

## Populationstäthetsberoende häckningsframgång hos knipa *Bucephala clangula* vid Angarnsjöängen

*Density dependent breeding success of Goldeneye Bucephala clangula at Angarnsjöängen*

SVANTE SÖDERHOLM

---

### Abstract

#### Abstract

Wildfowl have been censused annually since 1978 at Angarnsjöängen (59° 33' N, 18° 10' E), a shallow formerly drained eutrotrophic lake, extensively restored 1992–1993. The breeding success of wildfowl has been monitored since 1995. Breeding data on Goldeneye *Bucephala clangula*, from 1995 to 2002, are presented. During this period the population increased from slightly less than 10 pairs to around 15 pairs although no nest boxes were provided. Mean brood size (of small young) was  $6.8 \pm 3.2$  pulli, and it did not vary between years or with number of breeding pairs or broods. Broods hatched early in the season tended to be larger than those hatched late. There was a significant negative relationship between the number

of breeding pairs and breeding success (measured as number of broods per breeding pair or as number of small young per breeding pair). The total number of small young in the population was independent of the number of breeding pairs ( $44 \pm 9.5$  pulli annually). These results suggest that Goldeneye has a negatively density dependent reproductive output in Angarnsjöängen, and together with similar results from a study conducted in Finland, it implies that this may be a general pattern in this species.

Svante Söderholm, Riddargatan 78, SE-114 57 Stockholm, Sweden  
e-mail: [svante.soderholm@spray.se](mailto:svante.soderholm@spray.se)

---

Received 27 November 2003, Accepted 18 October 2004, Editor: D. Hasselquist

Våtmarksfågelfaunan vid Angarnsjöängen har inventerats årligen sedan 1978. Genom denna inventeringsserie är det väl dokumenterat hur fågelfaunan påverkades negativt genom att sjöängen snabbt försämrades på grund av en accelererande igenväxning under 1980-talets första hälft, samt vilket positiv effekt den omfattande sjörestaureringen vintern 1992–1993 hade på fågelfaunan (Söderholm & Eriksson 1999). Från och med 1995 utökades inventeringsarbetet genom uppföljning av häckningsresultatet för i första hand doppingar och änder. Det primära målet var att samla in bättre information om sjöängens status som häckfågellokal. Inventeringsarbetet under de gångna säsongerna har visat att det går att få en god uppfattning om doppingars och dykänders reproduktion, men att det är i det närmaste omöjligt att erhålla motsvarande uppgifter för simänder.

Inventeringarna visade att under perioden 1995–1999 fick i genomsnitt omkring 70% av de häckande paren av knipa fram kullar. Därefter minskade häckningsframgången betydligt samtidigt som det bedömda antalet häckande par fortsatte att öka. Dessa

fakta motiverade mig att sammanställa och analysera det befintliga materialet då det mig veterligen endast finns ett fåtal studier som påvisat en negativ täthetsberoende häckningsframgång för sjöfåglar. I denna artikel redovisas knipans beståndsutveckling vid Angarnsjöängen under perioden 1978–2002, kullstorlekar och häckningsframgång 1995–2002, samt analyser av täthetsberoende effekter på reproduktion. Vidare jämförs resultaten från Angarnsjöängen med en finsk studie av knipa (Pöysä & Pöysä 2002), vilket är intressant då undersökningsområdena ligger i olika regioner och skiljer sig åt med avseende på biotoper och holkars betydelse för populationsökningen.

### Lokal och metoder

Angarnsjöängen är belägen 25 km NO om Stockholm (59° 33' N, 18° 10' O). Sjöängen är en grund eutrof slättsjö, som varit föremål för utdikning, med en area av c. 110 ha. Många olika biotoper finns representerade runt sjöängen; idag omges den av åkrar, betade strandängar, beteshagar, några ädel-

lövskogsdungar, ett alkärr, brukad barrskog och ett skogsparti med ett rejält inslag av lövskog. Efter den omfattande restaureringen vintern 1992–1993 regleras vattenståndet i sjöängen med hjälp av en damm. Den maximala vattenståndsvariationen är 1,4 m och den ideala c. 1,2 m. (Uppgifter om restaureringen återfinns i Söderholm & Eriksson 1999, Larsson & Welanders 2003; för vattenståndsuppgifter se [www.conec.se/angarn/](http://www.conec.se/angarn/).)

Inventeringen av de häckande sjöfåglarna har genomförts enligt samma riktlinjer sedan inventeringsserien inleddes 1978. Målet har varit att inventera hela sjöängen minst en gång per vecka, från senare delen av april till slutet av den första veckan i juni. Sedan mitten–slutet av 1990-talet har inventeringen inletts något tidigare, runt ett veckoslut i mitten av april, för att få goda inventeringsuppgifter om arter som under inventeringsserien visat tendens till att påbörja häckningen tidigare. För knipa har antalet häckande par baserats på antalet observerade par ett visst datum för att undvika att räkna med honfärgade fåglar som inte gör häckningsförsök (troligen huvudsakligen 2K-fåglar). De sistnämnda fåglarna bokförs som honor i början på inventeringssäsongen och senare när det är klart att adulta hanar påbörjat ruggningen eller att 2K-hanar börjat observeras, som honfärgade individer. Det inventeringstillfälle som utgör basen för uppskattningen av antalet häckande par har valts ut från den samlade bilden av knipans uppträdande under inventeringsperioden. En analys av inventeringsresultaten ger mestadels en mycket god bild av när rastande fåglar lämnar sjöängen och/eller när honorna lagt sig. Åtminstone för tiden efter restaureringen har ytterligare stöd för valet av datum erhållits genom observationer av nykläckta eller relativt nykläckta kullar, vilket gjort det möjligt att beräkna när rövning och äggläggning inletts (för inventeringsmetodiken se också Söderholm & Eriksson 1999). I fortsättningen kommer termen *häckande par* att ange det från inventeringsresultaten bedömda antalet häckande par (d.v.s. par som funnits på lokalen och uppträtt som om de häckat eller gjort häckningsförsök). Kjell Eriksson genomförde inventeringarna av sjöfågel 1978–1994 och sedan 1995 har dessa gjorts av författaren.

Besök under juni och juli har huvudsakligen gjorts för att kunna uppskatta kullstorlekar och häckningsframgång. Under perioden 1995–2002 har antalet besök i juni varit 5 eller 6 förutom 2000 och 2001 då antalet besök var högre, 8 respektive 12. Dessa besök har i stort sett varit jämt fördelade över månaden (frånsett 1995 då sjöängen besöktes vid tre tillfällen i tät följd i början av månaden och därefter

ytterligare två gånger med två veckors mellanrum, och 2002 då det sista besöket gjordes 16 juni). Situationen är snarlik när det gäller besöken under första halvan av juli, då lokalen besöktes 3–5 gånger med jämna mellanrum (frånsett 1995, då lokalen inventerades endast två gånger under första veckan i juli, och 1996, då endast en inventeringsrunda genomfördes i juli). Inventeringsresultaten visar att mediandatum för observation av årets första knipkull är den 25 maj, samt att resterande kullar observeras inom två till tre veckor. Detta innebär att inventeringsinsatsen torde ha varit tillräcklig för att få en mycket god bild av knipans häckningsframgång i sjöängen.

Kullstorleken baseras på antalet pulli när kullen observerades för första gången och i stort sett samtliga kullar torde ha observerats inom en vecka efter att de kläckts. Inga försök har gjorts att bedöma hur många av de nykläckta ungar som blivit flygga. Den främsta orsaken till detta är att ungar snart är självständiga och kullarna tenderar till att börja lösas upp inom två veckor (Bauer & Glutz von Blotzheim 1969, Cramp & Simmons 1977). Detta gör det svårt att notera samtliga ungar i en kull i en biotop som Angarnsjöängen. Dessutom lämnar de flesta kniporna sjöängen strax efter att de blivit flygga vilket gör det svårt att avgöra om en nästan flygg fågel uppnått flygg ålder och lämnat sjöängen eller om den avlidit.

Med den använda metodiken finns det givetvis risk för att inte samtliga kullar noterats. Min bedömning är att antalet förbisedda kullar är mycket lågt. De kullar som eventuellt kan förbises är de som uppehåller sig kring smärre klarvattenyor, främst i anslutning till den långsgående kanalen i sjöängen. Att döma av inventeringsresultaten upptäcks dylika kullar förr eller senare. Kullen upptäcks åtminstone när ungar blivit större och därmed oftare söker föda på klarvattenyor (Nummi & Pöysä 1995) eller när kullen inte längre är så bunden till ett revir. I materialet ingår ett par dylika kullar som bör ha funnits på plats i sjöängen vid åtminstone någon av de närmast föregående inventeringsrundorna utan att då observeras.

En annan tänkbar felkälla är att kullar dubbelräknats eller felaktigt bedömts vara en tidigare observerad kull. I och med att resultaten som presenterats baseras på kullar med små ungar är troligtvis inverkan av denna felkälla mycket ringa, eftersom en hona med små ungar håller revir inom vilket den är aggressiv mot alla artfränder inklusive ungar (Bauer & Glutz von Blotzheim 1969, Cramp & Simmons 1977, Gauthier & Smith 1987, Ruusila & Pöysä 1998, Pöysä & Pöysä 2002). Eftersom noggranna

noteringar gjorts om var kullar observerats är troligen detta ingen betydande felkälla.

Kullstorleken, d.v.s. antalet pulli i kullen när den observerades för första gången, är troligtvis behäftad med en större osäkerhet. I och med att några kullar har funnits på plats 1–2 veckor innan de observerades och andra har varit i det närmast nykläckta påverkas resultatet av dödligheten under de första levnadsdagarna. En annan faktor är svårigheten att notera samtliga ungar, främst när kullen delvis höll till i eller vid högvuxen vegetation eller när kullen drog sig undan varvid ungarna utgjorde en tät ”pulserande” klump. Detta har medfört att i 13% av fallen har inte kullstorleken kunnat fastläggas. För dessa kullar har medelvärdet av det räknade eller uppskattade minimiantalet och maximiantalet pulli använts som mått på kullstorleken. Skillnaden mellan dessa gränsvärden är dock liten i samtliga fall, 1–2 pulli. För en kull (2%) kunde endast en undre gräns fastställas när den observerades för första gången; för denna kull har detta värdet använts i och med att den innehöll samma antal pulli när den sågs en vecka senare.

Det är klart att det bedömda antalet häckande par utgående från den använda inventeringsmetodiken har en viss osäkerhet. Denna osäkerhet är dock svår att kvantifiera. Osäkerheten torde ha varit låg i början av inventeringsserien, när endast ett fåtal par häckade och lokalen inte utnyttjades i nämnvärd utsträckning som rastlokal eller av översomrande fåglar. Min uppfattning är dock att osäkerheten i uppskattningen av antalet par inte förändrats nämnvärt under inventeringsperioden, även om lokalen nu används som rastlokal och översomringslokal av icke-häckande fåglar. Detta beror på att den ökade insatsen för att erhålla information om häckningsresultaten resulterat i ett bättre underlag för att välja ”rätt datum” för skattning av antalet häckande par, eftersom observationer av nykläckta kullar ger ett bra underlag för att bedöma när kniporna börjat ruva. Ytterligare stöd för att osäkerheten i inventeringsresultaten inte förändrats under inventeringsserien ges av att bytet av inventerare mellan 1994 och 1995 inte gav upphov till några oförklarliga förändringar i resultaten för de sjöfågelarter som häckar på lokalen.

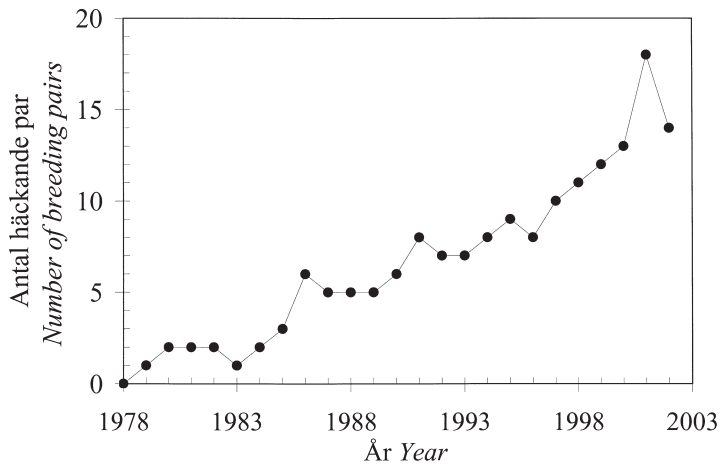
Av betydelse för tolkningen av inventeringsresultaten är antalet holkar runt sjöängen som kan utnyttjas av knipa. Det har varit svårt att få fram exakta uppgifter om antalet sådana holkar runt sjöängen samt under vilken tidsperiod de varit funktionsdugliga. Vad som dock framgår av de inhämtade uppgifterna är att antalet holkar har minskat sedan sjöres-

taureringen (K. Eriksson i brev). I samband med restaureringen sattes fyra knipholkar upp som hade dålig hållbarhet och upphörde att fungera runt 1998–2000. Därefter har två holkar satts upp runt 1999–2000. När holkar sattes upp i samband med restaureringen fanns det två knipholkar uppsatta omkring 1985–1990. År 2002 fungerade åtminstone en av dessa, troligen bägge. Dessutom fanns det andra holkar uppsatta under 1980-talet som kan ha utnyttjas av knipa: en kattuggleholk (uppsatt 1980–1982), två tornfalksholkar (uppsatt omkring 1985) och en skogsduveholk (uppsatt omkring 1984). De tre förstnämnda kan eventuellt eller troligen ha använts av knipa och fungerade år 2002. Skogsduveholkens eventuella utnyttjande av knipa är okänt liksom dess livslängd.

## Resultat

Populationen av knipa har i stort sett tillväxt kontinuerligt, frånsett några tillfälliga topp och bottenår, sedan arten började häckade vid sjöängen 1979 (Figur 1). Populationen har ökat från ett par 1979 till 14 par 2002 och nådde ett maximum om 18 par 2001. Denna populationsutveckling skiljer sig från övriga häckande änders utveckling under motsvarande tidsperiod, frånsett gräsand. Övriga arter gick kraftigt tillbaka från mitten av 1980-talet och ökade snabbt efter restaureringen. Sedan dess är populationerna ungefär lika stora som de var i slutet av 1980-talet (Söderholm & Eriksson 1999).

I Tabell 1 redovisas häckningsbiologiska uppgifter för knipa vid Angarnsjöängen. Intervallet för kullstorlek är stort och nästan varje år har den maximala kullstorleken varit >10 pulli. Förekomsten av stora kullar beror främst på att boparasitism är ett utbrett fenomen hos arten (se till exempel Eriksson & Andersson 1982, Dow & Fredga 1984, Milonoff et al. 1998, Pöysä 1999a, b, Andersson & Åhlund 2000, 2001). Inga försök har gjorts att korrigera kullstorleken för detta fenomen. Den främsta orsaken till detta är att kullstorleken i det aktuella sammanhanget inte är av primärt intresse, utan beståndets reproduktionsförmåga oavsett om kullarna är lagda av en eller flera honor. De mått som används för att mäta knippopulationens reproduktionsförmåga är hur stor andel av de häckande paren som producerar en kull och det totala antalet pulli som kläckts vid sjöängen. Även antalet pulli per häckande par redovisas och ger ett likartat resultat för reproduktionsförmågan. En osäkerhet i sammanhanget utgör honor som är rena boparasiter, d.v.s. de lägger ingen egen kull (närvaron av dylika i knipbe-



Figur 1. Antalet häckande par knipa per år 1978–2002 vid Angarnsjöängen.  
Annual number of breeding pairs of Goldeneye at Angarnsjöängen 1978–2002.

Tabell 1. Årsvis sammanställning över antalet häckande par knipa, antalet kullar, intervall för kullstorleken, totalt antal pulli och genomsnittlig kullstorlek. Icke-heltals värden för antalet pulli beror på att kullstorleken i några fall inte har kunnat fastläggas, varvid medelvärde av uppskattad undre och övre storlek används som mått på kullstorleken.

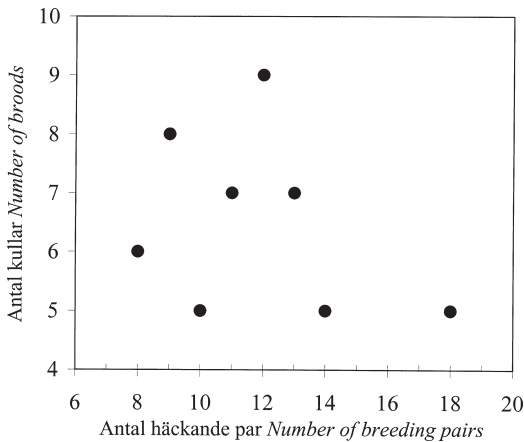
*Annual number of breeding pairs of Goldeneye, number of broods, brood size range, total number of pulli, and mean brood size. Non-integer values for the total number of pulli are due to that for a few broods it was not possible to determine the exact brood size, in these cases the mean of the estimated lower and upper limit of the brood size was used instead.*

År Year	Antal par Number of pairs	Antal kullar Number of broods	Kullstorleksintervall Brood size range	Totalt antal pulli Total number of pulli	Genomsnittlig kullstorlek ± s Mean brood size ± SD
1995	9	8	1–12	55	6,9±3,7
1996	8	6	4–8	34	5,7±1,6
1997	10	5	4–12	38,5	7,7±2,9
1998	11	7	3–8	42	6,0±1,8
1999	12	9	3–11	61	6,8±2,5
2000	13	7	3–9	45	6,4±2,5
2001	18	5	3–18	41	8,2±6,3
2002	14	5	1–13	35	7,0±4,4

stånd har beskrivits av Åhlund & Andersson (2001)). Troligtvis bedöms rena boparasithonor som häckande eftersom det inte finns några uppgifter som tyder på att deras par- och revirbeteende skulle skilja sig från de honor som lägger egna kullar. Dessutom hade en korrigering varit väldigt svår att genomföra med tanke på att andelen parasiterade bon och parasitagg varierar mellan år och mellan olika undersök-

ningar (Eriksson & Andersson 1982, Dow & Fredga 1984, Milonoff et al. 1998, Pöysä 1999a, b, Andersson & Åhlund 2000, 2001, Åhlund & Andersson 2001).

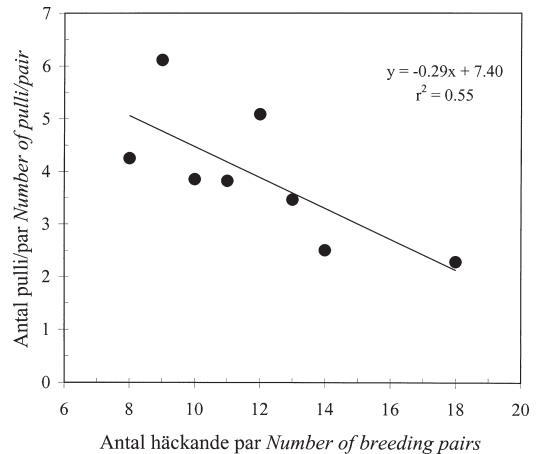
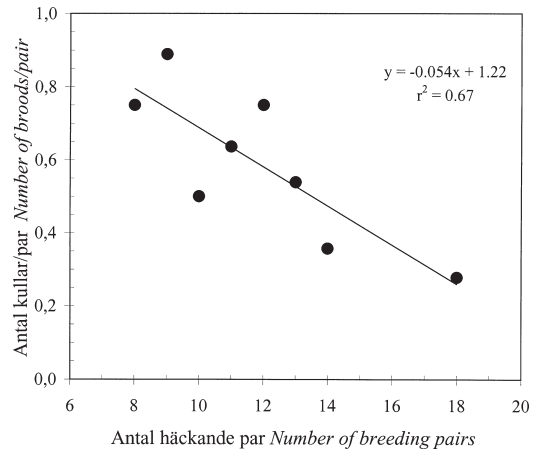
Den genomsnittliga kullstorleken var 6,8±3,2 pulli (medelvärde ± standardavvikelse, n=52). Statistiska analyser visade att det inte fanns någon signifikant skillnad i kullstorlek mellan de i undersökning-



Figur 2. Förhållandet mellan antal kullar och antal häckande par knipa ( $r = -0,34$ ;  $F = 0,79$ ;  $P = 0,41$ ).  
*Relationship between number of broods and number of breeding pairs of Goldeneye.*

en ingående åren (Tabell 1). Denna analys var inte rättfram att genomföra eftersom spridningen i kullstorlek är stor för enskilda år vilket gör att variansen inte är homogen (F-test år med minimal och maximal varians;  $P = 0,011$ ) som är ett villkor för användningen av ANOVA. Det är i första hand närvaron av 18-kullen som orsakar problem. Om samtliga kullar trots detta utnyttjas i analysen gav ANOVA att kullstorleken inte varierar mellan åren (ANOVA:  $df = 7,44$ ;  $F = 0,35$ ;  $P = 0,93$ ). Analyser genomfördes även på värdena då dessa gjorts homogena genom att 18-kullen exkluderades eller delades i två lika stora kullar. I bägge fallen visade analyserna att ingen skillnad förelåg mellan åren (ANOVA:  $df = 7,43$ ;  $F = 0,31$ ;  $P = 0,95$  respektive  $df = 7,45$ ;  $F = 0,27$ ;  $P = 0,96$ ). I bägge dessa fall var kravet på homogen varians uppfyllt om än knappt (F-test år med minimal och maximal varians;  $P = 0,051$ ). Sammantaget får de genomförda analyserna anses visa att det inte föreligger någon signifikant skillnad i kullstorlek mellan de olika åren.

I materialet från Angarnsjöängen är det vanligt att två eller flera kullar upptäckts samma dag till följd av att besöken varit koncentrerade till veckoslut samt att kullarna kläckts inom en relativt kort tidsperiod. Då det är mycket svårt att avgöra eventuella åldersskillnader mellan dunungar tillhörande samma åldersklass har kullar som observerats för första gången samma dag rangordnats efter i vilken följd de upptäcktes. Då det i materialet inte finns några tecken på att tidpunkten för kläckning varierat mel-



Figur 3. Förhållandet mellan häckningsframgång och antalet häckande par knipa. Övre diagrammet: häckningsframgång uttryckt som antal kullar per häckande par ( $r = -0,82$ ;  $F = 11,99$ ;  $P = 0,013$ ). Nedre diagrammet: häckningsframgång uttryckt som antal pulli per häckande par ( $r = -0,74$ ;  $F = 7,19$ ;  $P = 0,036$ ).  
*Relationship between breeding success and number of breeding pairs of Goldeneye. Upper diagram: breeding success expressed as number of broods per breeding pair. Lower diagram: breeding success expressed as number of small pulli per breeding pair.*

lan åren har för enkelhets skull kullar klassats som tidiga eller sena relativt de övriga kullarna som observerades samma år. För varje år delades samtliga observerade kullar in i tidiga respektive sena, genom att kullarna rangordnades efter i vilken ordning de upptäcktes och därefter delades listan mitt itu så att den ena halvan kom att representera tidiga kullar och den andra sena. För de år när ett udda antal

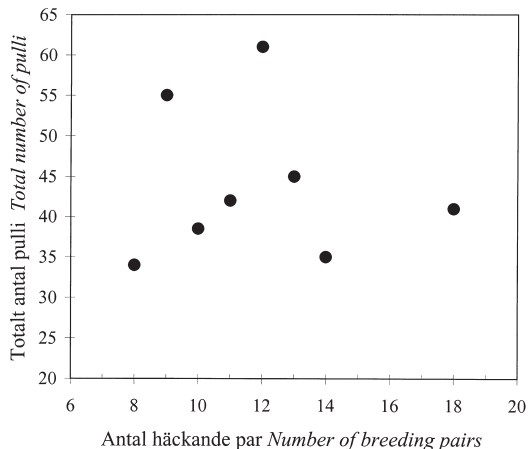
kullar observerats togs mediankullen (med avseende på upptäcktsordning) bort från materialet. Analysen visade att det finns en signifikant skillnad i storlek mellan tidiga och sena kullar (ANOVA:  $df=1,44$ ;  $F=4,36$ ;  $P=0,043$ . Kullstorlek: tidig= $7,5\pm 2,6$ ; 95% CI  $\pm 1,1$ ; sen= $5,8\pm 3,0$ ; 95% CI  $\pm 1,3$ ).

Under sex år observerades den första kullen under en tvåveckorsperiod från 23 maj till 8 juni. Två år skedde observationen tidigare, 11 maj. Datum för observation av årets första kull påverkades inte av antalet häckande par ( $r^2=0,32$ ;  $F=2,81$ ;  $P=0,14$ ). Det fanns inget samband mellan den genomsnittliga kullstorleken och när på säsongen den första kullen observerades ( $r^2=0,04$ ;  $F=0,26$ ;  $P=0,63$ ).

I materialet finns det en svag tendens till att den genomsnittliga kullstorleken ökar svagt med antalet häckande par (Linjär regression:  $r^2=0,40$ ;  $F=4,02$ ;  $P=0,092$ ). I denna analys står dock året med 18 häckande par ut (en s.k. outlier) och gör sambandet osäkert. Om denna extrema punkt utesluts ger en linjär regression inget samband ( $r^2=0,06$ ,  $F=0,33$  och  $P=0,59$ ). Den genomsnittliga kullstorleken uppvisade inget samband med antalet kullar (Linjär regression:  $r^2=0,18$ ;  $F=1,29$ ;  $P=0,30$ ). Det fanns således inte heller något samband mellan kullstorlek och häckningsframgång mätt som kullar/häckande par ( $r^2=0,37$ ;  $F=3,57$ ;  $P=0,11$ ).

Inventeringsresultaten visar att det inte finns något signifikant samband mellan antalet kullar och antalet häckande par (Linjär regression:  $r^2=0,12$ ;  $F=0,79$ ;  $P=0,41$ ; se Figur 2). Även om detta samband inte var statistiskt signifikant utfördes ytterligare en analys av detta material, enligt den metodik som Pöysä & Pöysä (2002) anvisat för att påvisa en negativt täthetsberoende reproduktion. Man beräknar det 95% konfidensintervallet för lutningskoefficienten för den regressionslinje som beskriver sambandet mellan antalet kullar och antalet häckande par (för Angarnsjöängen:  $y=-0,162x+8,43$ ; lutningskoefficientens konfidensintervall  $-0,61$  till  $0,28$ ) och jämför den med den förväntade lutningskoefficienten (som ges av medelvärdet av det årliga medelvärdet för antal kullar per häckande par; för Angarnsjöängen =  $0,59$ ). Eftersom lutningskoefficienten som ges av den övre gränsen för konfidensintervallet är mindre än den förväntade lutningskoefficienten betyder det att tillväxthastigheten för antalet kullar (beroende variabel) är långsammare än tillväxthastigheten för antalet par (oberoende variabel), indikerar denna analys en negativ täthetsberoende reproduktion.

Det funna fenomenet med negativt täthetsberoende häckningsresultat framgår tydligt av Figur 3 som



Figur 4. Förhållande mellan totalt antal pulli och antal häckande par av knipa ( $r=-0,077$ ;  $F=0,036$ ;  $P=0,86$ ).

*Relationship between total number of pulli and number of breeding pairs of Goldeneye.*

visar att häckningsframgången avtar med ett ökande antalet häckande par (se även Tabell 1). Sambandet är signifikant oavsett vilket mått som används på häckningsframgången, kullar per häckande par (Linjär regression:  $r^2=0,67$ ;  $F=11,99$ ;  $P=0,013$ ; Figur 3, övre diagrammet) eller antalet pulli per häckande par (Linjär regression:  $r^2=0,54$ ;  $F=7,19$ ;  $P=0,036$ ; Figur 3, nedre diagrammet).

Av Figur 4 framgår det klart att det totala antalet pulli som observerats ett år är oberoende av antalet häckande par (Linjär regression:  $r^2=0,0050$ ;  $F=0,030$ ;  $P=0,87$ ). Medelvärdet är  $44\pm 9,5$  pulli.

## Diskussion

Den ökande populationen av knipa vid Angarnsjöängen beror inte primärt på förändringar i biotopen, vilket klart framgår av att en ökning påbörjades och fortskred under den tidsperiod då sjöängens status var som sämst, samt av att restaureringen inte hade någon effekt på ökningstakten. Ökningen får primärt anses vara orsakad av en generell ökning av det svenska beståndet. Detta styrks av data från den svenska häckfågeltaxeringen som visar på en svag ökning under tidsperioden (Svensson 2000, 2002). Vidare visar resultaten från midvinterinventeringen av sjöfågel att index för arten ökat kraftigt och i det närmaste oavbrutet sedan inventeringarna inleddes 1967 (Nilsson 1999, 2002, 2003). Januariindex antyder att artens numerär trefaldigats sedan slutet av



1970-talet. Denna ökning är i överensstämmelse med inventeringsuppgifterna från Angarnsjöängen som visar att sedan en liten stabil population etablerats runt mitten av 1980-talet har population femfaldigats fram till 2002.

Betydelsen av ett revirhävande beteende och tillgången på bohål som populationsbegränsande mekanismer har studerats hos ett antal fågelarter (se till exempel Gauthier & Smith (1987) och referenser däri). Det har visats för brudand *Aix sponsa*, som häckar i bohål men inte hävdar revir, att tillgången på bohål begränsar population. Hos denna art kan en snabb expansion ske när holkar sätts upp, vilket kan få till följd att den häckande populationen är större än antalet bohål. Detta leder i sin tur till ett ökat antal skräpreden (dump nests), övergivna bon och en snabbt avtagande reproduktionsframgång (Jones & Leopold 1967, Clawson et al. 1979, Haramis & Thompson 1985). Att ett dylikt förhållande skulle ligga bakom den vid Angarnsjöängen för knipa observerade negativa täthetsberoende reproduktionen förefaller inte troligt med tanke på andra studier som genomförts på *Bucephala*-arter. För buffelhuvud *Bucephala albeola* är det revirhävande beteendet begränsande och hos denna art har ingen ökning av boparasitism eller bostörning (nesting interference) observerats (Gauthier & Smith 1987). I fråga om islandsknipa *Bucephala islandica* är bägge dessa populationsbegränsande mekanismer verksamma. Om tillgången på bohål är god kan populationen öka till en viss nivå vid vilken revirhävandet blir begränsande (Savard 1982, 1984), men ökad populationsstorlek har inte medfört minskad reproduktionsframgång (J.-P. Savard opubl.). Ett liknande förhållande gäller för knipa eftersom tillgången på bohål är en mekanism som kan begränsa en knippopulations storlek (Dennis & Dow 1984). Dock är inte denna mekanism verksam då tillgången på bohål är god, och det har därför föreslagits att det vid god tillgång på bohål är revirbeteendet som begränsar populationsstorleken (Fredga & Dow 1984). Det bör noteras att reviret inte är associerat med bohålet hos knipa.

Hur stämmer dessa uppgifter då med resultaten från Angarnsjöängen? Om vi antar att begränsningsmekanismerna inte hunnit börja verka när denna undersökning påbörjades, borde en ökning av beståndet ge upphov till en initialt oförändrad häckningsframgång upp till en viss nivå. Först därefter skulle en försämring av häckningsframgången och ett minskat antal kullar observeras. Materialet från Angarnsjöängen ger inget belägg för att så skett. Sedan studien inleddes har antalet häckande par ökat

mer än 50% och att någon av dessa mekanismer bidrog till en begränsning av häckningsframgången när studien inleddes förefaller inte troligt då häckningsframgången var god; 70–90% av de häckande paren fick ut en kull. Den totala häckningsframgången 1995–1999 var 70%.

Ett antal tänkbara orsaker till att häckningsframgången uppvisar ett negativt täthetsberoende har föreslagits (se Pöysä & Pöysä (2002) för en sammanställning). Orsakerna kan vara täthetsberoende boplundring som visats för knipa (Fredga & Dow 1984) och gräsand *Anas platyrhynchos* (Hill 1984), störningar orsakade av boparasitism (se arbeten rörande brudand, knipa (Eriksson & Andersson 1982) och Eadie et al. (1998)), samt revirhävande beteende under kullförandet som kan leda till ökad dödlighet hos pulli (t.ex. Savard et al. 1991). Alla de föreslagna mekanismer kan vara verksamma vid Angarnsjöängen, men är inte särskiljbara med den använda metodiken.

Det svenska knipbeståndet har ökat kraftigt sedan slutet av 1970-talet och några tecken på en negativ täthetsberoende häckningsframgång finns inte redovisat i något av arbetena från perioden 1950–1980 som behandlar knipans häckningsbiologi (Bauer & Glutz von Blotzheim 1969, Cramp & Simmons 1977). Detta gör att jag föreslår en annan förklaring till det negativa täthetsberoendet. I detta scenario skulle en grundläggande orsak till den observerade negativa täthetsberoende häckningsframgången vara det ökande svenska beståndet eller en lokalt ökande population. Det förstnämnda kan medföra att många fåglar är i dålig kondition när de anländer till häckplatsen på grund av exempelvis ökad konkurrens om föda på övervintringsplatser och på rastlokaler under vårsträcket. Effekten av detta kan bli att fåglar som är i dålig kondition inte häckar även om de bildat par och uppför sig som häckande fåglar, eller också att de avbryter häckningen på ett tidigt stadium.

En stor eller ökande lokal population, orsakad av en växande svensk population, kan givetvis också leda till födokonkurrens på häckningslokalen som förvärrar situationen eller till och med blir den främsta orsaken till en negativ täthetsberoende häckningsframgång. Stöd för den föreslagna orsaken ges av Fredga & Dow (1984) som fann att andelen kniphonor som övergav sin äggkull ökade de häckningssäsonger när isen gick upp sent och som föregåtts av en sträng vinter. De argumenterar att honorna var i dålig kondition efter vintern och att den sena islossningen medförde att födotillgången var begränsad på häckningslokalen vilket ledde till att den

resurskrävande ruvningen inte inleddes eller avbröts. Ytterligare stöd för den föreslagna orsaken ges av uppgifter rörande snögås (lesser snow goose, *Chen caerulescens caerulescens*). Cooch et al. (1989) fann signifikant negativ korrelation mellan kullstorlek och både den undersökta kolonins storlek och det nordamerikanska beståndets storlek. Författarna föreslog att orsaken till den minskade kullstorleken var inomartskonkurrens om föda under vårflyttningen. Coulson (1984) fann ett liknande förhållande vid en studie av en ejderpopulation i England. Andelen icke häckande fåglar i populationen var mycket hög vissa år och sammanföll med en nedgång i kullstorlek. Coulson hänför detta till att de aktuella åren var de gamla fåglarna i så dålig kondition att de avstod från att häcka, troligen för att därigenom minska risken att dö. Ett argument mot den föreslagna förklaringen är att i uppgifterna från Angarnsjöängen finns det inget som tyder på kullstorleken påverkats, vilket observerats både för snögås och ejder (Cooch et al. 1989, Coulson 1984).

Cooch et al. (1989) har diskuterat svårigheterna med att påvisa ett täthetsberoende i djurpopulationer. Den primära svårigheten är att om kullstorleken ändras med honans ålder kan detta ge upphov till en skenbar effekt om antalet oerfarna fåglar är stort under år då populationen är större, eftersom unga fåglar generellt har mindre kullar och sämre häckningsframgång. Detta problem påverkar förmodligen inte min studie från Angarnsjöängen eftersom kullstorleken inte varit det primära måttet på häckningsframgång, utan jag har istället använt måttet hur stor andel av det bedömda antalet häckande par som producerat en kull (oavsett kullens storlek). Vidare har inte knipans kullstorlek i Angarnsjöängen varierat över tiden, vilket kan tyda på att den relativa åldersfördelningen under undersökningsperioden inte förändrats nämnvärt.

Överensstämmelsen mellan resultaten från studier av knipa i Finland (Pöysä & Pöysä 2002) och denna studie från Angarnsjöängen indikerar att negativt täthetsberoende kan vara ett generellt fenomen hos knipa. Detta understryks av det faktum att omständigheterna skiljer sig markant åt mellan dessa båda studier av växande populationer, både med avseende på häckningsbiotop och hur antalet boplatser förändrats över tiden (holkuppsättning endast i den finska studien). Vidare överensstämmer dessa två studier också med avseende på att antalet pulli är oberoende av antalet häckande par, att antalet kullar minskar med antalet häckande par ( $r = -0,87$  respektive  $-0,82$ ) och att antalet kullar per häckande par minskar med antalet häckande par (lutningskoeffi-

cier  $-0,23$  respektive  $-0,16$  kullar/par). Det bör poängteras att en negativt täthetsberoende häckningsframgång inte finns beskriven i en omfattande undersökning av en knippopulation i Värmland (Dow & Fredga 1983, 1984, Fredga & Dow 1983, 1984). I detta fall kan man misstänka att detta beror på att den studerade populationen var i det närmaste konstant under undersökningsperioden (Fredga & Dow 1984), vilket gör det omöjligt att upptäcka ett eventuellt negativt täthetsberoende.

Den vid Angarnsjöängen funna genomsnittliga kullstorleken (6,8 pulli) är mindre än antalet ägg i fullagda kullar som anges i handböcker (9,0 (6–11) och 9,3 (5–17) ägg; Bauer & Glutz von Blotzheim 1969, Cramp & Simmons 1977) och enligt andra svenska studier (8,9 (3–15) ägg enligt Eriksson & Andersson 1982; 7,1–9,4 ägg enligt Fredga & Dow 1983). Även studier av olika populationer i Finland har gett likartade resultat; 9–11 ägg (Milonoff et al. 1998, Pöysä 1999a). Kullstorleken vid Angarnsjöängen är däremot i överensstämmelse med resultat rörande antalet pulli från populationer där holkar satts upp, i Finland (6,3 respektive 5,6 pulli före och efter holkuppsättning; Pöysä & Pöysä 2002), och i Värmland (8,1 pulli; Fredga & Dow 1983). Skillnaderna i kullstorlek mellan undersökningarna kan bero på häckningsbiotoperna och i fråga om den föreliggande studien och den finska även när, i förhållande till kläckningen, kullstorleken bestäms. Att kullstorleken i den värmländska studien var större kan även bero på att den baseras på skillnaden mellan storleken av den fullagda kullen och antalet icke kläckta ägg (Fredga & Dow 1983), vilket till skillnad från uppgifterna inhämtade vid Angarnsjöängen och i Finland gör att den värmländska kullstorleken inte påverkats av dödlighet i spädd ålder.

Kullstorleken hos knipa uppvisade inte något täthetsberoende i Angarnsjöängen och detta överensstämmer med resultaten från Värmland (Fredga & Dow 1983). Det fanns inte heller några skillnader i kullstorlek mellan olika år, varken i min studie från Angarnsjöängen eller i studien från Värmland (Fredga & Dow 1983). Dessa resultat stärker bilden av att dykänder i allmänhet, till skillnad från simänder och många andra fågelarter, inte uppvisar någon nämnvärd skillnad i kullstorlek mellan olika år (se exempelvis Fredga & Dow 1983 och referenser däri).

Att det inte fanns något samband mellan populationens storlek och kläckningsdatum stämmer också överens med studien från Värmland (Fredga & Dow 1983). Notera dock att den senare populationen varit i det närmaste konstant till skillnad från populationen vid Angarnsjöängen som växt kraftigt under



undersökningsperioden. Att inte heller den genomsnittliga kullstorleken påverkas av om kläckningen sker tidigt eller sent är också i enlighet med studien från Värmland (Fredga & Dow 1983).

Uppgifterna från Angarnsjöängen tyder på att sena kullar är mindre än tidiga kullar, vilket man också funnit i andra populationer (Dow & Fredga 1984, Milonoff et al. 1998, 2000), vilket således tycks vara generell fenomen. Orsakerna till detta har undersökts tidigare i både Sverige och Finland (Dow & Fredga 1984, Pöysä 1999, Milonoff et al. 1998, 2000) men säkra slutsatser har inte kunnat dras. En möjlig förklaring är att honans ålder och livslängd är av betydelse för om kullen kläcks sent eller tidigt, men dessa faktorer uppvisade inget signifikant samband med kullstorleken. Boparasitism förefaller också bidra till att tidiga kullar är större än sena (Pöysä 1999a).

De ovan genomförda jämförelserna av häckningsbiologiska uppgifter visar att knipans häckningsbiologi inte påverkas nämnvärt av biotop eller av populationens utveckling, samt att ett negativt täthetsberoende kan vara generellt för knipa.

## Tack

Jag tackar Kjell Eriksson för att han startade inventeringsarbetet och inte minst under många år genomförde det – utan Kjells insatser hade det inte varit det möjligt att följa knipans beståndsutveckling vid Angarnsjöängen. Kjell tackas också för uppgifter rörande knipholkar i nära anslutning till sjöängen. Sören Svensson har gett mig tillgång till uppgifter från Svensk häckfågeltaxering. Johan Lind och Hannu Pöysä har uppmuntrat mig samt försett mig med värdefulla referenser.

## Referenser

Andersson, M. & Åhlund, M. 2000. Host-parasite relatedness shown by protein fingerprinting in a brood parasitic bird. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 97: 13188–13193

Andersson, M. & Åhlund, M. 2001. Protein fingerprinting: A new technique reveals extensive conspecific brood parasitism. *Ecology* 82: 1433–1442

Bauer, K.M., & Glutz von Blotzheim, U.N. 1969. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Band 3. Akademische Verlagsgesellschaft, Frankfurt am Main.

Clawson, R.L., Hartman, G.W. & Fredrickson, L.H. 1979. Dump nesting in a Missouri wood duck population. *J. Wildl. Manage.* 43: 347–355

Cooch, E.G, Lank, D.B., Rockwell, R.F. & Cooke, F. 1989. Long-term decline in fecundity in a snow goose population: Evidence for density dependence? *J. Anim. Ecol.* 58: 711–726

Coulson, J.C. 1984. The population dynamics of the Eider

duck *Somateria mollissima* and evidence of extensive non-breeding by adult ducks. *Ibis* 126: 525–543

Cramp, S. & Simmons, K.E.L. (eds.) 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.

Dennis, R.H. & Dow, H. 1984. The establishment of a population of goldeneyes (*Bucephala clangula*) breeding in Scotland. *Bird Study* 3: 217–222

Dow, H. & Fredga, S. 1983. Breeding and natal dispersion of the goldeneye, *Bucephala clangula*. *J. Anim. Ecol.* 52: 681–695

Dow, H. & Fredga, S. 1984. Factors affecting reproductive output of the goldeneye duck (*Bucephala clangula*). *J. Anim. Ecol.* 53: 679–692

Eadie, J., Sherman, P. & Semel, B. 1998. Conspecific brood parasitism, population dynamics, and the conservation of cavity-nesting birds. Sid. 306–340 i *Behavioral Ecology and Conservation Biology* (T. Caro, ed.). Oxford University Press, Oxford.

Eriksson, M.O.G. & Andersson, M. 1982. Nest parasitism and hatching success in a population of goldeneyes *Bucephala clangula*. *Bird Study* 29: 49–54

Fredga, S. & Dow, H. 1983. Annual variation in the reproductive performance of Goldeneyes. *Wildfowl* 34: 120–126

Fredga, S. & Dow, H. 1984. Factors affecting the size of a local population of goldeneye *Bucephala clangula* (L.) breeding in Sweden. *Viltrevy* 13: 225–255

Gauthier, G. & Smith, J.N.M. 1987. Territorial behaviour, nest-site availability, and breeding density in buffleheads. *J. Anim. Ecol.* 56: 171–184

Haramis, G.M. & Thompson D.Q. 1985. Density-production characteristics of box-nesting wood ducks in a northern greentree impoundment. *J. Wildl. Manage.* 49: 429–436

Hill, D.A. 1984. Population regulation in the Mallard (*Anas platyrhynchos*). *J. Anim. Ecol.* 53: 191–202

Jones, R.E. & Leopold, A.S. 1967. Nesting interference in a dense population of wood ducks. *J. Wildl. Manage.* 31: 221–228

Larsson, T. & Welander, B. 2003. Angarnsjöängen om grävning och dämning som restaureringsmetod. *Vår Fågelvärld* 62: 15–21

Milonoff, M., Pöysä, H. & Runko, R. 1998. Factors affecting clutch size and duckling survival in the common goldeneye *Bucephala clangula*. *Wildl. Biol.* 4: 73–80

Nilsson, L. 1999. Internationella sjöfågelräkningarna i Sverige. *Fågelåret 1998, Vår Fågelvärld, Suppl.* 32:39–46

Nilsson, L. 2002. *Internationella sjöfågelinventeringarna i Sverige 2001/2002*. Ekologiska institutionen, Lunds Universitet, Lund, Sverige.

Nilsson, L. 2003. <http://www.biol.lu.se/zoekologi/waterfowl/index.htm>

Nunmi, P. & Pöysä, H. 1995. Habitat use by different-aged duck broods and juvenile ducks. *Wildl. Biol.* 1: 181–187

Pöysä, H. 1999a. Association between conspecific nest parasitism and the timing of breeding in the Common Goldeneye *Bucephala clangula*: an alternative interpretation. *Ornis Fenn.* 76: 89–92

Pöysä, H. 1999b. Conspecific nest parasitism is associated with inequality in nest predation risk in the common goldeneye (*Bucephala clangula*). *Behav. Ecol.* 10: 553–540

Pöysä, H. & Pöysä, S. 2002. Nest site limitation and density

- dependence of reproductive output in the common goldeneye *Bucephala clangula*: implications for the management of cavity-nesting birds. *J. Appl. Ecol.* 39: 502–510
- Ruusila, V. & Pöysä, H. 1998. Shared and unshared parental investment in the precocial goldeneye (Aves: Anatidae). *Anim. Behav.* 55: 307–312
- Sæther, B.-E. 1990. Age-specific variation in reproductive performance in birds. Sid. 251–282 i *Current Ornithology* 7 (Power, E.D. ed.). Plenum Press, New York.
- Savard, J.-P.L. 1982. Barrow's goldeneye nest box utilization in the Cariboo Parkland, British Columbia: Year 1. *Canadian Wildlife Service, Progress Note*, no 131
- Savard, J.-P.L. 1984. Territorial behaviour of common goldeneye, Barrow's goldeneye and bufflehead in areas of sympatry. *Ornis Scand.* 15: 211–216
- Savard, J.-P.L., Smith, G.E.J. & Smith, J.N.M. 1991. Duckling mortality in Barrow's goldeneye and bufflehead broods. *Auk* 108: 568–577
- Svensson, S. 2000. Häckfågeltaxeringen och Vinterfågeltaxeringen 1999. *Fågelåret 1999, Vår Fågelvärld, Suppl.* nr 33: 9–18
- Svensson, S. 2003. <http://www.biol.lu.se/zoekologi/birdmonitoring>
- Söderholm, S. & Eriksson, K. 1999. Inventering av häckande simänder vid Angarnsjöängen 1978–1998 och sjörestaureringens inverkan på resultatet. *Ornis Svecica* 9: 187–200
- Åhlund, M. & Andersson, M. 2001. Female ducks can double their reproduction. *Nature* 414: 600–601

## Summary

There are so far very few studies of wildfowl that have recorded density dependent effects on reproduction. I have analysed data on population size and reproductive output in Goldeneye *Bucephala clangula* collected at Angarnsjöängen (59° 33' N, 18° 10' E), Stockholm, Sweden, in order to investigate possible density dependent effects.

From 1995 to 2002, the population size of Goldeneyes increased from 8–9 to 14–18 breeding pairs (Figure 1). The mean brood size was  $6.8 \pm 3.2$  pulli per breeding pair (Table 1). The number of breeding pairs each year was estimated from the number of pairs censused just before the first pairs initiated egg laying. There was no difference in mean brood size between years (ANOVA:  $df=7.44$ ;  $F=0.35$ ;  $P=0.93$ ). Note however, that the variance was not homogenous in this test ( $P=0.011$ ). Excluding a brood with 18 pulli made the variance more homogenous ( $P=0.051$ ), but there was still no difference in brood size between years (ANOVA:  $df=7.43$ ;  $F=0.31$ ;  $P=0.95$ ). When the data set was divided in “early” and “late” hatched clutches (based on, for each year, ordering the broods by hatching date and then dividing them into equal sized groups), early hatched broods were significantly larger than late hatched broods (ANOVA:  $df=1.44$ ;  $F=4.36$ ;

$P=0.043$ ; brood size: early broods= $7.5 \pm 2.6$ ; late broods= $5.8 \pm 3.0$ ). Date for observing the first hatched brood of the year was independent of both the number of breeding pairs in the study area ( $r^2=0.32$ ;  $P=0.14$ ) and mean brood size ( $r^2=0.04$ ;  $P=0.63$ ). When the extreme outlier of 18 pulli was excluded, there was no relationship between mean brood size and number of breeding pairs ( $r^2=0.06$ ,  $P=0.59$ ; all broods  $r^2=0.40$ ,  $P=0.092$ ). There was no relationship between the mean brood size and either the number of broods ( $r^2=0.18$ ;  $P=0.30$ ) or number of broods per breeding pair ( $r^2=0.37$ ;  $P=0.11$ ). Furthermore, there was no statistically significant relationship between the number of breeding pairs and the number of broods ( $r^2=0.12$ ;  $P=0.41$ ; Figure 2).

I then employed the method to detect density dependent reproduction that has been proposed by Pöysä & Pöysä (2002). In this method, the 95% confidence interval of the slope when regressing number of broods on number of breeding pairs is compared with the expected value at density independence which is equal to the annual mean of the number of broods per breeding pair. For Angarnsjöängen the equation for this regression is  $y=-0.162x+8.43$  and the 95% confidence interval for the slope was  $-0.61$  to  $0.28$ , which is much lower than the expected slope (for Angarnsjöängen mean annual number of broods per breeding pair is 0.59). The negatively density dependent reproductive output is also obvious in Figure 3, where reproductive success clearly decreases with increasing number of breeding pairs (number of broods per breeding pair:  $r^2=0.67$ ;  $P=0.013$ ; Figure 3, upper diagram; number of pulli per breeding pair:  $r^2=0.54$ ;  $P=0.036$ ; Figure 3, lower diagram). In contrast, the total number of pulli observed in a year was independent of the number of breeding pairs ( $r^2=0.005$ ;  $P=0.87$ ), and the annual mean in the study population was 44 ( $\pm 9.5$ ) pulli.

Available information implies that the population increase at Angarnsjöängen is a result of a general increase in the Swedish population of Goldeneyes rather than caused by local changes at the study site. Several mechanisms have been proposed to explain a negative density dependent reproductive output. One proposed explanation for this mode of population regulation is that the number of available nesting cavities (natural cavities and nest boxes) are limited, thus leading to a lag phase in the number of egg laying pairs despite an increase in the number of resident pairs. Another is territorial behaviour. None of these mechanisms seems to be in accordance with data from Angarnsjöängen. Data from

Angarnsjöängen do not support this idea. Since the study began the number of breeding pairs have increased more than 50% and it seems rather unlikely that these mechanisms limited the reproductive output in the beginning when the reproductive output was 0.7–0.9 broods per breeding pair. The total breeding success was 70% in the period 1995–1999. Another possible explanation for why there is a negative density dependent reproduction is related to egg dumping, as well as nest and brood interference by conspecific females. These latter mechanisms cannot be excluded in the present study. However, as no negative density dependent effects on reproduction was detected in any of the studies of Goldeneyes in the period 1950–1980 when the species had a more or less stable large-scale population size, I instead propose another hypothesis. A general increase in the Swedish population of Goldeneyes may have resulted in increased food competition at wintering and stopover sites, causing many birds to be in bad condition when arriving at their breeding sites. As a consequence, pairs where the female is in bad condition will either give up breeding altogether, or if starting to breed, be much more prone to desert their clutch at an early nesting stage. Of course, an increasing population at the study site can give rise to food competition which makes the situation worse or can be the main cause for the negative density dependent reproduction.

The results from Angarnsjöängen are in accordance with results from a study conducted in Finland,

despite large differences in breeding habitat and availability of nesting cavities (nest boxes were only provided in the Finnish study; Pöysä & Pöysä 2002). In both these studies, negative density dependent effects on reproduction were found, suggesting that this may be a general pattern in Goldeneye populations that increase in size. It should be noted that the results are not only in qualitative agreement, they also show a fairly good quantitative agreement. The brood size is in agreement with earlier studies in Finland and in western Sweden, although the habitats are different (Pöysä & Pöysä 2002, Fredga & Dow 1983). Brood size did not vary between years and it was independent of population density in my study at Angarnsjöängen, and the same results have been found in a study from western Sweden (Fredga & Dow 1983). These results are in agreement with a general pattern among diving ducks of no change in brood size between years.

The mean brood size was not affected by the hatching date, neither was the hatching date dependent on the number of breeding pairs, in agreement with results from western Sweden (Fredga & Dow 1983). Broods hatched "late" were found to be smaller than broods hatched "early", which is in agreement with several other studies.

This comparison of the breeding biology suggests that reproductive output is not considerably dependent on habitat or the development of the population, and that a density dependent reproductive output can be a general phenomenon.