

Prediksjonsmodellering av samfunn i et endret miljø: praktiske eksempler

Bernt-Erik Sæther¹

Ivar Herfindal¹

Erik Blystad Solbu²

Anna Norberg¹

og

Steinar Engen³

¹Institutt for Biologi, Senter for Biodiversitetsdynamikk, Norges Teknisk-Naturvitenskapelige Universitet

²Avdeling for kulturlandskap og biomangfold, Norsk Institutt for Bioøkonomi

³Institutt for Matematiske Fag, Senter for Biodiversitetsdynamikk, Norges Teknisk-Naturvitenskapelige Universitet

CBD Rapport 1/2022

M-nummer: M-2305 I 2022

Tittel:

Prediksjonsmodellering av samfunn i et endret miljø: praktiske eksempler

Bind:

CBD Rapport 1/2022

Forfatter:

Bernt-Erik Sæther¹

Ivar Herfindal¹

Erik Blystad Solbu²

Anna Norberg¹

Steinar Engen³

¹*Institutt for Biologi, Senter for Biodiversitetsdynamikk, Norges Teknisk-Naturvitenskapelige Universitet*

²*Avdeling for kulturlandskap og biomangfold, Norsk Institutt for Bioøkonomi*

³*Institutt for Matematiske Fag, Senter for Biodiversitetsdynamikk, Norges Teknisk-Naturvitenskapelige Universitet*

Dato:

Juni 2022

Utgiver:

Centre for Biodiversity Dynamics (CBD),

Norges Teknisk-Naturvitenskapelige Universitet (NTNU), Trondheim

Oppdragsgiver:

Miljødirektoratet

Kontaktperson: Tomas Holmern

Oppdragsgivers referanse: M-2305|2022

Trondheim, juni 2022

Key words: Species diversity, species abundance distributions (SAD), community dynamics modelling, sensitivity and viability of communities, species distribution modelling, climate variation, prediction of species occurrences

Nøkkelord: Artsmangfold, artsabundans-fordelinger, modellering av samfunnsdynamikk, sensitivitet og levedyktighet av samfunn, artsutbredelsesmodellering, klimavariasjon, predikson av artsforekomst

Sammendrag

Samfunn som består av arter på samme trofisknivå og gjerne fra en bestemt taksonomisk gruppe, og som eksisterer innenfor et avgrenset geografisk område, utgjør viktige byggesteiner i alle naturlige økosystemer. En økosystembasert forvaltning forutsetter derfor at man kan måle tilstanden i artssamfunn og forutsi hvordan denne endrer seg, for eksempel som en følge av endringer i miljøet eller ulike forvaltningsmessige tiltak. Formålet med denne rapporten er å utvikle kriterier for å kvantifisere slike *forandringer i økologisk tilstand* i artssamfunn og vise hvordan disse kan beskrive konsekvensene av endringer i miljøet, f.eks. grunnet ulike former for menneskelige inngrep i naturen. Vi vil vise hvordan slike dynamiske analyser kan benyttes til å analysere hvordan variasjoner i klima påvirker strukturen til norske fuglesamfunn i høyereliggende bjørkeskoger. Vi vil også gjøre en vurdering av i hvor stor grad ulike fjernmålingsdata kan beskrive romlig variasjon i sammensetningen av fuglesamfunn i Midt-Norge.

Her foreslås to tilnærminger for å beskrive hvilke konsekvenser endringer i miljøet har for samfunn av arter. Den ene angrepsvinkelen er basert på *sensitiviteten* til artsantallet i samfunnet ovenfor endringer i den totale abundansen av de artene som inngår i samfunnet. Ut fra dette kan *resistansen* av samfunnet mot varige miljøendringer defineres ut fra hvor stor endringen i totalabundansen til samfunnet må være for at det forventede antall arter i samfunnet skal reduseres med et visst antall (f.eks. 1) arter. Den andre angrepsvinkelen beskriver levedyktigheten til samfunnet ut fra andelen av det estimerte antall arter i samfunnet som er til stede på et gitt tidspunkt og som forventes å gå tapt i løpet av et forutbestemt tidsrom. Dette representerer et tilsvarende prinsipp for sårbarhetsanalyser av artssamfunn som tilsvarer de kvantitative kriteriene som benyttes i rødliste-klassifisering av enkeltarter.

For å illustrere den praktiske anvendbarheten av disse tilnærmingene for å klassifisere sårbarheten til samfunn ovenfor permanente endringer i miljøet analyserte vi endringer over tid i strukturen til fire europeiske fuglesamfunn kartlagt i samme avgrensede område over en lang tidsperiode. Sensitiviteten viste relativt liten variasjon mellom samfunnene. Likevel var det store forskjeller mellom de fire samfunnene i hvilken grad de ble påvirket av permanente endringer av miljøet. Dette var avhengig av hvilke prosesser som hadde størst betydning for samfunnsdynamikken. Disse analysene viste for eksempel at konsekvensene av arealtap for levedyktigheten til disse samfunnene var sterkt påvirket av miljøstokastisiteten. Slike kvantitative analyser av sårbarheten til samfunn for miljøendringer er kun basert på tidsserier av endringer i den relativt abundansen av arter. Dersom slik informasjon blir tilgjengelig fra ulike artsgrupper og økosystemer, kan man bestemme skranker for variasjonen i de nøkkelparameterene som inngår i disse beregningene. Dette innebærer at disse kriteriene potensielt kan anvendes uavhengig av taxa og kan knyttes opp til flere pågående overvåkningsprogram av naturmangfold i Norge. Dette kan gjøre det mulig å utføre slike levedyktighetsberegninger av samfunn basert på artsabundans-fordelinger som er samlet inn bare i ett eller noen få år.

En viktig egenskap ved denne tilnærmingen for å kvantifisere endringer i økologisk tilstand er at romlige og temporære prosesser kan vurderes innenfor det samme teoretiske rammeverket. Man kan da for eksempel beregne hvor store områder som trengs av ulike naturtyper for å beholde en viss andel av artene i en region innenfor et bestemt avgrenset område. På den måten kan mulige effekter av natirinngrep beregnes mer presist enn tilfellet er i dag. Dette kan danne grunnlag for mer presise spesifikasjoner av innholdet i miljøkonsekvensanalyser.

For å undersøke hvordan miljøstokastisiteten påvirket strukturen til samfunn analyserte vi tidsserier over abundansfordelingen i 7 fuglesamfunn i høyereliggende bjørkeskog innsamlet gjennom Program for Terrestrisk Overvåkning (TOV) i Norge. Våre analyser viste stor variasjon i strukturen i disse samfunnene over tid. Dette skyldes en kombinasjon av tetthetsavhengige feedback-mekanismer og stokastiske variasjoner i klima. Å beskrive strukturen til et slikt fuglesamfunn bare ut fra observasjoner fra ett enkelt år kan derfor gi feilaktige konklusjoner. Dette skyldes at forvaltningsmessige viktige mål (f.eks. antall arter) er nært knyttet til egenskaper ved samfunn (f. eks. totalabundansen), noe som varierer mye mellom år. Data som gjør det mulig å estimere formen på artsabundans-fordelingen vil derfor forbedre muligheten til å karakterisere egenskapene til et samfunn sammenlignet med reine artslistene som bare beskriver forekomsten av en art på et gitt tidspunkt. Slike abundansdata innsamlet over tid vil også vesentlig forbedre vår evne til å forutsi framtidige endringer i samfunnsstruktur, for eksempel som følge av ulike typer av menneskelige inngrep. Disse resultatene viste også at endringer i klima sannsynligvis vil ha stor påvirkning på den framtidige strukturen av norske fuglesamfunn. De store geografiske forskjellene i effekten av ulike klimavariabler på strukturen av samfunn innebærer også at disse strukturelle endringene vil skje ulikt i forskjellige deler i landet. Overvåkning av effektene av klimaendringer på norske økosystem må derfor være landsdekkende og inkludere ulike landskap eller naturtyper. En prediksjon av omfanget av disse endringene vil også kreve omfattende analyser basert på effektene på de ulike varianskomponentene som inngår i de dynamiske modellene. En viktig utfordring vil for eksempel være å skille ut effektene av klimavariasjonen som påvirker alle artene likt fra de artsspesifikke effektene av klimavariasjon.

I hvilken grad fjernmålingsdata kan gi verdifull informasjon om arter og naturmangfold er en viktig problemstilling. Norge investerer betydelige summer i ulike internasjonale og nasjonale fjernmålingsprogrammer for å få tilgang til slike data, og det er også kostbart og ressurskrevende å bearbeide og tolke dette datamaterialet til produkt som kan anvendes innen økologisk forskning og naturovervåking. Dette gjelder spesielt viss formålet er andre artsgrupper enn planter og andre fotosyntetiserende arter. En del av informasjonen i fjernmålingsdata vil også være høyt korrelert med andre tilgjengelige datakilder, slik som klima, fordi for eksempel primærproduksjonen kan godt forklares av temperatur og nedbør gjennom vekstsesongen. Våre analyser av data innsamlet gjennom TOV-E om forekomst av fuglearter i Midt-Norge viste at moderne fjernmålingsbaserte produkt (Skog-økologisk grunnkart, SØG) hadde omtrent lik forklaringssevne og prediktive styrke på forekomst av fuglearter som et tradisjonelt vegetasjonskart, også det basert på fjernmålingsdata. Begge

disse fjernmålingsbaserte datakildene gjorde det bedre enn klimadata, og bedre enn en primærproduksjonsindeks basert på lav-oppløselige fjernmålingsdata (MODIS). Imidlertid er SØG kun tilgjengelig for de fleste skogkledde områder i Norge, noe som gjør at om lag 60% av de norske terrestriske naturtypene ikke er dekt av dette datasettet.

JDSM (flerartsmodellering) av samfunn basert på gode data om arters forekomster, kombinert med gode miljødatasett, er et lovende verktøy for å kunne predikere forekomster av en del arter. For flertallet av fugleartene var disse prediksjonene imidlertid ganske svake. JDSM gir muligheter for å bruke andre arters forekomster for å informere om andre arter, fordi modellene estimerer artsassosiasjoner som oppstår enten fordi arter har samme eller motstridende miljøpreferanser, eller fordi det er positive eller negative artsinteraksjoner (predasjon, konkurranse, mutualisme etc.). Disse artsassosiasjonene kan, for en del arter, være verdifulle for å finne et utvalg arter som kan benyttes til å estimere forekomsten av hele eller deler av det totale antallet arter som finnes i et område.

Summary

Prediction modelling of communities in a changing environment: some practical applications
Bernt-Erik Sæther, Centre for Biodiversity Dynamics, Norwegian University of Science and Technology, N-7491 Trondheim, Norway

Communities, which consist of species at the same trophic level living within a restricted geographical area, are important building blocks of natural ecosystems. An ecosystem-based management strategy therefore requires that the state of communities and the effects of environmental changes and management actions can be objectively assessed and quantified. Here the aim is to develop quantitative criteria to estimate the characteristics of communities and show they can be applied in practical management of biological diversity to *predict future changes* in the ecological state of communities. These quantities are based on analyses of temporal variation in species abundance distributions of species within a geographical area. We show how analyses of community dynamics can be used to assess the effects of climate variation on the structures of bird communities. Finally, an important aspect of a predictive community ecology is to identify areas important for biological diversity. Here we assess how different remote sensing data can be used as predictor of species occurrences of bird species in Central Norway.

Here we propose two approaches to assess the vulnerability of communities to permanent changes in the environment. The resilience of communities should be based on how changes in the overall abundance of individuals affect the number of species as well as the rate of loss of species over time. These changes can be measured by the *community sensitivity*, which is the rate of change in the log expected number of species with respect to the log expected total number of individuals. It determines the *community resistance*, which is the proportional reduction in community size that will reduce the expected number of species by one. This will affect the *community viability*, which is defined by the relative decrease in species numbers over a specific period of time. These measures unify two aspects of ecological resilience, the degree of response to an environmental perturbation and the structural changes of the communities over time. We show how these metrics can be quantified and assessed by analyses of stochastic models of the community dynamics assuming a Poisson lognormal distribution of observed abundances.

Estimating these metrics as well as simulation studies of four bird communities in European deciduous forests revealed large differences in all aspects of the resilience to permanent changes of the environment. In particular, stochastic influences from environmental fluctuations strongly affected the resistance against area losses and increased environmental stochasticity.

Based on simulation studies of these four communities we propose to categorize communities into three risk categories based on the relative reduction of species number over a specific period of time. If 10 % of the species are lost over a period of 50 years or 25 years the community is categorized as *vulnerable* or *endangered*, respectively. If 25 %

is lost over a period of 10 years, the community is considered as *critically endangered*. This shows that ecological resilience is closely related to which processes that most strongly affect the temporal dynamics of communities.

Our approach for characterizing future changes in community structure is based on time series of fluctuations in the relative abundances of species. If such information becomes available for different taxa and ecosystem, our analyses have shown that there are strong restrictions on the range of potential variation in several of the parameters affecting the community dynamics. This implies that this theoretical framework can easily be linked to several ongoing monitoring programmes of biological diversity in Norway. If the actual range of variation in the most important parameters then becomes available from more studies, this approach can also be applied if such data are available for a single or a few years.

An important aspect of this approach is that spatial and temporal changes are analysed within the same theoretical framework. Thus, this means that the necessary area required for maintaining a certain proportion of the species in a region within a restricted area can be evaluated, assuming different forms for human activities and management actions. This can provide a foundation for the development of more precise specifications to be included into guidelines for environmental impact analyses.

Analyses of the population dynamics of several Norwegian species covering a wide range of taxa have shown that variation in climate strongly affects the patterns in population fluctuations. To examine the large impact of environmental stochasticity on the structure of bird communities we related the temporal variation in species-abundance distributions of 7 bird communities located mainly in high-altitude birch forests censused as part of the Program for Terrestrial Monitoring (TOV) in Norway. Our analyses revealed large variation over time in the structure of all these communities, caused by a combination density-dependent feedback mechanisms and stochastic variation in climate. Thus, characterizing bird communities only based only on data from a single year can yield severely misleading conclusions. This is related to characteristics important for the management of biological diversity (e.g. number of species) were closely related to variables that show large annual variation (e.g. the total abundance of individuals in the community). Consequently, data that can be used to estimate the form of the species abundance distribution rather than lists of species occurrences can enable us to describe several aspects of community structure. In particular, time series of species abundance distributions will dramatically improve our ability to predict the consequences of environmental changes or the impact of human activities on the species diversity in an area. These results also imply that expected changes in climate are likely to strongly affect the structure of Norwegian bird communities. The large geographical variation in which climate variable explaining most of the variance in community dynamics, also indicates that monitoring of the impact of climate change on Norwegian birds at a national scale must be based on sampling sites covering a large part of the country. Predicting the consequences of these changes will however require extensive analyses including several variance components affecting the community dynamics. For

example, an important task will be to separate the effects of climate-induced environmental stochasticity affecting all species similarly from the species-specific influences of climate variation.

To what extent remote sensing data can provide reliable information about species occurrences is an important question because considerable amount of resources are invested into programmes to make this type of data a potentially important tool for managing biological diversity in Norway. This is particularly relevant for other taxa than plants and other photosynthesizing organisms. Our analyses of the occurrence of bird species in Central Norway (the counties of Møre and Romsdal and Trøndelag) showed that modern remoting sensing products (Forest ecological ground map, SØG) had almost the same explanatory and predictive power as a traditional vegetation map from remote sensing data. Both these remote sensing data types was better in predicting species occurrences than climate data and a index for net primary production based on low-resolution remote sensing (MODIS). However, SØG is only available for forested area in Norway, implying that approximately 60 % of terrestrial nature types in Norway are not surveyed in this programme.

Joint Species Distribution Models (JSDM) of communities based on good data about species occurrences, combined with environmental data, represent promising tools for predicting the distribution and occurrences of species. However, in our analyses of bird occurrences in Central Norway the predictive power of these models were poor for most of the species. We therefore suggest to extend these approaches by including other data as well such as the occurrence of other species or different species-specific characteristics. The resulting associations among species are then likely to produce some set of combinations that can be used to predict occurrences of some particular species or parts of the total bird community.

Innholdsfortegnelse

1 Innledning.....	10
2 Mål for motstandskraften til samfunn ovenfor endringer i miljøet.....	14
2.1 Definisjoner	14
2.2 Analyser av sensitiviteten og resistansen til fuglesamfunn ovenfor endringer i miljøet	16
2.2.1 Eksempler på en kvantitativ tilnærming til miljøkonsekvens-analyser av samfunn	21
2.3 Oppsummering.....	25
3 Kriterier for klassifisering av levedyktighet til samfunn.....	26
3.1 Analyse av levedyktigheten til fire fuglesamfunn.....	27
3.2 Oppsummering	32
4 Betydningen av klimavariasjon for dynamikk og struktur av fuglesamfunn i norsk bjørkedominert løvskog	33
4.1 Beskrivelse av TOV-områdene.....	34
4.2 Endringer i strukturen av fuglesamfunnene over tid.....	37
4.3 Regulering av totalabundansen i samfunnene	37
4.4 Hvordan påvirker klima den temporære variasjonen i strukturen av fuglesamfunn?	39
4.5 Analyse av enkeltarter	45
4.6 Variasjon i klimaeffekter mellom områder.....	45
4.7 Oppsummering og konklusjon	46
5 Prediksjon av forekomst av fuglearter fra fjernmålingsdata.....	48
5.1 Kort om fjernmåling i økologisk forskning.....	48
5.2 Datakilder brukt i analyser av artsforekomster.....	48
5.2.1 Vegetasjonstype.....	48
5.2.2 Skog-økologisk grunnkart.....	50
5.2.3 Klimadata.....	51
5.2.4 Produktivitet.....	51
5.3 Metoder for å analysere artsforekomst.....	51
5.4 Hvor stor andel av variasjonen i data om forekomst av fugl kan fjernmålingsdata forklare?.....	54
5.5 Hvor godt kan fjernmålingsdata predikere forekomst av fuglearter?	55
5.6 Artsassosiasjoner i modellresidualene	57
5.7 Konklusjon og anbefalinger.....	61
6 Konklusjon og tilrådninger.....	63
7 Referanser.....	64
8 Vedlegg	70

Forord

Rapporten er utarbeidet ved Senter for Biodiversitetsdynamikk, NTNU av undertegnede på oppdrag av Miljødirektoratet med Tomas Holmern som kontaktperson. Seniorforsker John Atle Kålås, NINA, takkes for hjelp med klargjøring av data, verdifull diskusjon, hjelp med analyser og tolking av resultatene.

Trondheim

Bernt-Erik Sæther

1 Innledning

Vi lever nå i en tid hvor det biologiske mangfoldet på kloden reduseres i et omfang og med en hastighet som aldri før har skjedd (Diaz et al. 2019). Konsekvensen av dette er at selve grunnlaget for menneskets eksistens på lang sikt står i fare. Årsaken til denne negative utviklingen er ulike former for menneskelig aktivitet, spesielt knyttet til endringer i arealbruk og bruk av havene, men overhøsting, klimaendringer, forurensning og spredning av fremmede arter er også viktige faktorer. I 2019 publiserte FNs klimapanel (IPCC 2019) en rapport som konkluderte med at forringelsen av miljøet på land begrenser våre mulighet for å redusere omfanget av de forventede endringer i klima. Dette har resultert i et sterkt fokus i forskningsmiljøene på utvikling av naturbaserte tilnærminger for å løse klimaproblemet (Chausson et al. 2020, Girardin et al. 2021, Pettorelli et al. 2021, Seddon et al. 2021). En forutsetning for dette er at man klarer å stoppe tapet av arter som utgjør økosystemenes byggesteiner.

En tilsvarende utvikling som man ser på globalt nivå, pågår også i Norge. Den siste norske Rødlisten (<https://artsdatabanken.no/lister/rodlisteforarter/2021/>) viste at 700 arter ble klassifisert til en mer alvorlig riskategori for utdøing i 2021 enn ved den forrige vurderingen i 2015. Arealendringer som følge av menneskelig aktivitet er fortsatt den viktigste trusselen mot det biologiske mangfoldet i Norge. Dette gjelder for hele 2456 (89,2 %) av de truede artene. En annen tendens som kom fram, var at et økende antall arter nå ser ut til å være negativt påvirket av endringer i klimaet og spesielt gjelder dette arter knyttet til fjell og tundra (<https://www.artsdatabanken.no/rodlisteforarter2021/Resultater/Pavirkningsfaktorer>)

Bevaring av viktige naturtyper blir derfor en sentral oppgave for å sikre opprettholdelsen av det biologiske mangfoldet i Norge og er derfor kanskje det viktigste virkemiddelet for å bedre levedyktigheten til mange norske arter. 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.

Fordelingen av ulike naturtyper i landskapet representerer også et viktig fundament for utarbeiding av naturregnskap. Dette er en regnskapsmetode utviklet av FN hvor formålet er å kvantifisere betydningen av natur. I prinsippet inngår både økologisk tilstand og ulike naturgoder som arealene gir og verdiene (både monetære og ikke-monetære) av disse i dette regnskapet. I Hurdalsplattformen, som definerer viktige målsetninger for samarbeidsregjeringen som ble dannet høsten 2021 mellom Arbeiderpartiet og Senterpartiet, ble slike naturregnskap trukket fram som et sentralt virkemiddel for miljøforvaltningen. En utfordring for å gjøre slike regnskap til et operasjonelt forvaltningsverktøy er at man ikke bare inkluderer forekomsten av ulike naturtyper, som definerer viktige deler av kapitalen, men også inkluderer forventede endringer i viktige måleparametere som kan karakterisere fremtidige endringer i økologisk tilstand. Her vil vi foreslå metoder for å beskrive endringer i

strukturen til samfunn og som dermed kan inngå i beregning av inntekter og utgifter (eller goder og kostnader) i et slikt naturregnskap. I denne sammenhengen oppfattes et samfunn som å bestå av arter på samme trofiske nivå og gjerne fra en bestemt taksonomisk gruppe som opptrer innenfor en lokalitet av begrenset geografisk størrelse.

Innføringen av naturregnskap i norsk miljøforvaltning illustrerer godt det skiftet i fokus som har skjedd i forvaltningen av det biologiske mangfoldet. Tidligere var norsk miljøforvaltning konsentrert omkring faktorer som påvirket levedyktigheten og bestandsutviklingen til enkeltarter. Spesielt etter Stortingsmeldingen *Natur for livet* (Miljødepartementet 2016) er det nå et sterkere på effektene av storskala miljøendringer og ulike type menneskelige inngrep på strukturen og egenskapene til hele økosystem. En årsak til dette er at man nå vet at mange viktige egenskaper 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-perspektiv er nå nedfelt som et helt sentralt overordnet prinsipp for norsk miljøforvaltning (Miljødepartementet 2016).

Et fokus på en økosystem-basert miljøforvaltning må innebære et skifte når det gjelder prioriteringer i kunnskapsinnhenting og vil gi nye utfordringer for muligheten til å trekke sikre konklusjoner når det gjelder konsekvensvurderinger av ulike inngrep. Dette skyldes hovedsakelig to viktige forhold. (1) Svært mange arter i et samfunn vil være så sjeldne at det nærmest vil være umulig å estimere viktige parametere som bestemmer deres forekomst både i tid og innenfor et geografisk område. En konsekvens av dette er at de framtidige egenskapene til et samfunn, hvor sjeldne og fåtallige arter utgjør en viktig del, vanskelig kan bestemmes ut fra ekstrapolasjon av de populasjonsdynamiske egenskapene til enkeltarter. (2) Antall arter som observeres innenfor et bestemt område, vil øke med sampling- innsatsen (Lande 1996). En forskjell i artsmangfold mellom ulike område eller innen et område over tid kan derfor skyldes endringer i innsatsen som er lagt ned i innsamlingen av data. En beskrivelse av samplingprosedyrer og hvordan disse inngår i konklusjonene, må derfor inngå som en fast del av alle miljøkonsekvensanalyser som inkluderer hensynet til flere arter (Sæther 2021).

Sæther (2021) oppsummerte ulike metoder som kan benyttes til å kartlegge endringer i artsmangfold både i tid og rom. En tilrådning var at man burde benytte metoder som var basert på klart definerte antagelser om den underliggende økologien til artene. En mulig tilnærming vil kunne være å utnytte egenskaper ved artsabundans-fordelinger som viser fordelingen av abundansen til de ulike artene i et utvalg av individer innsamlet fra et bestemt område. Denne metoden kan også benyttes til analyser av mønster i forekomsten eller fraværet av arter innenfor et område på et gitt tidspunkt. I den siste tiden er det utviklet avansert statistisk metodikk for analyser av denne type data til også å estimere endringer over tid (Ovaskainen and Abrego 2020).

En viktig forutsetning for anvendelse av statistiske metoder i praktisk forvaltning er at analysene er basert på konkrete måleparametere som kan gis en intuitiv fortolkning (Pimm et al. 2019). Denne type parametere er en forutsetning for å utvikle effektive tiltak for å redusere omfanget av tapet av biologisk mangfold både på lokalt, regionalt og nasjonalt nivå

fordi de kan benyttes til å utvikle konkrete målformuleringer for forvaltningen. Et siktemål vil derfor også være å inkludere slike målbare parametere i miljøkonsekvens-analyser slik at man utvikler objektive kriterier basert på relativt enkle mål for evaluering av konsekvenser av ulike type inngrep. En slik kvantitativ metode fundamentert i økologisk teori og prosesser vil også lede til et bedre grunnlag for å utvikle overordnede prioriteringer for eksempel i lokale og regionale planprosesser.

Et sentralt begrep i forvaltningen av samfunn er hvor raskt systemet returner til sin opprinnelige tilstand (resiliens) etter en større endring i miljøet. Definisjonen av dette begrepet har etter publiseringen av det klassiske arbeidet av C.S. Holling i 1973 (*Resilience and stability of ecological systems*) fått stor oppmerksomhet og mye diskusjon blant forskere fra ulike fagdisipliner (Gunderson 2000, Donohue et al. 2016, Grafton et al. 2019). I dag mener de fleste forskere at resiliens-begrepet må inneholde en tidsdimensjon (Pimm 1991, Baho et al. 2017, Pimm et al. 2019), slik at hastigheten for retur av systemet til sin opprinnelige tilstand inngår som del av tilstandsbeskrivelsen. Dette innebærer at samfunnets resistans, som beskriver samfunnets evne til å motstå ytre endringer, inngår bare som en komponent av resiliensen. I praksis vil dette i sin tur være knyttet til stabiliteten i samfunnet, som uttrykker hvor mye samfunnets egenskaper varierer over tid (Donohue et al. 2013). I mange tilfeller vil disse definisjonene også være knyttet til innholdet i begrepet i bærekraftig bruk av samfunn fordi dette kan defineres som bruk som ivaretar systemets tilstand over en bestemt tidsperiode (Pimm et al. 2019).

Basert på resultat fra teoretiske analyser av dynamiske samfunnsmodeller (Engen 2007), foreslo Sæther (2021) to tilnærminger for å kvantifisere tilstanden i samfunn. Det ene målet var basert på *sensitiviteten* til artsantallet i samfunnet ovenfor endringer i den totale abundansen av de artene som inngår i samfunnet. *Resistansen* av samfunnet mot permanente miljøendringer kan ut fra dette defineres som hvor stor endringen i totalabundansen til samfunnet må være for at det forventede antall arter i samfunnet skal reduseres med et visst antall (f.eks. 1) arter. Den andre metoden karakteriserer levedyktigheten til samfunnet bestemt ut fra andelen av det estimerte antall arter i samfunnet til stede på et gitt tidspunkt som forventes å gå tapt i løpet av et forutbestemt tidsrom. Dette korresponderer i prinsippet til den tilnærmingen Mace and Lande (1991) benyttet i sitt forslag til kvantitative kriteriene for rødliste-klassifisering av enkeltarter.

En viktig forutsetning for en vid praktisk anvendelse av kvantitative kriterier i forvaltning av det biologiske mangfoldet er at romlige prosesser kan inkluderes fordi tap av viktige habitat-typer og landskapsendringer er den viktigste trusselen mot biodiversiteten (Diaz et al. 2019). Slike metoder har vært vanskelig å utvikle (Allen et al. 2016).

Formålet med denne rapporten er tredelt. Først vil vi estimere resistansen og sensitiviteten i fire ulike fuglesamfunn taksert på samme måte innenfor et avgrenset geografisk område som en respons til endringer i miljøet karakterisert ved en reduksjon i tilgjengelig areal og økning i miljøstokastisiteten. Disse samfunnene representerer noen av de lengste tidsseriene som er tilgjengelig for variasjon i strukturen av naturlige samfunn innenfor et bestemt avgrenset område. Deretter vil vi ved hjelp av simuleringer undersøke levedyktigheten til disse

samfunnene basert på det kriteriesettet foreslått av Sæther (2021). Basert på denne tilnærmingen vil vi analysere forventede endringer i fuglesamfunn over store geografiske områder som en følge av variasjon i klima og ulike habitat-karakteristika. 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 imidlertid lite kjent. I disse analysene vil vi anvende data innsamlet gjennom Program for Terrestrisk Overvåkning (TOV) i Norge (Framstad 2021). Dette er en viktig kilde for kunnskap om tilstanden i viktige naturtyper gjennom at programmet er gjennomført ved en standardisert data-innsamling over en lang periode langs store økologiske gradienter (Framstad 2017, Framstad et al. 2020a). Mer spesifikt, vil vi bruke ulike fjernmålingsdata og hierarkiske felles artsutbredelsesmodeller (Hierarchical Joint Species Distribution Models (Ovaskainen and Abrego 2020)) til å predikere forekomsten av ulike fuglearter i TOV-områdene i Midt-Norge. Slik kunnskap vil være av stor betydning for å bestemme hvilke lokaliteter som er mest viktige for det biologiske mangfoldet i et område.

2 Mål for motstandskraften til samfunn ovenfor endringer i miljøet

2.1 Definisjoner

Bevaring av artsmangfoldet er en sentral målsetning for en økosystembasert forvaltning og dermed for fortsatt opprettholdelse av og tilgang til økosystemtjenester vi alle er avhengige av. Sæther (2021) foreslo en ny kvantitativ metode for beskrivelse av endring i samfunnsstruktur basert på analyser av arts-abundansfordelinger. Fordelen med denne tilnærmingen er at den gir noen enkle måleparametere som kan benyttes til å beskrive endringer i artsdiversitet over tid og til å kvantifisere motstandskraften (resiliensen) til et samfunn ovenfor permanente endringer i miljøet. Slike kvantitative kriterier basert på parametere med en klar intuitiv fortolkning er en forutsetning for at slike analyser skal tjene som grunnlag for forvaltningsmessige prioriteringer og utvikling av effektive tiltak for å motvirke tap av biologisk mangfold (Pimm et al. 2019).

En arts-abundansfordeling 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. Analyse av slike fordelinger har en lang historie i økologien (Fisher et al. 1943). I flere klassiske arbeid viste for eksempel Preston (1948, 1960, 1962, 1980) at fordelingen av logaritmen til abundansen av arter i et område generelt kunne beskrives godt ved hjelp av en normalfordeling. Selv om det eksisterer mange problemer knyttet til styrken på statistiske tester av forskjeller i artsabundans-fordelinger, er det ofte vanskelig å forkaste antagelsen om at fordelingen av logaritmen til abundansen av arter i et samfunn kan gis en god beskrivelse ved bruk av en normalfordeling (Ulrich et al. 2010).

Som oppsummert av Sæther et. al. (2021) er dette et viktig resultat av flere grunner. *For det første* muliggjør det analyser av endringer i samfunnsstruktur ved hjelp av standard statistiske metoder som er i vanlig bruk og derfor basert på parametere som kan forstås intuitivt og lett kan gis en biologisk tolking. *For det andre* kan endringer i samfunnenes sammensetning, som gjenspeiles i formen på artsabundansfordelingen, bestemmes ut fra noen grunnleggende egenskaper i populasjonsdynamikken til de artene som inngår i samfunnet. De første eksemplene på en slik l 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. En biologisk mer realistisk modell basert på samfunn bestående av arter hvor dynamikken kan beskrives ved hjelp av en loglineær form for tetthetsregulering (en Gompertz modell (May 1981)) vil også gi en lognormal artsabundans-fordeling (Engen and Lande 1996). *For det tredje* kan man under forutsetning av en underliggende lognormal artsabundans fordeling, hvor uttaket av individer skjer ved hjelp av Poisson sampling, anta at fordelingen av observasjoner i utvalget av individer fra samfunnet kan beskrives ved en Poisson lognormal fordeling (Bulmer 1974). (For nærmere beskrivelse av disse fordelingene, se Appendiks 1 i Sæther (2021)). *For det fjerde* vil variansen σ^2 i en slik lognormal fordeling være et naturlig valg som mål for diversiteten i et samfunn (Preston 1962, May 1975). Store verdier av σ^2 innebærer liten

diversitet (likhet) fordi noen få arter vil dominere i antall. En liten verdi indikerer imidlertid stor diversitet gjennom at den interspesifikke variasjonen i abundans er liten. Eksempler på artsabundans-fordelinger med forskjellig σ^2 fra flere taxa er vist i Fig. 4.1 i Sæther (2021). Imidlertid vil σ^2 være avhengig av antall arter til stede i samfunnet (Sugihara 1980, Sæther et al. 2013). *For det femte* muliggjør antagelsen om en lognormal artsbundans-fordeling at analyser av endringer i artsdiversitet både i tid og rom kan gjøres ved bruk av samme metodikk og gi et felles parameter-sett som beskriver variasjon i både tid og rom (Engen et al. 2002b, Engen et al. 2011).

En viktig utfordring for miljøforvaltningen er å finne variabler som kan angi den økologiske tilstanden til et system (Nybø and Evju 2017, Nybø et al. 2020). Her ønsker vi å kvantifisere framtidige forandringer i denne tilstanden. Et sentralt begrep i denne sammenheng er systemets motstandskraft (resilience) ovenfor endringer i miljøet. Dette henger nært samme systemets restitusjonstid (recovery time) som uttrykker hvor raskt systemet returnerer til sin opprinnelige tilstand (Holling 1973, Gunderson 2000). En viktig faktor som kan påvirke dette, er resistansen til systemet som beskriver i hvor stor grad systemet påvirkes av en ytre miljøpåvirkning (Pimm 1991, Pimm et al. 2019). Disse to begrepene er sannsynligvis nært knyttet til hverandre: et lengre tidsrom er sannsynligvis nødvendig for retur til den opprinnelige tilstanden dersom resistansen i systemet er liten.

Mål for motstandskraften til et samfunn mot endringer i miljøet innebærer nødvendigvis en tidsdimensjon i analysene. Denne tidsdimensjonen er nært knyttet til graden av stabilitet i dynamikken til systemet (Donohue et al. 2016, Kefi et al. 2019, Clark et al. 2021, Ross et al. 2021) som igjen krever tilgang på tidsserier. Her vil vi imidlertid basert på Sæther (2021) foreslå to parametere som kan benyttes til å estimere resistansen og sensitiviteten til samfunnet ovenfor permanente endringer i miljøet uten at lange tidsserier er tilgjengelige. Samfunnets *sensitivitet* til permanente endringer i miljøet z kan uttrykkes i henhold til Engen (2007) med hvor raskt det forventede antall arter $E[S]$ (på en logaritmisk skala) endrer seg som en følge av endringer i totalabundansen av individer i samfunnet N , som kan beskrives som

$$z = \frac{d \ln E[S]}{d \ln E[N]}. \quad (2.1)$$

En stor verdi av z indikerer et samfunn hvor antall arter er sterkt påvirket av en miljøendring som f.eks. påvirker ressursgrunnlaget eller det tilgjengelige arealet med gode habitattyper.

Ut fra dette kan da samfunnets *resistans* I mot permanente endringer i miljøet defineres som hvor raskt antall individer N (på en logaritmisk skala) endrer seg med det forventede antall arter i samfunnet

$$I = \frac{d \ln E[N]}{dE[S]} = \frac{d \ln E[N]}{E[S] d \ln E[S]} = 1 / (z E[S]). \quad (2.2)$$

Dette utgjør endringen i totalabundansen av individer i samfunnet (på en logaritmisk skala) som vil medføre at det forventede antallet arter i samfunnet reduseres med 1 (Engen 2007). Et resistent samfunn tåler med andre ord en stor endring i totalabundansen uten at et visst antall (f.eks. 1) arter går tapt.

2.2 Analyser av sensitiviteten og resistansen til fuglesamfunn ovenfor endringer i miljøet

Vi analyserte endringer over tid i strukturen til fire fuglesamfunn for å illustrere den praktiske anvendbarheten til disse begrepene for å klassifisere sårbarheten til samfunn ovenfor permanente endringer i miljøet. Alle disse samfunnene ble studert sammenhengende over et langt tidsrom (≥ 37 år) i europeiske løvskoger. Alle studiene baserte seg på anvendelse av kartmetoden (Enemar 1959, Anonymous 1969), som innebærer gjentatt kartlegging av stasjonære individer innenfor det samme avgrensede området gjennom hele hekkesesongen. Dette gjør at estimeringsusikkerheten trolig blir mindre enn ved bruk av mange av de andre metodene for hekkefugletakseringer. De to nordligste områdene, Ammarnäs og Budal, ligger i subalpine bjørkeskog i henholdsvis Nord-Sverige (65°N) (Enemar et al. 2004) og Midt-Norge (62°N), 750 til 920 meter over havet (Hogstad 2005). Det andre svenske studieområdet befant seg i Fågelsångdalen i det sørvestlige Sverige (55° N) som består av mer heterogen løvskog enn i de andre studieområdene (se kart i Enemar et al. (1994)). Det britiske studieområdet var Eastern Wood, som er en eikeskog i Surrey i Sør-England (51° N). Her ble temporær dynamikk i fuglefaunanen studert i et makro-økologisk perspektiv av Gaston og Blackburn (2000).

For å illustrere bruken av de foreslåtte kriteriene til å karakterisere resiliensen til et samfunn, analyserte vi temporær variasjon i artssammensetning til disse fire samfunnene. Vi baserte oss på resultater fra Engen and Lande (1996) ved bruk av en Gompertz modell for tetthetsreguleringen (May 1981) som også inkluderte permanente artsforskjeller i dynamikk. Dynamikken til den i 'te arten i samfunnet kan da beskrives som en Ornstein-Uhlenbeck diffusjonsprosess (Karlin and Taylor 1981)

$$dX_i(t) = [r_i - gX_i(t)]dt + s_e dB_i(t), \quad (2.3)$$

hvor r_i er vekstraten til art i ved små tettheter, γ er styrken på tetthetsreguleringen og σ_e^2 uttrykker variansen i prosessen, forårsaket av miljøstokastisiteten. Den gjennomsnittlige endringen i log abundans $r_i - gX_i$ er lineær på en logaritmisk skala ved denne type av tetthetsregulering (Royama 1992) og gir en lognormal artsabundans-fordeling når man antar at artene har uavhengig populasjonsdynamikk (Engen and Lande 1996).

Vi introduserer forskjeller mellom artene i populasjonsdynamikk på samme måte som Engen and Lande (1996), ved å anta at vekstraten r er normalfordelt mellom artene med gjennomsnitt r_0 og varians σ_r^2 . Dette medfører at logaritmen til abundansen til artene er normalfordelt med gjennomsnitt r / γ og varians $\sigma_e^2 / 2\gamma$. Graden av heterogenitet mellom artene i dynamikk blir da uttrykt som variasjon i r / γ , som er ekvivalent til variasjonen i

artene i dynamikk blir da uttrykt som variasjon i r / γ , som er ekvivalent til variasjonen i bæreevnen K på en logaritmisk skala. Det gir en stasjonærfordeling av svingningene i totalabundans i samfunnet karakterisert ved et gjennomsnitt r_0 / γ og en varians

$\sigma_e^2 / 2\gamma + \sigma_r^2 / \gamma^2$. Dette gir også et mål på graden av stabilitet over tid i samfunnsdynamikken som i seg selv er et viktig karaktertrekk for den økologiske tilstanden i et samfunn (Donohue et al. 2016, Baho et al. 2017).

En viktig driver for samfunnsdynamikken er stokastiske variasjoner i miljøet. Denne kan splittes i to komponenter $\sigma_e^2 = \sigma_c^2 + \sigma_s^2$, hvor σ_c^2 betegner fellesstøyen som påvirker alle artene i samfunnet på samme måte. Den andre komponenten utgjøres av en arts-spesifikk miljøstøy som skaper en temporær autokorrelasjon i (log-) abundansen,

$\text{cov}[X_i(t), X_i(t+u)] = \sigma_e^2 e^{-\gamma u} / 2\gamma$, med en eksponentiell nedgang over tid med rate γ .

Variansen mellom arter i log abundans, som også inkluderer arts-spesifikke forskjeller i dynamikk, blir da

$$\text{var}[X_i(t)] = \frac{\sigma_s^2}{2\gamma} + \frac{\sigma_c^2}{2\gamma} + \frac{\sigma_r^2}{\gamma^2}. \quad (2.4)$$

For denne samfunnsmodellen viste Engen (2007) at det forventede antallet arter i samfunnet blir

$$E[S] = \frac{2\beta}{\sigma_e^2} e^{s_0 / (\omega \sigma_e^2)} \sqrt{\pi \sigma_e^2 / \omega} \Phi(\eta / \rho), \quad (2.5)$$

hvor β uttrykker raten av immigrasjon av nye arter inn i samfunnet, s_0 er den gjennomsnittlige stokastiske vekstraten slik at $r_0 = s_0 + \sigma_e^2 / 2$, $\omega = \gamma - 2\sigma_r^2 / \sigma_e^2$, $\eta = s_0 / \omega$, og Φ er et standard normalfordelings-integral. På samme måte er den forventede abundansen (det totale antallet individer) i samfunnet

$$E[N] = \frac{2\beta}{\sigma_e^2} e^{s_0 / (\omega \sigma_e^2)} \sqrt{\pi \sigma_e^2 / \omega} e^{(s_0 + \sigma_e^2 / 4) / \omega} \Phi(\eta / \rho + \rho). \quad (2.6)$$

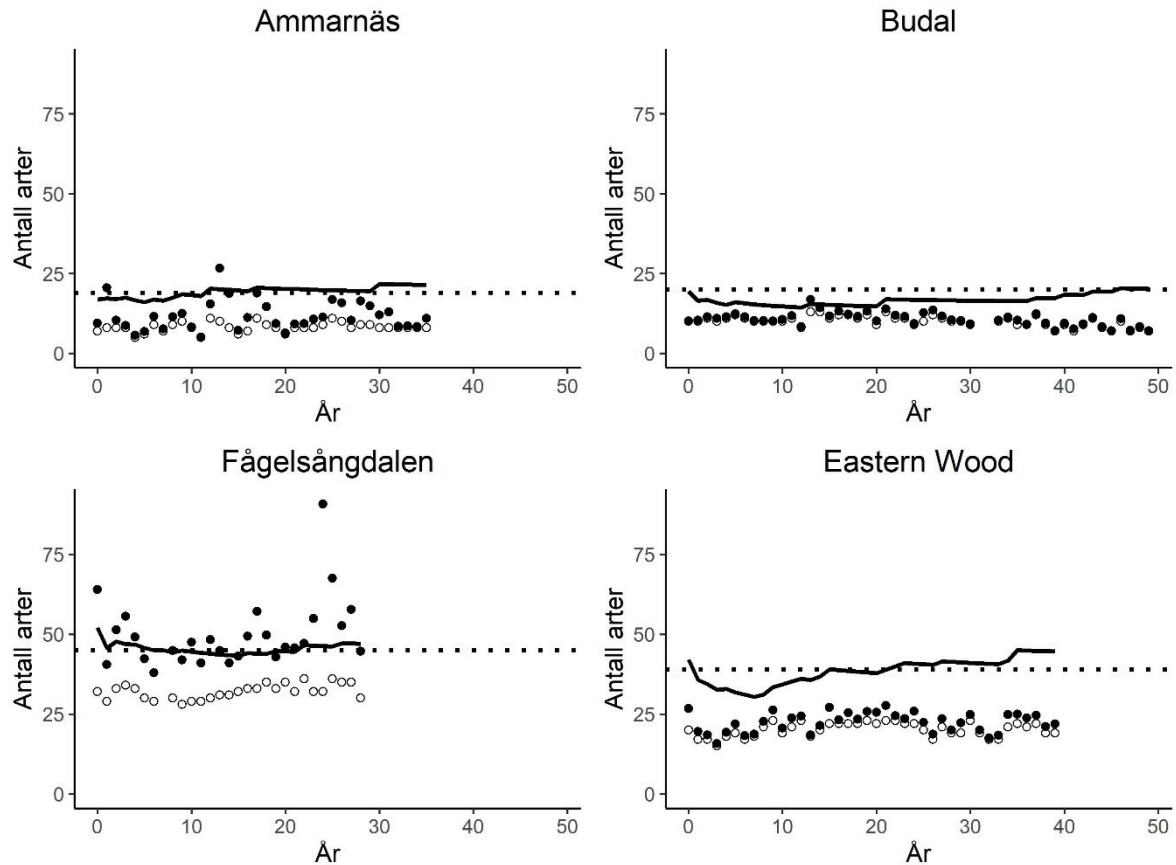


Fig. 2.1. Årlig variasjon i estimert antall antatt hekkende arter i fire europeiske fuglesamfunn taksert ved hjelp av gjentatt kartfesting av stasjonære individer innen et bestemt område gjennom hekkesesongen (Enemar 1959). Åpne sirkler angir antall observerte arter i et gitt år. Estimert antall arter til stede et gitt år (svarte sirkler) og totalt antall arter i de ulike samfunnene $\bar{ES}$ (heltrukne linjer) er basert på tilpasning av en univariat Poisson lognormal fordeling. Totalt antall arter observert i de ulike samfunnene over alle år er vist ved de prikkete horisontale linjene.

Fordelen med denne tilnærmingen er at den kobler spesifikke antagelser om dynamikken til enkeltarter med bestemte egenskaper til hele samfunnet, uttrykt ved formen på artsabundansfordelingen og omløpshastigheten av arter i samfunnet (Sæther et al. 2013, Engen et al. 2017, Sæther 2021). Dette gjør det mulig, ut fra tidsserier over variasjon i samfunnsstruktur, å estimere sensitiviteten z og resistansen I til samfunnet ovenfor permanente endringer i miljøet. Basert på dette kan man også undersøke hvilke egenskaper ved samfunnene som bestemmer hvor motstandsdyktige de er mot slike miljøendringer.

I ingen av de fire fuglesamfunnene ble det observert en trend over tid i forventet antall arter (Fig. 2.1). Dette tyder på at den underliggende antagelsen for bruken av modelltilnærmingen beskrevet i likningene 2.1-2.4 om en stasjonær samfunnsdynamikk var til stede. Imidlertid viste både artsantallet (Fig. 2.1) og det relative bidraget av de ulike prosessene som påvirker samfunnsdynamikken, stor variasjon mellom samfunnene (Fig. 2.1, Tabell 2.1). Dynamikken til fuglesamfunnet i Budalen var for eksempel karakterisert av en stor arts-spesifikk

komponent av miljøstokastisitet. Dette tyder på en stor uavhengig variasjon over tid i bestandssvingningene til flere av artene. I tillegg var det store permanente forskjeller mellom artene i bestandsdynamikk, uttrykt gjennom at noen arter stort sett var vanligere enn andre gjennom hele studieperioden. I de to svenske samfunnene var tetthetsavhengigheten svakere enn i fuglesamfunnet i Budalen (Tabell 2.1). Den felles miljøstøyen i Ammarnäs var imidlertid nesten 9 ganger større enn i det mer sørlige svenske fuglesamfunnet i Fågelsångdalen. Eastern Wood var det mest diverse samfunnet (minst σ^2) hvor dynamikken var karakterisert av en svak tetthetsavhengighet og liten miljøvarians, og spesielt da av den arts-spesifikke komponenten (Tabell 2.1).

Til tross for en stor variasjon mellom samfunnene i abundans (Tabell 2.1), var det likevel liten variasjon i sensitiviteten til samfunnene (Tabell 2.2). Dette viser at det er varianskomponentene i dynamikken, mer enn tallrikheten av artene, som bestemmer hvor raskt en endring i abundansen vil påvirke antall arter som fortsatt vil bli til stede i samfunnet etter en miljøendring. To par av samfunn hadde også relativ lik sensitivitet (Tabell 2.2). Ammarnäs og Eastern Wood hadde ca. 30 % høyere sensitivitet enn de to andre samfunnene.

Selv om sensitiviteten viste relativt liten variasjon, var det store forskjeller mellom de fire samfunnene i deres evne til å motstå permanente endringer av miljøet (Tabell 2.2). Den minste resistansen ble funnet i Eastern Wood med det største antallet arter og den største verdien av sensitiviteten z . På motsatt ende av skalaen var Budalen. Her var det få arter til stede og en lav sensitivitet, og Budalen var lite utsatt for å tape flere arter etter en miljøforstyrrelse. Betydningen av variasjoner i det relative bidraget av ulike prosesser til samfunnsdynamikken kan kanskje best illustreres ved at Ammarnäs hadde nesten dobbelt så stor resistans mot miljøendringer som Eastern Wood, selv om sensitiviteten var nesten lik (Tabell 2.1).

Tabell 2.1. Estimerte parametere som beskriver dynamikken til fire europeiske fuglesamfunn. μ er gjennomsnittlig (log-) abundansen i samfunnet (det totale antallet individer) og σ^2 er variansen i Poisson lognormal artsabundansfordelingen (se Sæther (2021) for en beskrivelse av denne). En høy verdi av σ^2 karakteriserer et samfunn hvor det er store forskjeller mellom artene i abundans (liten likhet). Miljøvariansen σ_e^2 er splittet i additive komponenter som utgjøres av en felleseffekt på dynamikken fra alle artene σ_c^2 og en arts-spesifikk respons til variasjon i miljøet σ_s^2 . Den permanente heterogeniteten mellom arter i dynamikken er karakterisert både av variansen i vekstraten σ_r^2 og i bæreevnen σ_K^2 . γ uttrykker styrken på tetthetsavhengigheten som er definert som den inverse tiden for retur til bæreevnen K (May 1974). $S_{observed}$ er det totale antall arter observert i samfunnet gjennom hele studieperioden og $\widehat{ES}$ er det estimerte totale antallet arter i samfunnet.

Lokalitet	μ	σ^2	$\sigma_e^2/2\gamma$	$\sigma_s^2/2\gamma$	$\sigma_c^2/2\gamma$	σ_K^2	σ_s^2	σ_r^2	γ	$S_{observed}$	$\widehat{ES}$
Ammarnäs	-0.904	6.366	1.117	1.064	0.053	5.249	0.038	0.002	0.018	19	21
Budal	-0.275	8.961	1.705	1.674	0.031	7.256	0.335	0.073	0.100	20	20
Fågelsång- dalen	-0.618	9.601	1.776	1.770	0.006	7.768	0.057	0.002	0.016	39	45
Eastern Wood	0.250	4.694	0.852	0.823	0.029	3.842	0.019	0.001	0.012	45	47

Tabell 2.2. Sensitiviteten z og resistansen I til fire fuglesamfunn ovenfor permanente endringer i miljøet. z uttrykker hvordan endringsraten i (log-) forventet antall arter avhenger av (log-) totalabundansen av individer i samfunnet. En stor verdi indikerer en stor effekt av f.eks. endringer i ressursgrunnet. I beskriver hvor raskt totalabundansen i samfunnet responderer til en endring i artsantallet og kan derfor tolkes som den relative reduksjonen i totalabundansen som resulterer i at en art forsvinner.

Lokalitet	<i>Areal</i> (hektar)	z	I
Ammarnäs	900	0.457	0.102
Budal	24	0.345	0.143
Fågelsångdalen	13	0.341	0.066
Eastern Wood	16	0.469	0.045

2.2.1 Eksempler på en kvantitativ tilnærming til miljøkonsekvens-analyser av samfunn

For å illustrere potensiell bruk av denne metodikken i praktisk forvaltning vil vi analysere konsekvensen av to type miljøendringer på disse fire fuglesamfunnene. Tap av arealer med viktige naturtyper er den viktigste trusselen mot det biologiske mangfoldet både internasjonalt og nasjonalt (Artsdatabanken 2018, Diaz et al. 2019). En annen viktig miljøendring som i dag skjer er at variabiliteten i klimaet øker (Herfindal et al. 2021b). Vi anvender her vår metodikk til å analysere konsekvensene av slike endringer for artsmangfoldet i disse fire fuglesamfunnene.

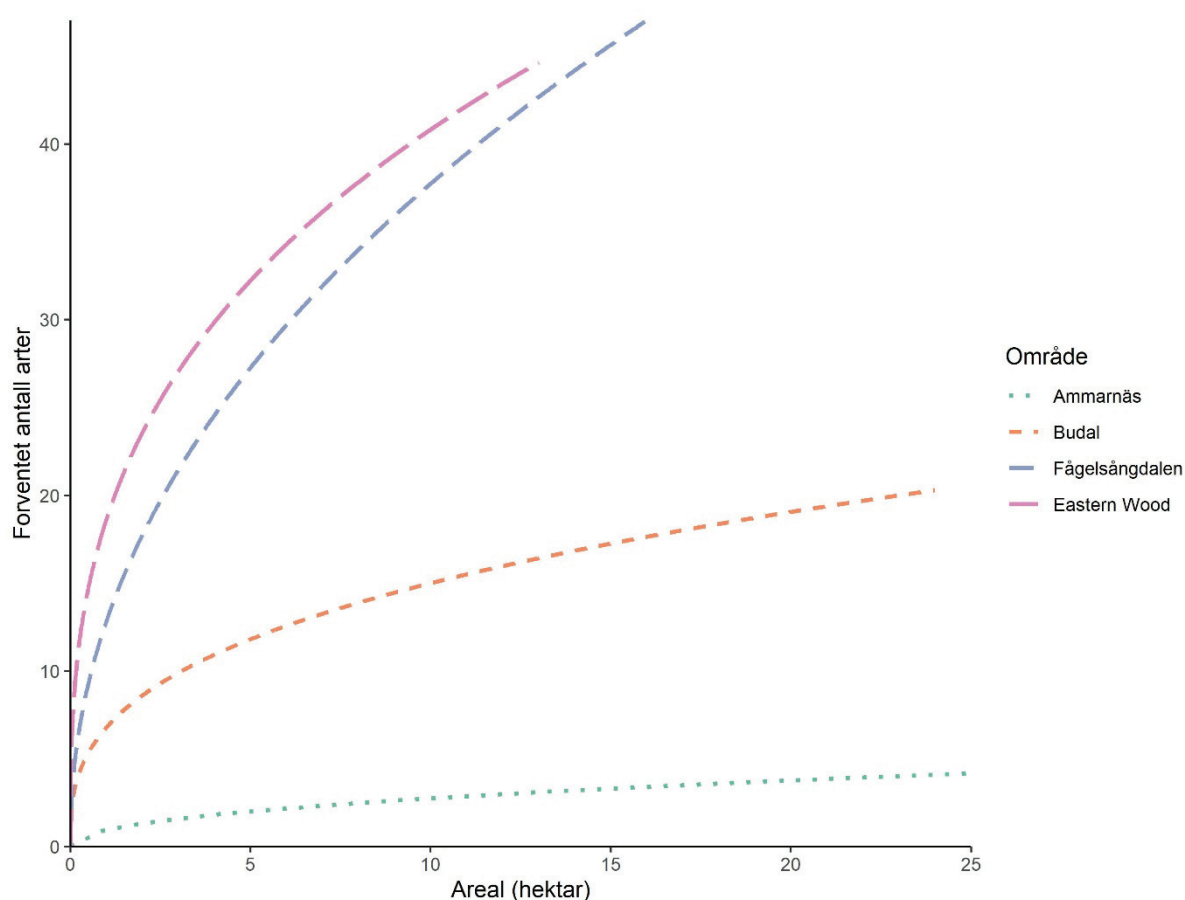


Fig. 2.2. Forholdet mellom antall arter og arealstørrelse basert på estimer av følsomheten z til en miljøendring (Table 2.2) kombinert med en enkel arts-areal kurve (likn. 2.7).

Vi antar at det forventede antallet individer i samfunnet er lik produktet av tettheten (individer per arealenhet) $E[D]$ og størrelsen på arealet A , slik at antall arter endrer seg med arealstørrelsen som

$$E[S] = cA^z, \quad (2.7)$$

hvor $c = k(E[D])^z$ er antatt konstant. Denne relasjonen er basert på bruk av den klassiske sammenhengen som viser at antall arter øker med størrelsen på arealet (Rosenzweig 1995).

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) siden Arrhenius (1921) som den første foreslo at denne sammenhengen var lineær på en logaritmisk skala. Verdien av z ligger som regel mellom 0.20 og 0.35, mens c varierer mye mer avhengig av hvilke artsgruppe og system som analyseres (Rosenzweig 1995). Problemet med en slik enkel lineær modell er at antall arter øker uendelig med økende areal uten noen øvre skranke, men i den seinere tiden har mange komplekse modeller vært tilpasset for å gi en best mulig beskrivelse av den funksjonelle sammenhengen for hvordan antall arter øker med størrelsen på arealet (Scheiner 2003, Tjørve 2009, Scheiner et al. 2011, Kunin et al. 2018, Sæther 2021). Dersom man antar en bestemt verdi av z kan vi beregne, i henhold til Engen (2007), ved hvilken arealstørrelse A_1 antall arter er forventet å bli redusert med 1 som

$$A_1 = (E[S] - 1) / c^{1/z}. \quad (2.8)$$

Den relative endringen i arealstørrelse $\Delta \ln A = \ln A - \ln A_1$ blir da lik resistansen i samfunnet

I. Budal var det fuglesamfunnet som ble minst påvirket av en reduksjon i arealstørrelse (Fig. 2.2) slik at et relativt stort tap av areal var nødvendig for at en art skulle forsvinne (Fig. 2.3).

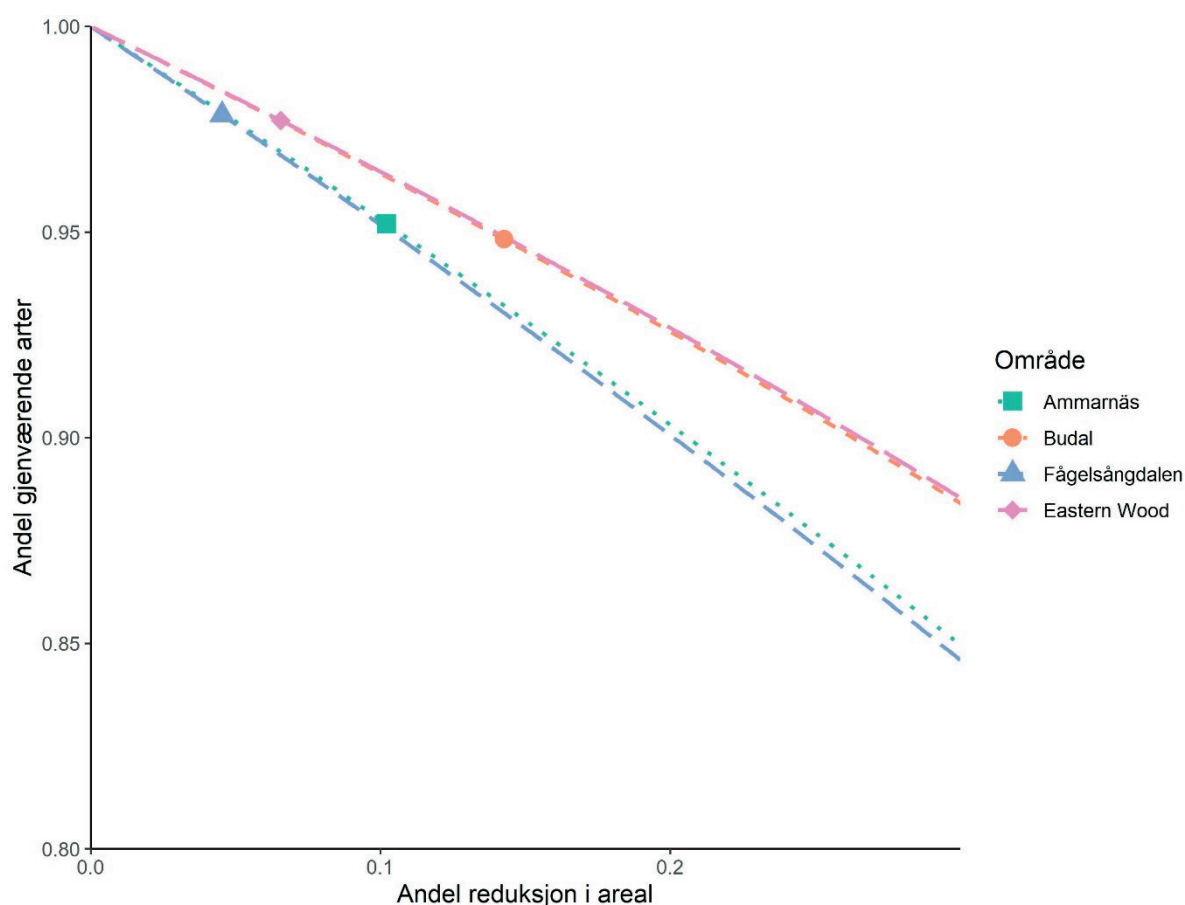


Fig. 2.3 Andelen gjenværende arter som en funksjon av andelen av arealet som går tapt i fire fuglesamfunn. Effekten av arealtap ble beregnet ut fra en enkel arts-areal kurve (likn. 2.7). Punktene viser hvor stor andel av arealet som må forsvinne for at én art skal forsvinne.

I motsetning vil en liten endring i areal medføre at en art sannsynligvis forsvinner både i Fågelsångdalen og i Eastern Wood (Fig. 2.2, 2.3).

En annen faktor som kan innvirke på resiliensen til et samfunn ovenfor endringer i miljøet er en økning av miljøstokastisiteten. Når den arts-spesifikke komponenten av miljøvariansen σ_s^2 øker, avtar sensitiviteten i samfunnet z (likn. 2.2, 2.5 og 2.6). Anta en konstant k og la $E[D]$ forbli fiksert, slik at $c_{new} = k(E[D])^{z_{new}}$. Dette gjør at et større område er nødvendig for å opprettholde det forventede antall arter når miljøstokastisiteten øker, for eksempel grunnet endringer i klima (Fig. 2.4). Mer presist, arealet som kreves tilgjengelig for å ta vare på antallet arter som er til stede kan beregnes som

$$A_{new} = (E[S] / c_{new})^{1/z_{new}}. \quad (2.9)$$

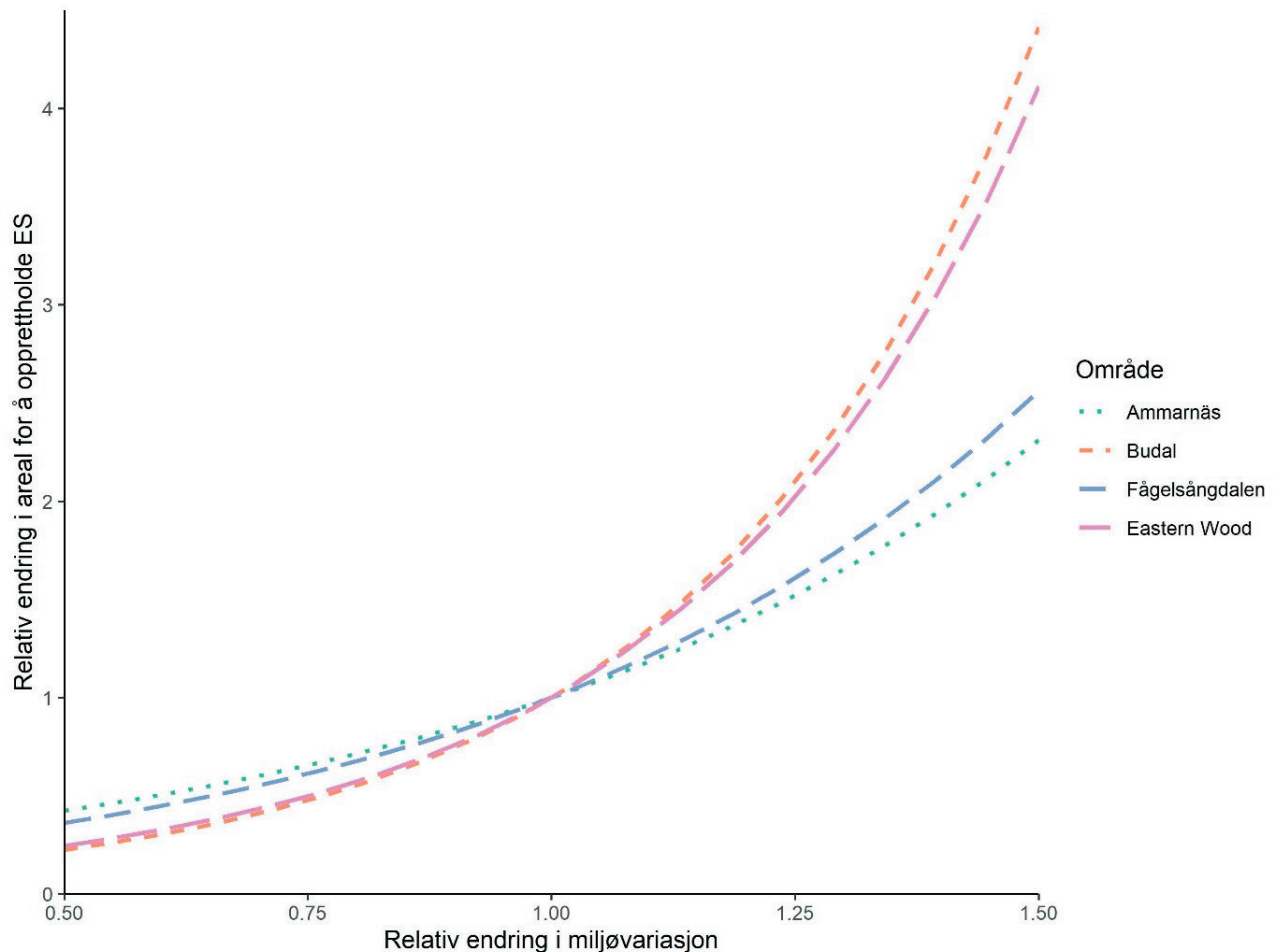


Fig. 2.4. Relativ endring av arealstørrelsen som er nødvendig for å opprettholde det forventede antall arter ES som en funksjon av relativ endring i miljøvariansen i hver av de fire fuglesamfunnene.

Våre analyser viser at dette arealkravet kan variere svært mye, avhengig av hvordan ulike prosesser påvirker samfunnsstrukturen. For eksempel, fuglesamfunnene i Budal og i Fågelsångdalen var spesielt følsomme ovenfor endringer i miljøstokastisiteten (Fig. 2.4).

En utfordring i alle analyser av samfunn er samplingintensiteten. Denne påvirker spesielt i hvilken grad sjeldne og fåtallige arter blir inkludert i et utvalg av individer fra et samfunn (Lande 1996). Her vil vi bruke egenskaper ved Poisson-lognormal fordelingen for å estimere hvordan sensitiviteten z og resistansen I avhenger av samplingintensiteten. Bulmer (1974) antok at en art med en gitt abundans hadde et Poissonfordelt antall individer i et utvalg med parameter lik produktet av sampling intensiteten ν , som er lik andelen av samfunnet som er blitt samplet, og artens abundans i samfunnet. Vi bruker Poisson-lognormal fordelingen som samplingfordeling for å ta hensyn til overdispersjonen θ relativt til Poissonfordelingen (Engen et al. 2002b). Dette gjør det mulig å uttrykke z and I ved hjelp av estimatene for θ og ν (Engen 2007). I de fleste tilfellene vil imidlertid samplingintensiteten være ukjent. Resiliensen til samfunnet må da uttrykkes ved hjelp av estimering av z og I . Generelt vil estimatene av I avta mens estimatene av z øke med økende samplingintensitet (Fig. 2.5). Dette illustrerer hvor viktig det er å inkludere grunnleggende antagelser om samplingmodellen for å kunne trekke holdbare konklusjoner fra analyser av endringer i samfunnsstruktur.

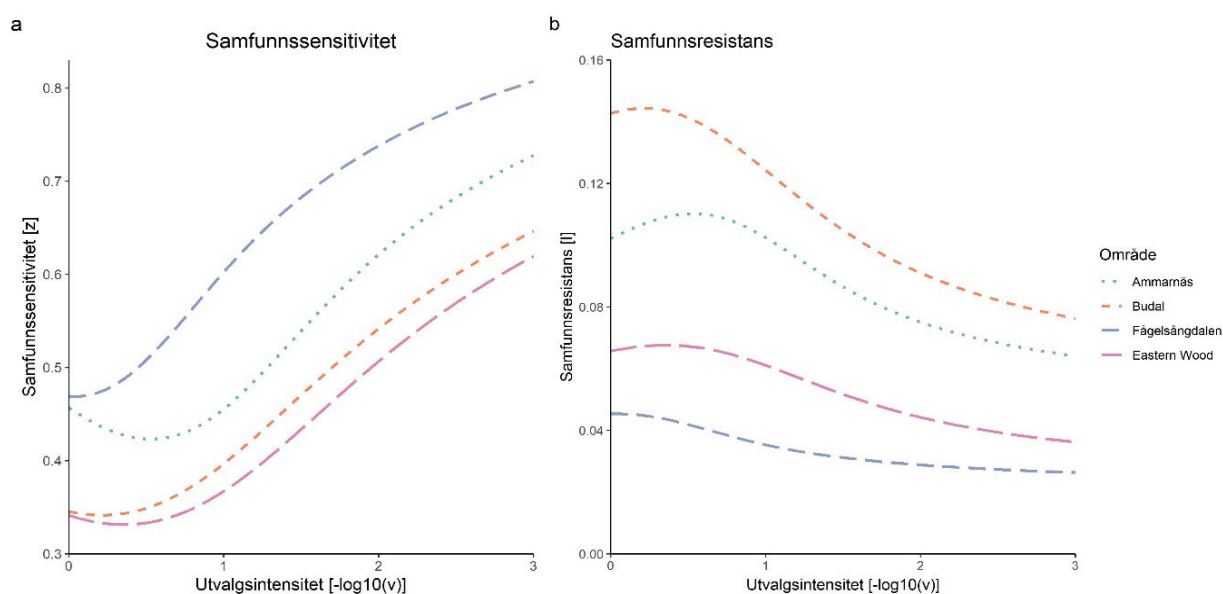


Fig. 2.5. Estimer av sensitiviteten z (a) og resistansen I (b) i fire fuglesamfunn, som en funksjon av samplingintensiteten. Den mest intense samplingen foregår nærmest origo.

2.3 Oppsummering

Her har vi vist at en enkel underliggende modell for samfunnsdynamikk kan benyttes til å forutsi viktige endringer i strukturen av samfunn over tid. Selv om beregningene kan synes kompliserte, har flere av måleparameterne en intuitiv biologisk tolkning. Dette er en forutsetning for at økologisk resiliens kan innarbeides som et praktisk forvaltningsbegrep (Pimm et al. 2019). Vi benytter responsen i antall arter til endringer i totalabundansen (totalt antall individer) i samfunnet som en kvantifisering av sannsynligheten for at for eksempel et menneskelige inngrep påvirker det biologiske mangfoldet negativt i et område. For å estimere dette har vi brukt endringer i samfunn hvor lange tidsserier er tilgjengelige. Fordelen med vår tilnærming er at disse parameterne kan estimeres også med kun korte tidsserier, forutsatt at man kjenner fordelingen av abundansen til de ulike artene i et utvalg av individer fra samfunnet. Realistiske grenseverdier av disse måleparameterne for bruk i praktisk forvaltning må imidlertid bestemmes ved hjelp av empiriske undersøkelser av dynamikken til samfunn fra ulike taksonomiske grupper og naturtyper. Her gis det en illustrasjon for hvordan dette kan gjøres i praksis. Andre mer avanserte statistiske metoder for tilsvarende analyser er også nå tilgjengelige (Ovaskainen et al. 2017a, Ovaskainen and Abrego 2020).

En rekke indekser og indikatorer er foreslått brukt for å karakterisere økologisk tilstand (Nybø and Evju 2017, Nybø et al. 2020). Metoden som her er foreslått, kan utfylle disse gjennom å beskrive en kvantitativ fremgangsmåte for å forutsi fremtidige *endringer* i økologisk tilstand.

3 Kriterier for klassifisering av levedyktighet til samfunn

En viktig årsak til det store gjennomslaget av rødlister i praktisk miljøforvaltning var utarbeidingen av kvantitative kriterier (Mace and Lande 1991) for plasseringen av arter i ulike risikokategorier. Slike kriterier er også fundamentet for utarbeiding og praktisering av forvaltningsplaner for konfliktfylte arter som de fire stor rovviltartene bjørn, gaupe, jerv og ulv. Her inngår levedyktighetsbegrepet basert på kvantitative beregninger som grunnlag for de overordnede nasjonale målsetningene for bestandsstørrelser og bestandsutvikling bestemt av Stortinget. Bestandsberegninger er også et viktig fundament for utarbeidingen av forvaltningsplaner for spesielle arter på lokalt og regionalt nivå. Når det gjelder kvantitative beskrivelse av økologisk tilstand og funksjonalitet for prosesser hvor flere art inngår, er imidlertid få kvantitative kriterier er tilgjengelige (Nybo and Evju 2017) og man må ofte basere tiltak på ulike typer av indikatorer (Nybo et al. 2020). Her vil foreslå kriterier for å risiko-klassifisere *endringer* i den økologiske tilstanden til samfunn.

I kapittel 2 har vi beskrevet hvordan egenskapene til samfunn er styrt av dynamikken til artene som inngår i samfunnet, som i sin tur er bestemt av en kombinasjon av deterministiske og stokastiske prosesser (Lande et al. 2003). Sjeldne arter utgjør en viktig komponent av ethvert naturlig samfunn og har stor betydning for økosystemers funksjonalitet. Disse bør derfor inngå som en viktig komponent i beskrivelse av tilstanden til et samfunn eller økosystem (Cardinale et al. 2006, Hooper et al. 2012, Duffy et al. 2017, Araujo et al. 2019). Sæther (2021) foreslo i tråd med dette et system for risikoklassifisering hvor levedyktigheten til et samfunn på en bestemt lokalitet ble målt ved hjelp av endringer over tid i antall arter estimert å være til stede i samfunnet ved gitte forutbestemte tidspunkt (Tabell 3.1). En fordel med denne metodikken er at man unngår å knytte klassifisering av tilstanden i systemet til subjektive egenskaper som for eksempel graden av stabilitet. Dette er viktig fordi betydningen av ulike prosesser for dynamikken i samfunn knyttet til spesifikke parametere kan endre seg over tid (Donohue et al. 2013, 2016) .

Tabell 3.1. Klassifisering av sårbarheten til samfunn basert på forventede endringer i antall arter til stede

Kategori	Beskrivelse
Sårbart (VU)	Det forventede antall arter i samfunnet forventes å reduseres med 10 % eller mer i løpet av 50 år
Sterkt truet (EN)	Det forventede antall arter i samfunnet forventes å reduseres med 10 % eller mer i løpet av 25 år
Kritisk truet (CR)	Det forventede antall arter i samfunnet forventes å reduseres med 25 % eller mer i løpet av 10 år

Kriteriesettet for risiko-kategorisering av samfunn (Tabell 3.1) er knyttet til dynamiske prosesser og er derfor nært knyttet til prinsippene for risikoklassifisering av enkeltarter blant annet i rødlistearbeidet. Dette systemet er også basert på to viktige elementer som inngår i risikokategorisering av enkeltarter. Det ene er lengden av tidsperioden som legges til grunn for vurderingen. Dette er en viktig variabel fordi sannsynligheten for at en hendelse skal opptre øker 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 et klassifiserings-system av risiko, er definisjonen av akseptable risikonivåer. Et utkast til et slikt klassifiseringssystem er presentert i Tabell 3.1. Tilsvarende til Rødlisteklassifisering av enkeltarter, foreslås tre sårbarhetsnivå også for samfunn: *sårbart* (VU), *sterkt truet* (EN) og *kritisk truet* (CR). Fordelen med et slikt system er at det kan anvendes for ulike artsgrupper. Dette systemet gir derfor et objektivt kriteriesett som kan brukes i sammenligninger på tvers av artsgrupper, økosystem og lokaliteter.

3.1 Analyse av levedyktigheten til fire fuglesamfunn

Vi undersøkte hvordan disse kriteriene kan brukes ved hjelp av en simuleringsstudie av dynamikken til de fire fuglesamfunnene analysert i kapittel 2. I simuleringene ble det antatt at det totale antallet arter i samfunnet er lik antallet arter som er observert gjennom studieperioden. Parameterne som ble brukt i simuleringene er vist i Tabell 2.1. Ingen av disse samfunnene viste en endring i artsantall hverken gjennom studieperioden (Fig. 2.1) eller framover i tid (Fig. 3.1, 3.2).

Et tap av tilgjengelig areal medfører en forventet framtidig reduksjon i antall arter i alle samfunnene (Fig. 3.2). Denne effekten var størst for fuglesamfunnet i Budal. Dette samfunnet vil i henhold til kriteriene i Tabell 3.1 kategoriseres som *sterkt truet* dersom 20 % av arealet går tapt (Fig. 3.2). De andre samfunnene vil kategoriseres som *sårbare* dersom en tilsvarende andel areal går tapt. Økes dette tapet til 30 % ville alle samfunnene være *sterkt truet*. Disse effektene av arealtap er imidlertid ikke-lineære. Selv etter at halvparten av arealet er gått tapt vil samfunnet i Eastern Wood, i motsetning til de andre 3 samfunnene, ikke anses som kritisk truet (Fig. 3.2).

Som forventet medførte en økning i miljøvariansen også en fremtidig reduksjon i det forventede antall arter til stede (Fig. 3.3). Imidlertid er denne reduksjon såpass liten at samfunnene ikke kan anses som sårbare. Unntaket er at en tredobling av miljøvariansen vil medføre at samfunnet i Budal vil kategoriseres som truet (Fig. 3.4).

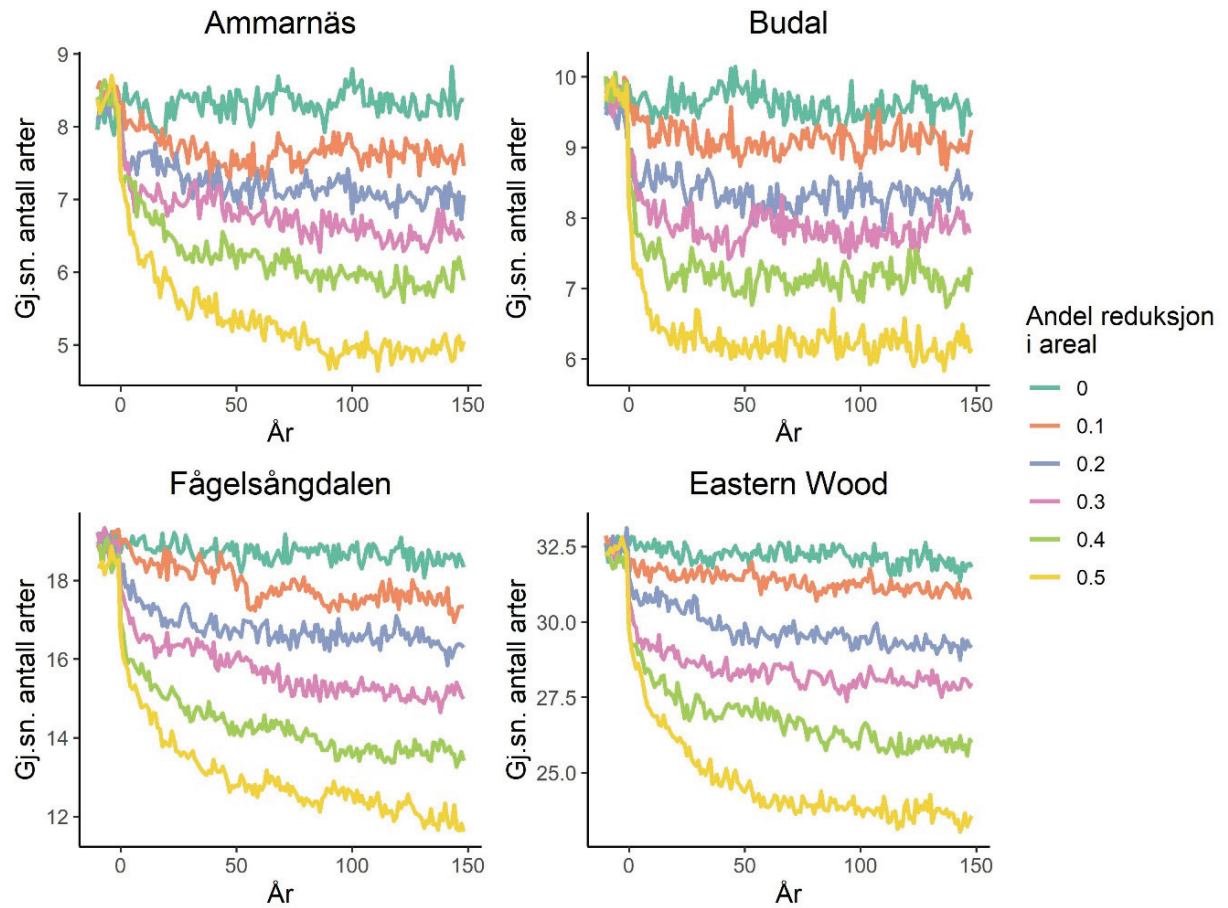


Fig. 3.1. Endring i det gjennomsnittlig antallet arter forventet til stede framover i tid som en funksjon av en reduksjon i tilgjengelig areal.

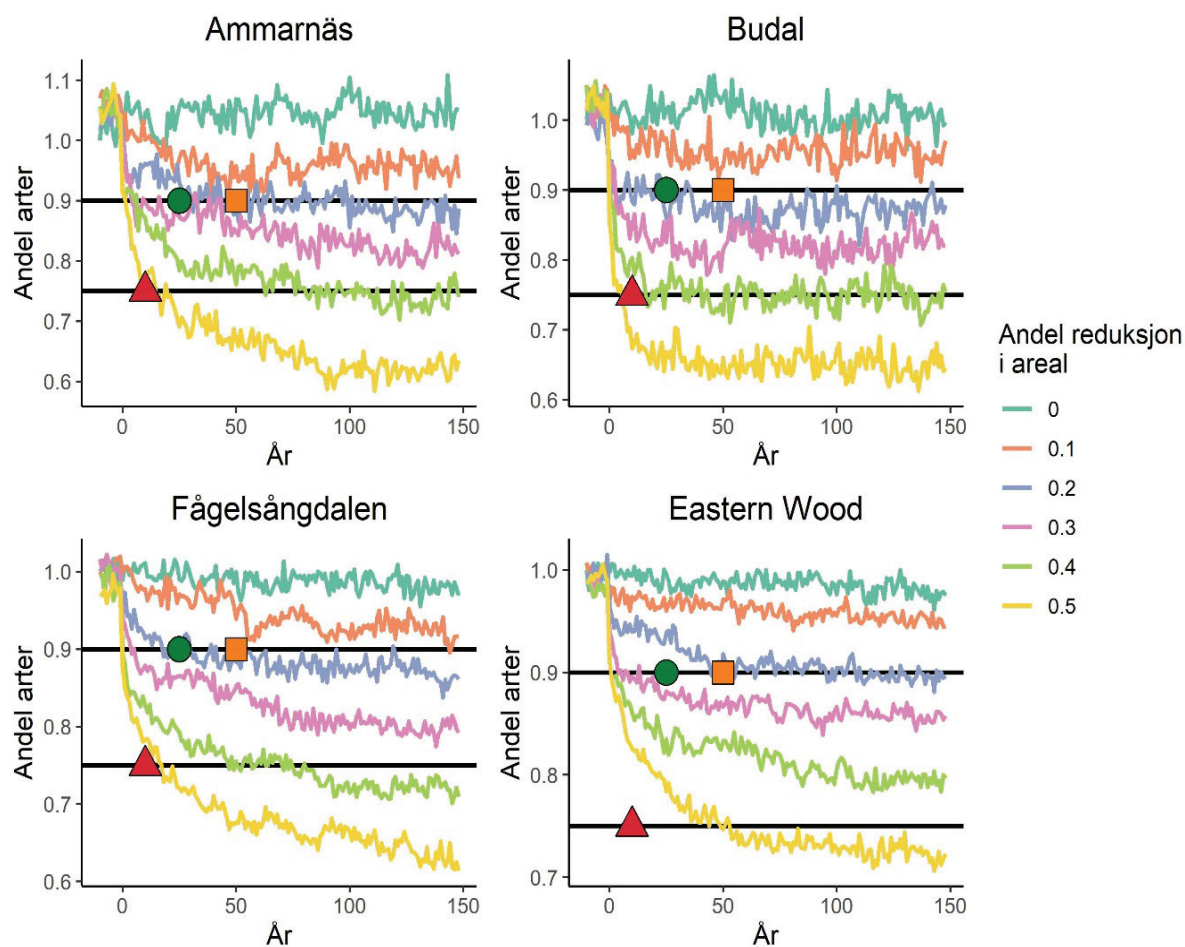


Fig. 3.2. Andelen av de arter som ble observert gjennom studieperioden som forventes til stede framover i tid som en funksjon av en relativ reduksjon i tilgjengelig areal. Trekant indikerer kritisk truet (CT), sirkel sterkt truet (EN) og firkant sårbart (VU) (se Tabell 3.1 for definisjoner av de ulike risikokategoriene).

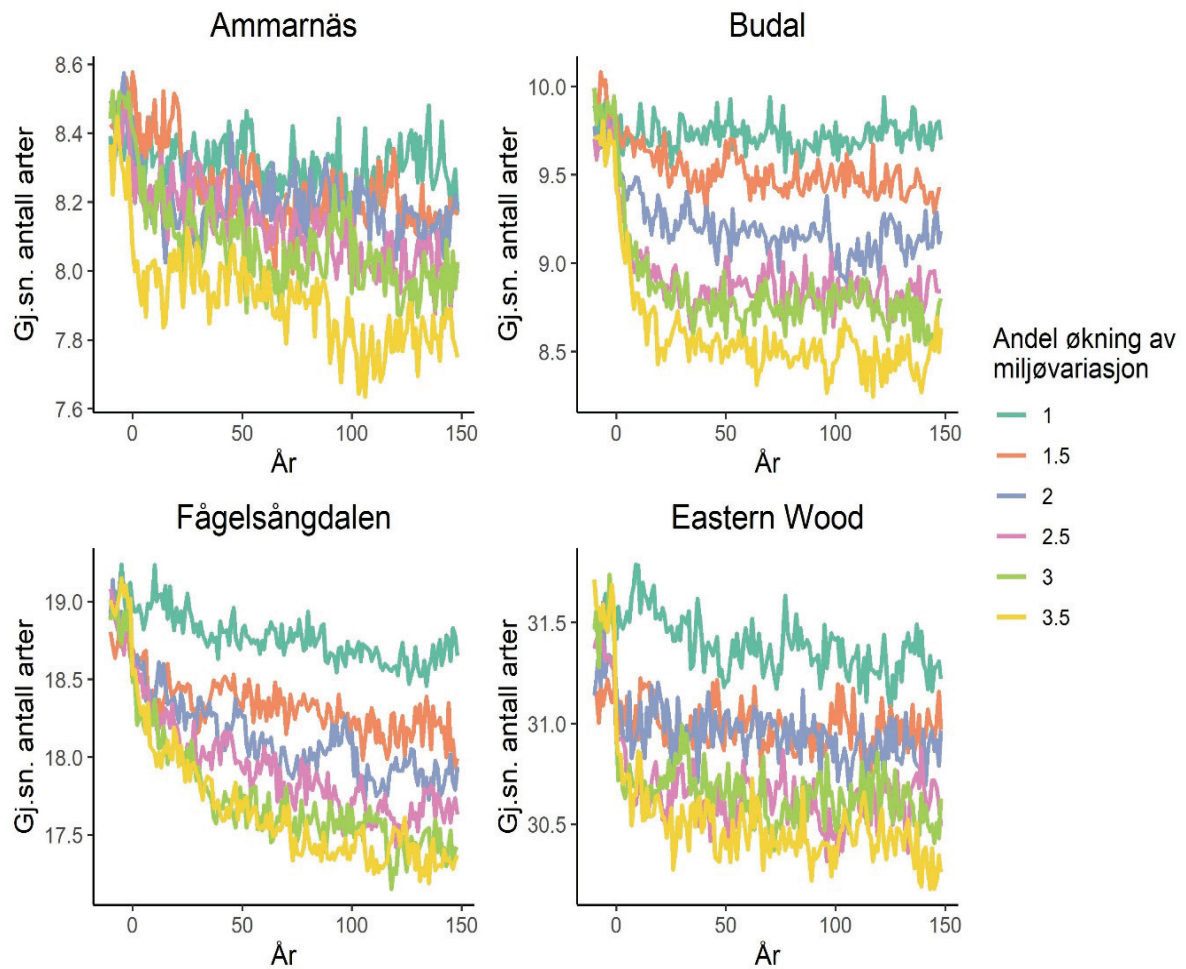


Fig. 3.3. Endring i det gjennomsnittlig antallet arter forventet til stede framover i tid som en funksjon av økning i miljøvariansen

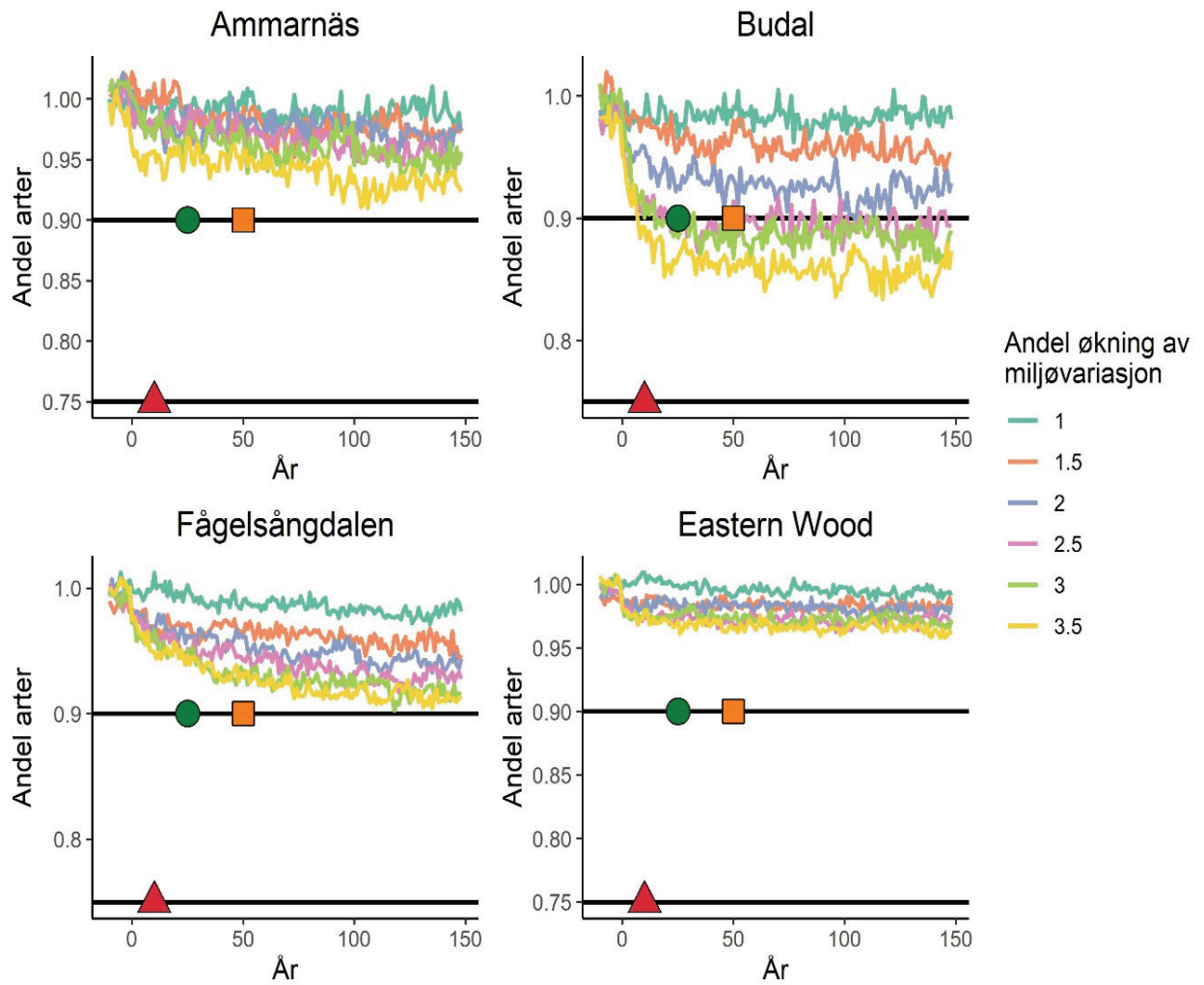


Fig. 3.4. Andelen av de arter som ble observert gjennom studieperioden som forventes til stede framover i tid som en funksjon av en økning i miljøvariansen. Trekant indikerer kritisk truet (CT), sirkel sterkt truet (EN) og firkant sårbart (VU (se Tabell 3.1 for definisjoner av de ulike risikokategoriene).

3.2 Oppsummering

Analysene av levedyktigheten til fire fuglesamfunn med lange tidsserier om samfunnstruktur, viste at den foreslåtte kategoriseringen av levedyktigheten til disse samfunnene (Tabell 3.1) gav en differensiert variasjon i graden av sårbarhet som samsvarte med grunnleggende økologiske betingelser i disse lokalitetene. Dette gjorde at disse forskjellene kunne tolkes i forhold til det relative bidraget av de ulike prosessene som påvirket samfunnsdynamikken i de ulike lokalitetene. I sin tur gjorde dette at konsekvensene av mulige inngrep (Fig. 3.2, 3.4) kunne forstås ut fra effekten av for eksempel variasjon i størrelsen på miljøstokastisiteten. Denne kategoriseringen gir derfor et objektivt mål for endringer i økologisk tilstand til samfunn.

Disse analysene krever tilgang på tidsserier av variasjonene i abundansen til de ulike artene som inngår i samfunnet. Dette forutsetter at samme lokaliteter takseres med en fast metodikk over flere år. Det er svært viktig å kartlegge hva som finnes av slike tidsserier gjennom initiativ som for eksempel Living Norway (<https://livingnorway.no/>). Dersom slik informasjon blir tilgjengelig fra ulike artsgrupper og økosystemer, kan man bestemme skranker på de nøkkelparameterene som inngår i disse beregningene. Dette innebærer at disse kriteriene kan anvendes uavhengig av artsgruppe og kan knyttes opp til flere pågående overvåkningsprogram (Åström et al. 2019, Åström et al. 2020). En viktig forutsetning for dette er at Sæther (2021) viste at det var klare begrensinger på variasjonsbredden i flere sentrale parametre selv om man inkluderer studier fra svært ulike artsgrupper og økosystem. Dette kan gjøre det mulig, spesielt i tilfeller hvor miljøsvingningene ikke er for store, å utføre slike levedyktighetsberegninger av samfunn basert på estimater av artsabundans-fordelinger som kun kommer fra ett enkelt eller noen få år.

En viktig egenskap ved denne tilnærmingen for å kvantifisere endringer i økologisk tilstand er at romlige og temporære prosesser kan vurderes innenfor det samme teoretiske rammeverket. Dette kan for eksempel benyttes til å beregne hvor store områder man trenger av ulike naturtyper for å beholde en andel av artene i en region innenfor et bestemt avgrenset område. På den måten kan mulige effekter av inngrep beregnes mer presist enn tilfellet er i dag. Dette kan danne grunnlag for mer presise spesifikasjoner av innholdet i miljøkonsekvensanalyser.

4 Betydningen av klimavariasjon for dynamikk og struktur av fuglesamfunn i norsk bjørkedominert løvskog

De forventede endringene i klima vil ha en stor påvirkning på det biologiske mangfoldet på kloden (Portner et al. 2021). I Norge har flere undersøkelser vist at dynamikk og utbredelse av mange, og til dels flere økonomisk viktige, arter er sterkt påvirket av både kortsiktige variasjoner i været og mer langsiktige klimaendringer (Sæther 1997, Stenseth et al. 2002, Sæther et al. 2004, Post and Pedersen 2008, Sundby and Nakken 2008, Hollowed and Sundby 2014, Gamelon et al. 2017). Flere studier viser at spesielt store endringer grunnet klima skjer i alpine områder (Byrkjedal and Kålås 2013, Lehikoinen et al. 2013, Lehikoinen et al. 2014, Lindström et al. 2015, Couet et al. 2022).

Så langt har fokuset for analyser av de økologiske konsekvensene av endringer i klima vært konsentrert rundt analyser av enkeltarter. Effektene på interaksjonen mellom arter og økosystemers struktur og dynamikk er langt dårligere forstått (Post et al. 2009, Myers-Smith et al. 2020, Portner et al. 2021). Stadig flere studier tyder på at slike effekter er mer omfattende, men også mer komplekse enn tidligere antatt (Post and Pedersen 2008, Elmendorf et al. 2012, Hansen et al. 2013). En viktig årsak til dette er at effektene på fåtallige arter kan være vanskelig å kvantifisere selv om slike arter utgjør viktige byggesteiner i de fleste økosystemer.

En annen utfordring i analyser av klimaeffekter er å påvise det korrekte tidsvinduet å inkludere i analysene. R-pakken *climwin* (Bailey and van de Pol 2016) var et stort fremskritt for muligheten til å identifisere de biologisk viktigste periodene for en art. *climwin* ble utviklet basert på en metode beskrevet av van de Pol et al. (2016). Her sammenlignes en null-modell uten noen klima-effekt med et utvalg av modeller som inkluderer alle potensielle relevante værvariabler og variasjon i lengden på tidsvinduet som betraktes. Den beste modellen velges ved hjelp av en modellseleksjons-tilnærming (Burnham and Anderson 2002) og rapporteres på en standardisert måte. Dette sikrer transparens i rapporteringen og bidrar til en objektiv vurdering av hvilke værvariabler og tidsperioder som forklarer den største og viktigste andelen av variasjonen i en klimasensitiv biologisk variabel.

Den temporære variasjonen i klima samvarierer over store områder (Herfindal et al. 2021b). Analyser av enkeltarter har vist at slike synkrone svingninger i klimaet kan generere synkronitet i svingninger i størrelsen av bestander som ofte er adskilt over store geografiske avstander (Hansen et al. 2020, Herfindal et al. 2021a). Slike synkrone variasjoner i bestandssvingninger kan øke sjansen for at en art blir redusert i antall eller til og med dør ut over store områder (Engen et al. 2002a). Variasjon i klima kan også ha en desynkroniserende effekt (Hansen et al. 2020, Herfindal et al. 2021a), slik at bestandssvingningene blir mindre korrelert i rommet. En viktig egenskap ved våre økosystemer er derfor å forstå i hvor stor grad de samvarierer geografisk og hvilke faktorer som påvirker graden av geografisk synkronitet.

Program for terrestrisk naturovervåking (TOV) ble etablert i 1990 for å overvåke utviklingen av markvegetasjon, epifytter og fauna i vanlige økosystemer i skog og lavereliggende

fjellområder. Formålet var å undersøke påvirkningen fra langtransportert forurensing, klimaendringer og eventuelt andre miljøfaktorer, og har gitt mange viktige resultater om tilstanden i norske økosystemer (Framstad et al. 2020a). TOV-områdene er plassert langs en nord-sør gradient i Norge hvor hekkebestanden for spurvefugler overvåkes stort sett i områder med bjørkeskog. Dette gir oss tilgang på unike tidsserier som gjør at vi kan analysere hvordan variasjon i klima påvirker dynamikken til enkeltarter og endringer i struktur av samfunn (Solbu et al. 2018, Framstad et al. 2020a, Framstad 2021, Sæther 2021). Her vil vi undersøke hvordan variasjonen i disse fuglesamfunnene innen en naturtype som dekker store deler av Norge er styrt av svingninger i ulike klimavariabler.

4.1 Beskrivelse av TOV-områdene

I disse analysene bruker vi data fra 7 TOV-I områder i bjørkeskog eller i høyereliggende skog hvor endringer i økosystemene har vært sammenhengende undersøkt over tid (se Framstad (2020a) for en oppsummering av aktiviteten og en nærmere beskrivelse av studieområdene).

Overvåkingsområdet i **Lund (Lu)** er sentrert omkring Førlandsvatnet og Kjørmotjønnan i Lund kommune, Rogaland (58°33'N, 6°26'Ø). Området har stor variasjon i naturtyper fra varmekjære skogtyper til skrinne bjørke- og furuskoger. Heiene domineres av røsslyng og er over store områder under rask tilgroing med bjørk, men deler av heiområdene er nå under restaurering med beite og brenning.

Solhomfjell (So) ligger i Gjerstad kommune (sørøstlig del), Aust-Agder, og i Nissedal kommune (nordvestlig del), Telemark (58°57'N, 8°50'Ø). Området består hovedsakelig av hei og skog, og ligger fra ca. 300 til 650 moh. Heihabitatene domineres av fjell i dagen, røsslynghei og fattige fastmattemyrer. Skogen er variert, men domineres av fattig, åpen furuskog og granskog, stort sett kalkfattige utforminger. Området ligger i hovedsak i sør- og mellomboreal vegetasjonssoner og avviker derfor fra de andre studieområdene gjennom lite innslag av bjørkeskog.

Møsvatn (Mø) er lokalisert i den sørlige delen av Møsvatn-Austfjell landskapsvernområdet i Tinn kommune, Vestfold og Telemark (59°51'N, 8°18'Ø). Området består av nordboreal bjørkeskog og lavalpin hei, og ligger fra ca. 950 til 1200 moh. Bjørk danner skoggrensa, og her er innslag av både fattige og rike vegetasjonstyper.

Gutulia (Gu) ligger i Gutulia nasjonalpark, øst for den sørlige delen av Femunden i Engerdal kommune, Innlandet (62°01'N, 12°10'Ø). Området består av nordboreal skog (mest bjørk og furu) og lavalpin hei, og ligger fra ca. 600 til 1000 moh. Skoggrensa ligger mellom 800 og 900 moh.

Åmotsdalen (Åm) er sentrert omkring midtre deler av Åmotsdalen (Dovre-fjell) i Oppdal kommune, Trøndelag (62°28'N, 9°25'Ø). Området består av nordboreal bjørkeskog og lavalpin hei, fra ca. 650 til 1200 moh.

Børgefjell (Bø) ligger omkring Viermadalen innenfor Børgefjell nasjonalpark, Røyrvik kommune, Trøndelag (65°04'N, 13°49'Ø). Området består av nordboreal skog (bjørk og gran) og lavalpin hei, fra ca. 450 til 1000 moh. Bjørk danner skoggrensa.

Dividalen (Di) er sentrert omkring midtre deler av Dividalen innenfor Øvre Dividal nasjonalpark, Målselv kommune, Troms og Finnmark (68°43'N, 19°47'Ø). Området består hovedsakelig av nordboreal bjørkeskog og lavalpin hei, og hoveddelen av arealene ligger mellom 300 og 1400 moh med tregrense omkring 600 moh dannet av bjørk.

I hver av disse 7 TOV-I områdene ble opptelling av fugl (taksering) foretatt på 200 tellepunkt. Disse punktene ble vanligvis lagt ut med 200–300 m avstand, men avstanden kunne for enkelte tellepunkt være kortere enn 200 m. Alle tellepunktene for en tellerute ble taksert av samme person og på samme dag. Takseringene ble i stor grad basert på identifisering av fugler ved hjelp av sang og varsellyder, noe som krevde at feltpersonellet måtte ha normal hørsel og god kompetanse og erfaring med denne type fugletaksering. Som standard ble punktene hvert år taksert omtrent på samme dato (± 5 dager) og til samme tid på døgnet (± 30 min.). Takseringene ble utført fortrinnsvis innenfor tidsrommet fra ca. kl. 04.00 til ca. kl. 10.00, slik at den inkluderte perioden hvor spurvefuglene er mest sangaktive. For nærmere beskrivelse av feltprosedyrer, se Framstad et al. (2020b).

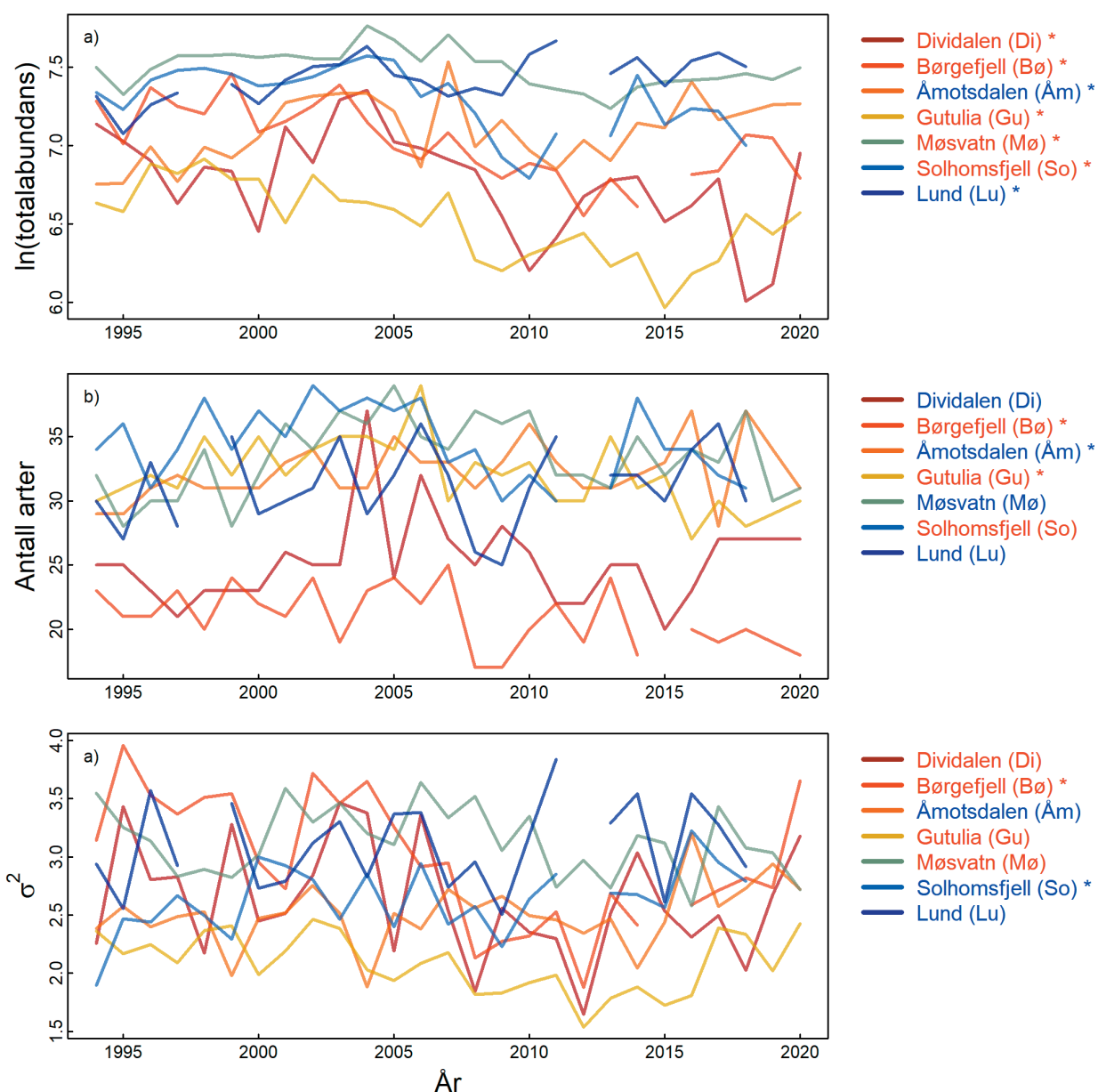


Fig. 4.1. Variasjon i totalabundans, antall observerte arter til stede og variansen i log abundansfordelingen σ^2 for spurvefugl i de sju studieområdene i TOV-programmet. Lav σ^2 gir liten likhet i fordelingen av abundans mellom artene. Rød og blå tekst viser om trenden er negativ eller positiv for studieperioden, der stjerne indikerer signifikant ($P < 0.05$) trend. Områdene er sortert fra nord (Dividalen) til sør (Lund).

4.2 Endringer i strukturen av fuglesamfunnene over tid

Alle de tre parameterene som karakteriserer strukturen i fuglesamfunnene (totalabundans, likheten i abundansfordelingen til artene, σ^2 , og det forventede antall arter i samfunnet), viste stor variasjon mellom år (Fig 4.1). I noen av områdene (f.eks. Gutulia) ser det også ut til å være en nedadgående trend over tid i den totale abundansen av individer i samfunnet.

Det var stor grad av samvariasjon mellom de ulike parameterne som beskriver fuglesamfunnenes struktur. I år med mange individer til stede var det i de fleste av samfunnene flere arter til stede (Fig. 4.2a) og større variasjon mellom artene i abundans (Fig. 4.2b). Den sterkeste effekten ble funnet i samfunn med høyest totalabundans. Disse sammenhengene gjør at formen på artsabundans-fordelingen endrer seg med antall arter til stede i samfunnet (Fig. 4.2c). En konsekvens av dette er at estimatet for artsdiversitet enten uttrykt ved σ^2 eller antall arter viste stor variasjon mellom år.

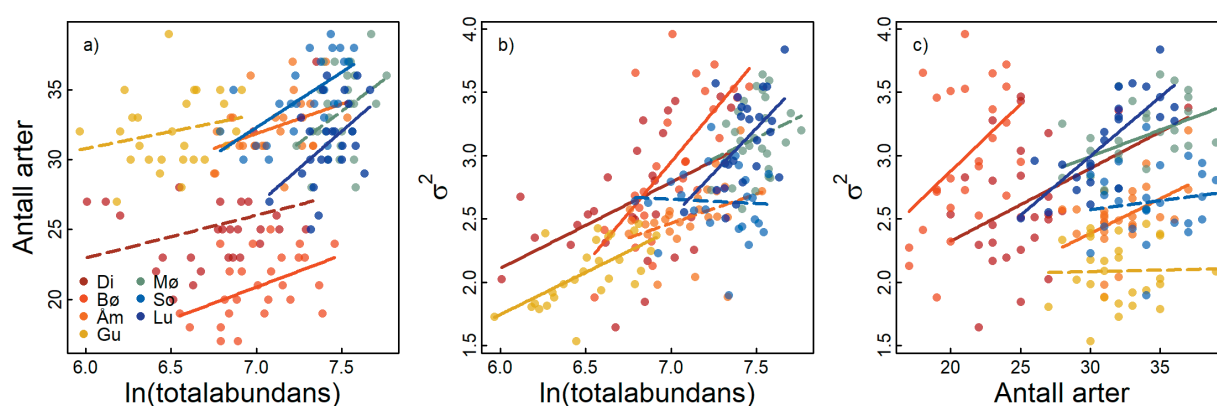


Fig. 4.2, Sammenhengen over tid mellom a) totalabundans (logaritmisk skala) og observert antall arter til stede, b) totalabundans og variansen i artsabundans-fordelingen σ^2 (logaritmisk skala), og c) antall arter til stede og σ^2 . Forkortelser av områdenavn er gitt i Fig. 4.1.

4.3 Regulering av totalabundansen i samfunnene

En forutsetning i mange modeller for dynamikken over tid i samfunn som for eksempel beskrevet i likn. 2.2 og 2.3 er at det eksisterer en likevekt som totalabundansen til samfunnet svinger rundt. Dette krever en feedback-mekanisme som begrenser endringer i totalabundansen. Tilsvarende som analyser av tetthetsavhengighet i dynamikken til enkeltarter (Royama 1992), innebærer dette at år med stor totalabundans stort sett blir etterfulgt av en nedgang året etter, mens totalabundansen gjerne øker etter år med få individer til stede.

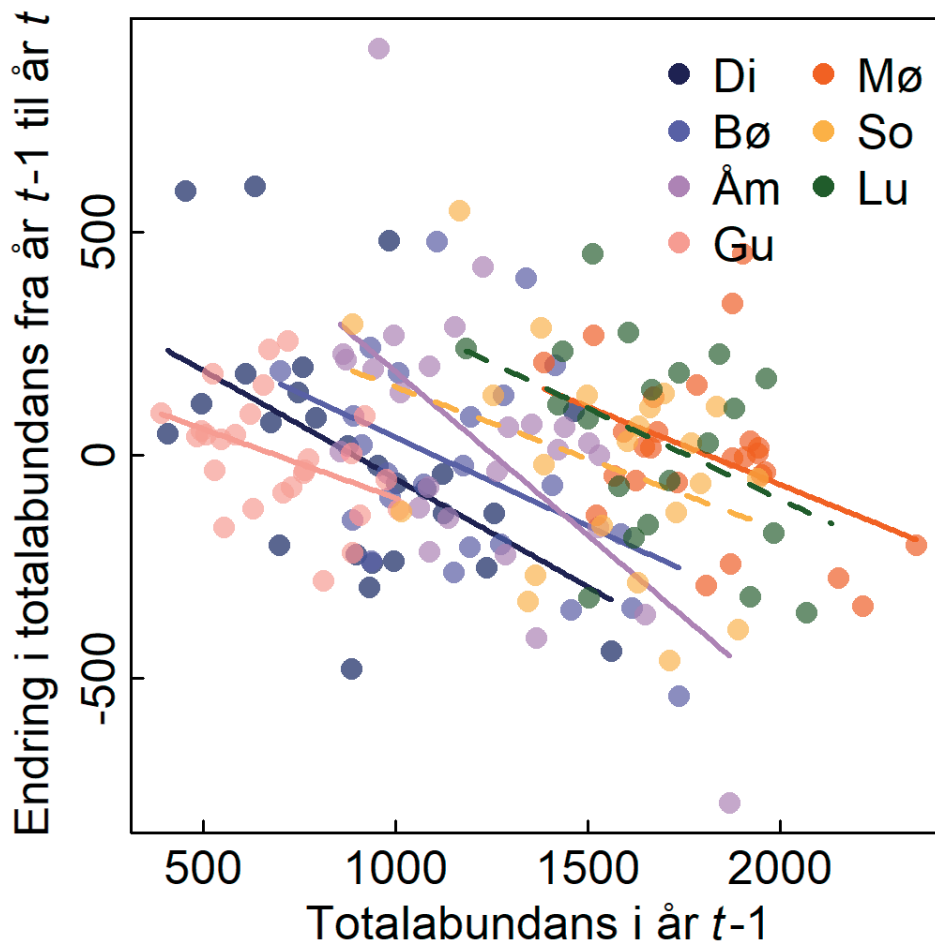


Fig. 4.3 Endringen i totalabundans innen et samfunn fra ett år til det neste i forhold til totalabundansen inneværende år. Forkortelsene av områdenavn er gitt i Fig. 4.1.

En slik forventet negativ effekt av totalabundansen inneværende år på endringen i det totale antallet individer til neste år ble funnet i alle samfunnene (Fig. 4.3, $P < 0.05$ for alle områdene bortsett fra Solhomfjell ($P = 0.088$) og Lund ($P = 0.076$)). Dette viser at det eksisterer negative feedback-mekanismer i norske fuglesamfunn som regulerer det totale antall individ man finner innen et avgrenset område.

På artsnivå var det også en negativ tetthetseffekt på antall individ. Styrken på denne totale tetthetsavhengigheten tenderte til å være sterkere blant de mer vanlige artene i samfunnet enn blant de sjeldne (Fig. 4.4). Dette tyder på at stokastiske variasjoner som skyldes demografisk eller miljøstokastisitet hadde størst innflytelse på dynamikken til relativt sjeldne arter mens bestandssvingningene til mer dominante arter var i større grad styrt av tetthetsavhengige mekanismer.

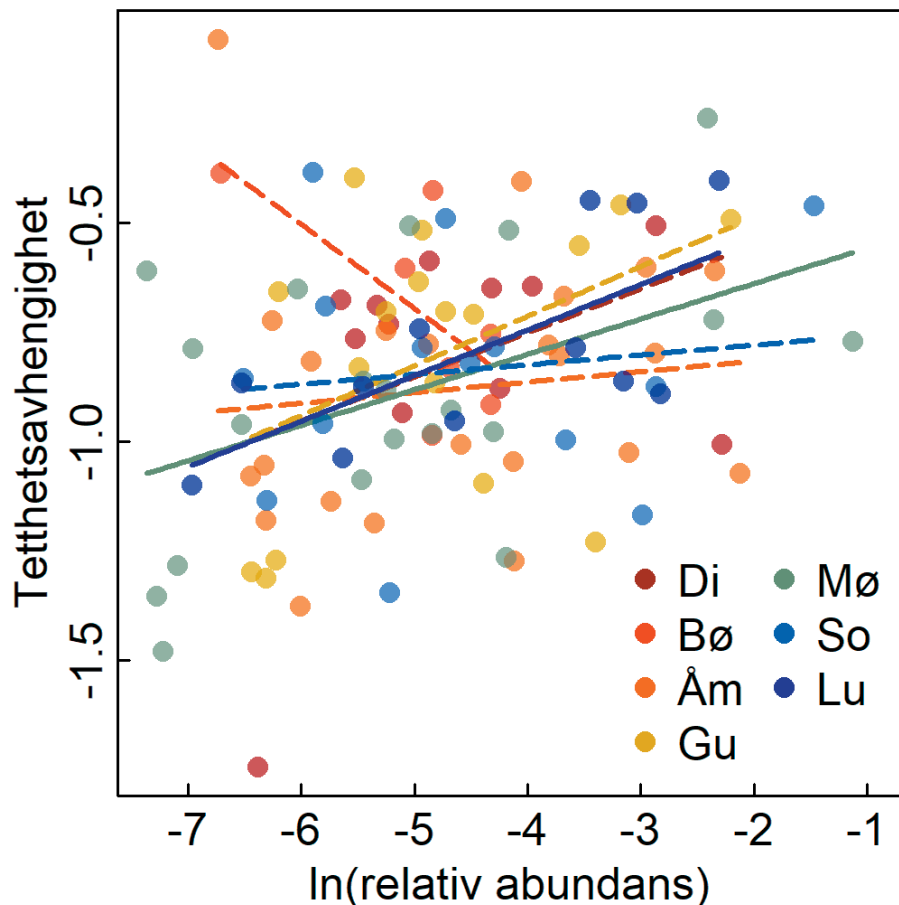


Fig. 4.4. Sammenhengen mellom styrken på tetthetsavhengigheten og artens (log-) relative abundans i samfunnet. De mest dominante artene befinner seg til høyre på X-aksen. For forklaring av område-symboler, se Fig. 4.1.

4.4 Hvordan påvirker klima den temporære variasjonen i strukturen av fuglesamfunn?

Etter å ha tatt hensyn til effekten av årsvariasjoner i totalabundansen (Fig. 4.3), viste våre analyser at også klimaet påvirker samfunnsdynamikken. Dette framkom gjennom at årsvariasjonene i strukturen til de ulike samfunnene ble relatert til været om sommeren både *inneværende* (april-juni) og *foregående* (april-juli) år. Årsaken til at to år ble inkludert i analysene er at bestandsdynamikken til spurvefugler er sterkt påvirket av rekruttering av nye individer til bestanden, enten direkte gjennom ungeproduksjonen eller overlevelsen av ungfugler det første året etter fødsel (Sæther et al. 2016). Ofte er også rekrutteringen positivt korrelert med årsvariasjonen i voksenoverlevelsen. Dette gjør at år med stor overlevelse også har stor produksjon av nye rekrutter (Sæther et al. 2002). En slik samvariasjon kan gi store forskjeller mellom år i bestandsendring hos denne type arter (Sæther et al. 2004).

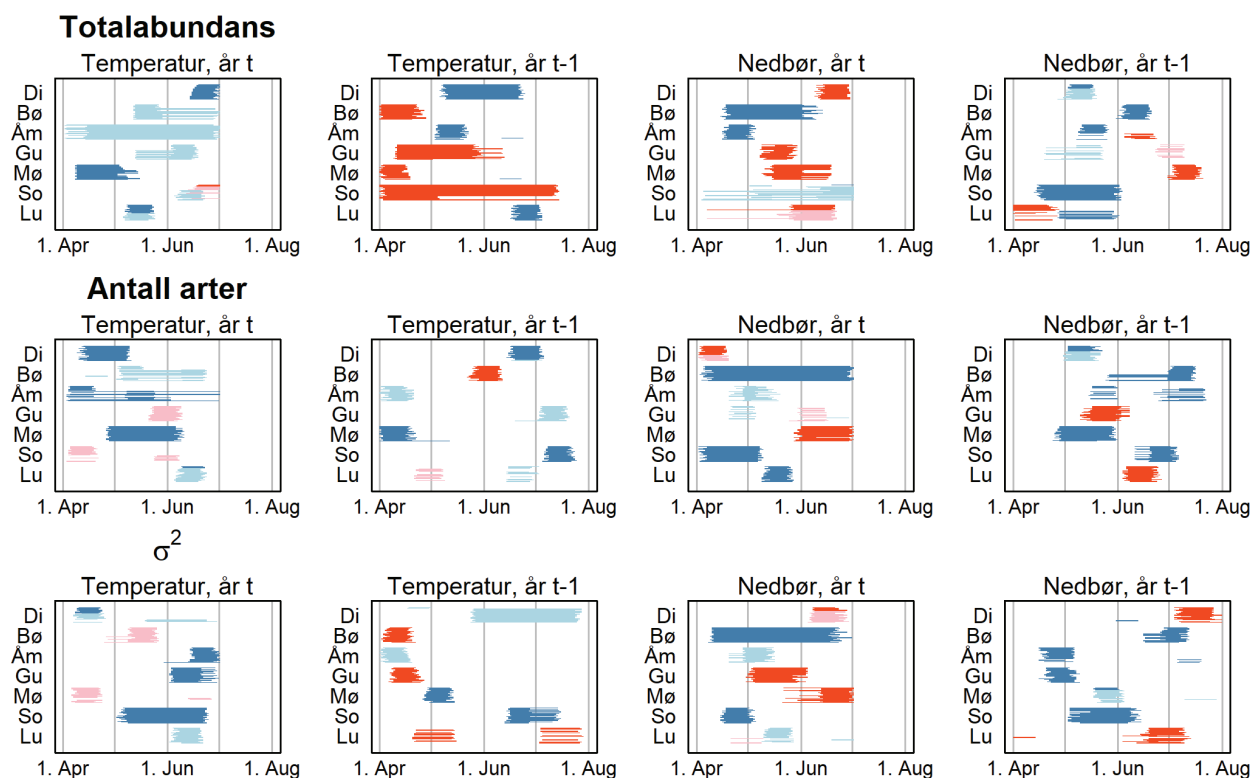


Fig. 4.5. Bidraget av temperatur og nedbør i ulike tidsvinduer inneværende t og i foregående år $t-1$ til variasjonen i totalabundansen, antall arter og i variansen i artsabundansfordelingen i de ulike fuglesamfunnene. X-aksen viser startdato og sluttdato for intervallet med de 20 tidsvinduene med høyest forklaringssevne. Blå farge angir positiv sammenheng og rød en negativ. Kraftig farge indikerer signifikante ($P < 0.05$) sammenhenger. Områdene er plasser fra nord til sør. For områdeforkortelser, se Fig. 4.1.

I alle områdene var det en signifikant effekt av temperatur eller nedbør i år t eller $t-1$ på alle de tre målene for samfunnsstruktur (Fig. 4.5-4.8). Dette viser at strukturen av fuglesamfunn var sterkt påvirket av været. Et gjennomgående mønster er at retningen på effektene av de ulike variablene i et gitt samfunn (område) var like gjennom hele hekkesesongen (Fig. 4.6-4.8), noe som indikerer at disse sammenhengene er en følge av den generelle værtypen et gitt år. Imidlertid var det stor variasjon mellom områdene i hvilken værvariabel som hadde størst påvirkning på strukturen av disse fuglesamfunnene.

Temperaturen i år t hadde generelt en positiv effekt på flere av parameterne som karakteriserer strukturen av fuglesamfunn (Fig. 4.5). I år med en varm forsommer ble det generelt talt flere individer (Fig. 4.6) og funnet flere arter (Fig. 4.8) enn i kalde år. Det ble også funnet en signifikant *negativ* effekt på totalabundansen av en varm forsommer i år $t-1$ i fire områder (Fig. 4.5, 4.6). En slik forsinkelseeffekt ble også funnet på variansen i artsabundansfordelingen (Fig. 4.5, 4.8). I to av områdene ble det funnet at noen arter ble relativt vanligere (stor σ^2) etter en foregående varm sommer, mens i tre områder ble abundansen av artene mer lik etter en slik sommer (Fig. 4.5).

Det ble funnet store forskjeller mellom områdene i effekten av nedbør (Fig. 4.5-4.8). I 5 av områdene var det en signifikant sammenheng mellom totalabundansen og sommernedbør i år t (positiv i to og negativ i tre områder). I de to sørligste områdene var kun effekten på totalabundansen av nedbør i år $t-1$ signifikant (Fig. 4.5, 4.6). På samme måten hadde nedbør en effekt på antall arter (Fig. 4.5), men den forsinkede effekten var gjennomgående sterkere enn effekten av nedbøren inneværende år. Styrken på denne effekten varierte også mer gjennom sesongen (Fig. 4.8). Variasjon i nedbør påvirket også variansen i σ^2 (Fig. 4.5, 4.7). Dette viser at ikke bare det absolutte antallet av arter, men også fordelingen av abundansen mellom artene er væravhengig i disse fuglesamfunnene.

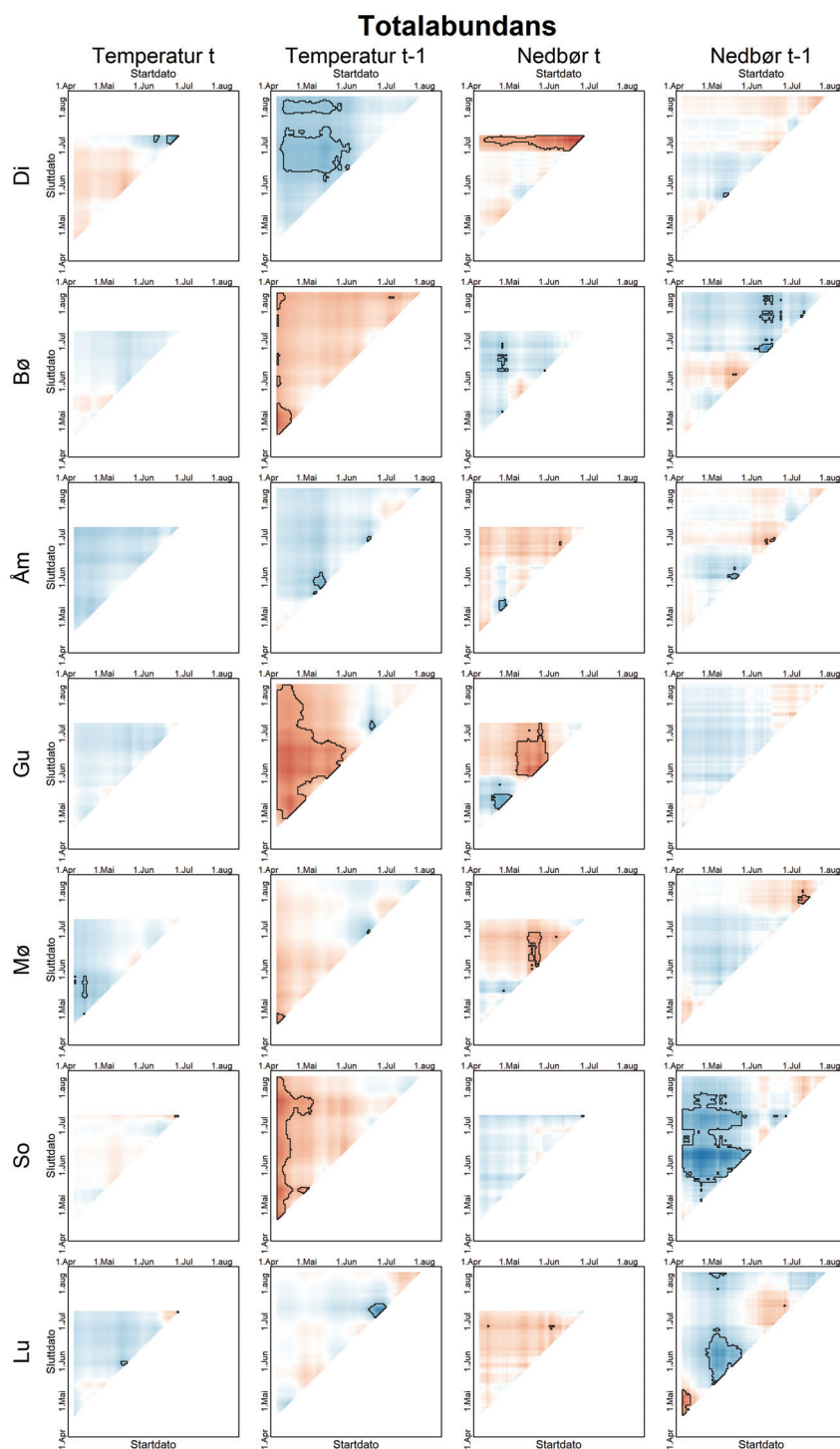


Fig. 4.6. Bidraget av temperatur og nedbør i ulike tidsvinduer inneværende t og i foregående år t-1 til variasjonen i totalabundansen i de ulike fuglesamfunnene. X-aksen viser startdato og y-aksen viser sluttdato for intervallet. Blå farge angir positiv sammenheng og rød en negativ. Kraftig farge indikerer kraftigere effekt, og området innenfor polygonet er signifikante ($P < 0.05$). Områdene er plasser fra nord til sør. For forkortelser, se Fig. 4.1.

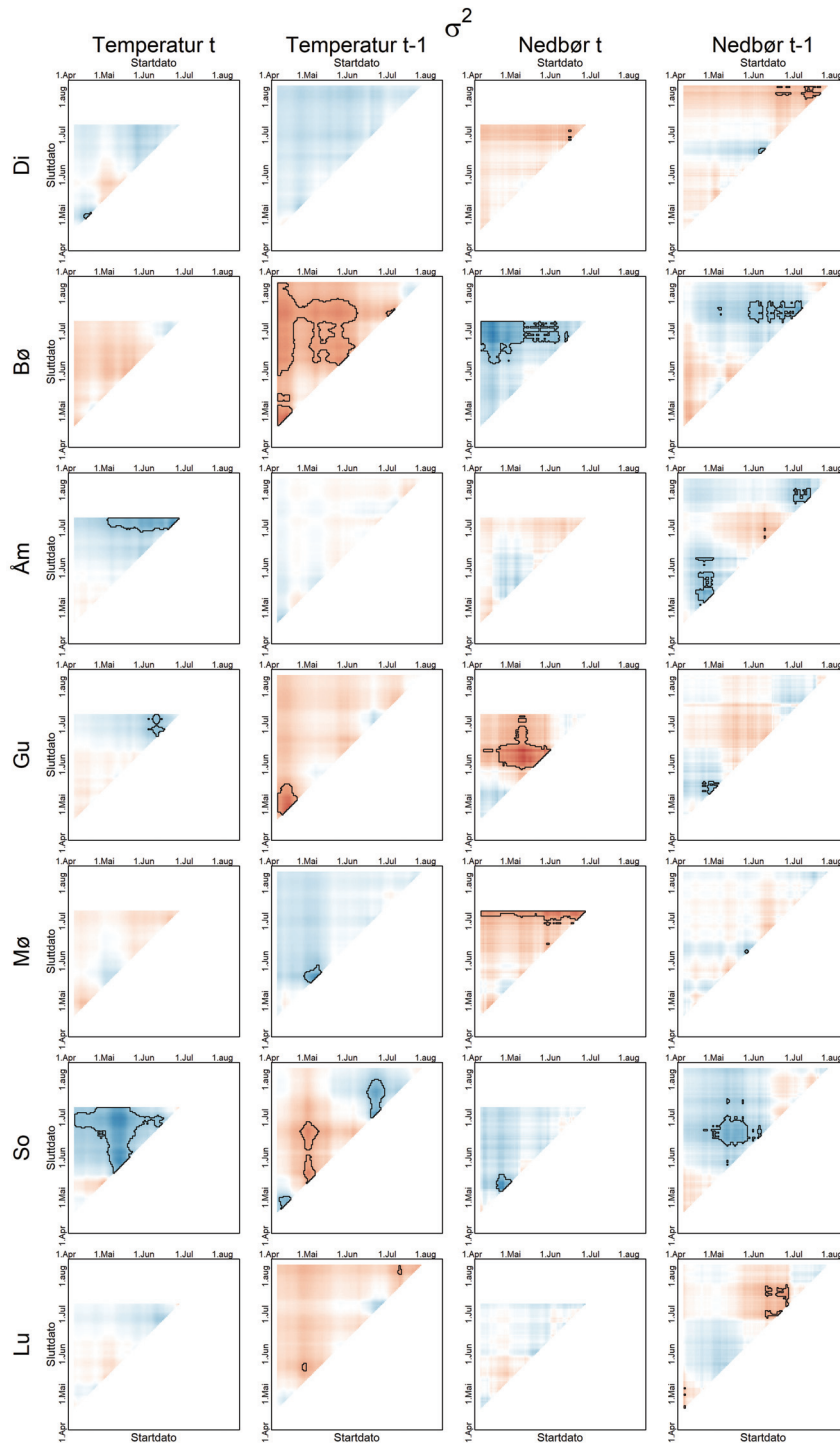


Fig. 4.7. Bidraget av temperatur og nedbør i ulike tidsvinduer inneværende t og i foregående år $t-1$ til variasjonen i variansen i $\ln(\text{abundans})$ i de sju fuglesamfunnene. X-aksen viser startdato og y-aksen viser sluttdato for intervallet. Blå farge angir positiv sammenheng og rød en negativ. Kraftig farge indikerer kraftigere effekt, og området innenfor polygonet er signifikante ($P < 0.05$). Områdene er plasser fra nord til sør. For forkortelser, se Fig. 4.1.

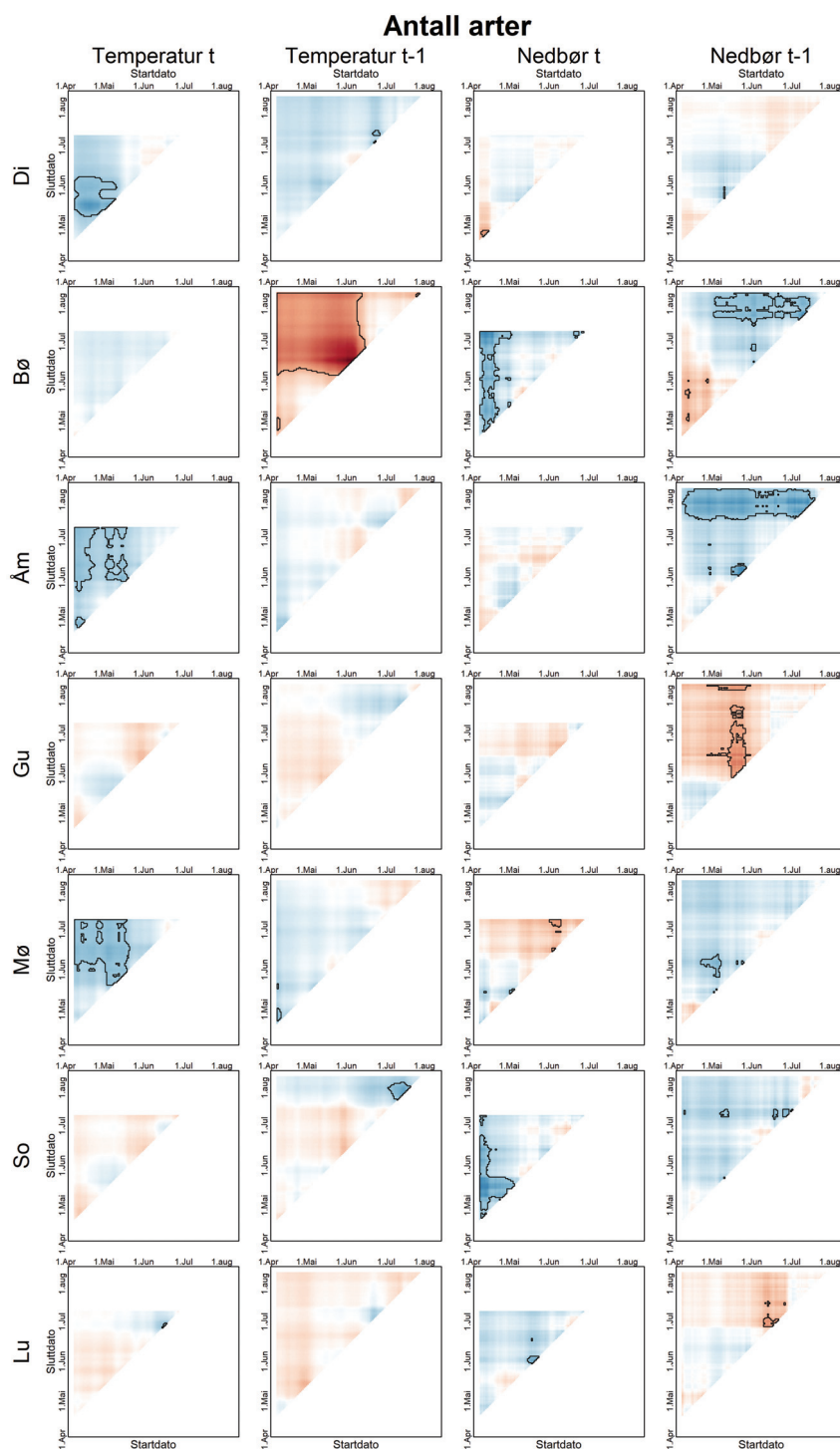


Fig. 4.8. Bidraget av temperatur og nedbør i ulike tidsvinduer inneværende t og i foregående år t-1 til variasjonen i antall arter i de ulike fuglesamfunnene. X-aksen viser startdato og y-aksen viser sluttdato for intervallet. Blå farge angir positiv sammenheng og rød en negativ. Kraftig farge indikerer kraftigere effekt, og området innenfor polygonet er signifikante ($P < 0.05$). Områdene er plassert fra nord til sør. For forkortelser, se Fig. 4.1.

4.5 Analyse av enkeltarter

For å kunne forutsi hvordan et artssamfunn endrer seg over kort eller lang tidshorisont må vi ha kunnskap om hvordan ulike arter er påvirket av miljøvariasjon som vær og klima, og i hvilken grad dette varierer mellom områder. Det kan være stor variasjon mellom fuglearter i hvor mye, og i hvilken retning de er påvirket av for eksempel nedbør eller temperatur gjennom hekkesesongen, om det er forholdene tidlig eller sent i hekkesesongen som er viktig, og i hvilken grad det er forsenkede effekter fra forrige år på årets bestand.

For å undersøke dette ble det analysert arts-spesifikke klimavinduanalyser for hvert av de sju områdene, på samme måte som for analysene av strukturen til artssamfunnene. Dette ble gjort etter å ha tatt hensyn til tetthetseffekt i dynamikken til hver art i de sju områdene (Fig. 4.4), og for effekt av klima i år t og år $t-1$ på bestandsveksten i år t . For hver art hentet vi ut statistiske mål på forklaringsevnen til det klimavinduet som best forklarte bestandsvekst i hvert av områdene. Denne måten tar hensyn til at arter er påvirket av klima på ulik tid av sommeren, og på ulik måte. De artsspesifikke resultatene er vist i Vedlegg 1.

Det var stor forskjell mellom arter i hvor stor grad de var påvirket av klima, om de var mest påvirket av temperatur eller nedbør, og om klima i år t var viktigere enn i år $t-1$ (Vedlegg 1). Den samme arten kunne ha motsatt effekt av en klimavariabel i ulike områder, noe som viser at det er viktig å overvåke artssamfunn i flere områder, og at det er vanskelig å overføre kunnskap fra ett området til andre områder.

Det var ingen klar sammenheng mellom styrken på klimaeffekten hos en art, målt som r^2 av den viktigste klimavariabelen, og hvor vanlig arten var i et område (i hvilken grad den dominerte i artssamfunnet, $P > 0.05$ for alle områder). Det betyr at klima har like stor påvirkning på dynamikken til vanlige arter som til de mer sjeldne artene.

4.6 Variasjon i klimaeffekter mellom områder

Analyser av fennoskandiske fuglesamfunn har vist at effekten av klimavariasjon på dynamikk og utbredelse varierer mellom ulike artsgrupper og naturtyper (Lehikoinen et al. 2014, Lindström et al. 2015, Mason et al. 2019, Morrison et al. 2021, Couet et al. 2022). Vi splittet klimaeffekten opp i temperatur og nedbør i år t og $t-1$ (Fig. 4.5-4.8). Deretter brukte vi en lineær miksa modell for å finne hvilken miljøvariabel som jamt over best forklarte klimaeffekten på strukturen til fuglesamfunnene. En multippel lineær miksa modell gav støtte for en positiv effekt av primærproduksjon, det vil si at klimaeffekten på artsdynamikken i fuglesamfunn var sterkere jo høyere primærproduksjon et område hadde (Fig. 4.9a). Videre var effekten av nedbør sterkere enn temperatur for de fleste arter og i de fleste områder (Fig. 4.9b). Det var ingen tydelig forskjell mellom effekten av været i år t og år $t-1$, hverken for nedbør eller temperatur (Fig. 4.9b). Variasjon i nedbør over tid er under norske forhold lite synkronisert over store avstander, sammenlignet med temperatur (Herfindal et al. 2021b). Dette kan bety at endringer i strukturen til disse fuglesamfunnene i liten grad vil være romlig synkronisert over tid.

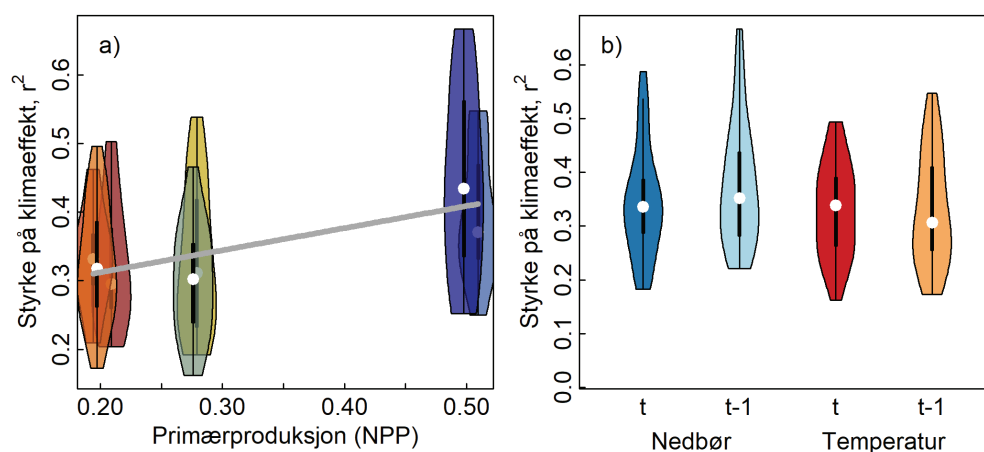


Fig. 4.9. Andelen av variansen i den relative bestandsendringen til en art (etter at tetthetsavhengigheten er tatt hensyn til) som er forklart av den viktigste klimavariabelen i forhold til primærproduksjon (a) og gjennomsnittlig nedbør og temperatur inneværende år t og foregående år $t-1$ på lokaliteten.

Modellen gav imidlertid støtte for at effekten av nedbør var sterkere i mer produktive områder, mens dette ikke var like tydelig for temperatur. I tillegg hadde produktive områder en sterkere effekt av klima i år $t-1$. Dette viser komplekse sammenhenger mellom klima, områdets egenskaper, og hvordan artene er påvirket av miljøvariasjon.

4.7 Oppsummering og konklusjon

Våre analyser viser at det er stor variasjon over tid i strukturen til norske fuglesamfunn. Denne variasjonen er forårsaket av både tetthetsavhengige feedback-mekanismer og stokastiske variasjoner i klima. *Det er derfor svært viktig å etablere og opprettholde overvåking, kartlegging og undersøkelser av mange artsgrupper i flere områder som gir tidsserier over endringer i samfunnsstruktur innenfor ulike naturtyper og økosystem.*

Våre resultater viser følgende:

1. Å beskrive strukturen til klimafølsomme samfunn som disse fuglesamfunnene bare ut fra observasjoner ett enkelt år kan gi feilaktige konklusjoner (Fig. 4.1).
2. Antall arter som observeres et bestemt år er en følge av egenskaper til et samfunn (f.eks, totalabundansen) som kan variere mye mellom år (Fig. 4.1). Data som gjør det mulig å estimere formen artsabundansfordelingen vil derfor bedre karakterisere egenskapene til et samfunn i forhold til rene artslistor som sier bare noe om forekomsten av en art på et gitt tidspunkt. Den store graden av samvariasjon mellom parametre som beskriver strukturen til samfunn (Fig. 4.2) gjør at abundans-data spesielt over tid vil være vesentlig for å kunne forutsi framtidige endringer i samfunnsstruktur for eksempel som følge av ulike menneskelige inngrep.

3. Endringer i klima vil endre strukturen av norske fuglesamfunn. De store geografiske forskjellene i effekten av ulike klimavariabler (Fig. 4.5-4.8) gjør at disse strukturelle endringene vil skje ulikt i forskjellige deler i landet (Fig. 4.9). Dette betyr at overvåkning av klimaeffektene på norske økosystemer må være landsdekkende.

En konsekvens av disse resultatene er at de forventede endringene i klima vil med stor sannsynlighet endre strukturen av høyereliggende norske fuglesamfunn og dermed påvirke økosystemenes dynamikk og egenskaper. Hvordan artssamfunnet vil bli påvirket av dette kan analyseres gjennom rammeverket beskrevet i kap 2 og 3, men dette vil kreve omfattende analyser basert på effektene på de ulike varianskomponentene som inngår i disse dynamiske modellene. En viktig utfordring vil for eksempel være å skille ut effektene av klimastøy som påvirker alle artene likt fra de artsspesifikke effektene av klimavariasjonen.

5 Prediksjon av forekomst av fuglearter fra fjernmålingsdata

5.1 Kort om fjernmåling i økologisk forskning

Fjernmåling er ingen ny teknologi. Flyfoto har en over 100-år gammel historie, og AVHRR-sensorene som produserer de mye brukte GIMMS-datasettene, ble satt i drift på geostasjonære satellitter i oktober 1978, men anvendbare data ble tilgjengelige noen år senere (Tucker et al. 1986). Det tok likevel tid før data fra disse satellittene ble anvendt i økologisk forskning, og da i hovedsak for å beskrive ulike karakteristikk ved vegetasjonen, slik som primærproduksjon, fotosyntetisk aktivitet, andel vegetativt dekke, og hovedklasser av ulike plantetyper slik som gress, løvtrær og bartrær (Myneni et al. 1995). Sensorer med høyere romlig oppløsning, og da spesielt Landsat-TM- og SPOT-programmene gav mulighet for detaljert vegetasjonskartlegging og overvåking (f.eks.



Duer utstyrt med analoge kamera ble brukt til fjernmåling så tidlig som 1907. CC BY-SA: Hans Adler

Tømmervik et al. 2003). Etter hvert som VHF- og senere GPS-data gav informasjon om dyrs områdebruk ble fjernmålingsdata også en viktig datakilde for zoologisk økologisk forskning (Pettorelli et al. 2014). Samtidig ble det klart at ulike vegetasjonsindekser kunne gi svært relevant informasjon om dyrs ressurser og deres livshistorietrekk og dynamikk (Herfindal et al. 2006, Pettorelli et al. 2011). Dette var mulig fordi det fantes gode individbaserte data om dyrs livshistorietrekk, eller gode overvåkingsprogrammer for bestander av for eksempel hjortevilt. Det er altså kombinasjonen av fjernmålingsdata med gode økologiske data som har gitt de store merverdiene av fjernmåling i økologisk forskning. Dette illustreres veldig godt i en nylig artikkel i Science (Pennisi 2021) som utforsker de mulighetene som moderne fjernmålingsteknologi gir innen biodiversitetsforskning. Det ligger et svært stort feltarbeid bak med tanke på kalibrering av målinger, feltregistrering av ulike artsgrupper og verifisering og kvalitetskontrollering av ulike typer estimat for biodiversitet og naturtypeegenskaper. Og selv etter et såpass omfattende arbeid sitter en stort sett igjen med indekser for mangfold av fotosyntetiserende organismer. I hvilken grad fjernmåling kan predikere mangfold av andre artsgrupper utover de storskala (kontinentale eller globale) mønster som er kjent for eksempel gjennom forholdet mellom produktivitet og antall arter (f. eks. Rosenzweig 1995), er betydelig mer usikkert.

5.2 Datakilder brukt i analyser av artsforekomster

5.2.1 Vegetasjonstype

SatVeg er et raster-data som dekker norske landområder. Metodikk og bakgrunnsdata er beskrevet i Johansen (2009). Områder er klassifisert til 25 vegetasjonstyper eller arealdekkeklasser. Produktet er basert på bilder fra Landsat TM og ETM+-satellittene som har en romlig oppløsning på 30x30m², og hvert opptak dekker 185*185km². Landsat-

satellitene er ikke geostasjonære, og vil derfor levere færre opptak enn for eksempel MODIS-satellittene. Grunnet kravet om skyfrie opptak i plantenes vekstsesong, vil det være brukt opptak fra flere år for å dekke hele Norge. SatVeg baserer seg på 145 opptak fra perioden 1988-2006 (Johansen 2009). De nyeste data er altså allerede mer enn 15 år gamle, og det vil variere mellom områder i hvilken grad kartet representerer nåværende vegetasjonstype.

SatVeg er verifisert med bakke-data og har rimelig høy kvalitet, det vil si at en liten andel piksler har fått feil vegetasjonstype. Det er imidlertid en del utfordringer i svært bratt terreng, der det kan være vanskelig å skille ut skygge fra for eksempel vann/sjø. Dette er spesifisert til egen klasse i SatVeg.

Til vårt formål var den tematiske oppløsningen på 25 klasser for høy, og vi valgte å slå sammen en del klasser (se Tabell 5.1).

Tabell 5.1. Reklassifisering av det 25 vegetasjonsklassene i SatVeg, og fordeling av de nye klassene i studieområdet (Midt-Norge = Trøndelag og Møre og Romsdal), og i Norge.

Ny klasse	Opphavlige klasser	Areal (km ²) Midt- Norge	% av Midt- Norge	% av Norge
Barskog	Barskog, tett tresjikt; Barskog og blandingsskog – åpent tresjikt; Lavrik furuskog	11362	20.2	20.9
Rik lauvskog og edellauvskog	Lågurtskog og edellauvskog; Høgstaude- og storbregnelauvskog	5355	9.5	8.0
Bjørkeskog, fjellbjørkeskog	Blåbær- og småbregnebjørkeskog; Kreklingbjørkeskog; Lavrik bjørkeskog	5695	10.1	10.3
Myr og våtmark	Tuemyr og lågvokst fastmattemyr; Høgvokst mattemyr (Høgstarrmyr); Blautmyr og åpen sumpvegetasjon	5441	9.7	5.7
Områder uten vegetasjon, ikke snø og is	Eksponerte rabber, blokkmark, bart fjell	2110	3.7	5.3
Alpin rabbevegetasjon og fattig vegetasjon	Gras- og frytlerabb; Lyngrik rabb; Lavhei	5233	9.3	9.4
Snøleier, rik fjellvegetasjon	Lyngrik leside; Lynghei og frisk rishei (lavland og fjell); Urterik eng (lavland og fjell); Gras- og musesnøleie; Ekstremsnøleier	14958	26.6	28.7
Bre og snø	Bre og snø	804	1.4	2.4
Vann	Vann	2564	4.6	5.1
Dyrka mark	Dyrka mark	1950	3.5	2.5
Andre områder	By og tettsted; Skyggeområder og andre restområder	829	1.5	1,7

5.2.2 Skog-økologisk grunnkart

Bakgrunnen for etableringen av et skogøkologisk grunnkart, metodikken og datakildene er beskrevet i Ørka et al. (2019). Vi vil her kun gi et kort sammendrag av dette datasettet.

SØG baserer seg på flere fjernmålingskilder for å frembringe økologisk informasjon om skogøkosystemet. Skog blir avgrenset med data fra AR5 kombinert med Sentinel-2 data fra Copernicus-programmet for fjernmåling. På disse avgrensede områdene brukes i tillegg laserdata for å estimere skogkarakteristikkene volum, biomasse, karbon, trehøyde, tetthet, kronedekning og diametervariasjon. Data fra landskogstakseringen blir brukt for å verifisere estimatene. Skogkarakteristikkene blir, sammen med Sentinel-2-data, videre brukt for å estimere sannsynligheter for naturskog og fremmede treslag (sitkagran), stående død ved og en skogstrukturindeks.

Skog-økologisk grunnkart dekker hele Midt-Norge med en romlig oppløsning på 15.8x15.8m². Kartene mangler naturlig nok informasjon for naturtyper som ikke er preget av skog. I tillegg vil manglende data som for eksempel fra laserscanning føre til at ikke hele skogarealet er dekt av SØG. For Midt-Norge dekker SØG for eksempel ikke gamle Trondheim kommune eller Lierne kommune, i tillegg til en del andre mindre områder (Fig. 5.1).

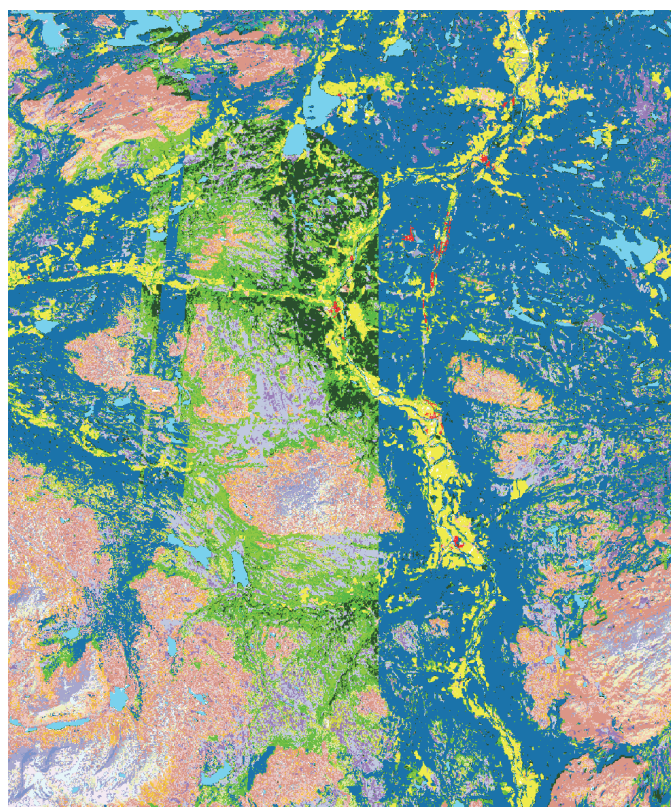


Fig. 5.1. Eksempel på områder i Midt-Norge som ikke er kartlagt gjennom Skog-Økologisk Grunnkart. SØGK er vist i mørk blå, og SatVeg er vist som bakgrunnsdata. Svarte og grønne områder er klassifisert som skog i SatVeg, men som ikke er dekt av SØG. De gule jordbruksområdene er langs Orkla i Meldal i Orkland kommune.

Det totale areal i Midt-Norge med data fra SØGK er 18540 km². Dette er noe mindre enn de 22413 km² som faller inn under skog fra SatVeg-data (de tre første klassene i Tabell 5.1). Skog-økologisk grunnkart dekker altså rundt 35 % av arealer i Midt-Norge med relevant naturtyper for terrestriske økosystem, det vil si at klassene "Vann" og "Andre områder" i Tabell 5.1 er utelatt. Av naturtyper i kategorien "Skog" dekker SØGK om lag 83%, viss vi bruker SatVeg for å kvantifisere skogareal i Midt-Norge.

5.2.3 Klimadata

Meteorologisk institutt ved Universitetet i Oslo har alltid gitt åpen tilgang til meteorologiske observasjoner og klimadata. Slik sett har norske forskningsmiljøer vært privilegerte sammenlignet med en del andre land hvor tilgang til slike data måtte kjøpes. Tidligere var norske klimadata i stor grad observasjoner fra meteorologiske stasjoner, noe som gav en større usikkerhet i klima og vær i områder fjernt fra bebyggelse. De senere år har det blitt utviklet nedskalerte klimadata basert på veletablerte algoritmer for hvordan nedbør og temperatur endrer seg langs ulike gradienter som kyst-innland og høyde over havet (Hanssen-Bauer et al. 2003). Disse data har en romlig oppløsning på 1*1km², og er tilgjengelig på døgn-nivå fra 1957 til i dag. Det fins også aggregerte data, og i våre analyser der vi ikke er interessert i årsvariasjon, har vi brukt månedsgjennomsnitt for normalperioden 1991-2020. For hekkefugler er månedene mai og juni spesielt viktige (se kapittel 4), og gjennomsnittet av disse to månedene er brukt i analysene av artsforekomster.

5.2.4 Produktivitet

MODIS-programmet for fjernmåling er en rekke satellitter med sensorer som har svært høy sensitivitet på bølgelengder, men ganske lav romlig oppløsning (250x250m²). Satellittene er geostasjonære, som vil si at de kontinuerlig tar bilder og gir derfor en høy temporær oppløsning og tidsserier uten avbrekk. Dette har gjort at produkt basert på MODIS (Huete et al. 2002) er svært mye brukt innen overvåking av vegetasjon og i økologiske studier (Pettorelli et al. 2011). Spesielt relevant er ulike vegetasjonsindekser, slik som NDVI, som gir uttrykk for fotosyntetisk aktivitet og er direkte knyttet til primærproduksjon (Pettorelli et al. 2011). Når en har tidsserier av NDVI gjennom vekstsesongen til vegetasjonen er det også mulig å regne total primærproduksjon, Net Primary Productivity (NPP).

MODIS-data er tilgjengelig fra 2001. I våre analyser har vi brukt NPP basert på MODIS-data for den perioden hvor vi har data fra fuglesamfunn fra, men for analyser av TOV-I har vi brukt gjennomsnitt for alle år som et mål på produktiviteten til et område. Vi har hentet ut estimat på NPP for de piksler som overlapper med en TOV-rute.

5.3 Metoder for å analysere artsforekomst

Artsutbredelsesmodeller ("Species distribution models", SDM herfra) ble først utviklet på i 1980-tallet når nye statistiske metoder for å analysere feltobservasjoner om arter kombinert med geografiske miljødata for eksempel fra geografiske informasjonssystem (GIS) (Elith and Leathwick 2009). Et av de første forsøkene på SDM var en logistisk regresjonsmodell for å modellere observasjoner av en sjelden og endemisk fugleart i Australia, *Atrichornis rufescens* (i 1984, sitert i Ferrier et al. 2002). Studiet brukte miljøvariabler basert på fjernmålingsdata. I

dag blir SDM ofte definert som et statistisk rammeverk som bruker empiriske modeller til å koble feltobservasjoner fra en eller flere arter, til en eller flere miljøvariabler. Ulike typer SDM er i dag de viktigste verktøy for å oppnå romlig eksplisitte prediksjoner for i hvilken grad miljøbetingelser for ulike områder egner seg for å huse levedyktige bestander eller tilstedeværelse av arter. SDM er allment anbefalt for å rettlede i forvaltning- og bevaringsbeslutninger (Guisan et al. 2013), men med visse forbehold (Araujo et al. 2019).

Utbredelsesmodeller for flere arter (Joint Species Distribution Models, JSDM) er en utvidelse av SDM. Warton et al. (2015) definerte JSDM som "en parametrisk statistisk modell for abundansen av flere taxa (normalt arter), som tar hensyn til samvariasjonen mellom taxa og mellom forklaringsvariablene". JSDM, og spesielt modeller basert på latente variabler (Warton et al. 2015) kan sees på både som modell-basert ordinerings teknikker (Hui et al. 2015) og som multivariate SDM (Pollock et al. 2014, Ovaskainen et al. 2017b, Ovaskainen and Abrego 2020). Det er flere fordeler med JSDM sammenlignet med SDM. JSDM gir mulighet for en mer robust tolkning av sjeldne arter (Ovaskainen and Soininen 2011); det er mulig å kvantifisere og tolke interaksjoner mellom arter og i hvilken grad det fins andre miljøvariabler som kan forklare forekomsten av arter (Pollock et al. 2014, Ovaskainen et al. 2016a); og JSDM har mulighet for å utforske i hvilken grad arters egenskaper påvirker forekomster og deres forhold til miljøvariablene for å øke forståelsen av arters funksjonelle responser til det miljøet de lever under (Abrego et al. 2017). Sist, men ikke minst; sammenlignet med andre flerartsmodeller viser JSDM høy presisjon i å predikere forekomst og utbredelse av arter (Norberg et al. 2019). Det er imidlertid også noen utfordringer med JSDM, avhengig av hvilken JSDM-algoritme som blir brukt. For eksempel må en være forsiktig med å tolke tilstedeværelse av samvariasjon i forekomst av arter som et bevis på artsinteraksjoner (König et al. 2021). Det er også viktig å være klar over, og ta hensyn til, hvordan disse residuallkorrelasjonene mellom arter kan påvirke prediksjoner om forekomst fra disse modellene (Poggiato et al. 2021). Det kan også være tidkrevende å kjøre modellene, spesielt om de baserer seg på Bayesiske metoder og store datamengder (Pichler and Hartig 2021).

En JSDM må også inkludere og ta høyde for romlig struktur i data viss en JSDM skal være en ekte SDM basert på de definisjoner som er gitt. Romlige modeller for analyser av latente variabler (LVM; (Ovaskainen et al. 2016b, Tikhonov et al. 2020) inkluderer dette ved at de latente variablene kan ha en romlig autokorrelasjon. Dette innebærer at det ikke bare er tatt hensyn til den romlige autokorrelasjonen innen art, men også korrelasjoner mellom arter. Det krever stor datakraft å kjøre slike metoder, men nye metodologiske utviklinger har gjort disse komplekse modellene mer tilgjengelig, blant annet gjennom muligheten til å kjøre modellene i standard statistiske programpakker som R (Ovaskainen and Abrego 2020, Tikhonov et al. 2020).

Vi brukte en romlig JSDM på data om fuglesamfunn i Midt-Norge. På grunn av at TOV-data er svært omfattende med mange takseringspunkt, vil JSDM på nasjonalt nivå ta uforholdsmessig lang tid å tilpasse. Vi valgte å redusere datasettet og gjøre dette kun for Midt-Norge fordi dette er et område som har stor miljøvariasjon, men som likevel har en sammensetning av naturtyper som er veldig lik den nasjonale fordelingen av naturtyper

(Tabell 5.1). Målsetningen var å forklare forekomsten av arter ved hjelp av et sett variabler som forklarer miljø eller naturtyper, på ulik romlig skala. Data på forekomst av fugler er basert på TOV-E data. Metodikken for innsamling av disse data er tilsvarende TOV-I som er beskrevet i kapittel 4.1, men TOV-E har flere flater for taksering, men mindre ekstensiv innsamling av andre data på hver lokalitet (Framstad et al. 2020a, Framstad 2021).

Miljøvariablene som vi inkluderte i analysene, er beskrevet i kapittel 5.2. Hovedmålet vårt er å undersøke i hvilken grad ulike miljødata kan predikere forekomsten av fuglearter basert på høykvalitetsdata om fuglesamfunn, samt en vurdering av egnetheten av JSDM som prediktivt verktøy i praktisk forvaltning. Vi undersøkte dette i to scenarier som tilsvarer reelle avveininger i praktisk naturforvaltning:

(1) Predikere forekomst av fuglearter for nye transekt/ruter basert på informasjon om fuglesamfunnet i nærliggende transekt/ruter som er brukt for å tilpasse modellen, altså en romlig interpolering av biodiversitet. Dette tilsvarer et scenario der fuglediversitet er predikert for transekt/ruter som ikke er besøkt i et område der nærliggende ruter er vilkårlig besøkt og kartlagt.

(2) Predikere forekomst av fugler for nye transekt/ruter basert på informasjon om fugler for nye transekt/ruter, men der informasjon om fuglesamfunnet i nærliggende ruter ikke er brukt for å tilpasse modellen, altså en romlig ekstrapolering av biodiversitet med et blokk-design. Dette tilsvarer et scenario der fuglediversitet er predikert i et område der det ikke eksisterer kartlegging.

Vi analyserte tilstedeværelse av fuglearter (dvs. en art ble observert eller ikke observert) fra takseringspunkt fra TOV-E ved å tilpasse flere JSDM modeller. Dette ble gjort ved analyserverktøyet Hierarchical Modelling of Species Communities (HMSC) i programpakken R (Ovaskainen et al. 2017b, Ovaskainen and Abrego 2020, Tikhonov et al. 2020). Alle modeller ble tilpasset med en probit-regresjon for å modellere forekomsten av fuglearter på takseringspunkt.

Totalt ble 24 JSDM-modeller tilpasset. Disse varierte både med tanke på forklaringsvariabler og den avhengige variabelen som beskriver den romlige fordelingen av forekomster av ulike fuglearter.

- Data om forekomst av fuglearter har to versjoner:
 - (b1) observasjoner innen en 50 m radius fra observasjonspunktet, og
 - (b2) samlede observasjoner innen og lenger unna 50 m radiusen rundt observasjonspunktet, men fremdeles observert fra det samme punktet (f.eks. sangen til en gjøk lenger vekk enn 50 m).
- Vi har fire ulike kilder for informasjon om miljøet:
 - (e1) SatVeg reklassifisert til 10 vegetasjonsklasser
 - (e2) skogøkologisk grunnkart
 - (e3) Produktivitet basert på MODIS satellittdata, og
 - (e4) Nedskalerte klimadata (månedssnitt av temperatur og nedbør for siste normalperiode).

- Alle miljøvariablene blir tilegnet takseringspunktene med buffere med tre ulike størrelser:
 - (r1) 50 m radius, den romlige skalaen for fugletakseringene
 - (r2) 283 m radius, som tilsvarer en flate på 0.25 km². Dette tilsvarer størrelsen på SSB-rutene som blir brukt for eksempel i den Arealrepresentative Naturovervåkingen (ANO) (Tingstad et al. 2019).
 - (r3) 2500 m radius. Dette representerer en større romlig skala på rundt 20 km².

Punkt som ikke hadde miljødata for den minste bufferen (r1) ble fjernet. Disse ble utelukkende fjernet på grunn av manglende data fra SØG, da de tre andre datakildene er heldekkende for Norge. Totalt hadde vi da igjen data om forekomst av fugler for 807 takseringspunkt og 122 fuglearter for b1-data og 144 fuglearter for b2-data.

Det totale datasettet for Midt-Norge, uten å fjerne takseringspunkt, hadde 1630 takseringspunkt og 148 (b1) og 168 (b2) fuglearter. Manglende miljødata (e2, skogøkologisk grunnkart) gjorde altså at rundt 50% av data om fuglesamfunnene ble fjernet. De tre andre miljødatasettene er heldekkende og kunne blitt brukt på det totale fugldata, men for å få sammenlignbare modeller brukte vi bare takseringspunkt der vi hadde data for alle miljødatasett (e1-e4). Dette gjorde altså at vi mister informasjon på forekomst av fugler for 18% (b1) og 14% (b2) av fugleartene i det totale datasettet.

I den videre teksten blir ulike modeller referert til som for eksempel b1e4r1, som er en modell tilpasset til fugldata innen 50 m radius fra takseringspunktet som responsvariabel (b1), og med klimadata (e4) innen 50 m radius (r1) som forklaringsvariabel. I alle modeller ble koordinatene for takseringspunktet (X, Y) inkludert som en romlig eksplisitt random effekt. Vi tok hensyn til at takseringspunktene er nestet innen ruter ved å bruke takseringsrutene som punktene tilhører som en hierarkisk random effekt.

5.4 Hvor stor andel av variasjonen i data om forekomst av fugl kan fjernmålingsdata forklare?

Forklaringsevnene til modellene ble evaluert ved å regne "Area Under Curve" (AUC) (Peterson et al. 2008), der verdier over 0,7 (70%) blir vurdert som god forklaringsevne. En sammenligning av gjennomsnitt AUC for arter (Fig. 5.2) viste god forklaringsevne for alle modeller og med alle miljødata. SatVeg-data (e1) gav høyest andel forklart variasjon av fugleforekomster, etterfulgt av SØG (e2). Disse datasettene inneholdt også flest forklaringsvariabler – SatVeg har 10 vegetasjonsklasser og fra SØG brukte vi flere datalag som beskriver ulike karakteristikk av skogen – så disse resultatene var som forventet. I hvilken grad fugleobservasjoner nærmere enn 50m, eller alle observasjoner fra et takseringspunkt, gav høyest forklaringsevne varierte mellom miljødata. På samme måte hadde ulike bufferstørrelser for miljødata forskjellig effekt på forklaringsevnen mellom datasettene. Merk at for NPP og klima så er den romlige oppløsningen av miljødata på henholdsvis 250*250m² og 1*1km², slik at de to minste bufferstørrelsene vil inneholde mye av den samme informasjon (Fig. 5.2C og D). Resultatene for i hvilken grad ulike romlige skalaer hadde ulik informasjonsverdi varierte mellom de ulike miljødatasettene (Fig. 5.2).

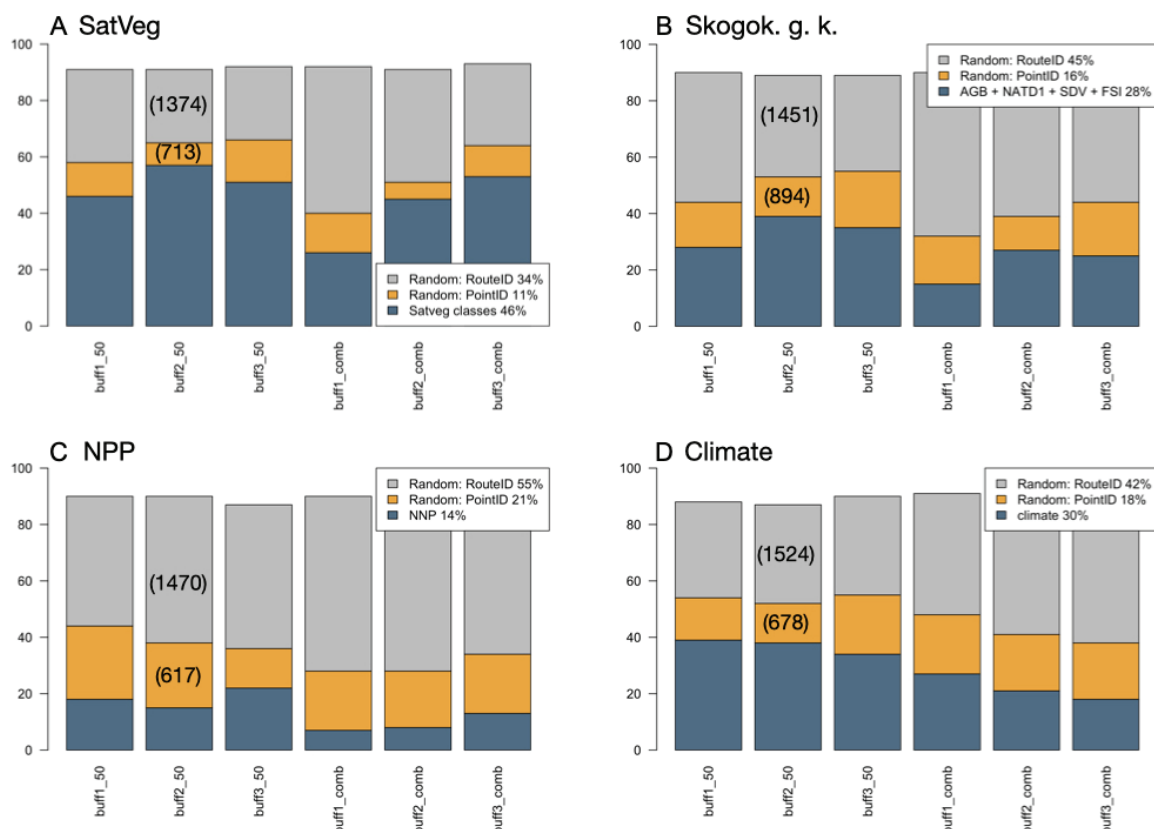


Fig. 5.2. Forklaringsevne målt som Area Under Curve (AUC) i prosent basert på modelltilpassingen for A) SatVeg (e1), B) skogøkologisk grunnkart (e2), C) MODIS produktivitetsdata (NPP, e3), og D) klimadata om nedbør og temperatur i mai og juni. X-aksen viser de ulike modellvariantene for miljødatasettet. Høyden på stolpene viser forklaringsevnen av modellen målt med AUC og som et gjennomsnitt for alle arter. Stolpene er delt opp i andel varians forklart med de ulike komponenten av modellen, altså miljøvariablene og randomvariablene. Tekstboksen viser gjennomsnittet av forklaringsevnen for de ulike modellkomponentene for de ulike bufferstørrelsene og artsdatasettet. Tallene i de grå og oransje feltene i andre stolpe angir antall signifikante residualassosiasjoner på henholdsvis punkt- og rutenivå av TOV-e data (se kapittel 5.6).

5.5 Hvor godt kan fjernmålingsdata predikere forekomst av fuglearter?

Basert på de tilpassede modellene gjorde vi to typer prediksjoner for å vurdere hvor godt disse data og modellene kan predikere fuglediversitet på lokaliteter som ikke har blitt taksert. Dette ble gjort med en åtte-folds kryss-validering. Dette betyr at vi delte datasettet i 8 like store deler, og trente modellene med 7/8-deler av disse for å predikere forekomsten av fuglearter basert på miljødata for den siste 1/8 av data. Vi gjentok denne prosedyren 8 ganger, slik at vi til slutt hadde predikert alle punktene i datasettet vårt med en modell der datapunktet ikke ble brukt for å tilpasse modellen.

Denne kryssvalideringen ble gjort på to ulike måter.

- Ved å tilfeldig tilegne takseringslokaliteter til hver av de 8 delene, noe som tilsvarer å predikere til ubesøkte lokaliteter, men ved å bruke informasjon om nærliggende lokaliteter i modelleringen, også kalt romlig ekstrapoleringsprediksjoner. I praksis betyr dette at man predikerer forekomsten av fuglearter på lokaliteter i et område der det allerede finnes andre lokaliteter som er taksert. Det er da mulig å bruke informasjonen fra disse nærliggende lokalitetene i prediksjonene.
- Med romlig "blokkinnndeling", slik at hele arealet ble delt inn i 8 blokker. Dette tilsvarer å predikere til et område som ikke har noe data om fuglesamfunn. Et eksempel kan være å predikere forekomst av fugler i en kommune der det ikke er gjort noen takseringer, basert på takseringer av fugl i andre kommuner.

Fordi vi har "fasiten" for det området vi predikerer for er det mulig å få et mål på i hvilken grad forekomster av arter blir riktig predikert for et gitt område.

Vi gjorde disse to prosedyrene kun for fugledata innen 50 m buffer (b1) og for med en mellomstor buffer for miljødata (r3), siden denne kombinasjonen viste størst forklaringssevne for de fleste miljødatasett (Fig. 5.2)

Resultatet fra kryssvalideringen viste at prediksjoner basert på romlige ekstrapoleringsprediksjoner (den første metoden beskrevet ovenfor) gav en akseptabel prediktiv styrke for rundt 20% av artene (Fig. 5.3 A). Jevnt over er utbredelsen av de fleste av de 122 artene ganske dårlig predikert med de fire miljødatasettene. 22 av artene er rødlistede, og det beste miljødatasettet (SatVeg) klarer å predikere i overkant halvparten av disse med tilfredsstillende styrke.

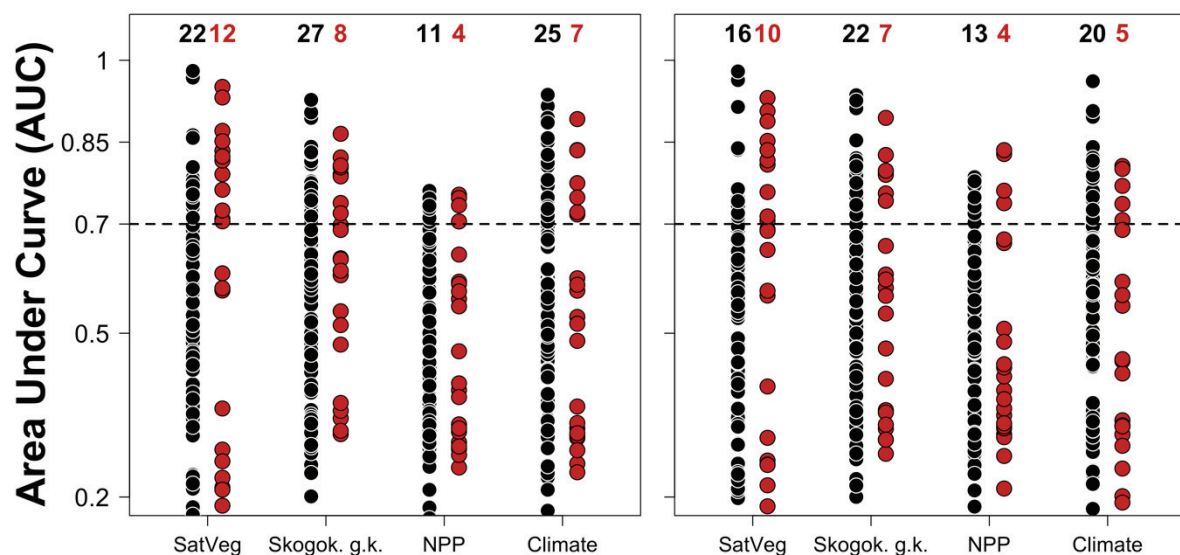


Fig. 5.3. Prediktiv styrke for de ulike miljødatasettene basert på A) Romlig ekstrapoleringsprediksjoner og B) romlig blokkinnndeling. Hvert punkt langs y-aksen representerer en fuglearter. Den stiplede linjen viser grensen for en akseptabel prediksjon ($AUC \geq 0,7$). Røde og svarte symbol er henholdsvis rødlistede og ikke-rødlistede arter. Tallene angir antall arter med en akseptabel prediksjon av de to artsgruppene basert på modeller med de ulike miljødatasettene.

Det er ofte forventet at arter med spesifikke habitatkrav, typiske spesialister, er lettere å predikere forekomsten av enn generalister som finnes i mange ulike habitat. For å gjøre en god vurdering av dette er det imidlertid nødvendig med omfattende informasjon om artsegenskaper, noe som ikke var tilgjengelig for hele fuglesamfunnet. Videre analyser av slike sammenhenger kan gi bedre indikasjoner på hva som kjennetegner arter der JDSM vil gi gode prediksjoner på forekomst gitt gode og riktige miljødata. Det er likevel tydelig fra våre analyser at de fleste arter vil ha en relativt lav presisjon på predikerte forekomster.

For at JDSM skal gi høy forklaringsevne og/eller prediksjoner, må det være en god sammenheng mellom miljøvariablene og forekomsten, noe som er forventet basert på økologiske teorier og arters nisjer. For mange arter er likevel andre faktorer like styrende for deres forekomst enn habitat og landskapsegenskaper. For eksempel er utbredelsen av mange rødlistede arter et resultat av overhøsting og tidligere påvirkning fra mennesker, som for eksempel mange rovdyr. For slike arter vil treningsdata (det vil si observasjoner) for å tilpasse en modell, ikke representere artens potensielle økologiske nisjer, og modellen vil gi ha en dårlig prediktiv evne.

En annen artsgruppe med noen av de samme utfordringer er arter som sprer seg, for eksempel fremmede og/eller invaderende arter. Hos disse artene er forekomstene ofte sparsomme, og som regel mer styrt av avstand til kildebestander enn av egnetheten til habitatet der de forekommer, noe som er tilfelle for eksempel hos mårhund (Melis et al. 2007, Herfindal et al. 2012). Alternativt er forekomsten av slike arter resultat av bevisst eller ubevisst introduksjon av arten fra mennesker, som for eksempel gjedde og ørekyte (Perrin et al. 2021).

5.6 Artsassosiasjoner i modellresidualene

Vår bruk av JSDM gjør det mulig å tolke mønster i residualene i modellen (grå og oransje stolper i Fig. 5.2), etter å ha tatt hensyn til miljøvariablene (blå stolper i Fig. 5.2). Residualene representerer ikke-forklart variasjon i forekomst av de ulike art, altså variasjon som ikke er fanget opp av miljøvariabelen eller random-strukturen. Fordi hver art har sitt sett av residualer kan man se i hvilken grad det er samvariasjon mellom residualene for par av arter. Dette kan tolkes som residualkorrelasjon mellom arter, og kan gi informasjon om i hvilken grad noen artspaar opptrer sammen oftere (eller sjeldnere) enn hva som er forventet basert på deres miljøpreferanser (det som er forklart av miljøvariablene). Dette betyr at en forventer at en "dårlig" modell, det vil si en modell med lav forklaringsevne, vil ha høyere residualkorrelasjon enn en god modell. Grunnen til dette er at den gode modellen vil inneholde miljøvariabler som fanger opp arters økologiske nisjer eller habitatkrav. Arter som forekommer sammen på grunn av overlappende habitatkrav vil derfor ha mindre felles residualvariasjon etter at disse habitatkravene er tatt hensyn til. I en modell som i stor grad fanger opp arters habitatkrav eller økologiske nisjer, vil residualkorrelasjon i større grad representere reelle artsinteraksjoner enn i modeller med lav forklaringsevne.

Residualkorrelasjon kan vurderes for alle nivå av random-effektene. I vårt tilfelle betyr det at vi kan se på dem både på punktnivå og på nivået av rutene som punktene er tilordnet innenfor TOV E-designet. I praksis kan dette tolkes som om to arters forekommer oftere (positiv residualkorrelasjon) sammen på et punkt enn forventet basert på miljødata i modellen, eller

sjeldnere (negativ residualkorrelasjon). Tilsvarende vil residualkorrelasjon på rute-nivå indikere samvariasjon i forekomst for alle punkt innen en TOV-rute.

Vi presenterer residualkorrelasjon for den beste modell-varianten med tanke på bufferstørrelse på miljødatasettet og for TOV-E observasjonene, det vil si mellomstor miljøvariabelbuffer (0.25km²) og for fugleobservasjoner < 50m. Fordi residualkorrelasjon ikke nødvendigvis representerer reelle artsinteraksjoner slik som konkurranse eller predasjon, brukes gjerne "residualassosiasjoner" om disse korrelasjonsmatrisene.

Styrken på, og retningen til, residualassosiasjonene mellom arter viste stor variasjon på punktnivå. Dette gjaldt alle de beste modellene for hvert av miljødatasettene (Fig. 5.4, 5.5). Jo større andel av variansen som var forklart av randomeffektene (oransje og grå del av kolonnene i Fig. 5.2), jo flere signifikante residualassosiasjoner. Disse signifikante residualassosiasjonene er vist med mørke farger i figurene. For SatVeg-data og SØG-data var storparten av de signifikante residualassosiasjonene på rutenivå (Fig. 5.4). Dette er som forventet da rutenivå representerer en aggregering av data på punktnivå, og således i mindre grad er påvirket av stokastiske prosesser og observasjonstilfeldigheter.

Mange residualassosiasjoner er felles for de fire miljøvariablene, spesielt på rutenivå. For eksempel har steinskvett (*Oenanthe oenanthe*, røde piler i Fig. 5.5) en negativ residualassosiasjon med de fleste andre artene for alle miljøvariablene. Et unntak er sivspurv (*Emberiza schoeniclus*, blå piler i Fig. 5.5) som har en positiv residualassosiasjon med steinskvett. Ingen av disse artene er typiske skoglevende arter, og deres positive residualassosiasjon kan tilskrives at behovet for å redusere datasettene til skog på grunn av den begrensede dekningsgraden til SØG, gjør at variablene ikke fanger opp habitatkrav og økologisk nisje for disse artene. Dette illustrerer viktigheten av gode miljødata for å kunne bruke informasjonen fra JDSM til fornuftige betraktninger om arters forekomst og samspill.

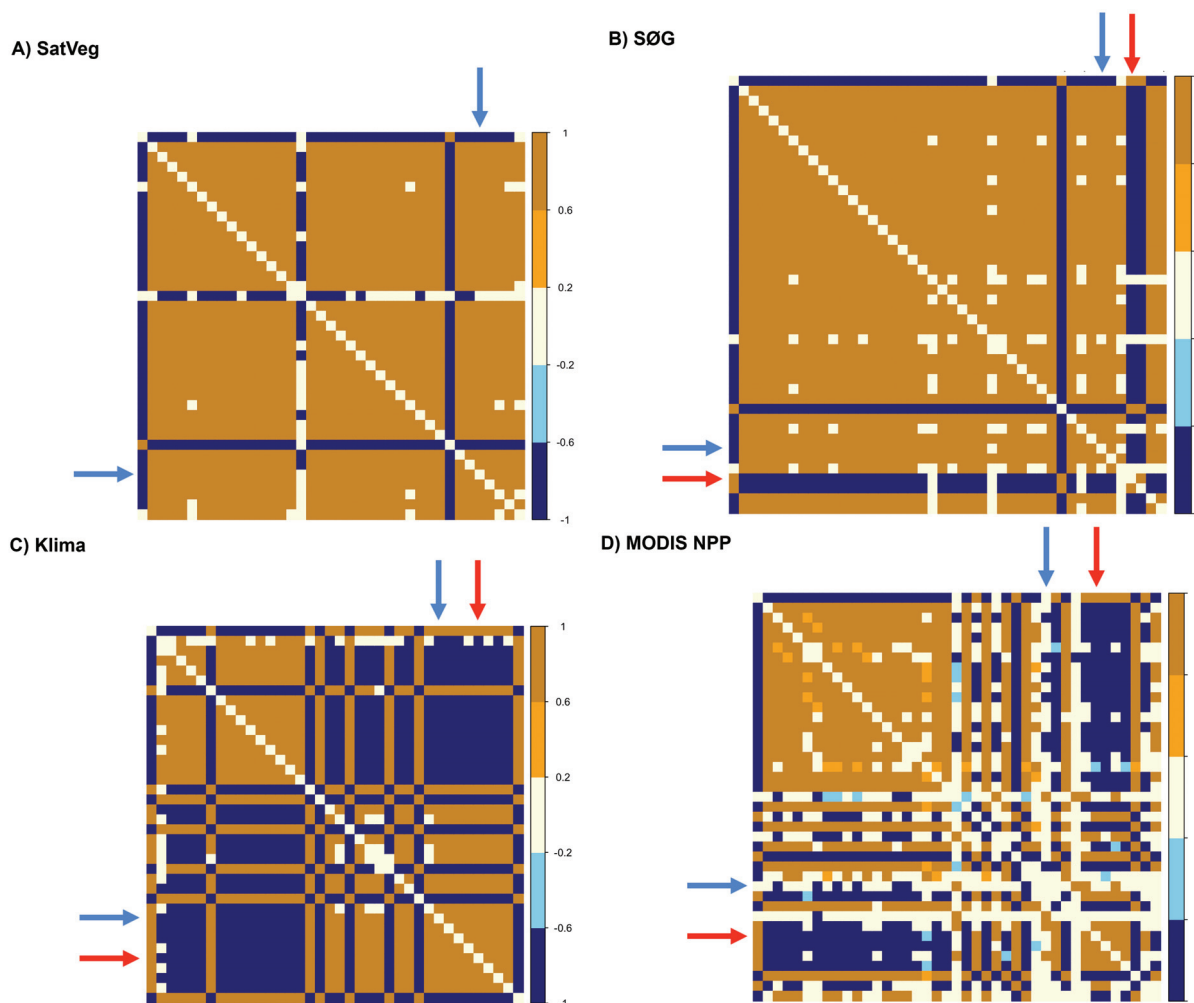


Fig. 5.4. Residualassosiasjon mellom arter for den beste modellen for de fire miljødatasettene på punktnivå. Hver rad og kolonne representerer en art, slik at samme arter er både på kolonne og rad. Den hvite diagonalen er en art mot seg selv. Rød og blå pil viser henholdsvis steinskvett og sivspurv. Blå piksler viser negativ artsassosiasjon, det vil si at to arter i liten grad forekommer i samme punkt etter at det er tatt hensyn til miljøvariabelen. Orange piksler viser positive artsassosiasjoner. Kun arter som er registrert minst seks ganger i datasettet og minst en signifikant assosiasjon med en annen art er vist i figuren (basert på 95% CI). Se vedlegg 2 for detaljerte figurer over artsassosiasjoner på punktnivå

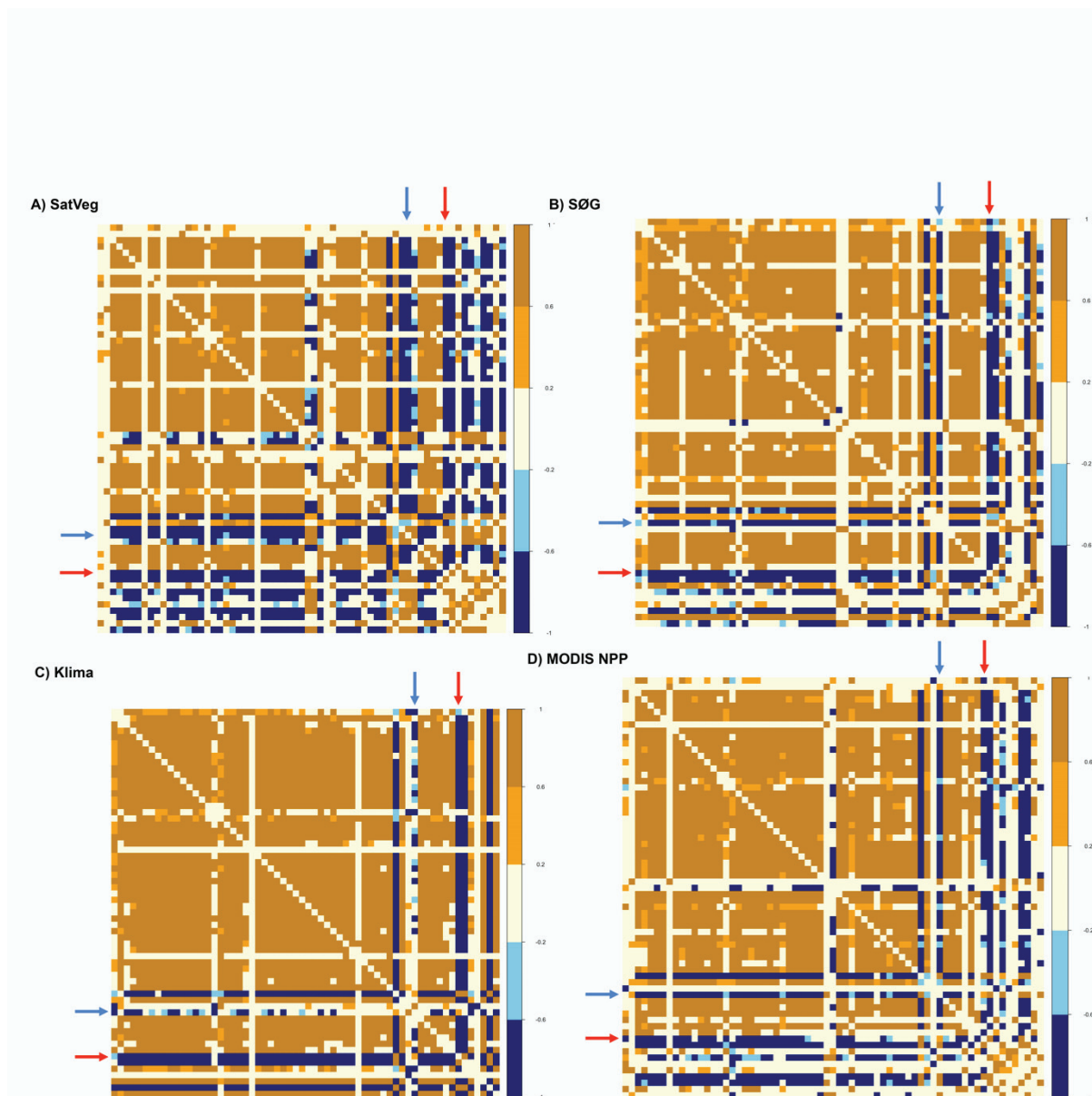


Fig. 5.5. Residualassosiasjon mellom arter for den beste modellen for de fire miljødatasettene på rutenivå. Hver rad og kolonne representerer en art, slik at samme arter er både på kolonne og rad. Den hvite diagonalen er en art mot seg selv. Rød og blå pil viser henholdsvis steinskvett og sivspurv. Blå piksler viser negativ artsassosiasjon, det vil si at to arter i liten grad forekommer i samme rute etter at det er tatt hensyn til miljøvariabelen. Orange piksler viser positive artsassosiasjoner. Kun arter som er registrert minst seks ganger i datasettet og minst en signifikant assosiasjon med en annen art er vist i figuren (basert på 95% CI). Se vedlegg 3 for detaljerte figurer over artsassosiasjoner på rutenivå.

5.7 Konklusjon og anbefalinger

Ingen variant av modellene var klart overlegne i prediksjonsevne enn de andre. Basert på en sammenligning av den prediktive styrken til de ulike modellene, gav ingen av dem gode prediksjoner av forekomst av fugler på nye lokaliteter. SatVeg-data (e1) hadde det høyeste antall rødlistede arter med akseptabel prediktiv styrke, men de andre miljødatasettene hadde verdier tett opptil SatVeg-data. Totalt ble kun 10% av alle artene predikert tilfredsstillende.

I alle statistiske modeller er variasjon sentralt for å oppnå robuste resultat. I vårt tilfelle gjelder det både miljøvariasjon og romlig variasjon i forekomst til arter. Ved å begrense analysene til kun områder som er dekt av SØG, mister vi en svært stor andel av miljøvariasjonen i Trøndelag. I tillegg vil mange arter som ikke er typisk skog-arter, bli inkludert med relativt få forekomster og trolig bli modellert med lav presisjon av den grunn. Av de 4 miljødata vi brukte er det trolig SatVeg som best fanger opp de store miljøgradientene i Trøndelag. Habitattyper representerer gjerne både klimatiske forhold, geologi og jordsmonn, og andre faktorer som spiller inn på hvilken vegetasjon vi finner på en lokalitet. Primærproduksjon, for eksempel, kan være lav av mange ulike årsaker, både høyt til fjells og i lavlandet, og vil derfor i mindre grad fange opp viktige faktorer for arters utbredelse.

Det er ganske mange signifikante residualassosiasjoner, noe som tyder på at prediksjonene kan forbedres gjennom å inkludere informasjon om forekomsten av noen nøkkelarter. Prediksjoner om forekomster kan også estimeres betinget på alle eller noen av artene i datasettet. Dette tilsvarer en situasjon der noen fuglearter i en lokalitet er kjent. Vi kan altså bruke denne informasjonen til å lage prediksjoner, det vil si å ikke bare bruke miljødata og romlig lokalitet, men også informasjon om noen av de observerte fugleartene. Da dette ligger utenfor oppdraget til denne rapporten har vi ikke utredet dette videre. Dette vil også kreve en mer grundig modellering der flere miljøvariabler blir tatt med, i tillegg til arters egenskaper. Likevel er kombinasjonen av lav-oppløselig fjernmålingsdata kombinert med informasjon om noen nøkkelarter i fuglesamfunnet en tilnærming som er verdt videre utredning. Denne tilnærmingen vil i praksis bety at man predikerer artsforekomster på lokaliteter som ikke har blitt grundig kartlagt, men bare for noen få arter som man antar kan informere oss om strukturen til resten av fuglesamfunnet. Denne måten arter kan informere om andre arters forekomst kan enten skyldes felles miljøpreferanser som ikke er tatt hensyn til i våre modeller, eller artsinteraksjoner mellom arter slik som en del hulerugere sin avhengighet av hakkespetter.

Vi har i dette arbeidet kun vurdert artsgruppen fugl. Fugl og andre mobile arter er gjerne avhengig av flere habitattyper i ulike livsstadier. For slike arter kan buffere som fanger større områder gjerne gi bedre prediksjoner enn ikkemobile arter slik som planter, lav og sopp. Det er derfor viktig å gjøre vurderinger spesifikt for ulike artsgrupper, både med tanke på den romlige oppløsningen på analysene, og hvilke miljøvariabler som er relevante. I tillegg vil arters livssyklus og demografi være viktig å ta hensyn til. Vi brukte rundt 10 år med data om forekomst av fugl, noe som kan være hensiktsmessig med tanke på naturlig dynamikk i fuglebestander. For andre artsgrupper kan kortere tidsserier gi gode modeller.

Fugl er en relativt artsfattig gruppe, sammenlignet med en del andre artsgrupper. Selv om JDSM er kraftige og fleksible verktøy, så krever de også datakraft. Jo flere arter, jo lenger tid tar det å tilpasse modellene, en økning som ikke er lineær (det vil si at dobbelt så mange arter krever en mangedobling av datakraft). For artsrike grupper slik som en del insektgrupper, vil det kanskje være nødvendig å bruke finere taksonomisk nivå for å i det hele tatt få modellene til å kjøre. Da kan man gå glipp av viktige artsassosiasjoner som kan være helt sentrale for å få gode prediksjoner på artsforekomster. Dette gjelder også assosiasjoner mellom trofiske nivå, for eksempel mellom planter og pollinatorer.

6 Konklusjon og tilrådninger

Vi har her foreslått et kvantitativt system for risikoklassifisering av forventede *endringer* i den økologiske tilstanden til artssamfunn. Siden samfunn er kanskje de viktigste byggesteinene i økosystemer, innebærer dette en mulighet for en kvantitativ tilnærming til miljøforvaltning også på økosystem-nivå, tilsvarende til det man har lang tradisjon for å benytte i forvaltningen av konfliktfylte enkeltarter. Våre analyser av fuglesamfunn fra store deler av Nord-Europa viser også at en slik kvantitativ tilnærming vil være nødvendig fordi de forventede endringene i klima vil nødvendigvis ha stor innvirkning på de framtidige egenskapene til norske økosystemer.

En forutsetning for en økosystembasert forvaltning vil være tilgang på tidsserier av endringer i ulike miljøparametere fra samme område estimert fra data innsamlet med samme metodikk. Vår tilnærming er basert på data som beskriver den relative abundans av ulike arter i et utvalg av individer innhentet fra samfunnet på samme måte over flere år. En sentral målsetning for miljøforvaltningen må derfor være å sikre tilgang på slike serier fra ulike naturtyper og som inkluderer et vidt utvalg av artsgrupper. Slike data kan benyttes til å sette skranker for parameter-rommene slik at konsekvensene av ulike miljøinngrep også kan vurderes ut fra studier av mer begrenset varighet.

Effektene av variasjoner i klima på dynamikken til samfunn gjør at forekomsten og abundansen av arter innenfor et avgrenset område vil vise stor variasjon mellom år. Dette innebærer at betydningen av et område for det biologiske mangfoldet innenfor en større region vanskelig kan korrekt kartlegges bare ut fra undersøkelser ett enkelt år. Videre vil de stokastiske variasjonene som en slik sterk klimapåvirkning som påvist i norske fuglesamfunn medføre at effektene av arealtap kan få store konsekvenser for de framtidige egenskapene til norske økosystem. Et generelt mønster er at en reduksjon i tilgjengelig areal av viktige arealtyper gjør totalabundansen mindre som igjen medfører økte effekter av klimaindisert miljøstokastisitet på strukturen av samfunn. Våre analyser viser at dette medfører økt tap av sjeldne arter.

En viktig forutsetning til den store betydningen av rødlisting av enkeltarter var at det ble utarbeidet klart definerte for kategorier for risiko-klassifisering. Vår tilnærming kan danne grunnlaget for utvikling av tilsvarende kriterier for graden av sårbarhet av samfunn.

7 Referanser

- Abrego, N., A. Norberg, and O. Ovaskainen. 2017. Measuring and predicting the influence of traits on the assembly processes of wood-inhabiting fungi. *Journal of Ecology* **105**:1070-1081.
- Allen, C. R., D. G. Angeler, G. S. Cumming, C. Folke, D. Twidwell, and D. R. Uden. 2016. Quantifying spatial resilience. *Journal of Applied Ecology* **53**:625-635.
- Anonymous. 1969. Recommendations for an international standard for a mapping in bird census work. *Bird Study* **16**:249-254.
- 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**.
- Arrhenius, O. 1921. Species and areal. *Journal of Ecology* **9**:95-99.
- Artsdatabanken. 2018. Norsk rødliste for naturtyper 2018.
- Baho, D. L., C. R. Allen, A. Garmestani, H. Fried-Petersen, S. E. Renes, L. Gunderson, and D. G. Angeler. 2017. A quantitative framework for assessing ecological resilience. *Ecology and Society* **22**.
- Bailey, L. D., and M. van de Pol. 2016. climwin: An R Toolbox for Climate Window Analysis. *Plos One* **11**.
- Bulmer, M. G. 1974. On fitting the Poisson lognormal distribution to species - abundance data. *Biometrics* **30**:101 -110.
- Burnham, K. P., and D. R. Anderson. 2002. Model Selection and Multimodel Inference. A Practical Information-Theoretic Approach. 2nd edition. Springer, New York.
- Byrkjedal, I., and J. A. Kålås. 2013. Censuses of breeding birds in a South Norwegian arctic-alpine 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.
- 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. Bruehlheide, 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. Walldock, and M. O'Connor. 2019. Species richness change across spatial scales. *Oikos* **128**:1079-1091.
- Chausson, A., B. Turner, D. Seddon, N. Chabaneix, C. A. J. Girardin, V. Kapos, I. Key, D. Roe, A. Smith, S. Woroniecki, and N. Seddon. 2020. Mapping the effectiveness of nature-based solutions for climate change adaptation. *Global Change Biology* **26**:6134-6155.
- Clark, A. T., J. F. Arnoldi, Y. R. Zelnik, G. Barabas, D. Hodapp, C. Karakoc, S. Konig, V. Radchuk, I. Donohue, A. Huth, C. Jacquet, C. de Mazancourt, A. Mentges, D. Nothaass, L. G. Shoemaker, F. Taubert, T. Wiegand, S. P. Wang, J. M. Chase, M. Loreau, and S. Harpole. 2021. General statistical scaling laws for stability in ecological systems. *Ecology Letters* **24**:1474-1486.
- Couet, J., E. L. Marjakangas, A. Santangeli, J. A. Kalas, A. Lindstrom, and A. Lehtikoinen. 2022. Short-lived species move uphill faster under climate change. *Oecologia* **198**:877-888.
- 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.
- Donohue, I., H. Hillebrand, J. M. Montoya, O. L. Petchey, S. L. Pimm, M. S. Fowler, K. Healy, A. L. Jackson, M. Lurgi, D. McClean, N. E. O'Connor, E. J. O'Gorman, and Q. Yang. 2016. Navigating the complexity of ecological stability. *Ecology Letters* **19**:1172-1185.
- Donohue, I., O. L. Petchey, J. M. Montoya, A. L. Jackson, L. McNally, M. Viana, K. Healy, M. Lurgi, N. E. O'Connor, and M. C. Emmerson. 2013. On the dimensionality of ecological stability. *Ecology Letters* **16**:421-429.
- 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-+.
- Elith, J., and J. R. Leathwick. 2009. Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* **40**:677-697.

- Elmendorf, S. C., G. H. R. Henry, R. D. Hollister, R. G. Bjork, A. D. Bjorkman, T. V. Callaghan, L. S. Collier, E. J. Cooper, J. H. C. Cornelissen, T. A. Day, A. M. Fosaa, W. A. Gould, J. Gretarsdottir, J. Harte, L. Hermanutz, D. S. Hik, A. Hofgaard, F. Jarrad, I. S. Jonsdottir, F. Keuper, K. Klanderud, J. A. Klein, S. Koh, G. Kudo, S. I. Lang, V. Loewen, J. L. May, J. Mercado, A. Michelsen, U. Molau, I. H. Myers-Smith, S. F. Oberbauer, S. Pieper, E. Post, C. Rixen, C. H. Robinson, N. M. Schmidt, G. R. Shaver, A. Stenstrom, A. Tolvanen, O. Totland, T. Troxler, C. H. Wahren, P. J. Webber, J. M. Welker, and P. A. Wookey. 2012. Global assessment of experimental climate warming on tundra vegetation: heterogeneity over space and time. *Ecology Letters* **15**:164-175.
- Enemar, A. 1959. On the determination of the size and composition of a passerine bird population during the breeding season. *Vår fågelvärld Supplementum* **2**:1-114.
- Enemar, A., B. Cavallin, E. Nyholm, I. Rudebeck, and A. M. Thorner. 1994. Dynamics of a passerine bird community in a small deciduous wood, S Sweden, during 40 years. *Ornis Svecica* **4**:65-104.
- 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., V. Grøtan, and B.-E. Sæther. 2011. Estimating similarity of communities: a parametric approach to spatio-temporal analysis of species diversity. *Ecography* **34**:220-231.
- Engen, S., and R. Lande. 1996. Population dynamic models generating the lognormal species abundance distribution. *Mathematical Biosciences* **132**:169-183.
- Engen, S., R. Lande, and B.-E. Sæther. 2002a. The spatial scale of population fluctuations and quasi-extinction risk. *American Naturalist* **160**:439-451.
- Engen, S., R. Lande, T. Walla, and P. J. De Vries. 2002b. Analyzing spatial structure of communities using the two - dimensional Poisson lognormal species abundance model. *American Naturalist* **160**:60-73.
- Engen, S., E. B. Solbu, and B.-E. Sæther. 2017. Neutral or non-neutral communities: temporal dynamics provide the answer. *Oikos* **126**:318-331.
- 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.
- Ferrier, S., G. Watson, J. Pearce, and M. Drielsma. 2002. Extended statistical approaches to modelling spatial pattern in biodiversity in northeast New South Wales. I. Species-level modelling. *Biodiversity and Conservation* **11**:2275-2307.
- 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. 2017. Terrestrisk naturovervåking i 2016: Markvegetasjon, epifytter, smågnagere og fugl. Sammenfatning av resultater. NINA Rapport **1376**:1-122.
- Framstad, E. 2021. Terrestrisk naturovervåking i 2020: Markvegetasjon, epifytter, smågnagere og fugl. Sammenfatning av resultater.
- Framstad, E., V. Bakkestuen, R. Halvorsen, P. G. Ihlen, E. B. Nilsen, S. Lie Olsen, B. Pedersen, B. G. Stokke, J. Tøpper, and T. Økland. 2020a. TOV etter 2020. Utvikling av TOV som økosystembasert overvåking. Norsk Institutt for Naturforskning, Trondheim.
- Framstad, E., V. Bakkestuen, R. Halvorsen, J. A. Kålås, H. Myklebost, E. Nilsen, S. L. Olsen, B. Pedersen, B. Stokke, and T. Økland. 2020b. Program for terrestrisk naturovervåking (TOV). Dokumentasjon av overvåkingsområder, metoder og data. NINA Rapport **1827**:1-04.
- 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.
- 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. Sæther. 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.
- Girardin, C. A. J., S. Jenkins, N. Seddon, M. Allen, S. L. Lewis, C. E. Wheeler, B. W. Griscom, and Y. Malhi. 2021. Nature-based solutions can help cool the planet - if we act now. *Nature* **593**:191-194.
- Grafton, R. Q., L. Doyen, C. Bene, E. Borgomeo, K. Brooks, L. Chu, G. S. Cumming, J. Dixon, S. Dovers, D. Garrick, A. Helfgott, Q. Jiang, P. Katic, T. Kompas, L. R. Little, N. Matthews, C. Ringler, D. Squires, S. I. Steinshamn, S. Villasante, S. Wheeler, J. Williams, and P. R. Wyrwoll. 2019. Realizing resilience for decision-making. *Nature Sustainability* **2**:907-913.

- Guisan, A., R. Tingley, J. B. Baumgartner, I. Naujokaitis-Lewis, P. R. Sutcliffe, A. I. T. Tulloch, T. J. Regan, L. Brotons, E. McDonald-Madden, C. Mantyka-Pringle, T. G. Martin, J. R. Rhodes, R. Maggini, S. A. Setterfield, J. Elith, M. W. Schwartz, B. A. Wintle, O. Broennimann, M. Austin, S. Ferrier, M. R. Kearney, H. P. Possingham, and Y. M. Buckley. 2013. Predicting species distributions for conservation decisions. *Ecology Letters* **16**:1424-1435.
- Gunderson, L. H. 2000. Ecological resilience - in theory and application. *Annual Review of Ecology and Systematics* **31**:425-439.
- Hansen, B. B., V. Grotan, I. Herfindal, and A. L. M. Lee. 2020. The Moran effect revisited: spatial population synchrony under global warming. *Ecography* **43**:1591-1602.
- 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.
- Hanssen-Bauer, I., E. J. Forland, J. E. Haugen, and O. E. Tveito. 2003. Temperature and precipitation scenarios for Norway: comparison of results from dynamical and empirical downscaling. *Climate Research* **25**:15-27.
- Herfindal, I., A. M. Lee, J. F. Marquez, M. Le Moullec, B. Peeters, B. B. Hansen, J.-A. Henden, and B.-E. Sæther. 2021a. Environmental effects on spatial population dynamics and synchrony—lessons from northern ecosystems. *Climate Research*.
- Herfindal, I., C. Melis, F. Dahl, and P.-A. Åhlen. 2012. Spatial ecology and habitat use by an invasive alien species the raccoon dog in Scandinavia.
- Herfindal, I., A. S., R. Benestad, A. G. Finstad, S. A., N. C. Stenseth, and B.-E. Sæther. 2021b. Spatiotemporal variation in climatic conditions across ecosystems. *Climate Research*.
- Herfindal, I., B. E. Saether, E. J. Solberg, R. Andersen, and K. A. Hogda. 2006. Population characteristics predict responses in moose body mass to temporal variation in the environment. *Journal of Animal Ecology* **75**:1110-1118.
- Hogstad, O. 2005. Numerical and functional responses of breeding passerine species to mass occurrence of geometrid caterpillars in a subalpine birch forest: a 30-year study. *Ibis* **147**:77-91.
- Holling, C. S. 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* **4**:1-23.
- Hollowed, A. B., and S. Sundby. 2014. Change is coming to the northern oceans. *Science* **344**:1084-1085.
- 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-U129.
- Hui, F. K. C., S. Taskinen, S. Pledger, S. D. Foster, and D. I. Warton. 2015. Model-based approaches to unconstrained ordination. *Methods in Ecology and Evolution* **6**:399-411.
- IPCC. 2019. Climate change and land: an IPCC special report on climate change, desertification, land degradation, sustainable land management, food security, and greenhouse gas fluxes in terrestrial ecosystems. Intergovernmental Panel on Climate Change.
- Johansen, B. E. 2009. Vegetasjonskart for Norge basert på Landsat TM/ETM+ data. *Norut Rapport* **4/2009**:1-87.
- Karlin, S., and H. M. Taylor. 1981. A second course in stochastic processes. Academic Press, New York.
- Kefi, S., V. Dominguez-Garcia, I. Donohue, C. Fontaine, E. Thebault, and V. Dakos. 2019. Advancing our understanding of ecological stability. *Ecology Letters* **22**:1349-1356.
- Kinzig, A. P., S. P. Pacala, and D. Tilman. 2002. The functional consequences of biodiversity. Princeton University Press, Princeton.
- 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.
- König, C., R. O. Wüest, C. H. Graham, D. N. Karger, T. Sattler, N. E. Zimmermann, and D. Zurell. 2021. Scale dependency of joint species distribution models challenges interpretation of biotic interactions. *Journal of Biogeography* **48**:1541-1551.
- Lande, R. 1996. Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos* **76**:5-13.
- Lande, R., S. Engen, and B.-E. Sæther. 2003. Stochastic Population Dynamics in Ecology and Conservation. Oxford University Press, Oxford.
- 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.*

- Lindström, A., M. Green, M. Husby, J. A. Kålås, and A. Lehtikoinen. 2015. Large-scale monitoring of waders on their boreal and arctic breeding grounds in northern Europe. *Ardea* **103**:3-15.
- 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.
- Mason, L. R., R. E. Green, C. Howard, P. A. Stephens, S. G. Willis, A. Aunins, L. Brotons, T. Chodkiewicz, P. Chylarecki, V. Escandell, R. P. B. Foppen, S. Herrando, M. Husby, F. Jiguet, J. A. Kalas, A. Lindstrom, D. Massimino, C. Moshøj, R. Nellis, J. Y. Paquet, J. Reif, P. M. Sirkia, T. Szep, G. T. Florenzano, N. Teufelbauer, S. Trautmann, A. van Strien, C. A. M. van Turnhout, P. Vorisek, and R. D. Gregory. 2019. Population responses of bird populations to climate change on two continents vary with species' ecological traits but not with direction of change in climate suitability. *Climatic Change* **157**:337-354.
- May, R. M. 1974. *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton University Press, Princeton.
- May, R. M. 1975. Patterns of species abundance and diversity. Pages 81 - 120 in M. L. Cody and J. L. Diamond, editors. *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- May, R. M. 1981. Models for single populations. Pages 5 - 29 in R. M. May, editor. *Theoretical Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Melis, C., H. Nordgård, I. Herfindal, K. Kauhala, P.-A. Åhlén, K.-B. Strann, and R. Andersen. 2007. Raccoon dogs in Norway - potential expansion rate, distribution area and management implications. . Vitenskapsmuseet Rapport Zoologisk Serie **3**.
- Miljødepartementet, K.-o. 2016. *Natur for Livet. Norsk handlingsplan for naturmangfold*.
- Morrison, C. A., S. J. Butler, R. A. Robinson, J. A. Clark, J. Arizaga, A. Aunins, O. Balta, J. Cepak, T. Chodkiewicz, V. Escandell, R. P. B. Foppen, R. D. Gregory, M. Husby, F. Jiguet, J. A. Kalas, A. Lehtikoinen, A. Lindstrom, C. M. Moshøj, K. Nagy, A. L. Nebot, M. Piha, J. Reif, T. Sattler, J. Skorpilova, T. Szep, N. Teufelbauer, K. Thorup, C. van Turnhout, T. Wenninger, and J. A. Gill. 2021. Covariation in population trends and demography reveals targets for conservation action. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **288**.
- Myers-Smith, I. H., J. T. Kerby, G. K. Phoenix, J. W. Bjerke, H. E. Epstein, J. J. Assmann, C. John, L. Andreu-Hayles, S. Angers-Blondin, P. S. A. Beck, L. T. Berner, U. S. Bhatt, A. D. Bjorkman, D. Blok, A. Bryn, C. T. Christiansen, J. H. C. Cornelissen, A. M. Cunliffe, S. C. Elmendorf, B. C. Forbes, S. J. Goetz, R. D. Hollister, R. de Jong, M. M. Loranty, M. Macias-Fauria, K. Maseyk, S. Normand, J. Olofsson, T. C. Parker, F. J. W. Parmentier, E. Post, G. Schaepman-Strub, F. Stordal, P. F. Sullivan, H. J. D. Thomas, H. Tommervik, R. Treharne, C. E. Tweedie, D. A. Walker, M. Wilmking, and S. Wipf. 2020. Complexity revealed in the greening of the Arctic. *Nature Climate Change* **10**:106-117.
- Myneni, R. B., F. G. Hall, P. J. Sellers, and A. L. Marshak. 1995. The interpretation of spectral vegetation indexes. *Ieee Transactions on Geoscience and Remote Sensing* **33**:481-486.
- 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. Lehtikoinen, M. Luoto, H. K. Mod, G. Newell, I. Renner, T. Roslin, J. Soinen, 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**.
- 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.
- Ovaskainen, O., and N. Abrego. 2020. *Joint Species Distribution Modeling with Applications in R*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ovaskainen, O., N. Abrego, P. Halme, and D. Dunson. 2016a. Using latent variable models to identify large networks of species-to-species associations at different spatial scales. *Methods in Ecology and Evolution* **7**:549-555.
- Ovaskainen, O., D. B. Roy, R. Fox, and B. J. Anderson. 2016b. Uncovering hidden spatial structure in species communities with spatially explicit joint species distribution models. *Methods in Ecology and Evolution* **7**:428-436.

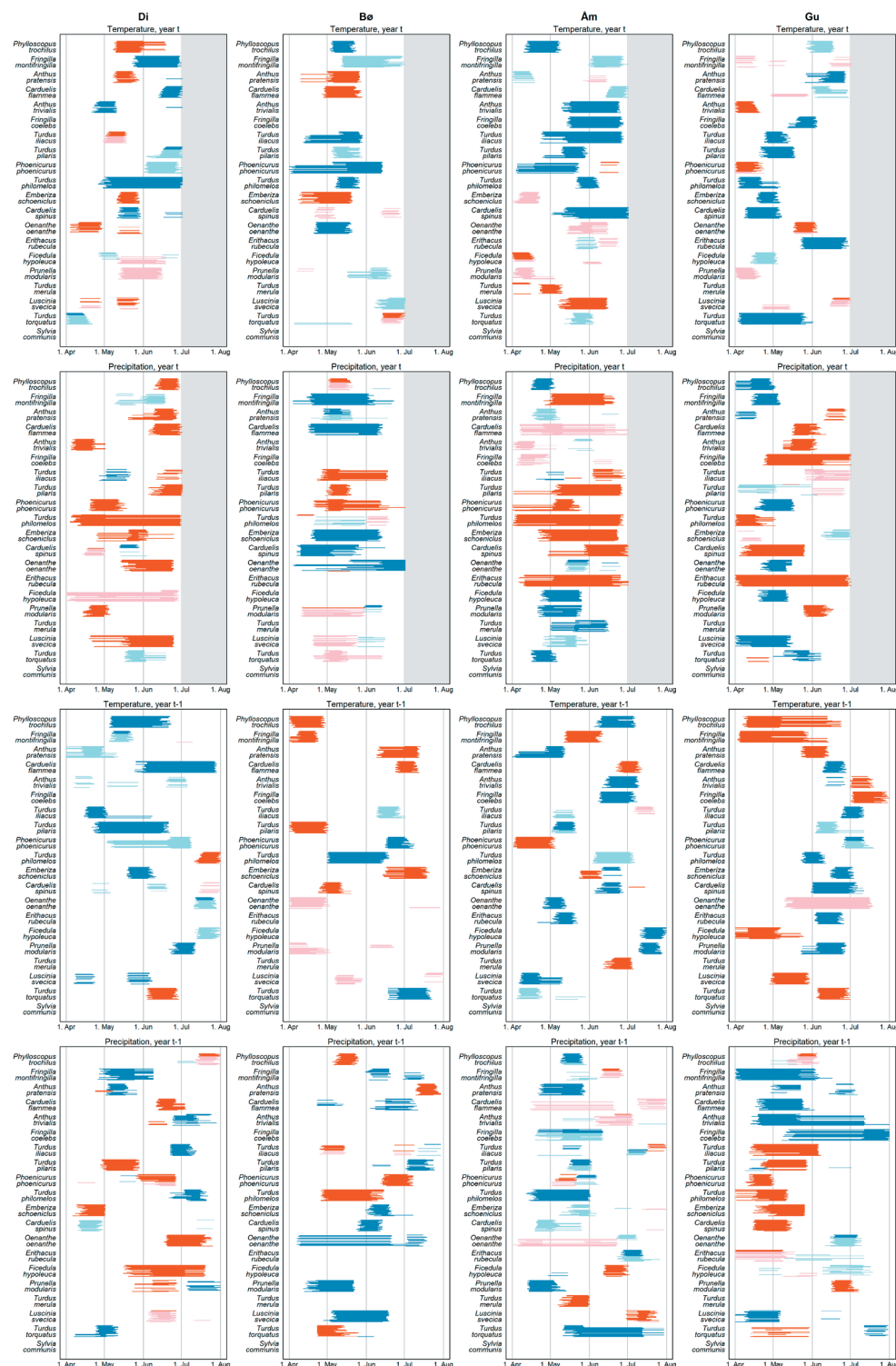
- Ovaskainen, O., and J. Soininen. 2011. Making more out of sparse data: hierarchical modeling of species communities. *Ecology* **92**:289-295.
- Ovaskainen, O., G. Tikhonov, D. Dunson, V. Grotan, S. Engen, B. E. Saether, and N. Abrego. 2017a. How are species interactions structured in species-rich communities? A new method for analysing time-series data. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **284**.
- Ovaskainen, O., G. Tikhonov, A. Norberg, F. G. Blanchet, L. Duan, D. Dunson, T. Roslin, and N. Abrego. 2017b. How to make more out of community data? A conceptual framework and its implementation as models and software. *Ecology Letters* **20**:561-576.
- Pennisi, E. 2021. Getting the big picture of biodiversity. *Science* **374**:926-931.
- Perrin, S. W., K. M. Baerum, I. P. Helland, and A. G. Finstad. 2021. Forecasting the future establishment of invasive alien freshwater fish species. *Journal of Applied Ecology* **58**:2404-2414.
- Peterson, A. T., M. Papes, and J. Soberon. 2008. Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecological Modelling* **213**:63-72.
- Pettorelli, N., N. A. J. Graham, N. Seddon, M. M. D. Bustamante, M. J. Lowton, W. J. Sutherland, H. J. Koldewey, H. C. Prentice, and J. Barlow. 2021. Time to integrate global climate change and biodiversity science-policy agendas. *Journal of Applied Ecology* **58**:2384-2393.
- Pettorelli, N., W. F. Laurance, T. G. O'Brien, M. Wegmann, H. Nagendra, and W. Turner. 2014. Satellite remote sensing for applied ecologists: opportunities and challenges. *Journal of Applied Ecology* **51**:839-848.
- Pettorelli, N., S. Ryan, T. Mueller, N. Bunnefeld, B. Jedrzejewska, M. Lima, and K. Kausrud. 2011. The Normalized Difference Vegetation Index (NDVI): unforeseen successes in animal ecology. *Climate Research* **46**:15-27.
- Pichler, M., and F. Hartig. 2021. A new joint species distribution model for faster and more accurate inference of species associations from big community data. *Methods in Ecology and Evolution* **12**:2159-2173.
- Pimm, S. L. 1991. *The Balance of Nature?* University of Chicago Press, Chicago.
- Pimm, S. L., I. Donohue, J. M. Montoya, and M. Loreau. 2019. Measuring resilience is essential to understand it. *Nature Sustainability* **2**:895-897.
- Poggiato, G., T. Munkemuller, D. Bystrova, J. Arbel, J. S. Clark, and W. Thuiller. 2021. On the Interpretations of Joint Modeling in Community Ecology. *Trends in Ecology & Evolution* **36**:391-401.
- Pollock, L. J., R. Tingley, W. K. Morris, N. Golding, R. B. O'Hara, K. M. Parris, P. A. Vesk, and M. A. McCarthy. 2014. Understanding co-occurrence by modelling species simultaneously with a Joint Species Distribution Model (JSDM). *Methods in Ecology and Evolution* **5**:397-406.
- Portner, H. O., R. J. Scholes, J. Agard, E. Archer, A. Arneth, X. Bai, D. Barnes, M. Burrows, L. Chan, W. L. Cheung, S. Diamond, C. Donatti, C. Duarte, N. Eisenhauer, W. Foden, M. A. Gasalla, C. Handa, T. Hickler, O. Hoegh-Guldberg, K. Ichii, U. Jacob, G. Insarov, W. Kiessling, P. Leadley, R. Leemans, L. Levin, M. Lim, S. Maharaj, S. Managi, P. A. Marquet, P. McElwee, G. Midgley, T. Oberdorff, D. Obura, E. Osman, R. Pandit, U. Pascual, A. P. F. Pires, A. Popp, V. ReyesGarcía, M. Sankaran, J. Settele, Y. J. Shin, D. W. Sintayehu, P. Smith, N. Steiner, B. Strassburg, R. Sukumar, C. Trisos, A. L. Val, J. Wu, E. Aldrian, C. Parmesan, R. Pichs-Madruga, D. C. Roberts, A. D. Rogers, S. Díaz, M. Fischer, S. Hashimoto, S. Lavorel, N. Wu, and H. T. Ngo. 2021. IPBES-IPCC co-sponsored workshop report on biodiversity and climate change; IPBES and IPCC.
- Post, E., M. C. Forchhammer, M. S. Bret-Harte, T. V. Callaghan, T. R. Christensen, B. Elberling, A. D. Fox, O. Gilg, D. S. Hik, T. T. Høye, R. A. Ims, E. Jeppesen, D. R. Klein, J. Madsen, A. D. McGuire, S. Rysgaard, D. E. Schindler, I. Stirling, M. P. Tamstorf, N. J. C. Tyler, R. van der Wal, J. Welker, P. A. Wookey, N. M. Schmidt, and P. Aastrup. 2009. Ecological Dynamics Across the Arctic Associated with Recent Climate Change. *Science* **325**:1355-1358.
- Post, E., and C. Pedersen. 2008. Opposing plant community responses to warming with and without herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **105**:12353-12358.
- 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.
- Ross, S., J. F. Arnoldi, M. Loreau, C. D. White, J. C. Stout, A. L. Jackson, and I. Donohue. 2021. Universal scaling of robustness of ecosystem services to species loss. *Nature Communications* **12**.

- Royama, T. 1992. Analytical population dynamics. Chapman & Hall, London.
- 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.
- Seddon, N., A. Smith, P. Smith, I. Key, A. Chausson, C. Girardin, J. House, S. Srivastava, and B. Turner. 2021. Getting the message right on nature-based solutions to climate change. *Global Change Biology* **27**:1518-1546.
- 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.
- Stenseth, N. C., A. Mysterud, G. Ottersen, J. W. Hurrell, and K.-S. Chan. 2002. Ecological effects of climate fluctuations. *Science* **297**:1292-1297.
- Sugihara, G. 1980. Minimal community structure : an explanation of species abundance patterns. *American Naturalist* **116**:770 - 787.
- Sundby, S., and O. Nakken. 2008. Spatial shifts in spawning habitats of Arcto-Norwegian cod related to multidecadal climate oscillations and climate change. *Ices Journal of Marine Science* **65**:953-962.
- Sæther, B.-E. 1997. Environmental stochasticity and population dynamics of large herbivores: a search for mechanisms. *Trends in Ecology & Evolution* **12**:143 - 149.
- Sæther, B.-E. 2021. Prediksjonsmodellering av arter og samfunn i forvaltning av biologisk mangfold: utfordringer og muligheter.
- Sæther, B.-E., S. Engen, and V. Grøtan. 2013. 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, and E. Matthysen. 2002. Demographic characteristics and population dynamical patterns of solitary birds. *Science* **295**:2070 - 2073.
- Sæther, B.-E., V. Grøtan, S. Engen, T. Coulson, P. R. Grant, M. E. Visser, J. E. Brommer, B. R. Grant, L. Gustafsson, B. J. Hatchwell, K. Jerstad, P. Karell, H. Pietiäinen, A. Roulin, O. W. Røstad, and H. Weimerskirch. 2016. Demographic routes to variability and regulation in bird populations. *Nature Communications* **7**.
- Sæther, B.-E., W. J. Sutherland, and S. Engen. 2004. Climate influences on a population dynamics. *Advances in Ecological Research* **35**:185 - 209.
- Tikhonov, G., L. Duan, N. Abrego, G. Newell, M. White, D. Dunson, and O. Ovaskainen. 2020. Computationally efficient joint species distribution modeling of big spatial data. *Ecology* **101**.
- 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.
- Tucker, C. J., I. Y. Fung, C. D. Keeling, and R. H. Gammon. 1986. Relationship Between Atmospheric CO₂ Variations And A Satellite-Derived Vegetation Index. *Nature* **319**:195-199.
- Tømmervik, H., K. A. Høgda, and L. Solheim. 2003. Monitoring vegetation changes in Pasvik (Norway) and Pechenga in Kola Peninsula (Russia) using multitemporal Landsat MSS/TM data. *Remote Sensing of Environment* **85**:370-388.
- 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.
- Ørka, H. O., M.-C. Jutras-Perreault, J. Gailis, A. Svensson, E. Hansen, and T. Gobakken. 2019. Fjernmålingsbasert kartlegging og overvåkning av økosystemet skog – på veg mot et nasjonalt heldekkende skogøkologisk grunnkart. . Norges Miljø- og Biovitenskaplige Universitet. .
- Åström, J., S. Birkemoe, T. Dahle, M. Davey, T. Ekrem, A. Endrestøl, F. Fosshøy, Ø. Nystad Handberg, O. Hanssen, K. Magnussen, M. A. M. Majaneva, S. Navrud, A. Staverløkk, A. Sverdrup-Thygeson, and F. Ødegaard. 2020. Forslag til nasjonal insektovervåkning-Erfringer fra et pilotforsøk samt en nytte-kostnadsanalyse.
- Åström, S., J. Åström, K. Bøhn, J. O. Gjershaug, A. Staverløkk, S. Dahle, and F. Ødegaard. 2019. Nasjonal overvåkning av dagsommerfugler og humler i Norge. Oppsummering av aktiviteten i 2018.

8 Vedlegg

Vedlegg 1. Artsspesifikke klimavinduanalyser.

Figurene viser for de 20 vanligste spurvefuglene og for hvert av de 7 områdene, de 20 klimavinduerne som best forklarte dynamikken til artene etter å ha tatt hensyn til tetthetseffekt. Blå viser positiv effekt og rød er negativ effekt. Mørke felt er signifikant ($P < 0.05$) effekt. Figuren fortsetter på neste side. Di = Dividalen, Bø = Børgefjell, Åm = Åmotsdalen, Gu = Gutulia, Mø = Møsvatn, So = Solhomsfjell, Lu = Lund.



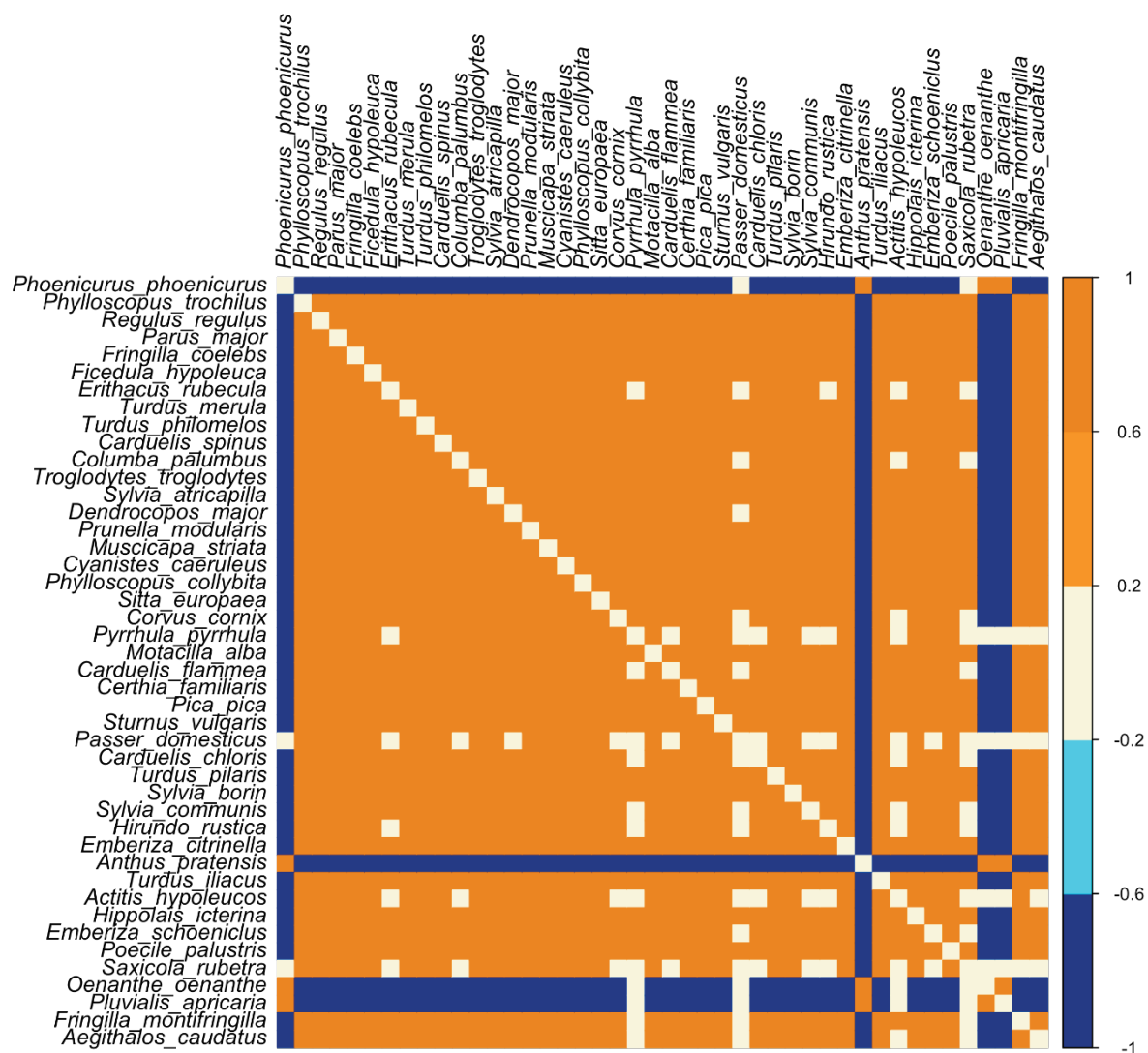


Vedlegg 2. Artsassosiasjoner for fuglesamfunn fra TOV-E-data, predikert på punktnivå, for de ulike miljødatasettene.

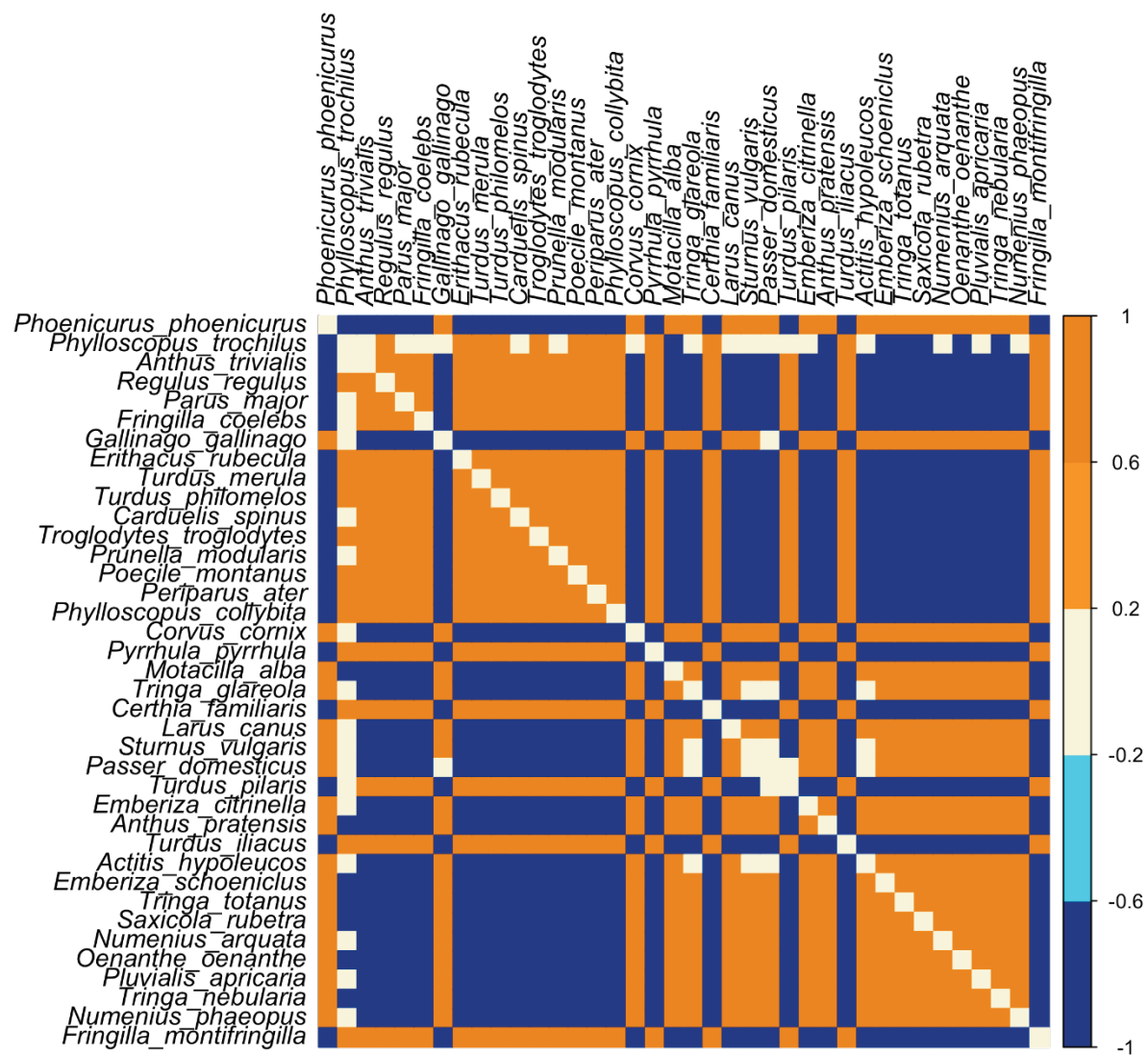
Artsassosiasjoner på punktnivå for en modell med SatVeg som miljødatasett



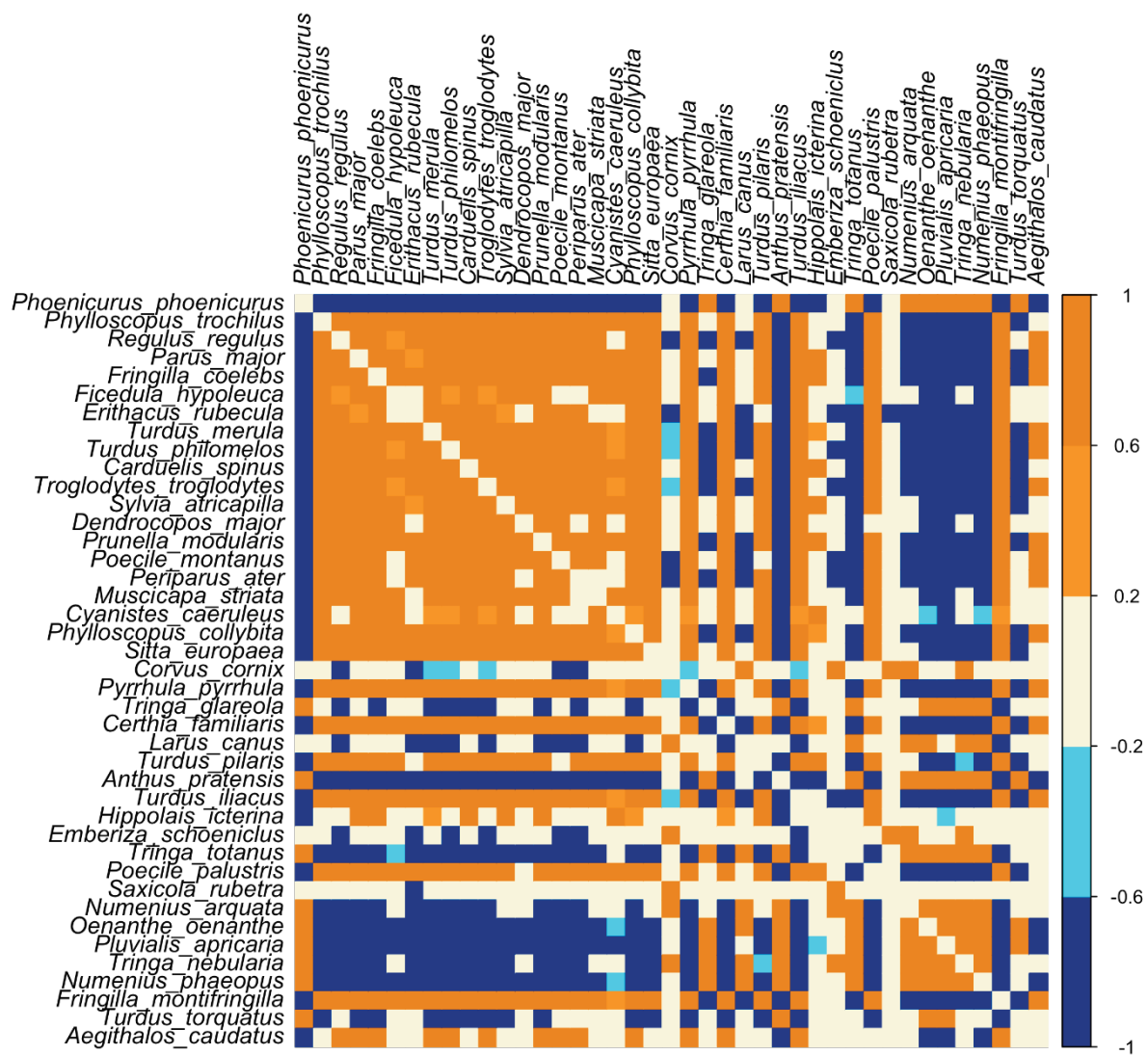
Artsassosiasjoner på punktnivå for en modell med SØG som miljødatasett



Artsassosiasjoner på punktnivå for en modell med klimadata som miljødatasett

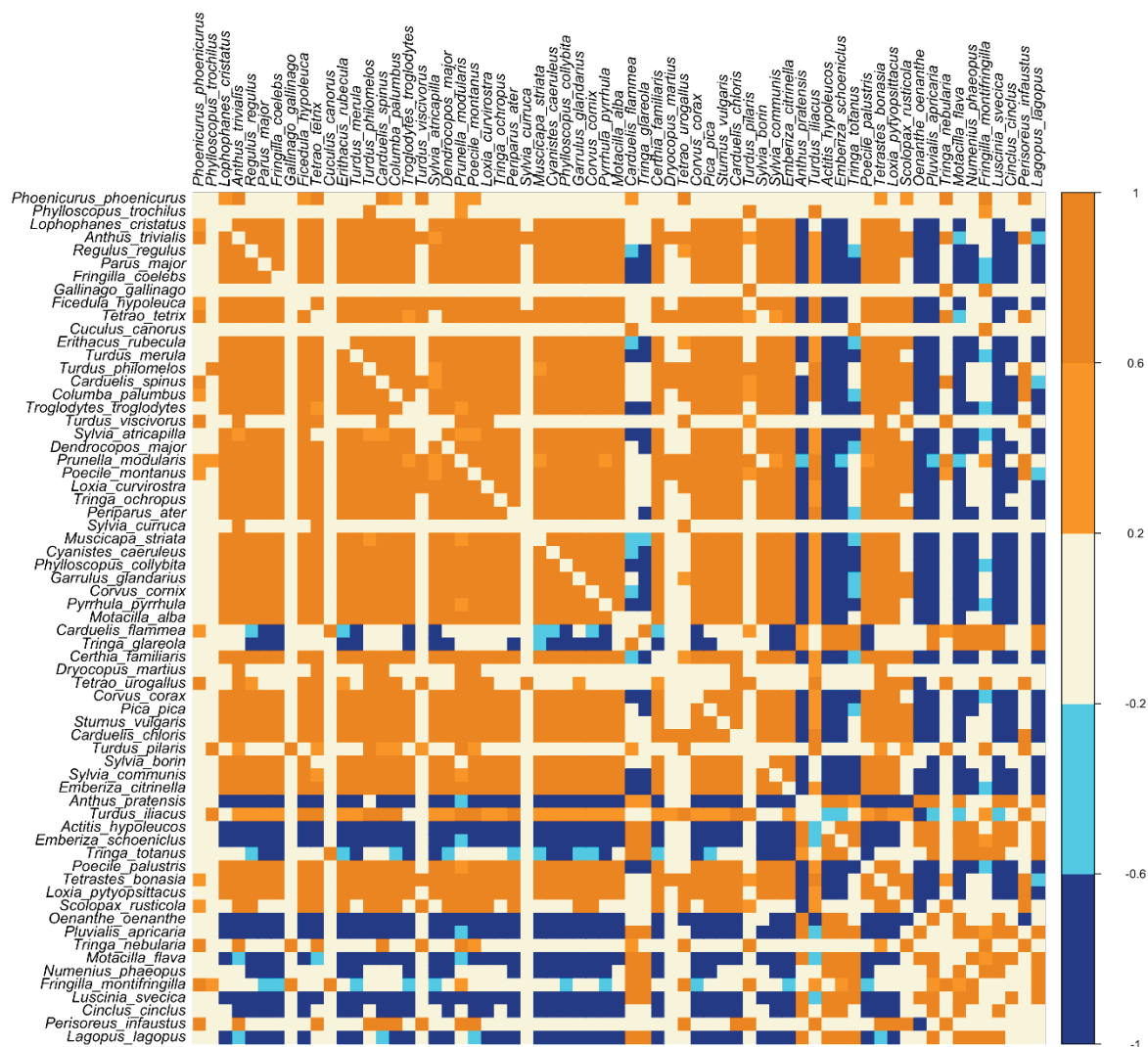


Artsassosiasjoner på punktnivå for en modell med MODIS NPP som miljødatasett

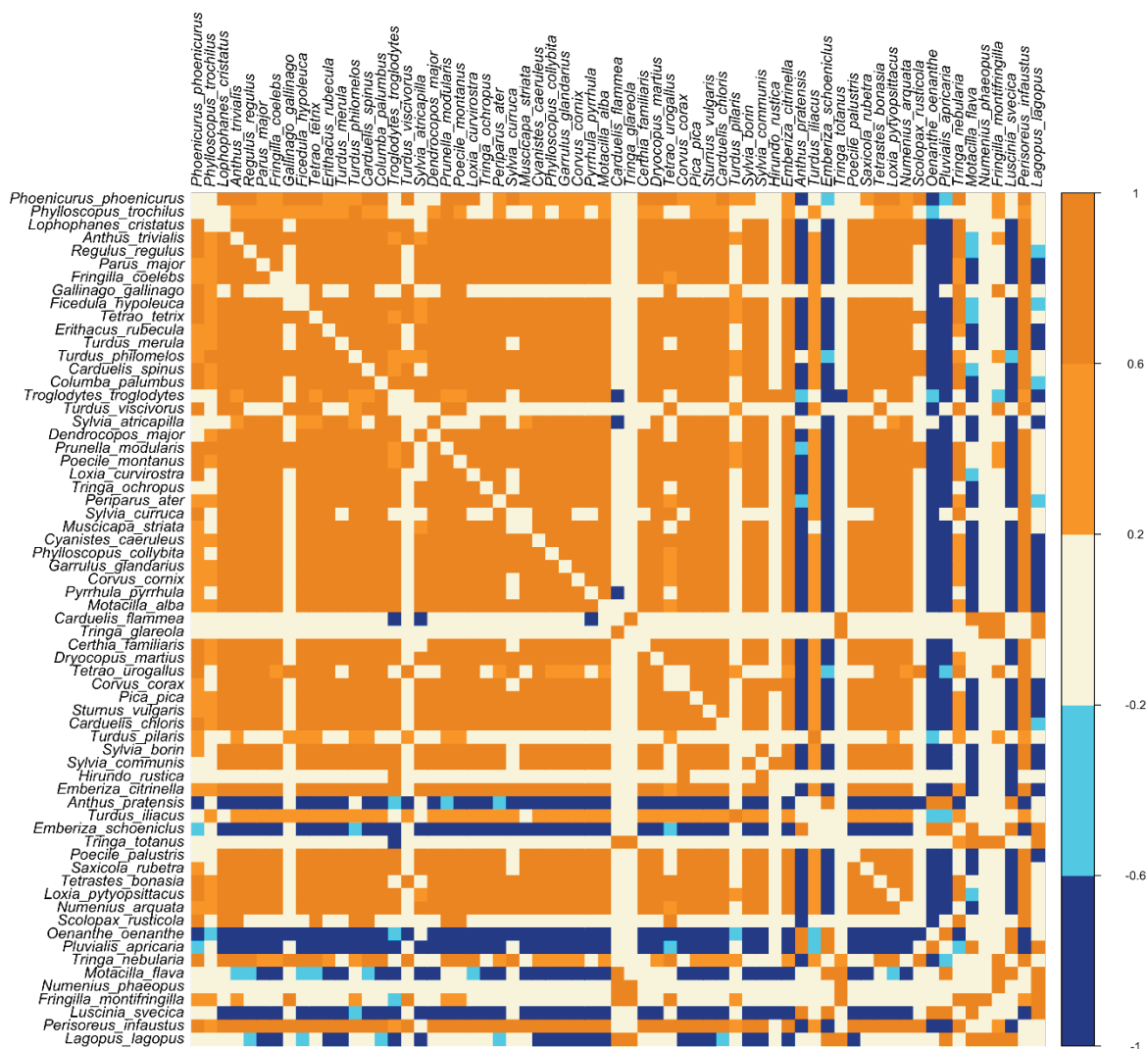


Vedlegg 3. Artsassosiasjoner for fuglesamfunn fra TOV-E-data, predikert på transektnivå, for de ulike miljødatasettene.

Artsassosiasjoner på transektnivå for en modell med SatVeg som miljødatasett



Artsassosiasjoner på transektnivå for en modell med SØG som miljødatasett



Artsassosiasjoner på transektnivå for en modell med klimadata som miljødatasett



Artsassosiasjoner på transektnivå for en modell med MODIS NPP som miljødatasett

