

beten som observeras i fågelvärden är kooperativ häckning. Detta begrepp innebär att en eller flera individer hjälper ett föräldrapar att föda upp deras ungar utan att själva reproducera sig. Ofta handlar det om tidigare års ungar som stannar kvar i föräldrarnas territorium och hjälper till att föda upp sina yngre syskon, men även individer som inte alls är släkt med de reproducerande individerna kan ibland fungera som "hjälpare". En av de mest kända kooperativa häckarna i vårt land är lavskrikan som varit föremål för omfattande studier under de senaste decennierna. I en ny avhandling från Uppsala universitet har dock fokus legat på en betydligt mer exotiska art från varmare breddgrader. Jonathan Barnaby heter doktoranden och han har studerat en sydafrikansk fågelart vid namn "southern anteater-chat" (*Myrmecocichla formicivora*), eller "sydlig termitkvätta" på svenska.

Jonathan, för övrigt bördig från Robin Hoods hemby, Loxley som ligger i närheten av Sheffield i norra England, har under fyra års tid studerat en population termitkvättor i den sydafrikanska nationalparken Benfontein, i närheten av staden Kimberly. Detta är första gången som denna art studeras vetenskapligt och väldigt mycket arbete gick i början åt till rent beskrivande studier av populationen. En sak som gör just denna art speciellt intressant är att den inte alltid häckar kooperativt utan cirka 25 % av alla häckande par klarar sig utan hjälpare. Par som får hjälp av en till tre hjälpare klarar dock av häckningen betydligt bättre än ensamma par, speciellt under torra år när ensamma par ofta misslyckas med att få ut flygga ungar. Det visade sig också att det enbart var hannar som valde att stanna kvar nära sitt födelserevir och bli hjälpare. Honorerna spred sig i genomsnitt längre bort från födelseplatsen (möjligen som ett sätt att undvika inavel) och försökte alltid att själva häcka redan under sitt andra levnadsår. Om de överlevt så länge vill säga, honor hade nämligen betydligt sämre överlevnadschanser än hannar både som ungar och som vuxna. Detta i sin tur leder till att könkvoten i populationen är skev och hanar är betydligt vanligare än honor.

Termitkvättorna i Benfontein bygger alltid sina bon i håll i marken som grävts ut av jordsvin (*Oryzteropus afer*), och det var nog ett ordentligt spännande fältarbete att försöka krypa ner i dessa hål och försöka lokalisera bon eller vilande fåglar. För att märka och ta blodprover av vuxna fåglar använde man sig av en liten gummiorm för att skrämna upp fåglarna ur hålen och en påse över ingången som de fångades i. Dock var det inte helt ovanligt att forskarna själva hamnade öga mot öga med riktiga ormar (främst kapkobrur) när de dök ner i jord-

svinshålen för att leta efter fågelbon. Just predation av kapkobra var också en av de viktigaste dödsorsakerna bland både vuxna termitkvättor och ungar i boet. Möjligen kan denna predation vara anledningen till att honor har högre dödlighet än hannar. Eftersom honorerna sprider sig längre bort från kläckningsplatsen känner de sämre till området de hamnar i, och har bland annat mindre kunskap om var det finns säkra hål att häcka och övernatta i.

Ett begränsat antal honor leder alltså i detta system till att alla hanar inte kan häcka själva. Men en fråga som kvarstår är varför dessa väljer att stanna kvar och odsla energi på att hjälpa andra par med häckningen i stället för att spara på krafterna till dess att han får chansen att själv häcka med en ledig hona. Om den hjälpare hanen är nära släkt med ungarna i kullen hjälper han ju på det viset till att indirekt föra delar av sina gener vidare till nästa generation, men de hjälpare termitkvättorna är inte alltid släkt med det häckande paret så någon annan förklaring måste också finnas. Kanske kan det vara så att hjälparna på något vis lär sig hur häckningsbestyren skall gå till och därmed är bättre rustade när det är deras egen tur att bli pappor. Detta är några av de frågor som återstår att besvara för kommande studier, och jag har en känsla av att vi ännu inte hört det sista från de sydliga termitkvättorna i Benfontein.

ROBERT EKBLOM

<https://doi.org/10.34080/os.v22.23147>

Keith W. Larson, 2012: **Hybrid zone dynamics, assortative mating, and migratory programmes in a willow warbler migratory divide.** Filosofie doktorsavhandling, Biologiska institutionen, Lunds universitet. ISBN 987-91-7473-379-2. Keith.Larson@biol.lu.se.

Redan Linné gav de nordliga och sydliga lövsångarna olika namn eftersom de skilde sig i färg och storlek. Skillnaden har således varit känd i tvåhundrafemtio år, och i dag betraktas nordliga och sydliga lövsångare som två olika raser. Rasernas olika flyttvanor är också väl dokumenterade tack vare återfynd av ringmärkta fåglar. En öppen fråga förblev däremot förhållandena inom den latitudzon där de två raserna möts och som går ungefär genom Sveriges horisontella mittlinje. Hur bred är denna förmodade sekundära hybridzon? Beblandar sig de två raserna helt fritt med varandra eller finns en tendens att lika söker lika, dvs. att raserna par är överrepresenterade? Har hybridisering några negativa effekter, t.ex. i form av lägre tätheter i hybrid-

zonen? Att tätheterna var lägre visade jag redan för många år sedan tack vare Svenska häckfågel-taxeringens system med representativa standard-rutter. Men detta kan ju helt enkelt bero på dåliga lövsångarbiotoper. Svackan har nu konfirmerats på grundval av ett större material, och hybridzonens exakta utsträckning och form har kartlagts. Moderna molekylära metoder har gjort det möjligt att närmare studera förhållandena i hybridzonen. Redan tidigare har forskargruppen där Keith ingår visat att övergångszonen kommit till i sen tid, efter senaste istiden, då de nordliga lövsångarna invandrade från norr och de sydliga från söder, och man har kunnat klarlägga att det verkligen är en hybridzon och att det är fyra specifika egenskaper som förändras gradvis från norr till söder.

Keith Larson är en litet ovanlig doktor genom att ha disputerat först vid fyrtiofyra års ålder. I dagens produktionsinriktade universitet är det – i varje fall inom naturvetenskaperna – numera mycket ovanligt. Men det känns bra att man fortfarande kan få möjlighet att genomföra spännande forskning även om man börjar sent i livet och har sysslat med annat dessförinnan. Keith beskriver sin väg fram till de fyra åren som forskarstudierande i Lund. Hans ornitologiska bana började som rovfågelsräknare en höst i Great Basin National Park i Nevada och ”From that autumn onwards I spent my life watching, counting, ringing, and following birds on their epic migrations across the globe”. Många år på olika fågelstationer och sträcklokaler och ett ständigt intresse att fördjupa sina kunskaper gjorde att Keith gick den kurs i fågelflyttning som ges i Lund. Där blev han så doktorand med Staffan Bensch, molekylärbiolog, och Susanne Åkesson, fågelflyttningforskarer, som handledare.

Keith bekräftar som sagt att zonen med lägre beståndstäthet i södra Norrland sammanfaller med den zon där fyra egenskaper förändras successivt genom zonen och han kan också klarlägga zonens utsträckning. Det visade sig inte vara en zon med parallella gränser. Vid kusten var zonen bara någon mil bred men blev successivt bredare mot norska gränsen där den var flera tiotal mil bred. Keith undersökte om dålig miljö (biotop, klimat) kunde förklara att lövsångarnas låga täthet i zonen, men inga sådana faktorer kunde identifieras. Den förklaring man fastnade för bygger i stället på det faktum att nordliga lövsångare flyttar östligt och övervintrar i östra och södra Afrika medan de sydliga lövsångarna flyttar västlig till västra Afrika. De kontinentala svarthättorna fick stå modell. För dessa har man med experiment visat att hybrider från föräldrar med olika nedärvda flyttningsriktningar får en

riktning som ligger mitt emellan och därför flyttar till olämpliga miljöer med sämre överlevnad. Keith antar således att hybridlövsångare drabbas av samma fenomen. De hamnar någonstans mellan de östliga och västliga lövsångarnas övervintringsområden och där är förhållandena ogynnsamma med förhöjd dödlighet som följd. Indiciekedjan består således av att egenskaperna som förändras i nord-sydlig riktning genom hybridzonen är knutna till skillnaderna i flyttningsriktning. Det saknas dock fortfarande bevis. Visserligen har man visat att det sannolikt inte finns någon motvilja mot rasblandning vid parbildningen, men man kan inte utesluta att blandparen producerar färre ungar. Denna alternativa förklaring behandlas dock inte eftersom man helt enkelt inte har några data om ungrproduktion och ungeröverlevnad för hybrider jämfört med rena nordliga respektive sydliga par. Det verkar dock som om forskargruppen kommer att ta itu med denna och flera andra ännu inte lösta frågor i framtiden.

Eftersom Afrika spelar fundamental roll för lövsångarna försöker Keith ta reda på vad de sysslar med där under vintern och om det är några skillnader mellan nordliga och sydliga. Fjädrar som bildas i Afrika analyseras med hjälp av stabila isotoper, och skillnader i dessa isotoper kan indikera vilken biotop fåglarna vistats i och vilken föda de intagit. Stickprovet är dock litet, bara åtta nordliga och nio sydliga fåglar, och därför kunde man inte säkerställa några uppenbara skillnader mellan raserna. Redan tidigare hade man dock visat att raserna skiljer sig med avseende på isotopen kväve-femton (^{15}N). Isotoperna visade att sju av individerna hade bytt antingen lokal eller diet under Afrikavistelsen, medan de övriga tio individerna hade vistats på samma lokal och ätit samma föda.

En studie går man mera i detalj in på frågan om individer av de olika raserna söker sig till varandra eller blandar sig utan åtskillnad. Det vore inte helt förvånande om det första gällde eftersom sydliga anländer till häckningslokalen före nordliga lövsångare. Det man gjorde var att revirkartera och fånga hanar och honor i ett trettiotal revir på en plats mitt i hybridzonen. Skillnaden mellan raserna i hanarnas ankomsttid visade sig vara nio dagar. För tjugo par lyckades man bestämma rastillhörigheten hos båda könen. Flyttningstypen bestämdes med hjälp av kväve-femton i handpennorna nummer ett och två. Det fanns ingen indikation på att lika sökte lika. Trots mer än en veckas skillnad i ankomsttid för hanarna bildade fåglar från de två raserna par med varandra utan åtskillnad. Lövsångaren skiljer sig därmed från svarthättan som på

europiska kontinenten har två bestånd med olika flyttvanor som på samma lokaler men inte blandar sig med varandra.

Avhandlingen öppnar många nya idéer inom studiet av sekundära hybridzoner och deras stabilitet och rörlighet. Och när lövsångarna är utsugna på kunskap så är det bara att ge sig i kast med gul-ärlorna som ju har ett otal sekundära hybridzoner hela vägen genom Palearktisk både i syd-nordlig och väst östlig riktning!

SÖREN SVENSSON
Biologiska institutionen, Lund

Maja Tarka, 2012: **Evolutionary dynamics of migration and breeding in wild birds: genetic architecture, sexual conflicts and evolutionary constraints.** Filosofie doktorsavhandling, Biologiska institutionen, Lunds universitet. Maja.Tarka@biol.lu.se

För att fira sitt jubileum utgav Kvismare fågelstation 2011 boken *Fåglar, forskning och naturvård i Kvismaren under 50 år*. Hans Källander och jag ombads att bidra med ett kapitel om forskningsresultaten. Vi gick igenom det som redovisats i vetenskapliga uppsatser. Efter genomgången djävdes vi att ”utnämna Kvismare fågelstation till den vetenskapligt främsta bland de svenska stationerna, nämligen i kraft av det internationellt så framgångsrika trastsångarprojektet. Vid ingen annan fågelstation har det genomförts ett så stort sammanhållet projekt med sådant vetenskapligt djup och genomslagskraft, och det initierades av personer som var och fortfarande är aktiva vid stationen.” Rätt eller fel må diskuteras. Trastsångarprojektet har dock, alltsedan det startades 1983 av Staffan Bensch och Dennis Hasselquist, frambringat den ena doktorsavhandlingen efter den andra. Grundorsaken till de stora framgångarna är naturligtvis såväl långsiktigheten som omfattningen. Alltsedan starten har praktiskt taget varenda trastsångare varit ringmärkt, de flesta morfologiska egenskaper uppmätta, parrelationerna fastställda och varje individs häckningsresultat bestämt. Sedan 1987 har blodprover tagits med följd att varje individs genetiska egenskaper och dessas koppling till övriga egenskaper har kunnat studeras. Och 2012 var det Maja Tarka som steg upp ur dimmorna över Kvismarens gytjtiga vassar och lade fram sin avhandling i det akademiska ljuset.

Många av de egenskaper man har att göra med är kvantitativa, vilket innebär att de styrs av tiotals eller kanske hundratals olika gener. Att hitta

dessa gener och koppla deras gemensamma verkan på en viss egenskap är extremt svårt och komplicerat. Ofta är det svårt nog att ens identifiera var i arvsmassan som en egenskap har sin genetiska hemvist. Vinglängd är en sådan kvantitativ egenskap som har stor ekologisk betydelse och därför rimligen bör vara utsatt för betydande selektionstryck. I den aktuella avhandlingen har man lyckats identifiera platsen i kromosomen där generna för vinglängd finns. Och det är första gången man gjort detta hos en vild djurpopulation, och faktiskt första gången hos ryggradsdjur över huvudet taget.

Eftersom man känner till alla trastsångares ankomstdatum, vinglängd, stjärtlängd, vingform, kroppsstorlek och skullform samt deras inbördes släktskapsförhållanden kunde man undersöka om ankomstdatum var genetiskt kopplat till någon av de morfologiska egenskaperna. Dessa är nämligen fundamentala för hur bra en fågel klarar flyttningen, och ankomstdatum är ett av de bästa måtten på häckningsframgång eftersom man vet att ju tidigare datum, desto bättre framgång. De morfologiska egenskaperna ingår i något man kallar ”flyttningssyndromet”, en hypotes som säger att lång och spetsig vinge, liten kropp, kort stjärt och långsmal skalle är fördelaktiga för sådan långflyttning som trastsångarna genomför. Man visade att ankomstdatum är ärftligt, men fann dock inga genetiska kopplingar till de morfologiska egenskaperna, vilket innebär att ankomstdatum kan anpassas till miljöförändringar (klimat, födotillgång, mm.) utan att begränsas av morfologin. Detta kan vara en stor fördel i en föränderlig värld, t.ex. vid klimatförändringar. Men det visar samtidigt att flyttningssyndromet kanske inte gäller inom en art utan bara mellan arter, alltså bara mellan långflyttande arter och stannfåglar. I studien kunde man visa att det är samma gener som styr vinglängden hos hanar och honor. Men man visar också att selektionen arbetar för att ge hanarnas långa vingar och honorna korta vingar. Hanarna gynnas av långa vingar bl.a. för att hinna först till häckningsplatsen, vilket inte är riktigt lika viktigt för honorna som kan räkna med att bli parade även om de anländer litet senare till de promiskuöst parningsvilliga hanarna. Honorna missgynnas däremot av långa vingar; i den täta vassen är rörlighet och manöverförmåga och därför korta vingar det bästa. Här finns alltså en genetisk konflikt mellan könen. Denna konflikt innebär att det naturliga urvalet inte kan optimera vingländen för någondera könet utan båda får leva med den bästa kompromissen.

Den uppsats som nog mest attraherar vanliga ornitologer och flyttintresserade särskilt bygger på