

Førsteårs- og voksenoverlevelse hos danske Tejster *Cephus grylle*

MORTEN FREDERIKSEN



(With a summary in English: First-year and adult survival of Danish Black Guillemots)

Indledning

Hvis man ønsker at forstå årsagerne til svingninger i bestandsstørrelsen hos fugle, altså deres populationsdynamik, er det uomgængeligt nødvendigt at vide noget om den årlige overlevelse i bestanden og de faktorer, som påvirker denne. Hos længelevende fugle er overlevelsen for de voksne den parameter, som har størst indflydelse på bestandens vækstrate (Lebreton & Clobert 1991). Faktorer som kan vises at påvirke voksenoverlevelsen vil derfor med stor sandsynlighed også være afgørende for udviklingen i bestandsstørrelsen. Estimering af overlevelsen har altså ikke kun akademisk interesse, men er af stor betydning i forvaltningsmæssig sammenhæng.

Estimering af overlevelsen hos vildtlevende fugle har indtil for nylig været ret problematisk; de tilgængelige metoder har været enten vanskeligt tilgængelige og ikke særlig fleksible eller urealistisk forsimplede. Imidlertid er der i de sidste ca tyve år udviklet et væld af nye statistiske modeller og specialiseret software, som gør det muligt at opnå stor fleksibilitet og realisme. Disse nye metoder har til dato kun i meget begrænset omfang været brugt i Danmark (f.eks. Madsen & Noer 1996). Det er min intention med denne artikel at give et simpelt eksempel på hvad der er muligt, og dermed forhåbentlig at inspirere til en mere udbredt anvendelse af moderne metoder til analyse af de mange omfattende datasæt, som foreligger i Danmark.

Der findes i hovedsagen to kilder til information om vildtlevende fugles overlevelse, nemlig genfund af døde, ringmærkede fugle og aflæsninger

af levende (ofte farve-) ringmærkede fugle (som regel kaldet fangst-genfangst, også selvom fuglene iagttages på afstand). Aflæsninger giver flere data om hver enkelt fugl og samtidig det bedste grundlag for estimering af voksenoverlevelsen, mens genfund oftest er den eneste kilde til information om førsteårsoverlevelsen, en af de mest problematiske parametre at estimere (Clobert & Lebreton 1991). Aflæsninger stammer som regel fra intensive studier i et afgrænset område, og fugle, som forlader området, vil opfattes som døde. Genfund stammer fra et større område og er derfor ikke udsat for denne fejlkilde; til gengæld indebærer de mange andre potentielle problemer, og chancen for at genfinde en mærket fugl en meget mindre.

I dette eksempel vil jeg bruge begge former for information til at estimere overlevelsen hos både unge og voksne Tejster *Cephus grylle* i Danmark. Tejsten er en relativt fåtallig ynglefugl i Kattegatområdet, hvor den yngler i kolonier på småøer (Asbirk 1979a); bestanden har været i stigning siden starten af 1970'erne (Asbirk 1978, 1988, S. Asbirk pers. medd.). Både de danske og de vestsvenske Tejster overvintrer i Kattegat, i deres første vinter især i farvandet omkring Samsø (Andersen-Harild 1969, Jönsson 1990, Frederiksen 1991).

Materiale og metoder

Data

Aflæsningsmaterialet stammer fra Sten Asbirks studier af farveringmærkede ynglefugle på Nordre Rønner nord for Læsø i 1974-78 (Asbirk 1979b).

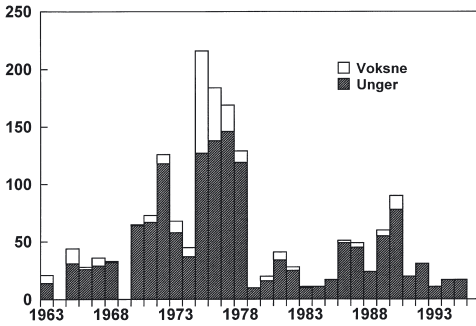


Fig. 1. Antal Tejster mærket med Zoologisk Museums ringe 1963-96.

Numbers of Black Guillemots ringed with Zoological Museum rings 1963-1996. "Voksne" = adults, "unger" = chicks.

Materialet omfatter 423 observationer af 167 fugle, som mindst én gang i perioden er iagttaget som ynglende i kolonien. Dødfund af disse fugle inden for eller efter denne periode indgår i genfundsmaterialet som defineret nedenfor.

I analysen af genfund af døde, ringmærkede fugle har jeg brugt oplysninger om samtlige 269 voksne og 1476 unger, som er blevet mærket med Zoologisk Museums ringe fra 1. januar 1963 til og med 1996 (Fig. 1). Fra 1963 gik man over til at anvende holdbare ringe af monel, mens der indtil da var anvendt aluminiumsringe, som havde en kortere levetid end fuglene. Alle dødfund indtil 30. april 1997 (uanset genmeldingsårsag) og indløbet inden udgangen af 1997 er medtaget. I materialet indgår 7 voksne og 186 unger mærket med danske ringe på Hallands Väderö i Skåne 1970-72; disse fugle tilhører samme bestand som de danske Tejster (Frederiksen 1991).

Statistiske metoder

Problemet med at estimere overlevelsen hos vilde fugle hænger sammen med, at man ikke observerer alle levende (fangst-genfangst) eller døde (genfund) individer, men kun en (forhåbentlig repræsentativ) stikprøve. Udover selve overlevelsen (sandsynligheden for at en fugl overlever fra en ynglesæson til den næste, ϕ) er det derfor nødvendigt at estimere sandsynligheden for at observere en fugl, givet at den er i live (i det følgende betegnet p), eller for at en død, ringmærket fugl bliver fundet og ringnummeret indberettet til ringmærkningscentralen (i det følgende betegnet r). Gør man ikke det, vil variationer i disse

"observationsparametre" over tid eller mellem grupper af individer kunne forvirre billedet og give anledning til forkerte konklusioner angående variationer i overlevelsen.

Jeg vil ikke her komme nærmere ind på teorien, som ligger bag de anvendte metoder. Interesserede læsere henvises til f.eks. Lebreton et al. (1992) for fangst-genfangst og Brownie et al. (1985) for genfund. Moderne software estimerer automatisk ϕ samt henholdsvis p og r , og gør det muligt at sammenligne forskellige statistiske beskrivelser af data (modeller) og på objektiv vis afgøre hvilken af disse modeller, som bedst understøttes af data. Jeg har her brugt programmerne SURGE (Cooch et al. 1997) og MARK (White & Burnham in press) til analyse af henholdsvis fangst-genfangst- og genfundsdata.

I denne sammenhæng er året defineret som gående fra starten af en ynglesæson (1. maj) til starten af den næste. Overlevelse og rapporteringsandsynlighed r for f.eks. 1978 hentyder altså til perioden 1. maj 1978 - 30. april 1979, mens observationssandsynligheden p hentyder til den pågældende ynglesæson.

Resultater

Fangst-genfangst-data fra Nordre Rønner

Analysen viste, at den bedste model for disse data omfattede en konstant overlevelse for ynglefugle over hele perioden og en separat p (observations-sandsynlighed) for hvert år (Tab. 1). De afprøvede modeller omfattede alle kombinationer af konstant og årsspecifik ϕ og p . Da kun en del af de involverede fugle var kønsbestemte, var det ikke muligt at undersøge en eventuel forskel i overlevelse mellem hanner og hunner. En mere grundig gennemgang af analysen kan findes i Frederiksen (1998).

Genfundsdata

Som ventet indeholdt den bedste model for disse data en separat førstearsoverlevelse. Derimod forbedrede en model med en overlevelse i andet leveår forskellig fra voksenoverlevelsen ikke beskrivelsen. Tejsten blev først fredet i 1967, men det begrænsede materiale fra før fredningen gav ikke grundlag for at estimere en separat (formentlig lavere) overlevelse for disse år, ligesom der i det hele taget ikke var stærke indicier på variationer i overlevelsen over tid. I januar 1979 fandt et olieudslip sted i det sydlige Kattegat fra Thun Tank III, og i den forbindelse blev mindst 54 Tejster fundet indsmurt i olie (Clausager 1979); derfor



afprøvede jeg også en model med en særlig (lave-re) overlevelse i vinteren 1978-79. Denne model gav den bedste beskrivelse af data.

Hvad angår rapporteringsandsynligheden r var det tilstrækkeligt at estimere én parameter for perioden 1963-78 og en anden for 1979-96. Den første periode omfatter dels tiden med jagt og dels nogle intensive studier i kolonierne på henholdsvis Hallands Väderö 1970-72 (Andersson & Rosenlund 1973) og Nordre Rønner 1974-78 (Asbirk 1979b). Disse faktorer medførte en højere værdi af r end efter 1978, men der var ikke grundlag for at underindele denne periode. Der var heller ingen indikation af aldersafhængighed i r , som man f.eks. kunne tænke sig hvis dødsårsager eller overvintningsområde afveg væsentligt mellem unge og voksne fugle. De estimerede parametre for den bedste model fremgår af Tab. 2.

Den ældste fugl i materialet blev ringmærket som unge på Hallands Väderö 17. juli 1970 og fundet druknet i et fiskegarn nær Tunø 29. juni 1992, 22 år gammel. Tid og sted for genfundet sandsynliggør, at fuglen ynglede i kolonien på Tunø, og den er dermed endnu et eksempel på udvekslingen af fugle mellem kolonier på den danske og den svenske side af Kattegat (Frederiksen 1991).

Diskussion

Det er bemærkelsesværdigt, at de to estimater for voksenoverlevelsen (0,858 og 0,862) er så godt som identiske. 95% sikkerhedsgrænserne er henholdsvis 0,800-0,901 for fangst-genfangst og 0,813-0,899 for genfund; i det sidste tilfælde er variabiliteten i data dog nok underestimeret og sikkerhedsgrænserne derfor for optimistiske. Begge estimater er i overensstemmelse med resultaterne fra en 22-årig fangst-genfangst-undersøgelse i kolonien på Flatey, Island (Frederiksen & Petersen

Tab. 1. Estimerede parametre for fangst-genfangst-datasættet fra Nordre Rønner 1974-78.
Estimated adult survival and observation probability p for the 1974-78 capture-recapture data set.

Overlevelse Survival	0.858
p 1975	1
1976	0.917
1977	0.941
1978	0.799

Tab. 2. Estimerede parametre for genfundsdatasættet 1963-96.
Estimated parameters for the 1963-96 recovery data set.

Førsteårsoverlevelse <i>First year survival</i>	0.489
Førsteårsoverlevelse 1978 <i>First year survival 1978</i>	0.254
Voksenoverlevelse <i>Adult survival</i>	0.862
Voksenoverlevelse 1978 <i>Adult survival 1978</i>	0.791
<i>r</i> 1963-78	0.143
<i>r</i> 1979-96	0.065

1999). Her fandtes en konstant årlig overlevelse på 0,870 (0,855-0,884); de danske resultater er således lidt lavere, men indenfor sikkerhedsgrænserne. Resultatet fra fangst-genfangst-datasættet er lidt højere end de 0,836, som Asbirk (1979b) fandt ud fra de samme data ved hjælp af en simpel metode, som ikke tog højde for en varierende observationssandsynlighed; at forskellen ikke er større skyldes, at *p* ikke varierede særlig meget (Tab. 1).

Der er ikke tidligere publiceret direkte estimater af førsteårsoverlevelsen hos Tejsten. Det er derfor ikke muligt at foretage egentlige sammenligninger af mit resultat på 0,489 (0,391-0,589) med andre kilder. Frederiksen & Petersen (in press) beregnede ud fra islandske data, at en kombineret overlevelse til 2-årsalderen på 0,31 var nødvendig for at opretholde en konstant bestand. Med de her givne resultater er overlevelsen til 2-årsalderen $0,489 \times 0,862 = 0,42$. Det rimeligt at formode, at den høje førsteårsoverlevelse har været en medvirkende faktor til den kraftige stigning i Tejstebestanden i Kattegat, som har fundet sted i de seneste 30 år (Asbirk 1978, 1988, Jönsson 1990, S. Asbirk pers. medd.).

Asbirk (1988) og Jönsson (1990) antog, at en nedgang i ynglebestanden i Kattegat i 1979 skyldtes olieudslippet fra Thun Tank III i januar 1979. Umiddelbart synes mine resultater at understøtte denne antagelse, idet både ungfugle og voksne havde en større dødelighed end normalt i 1978-79 (Tab. 2). Imidlertid viser en nærmere granskning af genfundsmaterialet, at ud af de 28 ringmærkede Tejster (15 førsteårsfugle og 13 voksne), som blev indrapporteret som døde i sæsonen 1978-79, blev kun 2 (1 unge og 1 voksen) fundet i forbindelse med dette olieudslip. Af de resterende 26 blev 25 genmeldt før årsskiftet! Der synes derfor (også) at have været andre årsager til den konstaterede over-

dødelighed i sommeren og efteråret 1978 og dermed til den efterfølgende kortvarige bestandsnedgang. På nuværende tidspunkt er det næppe muligt at fastslå disse årsager.

Jeg har her kun benyttet de mest simple af de mange statistiske modeller, som findes. Det skyldes især, at disse to datasæt er ret små; mere komplicerede modeller kræver større datasæt, for fangst-genfangst især data fra flere år. Blandt de modeller, som er blevet brugt til at påvise biologisk interessante effekter, kan nævnes forskelle i overlevelse mellem grupper af individer (hanner og hunner af Tynkæbbet Dværgryle *Calidris pusilla* (Sandercock & Gratto-Trevor 1997), Kortnæbbede Gæs *Anser brachyrhynchus* med og uden hagl i kroppen (Madsen & Noer 1996)), nedsat overlevelse for gamle Spurvehøge *Accipiter nisus* (Newton & Rothery 1997), samt effekten af tørken i Sahel på overlevelsen hos Hvid Stork *Ciconia ciconia* (Kanyambwa et al. 1993) og Digesvale *Riparia riparia* (Szep 1995).

Først og fremmest tak til Sten Asbirk for at stille sit materiale fra Nordre Rønner til rådighed, og til Ringmærkningsafdelingen på Zoologisk Museum i København for genmeldingsmaterialet. Arbejdet er udført på Københavns Universitet, Zoologisk Institut (afd. f. Populationsbiologi).

Summary

First-year and adult survival of Danish Black Guillemots

Data from an intensive capture-recapture study of colour-ringed breeders in a major colony during 1974-1978, and from recoveries of Black Guillemots *Cephus grylle* ringed in 1963-1996, were used to estimate first-year and adult survival with modern software. The two sources of data were in agreement on adult survival,

which was estimated at 0.86. First-year survival, estimated only from ringing recoveries, was 0.49; this is the first direct estimate of this difficult parameter for the Black Guillemot.

Because of a major oil spill in the main wintering area of Danish Black Guillemots in January 1979, a model with a separate lower survival for the 1978/79 season was applied, providing the best description of the data. Particularly the first-year survival was lower than normal in that season (Tab. 2). However, a closer scrutiny of the recovery data showed that 25 out of 28 Black Guillemots recovered had died before the oil spill occurred. Thus, the higher mortality in 1978/79 must have had other causes.

Referencer

- Andersen-Harild, P. 1969: Nogle resultater af ringmærkningen af Tejst (*Cephus grylle*) i Danmark. – Dansk Orn. Foren. Tidsskr. 63: 105-110.
- Andersson, Å. & N. Rosenlund 1973: Tobisgrisslorna på Hallands Väderö. – Medd. Skånes Orn. Fören. 12: 46-51.
- Asbirk, S. 1978: Tejsten *Cephus grylle* som ynglefugl i Danmark. – Dansk Orn. Foren. Tidsskr. 72: 161-178.
- Asbirk, S. 1979a: Tejsten. – Skarv, Holte.
- Asbirk, S. 1979b: The adaptive significance of the reproductive pattern in the Black Guillemot, *Cephus grylle*. – Vidensk. Meddr dansk naturh. Foren. 141: 29-80.
- Asbirk, S. 1988: Ynglebestanden af Tejst *Cephus grylle* i Danmark 1978-87. – Dansk Orn. Foren. Tidsskr. 82: 131-133.
- Brownie, C., D.R. Anderson, K.P. Burnham & D.S. Robson 1985: Statistical inference from band recovery data - a handbook. – U.S. Fish and Wildlife Service, Washington D.C.
- Clausager, I. 1979: Olieudslippet fra THUN TANK III i januar 1979. – Vildtbiologisk Station, Kalø.
- Clobert, J. & J.-D. Lebreton 1991: Estimation of demographic parameters in bird populations. Pp. 75-104 i: Perrins, C.M., J.-D. Lebreton & G.J.M. Hiron (red.): Bird population studies: relevance to conservation and management. – Oxford University Press, Oxford.
- Cooch, E.G., R. Pradel & N. Nur 1997: A practical guide to mark-recapture analysis using SURGE. – CEFE/CNRS, Montpellier.
- Frederiksen, M. 1991: Danske Tejsters (*Cephus grylle*) ynglebiologi og populationsdynamik. – Upubl. specialeafhandling, Københavns Universitet.
- Frederiksen, M. 1998: Population dynamics of a colonial seabird: analysis of a long-term study of survival, recruitment and dispersal in a black guillemot *Cephus grylle* population. – Upubl. ph.d.-afhandling, Københavns Universitet.
- Frederiksen, M. & A. Petersen 1999: Adult survival of the Black Guillemot (*Cephus grylle*) in Iceland. – Condor 101: 589-597.
- Frederiksen, M. & A. Petersen in press: The importance of natal dispersal in a colonial seabird, the Black Guil-

Foto: Kaj Kampp.



- lemot *Cephus grylle*. – Ibis.
- Jönsson, P.E. 1990: Tobisgrisslan i Kattegatt - en stationär havsfågel i ett krisdrabbat hav. – Fauna och Flora 85: 140-152.
- Kanyambwa, S., F. Bairlein & A. Schierer 1993: Comparison of survival rates between populations of the White Stork *Ciconia ciconia* in Central Europe. – Ornith. Scand. 24: 297-302.
- Lebreton, J.-D., K.P. Burnham, J. Clobert & D.R. Anderson 1992: Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. – Ecol. Monogr. 62: 67-118.
- Lebreton, J.-D. & J. Clobert 1991: Bird population dynamics, management and conservation: the role of mathematical modelling. Pp. 105-125 i: Perrins, C.M., J.-D. Lebreton & G.J.M. Hiron (red.): Bird population studies: relevance to conservation and management. – Oxford University Press, Oxford.
- Madsen, J. & H. Noer 1996: Decreased survival of pink-footed geese *Anser brachyrhynchus* carrying shotgun pellets. – Wildlife Biology 2: 75-82.
- Newton, I. & P. Rothery 1997: Senescence and reproductive value in Sparrowhawks. – Ecology 78: 1000-1008.
- Sandercock, B.K. & C.L. Gratto-Trevor 1997: Local survival in Semipalmated Sandpipers *Calidris pusilla* breeding at La Pérouse Bay, Canada. – Ibis 139: 305-312.
- Szep, T. 1995: Relationship between west African rainfall and the survival of central European Sand Martins *Riparia riparia*. – Ibis 137: 162-168.
- White, G.C. & K.P. Burnham in press: Program MARK - survival estimation from populations of marked animals. – Bird Study.

Antaget 25. oktober 1998

Morten Frederiksen (frederiksen@cefe.cnrs-mop.fr)
CEFE/CNRS, 1919 Route de Mende, F-34293 Montpellier Cedex 5, Frankrig