

# Ynglefugleændring, -indvandring og -uddøen på nogle danske øer

ANDERS PAPE MØLLER

(With an English summary: Turnover, immigration and extinction of breeding birds on some Danish islands)

## INDLEDNING

På baggrund af undersøgelser af faunaen på øer har MacArthur & Wilson (1967) fremsat en teori om, at indvandringsraten (antallet af indvandrede arter pr. tidsenhed) er en aftagende funktion af tiden, fordi flere arter vil tilhøre allerede tilstedeværende arter, efterhånden som flere arter bliver ynglefugle på øen. En tilsvarende høj rate for arternes uddøen eksisterer på mindre øer med små bestande. Disse forhold synes endvidere at være generelle for alle faunaer, idet det blot er betydeligt vanskeligere at fastslå dette på fastland.

For at undersøge disse forhold nærmere for nogle danske øer er nogle ældre og nyere optællinger fra øer analyseret.

## MATERIALE OG METODER

I alt er der til denne undersøgelse benyttet oplysninger fra to optællinger på 11 øer (tabel 1). Som nutidig optælling er anvendt oplysninger hos Dybbro (1976), idet alle optællingsår er sat til 1972. En række oplysninger fra mindre øer er ikke medtaget, idet de generelt alle er meget fattige på landfugle. Arterne, der er taget i betragtning, er landfugle samt fugle tilknyttet ferskvand. Såfremt arterne forekommer både ved saltvand og ferskvand, er der taget hensyn til artens hovedbiotop. Til slut bør det lige nævnes, at ingen af optællingerne er foretaget af den samme optæller to gange i træk. Der hersker således en del usikkerhed, hvad angår mulighederne for sammenligninger. Usikkerhedsmomenterne synes dog at være store både for den tidligere optælling og for optællingerne i forbindelse med Atlas-projektet. Her skal kun beskrives nogle generelle tendenser, idet der ikke vil blive lagt nøje vægt på ændringerne på de enkelte øer.

Ændringsraten for ynglefuglesammensætningen er beregnet ved hjælp af formlen

$$G = 100 (E + F)/(C + D)/t \text{ (Diamond 1969)}$$

hvor E er antallet af uddøde arter, F er antallet af indvandrede arter, C er antallet af arter ved den første optælling, D er antallet af arter ved den sidste optælling, og t er den forløbne tid. Det bør endelig påpeges, at ændringsraten er et minimum, idet flere arter kan have etableret sig for senere igen at forsvinde før den sidste registrering.

Uddødsraten for fuglene er beregnet ved hjælp af formlen

$$H = (200E/(C + D))/t \text{ (Diamond 1969)}$$

hvor E er antallet af uddøde arter i løbet af den mellemliggende periode, og C og D er antallet af arter ved de to optællinger, og t er det forløbne tidsrum.

Indvandringsraten er beregnet ved hjælp af formlen

$$I = (100F/S)/t \text{ (Diamond 1969)}$$

hvor F er antallet af nyindvandrede arter, S er antallet af arter i rekrutteringsområdet for ynglefuglene på øen, og t er den forløbne tid.

## RESULTATER

### Ændringsraten

Ændringsraten for øernes ynglefugle giver et udtryk for, i hvor høj grad sammensætningen af ynglefuglefaunaen på øer ændrer sig mellem to optællinger. Som vist i Tabel 1 er der fundet ændringsrater mellem 0,17 og 2,14% pr. år. Ved en undersøgelse af fuglefaunaen på øer ud for Californien fandt Diamond (1969) værdier mellem 0,33 og 1,22%. Disse øer var imidlertid alle undersøgt efter en mellemliggende periode på 51 år, altså en længere periode end i denne undersøgelse. En undersøgelse af øen Karkar ved New Guinea gav en ændringsrate på 17% i løbet af en endnu længere undersøgelsesperiode (Diamond 1971). Betydeligt højere ændringsrater i løbet af ganske få måneder er fundet for invertebrater (Wilson & Simberloff 1969, Simberloff & Wilson 1969, Levins *et al.* 1973).

Tabel 1. Oplysninger om de enkelte øer. A = areal i ha, B = afstand til nærmeste større landområde i km, C = antal ynglefugle ved første optælling (året nævnt i parentes), D = antallet af ynglefugle ved anden optælling (året nævnt i parentes), E = antallet af uddøde arter, F = antallet af indvandrede arter, G = ændringsraten, H = uddødsraten, I = indvandringsraten (rekrutteringsområdets artsantal i parentes). Efter Hansen (1962), Seier (1932), Findal (1935), Hørring (1936), Svendsen (1935), Seiersen (1938), Buchwald (1929), Salomonsen (1940), Løppenthin (1936), Asbirk (1976), Dybbro (1976).

*Some facts about the different islands. A = size of island in hectares, B = distance to nearest mainland in km, C = number of species at the first census (year in brackets), D = number of species at the second census (year in brackets), E = number of extinct species, F = number of immigrated species, G = turnover rate, H = extinction rate, I = immigration rate (number of species in the recruitment areas in brackets).*

	A	B	C	D	E	F	G	H	I
Lolland	124069	7.1	102 (1935)	113 (1972)	3	11	0.17	0.08	-
Bornholm	58755	36.4	81 (1932)	106 (1972)	3	28	0.40	0.08	-
Falster	51355	3.8	95 (1935)	110 (1972)	3	15	0.24	0.08	-
Læsø	11640	18.1	55 (1935)	78 (1972)	2	23	0.51	0.04	0.48(108)
Anholt	2200	44.6	44 (1935)	61 (1972)	7	24	0.80	0.36	-
Saltholm	1582	4.0	24 (1934)	35 (1972)	5	16	0.94	0.45	0.32(130)
Sejrø	1237	8.7	28 (1938)	47 (1972)	3	22	0.98	0.24	0.50(130)
Hesselø	70	24.6	32 (1929)	33 (1972)	16	17	1.18	1.14	0.30(130)
Hirsholmene	40	4.8	14 (1939)	10 (1972)	7	2	1.14	1.77	0.05(108)
Ertholmene	22	17.8	12 (1935)	33 (1972)	1	22	1.38	0.12	0.56(106)
Nordre Rønner	10	6.2	3 (1937)	5 (1972)	2	4	2.14	1.43	0.15 (78)

Som det ses af Tabel 1 er der tendenser til langt højere ændringsrater for de mindre øer sammenlignet med de større. Hvis man ploter ændringerne mod øernes areal, fås en nøje sammenhæng, der er signifikant ( $r = -0.69$ ,  $0.02 > p > 0.01$ , t-test) (Fig. 1). Ganske vist er ændringsraten ikke bare påvirket af øernes størrelse, men også af afstanden til rekrutteringsområdet for øernes ynglefugle. Dette ses, hvis man f.eks. sammenligner ændringsraten for Bornholm og Falster, der har tilnærmel-

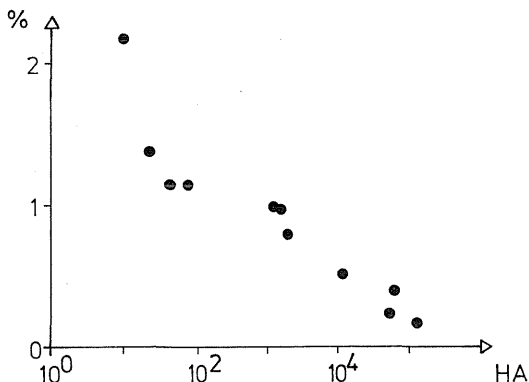


Fig. 1: Ændringsraten i relation til øernes størrelse (i ha). Den negative korrelation er statistisk signifikant ( $r = -0.69$ ,  $0.02 > p > 0.01$ ). *Turnover rate related to the size of islands (in ha). The negative correlation is statistically significant ( $r = -0.69$ ,  $0.02 > p > 0.01$ ).*

sesvis samme størrelse, men forskellig afstand til det nærmeste rekrutteringsområde. For den fjerneste ø fås en ændringsrate på 0,40 mod kun 0,24 for den nærmeste (Falster).

#### Uddødsraten

Uddødsraten udtrykker den procentiske andel af uddøde arter i relation til antallet af arter ved de to optællinger beregnet pr. tidsenhed. Raterne ligger mellem 0,04 og 1,77% pr. år. For de større øer er der fundet værdier på gennemsnitligt  $0,07 \pm 0,02$  ( $N = 4$ ), for de mellemste  $0,35 \pm 0,11$  ( $N = 3$ ) og for de mindre  $1,12 \pm 0,71$  ( $N = 4$ ). Forskellen mellem den første og den anden ( $0,01 > p > 0,001$ , t-test) og den anden og den tredje værdi er statistisk signifikant ( $0,001 > p$ , t-test). Den større uddødsrate på mindre øer må skyldes, at bestandene af en række arter er så små, at de uden videre ved tilfældige variationer kan uddø. En beregning af uddødsraten på Santa Cruz ved Californien og Karkar ved New Guinea gav værdier på henholdsvis 0,32 og 0,20% (Diamond 1971). Karkar er noget større end Santa Cruz, og det er et åbent spørgsmål, om man kan tage forskellen som værende reel. Således er den første optælling på Karkar også baseret på indsamlede skind i 1914. Diamond konkluderede, at uddødsraterne var tilnærmelsesvis ens.

Fordelingen af stand- og trækfugle er vist i

Tabel 2: De indvandrede og uddøde arters fordeling på trækfugle, delvise trækfugle og standfugle ifølge oplysninger fra Salomonsen (1963) og Rabøl (1971).  
*Immigrants and extinctions distributed as migrants, semi-residents and residents according to Salomonsen (1963) and Rabøl (1971).*

	Indvandrede arter <u>Immigrations</u>	%	Uddøde arter <u>Extinctions</u>	%
Trækfugle <u>Migrants</u>	148	67.0	37	59.8
Delvis standfugle <u>Semi-residents</u>	21	9.5	7	11.3
Standfugle <u>Residents</u>	52	23.5	18	29.0

Tabel 2. Som uddøde arter er truffet Skeand *Anas clypeata*, Spurvehøg *Accipiter nisus*, Engsnarre *Crex crex*, Sortterne *Chlidonias niger*, Isfugl *Alcedo atthis*, Bysvale *Delichon urbica*, Digesvale *Riparia riparia*, Høgesanger *Sylvia nisoria* og Gul Vipstjert *Motacilla flava* to gange og 40 andre arter én gang.

#### Indvandringssraten

På basis af antallet af ynglefugle på øerne har det været muligt at beregne indvandringssraterne ved at sammenligne med antallet af ynglefugle i øernes rekrutteringsområder. For enkelte af de større øer er der ikke beregnet rater på grund af tvivl om disse øers rekrutteringsområder. For øerne, hvor indvandringssraterne er beregnet, er rekrutteringsområdet sat til det nærmeste større landområde. For eksempel Lolland er det et åbent spørgsmål, om man skal regne både Sjælland, Fyn og Nordtyskland til rekrutteringsområdet eller kun dele af disse. Der er fundet værdier mellem 0,06 og 0,56%. De største værdier fandtes på større øer, idet disse i gennemsnit havde  $0,38 \pm 0,11$  ( $N = 4$ ) mod  $0,27 \pm 0,22$  ( $N = 4$ ) på de mindste. Forskellen var ikke signifikant. Diamond kunne ved undersøgelser på Santa Cruz og Karkar finde frem til indvandringssrater på 0,10 og 9,20%. Han konkluderede, at indvandringssraterne var væsensforskellige for den tempererede og den tropiske ø. Da materialet er lille, er det tvivlsomt, om det kan bære en sådan konklusion. En nyere reanalyse af optællingerne fra de californiske øer viste andre resultater end Diamonds, idet sidstnævnte havde udeladt indførte arter fra beregningerne, selv om de indførte arter ved deres blotte tilstedeværelse naturligvis også optog en niche i det samlede ynglefuglesamfund (Lynch & Johnson 1974).

Som det ses i Tabel 2, er en forholdsvis hø-

jere del af immigranterne trækfugle og en forholdsvis lavere del standfugle sammenlignet med de uddøde arter. Forskellen er dog ikke signifikant. Af tilstedeværelsen af de forholdsvis få standfugle kan man konkludere, at standfuglene vil være forholdsvis sjældne på øer (i det mindste i længere perioder), idet den højere uddødsrate ikke begunstiger standfuglene. At dette også er tilfældet, er vist tidligere (Møller 1977). Som indvandrede arter er truffet Tyrkerdue *Streptopelia decaocto* syv gange, Munk *Sylvia atricapilla*, Løvsanger *Phylloscopus trochilus*, Gransanger *Phylloscopus collybita*, Dompap *Pyrrhula pyrrhula* seks gange, Knopsvane *Cygnus olor*, Græshoppesanger *Locustella naevia*, Kærsanger *Acrocephalus palustris* fem gange, Bekkasin *Gallinago gallinago*, Stor Flagspætte *Dendrocopus major*, Vendehals *Jynx torquilla*, Bysvale, Sjagger *Turdus pilaris*, Rødstjert *Phoenicurus phoenicurus*, Rørsanger *Acrocephalus scirpaceus*, Gråsisken *Acanthis flammea* fire gange, 17 arter tre gange, 29 arter to gange og 40 arter én gang. En lang række af disse har i de senere år været i fremgang og er muligvis tillige af denne årsag begunstiget ved indvandring.

#### DISKUSSION

Som vist i det foregående er uddødsraterne på store øer forholdsvis små, mens der ikke blev fundet forskelle på indvandringssraterne mellem store og små øer, formodentlig på grund af materialets ringe størrelse.

Indvandringssraterne var tydeligvis påvirket af afstanden til det nærmeste rekrutteringsområde. Uddødsraterne er påvirket af øernes størrelse (og dermed biotopernes udstrækning og diversitet) og indvandringssraten, idet sidstnævnte påvirker den til området tilførte mængde af nye individer, der kan være medvirkende til at holde bestanden oppe. Endelig

bør det vel understreges, at den tilgroning, der har fundet sted i de senere år på grund af eutrofiering o.a., uvægerligt må have påvirket sammensætningen af fuglefaunaen på mange øer, idet der er opstået nye biotoper, eller arealet af i forvejen tilstedeværende biotoper er forøget. Det drejer sig især om krat og skov. Endelig må klimaændringen i løbet af dette århundrede også tages i betragtning, idet denne har påvirket ikke blot fuglene, men også udbredelsen af mange andre dyre- og plantegrupper. Således må en generel forøgelse af indvandringsraterne forventes, når antallet af arter og biotopernes diversitet tiltager. Samtidig må uddødsraternes størrelse formindskes. De senere årtiers vækst i ynglefuglenes antal af mere eller mindre uforklarlige årsager har været med til at forøge indvandringsraterne for de her omtalte øer.

Til slut kunne man stille sig det spørgsmål, om de ovennævnte resultater stemmer overens eller afviger fra de andre undersøgelser. På grund af dette og de andre materialers forholdsvist ringe omfang ville det dog nok være på et temmelig løst grundlag, hvis man begyndte at drage konklusioner.

#### ENGLISH SUMMARY

##### **Turnover, immigration and extinction of breeding birds on some Danish islands**

The investigation censuses on 11 islands in 1929-1939 and in 1972 (Table 1). Turnover rates, extinction rates and immigration rates were calculated from the formulas of Diamond (1969), taking introductions in consideration. Turnover rates ranged from 0.17 to 2.14% p.a. (Table 1). A negative correlation between turnover rates and island sizes was found (Fig. 1). Turnover rates were higher on more remote islands (0.40% on Bornholm compared to 0.24% on Falster).

Extinction rates ranged from 0.04 to 1.77% (Table 1). Large islands had low values ( $0.07 \pm 0.02$  ( $N = 3$ )) and small islands high ones ( $1.12 \pm 0.71$  ( $N = 4$ )). As shown in Table 2 most extinctions were due to resident and semi-resident species compared to immigrations.

Immigration rates ranged from 0.06 to 0.56% (Table 1). Large islands had a negligible larger value than smaller ones. It is expected that more species have occupied new islands due to overgrowing and changes in the climatic situation during the present century compared to random immigrations from nearby recruitment areas.

#### LITTERATUR

- Asbirk, S. 1976: Ynglefuglene på Nordre Rønner 1827-1975. — Dansk orn. Foren. Tidsskr. 70: 45-61.
- Buchwald, N.F. 1929: Bidrag til kundskaben om Hesseløvs hvirveldyrfauna. — Dansk orn. Foren. Tidsskr. 23: 1-32.
- Diamond, J.M. 1969: Avifaunal equilibria and species turnover rates on the Channel Islands of California. — Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. 64: 57-63.
- Diamond, J.M. 1971: Comparison of faunal equilibrium turnover rates on a tropical island and a temperate island. — Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. 68: 2742-2745.
- Dybbro, T. 1976: De danske ynglefugles udbredelse. — København.
- Findal, J. K. 1935: Fugle. — Flora og Fauna 41: 29-30.
- Hansen, L. 1962: Fugle på Lolland-Falster. — Dansk orn. Foren. Tidsskr. 56: 1-32, 97-128, 145-226.
- Hørring, R. 1936: Ornithologiske iagttagelser på Anholt. — Dansk orn. Foren. Tidsskr. 30: 214-220.
- Levins, R., Pressick, M. L. & H. Heatwole 1973: Coexistence patterns in insular ants. — Amer. Sci. 61: 463-472.
- Lynch, J. F. & N. K. Johnson 1974: Turnover and equilibria in insular avifaunas, with special reference to the California Channel Islands. — Condor 76: 370-384.
- Løppenthin, B. 1936: Ertholmenes fuglefauna, med bemærkninger om visse arters forekomst i nabolandene. — Dansk orn. Foren. Tidsskr. 30: 155-213.
- MacArthur, R. H. & E. O. Wilson 1967: The theory of island biogeography. — Princeton.
- Møller, A. P. 1977: Antallet af ynglefugle på øer: De danske øer som eksempel. — Anser 16: 53-62.
- Rabøl, J. 1971: Trækafsnit. — In: H. Hvass (red): Danmarks dyreverden. — Bd. 7. — København.
- Salomonsen, F. 1940: Optælling af ynglefugle på nogle danske reservater. — Dansk orn. Foren. Tidsskr. 34: 17-56.
- Salomonsen, F. 1963: Oversigt over Danmarks fugle. — København.
- Seier, A. F. V. 1932: Bornholms fugle. — Åkirkeby.
- Seiersen, B. 1938: Ornithologiske iagttagelser på Sejrø. — Dansk orn. Foren. Tidsskr. 32: 84-88.
- Simberloff, D. S. & E. O. Wilson 1969: Experimental zoogeography of islands. — Ecology 50: 278-296.
- Svendsen, L. 1935: Fuglenes ø i Øresund. — København.
- Wilson, E. O. & D. S. Simberloff 1969: Experimental zoogeography of islands. — Ecology 50: 267-268.

Forfatterens adresse:

Langelandsgade 220 st. th., 8200 Århus N.