

# **Prediksjonsmodellering av arter og samfunn i forvaltning av biologisk mangfold: utfordringer og muligheter.**

Bernt-Erik Sæther

*Senter for Biodiversitetsdynamikk, Norges Teknisk-Naturvitenskapelige Universitet*

*Trondheim*

CBD Rapport 1/2021

M-nummer: M-1864|2020

## Sammendrag

Prediksjonsmodellering hvor man tar sikte på å forutsi hvordan forekomsten av arter og hele samfunn endrer seg i tid og rom er et nyttig verktøy i praktisk miljøforvaltning. En slik tilnærming kan benyttes til å påvise langsiktige endringer i sammensetning av det biologiske mangfoldet, evaluere kvantitativt effekten av ulike inngrep i naturen, være et virkemiddel for etablering av landskapsstrukturer som ivaretar biodiversiteten og viktige økosystemtjenester innen et avgrenset geografisk område og bidra til å optimalisere gjennomføringen av ulike forvaltningsmessige tiltak.

Her beskrives et generelt rammeverk for hvordan prediksjonsmodellering kan anvendes som et praktisk forvaltningsverktøy. Prediksjonsintervall som et sentralt begrep defineres og forklares gjennom praktiske eksempler. Dette tjener som grunnlag for definisjon av viktige begreper som presisjon (bredden av prediksjonsintervallet på et gitt tidspunkt) og prediksjonsfeil (graden av korrekt beskrivelse av den framtidige prosessen). En korrekt prediksjon av en framtidig økologisk tilstand krever derfor at viktige prosesser som påvirker variasjon i abundansen (tallrikheten) til en art blir inkludert i analysene. Hvordan variasjon i antallet individer av egen art endrer bestandens vekstrate (tetthetsregulering) og effekter av stokastiske variasjoner i miljøet (miljøstokastisitet) er i den forbindelse avgjørende faktorer som både bestemmer populasjonsdynamikken til enkeltarter og endringer i strukturen til hele samfunn. Et annet viktig element å inkludere i enhver troverdig prediksjon er betydningen av ulike former for usikkerhet.

Når det gjelder utarbeiding av prediksjoner for bestandsutviklingen til enkeltarter, har flere forskningsmiljø de seinere årene vært involvert i utviklingen av et generelt begrepsapparat, i første rekke knyttet til levedyktighetsanalyser av truede og sårbare arter. Et viktig hjelpemiddel i slike analyser er Populasjonsprediksjonsintervall (PPI), som beskriver det stokastiske intervallet hvor en bestemt bestandsstørrelse inngår med en gitt sannsynlighet etter et visst antall år. I tillegg til sannsynligheten for utdøing kan denne tilnærmingen benyttes til å estimere konsekvensene for fremtidige bestandsstørrelser av variasjoner i ulike miljøforhold, f.eks. grunnet endringer i klima, og effektene av ulike menneskelige inngrep. En annen viktig fordel ved å anvende PPI er at man kan gi mål for usikkerheten i prediksjonene. Ulempen er at presise prediksjoner krever lange tidsserier med individbaserte data. I Norge er vi imidlertid i en unik situasjon hvor flere slike datasett er tilgjengelige, spesielt for fugler og pattedyr, som gir et godt grunnlag for å beregne effektene av ulike endringer i miljøet på den fremtidige bestandsutviklingen.

En sentral utfordring for miljøforvaltningen er vurderinger av effektene på det biologiske mangfoldet av endringer i arealbruk eller tap av naturtyper. Et viktig hjelpemiddel i slike vurderinger kan være artsutbredelsesmodeller, hvor forekomsten eller abundansen av enkeltarter på en lokalitet er estimert basert på kunnskap om noen forutbestemte økologisk viktige miljøvariable. Dette innebærer at vi antar at den geografiske utbredelsen av arten kun er bestemt av de viktigste miljøfaktorene som bestemmer det nisjerommet som arten kan eksistere innenfor. Et viktig hjelpemiddel i bruken av slike modeller er om man kan kombinere informasjon fra ulike datakilder. I den seinere tiden har det blitt utviklet nye

### Tittel:

Prediksjonsmodellering av arter og samfunn i forvaltning av biologisk mangfold: utfordringer og muligheter.

### Bind:

CBD Rapport 1/2021

### Forfatter:

Bernt-Erik Sæther, Administrerende direktør,  
Centre for Biodiversity Dynamics (CBD)

### Dato:

Juni 2021

### Utgiver:

Centre for Biodiversity Dynamics (CBD),  
Norges Teknisk-Naturvitenskapelige Universitet (NTNU), Trondheim

### Oppdragsgiver:

Miljødirektoratet  
Kontaktperson: Tomas Holmern  
Oppdragsgivers referanse: M-1864/2020

Trondheim, juni 2021

**ISSN: 2703-8890**

**Key words:** Species diversity, population modelling, viability of communities, prediction interval, species distribution modelling, species abundance distributions (SAD)  
**Nøkkelord:** Artsmangfold, bestandsmodellering, levedyktighet av samfunn, prediksjonsintervall, artsutbredelsesmodellering, artsabundasefordelinger (SAD)

statistiske metoder og verktøy med dette som formål for å estimere det store antallet parametere som inngår i artsutbredelsesmodeller. En spesielt lovende tilnærming er såkalt data-integrerings metodikk hvor man tilpasser ulike observasjonsmodeller for ulike type data og som dermed gir muligheten til å kombinere informasjon om artsutbredelsen fra flere databaser. Dette er prinsipielt den samme tilnærmingen som allerede har vært benyttet i Integrated Population Models som nå har fått vid anvendelse i populasjonsøkologien. Eksempler blir presentert for å illustrere det store anvendelsespotensialet av en slik tilnærming når det gjelder prediksjoner av både forekomst og abundans av enkeltarter i et område.

Stortingsmeldingen *Natur for livet* fokuserer på nødvendigheten av bevaring av det biologiske mangfoldet for å opprettholde nødvendige økosystemprosesser. I denne rapporten foreslås to mål for å kvantifisere tilstanden i samfunn: andelen av det estimerte antall arter i samfunnet på et gitt tidspunkt som vil være gått tapt i løpet av et forutbestemt tidsrom og resistansen i samfunnet mot permanente endringer i miljøet. Det sistnevnte målet defineres som hvor stor endringen i den totale abundansen til samfunnet må være for at det forventede antall arter i samfunnet skal reduseres med et gitt antall (f.eks. 1) arter. Bruken av disse måleparametrene for å beskrive endringer og klassifisere graden av sårbarhet av samfunn er illustrert ved bruk av fuglesamfunnsdata, bl.a. tidsserier som inngår i Program for terrestrisk naturovervåkning (TOV).

Et sentralt problem i forvaltningen av det biologiske mangfoldet i Norge er å sikre tilstrekkelige store arealer av viktige naturtyper. Det er derfor viktig å kunne vurdere effektene av ulike endringer i strukturen av landskapet for biodiversiteten både på lokalt og regionalt nivå. I denne rapporten foreslås at et mål for å vurdere konsekvensen av ulike inngrep kan relateres til effekten på  $\alpha$  -,  $\beta$  - og  $\gamma$  - diversitet, som er generelle og vidt anvendte begrep innenfor samfunnsøkologien.  $\alpha$  - diversiteten beskriver artsdiversiteten innenfor et bestemt geografisk område, mens  $\gamma$  - diversitet angir artsdiversiteten innenfor en større region. Forholdet mellom  $\alpha$  - og  $\gamma$  - diversiteten utgjør  $\beta$  -diversiteten. En liten  $\beta$  - diversitet beskriver liten variasjon i artsdiversitet mellom områder ( $\beta_{rom}$ ) eller over tid ( $\beta_{tid}$ ), noe som viser at en stor andel av artsmangfoldet i en region kan observeres innenfor et mindre avgrenset geografisk område. Store verdier av  $\beta$  -diversitet viser derimot at store områder eller lange tidsperioder er nødvendige for å inkludere en stor andel av det regionale artsutvalget. Fordelen ved en slik tilnærming er at disse parametrene er bestemt av strukturen til hele samfunnet, uavhengig av egenskapene til enkeltarter. En annen fordel er at disse parametrene kan predikeres ut fra den underliggende dynamikken til artene som inngår i samfunnene, noe som gjør de velegnet for bruk i prediksjonsmodellering. Flere statistiske metoder er nå også i rask utvikling (som for eksempel Joint Species Distribution Modelling) for å estimere de nødvendige parametrene fra ulike type data-baser, gjerne basert på folkeedata (for eksempel Artsobservasjoner).

Et viktig bidrag fra nyere forskning er at man har utviklet et teoretisk rammeverk som kan danne et fundament for utvikling av kvantitative vurderinger av konsekvensene av ulike type inngrep og stor-skala miljøendringer for det biologiske grunnlaget. Det foreslås derfor ulike

tiltak for å utvikle forsterke potensielle synergi-effekter mellom forskning og forvaltning: (1) Det bør bygges opp en meta-base av norske individbaserte demografiske studier og utvikles en nasjonal strategi for finansiering av dokumentasjon og opprettholdelse av kontinuitet av strategisk viktige tidsserier. Flere av disse kan anses som norske nasjonalskatter. (2) Kravspesifikasjonene til institusjoner og organisasjoner som ønsker å inngå som operatører for levering av data til overvåkingsprogrammer, må være detaljerte, spesielt med hensyn til feltmetodikk (som inkluderer mål på innsamlingsinnsats), datadokumentasjon og kompetansekrav til involvert fagpersonell. (3) Miljøforvaltningen bør forsterke interaksjonen med andre sektordepartementer for å øke tilgangen til og forbedre integreringen mellom ulike databaser og overvåkingsprogram som inneholder relevant informasjon om endringer i miljøforhold. (4) Det bør etableres mekanismer og arenaer som fremmer samhandling mellom planleggere og virksomhetsutførere av ulike miljøtiltak og forskningsinstitusjoner slik at effekter av tiltak kan dokumenteres om mulig på en statistisk holdbar måte til gagn både for forvaltning og forskning. (5) Miljødirektoratet i samarbeid med relevante forskningsmiljø påbegynner et arbeid med å utvikle praktisk anvendbare parametre for å måle endringer i tilstanden i samfunn over tid basert på analyser av abundans og forekomst av et større antall arter og som bør inkludere data fra flere taxa. (6) Miljødirektoratet bør initiere utvikling av et system for risikoklassifisering av samfunn som kan brukes til å vurdere potensielle konsekvenser av ulike miljøinngrep eller endringer i stor-skala miljøforhold f.eks. grunnet endringer i klima. (7) Et viktig grunnlag for et slikt system kan være utarbeiding av spesifikke kriterier for hvor store arealer av ulike naturtyper som må bevares for å sikre at en viss andel av artsdiversiteten innenfor et større område opprettholdes. (8) Økt kunnskapsinnhenting må etableres om hvilke samfunnsmessige endringer som påvirker trender i forekomst og areal av ulike naturtyper. (9) Registreringsprotokollen og oppbygningen av databasen som inngår i Artsobservasjoner bør med regelmessige intervall gjennomgå evaluering hvor både operatører, brukere, miljøforvaltningen og forskningsinstitusjoner deltar.

## Summary

### *Prediction modelling of species and communities in the management of biological diversity: challenges and possibilities*

Bernt-Erik Sæther, Centre for Biodiversity Dynamics, Norwegian University of Science and Technology, N-7491 Trondheim, Norway

The aim of prediction modelling is to predict how the occurrence as well as the abundance of species and whole communities will change in space and time, which can be a useful tool in practical management of biodiversity. This approach can be used to indicate long-term trends in the composition of the biological diversity, quantitatively evaluate the impact of different human actions, be a tool for constructing structures of landscape that maintain species diversity and important ecosystem services within a specific area, and contribute to optimal use of resources allocated to different management actions to conserve biological diversity.

Here a general framework for practical application of prediction modelling is described. The concept of prediction interval is defined and implemented based on some practical examples. This serves as foundation for deriving important characteristics for interpretation of predictions such as precision (the width of the prediction interval at a given point of time) and bias (the degree of correct prediction of the future process). A correct prediction of future ecological state therefore requires that processes affecting fluctuations in abundance are included in the analyses. In particular, it is important to include specific assumptions about how variation in numbers of individuals of the own species (density dependence) and how random fluctuations in the environment (environmental stochasticity) affect the population growth rate. These processes strongly affect the dynamics of single populations as well as spatio-temporal changes in the structure and the species composition of whole communities. In addition, reliable projections must include the influence of different sources of uncertainty.

The Population Prediction Interval (PPI) is introduced as a general concept for projecting the dynamics of single species, especially for predicting the decrease to small population size or extinction of small populations of rare and endangered species. A PPI describes the stochastic interval that includes a certain population size at a specific time with a given probability. In addition to assess the viability of populations, this approach can also be used to analyse the impact of different kinds of human activities and management interventions for the future abundance of the species. An important advantage of this concept is that the influence of different kinds of uncertainties on the PPI can be assessed, e.g. by parametric bootstrapping. However, application of a PPI-approach ideally requires time series of individual-based demographic data. In Norway we have fortunately access to such data for several species of birds and mammals, which make it possible to implement the PPI-approach in active management to evaluate the consequences of different management actions and changes in the environment for many vertebrates.

An important challenge in the management of biological diversity is to quantitatively assess the effects of losses important habitat types and changes in area use by humans. Species

Distribution Models, in which the occurrence (presence-absence) or abundance (number of individuals) of species are estimated as function of some important pre-determined environmental variables, can be an important tool for such assessments. This implies that it is assumed that the geographical distribution is determined by those environmental conditions defining the species-specific multidimensional niche space. An important help in using SDM would if data from different sources could be combined. Recently several new statistical models and tools have been developed that enable us to combine different data-bases into analyses to estimate the large number of parameters usually included in SDM models. An important advance has been data integrations models in which different observation models for different types of data are integrated into a common analysis. This is analogue to Integrated Population Models, which have been widely adopted in population ecology. Here we provide some examples of the use of SDM to illustrate their potential wide application in assessments of the geographical variation in the occurrence and abundance of single species.

In the Deposit report “Nature for Life” the government focuses on having an ecosystem perspective on the necessity for conserving biological diversity in Norway, facilitating the maintenance of critical ecosystem services. Here we propose two measures to quantify the ecological state in natural communities: the proportion of estimated number of species remaining in the community after a specific period of time and the resistance of the community to a permanent change of the environmental conditions. The latter can be measured as the magnitude of the change in total abundance that causes a certain number of species to be lost. The application of these measures to characterize communities is illustrated by analyses of long-term data on the dynamics of bird communities included in The Terrestrial Ecosystems Monitoring Program (TOV).

An important problem in the management of biological diversity in Norway is to ensure that sufficient area of important habitat types is available. It is therefore crucial that consequences of changes in landscape structure for the species diversity at the local, regional and even in some cases at the national scale can be quantitatively assessed. In this report it is proposed that consequences of different actions can be assessed through their effects on the  $\alpha$ -,  $\beta$ - and  $\gamma$ -diversity, which are general and widely applied concepts in community ecology.  $\alpha$ -diversity describes the species diversity within a limited geographical area (a single locality), whereas  $\gamma$ -diversity refers to the species diversity with a region and constitutes the species pool. The relationship between the  $\alpha$ - and  $\gamma$ -diversity constitutes the  $\beta$ -diversity. A small  $\beta$ -diversity describes a small variation in species diversity among localities ( $\beta_{rom}$ ) or during time ( $\beta_{iid}$ ). This shows that a large proportion of the species diversity in a region that can be found at a locality or at a given point of time. In contrast, large values of the  $\beta$ -diversity indicate that large areas or long time periods are necessary for including a large proportion of the species in the region. An advantage of this approach is that these parameters are determined by the characteristics of the abundance distribution of all species in the community, and not only by the abundance or occurrence of a few selected species (e.g. those that are Red-listed). Another advantage is that these measures are determined by the underlying spatio-temporal dynamics of the species that constitute the communities. This

approach can therefore be useful for prediction modelling of changes in community dynamics. Recently, several advanced statistical methods have been developed (e.g. Joint Species Distribution Modelling) for estimation of the parameters in such dynamical models.

A conclusion emerging from this review is that recent advances in research provide a fundament for implementing predictive models in assessments of the consequences of different human actions and large-scale changes of the environment for the biological diversity. This implementation can be facilitated by the following actions: (1) A national meta-base of long-term individual-based demographic studies should be formed and some funding instruments should be established to facilitate documentation and continuity of strategically important time series. Some of these can even be considered as Norwegian national treasures. (2) The requirement specifications to institutions and organizations involved in conducting collecting of data to be included in national monitoring schemes must be detailed, especially including detailed specification of the field methodology (including estimates of sampling effort), documentation of data and competence of persons involved. (3) Environmental management institutions should reinforce interactions with other sectors to improve access and integration among different data bases that can be used to assess changes and trends in environmental conditions. (4) Mechanisms and areanas should be established that improves co-action and collaborations among policy-makers and managers and research institutions ensuring statistical documentation of effects of relevant environmental actions and interferences. This will enhance both effectiveness of implementation of management strategies and provide important opportunities for research. (5) The Norwegian Environment Agency should in collaboration with relevant research institutions initiate a process for developing practical applicable measures for changes in natural communities based on temporal variation in abundance and occurrence of species including several major taxonomic groups. (6) The Norwegian Environment Agency should initiate development of system for risk-classification communities, which can be used to predict and evaluate the consequences of human actions and large-scale changes in environmental conditions (e.g. due to expected changes of climate). (7) An important foundation for such a system may be development of guidelines for how large areas of specific habitat types that must be available to maintain a certain proportion of the species diversity within a larger region. (8) Improved knowledge about how different societal changes affect the distribution and size of different nature types in different parts of Norway. (9) The protocol for registration and the structure of the data base on which Artsobservasjoner is based should be regularly evaluated, which should include involvement of operators, endusers, environmental managers and researchers.

**Innholdsfortegnelse**

Sammendrag  
Abstract

Innholdsfortegnelse

1. Innledning .....	9
2. Bakgrunn og grunnleggende begreper .....	12
2.1. Definisjoner .....	12
2.2. Valg av modell .....	15
2.3. Oppsummering .....	16
3. Prediksjoner av dynamikk til enkeltarter .....	17
3.1. Definisjon av Populasjonsprediksjonsintervall (PPI) .....	17
3.2. Anvendelse av PPI: et eksempel .....	21
3.3. Prediksjonsevne av tetthetsavhengige bestandsendringer .....	22
3.4. Et eksempel: effekten av klimaendringer på bestandsutviklingen Sørlandet .....	23
3.5. Oppsummering .....	25
4. Prediksjoner av dynamikken til samfunn .....	26
4.1 Hvorfor anta en bestemt arts-abundanse modell? .....	27
4.2. Beskrivelse av tilstanden i et samfunn .....	29
4.2.1. Antall arter i samfunnet .....	29
4.2.2. Antall arter i et utvalg av individer fra samfunnet .....	29
4.2.3. Mål for artsdiversitet .....	30
4.3. Bidraget av ulike prosesser til variasjon i samfunnsdynamikk: et eksempel .....	32
4.4. Kriterier for å klassifisere levedyktigheten til samfunn .....	35
4.5 Oppsummering .....	40
5. Artsutbredelsesmodeller .....	41
5.1. Prediksjon av forekomst og abundans av enkeltarter .....	42
5.2. Grunnleggende begrep for analyser av romlig variasjon i struktur av samfunn ...	46
5.3. Betydning av sampling .....	48
5.4. Prediksjon av romlige prosesser på samfunnsnivå .....	48
5.5. Oppsummering .....	50
6. Diskusjon og tilrådninger .....	52
Appendiks 1. Karakterisering av et samfunn basert på en lognormal arts-abundans fordeling .....	61
Appendiks 2: Modellering av samfunnsdynamikk basert på en lognormal arts-abundans fordeling .....	63
Referanser .....	65

## Forord

På stadig flere områder i forvaltning av det biologiske mangfoldet ønskes prognoser om hva som vil skje i framtiden. Så langt har det vært liten tradisjon for denne typer analyser i praktisk miljøforvaltning. En viktig mulighet for å økt brukt av denne type verktøy har nå åpnet seg gjennom at flere forskningsmiljø den siste tiden har utviklet nye modeller og statistiske metoder for beskrive framtidige endringer i forekomst av enkeltarter og også struktur av hele samfunn som funksjon av endringer i miljøet. Formålet med denne rapporten er å gi en oversikt over muligheter og utfordringer som dette nye teoretiske rammeverket innebærer for norsk miljøforvaltning.

Rapporten er utarbeidet ved Senter for Biodiversitetsdynamikk, NTNU av undertegnede på oppdrag av Miljødirektoratet med Tomas Holmern som kontaktperson. Erik Solbu, NIBIO, John Atle Kålås, NINA, Steinar Engen, NTNU, og Eirin Bjørkvoll, Miljødirektoratet, takkes for verdifull diskusjon, nyttige innspill og hjelp med analyser.

Trondheim 23.april 2021

Bernt-Erik Sæther

## 1. Innledning

Vi lever i en tid hvor menneskelige inngrep setter stadig større preg på miljøet på kloden. En viktig konsekvens av disse endringene er en reduksjon av artsmangfoldet fordi arter dør ut i et omfang som aldri før har vært opplevd gjennom jordas historie. Kloden anses derfor nå å gjennomgå den sjette perioden med masseutdøing av arter hvor en stor andel av de artene som er til stede vil være utdødd om bare noen få titalls år. I sin første hovedrapport identifiserte IPBES (2019) tap og endringer i arealbruk, menneskelig rovdrift på økonomisk viktige arter, klimaendringer og forurensning som de viktigste årsakene til denne raske utdøingen av arter. Dette store artstapet får stadig større innvirkning på vårt daglige liv og har uoversiktlige konsekvenser for de biogeokjemiske prosessene som mennesket som art er helt avhengig av for å overleve på sikt.

En sentral utfordring for å iverksette tiltak for å endre denne negative utviklingen for det biologiske mangfoldet er at vi kan utvikle prognoser for hvordan artsdiversiteten vil endre seg både lokalt, regionalt, nasjonalt og globalt som en følge av ulike former for menneskelig påvirkning og, ikke minst, hvordan ulike type tiltak vil kunne påvirke disse forventede endringene. Dette representerer en kjempeutfordring til dagens økologer. Økologien har så langt bare i begrenset grad vært utviklet som prediktiv vitenskap. Dette står i kontrast til mange andre vitenskapsdisipliner som f.eks. fysikk og samfunnsøkonomi hvor utvikling av prediksjoner har vært et kjerne-element innenfor store deler av forskningsvirksomheten. Årsaken til at økologien avviker fra dette bildet kan være flere. Først og fremst kan dette være knyttet til at økologien er en ung vitenskap som har gjort at man i bare begrenset grad har fått skapt et tilstrekkelig empirisk fundament for utvikling av generelle teorier som beskriver økologiske prosesser uavhengig av spesifikke system. Det korte tidsrommet med moderne økologisk forskning har spesielt medført en mangel på tidsserier av tilstrekkelig lengde til å identifisere generelle mønstre i variasjonen i økologiske prosesser. Dette har gjort det vanskelig å parametrisere modeller som kan anvendes for å utvikle prediksjoner også når man bare har tilgang på begrensede data. Dette er nettopp tilfelle i mange situasjoner hvor man må ta forvaltningsmessige beslutninger.

Innenfor økologisk forskning representerer kanskje bevaringsøkologien det viktigste unntaket når det gjelder anvendelsen av prediktive modeller. Et sentralt element i denne forskningsdisiplinen er levedyktighetsanalyser hvor man beregner sannsynligheten for at en bestand av en gitt størrelse vil dø ut i løpet av et bestemt tidsrom (1981, Gilpin and Soulé 1986, Goodman 1987). Denne kvantitative tilnærmingen har vært viktig av fire årsaker: (1) Den påviste generelle egenskaper ved utdøingsprosessen som f.eks. at det eksisterer en nedre grense for bestandsstørrelsen hvor utdøingshastigheten øker dramatiske og gjør det derfor i praksis nesten umulig å forhindre utdøing (Lande 1993). (2) Den identifiserte viktige, men ukjente parametere som var bestemmende for forventet levetid til små bestander (Leigh 1981, Sæther et al. 2000a). (3) Den konkretiserte viktige føringer for forvaltningsmessige beslutninger og bidro dermed til en klarere definering av skillet mellom forskning og forvaltning (Mace and Lande 1991). For å illustrere dette skillet i praksis vil det være en politisk eller forvaltningsmessig beslutning å bestemme

hvilken sannsynlighet for utdøing som er akseptabel for at en art eller bestand skal anses som levedyktig og hvor lang periode som skal benyttes i disse vurderingene (ofte 50, 100 eller 1000 år). (4) Innsikten basert på en overordnet teoretisk tilnærming (stokastisk modellering av små bestands dynamikk) etablerte «små-bestands paradigmet» (Caughley 1994) i bevaringsbiologien. Resultater fra denne type analyser dannet grunnlaget for kvantitative klassifiseringer av ulike arters eller bestands risiko for utdøing (Mace and Lande 1991) både på globalt (IUCN 2020) og nasjonalt nivå (Henriksen and Hilmo 2015). Slike «rødlist» har utvilsomt hatt stor forvaltningsmessig betydning (Evju et al. 2020).

Tilsvarende kvantitative kriterier basert på analyse av teoretiske bestandsmodeller er også anvendt til å klassifisere risikoen for at fremmede arter skal kunne spre seg til og etablere seg i et nytt område (Sæther et al. 2010b). Sammenholdt med en vurdering av de økologiske konsekvenser av en potensiell ny-etablering kan dette dermed tjene som grunnlag for identifikasjon av «svartelistede» arter som bør være gjenstand for forvaltningsmessige tiltak for å unngå uheldige økologiske konsekvenser ved etablering i Norge (Sandvik et al. 2013). Dette systemet kan også brukes til å identifisere og risikovurdere dørstokkarter (Sandvik 2020).

I løpet av den siste tiden har fokuset for forvaltningen av biologisk mangfold endret seg fra analyser av levedyktigheten til enkelt-arter til å betrakte effekter av storskala miljøendringer og ulike type menneskelige inngrep på struktur og egenskaper til hele økosystem. En årsak til dette skiftet i fokus er at en lang rekke forskningsresultater nå har vist at svært mange av egenskapene til samfunn eller økosystem er sterkt påvirket av mellomarts-interaksjoner og tilstedeværelsen også av sjeldne arter (Kinzig et al. 2002, Mace et al. 2005, Cardinale et al. 2012). En slikt helhetlig økosystem-fokus ble også nedfelt som et helt sentralt prinsipp for norsk miljøforvaltning i Stortingsmeldingen *Natur for livet* (Miljødepartementet 2016a).

Dette økte fokuset på effekten av flere arter eller hele økosystem innebærer nye utfordringer når det gjelder beregninger av hvilken effekt ulike trusler vil ha på det framtidige biologiske mangfoldet. I prinsippet er dette knyttet til to hovedproblemer når det gjelder analyser av strukturen til naturlige samfunn: (1) Sjeldne arter utgjør en viktig del av egenskapene til et samfunn eller hele økosystem. Slike arter er gjerne vanskelig å oppdage, noe som gjør at måten samfunnet samples på i sterk grad kan påvirke de konklusjonene som kan trekkes fra et innsamlet materiale. Estimater av antall arter innen et bestemt område vil for eksempel nesten alltid øke med sampling- innsatsen (Lande 1996). Derfor er det vanskelig å sammenligne artsmangfoldet i to ulike områder fordi forskjeller i antall arter som observeres simpelt hen kan skyldes at det ene området er mer nøye kartlagt enn det andre. (2) Mange arter i et samfunn vil nødvendigvis være så fåtallige at det nærmest vil være umulig å estimere viktige parametere som bestemmer sannsynligheten for den framtidige forekomsten av arten i et område. Bestandsutviklingen til slike fåtallige arter vil også være sterkt influert av demografiske stokastisitet (Lande et al. 2003). Dette gjør at de framtidige egenskapene til et samfunn vanskelig kan bestemmes ut fra ekstrapolasjon av de populasjonsdynamiske egenskapene til enkeltarter.

Dette har medført at studier av egenskaper til samfunn for en stor del har vært karakterisert av analyser av variasjon i ulike artsdiversitets-indekser (Magurran 1988) som ikke er direkte knyttet til underliggende prosesser som bestemmer hvordan egenskapene til samfunn varierer i tid og rom. Dette gjør det vanskelig å benytte slike indekser i utarbeidingen av prediksjoner for framtidige endringer i strukturen av samfunn.

Et annet forhold som har gjort at prediksjonsmodellering av samfunn så langt bare har vært anvendt i begrenset omfang er at kvantitative kriterier for å klassifisere sårbarheten til samfunn knapt har vært anvendt. En årsak til dette er at man i dag kun har begrenset kunnskap om størrelsen på de naturlige omløps-ratene av arter i intakte samfunn og hvilke faktorer som påvirker variasjonen i disse (Magurran 2016). Dette medfører derfor at det er vanskelig å tolke om observerte variasjoner i artssammensetning i tid og rom skyldes naturlige svingninger eller langsiktige endringer i samfunns-strukturen, for eksempel som en følge av ulike former for menneskelig påvirkning.

I den siste tiden har vi opplevd store framskritt i vår forståelse av faktorer som påvirker dynamikken til enkeltbestander, interagerende arter og strukturen av hele samfunn og økosystem (Loreau 2010, Magurran and McGill 2011, McCann 2012). Denne forståelsen har også gjort det mulig å utvikle avanserte statistiske metoder til å estimere viktige parametere som påvirker egenskapene til de dynamiske prosessene i tid og rom (Warton et al. 2015, Ovaskainen and Abrego 2020). Formålet med denne rapporten er å gi en oppsummering av disse forskningsmessige framskrittene både konseptuelt og metodisk, og beskrive hvordan disse har bidratt til å forbedre vår evne til å utvikle pålitelige projeksjoner av framtidige endringer i det biologiske mangfoldet. En viktig målsetning er også å påpeke viktige forutsetninger som må være til stede for at prediksjonsmodellering kan bli et viktig og vidt anvendbart verktøy i forvaltningen av biologisk mangfold både på lokalt, regionalt og nasjonalt nivå.

## 2. Bakgrunn og grunnleggende begrep

### 2.1. Definisjoner og sentrale begrep i generell prediksjonsmodellering

En realistisk prediksjon for en prosess i et naturlig miljø bør nødvendigvis inneholde en kombinasjon av en deterministisk komponent (som beskriver svingninger i forventningsverdien) samt modellering av stokastiske faktorer (som beskriver variansen i prosessen). En konsekvens av dette er at en realistisk prediksjon i et varierende miljø må inneholde et kompliserende stokastisk element. Dette innebærer at flere begrep må innføres og defineres.

Det sentrale begrepet som benyttes til å beskrive innholdet i en prediksjon, er *prediksjonsintervallet*. Dette er et stokastisk intervall som inkluderer en gitt framtidig verdi med en bestemt sannsynlighet  $\alpha$ .

Prediksjonsintervallet kan benyttes til å definere noen viktige begrep som er nødvendige for å karakterisere egenskaper ved en prediksjon. *Presisjonen* i prediksjonen beskriver hvor presist man kan forutsi den framtidige verdien av variabelen og innebærer at prediksjonsintervallet er smalt. Et annet viktig begrep er *prediksjonsfeilen*, som beskriver i hvor stor grad man korrekt kan beskrive den framtidige prosessen. Som før nevnt vil en projeksjon av en økologisk prosess i et naturlig miljø inneholde et stokastisk element. Dette innebærer at man ikke lager en prediksjon av en enkelt verdi, men av en fordeling av framtidige verdier. En korrekt prediksjon er derfor karakterisert ved at andelen av utfallene fra simuleringene av modellen ved et gitt framtidig tidspunkt som gir lavere verdier enn  $q$ -kvantilen i prediksjonsintervallet (se Fig. 3.1 for et eksempel) må være nøyaktig lik  $\alpha$  (Sæther et al. 2009).

La oss foreta et tankeeksperiment hvor vi illustrerer betydningen av stokastisiteten i prediksjonene gjennom at vi betrakter verdien av en variabel (f.eks. bestandsstørrelsen) etter et visst antall år i et system med mange replikater av prosessen under identiske miljøbetingelser. Vi ønsker å undersøke hvordan de observerte verdiene av replikatene på et gitt tidspunkt fordeler seg innenfor prediksjonsintervallet som man har beregnet fra modellen. Dersom vår modell gir korrekte prediksjoner, vil de observerte verdiene av de ulike replikatene danne en uniform fordeling over hele prediksjonsintervallet (kurve (I) i Fig. 2.1). Et avvik fra en slik uniform fordeling vil derfor indikere feil i prediksjonen av prosessen. En overrepresentasjon av observasjoner i de nedre kvantilene ( $q$ ) i fordelingen viser at man har laget en prognose som *overestimerer* de framtidige verdiene av den aktuelle variabelen (Fig. 2.1, kurve II). På den andre siden vil en skeivhet i fordelingen av observasjoner mot høye verdier av  $q$ -kvantilene vise at modellen konsistent *underestimerer* framtidige verdier (Fig. 2.1, kurve III). I tillegg vil formen på fordelingen av observasjoner innenfor prediksjonsintervallet gi informasjon om i hvor stor grad man kan korrekt forutsi presisjonen i prediksjonen av prosessen framover i tid. En overdominans av verdier rundt midten av prediksjonsintervallet indiker at man *overestimerer variasjonen* i framtidige verdier, mens en overvekt av fordelingene mot høye og lave kvantiler viser en

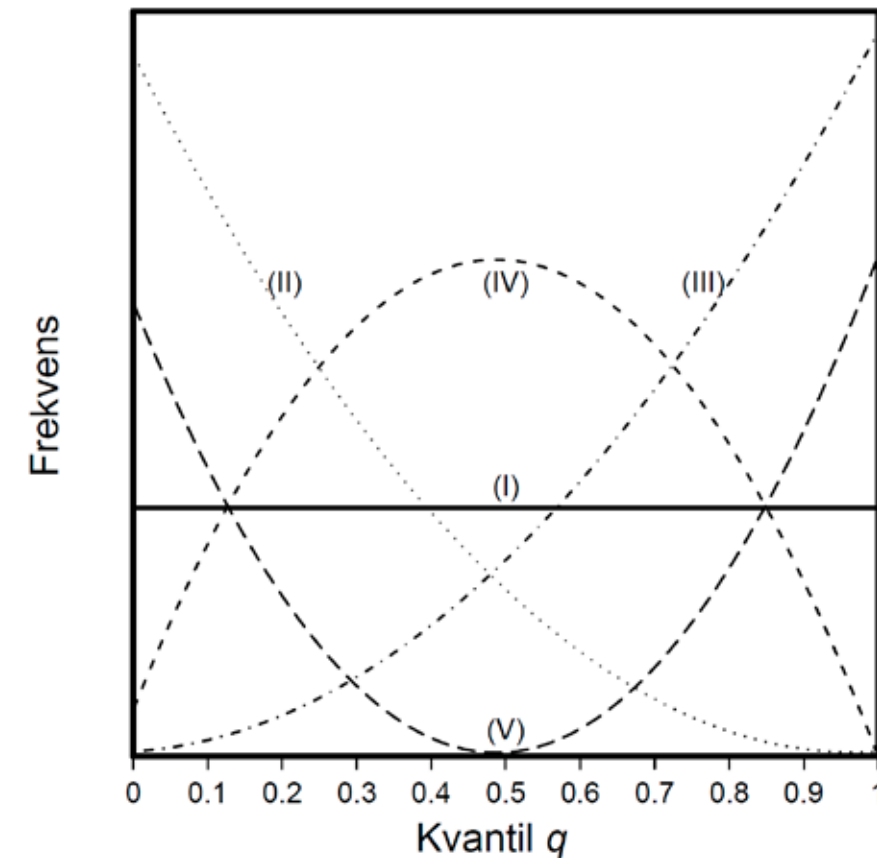


Fig. 2.1. Illustrasjon av ulike hypotetiske former for fordeling av kvantiler innenfor et prediksjonsintervall hvor den predikerte variabelen er lokalisert etter en viss tidsperiode. Disse fordelingene uttrykker ulike egenskaper ved prediksjonen. Kurve (I) viser en korrekt prediksjon hvor observasjonene er uniformt fordelt over hele prediksjonsintervallet. En prediksjonsfeil som gir for store framtidige verdier av variabelen, gir en overrepresentasjon av observerte verdier i de minste kvantilene (kurve II). Den motsatte feilen- en underestimering- gir en overrepresentasjon av observasjoner i de største kvantilene (kurve III). En over estimering av variasjonen i prosessen eller usikkerheten gir en parabolisk fordeling (kurve IV), mens en underestimering gir en overrepresentasjon av observasjoner i de minste og i de største kvantilene (kurve V).



overestimering av *usikkerheten* eller *variabiliteten i prosessen* og at man dermed overestimerer presisjonen i projeksjonene (Fig. 2.1, kurve IV). Man kan også underestimere disse egenskapene, noe som gir en overrepresentasjon av observasjoner i de største og de minste kvantilene (Fig. 2.1, kurve V). I dette tilfellet vil man anta at modellen gir en mer usikker prediksjon enn det den egentlig gjør.

I økologiske modeller er det ofte knyttet stor usikkerhet til parameterestimater som inngår. Denne usikkerheten er gjerne knyttet til to forhold. *Usikkerhet i parameterestimat* oppstår gjennom at økologiske tidsserier gjerne er så korte at det er vanskelig å estimere relevante parametere selv om målingene av de dataene som inngår er eksakte. Imidlertid vil det også være knyttet usikkerhet til de observasjonene som inngår i analysene. En slik *observasjonsusikkerhet* kan for eksempel oppstå i estimering av antall individer som er til stede i et gitt område på et bestemt tidspunkt. Metoder for å estimere denne type usikkerhet har i lang vært gjenstand for omfattende forskning og flere statistiske metoder er nå tilgjengelige som kan anvendes for ulike typer av data (Seber 1982, Buckland et al. 2001, Yoccoz et al. 2001, White et al. 2002).

I analyser av strukturen til samfunn (samling av arter på samme trofiske nivå innenfor et begrenset geografisk område) er *usikkerhet knyttet til utvalget av arter* som inngår i samplet en viktig kilde til usikkerhet (Williams 1964, Magurran 1988, Lande 1996). Antall arter som inngår i et utvalg av individer vil være sterkt avhengig av sampling-innsatsen. En generell sammenheng er at antall arter som observeres øker med antallet individer som samples (se Fig. 1 i Lande (1996) for et eksempel). Alle analyser av variasjonen i tid og rom av struktur i samfunn og økosystem må derfor ta hensyn til dette generelle problemet.

Disse begrepene som er her introdusert, relaterer seg også til begrepet «forecast proficiency» som Petchey et al. (2015) foreslo som et generelt mål for hvor nyttig en prediksjon vil være. I vårt begrepsapparat vil dette begrepet være bestemt av en kombinasjon av høy presisjon og liten prediksjonsfeil.

## 2.2. Valg av modell

Alle naturlige bestander varierer i størrelse over tid. Størrelsen på disse variasjonene er bestemt av et samspill mellom hvordan ytre miljøbetingelser og forhold innen bestandene påvirker reproduksjon, dødelighet og spredning. Dette samspillet er svært viktig å ta hensyn til når man skal forutsi økologiske prosesser fram i tid. Derfor er valg av modell for beskrivelse av populasjonsprosessen svært viktig fordi flere grunnleggende antagelser er knyttet til dette valget. Dette innebærer at de forutsetningene som legges til grunn for utviklingene av prediksjoner klargjøres nettopp gjennom valget av underliggende prosessmodell.

Et enkelt eksempel fra populasjonsøkologien kan illustrere betydningen av dette modellvalget i praksis. Dersom man antar at ingen tetthetsregulering er til stede, vil bestanden enten dø ut eller resultere i at et uendelig antall individer til slutt vil være til stede. Introduksjon av tetthetsavhengighet kompliserer dette bildet dramatisk og har forårsaket en årelang diskusjon innenfor populasjonsøkologien om den relative betydningen av ytre påvirkninger fra ulike miljøvariable og tetthetsregulering for svingningene i bestandsstørrelse (se Sinclair (1989) for en oppsummering av denne debatten). Et viktig gjennombrudd i vår forståelsen av dette problemet var artikler av Robert M. May (1974a, 1976) og boka til Royama (1992) som viste at selv svært enkle modeller uten noen form for miljø-effekt kunne generere en dynamikk med store svingninger i bestandsstørrelse. I sin ytterste konsekvens kan man oppnå kaotiske svingninger i bestandsstørrelse bare gjennom å velge bestemte verdier av parametere som beskriver styrken på tetthetsreguleringen. Et viktig konseptuelt bidrag til å forene disse motsetningene ble gjort av Turchin (1995) som karakteriserte dynamikken til bestander som en stokastisk prosess bestemt av forventningsverdien og variasjonen rundt denne og som over tid skaper en stasjonær *fordeling* av bestandsstørrelser. Dette var en viktig klargjøring fordi man gjennom en slik tilnærming kunne analysere hvordan tetthetsregulering og variasjon i miljøet sammen påvirker både det nivået som bestandsstørrelsen over tid vil svinge rundt og størrelsen på variasjonen i disse svingningene rundt dette gjennomsnittsnivået.

Valget av bestandsmodell har ikke bare konsekvenser for analyser av bestandssvingningene til enkeltarter, men kan også bestemme egenskapene til hele samfunn. En av de viktigste måtene å karakterisere samfunn er ved hjelp av arts-abundans fordelinger som beskriver antall arter i forskjellige abundansklasser (Fisher et al. 1943). Disse fordelingene er sterkt påvirket av mønsteret i populasjonsdynamikken til de artene som inngår i samfunnet og spesielt hvordan tetthetsreguleringen skjer. En vanlig benyttet modell er en loglineær modell hvor tetthetsreguleringen skjer på en logaritmisk skala av bestandsstørrelsen  $N$ . En slik Gompertz-type av tetthetsregulering gir et samfunn hvor arts-abundans fordelingen blir lognormal-fordelt (Engen and Lande 1996b). En slik fordeling har siden de klassiske arbeidene til Preston (1948, 1962) blitt funnet å gi en god karakterisering av artsabundansfordelingen til mange samfunn fra en stor spennvidde av taxa (Ulrich et al. 2010). Dersom man derimot antar at en logistisk type tetthetsregulering

best beskriver den underliggende dynamikken til artene i samfunnet, får man en artsabundansfordeling som følger en gamma-fordeling (Engen and Lande 1996a).

En viktig teori i samfunnsøkologien er Hubbell's (2001) nøytrale teori hvor det antas at dynamikken kun er bestemt av demografisk stokastisitet og ingen tetthetsregulering eller miljøstokastisitet er til stede. Denne type bestands-dynamikk gir den klassiske log-serie modellen av artsabundansfordelinger, først beskrevet i det klassiske arbeidet til Fisher et al. (1943).

Det disse eksemplene demonstrerer et viktig prinsipp: de antagelsene som gjøres når det gjelder valg av modell for de artene som inngår i et samfunn bestemmer fordelingen av antall individer av de artene som inngår i samfunnet. Dette er en viktig egenskap fordi det i praksis er svært vanskelig å karakterisere den underliggende artsabundans-fordelingen bare basert på statistisk analyse av antall arter i et utvalg av individer samlet inn fra samfunnet (se referanser i Matthews et al. (2019)). Dette er gjerne knyttet til problemer med korrekt estimering av effekten av sampling (Lande 1996). Imidlertid har flere analyser vist at forslaget til Preston's (1948, 1962) om at en lognormal modell beskriver ofte artsabundans-fordelingen i mange samfunn rimelig bra (Ulrich et al. 2010). En viktig fordel ved valg av denne type modell er at mange egenskaper til et samfunn kan beskrives kun ved hjelp av et fåtall parametere som kan estimeres ved relativt enkle statistiske analyser (Sæther et al. 2013b). I denne rapporten vil vi derfor for en stor del basere våre analyser av prediksjoner av endringer i samfunn over tid og i rom på denne underliggende artsabundans-modellen.

### 2.3. Oppsummering

Innenfor ulike deler av økologien er det nå utviklet et begrepsapparat og grunnleggende prosedyrer for å generere prediksjoner, spesielt for fremtidig bestandsutvikling av enkeltarter. Et sentralt aspekt i disse analysene er håndtering av usikkerhet. En utfordring for miljøforvaltningen er hvordan slike usikkerheter skal inkorporeres i praktisk forvaltning. Dette vil kunne være nødvendig for å skape tiltro og aksept for de beslutninger som fattes basert på anvendelse av prediksjonsmodellering.

## 3. Prediksjoner av dynamikk til enkeltarter

### 3.1. Definisjon av Populasjonsprediksjonsintervall (PPI)

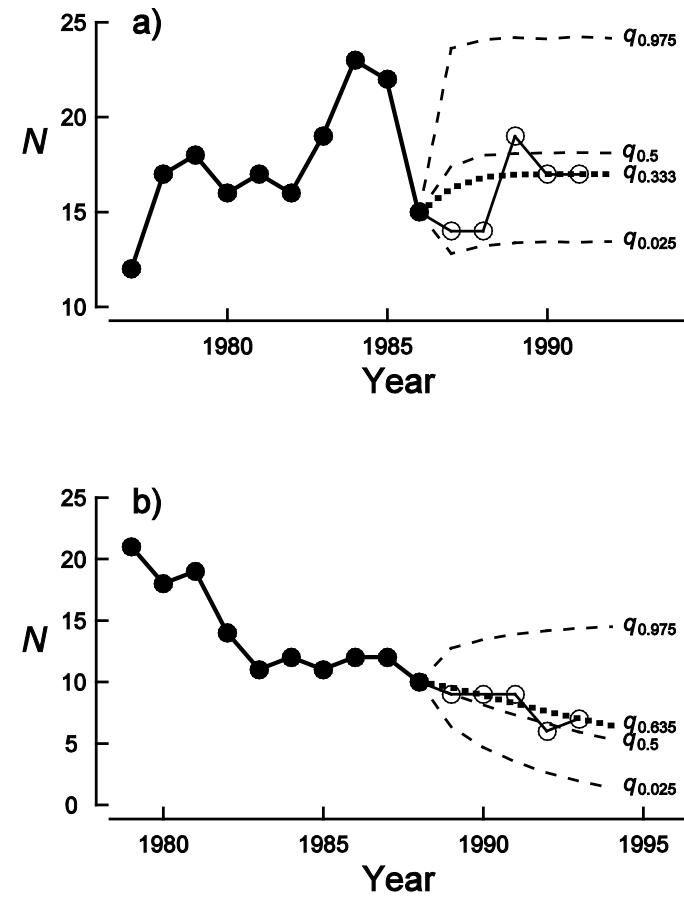
I seksjon 2 definerte vi et prediksjonsintervall for å karakterisere egenskapene til en stokastisk prediksjon. En spesifikk og konkret anvendelse av dette begrepet er et **populasjonsprediksjonsintervall** (PPI) som beskriver det stokastiske intervallet hvor en bestemt bestandsstørrelse inngår med en gitt sannsynlighet etter et visst antall år (Engen et al. 2001). Dette kan tolkes som en representasjon av et konfidensintervall for å beskrive den statistiske inferensen som kan gjøres om framtidige bestandsstørrelser basert på simuleringer. Som et eksempel har vi i Fig. 3.1 beregnet PPI for to bestander av svartrost i Storbritannia. Med utgangspunkt i bestandsstørrelsen etter 10 år av takseringer, ble PPI for den videre bestandsutviklingen modellert. For begge bestandene lå den observerte bestandsstørrelsen fem år fram i tid relativt nærme 50 % kvantilen. I den stabile bestanden ble vidden av PPI'en raskt konstant (uttrykt som forskjellen i  $N$  mellom  $q_{0.95}$  og  $q_{0.05}$ ). Derimot i den nedadgående bestanden økte usikkerheten over tid, noe som sannsynligvis skyldes økt betydning av demografisk stokastisitet ved avtagende bestandsstørrelser (Sæther et al. 2009).

For illustrere potensielle anvendelser av PPI -begrepet simulerte vi en bestand som opprinnelig bestod av 20 individer 50 tids-steg fram i tid (Fig. 3.2, venstre paneler). Vi antok en bæreevne på 50 individer. PPI angis ved hjelp av kvantiler slik at  $y$ -aksen i søyle diagrammene til høyre viser andelen av de simulerte bestandene som befinner seg innenfor 10 % grupper av kvantiler. Presisjonen vises som differansen i bestandsstørrelse innenfor et gitt intervall av kvantiler. For eksempel, vil presisjonen i et 90 % PPI angis av intervallet av  $N$  mellom 5 % ( $q_{0.05}$ ) og 95 % ( $q_{0.95}$ ) kvantilen. Dersom prediksjonen er korrekt, vil andelen av simulerte bestandsstørrelser som på et gitt tidspunkt faller innenfor kvantiler med lik sannsynlighet, være uniformt fordelt (Fig. 2.1, 3.1a). Dette er en viktig egenskap som kan benyttes til å vurdere om modellen inneholder tilstrekkelig informasjon til å foreta en korrekt prediksjon.

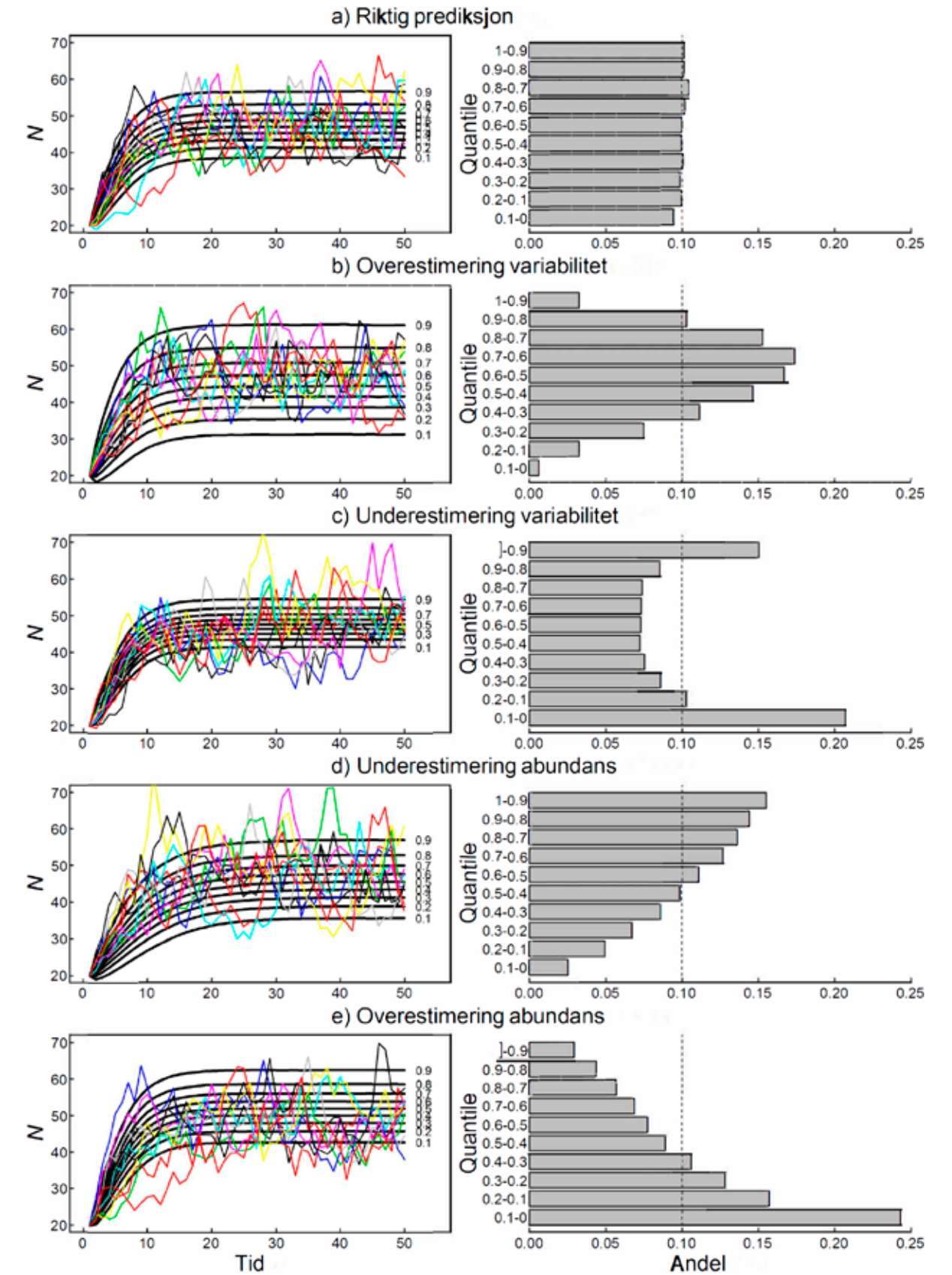
Stokastiske simuleringer av bestandsdynamikk viser anvendbarheten av denne tilnærmingen. Dersom man benytter parametere som er estimert feil eller en gal modell, vises dette gjennom et avvik fra en uniform fordeling av bestandsstørrelser over kvantilene i PPI'en. For eksempel vil en overestimering av miljøstokastisiten gi et for vidt PPI og en konsentrasjon av bestandsstørrelser i kvantilene sentralt i PPI'en (Fig. 3.2b). En tilsvarende effekt vil oppnås dersom man underestimerer effekten av tetthetsreguleringen eller antar for stor demografisk varians. Dersom man derimot underestimerer miljøvariansen, får man et for smalt PPI og bestandsstørrelsene vil være overrepresentert i kvantilene i yttergrensene av PPI'en (Fig. 3.2c). Feil estimeringen av vekstraten  $r$  eller i bæreevnen  $K$  gir derimot en skjevhet i fordelingen av bestandsstørrelser som er overrepresentert i kvantiler i ytterkantene av PPI'en (Fig. 3.2 d, e).

I tillegg til potensielle feil i estimatene av parametere som inngår i modellen som beskriver populasjonsdynamikken (Fig. 3.2b-e), vil også alle estimater være beheftet med

en viss grad av estimeringsusikkerhet (Yoccoz et al. 2001). Pålitelige prediksjoner bør derfor inkludere vurdering av effekten av slike usikkerheter. Økt usikkerhet gjør bredden av PPI'en større. Denne økningen kan derfor brukes til å kvantifisere effekten på presisjonen i prediksjon slike usikkerheter. I økologisk forskning har det dessverre så langt vært lite fokus på dette problemet.



**Figur 3.1.** Populasjonsprediksjonsintervall (PPI) for en relativt stabil (a) og en nedadgående (b) bestand av svarttrost *Turdus merula* i Storbritannia. Tidsserien for de første 10 årene ble benyttet til å estimere parametrene (svarte punkter og tykk heltrukken linje) i en logistisk modell for tetthetsreguleringen (a) og i en tetthetsuavhengig bestandsmodell (b). Striplete linjer indikerer de ulike kvantilene  $q$  i PPI'en simulert med utgangspunkt i bestandsstørrelsen i det 10. året i tidsserien. De reelle bestandsstørrelsene i tidsrommet som inngår i PPI'en er vist med åpne sirkler og tynne heltrukne linjer. Den prikkete linjen viser kvantilen hvor den observerte bestandsstørrelsen var lokalisert etter 5 år (for nærmere beskrivelse, se Sæther et al. 2009).



**Figur 3.2.** Illustrasjon av begrep knyttet til tolkingen av **populasjonsprediksjonsintervall** (PPI) for fremtidige bestandsstørrelser  $N$ . PPI'ene ble konstruert ved hjelp av stokastiske simuleringer av bestandsstørrelsen fremover i tid (se Fig. 3.1). Det antas at den virkelige bestandsdynamikken kan beskrives ved en diskret bestandsmodell med en logistisk form på tetthetsreguleringen med parametrene spesifikk vekstrate  $r = 0.3$ , bæreevne  $K = 50$ , miljøvarians  $\sigma_e^2 = 0.01$  og demografisk varians  $\sigma_d^2 = 1$ . For et gitt sett av estimerte parametre og en start av simuleringene ved bestandsstørrelse  $N = 20$  ved tid  $t = 1$ , simulerte vi så 10000 stokastiske tidsserier fra tid  $t = 2$  til  $t = 50$ . Fargete linjer viser noen eksempler på enkeltsimuleringer av fremtidige bestandssvingninger. Ved hvert tidssteg beregnet vi de forskjellige kvantilene (quantiles) som bestandsstørrelsene ligger innenfor basert på alle simuleringene (se Fig. 3.1). I venstre kolonne av figuren vises kvantilene 0.1, 0.2, ..., 0.9. Disse kvantilene kan tolkes som sannsynligheten for at bestandsstørrelsen er mindre enn den gitte kvantilen ved tid  $t$ . Ut fra dette følger det at ved tid  $t$  forventes det at 10 % av realisasjonene vil befinne seg mellom 0.1 og 0.2 kvantilen, 10 % mellom 0.2 og 0.3 kvantilen, 40 % mellom 0.3 og 0.7 kvantilen og så videre. Som en følge av dette vil en PPI som er konstruert på riktig måte med korrekte modellparametre, gi realisasjoner av prosessen med en uniform fordeling av bestandsstørrelser blant de ulike kvantilene. I a) ble det først konstruert en PPI og deretter simulert 10000 stokastiske tidsserier med parametre som beskrevet ovenfor. De fargete linjene (i figur til venstre) gir noen få eksempler på disse simuleringene. Som forventet, er fordelingen av de observerte kvantilene ( $49 \times 10.000$ ) uniform. I b) vises konsekvensen av en feil i parameterestimatene i konstruksjonen av PPI. Her har vi satt  $\hat{\sigma}_e^2 = 0.02$  i stedet for  $\sigma_e^2 = 0.01$  i konstruksjonen av PPI. En slik økt miljøvarians forårsaker større variabilitet i bestandssvingningene og dermed en bredere PPI. Når man deretter simulerte 10 000 tidsserier med en korrekt dynamikk ( $\sigma_e^2 = 0.01$ ) og observerer de korresponderende kvantilene av simulerte bestandsstørrelser (se Fig. 3.1) som inngår i PPI'en, ser vi at størstedelen av de observerte bestandsstørrelsene ligger innenfor det sentrale området av PPI'en. Dette illustrer at den beregnede PPI'en er for vid fordi den er basert på en for stor miljøvarians som derfor gir for stor variasjon i bestandsstørrelsen  $N$ . Som en sammenligning, er det i c) konstruert en PPI med for liten miljøvarians ( $\hat{\sigma}_e^2 = 0.005$ ) som på samme måte gir en for smal PPI. Svingningene i bestandsstørrelse kan også svinge rundt for små eller for store verdier som f.eks. kan skyldes en feil i estimeringen av styrken på tetthetsreguleringen. I d) ble en PPI konstruert basert på for små vekstrater ( $\hat{r} = 0.2$ ) som dermed i en logistisk modell gir en for svak tetthetsregulering og generelt for store bestandsstørrelser. Dette gir en skjev fordeling av kvantiler, med en for stor andel blant de største kvantilene. Et motsatt effekt får vi i e) dersom vi underestimerer bæreevnen ( $\hat{K} = 45$ ), noe som resulterer i for små bestandsstørrelser og derfor en skjevhet i fordelingen av kvantiler mot små verdier.

### 3.2 Anvendelse av PPI: et eksempel

I mange overvåkingsprogram har man tilgang til tidsserier av bestandsvariasjoner til arter fra mange forskjellige lokaliteter. Ofte vet man ikke om man har inkludert alle relevante parametre i modellene. Analyser av PPI kan benyttes til å undersøke holdbarheten av antagelser som nødvendigvis må gjøres for å oppnå modeller med en tilstrekkelig kompleksitet til å beskrive bestandssvingningene på en korrekt måte.

En av de vanskeligste parameterne å estimere i bestandsdynamisk modellering er demografisk varians, som er en komponent av variasjonen i vekstraten til populasjonen som skyldes tilfeldig variasjon mellom individer i reproduktiv suksess og overlevelse (Engen et al. 1998). Denne effekten av demografisk stokastisitet avtar med økende bestandsstørrelse (Lande et al. 2003), men for alle arter påvirker den sjansen for at en bestand vil dø ut eller nå en uønsket lav bestandsstørrelse. En utfordring er at estimering av denne parameteren krever tilgang til tidsserier av individ-baserte demografiske data, som bare er tilgjengelig for et begrenset antall arter. En vanlig antagelse som gjøres i populasjonsekologiske analyser er derfor å anta at ingen demografisk stokastisitet er til stede. En konsekvens av dette er man underestimerer sjansen for at en liten bestand vil dø ut (Lande et al. 2003).

Alle bestandsestimater inneholder en observasjonsfeil som i mange tilfeller kan være stor (Buckland et al. 2001, Yoccoz et al. 2001). Dersom man antar at den observerte bestandsstørrelsen er eksakt likt antallet individer som er til stede, vil man kunne overestimere miljøsvingningene (Knape et al. 2013) og styrken på tetthetsavhengigheten i bestandsdynamikken (Freckleton et al. 2006).

For å vurdere effekten av å neglisjere demografisk stokastisitet og observasjonsusikkerhet i utvikling av prognoser for framtidig bestandsutvikling benyttet Sæther et al. (2009) et stort materiale av kartaksering av fuglebestander i mange år i studieområder fordelt over nesten hele Storbritannia. Vi modellerte bestandsdynamikken til 6 av de vanligste spurvefuglartene i de enkelte studieområdene ved hjelp av en bestandsmodell med en logistisk type bestandsregulering. Den modellen har vist å gi en god beskrivelse av dynamikken til bestander av små spurvefugler (Sæther and Engen 2002, Sæther et al. 2008). En første ordens tilnærming til den gjennomsnittlige endringen i bestandsstørrelse på en logaritmisk skala blir da

$$E(\Delta X_t | X_t) = r - \beta e^{X_t} - \frac{1}{2} \sigma_e^2 - \frac{1}{2} e^{-X_t} \sigma_d^2, \quad (1a)$$

hvor  $r$  er den spesifikke vekstraten,  $\sigma_d^2$  er demografisk varians og  $\sigma_e^2$  er miljøvariansen.

Variansen i endringene av bestandsstørrelse blir

$$\text{var}(\Delta X_t | X_t) = \sigma_d^2 e^{-X_t} + \sigma_e^2. \quad (1b)$$

Sæther et al. (2009) parametriserte denne modellen for hver tidsserie basert på de 10 første sammenhengende årene med data og benyttet disse estimatene til å predikere bestandsstørrelsen 5 år fram i tid (se Fig. 3.1). Dersom modellen gir korrekt prediksjon av

bestandsstørrelsen, forventer vi at den observerte bestandsstørrelsen i de ulike tidsseriene vil danne en uniform fordeling over de ulike kvantilene (Fig. 2.1, 3.2a).

Ignorering av demografisk stokastisitet ( $\sigma_d^2 = 0$ ) gav for alle artene et underestimat av den framtidige bestandsstørrelsen, illustrert ved en overrepresentasjon av observerte bestandsstørrelser i henholdsvis de minste eller største kvantilene (Fig. 3.2c). I kontrast til dette medførte en antagelse om en større miljøvarians ( $\sigma_d^2 = 0.50$ ) en tendens til at man overestimerte den framtidige populasjonsvariabiliteten (Fig. 3.2b). En mer uniform fordeling ble oppnådd dersom man antok  $\sigma_d^2 = 0.25$ . Dette er en verdi som er typisk for mange mindre tempererte spurvefuglarter (Sæther et al. 2004a).

Vi estimerte så parametrene i bestandsmodellen ved hjelp av en Bayesiansk tilnærming basert på Markov Kjede Monte Carlo teknikker (Gilks et al. 1996). Fordelen med denne tilnærmingen er man kan estimere observasjonsfeilen i bestandsestimatene. Dersom man inkluderte estimatene for observasjonsfeil i prediksjonene, oppnådde man for alle artene en langt mer uniform fordeling av observerte bestandsanslag over de ulike kvantilene (Fig. 3.2). Dette understreker betydningen av å utvikle et prognoseapparat som inkluderer usikkerhet i bestandsestimatene.

### 3.3 Prediksjonsevne av tetthetsavhengige bestandsendringer

Bestandsmodellen beskrevet i likning (1) inneholder kun tre parametere som kan estimeres ved hjelp av analyser av tidsserier (Lande et al. 2003). Forandringer i noen av disse vil dermed endre den videre bestandsutviklingen. For å undersøke i hvor stor grad dette påvirke vår evne til å predikere den videre bestandsutviklingen gjennomførte Solbu et al. (2013, 2015) et omfattende simuleringsstudium. Her ble det antatt at en ytre påvirkning (f.eks. endringer i klima) forårsaket en proporsjonal reduksjon av vekstraten  $r$  eller bæreevnen  $K$ . 200 tidsserier ble så generert. Disse tidsseriene ble så benyttet til å estimere de nye parametrene. Analysene viste (oppsummert i Tabell 7.1 i Sæther et al. (2019)) to viktige generelle resultater:

1. Endringer i bæreevnen  $K$  er svært vanskelig å oppdage i tidsserier av realistisk lengde. Dette skyldes at variabiliteten i bestandssvingningene til naturlige bestander er så store at endringer i den gjennomsnittlige bestandsstørrelsen blir vanskelig å identifisere. I mange tilfeller blir dette problemet ytterligere forsterket gjennom at det i mange tilfeller eksisterer en forsinkelse i responsen i  $K$  selv til en relativ stor endring av miljøet (Sæther and Engen 2003).

2. Parameteren  $r$ , som beskriver vekstraten til små bestander, er svært viktig for å beskrive den videre bestandsdynamikken. Påliteligheten i estimeringen av denne parameteren øker med graden av variasjon i bestandssvingningene fordi informasjon om denne parameteren kan best hentes ut i de periodene hvor bestandsstørrelsen er lav. I slike bestander vil det også være mulig å estimere mer nøyaktig formen på tetthetsreguleringen, f.eks. ved å anvende en theta-logistisk modell (Gilpin et al. 1976).

### 3.4 Et eksempel: effekten av klimaendringer på bestandsutviklingen til fossekalen på Sørlandet

For å illustrere praktisk anvendelse av PPI vil den framtidige utviklingen av bestanden av fossekall *Cinclus cinclus* i Lyngavassdraget i Agder fylke på Sørlandet analyseres i forhold til hvordan de forventede endringene i klima vil påvirke populasjonsdynamikken. Gjennom en stor innsats av amatørornitologer under ledelse av Kurt Jerstad og Ole Wiggo Røstad har nesten alle hekkende individer i dette vassdraget vært ringmerket og alle tilgjengelige reir vært fulgt i detalj gjennom hele hekkesesongen siden 1978. Populasjonsdynamikken til denne arten er kjennetegnet av en stor effekt av kalde vintre (Sæther et al. 2000b) som gjør at deler av elva fryser til og forårsaker dermed en reduksjon av de tilgjengelige områdene for næringssøk. En konsekvens av dette er at dødeligheten øker etter kalde vintre (Loison et al. 2002).

For å beregne effekten av framtidige klimaendringer på den framtidige utviklingen av denne fossekallbestanden ble det benyttet en enkel stokastisk alders-strukturert bestandsmodell hvor man også inkluderte tetthetsavhengighet (Gamelon et al. 2017). Et viktig aspekt av denne modellen er at effekten på bestandsutviklingen av immigranter fra omkringliggende områder også ble inkludert i modelleringen.

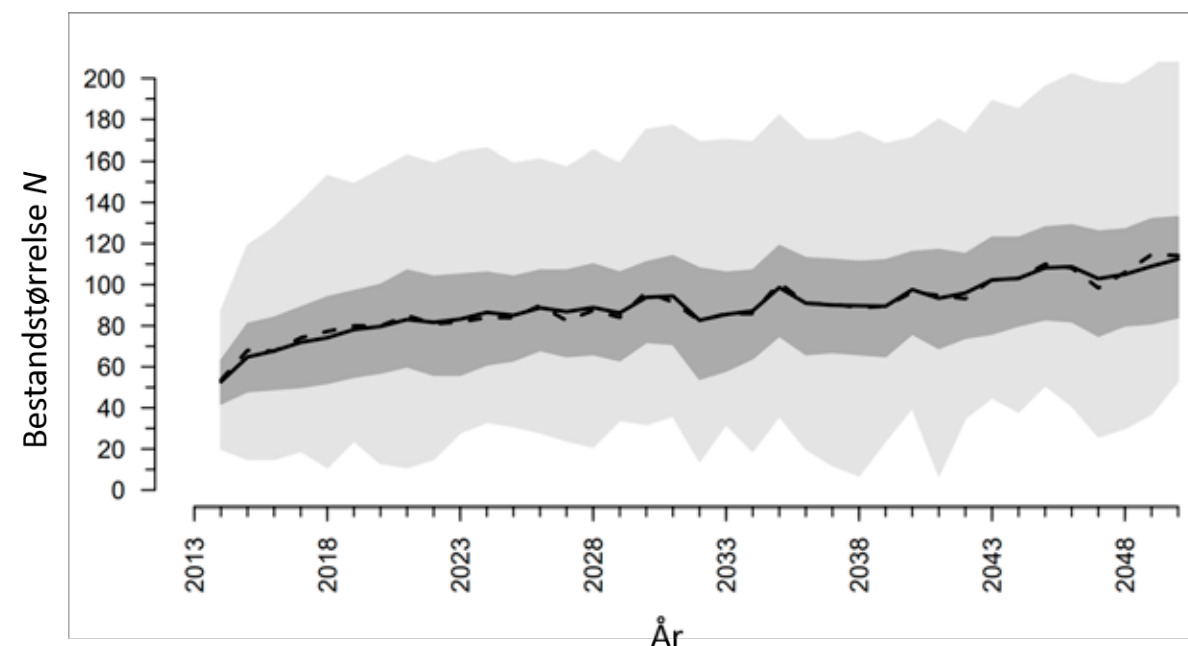
Som forventet fant man en kraftig effekt av varme vintre på bestandsutviklingen gjennom at rekrutteringen av nye individer økte med økende middeltemperaturen i vintermånedene (desember-februar). Denne sammenhengen var også assosiert med et regionalt klimafenomen, Den nordatlantiske oscillasjonen (NAO). Dette er en av de viktigste årsakene til svingninger i klimaet på den nordlige halvkule spesielt om vinteren og beskrives ved hjelp av trykkforskjellene mellom Island og Azorene. En høy NAO-indeks gir lavtrykk over Island, noe som medfører en vinter med mye vestavind og mildvær i Skandinavia. Dette i mostening til vintrer med lav MAO-indeks hvor perioder med østavind og lave temperaturer vil dominere. I Lyngavassdraget var det derfor stor rekruttering og høy overlevelse etter vintre med en høy NAO-indeks (Sæther et al. 2000b, Loison et al. 2002, Gamelon et al. 2017, Sæther et al. 2019).

Et viktig resultat fra disse analysene var at stokastiske påvirkninger av bestandsdynamikken forårsaket av svingninger i klimaet ikke skjer uavhengig av tetthetsavhengige effekter på vekstraten. Gamelon et al. (2017) viste at en viktig interaksjon mellom flere klimavariabler og bestandstettheten som medfører at effekten av



harde vintre økte med økende tetthet. Videre ble det også funnet at en effekt av klima på antallet immigranter inn i bestanden. I milde vintre produserte de lokale fuglene mange nye rekrutter samt at antallet immigranter var høyt. Begge disse forholdene vil bestemme hvordan fossekallbestanden i dette vassdraget vil respondere til klimaendringene og må derfor inkluderes i prediksjonsmodellene.

Forventede endringer i klima ble estimert ved å ta ut daglige gjennomsnittlige overflatetemperaturer for 40 ensembler (simuleringer av klimasystemet basert på forskjellige initialverdier) for perioden 1921-2050 i det nærmeste geografiske punktet utarbeidet av Large Ensemble Community Project of the Community Earth System Model (CESM) (Kay et al. 2015, se også <https://www.cesm.ucar.edu/projects/community-projects/LENS/>). For disse ensemble simuleringene kalkulerte vi den forventede vinter-temperatur for perioden desember-februar for hver vinter fram til 2050. Disse scenarioene laget så grunnlaget for prediksjoner av den framtidige bestandsutviklingen for perioden 2013-2050 med den aktuelle situasjonen i år 2013 som startpunkt.



Figur 3.3. Predikert størrelse av fossekallbestanden i Lyngavassdraget (heltrukken linje). Det mørkegrå feltet indikerer vidden av 50 % (avstanden mellom 0.25 og 0.75 kvantilen i fordelingen) populasjonsprediksjonsintervallet (PPI), mens det lysegrå feltet viser 95 % PPI.

Det var en klar indikasjon på en økning av størrelsen på fossekall-bestanden i Lyngavassdraget i de kommende årene som en konsekvens av at vintrene i fremtiden vil bli mildere (Fig. 3.3). Hovedårsaken til denne bestandsøkningen er høyere overlevelse. Selv om Gamelon et al. (2017) viste at bestanden om 30 år i gjennomsnitt vil være ca. 35 % større enn bestanden i 2013, så var bredden av PPI'en likevel relativt stor. Denne usikkerheten skyldes store stokastiske svingninger i vinterklimaet i denne delen av landet.

Analysene til Gamelon et al. (2017) viste også et annet interessant forhold: Etter kun kort tid stoppet økningen i bredden av prediksjonsintervallet (Fig. 3.3), noe som viser at bestandssvingningene bli relativt stasjonære, dog rundt etter høyere gjennomsnittsnivå enn i dag. En annen viktig effekt er at når bestanden blir større, blir også effekten av kalde vintre på bestandsveksten kraftigere. Dette gir i sin tur større variabilitet i bestandssvingningene. Disse beregningene viser derfor at bestanden vil bli mindre bufret mot variasjon i vinterklimaet enn tilfellet er i dag.

### 3.5 Oppsummering

En lange rekke analyser publisert de siste årene har nå avdekket at forventede klimaendringer som en funksjon av ulike utslippsscenarioer (Gamelon et al. 2017) vil påvirke dynamikken til en lang rekke av våre fugle- og dyrearter og vil dermed på sikt påvirke faunasammensetningen i Norge. Det er også utviklet metoder hvor man kan estimere hvordan stor grad ulike klimavariabler i forskjellige tidsvinduer påvirker bestandsdynamikken til en art (Bailey and van de Pol 2016, van de Pol et al. 2016). Dette gir en unik mulighet til å identifisere mulige kausale sammenhenger mellom forventede klimaendringer og bestandsendringer. Slike analyser krever tilgang på lange tidsserier av demografiske og populasjonsdynamiske data samlet inn på en konsistent måte over tid. Tilgang på slike data vil være av avgjørende betydning for å kunne predikere hvordan det biologiske mangfoldet i Norge vil være sammensatt i et endret klima.

Et viktig resultat fra prediksjonsmodellering av enkeltarter er at presisjonen i prediksjonene avhenger av hvilke faktorer som har størst innvirkning på bestandsdynamikken samt av nøyaktigheten i estimeringen av bestandsstørrelsen og demografiske variabler. Ofte kan man i tilfeller med stasjonære svingninger gjennom anvendelse av PPI gi pålitelige prediksjoner mange år framover i tid (Fig. 3.3).

En viktig utfordring for en mer utbredt av PPI-tilnærmingen i praktisk forvaltning vil være å identifisere hvilke forhold som bestemmer lengden på den perioden hvor det er mulig å utvikle pålitelige prediksjoner over den framtidige bestandsutviklingen til en art.

#### 4. Prediksjoner av dynamikken til samfunn

Et sentralt element i Stortingsmeldingen om naturmangfold fra 2016 *Natur for livet* (Miljødepartementet 2016a) var et økt fokus omkring en mer helhetlig økosystembasert forvaltning av natur. Økosystemers egenskaper er bestemt av de enkelt-artene som inngår og hvordan de påvirker hverandre. Et økosystem-basert forvaltning krever derfor at man sikrer tilstedeværelsen av de arter som inngår i næringskjedene og at de prosesser som påvirker interaksjonene mellom de ulike artene ivaretas. Mange studier har de seinere årene vist at dette gjelder også sjeldne og fåtallige arter, som ofte har stor innflytelse på egenskapene til økosystem (Cardinale et al. 2006, Hooper et al. 2012, Duffy et al. 2017). I mange nordlige områder har for eksempel relativt sjeldne spesialist-predatorer på smågnagere sannsynligvis stor påvirkning på dynamikken til mange smågnagerarter (Turchin and Hanski 1997, Gilg et al. 2009), noe som har stor betydning for egenskaper og struktur til økosystemene i disse områdene (Cornulier et al. 2013, Boonstra et al. 2016). Bevaring av arts mangfoldet blir derfor en sentral målsetning for å kunne gjennomføre en økosystembasert forvaltning og fortsatt opprettholdelse av økosystemtjenester vi alle er avhengige av.

Et annet hovedpunkt som ble adressert i Stortingsmeldingen *Natur for livet* (Miljødepartementet 2016a) var en mangel på metoder for å beskrive tilstanden i naturen. Nybø og Evju (2017) foreslo derfor en innovativ tilnærming gjennom et system basert på syv egenskaper hvor de fleste tilstandsvariablene relateres til karaktertrekk ved intakte økosystems. Denne tilstandsbeskrivelsen legger også stor vekt arters funksjonelle rolle i et økosystem-perspektiv og gir derfor et godt grunnlag for en omfattende karakterisering av tilstanden i et økosystem på et gitt tidspunkt. En konsekvens for prediksjonsmodellering av et slikt system basert på mange tilstandsvariable er imidlertid at endringer i økosystemers egenskaper kan bli vanskelig å forutsi. Et eksempel på dette kan være at effektene av endringer i frekvensen av ulike funksjonelle typer i et økosystem ofte vil bare opptrer under spesielle miljøbetingelser (Tilman et al. 1997). Her foreslås derfor et enklere system som kun er basert på hvordan endringer i dynamikken påvirker forekomsten og abundansen av arter som inngår i et samfunn.

En viktig årsak til disse utfordringene når det gjelder å kvantifisere endringer i tilstand på samfunns- og økosystem-nivå er at mange arter som inngår i økosystemene er sjeldne. Dette gjør at i mange tilfeller vil deres forekomst i samfunnet variere fra år til år samtidig som sjansen for å oppdage spesielt de minst vanlige artene vil avhenge sterkt av samplingintensiteten (se kapittel 2.1). I alle naturlige samfunn kan en manglende observasjon av en art i et gitt år skyldes to forhold: arten mangler på lokaliteten eller er til stede uten å oppdages. Disse to årsakene vil selvsagt gi seg ulike utslag i vurderingene av tilstanden i et økosystem.

I Stortingsmeldingen *Natur for livet* (Miljødepartementet 2016a) blir norsk oppfølging av de 20 internasjonale Aichi-målene tillagt stor vekt. I flere av disse målene inngår et fokus på tilstedeværelsen av trender i ulike aspekter av økosystemenes tilstand. Derfor må hastigheten på tapet av det biologiske mangfoldet reduseres. Helt eksplisitt er dette

formulert i Mål 19 hvor det kreves at man innen 2020 skal ha « .. bedre kunnskap, vitenskapelig grunnlag og teknologi knyttet til biologisk mangfold, dets verdier, funksjon, status og utviklingstrender, og konsekvensene av tap av mangfold».

For å oppnå dette målet på en tilfredsstillende måte er man avhengig av å løse tre faglige utfordringer:

1. Hvordan ta hensyn til variasjon i samplingsintensiteten for sjansen til å oppdage en art?
2. Hva er de naturlige omløpshastigheten av arter i viktige økosystem?
3. Hvordan måle endringen av egenskapene til et samfunn på en robust og lett tolkbar måte?

I denne rapporten fokuseres det på en beskrivelse av endring i samfunnsstruktur basert på analyser av arts-abundans fordelinger. Vi vil bruke denne tilnærmingen til å foreslå noen enkle måleparametere som kan benyttes til å beskrive endringer i artsdiversitet over tid og til å kvantifisere sensitiviteten til et samfunn ovenfor permanente endringer i miljøet. Selv om våre analyser forutsetter at en lognormal arts-abundans fordeling gir en god beskrive strukturen i samfunnet, vil flere av de måleparametrene som foreslås kunne estimeres også ved hjelp av mer avanserte statistiske metoder (Ovaskainen and Abrego 2020) som er basert på mer generelle antagelser.

##### 4.1 Hvorfor anta en bestemt arts-abundans modell?

En arts-abundans fordeling beskriver fordelingen av bestandsstørrelsene til de artene som inngår i et samfunn. Ofte er denne basert på antall individer av de ulike artene som man finner i et utvalg av individer fra et område. Anvendelsen av slike arts-abundans modeller til å beskrive egenskaper ved samfunn har en lang historie i økologien som var initiert av et klassisk arbeid av Fisher et al. (1943). Her ble det oppdaget at antall individer av de ulike artene man fant i et utvalg av individer fra et samfunn kunne beskrives ved hjelp av den berømte log serie arts-abundans fordelingen som Fisher foreslo i dette arbeidet. Den modellen har seinere blitt tilpasset til et stort utvalg av samfunn og anvendt i mange studier for å beskrive og identifisere faktorer som påvirker variasjon i artsdiversitet (Williams 1964, Magurran 2007).

I flere klassiske arbeid i samfunnsøkologien argumenterte Preston (1948, 1960, 1962, 1980) for at en annen type arts-abundans fordeling skulle anvendes i karakteriseringen av samfunn. Basert på mange analyser av samfunn viste han at fordelingen av logaritmen til abundansen av arter generelt kunne beskrives godt ved hjelp av en normalfordeling. Selv om det eksisterer mange problemer knyttet til styrken på statistiske tester av forskjeller i arts-abundans fordelinger, tydet resultatene fra en meta-analyse av 558 samfunn fra mange ulike taxa at denne antagelsen om at logaritmen til abundansen av en art i et samfunn kan beskrives ved en normalfordeling ofte ikke kan forkastes (Ulrich et al. 2010). Dette indikerer at i mange tilfeller vil derfor, som opprinnelig foreslått av Preston (1948, 1960, 1962, 1980), en lognormal fordeling beskrive den relative abundansen av arter i et samfunn ganske godt.

Dette er viktig av tre årsaker:

1. Dette muliggjør analyser av endringer i samfunnsstruktur ved hjelp av standard statistiske metoder som er vidt anvendt og derfor estimerer parametre som kan forstås intuitivt og lett kan tolkes biologisk.
2. Man kan analysere endringer i samfunnenes sammensetning både i tid og rom basert på noen fundamentale antagelser om egenskapene til populasjonsdynamikken til de artene som inngår i samfunnet. De første eksemplene på en slik link ble gjort av MacArthur (1960) og May (1975) som argumenterte basert på sentralgrenseteoremet i statistikken med at samfunn bestående av arter som vokser eksponentielt vil gi en lognormal fordeling av populasjonsstørrelser. Videre vil samfunn bestående av arter hvor dynamikken kun er bestemt av demografisk stokastisitet følge en null-sum multinomisk artsabundans fordeling (Hubbell 2001). En mer økologisk realistisk tilnærming ble utviklet av *Steinar Engen* og *Russell Lande* som viste at formen på tetthetsreguleringen var bestemmende for formen på artsabundansfordelingen. Logistisk tetthetsregulering gav en lognormal fordeling (Engen and Lande 1996b), mens den vanlige antagelsen i populasjonsøkologien om en loglineær modell produserte en gamma-modell (Engen and Lande 1996a).
3. Man kan benytte standard statistisk samplingteori til å beskrive fordelingen av artene i et utvalg av individer samlet fra et samfunn hvor de relative abundansene kan beskrives ved hjelp av en lognormalfordeling. Hvis man antar en underliggende lognormal artsabundans fordeling hvor uttaket av individer skjer ved hjelp av Poisson sampling, så vil fordelingen av observasjoner i utvalget av individer fra samfunnet kunne beskrives ved en Poisson lognormal fordeling (Bulmer 1974). (For nærmere beskrivelse av disse fordelingene, se Appendiks 1).

Dette skaper et teoretisk rammeverk for å modellere endringer i artssammensetning og abundanser som er basert på spesifikke antagelser om hvilke drivere som påvirker antallet av de artene som inngår i samfunnet og som dermed vil påvirke strukturen av hele samfunnet. På den måten unngår man å benytte indekser som er vanskelig å tolke og som er basert på antagelser som kan være vanskelig å etterprøve holdbarheten av (Buckland et al. 2005). Årsaken til dette er at ikke-parametriske diversitets-indekser basert på andelen av arten  $i$  i et utvalg av individer fra et samfunn  $p_i$  slik som Shannon-indeksen  $H' = -\sum p_i \ln p_i$  eller ulike modifikasjoner av Simpson-indeksen  $D_s = \sum p_i^2$  (se Pielou (1975) og Magurran (2004) for en nærmere beskrivelse av egenskapene til disse og en rekke andre diversitets-indekser) består av to komponenter som til dels kan være avhengige av hverandre: likheten (evenness) i fordelingen av antallet av de ulike artene og antallet arter som inngår i samfunnet. Bidragene av disse to komponentene vil i sin tur være relatert til sampling intensiteten brukt i utplukket av individer som inngår utvalget (Lande 1996). Endringer i antall arter og fordelingen i abundans mellom arter kan også ha motsatte effekter slik at indeksen ikke fanger opp store endringer i samfunns-struktur. Dette gjør at den biologiske tolkingen av endringer i slike indekser kan være vanskelig (Buckland et al. 2005).

En praktisk anvendelse i analyser av variasjon i artsdiversitet basert på spesifikke antagelser om den underliggende dynamikken til de artene som inngår i samfunnet er foreløpig ganske uvanlig både i forsknings- og forvaltningssammenheng. Det vil i det følgende beskrives en del av de mulighetene som en slik tilnærming kan gi som et verktøy for å predikere endringer i artsmangfold. På den måten unngår man at diskusjonene om konsekvensene av ulike menneskelige inngrep blir en evaluering av konsekvensene for en bestemt enkelt-art eller lokalitet. I stedet kan man tilstrebe et overordnet rammeverk for beslutningene tilsvarende det som er utviklet for Rødliste- eller Svarteliste-klassifisering hvor konsekvensene for samfunn eller økosystem blir vurdert i forhold til mer generelle kvantitative kriterier.

En slik anvendelse av artsabundans-fordelinger for å påvise og beskrive miljøendringer har lang tradisjon spesielt i det marine miljøet (Gray and Mirza 1979). Her er det vist at forurensning som skyldes utslipp av organisk materiale eller miljøgifter forårsaker en reduksjon i forekomst av spesielt av sjeldne arter, mens abundansen av mer vanlige arter øker, noe som endrer formen på artsabundans-fordelingen. Det er nå utviklet flere indekser basert på variasjon i formen på artsabundans-fordelinger som benyttes som indikatorer på endringer i miljøforhold og som har fått relativ vid anvendelse i overvåkningen av det marine miljøet (McGill et al. 2007).

## 4.2 Beskrivelse av tilstanden i et samfunn

### 4.2.1 Antall arter i samfunnet

Et mål som er vanlig å benytte i samfunnsøkologien, er det totale antallet arter som fins av en taksonomisk gruppe i et gitt område  $S$ , gjerne på et bestemt tidspunkt. Dette er et vanskelig mål å benytte fordi dette antallet er nært knyttet til samplingintensiteten (Lande 1996): det mer man samler, det flere arter vil man oppdage. Selv om det er utviklet flere metoder for å korrigere for effektene av sampling (Colwell and Coddington 1994), vil slike ekstrapolerings-teknikker nødvendigvis ha store usikkerheter knyttet til seg. Et vesentlig problem ved denne tilnærmingen er at disse feilkildene vil være avhengig av samfunnets struktur og egenskaper ved habitatene hvor artene lever, noe som gjør sammenligning av samfunn i tid og rom utfordrende.

### 4.2.2. Antall arter i et utvalg av individer fra samfunnet

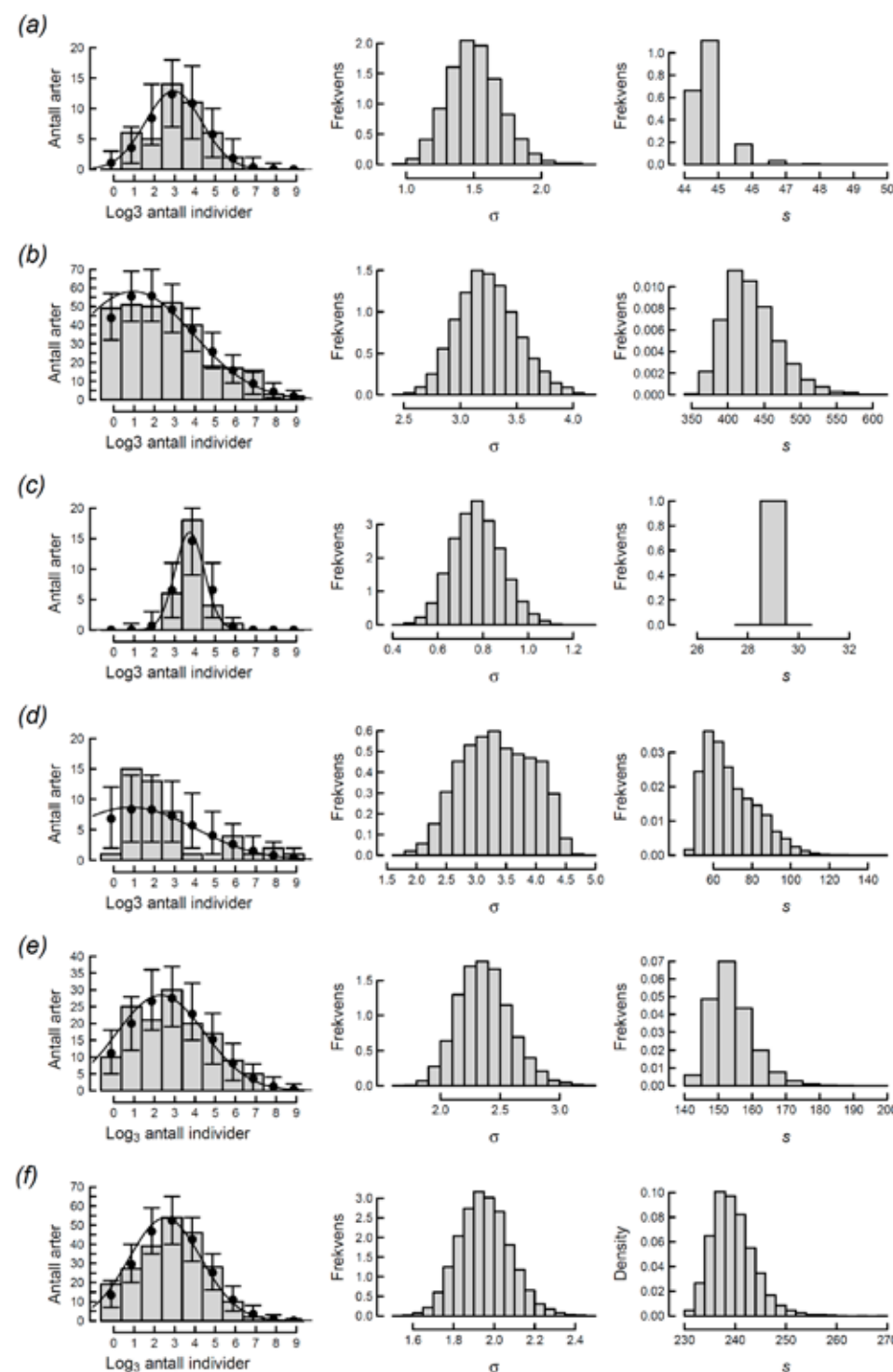
Et mål for artsrikhet kan være forventet antall arter i et utvalg av individer fra et samfunn  $\hat{S}$ . En fordel ved dette målet er at man antar en underliggende samplingmodell. For eksempel, dersom an antar en underliggende lognormal fordeling av abundanser av de ulike artene samt Poisson sampling vil vi få en trunkert Poisson lognormalfordeling av antall individer av de ulike artene i utvalget fra samfunnet (Appendiks 2). Antall arter vil dermed være  $S = \frac{E\hat{S}}{(1-P_0)}$  (Sæther et al. 2013b), hvor  $P_0$  er andel av arter med antall 0 i



utvalget av individer. Denne andelen  $P_0$  av ikke-observerte arter er vanskelig å estimere slik at estimatet for det totale artsantallet i samfunnet blir derfor gjerne svært usikkert (O'Hara 2005).

#### 4.2.3. Mål for artsdiversitet

I en lognormal artsabundans fordeling (Appendiks 1) vil variansen  $\sigma_{total}^2$  (se Appendiks 2 for nærmere beskrivelse) være et naturlig valg som mål for diversiteten i et samfunn. Store verdier av  $\sigma_{total}^2$  innebærer liten diversitet fordi noen få arter vil dominere i antall. En liten verdi indikerer imidlertid stor diversitet gjennom at variasjonen i abundans



**Figur 4.1.** Artsabundans fordelinger i et fuglesamfunn i Surrey, Sør-England taksert i perioden 1950-1979 (Gaston and Blackburn 2000) (a), et diatomeer samfunn i en bekk i USA (Patrick 1968) (b), et bunndyr-samfunn i en skotsk innsjø før (1963-1966) (c) og etter (1971-1973) (d) organisk forurensning startet i 1967 (Pearson 1975), et sommerfuglsamfunn i La Selva Lodge, Ecuador i de øvre delene av Amazonas-vassdraget (1994-2004) (Grøtan et al. 2012) (e), og trær på Barro Colorado Island i Panama (Condit et al. 2002) (f). Søylediagrammene viser den observerte fordelingen av artsabundanser. Glattete kurver representerer lognormal fordelingen tilpasset ved hjelp av R-pakken *poilog* (Grøtan et al. 2012). Store punkter viser den forventede Poisson-lognormal fordelingen, simulert ved først å sample artenes forventede fordeling fra den tilpassede lognormal fordelingen og deretter sample antall individer fra den enkelte arten ved hjelp av Poisson sampling, hvor 95 % konfidens intervallene er funnet fra gjentatte simuleringer. Fordelingen av 1000 bootstrap replikater av variansen  $\hat{\sigma}^2$  og antall arter i samfunnet  $\hat{S}$  er også inkludert.

mellom artene. Eksempler på artsabundans-fordelinger med forskjellig  $\sigma_{total}^2$  fra flere taxa er vist i Fig. 4.1.

Antall arter er i tillegg til likheten (evenness) i artsabundans-fordelingen en viktig komponent av artsdiversiteten. Som de fleste andre diversitets indekser, er  $\sigma_{total}^2$  også relatert til artsantallet (Magurran 2004). Imidlertid ser vi at for en gitt verdi av  $\hat{S}$  kan det være stor variasjon i  $\sigma_{total}^2$  (Sæther et al. 2013b). Et annet mønster som opptrer er at  $\sigma_{total}^2$  synes å nærme seg en grenseverdi når antall arter blir stort (Sugihara 1980). Den manglende forståelsen av prinsippene som styrer disse sammenhengene har vært viktig hindring for at endringer i artsabundans fordelinger i større grad har kunnet blitt anvendt i prediksjonsmodellering av endringer i artsdiversitet (Magurran 2010)

Her foreslås det å bruke  $\sigma_{total}^2$  som generelt mål for diversiteten. En fordel ved å bruke dette målet er at det også er relatert til mer vanlig brukte diversitetsindekser. For eksempel, i et samfunn med et stort antall arter eller moderate eller moderate verdier av  $\sigma_{total}^2$ , vil Shannon-indeksen være tilnærmet lik  $H' \approx \ln S - \frac{1}{2} \sigma_{total}^2$  (Longuet-Higgins 1971, Bulmer 1974). På samme måte, basert på beregningsmåtene til Bulmer (1974), vil Simpsons indeks kunne tilnærmes med  $D_s \approx Se^{-\sigma_{total}^2}$ .

En annen viktig egenskap ved  $\sigma_{total}^2$  som diversitetsmål er at den kan dekomponeres i komponenter som skyldes hvilke egenskaper som styrer populasjonsdynamikken til artene som inngår i samfunnet. Som vist i likn. A2.2 i Appendiks 2 er

$\sigma_{total}^2 = \sigma_{stoch}^2 + \sigma_{hetero}^2 + \theta^2$ , hvor  $\sigma_{stoch}^2$  er varianskomponenten som skyldes artsspesifikk miljøstokastisitet,  $\sigma_{hetero}^2$  er en komponent som skyldes permanente forskjeller i de

enkelte artenes dynamikk (f.eks. forskjeller i bæreevnen  $K$ ) og  $\theta^2$  representerer over-dispersjonskomponenten i samplingen. Denne dekomponeringen gir et grunnlag for en forståelse av hvordan ulike prosesser bidrar til variasjon over tid i artsdiversiteten og er derfor viktig for vår mulighet til å predikere framtidige endringer i artsdiversitet. For eksempel, dersom all variasjon over tid skyldes  $\sigma_{hetero}^2$ , vil variasjonen i artsdiversitet skyldes permanente nisjeforskjeller mellom artene og sammensetningen vil dermed endre seg lite over tid. I det motsatte tilfellet hvor  $\sigma_{hetero}^2 = 0$  vil den relative artssammensetningen variere stokastisk fra år til år, bestemt av  $\sigma_{stoch}^2$ . Dette viser at muligheten for å forutsi endringer i artsdiversitet over tid avhenger av hvilke prosesser som bestemmer samfunnsdynamikken og dermed bidraget av ulike komponenter til  $\sigma_{total}^2$ .

I analyser av artsdiversitet opererer man gjerne med tre sentrale begrep (Whittaker 1970, 1972).  $\alpha$ -diversitet refererer til artsdiversiteten innen et bestemt område, mens  $\gamma$ -diversitet representerer artsdiversiteten innenfor et større geografisk område eller region. Forskjellen mellom disse to utgjøres av  $\beta$ -diversiteten som representerer omløpet av arter i tid og rom. En fordel ved å bruke en parametrisk tilnærming er at variasjon i disse tre begrepene kan relateres til  $\sigma_{total}^2$  som diversitetsmål. Engen et al. (2002) viste at den

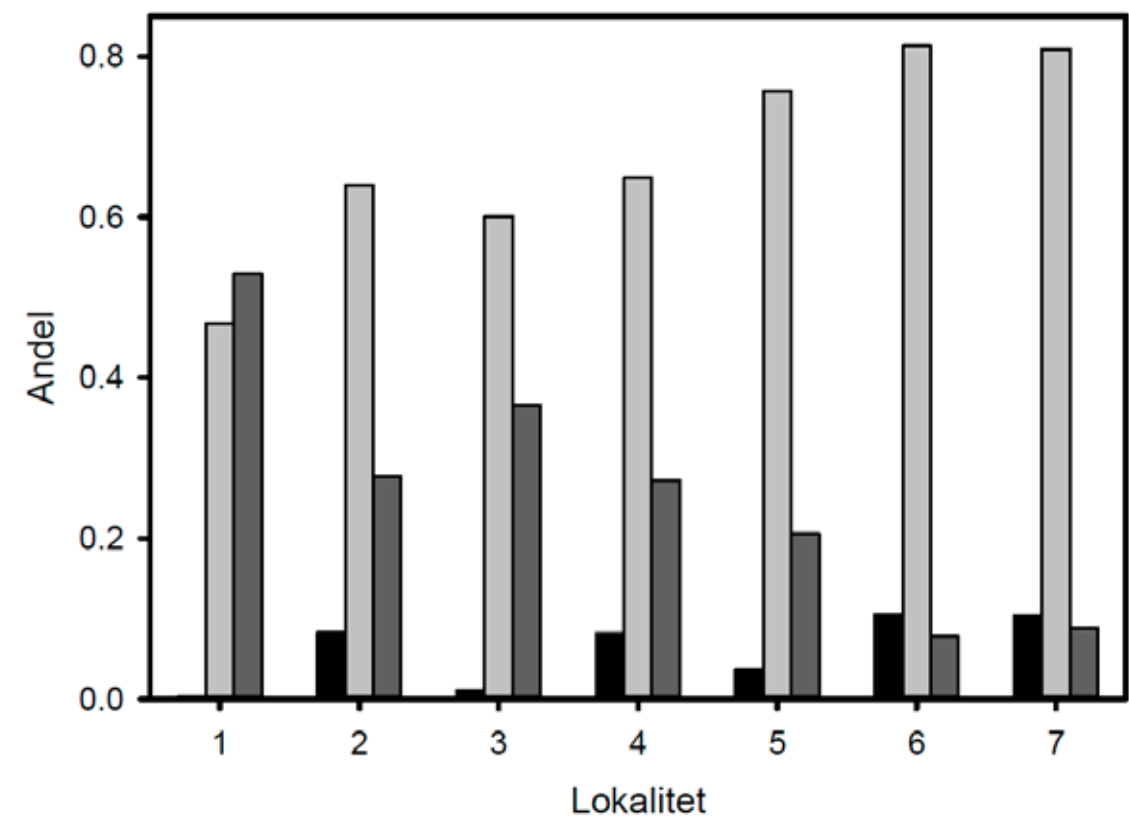
forventede verdien av  $\alpha$ -diversiteten er tilnærmet lik  $EH_\alpha \approx \ln S - \frac{1}{2} \left( \frac{\sigma_r^2}{\gamma^2} + \frac{\sigma_{stoch}^2}{2\gamma} \right)$  og

tilsvarende  $EH_\gamma \approx \ln S - \frac{1}{2} \left( \frac{\sigma_r^2}{\gamma^2} \right)$ . Dette innebærer at  $EH_\beta \approx \frac{\sigma_{stoch}^2}{4\gamma}$ , noe som innebærer at

omløpshastigheten av arter øker med miljøstokastisiteten i artenes populasjonsdynamikk, men avtar ved økende styrke av tetthetsavhengigheten.

#### 4.3 Bidraget av ulike prosesser til variasjon i samfunnsdynamikk: et eksempel

I 1990 ble Program for terrestrisk naturovervåking etablert av Miljødirektoratet. Et hovedformål med dette programmet er å dokumentere endringer over tid i vanlig forekommende terrestriske økosystemer. Disse endringene vil også forsøkt bli relatert til menneskelige påvirkninger fra klimaendringer, langtransportert forurensing og endringer i arealbruk. I syv studieområder i bjørkeskog fra Dividalen i Troms og Finnmark i Nord-Norge til Lund Rogaland i sør har fuglesamfunnene blitt taksert ved hjelp av at 8-10 linjer som ble taksert gjennom at alle individer ble talt opp på 20 observasjonspunkter langs disse linjene (Framstad 2017).



**Figur 4.2.** Det relative bidraget til artdiversiteten  $\sigma_{total}^2$  i fuglesamfunn i 7 lokaliteter som inngår i Program for Terrestrisk Naturovervåking (TOV) fra permanente forskjeller mellom artene i dynamikk  $\sigma_{hetero}^2$  (grå søyler), over-dispersjonskomponenten i samplingen  $\theta^2$  (mørkegrå søyler) og varianskomponenten som skyldes artsspesifikk miljøstokastisitet  $\sigma_{stoch}^2$  (svarte søyler). 1= Dividalen, 2= Børgfjell, 3= Åmotsdalen, 4= Gutulia, 5= Møsvatn, 6= Solhomfjell og 7= Lund. For en nærmere beskrivelse, se Solbu et al. (2018).

Siden disse undersøkelsesområdene ligger både langs en breddegrads- og en høydegradient er det stor variasjon mellom samfunnene i artssammensetning og i totalabundans (Solbu et al. 2018). Til tross for denne store variasjonen i miljøforhold var bidragene fra ulike prosesser til variasjonen over tid i artsdiversiteten  $\sigma_{total}^2$  forbausende konstante. Komponenten forårsaket av permanent heterogenitet mellom artene i dynamikk var størst og utgjorde mellom 47 % og 81 % av variansen i  $\sigma_{total}^2$  (Fig. 4.2). De største bidragene fra denne komponenten ble funnet i de to sørligste studieområdene (Solhomfjell og Lund). I disse to områdene ble også det største bidraget fra arts-spesifikk miljøstokastisitet funnet. Samplingusikkerheten var langt større (53 %) i det nordligste området (Dividalen) enn i de andre områdene, noe som viser at det var vanskeligst å takserer fuglesamfunnene i dette området. Dette tyder på at i sør er samfunnsdynamikken i større grad styrt av permanente nisjeforskjeller og miljøvariasjon som påvirker artene ulikt enn i nord hvor en langt større grad av dynamikken er påvirket av en felles miljøstøy som påvirker alle artene i samfunnet relativt likt.

Disse analysene inkluderer kun fuglesamfunn i et begrenset antall studieområder fra en relativ ensartet naturtype (bjørkeskog). En sammenligning av andre taxa studert i andre habitat-typer enn det som inngår i analysene av fuglesamfunn indikerer imidlertid at disse resultatene kan representere et generelt mønster (Tabell 4.1) hvor permanente forskjeller i

**Tabell 4.1** Komponenter av artsdiversiteten uttrykt ved variansen i lognormal artsbundansfordelingen  $\sigma_{total}^2$  som skyldes heterogenitet mellom artene i dynamikk  $\sigma_{hetero}^2$ , arts-spesifikk miljøstokastisitet  $\sigma_{stoch}^2$  og overdispersjon i samplingen  $\theta^2$  i samfunn fra ulike taxa.

Taxa	$\sigma_{total}^2$	$\sigma_{hetero}^2$	$\sigma_{stoch}^2$	$\theta^2$	Kilde
Sommerfugler, La Selva, Ecuador	3.418	2.754	0.480	0.113	Lande et al. 2003, p. 177
7 fuglesamfunn, bjørkeskog, Norge	2.19-3.42	1.42-2.65	0.01-0.27	0.20-1.81	Solbu et al. 2018
Pooled zoo-plankton data from 17 lakes in southern Norway	11.47	2.37	8.87	0.59	Bellier et al. 2014
Aquatic insects, River Atna, Norway	11.01	6.95	3.36	0.69	Engen et al. 2011b

dynamikken til de artene som inngår i samfunnene er den viktigste komponenten for variasjonen over tid i sammensetningen av samfunnet. Dette kan representere en grunnleggende forutsetning som kan gjøre det mulig for å kvantifisere graden av endring i samfunnsstruktur, f.eks. som en følge av ulike inngrep basert på langt mindre omfattende data enn tidligere antatt. Ytterligere undersøkelser er nødvendig for å kunne fastslå generaliteten av dette mønsteret.

#### 4.4. Kriterier for å klassifisere levedyktigheten til samfunn

Et sentralt element i Naturmangfoldloven er å ivareta struktur og funksjonalitet av økosystemer. I § 4 heter det: *«Målet er at mangfoldet av naturtyper ivaretas innenfor deres naturlige utbredelsesområde og med det artsmangfoldet og de økologiske prosessene som kjennetegner den enkelte naturtype. Målet er også at økosystemers funksjoner, struktur og produktivitet ivaretas så langt det anses rimelig»*. Videre omhandler § 8 samme tema og lyder: *«Offentlige beslutninger som berører naturmangfoldet skal så langt det er rimelig bygge på vitenskapelig kunnskap om arters bestandssituasjon, naturtypers utbredelse og økologiske tilstand, samt effekten av påvirkninger»*. Dette er såkalte rettslige standarder hvor hensikten er å anwise at en skal foreta en konkret vurdering i de tilfellene der bestemmelsen er aktuell, og veie hensynene i bestemmelsen opp mot andre rettslig relevante hensyn (Digre pers. medd.). Dette innebærer at begrep som «økologisk tilstand og prosesser», «miljøkonsekvens av inngrep og påvirkninger» samt «opprettholdelse av økosystemers struktur og funksjon» nå er nedfelt i det norske lovverket. Et viktig steg for en praktisk operasjonalisering av dette lovgrunnlaget i praktisk forvaltning kan være at man utvikler mer presise kriterier for å konkretisere innholdet i disse begrepene.

Når det gjelder enkeltarter, har man kommet langt i å utvikle et anvendbart rammeverk rundt den praktiske forvaltningen. Når det gjelder utarbeiding og praktisering av forvaltningsplaner for konfliktfylte arter som for eksempel de fire stor rovviltartene bjørn, gaupe, jerv og ulv, inngår levedyktighetsbegrepet basert på kvantitative beregninger som grunnlag for de overordnede nasjonale målsetningene for bestandsstørrelser og bestandsutvikling bestemt av Stortinget. Samtidig danner bestandsberegninger et viktig fundament for utarbeidingen av spesifikke forvaltningsplaner på lokalt og regionalt nivå. Situasjonen er imidlertid forskjellig når det gjelder kvantitative beskrivelser av økologisk tilstand og funksjonalitet for prosesser hvor flere enn en art inngår og hvor få kvantitative kriterier er tilgjengelige (Nybø and Evju 2017).

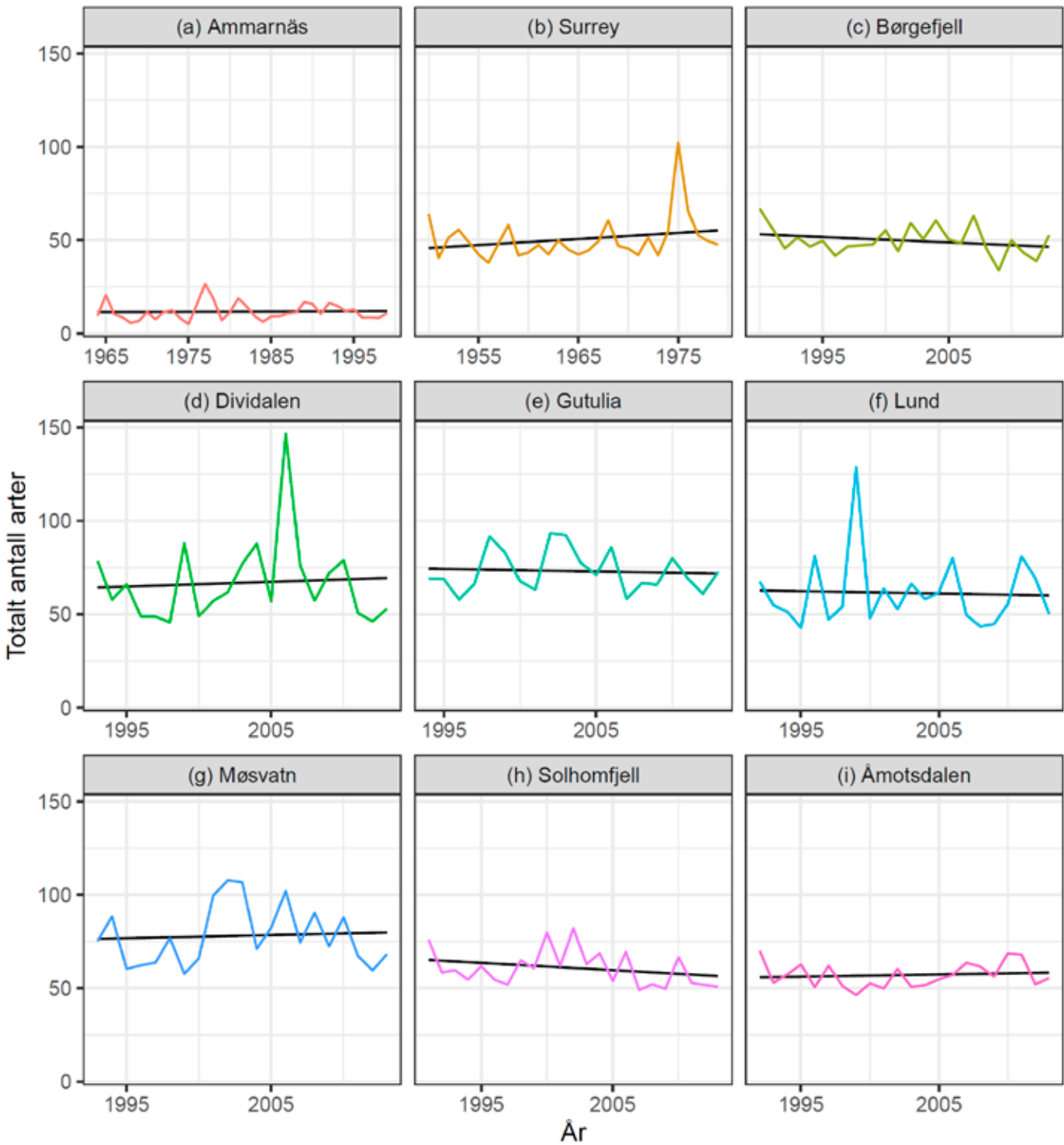
Som vi har sett i kapitel 4.2 og 4.3 er egenskapene til samfunn styrt av dynamikken til artene som inngår i samfunnet. Dette er i sin tur bestemt av en kombinasjon av deterministiske og stokastiske prosesser. Sjeldne arter utgjør en viktig komponent av ethvert naturlig samfunn med stor betydning for økosystemers funksjonalitet, og bør derfor inngå som en viktig komponent i beskrivelse av tilstanden til et samfunn (Cardinale et al. 2006, Hooper et al. 2012, Duffy et al. 2017, Araujo et al. 2019). Et kvantitativt anslag av endringer over i tid av tilstanden til et samfunn må derfor inkludere effekten av sampling (se kapittel 2.1) fordi flere arter vil bli oppdaget med økende samplingintensitet (Lande 1976).

Her foreslås det at levedyktigheten til et samfunn på en bestemt lokalitet måles ved hjelp av endringer over tid i antall arter estimert å være til stede i samfunnet ved gitte tidspunkt (Tabell 4.2). I dette estimatet bør det også inngå et estimat av andelen arter som er til stede, men som ikke ble oppdaget ved det gitte tidspunktet. En beskrivelse av slike tidsserier av variasjoner i antall arter er vist for ulike fuglesamfunn i Fig. 4.3. I ingen av disse samfunnene var det en klar trend over tid i antall arter til stede selv om flere av samfunnene viste stor årlig variasjon i artsantall.

Når det gjelder karakterisering av økologisk tilstand, er flere mål foreslått (Nybø and Evju 2017). Mange av disse er basert på ulike typer indekser og forekomst av spesielt utvalgte indikatorarter (Nybø et al. 2020). Her foreslår vi et kriteriesett (Tabell 4.2) og definisjoner av egenskaper ved samfunnene som er knyttet til dynamiske prosesser, og som dermed kan lett utledes fra prediksjonsmodeller.

**Tabell 4.2.** Utkast til et klassifiseringssystem for sårbarheten til et naturlig samfunn basert på endringer over tid i det forventede antall arter til stede. Et samfunn karakteriseres av abundansen til de artene på samme trofiske nivå og gjerne fra en bestemt taksonomisk gruppe som opptrer innenfor en lokalitet av begrenset geografisk størrelse.

Kategori	Beskrivelse
Sårbart	Det forventede antall arter i samfunnet forventes å avta med 10 % eller mer i løpet av 50 år
Truet	Det forventede antall arter i samfunnet forventes å avta med 10 % eller mer i løpet av 25 år
Kritisk truet	Det forventede antall arter i samfunnet forventes å avta med 25 % eller mer i løpet av 10 år



**Figur 4.3.** Årlig variasjon i estimert antall arter  $\hat{s}$  i fuglesamfunn i (a) Ammarnäs, Nord-Sverige (Enemar et al. 2004), (b) Surrey, England (Gaston and Blackburn 2000) og i ulike studieområder (c-i) som inngår i Program for Terrestrisk Overvåkning (TOV) i Norge (Solbu et al. 2018).

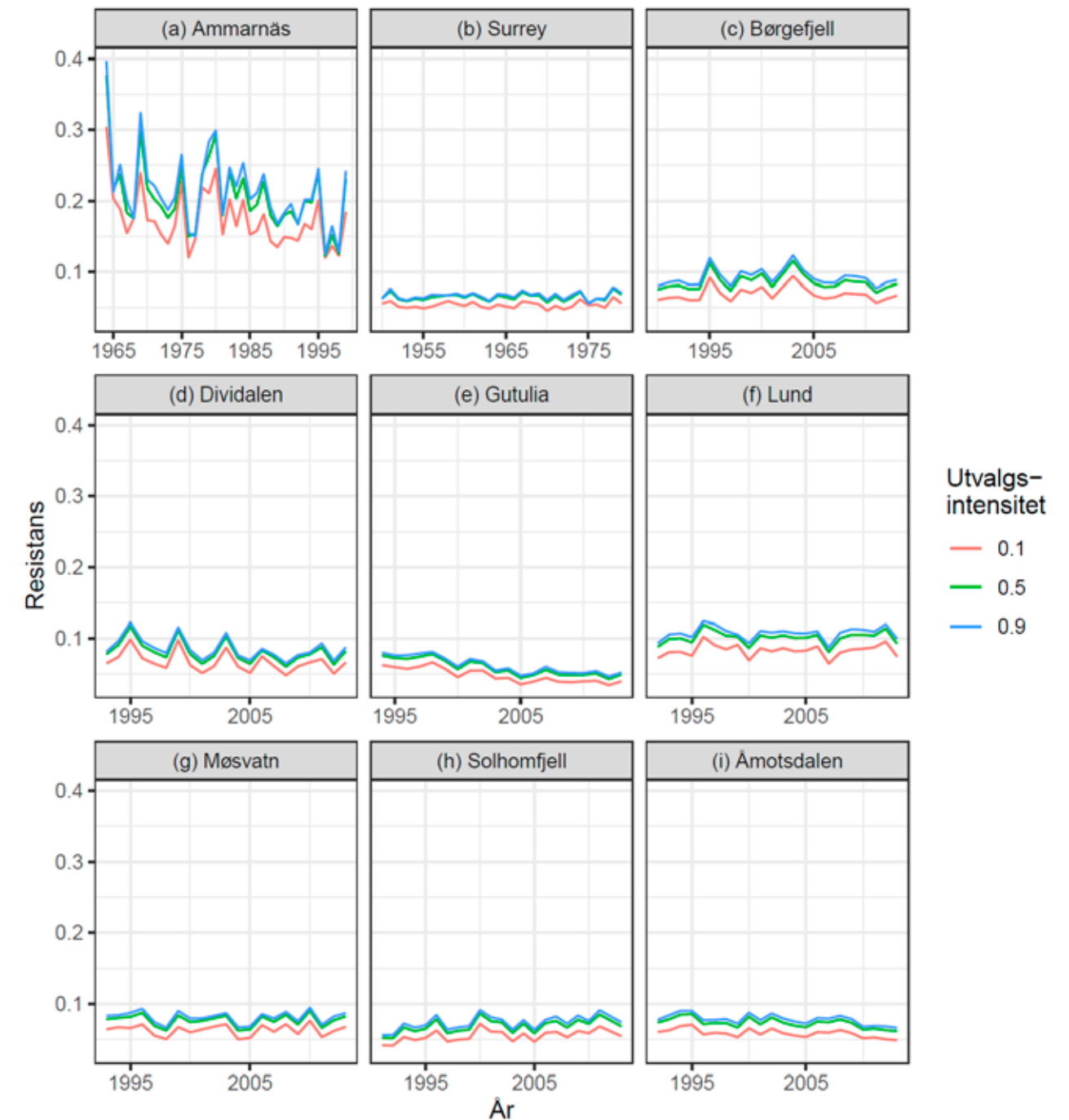


Antall arter estimert å være til stede i samfunnet er et enkelt mål for å beskrive tilstanden i samfunnet som også inkluderer effekten av sampling. Dette målet kan også knyttes til en prosesser som påvirker endringer i strukturen til samfunn (Sæther et al. 2013b). For eksempel vil en økning i miljøvariansen øke sjansen for at en art dør ut (Lande et al. 2003). På samme måte vil en reduksjon i arealet av viktige habitattyper innenfor en lokalitet påvirke antall nisjer tilgjengelig og redusere den totale eller art-spesifikke abundansen (Sæther and Engen 2003, Solbu et al. 2015). Dette vil i sin tur øke sjansen for at arter dør ut på grunn av reduserte vekstrater eller økt effekt av demografisk stokastisitet eller miljøstokastisitet. Endringer i artsantall er derfor en funksjon av sentrale prosesser som kan forventes være påvirket av ulike former for menneskelig aktivitet. Denne parameteren kan derfor også være et gunstig mål for å predikere endringer i samfunns-struktur.

En slik betraktningssmåte kan også knyttes til et klassifiseringssystem for vurdering av **graden av sårbarhet til et samfunn**. Et slikt system vil da kunne basere seg på to elementer som korresponderer til variabler som inngår i levedyktighetsanalyser av enkeltarter. Det ene er lengden av tidsperioden som legges til grunn for vurderingen. Dette er en viktig parameter fordi i denne type vurderinger vil sannsynligheten for at en hendelse skal opptre øke over tid. For eksempel vil sannsynligheten for at en art dør ut være lik 1 bare man betrakter en tilstrekkelig lang tidsperiode. Her foreslås en maksimal betraktningsperiode på 50 år, men dette kan selvsagt endres. Det andre elementet som må inngå i dette klassifiserings-systemet av risiko, er en definisjon av akseptable risikonivåer. Et utkast til et slikt klassifiseringssystem er presentert i Tabell 4.2. Tilsvarende til Rødlstekllassifisering av enkeltarter, foreslås tre sårbarhetsnivå også for samfunn: *sårbart*, *truet* og *kritisk truet*. Fordelen med et slikt system er at det kan anvendes for ulike type taxa. Dette systemet gir derfor et objektivt kriteriesett som kan brukes i sammenligninger på tvers av taxa, økosystem og lokaliteter.

**Resistans** er et annet mål som kan benyttes til å karakterisere egenskapene til et samfunn. Selv om dette begrepet kan defineres på flere ulike måter, vil vi i henhold til Pimm (1991) definere resistans som et mål på konsekvensen for samfunnets struktur av en permanent endring i miljøforholdene. Dette kan for eksempel skje gjennom at tilgangen på kritiske ressurser blir mindre eller at forekomsten av viktige habitat-typer blir redusert. Engen (2007) foreslo at resistansen til et samfunn mot permanente endringer i miljøet kan måles som hvor stor endringen i samfunnets totale abundans må være for at det forventede antall arter i samfunnet skal reduseres med et gitt antall arter. Eksempler på temporær variasjon i resistansen til ulike fuglesamfunn mot endringer i permanente endringer i miljøet er vist i Fig. 4.4. Her ble det funnet store forskjeller mellom samfunnene. For eksempel, i fuglesamfunnet i bjørkeskogen i Ammarnäs i Nord-Sverige kunne de fleste år totalabundansen reduseres med inntil 20 % uten at en art gikk tapt (Fig. 4.4a). De fleste andre fuglesamfunnene var imidlertid langt mindre resistente: En reduksjon på under 10 % i totalabundansen var tilstrekkelig for at en art ville gå tapt (Fig. 4.4b, d, e, g, h, i). Man ser også at det er stor variasjon over tid i samfunnenes resistans: artsfattige samfunn (f.eks. Ammarnäs i Fig. 4.4a) er mer resistente mot miljøendringer fordi de har færre sjeldne arter som lettere dør ut enn mer tallrike arter (f.eks. Møsvatn i Fig. 4.4g).

En viktig faktor som også bestemmer denne parameteren er hvor sikkert bestandsestimatene er estimert. Usikre bestandsestimat gir mindre resistans fordi en stor andel av variasjonen i arts-sammensetning og total-abundans kan skyldes samplingfeil (Fig. 4.4).



**Figur 4.4.** Årlig variasjon i resistens mot permanente endringer i miljøet for ulike samplingintensiteter i fuglesamfunn i (a) Ammarnäs, Nord-Sverige (Enemar et al. 2004), (b) Surrey, England (Gaston and Blackburn 2000) og i ulike studieområder (c-i) som inngår i Program for Terrestrisk Overvåkning (TOV) i Norge (Solbu et al. 2018). Resistans uttrykkes ved størrelsen av reduksjonen i totalabundansen som må være til stede for at en art vil gå tapt.

## 4.5 Oppsummering

Her har vi vist basert på en relativ enkel underliggende modell at viktige egenskaper til et samfunn kan beskrives ved et fåtall variabler. Disse variablene kan derfor benyttes til å predikere viktige endringer i strukturen over tid. Dette gir muligheten for å introdusere i praktisk forvaltning nye måleparametre for å beskrive økologisk tilstand i et samfunn og dermed også kvantifisere en sannsynlig respons i samfunnet til en permanent endring i miljøet, f.eks. som en konsekvens av menneskelige inngrep. Sentrale begrep i denne sammenhengen er endringer i artssammensetning (Tabell 4.2) og samfunnets resistans mot endringer i miljøet (Fig. 4.4). Disse parametrene må estimeres ved hjelp av statistiske metoder tilpasset ulike type data. Realistiske grenseverdier av disse måleparametrene for bruk i praktisk forvaltning må imidlertid bestemmes ved hjelp av teoretiske analyser av realistiske modeller og empiriske undersøkelser av dynamikken til samfunn av arter som inkluderer flere ulike taksonomiske grupper. Basert på disse analysene må man vurdere hva som er forvaltningsmessig akseptable grenseverdier og hvordan dette skal inkorporeres f.eks. i veiledere for miljøkonsekvensanalyser. Av spesiell betydning vil det være å sammenligne denne type kriteriesett med andre metoder for å beskrive økologisk tilstand som gjerne er basert på forekomst og abundans av utvalgte indikatorarter (Nybø et al. 2020).

En viktig utfordring vil være å koble effektene av endringer i strukturen av landskapet med konsekvensene av et varmere klima. Flere undersøkelser har vist at det skjer store stor-skala endringer i sammensetningen av norsk fauna (Byrkjedal and Kålås 2013, Lehikoinen et al. 2013, Lehikoinen et al. 2014), som er antatt å ha sammenheng med endringer i klima. Hvilke konsekvenser dette har samfunnsdynamikk og økosystem-prosesser er mangelfullt forstått. De begrepene som er foreslått anvendt her, kan benyttes til å kvantifisere slike effekter.

## 5. Artsutbredelsesmodeller

En klar konklusjon fra vurderingen av den globale tilstanden til biologisk mangfold og økosystemtjenester (Diaz et al. 2019) var at menneskelig aktivitet har medført omfattende endringer i miljøet på kloden. Videre påviste rapporten at tapet av naturmangfold skjer med økende hastighet, og at flere arter er nå truet av utryddelse enn på noe annet tidligere tidspunkt i menneskets historie. Hovedårsaken til denne negative utviklingen ble knyttet til endringer i arealbruk og bruk av havene, men også høsting, klimaendringer, forurensning og spredning av fremmede arter utgjorde viktige bidragsyttere.

En tilsvarende utvikling ser også ut til å foregå i Norge. Arealendringer påvirker 90 % av de norske artene som anses truet (Henriksen and Hilmo 2015). Som en konsekvens av dette er det foretatt en omfattende beskrivelse av ulike naturtyper i Norge (Framstad et al. 2019) som har dannet et viktig grunnlag for vurderingen av kvaliteten til en lokalitet for det biologiske mangfoldet i et område (Evju et al. 2020). Siden utbredelsen i Norge av flere viktige naturtyper for det biologiske mangfoldet er i rask tilbakegang (Artsdatabanken 2018), er det viktig å kunne evaluere konsekvensene for det biologiske mangfoldet av ulike inngrep som påvirker forekomsten av ulike naturtyper innenfor et område. Romlige perspektiv er derfor av sentral betydning å inkludere i politikkutforming og i utvikling av strategier for bevaring av det biologiske mangfold.

Innenfor økologien er studier av romlige prosesser et viktig forskningsfelt. Et sentralt tema innenfor dette fagområdet er å beskrive og forstå hvorfor forekomsten av en art eller strukturen av samfunn varierer fra et område til et annet. Slik kunnskap er også av stor forvaltningsmessig betydning fordi det for de fleste områder vil mangle tilstrekkelig data til å vurdere konsekvensene av ulike inngrep fordi en detaljert geografisk oppløsning av økologisk data er sjelden tilgjengelig. En konsekvens av dette er at interpolering av mønster blir nødvendig fra velstuderte lokaliteter til andre områder hvor den foreliggende kunnskapen er langt dårligere og hvor man ofte bare har kunnskap om noen få lokale miljøvariable.

Formålet med artsutbredelsesmodeller er å beskrive forholdet mellom forekomsten (d.v.s. tilstedeværelsen av en art) eller abundansen (d.v.s. antall eller tetthet av individer innenfor et bestemt område) av arter i et område ut fra kjennskap til lokale miljøforhold. Denne responsen hos arter eller samfunn til romlig variasjon i miljøet er påvirket av en rekke deterministiske prosesser (i første rekke bestemt av hvordan bestandens vekstrate avhenger av antall individer til stede) og stokastisk variasjon som i hovedsak styrt av tilfeldig variasjon i miljøet (Peterson et al. 2011). Dette er sannsynligvis en medvirkende årsak til at mange ulike tilnærminger er utviklet for hvordan spatiale prosesser skal modelleres og hvordan parameterne i disse modellene skal estimeres (Ovaskainen and Abrego 2020), avhengig av ulike antagelser om hvilke faktorer som anses viktigst.

Evnen til å modellere og dermed predikere romlig variasjon i strukturen av samfunn vil være avhengig av i hvor stor grad de grunnleggende antagelsene i modellen samsvarer med det relative bidraget av ulike prosesser som bestemmer arts-sammensetningen av de aktuelle samfunnene (Norberg et al. 2019). Dersom samfunnenes sammensetning kun er avhengig av

miljøet, vil forekomsten av de ulike artene hovedsakelig bestemmes av geografisk variasjon i viktige miljøvariable. Disse filtrerer ut ulike arter etter som miljøet varierer i rommet (Adler and HilleRisLambers 2008). Dersom biotiske prosesser er viktige, vil imidlertid tilstedeværelsen av artene i mindre grad kunne forutsies ut fra den underliggende variasjonen i miljøet fordi opptreden av en art i et område også vil være påvirket av faktorer som interspesifikk konkurranse, predasjon eller egenskaper ved populasjonsdynamikken til den enkelte bestanden (f.eks. styrken på tetthetsavhengigheten). Stokastiske prosesser forårsaket av fluktuasjoner i miljøet eller små bestandsstørrelser (demografisk stokastisitet) vil også generere en tilleggsvariasjon i romlige autokorrelasjonsfunksjoner som er estimert ut fra romlig struktur i spesifikke miljøvariable for å predikere geografisk variasjon i forekomsten av arter.

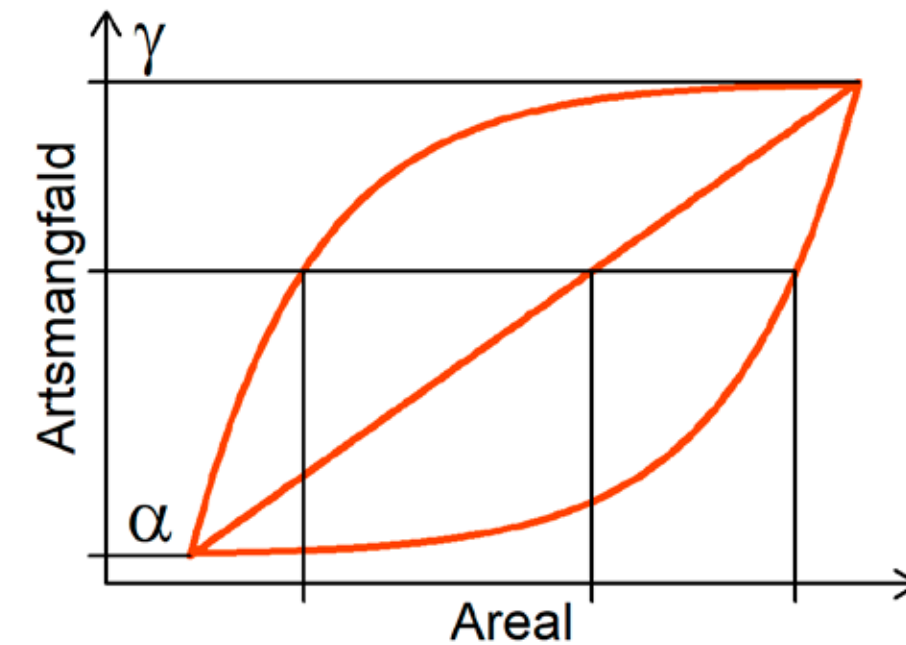
I det følgende vil det skisseres et rammeverk som kan benyttes til å vurdere de fremtidige konsekvensene for det biologiske mangfoldet av en endring av den romlige fordelingen av ulike naturtyper innenfor et større område p.g.a. fysiske inngrep i landskapet. To tilnærminger behandles: (1) Analyser av sannsynligheten for at bestemte enkeltarter (f.eks. en rødlistet art) vil være til stede i en lokalitet estimeres ut fra geografisk variasjon i ulike variabler som på forhånd antas å begrense artens forekomst eller abundans (Araujo et al. 2019). Denne type Artsutbredelsesmodeller vil i det følgende bli forkortet som SDM-modeller (Species Distribution Models). (2) Estimering av bidraget av en lokalitet med en bestemt naturtype til den totale diversiteten innenfor et større område (Fig. 5.1). Denne tilnærmingen baserer seg på at enhver art i et samfunn verdsettes likt med hensyn på økosystemfunksjoner og fokuserer ikke på enkeltarter. Dette innebærer at man i utgangspunktet ikke skiller mellom en art eller naturtype f.eks. er rødlistet eller ikke.

Begge disse tilnærmingene må imidlertid inkludere vurderinger av effekten av variasjon i sampling intensitet. Dette innebærer at alle vurderinger av områders betydning for biologisk mangfold må settes inn i et rammeverk basert på SDM-modeller hvor spesifikke anslag eller antagelser om hvordan samplingen av arter foregår (Baker et al. 2020).

## 5.1 Prediksjon av forekomst og abundans av enkeltarter

En artsutbredelsesmodell av en enkeltart tar sikte på å predikere forekomsten eller abundansen i en lokalitet basert på kunnskap om noen forutbestemte økologisk viktige miljøvariable. Dette innebærer at vi antar at den geografiske utbredelsen av arten kun er bestemt av de viktigste aksene i de miljøfaktorene som bestemmer artens multidimensjonale nisjerom (Hutchinson 1978). Derfor er en av de viktigste avgjørelsene som tas i forbindelse med bruk av SDM-modeller er valget av hvilke variabler som skal inkluderes som prediktorvariable. Dette valget må være basert om kunnskap om artenes økologi. Man kan lett bli fristet til å inkludere så mange variabler som mulig, men da kan man stå i fare for å konstruere svært komplekse modeller med mange parametere som kan redusere prediksjonsevnen (Araujo et al. 2019). Dette henger også sammen med valg av metode som skal benyttes i prediksjonene. Man kan enten anta enkle lineære og additive effekter eller introdusere mer komplekse ikke-lineære sammenhenger og interaktive effekter som kan

analyseres ved hjelp av polynomer av flere variable eller ved anvendelse av for eksempel generaliserte lineære modeller (Guisan and Thuiller 2005).

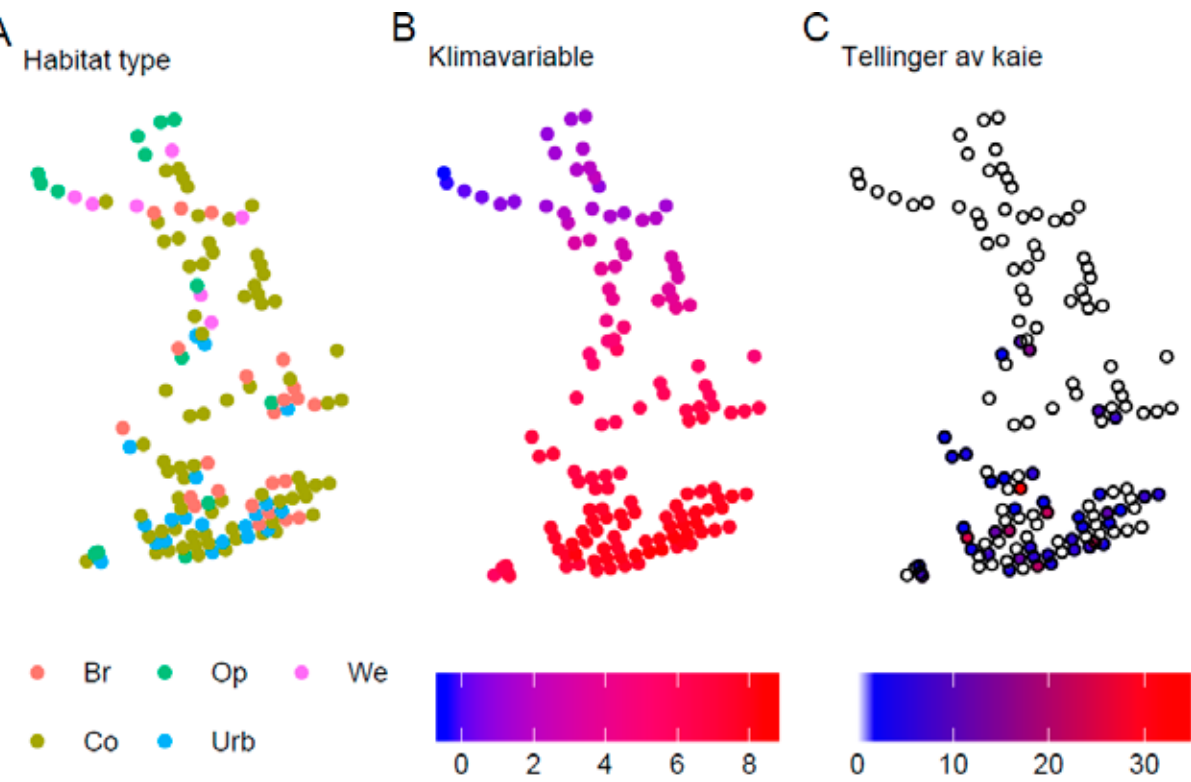


**Figur 5.1.** Sammenhenger mellom artsdiversitet og arealstørrelse. Den øverste linjen viser en sammenheng hvor en stor andel av artsdiversiteten innenfor en større region ( $\gamma$ -diversitet) inkluderes innenfor et relativt lite areal. Den nederste linjen indikerer en sammenheng som viser at en stor andel av totalarealet er nødvendig for å inkludere en stor andel av  $\gamma$ -diversiteten.  $\alpha$  indikerer størrelsen på  $\alpha$ -diversiteten som representerer artsdiversiteten på en bestemt lokalitet.

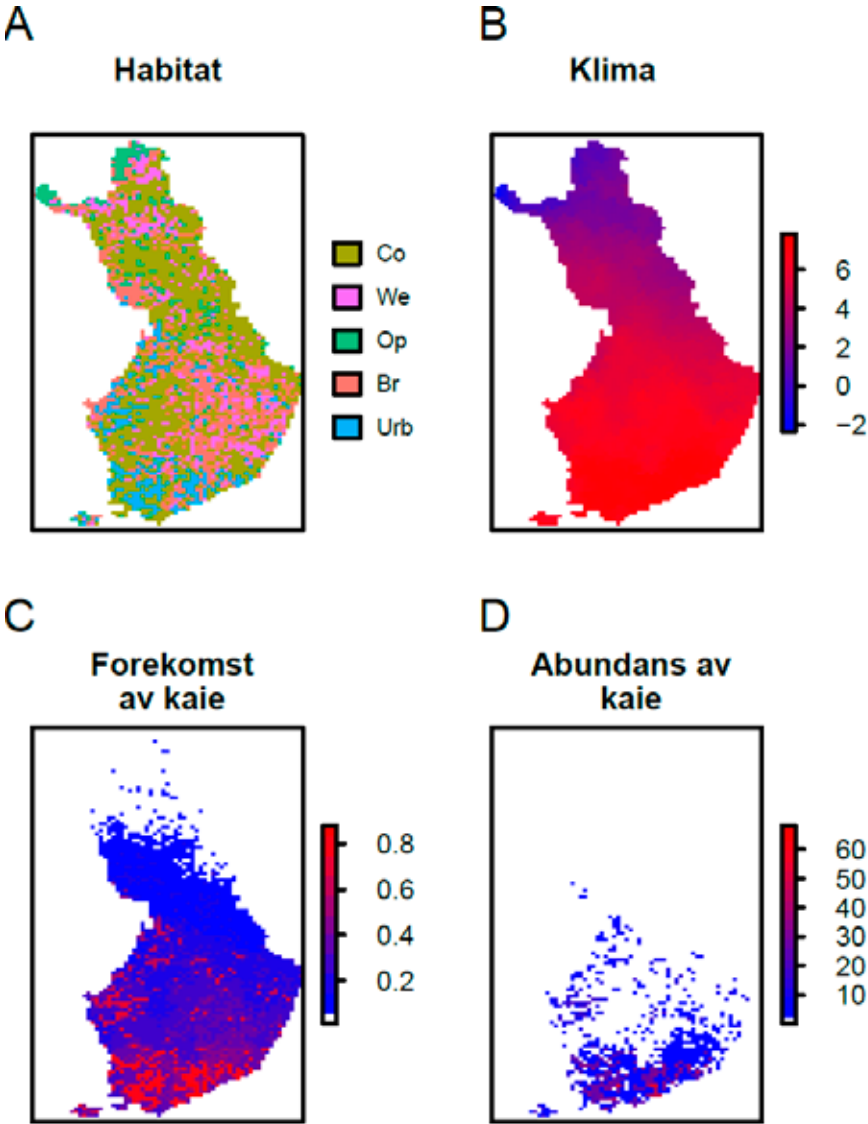
I prediksjonsmodellering basert på SDM er hensikten å predikere en verdi av responsvariabelen (f.eks. forekomst av arten) for ulike verdier av forklaringsvariabelen. Benytter man en lineær modell kan responsvariabelen ta alle mulige verdier både positive og negative, som kan være nyttig bl.a. i vegetasjonsanalyser hvor abundansen av en art ofte uttrykkes ved hjelp av dekningsgraden. En probit-modell som gjerne benyttes i analyser av forekomsten av en art, tar enten verdiene 0 eller 1 og predikerer en sannsynlighet for at arten er til stede i en lokalitet som en funksjon av forklaringsverdien. Variasjoner i tellinger som bare kan anta ikke-negative verdier kan modelleres ved en Poisson lognormal modell (Bulmer 1974) som gir det forventede antall observerte individer (ikke-negative heltall). Dette gjør at man da kan predikere flere egenskaper ved en arts utbredelse innenfor et geografisk område ut fra kunnskap om ulike miljøvariable.

Et eksempel på denne type prediksjoner ved hjelp av SDM-modeller er geografisk variasjon i forekomst og abundans av kaie *Corvus monedula* i Finland basert på observasjoner av arten fra ulike deler av landet (Ovaskainen and Abrego 2020). Ut fra kunnskap om romlig struktur i

noen antatte viktige miljøparametre for denne arten (forekomst av ulike habitat-typer og variasjon i klima, Fig. 5.2) kan geografiskvariasjon i både forekomst og abundans predikeres (Fig. 5.3). En analyse av det relative bidraget av habitattype og klima viste at begge typer miljøvariable var signifikante prediktor-variable for geografisk variasjon i både forekomst og abundans. Det relative bidraget av de to typene prediktorvariable trenger



**Figur 5.2.** Fordelingen av ulike habitat-typer (a), klimavariasjon (b) og tellinger av kaie (c) i ulike deler av Finland. Br= Edelløvsog, Co= Barskog, Op= Åpent habitat, Urb= Urbant habitat og We=Våtmarker). Klimavariasjonen representerer gjennomsnittlig vårtemperatur (april-mai). For nærmere beskrivelse, se Ovaskainen og Abrego (2020).



**Figur 5.3.** Fordeling av ulike habitattyper (A) og klimavariasjon (B) i Finland basert på data fra lokaliteter med geografisk fordeling som vist i Fig. 5.2. Den geografiske variasjon i ulike miljøvariable og klima gir en predikert utbredelse (C) og abundans (D) av arten over hele landet (Ovaskainen and Abrego 2020).

nødvendigvis ikke å være uavhengige av hverandre fordi effekten av klima kan avhenge av habitat-type. I dette tilfellet var den negative effekten av lave temperaturer uavhengig av hvilken habitat-type man betraktet (Ovaskainen and Abrego 2020). En konsekvens av dette var at arten i Finland hovedsakelig ble forventet å ha den største utbredelsen (Fig. 5.1b) og opptre i størst antall (Fig. 5.1c) i bynære strøk sør i Finland.

I praksis har man ofte begrenset kunnskap om det biologiske mangfoldet og ikke minst endringer over tid i sammensetning når man skal vurdere effekter av ulike inngrep eller foreslå forvaltningstiltak. Et viktig bidrag til å avhjelpe denne situasjonen er om man kan kombinere informasjon fra like datakilder. I den seinere tiden har det blitt utviklet nye statistiske metoder og verktøy med dette som formål for å estimere det store antallet



parametere som inngår i SDM-modeller. En lovende utvikling er såkalte data-integrerings metodikk hvor man tilpasser ulike observasjonsmodeller for ulike type data som tillater at man kombinerer informasjon om artsutbredelsen fra alle databasene som er tilgjengelige (Isaac et al. 2020). Dette er prinsipielt den samme tilnærmingen som allerede har vært benyttet i Integrated Population Models (Kéry and Schaub 2012) som nå har fått vid anvendelse i populasjonsøkologien. En viktig mulighet som dette innebærer, er at det gir muligheten for å benytte geografisk mønster i forekomsten av en art til også å oppnå estimater av abundans (se også Fig. 5.3d).

Et eksempel på anvendelse av modellbasert data-integrasjon er en analyse av variasjon i geografisk utbredelse av fire forskjellige arter av ferskvannsfisk i Norge (Skarstein 2020). Gjennom å kombinere observasjoner av disse artene registrert i Artobservasjoner med data som ble innsamlet i en undersøkelse av ca. 800 norske vann i 1996 ble forekomsten av disse artene modellert som en funksjon av ulike miljøvariable. Et romlig felt som beskriver den geografiske variasjonen i observasjonshyppighet av data rapportert inn til Artobservasjoner ble også inkludert. I tillegg til å vise sannsynligheten for at disse artene opptrer i et rutenett som dekket hele landet, viste disse analysene at gjedde *Esox lucius* har større forekomst på Østlandet enn forventet ut fra modellprediksjonene. Dette indikerer at andre faktorer enn variasjon i de inkluderte miljøvariablene påvirket forekomsten av arten i denne delen av landet. Denne undersøkelsen demonstrerer at en slik kombinasjon av ulike type selv for taxa som ikke er blant de mest populære som folkeforskningsobjekt kan gi verdifull informasjon til mer spesifikke undersøkelser.

## 5.2 Grunnleggende begrep for analyser av romlig variasjon i struktur av samfunn

En av de mest grunnleggende sammenhenger i økologien er økningen i antall med økende areal (Arrhenius 1921) og er blitt karakterisert som av økologiens få generelle lover (Lawton 1999). Denne sammenhengen er forårsaket av to generelle mekanismer (Rosenzweig 1995): (1) Store arealer inneholder en større variasjon av habitattyper og øker derfor det tilgjengelige størrelsen på nisjerommet. (2) Antallet individer i utvalget øker generelt med økende areal og dermed vil sannsynligheten for å oppdage en art også øke. Artareal-kurver har også vært anvendt til å påvise viktige endringer i biologisk mangfold, spesielt over større områder (Thomas et al. 2004, Pimm et al. 2014, Chase et al. 2019).

Formen på kurven som uttrykker sammenhengen mellom antall arter  $S$  og størrelsen av et areal  $A$  har vært diskutert blant samfunnsøkologer i nesten hundre år (Chase et al. 2019). Arrhenius (1921) foreslo først at denne sammenhengen var lineær på en logaritmisk skala slik at

$$\ln S = z \ln A + c, \quad (5.1a)$$

mens Gleason (1922, 1925) antok en eksponentsiell økning av antall arter med økende areal

$$S = z \ln A + c. \quad (5.1b)$$

Her er  $z$  stigningstallet og  $c$  uttrykker skjæringspunktet med  $y$ -aksen. Verdien av  $z$  ligger som regel mellom 0.20 og 0.35, mens  $c$  varierer mye mer avhengig av hvilke taxa og system som

analyseres (Rosenzweig 1995). Problemet med begge disse modellene er at antall arter øker uendelig med økende areal uten noen øvre skranke. Archibald (1949) foreslo derfor en logistisk sammenheng

$$S = \frac{b}{c + A^{-z}}, \quad (5.1c)$$

hvor maksimum antall arter er  $\frac{b}{c}$ . Etter disse arbeidene har mange komplekse modeller vært tilpasset for å gi en best mulig beskrivelse av den funksjonelle relasjonen for hvordan antall arter øker med størrelsen på arealet (Scheiner 2003, Tjørve 2009, Scheiner et al. 2011, Kunin et al. 2018).

Formen på artsareal-kurvene relaterer seg nært til ulike faktorer som beskriver artsdiversiteten (Scheiner et al. 2011). Tilsvarende som i analyse av temporære variasjon i struktur av samfunn representerer  $\alpha$ -diversiteten artsdiversiteten innenfor et bestemt område, mens  $\gamma$ -diversitet utgjøres av artsdiversiteten (utvalget av mulige arter) innenfor et større område eller region (Whittaker 1970, 1972).  $\gamma$ -diversiteten korresponderer derfor til  $\frac{b}{c}$  i likn.

5.1c. I en romlig sammenheng beskriver  $\beta$ -diversiteten omløpet av arter i rommet. Man opererer i samfunnsøkologien derfor ofte med to typer:  $\beta_{iid}$  beskriver hvor mye artsdiversiteten varierer over tid (store forskjeller mellom år i artssammensetning gir en stor verdi av  $\beta_{iid}$ ) og  $\beta_{rom}$  representerer variasjonen i artsdiversitet med økende areal.

Disse begrepene kan inneholde potensielt viktig forvaltningsmessig informasjon. Et enkelt tankeeksempel kan illustrere dette (Fig. 5.1). Dersom  $\beta_{rom}$  øker lineært med økende areal som forventet ut fra likn. 5.1a eller 5.1b, vil antall arter som et område inneholder, være bestemt av størrelsen på arealet som inkluderes. Dersom det er romlig liten heterogenitet i landskapet slik at  $\beta_{rom}$  raskt når en terskel, vil en stor andel av artene som bestemmer  $\gamma$ -diversiteten befinne seg innenfor en relativt liten andel av totalarealet. I det motsatte tilfellet hvor selv samfunn som ligger lokalisert ganske nærme hverandre i rommet inneholder store forskjeller i utvalg av arter, vil  $\beta_{rom}$  være stor selv over store avstander og  $\gamma$ -diversiteten vil ikke bli nådd før en stor andel av totalarealet er inkludert (Fig. 5.1).

$\beta_{rom}$  og  $\beta_{iid}$  er imidlertid ikke uavhengig av hverandre. Et lite tanke-eksempel kan illustrere dette. La oss anta at vi har flere samfunn fordelt innenfor et større geografisk område hvor den temporære dynamikken er styrt av permanente forskjeller mellom artene i dynamikk  $\sigma_{hetero}^2$ , noe som indikerer nisjevariasjon. Man kan anta at i en slik situasjon forvente at likheten mellom samfunnene i struktur vil være stor, noe som gir liten  $\beta_{rom}$ . En alternativ hypotetisk situasjon kan være at nesten all dynamikk er bestemt av stokastiske variasjoner i miljøet som påvirker de ulike artene ulikt. Dermed vil nesten all variasjon i  $\sigma_{total}^2$  være

forårsaket av  $\sigma_{stoch}^2$ , som i sin tur gir en stor verdi av  $\beta_{iid}$ . I en slik situasjon kan likheten i strukturen av samfunnene på ulike lokaliteter bli liten og følgelig  $\beta_{rom}$  stor. Store områder vil derfor være nødvendig for å inkludere en stor andel av  $\gamma$ -diversiteten (Fig. 5.1). I virkeligheten vil forholdet mellom  $\beta_{iid}$  og  $\beta_{rom}$  være bestemt av hvordan prosesser som lokal tetthetsregulering og miljøstokastitet påvirker dynamikken i de enkelte samfunnene og ikke minst hvordan disse er skalert i rommet samt hvordan samfunnene er samplet (Lande et al. 2000).

5.3 Betydningen av sampling

I kapittel 2-4 er betydningen av å inkludere effekten av sampling og den usikkerhet dette introduserer i tolkingen av resultatene fra all prediksjonsmodellering kraftig understreket. Dette er også i høyeste grad viktig i artsutbredelsesmodellering, spesielt når det gjelder analyser av hele samfunn. Man må ta høyde for variasjoner samplingintensitet slik at man unngår at lokaliteter med høyest besøkshyppighet nødvendigvis blir ansett som de mest verdifulle. Et eksempel kan illustrere dette. La oss igjen anta at den relative abundansen av artene i samfunnene kan beskrives ved hjelp av en lognormal fordeling og at individene fra samfunnene er samplet gjennom Poisson-sampling. Sannsynligheten for å finne en art i et utvalg av individer, gitt antallet individer til stede i et utvalg fra et annet samfunn kan da beregnes (Engen et al. 2008). Disse beregningene illustrerer en viktig generell konklusjon: sannsynligheten for å oppdage at en sjelden art er til stede i begge samfunnene er liten selv i samfunn hvor strukturen er lik.

En viktig praktisk konsekvens av dette er at områdekartlegging av biodiversitet må inkludere informasjon om sampling-innsats. Lite intensiv sampling øker sjansen for at sjeldne og fåtallige arter overses selv i store områder med relativ homogen habitatstruktur. Det er derfor viktig at kartlegging av artsdiversitet inneholder en god dokumentasjon av prosedyrer anvendt i innsamlingen av data samt beskrivelse av den arbeidsinnsatsen som er lagt ned.

Betydningen av variasjoner i sampling-innsats og håndtering av usikkerhet parameterestimatene («shrinkage»), ble da også framhevet av Norberg et al. (2019) som en av viktigste utfordringene når det gjelder prediksjon av geografisk utbredelse av arter.

5.4. Prediksjon av romlige prosesser på samfunnsnivå

I løpet av de siste årene har flere statistiske metoder blitt utviklet for å estimere den romlige utbredelsen av enkeltarter (Franklin 2009, Peterson et al. 2011, Guisan et al. 2017) eller hvordan sammensetningen av samfunn varierer i rommet (Ovaskainen and Abrego 2020). Spesielt har Joint Species Distribution Models vært i rask utvikling og har gitt mange viktige resultater. Fordelen med å anvende denne tilnærmingen er at utbredelsen av enkeltarter ikke er modellert uavhengig av hverandre gjennom at responsen av artene til ulike miljøvariable er antatt å ha en underliggende felles struktur som kan være avhengig av spesielle egenskaper til arten eller graden av slektskap mellom de artene som inngår samfunnet. Dette blir oppnådd gjennom en hierarkisk struktur som inkluderer både artsspesifikke og felles modell-parametre

på samfunnsnivå (Ovaskainen and Soininen 2011). På den måten kombineres informasjon fra mange arter for å forstå hvordan samfunnet responderer til variasjon i miljøet (se kapitel 6 i Ovaskainen and Abrego (2020) for en introduksjon).

I et viktig arbeid undersøkte Norberg et al. (2019) hvordan 33 varianter av 15 hovedtyper av artsutbredelses-modeller var i stand til å predikere forekomsten av en art eller kombinasjoner av arter i rommet. Fem egenskaper ved disse modellene ble undersøkt (Tabell 5.1) ved å analysere

Tabell 5.1. Egenskaper som bestemmer den prediktive evnen til artsutbredelsesmodeller (Norberg et al. 2019)

Egenskap	Beskrivelse
Modelltype	Parametrisk eller ikke-parametrisk modell
Interaksjon mellom miljø-kovariater	Inkludering eller ekskludering av interaksjoner mellom ulike miljøvariable
Delt informasjon om responser til miljøvariasjon	Påvirkning av ulike miljøfaktorer modelleres enten uavhengig eller samvarierende mellom arter
Samvariasjon mellom arter	Inkludering eller ekskludering av samvariasjon i forekomst av arter
Spatial struktur	Inkludering eller ekskludering av en eksplisitt underliggende romlig struktur i forekomsten av arter
Anvendelse av parameter-krymping	Innsnevring av parameter variasjon gjennom bruk av foreliggende informasjon
Inkludering av parameter-usikkerhet	Effekten av usikkerhet i parametrene inkluderes i estimeringsprosedyrene.

5 data sett: (1) hekkefugl-takseringer i Finland, Sverige og Norge som inngår som en del av de nasjonale overvåkingsprogrammene (Lindström et al. 2015), (2) det nasjonale overvåkningssystemet av sommerfugl i Storbritannia (Asher et al. 2001), (3) urteplanter i Australia, (4) tre data from US Forest Service’s Forest Inventory and Analyses og (5) vegetasjonsdata fra to fjellmassiv i Finnmark, Nord-Norge (Niittynen and Luoto 2018). Først ble dataene splittet i to grupper: data som ble brukt til å estimere parametrene (treningsdata) og en gruppe som ble brukt til å validere prediksjonene (valideringsdata). Basert på estimatene ble så modellen brukt til å predikere forekomsten av enkeltarter eller kombinasjoner av arter i de lokalitetene som inngikk i valideringsdatasettet. Tolv mål ble så brukt for å sammenligne hvor gode prediksjonene var i forhold til de faktiske observasjonene som inngikk i valideringsdatasettet.

En viktig konklusjon fra denne undersøkelsen var at modellene varierte sterkt i hvor stor grad de var i stand til å predikere forekomsten til en art korrekt. Dette var uavhengig av hvilke data som ble inkludert eller valg av mål for prediksjonsnøyaktighet. En generell trend var også at

Hierarkisk Modellering av Samfunn gav de beste resultatene, spesielt dersom artsassosiasjoner ble inkludert som romlige random effekter (Ovaskainen et al. 2017). Dette viser at de grunnleggende antagelsene som ligger til grunn for de ulike SDM-modellene må vurderes nøye før generelle konklusjoner kan trekkes fra analyser av denne type modeller.

En annen viktig generell konklusjon fra Norberg et al. (2019) er at evnen til prediksjon av en type modell er avhengig av hvor vanlig arten er. Dersom alle arter inkluderes i estimeringen gjør modeller som begrenser parametervariasjonen ut fra foreliggende informasjon («shrinkage») det langt bedre enn andre type modeller. Inkluderer man derimot bare vanlige arter vil i tillegg parametriske modeller som tillater fleksible responser mellom arter i forhold til variasjoner i miljøet gi bedre prediksjoner om romlig variasjon i forekomsten av arter enn mer enkle modeller.

Et annet hovedresultat fra Norberg et al. (2019) er at det var stor variasjon mellom de ulike datasettene i hvor stor SDM-modeller var i stand til å predikere romlig variasjon i forekomsten av arter.

## 5.5. Oppsummering

Den seinere tids forskning har frambragt kunnskap og statistiske metoder som gjør det mulig å analysere faktorer som påvirker fordelingen av en arts forekomst i rommet (Simmonds et al. 2020, Skarstein 2020) og geografisk variasjon i sammensetning og struktur av hele samfunn (Warton et al. 2015, Ovaskainen and Abrego 2020). Mulighetene for å kunne forutsi hvordan endringer i miljøet vil påvirke forekomsten av både enkeltarter og strukturen av hele samfunn over større områder vil kunne forbedres vesentlig dersom data over geografisk utbredelsesmønstre kan suppleres med tidsserier fra et begrenset antall lokaliteter fordi graden av romlig samvariasjon er bestemt av hvilke faktorer som bestemmer dynamikken over tid innenfor et avgrenset område. Ofte vil man i en forvaltningsmessig sammenheng være interessert i å predikere forekomsten av trua og sårbare arter som ofte gjerne opptrer i små antall. For denne type arter vil demografisk stokastisitet sterkt påvirke forekomsten av en art og dermed kanskje også prediksjonsevnen til en SDM-modell. Videre viser analysene til Norberg et al. (2019) at graden av samvariasjon mellom arter i respons til variasjoner i miljøet er viktig for prediksjonsevnen til denne type modeller. Bruken av SDM-modeller kan få stor praktisk nytteverdi i vurderinger av effekter av ulike naturinngrep dersom man får forbedret kunnskap om hvilke type modeller og for hvilke artsgrupper denne type analyser gir pålitelige prediksjoner for den romlige forekomsten av arter.

Av spesiell betydning vil det også være å kunne avdekke hvilke faktorer som bestemmer omløpshastigheten av arter i både i tid  $\beta_{tid}$  og rom  $\beta_{rom}$  og spesielt hvordan disse varierer blant ulike taxa og naturtyper. Variasjon i omløpshastigheter av arter i tid og rom ( $\beta_{tid}$  og  $\beta_{rom}$ ) i ulike naturtyper vil kunne fungere som en basis for en risiko-klassifisering av konsekvensene av tap av et gitt område for det biologiske mangfoldet innenfor en større

region. Konsekvensen av dette vil være bestemt av hvordan  $\beta_{rom}$  varierer med størrelsen av området som inkluderes (Fig. 5.1). Slike sammenhenger vil f.eks. kunne danne grunnlaget for analyser av hvor store andeler av arealet av en gitt naturtype som er nødvendig å ivareta for å opprettholde artsdiversiteten innenfor en større region ( $\gamma$ -diversiteten). Dette vil kunne danne et grunnlag for en objektiv vurdering av konsekvensene av inngrep eller endringer i strukturen av landskapet.

## 6. Diskusjon og anbefalinger

Denne rapporten viser at det nå foreligger et modellapparat og avanserte statistiske analyseverktøy som kan benyttes til å predikere og dermed danne grunnlag for utarbeiding av prognoser over fremtidige endringer i forekomsten og abundansen av arter. Når det gjelder forvaltningen av enkeltarter, er en slik kvantitativ tilnærming hyppig anvendt i forvaltningen av konfliktfylte eller økonomiske viktige arter som rovvilt, hjortevilt og marin fisk. En viktig målsetning for mye av denne modelleringen har vært å utvikle beskatningsstrategier som maksimaliserer utbyttet av høstingen samt å finne kostnadseffektive bestandsovervåkningsprosedyrer (Olsen et al. 2010, Nottestad et al. 2016). I den seinere tiden har man i forvaltningen av flere kommersielt viktige marine fiskebestander i økende grad også inkludert flerarts-perspektiver og trofiske interaksjoner (Hansen et al. 2019b, Jorgensen et al. 2020, Nilsen et al. 2020) i denne type modellering med sikte på å øke presisjonen i modell-prediksjonene.

Et gjennombrudd for anvendelse av modell-betraktninger i forvaltningen av lite kommersielt betydningsfulle arter var Mace og Lande (1991) forslag til klassifiseringssystem av truede og sårbare arter som dannet fundamentet for rødliste-arbeidet. Selv om de opprinnelige kriteriene for klassifiseringen av graden av truethet nå er utvidet både internasjonalt og i Norge (Artsdatabanken 2018), inngår likevel de opprinnelige kvantitative prinsippene som et viktig fundament. To hovedelementer inngår i disse sårbarhetsvurderingene: lengden av tidsrommet man betrakter og fastsetting av sårbarhetsnivåer som er bestemt av sannsynligheten for utdøing. Begge disse aspektene er bestemt ut fra almene generelle hensyn og ikke kun på faglige vurderinger. Disse spesifikke kriteriene vil imidlertid i sin tur sette klare rammer for forvaltningen som da i stor grad må basere avgjørelser på faglige vurderinger. I Norge er slike analyser benyttet på regionalt nivå for å bestemme fellingsstrategier og uttaksnivå av konfliktfylte arter som jerv, gaupe og bjørn (Sæther et al. 1998, Sæther et al. 2005, Sæther et al. 2010a, Miljødepartementet 2016b, rovdatabank.no). En slik kvantitativ tilnærming er også anvendt i systemet for risk-klassifisering som ligger til grunn for graden av «svartelisting» av fremmede arter (Sandvik et al. 2013).

En utfordring med anvendelsen av prediksjonsmodellering i forvaltningen av mange enkeltarter er at man bare unntaksvis har tilgang til gode tidsserier for å parametrisere selv enkle bestandsmodeller. Imidlertid har forskningen de seinere årene bidratt med viktige resultater som viser at mange demografiske parametre for en del taxa (spesielt fugler og pattedyr) kan ganske nøyaktig bestemmes ut fra noen grunnleggende egenskaper ved artens livshistorie. For eksempel vil plasseringen av en art langs en «langsom-hurtig» gradient av livshistorie typer (Sæther and Bakke 2000) kunne benyttes til å bestemme relativt presist viktige parametre som demografisk varians, voksten overlevelse og fekunditet (Sæther et al. 2013a). Videre har også forskningen vist at bestemte populasjonsdynamiske parametre er spesielt viktige for å predikere videre bestandsutvikling (Lande et al. 2003). En slik generelt viktig parameter er for eksempel bestandsveksten ved små tettheter  $r$ . Gjennom en målrettet innsats i perioder med lave tettheter, f.eks. ved bruk av Capture-Mark-Recapture metoder (Lebreton et al. 1992), vil man derfor kunne estimere viktige bestandsparametre som kan inngå i en prediksjonsmodellering selv om lange tidsserier ikke er tilgjengelig.

Et viktig grunnlag for å kunne utvikle og implementere prediksjonsmodellering i praktisk forvaltning er at man kan sette begrensninger og skranker for variasjonsbredden i viktige parametre som man vet er viktige for bestandsutviklingen og levedyktigheten til små bestander, og spesielt da bestander av trua eller sårbare arter. Slike føringer på størrelsen av parameterrommene må være bestemt av lett målbare egenskaper slik som livshistorie-karakterer, habitat-type etc. Slike begrensninger kan bare utvikles gjennom tilgang på langtids-serier basert på demografiske analyser av identifiserbare individer.

Norge er i den heldige situasjonen at man for flere arter har tilgang på langtidsstudier av demografi og populasjonsdynamikk til flere fugle- og pattedyrbestander basert på individ-baserte data. Flere av disse er av et omfang og lengde som gjør de unike også i en global sammenheng og kan derfor anses å representere en norsk nasjonalskatt. Analyser av slike serier har bl.a. vist at de forventede klimaendringer vil ha mange ukjente effekter som gjør at mange arter vil bli påvirket på helt andre måter enn det man i utgangspunktet hadde trodd (Gamelon et al. 2017, Hansen et al. 2019a). En utfordring er imidlertid at flere av disse unike seriene har ingen langsiktig finansiering og hvor opprettholdelse av kontinuitet er avhengig av innsatsen til dedikerte amatører eller suksess i sterkt konkurranse-utsatte arenaer for forskningsfinansiering. Videre er viktige databaser som er bygd opp over lang tid (bl.a. individbaserte studier av rovfugl) manglende dokumentert og følgelig vanskelig tilgjengelig. Det er også viktig å få etablert slike tidsserier som dekker et videre taksonomisk spektrum enn tilfellet er i dag. I flere land som for eksempel i våre naboland Finland og Sverige har man tilgang til lange demografiske tidsserier for flere insektarter som har gitt viktig informasjon bl.a. om hvordan insekter kan forventes respondere til endringer i klima (Hanski et al. 2017, Svensson et al. 2020).

Et sentralt element i enhver prediksjonsmodellering er anslag over usikkerhet i projeksjonene. Som det framgår i kapittel 2 og 3 er det nå utviklet et begrepsapparat hvor ulike former for usikkerhet inngår i beregningene, et forhold som dessverre ofte neglisjeres i modellering av økologiske prosesser. Demografiske analyser basert på individbaserte data vil kunne gi viktig informasjon over graden av usikkerhet i viktige bestandsparametre og hvordan disse samvarierer med andre faktorer. Slik informasjon vil være viktig for prediksjoner i situasjoner hvor langtidsserier ikke er tilgjengelig. På samme måte som man ønsker å snevre inn parameterrommet, vil tilgang på slike individbaserte studier gi muligheter for å snevre inn estimatet for graden av estimeringsusikkerhet i viktige parametre.

Slike demografiske analyser gjerne basert på Capture-Mark-Recapture metoder krever detaljert oppfølging over tid og kan derfor bare gjennomføres hos et fåtall arter. Likevel har slike analyser stor betydning fordi de gir muligheten for å sette skranker for variasjonen i viktige parametre. Dette kan bidra til å forenkle prediksjonsmodellering også for andre arter hvor slike kvalitetsdata ikke er tilgjengelig. Videre vil slike analyser bidra til å øke forståelsen av hvilke forhold som bestemmer lengden av perioden som en pålitelig prediksjon kan utarbeides for (se kapittel 3). Det er derfor viktig at slike tidsserier etableres også for andre arter enn pattedyr og fugler.

På denne bakgrunn anbefales at

**Anbefaling 1:** det bygges opp en meta-base av norske individbaserte demografiske studier og at det utarbeides en nasjonal strategi for finansiering av dokumentasjon og opprettholdelse av kontinuitet av strategisk viktige tidsserier.

Data fra store overvåkingsprogram er et viktig element i forvaltningen av norsk biologisk mangfold. Som vi har sett (kapittel 3-5), representerer for eksempel TOV-E en viktig kilde for informasjon om kunnskap om viktige økologiske prosesser og tilstanden i viktige naturtyper gjennom at programmet er gjennomført ved en standardisert data-innsamling over en lang periode langs store økologiske gradienter (Framstad 2017). Andre overvåkingsprogram slik som Arealrepresentativ Naturovervåkning (Tingstad et al. 2019, Evju et al. 2020) inneholder eller tar sikte på å bygge opp tidsserier av lang varighet som kan i framtiden danne et godt fundament for en mer utstrakt bruk av prediksjonsmodellering i praktisk miljøforvaltning. En viktig forutsetning for å oppnå et økosystem-perspektiv er at arbeidet i disse overvåkningsprogrammene koordineres i størst mulig utstrekning. Datainnsamlingen i de fleste av denne type overvåkingssystem er også organisert gjennom at oppdragene ved å drifte disse programmene konkurranseutsettes og aktuelle operatører velges gjennom en anbudsinnsbydelse. For å redusere usikkerheten i dataene er det viktig med en stor grad av kontinuitet i utføringen av disse, spesielt i innsamlingen av data. Det vil derfor være nødvendig for å sikre en bredest mulig anvendelse av disse databasene at

**Anbefaling 2:** kravspesifikasjonene til institusjoner og organisasjoner som ønsker å inngå som operatører for levering av data til overvåkingsprogrammer må være detaljerte, spesielt med hensyn til feltmetodikk, datadokumentasjon og kompetansekrav til involvert fagpersonell.

Analyser av bestandsdynamikken spesielt til flere vertebrater har vist at variasjoner i ulike miljøvariable ofte er i stand til å forklare en signifikant andel av svingninger over tid i bestandsstørrelse (Sæther et al. 2004b). Eksempler på dette er den negative effekten av kalde vintre og isdannelse på vann på vekstraten til en fossefallbestand på Sørlandet (Sæther et al. 2000b, Gamelon et al. 2017) og hvordan islegging p.g.a. regn på snø hindrer Svalbardreinen tilgang til vinterbeiteplantene sine (Hansen et al. 2019a). I milde vintre vil derfor dødeligheten av Svalbardrein øke, noe som har viktige konsekvenser for dynamikken i arktiske økosystem fordi økt kadavertilgang gir tettere bestander av fjellrev som i sin tur øker predasjonstrykket på andre arter (Hansen et al. 2013).

Tilgang til tidsserier av endring i ulike miljøvariable vil derfor øke muligheten for å anvende prediksjonsmodellering fordi man får kunnskap om viktige drivere for endringer i ulike bestandsdynamiske parametre og at man dermed får et bedre grunnlag for å etablere kausale sammenhenger. Dette vil i sin tur forbedre evnen til å utarbeide mer presise prediksjoner av framtidige bestandsendringer. Her er det foretatt viktige initiativ for å sikre dokumentasjon, forbedre tilgang og øke anvendelse av viktige databaser gjennom Living Norway Ecological Data konsortiet (<https://livingnorway.no/>). Tilgangen til store databaser med viktig miljøinformasjon er også vesentlig forbedret de seinere årene (f.eks. gjennom met.no). Likevel vil anvendelsen av prediksjonsmodellering i miljøforvaltningen bli vesentlig forbedret gjennom

**Anbefaling 3:** at miljøforvaltningen forsterker interaksjonen med andre sektordepartementer for å øke tilgangen til og forbedre integreringen mellom ulike databaser og overvåkingsprogram som inneholder relevant informasjon om endringer i miljøforhold.

Et eksempel på mulige synergi-effekter som kan utvikles er de store databasene som er bygd gjennom Landsskogtakseringene som har pågått med regelmessige intervall siden 1919 (Tomter 2019).

I kapittel 3 og 4 ble betydningen av lange tidsserier av god kvalitet understreket for å predikere endringer i bestandsstørrelser av enkeltarter og i strukturen av samfunn. I en tid hvor man opplever raske endringer miljøet er det også viktig å forstå bedre kausale mekanismer for hvordan variasjoner i ulike miljøfaktorer påvirker demografi og populasjonsdynamikk og i nøkkelprosesser som bestemmer struktur av samfunn. På den måten kan man bedre utvikle og parametrisere spesifikke modeller for å predikere hvordan endringer i miljøet vil endre den framtidige bestandsutviklingen av enkeltarter (Caughley 1994, Sibly et al. 2003) og hele samfunn. En viktig, men så langt en nesten uutnyttet kilde til slik informasjon, er mange av de tiltakene for å ivareta biologisk mangfold finansiert gjennom tilskudd fra miljøforvaltningen. På mange måter kan noen av disse anses som semi-kontrollerte manipulasjoner av viktige miljøfaktorer. For eksempel kan forsøkene på økosystem-restaurering og bestandsforsterkende tiltak gi viktig kunnskap om prosesser som bestemmer trofiske interaksjoner og innsikt i nøkkelfaktorer som styrer bestandssvingninger. Det krever imidlertid

**Anbefaling 4:** at miljøforvaltningen etablerer mekanismer som fremmer samhandling mellom planleggere, virksomhetsutførere av ulike miljøtiltak og forskningsinstitusjoner slik at effekter av tiltak kan dokumenteres på om mulig en statistisk holdbar måte til gagn både for forvaltning og forskning.

Dette vil gi forskningen viktig kunnskap samt bidra til at miljøforvaltningen kan gjennomføre mer presise evalueringer av nytte og effekt av ulike typer tiltak og dermed optimalisere bruken av tilgjengelige ressurser. En slik tettere kobling mellom forvaltning og forskning kan også gi muligheter for å etablere nye langtids-studier et grunnlag

Stortingsmeldingen om naturmangfold fra 2016 *Natur for livet* (Miljødepartementet 2016a) har et stort fokus på en anvendelsen av et økosystembasert perspektiv på forvaltning av biologisk mangfold i Norge. Som en konkretisering av denne målsetning ble det på oppdrag fra Miljødirektoratet foretatt en klassifisering av ulike naturtyper i Norge (Framstad et al. 2019). Videre vurderte Evju et al. (2020) effektene av tiltak for truede arter og naturtyper. Denne gjennomgangen identifiserte viktige faktorer som påvirket truede arter og de ulike naturtypene basert på klassifikasjonen i Norsk rødliste for Naturtyper (Artsdatabanken 2018) fordelt på hvert hovedhabitat (f.eks. fjell, skog og våtmark). En konklusjon var at «Påvirkning av habitat» var den viktigste trusselen i 8 av 9 hovedhabitater.

Evju et al. (2020) foreslo på denne bakgrunn også et system for å overvåke effektene av ulike tiltak for truede naturtyper og arter i Norge. Et viktig element i dette forslaget var forekomsten av truede og sårbare arter i de ulike naturtypene. Disse inngår som indikatorer på effektene av ulike tiltak. Det foreslås at flere egenskaper ved indikator-artene (abundans, forekomst, populasjons-struktur etc.) skal kunne benyttes som mål for å kvantifisere effektene av de iverksatte tiltakene. Dette innebærer at egenskapene til de ulike naturtypene dermed er basert på egenskaper ved forekomsten til enkeltarter og spesielt de av disse som er rødlistet. Tolkning av slike indeks-baserte system kan også være vanskelig fordi det er vanskelig å definere en objektiv måleskala for hva som betyr en signifikant økologisk endring (Magurran et al. 2010).

Her foreslås et komplement til denne klassifiseringen gjennom at man også inkluderer bestemte egenskaper ved samfunnene (Tabell 4.2, Fig. 4.3). På den måten graderer man ikke betydningen av ulike arter f.eks. i forhold til graden av truethet, men inkluderer i større grad et økosystem-perspektiv i evaluerings-kriteriene gjennom at de er basert på presist definerte egenskaper som beskriver hvordan strukturen til samfunn varierer i tid og rom (Tabell 4.2, Fig. 5.1).

Tilnærmingen bak disse tilrådingene har vært å anta bestemte egenskaper ved strukturen til samfunnene som for eksempel at logaritmen av relative abundansen til artene følger en normal fordeling (Fig. 4.1). Videre antas bestemte føringer på dynamikken til de artene som inngår i samfunnet som f.eks. at tetthetsreguleringen kan beskrives ved en Gompertz-modell. Gjennom å foreta slike forenkende antagelser kan man avlede generelle egenskaper til dynamikken til samfunn (Tabell 4.1) og bruke disse til å identifisere måleparametre som kan benyttes til å indikere endringer i tid og rom i strukturer av samfunn. Et viktig siktemål for en målrettet overvåkning av norsk natur må derfor å identifisere den naturlige variasjonsbredden i slike måleparametre, noe som også er gjenstand for stort fokus i internasjonale forskningsmiljøer (Magurran et al. 2010, McGill et al. 2015, Magurran 2016). Her kan bl.a. data fra TOV-E være viktig fordi innsamlingsområdene er lokalisert til vernede områder som antas å gi en beskrivelse av naturlig økologiske tilstand i viktige naturtyper i Norge (Nybø et al. 2020). Data fra TOV har også vært viktig for å påvise langsiktige endringer trender i artssammensetning over store områder (Lehikoinen et al. 2014, Lindström et al. 2015).

I denne rapporten har tre parametre for å karakterisere egenskapene til samfunn av arter blitt behandlet. Basert på en lang tradisjon i anvendt økologi (Magurran 2004), har vi beskrevet en indeks for artsdiversitet  $\sigma^2$  som er variansen i den lognormale artsabundans-fordelingen (Sæther et al. 2013b). Stor verdi av  $\sigma^2$  angir liten artsdiversitet. En fordel ved denne indeksen er at den er nært relatert til andre mer vanlige diversitetsmål i samfunns-økologien slik som Shannon- eller Simpson - indeksen (se kapittel 4.2.3). Analysene av tidsserie-analysene av samfunnsdynamikk oppsummert i kapittel 4 viser at variasjoner i  $\sigma^2$  i mange samfunn er styrt av permanente forskjeller i populasjonsdynamikken til de artene som inngår i samfunnet (Tabell 4.1). Dette kan antas å representere forskjeller i nisjestructur på lokaliteten (Engen et al. 2002, Lande et al. 2003).  $\sigma^2$  kan derfor brukes som indikator for graden av nisjediiferensiering innen et samfunn. Størrelsen på denne parameteren er imidlertid avhengig av antall arter som inngår i samfunnet (Sugihara 1980, Sæther et al. 2013b). En

viktig sammenheng vil derfor være hvordan  $\sigma^2$  relaterer seg til antall arter i ulike naturtyper for ulike taxa. En liten verdi av  $\sigma^2$  (høy artsdiversitet) for et gitt antall observerte arter kan derfor indikere at denne naturtypen inneholder et stort antall nisjer. Dersom dette er en gjennomgående trend for flere taxa, kan dette tyde på at denne naturtypen inneholder flere viktige økologiske funksjoner som er nødvendig for å opprettholde et stort biologisk mangfold.

Et annet mål for å karakterisere tilstanden i samfunn kan være forventet tap av arter (Tabell 4.2). Basert på analyser av endringer i artssammensetning over tid ble det foreslått at forventet reduksjon i artsantallet over en gitt periode kan benyttes som et objektivt kriterium for å vurdere truetheten av ulike samfunn. Fordelen ved å benytte dette kriteriet er at det lett kan forstås intuitivt og at det er nært relatert til dynamiske prosesser som påvirker dynamikken til de enkeltarter som inngår i samfunnet. En ulempe er at vi ikke kjenner i tilstrekkelig de naturlige omløpshastighetene av arter i de fleste naturtyper (Magurran 2016) og at det kan derfor være vanskelig å finne riktige risikonivåer og identifisere de naturlige tidsperiodene som skal inngå i definisjonen av ulike risikonivåer. En utfordring kan også være å estimere statistisk endringer i antall observerte arter (O'Hara 2005). Slike kriterier for å vurdere sårbarheten til samfunn vil korrespondere til tilsvarende kriterier brukt i rødlisting av truede og sårbare arter. En praktisk anvendelse av et slikt system vil kreve kvantitative analyser av hvilke prosesser som bestemmer omløpshastigheten av arter og studier av noen modellsystem hvor man har tilgang til lange tidsserier av endringer i samfunnssammensetning.

I kapittel 4.4 ble også begrepet resistansen til et samfunn presentert for å beskrive robustheten til et samfunn mot permanente endringer i miljøet. Dersom den totale abundansen i samfunnet blir redusert f.eks. gjennom at viktige natur-typer går tapt, vil dette innebære en reduksjon også i artsantallet. Størrelsen på denne reduksjonen i antall arter kan benyttes til å kvantifisere motstandskraften i samfunnet mot permanente miljøendringer (Fig. 4.4). Et slikt mål kan derfor potensielt anvendes som et objektivt kriterium i miljøkonsekvens-analyser basert på prediksjonsmodellering. Analysene av fuglesamfunn som inngår i TOV-E presentert i kapittel 4 viste at det var stor variasjon i resistansen til de ulike samfunnene (Fig. 4.4 c-i). Ytterligere empiriske analyser av samfunn og som også inkluderer flere taxa vil derfor kunne avdekke hvilke prosesser som bestemmer variasjonen i denne egenskapen og i anvendbarheten av resistansen til et samfunn som et forvaltningsmessig verktøy i forvaltningen av naturtyper og samfunn.

På denne bakgrunn tilrådes det derfor at

**Anbefaling 5:** miljøforvaltningen i samarbeid med relevante forskningsmiljø påbegynner et arbeid med å utvikle praktisk anvendbare parametre for å måle endringer i tilstanden i samfunn over tid.

Basert på analyser av dynamikken til samfunn av ulike taxa i forskjellig naturtyper bør



**Anbefaling 6:** miljøforvaltningen ta sikte på utvikling av et system for risikoklassifisering av samfunn som kan brukes til å vurdere potensielle konsekvenser av ulike miljøinngrep eller stor-skala endringer i miljøforhold f.eks. grunnet endringer i klima.

FN's Naturpanel (IPBES) konkluderte utvetydig at hovedårsaken til den negative utviklingen for det biologiske mangfoldet på jorda var tap og endret bruk av viktige habitat-typer selv om høsting, klimaendringer, forurensning og spredning av fremmede arter også utgjør viktige bidrag (Diaz et al. 2019). En tilsvarende effekt av tap av leveområder ser også ut til å være til stede i Norge hvor Artsdatabanken (2018) har funnet at 90 % av de norske artene som i dag anses truet er negativt påvirket av arealendringer. Å skape et landskap som ivaretar opprettholdelsen av det biologiske mangfoldet og dermed essensielle økosystemprosesser representerer derfor en av vår tids største miljøutfordringer. Ett eksempel på slike store effekter er globale analyser av konsekvensene for biodiversiteten av tap av skog som i tillegg til å forårsake store lokale tap av arter også medfører en stor økning (48 %) av omløpshastigheten av arter (Daskalova et al. 2020). Man ser også klare trender både på globalt, kontinentalt og regionalt nivå at den romlige variasjonen i artsdiversitet,  $\beta$ -diversitet, avtar (McGill et al. 2015). Det er derfor behov for å utvikle parametre som er i stand til å beskrive egenskaper ved fordelingen av artsdiversitet i rommet (Fig. 5.1). Disse kan i sin tur benyttes til å utvikle prediksjoner for hvordan ulike miljøinngrep vil påvirke det biologiske mangfoldet over større områder.

For å oppfylle bærekraftsmål 15.3 ble det i Stortingsmeldingen *Natur for livet* (Miljødepartementet 2016a) nedfelt en målsetning om at det settes i gang omgående og omfattende tiltak for å redusere ødelegging av habitat, stanse tap av biologisk mangfold og innen 2020 verne trua arter og hindre at de dør ut. Denne stortingsmeldingen hadde også et sterkt fokus på å redusere tapet av viktige naturtyper for på den måten å verne om det biologiske mangfoldet. Likevel ser vi at presset på urørt natur f.eks. gjennom utbygging av vindmølleparker på land og mot viktige naturtyper for det biologiske mangfoldet bare øker. Et virkemiddel for å vurdere konsekvensene av ulike inngrep for biodiversiteten på regionalt og nasjonalt nivå kan være at

**Anbefaling 7:** miljøforvaltningen utarbeider kriterier for hvor store arealer av ulike naturtyper som må bevares for at en viss andel av artsdiversiteten innenfor et større område opprettholdes.

Baser på analysene presentert i kapittel 5 innebærer dette at arbeid må igangsettes for å undersøke hvordan ulike naturtyper bidrar til  $\beta$ -diversiteten f.eks. innenfor en kommune, fylke eller region. Denne type analyser må også kobles med undersøkelser av variasjoner i  $\beta$ -diversitet over tid slik at endringer i økologisk tilstand (Nybo and Evju 2017, Nybo et al. 2020) i ulike naturtyper kan identifiseres.

Flere av de foreslåtte tilrådingene er basert på betydningen av tilstrekkelig forekomst av ulike naturtyper for bevaring av det biologiske mangfoldet, noe som også er i tråd med Miljødirektoratets overordnede strategi for bevaring av biologisk mangfold (se også (Framstad et al. 2019, Evju et al. 2020)). Dette er også en grunnstein for EUs strategi om å få

reduisert tapet av det biologiske mangfoldet slik man innen 2030 har reversert den negative trenden i tap av arter. Strukturen og dermed forekomsten av viktige naturtyper for det biologiske mangfoldet er imidlertid bestemt av en lang rekke faktorer slik som f.eks. endringer i bosetningsmønster, sosioøkonomiske forhold og overordnede trender i i samfunnsutviklingen. Pålitelige prediksjoner av forventede endringer i det biologiske mangfoldet vil derfor i mange tilfeller kreve at scenarioer (Goudeseune et al. 2020) for sannsynlige endringer i samfunnsutviklingen som spesielt vil påvirke landskapsstrukturen inkluderes i prediksjonsmodelleringen. Dette vil kreve

**Anbefaling 8:** et økt fokus omkring kunnskapsinnhenting om hvilke samfunnsmessige endringer som påvirker trender i forekomst og areal av ulike naturtyper.

Norge har gode forutsetninger for å kunne foreta slike analyser fordi flere systemer over endringer i forekomsten av viktige naturtyper over store områder allerede er etablert eller i ferd med å etableres. En av de viktigste databasene for beskrivelse av endringer i viktige terrestriske økosystem er Landsskogtakseringene som har pågått siden 1919. I dag blir takseringene gjennomført basert på et nettverk av permanente prøveflater over hele Norge hvor alle prøveflater med tresetting oppsøkes i løpet av en femårsperiode (Tomter 2019). Et annet viktig grunnlag i et fagsystem for prediksjonsmodellering kan være arealrepresentativ naturovervåkning (ANO), som ble etablert som et eget overvåkningsprogram i 2020 (Tingstad et al. 2019). Dette omfatter analyser av 1000 prøveflater fordelt over hele landet med spesielt vekt på overvåkning av naturtyper og endringer i vegetasjon. Et viktig fokus i dette programmet er innsamling av data som kan benyttes som indikatorer for en klassifisering av økologisk tilstand (Nybo et al. 2020). Et sentralt element som inngår er bl.a. Ellenberg et al.'s (1991) system for beskrivelse av plantesamfunn basert på ulike tilstandsvariable og generelle egenskaper til de artene som inngår i plantesamfunnet. Det er også igangsett et initiativ for en nasjonal overvåkning av norske insektbestander, hvor man som i TOV (Framstad 2012) baserer seg på et samarbeid mellom medlemmer i ulike organisasjoner og forskningsinstitusjoner (Åström et al. 2019). En viktig forutsetning for å kunne anvende disse databasene i prediksjonsmodellering er at kvantitative data over abundans og forekomst av arter i ulike taxa er tilgjengelige. Overvåkningssystemet Klimaøkologisk Overvåkingssystem for Arktis Tundra (COAT) ([www.oat.no](http://www.oat.no)) hvor dynamikken til mange arter på ulike trofiske nivå overvåkes på et stort antall lokaliteter over store områder i Finnmark representerer i denne sammenheng et annet viktig initiativ. Disse dataene danner et viktig grunnlag for å forutsi hvordan forventede endringer i klima og annen variasjon i miljøet vil påvirke det biologiske mangfoldet (Christensen et al. 2020) og hvordan ulike forvaltningstiltak kan implementeres for å motvirke effektene på den framtidige strukturen av økosystemene i disse nordlige områdene (Henden et al. 2020, Henden et al. 2021).

En annen viktig kilde for å kvantifisere endringer i forekomsten og utbredelsen av viktige naturtyper kan være databaser basert på ulike typer av fjernmåling (f.eks. <https://www.kartverket.no/api-og-data/terrengdata>, se også <https://www.miljodirektoratet.no/om-oss/roller/naturkartlegging/okologisk-grunnkart>). Et minimumskrav for anvendelse av denne type databaser i prediksjonsmodellering er at

bestemte områder måles med ensartet metodikk over tid samt at graden av oppløsning og klassifiseringen av områder er relevant for det biologiske mangfoldet.

En overordnet forutsetning for å kunne gjøre prediksjonsmodellering er tilgang på tidsserier (se Anbefaling 1-3). En viktig kilde for slik informasjon er observasjonene som inngår i databasen og registreringstjenesten Artsobservasjoner (<https://www.artsobservasjoner.no/>) som opereres og kontinuerlig utvikles av Artsdatabanken i samarbeid med ulike organisasjoner som Norsk Ornitologisk Forening, Sabima m.fl. En sentral utfordring i slike databaser basert på folkedata innsamlet ved hjelp av frivillig innsats (citizen science) er å utvikle innsamlingsprosedyrer og protokoller for registrering som sikrer at potensielle feilkilder kan håndteres og analyseres på en statistisk holdbar måte. Et problem som gjerne oppstår i anvendelse av denne type data, er at man ikke er i stand til å skille mellom fravær av en art på lokaliteten, at arten faktisk var til stede, men ikke ble observert og at arten faktisk ble observert uten at observasjonen ble registrert i databasen. Med den store oppslutning registrering av observasjoner i denne databasen raskt har oppnådd, bør denne utvikles å bli den sentrale plattformen for evaluering av trender i biologisk mangfold i Norge. Dermed vil den tjene som et viktig fundament for en praktisk implementering av prediksjonsmodellering i forvaltningen av det biologiske mangfoldet. Dette vil imidlertid kreve at

**Anbefaling 9:** at registreringsprotokollen og oppbygningen av databasen som inngår i Artsobservasjoner med regelmessige intervall gjennomgår evaluering hvor både operatører, brukere, miljøforvaltningen og forskningsinstitusjoner deltar.

Som eksempel på endringer som kan vurderes, er om det skal innføres registrering om artslisten som registreres inneholder alle observerte arter, en mulighet for null observasjoner av en gitt taksonomisk gruppe på en bestemt lokalitet, og om registreringsmetodikken skal beskrives.

## Appendiks 1: Karakterisering av et samfunn basert på en lognormal artsabundans-fordeling.

Vi antar et samfunn bestående av  $S$  arter som er nummerert  $i=1, 2, \dots, S$ . Antallet individer i samfunnet av art  $i$  er  $N_i$  hvor  $Y_i = \log N_i$ . Dersom det totale individer i samfunnet er

$$M = \sum_{i=1}^S N_i, \text{ så blir den relative abundansen av art } i \text{ } p_i = N_i / M = N_i / \sum_{i=1}^S N_i \text{ slik at } \sum_{i=1}^S p_i = 1$$

I et variabelt miljø vil abundansen være en stokastisk variabel. Vi definerer den relative

abundansen til art  $i$  som  $\Lambda_i = N_i / EM$ , hvor  $EM$  er *forventningsverdien* til den total

abundansen i samfunnet, slik at  $E \sum_{i=1}^S \Lambda_i = 1$ . Den forventede total abundansen blir følgelig 1,

mens derimot  $\sum_{i=1}^S \Lambda_i$  vil generelt være forskjellig fra 1 grunnet stokastiske svingninger i miljøet.

I praksis vil vi aldri kunne sample alle individene i samfunnet. Vi må derfor alltid basere analysene på et utvalg av  $m$  individer fra samfunnet. I dette utvalget observerer vi  $s \leq S$  arter.

Antallet individer av art  $i$  i utvalget er  $n_i$  slik at  $m = \sum_{i=1}^S n_i$ . Det forventede antallet individer av

art  $i$  i utvalget blir da  $\lambda_i = E n_i = E E(n_i | N_i)$  med varians  $\nu = \sum_{i=1}^S \lambda_i = E m$ , som gir  $\lambda_i = \nu \Lambda_i$ .

La oss anta at log til abundansene av artene i et utvalg av individer fra samfunnet

$(\ln \Lambda_1, \ln \Lambda_2, \dots, \ln \Lambda_S)$  er normalfordelt med gjennomsnitt  $\mu$  og varians  $\sigma^2$ . Da sier vi at samfunnet er beskrevet ved en lognormal artsabundans-fordeling med parametere  $\mu$  and  $\sigma^2$ .

Fordi  $\ln \lambda_i = \ln \Lambda_i + \ln \nu$  blir det forventede antall individer i en telling av arter fra samfunnet

$(\ln \lambda_1, \ln \lambda_2, \dots, \ln \lambda_S)$  et utvalg fra en normalfordeling med gjennomsnitt  $\mu + \ln \nu$  og

variens  $\sigma^2$ . På same måte vil logaritmen til enhver skalert abundans  $x_1, x_2, \dots, x_S$  tilhøre et utvalg fra en normalfordeling med variens  $\sigma^2$ , mens derimot gjennomsnittverdien avhenger av samplingintensiteten.



R.A. Fisher antok i et klassiske arbeid (Fisher et al. 1943) at en art med abundans  $x$  er representert ved et Poisson fordelt antall individer i utvalget med et gjennomsnitt  $x$ . Hvis anvender denne tilnærmingen sammen med antagelsen om at de underliggende abundansene

$x_1, x_2, \dots, x_S$  er et utvalg fra en lognormal fordeling, vil  $\ln x_i$  være normalfordelt med

gjennomsnitt  $m$  og varians  $\sigma^2 = \sigma_x^2 (\ln 2)^2$ . Dette innebærer at tellingene er et utvalg fra en Poisson lognormal fordeling med parametere  $m$  og  $\sigma^2$ . Denne fordelingen er definert som

$$P_n(m, \sigma^2) = \int_{-\infty}^{\infty} \frac{x^n}{n!} e^{-x} \frac{1}{\sqrt{2\pi\sigma x}} e^{-(\ln x - m)^2 / (2\sigma^2)} dx,$$

først beskrevet av Grundy (1951). Det var imidlertid Bulmer (1974) som først benyttet den som en artsabundans fordeling.

Dersom log abundansene  $\ln N_i$  av artene i et samfunn er normalfordelte med gjennomsnitt  $\mu$  og varians  $\sigma^2$ , vil log abundansene  $\ln x_i \approx \ln(\nu N_i) = \ln \nu + \ln N_i$  være et utvalg fra en normalfordeling med samme varians, men med gjennomsnitt  $m = \ln \nu + \ln \mu$ , hvor  $\nu$  beskriver samplingintensiteten. Ved Poisson sampling vil de observerte tellingene derfor ha en Poisson lognormal fordeling  $P_n(\mu + \ln \nu, \sigma^2)$ . Fordelingen av observasjonene av artene som inngår i utvalget følger da en null-trunkert lognormal fordeling  $P_n / (1 - P_0)$  med parametere  $\mu + \ln \nu$  and  $\sigma^2$ . En konsekvens av dette er at estimatet  $\hat{\mu}$  er sammenblandet med  $\nu$ , mens  $\hat{\sigma}^2$  er upåvirket av samplingintensiteten.

## Appendiks 2: Modellering av samfunnsdynamikk basert på en lognormal artsabundans foredling

Engen and Lande (1996b) utledet en teori for variasjon i tid over abundansene til artene i et samfunn basert på en antagelse om at log abundansen til en art  $i$   $X_i$  kan beskrives ved hjelp av en Ornstein-Uhlenbeck prosess (Karlin and Taylor 1981)

$$dX_i = (r_i - \gamma X_i)dt + \sigma_e^2 dB_i(t) + \sigma_E^2 dB_E(t), \quad (A2.1)$$

hvor  $dB_i$  og  $dB_E$  er uavhengige endringer av en standard Brownske bevegelse med null i gjennomsnitt og varianser  $dt$ . Den totale miljøvariansen blir følgelig  $\sigma_e^2 = \sigma_e^2 + \sigma_E^2$  hvor  $\sigma_e^2$  og  $\sigma_E^2$  er henholdsvis den artsspesifikke og den felles miljøstøyen som påvirker alle artene i samfunnet likt. De spesifikke vekstratene  $r_i$  er antatt å være utvalg fra en normal fordeling som har gjennomsnitt  $r_0$  og varians  $\sigma_r^2$ . Parameteren  $\gamma$  beskriver styrken på tetthetsreguleringen, som er lik den inverse av tiden til retur til populasjonsstørrelsen ved likevekt  $K$  (May 1974b). Vi antar at denne er lik for alle artene i samfunnet. Bæreevnen av art  $i$  blir dermed  $r_i / \gamma$  slik at logaritmen til bæreevnen for artene i samfunnet har gjennomsnitt  $E \ln(K) = r_0 / \gamma$  og varians  $\sigma_r^2 / \gamma^2$ . Fordelingen av log abundansen til artene ved tid 0 og ved et seinere tidspunkt  $t > 0$  vil da ha en bivariat normalfordeling som kan brukes til å beskrive endringer i artsdiversitet ved hjelp av standard statistiske metoder (Engen et al. 2011a). Dersom man antar Poisson – sampling, vil fordelingen av arter i et utvalg av individer fra et slikt samfunn da følge en Poisson lognormal fordeling (Appendiks 1). Man kan også ta høyde for en mulig over-dispersjon relativt til Poisson-sampling ved å anta en Poisson-lognormal sampling fordeling med en over-dispersjon parameter  $\theta^2$  som er 0 ved Poisson sampling. Variansen i stasjonærfordelingen til logartimen til abundansen av art  $i$  er (Lande et al. 2003)

$$\text{var}[X_i(t)] = \frac{\sigma_e^2}{2\gamma} + \frac{\sigma_d^2}{2\bar{K}} + \theta^2 + \frac{\sigma_d^2}{\gamma^2}, \quad (A2.4)$$

hvor  $\bar{K} = Ee^{-r/\gamma}$  og  $\sigma_d^2$  er den demografiske variansen. Dersom vi setter  $\sigma_d^2 = 0$ , blir da den totale variansen i den observerte artsabundans-fordelingen

$$\sigma_{total}^2 = \sigma_e^2 / 2\gamma + \sigma_r^2 / \gamma^2 + \theta^2 = \sigma_{stoch}^2 + \sigma_{hetero}^2 + \theta^2, \quad (A2.2)$$

hvor  $\sigma_{stoch}^2$  er varianskomponenten som skyldes artsspesifikk miljøstokastisitet,  $\sigma_{hetero}^2$  er tilsvarende en komponent som skyldes permanente forskjeller i de enkelte artenes dynamikk (f.eks. forskjeller i bæreevnen  $K$ ) og  $\theta^2$  representerer over-dispersjonskomponenten i

samplingen. Man ser ut fra dette at den felles miljøstokastisiteten  $\sigma_E^2$  kun er relatert utvalgsstørrelsene og påvirker ikke arts-abundans fordelingen.

Over tid vil kovariansen i en slik Ornstein-Uhlenbeck prosess avta med tiden eksponentielt med rate  $\gamma$  slik at  $\text{cov}[X_i(0), X_i(t)] = e^{-\gamma t}$  (Karlin and Taylor 1981). Korrelasjonen mellom log abundansen til en art  $\rho_i$  på to tidspunkt kan da som vist av Engen et al. (2002) og Lande et al. (2003) uttrykkes som

$$\rho_i = (\rho_0 - \rho_\infty)e^{-\gamma t} + \rho_\infty. \quad (\text{A2.3})$$

Her er  $\rho_0 = (\sigma_e^2 / 2\gamma + \sigma_r^2 / \gamma^2) / \sigma_{total}^2$  korrelasjonen ved tid 0. Den nedre grensen for  $\rho_i$  etter uendelig tid er  $\rho_\infty = (\sigma_r^2 / \gamma^2) / \sigma_{total}^2$ . Disse korrelasjonene kan estimeres ved hjelp av **poilog**-pakken i R ved å tilpasse den bivariate Poisson lognormalfordelingen til alle par av utvalg fra alle mulige tidssteg. Disse estimatene gir dermed til slutt de tre additive komponentene av den totale variansen  $\sigma_{total}^2$  ved hjelp av relasjonene

$$\sigma_{hetero}^2 = \rho_\infty \sigma_{total}^2, \quad (\text{A2.4a})$$

$$\theta^2 = (1 - \rho_0) \sigma_{total}^2 \quad (\text{A2.4b})$$

og

$$\sigma_{stoch}^2 = (\rho_0 - \rho_\infty) \sigma_{total}^2. \quad (\text{A2.4c})$$

## Referanser

- Adler, P. B., and J. HilleRisLambers. 2008. The influence of climate and species composition on the population dynamics of ten prairie forbs. *Ecology* **89**:3049-3060.
- Araujo, M. B., R. P. Anderson, A. M. Barbosa, C. M. Beale, C. F. Dormann, R. Early, R. A. Garcia, A. Guisan, L. Maiorano, B. Naimi, R. B. O'Hara, N. E. Zimmermann, and C. Rahbek. 2019. Standards for distribution models in biodiversity assessments. *Science Advances* **5**.
- Archibald, E. E. A. 1949. The specific character of plant communities .2. A quantitative approach. *Journal of Ecology* **37**:274-288.
- Arrhenius, O. 1921. Species and areal. *Journal of Ecology* **9**:95-99.
- Artsdatabanken. 2018. Norsk rødliste for naturtyper 2018.
- Asher, J., M. Warren, R. Fox, P. Harding, G. Jeffcoate, and S. Jeffcoate. 2001. The millenium atlas of butterflies in Britain and Ireland. Oxford University Press, Oxford.
- Bailey, L. D., and M. van de Pol. 2016. climwin: An R Toolbox for Climate Window Analysis. *Plos One* **11**.
- Baker, D. J., I. M. D. Maclean, M. Goodall, and K. J. Gaston. 2020. Species distribution modelling is needed to support ecological impact assessments. *Journal of Applied Ecology*.
- Bellier, E., V. Grotan, S. Engen, A. K. Schartau, I. Herfindal, and A. G. Finstad. 2014. Distance decay of similarity, effects of environmental noise and ecological heterogeneity among species in the spatio-temporal dynamics of a dispersal-limited community. *Ecography* **37**:172-182.
- Boonstra, R., H. P. Andreassen, S. Boutin, J. Husek, R. A. Ims, C. J. Krebs, C. Skarpe, and P. Wabakken. 2016. Why Do the Boreal Forest Ecosystems of Northwestern Europe Differ from Those of Western North America? *Bioscience* **66**:722-734.

Buckland, S. T., D. R. Anderson, K. P. Burnham, J. F. Laake, D. L. Borchers, and L. Thomas. 2001. Introduction to Distance Sampling. Estimating abundance of biological populations Oxford University Press, Oxford.

Buckland, S. T., A. E. Magurran, R. E. Green, and R. M. Fewster. 2005. Monitoring change in biodiversity through composite indices. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* **360**:243-254.

Bulmer, M. G. 1974. On fitting the Poisson lognormal distribution to species - abundance data. *Biometrics* **30**:101 -110.

Byrkjedal, I., and J. A. Kålås. 2013. Censuses of breeding birds in a South Norwegian arctic-apline habitat three decades apart show population declines in the most common species. *Ornis Norvegica* **36**.

Cardinale, B. J., J. E. Duffy, A. Gonzalez, D. U. Hooper, C. Perrings, P. Venail, A. Narwani, G. M. Mace, D. Tilman, D. A. Wardle, A. P. Kinzig, G. C. Daily, M. Loreau, J. B. Grace, A. Larigauderie, D. S. Srivastava, and S. Naeem. 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* **486**:59-67.

Cardinale, B. J., D. S. Srivastava, J. E. Duffy, J. P. Wright, A. L. Downing, M. Sankaran, and C. Jouseau. 2006. Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature* **443**:989-992.

Caughley, G. 1994. Directions in conservation biology. *Journal of Animal Ecology* **63**:215-244.

Chase, J. M., B. J. McGill, P. L. Thompson, L. H. Antao, A. E. Bates, S. A. Blowes, M. Dornelas, A. Gonzalez, A. E. Magurran, S. R. Supp, M. Winter, A. D. Bjorkman, H. Bruelheide, J. E. K. Byrnes, J. S. Cabral, R. Elahi, C. Gomez, H. M. Guzman, F. Isbell, I. H. Myers-Smith, H. P. Jones, J. Hines, M. Vellend, C. Waldock, and M. O'Connor. 2019. Species richness change across spatial scales. *Oikos* **128**:1079-1091.

Christensen, T., T. Barry, J. J. Taylor, M. Doyle, M. Aronsson, J. Braa, C. Burns, C. Coon, S. Coulson, C. Cuyler, K. Falk, S. Heidmarsson, P. Kulmala, J. Lawler, D. MacNearney, V. Ravolainen, P. A. Smith, M. Soloviev, and N. M. Schmidt. 2020. Developing a circumpolar programme for the monitoring of Arctic terrestrial biodiversity. *Ambio* **49**:655-665.

Colwell, R. K., and J. A. Coddington. 1994. Estimating terrestrial biodiversity by extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* **345**:101 -118.

Condit, R., N. Pitman, E. G. Leigh, J. Chave, J. Terborgh, R. B. Foster, P. Nunez, S. Aguilar, R. Valencia, G. Villa, H. C. Muller-Landau, E. Losos, and S. P. Hubbell. 2002. Beta-diversity in tropical forest trees. *Science* **295**:666-669.

Cornulier, T., N. G. Yoccoz, V. Bretagnolle, J. E. Brommer, A. Butet, F. Eecke, D. A. Elston, E. Framstad, H. Henttonen, B. Hornfeldt, O. Huitu, C. Imholt, R. A. Ims, J. Jacob, B. Jedrzejewska, A. Millon, S. J. Petty, H. Pietiainen, E. Tkadlec, K. Zub, and X. Lambin. 2013. Europe-Wide Dampening of Population Cycles in Keystone Herbivores. *Science* **340**:63-66.

Daskalova, G. N., I. H. Myers-Smith, A. D. Bjorkman, S. A. Blowes, S. R. Supp, A. E. Magurran, and M. Dornelas. 2020. Landscape-scale forest loss as a catalyst of population and biodiversity change. *Science* **368**:1341-+.

Diaz, S., J. Settele, and E. Brondizio. 2019. Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. IPBES.

Duffy, J. E., C. M. Godwin, and B. J. Cardinale. 2017. Biodiversity effects in the wild are common and as strong as key drivers of productivity. *Nature* **549**:261-+.

Ellenberg, H., H. E. Weber, R. Düll, W. Wirth, W. Werner, and D. Paulissen. 1991. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica* **18**:1-248.

Enemar, A., B. Sjöstrand, G. Andersson, and T. von Proschwitz. 2004. The 37-year dynamics of a subalpine passerine bird community, with special emphasis on the influence of environmental temperature and *Epirrita autumnata* cycles. *Ornis Svecica* **14**:63-106.

Engen, S. 2007. Heterogeneous communities with lognormal species abundance distribution: Species-area curves and sustainability. *Journal of Theoretical Biology* **249**:791-803.

Engen, S., Ø. Bakke, and A. Islam. 1998. Demographic and environmental stochasticity-concepts and definitions. *Biometrics* **54**:840-846.

Engen, S., V. Grøtan, and B.-E. Sæther. 2011a. Estimating similarity of communities: a parametric approach to spatio-temporal analysis of species diversity. *Ecography* **34**:220-231.

Engen, S., and R. Lande. 1996a. Population dynamic models generating species abundance distributions of the Gamma type. *Journal of Theoretical Biology* **178**:325 - 331.

Engen, S., and R. Lande. 1996b. Population dynamic models generating the lognormal species abundance distribution. *Mathematical Biosciences* **132**:169-183.

Engen, S., R. Lande, T. Walla, and P. J. De Vries. 2002. Analyzing spatial structure of communities using the two - dimensional Poisson lognormal species abundance model. *American Naturalist* **160**:60 73.

Engen, S., B.-E. Sæther, and A. P. Møller. 2001. Stochastic population dynamics and time to extinction of a declining population of barn swallows. *Journal of Animal Ecology* **70**:789 - 797.

Engen, S., B.-E. Sæther, A. Sverdrup-Thygeson, V. Grøtan, and F. Ødegaard. 2008. Assessment of species diversity from species abundance distributions at different localities. *Oikos* **117**:738-748.

Engen, S., K. Aagaard, and T. Bongaard. 2011b. Disentangling the effects of heterogeneity, stochastic dynamics and sampling in a community of aquatic insects. *Ecological Modelling* **222**:1387-1393.

Evju, M., H. Hegre, A. Lyngstad, E. Svalheim, P. Thorvaldsen, L. Tingstad, L. G. Velle, D.-I. Øien, and E. Framstad. 2020. Overvåking av effekter av tiltak for truede arter og naturtyper.

Fisher, R. A., A. S. Corbet, and C. B. Williams. 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *Journal of Animal Ecology* **12**:42 -58.

Framstad, E. 2012. Terrestrisk naturovervåkning i 2011: Markvegetasjon, epifytter, smågnagere og fugl. NINA Rapport **840**:1-107.

Framstad, E. 2017. Terrestrisk naturovervåking i 2016: Markvegetasjon, epifytter, smågnagere og fugl. Sammenfatning av resultater. NINA Rapport **1376**:1-122.

Framstad, E., H. Blom, T. E. Brandrud, A. Bär, L. Erikstad, L. Johansen, O. Stabbetorp, D.-I. Øien, and P. A. Aaarestad. 2019. Naturtyper etter Miljødirektoratets instruks. Forslag til kriterier for lokalitetskvalitet for reviderte naturtyper. NINA.

Franklin, J. 2009. Mapping species distributions, spatial inference and prediction. Cambridge University Press, Cambridge.

Freckleton, R. P., A. R. Watkinson, R. E. Green, and W. J. Sutherland. 2006. Census error and the detection of density-dependence. *Journal of Animal Ecology* **75**:837-851.

Gamelon, M., V. Grotan, A. L. K. Nilsson, S. Engen, J. W. Hurrell, K. Jerstad, A. S. Phillips, O. W. Rostad, T. Slagsvold, B. Walseng, N. C. Stenseth, and B. E. Saether. 2017. Interactions between demography and environmental effects are important determinants of population dynamics. *Science Advances* **3**.

Gaston, K. J., and T. M. Blackburn. 2000. Pattern and process in macroecology. Blackwell Science, Oxford.

Gilg, O., B. Sittler, and I. Hanski. 2009. Climate change and cyclic predator-prey population dynamics in the high Arctic. *Global Change Biology* **15**:2634-2652.

Gilks, W. R., S. Richardson, and D. J. Spiegelhalter. 1996. Markov Chain Monte Carlo in practice. Chapman & Hall, New York.

Gilpin, M. E., T. J. Case, and F. J. Ayala. 1976.  $\theta$ -selection. *Mathematical Biosciences* **32**:131-139.

Gilpin, M. E., and M. E. Soulé. 1986. Minimum viable populations : processes of species extinctions. Pages 13 - 34 *in* M. E. Soulé, editor. Conservation biology. The science of scarcity and diversity. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.

Gleason, J. H. 1922. On the relation between species and area. *Ecology* **3**:158-162.

Gleason, J. H. 1925. Species and area. *Ecology* **6**:66-74.

Goodman, D. 1987. The demography of chance extinction. Pages 11 -34 *in* M. E. Soulé, editor. Viable populations for conservation. Cambridge University Press, Cambridge.

Goudeseune, L., M. Solerød, M. Aleksandrova, A. Asanica, H. Eggermont, C. Jacques, X. Le Roux, F. Lemaitre, A. Popa, and U. J. 2020. Handbook on the use of biodiversity scenarios.

Gray, J. S., and F. B. Mirza. 1979. Possible method for the detection of pollution-induced disturbance on marine benthic communities *Marine Pollution Bulletin* **10**:142-146.

Grundy, R. M. 1951. The expected frequencies in a sample of an animal population in which the abundances are lognormally distributed. *Biometrika* **38**:427 - 434.

Grøtan, V., R. Lande, S. Engen, B.-E. Sæther, and P. J. DeVries. 2012. Seasonal cycles of species diversity and similarity in a tropical butterfly community. *Journal of Animal Ecology*.

Guisan, A., and W. Thuiller. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* **8**:993-1009.

Guisan, A., W. Thuiller, and N. Zimmermann. 2017. Habitat suitability and distribution models Cambridge University Press, Cambridge.

Hansen, B. B., M. Gamelon, S. D. Albon, A. M. Lee, A. Stien, R. J. Irvine, B. E. Saether, L. E. Loe, E. Ropstad, V. Veiberg, and V. Grotan. 2019a. More frequent extreme climate events stabilize reindeer population dynamics. *Nature Communications* **10**.

Hansen, B. B., V. Grotan, R. Aanes, B. E. Saether, A. Stien, E. Fuglei, R. A. Ims, N. G. Yoccoz, and A. O. Pedersen. 2013. Climate Events Synchronize the Dynamics of a Resident Vertebrate Community in the High Arctic. *Science* **339**:313-315.

Hansen, C., K. F. Drinkwater, A. Jahkel, E. A. Fulton, R. Gorton, and M. Skern-Mauritzen. 2019b. Sensitivity of the Norwegian and Barents Sea Atlantis end-to-end ecosystem model to parameter perturbations of key species. *Plos One* **14**.

Hanski, I., T. Schulz, S. C. Wong, V. Ahola, A. Ruokolainen, and S. P. Ojanen. 2017. Ecological and genetic basis of metapopulation persistence of the Glanville fritillary butterfly in fragmented landscapes. *Nature Communications* **8**.

Henden, J. A., D. Ehrich, E. M. Soininen, and R. A. Ims. 2021. Accounting for food web dynamics when assessing the impact of mesopredator control on declining prey populations. *Journal of Applied Ecology*.

Henden, J. A., R. A. Ims, N. G. Yoccoz, E. J. Asbjørnsen, A. Stien, J. P. Mellard, T. Tveraa, F. Marolla, and J. U. Jepsen. 2020. End-user involvement to improve predictions and management of populations with complex dynamics and multiple drivers. *Ecological Applications* **30**.

Henriksen, S., and O. Hilmo. 2015. Norsk rødliste for arter 2015., Artsdatabanken, Trondheim.

Hooper, D. U., E. C. Adair, B. J. Cardinale, J. E. K. Byrnes, B. A. Hungate, K. L. Matulich, A. Gonzalez, J. E. Duffy, L. Gamfeldt, and M. I. O'Connor. 2012. A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. *Nature* **486**:105-112.

Hubbell, S. P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press, Princeton.

Hutchinson, G. E. 1978. An Introduction to Population Ecology. Yale University Press, New Haven.

Isaac, N. J. B., M. A. Jarzyna, P. Keil, L. I. Dambly, P. H. Boersch-Supan, E. Browning, S. N. Freeman, N. Golding, G. Guillera-Arroita, P. A. Henrys, S. Jarvis, J. Lahoz-Monfort, J. Pagel, O. L. Pescott, R. Schmucki, E. G. Simmonds, and R. B. O'Hara. 2020. Data Integration for Large-Scale Models of Species Distributions. *Trends in Ecology & Evolution* **35**:56-67.

IUCN. 2020. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2020-3. IUCN.

Jorgensen, L. L., G. Bakke, and A. H. Hoel. 2020. Responding to global warming: New fisheries management measures in the Arctic. *Progress in Oceanography* **188**.

Karlin, S., and H. M. Taylor. 1981. A second course in stochastic processes. Academic Press, New York.

Kay, J. E., C. Deser, A. Phillips, A. Mai, C. Hannay, G. Strand, J. M. Arblaster, S. C. Bates, G. Danabasoglu, J. Edwards, M. Holland, P. Kushner, J. F. Lamarque, D. Lawrence, K. Lindsay, A. Middleton, E. Munoz, R. Neale, K. Oleson, L. Polvani, and M. Vertenstein. 2015. THE COMMUNITY EARTH SYSTEM MODEL (CESM) LARGE ENSEMBLE PROJECT: A Community Resource for Studying Climate Change in the Presence of Internal Climate Variability. *Bulletin of the American Meteorological Society* **96**:1333-1349.

Kéry, M., and M. Schaub. 2012. Bayesian Population Analysis using WinBUGS. Academic Press, Amsterdam.

Kinzig, A. P., S. P. Pacala, and D. Tilman. 2002. The functional consequences of biodiversity. Princeton University Press, Princeton.

Knape, J., P. Besbeas, and P. de Valpine. 2013. Using uncertainty estimates in analyses of population time series. *Ecology* **94**:2097-2107.

Kunin, W. E., J. Harte, F. L. He, C. Hui, R. T. Jobe, A. Ostling, C. Polce, A. Sizling, A. B. Smith, K. Smith, S. M. Smart, D. Storch, E. Tjorve, K. I. Ugland, W. Ulrich, and V. Varma. 2018. Upscaling biodiversity: estimating the species-area relationship from small samples. *Ecological Monographs* **88**:170-187.

Lande, R. 1993. Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. *American Naturalist* **142**:911-927.

Lande, R. 1996. Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos* **76**:5 -13.

Lande, R., P. J. DeVries, and T. R. Walla. 2000. When species accumulation curves intersect : implications for ranking diversity using small samples. *Oikos* **89**:601 - 605.

Lande, R., S. Engen, and B.-E. Sæther. 2003. Stochastic Population Dynamics in Ecology and Conservation. Oxford University Press, Oxford.

Lawton, J. H. 1999. Are there general laws in ecology? *Oikos* **84**:177-192.

Lebreton, J.-D., K. P. Burnham, J. Clobert, and D. R. Anderson. 1992. Modeling survival and testing biological hypothesis using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs* **62**:67-118.

Lehikoinen, A., M. Green, M. Husby, J. A. Kalas, and A. Lindstrom. 2014. Common montane birds are declining in northern Europe. *Journal of Avian Biology* **45**:3-14.

Lehikoinen, A., M. Green, M. Husby, J. A. Kålås, and Å. Lindström. 2013. An indicator for the state of mountain birds in northern Europe. *Journal of Avian Biology* **in prep**.

Leigh, E. G., Jr. 1981. The average lifetime of a population in a varying environment. *Journal of Theoretical Biology* **90**:213 - 239.

Lindström, A., M. Green, M. Husby, J. A. Kålås, and A. Lehikoinen. 2015. Large-scale monitoring of waders on their boreal and arctic breeding grounds in northern Europe. *Ardea* **103**:3-15.

Loison, A., B.-E. Sæther, K. Jerstad, and O. W. Røstad. 2002. Disentangling the sources of variation in the survival of the European dipper. *Journal of Applied Statistics* **29**:289-304.

Longuet-Higgins, M. S. 1971. On the Shannon-Weaver index of diversity, in relation to the distribution of species in bird censuses. *Theoretical Population Biology* **2**.

Loreau, M. 2010. *From Populations to Ecosystems*. Princeton University Press, Princeton.

MacArthur, R. H. 1960. On the relative abundance of species. *American Naturalist* **94**:25 - 36.

Mace, G., H. Masundire, and J. Baillie. 2005. Biodiversity. Pages 77-122 *in* R. Hassan, R. Scholes, and N. Ash, editors. *The Millennium Ecosystem Assessment Series. Ecosystems and Human Well-being: Current States and trends, Volume 1*. Island Press, Washington.

Mace, G. M., and R. Lande. 1991. Assessing extinction threats : toward a reevaluation of IUCN threatened species categories. *Conservation Biology* **5**:148 - 157.

Magurran, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, Princeton.

Magurran, A. E. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing, Oxford.

Magurran, A. E. 2007. Species abundance distributions over time. *Ecology Letters* **10**:347-354.

Magurran, A. E. 2010. Measuring biological diversity in time (and space). Pages 85-94 *in* A. E. Magurran and B. J. McGill, editors. *Biological Diversity. Frontiers in measurement and assessment*. Oxford University Press, Oxford.

Magurran, A. E. 2016. How ecosystems change. *Science* **351**:448-449.

Magurran, A. E., S. R. Baillie, S. T. Buckland, J. M. Dick, D. A. Elston, E. M. Scott, R. I. Smith, P. J. Somerfield, and A. D. Watt. 2010. Long-term datasets in biodiversity research and monitoring: assessing change in ecological communities through time. *Trends in Ecology & Evolution* **25**:574-582.

Magurran, A. E., and B. McGill. 2011. *Biological Diversity*. Oxford University Press, Oxford.

Matthews, T. J., M. K. Borregaard, C. S. Gillespie, F. Rigal, K. I. Ugland, R. F. Kruger, R. Marques, J. P. Sadler, P. A. V. Borges, Y. Kubota, and R. J. Whittaker. 2019. Extension of the gambin model to multimodal species abundance distributions. *Methods in Ecology and Evolution* **10**:432-437.

May, R. M. 1974a. Biological populations with nonoverlapping generations: stable points, stable cycles, and chaos. *Science* **186**:645-647.

May, R. M. 1974b. *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton University Press, Princeton.

May, R. M. 1976. Simple mathematical models with very complicated dynamics. *Nature* **261**:459 - 467.

McCann, K. S. 2012. *Food Webs*. Princeton University Press, Princeton.

McGill, B. J., M. Dornelas, N. J. Gotelli, and A. E. Magurran. 2015. Fifteen forms of biodiversity trend in the Anthropocene. *Trends in Ecology & Evolution* **30**:104-113.

McGill, B. J., R. S. Etienne, J. S. Gray, D. Alonso, M. J. Anderson, H. K. Benecha, M. Dornelas, B. J. Enquist, J. L. Green, F. L. He, A. H. Hurlbert, A. E. Magurran, P. A. Marquet, B. A. Maurer, A. Ostling, C. U. Soykan, K. I. Ugland, and E. P. White. 2007. Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecology Letters* **10**:995-1015.

Miljødepartementet, K.-o. 2016a. Natur for Livet. Norsk handlingsplan for naturmangfold.

Miljødepartementet, K.-o. 2016b. Ulv i norsk natur. Bestandsmål for ulv og ulvesone.

Niittynen, P., and M. Luoto. 2018. The importance of snow in species distribution models of arctic vegetation. *Ecography* **41**:1024-1037.

Nilsen, I., J. Kolding, C. Hansen, and D. Howell. 2020. Exploring Balanced Harvesting by Using an Atlantis Ecosystem Mode for the Nordic and Barents Seas. *Frontiers in Marine Science* **7**.

Norberg, A., N. Abrego, F. G. Blanchet, F. R. Adler, B. J. Anderson, J. Anttila, M. B. Araujo, T. Dallas, D. Dunson, J. Elith, S. D. Foster, R. Fox, J. Franklin, W. Godsoe, A. Guisan, B. O'Hara, N. A. Hill, R. D. Holt, F. K. C. Hui, M. Husby, J. A. Kalas, A. Lehikoinen, M. Luoto, H. K. Mod, G. Newell, I. Renner, T. Roslin, J. Soininen, W. Thuiller, J. Vanhatalo, D. Warton, M. White, N. E. Zimmermann, D. Gravel, and O. Ovaskainen. 2019. A comprehensive evaluation of predictive performance of 33 species distribution models at species and community levels. *Ecological Monographs* **89**.

Nottestad, L., K. R. Utne, G. J. Oskarsson, S. T. Jonsson, J. A. Jacobsen, O. Tangen, V. Anthonypillai, S. Aanes, J. H. Volstad, M. Bernasconi, H. Debes, L. Smith, S. Sveinbornsson, J. C. Holst, T. Jansen, and A. Slotte. 2016. Quantifying changes in abundance, biomass, and spatial distribution of Northeast Atlantic mackerel (*Scomber*

*scombrus*) in the Nordic seas from 2007 to 2014. *Ices Journal of Marine Science* **73**:359-373.

Nybø, S., and M. Evju. 2017. Fagsystem for fastsetting av god økologisk tilstand. Forslag fra et ekspertråd. Ekspertrådet for økologisk tilstand.  
<https://www.regjeringen.no/no/dokument/rapportar-og-planar/id438817/>.

Nybø, S., E. Framstad, S. Jakobsson, J. Töpper, and V. Vandvik. 2020. Økologisk tilstand og andre verktøy for å vurdere naturkvaliteter i terrestriske miljø. NINA, Trondheim.

O'Hara, R. B. 2005. Species richness estimators: how many species can dance on the head of a pin? *Journal of Animal Ecology* **74**:375-386.

Olsen, E., S. Aanes, S. Mehl, J. C. Holst, A. Aglen, and H. Gjosaeter. 2010. Cod, haddock, saithe, herring, and capelin in the Barents Sea and adjacent waters: a review of the biological value of the area. *Ices Journal of Marine Science* **67**:87-101.

Ovaskainen, O., and N. Abrego. 2020. Joint Species Distribution Modeling with Applications in R. Cambridge University Press, Cambridge.

Ovaskainen, O., and J. Soininen. 2011. Making more out of sparse data: hierarchical modeling of species communities. *Ecology* **92**:289-295.

Ovaskainen, O., G. Tikhonov, A. Norberg, F. G. Blanchet, L. Duan, D. Dunson, T. Roslin, and N. Abrego. 2017. How to make more out of community data? A conceptual framework and its implementation as models and software. *Ecology Letters* **20**:561-576.

Patrick, R. 1968. Structure of diatom communities in similar ecological conditions. *American Naturalist* **102**:173-183.

Pearson, T. H. 1975. The benthic ecology of Loch Linnhe and Loch Eil, a sea-loch system on the west coast of Scotland .4. Changes in benthic fauna attributable to organic enrichment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **20**:1-&.



Petchey, O. L., M. Pontarp, T. M. Massie, S. Kefi, A. Ozgul, M. Weilenmann, G. M. Palamara, F. Altermatt, B. Matthews, J. M. Levine, D. Z. Childs, B. J. McGill, M. E. Schaepman, B. Schmid, P. Spaak, A. P. Beckerman, F. Pennekamp, and I. S. Pearse. 2015. The ecological forecast horizon, and examples of its uses and determinants. *Ecology Letters* **18**:597-611.

Peterson, A. T., J. Soberon, R. G. Pearson, R. P. Anderson, E. Martinez-Meyer, M. Nakamura, and M. B. Araujo. 2011. *Ecological Niches and Geographical Distributions*. Princeton University Press, Princeton.

Pielou, E. C. 1975. *Ecological diversity*. Wiley, New York.

Pimm, S. L. 1991. *The Balance of Nature?* University of Chicago Press, Chicago.

Pimm, S. L., C. N. Jenkins, R. Abell, T. M. Brooks, J. L. Gittleman, L. N. Joppa, P. H. Raven, C. M. Roberts, and J. O. Sexton. 2014. The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. *Science* **344**:987-996.

Preston, F. W. 1948. The commonness, and rarity, of species. *Ecology* **29**:254 - 283.

Preston, F. W. 1960. Time and space and the variation of species. *Ecology* **41**:611-627.

Preston, F. W. 1962. The canonical distribution of commonness and rarity. *Ecology* **43**:185 - 215, 410 - 432.

Preston, F. W. 1980. Noncanonical distributions of commonness and rarity. *Ecology* **61**:88 - 97.

Rosenzweig, M. L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge.

Royama, T. 1992. *Analytical population dynamics*. Chapman & Hall, London.

Sandvik, H. 2020. *Metoder for horisontskanning og risikovurdering av dørstokkarter*. Trondheim.

Sandvik, H., B. E. Saether, T. Holmern, J. Tufto, S. Engen, and H. E. Roy. 2013. Generic ecological impact assessments of alien species in Norway: a semi-quantitative set of criteria. *Biodiversity and Conservation* **22**:37-62.

Scheiner, S. M. 2003. Six types of species-area curves. *Global Ecology and Biogeography* **12**:441-447.

Scheiner, S. M., A. Chiarucci, G. A. Fox, M. R. Helmus, D. J. McGlinn, and M. R. Willig. 2011. The underpinnings of the relationship of species richness with space and time. *Ecological Monographs* **81**:195-213.

Seber, G. A. F. 1982. *The estimation of animal abundance and related parameters*. 2nd edition. Charles Griffin and Company, London.

Shaffer, M. L. 1981. Minimum populations sizes for species conservation. *Bioscience* **31**:131-134.

Sibly, R. M., J. Hone, and T. H. Clutton-Brock. 2003. *Wildlife Population Growth Rates*. Cambridge University Press, Cambridge.

Simmonds, E. G., S. G. Jarvis, P. A. Henrys, N. J. B. Isaac, and R. B. O'Hara. 2020. Is more data always better? A simulation study of benefits and limitations of integrated distribution models. *Ecography* **43**:1413-1422.

Sinclair, A. R. E. 1989. Population regulation in animals. Pages 197-241 *in* J. M. Cherrett, editor. *Ecological Concepts: The Contribution of Ecology to an Understanding of the Natural World*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Skarstein, E. S. 2020. Accounting for spatial bias in citizen science observations of Norwegian freshwater fish by using an effort spatial field. Norwegian University of Science and Technology, Trondheim.

Solbu, E. B., O. H. Diserud, J. A. Kalas, and S. Engen. 2018. Heterogeneity among species and community dynamics-Norwegian bird communities as a case study. *Ecological Modelling* **388**:13-23.

Solbu, E. B., S. Engen, and O. H. Diserud. 2013. Changing environments causing time delays in population dynamics. *Mathematical Biosciences* **244**:213-223.

Solbu, E. B., S. Engen, and O. H. Diserud. 2015. Guidelines when estimating temporal changes in density dependent populations. *Ecological Modelling* **313**:355-376.

Sugihara, G. 1980. Minimal community structure : an explanation of species abundance patterns. *American Naturalist* **116**:770 - 787.

Svensson, E. I., M. Gomez-Llano, and J. T. Waller. 2020. Selection on phenotypic plasticity favors thermal canalization. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **117**:29767-29774.

Sæther, B.-E., and Ø. Bakke. 2000. Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology* **81**:642 - 653.

Sæther, B.-E., T. Coulson, V. Grøtan, S. Engen, R. Altwegg, K. B. Armitage, C. Barbraud, P. H. Becker, D. T. Blumstein, F. S. Dobson, M. Festa-Bianchet, J. M. Gaillard, A. Jenkins, C. Jones, M. A. C. Nicoll, K. Norris, M. K. Oli, A. Ozgul, and H. Weimerskirch. 2013a. How life history influences population dynamics in fluctuating environments. *American Naturalist* **182**:743-759.

Sæther, B.-E., and S. Engen. 2002. Pattern of variation in avian population growth rates. *Philosophical Transactions of the Royal Society B London* **357**:1185 - 1195.

Sæther, B.-E., and S. Engen. 2003. Routes to extinction. Pages 218-236 *in* T. M. Blackburn and K. J. Gaston, editors. *Macroecology. Concepts and Consequences*. Blackwell Publishing, Oxford.

Sæther, B.-E., S. Engen, M. Gamelon, and V. Grøtan. 2019. Predicting the effects of climate change on bird population dynamics. Pages 74-90 *in* P. O. Dunn and A. P. Møller, editors. *Effects of Climate Change on Birds*. 2nd edition. Oxford University Press Oxford.

Sæther, B.-E., S. Engen, and V. Grøtan. 2013b. Species diversity and community similarity in fluctuating environments: parametric approaches using species abundance distributions. *Journal of Animal Ecology* **82**:721-738.

Sæther, B.-E., S. Engen, V. Grøtan, T. Bregnballe, C. Both, P. Tryjanowski, A. Leivits, J. Wright, A. P. Møller, M. E. Visser, and W. Winkel. 2008. Forms of density regulation and (quasi-) stationary distributions of population sizes in birds. *Oikos* **117**:1197-1208.

Sæther, B.-E., S. Engen, R. Lande, P. Arcese, and J. N. M. Smith. 2000a. Estimating the time to extinction in an island population of song sparrows. *Proceedings of the Royal Society London B* **267**:621 - 626.

Sæther, B.-E., S. Engen, A. P. Møller, H. Weimerskirch, M. E. Visser, W. Fiedler, E. Matthysen, M. M. Lambrechts, A. Badyaev, P. H. Becker, J. E. Brommer, D. Bukacinski, M. Bukacinska, H. Christensen, J. Dickinson, C. du Feu, F. Gehlbach, D. Heg, H. Hötker, J. Merilä, J. T. Nielsen, W. Rendell, R. J. Robertson, D. L. Thomson, J. Török, and P. Van Hecke. 2004a. Life - history variation predicts the effects of demographic stochasticity on avian population dynamics. *American Naturalist* **164**:793-802.

Sæther, B.-E., S. Engen, J. Odden, J. D. C. Linnell, V. Grotan, and H. Andren. 2010a. Sustainable harvest strategies for age-structured Eurasian lynx populations: The use of reproductive value. *Biological Conservation* **143**:1970-1979.

Sæther, B.-E., S. Engen, J. Persson, H. Brøseth, A. Landa, and T. Willebrand. 2005. Management strategies for the wolverine in Scandinavia. *Journal of Wildlife Management* **69**:1001-1014.

Sæther, B.-E., S. Engen, J. E. Swenson, Ø. Bakke, and F. Sandegren. 1998. Assessing the viability of Scandinavian brown bear, *Ursus arctos*, populations: the effects of uncertain parameter estimates. *Oikos* **83**:403 - 416.

Sæther, B.-E., V. Grøtan, S. Engen, D. G. Noble, and R. P. Freckleton. 2009. Critical paramters for predicting populations of some British passerines. *Journal of Animal Ecology* **78**:1063-1075.

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

Sæther, B.-E., W. J. Sutherland, and S. Engen. 2004b. Climate influences on a population dynamics. *Advances in Ecological Research* **35**:185 - 209.

Sæther, B.-E., J. Tufto, S. Engen, K. Jerstad, O. W. Røstad, and J. E. Skåtan. 2000b. Population dynamical consequences of climate change for a small temperate songbird. *Science* **287**:854 - 856.

Thomas, C. D., A. Cameron, R. E. Green, M. Bakkenes, L. J. Beaumont, Y. C. Collingham, B. F. N. Erasmus, M. F. de Siqueira, A. Grainger, L. Hannah, L. Hughes, B. Huntley, A. S. van Jaarsveld, G. F. Midgley, L. Miles, M. A. Ortega-Huerta, A. T. Peterson, O. L. Phillips, and S. E. Williams. 2004. Extinction risk from climate change. *Nature* **427**:145-148.

Tilman, D., J. Knops, D. Wedin, P. Reich, M. Ritchie, and E. Siemann. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* **277**:1300-1302.

Tingstad, L., M. Evju, H. Sickel, and J. Töpper. 2019. Utvikling av arealrepresentativ naturovervåkning (ANO). Forslag til gjennomføring, protokoller og kostnadsvurderinger med utgangspunkt i erfaringer fra uttesting i Trøndelag. Trondheim.

Tjørve, E. 2009. Shapes and functions of species-area curves (II): a review of new models and parameterizations. *Journal of Biogeography* **36**:1435-1445.

Tomter, S. M. 2019. Landsskogtakseringen 1919–2019. NIBIO, Ås.

Turchin, P. 1995. Population regulation : old arguments and a new synthesis. Pages 19 - 40 *in* N. Cappucino and P. W. Price, editors. *Population dynamics*. Academic Press, New York.

Turchin, P., and I. Hanski. 1997. An empirically based model for latitudinal gradient in vole population dynamics. *American Naturalist* **149**:842-874.

Ulrich, W., M. Ollik, and K. I. Ugland. 2010. A meta-analysis of species-abundance distributions. *Oikos* **119**:1149-1155.

van de Pol, M., L. D. Bailey, N. McLean, L. Rijdsdijk, C. R. Lawson, and L. Brouwer. 2016. Identifying the best climatic predictors in ecology and evolution. *Methods in Ecology and Evolution* **7**:1246-1257.

Warton, D. I., F. G. Blanchet, R. B. O'Hara, O. Ovaskainen, S. Taskinen, S. C. Walker, and F. K. C. Hui. 2015. So Many Variables: Joint Modeling in Community Ecology. *Trends in Ecology & Evolution* **30**:766-779.

White, G. C., A. B. Franklin, and T. M. Shenk. 2002. Estimating parameters of PVA models from data on marked animals. Pages 169 - 190 *in* S. Beissinger and D. R. McCullough, editors. *Population viability analysis*. University of Chicago, Chicago.

Whittaker, R. H. 1970. *Communities and ecosystems*. Macmillan, New York.

Whittaker, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* **21**:213 - 251.

- Williams, C. B. 1964. Patterns in the balance of nature and related problems in quantitative ecology. Academic Press, London.
- Yoccoz, N. G., J. D. Nichols, and T. Boulinier. 2001. Monitoring of biological diversity in space and time. *Trends in Ecology & Evolution* **16**:446-453.
- Åström, S., J. Åström, K. Bøhn, J. O. Gjershaug, A. Staverløkk, S. Dahle, and F. Ødegaard. 2019. Nasjonal overvåking av dagsommerfugler og humler i Norge.

