

Varierar brunand *Aythya ferina* periodiskt? – en analys av inventeringsresultat från Angarnsjöängen, Sverige, 1978–2003 och Engure, Lettland, 1972–1992

*Does the Pochard *Aythya ferina* vary periodically? – an analysis of census data from Angarnsjöängen, Sweden 1978–2003 and Lake Engure, Latvia 1972–1992*

SVANTE SÖDERHOLM

Abstract

Annual counts of the number of breeding Pochard *Aythya ferina* at Angarnsjöängen, Sweden, 1978–2003, and at Engure, Latvia, 1972–1992, suggest that the populations varied, with a period of about 5 years. This variation is superimposed on the dominating change of the population. The temporal trends were analysed using discrete Fourier transform and by analysis of the autocorrelation function. Although not all of these results were statistically significant, the available information suggests that there could be a periodic variation with a period of about 5 years, since signs of periodicity are seen in the analy-

ses and similar signs are seen in census data from two different populations. A tentative explanation, based on existing theoretical studies, is given for why there would be a periodic variation in the Pochard population. It is suggested that random perturbations which lowers the breeding success causes a periodic population dynamic.

Svante Söderholm, Riddargatan 78, SE-114 57 Stockholm, Sweden.
E-mail: svante.soderholm@spray.se

Received 30 March 2004, Accepted 6 February 2006, Editor: A. Brodin

Det är väl känt att smågnagarpopulationer på nordliga breddgrader varierar cykliskt (Hansson 1984, Hansson & Henttonen 1985, Hansson 1999, för en översikt se Krebs & Myers 1974). Mest känd är troligen lämmelns cykler som ofta uppträder med en periodicitet av tre år (se exempelvis Kokorev & Kuksov 2002). Likaså är det känt att populationer av flera predatorer varierar cykliskt med gnagar-tillgången, t.ex. pärluggla (Linkola & Myllymäki 1969, Hörnfeldt 1978, Hörnfeldt m.fl. 1986, 1990, Korpimäki 1987a, b) och labbar (Jakobsson & Johansson 2001). Även nordliga populationer av hönsfåglar kan variera cykliskt. Nyligen har man visat att vissa arter av vadare och gäss som häckar på tundra också varierar cykliskt samt att denna variation indirekt beror på storleken på lämmelpopulationen (Blomqvist m.fl. 2002). Detta beror på att predationstrycket på vadare och gäss blir lågt när lämlarna är talrika.

Mig veterligen är de ovan nämnda fågelpopulationerna de enda i norra Europa som varierar cykliskt. Detta gjorde att jag blev mycket förvånad och intresserad när jag märkte att inventeringsdata från Angarnsjöängen indikerade att antalet häckande brunänder föreföll variera periodiskt. Till skillnad från smågnagare och deras predatorer ver-

kade variationerna var väsentligt mindre. Medan de förra varierar mellan en mycket stor population och ett fåtal individer verkade variationen hos brunand snarare vara en mindre periodisk variation överlagrad på den dominerande populationsutvecklingen.

För att undersöka detta beslöt jag mig för att inhämta uppgifter från ytterligare ett antal år innan jag gjorde en noggrann analys av inventeringsserien. Efter ytterligare sju års inventeringsarbete, när inventeringsserien omfattade 26 år i följd, indikerade fortfarande inventeringsuppgifterna att det kunde finnas en periodisk variation. Detta ledde till att jag beslöt mig för att analysera uppgifterna, även om tidsserien fortfarande kan vara i kortaste laget för att detektera en svag cyklisk variation.

För att öka möjligheten att dra generella slutsatser inkluderade jag en inventeringsserie omfattande 21 år från Engure i Lettland (Blums m.fl. 1993) i analyserna. Det vore önskvärt att inkludera ytterligare uppgifter, men jag har inte funnit någon lämplig serie. I detta arbete presenterar jag analyser av inventeringsdata från Angarnsjöängen och Engure och diskuterar tänkbara orsaker till en periodiskt varierande populationstorlek.

Lokaler och metoder

Angarnsjöängen är belägen 25 km NO om Stockholm (59° 33' N, 18° 10' O). Sjöängens yta är cirka 110 ha. Sjöängen är en grund slättsjö som sänkts. Under första hälften av 1980-talet försämrades sjöängen som fågellokal genom en accelerande igenväxning till följd av övergödning. Genom en omfattande sjörestaurering vintern 1992/93 bröts den negativa utvecklingen och populationerna av bl.a. olika andarter ökade snabbt. De har sedan restaureringen legat på en högre nivå än den som rådde i slutet på 1970-talet. För mer detaljerade upplysningar om biotopen, restaureringar och dess inverkan på fågelfaunan se Söderholm & Eriksson (1999, 2004) och Larsson & Welander (2003). Inventeringsdata om brunand härrör från den årliga inventeringen av våtmarksfågelfaunan vid Angarnsjöängen som genomförts sedan 1978. Inventeringsmetodiken finns beskriven i Söderholm & Eriksson (1999, 2002).

Engure är en av Lettlands fem största sjöar, dess yta är 35 km². Den är belägen innanför sydvästra delen av Rigabukten (57° 15' N, 23° 07' O). Engure är klassad som en permanent översvämmad våtmark med uppskjutande vegetation (för klassificeringskriterier se Cowardin m.fl. 1979.) Sedan 1960 har våtmarken förändrats så att de öppna vattenytorna nu är halvvägs igenvuxna. Under inventeringsperioden 1972–1992 har öar och områden med uppskjutande vegetation varit fågelskyddsområden under häckningssäsongen, men jakt har varit tillåten under tre månader på hösten. Inventeringsområdet har påverkats av människan genom skötsel av våtmarken. Bland åtgärderna märks anläggandet av konstgjorda öar, vegetationsbekämpning, bekämpning av predatorer (jakt och förflyttning av fångade predatorer) och försök att locka måsar och tärnor till våtmarken. För närmare upplysningar om våtmarken och inventeringsmetodiken, se till exempel Blums m.fl. (1993, 1996) och referenser däri.

För att om möjligt utesluta att de tecken på en periodisk variation som finns i inventeringsuppgifterna beror på slumpmässiga variationer som påverkar flera arter, undersökte jag om det fanns någon korrelation mellan antalet häckande par av fyra olika arter: gräsand, brunand, vigg och knipa. I denna analys användes enbart uppgifter från Angarnsjöängen, då jag inte hade tillgång till dessa uppgifter från Engure. Arterna som valdes för denna analys är de dykandsarter som häckar i Angarnsjöängen, gräsand inkluderades för att i möjligaste mån belysa skillnaden i födoval mellan dykandsarterna. Brunand livnär sig i större utsträckning på

vegetabilisk föda än vigg och knipa (Bauer & Glutz von Blotzheim 1969, Cramp & Simmons 1977).

För att kvantifiera den periodiska variationen som tycks finnas i inventeringsuppgifterna och om möjligt säkerställa den (eller vederlägga den) analyserades uppgifterna i frekvensrummet med hjälp av Discrete Fourier Transform (DFT) och i tidsrummet med hjälp av autokorrelationsberäkningar. Detta är två olika metoder för att undersöka om det finns periodiska mönster när en observabel varierar med tiden, exempelvis antalet häckande par per år.

DFT är ett kraftfullt verktyg för att upptäcka och beskriva periodiska variationer och används bland annat inom biologi och fysik samt inom tekniska tillämpningar såsom signalbehandling. De aktuella inventeringsserierna (tidsserierna) kan dock vara i kortaste laget för denna teknik med tanke på att biologiska förlopp som beskrivs som periodiska eller cykliska har varierande periodlängd, varierande amplitud, skiftande mönster mm. Serier om minst 50 år hade därför varit önskvärt.

Eftersom årtal ger en diskret tidskala (d.v.s. variabeln årtal kan endast anta vissa värden, de naturliga talen $N = \{0, 1, 2, 3, \dots\}$ användes diskret Fouriertransformation för att beräkna den så kallade spektrala tätheten $P(k)$. Fouriertransformationen innebär i korthet att man beskriver den aktuella tidsserien med de periodiska funktioner sinus och cosinus, i form av en summa av sinus och cosinus funktioner med olika frekvenser (periodtider). Den spektrala tätheten defineras då som $P(k) = |X(k)|^2/N$ där $X(k)$ är komponenterna i den diskreta Fouriertransformationen, $k = 0, 1, 2, \dots, N-1$ är de diskreta frekvenserna och N är tidsseriens längd. En tydlig topp i den spektrala tätheten vid k_i visar att den tidserie som transformerats har en periodisk komponent, givetvis kan $P(k)$ innehålla flera toppar. Frekvensen för den periodiska komponenten ges av $f = k_i/N$. Genom att den spektrala tätheten endast beräknas för diskreta k -värden kommer en viss osäkerhet att uppstå i fråga om frekvensen för en periodisk komponent. Detta orsakas av att den spektrala tätheten för periodiska komponenter vars frekvens inte uppfyller $f = k/N$ kommer att överföras till närliggande frekvenser som exakt uppfyller villkoret. Exempelvis kan två närliggande toppar vid $P(k_i)$ och $P(k_{i+1})$ uppkomma genom en komponent med en frekvens mellan de frekvenser som svarar mot k_i och k_{i+1} . Vidare är den maximala frekvensen för en eventuell periodisk komponent som kan detekteras 0,5, d.v.s. periodtiden $T = 2$, vilket innebär att periodiska förlopp med en kortare period än två gånger tiden mellan två värden i tidsserien inte kan detekteras.

Den spektrala tätheten vid $k = 0$ ges av m^2N , där m är medelvärdet för tidsserien.

Signifikansen hos de funna periodiciteterna har undersökts genom att $P(k)$ har jämförts i ett goodness of fit test med en jämn (uniform) fördelning (vitt brus). I detta fall gäller att $2P(k)/\text{var}(N)$ har en χ^2 -fördelning med två frihetsgrader, när $k \neq 0$. I detta uttryck är $\text{var}(N)$ variansen för den aktuella tidsserien, d.v.s. variansen av inventeringsuppgifterna. Observera att inventeringsserier av detta slag alltid är problematiska att testa statistiskt då data inte är oberoende, antalet häckande par ett år beror i varierande omfattning på antalet par föregående och/eller tidigare år.

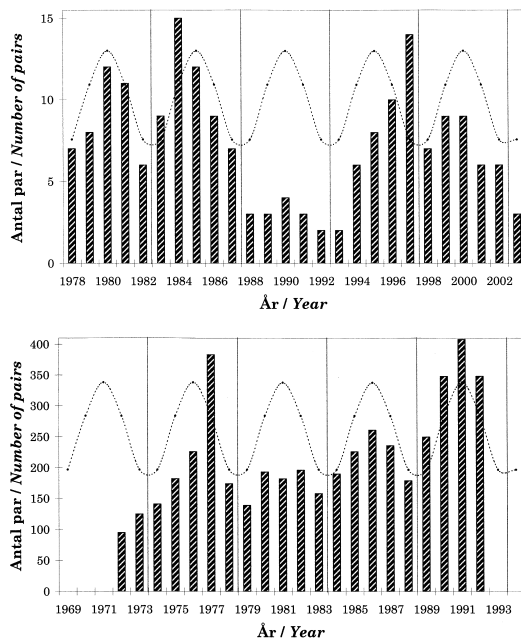
Som ett komplement till DFT-analysen analyserades inventeringsresultaten också med hjälp av en autokorrelationsberäkning. Den främsta orsaken till detta är problemet som diskuterats ovan med att avstånden i frekvens (periodtid) mellan de diskreta k -värdena är stort för små k -värden och ojämt fördelade. Om det inte fanns någon periodisk variation i materialet skulle resultatet av autokorrelationsberäkningen vara en kurva som föll mjukt och jämt från ett maximalt värde vid till noll. En periodisk variation ger upphov till lokala maxima och minima som är separerade med halva den aktuella periodtiden.

För närmare upplysningar om de matematiska metoder som använts vid analyserna se till exempel Oppenheimer & Shaffer (1975).

Resultat

Antalet häckande par av brunand i Angarnsjöängen under inventeringsperioden 1978–2003 och i Engure 1972–1992 redovisas i Figur 1. I diagrammen har jag lagt in sinuskurvor med en periodicitet av fem år för att belysa variationen som inventeringsuppgifterna indikerar. Kurvorna är passade med ögonmått för att de ansluta så väl som möjligt till variationerna i respektive population. Även en period om fyra år är visuellt i god överensstämmelse med inventeringsuppgifterna från Angarnsjöängen.

Angarnsjöängens lämplighet som häckplats för brunand har varierat avsevärt under inventeringsserien. Därför har jag delat in den totala inventeringsperioden i tre kortare tidsperioder som återspeglar sjöängens tillstånd som häckfågellokal för sjöfåglar. Dessa är: (I) En period från 1978 till mitten av 1980-talet när antalet häckande brunänder varierade mellan 6 och 15 par, till synes utan någon tydlig trend i populationen. Under senare delen av 1980-talet ledde den accelererande igenväx-



Figur 1. Antalet häckande par per år av brunand vid Angarnsjöängen 1978–2003 (övre) och Engure 1972–1992 (nedre). Som jämförelse finns sinuskurvor med periodtid $T = 5$ år och med amplituderna 3 och 78 par inlagda. Observera att tidsskalorna utformats så att båda täcker en lika lång tidsperiod för att underlätta en jämförelse av inventeringsserierna. *Annual numbers of breeding pairs of Pochard at Angarnsjöängen 1978–2003 (upper) and Engure 1972–1992 (lower). The sine curves (period $T = 5$ years) are fitted by eye with amplitudes of 3 and 78 pairs, respectively.*

ningen snabbt till försämrade betingelser för änder i sjöängen (Söderholm & Eriksson 1999). (II) Från slutet av 1980-talet fram till restaureringen 1992 var sjöängen föga lämpad som häcklokal för änder varför populationen var mycket liten, 2–4 par. (III) Inleds i och med att sjöängen restaurerats. Till skillnad från simänderna som ökade markant redan 1993 märks dykandernas respons på den förbättrade häckningsmiljön först 1994 (Söderholm & Eriksson 1999, Söderholm & Eriksson 2004). Under perioden 1994–2002 är utvecklingen snarlik den under period I, d.v.s. populationen varierar mellan 6 och 14 par utan någon tydlig trend. Mönstret bryts 2003 då endast tre par häckade. Denna minskning var inte unik för brunand då samtliga dykandsarter minskade avsevärt från 2002 till 2003 i Angarnsjöängen. Minskningen berodde troligen på att sjöängen vintern 2002/2003 troligen var i det närmaste bottenfrusen vilket ledde till brist på föda

för dykänder under våren och häckningssäsongen 2003 (Söderholm & Eriksson 2004).

Även om periodiciteten inte var signifikant (DFT P(5): $\chi^2 = 3,38$, $df = 2$, $P = 0,18$) för Angarnsjöängen tyder inventeringsuppgifterna på att populationen varierade med en period om 4–5 år under period I innan sjöängen försämrades, samt att samma periodiska variation fanns efter restaureringen under period III (Figur 1, övre). Det fanns också en antydning till en periodisk variation under period II, när sjöängens tillstånd var mycket dåligt och endast ett fåtal par häckade. Det låga antalet brunänder gör det dock svårt att påvisa en eventuell cyklisk variation under denna period. Överensstämmelsen mellan inventeringsuppgifterna och sinuskurvan för både period I och III tyder på att populationen varierade periodiskt under hela undersökningsperioden.

För populationen i Engure verkar det finnas en periodisk variation (DFT P(3): $\chi^2 = 6,48$, $df = 2$, $P = 0,039$) överlagrad på den långsiktiga trenden (Figur 1 nedre) som här utgörs av en växande population (Linjär regression: $y = 8,80x - 17223$; $R^2 = 0,404$; $F = 12,86$; $P = 0,0020$).

Varken i materialet från Angarnsjöängen eller Engure (Blums m.fl. 1993) finns något som tyder på att någon annan art än brunand skulle variera periodiskt. Korrelationsanalysen (Tabell 1) visar att populationerna av gräsand, vigg och knipa är positivt korrelerade. Däremot finns det inga tecken på en korrelation mellan brunand och någon av de andra arterna, vilket visar att brunandens populationsutveckling skiljer sig från dessa. Detta kan förutom en eventuell periodisk variation bero på att brunandspopulationen inte i samma utsträckning har påverkats av lokalens "allmänna tillstånd" i samma grad som populationerna av gräsand, vigg och knipa som snabbt har ökat när Angarnsjöängen varit lämplig som häcklokal för änder.

För att underlätta en jämförelse mellan de två lokalerna är den spektrala tätheten i Figur 2 normaliserad så att $P(0) = 1$. Uppgifterna från Angarnsjöängen innehåller flera tydligt urskiljbara toppar. De två mest framträdande finns vid $k = 2$ vilket motsvarar en period $T = 13$ år och $k = 5$ vilket motsvarar $T = 5,2$ år. Den förstnämnda toppen beror på Angarnsjöängens ovan diskuterade kraftiga variation i lämplighet som häckningsbiotop. Denna leder till att det framträder en lång periodtid i materialet, omkring 15–18 år. Utöver denna långa periodicitet framträder också en kortare periodisk variation med en periodtid omkring 5 år i Angarnsjöängen. Uppgifterna från Engure ger en tydlig topp vid $k = 3$ vilket motsvarar en period $T = 7$ år. För övrigt finns inga distinkta toppar vilket indikerar att det finns en periodisk variation och att den har en periodtid omkring 7 år.

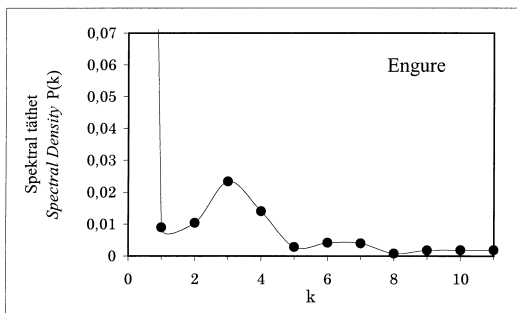
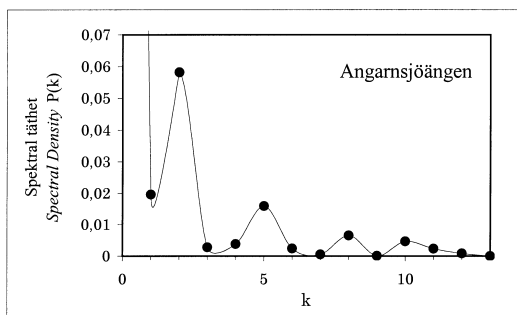
Med tanke på att endast vissa diskreta frekvenser återfinns i den spektrala tätheten bör samstämmigheten i periodtid mellan uppgifterna från Engure och Angarnsjöängen betraktas som god. Om man antar att variationen skett med samma periodtid vid båda lokalerna tyder uppgifterna på att de undersökta populationerna varierar med en periodtid av 5 till 7 år.

Autokorrelationsfunktionen för uppgifterna från Angarnsjöängen domineras av ett lokalt minimum vid en tidsförskjutning av 7–8 år (Figur 3, övre), vilket motsvarar en periodtid av ungefär 15 år. Detta minimum beror främst på de långsiktiga biotopmässiga förändringar som nämnts ovan. Förutom denna extrempunkt finns, med regelbundet avstånd, ett antal lokala maxima och minima och tendenser till dylika som svarar mot en periodtid av c. 5 år. Men amplituden är låg och som framgår av det 95 % konfidensintervallet, streckade kurvor i figuren, är resultatet inte signifikant. Autokorrelationsfunktionen för uppgifterna från Engure uppvisar ett an-

Tabell 1. Korrelation mellan antalet häckande par av fyra andarter i Angarnsjöängen 1978–2003. I tabellen anges korrelationskoefficient, r , och signifikans, P .

The correlation between the number of breeding pairs of four species of ducks in Lake Angarnsjöängen 1978–2003. Correlation coefficient, r , and significance, P , are given in the table.

Art <i>Species</i>	Gräsand <i>Mallard</i>	Brunand <i>Pochard</i>	Vigg <i>Tufted Duck</i>	Knipa <i>Goldeneye</i>
Gräsand <i>Mallard</i>	—	-0,18; 0,39	0,40; 0,042	0,65; < 0,001
Brunand <i>Pochard</i>		—	0,24; 0,24	-0,13; 0,51
Vigg <i>Tufted Duck</i>			—	0,69; < 0,001

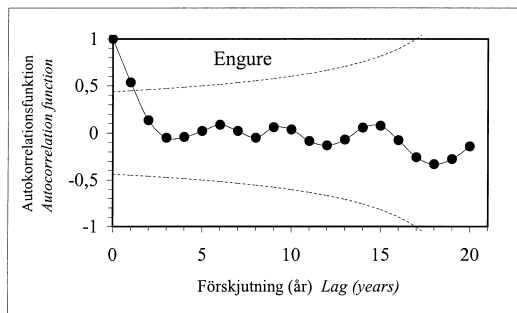
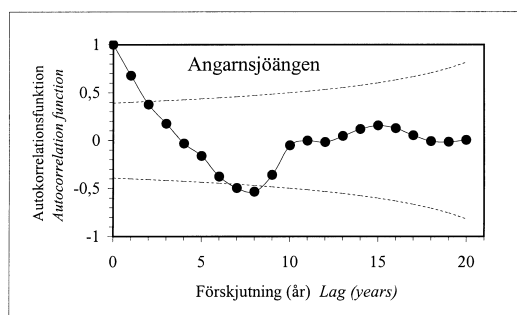


Figur 2. Spektral täthet för inventeringsuppgifterna från Angarnsjöängen 1978–2003 (övre) och Engure 1972–1992 (nedre). Tätheten är normaliserad med $P(k=0)$. Den är diskret eftersom skalan för k är diskret (d.v.s. k antar endast naturliga heltalsvärden $k = 0, 1, 2, \dots, N-1$ och T ges av $T = 1/f = N/k$) är de inlagda kurvorna endast en hjälp för ögat. *Normalized spectral density for annual numbers from Angarnsjöängen 1978–2003 (upper) and Engure 1972–1992 (lower). The density is normalized by $P(k=0)$. Since the density is discrete the curves are only a guide to the eye.*

tal lokala maxima och minima, avstånden mellan dessa är i överensstämmelse med en periodtid av c. 5 år (Figur 3, nedre). Men amplituden är låg och resultatet är inte statistiskt signifikant.

Diskussion

Vad som är slående med inventeringsuppgifterna som presenteras i Figur 1 är att den antydda periodiska variationen framträder under en lång tid och att den uppträder vid bägge lokalerna trots att populationsutvecklingen skiljer sig avsevärt åt mellan lokalerna samt att antalet häckande par vid Engure är omkring 30 gånger större än vid Angarnsjöängen. Uppgifterna tyder på att den periodiska variationen har varit i fas eller i det närmaste i fas vid lokalerna. Vidare framträder ingen fasskift mellan period I och III i uppgifterna från Angarnsjöängen. Givetvis är det så att de synbarligen periodiska variationerna



Figur 3. Autokorrelation för inventeringsuppgifterna ($\ln(N)$) från Angarnsjöängen 1978–2003 (övre) och Engure 1972–1992 (nedre). Eftersom autokorrelationen är diskret utgör kurvorna endast en hjälp för ögat. Streckade kurvor anger 95% konfidensintervall.

Autocorrelation for the annual number ($\ln(N)$) from Angarnsjöängen 1978–2003 (upper) and Engure 1972–1992 (lower). Since the function is discrete the curves are only a guide to the eye. The dashed curves give the 95% confidence interval.

kan bero på slumpen, men mot det talar det förhållandet att två geografiskt väl åtskilda populationer (Engure ligger c. 420 km SO om Angarnsjöängen och lokalerna ligger på varsin sida av Östersjön) uppvisar tecken på liknande periodisk variation trots att dataserierna omfattat olika tidsperioder och trots att den dominerande populationsutvecklingen varit väsenskiild vid lokalerna i fråga.

Korrelationsanalysen rörande de olika andarternas populationsutveckling vid Angarnsjöängen ger stöd för att brunandens utveckling varit skild från de övriga ändernas. Det är dock klart att korrelationsanalysen kan ha påverkats av förändringar i de svenska populationerna av de aktuella arterna. Min uppfattning är dock att en dylik påverkan är ringa, då samtliga aktuella arter uppvisar en positiv trend i resultaten från den svenska delen av den Internationella sjöfågelsinventeringsserien 1967–2003 eller en stabil nivå följt av en positiv trend sedan

omkring 1990 (Nilsson 2003). Ingen närmare jämförelse har gjorts med resultaten av den Svenska häckfågelinventeringen då underlaget för både brunand och vigg är otillräckligt (Lindström & Svensson 2003).

Trots att den periodiska variationen inte är statistiskt signifikant finns det flera tecken på att det skulle kunna finnas en sådan. De båda inventeringsserierna uppvisar tecken på en liknande periodiska variation, med en periodtid av omkring 5 år, överlagrad på den dominerade populationsutvecklingen. Vidare återfinns svaga lokala extrempunkter vid samtliga tidsförskjutningar där man skulle förvänta sig dylika vid en periodisk variation med $T \approx 5$ år i autokorrelationsfunktionen för uppgifterna från Engure. Flertalet av dessa extrempunkter framträder även i uppgifterna från Angarnsjöängen. Denna autokorrelationsfunktion har inga minimum vid omkring 2–3 år och 7–8 år. I autokorrelationsfunktionen för Angarn är vidare maximumet vid omkring 5 år svagt (det finns en skuldra vid denna tidsförskjutning) men förväntade strukturer för en periodtid av ca 5 år framträder för tidsförskjutningar på 10 år eller mer. Att en del förväntade strukturer för en periodtid av ca 5 år inte framträder i uppgifterna från Angarnsjöängen beror troligen på den tidigare nämnda kraftiga variationen i lokalens lämplighet som häckningsbiotop för änder. Den stora variationen i sjöängens lämplighet gör att några strukturerna "döljs" av den dominerande strukturen som uppkommer på grund av denna variation. Situationen är snarlik för resultaten av DFT-analysen. Bägge inventeringsserierna ger en topp svarande mot en period av 5–7 år. I uppgifterna från Angarnsjöängen finns dock som sagt den dominerande toppen vid $T = 13$ år, men den kan hänföras till sjöängens lämplighet som häckningslokal för brunand och andra arter.

På båda lokalerna finns det alltså tecken som tyder på att det överlagrat på den dominerande populationsutvecklingen finns en svagare periodisk variation. Trots att analyserna endast i ett fall gav ett statistiskt signifikant resultat pekar flera av resultaten i denna riktning. Förutom överensstämmelsen i periodisk variation tyder också det faktum att resultaten endast delvis är inhämtade från samma tidsperiod mot att tendensen till periodicitet skulle vara slumpmässig (Undersökningen omfattar totalt 33 år och under 16 av dessa har uppgifter inhämtats vid bägge lokalerna.) Det bör i sammanhanget poängteras att jag inte funnit några andra inventeringsserier av tillräcklig längd för en analys. Den längsta serien jag funnit förutom de två som ana-

lyserats är det maximala antalet rastande brunänder under hösten i Säbysjön, belägen i nordvästra Stockholm (Bernard 1998, JOK 1999, 2000, 2001, 2002, 2003). Denna serie omfattar "endast" 14 år och uppvisar vissa tecken på en periodisk variation med $T \approx 4-5$ år, när uppgifterna jämförs med en sinusfunktion på samma sätt som inventeringsresultaten i Figur 1.

Om det finns en periodisk variation i antalet brunänder bör man fråga sig varför detta inte har beskrivits tidigare med tanke på hur mycket som är känt om arten (se till exempel Bauer & Glutz von Blotzheim 1969, Cramp & Simmons 1977). En orsak kan vara att det krävs långa inventeringsserier för att fenomenet skall synas och att dylika är sällsynta. Med den periodtid jag föreslår här krävs det inventeringar över minst 15–20 år för att kunna särskilja periodiciteten från slumpmässiga variationer och icke-periodiska förändringar i populationen. Möjligheten att upptäcka en periodisk variation av den typ jag här föreslår försvåras dessutom av att skillnaden mellan botten- och toppår är avsevärt mindre än t.ex. för cykliska gnagarpopulationer (Hansson & Henttonen 1985). Om dessutom den periodiska variationen är överlagrad en större långsiktig förändring i populationen blir den ännu svårare att upptäcka. Dessutom kan en periodisk variation vara geografiskt begränsad till vissa breddgrader. Exempelvis varierar ju smågnagarpopulationer cykliskt endast norr om 61° N (Hansson & Henttonen 1985).

De rikstäckande inventeringsuppgifterna från Sverige, Häckfågelinventeringen och den Internationella sjöfågelinventeringen har inte gått att använda för att vidare undersöka den periodicitet som inventeringsuppgifterna från Angarnsjöängen och Engure visar. Häckfågelinventeringens databas innehåller för få årliga uppgifter (Lindström & Svensson 2003) och uppgifterna från den Internationella sjöfågelinventeringen påverkas alltför kraftigt av om vintern är sträng eller mild. Dessutom finns huvuddelen av de noterade brunänderna under vintern på ett fåtal lokaler i Blekinge vilket gör att närvaron/frånvaron av dessa stora flocker kraftigt påverkar inventeringsresultatet (Nilsson 2003).

Den naturliga följdfrågan är då vilken/vilka orsaken/orsakerna kan vara till en periodisk variation? Med tanke på hur länge och väl cykliska gnagarpopulationer undersökts utan att mekanismen bakom dessa lagts fast inser man att detta kan vara en svår fråga. Jag kommer därför att inrikta min diskussion på tänkbara mekanismer och argument för och emot dessa. Jag hoppas att detta ska stimulera till analys

både av för mig okända långa inventeringsserier och fortsatt arbete med redan existerande serier.

Det förefaller föga troligt att abiotiska faktorer, såsom exempelvis klimatvariationer beroende på solfläcksaktivitet eller väder skulle kunna påverka brunanden så att en cyklisk variation på 5 till 6 år kan uppstå. Då solfläckarna oscillerar med en periodtid av omkring 11 år (Larmor & Yamaga 1917) är det svårt att föreställa sig hur detta skulle ge upphov till en periodisk populationsvariation med omkring halva periodtiden. Väderrelaterade faktorer kan knappast heller förklara periodiciteten då en regelbundet återkommande vädervariation med en periodtid om 5–6 år vid detta lag borde var välkänd. Om inte förr borde de senaste årens intensiva forskning och modellering av klimatet, med tanke på den pågående globala uppvärmningen, ha medfört att en dylik periodicitet i vädret hade upptäckts. Andra väderrelaterade fenomen som diskuteras i dylika sammanhang, till exempel North Atlantic Oscillation, kan knappast vara aktuella då de bäst beskrivs som stokastiska processer (NAO, Appenzeller m.fl. 1998, Hurrell & van Loon 1997, Jones m.fl. 1997, Wunch 1999).

Utgående från vad som är känt om cykliska variationer hos framför allt gnagare och arktiska vaddare och gäss förefaller det föga sannolikt att inre biotiska faktorer kan förklara dessa och jag har svårt att se att brunand skulle utgöra ett undantag. Så av den orsaken förkastar jag inre biotiska faktorer som en orsak till en periodisk variation hos brunand även om de främsta argumenten mot inre biotiska faktorer hos gnagare inte är tillämpliga på brunand med dagens kunskap. De starkaste argumenten mot inre biotiska faktorer hos gnagare är att cyklerna har en varierande längd och att de inte uppträder i alla populationer utan har ett latitudberoende (Hansson & Henttonen 1985, Korpimäki & Krebs 1996).

Att det skulle finnas någon okänd yttre biotisk faktor på häckningslokalen som varierar cykliskt och påverkar antalet brunänder förefaller föga troligt med tanke på att den periodiska variationen uppträtt vid Angarnsjöängen under en tidsrymd då lokalens status som häckfågellokal varierat avsevärt samt då den grundläggande populationsutvecklingen vid Engure är en i stort sett kontinuerlig ökning, med en faktor tre under undersökningsperioden. En sådan ökning är svårförenlig med en periodisk förändring av födotillgången. I sammanhanget bör det noteras att kvasi-cykliska förändringar i antalet vatteninsekter påverkar ett antal andfåglars reproduktion men inte hur många par som skrider till häckning (Gardarsson & Einarsson 2004).

För nordliga gnagare är predation den troligaste orsaken till den cykliska variationen (se t.ex. Korpimäki & Krebs 1996, Gilg m.fl. 2003). När exempelvis en lämmelpopulation ökar kommer också dess predatorer att öka, men med en viss tidsförskjutning. När sedan antalet predatorer blir tillräckligt högt kommer predationen att bli så hög att bytesdjurets population kraschar (Korpimäki & Krebs 1996, Gilg m.fl. 2003). Att predation skulle kunna orsaka en cyklisk variation hos brunand är mindre troligt. Då de tänkbara predatorerna på brunand är att betrakta som generalister är kopplingen mellan predator och bytesdjur svag samtidigt som det finns gott om alternativa bytesdjur. Inte heller verkar det troligt att brunanden skulle vara predator på något bytesdjur som varierar cykliskt. Exempelvis visar populationen vid Engure en långsiktig ökning. Brunand livnär sig också i större utsträckning än andra dykänder på vegetabilisk föda och är dessutom en generalist då födan varierar med lokal och årstid (Olney 1968, Bauer & Glutz von Blotzheim 1969, Cramp & Simmons 1977). Därför borde arten jämfört med mer specialiserade dykandsarter kunna kompensera för en eventuell brist på någon typ av föda.

Teoretiska studier har visat att enkla populationsmodeller kan ha komplexa dynamiska förlopp (May 1976, Kaitala m.fl. 1996). Det finns därför en möjlighet att en periodisk variation hos brunand kan bero på en varierande reproduktionsframgång. Kaitala m.fl. (1996) visade att täthetsberoende (d.v.s. inomartskonkurrens) i kombination med frekventa slumpmässiga störningar av häckningsframgången kan orsaka en oscillerande population, om störningarna är tillräckligt frekventa. Författarna visar att populationen efter en störning kan antingen (a) jämnt återgå till ett jämviktstillstånd, (b) återgå till jämviktstillståndet efter ett kort insvängningsförlopp eller (c) uppvisa regelbundna fluktuationer, d.v.s. något jämviktstillstånd inträffar inte om störningsfrekvensen är tillräckligt hög. De autokorrelationsfunktioner som beräknats för brunand i detta arbete faller någonstans mellan de autokorrelationsfunktioner Kaitala m.fl. (1996) beräknat för fallen (b) och (c), ovan. Exempel på sådana störningar för brunand skulle kunna vara vattenstånd och vegetationens beskaffenhet, d.v.s. frånvaro av goda häckningsplatser och/eller häckningsplatserna dränks eller "torrläggs" under häckningen (Havlin 1966a, b, c). Det bör påpekas att störningen inte nödvändigtvis måste vara densamma vid varje tillfälle för att en oscillerande population skall erhållas, d.v.s. olika faktorer som påverkar häckningsframgången kan påverkas vid olika tillfällen.

Med tanke på att brunand skiljer sig från flertalet andra andararter, exempelvis genom att artens sneda könsfördelning, ligger det nära till hands att misstänka att dessa skillnader kan påverka populationsdynamiken. Jag kan dock inte direkt finna någon faktor som kan förklara varför arten skulle variera periodiskt eller varför den skulle vara känsligare för de störningar som krävs för en periodisk variation enligt Kaitala m.fl. (1996) än andra familjemedlemmar. Det finns alltså ingen klar orsak till varför arten skulle ha en oscillerande population till skillnad från andra familjemedlemmar (med undantag av arktiska gäss som visats variera periodiskt p.g.a. predationstryck kopplat till lämmelns cykel (Blomqvist m.fl. 2002) och härigenom uppfyller kravet om reducerad häckningsframgång med jämna mellanrum).

De faktorer som jag tror kan ha betydelse i sammanhanget är artens mycket sneda könsfördelning (endast 35–40% av fåglarna på en häcklokal utgörs av honor (Bauer & Glutz von Blotzheim 1969), egna observationer från Angarnsjöängen tyder på att andelen kan vara ännu lägre), könens mycket differentierade flyttning i tid och rum samt könens olika övervintringsområden (Salomonsen 1968, Owen & Dix 1986, Carbone & Owen 1995).

Tack

Jag tackar Kjell Eriksson för hans inventering av Angarnsjöängen (1978–1994), utan Kjells insats hade jag inte haft inventeringsuppgifter som fått mig att börja fundera kring brunandens populationsdynamik. Ett tack riktas till alla de, för mig okända personer, som inventerat brunand vid Engure. Niclas Jonzén tackas för diskussioner rörande främst inventeringsuppgifterna, min analys av dessa, populationsdynamik och inte minst autokorrelationsberäkningarna samt hans vilja att hjälpa mig. Jörgen Ripa tackas för diskussioner rörande främst signifikanstester av beräknade spektrala tätheter och hans vilja att hjälpa mig. Att dessa personer givit mig hjälp skall inte tas som intäkt för att de stöder min tolkning av inventeringsuppgifterna eller att de skall anses ha ansvar för de framförda åsikterna.

Referenser

Appenzeller, C., Stocker, T. F. & Anklin, M. 1998. North Atlantic oscillation dynamics recorded in Greenland ice cores. *Science* 282: 446–449.
 Bauer, K. M. & Glutz von Blotzheim, U. N. 1969. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Band 3. Akademische Verlagsgesellschaft, Frankfurt am Main.

Bernard, O. 1998. Brunänder vid Säbysjön under 90-talet. *JOK-Bladet* 3.98, sid. 5. Järvafältets Ornitologiska Klubb (stencil)
 Blomqvist, S., Holmgren, N., Åkesson, S., Hedenström, A. & Pettersson, J. 2002. Indirect effects of lemming cycles on sandpiper dynamics: 50 year of counts from southern Sweden. *Oecologia* 133: 146–158
 Blums, P., Bauga, I., Leja, P. & Mednis, A. 1993. Breeding population of ducks on Engure lake, Latvia, for 35 years. *Ring* 15: 165–169
 Blums, P., Mednis, A. & Bauga, I. 1996. Age-specific survival and philopatry in three species of European ducks: a long-term study. *Condor* 98: 61–74
 Carbone, C. & Owen, M. 1995. Differential migration of the sexes of Pochard *Aythya ferina*: results from a European Survey. *Wildfowl* 46: 99–108
 Cowardin, L. M., Carter, V. Golet, F. C. & LaRoe, E. L. 1979. Classification of wetlands and deep-water habitats of the United States. *U.S. Dept. Interior, Fish and Wildlife Service. FWS/OBS* – 79/31
 Cramp, S. & Simmons, K. E. L. (red.) 1977. Handbook of the Birds of Europe, the Middle East, and North Africa: *The Birds of the Western Palearctic*. Vol. 1. Oxford University Press, Oxford.
 Gardarsson, A. & Einarsson, Á. 2004. Resource limitation of diving ducks at Myvatn: Food limits production. *Aquat. Ecol.* 38: 285–295
 Gilg, H., Hanski, I. & Sittler, B. 2003. Cyclic Dynamics in a Simple Vertebrate Predator-Prey Community. *Science* 302: 866–868
 Hansson, L. 1984. Composition of cyclic and non-cyclic vole populations: On the causes of variation in individual quality among *Clethrionomys glareolus* in Sweden. *Oecologia* 63: 199–206
 Hansson, L. 1999. Intraspecific variation in dynamics: small rodents between food and predation in changing landscapes. *Oikos* 86: 159–169
 Hansson, L. & Henttonen, H. 1985. Gradients in density variations of small rodents: the importance of latitude and snow cover. *Oecologia* 67: 394–402
 Havlín, J. 1966a. Breeding season and clutch size in the European Pochard, *Aythya ferina*, and the Tufted Duck, *A. fuligula*, in Czechoslovakia. *Zool. listy* 15: 175–189
 Havlín, J. 1966b. Breeding success of the Pochard and the Tufted Duck in Czechoslovakia. *Bird Study* 13: 306–310
 Havlín, J. 1966c. Nest sites of the European Pochard (*Aythya ferina*) and the Tufted Duck (*A. fuligula*) in Czechoslovakia. *Zool. listy* 15: 333–344
 Hurrell, J. W. & van Loon, H. 1997. Decadal variations in climate associated with the North Atlantic oscillation. *Climatic Change* 36: 301–326
 Hörnfeldt, B. 1978. Synchronous population fluctuations in voles, small game, owls and tularemia in northern Sweden. *Oecologia* 32: 141–152
 Hörnfeldt, B., Löfgren, O. & Carlsson, B.-G. 1986. Cycles in voles and small game in relation to variations in plant production indices in Northern Sweden. *Oecologia* 68: 496–502
 Hörnfeldt, B., Carlsson, B.-G., Löfgren, O. & Eklund, U. 1990. Effects on cyclic food supply on breeding performance in Tengmalm's owl (*Aegolius funereus*). *Can. J. Zool.* 68: 522–530
 Jakobsson, G. & Johansson, B. 2001. Sträckvägar och sträck-

- beteende hos labbar *Stercorarius*. *Ornis Svecica* 11:191–210
- JOK 1999. *Fågelrapport för Norra Järvafältet*. Järvafältets Ornitologiska Klubb (stencil)
- JOK 2000. *Fågelrapport för Norra Järvafältet*. Järvafältets Ornitologiska Klubb (stencil)
- JOK 2001. *Fågelrapport för Norra Järvafältet*. Järvafältets Ornitologiska Klubb (stencil)
- JOK 2002. *Fågelrapport för Norra Järvafältet*. Järvafältets Ornitologiska Klubb (stencil)
- JOK 2003. *Fågelrapport för Norra Järvafältet*. Järvafältets Ornitologiska Klubb (stencil)
- Jones, P. D., Jonsson, T. & Wheeler, D. 1997. Extension of the North Atlantic Oscillation using early instrumental pressure observations from Gibraltar and south-west Iceland. *International Journal of Climatology* 17: 1433–1450
- Kaitala, V., Ranta, S. & Lindström, J. 1996. Cyclic population dynamics and random perturbations. *J. Anim. Ecol.* 65: 249–251
- Kokorev, Y. I. & Kuksov, V. A. 2002. Population dynamics of lemmings, *Lemmus sibirica* and *Dicrostonyx torquatus*, and Arctic Fox *Alopex lagopus* on the Taimyr peninsula, Siberia, 1960–2001. *Ornis Svecica* 12: 139–143
- Korpimäki, E. 1987a. Timing of breeding of Tengmalm's Owl *Aegolius funereus* in relation to vole dynamics in western Finland. *Ibis* 129: 58–68
- Korpimäki, E. 1987b. Clutch size, breeding success and brood size experiments in Tengmalm's Owl *Aegolius funereus*: a test of hypotheses. *Ornis Scand.* 18: 277–288
- Korpimäki, E. & Krebs, J. 1996. Predation and population cycles of small mammals. *BioScience* 46: 754–764
- Krebs, C. J. & Myers, J. H. 1974. Population cycles in small mammals. *Adv. Ecol. Res.* 8: 267–399
- Larmor, J. & Yamaga, N. 1917. On permanent periodicity in sunspots. *Proc. Roy. Soc. London Series A* 93: 493–506
- Larsson, T. & Welander, B. 2003. Angarnsjöängen om grävning och dämning som restaureringsmetod. *Vår Fågelvärd* 62: 15–21
- Lindström, Å. & Svensson, S. 2003. *Övervakning av fåglarnas populationsutveckling. Årsrapport för 2002*. Ekologiska institutionen, Lunds Universitet, Lund, Sverige. Se även <http://www.biol.lu.se/zooekologi/birdmonitoring>
- Linkola, P. & Myllymäki, A. 1969. Der Einfluss der Kleinsäugerfluktuationen auf das Brüten einiger Kleinsäugerfressenden Vögel im südliche Häme, Mittelfinnland 1952–1966. *Ornis Fennica* 46: 45–78
- May, R. M. 1976. Simple mathematical models with very complicated dynamics. *Nature* 261: 459–467
- NAO. www.ideal.columbia.edu/NAO
- Nilsson, L. 2003. *Internationella sjöfågelinventeringarna i Sverige 2002/2003*. Ekologiska institutionen, Lunds Universitet, Lund, Sverige. Se även <http://www.biol.lu.se/zooekologi/waterfowl/index.htm>
- Olney, P. J. S. 1968. The food and feeding-habits of the Pochard *Aythya ferina*. *Biological Conservation* 1: 71–76
- Oppenheimer, A. V. & Shaffer, R. W. 1975. *Digital signal Processing*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ.
- Owen, M. & Dix, M. 1986. Sex ratios in some common British wintering ducks. *Wildfowl* 37: 104–112
- Salomonsen, F. 1968. The moult migration. *Wildfowl* 19: 5–24
- Söderholm, S. & Eriksson, K. 1999. Inventering av häckande simänder vid Angarnsjöängen 1978–1998 och sjörestaureringens inverkan på resultatet. *Ornis Svecica* 9: 187–200
- Söderholm, S. & Eriksson, K. 2002. Våtmarksfågelinventeringen vid Angarnsjöängen 2001 – ett år med dåligt häckningsresultat. *Fåglar i Stockholmstrakten* 31(2):37–48
- Söderholm, S. & Eriksson, K. 2004. Inventering av våtmarksfågelfaunan vid Angarnsjöängen 2003 – dykänderna minskade kraftigt. *Fåglar i Stockholmstrakten* 33(1): 21–31
- Wunch, C. 1999. The interpretation of short climate records, with comments on the North Atlantic and Southern Oscillations. *Bulletin of the American Meteorological Society* 80: 257–270

Summary

It is well known that northern populations of small rodents, such as lemmings, vary in a cyclic manner. Since predators of rodents are affected by this variation, both in numbers and in their choice of prey, also arctic bird species will be affected. Such cyclic effects have been demonstrated in grouse, geese and arctic shorebirds. I was very surprised when I discovered signs of periodic variation also in a more southerly distributed duck, the Pochard *Aythya ferina*.

Lake Angarnsjöängen is situated 25 km NE of Stockholm, Sweden. It has undergone dramatic changes in its suitability for breeding ducks during the 26 years that are analysed in this study. In the early 1980s accelerating plant growth was choking up the lake, causing a decrease in the number of breeding ducks. During the winter 1992/93 an extensive restoration was made to improve the habitat for breeding and migrating waterfowl. The number of breeding ducks increased considerably the years after the restoration, and has since then remained at almost the same level. Lake Engure is a large shallow lake classified as a permanently flooded wetland. It is situated near the southern part of the Riga bay, Latvia.

I tested the census data both with discrete Fourier transformation (DFT) and autocorrelation analysis. Both these methods are designed to detect periodicity patterns, for example in the number of individuals over time.

In order to control for unknown factors that could affect duck species in general in a periodic manner I correlated the number of breeding Pochards at Angarnsjöängen with three other breeding species, Mallard *Anas platyrhynchos*, Tufted Duck *Aythya fuligula* and Goldeneye *Bucephala clangula*.

Figure 1 shows the annual number of breeding pairs of Pochard at Angarnsjöängen (Figure 1, upper) and Lake Engure (Figure 1, lower). I have

included sine curves fitted by eye with a periodicity of five years as comparison. Depending on the large variation of the habitat in Angarnsjöängen I divided data into three shorter subperiods: (I) from 1978 to 1986 when the number of breeding Pochards varied between 6 and 15, (II) from 1987 to 1992 when there were very few breeding pairs, and (III) after the restoration 1992 onwards to 2003.

The tendency for a periodic variation in the Pochard was significant in lake Engure (DFT $P(3)$: $\chi^2 = 6.48$, $df = 2$, $P = 0.039$) but not in lake Angarnsjöängen (DFT $P(5)$: $\chi^2 = 3.38$, $df = 2$, $P = 0.18$). Still several factors suggest that there could be a periodic variation also in this lake. Figure 1 suggests that a periodic variation occurred during periods I and III, and that the population may have been too small during period II to observe it. Support for the periodic variation is also given by the fact that there appears to be no phase shift between period I and III.

There is no tendency that Pochards should covary with Mallards, Tufted Ducks or Goldeneyes at Angarnsjöängen, even though the populations of these three species correlated significantly to each other (Table 1). This suggests that the number of Pochards is determined by other factors than these species.

The spectral densities obtained from the DFT and the autocorrelation functions are shown in Figures 2 and 3. The dominating structures in the data from Angarnsjöängen were a peak at $P(2)$, i.e. a period of 13 years, and a minimum at a lag of about 8 years that can be ascribed to the fact that the site was rather unsuitable as breeding area during period II. Thus, the change in the number of Pochards that depended on the habitat change between periods in this lake give rise to a long-term periodicity. In order to detect short-term periodicity such long-term trends must be controlled for.

Keeping this in mind, the spectral density shows a peak at $k = 5$ corresponding to a period of about 5 years. The spectral density for Lake Engure shows a peak at $k = 3$, which corresponds to a period of 7 years. The presence of these peaks suggests that the populations have varied periodically. Since the spectral density is only calculated for discrete k -values the agreement between the calculated periods must be considered as good.

Beside the minimum discussed above the autocorrelation function for Angarnsjöängen shows

weak equally spaced local maxima and minima corresponding to a period of about 5 years. However, no minima are seen at lags of 2–3 or 7–8 years even though these should be expected. It is likely that they are obscured by the dominating maximum, caused by the bad conditions as a breeding ground during period II. The autocorrelation function for Lake Engure shows an evident series of equally spaced local minimum and maximum. The spacing corresponds to a period of about 5 years.

Thus, the spectral density and the autocorrelation function suggest a periodic variation of about 5 years, although, only the spectral density for Lake Engure is statistically significant.

Despite the fact that the periodicity was significant only in Lake Engure, several factors suggest that it could occur at both locations. The presented data (Figure 1) suggests that a periodic variation has been present over a long time, and the time interval between peaks seems to be around five years at both locations. Also, periodic variation seems to occur in both lakes even though their overall long-term population change has been very different. Furthermore, the Pochard population development seems to differ from other duck species even though these correlated to each other. Finally, the census data partially cover different time periods, but the periodicity still appears to occur.

If the Pochard varies periodically, it is hard to understand why this has not been observed previously. There are several factors that could make a periodic variation difficult to observe: long time series are needed, the variations are relatively small, and they may be superimposed on larger, long-term population changes.

I do not have an explanation for why there should be a periodic variation in this species, but population dynamics are theoretically complex phenomena. Theoretical work has given evidence for that frequent random perturbations of the breeding success can give rise to a sustained periodic variation of the population, similar to the one observed at Angarnsjöängen and at Lake Engure. I believe the underlying reason for why the Pochard in contrast to other wildfowl should show a periodic variation is connected to its skewed sex ratio, and the sexes' different migration in time and routes and the accompanying geographical separate wintering areas.