Tímarit um raunvísindi og stærðfræði
3. árg. 1. hefti 2005 – raust.is/2005/1/01

Sveiflur í íslenska rjúpnastofninum

Kjartan G. Magnússon

Raunvísindastofnun Háskólans

Vefútgáfa: 31. desember 2005

Ágrip – Rjúpnastofninn á Íslandi sveiflast eins og kunnugt er og nær hámarki á u.þ.b. 11 ára fresti. Við kynnum hér tvö líkön sem lýsa þessum 11 ára sveiflum: ARX-tímaraðalíkan og strjált ólínulegt stofnlíkan með töf. Stuðlar í líkönunum eru metnir með því að bera saman reiknuð gildi og mældar stofnvísitölur frá norðausturlandi 1981-2003. ARX-líkanið sýnir greinilega að marktæk hnignun hefur átt sér stað á tímabilinu. Bæði líkönin sýna 11 ára sveiflur. Aldurshlutföllin eru þekkt, sem gerir kleift að meta dánarstuðla. Dánarstuðlar fullorðinna fugla (þ.e. fugla eldri en eins árs) hafa vaxið á tímabilinu sem um ræðir, en svokallaður umfram dánarstuðull 1. árs fugla sýnir enga slíka tilhneigingu, en sveiflast líkt og stofnvísitölurnar, en hliðrað um 2-4 ár. Umframdánarstuðull ungfugla hefur marktækt samband við stofn, allt að 4 ár aftur í tímann og einnig við fjölda fálka um haust. Samkvæmt hinu metna líkani hverfa stofnsveiflur og stofninn situr fastur í lágmarki ef dánarstuðull fullorðinna fugla er „of hár“. Nota má veiðitölur undanfarinna ára til að meta heildarstofninn og náttúrulega dánartíðni. Heildarstofninn á landinu öllu sveiflast milli u.þ.b. 35 000 og 190 000 fugla að vori.

1. Inngangur

Það er vel þekkt að ýmsir dýrastofnar sveiflast á nokkuð reglulegan hátt og ná hámarki á vissu árabili. Þar sem lotan í sveiflunum er ekki alveg föst - það sama á við um útslagið - eru slíkar sveiflur stundum kallaðar gervisveiflur (e. quasi-cycles) [1]. Stofnsveiflur hafa verið mikið rannsakaðar, bæði frá líf- og vistfræðilegu sjónarhorni sem og með stærðfræðilegum líkönum.

Stofnsveiflur má m.a. skýra með

1. Töf í þéttleikaáhrifum (e. delayed density dependent processes)
2. Samspili tveggja eða fleiri stofna, svo sem rándýrs – bráðar og hýsils – sníkjudýrs
3. Sveiflum í umhverfisskilyrðum
4. Breytileika í lífsstuðlum (e. vital rates) m.a. vegna slembibreytinga í umhverfi.

Líta má á nokkur einföld dæmi til að varpa ljósi á þessi hugtök. Látum N tákna stofnstærðina. „Logistic“ jafna með töf T og stika r, þ.e.

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN(t)\left(1 - \frac{N(t-T)}{K}\right)$$

hefur lotulausn ef margfeldið rT er nægilega stórt [2]. Hér koma þéttleikaáhrifin, þ.e. áhrif frá seinni lið hægri hliðar jöfnunnar, ekki fram fyrr en eftir T tímaeiningar. Stuðullinn K – sem er jafnvægispunktur – kallast burðarþol (e. carrying capacity) og er sá stofn sem vistkerfið getur framfleitt.

Annað einfalt dæmi um töf í þéttleikaáhrifum er strjála „logistic jafnan“

$$N_{t+1} = rN_t(1 - N_t)$$

sem hefur lotulausnir ef r er nægilega stórt. Báðar þessar jöfnur leiða reyndar einnig til óreiðulausna ef stikarnir eru auknir enn frekar.

Sem dæmi um samspil tveggja stofna má taka hið þekkta Lotka-Volterra-líkan

$$\frac{dN}{dt} = aN - bNP \qquad \frac{dP}{dt} = -cP + eNP$$

þar sem N er stofn bráðar, P stofn rándýrs og *a,b,c,e* eru fastar. Lausnir þessa hneppis eru lotubundnar. Lotka-Volterra-líkanið er að vísu óheppilegt dæmi, þar sem það hefur tvo galla sem gera það að verkum að það er ónothæft til að lýsa stofnsveiflum í raunverulegum stofnum. Í fyrsta lagi er útslagið í sveiflunni háð byrjunarstöðu kerfisins og í öðru lagi er hneppið ekki gerðarstöðugt (e. structurally stable) sem þýðir að ef hægri hlið hneppisins er breytt lítilsháttar, sama hversu lítið, t.d. ef $-\varepsilon N^2$ lið er bætt við fyrri jöfnuna, hverfa sveiflurnar og brautirnar stefna í jafnvægispunkt fyrir öll $\varepsilon > 0$. Mun betra dæmi um líkan til að lýsa samspili rándýrs og bráðar er eftirfarandi hneppi [3]

$$\frac{dN}{dt} = rN(1 - N/K) - a\frac{N}{N+D}P \qquad \frac{dP}{dt} = sP(1 - bP/N)$$

Þetta er mun raunhæfara líkan en Lotka-Volterra-líkanið: stofn bráðarinnar vex ekki ótakmarkað eins og í Lotka-Volterra-líkaninu ef $P = 0$ heldur stefnir á K; takmörk eru fyrir því hvað hvert rándýr getur étið af bráð – sbr. seinni lið fyrri jöfnunnar – og burðarþol rándýra er í beinu hlutfalli við magn bráðar. Þetta hneppi hefur stöðuga markrás (e. limit cycle), sem allar brautir stefna á. Útslagið í sveiflunni er því aðeins háð stikunum í líkaninu, en ekki upphafsstöðu kerfisins.

Sem dæmi um hvernig sveiflur í umhverfisskilyrðum geta orsakað stofnsveiflur má líta á þvingaða „logistic“ jöfnu

$$\frac{dN}{dt} = rN(1 - N/K) + f(t)$$

þar sem f er lotubundið (sjá t.d. [1]). Jafna (2) hér fyrir neðan er svo dæmi um stofnsveiflur sem geta stafað af því að lífstuðlar eru hendingar.

Það er vel þekkt að þéttleiki rjúpu (*Lagopus muta*) sveiflast með lotu 10-12 ár [4–8]. Í þessari grein munum við skoða tvö mismunandi líkön sem lýsa þessum sveiflum. Í fyrsta lagi munum við athuga einfalt tímaraðalíkan þar sem slembiáhrif valda viðvarandi sveiflum og fella slíkt líkan að gögnum um stofnvísitölu rjúpu í Þingeyjarsýslum 1981-2003. Í öðru lagi kynnum við strjált líkan með töf af rjúpnastofninum sem gefur sveiflur líkar þeim sem sjást í náttúrunni. Rjúpa er meginfæða fálka (*Falco rusticolus*) á Íslandi og leidd eru rök að því að sveiflurnar í rjúpnastofninum (og þá einnig í fjölda fálka) kunni að stafa af samspili milli þessara tveggja tegunda. Grein þessi lýsir niðurstöðum samstarfsverkefnis Raunvísindastofnunar Háskólans og Náttúrufræðistofnunar Íslands og byggir að nokkru leyti á tveimur skýrslum Raunvísindastofnunar [9, 10].

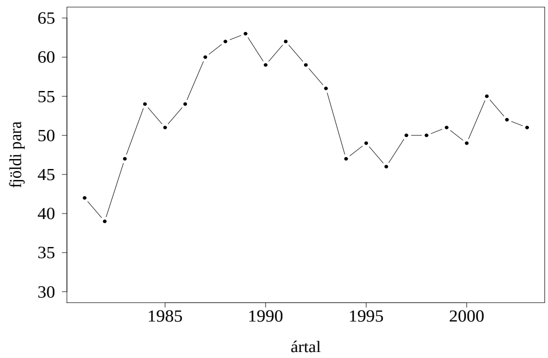
2. Gögn

Gögnum þeim sem notuð eru í þessu riti var safnað á árunum 1981-2003 í Þingeyjarsýslum af Ólafi K. Nielsen á Náttúrufræðistofnun Íslands, sem hefur haft veg og vanda af rannsóknum á rjúpu og fálka hér á Íslandi. Þau eru:

- Stofnvísitala rjúpu á vorin (mynd 1).
- Aldurshlutföll (þ.e. hlutfall fugla á fyrsta ári) í rjúpnastofninum vor og haust
- Fjöldi fálkapara á athugunarsvæðinu (mynd 2)
- Rjúpnaveiði 1995 - 2004

Gögn fyrir árin 2004 og 2005 eru ekki notuð hér þar sem veiðar voru ekki heimilaðar haustin 2003 og 2004 og þær mælingar því ekki alveg sambærilegar við mælingar fyrri ára. Stofnvísitala rjúpu er fengin

Mynd 1. Stofnvísitala úr talningum á rjúpukörrum á norðausturlandi 1981-2005. Árin 2004 og 2005 eru einnig sýnd, en þá voru rjúpnaveiðar ekki heimilar.



Mynd 2. Fjöldi fálkapara á athugunarsvæðinu á norðausturlandi 1981-2004.

með því að telja karra á óðali á 6 stöðum á athugunarsvæðinu í Þingeyjarsýslum. Aldurshlutföll á vorin eru einkum fengin með því að aldursgreina rjúpnaleifar við fálkahreiður sem og fugla sem fangaðir eru lifandi til merkinga, en hlutföll á haustin byggja á talningum á fjölda unga á hænu. Nánari lýsingar á gögnum og aðferðum við gagnasöfnun má sjá í [8] og [9].

3. Tímaraðalíkan

Við byrjum á því að fella einfalt tímaraðalíkan að röðinni fyrir stofnvísitölur til að kanna lotuna í sveiflunum og eins hvort langtímabreytingar hafa átt sér stað, þ.e. hvort stofninn sé á niðurleið eins og mynd 1 gefur til kynna. Hafa ber í huga þegar niðurstöður eru túlkaðar að röðin er fremur stutt. Við gerum ráð fyrir að stærð (eða þéttleika) rjúpnastofnsins sé lýst með mismunajöfnu (e. difference equation) af gerðinni

$$N_t = aN_{t-1}F(N_{t-1}, N_{t-2}, \ldots, N_{t-k}) \tag{1}$$

þar sem N_t er þéttleikinn árið t, stuðullinn a er eðlisvöxtur stofnsins (þ.e. mælikvaði á hversu hratt stofninn getur vaxið, háður dánartíðni og frjósemi) og F er fall af þéttleika fyrri ára. Eðlisvöxturinn er slembibreyta og við gerum því ráð fyrir að

$$a = a_0 e^{Z_t}$$

þar sem a_0 er fasti og Z_t er normaldreifð stærð með meðalgildi 0 og dreifni σ^2. Slembiútgáfa líkansins verður því

$$N_t = a_0 N_{t-1}F(N_{t-1}, N_{t-2}, \ldots, N_{t-k})e^{Z_t} \tag{2}$$

Athugið að gert er ráð fyrir að skekkjan/slembiáhrifin séu margfaldandi, þ.e. staðalfrávik í N_t sé í beinu hlutfalli við meðalgildi þess. Þar sem N_t er lognormaldreifð stærð er

$$E(N_t) = a_0 N_{t-1}F(N_{t-1}, N_{t-2}, \ldots, N_{t-k})e^{\sigma^2/2}$$

og

$$\mathrm{Var}(N_t) = [a_0 N_{t-1}F(N_{t-1}, N_{t-2}, \ldots, N_{t-k})]^2(e^{2\sigma^2} - e^{\sigma^2})$$

Þetta er eðlilegri forsenda en að gera ráð fyrir að skekkjan leggist einfaldlega við stofnáhrifin. Þar sem slembiáhrifin margfalda stofnáhrifin er viðeigandi að taka logra. Því skulum við til einföldunar gera ráð fyrir að fallið F sé á forminu (eða nálgað með) $F(N_{t-1}, N_{t-2}, \ldots, N_{t-k}) = N_{t-1}^{a_1-1} \times N_{t-2}^{a_2} \times \ldots N_{t-k}^{a_k}$. Eftir að búið er að taka logra af jöfnu (2) fæst ($Y = \ln N$)

$$Y_t = \ln a_0 + \sum_{i=1}^{k} \alpha_i Y_{t-i} + Z_t$$

Tafla 1. Logragildin á sennileikafallinu (e. log-likeliehood) og AIC fyrir ARX(k) þar sem $k = 2, 3, 4, 5$, þegar ARX(k)-líkan er fellt að rjúpnatalningunum 1981-2003.

k	2	3	4	5
loglik	1.8	3.1	8.6	8.6
AIC	6.4	5.8	-3.1	-1.2

Við gerum ráð fyrir að hendingarnar Z_t séu óháðar og normaldreifar. Til að kanna hvort langtímabreytingar í þéttleika hafa átt sér stað gerum við ráð fyrir að stuðullinn $\ln a_0$ sé línulegt fall af tíma, þ.e.

$$Y_t = \alpha_0 + \beta t + \sum_{i=1}^{k} \alpha_i Y_{t-i} + Z_t \tag{3}$$

Vegna þess hve röðin er stutt er ekki fýsilegt að nota flóknara tímafall. Hér er rétt að vekja athygli á því að til að hægt sé að kanna sjálffylgni (e. auto-correlation) í röðinni, þarf að fjarlægja allar reglulegar tímabreytingar, með öðrum orðum, meðalgildi og dreifni í Y_t – eftir að búið er að fjarlægja tímaþáttinn – verða að vera óháð tíma. Röðin kallst þá veikt stöðug (e. weakly stationary). Líkan af gerðinni (3) kallast ARX-líkan (e. Auto-Regressive with external factors).

ARX-líkön samkvæmt jöfnu (3) fyrir $k = 2, 3, 4$ og 5 eru felld að logragildum af stofnvísitölunum, þ.e. $Y_t = \ln(X_t)$, þar sem X_t eru niðurstöður úr talningunum 1981-2003 (mynd 1), með því að nota sennileikaaðferð (maximum likelihood). Líkan af 4. stigi, þ.e. $k = 4$, passar best (tafla 1): Lograr af sennileikagildunum aukast verulega frá $k = 3$ til $k = 4$, en lítið þegar 5. stigs lið er bætt við. Tafla 1 sýnir einnig gildin á AIC (e. Akaike's Information Criterion) sem refsar fyrir fjölda stika:

$$AIC = -2 \ln \text{ (sennileikagildi) } + 2 \text{ (fjöldi metinna stika)}.$$

Lægsta gildið á AIC er fyrir $k = 4$. Gildin á α og β stuðlunum fyrir 4. stigs líkanið eru gefin í töflu 2, sem sýnir einnig staðalskekkju (SE) og p-gildi fyrir stuðlamötin ásamt mati á σ, logra af sennileikagildunum og AIC-gildin. Þar sem α_2 og α_3 eru ekki marktækir eru þessir stuðlar settir jafnt núlli og stuðlarnir sem eftir eru metnir (tafla 2). AIC-gildið lækkar töluvert (sem merkir að fækkun stika gerir meira en að vega upp á móti lækkun í sennileikagildi) og því munum við einskorða okkur við þetta líkan héðan í frá („smækkað“ ARX-líkan af 4. stigi). Athygli vekur að $\alpha_4 < 0$, þ.e. stofninn fyrir 4 árum hefur neikvæð áhrif á núverandi stofn. Þetta er erfitt að skýra með því að líta á lífsferil rjúpunnar eingöngu, því að rjúpur ná yfirleitt ekki fjögurra ára aldri. Stuðullinn sem lýsir langtímaþróun í líkaninu (β) er mjög marktækur og neikvæður. Ef til staðar er línuleg langtímaþróun, δt, í stofninum leiðir af jöfnu (3) að $\delta = \beta/(1 - \sum_{i=1}^{k} \alpha_i)$. Fyrir ARX(4) fæst þannig skv. töflu 2 að $\delta = \beta/0.82$ og fyrir smækkaða líkanið að $\delta = \beta/0.73$. Þetta staðfestir að stofninum hefur hnignað á árunum 1981-2003. Athugun á leifum (e. residuals) fyrir ARX-líkanið gefur vísbendingu um að búið sé að fjarlægja nær alla sjálffylgni úr röðinni og eftir standi aðeins slembisveiflur (e. random fluctuations). Þetta staðfestir frekar réttmæti ARX-líkansins [3].

Lotuna í sveiflunum fyrir lögbundna (e. deterministic) smækkaða líkanið má finna á eftirfarandi hátt:

$$Y_t = \alpha_0 + \beta t + \alpha_1 Y_{t-1} + \alpha_4 Y_{t-4} \tag{4}$$

Látum $\overline{Y}$ vera meðalgildi Y_t. Væntigildi Y er er línulegt fall af tíma líkt og Y_t og $\overline{Y} = \alpha_0 + \beta t + \alpha_1 \overline{Y} + \alpha_4 \overline{Y}$. Þegar þessi jafna er dregin frá jöfnu (4) fæst

$$y_t = \alpha_1 y_{t-1} + \alpha_4 y_{t-4} \tag{5}$$

Tafla 2. Mat á stuðlum í 4. stigs ARX-líkani og 4. stigs líkani þar sem 2 af stuðlunum eru settir jafnt núlli fyrir rjúpnatímaröðina frá norðausturlandi 1981-2003.

	ARX(4)			Smækkað ARX(4)		
	Stuðull	Staðalsk.	p-gildi	Stuðull	Staðalsk.	p-gildi
α_0	5.30	0.11	0.00	5.30	0.12	0.00
β	-0.042	0.008	0.00	-0.042	0.009	0.00
α_1	0.72	0.16	0.00	0.75	0.10	0.00
α_2	-0.19	0.23	0.43	0		
α_3	0.31	0.22	0.19	0		
α_4	-0.66	0.16	0.00	-0.48	0.07	0.00
σ	0.15			0.16		
loglik	8.6			7.7		
AIC	-3.1			-5.4		

þar sem $y_1 = Y_y - \overline{Y}$ er frávikið frá meðalgildi. Þessi breyta hefur meðalgildi 0 og við gerum ráð fyrir að dreifni hennar og sjálffylgni séu óháð tíma, en slíkar raðir kallast veikt sístæðar. Leitum síðan að lausn á (5) á forminu $y_t = \rho^t e^{i\omega t} = z^t$, þar sem $z = \rho e^{iw}$ er tvinntala rituð í skauthnitum. Innsetning inn í (5) gefur

$$z^4 = \alpha_1 z^3 + \alpha_4$$

Fyrir gildin á α_1 og α_4 í töflu 2 eru lausnir þessarar jöfnu $0.44 \pm 0.56i$ og $0.82 \pm 0.52i$, sem í skauthnitum $z = [\rho, \omega]$ eru

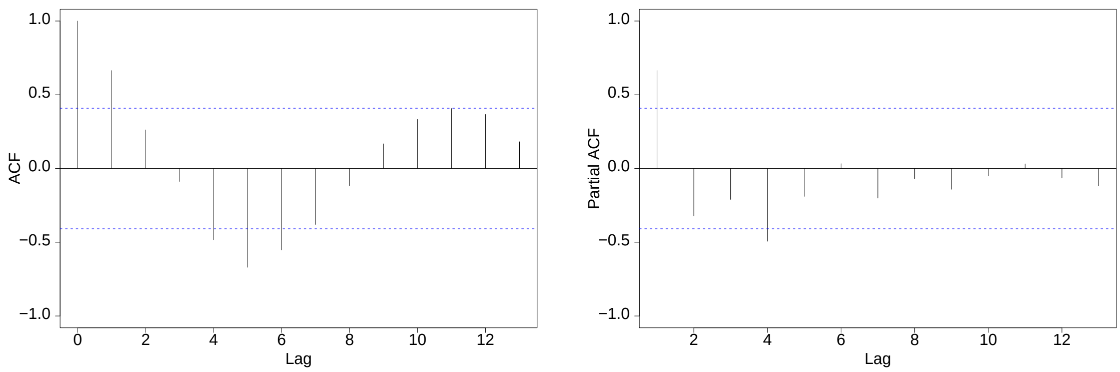
$$z_1 = [0.72, -2.24], \quad z_2 = [0.72, 2.24], \quad z_3 = [0.97, -0.57], \quad z_4 = [0.97, 0.57]$$

Sveiflan sem svarar til $\rho = 0.72$ (með tíðni $T = 2\pi/\omega = 2.8$ ár) deyr út mun hraðar en sú sem svarar til $\rho = 0.97$. Sú síðari – sem er ríkjandi – hefur tíðnina $\omega = 0.57$ sem svarar til lotu $T = 2\pi/\omega = 11.1$ ár. Þetta er í mjög góðu samræmi við fyrri hugmyndir. Þó að sveiflurnar í lögbundna líkaninu (5) deyi út, þá gerist það hægt ($\rho \approx 1$) og að auki gerir slembiliðurinn Z það að verkum að sveiflurnar verða viðvarandi.

Það er rétt að taka fram að stofnlíkanið er mun óvissara en ætla mætti af stikamatinu í ARX-líkaninu. Staðalfrávik stika sem fást úr tölfræðireikningum sýna nákvæmni þeirra miðað við að rétt líkanið sé metið og öll óvissa stafi af frávikunum. Í þessu tilfelli er nokkur óvissa um gerð líkansins en ARX-líkön (af stigi tveir eða meira) eru þokkalega almenn sem fyrsta nálgun og eru iðulega notuð sem fyrsta skref til að finna tengsl milli núverandi þéttleika og þéttleika fyrri ára ásamt lotu o.s.frv.

Niðurstöður ARX-líkansins má skoða myndrænt með því að teikna sjálffylgnifall og hlutsjálffylgnifall (e. partial auto-correlation function) fyrir rjúpnaröðina. Fyrst verður þó að fjarlægja reglulegar tímabreytingar með því að draga liðinn $\hat{\alpha}_0 + \hat{\beta}t$ frá $Y_t = \ln(X_t)$ þar sem $\hat{\alpha}_0$ og $\hat{\beta}$ eru mötin á stuðlunum α_0 og β. Það dugar að vísu ekki alveg í ljósi þess að þátturinn, βt, sem lýsir langtímaþróun í líkaninu er ekki alveg sá sami og þátturinn sem lýsir langtímaþróun í stofninum, eins og bent er á að framan, en verður þó látið nægja. Látum $\tilde{Y}_t = Y_t - (\hat{\alpha}_0 + \hat{\beta}t)$. Mynd 3a sýnir sjálffylgnifallið þ.e. fylgni milli $\tilde{Y}_t$ og $\tilde{Y}_{t+h}$ fyrir $h = 0, 1, 2, \ldots$. Fallinu svipar mjög til deyfðrar kósínus-sveiflu með lotu 10-12 ár. Hlutsjálffylgni gefur sjálffylgni fyrir töf h eftir að búið er að fjarlægja áhrifin frá liðum sem eru með minni töf en h. Liðirnir með töf $h = 1$ og $h = 4$ eru þeir einu marktæku (mynd 3b).

Tímaröðin fyrir fjölda fálkapara á athugunarsvæðinu er sýnd í mynd 2. ARX-líkan af stigi 5 fellur best að þessum mælingum, einu marktæku liðirnir eru α_0, α_1 og α_5. Stuðullinn við t-liðinn (β) er ekki marktækur, þ.e. engar marktækar línulegar breytingar með tíma hafa átt sér stað á tímabilinu. Sjálffylgnirit sýnir lotu sem er u.þ.b. 14 ár, heldur lengri en fyrir rjúpu. Deyfing í sjálffylgninni er meiri en fyrir rjúpu enda er fálkaröðin ekki eins regluleg og rjúpnaröðin (sjá nánar í [9]).



a) **b)**

Mynd 3. Sjálffylgnifall (a) og hlutsjálffylgnifall (b) logra af stofnvísitölum

Til að kanna tengslin milli fálka og rjúpu má skoða krossfylgni (e. cross-correlation) milli fjölda rjúpna og fjölda fálka á óðali (krossfylgni tveggja tímaraða $x(t)$ og $y(t)$ er fylgnin milli $x(t+h)$ og $y(t)$ fyrir $h = \pm 0, 1, 2, 3, \ldots$). Mynd 4 sýnir krossfylgnina eftir að búið er að fjarlægja línulegar tímabreytingar. Þar kemur fram að fálkaröðin er 1-4 árum á eftir rjúpnaröðinni þ.e. eftir miklum rjúpnafjölda fylgir mikill fjölda fálka á óðali 1-4 árum síðar. Einnig sést að mikill fjöldi fálka leiðir til lítils rjúpnaþéttleika næstu 2-5 árin.

4. Breytingar á dánarstuðlum fullorðinna fugla

Til að leita hugsanlegra skýringa á þeirri þróun í rjúpnastofninum sem greiningin á tímaröðinni leiðir í ljós var þróun dánarstuðla frá 1981 skoðuð. Dánarstuðlana má meta út frá stofnvísitölum og aldurshlutföllum á eftirfarandi hátt: Skilgreinum

N_1^t: fjöldi 1. árs fugla um vor árið t, þ.e. ungar frá fyrra ári
N_2^t: fjöldi fullorðinna fugla (þ.e. 2. ára og eldri) um vor árið t
$N^t = N_1^t + N_2^t$: heildarfjöldi fugla um vor árið t
$S_2^t = e^{-Z_2^t}$: lífslíkur fullorðinna fugla frá vori árið $t-1$ til næst vors (árið t)

Stuðullinn Z_2^t er dánarstuðull (e. mortality rate) fullorðinna fugla frá vori til vors.

Hlutfall fullorðinna fugla vorið t er táknað með $p_2^t = \frac{N_2^t}{N^t}$. Samkvæmt skilgreiningu er $N_2^t = e^{-Z_2^t} N^{t-1}$ og heildardánarstuðull fullorðinna fugla frá vori til vors því

$$Z_2^t = \ln(N^{t-1}) - \ln(p_2^t N^t)\,.$$

Nú höfum við að sjálfsögðu ekki mat á heildarstofninum N, en getum gert ráð fyrir að niðurstöður úr talningunum (táknum þær með X) séu í beinu hlutfalli við heildarstofninn/þéttleikann N, þ.e.

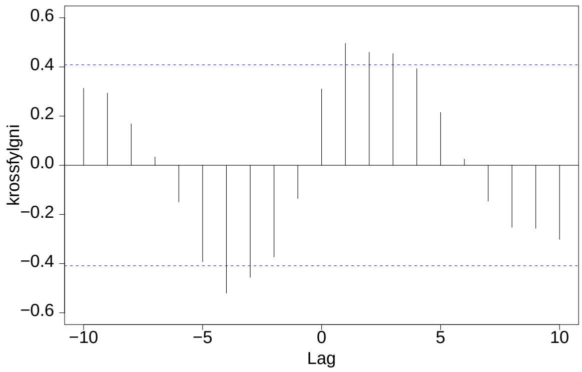
$$X^t = qN^t$$

Metill fyrir heildardánarstuðul fullorðinna fugla frá vori til vors er því

$$Z_2^t = \ln(X^{t-1}) - \ln(X^t) - \ln(\hat{P}_2^t) \tag{6}$$

þar sem $\hat{P}_2^t$ er metill á hlutfall fullorðinna fugla.

Mynd 5 sýnir dánarstuðlana frá 1981 til og með 2002 (ath. 1981 stuðullinn á við tímabilið vorið 1981 til vors 1982, o.s.frv.). Metnir dánarstuðlar áranna 2003 og 2004 þegar rjúpnaveiðar voru ekki heimilaðar



Mynd 4. Krossfylgni milli rjúpna- og fálkaraðanna

eru sýndir til samanburðar. Aðhvarfslína gegnum punktana 1981-2002, $Z_2^t = a + bt$, gefur $a = 0.75$ og $b = 0.02$ miðað við upphafspunkt $t = 0$ Athugið að a-stuðullinn skiptir engu máli hér, aðeins hallatalan b. Hefðbundið marktæktarpróf á ekki við af ýmsum ástæðum sem ekki verður farið út í hér, en sýna má fram á að aukningin 1981-2002 sem mynd 5 gefur sterklega til kynna er mjög marktæk [10].

5. Stofnlíkan

Þar sem tengsl milli stofna rjúpu og fálka eru jafn sterk og raun ber vitni væri æskilegt að skoða báða þessa stofna og samspil þeirra („predator – prey" líkan), en við látum nægja hér að sýna stofnlíkan fyrir rjúpu eingöngu, en fálki kemur þó við sögu á óbeinan hátt. Líkanið er þannig að stofninum er skipt í 1. árs fugla og eldri fugla og stofnbreytingum er lýst með mismunajöfnum. Stuðlar í jöfnunum hafa hér beina líffræðilega merkingu, t.d. dánartíðni og frjósemi. Til að geta talist raunhæft verður stofnlíkanið að geta gefið viðvarandi sveiflu með lotu u.þ.b. 11 ár. Þar sem gagnasöfnun fer fram á vorin (apríl-maí) og síðari hluta sumars (ágúst) þá vísa stofnbreytur – þ.e. aldurshlutföll og stofnvísitölur – til þeirra tíma ársins. Við gerum ráð fyrir að kynjahlutföll séu jöfn.

Látum „áramót" vera á rétt fyrir varptíma ár hvert, þ.e. fuglar eldast um eitt ár þegar varptíminn hefst. Skilgreinum (sbr. kaflann hér á undan)

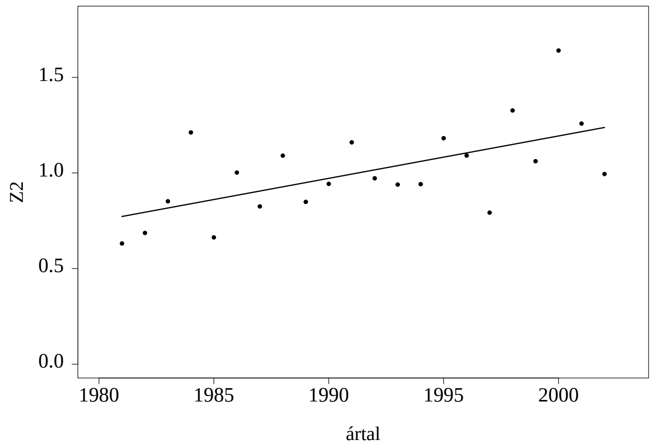
N_1^t= fjöldi fugla á 1. ári um vor árið t – þ.e. fuglar sem skriðu úr eggi árið áður
N_2^t= fjöldi fugla á 2. ári og eldri um vor árið t
$N_1^{t,h}$= fjöldi fugla á 1. ári um haust árið t, þ.e. ungar frá sumrinu
$N_2^{t,h}$= fjöldi fugla eldri en eins árs um haust árið t

Athugið að N^t á við fjölda um áramótin t og $t + 1$, þ.e. í lok árs t, rétt fyrir varptíma ársins $t + 1$.

Skilgreinum eftirfarandi stuðla:

$2\beta_i^t$: meðalfjöldi eggja í hreiðri árið t; $i = 1, 2$, er aldur kvenfuglsins
$S_{Y,i}^t$: lífslíkur unga yfir tímabilið frá klaki til hausts árið t, $i = 1, 2$, er aldur kvenfuglsins
$S_{AD,S}^t$: lífslíkur fullorðinna fugla frá varptíma til hausts árið t
$S_{1,W}^t = e^{-Z_{1,W}^t}$: lífslíkur fugla á 1. ári yfir veturinn árið t, þ.e. frá hausti árið t til næsta vors
$S_{2,W}^t = e^{-Z_{2,W}^t}$: lífslíkur fugla á 2. ári og eldri veturinn t, þ.e. frá hausti árið t til næsta vors
$S_2^t = S_{AD,S}^t S_{2,W}^t = e^{-Z_2^t}$: lífslíkur fullorðinna fugla yfir árið t frá vori til vors.

Z-stuðlarnir eru svokallaðir dánarstuðlar (e. mortality rates) eins og nefnt var að ofan. Athugið einnig að skýringin á því að við notum 2β í stað β er að aðeins kvenfuglar verpa eggjum.



Mynd 5. Dánarstuðlar fullorðinna fugla 1981-2004. Dánarstuðlar áranna 2003 og 2004 eru sýndir til samanburðar, en þá voru rjúpnaveiðar ekki heimilar.

Þá er

$$N_1^t = S_{1,W}^t N_1^{t,h} = S_{1,W}^t (S_{Y,1}^t \beta_1^t N_1^{t-1} + S_{Y,2}^t \beta_2^t N_2^{t-1})$$
$$N_2^t = S_{2,W}^t N_2^{t,h} = S_{2,W}^t S_{AD,S}^t (N_1^{t-1} + N_2^{t-1})$$

Leggjum þessar tvær jöfnur saman og látum $N^t = N_1^t + N_2^t$ sem fyrr

$$\begin{aligned} N^t &= \left\{ S_{1,W}^t \frac{(S_{Y,1}^t \beta_1^t N_1^{t-1} + S_{Y,2}^t \beta_2^t N_2^{t-1})}{N^{t-1}} + S_{2,W}^t S_{AD,S}^t \right\} N^{t-1} \\ &= e^{-Z_2^t} \left\{ \frac{S_{1,W}^t}{S_{2,W}^t} \left(\frac{S_{Y,1}^t \beta_1^t + (S_{Y,2}^t \beta_2^t - S_{Y,1}^t \beta_1^t) \frac{N_2^{t-1}}{N^{t-1}}}{S_{AD,S}^t} \right) + 1 \right\} N^{t-1} \end{aligned}$$

Þar sem

$$S_{2,W}^t S_{AD,S}^t = S_2^t = e^{-Z_2^t}$$

þá fæst

$$N^t = e^{-Z_2^t} \left\{ e^{-(Z_{1,W}^t - Z_{2,W}^t)} \left(\gamma + \lambda \frac{N_2^{t-1}}{N^{t-1}} \right) + 1 \right\} N^{t-1}$$

þar sem

$$\gamma = \frac{S_{Y,1}^t \beta_1^t}{S_{AD,S}^t} \qquad \text{og} \qquad \lambda = \frac{S_{Y,2}^t \beta_2^t - S_{Y,1}^t \beta_1^t}{S_{AD,S}^t}.$$

Athugið að stuðlarnir γ og λ innihalda einungis frjósemi og lífslíkur yfir sumarið: $S_{Y,i}^t \beta_i^t$ er einfaldlega meðalfjöldi unga á hænu um haust. Við gerum ráð fyrir að þessir tveir stuðlar séu fastar. Jafnframt gildir að

$$N_2^t = e^{-Z_2^t} N^{t-1}$$

Því fæst mismunajafna fyrir heildarstofninn

$$N^t = e^{-Z_2^t} \left\{ e^{-Z_{X,W}^t} (\gamma N^{t-1} + \lambda e^{-Z_2^{t-1}} N^{t-2}) + N^{t-1} \right\} \qquad (7)$$

Hér höfum við skilgreint umfram dánarstuðul fugla á 1. ári sem

$$Z^t_{X,W} = Z^t_{1,W} - Z^t_{2,W}\,. \tag{8}$$

Þetta er sú dánartíðni sem ungfuglar verða fyrir yfir veturinn til viðbótar dánartíðni fullorðinna fugla. Ef frjósemi, þ.e. meðalfjöldi eggja, sem og lífslíkur unga yfir sumarið eru óháð aldri kvenfuglsins, þá er $\lambda = 0$ og jafnan verður

$$N^t = S^t_2 \left\{ e^{-(Z^t_{1,W} - Z^t_{2,W})}\gamma + 1 \right\} N^{t-1}$$

Til að fá hugmynd um stærðargráðu stuðlanna γ og λ, má hugsa sér að eldri fuglar komi að jafnaði tveimur fleiri ungum á legg en fuglar sem eru að verpa í fyrsta sinn ef miðað er við 1. águst og að 75% fullorðinna fugla lifi sumarið af. Þá er $\lambda = 2/0.75 = 2.7$ og ef gert er ráð fyrir að fuglar sem verpa í fyrsta sinn komi 3 ungum á legg á haustin þá er $\gamma = 3/0.75 = 4$. Ef fullt líkan – þ.e. ARX(4) – er notað þá sést að stuðulllinn við $h = 2$ er neikvæður. Þetta er rétt að hafa í huga upp á það sem síðar kemur.

Liðurinn í innri sviganum í jöfnu (7) er fjöldi unga um haustið (deilt með $S^t_{AD,S}$). Við höfum gert ráð fyrir að $S^t_{Y,i}\beta^t_i$ séu fastar frá ári til árs. Þetta er að öllum líkindum rétt hvað varðar eggjafjöldann β^t_i [7]. Hins vegar gætu lífslíkur unganna verið breytilegar milli ára, þar sem fálkar veiða talsvert af hænum síðari hluta sumars [11] þegar ungarnir eru enn of smáir til að geta bjargað sér einir. Því eru afföll rjúpuunga hærri í árum þegar þéttleiki fálka er mikill. Því ætti að bæta við lið í jöfnu (7) sem lýsir þessu brottfalli unga, þ.e. lið sem háður er þéttleika fálka. Eins og fram kom hér að framan er jákvæð fylgni milli þéttleika fálka og þéttleika rjúpu 1-4 árum fyrr og í þeim tilgangi að halda fjölda stika í lágmarki, notum við lið með töf $h = 2$, N^{t-2}, sem mælikvarða á þéttleika rjúpu undanfarin 1-4 ár og þar með á þéttleika fálka þetta árið. Jafna (7) verður þá

$$N^t = e^{-Z^t_2} \left\{ e^{-Z^t_{X,W}} (\gamma N^{t-1} + \lambda e^{-Z^{t-1}_2} N^{t-2} - \varepsilon N^{t-2}) + N^{t-1} \right\}\,.$$

Enn í þeim tilgangi að halda fjölda stika í lágmarki í ljósi þess hve gagnapunktar eru tiltölulega fáir, þá sameinum við báða liðina með töf $h = 2$ og nálgum liðina með einum lið $\lambda e^{-Z^{t-1}_2} N^{t-2}$. Jafnan verður þá einfaldlega jafna (7). Það sem hefur breyst er að stuðullinn λ getur nú tekið neikvæð gildi, sem var ekki raunhæft í fyrri „útgáfunni“ þar sem eldri hænur eru líklegri til að koma fleiri ungum á legg en hænur sem eru að verpa í fyrsta sinn, en ekki öfugt. Tafla 2 gefur einnig til kynna að stuðullinn λ sé neikvæður.

Jafna (7) inniheldur bæði árlegan dánarstuðul fullorðinna fugla (Z^t_2) og umfram dánarstuðul fugla á 1. ári yfir veturinn ($Z^t_{X,W} = Z^t_{1,W} - Z^t_{2,W}$). Við höfum þegar séð hvernig meta má fyrrnefnda stuðulinn. Þann síðarnefnda má svo meta á eftirfarandi hátt:

Þar sem $N^t_1 = e^{-Z^t_{1,W}} N^{t,h}_1$ og $N^t_2 = e^{-Z^t_{2,W}} N^{t,h}_2$, þá er

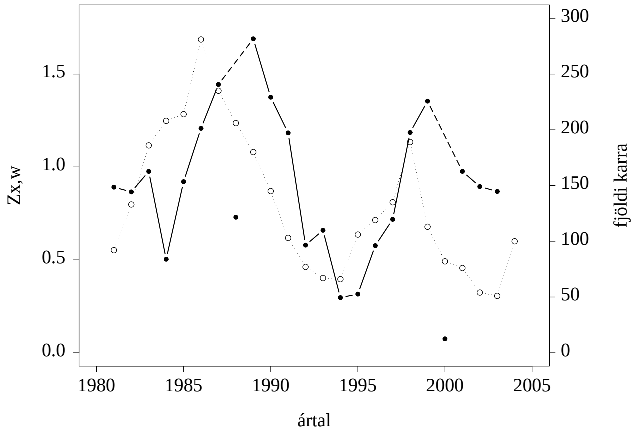
$$\left(\frac{N^t_1}{N^t_2}\right) = \frac{e^{-Z^t_{1,W}} N^{t,h}_1}{e^{-Z^t_{2,W}} N^{t,h}_2} = e^{-(Z^t_{1,W} - Z^t_{2,W})} \left(\frac{N^{t,h}_1}{N^{t,h}_2}\right)$$

og þá fæst

$$(Z^t_{1,W} - Z^t_{2,W}) = Z^t_{X,W} = \ln\left(\frac{p^{t,h}_1}{p^{t,h}_2}\right) - \ln\left(\frac{p^t_1}{p^t_2}\right), \qquad p_i = \frac{N_i}{N_1 + N_2}, \qquad i = 1, 2$$

Því má nota aldurshlutföllin haust og vor til að fá mat á $Z^t_{X,W} = (Z^t_{1,W} - Z^t_{2,W})$, sem er sá dánarstuðull sem fuglar á fyrsta ári verða fyrir umfram dánartíðni fullorðinna fugla frá hausti til vors og reiknast samkvæmt

$$\hat{Z}^t_{X,W} = \ln\left(\frac{\hat{p}^{t,h}_1}{\hat{p}^{t,h}_2}\right) - \ln\left(\frac{\hat{p}^t_1}{\hat{p}^t_2}\right) \tag{9}$$



Mynd 6. Umfram dánarstuðlar 1. árs fugla yfir haust og vetur, $Z^t_{X,W}$ 1981-2003. ásamt þéttleika karra á vorin

Athugið að $\hat{p}_1 + \hat{p}_2 = 1$. Rétt er að hafa í huga að reiknaði dánarstuðullinn er viðkvæmur fyrir gildinu á metnu hlutfalli $\hat{p}$.

Mynd 6 sýnir umfram dánarstuðla ungfugla 1981-2004. Engin regluleg aukning með tíma er sjáanleg. Hins vegar minnir mynd 6 óneitanlega nokkuð á mynd 1 af stofnvísitölum rjúpu, en sveiflunum er þó hliðrað um 2-4 ár, þ.e. hámarks dánartíðni á sér stað 2-4 árum eftir stofnhámark.

Þar sem sveiflum í dánartíðni ungfugla svipar til stofnsveiflanna er freistandi að kanna betur tengslin milli þéttleika og dánartíðninnar. Gerum ráð fyrir að dánartíðnin sé línulegt fall af þéttleika síðustu m ára, þ.e.

$$Z^t_{X,W} = \beta_0 + \sum_{i=1}^{m} \beta_i N^{t-1}$$

Mat á marktækum β-stuðlunum er gefið í töflu 3 Marktæku stuðlarnir eru β_2, β_3 og β_4 og því notum við eftirfarandi jöfnu (með gildum á β-stuðlunum úr töflu 3)

$$Z^t_{X,W} = \beta_2 N^{t-2} + \beta_3 N^{t-3} + \beta_4 N^{t-4} \tag{10}$$

Það kann að virka undarlegt að β_3-stuðullinn sé neikvæður, en ástæðan er tölfræðilegs eðlis sem stafar af fylgni við hina stuðlana. Athugið að ekkert samband virðist vera milli dánarstuðuls veturinn t ($Z^t_{X,W}$) og þéttleika vorið á undan (N^{t-1}). Þetta virðist því útiloka bein þéttleikaáhrif.

Samskonar samband var einnig athugað fyrir dánarstuðul fullorðinna fugla

$$Z^t_2 = \tilde{\beta}_0 + \sum_{i=1}^{m} \tilde{\beta}_i N^{t-i}$$

en enginn stuðull utan $\tilde{\beta}_0$ reyndist marktækur.

Á þessu stigi er forvitnilegt að velta fyrir sér skýringum á því að dánartíðni ungfugla skuli vera háð þéttleika allt að 4 ár aftur í tímann. Eins og fram hefur komið fylgir fjöldi fálka þéttleika rjúpu, en er hliðraður um 1-4 ár, þ.e. hár þéttleiki rjúpu leiðir til mikils fjölda fálka næstu 1-4 árin (sjá mynd 4). Ekki er ólíklegt að mikill fjöldi fálka leiði til aukins afráns – einkum á rjúpum á 1. vetri. Á mynd 7 sést þetta greinilega. Myndin sýnir sambandið milli $Z^t_{X,W}$ og fjölda fálka síðari hluta sumars, þ.e. 2 sinnum fjöldi para á óðali að viðbættum fjölda unga sem komust á legg. Sambandið er marktækt, þó dreifing punktanna sé nokkur, en þá ber að hafa í huga að alltaf er eitthvað um fálka sem ekki eru á óðali. Þessir flökkufuglar koma ekki fram í talningum, en hafa engu að síður áhrif á afföll rjúpna.

Tafla 3. Gildi á marktækum stuðlum í jöfnu (10) - sambandinu milli umfram dánartíðni rjúpna á 1. vetri og stofnvísitölu fyrir 2, 3 og 4 árum.

Stuðull	Gildi	Staðalsk.	t-gildi
β_2	0.0073	0.0015	4.8
β_3	-0.0088	0.0023	-3.8
β_4	0.0075	0.0015	5.1

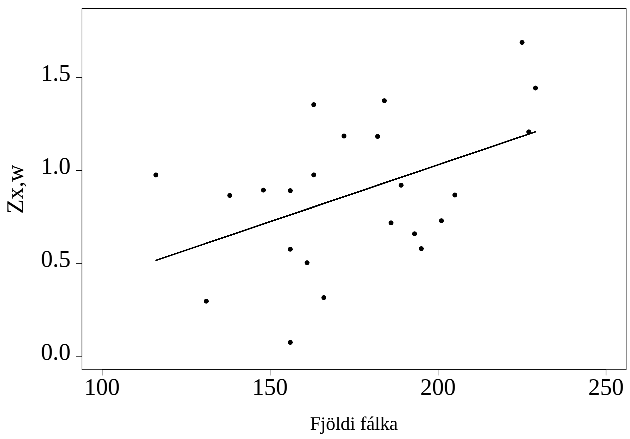
Það má því setja fram eftirfarandi tilgátu um ástæður fyrir sveiflunum í þéttleika rjúpu: Hár þéttleiki rjúpu leiðir til þess að hærra hlutfall ungra fálka lifir af veturinn og ná að verða kynþroska og verpa eftir 2-4 ár. Því eru fleiri fálkar „í umferð“ næstu árin, sem aftur veldur aukinni dánartíðni á 1. árs rjúpum, sem aftur leiðir til lægri þéttleika rjúpu og lágmarks eftir nokkur ár (sbr. myndir 1 og 6).

6. Mat á stuðlum

Líkanið sem gefið er með jöfnu (7) inniheldur 2 stuðla, γ og λ, auk dánarstuðlanna Z_2^t og $Z_{X,W}^t$. Þessa stuðla þarf að meta með því að bera niðurstöður líkansins saman við talninganiðurstöður. Ef jafna (10) er sett inn í jöfnu (7) og gert er ráð fyrir að Z_2^t sé línulegt fall af tíma, þ.e $Z_2^t = a+bt$, þá þarf að meta 4 stuðla, a, b, γ og λ. Það er gert með því að lágmarka kvaðratsummu frávika milli talninga (N_{obs}^t) og reiknaðra gilda (N_{calc}^t) eftir að búið er að taka logra

$$\Psi(a,b,\gamma,\lambda) = \sum_i (\ln N_{obs}^t - \ln N_{calc}^t)^2 \tag{11}$$

Há jákvæð fylgni er á milli stuðulsins a í Z_2^t og frjósemisstuðulsins γ ($r = 0.85$). Þetta kemur ekki á óvart miðað við formið á stofnlíkaninu (7), há dánartíðni (þ.e. lágar lífslíkur) getur vegið upp á móti hárri frjósemi. Mat á stuðlunum ásamt staðalskekkju og t-gildum er sýnt í töflu 4. Útlistun á því hvernig þessi gildi eru fengin er að finna í [10]. Fastinn b í $Z_2^t = a + bt$ er jákvæður og marktækur sem merkir að dánartíðni hefur vaxið á tímabilinu líkt og komið hefur fram áður. Matið á Z_2^t hér er þó heldur hærra en það sem fæst með aðhvarfslínu gegnum metin gildi Z_2^t. Hins vegar er gildið á γ sennilega of hátt miðað við fjölda unga sem sjást síðsumars [7]. Eins og bent hefur verið á er há fylgni milli stuðlanna a og γ;



Mynd 7. Umfram dánarstuðlar 1. árs fugla yfir haust og vetur $Z_{X,W}^t$ 1981-2003 og fjöldi fálka (fálkar á óðali að viðbættum ungum sem komust á legg).

Tafla 4. Mat á stuðlunum γ og λ í jöfnu (7) ásamt stuðlunum a og b í $Z_2^t = a + bt$. Líkan (7) var fellt að niðurstöðum talninga á norðausturlandi 1981-2003.

Stuðull	Gildi	Staðalsk.	t-gildi
γ	6.8	1.4	4.9
λ	-3.7	1.6	-2.2
a	0.81	0.17	4.8
b	0.038	0.005	8.3

lífslíkurnar S_2 eru metnar full lágar, en á móti er framleiðnin full há. Taka má á þessu á ýmsan veg, t.d. með því að nota einfaldlega aðhvarfslínuna $Z_2^t = a + bt$ (sbr. mynd 5) og meta þá stuðla sem eftir standa (γ og λ). Ekki verður farið frekar út í þessa sálma hér og stikagildin í töflu 2 notuð í því sem hér kemur á eftir.

Athugið að „nýja“ λ er neikvætt sem sýnir að fálkaáhrifin eru sterkari. Mynd 8 sýnir reiknaðan stofnferil ásamt talningunum 1981-2003. Sjá má að stofnferillinn nær ekki alveg síðara hámarkinu. Mynd 9 sýnir svo framreiknaðan stofn fyrir mismunandi gildi á Z_2^t (0.5, 0.7, 1.0 og 1.2). Fyrir lægri tvö Z_2^t-gildin sveiflast stofninn með lotu u.þ.b. 11 ár, en fyrir hærri gildin deyja sveiflurnar út og stofninn leitar í jafnvægi sem er svipað og lágmörkin í sveiflunum. Því virðist sem há dánartíðni fullorðinna fugla leiði til þess að topparnir hverfi og stofninn sitji fastur í lágmarki.

7. Stöðugleikagreining

Einfalt mál er að kanna stöðugleika stofnlíkansins sem gefið er með jöfnum (7) og (10):

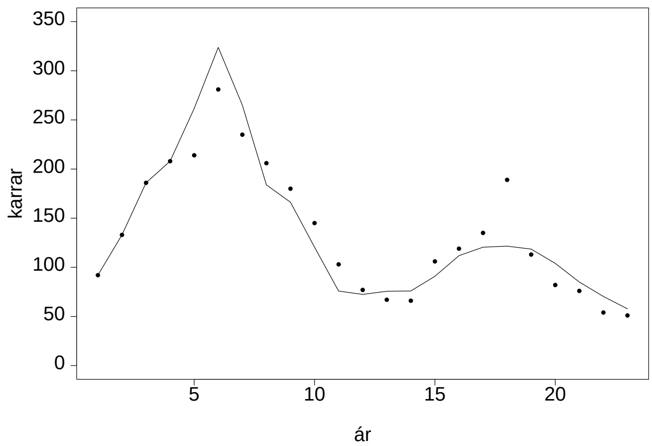
$$N^t = e^{-Z_2^t}\left\{e^{-Z_{X,W}^t}(\gamma N^{t-1} + \lambda e^{-Z_2^{t-1}} N^{t-2}) + N^{t-1}\right\}$$

og

$$Z_{X,W}^t = \beta_2 N^{t-2} + \beta_3 N^{t-3} + \beta_4 N^{t-4}$$

Í jafnvægi $N^* = N^t = N^{t-1} = N^{t-2} = \dots$ gildir $1 = S_2(S_{X,W}(\gamma + \lambda S_2) + 1)$, þ.e.

$$(S_{X,W})^{-1} = \frac{\gamma + \lambda S_2}{1/S_2 - 1}$$



Mynd 8. Reiknaður stofnferill ásamt talningunum 1981-2003.

og jafnvægið er því

$$N^* = \frac{\ln\left[\dfrac{\gamma + \lambda S_2}{1/S_2 - 1}\right]}{b} eta_2\beta_2 + \beta_3 + \beta_4$$

Við umritum jöfnu (7) sem 4. stigs hneppi með því að skilgreina

$$x_1^t = N^{t-3}, \quad x_2^t = N^{t-2}, \quad x_3^t = N^{t-1}, \quad \text{og} \quad x_4^t = N^t,$$

og því er

$$\begin{aligned} x_1^{t+1} &= x_2^t, \qquad x_2^{t+1} = x_3^t, \qquad x_3^{t+1} = x_4^t \\ x_4^{t+1} &= S_2 \left\{ e^{-(\beta_2 x_3^t + \beta_3 x_2^t + \beta_4 x_1^t)} (\gamma x_4^t + \lambda S_2 x_3^t) + x_4^t \right\} =: F(x_1^t, x_2^t, x_3^t, x_4^t) \end{aligned}$$

Línuleg nálgun umhverfis jafnvægið $N^* = x^*$ gefur Jacobi fylkið

$$J = \begin{bmatrix} 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 \\ \frac{\partial F}{\partial x_1} & \frac{\partial F}{\partial x_2} & \frac{\partial F}{\partial x_3} & \frac{\partial F}{\partial x_4} \end{bmatrix}$$

þar sem afleiðurnar eru reiknaðar í $N^* = x^*$,

$$\frac{\partial F}{\partial x_1} = -(1 - S_2)\beta_4 N^*, \qquad \frac{\partial F}{\partial x_2} = -(1 - S_2)\beta_3 N^*,$$

$$\frac{\partial F}{\partial x_3} = -(1 - S_2)\beta_2 N^* + \frac{1 - S_2}{\gamma + \lambda S_2}\lambda S_2, \qquad \frac{\partial F}{\partial x_4} = S_2 \frac{1 - S_2}{\gamma + \lambda S_2}\gamma\,.$$

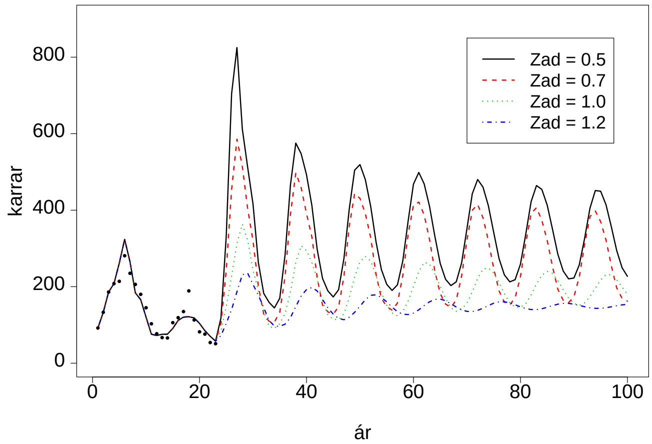
Kennijafna J er

$$\rho^4 - \frac{\partial F}{\partial x_4}\rho^3 - \frac{\partial F}{\partial x_3}\rho^2 - \frac{\partial F}{\partial x_2}\rho - \frac{\partial F}{\partial x_1} = 0$$

Í þessari jöfnu eru 6 stuðlar $(\beta_2, \beta_3, \beta_4, \gamma, \lambda, S_2)$ og ekki er gerlegt að kanna svæði stöðugleika í 6-víðu stikarúminu. Hins vegar má nota metin gildi á 5 stuðlanna og finna þau gildi á S_2 sem gefa stöðugt jafnvægi og fyrir hvaða gildi kvíslun á sér stað og viðvarandi sveiflur taka við. Finna þarf það eigingildi J sem er stærst að tölugildi, $\rho_{\max}$. Jafnvægið $N^* = x^*$ er stöðugt ef $|\rho_{\max}| < 1$, en óstöðugt – með viðvarandi sveiflum – ef $|\rho_{\max}| > 1$. „Krítísk“ gildi á S_2 eru því þau gildi sem þar sem $|\rho_{\max}| = 1$. Þar skilur á milli jafnvægis og sveiflna. Fyrir gildin á $(\beta_2, \beta_3, \beta_4, \gamma, \lambda)$ í töflum 3 og 4 fæst að

$$|\rho_{\max}| \begin{cases} < 1 \text{ ef } S_2 < 0.495 \\ > 1 \text{ ef } 0.495 < S_2 < 0.0.805 \\ < 1 \text{ ef } 0.805 < S_2 \end{cases}$$

Fyrir $S_2 < 0.495$ er stofninn í stöðugu jafnvægi með háan þéttleika, fyrir $0.495 < S_2 < 0.805$ verður jafnvægið óstöðugt og stofninn sveiflast, en ef $S_2 > 0.805$ hverfa sveiflurnar og stofninn leitar í jafnvægi þar sem þéttleikinn er lítill.



Mynd 9. Framreiknaður stofn fyrir mismunandi gildi á Z_2^t (0.5, 0.7, 1.0 og 1.2).

8. Mat á heildarstofni og náttúrulegum dánarstuðli

Að lokum skulum við svo líta á hvernig fá má mat á heildarstofninum á landinu. Þetta er hægt þar sem heildarveiðin er þekkt og veiðitíminn stuttur. Fyrst þarf þó að skilgreina náttúrulegan dánarstuðul. Heildardánarstuðlinum Z má skipta í tvennt, þ.e.

$$Z = F + M$$

þar sem F er dánartíðni af völdum veiða og M er dánartíðni af öðrum orsökum, svo sem sjúkdómum, afráni rándýra o.s.frv. Stuðullinn M er oft nefndur náttúrulegur dánarstuðull (e. natural mortality rate). Yfirleitt er erfitt að skilja á milli þessara tveggja dánarstuðla, einungis er hægt að meta summu þeirra, þ.e. Z.

Heildarrjúpnaveiðin á landinu öllu er þekkt frá 1995, að undanskildu árinu 2002. Jafnframt er hlutfall 1. árs fugla í veiðinni þekkt. Veiðitímabilið er frá 15. október til 22. desember, en mestöll veiðin er tekin fyrri hluta tímabilsins. Raunverulegt veiðitímabil er því mjög stutt. Við gerum því ráð fyrir að öll veiðin sé tekin sex mánuðum eftir upphaf „rjúpnaársins“, þ.e. í kringum 1. nóvember. Þá má lýsa stofnbreytingum frá vori til vors með eftirfarandi jöfnu

$$p_2^{t+1} N^{t+1} = e^{-M/2} \left[e^{-M/2} N^t - C_2^{t+1} \right] \tag{12}$$

þar sem N er heildarfjöldi rjúpna, p_2 er hlutfall 2. árs fugla og eldri um vor, C_2 er veiði af 2. árs fuglum og eldri og M er náttúrulegur dánarstuðull, sem tekinn er sem fasti. Hugsunin bak við þessa jöfnu er sú að hlutfallið sem eftir er $e^{-M/2}$ lifir af frá vori til veiðitímabilsins (þ.e. hálft ár), síðan er öll veiðin fjarlægð á svipstundu og loks lifir svo hlutfallið $e^{-M/2}$ fram á næsta vor. Athugið að ástæðan fyrir því að deilt er með 2 í M er sú að verið er að fjalla um lífslíkur í hálft ár.

Tilgangurinn er að finna fasta sem tengir saman heildarstofninn og vísitölurnar frá norðausturlandi, þ.e. ef við táknum niðurstöður talninganna sem X, þá viljum við finna fasta q þ.a.

$$N = qX$$

Það kann að virðast gróf nálgun að gera ráð fyrir að talningarnar á norðausturlandi séu í beinu hlutfalli við stofninn á landinu öllu, en hafa ber í huga að stofnbreytingar í hinum ýmsu landshlutum virðast fylgjast að (Ólafur K. Nielsen o.fl. 2004). Með því að setja inn fyrir N í jöfnu (12) fæst

$$p_2^{t+1} X^{t+1} = e^{-M/2} \left[e^{-M/2} X^t - q^{-1} C_2^{t+1} \right] \tag{13}$$

Í þessari jöfnu eru tveir stuðlar M og q. Fyrir gefin gildi og þekkt X^t og C_2^{t+1} má nota jöfnu (13) til að spá um vísitölu 2. árs fugla komandi vor. Spána má svo bera saman við niðurstöður talninga og meta M og q með því að lágmarka kvaðratsummu frávika

$$\sum_{\substack{t=1995 \\ t\neq 2002}}^{2004} [\ln X_{2,obs}^t - \ln X_{2,pred}^t]^2$$

Niðursstaðan er $M = 0.56$, sem er í ágætu samræmi við mynd 5, þó gildi áranna 2003 og 2004 séu heldur lægri (athugið að engin veiði var þessi ár og heildardánarstuðull því jafn náttúrulegum dánarstuðli) og $q = 682$, sem merkir að stofnvísitala 100 svarar til heildarstofns 68 000. Athugið að veiðitölur hafa ekki verið notaðar í því sem á undan er komið.

9. Samantekt

Í grein þessari höfum við kannað tvennskonar líkön til að lýsa þéttleika rjúpna á norðausturlandi. Stuðlar í líkönunum eru metnir með samanburði við niðurstöður talninga 1981-2003. Líkönin tvö eru af ólíkum toga: það fyrra er log-línulegt sjálfsaðhvarfslíkan (e. auto-regressive), en það síðara hefur meiri tengingu við lífsferil fuglanna, þar sem fylgst er með einstökum árgöngum og frjósemi og dánartíðni lýst. Helstu niðurstöður eru sem hér segir:

- Tímabilið 1981-2003 sveiflaðist þéttleiki rjúpna á norðausturlandi með lotu um 11 ár.
- Dánarstuðlar fóru vaxandi á þessu tímabili.
- Umframdánarstuðlar 1. árs fugla eru háðir fjölda fálka, en dánarstuðull fullorðinna fugla er hins vegar óháður fjölda fálka.
- Fjöldi fálka fylgir þéttleika rjúpu, en nær ekki hámarki fyrr en 2-4 árum eftir rjúpnahámark. Mikill þéttleiki rjúpu leiðir til mikils fjölda fálka næstu 2-4 árin sem síðan leiðir til lítils rjúpnaþéttleika næstu 2-5 árin þar á eftir.
- Dánarstuðlar rjúpna á 1. ári eru háðir þéttleika allt að 4 ár aftur í tíma. Skýringarinnar er að öllum líkindum að leita í tengingunni við fálkastofninn, þ.e. hár rjúpnastofn eykur lífslíkur fálka – einkum fálka á 1. ári – yfir haust og vetur. Það leiðir svo til mikils fjölda fálka næstu árin (fálkar verpa í fyrsta sinn 2-4 ára gamlir) sem leiðir til aukins dánarstuðuls rjúpna á 1. ári.
- Sveiflur í þéttleika rjúpu eru háðar dánarstuðlinum Z_2^t: lágur eða hár dánarstuðull leiðir til stöðugs jafnvægis, en Z_2^t-gildi þar á milli gefa stofnsveiflur. Því má álykta að of mikið veiðiálag leiði til þess að rjúpnahámörk hverfi og stofninn sitji fastur í lágmarki.
- Nota má veiðitölur ásamt stofnvísitölunum af norðausturlandi (talninganiðurstöður) til að meta heildarstofninn á öllu landinu að vori ásamt náttúrulegri dánartíðni M. Matið á þeim stuðli er í þokkaleg góðu samræmi við mat á Z_2^t 1981-2004. Heildarstofninn sveiflaðist á milli 35 þús. og 190 þús. fugla að vori á umræddu tímabili.

Summary: Grouse populations often oscillate periods ranging from a few years to 10-12 years as has observed for the Icelandic ptarmigan population (*Lagopus muta*). Time series data on density and age proportions of ptarmigan was collected in north-east Iceland 1981-2003 and a time series of density for gyrfalcons for those same years. Similarly, a discrete population model was constructed to simulate the popualtion forward in time.

Five main conclusions where reached from these analyses.

1. The ptarmigan density oscillates with a period of 11 years, based on fitting 4th order ARX model to the data. The period for the gyrfalcons is about 14-16 years.
2. Mortality rates of adult birds have shown an increasing trend over the time period in question.
3. The so-called “excess juvenile mortality” - i.e. the mortality which is added to the basic adult mortality rate - shows no increase but oscillates in a similar way to the population indices, but with a lag of 2-4 years.
4. Population densities of gyrfalcons are correlated with the density of ptarmigan, but shifted.

5. The population model indicates that if the adult mortality rate is “too high”, then the density will become stuck at a low equilibrium.

Heimildir

[1] Nisbet, R.M. og Gurney, W.S.C. 1982. Modelling fluctuating populations. John Wiley & Sons. Chichester.
[2] May, R.M. (ritstj.) 1976. Theoretical ecology: Principles and applications. Blackwells Scientific Publishers
[3] Murrey, J.D. Mathematical Biology Vol. 1. Springer 2000.
[4] Finnur Guðmundsson 1960. Some reflections on ptarmigan cycles in Iceland. Í: Bergman, G., Donnet, K.O., Haartman L. (ritstj.), Proceedings of the XIIth International Ornithological Congress. Vol. 1 Helsinki, bls. 259-265.
[5] Arnþór Garðarsson 1988. Cyclic population changes and some related events in rock ptarmigan in Iceland. Í: Bergerud, A.T., Gratson, M.W. (ritstj.), Adaptive strategies and population ecology of northern grouse, bls. 300-329. University of Minnesota Press.
[6] Ólafur K. Nielsen og Gunnlaugur Pétursson 1995. Population fluctuations of gyrfalcon and rock ptarmigan: analysis of export figures from Iceland. *Wildlife biology* **1**, 65-71.
[7] Ólafur K. Nielsen 1999. Vöktun rjúpnastofnsins. Fjölrit *Náttúrfræðistofnunar* **39**. Náttúrfræðistofnun Íslands.
[8] Ólafur K. Nielsen, Jenný Brynjarsdóttir og Kjartan G. Magnússon 2004. Vöktun rjúpnastofnsins 1999-2003. Fjölrit *Náttúrfræðistofnunar* **47**. Náttúrfræðistofnun Íslands.
[9] Jenný Brynjarsdóttir, Sigrún Helga Lund, Kjartan G. Magnússon og Ólafur K. Nielsen 2003. Analysis of time series for rock ptarmigan and gyrfalcon populations in north-east Iceland. *Raunvísindastofnun Háskólans* **RH-18-2003**.
[10] Kjartan G. Magnússon, Jenný Brynjarsdóttir og Ólafur K. Nielsen 2004. Population cycles in rock ptarmigan *Lagopus muta*: modelling and parameter estimation. *Raunvísindastofnun Háskólans* **RH-19-2004**.
[11] Ólafur K. Nielsen 2003. The impact of food availability on gyrfalcon (*Falco rusticolus*) diet and time of breeding. Í. Thompson, D.B.A., Redpath, S.M., Fielding, A.H. Marquiss, M., Galbraith, C.A. (ritstj.). Birds of prey in a changing environment. Scottish Natural Heritage, Joint Nature Conservation Committee, British Ornithologist s Union. The Stationary Office Ltd. Edinburgh, bls. 283-302.

Um höfundinn: Kjartan G. Magnússon er fæddur 1952. Hann lauk B.Sc. prófi í hagnýttri stærðfræði frá University of St. Andrews í Skotlandi 1976, M.Sc. í stærðfræðilegri stýrifræði frá Control Theory Centre, University of Warwick í Englandi 1977 og doktorsprófi frá sama skóla 1983. Kjartan var sérfræðingur á Raunvísindastofnun Háskólans 1980-90 og dósent við stærðfræðiskor 1990-96. Hann hefur verið prófessor frá 1996.

Raunvísindastofnun Háskólans
Dunhaga 3, IS-107 Reykjavík
kgm@hi.is

Móttekin: 15. október 2005