3. Antagelsen om én spredningsfront kan erstattes med en informasjonsteoretisk estimering av antall introduksjoner og den gjennomsnittlige spredningshastigheta ut fra hvert av introduksjonsstedene.

Metodene er forskjellige i hvordan spredningsfronten estimeres og de statistiske rammeverkene brukt. Innad i hver metode kan man i tillegg operere med flere ulike spredningsmodeller, som skiller seg i den nøyaktige definisjonen av spredningsfronten, i hvilke data som brukes i estimeringa m.m. (se resultatene). Metode 1 er beskrevet i detalj i *Forlaget* (Sæther m.fl. 2010:59–61) og lå til grunn for spredningshastighetene som ble estimert for de fire eksempelartene der.

Metode 2 regner om de observerte spredningsdistansene til tettheter, som det så tilpasses en sigmoid kurve til. Spredningsfronten defineres som denne kurvens vendepunkt. Tettheta angis som antall observasjoner i konsentriske sirkelringer med midtpunkt i den første observasjonen og med konstant avstand r_1 , som også er den innerste sirkelens radius. Disse tetthetene er poissonfordelt med forventning og varians

$$\Lambda = A_i \cdot K \cdot \Phi_i \cdot (1 - \tanh(2 \cdot b \cdot (r_i - v \cdot (t_i - t_0)))) \quad (4)$$

der A_i er en korrekturfaktor for sirkelringenes ulike areal; b er tetthetskurvens maksimale helning (dvs. i vendepunktet); K er antall artsobservasjoner i området som ligger bak spredningsfronten (korrigert for areal); Λ er poissonfordelingas parameter, som angir både forventningsverdi og varians; $\tanh$ er tangens hyperbolicus; r_i er en vektor med sirkelringenes radius; t_0 er tidspunktet (året) for artens introduksjon; t_i er en vektor med observasjonenes årstall; v er spredningshastigheta; $\Phi_i = 1 - (1 - \phi)^{t_i - t_0 - r_i/v}$ er en

korrekturfaktor som tar høyde for at sannsynligheta for å oppdage en bestand øker med bestandens alder; og ϕ er deteksjonsraten per bestand per år. Parameterne b , K , t_0 , v og ϕ kan så estimeres fra dataene ved hjelp av *maximum likelihood*.

Metode 3 bruker observasjonene for å estimere en sannsynlighetsfordeling for de årlige spredningsdistansene. Etter at en tetthetsfunksjon er tilpassa til det globale datasettet, blir flere modeller tilpassa som suksessivt fjerner den største gjenværende spredningsdistansen og erstatter denne med en antatt separat introduksjon. Modellene sammenlignes på grunnlag av informasjonsteoretiske mål (f.eks. Akaike's informasjonskriterium, AIC; jf. Akaike 1973; Burnham og Anderson 2002), og modelleringa avsluttes når antagelsen av ytterligere separate introduksjoner ikke forbedrer modellen. Denne metoden er ikke ferdigutvikla ennå, er derfor heller ikke uttesta og vil ikke bli berørt i resultatkapitlet. Metoden måtte nedprioriteres fordi den etter vår oppfatning uansett vil være til liten nytte i sammenheng med vurdering av fremmede arters invasjonspotensial (se drøftinga).

En annen mulig forbedring av spredningsmodellene – som er uavhengig av metoden som benyttes under estimeringa – er å droppe antakelsen om en lineær spredning med konstant hastighet. Modellen kan innenfor et gitt statistisk rammeverk spesifiseres til å estimere ikke-lineære spredninger. Brukes data fra et begrensa område (f.eks. fordi observasjonene er begrensa til forekomster innenfor Norges nasjonalgrenser), når spredninga nødvendigvis et tak hvis den foregår tilstrekkelig lenge. Tvinger man en lineær relasjon gjennom et slikt datasett, underestimerer man hastigheta som spredninga har skjedd med. Nærliggende modeller som tar høyde for et slikt tak, er avkappa, asymptotiske og sigmoide relasjoner (tilsvarende de kjente funksjonelle responsene av type 1–3 i furasjeringsøkologien). Disse krever estimeringa av ytterligere parametere fra dataene: Den maksimale spredningsdistansen forekommer i alle tre. Den sigmoide relasjonen har dessuten et vendepunkt, som må estimeres. Relasjonene kan enten spesifiseres på forhånd, men de kan også estimeres etter tur, hvorpå informasjonsteoretiske mål (f.eks. AIC) kan brukes for å identifisere den relasjonen som gir den beste modelltilpasninga til dataene.

3 Resultater

En formell endring av kriteriesettet består i at hvert av fremmedartskriteriene nå blir identifisert med én bokstav. Kriteriene A–C utgjør således invasjonaksen, kriteriene D–I effektaksen. Dette gjør det mulig å referere entydig til kriteriet som diskuteres, mens man tidligere måtte referere til betingelsene i kriteriesettet, som ikke hadde noen ensforma nummerering. Endringa forenkler bruken av kriteriesettet og fremhever dessuten parallellene mellom rødlista og fremmedartslista. Endringa har derimot ingen konsekvenser for selve klassifiseringa. Derfor diskuteres den ikke ytterligere.

3.1 Kriterium A: etableringssannsynlighet

Etableringssannsynligheta var i det opprinnelige kriteriesettet foreslått estimert via bestandsstørrelsen, dvs. antall individer av en fremmed art i Norge (tab. 1). Fra flere av ekspertgruppene ble denne definisjonen kritisert for å overestimere etableringssannsynligheta. Mange insektbestander vil f.eks. ha nådd bestandsstørrelser på flere tusen individer før de i det hele tatt har en realistisk sjanse for å bli oppdaga. Likevel kan slike bestander være lokale og så begrensa i sin utstrekning at allerede middels miljøvarians lett kan utslette bestanden. Lignende forhold gjelder for en del andre organismegrupper, slik at kriteriet i verste fall bare hadde fungert etter hensikten for terrestriske virveldyr. Definisjonen av etableringssannsynlighet basert på bestandsstørrelsen ble derfor forlatt.

Et konkret forslag til forbedring (S. Henriksen, pers. medd.) kobla antall individer opp mot antall bestander, slik at en fremmed art måtte overskride et visst antall individer og et visst antall koloniserte lokaliteter for å oppnå en gitt invasjonskategori. Også denne løsninga viste seg å være vanskelig å standardisere på tvers av taxa.

Populasjonslevetid som nytt kriterium. – Den nåværende løsninga (tab. 1) baserer seg på bestandens forventa levetid og er dermed en parallell til rødlistens E-kriterium (IUCN 2001; Kålås m.fl. 2010). Terskelverdiene ble også valgt for å gi et omtrentlig samsvar med rødlista: En fremmed art har et lite invasjonspotensial hvis den ifølge rødlistekriteriene kunne klassifiseres som «kritisk trua» (CR) i Norge; et begrensa invasjonspotensial tilsvarer en «sterkt trua» fremmed art (EN); og et moderat invasjonspotensial en «sårbar» fremmed art (VU). Forventa levetid er definert som det aritmetiske gjennomsnittet på sannsynlighetsfordelinga på bestandens levetid. Det kan regnes om til utdøingssannsynlighet per spesifisert tidsperiode (slik man opererer med i rødlistesammenheng; se lign. 2 og tab. 2).

Definisjonen av A-kriteriet gjennom populasjonslevetid ble umiddelbart bifalt av ekspertene. Likevel har det vist seg i etterkant at kriteriet ikke er uten problemer i praktisk bruk. Populasjonslevetid kan estimeres via levedyktighetsanalyser (Beissinger og McCollough 2002; Staples m.fl. 2005), som krever en god del kunnskap både om artens demografi og modellering. For mange av de vurderte artene foreligger ikke gode nok data som innmating i levedyktighetsanalyser, og tidsbegrensninger gjør det også vanskelig for ekspertene å først sette seg inn metoden og så gjennomføre analyser for hver art.

Tabell 2. Omregning av populasjonens levetid til utdøingssannsynlighet. Terskelverdiene for A-kriteriet er uttrykt i *forventa levetid* (aritmetisk gjennomsnitt over levetidenes sannsynlighetsfordeling). *Median levetid* er tida der det er 50 % sannsynlig at populasjonen har dødd ut (levetidas 50 %-kvantil). *Sannsynlighet for utdøing* innen et gitt tidsrom er målene som rødlista opererer med (50 % innen 10 år for CR; 20 % innen 20 år for EN; 10 % innen 100 år for VU). Verdiene kan enkelt regnes om til hverandre ved hjelp av denne tabellen.

Terskel	forventa levetid	median levetid	sannsynlighet for utdøing innen		
			10 år	20 år	100 år
1/2	10,00 år	6,93 år	63,21 %	86,47 %	99,99 %
2/3	50,00 år	34,66 år	18,13 %	32,97 %	86,47 %
3/4	1000,00 år	693,15 år	1,00 %	1,98 %	9,52 %

En mindre data- og tidkrevende måte å estimere populasjonslevetid på er mulig fordi det foreligger en numerisk løsning på den forventede populasjonslevetida (lign. 3). Bruk av denne ligninga trenger ingen forkunnskaper om selve metoden og krever ingen tidsserier med observasjonsdata. Metoden krever likevel mange parameterestimerer som innmating:

- den nåværende bestandsstørrelsen N_0 ,
- bestandens vekstrate $\lambda = e^r$,
- bestandens bæreevne K (bestandsstørrelsen der tetthetsreguleringa balanserer vekstraten),
- terskelen C for kvasiutdøing (bestandsstørrelsen der arten anses som utdødd),
- miljøvarians σ_e^2 (størrelsesordenen av miljøstokastisiteten),
- demografisk varians σ_d^2 (størrelsesordenen av demografisk stokastisitet)

og potensielt flere parametre som det vanligvis ikke vil foreligge estimerer for (f.eks. parameterne p , θ , $\sigma_{\ln K}^2$ i lign. 3; disse vil i fravær av bedre estimerer settes til 1 resp. 0).

Som et verktøy til ekspertene har en av oss utvikla et program som implementerer ligning 3, dvs. som estimerer populasjonslevetida ut fra de nevnte parameterne (Sandvik 2011). Selv med dette verktøyet viste det seg vanskelig å få pålitelige estimerer for innmatingsparameterne av enkelte organismegrupper. Vi lette derfor etter forenklinger av metodikken langs tre ulike veier: (1) estimering av miljøstokastisiteten ut fra hyppigheta av «katastrofale hendelser»; (2) uttesting av følsomheta av algoritmen for variasjon i innmatingsparameterne; og (3) etablering av «sjablonger» for enkelte organismegrupper eller livshistoriestrategier.

1) Katastrofer som substitutt for miljøstokastisitet. – Skyldes miljøvariansen utelukkende enkeltstående katastrofeår, kan vekstraten og miljøvariansen estimeres etter katastrofenes hyppighet og omfang. Katastrofale hendelser defineres her som enkelt-hendelser der en uvanlig høy andel av populasjonen dør gjennom en felles miljøpåvirkning (f.eks. frost, brann, tørke dvs.). Ved arter som bare er representert med én eller få bestander i et avgrensa område, er en slik situasjon avgjørende for deres etableringssuksess. Det er i så fall potensielt tilstrekkelig med én katastrofal enkelthendelse (f.eks. en uvanlig kald vinter) for at hele arten forsvinner fra Norge, uansett hvor mange individer bestanden bestod av. Hvis man antar at miljøvariansen i sin helhet er forårsaka

av slike katastrofale hendelser, kan vekstraten og miljøvariansen beregnes gjennom følgende ligninger:

$$\lambda' = \lambda(1-p)^{n/50}, \quad (5a)$$

$$\sigma_e^2 = \frac{n}{49} p^2 \lambda^2 \left(1 - \frac{n}{50}\right). \quad (5b)$$

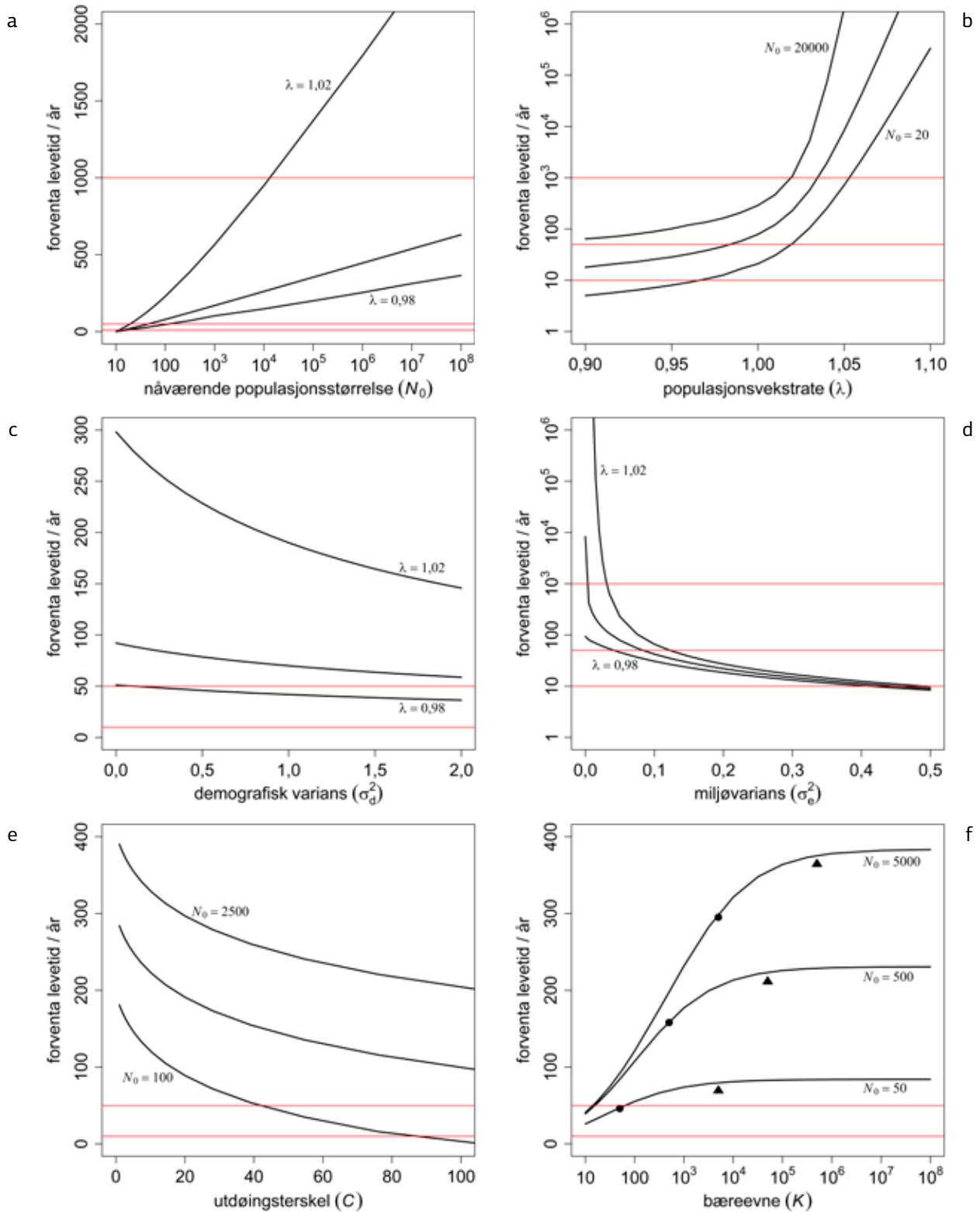
der λ er populasjonsvekstraten i et normalår, n er det gjennomsnittlige eller forventede antallet år med uvanlig høy dødelighet i løpet av et 50-års-tidsrom, og p er andelen av populasjonen som dør i et katastrofeår utover vanlig dødelighet (se anhang A for avledninga). Fordi 50 år ble brukt som referansetidsrom for økologiske effekter av fremmede arter, var det naturlig å arbeide med et 50-års-perspektiv også i denne sammenheng.

2) Følsomhet for variasjon i parameterne. – Ved å variere innmatingsverdiene i algoritmen for estimering av levetid (lign. 3; Leigh 1981; Sandvik 2011) kunne vi synliggjøre følsomheta av estimatet for de ulike parameterne. Resultatene illustreres av figur 4 og innebærer at den forventede levetida

- øker med økende populasjonsstørrelse,
- øker sterkt med økende populasjonsvekstrate,
- synker svakt med økende demografisk varians,
- synker sterkt med økende miljøvarians,
- synker svakt med økende utdøingsterskel og
- øker svakt med økende bæreevne.

Effekten av utdøingsterskel og bæreevne er nokså uproblematisk, siden de nøyaktige parameterverdiene har liten effekt. Det er her altså tilstrekkelig å angi størrelsesordenen. I de fleste tilfeller er det realistisk at utdøingsterskelen er større enn null. Hvis parameteren utelates, settes den i programmet til 10. Den kan tenkes å være både lavere (helt ned til 1 f.eks. i arter med vegetativ formering) og større (f.eks. ved sterke Allee-effekter). Denne kunnskapen er, spesielt med den lave påkrevde nøyaktighetsnivået, lett tilgjengelig.

Antas bæreevnen å være minst 100 ganger populasjonsstørrelsen (pilspissene i fig. 4f), har også dens nøyaktige verdi liten betydning. Prikkene i figur 4f markerer situasjoner med $K = N_0$. I de fleste tilfeller vil det være tilstrekkelig å vite om K er mye større enn C , og vil i så fall ha en neglisjerbar effekt på bestandens levetid.



Figur 4. Følsomhet av den estimerte levetida for variasjonen i de ulike parameterne. Parameterne er vist på x-aksen, forventa levetid på y-aksen. Merk at noen av x- og y-aksene er logaritmiske (basis 10). Røde linjer markerer terskelverdiene for A-kriteriet. (a) Populasjonsstørrelse, vist for tre ulike populasjonsvekstrater ($\lambda = 0,98; 1,00; 1,02$; andre parametre: $\sigma_d^2 = 0,5$; $\sigma_e^2 = 0,05$; $C = 10$; $K = 100 N_0$). (b) Populasjonsvekstrate (λ), vist for tre ulike populasjonsstørrelser ($N_0 = 20; 100; 20\,000$; andre parametre: $\sigma_d^2 = 0,5$; $\sigma_e^2 = 0,05$; $C = 10$; $K = 100 N_0$). (c) Demografisk varians, vist for tre ulike vekstrater ($\lambda = 0,98; 1,00; 1,02$; andre parametre: $N_0 = 100$; $\sigma_e^2 = 0,05$; $C = 10$; $K = 10\,000$). (d) Miljøvariens, vist for tre ulike vekstrater ($\lambda = 0,98; 1,00; 1,02$; andre parametre: $N_0 = 100$; $\sigma_d^2 = 0,5$; $C = 10$; $K = 100\,000$). (e) Utdøingsterskel, vist for tre ulike populasjonsstørrelser ($N_0 = 100; 500; 2500$; andre parametre: $\lambda = 1,01$; $\sigma_d^2 = 0,5$; $\sigma_e^2 = 0,05$; $C = 10$; $K = 100 N_0$). (f) Bæreevne, vist for tre ulike populasjonsstørrelser ($N_0 = 50; 500; 5000$; andre parametre: $\lambda = 1,01$; $\sigma_d^2 = 0,5$; $\sigma_e^2 = 0,05$; $C = 10$).

Demografisk varians har en liten effekt på resultatet ved store populasjonsstørrelser. Problemet ligger her mer i at det for mange grupper ikke foreligger adskilte estimater for demografisk og miljøvarians. Den demografiske variansen er den delen av den temporære variansen som skyldes variasjonen i individenes fitness [$\sigma_d^2 = \text{Var}(w) = \frac{1}{N-1} \sum_{i=1}^N (w_i - \mu)^2$, der μ er det gjennomsnittlige antall overlevende avkom per individ]. Slike verdier er tilgjengelig i faglitteraturen f.eks. i form av oversikter over variasjonen i livstidsreproduksjonssuksessen (f.eks. Clutton-Brock 1988), men denne litteraturen er ikke alltid enkel å finne. En test i ISI-databasen viste i hvert fall at «demografisk varians» er et lite egne søkeord, siden det bare leder frem til relativt få og teoretiske artikler. Artiklene som inneholder den nødvendige empiriske informasjonen, bruker som oftest andre og svært varierende nøkkelord, slik at denne litteraturen kan være vanskelig å finne frem til for eksperter som ikke er fortrolig med den fra før. Miljøvarians kan på sin side ha stor effekt på populasjonslevetid spesielt når den er liten. Jo større den er, desto mindre rolle spiller nøyaktigheta i angivelsen (fig. 4).

Enkeltparameteren med størst betydning er uten tvil bestandens vekstrate. I nærheten av bestandskonstans ($\lambda = 1$) gir allerede små endringer i λ store utslag på levetida. Ved høye vekstrater vil arter gjerne ha veldig store levetider, nesten upåvirka av de andre parameterne.

3) *Sjablonger*. – I fravær av data for en art i Norge anbefaler Forslaget (Sæther m.fl. 2010) og Veilederen (Skjelseth 2011) å bruke tilgjengelige data for arten fra (1) andre land med lignende klima, (2) andre land med ulikt klima eller (3) beslektet art med lignende demografi og livshistorie (i prioritert rekkefølge). Med tanke på at det for flere av parameterne er tilstrekkelig å angi størrelsesordenen, kan dette være en løsning for mange arter. I denne sammenhengen dukka spørsmålet opp om det lar seg gjøre å sette opp «sjablonger» for bestemte organismegrupper. Programets standardverdier ($\sigma_d^2 = 0,5$; $\sigma_e^2 = 0,05$; $C = 10$; $K = 100$) kan ses på som en slik sjablong for landlevende virveldyr (jf. Lande m.fl. 2003), men vil kunne være veldig misvisende for andre taxa. Man kunne tenke seg tilsvarende sett med parameterverdier f.eks. for ettårige planter, trær, jordfauna o.l. Et forsøk ble gjort for å etablere slike sjablonger for dekkfrøa planter.

En forespørsel hos en rekke fagpersoner resulterte i en hjelpsom tilbakemelding fra M. Crawley (pers. medd.), som kunne rapportere estimater for sju arter

av ettårige planter (tab. 3). Ulike verdier i litteraturen var sammenlignbare med disse estimatene (Watkinson m.fl. 2000; Norton m.fl. 2005; Venable 2007). Disse tallene tilsier at ettårige planter («ugress») vil ha en høy levetid ($\bar{T}_{\text{ext}} \gg 1000$ år) nesten uansett. Selv om man kombinerer utvalgets laveste vekstrate med den høyeste variansen og ellers veldig konservative parameteranslag, estimeres bestandens levetid ifølge ligning 3 til $\bar{T}_{\text{ext}}$ ($N_0 = 100$, $\lambda = 14$, $\sigma_d^2 = 7000$, $\sigma_e^2 = 1$, $C = 2$, $K = 200$) = 3642 år. Kombinert med observasjonen at det for mange karplanter er en vanlig situasjon at arter, når de først oppdages, allerede forekommer på hundrevis av lokaliteter med totalt minst titusenvis av eksemplarer (R. Elven pers. medd.), tilsier dette at miljøstokastisiteten ikke kan tenkes å være høy nok til å presse levetida under 1000 år. En «sjablong» for ettårige planter vil altså plassere levetida i den høyeste av kriteriets kategorier (dvs. 4) med mindre særlige forhold tilsier noe annet. Det har ikke vært mulig innenfor prosjektets rammer å finne nok data til sjablonger for andre taxa.

Andre måter å anslå populasjonslevetid på. – Ekspertgruppen som har vurdert fremmede karplanter, har utforska noen andre måter å anslå invasjonspotensialet på. Med utgangspunkt i en metode som ble utvikla for arter i tilbakegang (Skarpaas og Stabbetorp 2011), har ekspertene prøvd om metoden også kunne brukes eller tilpasses til estimeringa av fremmede arters populasjonsparametere. Metoden estimerer i utgangspunktet bl.a. en parameter μ som

Tabell 3. Gjennomsnitt og temporær varians av vekst-raten (λ) for et utvalg av ettårige karplanter, estimert over et tidsrom på 5 år (M. Crawley pers. medd.).

Art	λ	s^2
Dvergsmyle (<i>Aira praecox</i>)	40,72	2415
Vårskrinneblom (<i>Arabidopsis thaliana</i>)	48,87	7058
Veiarve (<i>Cerastium glomeratum</i>)	33,10	4377
Vårublom (<i>Erophila verna</i>)	27,06	1866
Perleforglemmegei (<i>Myosotis discolor</i>)	20,69	1482
Dvergfugleklo (<i>Ornithopus perpusillus</i>)	14,48	965
Bakkeveronika (<i>Veronica arvensis</i>)	34,09	5871

angir vekstraten av en arts forekomstareal. Arbeidsbetegnelsen for μ er så langt «fortetning», men måler økninga i koloniserte gridceller helt uavhengig av deres absolutte eller relative beliggenhet. En høy μ kan altså skyldes en økning av utbredelsesområdet, en økende spredning innenfor et konstant utbredelsesområde eller alle kombinasjoner av disse prosessene.

Forekomstareal kan under mange betingelser antas å være sterkt korrelert med artens levetid i Norge. Metoden kan imidlertid også brukes til å estimere forventa bestandslevetid eller utdøingssannsynlighet direkte (Skarpaas 2012). Slik metoden er implementert så langt, antar den eksponentiell bestandsvekst. Det resulterer i at de fleste populasjoner (dvs. så sant populasjonsvekstraten er positiv) ifølge modellen har en viss sannsynlighet for en uendelig levetid. Under slike forhold blir forventa levetid et meningsløst mål, siden et aritmetisk gjennomsnitt av en fordeling som inneholder uendelig, også er uendelig.

Derimot kan modellen altså brukes til å anslå artenes utdøingssannsynlighet innen en spesifisert tidsperiode (f.eks. 10 eller 20 år). Denne kan så ved hjelp av tabell 2 omregnes til forventa levetid, og gjør det dermed mulig å bruke A-kriteriet også for arter der innmatingsparameterne for ligning 3 er tvilsomme eller utilgjengelige.

Metoden er dessuten implementert slik at den også estimerer en observerbarhet k med utgangspunkt i forholdet mellom belegg og krysslistedata (Skarpaas og Stabbetorp 2011; Skarpaas 2012). Man kan dermed innenfor visse grenser korrigere for variasjoner i deteksjonsraten.

3.2 Kriterium B: spredningshastighet – metode 1

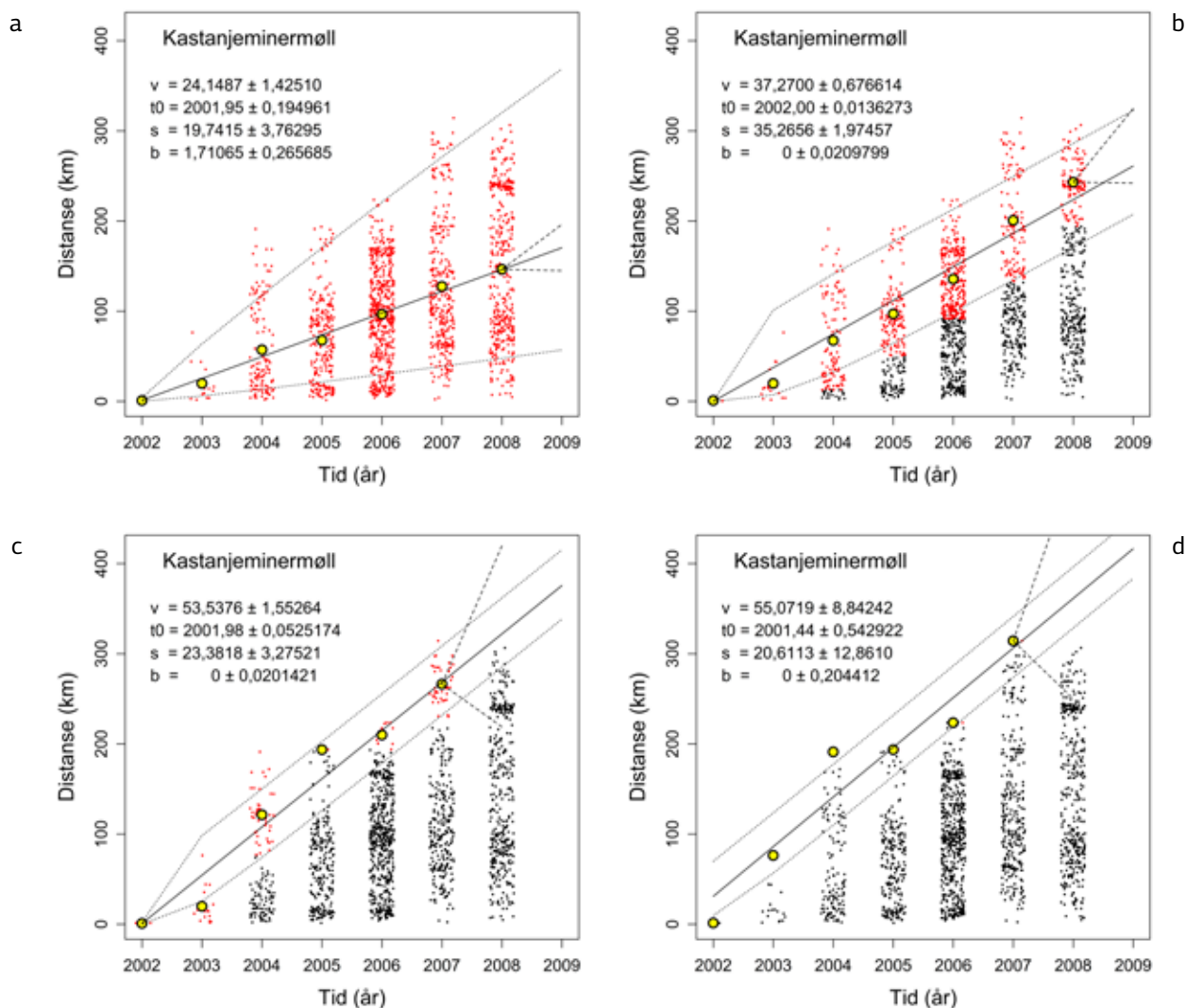
Spredningsestimatene for de fire eksempelartene i Forslaget har vært basert på metode 1 og på antagelsen om «at alle observerte distanser $z_1, z_2, \dots, z_n$ er uavhengige fordelte med forventning lik $E(z) = v(t - t_0)$ » (Sæther m.fl. 2010:61; heretter omtalt som «modell 1.1»). Spredningsfrontens plassering ble mao. definert som *gjennomsnittet av alle nye observasjoner i et gitt år*. Denne antagelsen forutsetter altså at bare nye observasjoner blir rapportert. Den var sannsynligvis oppfylt for bl.a. harlekinmariehøna, der datasettet bestod av observasjoner fra interesserte amatører i England, som var blitt bedt om å rapportere den første observasjonen av arten på hjemstedet sitt. Enhver rapportert observasjon

kan dermed betraktes som et estimat av den underliggende (men ukjente) spredningsfrontens sanne lokalisering. Denne antagelsen forutsetter imidlertid at observatørene aktivt holder utkikk etter arten når fronten nærmer seg og – like viktig – at de slutter å rapportere når fronten har passert. Hvis disse betingelsene ikke er oppfylt, hvis observatørene altså ikke gjør noe faktisk forsøk på å estimere en spredningsfront, vil gjennomsnittet av alle nye observasjoner være et villedende mål på spredningsfrontens posisjon. Spesielt når kartlegginga ikke benytter seg av et rutenett (*grid*) av koloniserte og ukoloniserte celler, er det til enhver tid potensielt ubegrensa mange urapporterte funn også bak spredningsfronten. Rapportering av disse vil da nødvendigvis trekke ned gjennomsnittet. Å definere spredningsfronten som gjennomsnitt av alle observasjoner vil dermed *underestimere den reelle spredningshastigheta*, i verste fall – nemlig om rapporteringsfrekvensen forblir konstant også etter at fronten har passert – *med mer enn faktor 2*.

Mange av datasettene som er tilgjengelig for funn av fremmede arter, omfatter riktignok artens «første observasjon» på stedet, men har ikke blitt samla inn med det formål å estimere noen spredningsfront. Modell 1.1 er i så fall en svært misvisende definisjon på spredningsfronten. Vi har derfor som et første skritt utvikla noen alternative definisjoner på spredningsfront. Disse går på å definere spredningsfronten som

- 1.1 gjennomsnittet for samtlige rapporterte distanser,
- 1.2 gjennomsnittet for alle distanser som er større enn tidligere års estimerte spredningsfront,
- 1.3 gjennomsnittet for alle distanser som er større enn maksimalverdien for tidligere års observerte spredningsdistanser, eller
- 1.4 maksimalverdien av alle distanser som er større enn maksimalverdien for tidligere års observerte spredningsdistanser.

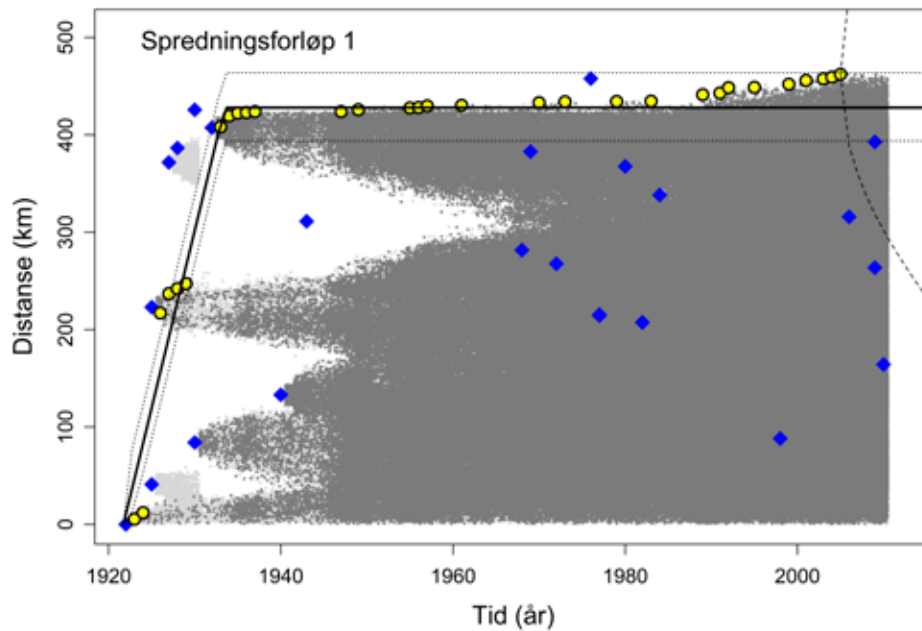
Modell 1.1 er altså den opprinnelige. Modellene 1.2, 1.3 og 1.4 benytter det samme statistiske rammerverket og skiller seg utelukkende i *definisjonen* av spredningsfronten, ikke i måten å estimere den på. Fra modell 1.1 til 1.4 minker avstanden mellom den antatte spredningsfronten og de ytterste enkeltobservasjonene, samtidig som estimeringsgrunnlaget (dvs. antall observasjoner som faktisk inngår i estimeringa) også minker (fig. 5). De ulike modellene og relasjonene er implementert i et program som ble stilt ekspertene til rådighet (Sandvik og Tufto 2011).



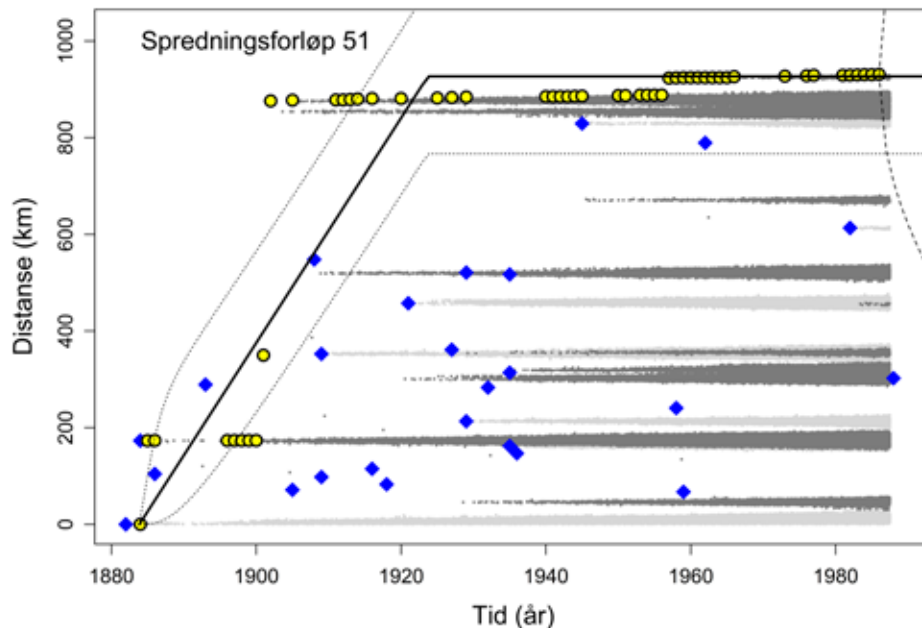
Figur 5. Ulike måter å definere spredningsfronten på i sammenheng med spredningsmodell 1. Forskjellen mellom de fire definisjonene er illustrert med et datasett på spredning av kastanjeminermøll i England. Små svarte prikker: observasjoner som ignoreres under estimeringa av spredningsfronten; små røde prikker: observasjoner som inngår i estimeringa av spredningsfronten; store gule prikker: gjennomsnittet av de røde prikkene, dvs. den estimerte spredningsfronten i et gitt år. Heltrukket linje: estimert spredningsforløp ifølge modell 1 (spredningshastigheta v estimeres som linjens stigningstall og er angitt med standardfeil i hvert panel). Punktert linje: konfidensintervaller.

Resultater fra simuleringa. – Simuleringene kan ikke gi allmenngyldige resultater, siden de er bygga på en rekke eks- og implisitte antakelser som kan, men ikke trenger å være sammenfallende med hvordan reelle invasjoner foregår. En visuell inspeksjon av simuleringenes utmating viser imidlertid at simuleringene klarte å gjenskape en rekke realistiske trekk ved invasjoner. Med det første spredningsforløpet som eksempel (fig. 6) kan man se at:

- spredninga skjer gradvis fra etablerte lokaliteter, med forekomstarealer som etter hvert smelter sammen til et sammenhengende område;
- noen introduksjoner resulterte ikke i etableringer, dvs. døde ut før de fikk spredt seg;
- effekten av miljøvarians blir tydelig av at flere lokale bestander døde ut i 1931;
- effekten av en klimatisk utbredelsesgrense blir synlig ved at spredningsdistansen når et tak ved rundt 420 km.



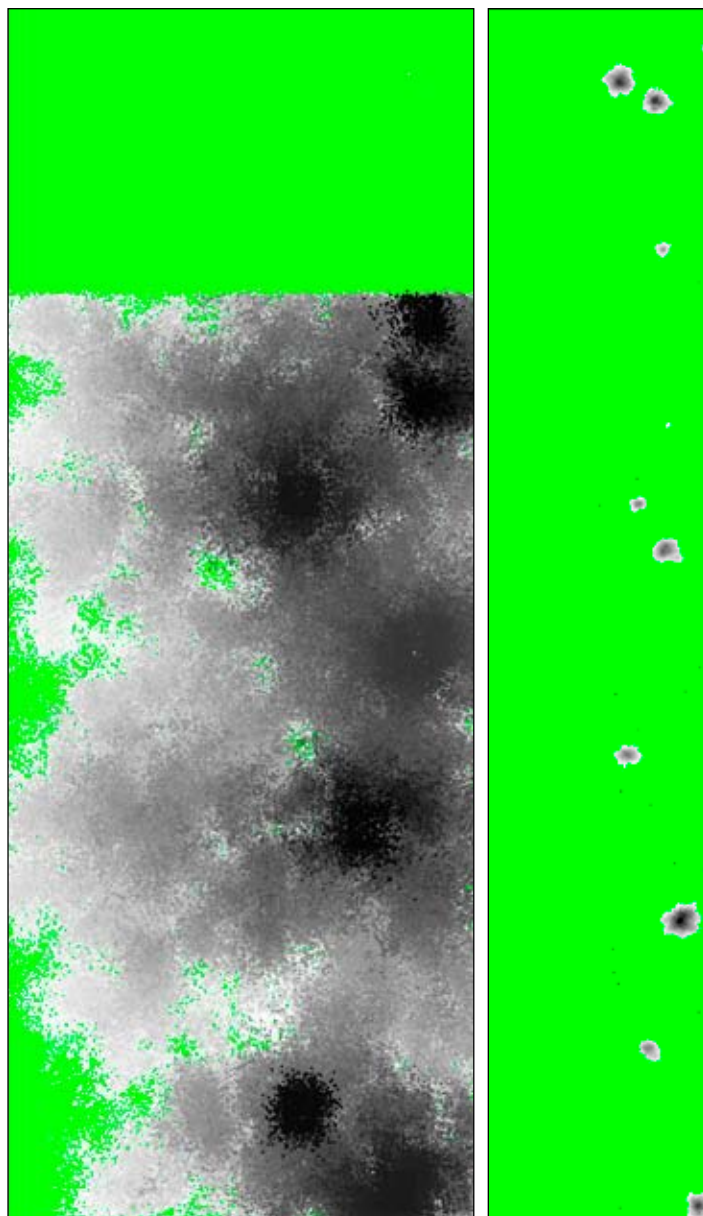
Figur 6. Modellering av et simulert spredningsforløp. Spredninga er vist som avstanden av nye forekomster fra den første forekomsten i landet. Fordi spredninga ble simulert, er alle «sanne» forekomstene kjente; disse er gjengitt med lysgrå prikker. Oppdaga forekomster er markert med mørkegrå prikker. Blå ruter er introduksjoner av arten. Gule sirkler er spredningsfronten i et gitt år, estimert med metode 1.3. Den svarte linjen er den beste spredningsmodellen basert på en avkappa relasjon (med konfidensintervaller).



Figur 7. Modellering av et annet simulert spredningsforløp. Se figur 6 for forklaringer.

Andre simuleringer resulterte i svært forskjellige spredningsforløp. Arten i figur 7 har veldig begrensa egenspredning, men klarer likevel å etablere en rekke lokale bestander. Figurene 6 og 7 gjengir bare et

éndimensjonalt bilde av spredninga (dvs. bare avstanden fra første introduksjon). Figur 8 viser de samme spredningene i to dimensjoner, mens tidsaspektet er gjengitt gjennom ulike gråsjatteringer.

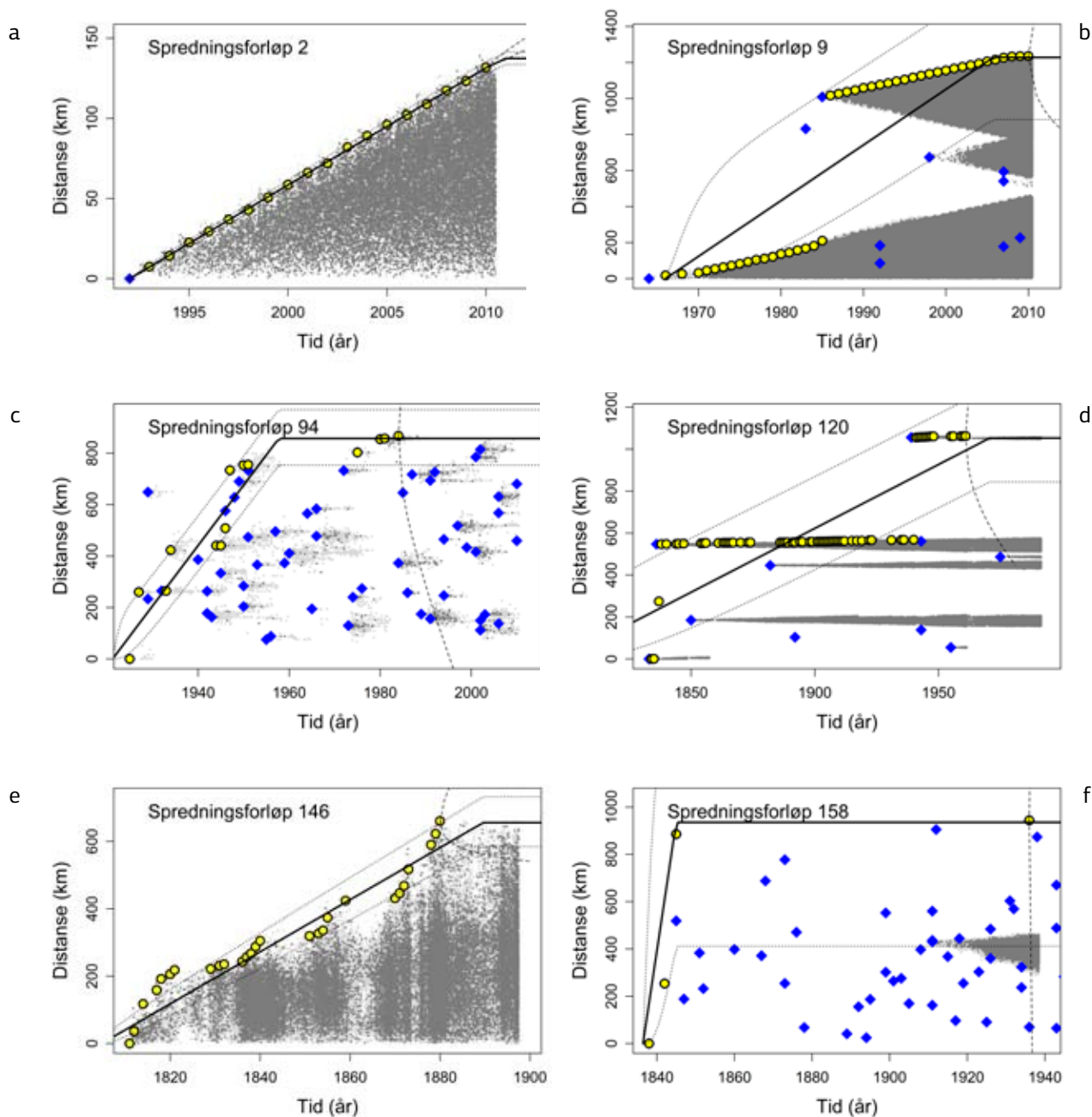


Figur 8. Utbredelseskart for de simulerte spredningsforløpene fra figurene 6 (t.v.) og 7 (t.h.). Rektangelet fremstiller et skjematisert Norge, grønt areal er norsk natur som ikke er kolonisert av den fremmede arten. Kolonisert areal er mørkere jo eldre forekomsten er (svart for den første forekomsten, hvit for de nyeste). Illustrasjonen til venstre viser bare «Sør-Norge» (siden arten har en tydelig utprega klimatisk nordgrense), illustrasjonen til høyre viser hele «Norge».

Den estimerte spredningshastigheta tilsvarer brattgheta til den skrå delen av den svarte linja. Man ser at spredningshastigheta i de to eksemplene (fig. 6 og 7) er mye større enn egenspredninga. Den lykkes derimot nokså godt i å fange opp hastigheta som arten øker sitt utbredelsesområde i Norge med.

Flere utmatninger er gjengitt i figur 9. Her ser man at også arter med bare én innførsel (fig. 9a,e) og arter med mange separate introduksjoner og lav

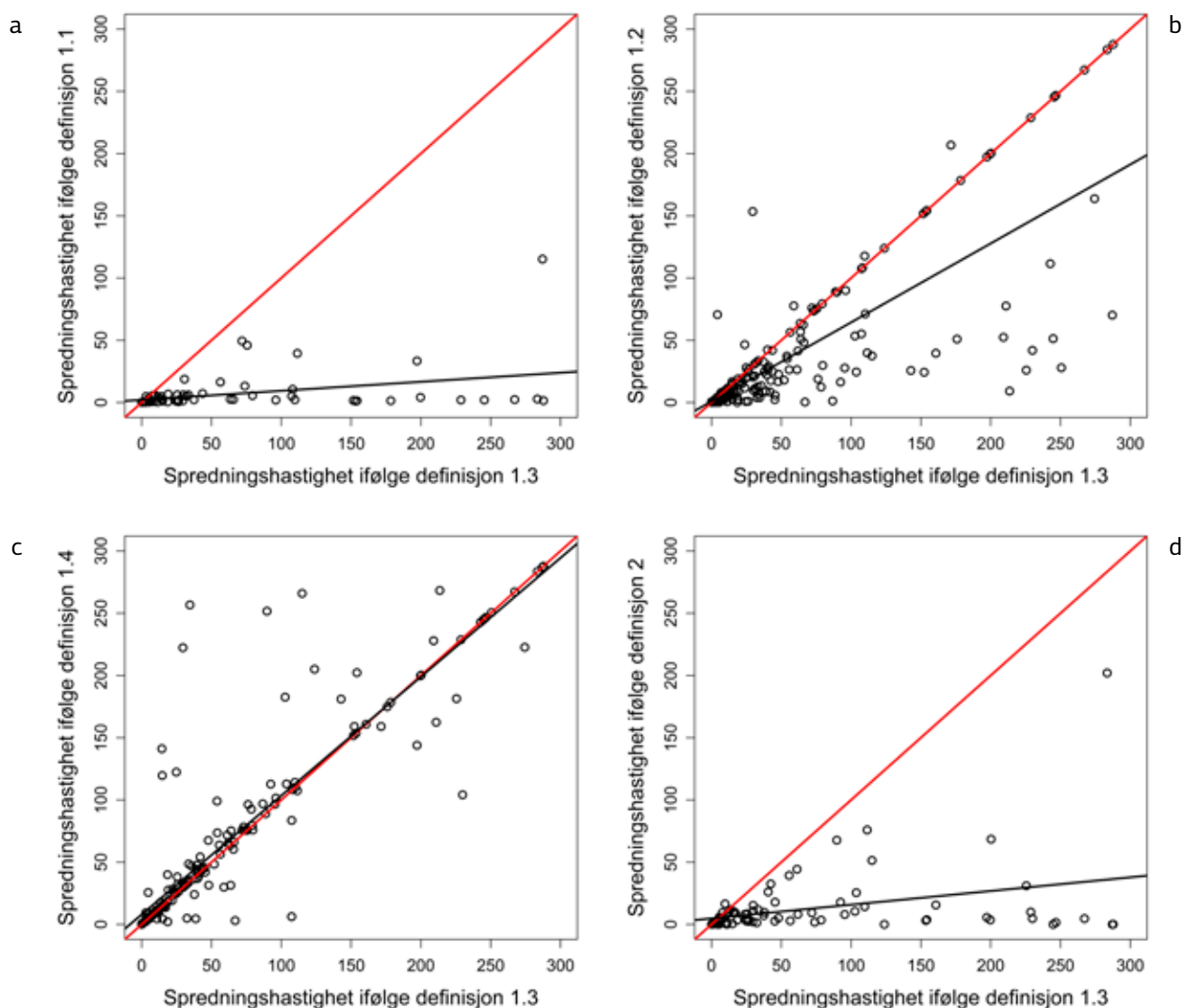
etableringssuksess (fig. 9c,f) er eksemplifisert. Spredningshastigheta som estimeres i de førstnevnte eksemplene (fig. 9a,e) er altså her lik evnen til egenspredning. Mens deteksjonsraten er nokså konstant i noen simuleringer (f.eks. fig. 9a), er den svært variabel i andre (fig. 9e). En komplett oversikt over de resterende spredningsforløpene er gjengitt i anhang B.



Figur 9. Modellering av et ytterligere seks simulerte spredningsforløp. Se figur 6 for forklaringer.

Disse simulerte invasjonssatasettene ble brukt til å teste de ulike spredningsmodellene. Hvert datasett ble modellert med de ulike fire definisjonene på spredningsfront, slik at resultatene kan sammenlignes direkte (fig. 10). Hastighetsestimatene er sterkt korrelert på tvers av definisjonene (tab. 4). Som forventet øker den estimerte spredningshastighet fra definisjon 1.1 via 1.2 til 1.3. Definisjonene 1.3 og 1.4 resulterer i nokså like hastighetsestimater.

Fordi datagrunnlaget som brukes under estimering, også er forskjellig ifølge de fire definisjonene, får estimatene noe ulike konfidensintervaller. Variasjonskoeffisientene på spredningshastighets estimerer er $13,2 \pm 2,2$ for definisjon 1.1; $2,6 \pm 0,7$ for 1.2; $1,5 \pm 0,5$ for 1.3; og $5,3 \pm 1,6$ for 1.4. Ut fra disse resultatene ser definisjon 1.3 ut som et bra kompromiss for denne type data: Den underestimerer ikke spredningshastigheten (som 1.1 og 1.2) og har den laveste variasjonskoeffisienten.



Figur 10. Relasjonen mellom spredningshastighetene som ble estimert fra simulerte invasionsdatasett på grunnlag av ulike definisjoner av spredningsfronten. Definisjon 1.3 ble brukt som sammenligningsgrunnlag. Den røde linja viser en perfekt korrelasjon (stigningstall 1), den svarte linja er den observerte regresjonslinjen. Hvert punkt er spredningshastighetene estimert fra det samme datasettet, men ulike definisjoner på spredningsfront. Definisjon 1.1 og 1.2 leverer betraktelige lavere estimater enn definisjon 1.3 og 1.4 (Se tab. 4 for statistikken.)

Evaluerings av definisjonene har så langt vært basert på innbyrdes sammenligninger. Det trengs imidlertid også en test basert på et eksternt kriterium, dvs. på et mål på hvor godt modellene faktisk fanger opp spredningspotensialet til ulike arter. Vi har valgt økninga i artens utbredelsesområde som et slikt eksternt kriterium. Utbredelsesområdet defineres som den minimale konvekse polygonen som omgir samtlige enkeltforekomster. Vi har i testinga valgt en forenkla definisjon, som er en rektangulær utbredelse gjennom forekomstenes ytterpunkter. Enkeltstående pionerkolonier representerer ikke

noen stor påvirkning av steden natur hvis de dør ut etter kort tid, og vi har derfor satt en minstetid på ti års populasjonslevetid som terskel. Utbredelsesområdet i et gitt år ble altså definert som det minste rektangelet som kunne tegnes rundt forekomstene i dette og de ni etterfølgende årene. Denne definisjonen ekskluderer dermed ikke-etablerte og efemere bestander. Målet som ble brukt for å representere invasjonspotensialet var så den bratteste årlige økninga i dette utbredelsesområdet som ble observert over en femårsperiode eller mer.

Tabell 4. Relasjonen mellom spredningshastighetene som ble estimert fra simulerte invasionsdatasett på grunnlag av ulike definisjoner av spredningsfronten (jf. fig. 5 og 10). Definisjon 1.3 ble brukt som sammenligningsgrunnlag. Estimat og signifikans er angitt for regresjonslinjens y-skjæringspunkt og stigningstall. For det sistnevnte er også angitt om stigninga er forskjellig fra 1 (de røde linjene i fig. 10). Modellene er basert på avkappa relasjoner.

Definisjon på spredningsfront	n	y-skjæringspunkt		Stigningstall (b)		
		estimat	p	estimat	p (b > 0)	p (b ≠ 1)
1.1	60	2,6 ± 2,7	0,34	0,07 ± 0,02	0,0033	<< 10 ⁻¹²
1.2	146	2,4 ± 4,0	0,56	0,68 ± 0,04	<< 10 ⁻¹²	< 10 ⁻¹²
1.4	147	7,0 ± 3,8	0,068	0,94 ± 0,04	<< 10 ⁻¹²	0,13
2	72	2,7 ± 3,8	0,48	0,11 ± 0,03	0,0010	<< 10 ⁻¹²

De fleste spredningsmodeller og frontdefinisjoner var høyt korrelert med denne økningen i utbredelsesområde (tab. 5). Den beste definisjonen på spredningsfront ifølge både r^2 og AIC var 1.3, som forklarte 30 % av variasjonen i utbredelsesområders økning.

Blant de ulike funksjonelle relasjonene var den lineære og den avkappa omtrent like høyt korrelert med økningen i utbredelsesområdet (begge forklarte 30 % av variansen og hadde sammenlignbar AIC). Den asymptotiske og spesielt den sigmoide relasjonen gjorde noe dårligere bruk av dataene. Dette står i kontrast til hvilken relasjon som oftest blir valgt i en automatisert prosedyre: Tilpasser man alle fire modeller, og velger den som gir den beste modelltilpasning, var dette i 21 % av tilfellene

den lineære, i 16 % den avkappa, i 17 % den asymptotiske og i hele 46 % av tilfellene den sigmoide. Den sigmoide relasjonen gir altså ofte den beste tilpasninga til ett konkret datasett, men er på tvers av datasett den relasjonen som minst gjenspeiler økningen i utbredelsesareal. Grunnen er antagelig at det skjer en viss overtilpasning: Med flest estimerbare parametere er den sigmoide relasjonen den mest fleksible; samtidig tilpasses relasjonen til et støyet datasett, og det er ikke gitt at den isolert sett beste modelltilpasninga også er den som fanger opp den underliggende prosessen. I utgangspunktet er det lite som tilsier at man kan forvente en sigmoid relasjon i invasionsprosesser.

Tabell 5. Korrelasjon mellom økningen i utbredelsesområde og spredningshastighetene som ble estimert ifølge ulike modeller og antagelser. Modellene kan sammenlignes på grunnlag av den forklarte variansen eller Aikaies informasjonskriterium (lave Δ AIC-verdier uttrykker gode modeller). Samtlige modeller med Δ AIC < 20 var høyt signifikante ($t > 6$, $p < 10^{-7}$). Lineære relasjoner ble brukt for de ulike definisjoner på spredningsfronten; definisjon 1.3 ble brukt for de ulike relasjonene. Alle hastighetene ble kvadratrotransformert før analysen.

Definisjon på spredningsfront eller relasjonstype	n	r^2	Δ AIC
1.1	64	0,002	37,40
1.2	149	0,209	18,38
1.3	149	0,301	0,00
1.4	149	0,206	19,05
2	74	0,044	32,47
lineær	149	0,301	0,00
avkappa	149	0,300	0,31
asymptotisk	149	0,282	4,03
sigmoid	149	0,263	7,82

En ytterligere testmulighet som gjør bruk av de simulerte spredningsprosessene, er å se hvilke parametere som forklarer variasjonen i spredningshastighet. Det er introduksjonshyppigheta som har størst betydning i å predikere spredningshastigheta, etterfulgt av spredningsdistanse og populasjonsvekstraten (tab. 6). Dette er betryggende, siden det er nettopp disse parameterne som ville forventes å være viktigst. De resterende parameterne viste seg å være uten betydning for spredningshastigheta.

Funnene er nokså like uavhengig av om den lineære eller den avkappa relasjonen brukes, med unntak av at beliggenheta av en klimatisk utbredelsesgrense har en marginal effekt på spredningshastigheta ifølge den lineære relasjonen (tab. 6). Denne effekten er et artefakt og illustrerer fordelene med den

avkappa relasjonen: Arter med en klimatisk utbredelsesgrense vil raskere nå sitt tak for utbredelse. En modell som ignorerer at spredninga opphører når dette taket er nådd, underestimerer hastigheta.

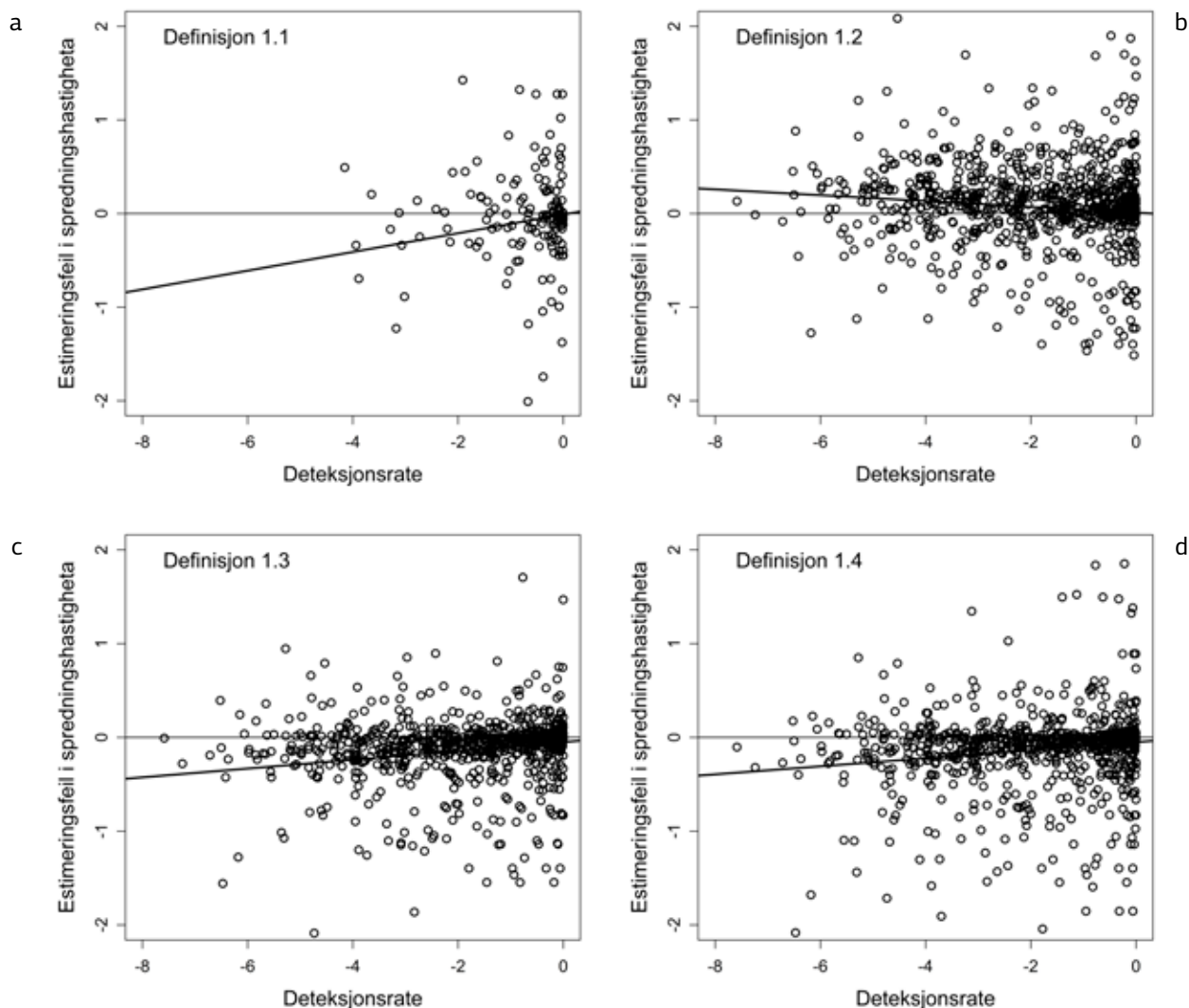
Til slutt kan man inspisere effekten av deteksjonsraten på den estimerte spredningshastigheta. Under definisjonene 1.1, 1.3 og 1.4 blir spredningshastigheta systematisk underestimert jo lavere deteksjonsraten er (tab. 7, fig. 11). Definisjon 1.2 overestimerer derimot spredningshastigheta ved lave deteksjonsrater. Størrelsesordenen for estimeringsfeilen er akseptabel for definisjonene 1.2, 1.3 og 1.4, der en tidobling av deteksjonsraten i gjennomsnitt vil føre til en forbedring av estimatet på rundt 10 % eller mindre. For definisjon 1.1 ligger gevinsten ved en tidobling av deteksjonsraten derimot på over 25 %.

Tabell 6. Faktorer som forklarer variasjon i spredningshastigheta, basert på de «sanne» simulerte spredningsdataene. Faktorene som ble testa, var parameterne som ble brukt under simuleringa. Modellegenskapene (F-verdi og forklart varians) er angitt i halvfeit snitt. Parameterstatistikken (t-verdi og signifikans) i normal snitt. Alle modeller ble basert på modell 1.3.

Modell / Parameter	F / t	r ² / p
Lineær relasjon	40,86	0,465
Introduksjonshyppighet	9,73	<< 10 ⁻¹²
Spredningsdistanse	6,51	< 10 ⁻⁹
Populasjonsvekstrate	5,87	< 10 ⁻⁷
Klimatisk grense	1,91	0,057
Avkappa relasjon	64,80	0,507
Introduksjonshyppighet	13,51	<< 10 ⁻¹²
Spredningsdistanse	3,73	0,00026
Populasjonsvekstrate	2,47	0,0143

Tabell 7. Sammenhengen mellom estimeringsfeilen ϵ i spredningshastigheta og deteksjonsrate ifølge ulike definisjoner på spredningsfront. For de fleste definisjonene er spredningshastighetas estimat sterkt påvirket av deteksjonsraten. (Basert på blanda effektmodeller, der både estimeringsfeil og deteksjonsrate ble dekadisk logtransformert.)

Front	n	estimat	t	p
1.1	230, 75	+0,100 ± 0,045	2,19	0,030
1.2	1061, 193	-0,031 ± 0,007	-4,20	0,000029
1.3	1045, 193	+0,047 ± 0,007	7,16	< 10 ⁻¹¹
1.4	1046, 193	+0,043 ± 0,007	6,09	< 10 ⁻¹⁰
2	413, 94	-0,037 ± 0,032	-1,14	0,25



Figur 11. Estimeringsfeilene i spredningshastigheta øker generelt med synkende deteksjonsrate. Størrelsesorden og fortegn av estimeringsfeilene varierer mellom ulike definisjoner av spredningsfronten (a: 1.1, b: 1.2, c: 1.3, d: 1.4). Deteksjonsrate og estimeringsfeil er dekadisk log-transformert; -1 tilsvarer f.eks. en deteksjonsrate på 0,1.

Gjentar man analysen av faktorene som forklarer variasjonen i spredningshastighet (tab. 6) med observasjonsdatasettene, får man bekrefte at introduksjonshyppighet, spredningsdistanse og populasjonsvekstrate er viktige determinanter (tab. 8). Deteksjonsraten har signifikante interaksjoner med introduksjonshyppighet og populasjonsvekstrate.

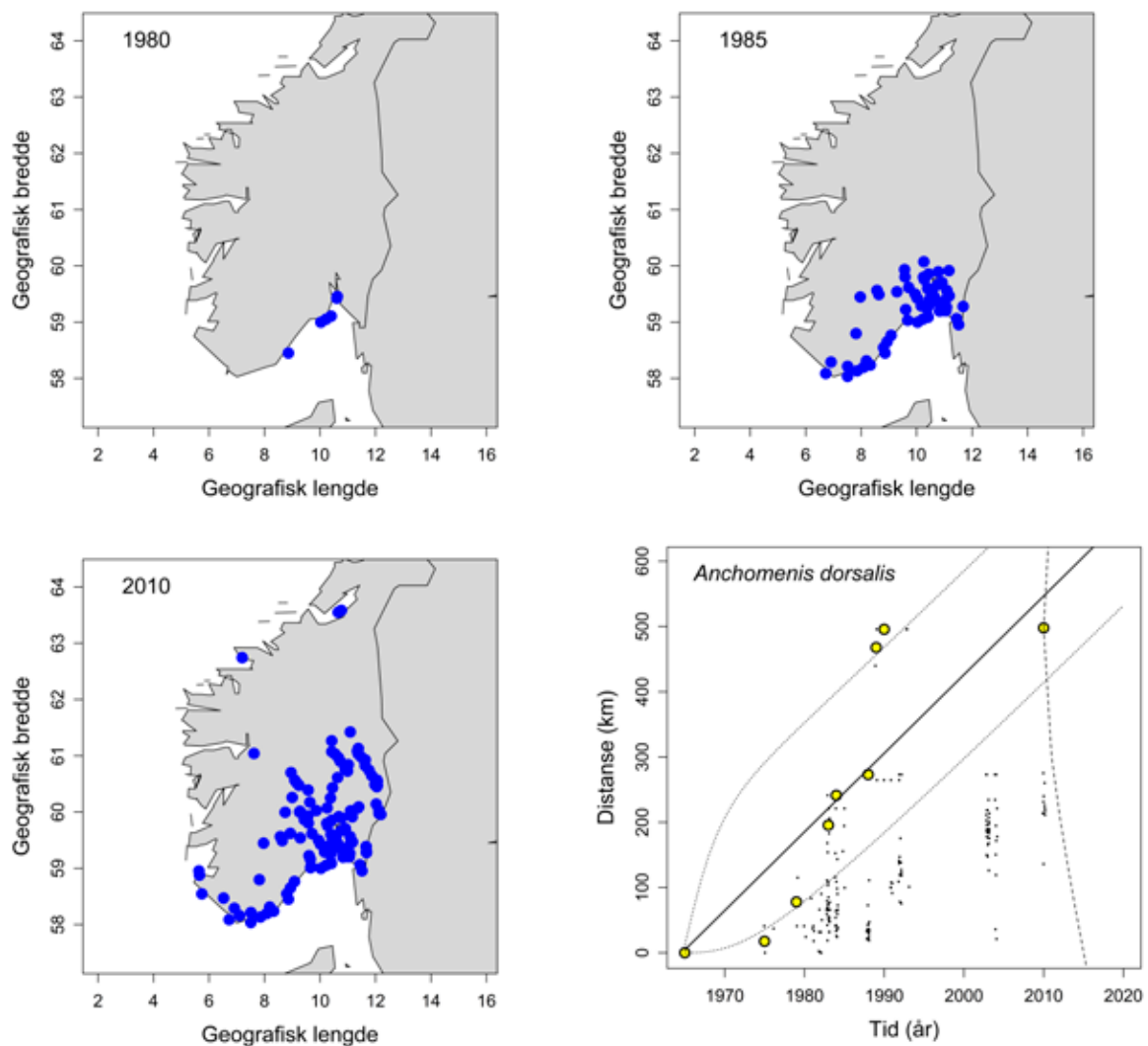
Introduksjonshyppighet ($t = 13,26$), deteksjonsrate ($t = 5,87$) og populasjonsvekstrate ($t = 2,77$) forblir signifikante også når man fjerner interaksjonene som disse er involvert i. I tillegg viser det seg at den romlige utstrekninga av tetthetsreguleringa (δ) er positivt korrelert med den estimerte spredningshastigheta.

Tabell 8. Faktorer som forklarer variasjon i spredningshastigheta, basert på de observerte simulerte spredningsdataene. Alle modeller er blanda effekt-modeller basert på definisjon 1.3 og avkappa relasjoner.

Parameter	<i>t</i>	<i>p</i>
Introduksjonshyppighet	14,37	$<< 10^{-12}$
Populasjonsvekstrate	3,32	0,0014
Spredningsdistanse	5,64	$< 10^{-7}$
Deteksjonsrate	-0,84	$<< 10^{-12}$
× intr.-hyppighet	5,67	$< 10^{-7}$
× pop.-vekstrate	2,25	0,025
Tetthetsavhengighet	2,91	0,0040

Reelle testdatasett. – Spredningshastigheta til *Anchomenus dorsalis* ble ved hjelp av metode 1.3 estimert til $v = 12,2 \pm 0,6$ km/år. Billen forekommer nå i store deler av Sør-Norge, og den modellerte spredninga stemmer godt overens med funnstedene og -tidspunktene for arten (fig. 12). Det estimerte introduksjonstidspunktet ($t_0 = 1964,9 \pm 0,4$) ligger veldig tett opp til den første rapporterte observasjonen (1965). De øvrige parameterne ble estimert til $\sigma = 66,4 \pm 7,8$ og $b = 0,00 \pm 0,03$.

Ørekyte-datasettet er veldig egna til å illustrere forskjellen på de fire nevnte relasjonene (lineær, avkappa, asymptotisk og sigmoid, fig. 13). Som man ser, underestimerer den lineære relasjonen den estimerte spredningshastigheta (rundt 12 km/år istedenfor mer enn 30 km/år), siden den ignorerer at arten ikke kan spre seg ubegrensa innenfor Norges grenser (tab. 9).



Figur 12. Geografisk utbredelsesmønster og spredningsforløpet til *Anchomenus dorsalis*.

Tabell 9. Spredningsestimater for ørekyte under ulike modellantagelser (spredningshastighet i km/år, introduksjonsår, spredningsdistanse standardavvik, økninga av variansen over tid, taket for spredninga i km, år for vendepunktet).

Modell	v	t_0	σ	b	K	t_x
alle data, lineær	$12,5 \pm 0,8$	$1878,1 \pm 5,6$	$139,5 \pm 24,9$	$0,00 \pm 0,03$		
alla data, avkappa	$34,3 \pm 5,1$	$1896,6 \pm 1,9$	$82,6 \pm 13,9$	$0,00 \pm 0,03$	1386 ± 26	
alla data, asymptotisk	$38,6 \pm 6,2$	$1897,3 \pm 1,8$	$81,8 \pm 13,8$	$0,00 \pm 0,03$	1408 ± 33	
alla data, sigmoid	$38,5 \pm 7,4$	$1890,5 \pm 9,8$	$85,7 \pm 14,9$	$0,00 \pm 0,02$	1491 ± 201	$1915,3 \pm 3,2$
bare introduserte	$3,43 \pm 0,19$	$1882,6 \pm 4,9$	$1,72 \pm 2,40$	$1,35 \pm 0,61$		
etter 1920	$19,4 \pm 2,40$	$1972,1 \pm 2,5$	$80,9 \pm 12,6$	$0,00 \pm 0,11$		

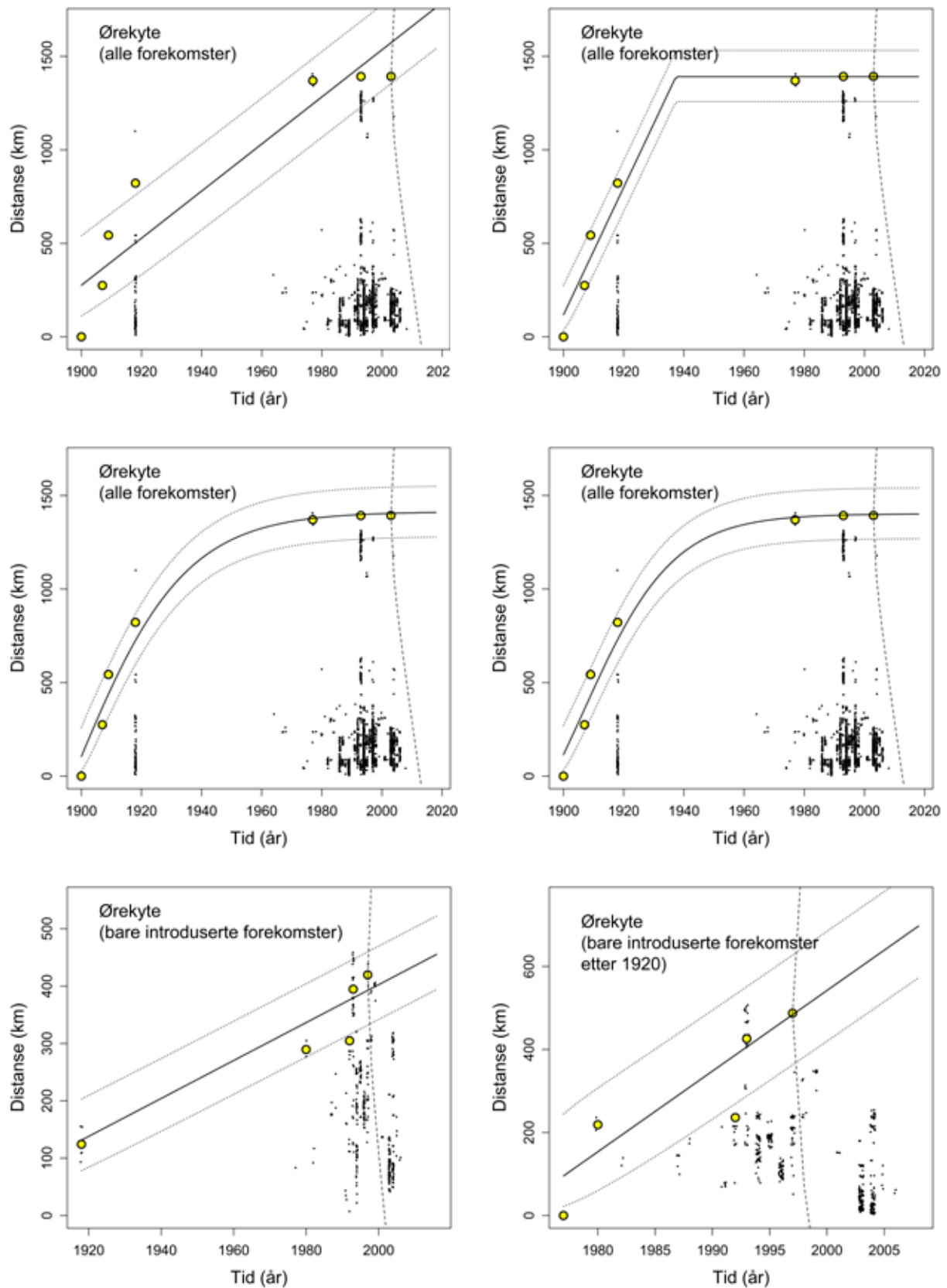
For å få et realistisk bilde av spredninga for denne arten, som tross alt er stedegeen i Norge, bør man selvfølgelig ekskludere de naturlige forekomstene. Gjør man dette, får man estimat på $3,4 \pm 0,2$ km/år (tab. 9). Dette estimatet er i sin tur sterkt påvirket av at det foreligger noen få observasjoner fra 1918. Hadde disse ikke vært tilgjengelig, ville estimatet ha blitt mye høyere (19 ± 2 km/år). Man kan argumentere at det uansett er det siste estimatet som bør legges til grunn, siden det avspeiler spredninga som har foregått gjennom de siste 30 år.

Spredningshastighetene som ble estimert for tolv arter av karplanter med modell 1.3 varierte fra rundt 1 km/år til over 30 km/år (tab. 10). Mange av modellene resulterer i bra tilpasninger til dataene (fig. 14), med tilsvarende representative spredningshastigheter. Det er imidlertid også flere eksempler på modellutmatninger som ikke ser ut til å være etter hensikten, eller som krever ytterligere tilpasninger.

Kanadisk blåhegg har f.eks. et moderat antall isolerte forekomster (fig. 15b), slik at den opprinnelige modellen gir en nokså lite tilfredsstillende tilpasning til datagrunnlaget (fig. 15a). En løsning ligger her i en oppdeling av datasettet og en modellering av ulike landsdeler for seg. Her fjerna vi først funnene fra Sogn og Fjordane (fig. 15c), men man ser at modellen fremdeles gjengir dataene nokså dårlig. Spredningshastigheta har blitt redusert fra 4,2 til 1,6 km/år, men med mye større usikkerhet. En separat modellering av Sør- og Østlandet kunne muligens gi en bedre modelltilpasning. Et lignende

eksempel er taggsalat, hvis spredning gjengis bedre om man modellerer forekomstene på Østlandet for seg (fig. 15f). Man ser fra den opprinnelige modellutmatningen (fig. 15e) at forekomstene er sterkt adskilte (disjunkte). Det samme gjelder til en viss grad også amerikahumleblom (fig. 15d), selv om modelltilpasningen her virker å være akseptabel.

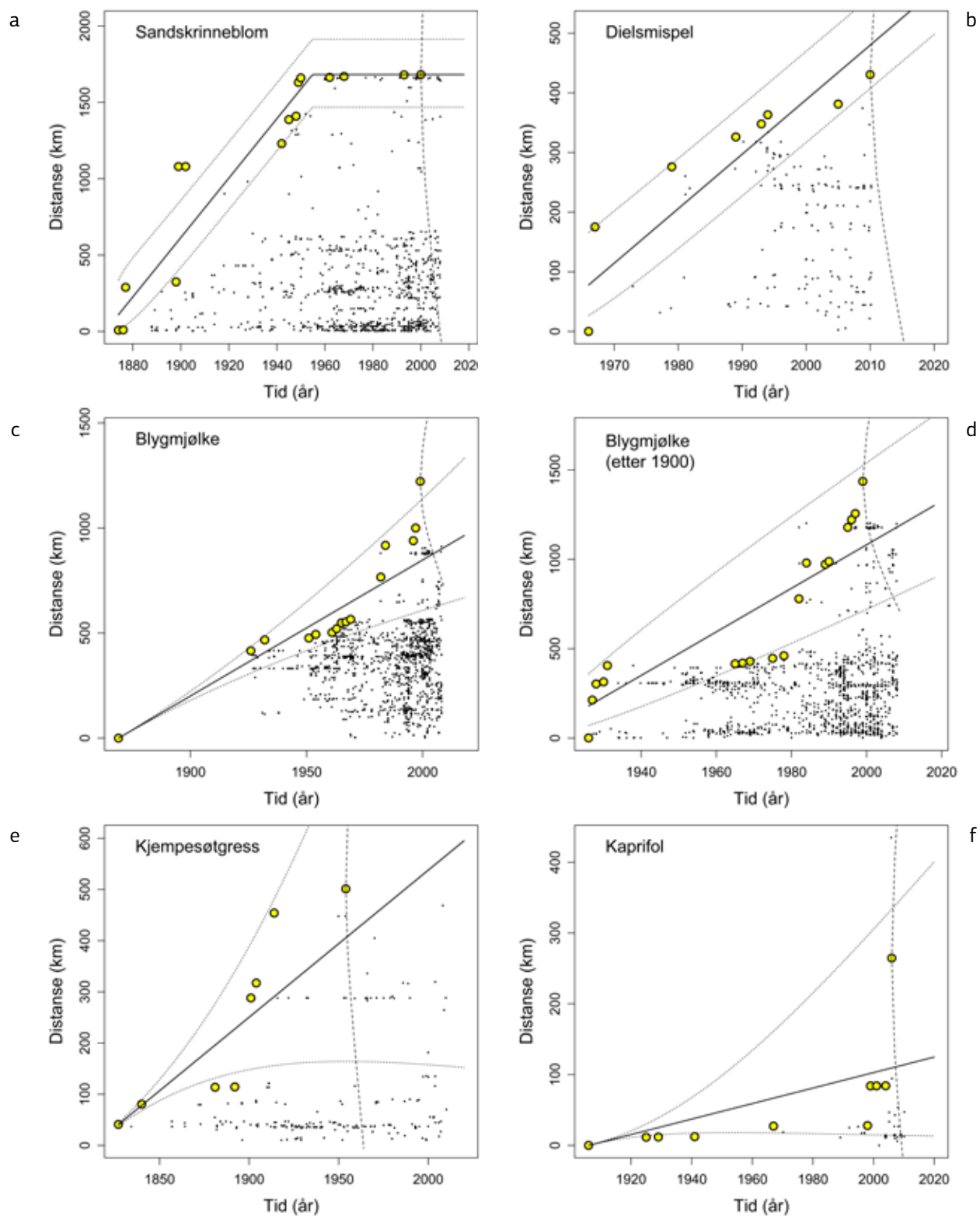
Dårlig modelltilpasning kan også skyldes at det rett og slett foreligger for få datapunkt eller at enkeltstående tidlige funn dominerer det modellerte spredningsforløpet. Hos rugfaks (fig. 16a) og kjempeturt (fig. 16c) er det noen få tidlige funn som til en stor grad determinerer spredningsestimatet, selv om det totale datagrunnlaget ikke nødvendigvis er for liten (jf. de mange senere observasjonene av rugfaks). Hos sibirertebusk (fig. 16b) og møllesøtgress (fig. 16d) oppstår en lignende situasjon på grunn av noen få enkeltfunn som ligger langt fra de resterende funnene.



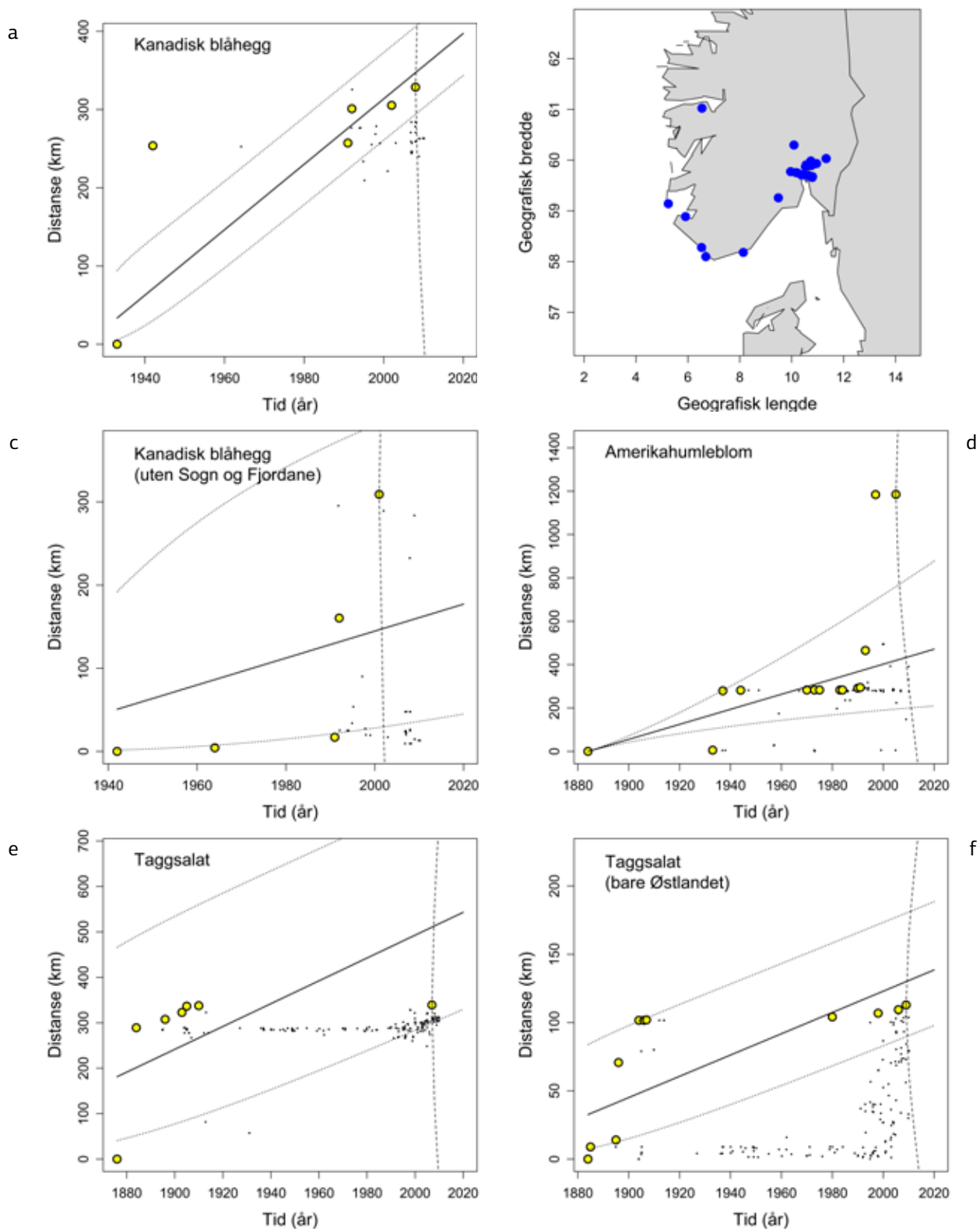
Figur 13. Ulike spredningsforløp modellert for ørekyte (alle forekomster med tilpassing av et lineært, avkappa, asymptotisk eller sigmoid spredningsforløp; alle introduserte forekomster; bare introduserte forekomster etter 1920; se tab. 9 for estimater).

Tabell 10. Spredningsestimater for tolv dekkfrøa planter. De fleste modeller antok lineære relasjoner, mens det i noen var påkrevd med avkappa relasjoner. Se tabell 9 for ytterligere forklaringer.

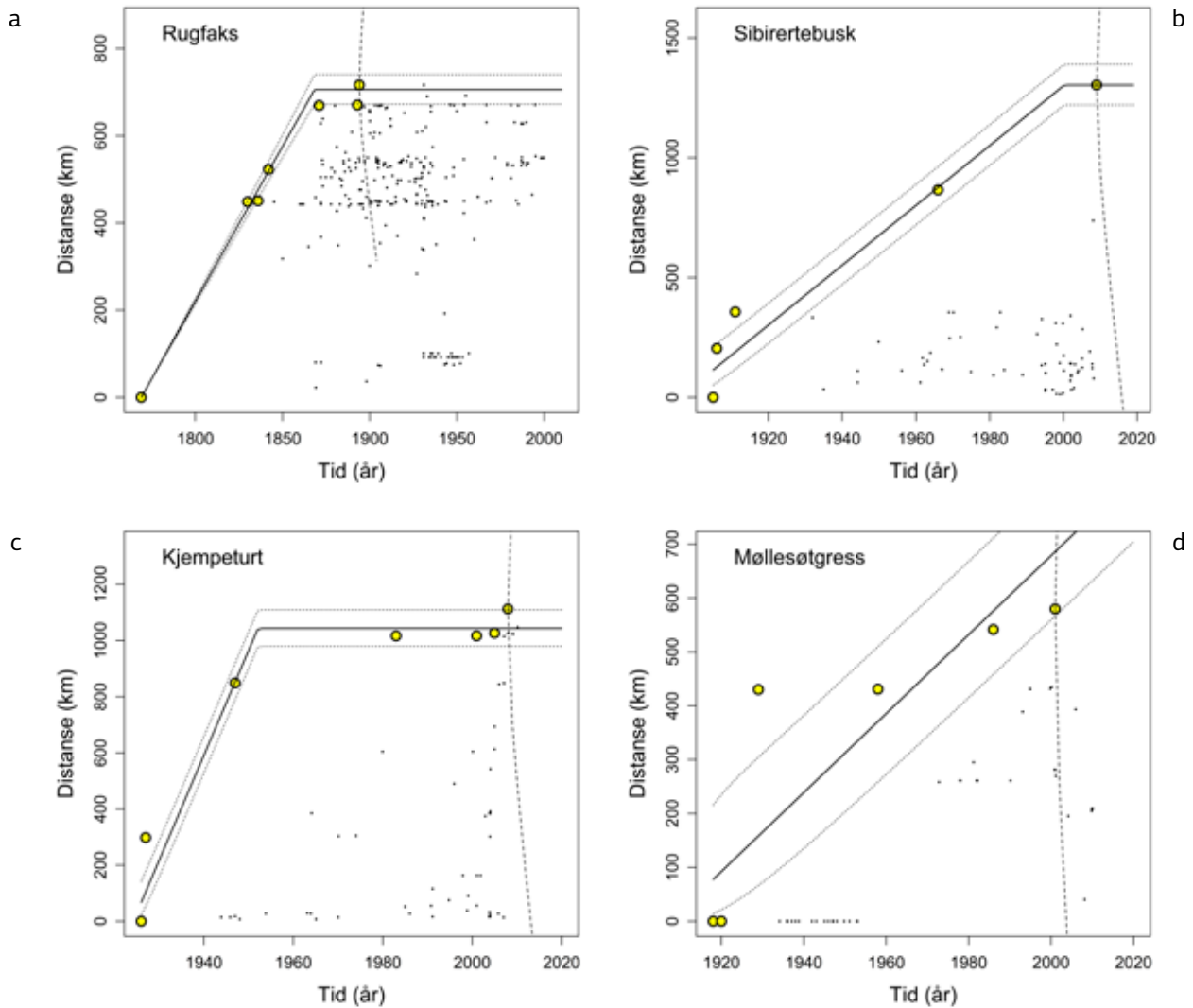
Art	v	t_0	σ	b	K
Kanadisk blåhegg	$4,22 \pm 0,81$	$1924,5 \pm 10,1$	$37,56 \pm 25,41$	$0,00 \pm 0,07$	
– uten Sogn og Fj.	$1,62 \pm 3,33$	$1910,7 \pm 99,7$	$121,9 \pm 845,4$	$0,05 \pm 3,04$	
Sandskrinneblom	$19,7 \pm 1,4$	$1870,5 \pm 3,9$	$99,6 \pm 23,9$	$0,00 \pm 0,03$	1647 ± 47
Rugfaks	$7,10 \pm 0,20$	$1769,0 \pm 0,0$	$0,03 \pm 0,03$	$2,79 \pm 0,68$	706 ± 23
Sibirertebusk	$12,5 \pm 2,3$	$1895,8 \pm 8,8$	$51,5 \pm 40,2$	$0,00 \pm 0,06$	1303 ± 111
Kjempeturt	$37,4 \pm 5,9$	$1924,2 \pm 2,6$	$39,5 \pm 24,4$	$0,00 \pm 0,06$	1043 ± 43
Dielsmispel	$9,14 \pm 1,76$	$1957,5 \pm 6,5$	$46,61 \pm 24,54$	$0,00 \pm 0,07$	
Blygmjølke	$6,47 \pm 0,08$	$1869,0 \pm 0,00$	$0,03 \pm 0,01$	$3,48 \pm 0,01$	1209
– kun etter 1900	$12,2 \pm 2,4$	$1911,2 \pm 10,0$	$21,5 \pm 33,7$	$1,10 \pm 0,81$	
Amerikahumleblom	$3,46 \pm 0,70$	$1884,0 \pm 0,0$	$0,16 \pm 0,53$	$2,91 \pm 1,60$	
Møllesøtgress	$7,33 \pm 1,38$	$1907,4 \pm 8,4$	$77,34 \pm 42,90$	$0,00 \pm 0,09$	
Kjempesøtgress	$2,87 \pm 0,70$	$1812,8 \pm 3,7$	$0,01 \pm 0,01$	$4,19 \pm 0,51$	
Taggsalat	$2,51 \pm 1,73$	$1803,9 \pm 77,7$	$155,0 \pm 136,1$	$0,00 \pm 0,14$	
– kun Østlandet	$0,78 \pm 0,25$	$1842,2 \pm 34,4$	$27,89 \pm 17,40$	$0,00 \pm 0,07$	
Kaprifol	1,09	1906	0,02	3,92	



Figur 14. Spredningsforløpene til fem dekkfrøa planter. De tilpassa modellene gjengir spredningsforløpet nokså bra.



Figur 15. Spredningsforløpene til tre dekkfrøa planter. De tilpassa modellene må tolkes med forsiktighet.

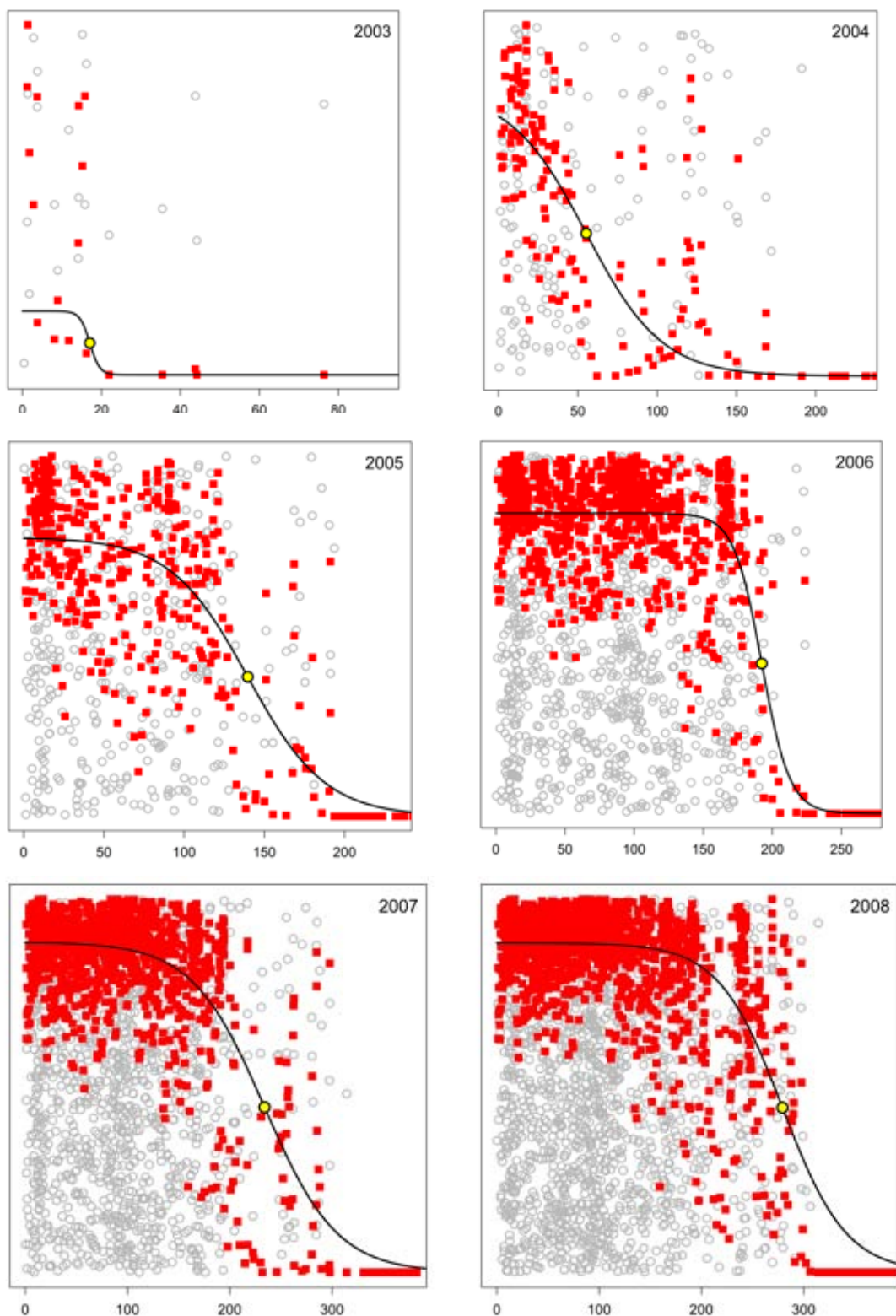


Figur 16. Spredningsforløpene til fire dekkfrøa planter. De tilpassa modellene er villedende på grunn av et datagrunnlag som er for lite eller har for dårlig tidmessig oppløsning.

3.3 Kriterium B: spredningshastighet – metode 2

Måten metode 2 estimerer spredningsfronten på illustreres her med datasettet på kastanjeminnmøll, som var én av eksempelartene i *Forslaget*. Antallet observasjoner må i et første steg omregnes til tettheter. Ideelt sett bør det være snakk om bestandstettheter (dvs. *individer* per km² e.l.). Som substitutt når tetthetsestimater ikke er tilgjengelige, foreslår vi tettheta av forekomstene (dvs. *separate observasjoner* av arten per km²). Dette målet er brukt i uttestinga av metoden her. I figur 17 er observasjoner gjengitt med grå prikker og de resulterende tetthetene med røde prikker.

I modelleringas neste trinn tilpasses en sigmoid kurve (den svarte linjen i fig. 17) til tetthetene (de røde prikkene). Denne tilpasninga må korrigere for flere faktorer: For det første øker det potensielle tallet observasjoner med økende avstand fra den første observasjonen. Dette skyldes at arealet av de konsentriske sirkelringene øker lineært med avstanden, når tettheta beregnes med faste mellomrom. Hvis det overvåka arealet er begrensa (f.eks. ved nasjonalgrenser), må dette også tas høyde for i korreksjonen av sirkelringenes ulike areal. For det andre øker sannsynligheta for at en forekomst observeres over tid. Det er altså ikke veldig sannsynlig at forekomster observeres i det første året de har blitt etablert, mens sannsynligheta for at de har blitt oversett synker med tida som har gått siden

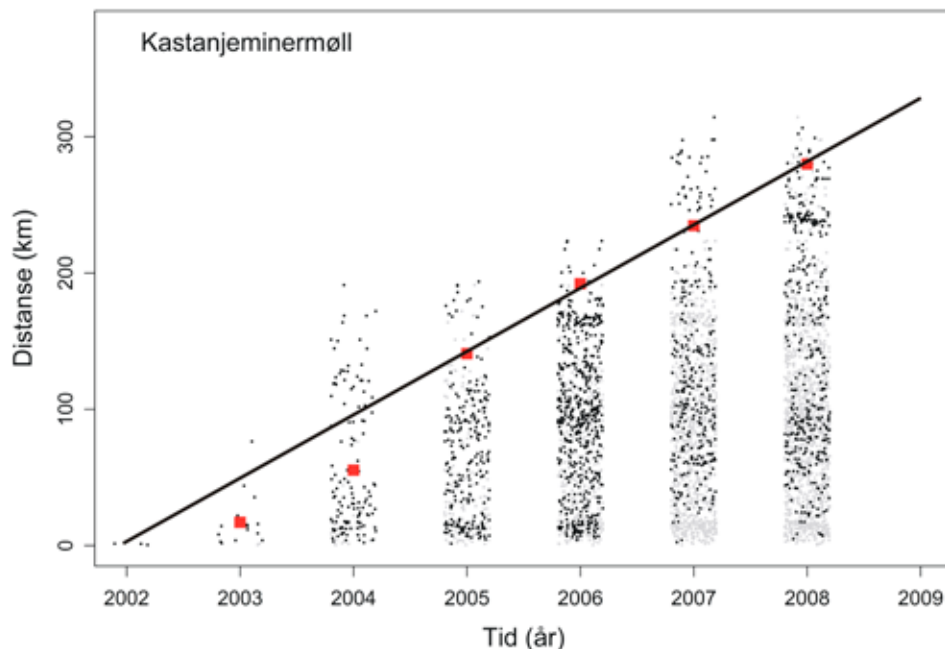


Figur 17. Estimering av spredningsfronten ut fra tettheta av observerte forekomster til kastanjeminerermøll i England. Distansen fra den første observasjonen er angitt i kilometer på x-aksen. Grå prikker er de enkelte observasjonene (fordelt utover figurens høyde, dvs. y-aksen inneholder ingen informasjon). Røde prikker er tettheta av disse observasjonene i et gitt avstandsintervall; tettheta synker med økende avstand fra introduksjonsstedet (y-aksen angir tettheta, men kan ikke sammenlignes på tvers av paneler, fordi tetthetene er skalert for areal og observerbarhet). Den svarte linjen er den beste sigmoide kurven som kunne tilpasses til disse tetthetene (angitt på samme skala som tetthetene). Den gule prikken markerer spredningsfronten (vendepunktet på den svarte kurven).

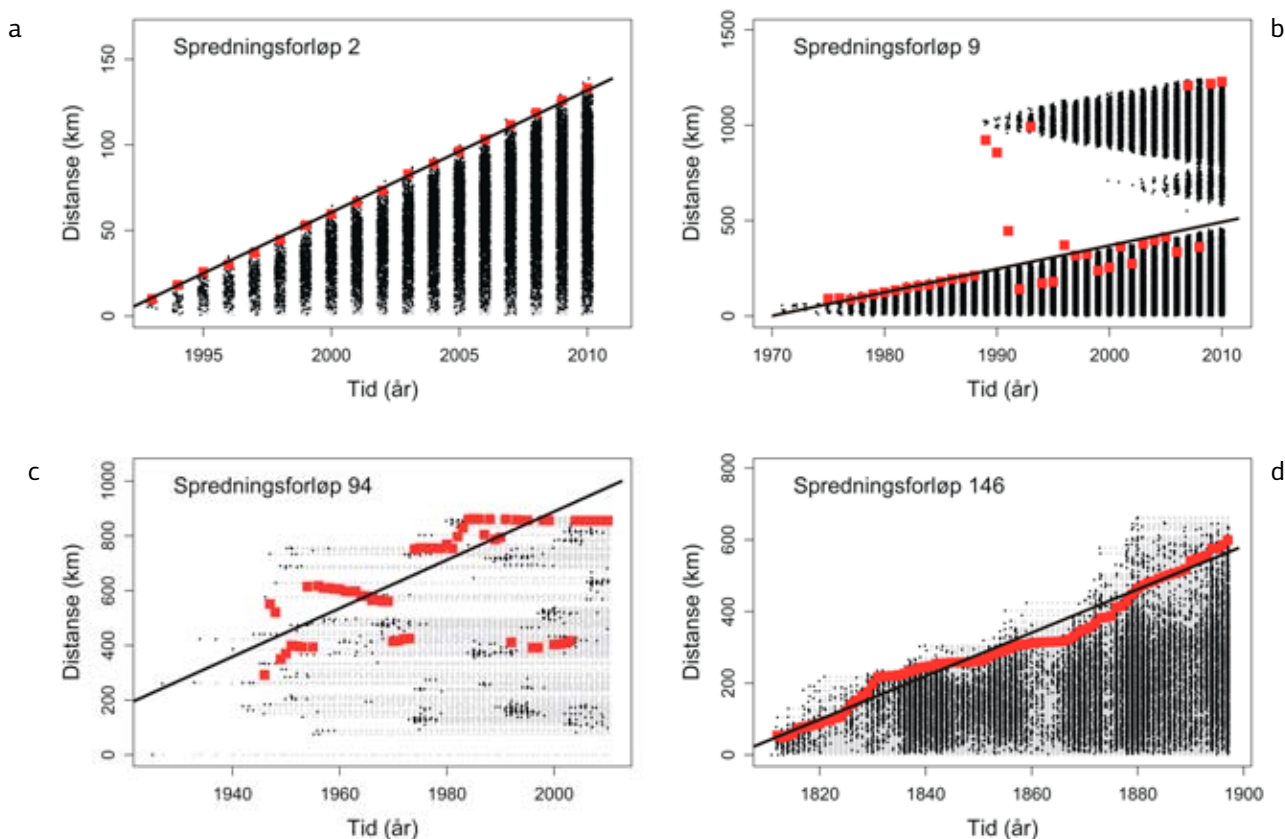
etableringa. Denne tidsavhengigheta er tatt høyde for i modell 2 ved hjelp av faktor Φ i ligning 4. Dette tillater/krever samtidig estimeringa av deteksjonsraten ϕ .

Spredningsfronten defineres som vendepunktet av den sigmoide kurven i et gitt år (gule sirkler i fig. 17; røde prikker i fig. 18 og 19). Spredningsforløpet (de svarte linjene i fig. 18 og 19) er *ikke* tilpassa til de røde firkantene; istedenfor er firkantene resultatet av en foreløpig parametertilpasning til data fra ett år av gangen. Ved hjelp av disse parameterne tilpasses i en ny optimeringsprosedyre et sett med globale parametere. Linjen følger derfor ikke (nødvendigvis) de røde firkantene.

Når metode 2 ble testa med de simulerte datasettene, viste den seg å fungere bra og etter hensikten ved spredninger med én introduksjon (fig. 19a,d). Metoden gir betydelig dårligere estimater når det er snakk om datasett med flere separate introduksjoner (fig. 19b,c). Dette medfører også at resultatene for metode 2 i tabellene 4 og 5 ikke er representative: Mange av modellene er mistilpassa, og estimatene derfor villedende. Det er imidlertid interessant å merke seg at metode 2 er nokså robust mot variasjoner i deteksjonsraten (tab. 7). Denne metoden var den eneste der hastighetsestimatet ikke var korrelert med deteksjonsraten.



Figur 18. Spredninga av kastanjemøll i England estimert med modell 2. De røde prikkene tilsvarer de gule sirklene i figur 17 og symboliserer spredningsfronten slik den ble estimert for de ulike årene separat. Den svarte linja er den beste globale spredningsmodellen på tvers av år basert på en lineær relasjon.



Figur 19. Alternative modelleringer av simulerte spredningsforløp (jf. fig. 9). Nyoppdaga forekomster er markert med mørkegrå prikker. Bestander som ble observert én gang, antas å ikke dø ut (lysegrå prikker). Røde firkanter er spredningsfronten estimert for et gitt år vha. metode 2. Den svarte linjen er den beste spredningsmodellen basert på en lineær relasjon.

3.4 Kriterium B: sprednings-hastighet – alternativ spredningsdefinisjon

Noen av ekspertene har uttrykt sterk skepsis mot vår definisjon på spredning (jf. avsnitt 2.1), dvs. mot å sammenfatte «naturlig» spredning og antropogene forflytninger i ett felles mål. Hovedkritikken er at spredningsestimater ifølge vår definisjon lett blir dominert av den antropogene biten, dvs. av tilsikta eller utilsikta menneskelig transport og separate innførsler. I den grad separate innførsler til ulike landsdeler resulterer i etablerte forekomster, vil deres avstand i rom og tid determinere estimatet av spredningshastigheta selv om det skjer liten eller ingen egenspredning fra hver av forekomstene. Som ekstremtilfelle kan man tenke seg noen introduksjoner med få års mellomrom, men mange mils avstand. Dette mønsteret vil ifølge vår

definisjon av spredning nødvendigvis resultere i en høy spredningshastighet (nokså uavhengig av hvilken modell som brukes i estimeringa). Kritikken er at en slik høy hastighet gir et feilaktig bilde av artens invasjonspotensial når den ikke har noen evne til stor egenspredning.

Det foreslåtte alternativet (R. Elven og H.H. Grundt upubl. notat) ble basert på det ovennevnte målet μ på «fortetning» (Skarpaas 2012). Forslaget går altså ut på å estimere spredningshastighet som økninga i forekomstareal eller, der det ikke foreligger nok data til å estimere forekomstareal, som økninga i antall registrerte forekomster. Dette spredningsmålet fjerner helt eksplisitt den geografiske informasjonen i datamaterialet og er dermed «ikke relevant for spredning i betydning endring av 'utbredelsesområde'» (Skarpaas 2012:6). En fordobling av forekomstarealet vektet altså helt likt, uavhengig av om fordoblinga eksempelvis skjer lokalt i Oslofjorden

eller skyldes en ytterligere etablering i Vestfjorden. Uttestinga av dette spredningsmålet med over 400 arter av fremmede karplanter er beskrevet av Skarp-aa (2012), som konkluderer med at «det er mulig å estimere utviklingstrender for fremmede karplanter på grunnlag av forekomstdata, men også at det er betydelige utfordringer og potensial for forbedringer» (s. 7).

3.5 Samspill mellom kriterium A og B

På grunnlag av tilbakemeldinger fra ekspertene har vi måttet konstatere at kriteriesettet ga uønska utslag på invasjonaksen. Under klassifiseringsarbeidet dukka det opp flere eksempler på arter som fikk utilsikta høye invasjonskategorier. På den ene siden kan en art være godt etablert med en nokså liten forekomst, som estimeres til å ha nærmest ubegrensa populasjonslevetid ($\bar{T}_{\text{ext}} > 1000$ år), men som ikke viser noen tegn til ytterligere spredning ($\bar{V} < 0,3$ km/år). På den andre siden kan en art oppleve tallrike og jevnlig introduksjoner over hele landet, slik at spredningsestimatet blir svært høyt ($\bar{V} > 30$ km/år), samtidig som de enkelte bestandene ikke er levedyktige ($\bar{T}_{\text{ext}} < 10$ år). I disse tilfellene må invasjonspotensialet anses som liten, slik at en kategorisering som 4 («høyt invasjonspotensial») ville være feilaktig og villedende (tab. 11).

Problemet ble løst ved å gjøre oppnåelse av kategori 3 og 4 ved A- og B-kriteriet avhengig av at det andre kriteriet også kommer over en viss terskel (se tab. 1 og tab. 12). Med denne endringa vil ikke en fremmed art bli klassifisert til f.eks. å ha høyt invasjonspotensial hvis den *bare* har høy etablerings-sannsynlighet eller *bare* høy spredningshastighet.

3.6 Kriterium C: kolonisert naturtype

Det ble foretatt noen mindre justeringer for C-kriteriet. Mens kriteriet i den opprinnelige versjonen ikke skilte mellom lite og begrensa invasjonspotensial, er det nå endra slik at 5 % kolonisert areal av en naturtype skiller lite fra begrensa, og 10 % kolonisert areal begrensa fra moderat invasjonspotensial (jf. tab. 1).

Tabell 11. Kategori for invasjonspotensial (halvfete tall), slik de ble bestemt av A- og B-kriteriets delkategorier (kursive tall) ifølge det *opprinnelige* kriteriesettet (jf. tab. 1). Den største delkategorien avgjorde invasjonspotensialet.

Delkategori etter kriterium A	Delkategori etter kriterium B			
	1	2	3	4
1	1	2	3	4
2	2	2	3	4
3	3	3	3	4
4	4	4	4	4

Tabell 12. Kategori for invasjonspotensial (halvfete tall), slik de bestemmes av A- og B-kriteriets delkategorier (kursive tall) ifølge det *reviderte* kriteriesettet (jf. tab. 1, 11). Det er ikke lenger tilstrekkelig at A eller B *alene* oppnår 4 for at arten kategoriseres som 4 (høyt invasjonspotensial). Ved A = 4 og B = 1 kategoriseres arten nå f.eks. som 3 (moderat invasjonspotensial).

Delkategori etter kriterium A	Delkategori etter kriterium B			
	1	2	3	4
1	1	2	2	3
2	2	2	3	3
3	2	3	3	4
4	3	3	4	4

4 Drøfting

4.1 Kriterium A: etableringssannsynlighet

A-kriteriet har i løpet av revisjonen av kriteriesettet fått en fullstendig ny definisjon. Målet om at kriteriet skal måle arters etableringssuksess ble bibeholdt, men definisjonen via individtall ble forlatt, fordi det viste seg å ikke kunne danne grunnlaget for en generisk (taxon-uavhengig) klassifisering.

Fordelen med populasjonslevetid som kriterium er at det er direkte sammenlignbart på tvers av taxa med svært ulike levevis og bestandsstørrelser. En lav levetid (dvs. høy utdøingssannsynlighet / liten risiko for etablering) kan skyldes at få individer ble introdusert (lavt introduksjonspress, *propagule pressure*; Lockwood m.fl. 2005; Colautti m.fl. 2006; Blackburn m.fl. 2009), men det kan også skyldes andre forhold, f.eks. at bæreevnen for arten er svært liten i norsk klima, at miljøvariansen er høy, at arten har en høy utdøingsterskel (sterk Allee-effekt) m.m.

Også det nye kriteriet har vist seg å medføre vansker i praktisk bruk. Anbefalningen til ekspertene er å bruke data fra andre land eller lignende arter, hvis data fra Norge ikke er tilgjengelige. I verste fall må vurderingen baseres på «kvalifisert skjønn», men må uansett forbli kvantitativ. I fravær av gode data bør eksperten gi anslag for sannsynlige ytterpunkter for populasjonslevetida, og bruke disse som om de var konfidensintervaller, dvs. velge den høyeste delkategorien som ligger innenfor ytterpunktene.

Så langt er ingen bedre løsning i sikte, men metoder basert på forekomstareal og/eller antall forekomster har blitt foreslått (Skarpaas 2012). Det er mulig at fremtidige erfaringer med disse metodene kan danne grunnlaget for endringer i A-kriteriets definisjon.

4.2 Kriterium B: spredningshastighet – estimering

B-kriteriets definisjon har ikke blitt endra fra den opprinnelige til den reviderte versjonen av kriteriesettet. Hovedspørsmålet i uttestinga har vært hvordan spredningshastigheta best estimeres. I *Forslag til et kvantitativt klassifiseringssystem for risikovurdering av fremmede arter* (Sæther m.fl. 2010) har vi vært tydelig på at det fins ulike måter å definere spredningsdistanse og hastighet på, og at de presenterte modellene bare er én måte å tilnærme seg problemstillinga på. Denne utredninga har vist at modellene definitivt hadde et forbedringspotensial, som nå er implementert i R-funksjonen SPREDNING (Sandvik og Tufto 2011). Fremtidige oppdateringer av funksjonen bør også implementere korreksjonen for observerbarhet på grunnlag av krysslistedata, slik det er beskrevet av Skarpaas (2012).

Vi har her uttestet og utvida metode 1, som lå til grunn for *Forslaget*, utvikla en ny metode 2 med en biologisk mer tilfredsstillende definisjon på spredningsfront, og skissert en ny metode 3.

Metode 1 ble således utvida med flere alternative definisjoner på spredningsfront og med flere funksjonelle relasjoner som kan tilpasses til dataene. Alle fire definisjonene er basert på de samme dataene, nemlig avstand av nye observasjoner fra artens første funnsted, men bygger på ulike antagelser angående datainnsamlinga. Den opprinnelige definisjonen (1.1, dvs. gjennomsnittet for samtlige rapporterte distanser) forutsetter at dataene ble samla inn med det eksplisitte formål å estimere spredningsfrontens plassering til enhver tid. Mange datasett har ikke en slik opprinnelse, men er basert på rapporteringa av nokså opportunistiske eller tilfeldige funn av arten. Den definisjonen som hadde de mest ønskelige egenskapene, var 1.3 (gjennomsnittet for alle distanser som er større enn maksimalverdien for tidligere års observerte spredningsdistanser). I enkelte tilfeller kan det være meningsfylt eller nødvendig å bruke andre definisjoner, men dette må vurderes ut fra datakvaliteten og -mengden i hvert enkelt tilfelle. Definisjon 1.2 (gjennomsnittet for alle distanser som er større enn tidligere års estimerte spredningsfront) bruker f.eks. en større del av datamaterialet i estimeringa, og kan være overlegen når datagrunnlaget er tynt, selv om det har en tendens til å underestimere spredningshastigheta.

En generell tilpasning av lineære modeller kan gi villedende resultater der arten har nådd eller holder på å nå sin maksimalt mulige utbredelse. Her gir tilpasninga av utflatende relasjoner bedre modeller. Det har imidlertid vist seg at valg av kurvatur ikke bør overlates til en automatisert seleksjonsalgoritme basert på f.eks. AIC. Det foreligger ingen gode biologiske argumenter for å forvente at spredningsmønsteret skulle følge en sigmoid relasjon, selv om denne isolert (*statistisk*) sett gir den beste tilpasninga til dataene. Derfor vil en enkel avkappa relasjon i de fleste tilfeller være å foretrekke. En annen løsning er selvfølgelig å dele opp datasettet manuelt etter en visuell inspeksjon av spredningsforløpet, og å basere estimatet på den mest representative tidsperioden, som kan være den med størst økning, den med best datatilgang og/eller den som ligger nærmest nåtida.

En generell fordel med metode 1 er at den er rask, i de fleste tilfeller med en ren regnetid på få sekunder. Implementeringa av metoden i funksjonen SPREDNING (Sandvik og Tufto 2011) legger til rette for innlesning av funndata i flere ulike koordinatsystemer (f.eks. bredde- og lengdegrader, UTM-koordinater, MGRS-koordinater, kommunenavn eller -numre), og er således veldig fleksibel og nokså enkel i bruk. En fordel ved metode 1 er også at den kan brukes uavhengig av antall introduksjoner. Selv om metoden definerer en «spredningsfront», trenger ikke denne fronten å være grense på en fysisk eksisterende spredningsbølge basert på egenspredning. Eksistensen av en reell front er ingen kritisk antagelse for denne metoden. Metode 1 aksepterer alle former for spredning i tråd med vår definisjon (avsnitt 2.1), dvs. estimerer en hastighet på tvers av alle spredningsmekanismer, men uten å *korrigere* for at ulike mekanismer kan bidra til estimatet.

Metode 2 gir veldig robuste resultater når den brukes til å modellere spredninger med én enkel introduksjon. Den er imidlertid ikke robust mot at antagelsen om en reell bølgefront er brutt. Dette er en tydelig ulempe sammenlignet med metode 1. Metode 2 estimerer flere parametere, noe som har både fordeler og ulemper. Fordelen er f.eks. at en global deteksjonsrate estimeres fra dataene. Dette kan være grunnen til at metodens estimerer er nokså upåvirket av variasjoner i deteksjonsraten. Ulempen er at metoden er mye mer tidkrevende. Noen modeller med større datamengder trengte flere døgn med prosessortid før de konvergente.

Metode 3 vil, når den foreligger, kunne estimere «vanlig» spredning uavhengig av enkeltstående hendelser av langdistansetransport eller nye innførsler. Metoden vil utgjøre et vitenskapelig fremskritt for modelleringa av fremmede arters spredning. Foreløpig anses imidlertid metoden som lite hjelpsom i klassifiseringa av fremmede arter. Grunnen er at vår definisjon på spredning av fremmede arter inkluderer både aktiv og passiv spredning, antropogen transport og separate introduksjoner. Av denne grunn ble ikke utviklinga av metode 3 prioritert i denne omgang. De nødvendige statistiske verktøyene er tilgjengelige, men resultatene vil ikke bidra vesentlig til å skille mellom arter som sprer seg sakte eller raskt. Estimaten som metodene 1 og 2 leverer er tilstrekkelig nøyaktige og pålitelige.

4.3 Kriterium B: spredningshastighet – definisjon

Dette leder videre til spørsmålet om hvordan spredning best *defineres*. Definisjonen på spredning som vi har lagt til grunn (jf. avsnitt 2.1) ble ikke (bare) valgt fordi det er vanskelig å estimere de underliggende prosessene hver for seg, men hovedsakelig fordi alle disse ulike prosessene bidrar til fremmede arters utbredelse i rommet. For påvirkninga av norsk natur er det uvesentlig om arten spres overveiende gjennom avleggere, gjennom vindbårne frø, med lastebiler eller ved gjentatte innførsler. Det relevante målet er hastigheta som arten dukker opp i nye områder med.

Vår definisjon er imidlertid verken ukontroversiell eller den eneste mulige, og har blitt kritisert av flere av ekspertene. Problemet ble også tydelig over, da vi testa påliteligheten til de ulike metodene: For å kunne fastslå om en gitt modell eller metode gir gode estimerer på spredningshastigheta, trenger man et eksternt kriterium å måle opp mot. Dette problemet var på en måte selve hovedutfordringa ved utforminga av kriteriesettet: Det foreligger ikke ett akseptert mål for invasjonspotensial. CCBs løsning på problemet var å definere spredning som all form for translokasjon, inkludert separate innførsler.

Vi har her løst dette ved å se på økningen i artens utbredelsesområde. Utbredelsesområdet gir etter vår oppfatning en bedre representasjon av invasjonspotensialet enn forekomstarealet. En art som fort sprer seg over store deler av landet utgjør en større potensiell trussel enn en art med lokal

utbredelse, selv om den første bare forekommer med få etablerte forekomster og lave tettheter. En slik sammenhengende utbredelse over et stort areal representerer et større problem for forvaltninga enn en utbredelse som er konsentrert i et mindre areal og har større tettheter og dekningsgrad.

Modellene vi har testa, viste et godt samsvar med dette «eksterne» kriteriet. Et nærliggende alternativ er derfor selvfølgelig å bruke økninga i utbredelsesområdet som sådan som selve definisjonen på B-kriteriet. Grunnen til at vi ikke valgte denne løsninga, er at den trenger enda bedre data enn de andre metodene. Estimater av utbredelsesområdet er veldig følsomme for variasjoner i deteksjonsraten, og vil med realistiske deteksjonsrater veldig lett kunne lede til feilestimeringer. Vi kunne bare bruke utbredelsesområde som eksternt kriterium fordi vi brukte simulerte data, der den «sanne» utbredelsen av «artene» faktisk var kjent. Denne muligheten foreligger selvfølgelig ikke med reelle datasett.

Et konkret alternativ til vårt B-kriterium har blitt foreslått, nemlig å definere spredningshastighet som økninga i forekomstareal (Skarpaas 2012, R. Elven og H.H. Grundt upubl. notat). Av de ovennevnte grunnene anser vi ikke dette som en pålitelig måte å gjengi en arts spredning på. Den geografiske informasjonen som ligger i utbredelsesområdet kan ikke erstattes med rene arealangivelser.

På den andre siden har også bruken av utbredelsesområde klare ulemper: Som noen av de simulerte spredningsforløpene og flere av karplante-datasettene har vist, kan man få høye spredningshastigheter basert på et fåtall med relativt små forekomster, hvis disse er geografisk veldig spredt. Etter vår definisjon av kriteriesettets invasjonakse mener vi imidlertid at denne informasjonen bør uttrykkes av A-kriteriet, ikke av B-kriteriet. Hvis en art klarer å etablere seg med en rekke forekomster over hele landet, bør dette gi utslag i en høy spredningshastighet. Hvis alle disse forekomstene er små og praktisk talt uten egenspredning, tilsier dette en lavere populasjonslevetid enn hvis disse forekomstene er store og hver for seg i spredning.

Samtidig vil det uansett være tilfeller der vår foreslåtte estimering av spredningshastigheta vil være villedende. Dette er tilfellet når estimatet determineres av et fåtall av separate innførsler i løpet av relativt kort tid, men med stor geografisk avstand. I slike tilfeller anbefaler vi at spredninga rundt hver introduksjonen modelleres for seg, og at summen

av disse hastighetene brukes som mål på den totale spredningshastigheta. (Eventuelt at man estimerer hastigheta fra den introduksjonen der datagrunnlaget er best, og ganger resultatet med antallet introduksjoner.)

Denne fremgangsmåten er spesielt tilrådelig om

- man har kunnskap som tilsier at det har skjedd mer enn én, men relativt få (< 10) innførsler;
- alle enkeltobservasjonene av arten utvetydig kan tilordnes én av disse introduksjonene; og/eller
- introduksjonen av arten har opphørt, dvs. hvis dagens spredning i Norge skyldes historiske innførsler i løpet av en begrenset tidsperiode, og det har gått lang tid (f.eks. > 30 år) siden den siste introduksjonen.

4.4 Samspill mellom kriteriene A, B og C

Kriteriene A, B og C skal til sammen avgjøre plasseringa av en fremmed art på invasjonsaksen. Prinsippet som opprinnelig ble fulgt, var at man alltid skulle velge den høyeste kategorien som har minst ett kriterium oppfylt (jf. tab. 1). Dette prinsippet (på engelsk omtalt som *One Out, All Out principle*) er én versjon av føre-var-prinsippet. Prinsippet forutsetter imidlertid at hvert kriterium for seg er potensielt tilstrekkelig for å oppnå en høy risiko. Denne forutsetninga var ikke oppfylt for invasjonsaksens opprinnelige A- og B-kriterium. Årsaken er at invasjonspotensialet er bestemt av produktet – og ikke summen – av etableringssannsynlighet og spredningshastigheta.

Man kunne altså forestille seg en tredimensjonal klassifisering av fremmede arter, der de tre aksene uttrykker etablering, spredning og effekt. For ikke å komplisere klassifiseringa, holdt vi fast på det todimensjonale systemet, men tok høyde for at etablerings- og spredningspotensialet bør multipliseres heller enn adderes for å oppnå delkategorien på invasjonsaksen. Den nåværende løsninga (tab. 12) «imiterer» på sett og vis en multiplikasjon, ved at en høy delkategori i ett av kriteriene ikke kan resultere i det høyeste invasjonspotensialet når det andre kriteriet bare oppnår en lav delkategori.

Kategori C ble holdt utenfor denne endringa, siden dens hovedsakelige hensikt er å ta høyde for invasjoner av forholdsvis sjeldne naturtyper. Som sådant kan kriteriet sies å inneholde både etablerings- og

spredningsaspektet. Føre-var-prinsippet tilsier videre at trusselen mot sjeldne naturtyper bør kunne gi utslag på invasjonfronten alene, dvs. uten «hjelp» fra A- eller B-kriteriet. At *One Out, All Out*-prinsippet opprettholdes med tanke på C-kriteriet er altså tilsikta. (Prinsippet videreføres også i effektaksen, som ikke berøres her; Sandvik m.fl. i arbeid.)

Som nevnt over, kan man avgrense A- og B-kriteriet på andre måter. Forslaget om å beregne spredningshastighet som økninga i forekomstareal kan i grunnen ses på som en forskyvning av grensen mellom A- og B-kriteriet. Siden vi er av den oppfatning at den geografiske komponenten av spredninga er relevant og viktig informasjon, som ellers ville falle ut av kriteriesettet, mener vi at denne bør forbli en del av B-kriteriet og spredningshastighetens definisjon. Eventuelle fremtidige justeringer bør skje i A-kriteriet, f.eks. ved å ta med informasjon om forekomstareal eller antall forekomster i angivelsen av etableringssannsynlighet.

5 Anbefalinger

På grunnlag av våre resultater gir vi de følgende anbefalinger for estimeringa av fremmede arters invasjonspotensial:

- 1) Kriteriesettets inndeling i et etableringskriterium (A) og et spredningskriterium (B) opprettholdes. Ingen av de to kriteriene alene bør gi maksimal utslag på invasjonsaksen; med det bør naturtypekriteriet (C). Dette er ivarettatt av den reviderte versjonen av kriteriesettet.
- 2) Etableringssannsynlighet anbefales estimert som arters forventet levetid i Norge. Der nøyaktige innmatingsdata ikke er tilgjengelig, har vi identifisert de parameterne som har minst betydning, der det mao. er tilstrekkelig med anslag av størrelsesordenen. Er viktige parametere som populasjonsvekstraten og miljøvarians utilgjengelige eller veldig usikre, bør vurderingen likevel skje kvantitativt, men ved å angi sannsynlige ytterpunkt basert på kvalifiserte anslag.
- 3) Selv om A-kriteriet for tiden opererer med forventet populasjonslevetid, er det åpent for fremtidige endringer eller forbedringer. Et eventuelt mål på «fortetning» som er basert på arters forekomstareal, bør f.eks. inngå i A-kriteriet hvis det skulle tas i bruk.

- 4) Definisjonen på spredning som B-kriteriet er basert på, opprettholdes. Ethvert mål på spredningshastighet av fremmede arter bør altså ikke bare inkludere aktiv og passiv (egen)spredning, men også antropogen transport og hyppigheten nyinnførsler. Det er i våre øyne essensielt at B-kriteriet tar vare på den geografiske informasjonen om økningen i fremmede arters utbredelsesområde.
- 5) Alle spredningsmodeller har sine begrensninger, og valg av modeller må skje med et bevisst forhold til dataenes mengde og natur. Dette valget bør ikke overlates til automatiserte algoritmer. Vår modell 2 er et robust valg for arter som bare har blitt introdusert bare én gang. Modellen som totalt sett oppførte seg best i våre simuleringer, var derimot en «avkappa» modell av typen 1.3, men det kan foreligge gode grunner til å velge andre modeller. Likeså kan det være aktuelt å bare bruke deler av det tilgjengelige materialet i modelleringen, f.eks. data fra de siste tretti år eller fra en bestemt landsdel. Hvert datasett krever en individuell tilnærming og en realitetssjekk av modellutmatingen.
- 6) Ett spredningsestimat for hele datasettet er ikke nødvendigvis den beste løsningen. Det er mest formålstjenlig når en art har blitt introdusert enten én gang eller mange ganger. Hvis en art derimot har blitt introdusert mellom to og ca. ti ganger på veldig forskjellige steder og i løpet av en begrenset tidsperiode, er spredningsmønsteret bedre gjengitt gjennom summen av spredningshastighetene fra hver av introduksjonene.

6 Referanser

- Akaike H (1973) Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. *Int Symp Inf Theory* 2:267–281
- Andersen A (1996) *Agonum dorsale* (Pont.) (Col., Carabidae) in Norway. Natural expansion and release into new areas 1985–93. *Fauna Norv B* 43:31–34
- Andersen A (2003) Polyfage predatorer i jordbruksområder. *Grønn Kunnskap E* 7(114):1–5
- Artsdatabanken (2012) FremmedArtsBasen, versjon 2012. URL: <https://database.artsdatabanken.no/FAB2012>. Artsdatabanken, Trondheim
- Bates D, Maechler M, Bolker B (2011) lme4: linear mixed-effects models using Eigen and Eigen, versjon 0.999375-42. URL: <http://cran.r-project.org/package=lme4>
- Beissinger SR, McCollough DR (red, 2002) Population viability analysis. University of Chicago Press, Chicago
- Blackburn TM, Lockwood JL, Cassey P (2009) Avian invasions: the ecology and evolution of exotic birds. Oxford University Press, Oxford
- Burgman MA (2002) Flaws in subjective assessments of ecological risks and means for correcting them. *Aust J Environ Manage* 8:219–226
- Burnham KP, Anderson DR (2002) Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach, 2. utg. Springer, New York
- CEU (2009) A mid-term assessment of implementing the EU Biodiversity Action Plan and towards an EU strategy on invasive alien species. Council of the European Union, Bruxelles
- Clutton-Brock TH (red, 1988) Reproductive success: studies of individual variation in contrasting breeding systems. University of Chicago Press, Chicago & London
- Colautti RI, Grigorovich IA, MacIsaac HJ (2006) Propagule pressure: a null model for biological invasions. *Biol Invasions* 8:1023–1037
- Dextrase AJ, Mandrak NE (2006) Impacts of alien invasive species on freshwater fauna at risk in Canada. *Biol Invasions* 8:13–24
- Gederaas L, Salvesen I, Viken Å (2007) Norsk svarteliste 2007 – økologiske risikovurderinger av fremmede arter. Artsdatabanken, Trondheim
- Gederaas L, Moen TL, Sandmark H, Skjelseth S (i arbeid) Fremmede arter i Norge – med norsk svarteliste 2012. Artsdatabanken, Trondheim
- Halvorsen R, Andersen T, Blom HH m.fl. (2009) Naturtyper i Norge – teoretisk grunnlag, prinsipper for innledning og definisjoner. Artsdatabanken, Trondheim
- Hesthagen T, Sandlund OT, Museth J (2006) Ørekyt *Phoxinus phoxinus*. Artsdatabankens Faktaark 28:1–3
- Hulme PE, Bacher S, Kenis M m.fl. (2008) Grasping at the routes of biological invasions: a framework for integrating pathways into policy. *J Appl Ecol* 45:403–414
- IUCN (2001) IUCN Red List categories and criteria: version 3.1. International Union for the Conservation of Nature, Gland & Cambridge
- Kot M, Lewis MA, van den Driessche P (1996) Dispersal data and the spread of invading organisms. *Ecology* 77:2027–2042
- Kålås JA, Viken Å, Henriksen S, Skjelseth S (red, 2010) Norsk rødliste for arter 2010. Artsdatabanken, Trondheim
- Lande R, Sæther B-E, Engen S (2003) Stochastic population dynamics in ecology and conservation. Oxford University Press, Oxford
- Leigh EG Jr (1981) The average lifetime of a population in a varying environment. *J Theor Biol* 90:213–239
- Lockwood JL, Cassey P, Blackburn T (2005) The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends Ecol Evol* 20:223–228
- Mace GM, Lande R (1991) Assessing extinction threats: toward a reevaluation of IUCN threatened species categories. *Conserv Biol* 5:148–157
- Mack RN, Simberloff D, Lonsdale WM, Evans H, Clout M, Bazzaz FA (2000) Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecol Appl* 10:689–710
- McCarthy MA, Keith D, Tietjen J m.fl. (2004) Comparing predictions of extinction risk using models and subjective judgement. *Acta Oecol* 26:67–74
- Miljøverndepartementet (i arbeid) Forskrift om innførsel og utsetting av fremmede organismer

Miljøverndepartementet, Finansdepartementet, Fiskeri- og kystdepartementet m.fl. (2007) Tverr-sektoriell nasjonal strategi og tiltak mot fremmede skadelige arter. Miljøverndepartementet, Oslo

Mrosovsky N (1997) IUCN's credibility critically endangered. *Nature* 389:436

Naturmangfoldloven (2009) Lov om forvaltning av naturens mangfold av 19. juni 2009 nr 100

Neubert MG, Caswell H (2000) Demography and dispersal: calculation and sensitivity analysis of invasion speed for structured populations. *Ecology* 81:1613–1628

Norton LR, Firbank LG, Scott A, Watkinson AR (2005) Characterising spatial and temporal variation in the finite rate of population increase across the northern range boundary of the annual grass *Vulpia fasciculata*. *Oecologia* 144:407–415

Pimentel D, Zuniga R, Morrison D (2005) Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecol Econ* 52:273–288

R development core team (2011) R: a language and environment for statistical computing, versjon 2.12.2. URL: <http://www.r-project.org>. R Foundation for Statistical Computing, Wien

Sandvik H (2011) Levetid, versjon 1.2 (for R). URL: <http://www.evol.no/hanno/11/levetid.htm>. NTNU, Trondheim

Sandvik H, Tufto J (2011) Spredning, versjon 1.2 (for R). URL: <http://www.evol.no/hanno/11/spredng.htm>. NTNU, Trondheim

Sandvik H, Sæther B-E, Holmern T, Tufto J, Engen S (i arbeid) Towards a generic ecological impact assessment of alien species: a quantitative set of criteria. pt under fagfellevurdering

Simberloff D (2005) Non-native species *do* threaten the natural environment! *J Agric Environ Ethics* 18:595–607

Skarpaas O (2012) Levedyktighetsanalyse som grunnlag for risikovurdering av fremmede karplanter. NINA Minirapp 361:1–58

Skarpaas O, Stabbeorp O (2011) Population viability analysis with species occurrence data from museum collections. *Conserv Biol* 25:577–586

Skjelseth S (2011) Veileder for økologisk risikovurdering av fremmede arter i Norge, versjon 1.0.4. Artsdatabanken, Trondheim

Staples DF, Taper ML, Shepard BB (2005) Risk-based viable population monitoring. *Conserv Biol* 19:1908–1916

Stone ER, Yates JF, Parker AM (1994) Risk communication: absolute versus relative expressions of low-probability risks. *Organ Behav Hum Decis Process* 60:387–408

Sæther B-E, Holmern T, Tufto J, Engen S (2010) Forslag til et kvantitativt klassifiseringssystem for risikovurdering av fremmede arter. Senter for bevaringsbiologi, NTNU, Trondheim

van Kirk RW, Lewis MA (1997) Integrodifference models for persistence in fragmented habitats. *Bull Math Biol* 59:107–137

Venable DL (2007) Bet hedging in a guild of desert annuals. *Ecology* 88:1086–1090

Verbrugge LNH, Leuven RSEW, van der Velde G (2010) Evaluation of international risk assessment protocols for exotic species. *Rep Environ Sci* 352:1–54

Vilà M, Basnou C, Pyšek P m.fl. (2010) How well do we understand the impacts of alien species on ecosystem services? A pan-European, cross-taxa assessment. *Front Ecol Environ* 8:135–144

Vose D (2008) Risk analysis: a quantitative guide, 3. utg. Wiley, Chichester

Wang M-H, Kot M, Neubert MG (2002) Integrodifference equations, Allee effects, and invasions. *J Math Biol* 44:150–168

Watkinson AR, Freckleton RP, Forrester L (2000) Population dynamics of *Vulpia ciliata*: regional, patch and local dynamics. *J Ecol* 88:1012–1029

Anhang A: avledninger

Avledninga av ligning 5:

$$\begin{aligned}
 \sigma_e^2 &= \frac{1}{49} \sum_{i=1}^{50} (\mu - \lambda_i)^2 \\
 &= \frac{1}{49} \left[(50-n)(\mu - \lambda)^2 + n(\mu - \lambda(1-p))^2 \right] \\
 &= \frac{1}{49} \left[50(\mu - \lambda)^2 + 2np\lambda(\mu - \lambda) + np^2\lambda^2 \right] \\
 &= \frac{1}{49} \left[\frac{1}{50}n^2p^2\lambda^2 - \frac{2}{50}n^2p^2\lambda^2 + np^2\lambda^2 \right] \\
 &= \frac{n}{49} p^2\lambda^2 \left(1 - \frac{n}{50} \right).
 \end{aligned} \tag{A1}$$

med μ : aritmetisk gjennomsnitt på de årlige vekstratene, dvs.

$$\mu = \frac{1}{50} \sum_{i=1}^{50} \lambda_i = \frac{1}{50} \left[(50-n)\lambda + n\lambda(1-p) \right] = \lambda \left[1 - \frac{np}{50} \right]$$

Simuleringsmodellen. – Modellen som ble brukt under simuleringen var en modifisert versjon av den som er beskrevet i *Forslaget* (Sæther m.fl. 2010:94–98). Modelleringsarealet («Norge») ble definert som en rektangel på 250 × 1500 gridceller. Miljøbetingelsene i gridcellene er beskrevet gjennom 250×1500-matrisen **M**.

Bestandstettheten påvirkes – avhengig av tetthetsreguleringens romlige skala – ikke bare av individtallet i hver gridcelle, men også av omkringliggende gridceller, og ble derfor definert som en 250×1500-matrise **D** med elementene

$$\mathbf{D}_{ij}(t) = \sum \left[\mathbf{N}(t) \cdot e^{-0,5\Delta(i,j)/\delta^2} \right], \tag{A2}$$

der Δ er en avstandsmatrise med elementene

$$\Delta_{ij}(x, y) = \sqrt{(x-i)^2 + (y-j)^2}. \tag{A3}$$

Voksne individer antas å forbli i sin gridcelle, slik at all spredning skjer ved nyprodusert avkom. Spredningssannsynligheten mellom gridcellene er definert gjennom matrisen

$$\mathbf{G} = \frac{f_{\Gamma}(\Delta, k, \theta)}{1 + 2\pi\Delta}, \tag{A4}$$

hvor $f_{\Gamma}(\Delta, k, \theta) = \Delta^{k-1} \cdot e^{-\Delta/\theta} \cdot \theta^{-k} / \Gamma(k)$ er gammafordelingens tetthetsfunksjon.

Simuleringen begynner med introduksjonen av N_0 individer til en randomisert gridcelle på tidspunktet t_0 . 250×1500-matrisen **N** over antall individer i alle gridceller simuleres deretter som

$$\mathbf{N}(t) = \mathbf{\Pi}(t) + \mathbf{B}(t) + \mathbf{\Psi}(t) \tag{A5}$$

hvor $\mathbf{\Pi}(t)$ er overlevelsen av eksisterende individer, $\mathbf{B}(t)$ er tilføyelsen av nyprodusert avkom og $\mathbf{\Psi}(t)$ er den antropogene introduksjonen av nye individer fra utenfor landets grenser. Disse matrisene er definert som følger:

$$\mathbf{\Pi}(t) \sim \text{sgn}[\mathbf{N}(t-1)] \cdot \text{Bin}[\mathbf{N}(t-1); \min(1; p_0 \cdot \mathbf{p}_{\text{tetthet}} \cdot \mathbf{p}_{\text{klima}} \cdot \mathbf{p}_{\text{miljø}} \cdot p_{\text{stokastisk}})] \quad (\text{A6a})$$

med

$$\mathbf{p}_{\text{tetthet}} = e^{\gamma_p \cdot (1-\mathbf{D})}, \quad (\text{A6b})$$

$$\mathbf{p}_{\text{klima}} = 1 - \tanh[b_{\text{lat}} \cdot (\mathbf{y} - y_{\text{klima}})], \quad (\text{A6c})$$

$$\mathbf{p}_{\text{miljø}} = 1 - 0,5|m| + m \cdot (\mathbf{M}^s - 0,5), \quad (\text{A6d})$$

$$p_{\text{stokastisk}} \sim e^{\sigma_e \cdot [\text{Norm}(0;1) - 0,5\sigma_e]} \quad (\text{A6e})$$

er en matrise med binomialfordelte slumptall med $\mathbf{N}(t-1)$ forsøk og en sannsynlighet gitt ved produktet av den gjennomsnittlige overlevelsen under optimale forhold (p_0), tetthetsavhengigheta, klimaeffekten, den deterministiske miljøeffekten og miljøstokastisiteten. $\mathbf{y}$ er en matrise bestående av gridcellenes breddegrad, 1 av ett-tall.

2) Rekrutteringa i (og til) en bestemt gridcelle

$$\mathbf{B}_{ij}(t) \sim \sum \text{Bin}\left[\mathbf{N}(t-1) \cdot \mathbf{f}; \frac{\mathbf{G}(i,j)}{\sum \mathbf{G}(i,j)}\right] \quad (\text{A7a})$$

med

$$\mathbf{f} \sim \text{Pois}\left[f_0 \cdot e^{\gamma_f \cdot (1-\mathbf{D})}\right] \quad (\text{A7b})$$

er summen over hele arealet av binomialfordelte slumptall, der antall forsøk er gitt ved produktet av bestandsstørrelsen i det forrige året og den poissonfordelte fruktbarheta, mens sannsynligheta uttrykker sprednings-sannsynligheta til gridcella.

3) Introduksjonen

$$\mathbf{\Psi}(t) \sim \text{Bin}(1; \mathbf{1} \cdot \mathbf{M}^\pi) \cdot \left[N_0 \cdot e^{\text{Norm}(0;1)}\right] \quad (\text{A8})$$

er produktet av en matrise med binomialfordelte sannsynligheter for introduksjon og antallet introduserte individer.

Sannsynligheten for at den fremmede arten er oppdaget i bestemte gridceller er gitt ved matrisen

$$\mathbf{\Phi}(t) \sim \text{sgn}\left\{\text{Bin}\left[\mathbf{N}; \mathbf{M} \cdot \varphi(t)\right]\right\} \quad (\text{A9a})$$

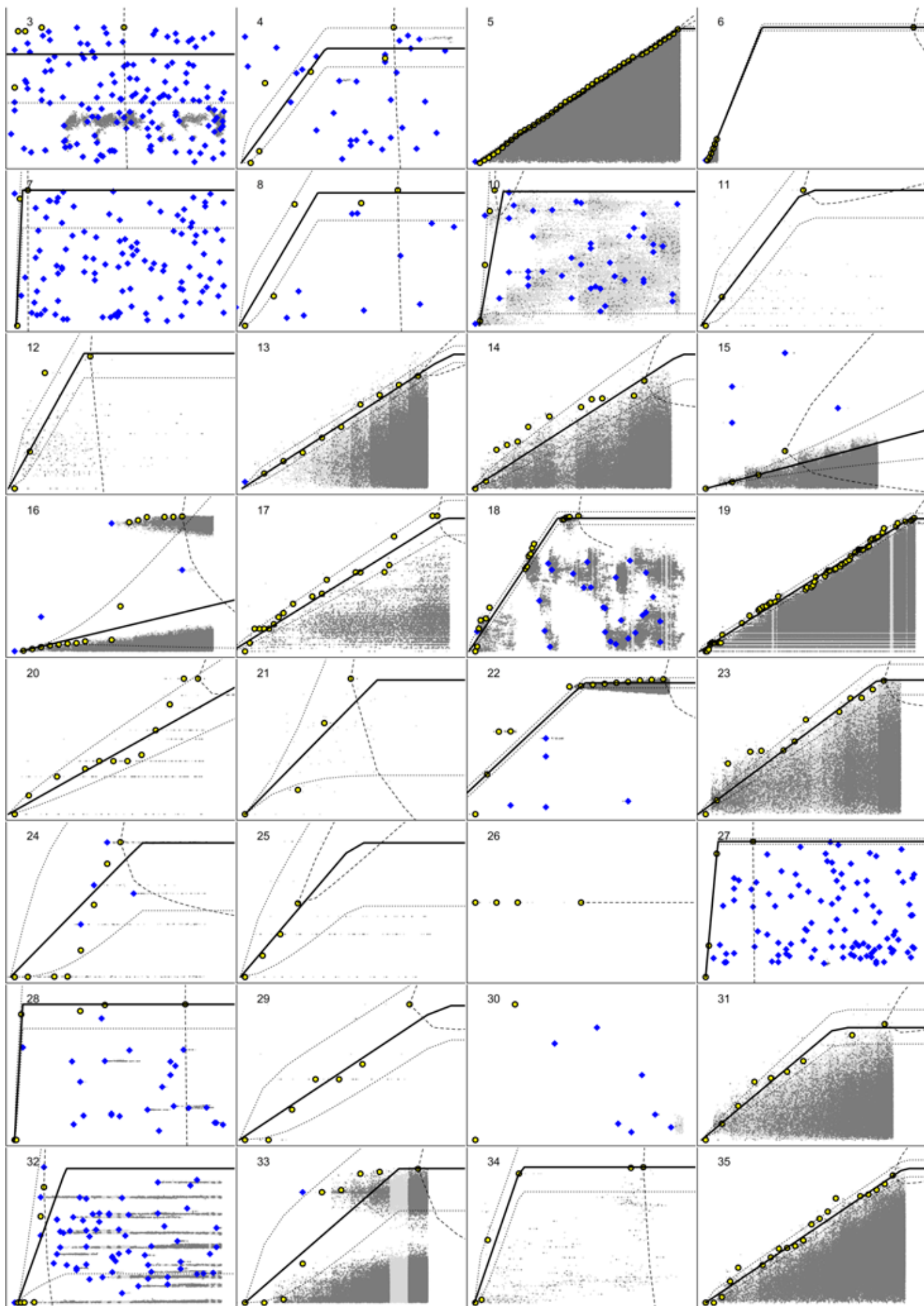
med

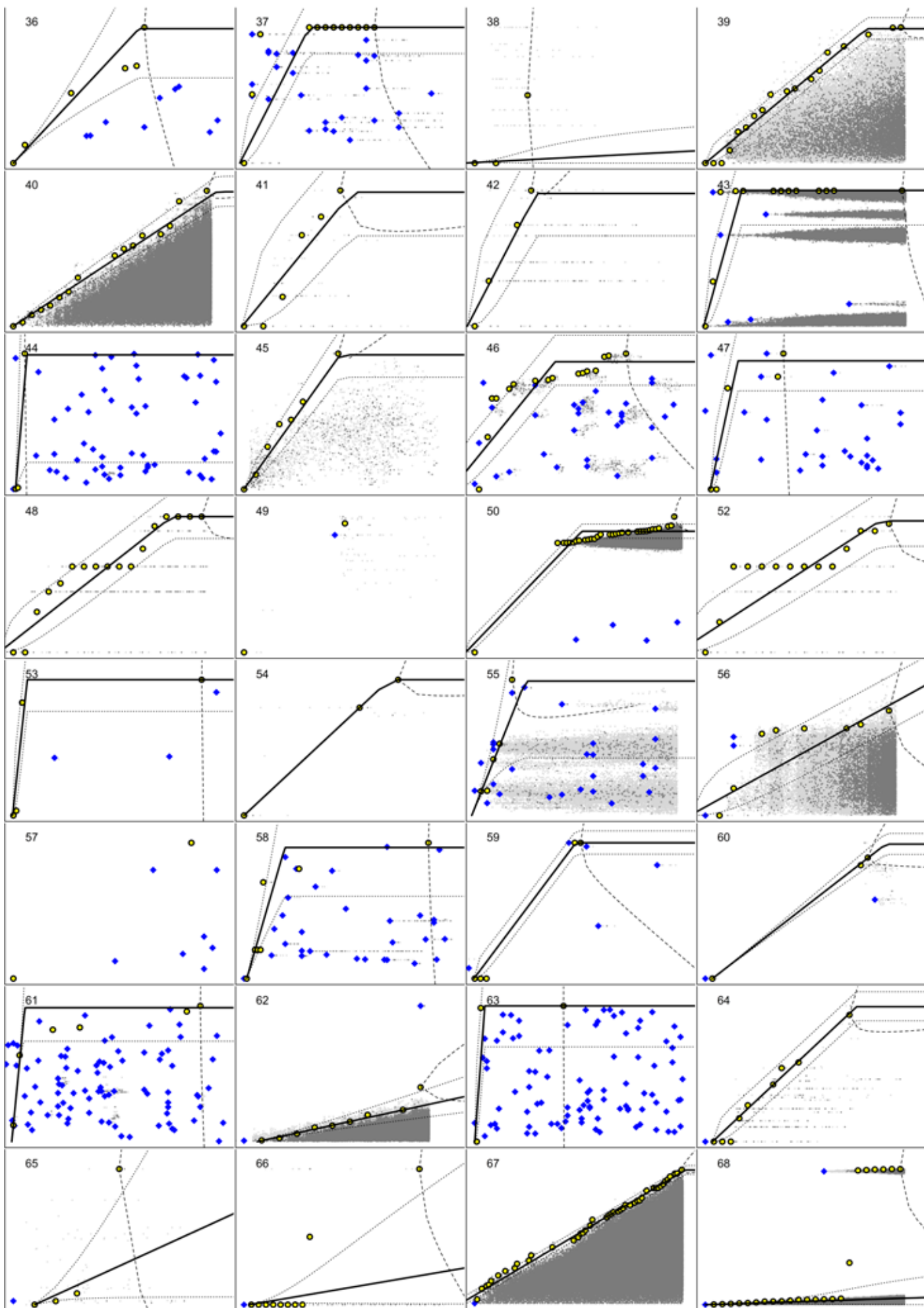
$$\varphi(t) \sim \min\left\{1; \varphi(t-1) \cdot e^{0,1 \cdot [1-\varphi(t-1)/\varphi_0] + \text{Norm}(0; \sigma_\varphi^2)}\right\} \quad (\text{A9b})$$

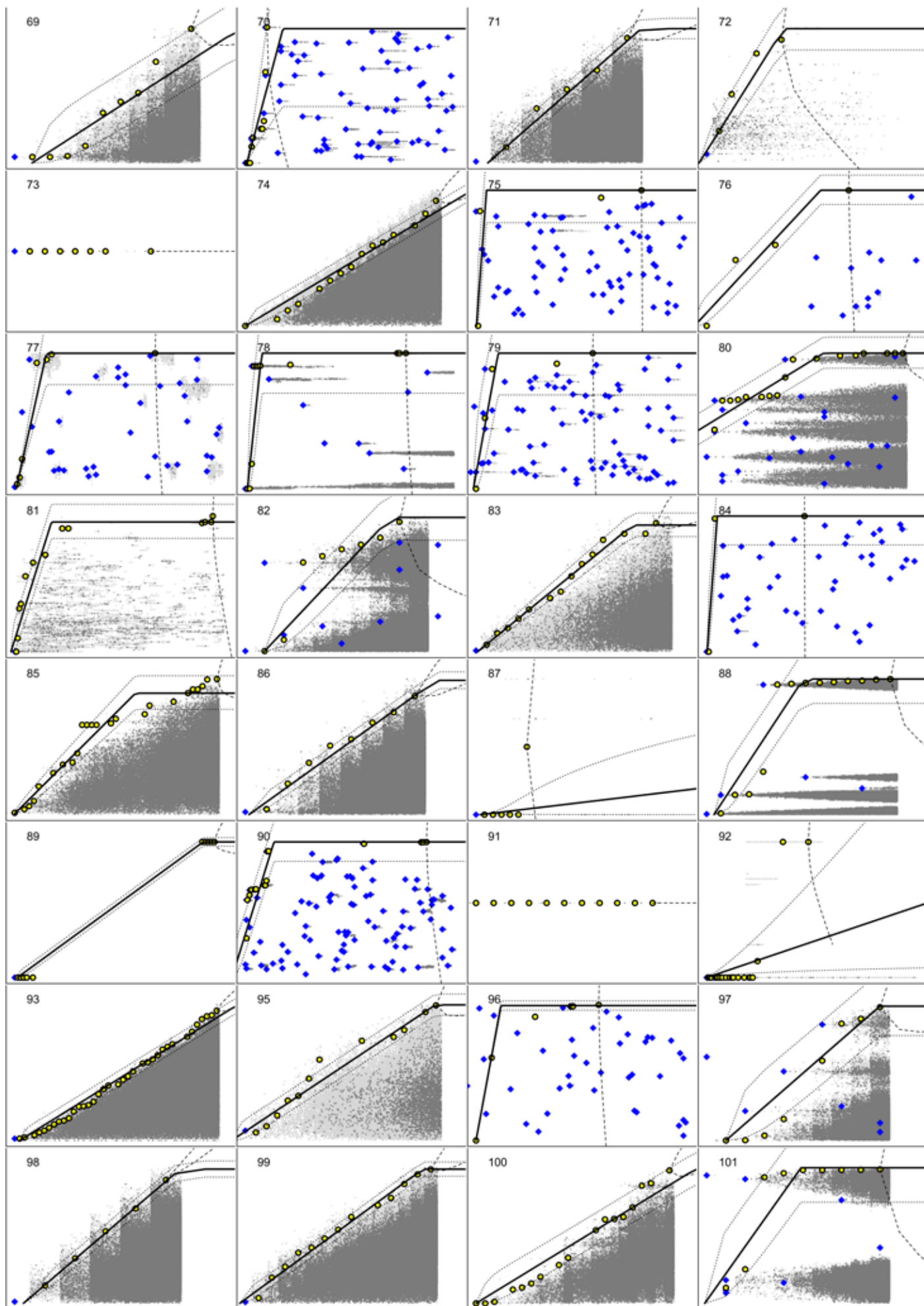
slik at deteksjonssannsynligheten er en temporalt autokorrelert prosess rundt en langtidsgjennomsnitt på φ_0 og med varians σ_φ^2 .

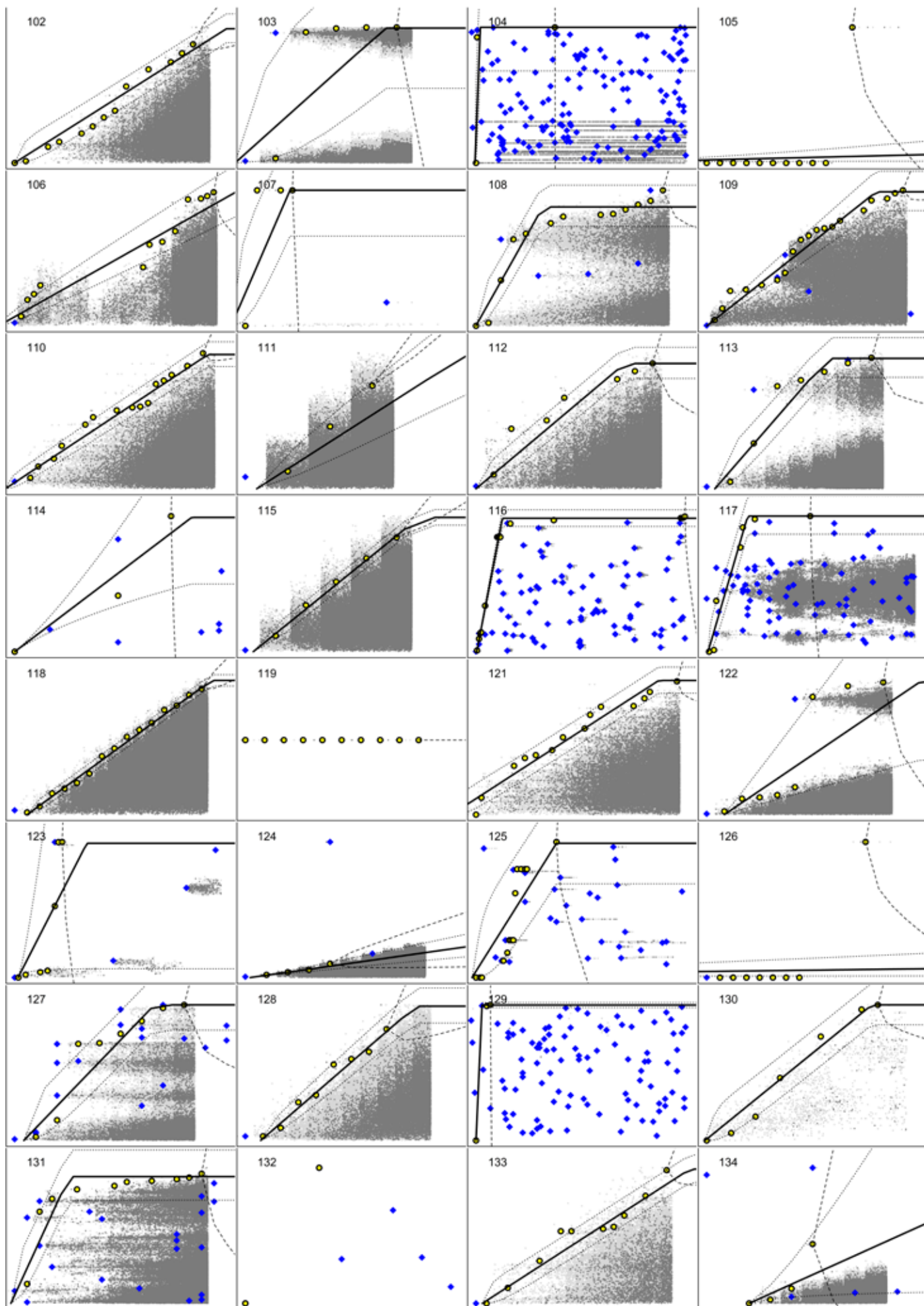
Anhang B: simulerte spredningsforløp

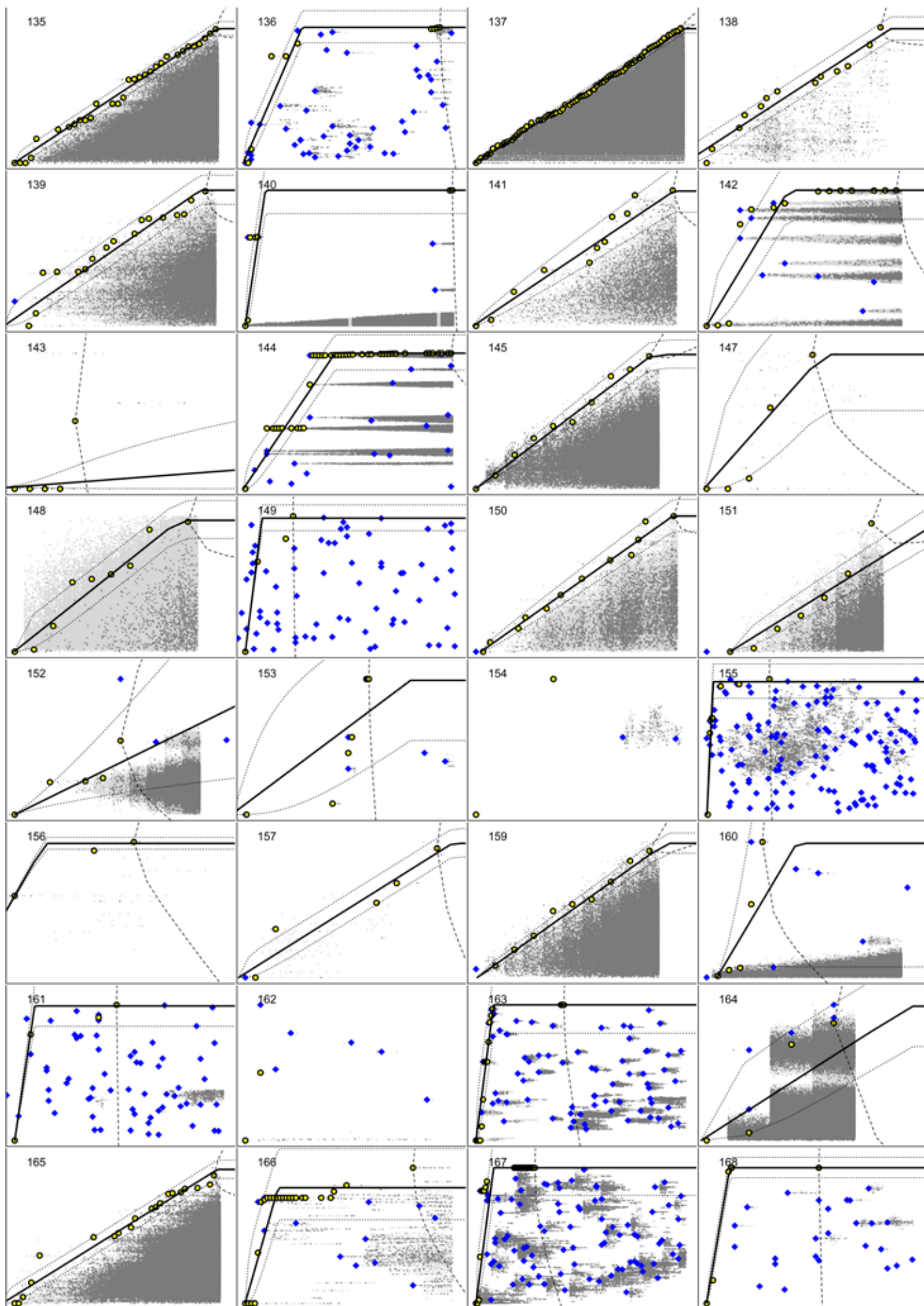
De følgende panelene viser samtlige simulerte spredningsforløp. Symbolene som er brukt, er forklart i figur 6 over. Spredningsforløpene som er vist i figurene 6, 7 og 9 er utelatt her. Modellene som ble tilpassa til spredningsforløpene var basert på spredningsfrontdefinisjon 1.3 og avkappa relasjoner.

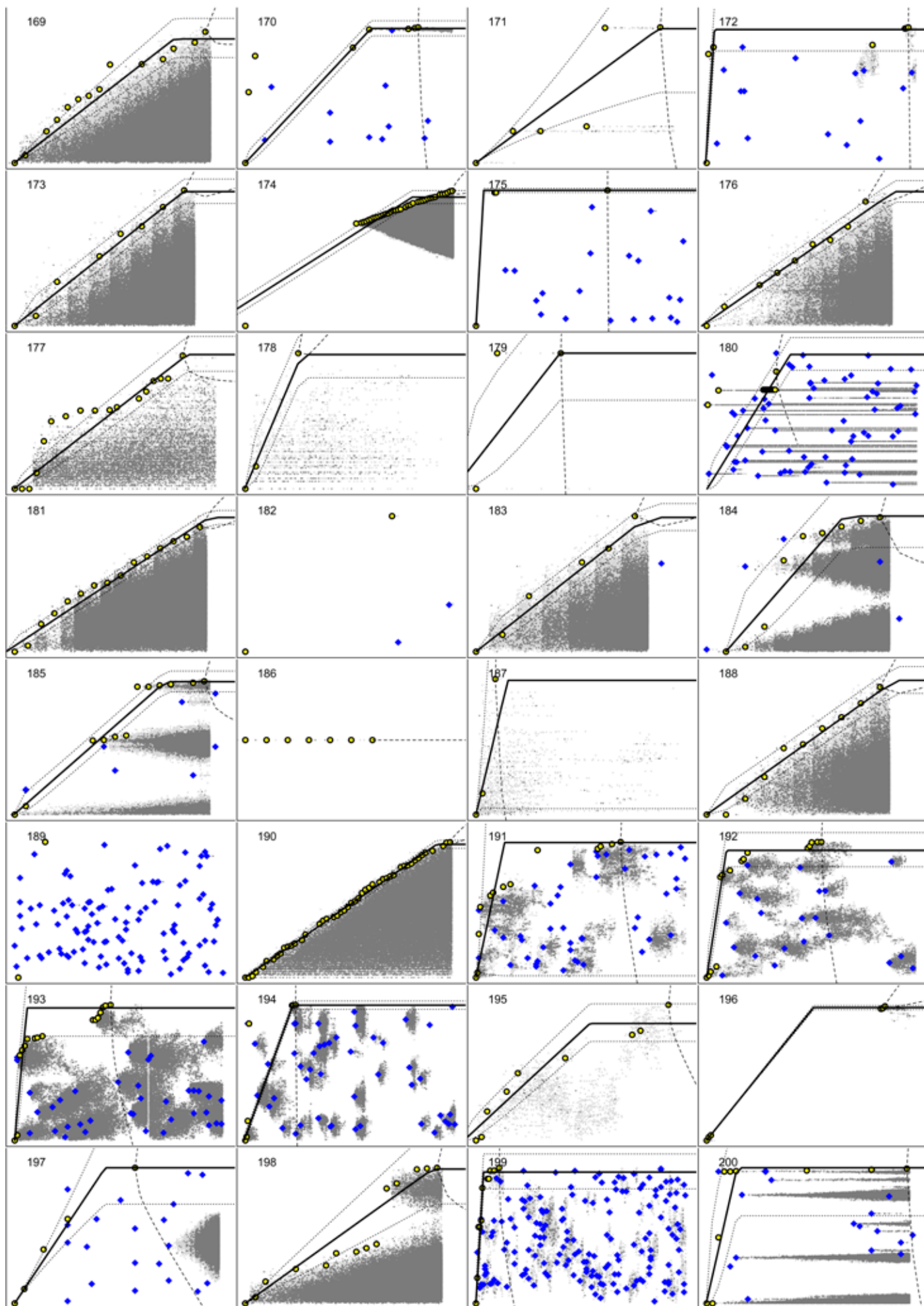












DN-utredning

oversikt

2012

- 7-2012: Testing og modifisering av modeller for å estimere spredning og etablering av fremmede arter
- 6-2012: Videreføring av prediksjonsmodellering av invaderende fremmede arter
- 5-2012: Terrengkalking for å redusere surhet og tilførsel av aluminium til vassdrag
Terrengkalkingsprosjektets oppsummeringsrapport
- 4-2012: Kriterier og metoder for kartlegging og overvåkning av fremmede arter
- 3-2012: Kartlegging av fremmede marine arter i Rogaland
- 2-2012: Kartlegging av fremmede marine arter i Hordaland
- 1-2012: Sjørøyevassdragene i Nord-Norge; 100 av 400 mulige - en zoogeografisk analyse av de aktuelle vassdragene

2011

- 11-2011: Innstilling fra utvalg om kultivering av anadrom laksefisk
- 10-2011: Utredning av europeisk flatøsters *Ostrea edulis* L. – Kunnskapsoversikt med forslag til handlingsplan
- 9-2011: CEPA-handlingsplan for våtmark 2011-2014
- 8-2011: Endringer i norsk marin bunnfauna 1997-2010
- 7-2011: Lavkart Setesdal/Ryfylkeheiene og Setesdal Austhei - metodeutvikling og validering av kart
- 6-2011: Invasive American Mink (*Neovison vison*): Status, ecology and control strategies
- 5-2011: Supplerende kartlegging av biologisk mangfold i jordbrukets kulturlandskap, inn- og utmark i Troms med en vurdering av kunnskapsstatus
- 4-2011: Supplerende kartlegging av biologisk mangfold i jordbrukets kulturlandskap, inn- og utmark i Finnmark med en vurdering av kunnskapsstatus
- 3-2011: Genbank 2008 og 2009
- 2-2011: Utbredelsesmodellering av fremmede invaderende karplanter langs veg
- 1-2011: The Norwegian Nature Index 2010

2010

- 9-2010: Evaluering av «Program for terrestrisk naturovervåking» (TOV 2000-2010)
- 8-2010: *Overvåking av fjellvegetasjon på Stortussen/Snøtind* - et pilotprosjekt innenfor GLORIA Norge
- 7-2010: Etablering av nye laksestammer på Sørlandet. Erfaringer fra arbeidet i Mandalselva og Tovdalselva etter kalking
- 6-2010: Supplerende kartlegging av biologisk mangfold i jordbrukets kulturlandskap, inn og utmark i Oslo og Akershus, med en vurdering av kunnskapsstatus
- 5-2010: Supplerende kartlegging av biologisk mangfold i jordbrukets kulturlandskap, inn- og utmark i Vestfold, med en vurdering av kunnskapsstatus
- 4-2010: Datagrunnlag for Naturindeks 2010
- 3-2010: Naturindeks for Norge 2010
- 2-2010: Spredning av fremmede karplanter fra veganlegg – kartlegging og metodeutvikling
- 1-2010: Mulige effekter av etablering av stillehavsøsters (*Crassostrea gigas*) i Norge

2009

- 6-2009: Overvåkning av fjellvegetasjon sommeren 2008 (GLORIA-prosjektet)
- 5-2009: Bleka i Byglandsfjorden – bestandsstatus og tiltak for økt naturlig rekruttering 1999-2008
- 4-2009: Moderne hjorteviltforvaltning med ny virkemiddelbruk mot 2015
- 3-2009: Utvikling av tradisjonelle kulturlandskaper i Barentregionen – KNP-modellen
- 2-2009: GMO Assessment in Norway as Compared to EU Procedures: Societal Utility and Sustainable Development
- 1-2009: Supplerende kartlegging av biologisk mangfold i jordbrukets kulturlandskap, inn- og utmark, i Hordaland med en vurdering av kunnskapsstatus
Nasjonalt program for kartlegging og overvåking av biologisk mangfold

KONTAKTINFO

Direktoratet for naturforvaltning. Besøksadresse: Tungasletta 2.
Postadresse: Postboks 5672 Sluppen, 7485 Trondheim,
tlf: 73 58 05 00, faks: 73 58 05 01, e-post: postmottak@dirnat.no, www.dirnat.no

Direktoratet for naturforvaltning har sentrale, nasjonale oppgaver og ansvar i arbeidet med å forvalte norsk natur. Det innebærer å bevare naturmangfoldet og legge til rette for friluftsliv og bruk av naturens ressurser.

Direktoratet for naturforvaltning er en rådgivende og utøvende etat, underlagt Miljøverndepartementet. Vi har myndighet til å forvalte naturressurser, gjennom ulike lover og forskrifter som Stortinget har vedtatt.

Ut over lovbestemte oppgaver har vi også ansvar for å identifisere, forebygge og løse miljøproblemer. Direktoratet for naturforvaltning samarbeider med andre myndigheter og gir råd og informasjon til befolkningen.