

## RESEARCH PAPER

Received 23 March 2021 | Revised 20 September 2021 and 15 February 2022 | Accepted 1 March 2022  
Editor: Andreas Nord

# Pärlugglans *Aegolius funereus* häckningsekologi i en jämtländsk population 1976–1985

*Breeding ecology of Boreal Owl *Aegolius funereus* in  
Jämtland, central Sweden, 1976–1985*

Thomas Holmberg

Fällsvikshamn 143, 873 99 Nordingrå | thho46@gmail.com



**A LONG-TERM** Boreal Owl *Aegolius funereus* nest box project ran 1976–1985 in central Sweden. Average occupancy among 200 nest boxes was 16% (range 0–54%) with average clutch size 6.0 eggs and number of fledged per successful breeding 4.6, while 41% of breeding attempts failed, primarily due to predation by pine marten *Martes martes* or desertion by the female. The highest observed breeding density was 0.9 breedings / km<sup>2</sup>. Five cases of bigamy were observed. Females weighed 50% more than males during egg laying and incubation, probably because of pre-emptive weight gain to compensate for the risk of subsequent changes to food availability. The male provisioned both the female and chicks for most of the breeding period, mainly with small rodents (87%). Population sizes of small rodents fluctuated in 3–4-year cycles. Reproduction was successful during phases of increasing rodent density (1977–1978, 1980–1981, and 1984–1985), while almost no breedings were initiated during nadir years (1976, 1979, and 1982–1983). Ringing recoveries suggested that juveniles recruited into the local population in years with abundant food resources, but dispersed if food availability was declining. Adult females were often nomadic, while most males were resident.

**Keywords:** long-term study | nest box | bigyny | predation | *Martes martes* | rodent density

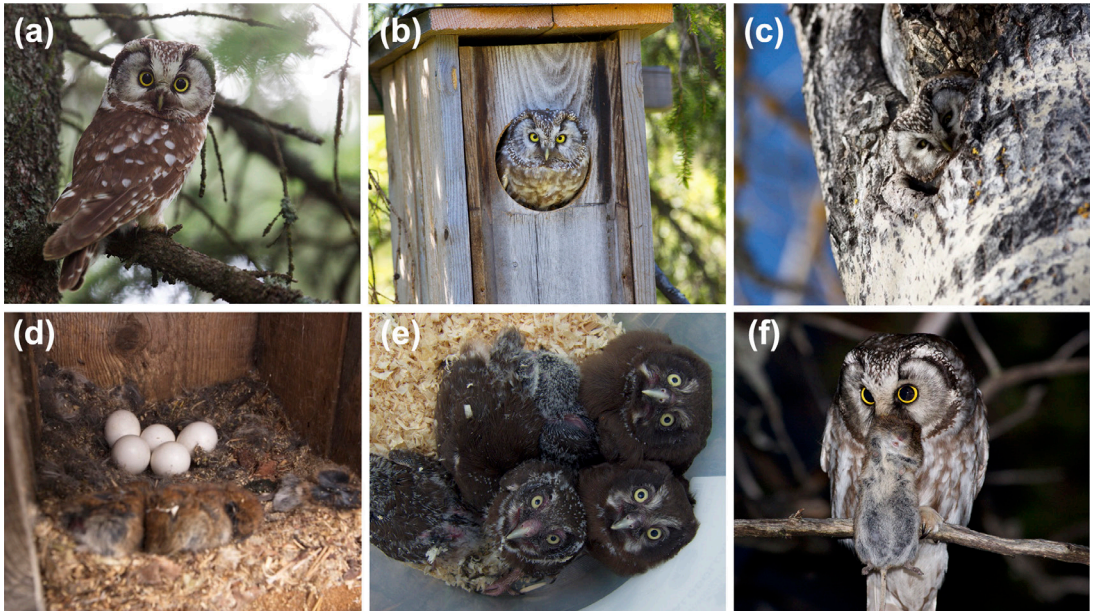
**Citation:** Holmberg T. 2024. Breeding ecology of Boreal Owl *Aegolius funereus* in Jämtland, central Sweden, 1976–1985. *Ornis Svecica* 34: 4–18. <https://doi.org/10.34080/os.v34.23521>. **Copyright:** © 2024 the author(s). This is an open access article distributed under the [CC BY 4.0 license](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), which allows unrestricted use and redistribution, provided that the original author(s) and source are credited.

## Introduktion

Pärlugglan *Aegolius funereus* (figur 1) är Sveriges vanligaste uggle, med en population som uppskattas till 32 000 par (Otto<sup>sson</sup> m. fl. 2012). Den är dessutom lätt att få att häcka i holk. Samtidigt gör dess strikt nattliga levnadsvanor att mycket i dess liv upplevs som gåtfullt och okänt. Det fick mig att starta ett holkprojekt i mina hemtrakter i centrala Jämtland i mitten av 1970-talet, vilket givit mig många spännande insikter och upplevelser. Fram till idag har många pärluggleundersökningar gjorts i Finland (Korpimäki & Hakkarainen 2012), norra Sverige (t.ex. Hörnfeldt & Eklund 1990) och Norge (Sonerud 1985) och vi har nu omfattande kunskaper om pärlugglans liv som vi inte hade i början av 1980-talet. Varje område är unikt och även en undersökning som genomfördes för mer än trettio år sedan kan bli en pusselbit i utforskandet av pärlugglans liv och levnadsvillkor. Endast delar av det här materialet har publicerats tidigare (Holmberg 1980, 1982).

## Undersökningsområdet

Projektet genomfördes i Storsjöbygden, i de södra delarna av Krokoms kommun i centrala Jämtland (63,27°N 14,05°E). Undersökningsområdet omfattade byarna Rödön, Nälden, Valne, Offerdals-Ede, Kaxås, Ånge, Landön, Lundsjön, Aspås och Krokoms. Sammantaget täcker det en yta av 30×40 km<sup>2</sup>. Miljön är barr- eller blandskog med starkt inslag av småskaligt jordbruk, särskilt på Rödön och runt Ede och Ånge i Offerdal. I norra delen av undersökningsområdet, längs vägen mellan Landön och Lundsjön, utgörs miljön huvudsakligen av sammanhängande barrskog. Längs skogsvägar och andra mindre vägar sattes 85 holkar upp från hösten 1975 och antalet utökades gradvis under de kommande fyra åren till som mest 217 holkar. I första hand valdes miljöer där det erfarenhetsmässigt var gott om pärlugglor. Holkarna bevakades till och med häckningssäsongen 1985.



**FIGUR 1.** Pärlugglor *Aegolius funereus* noterade i projektområdet. (a) Adult hona i närheten av bo. (b) Hona i en av studieholkarna. (c) Hona i naturlig hållighet. (d) En äggkull och födoupplag inuti en av studieholkarna. (e) Ungkull av varierande ålder (uppskattningsvis 2–3 veckor) i samband med ringmärkning. (f) Adult hane med byte, på väg till matning av ungar.  
— Boreal Owls *Aegolius funereus* observed in the project area. (a) Adult female in the proximity of a nest. (b) Female in one of the study nest boxes. (c) Female in a natural tree cavity. (d) An egg clutch and food storage in one of the study nest boxes. (e) A brood comprising chicks of varying age (c. 2–3 weeks), photographed at the time of ringing. (f) Adult male with prey, on its way to feed chicks.

## Metodik

Holkarna sattes upp med 500 m avstånd på en höjd av 3–4 meter. De tillverkades av 20 mm tjocka bräder och hade en bottenyta på 18×20 cm, djupet 40–50 cm och håldiameter 10 cm, med undantag av ett mindre antal (25 st) med en håldiameter på 8 cm. För kontroll av holkarna gjordes framsidan öppningsbar. En spik på vardera sidan upptill och en löstagbar låsningsspik nertill gjorde att framsidan kunde vikas upp. Botten fylldes med ett ca 7–10 cm tjockt lager med mossa, murket trä, kutterspån eller sågspån.

Holkarna kontrollerades vanligen minst två gånger per år, ibland oftare, beroende på utfallet vid tidigare kontroller. Under de två sista åren gjordes kontrollerna i vissa områden bara en gång årligen. Vid holkkontrollerna noterades allt som kunde vara av intresse som innehåll, häckning eller tecken på besök, även av andra arter än pärluggla. Bottenmaterialet kompletterades efter behov och bobalar efter pärlugglehäckningar togs tillvara. Endast en mindre del av dessa har analyserats. Vid varje pärlugglehäckning noterades äggantal, antal levande ungar och upplagring av bytesdjur. Ungar har i möjligaste mån ringmärkts, blivit vägda och vinglängden har mätts. Om det varit möjligt har också tidpunkten för äggläggning noterats. Det är relativt sällan som holkar kontrollerats precis under äggläggningen.

I de flesta fall har vinglängden hos ungar använts för tidsbestämning av häckningen. Vinglängden hos den största pärluggleungen är ett i regel säkert sätt att ålderbestämma ungar och därmed också att fastställa tidpunkten för häckningsstarten (Carlsson & Hörnfeldt 1994, Korpimäki & Hakkarainen 2012). Ruvningstiden för första ägget är 29 dagar (Korpimäki & Hakkarainen 2012, egna observationer) Jag har använt samma metod som Korpimäki & Hakkarainen (2012), men gjorde sammanlagt 154 egna vinglängdmätningar på 28 pärluggleungar under 1978 för att kunna konstruera en tillväxtkurva för vinglängden, kalibrerad efter mitt sätt att mäta. Efteråt har jag testat kurvans tillförlitlighet genom att jämföra resultatet av vinglängdmätningen med tidsbestämning av 57 kullar från åren 1979–1983, som jag kontrollerat antingen under äggläggning eller kläckning. Vinglängdmätningen gav i medeltal 0,4 (±2,1) dagars senare äggläggning än den direkta observationen. En del av spridningen beror på att även den direkta observationen i samband med holkkontroller är behäftad med viss osäkerhet. Om exempelvis holken

besöks när ett ägg lagts kan detta vara lagt samma dag, dagen innan eller för två dagar sedan, eftersom äggen läggs varannan dag.

Vuxna honor och i viss utsträckning hanar har fångats och ringmärkts. Honan är lätt att fånga med en håv som sätts utanpå holkens ingångshål. Hon vistas hela tiden i holken fram tills ungar är ungefär tre veckor. Efter ringmärkning, vägning och mätning av vinglängd har jag stoppat tillbaka henne i holken. Med mycket få undantag har hon stannat kvar i holken efter tillbakaläggningen. Även detta är en väl beprövad metod som inte innebär några risker att spoliära häckningen (Korpimäki & Hakkarainen 2012). Jag har dock undvikit att fånga honan under själva äggläggningen utan som regel avvaktat ett par veckor.

Hanar är svårare att fånga när häckningen inletts. Hans enda besök vid holken är då han levererar byten till honan och ungar. Då sätter han sig på hålets kant, stoppar in i huvudet och lämnar över bytet. Det tar bara någon sekund och han går nästan aldrig in helt och hållet i holken. Jag konstruerade en bur som sattes på holkens framsida. Den hade luckor som kunde stängas med ett drag i ett snöre. Självt satte jag mig 10–15 meter från holken beredd att dra i snöret när hanen stoppade in huvudet. Metoden är tidsödande, men spännande, och gav tillfälle till beteendestudier. Numer använder sig pärluggleforskare av en metod som inte kräver ständig bevakning och är mer effektiv. Man sätter en låda med ett ingångshål utanpå holken. Hanen måste passera lådan för att nå holken och fångas då automatiskt (Korpimäki & Hakkarainen 2012).

## Resultat och diskussion

### HOLKARNAS GÄSTER

Det är inte bara pärlugglor som använder sig av holkarna. En rad andra fåglar, ett par däggdjur och några insekter använde dem också regelbundet (tabell 1). Pärlugglan var dock den vanligaste häckfågeln med en beläggning på 16%, följt av knipa med 10% beläggning. Detta trots att närheten till sjöar eller vattendrag inte alls vägdes in vid uppsättningen. Även 11 (0,6%) häckningar av hökuggla *Surnia ulula* konstaterades. Sparvugglan *Glaucidium passerinum* använde ofta holkarna för byteslagring vintertid, men jag konstaterade aldrig någon sparvugglehäckning. Det var inte heller väntat eftersom sparvugglan bara

**TABELL 1.** Utnyttjande av holkar för pärluggla *Aegolius funereus* (fallande ordning).  
 – Occupation of nest boxes for Boreal Owl *Aegolius funereus* (decreasing order).

År Year											Summa			
	1976	1977	1978	1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985	Sum	%		
Antal holkar <i>Number of nest boxes</i>	85	135	194	216	217	217	216	203	211	200	1 894			
<i>Art Species</i>														
Svenskt namn <i>Swedish name</i>	Engelskt namn <i>English name</i>	Vetenskapligt namn <i>Scientific name</i>												
Pärluggla	Boreal Owl	<i>Aegolius funereus</i>	17	20	1	53	120	6	14	42	40	313	16,5	
Knipa	Common Goldeneye	<i>Bucephala clangula</i>	11	12	28	39	28	35	37	9	10	209	11,0	
Tätting (obestämd)	Passerine sp.	Passeriformes	11	21	30	9	3	2	4	2	5	87	4,6	
Rödstjärt	Common Redstart	<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	26	9	6	16	6	8	6	1		78	4,1	
Ekorre	Red squirrel	<i>Sciurus vulgaris</i>		3	3	4	5	4	19	4	6	48	2,5	
Sparvuggla (bytesförråd)	Eurasian Pygmy Owl (prey store)	<i>Glaucidium passerinum</i>	1	1	10	8	5	1	8	2	3	6	45	2,4
Geting (obestämd)	Wasp sp.	Vespidae		7	4	6		1	3		3	24	1,3	
Talgoxe	Great Tit	<i>Parus major</i>	1	3	3	1	4	2	1	2	1	18	1,0	
Hökuggla	Hawk Owl	<i>Surnia ulula</i>			1			4			1	5	11	0,6
Humla (obestämd)	Bumblebee sp.	<i>Bombus</i> sp.			1		1			4		6	0,3	
Stare	Common Starling	<i>Sturnus vulgaris</i>						1				1	0,1	
Sädesärla	White Wagtail	<i>Motacilla a. alba</i>	1									1	0,1	

häckar i holkar med litet hål och tjock vägg (Korpimäki & Hakkarainen 2012).

I drygt 9% av holkarna häckade mindre tättingar. Hälften av småfågelbalarna (98 st) identifierades till art och till 80% utgjordes de av rödstjärt *Phoenicurus phoenicurus*. Betydligt färre nyttjades av talgoxe *Parus major* (18%) och dessutom konstaterades en häckning vardera av stare *Sturnus vulgaris* och sädesärta *Motacilla alba*. Ekorren *Sciurus vulgaris* använde ofta holkarna till sina bon. Det andra däggdjuret som ofta besökte holkarna var mården *Martes martes*. Jag har aldrig stött på någon mård i samband med holkkontrollerna, men jag har flera gånger sett spår på marken nedanför holkträdet, rövade pärlugglebon, hårstrån i hållkanterna och lagring av talgbitar och ett och annat köttstycke, oftast nedgrävt i bottenmaterialet. Holkarna används också av både getingar (Vespidae) och humlor *Bombus* spp. Getingarna bygger sitt bo i taket och humlorna gräver ner sig i bottenmaterialet och gör att botten får ett lite "bulligt" utseende.

## LOKALA VARIATIONER

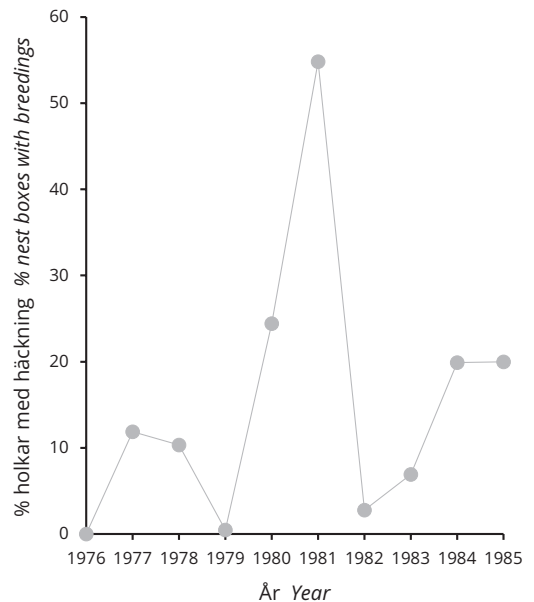
Den överlägset högsta pärluggletätheten fanns i det uppbrutna, småskaliga jordbrukslandskapet som är så vanligt i Storsjöbygden. Här är det också gott om småvägar som gör att man kan sätta holkarna tätt så de täcker en yta och inte bara längs en linje. Inom ett sådant rektangulärt område på ca 39 km<sup>2</sup> (3×13 km) som innefattade samhällena Ånge, Ede och Lungret i Offerdal sattes 45 holkar upp. Som mest (1981) häckade här pärluggla i 36 holkar. Tätheten var sålunda ungefär 0,9 häckningar/km<sup>2</sup>. Sannolikt var den ännu något högre, för vid tiden för undersökningen fanns också en hel del naturliga bohål i grova aspar *Populus tremula* och jag kunde också höra pärlugglor på platser där det inte fanns någon holk. Enligt min erfarenhet är den optimala pärlugglebiotopen ingen homogen miljö utan en svärdefinierad gränsszon mellan skog och odlingsmark. Därför är det svårt att extrapolera sådana här täthetsciffror till större ytor på nationell eller regional nivå. I den ytmässigt största sammanhängande biotopen, den jämtländska barrskogen, är tätheten betydligt lägre även under goda år. En sådan typisk skogsmiljö finns längs vägsträckan mellan Landön och Lundsjön, ungefär fyra mil norr om Östersund. Här hade jag 59 holkar med 500 m inbördes avstånd under 1981. Totalt 13 häckningar noterades, dvs. en häckning per 4,5 holkar,

jämfört med en häckning per 1,25 holkar i de tätaste områdena. Omräknat i häckningar/km<sup>2</sup> skulle det innebära att tätheten i de glest bebodda områdena är i storleksordningen en tiondel av dem med högst häckningstäthet. Det är sannolikt en mer rättvisande siffra när man slår ut täthetsvärden på hela den norrländska barrskogsarealen. Liknande förhållanden råder i Finland. Korpimäki & Hakkarainen (2012) konstaterade att beläggningsen på holkarna var 15% om odlingsmark fanns inom 200 meter, men annars bara 6%.

## HÄCKNINGSFREKVENSENS OLIKA ÅR

Häckningsfrekvensen under undersökningens olika år redovisas i figur 2. Beläggningsen är i medeltal 15,1% per år ( $\pm 16,3$ ,  $n=10$ ). Det finns en tydlig cyklisk variation i proportionen belagda holkar med tre toppar och två mellanliggande bottenivåer. Beläggningsen varierade mellan noll och 55% och ungprouduktionen mellan noll och 116 per 100 holkar. Flera studier (t.ex. Korpimäki & Hakkarainen 2012) har visat att sådana svängningar är kopplade till födotillgången.

Jag har inte gjort någon mätning av gnagartillgången i mitt område, men i trakten av Umeå ca 300 km



**FIGUR 2.** Andelen holkar med häckning av pärluggla *Aegolius funereus*. Medeltal 189 holkar / år. — Proportion of nest boxes in which Boreal Owl *Aegolius funereus* was breeding. Mean 189 nest boxes / year.

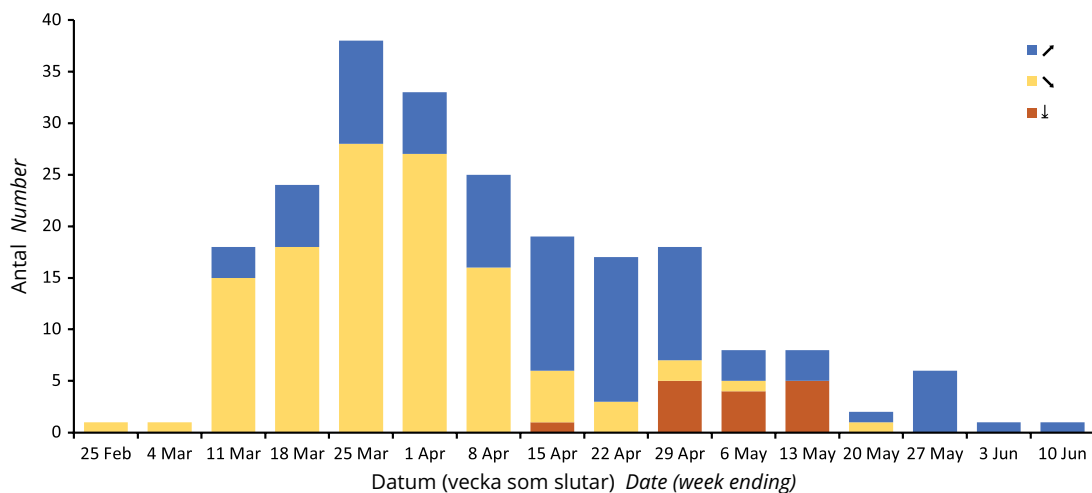


åt ONO har man under många år gjort detaljerade smågnagarstudier. Där har man visat att gnagarförekomsten följer en 3–4-årig cykel och att gnagartätheten kan variera i storleksordningen hundra gånger mellan bra och dåliga år (Birger Hörnfeldt muntligen). I mina data kan jag identifiera tre typer av häckningsår. Lättast att skilja ur är bottenåren med mycket låg häckningsfrekvens. Det är åren 1976, 1979, 1982 och 1983. Året som följer på bottenåren kallar jag uppgångsår (1977, 1980 och 1984). Året som följer ett uppgångsår kallar jag nedgångsår (1978, 1981 och 1985). Efter nedgångsåret följer ett bottenår. De här skillnaderna mellan olika år har ofta varit lätta att identifiera bara genom att följa hur aktivt pärlugglorna ropar under vårvintern. Jag minns från tiden innan jag började min holkkstudie att både 1973 och 1974 var goda uggleår, medan 1975 var ett mycket dåligt uggleår. Ingen påtaglig återhämtning hade skett under mitt första studieår, 1976. Antalet holkar det året var dock alltför få (85) för att kunna ge någon indikation på återhämtning. När jag i det följande gör jämförelser mellan olika år har jag valt att slå samman åren till de tre kategorierna uppgångsår (U), nedgångsår (N) och bottenår (B), för att tydliggöra de olika förutsättningarna. Utvecklingen i Umeåtrakten var likartad de första åren på 1980-talet, men det förelåg fasförskjutning på ett år. 1980 som var ett tydligt uppgångsår i Jämtland var ett bottenår i Umeåområdet. Där kom uppgångsåret 1981 (Birger Hörnfeldt muntligen).

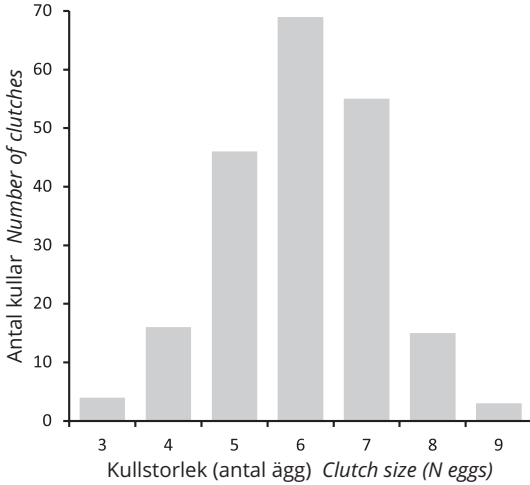
## PÄRLUGGLORNAS HÄCKNINGSTART

Under år med goda förutsättningar för häckning brukar de första pärlugglorna börja ropa runt jul–nyår. Holkkontroller i december och januari visar att balning i bottenmaterialet förekommer redan då. Balningen är djup och tydlig och eftersom jag alltid slätar ut bottenmaterialet vid kontrollerna kan jag indirekt följa aktiviteten i bohålet. I februari kan man hitta enstaka smågnagare, ditlagda av hanen för att locka honan att bosätta sig.

Den tidigaste häckningen jag konstaterat startade den 20 februari (1981) och den resulterade i flygga ungar (figur 3). Den senaste startade den 6 juni (1980) och ungarna lämnade holken först i början av augusti. Hälften alla häckningar startar under fyraveckorsperioden 22 mars till 19 april. Mediandatum för hela undersökningsperioden är 1 april. Häckningsstarten uppvisar en brant stegring under mars och sedan sjunker den relativt långsamt när kulmen passerat i mitten av april (figur 3). Det tar ett halvår från att de första äggen läggs i de tidiga häckningarna till att de sista ungarna lämnar boet i de sena häckningarna. Det är stora skillnader i häckningsstart mellan uppgångsår, nedgångsår och bottenår (figur 3). Under uppgångsåren startar häckningarna under en relativt lång period och är någorlunda symmetriskt fördelade under säsongen. Särskilt märkbart är att flera startar sent, i ett fall inte förrän en vecka in i juni. Nedgångsåren startar många häckningar påtagligt tidigt och praktiskt taget inga sent. Under bottenåren är häckningarna få och starten sen.



**FIGUR 3.** Pärlugglans *Aegolius funereus* häckningsstart (datum för första ägget) 1977–1985. Uppgångsår ↗ (blå), nedgångsår ↘ (gul), bottenår ↓ (röd). — Start of breeding (date of first egg) in the Boreal Owl *Aegolius funereus*. Increase years ↗ (blue); decrease years ↘ (yellow); nadir years ↓ (red).



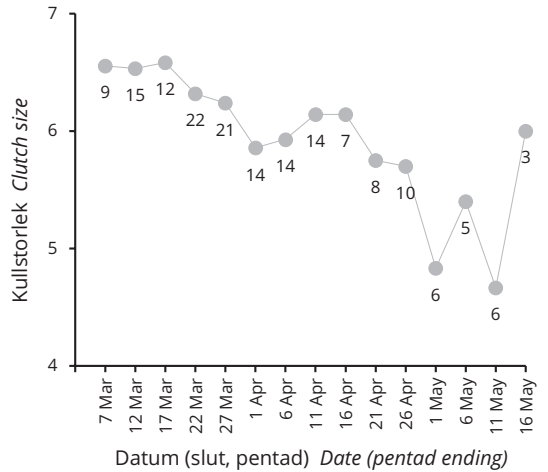
**FIGUR 4.** Pärugglans *Aegolius funereus* kullstorlek (n=208).  
— Clutch size of the Boreal Owl *Aegolius funereus* (n=208).

## KULLSTORLEK

Den vanligaste kullstorleken är sex ägg, som förekommer i en dryg tredjedel av alla kullar (figur 4). Därefter är sju ägg följt av fem ägg vanligast. Medelkullstorleken är  $6,02 \pm 1,18$  (intervall 3–9, n=208). Den minsta fullagda kullen, tre ägg, har noterats vid fyra tillfällen. Maximal kullstorlek, 9 ägg, har noterats vid tre tillfällen. Äggkullarna är störst under början av häckningssäsongen (figur 5). Fram till mitten av mars ligger kullstorleken på 6,5 ägg/kull. Därefter sjunker den långsamt och i slutet april sjunker medelvärde under fem.

## PÄRUGGLEUNGARNAS VIKTUTVECKLING

Viktutvecklingen visar upp till ca 20 dagars ålder en i det närmaste linjär uppgång (figur 6). Vid den tidpunkten har ungarna nått en vuxen fågels vikt och då planar kurvan ut. Det är ingen påtaglig skillnad i viktutveckling under uppgångs- och nedgångsår, men under bottenår ligger vikten lägre under ökningsfasen. Efter tjugodagars ålder utjämnas skillnaden. Det kan ha en naturlig förklaring. Vid tre veckors ålder slutar honan att vistas i boet. Rimligen behöver hanen då inte försörja henne längre utan ungarna får all föda han levererar. Det är även möjligt att honan bidrar med leveranser av föda till ungarna. Vid ungefär 4 veckors ålder lämnar ungarna boet med några dagars mellanrum. Till skillnad från många andra ugglors ungar är de flygkunniga redan när de lämnar boet.



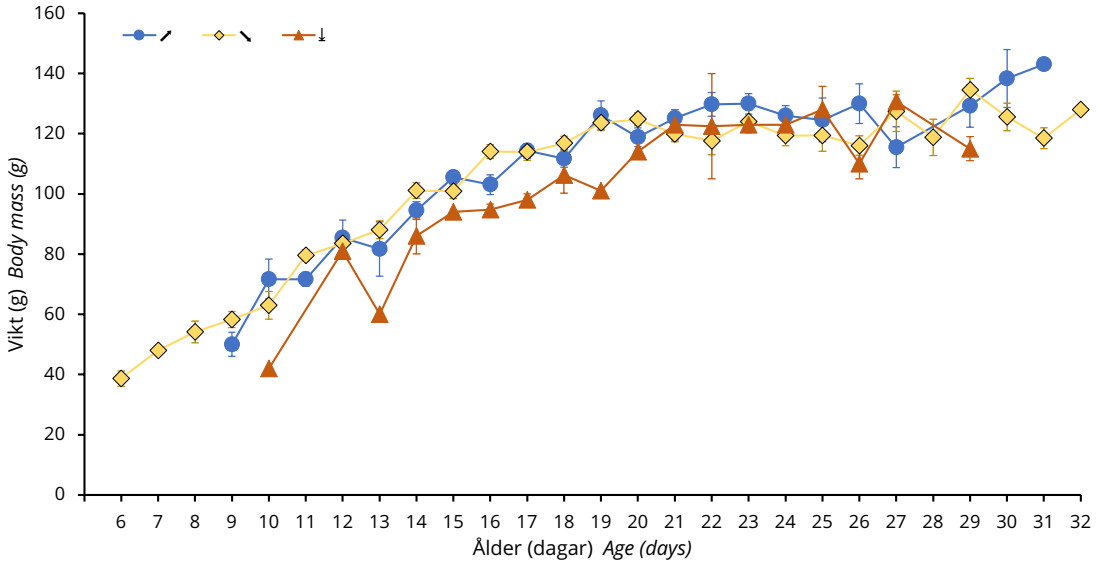
**FIGUR 5.** Pärugglans *Aegolius funereus* kullstorlek över häckningssäsongen (femdagsmedelvärde; n=166).  
— Clutch size of the Boreal Owl *Aegolius funereus* across the breeding season (five-day averages; n=166).

## HÄCKNINGSRAMGÅNG OCH SKILLNADER MELLAN HÄCKNINGSSÄSONGER

Häckningsframgången redovisas i tabell 2. I genomsnitt lämnar  $4,6 \pm 1,67$  ungar holken per lyckad häckning. Det innebär att i snitt 1,4 ungar försvinner på vägen från ägg till flygg unge. Rötäggsfrekvensen är relativt låg (0,3 ägg/kull, variationsvidd 0–3). Rötägg definieras som ägg som aldrig kläcks. Jag kan alltså inte säga om de är obefruktade eller om fostret dött av någon anledning. Dödligheten drabbar framför allt de yngre ungarna i kullen och av de ungar som dör gör 75% det under de första två veckorna. Dödligheten varierar mellan olika säsonger. I de flesta kullar dör ingen eller bara en unge. I ett mindre antal häckningar är dödligheten högre. Den mest sannolika orsaken är brist på föda, som i sin tur beror på sviktande smågnagarpopulationer eller bigyni.

Under bottenåren är det mycket få ugglor som häckar. Kullarna är små, men frekvensen lyckade häckningar och ungoöverlevnad är ordinär. Kullstorleken har anpassats efter rådande omständigheter redan under äggläggningen. Totalt kommer dock få ungar på vingarna, men det beror främst på att så få individer häckar.

Under uppgångsåren häckar sju gånger så många pärlugglor som under bottenåren, kullstorleken är 50% högre, frekvensen lyckade häckningar är hög och ungoöverlevnaden är ordinär. Sammantaget gör det här att uppgångsåren resulterar i flest flygga ungar (tabell 2). Under nedgångsåren häckar fler ugglor än



**FIGUR 6.** Ungarnas viktutveckling hos pärlugglan *Aegolius funereus* (medelvärde samt standardfel per dag; n=308). Uppgångsår ↗ (blå cirkel), nedgångsår ↘ (gul fyrkant), bottenår ↓ (röd triangel).  
 —Development of nestling body mass for the Boreal Owl *Aegolius funereus* (mean and standard error; n=308). Increase years ↗ (blue circle); decrease years ↘ (yellow diamond); nadir years ↓ (red triangle).

under uppgångsåren, men kullarna är något mindre och framför allt är frekvensen lyckade häckningar betydligt lägre. Även ungdödligheten är högre. Trots fler häckningar blir antalet flygga ungar färre än under uppgångsåren. Skillnaden är emellertid inte stor och utfallet kan bli ett helt annat om födotillgången står sig ytterligare några veckor under nedgångsåren.

Min tolkning av resultatet är att det är kopplad till födotillgången. Under bottenåren är tillgången på smågnagare låg och pärlugglan är delvis beroende av

andra, mer svår fångade byten. Då är det en fördel att häcka sent, då tillgången på t. ex. fåglar är bättre. Under uppgångsåren är födotillgången bättre men ligger inte på topp och när marken är snötäckt är tillgängligheten begränsad. Dessutom är pärlugglepopulationen låg eftersom få ungar kläcktes föregående säsong. Att många häckningar kommer igång sent kan bero på att födotillgången blir bättre efterhand, men också att det sker invandring av pärlugglor under våren. I en studie från Umeå kom man fram till att honor och hälften

**TABELL 2.** Häckningsframgång för pärluggla *Aegolius funereus* under olika typer av år: uppgångsår (1977, 1980, 1984); nedgångsår (1978, 1981, 1985); bottenår (1976, 1979, 1982, 1983).  
 — Breeding success for Boreal Owl *Aegolius funereus* across years categories: increase years (1977, 1980, 1984); decrease years (1978, 1981, 1985); nadir years (1976, 1979, 1982, 1983).

Antal Number	Uppgångsår Increase years	Nedgångsår Decrease years	Bottenår Nadir years	Alla år All years
Holkår Nest box years	563	611	718	1 892
Häckningar / 100 holkar Breedings / 100 nest boxes	18,7	28,4	2,6	16,5
Lyckade häckningar (%) Successful breedings (%)	76,7	49,0	55,0	59,0
Ägg / kull (n kullar) Eggs / clutch (n clutches)	6,5 (72)	5,8 (119)	4,2 (17)	6,0
Flygga ungar / lyckad häckning (n lyckade häckningar) Fledged young / successful breeding (n successful breedings)	5,3 (61)	4,1 (82)	3,2 (11)	4,6
Flygga ungar / 100 holkar Fledged young / 100 boxes	79,1	59,5	4,9	44,9



av hanar anlände till häckningsområdet efterhand under uppgångsåret (Carlsson 1991). Under nedgångsåret fanns hanar och troligen honorna på plats redan från början av säsongen. (Carlsson 1991). Slutligen är predationstrycket sannolikt lägre efter att det varit ont om smågnagare säsongen innan och mårdpopulationen gått ner. Under nedgångsåren är gnagarförekomsten vikande, men enligt min erfarenhet är gnagarna mer tillgängliga. I den här fasen ser man mer gnagarspår på snön under eftervintern och även gnagare som springer uppe på snön dagtid. Senare under våren blir det uppenbart att födotillgången är begränsad och ojämn.

### MISSLYCKANDEN

Av alla påbörjade häckningar i min undersökning ( $n=313$ ) resulterade 59% i åtminstone en flygg unge. Det betyder att så många som 41% av häckningarna misslyckades helt (figur 7). Övergivna häckningar (9%) påträffades ofta tidigt under ruvningen, kanske som ett resultat av brist på mat (som t.ex. kan bero på låg gnagartäthet eller bigyni; se nedan). Andelen övergivna häckningar är sannolikt något i underkant. Det kan inte uteslutas att en övergiven häckning sedermera drabbas av predation och blivit bokförd som sådan.

Sammanlagt 30% (95% konfidensintervall 25–35%) av alla häckningar har förstörts pga. predation (24% under äggfasen och 6% under ungfasen). Det ligger lägre än i Soneruds undersökning (1985), som redovisar en predationsfrekvens på 48% baserat på 13 års studier i sydöstra Norge. Mina siffror är dock avsevärt högre än i Korpimäki & Hakkarainen (2012), som uppger en

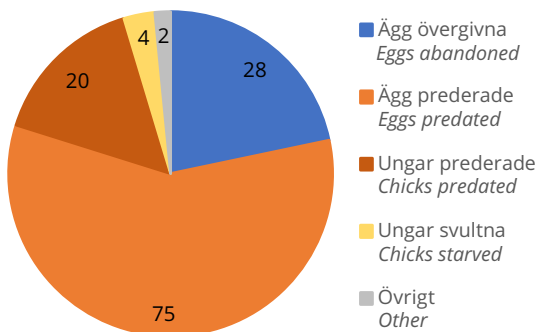
predationsfrekvens på 5–15% för nordeuropeiska undersökningar. Enligt Korpimäki & Hakkarainen (2012) är mården troligen den viktigaste predatorn på häckande pärlugglor. I den norska studien bedömdes att mården låg bakom 70–100% av predationsfallen (Sonerud 1985). Det stämmer också med mina iakttagelser även om jag aldrig bevittnat predation. Däremot brukar jag se hår i kanten av hålet när häckningen blivit plundrad. Mården gör hål på äggets ovansida och slickar ur innehållet. Ibland återstår endast äggskal i eller utanför holken. I något enstaka fall har jag misstänkt att en knipa trängt ut pärlugglan, men det verkar mycket ovanligt att de lyckas med det. Ekorre, en annan tänkbar predator, har jag inte misstänkt i något fall, men sådana anges som möjliga ugglepredatorer i Nordamerika (Korpimäki & Hakkarainen, 2012).

Frekvensen predation varierar i olika delar av undersökningsområdet. I vissa områden kan den närma sig 100%. Det är mycket som tyder på att pärlugglan inte har något effektivt sätt att freda sig mot en predator som mården. I ett fall har jag haft anledning att misstänka att även den ruvande honan strukit med, eftersom fjädrar från en vuxen fågel hittades i holken. Det är närmast förvånande att det inte sker oftare eftersom ruvande pärlugglor ofta trycker så hårt att man kan lyfta dem av boet. Korpimäki & Hakkarainen (2012) gör samma reflektion. I sitt betydligt större material från Finland har de bara påvisat två fall där den ruvande honan tagits av mården. Vanan att hoppa upp i hålet när man skrapar på stammen synes vara en anpassning till hotet från mården. Jag har flera gånger noterat att en pärluggla som hoppat upp i hålet när jag skrapat på stammen, hoppat ner igen efter en liten stund. Sedan har det inte gått att få upp henne igen, vare sig med skrapningar eller bankningar på stammen.

I två fall (0,6%) har häckningar spolieerats genom avverkning i direkt anslutning till holken. I ett av de fallen sågades boträdet med holken ned under pågående ruvning.

### FÖDOVAL

Till dags dato har 30 bobalar med tillsammans 3892 bytesdjur analyserats. I det materialet ingår även en del bobalar från häckningar på andra platser i Mellannorrland. Tretton av dem har analyserats av Bent Christensen som del i en uppsats vid Mittuniversitetet (Christensen 1986). I två tredjedelar av bobalarna utgör skogssork *Myodes glareolus* och åkersork *Microtus agrestis* 80–90% av bytesdjuren. Enstaka individer av husmus



**FIGUR 7.** Fördelning av orsaker till misslyckade häckningar hos pärlugglan *Aegolius funereus* (antal i diagrammet).  
— Distribution of reasons for failed breeding in the Boreal Owl *Aegolius funereus* (numbers within slices).

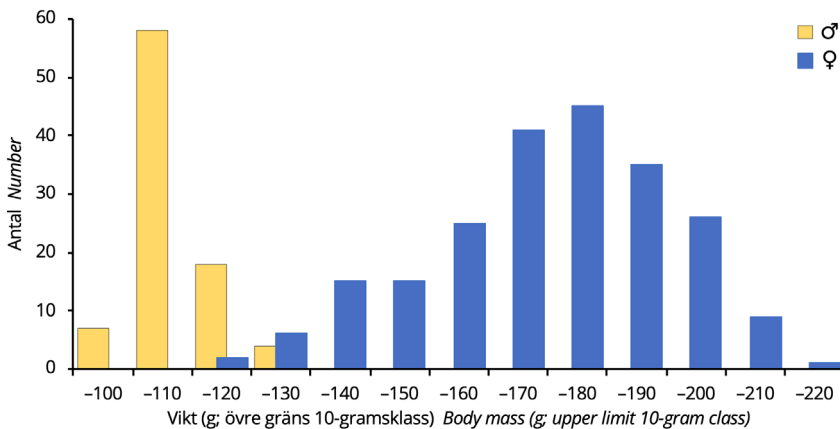
*Mus musculus*, mellansork *Alexandromys oeconomicus* och vattensork *Arvicola amphibius* har noterats. I en häckning utanför Sollefteå 2011, utgjordes 65% av bytesdjuren av skogslämmel *Myopus schisticolor* (personlig observation). I medeltal utgör smågnagarna 87% av samtliga bytesdjur. Proportionen skogssork/åkersork varierar och preliminära analyser pekar på att åkersork dominerar i odlingslandskapet, medan skogssork är vanligare i rena skogsbiotoper. Särskilt intressant har det varit att titta på bytesvalet under bottenåren i gnagarcykeln. Har de pärlugglor som häckar då hittat en "hotspot" för gnagare? Så tycks inte vara fallet. Tre bobalar från bottenåren 1979 och 1982 har analyserats. I dem utgjorde smågnagarna 10, 34 respektive 9% av samtliga bytesdjur. Bytesdjur, förutom smågnagare, har i de fallen varit näbbmöss (*Soricidae*) och olika mindre tättingar (*Passeriformes*) upp till traststorlek. Det behöver inte betyda att häckningen misslyckas. I en holkhäckning utanför Gävle 1965 fick en pärluggla ut fyra ungar, uppfödda på 69% näbbmöss, 25% åker- /skogssork och 6% fåglar (personlig observation).

## POLYGYN

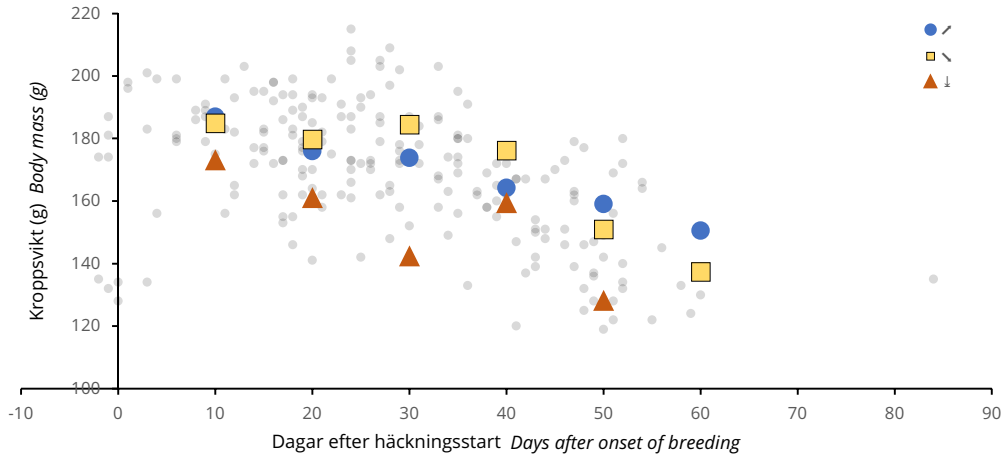
Polygyni, alltså att en hane håller sig med två (eller fler) honor, är inte ovanligt. En svensk studie från Västerbotten (Carlsson m. fl. 1987) visade att 9 respektive 14% av hanarna var polygama under två olika år (1982 och 1984). När jag startade mitt holkprojekt 1976 kände jag inte till det. Den första litteraturuppgiften om bigyni kom ungefär då (Altmüller & Kondratsky 1976). 1974 häckade

pärluggla i en asp på den gård där jag bodde. Jag hade god utsikt över boträdet från köksfönstret. Jag noterade tidigt, när ungarna var små, att hanen aldrig kom med byte. Honan satt långa stunder i hålet och man fick intrycket att hon väntade på hanen. Men han kom inte och så småningom gav hon sig iväg och kom tillbaka med en sork efter några minuter. Det var gott om sork det året. Så småningom kom fem av sex ungar på vingarna, trots att jag aldrig såg hanen under botiden. Jag tycket det hela var såpass märkligt att jag publicerade det som en notis i Vår Fågelvärld (Holmberg 1980) och jag ansåg det troligt att hanen omkommit av någon anledning. Så här efteråt anser jag det mer troligt att det var ett fall av polygyni. Samtidigt visar det att honan kan bidra till ungaras försörjning vid behov.

Bigyni har jag konstaterat i fem fall i min undersökning genom att samma hane fångats vid olika häckningar under samma säsong. Tidsskillnaden mellan bigynihäckningar har varit 11–23 dagar, utom i ett fall där det inte var någon tidsskillnad alls. Den tidsmässigt senare häckningen, alltså andrabona, producerar färre ungar (medelminskning: 1,3 ungar, intervall 0–2) än den tidiga häckningen. I studien från Västerbotten (Carlsson m. fl. 1987) kunde man visa att bigyna hanar får sammanlagt fler flygga ungar än monogama. Andrahonorna (den tidsmässigt senare häckningen) får färre ungar än den primära honan och även färre än honor med monogama hanar. Att hanen tjänar på detta synes alltså klarlagt. Om den sekundära honan blir bedragen av hanen eller väljer det som det minst dåliga alternativet är fortfarande föremål för diskussion.



**FIGUR 8.** Pärlugglans *Aegolius funereus* kroppsvikt hos hanar ( $n=87$ ; gula staplar) och honor ( $n=220$ ; blå). —Body mass of male ( $n=87$ ; yellow bars) and female ( $n=220$ ; blue) Boreal Owls *Aegolius funereus*.



**FIGUR 9.** Viktutveckling (tiodagarsmedel) under häckningsperioden för honor av pärluggla *Aegolius funereus* under uppgångsår ↗ (blå cirkel), nedgångsår ↘ (gul fyrkant), och bottenår ↓ (röd triangel). Individuella vikter (oavsett årskategori) visas som små grå cirklar ( $n=211$ ).  
 —Development of body mass (ten-day averages) across the breeding period for Boreal Owl *Aegolius funereus* females during increase years ↗ (blue circle); decrease years ↘ (yellow diamond); and nadir years ↓ (red triangle). Individual body mass records (irrespective of year category) are displayed as small grey circles ( $n=308$ ).

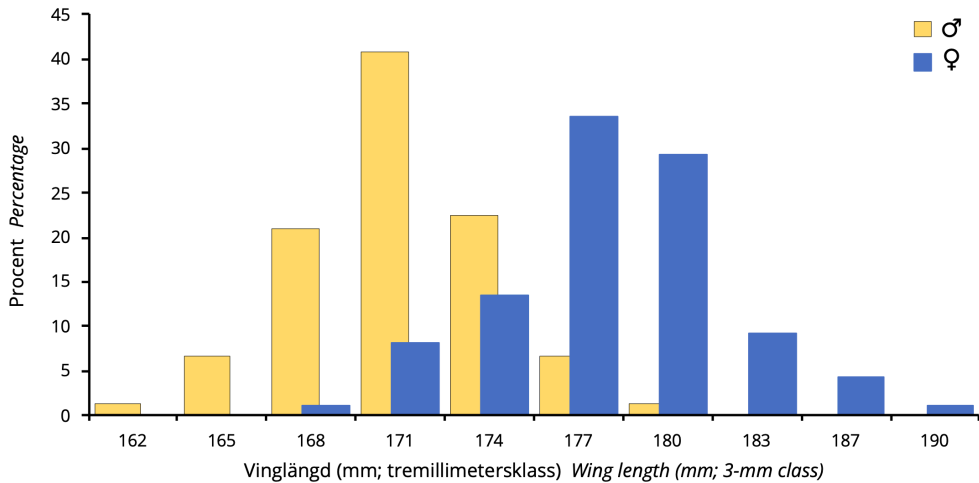
## STORLEKSSKILLNADER MELLAN HANAR OCH HONOR

Som hos andra ugglor och rovfåglar är pärlugglehanon större än hanen. Skillnaden i vikt är avsevärd i den häckande populationen (figur 8). Honan i min population vägde drygt 50% mer (medel  $170 \pm 20,2$  g;  $n=211$ ) än hanen ( $108 \pm 5,8$  g;  $n=87$ ). Honan vägde mest i början av häckningen, i medeltal 182 g från dag 1–14 under häckningen (intervall 134–203 g,  $n=29$ ). I slutet av ungarnas botid, dag 44–60, vägde hon i medeltal 148 g (intervall 119–180 g,  $n=40$ ; figur 9). Den stora viktskillnaden mellan könen under häckningen hade alltså minskat betydligt redan i slutet av ungarnas botid. Det är svårt att få fram uppgifter om viktskillnad utanför häckningstiden då det inte finns något enkelt sätt att skilja på könen. Jag har bara hittat en studie som ger ett svar på den frågan. Tim Hipkiss (2002) fångade 135 flyttande pärlugglor vid Bottenvikskusten under hösten och de könsbestämde med DNA-analys. De 78 honorna som ingick i materialet vägde i medeltal 125,9 g. Vikten hade sålunda sjunkit ytterligare och skillnaden gentemot hanarna var i det här skedet ungefär vad kan förvänta sig utifrån den vinglängdskillnad som föreligger. Hanarna i Hipkiss material vägde 120,9 g ( $\pm 12,1$ ). De vägde alltså 12,9 g mer än mina pärlugglehanor och spridningen var betydligt större. Vingen var något längre (172,5 mm jämfört med 170,8 mm).

I mitt material är hanens vinge 7 mm (4%) kortare än honans (medelvärde 170,8 respektive 177,7 mm; figur 10). Det är ungefär samma skillnad som hos dagrovfåglar som lever på däggdjur. Newton (1979) diskuterar detta utförligt och konstaterar att graden av könsdimorfism hos dagrovfåglar (och ugglor) främst är kopplad till bytesval. Den är mest uttalad hos rovfåglar som lever på andra fåglar och minskar gradvis med mindre rörliga byten ner till rovfåglar som är asätare, t. ex. gamar där det inte föreligger någon könsdimorfism överhuvudtaget.

Jag föreslår att detta visar att den största delen av viktskillnaden mellan pärlugglekönet är kopplad till häckningscykeln och de diametralt olika roller som hanen och honan har då. Hanen står för att skaffa föda under hela häckningstiden, från förberedelserna till äggläggning tills ungarna är självständiga nästan tre månader senare. Förutom ungarna försörjer han även honan under del av den här tiden. Han behöver vara snabb och rörlig och bär därför inte på extra vikt. Det kan kanske förklara varför också variationerna är små både i vikt och vinglängd hos hanen.

Honan uppehåller sig nästan oavbrutet i bohålan från ungefär en vecka innan äggläggning tills ungarna är tre veckor gamla (egna observationer och Korpimäki & Hakkarainen 2012). Hennes uppgift är att ruva, värma ungarna och stycka födan som hanen levererar. Hon lämnar boet endast korta stunder. Födottillgången kan



**FIGUR 10.** Vinglängd för hanar (gul; n=76) och honor (blå; n=185) av pärluggla *Aegolius funereus*, fördelat över tremillimetersklasser (högsta värde visas).

— Wing length for Boreal Owl *Aegolius funereus* males (yellow; n=76) and females (blue; n=185), distributed across three-millimeter categories (highest value displayed).

variera under häckningstiden, både som en långsiktig trend och mellan dagar på grund av väderförhållanden. Min uppfattning är att honan behöver en buffert för att kunna möta svängningar i födotillgången. Denna uppfattning, som ibland kallas svälthypotesen ("starvation hypothesis") har också framförts av andra forskare (Korpimäki 1986). Mot slutet av ungarnas botid är inte behovet att värma ungarna så stort och samtidigt kan ungarna själva hantera bytet. Det börjar också bli ont om utrymme när ungarna tillväxer. När honan inte behövs i boet längre måste hon skaffa mat på egen hand och gör sig då av med övervikten som är ett hinder när hon ska försörja sig på egen hand. Alternativt kan viktnedgången bero på att honans energiförbrukning ökar när hon själv måste jaga sin föda. Studier har visat att hon ofta lämnar kullen i den här fasen, och eventuellt startar en ny häckning på en helt annan plats (Eldegard & Sonerud 2009, Korpimäki & Hakkarainen 2012).

### PÄRLUGGLANS DILEMMA: ATT FLYTTA ELLER STANNA KVAR – RESULTATET AV FÅNGST OCH RINGMÄRKNING

Totalt har 1 091 pärlugglor ringmärkts inom projektet. Majoriteten (813) utgörs av boungar. Därutöver har 201 häckande honor, 74 hanar och tre vuxna individer med okänt kön märkts. Fyra häckande honor märkta på

andra platser har kontrollerats (en från Västerbotten, en från Finland och två från Hälsingland). Återfångster och avstånd mellan ringmärknings- och fångstplatser redovisas i tabell 3. Som återfångster räknas här bara sådana som skett under olika säsonger. En säsong räknas från 1 december till 15 september. Nästan alla fåglar har fångats under själva häckningen (mars till augusti) men i tre fall av återfångster har fågeln märkts under december till januari och i ett fall 15 september.

Av de 207 fångade häckande honorna i min undersökning har endast 5% återfångats i mitt undersökningsområde. Av de fångade hanarna har 19% (18 av 93 fångster) varit återfångster. Detta tolkar jag som att hanar är mer stationära än honorna. Det är emellertid anmärkningsvärt att de hanar och honor som återfångats i området rört sig ungefär samma sträcka: medelavståndet mellan fångst- och återfångstplatserna är 0,6 respektive 1 km. Ännu mer anmärkningsvärt är att de sju lokala återfynden av honor (dvs. återfynd inom 6 km från fångstplatsen) har visat att fyra stannat under eller över ett bottenår. De honor som inte återfångades lokalt hade emigrerat 340–470 km, två till Finland och en till Norge. De två finska kontrollerades häckande, en av dem häckade dessutom ytterligare en gång i Finland, 150 km från den första häckningen två år senare. När det gäller hanarna kontrollerade jag i sammanlagt 12

**TABELL 3.** Fångster och återfångster av pärluggla *Aegolius funereus*. I "fångster" ingår även fåglar märkta innan projektets start. ÅF=återfångst. — Captures and recaptures of Boreal Owl *Aegolius funereus*. Birds ringed prior to the project start are included in "captures." ÅF=recapture.

	År i cykeln Year in the cycle				% återfångster % recaptures
	Uppgångsår Increase years	Nedgångsår Decrease years	Bottenår Nadir years	Alla år All years	
Antal häckningar <i>N breedings</i>	113	180	20	313	
Fångade honor <i>Captured females</i>	64	124	19	207	4,8
ÅF 0–6 km (median 1 km)	4	3	0	7	
ÅF >6 km (median 437 km)	1	2	0	3	
Fångade hanar <i>Captured males</i>	47	37	9	93	19,4
ÅF 0–2 km (median 0,7 km)	8	4	3	15	
ÅF >2 km (median 350 km)	1	2	0	3	
Märkta boungar <i>Ringed nestlings</i>	351	395	35	781	1,7
ÅF 5–100 km (median 23 km)	7	0	0	7	
ÅF >100 km (median 350 km)	2	4	0	6	

fall hanen under ett efterföljande år. I tre fall häckade han i samma holk. I de övriga nio fallen häckade han 0,5–2 km från föregående häckningsplats. Det mest intressanta när det gäller hanar är dock de tre fall där vuxna hanar bevisligen emigrerat. En hane märkt som häckande i juni 1981 kontrollerades i Valsörarna 300 km åt NO på finska sidan av Bottenhavet i september 1982. En hane märkt på nyårsafton 1984 i en holkfälla hittades död i Säter i Dalarna april 1986 (könet bekräftat av SVA). En hane märkt i holkfälla januari 1981 kontrollerades som häckande hane i Finland i maj 1985.

Av de 813 ringmärkta ungarna har 14 (1,7%) senare återfunnits. Sex av dem har märkts under uppgångsåren 1980 (5) eller 1977 (1) och återfunnits under säsongen efter. De har alla återfunnits inom 33 km från märkplatsen. Att återfångsterna av fåglar som märkts som boungar skulle vara lägre än för vuxna fåglar var väntat, eftersom man kan räkna med en betydande dödlighet under närmaste tiden efter att ungarna lämnat boet. Dessutom verkar det som om de sprider sig mer. De som sedermera häckade inom området (4 hanar och 3 honor, som alla märktes under uppgångsåret 1980) har rört sig betydligt längre än de vuxna fåglarna (5–26 km). Medianvärdet för spridningen var 23 km och det fanns ingen tydlig skillnad mellan könen. Materialet är visserligen litet, men det är nästan ingen överlappning alls mellan ungfåglar och

vuxna fåglar. Slutsatsen är att de ungfåglar som stannar i området rör sig en längre sträcka än de vuxna fåglarna till nästkommande häckningssäsong. Av de 312 ungar som märktes nedgångsåret 1981 återfanns sedermera fyra individer. De hade alla emigrerat (>300 km).

Sammanfattningsvis visar resultatet av min pärlugglefångst att hanar är mer stationära än honor men att det handlar om en gradvis skillnad. Båda könen kan vara antingen stationära eller emigrera, men de gör det i olika utsträckning. Även i detta lilla material finns flera exempel på honor som stannat kvar över ett bottenår och hanar som emigrerat flera hundra kilometer. Ungar stannar kvar till följande säsong om förutsättningarna för häckning är goda, om inte emigrerar de. Resultatet stämmer överens med en studie av köns- och åldersfördelning hos pärlugglor som flyttade över Bottenhavet under hösten 1999: "...we infer that adult males as well as females are nomadic to some extent, and that the difference between the sexes in migratory habits is not as clear as previously thought." (Hipkiss m. fl. 2002).

Arne Lundberg (1979) lanserade en teori att hanar är stationära och honor nomadiska. Mina resultat stödjer snarare slutsatsen som Hipkiss m. fl. (2002) drar om att det är mer en gradskillnad än en absolut skillnad mellan könen. Den distinktionen är viktigt, eftersom förmåga till flexibilitet kan vara avgörande för överlevnad i en värld i förändring.

## FRAMTIDEN

Den pågående klimatförändringen innebär att det blir generellt varmare i Skandinavien. Norrland kan få ett klimat som Skåne har idag (Naturvårdsverket 2020). Särskilt vintrarna blir kortare och snötäcket ligger inte lika länge (Sveriges Meteorologiska och Hydrologiska Institut 2021). Det får konsekvenser för smågnagarna och man kan förvänta sig fler perioder när de cykliska svängningarna i gnagarpopulationerna minskar eller upphör. Det innebär andra villkor även för pärlugglorna. Pärlugglor finns även i Mellaneuropa, där situationen redan idag är sådan att variationerna i gnagartillgång inte är lika stora som här. I en studie från Tyskland (Schwerdtfeger 1984) konstaterar författaren att födotillgången styr rörligheten hos pärlugglorna. I praktiken torde skillnader mellan kontinentens och norra Europas pärlugglor inte vara så stora.

Andra hot är populationsökning av kattugglan *Strix aluco*, en födokonkurrent till pärlugglan (Korpimäki & Hakkarainen 2012), men även en predator på pärluggla (Mikkola 1983). Minskad förekomst av spillkråka *Dryocopus martius* innebär färre boplatser. Holk uppsättning i stor skala kan motverka det, men då vore det även önskvärt med skydd mot mårdpredation. Det är ganska komplicerat att konstruera en mårdsäker pärluggleholk, även om några olika modeller finns beskrivna i Korpimäki & Hakkarainen (2012).

## Tack

BirdLife Sveriges forskningsfonder bidrog generöst med resebidrag under projektets gång. Tyvärr är mycket bilkörning nödvändig. Ett stort tack till Birger Hörnfeldt, som läst genom en tidigare version av manuskriptet och kommit med värdefulla synpunkter. Vi hade också många inspirerande samtal under projektets gång. Tack också till Andreas Nord på Ornis Svecica redaktion och de två oberoende referenterna Johan Nilsson och Andreas Lindén för stöttning och förbättringsförslag under arbetet med manuskriptet. Under projektiden pågick flera holkprojekt för pärluggla i landet och vi pärluggleintresserade hade många intressanta diskussioner i pauser och under måltider på olika ringmärkarmöten. Särskilt minns jag Per Aspenberg (Gävle), Sune Östlund (Sandviken) och Sören Larsson (Surahammar). Men vi var många fler och vi gav till och med ut en liten periodisk skrift om våra pärluggleprojekt. Tack alla ni för stimulerande samtal!

## Referenser

- Carlsson B-G. 1991. Recruitment of mates and deceptive behaviour by male Tengmalm's owls. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 28: 321-328. <https://doi.org/10.1007/BF00164381>
- Carlsson B-G, Hörnfeldt B & Löfgren O. 1987. Bigyny in Tengmalm's Owl *Aegolius funereus*: effect of mating strategy on breeding success. *Ornis Scandinavica* 18: 237-243. <https://doi.org/10.2307/3676890>
- Carlsson B-G & Hörnfeldt B. 1994. Determination of Nestling Age and Laying Date in Tengmalm's Owl: Use of Wing Length and Body Mass. *Condor* 96: 555-559. <https://doi.org/10.2307/1369336>
- Christensen B. 1986. Et sammenlignende studie av pärlugglens (*Aegolius funereus*) och högeuglens (*Surnia ulula*) föde i Jämtland, Sverige. Mitthögskolan Östersund.
- Eldegard K & Sonerud GA. 2009. Female offspring desertion and male-only care increases with natural and experimental increase in food abundance. *Proceedings of the Royal Society B* 276: 1713-1721. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1775>
- Hipkiss T. 2002. Sexual size dimorphism in Tengmalm's owl (*Aegolius funereus*) on autumn migration. *Journal of Zoology* 257: 281-285. <https://doi.org/10.1017/S0952836902000870>
- Hipkiss T, Hörnfeldt B, Lundmark Å, Norbäck M & Ellegren H. 2002. Sex Ratio and Age Structure of Nomadic Tengmalm's Owls: A Molecular Approach. *Journal of Avian Biology* 33: 107-110. <https://doi.org/10.1034/j.1600-048X.2002.330118.x>
- Holmberg T. 1980. Polygyny in Tengmalm's Owl *Aegolius funereus*. *Vår Fågelvärld* 39: 405.
- Holmberg T. 1982. Om pärlugglans ekologi. *Vår Fågelvärld* 41: 265.
- Hörnfeldt B. & Eklund U. 1990. The effect on food on laying date and clutch size in Tengmalm's owl. *Ibis* 132: 395-406. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1990.tb01058.x>
- Hörnfeldt B, Hipkiss T & Eklund U. 2005. Fading out of vole and predator cycles? *Proceedings of the Royal Society B* 272: 2045-2049. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3141>
- Kondratzki B & Altmüller R. 1976. Bigynie beim Rauhfußkauz (*Aegolius funereus*). *Vogelwelt* 97: 146-149.
- Korpimäki E. 1986. Reversed size dimorphism in birds of prey, especially in Tengmalm's Owl *Aegolius funereus*: a test of the "starvation hypothesis". *Ornis Scandinavica* 17: 326-332. <https://doi.org/10.2307/3676820>
- Korpimäki E & Hakkarainen H. 2012. *The Boreal Owl: Ecology, Behaviour and Conservation of a Forest-Dwelling Predator*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lundberg A. 1979. Residence, migration and a compromise; adaptations to nest-site scarcity and food specialization in three Fennoscandian owl species. *Oecologia* 41:273-281
- Löfgren O, Hörnfeldt B & Carlsson B-G. 1986. Site tenacity and nomadism in Tengmalm's Owl (*Aegolius funereus*) in relation to cyclic food production. *Oecologia* 69: 32-326. <https://doi.org/10.1007/BF00377051>
- Magnusson M, Hörnfeldt B & Ecke F. 2015. Evidence for different drivers behind long-term decline and depression of density in cyclic voles. *Population Ecology* 57: 569-580. <https://doi.org/10.1007/s10144-015-0512-3>
- Mikkola H. Owls of Europe. 1983. T & AD Poyser, Calton. P 281.
- Newton I. 1979. *Population Ecology of Raptors*. T & AD Poyser, Berkhamstead.
- Naturvårdsverket 2020. Klimatfakta: Klimatet i framtiden: Effekter i Sverige. <https://www.naturvardsverket.se/ammesomraden/klimatfakta/klimatet-i-framtiden/effekter-i-sverige/>
- Ottosson U, Ottvall R, Elmberg J, Green M, Gustafsson R, Haas F, Holmqvist N, Lindström Å, Nilsson L, Svensson M, Svensson S &



- Tjernberg M. 2012. Fågla i Sverige – antal och förekomst. Sveriges Ornitologiska Förening, Halmstad.
- Schwerdtfeger O. 1984. Verhalten und Populationsdynamik des Rauhfußkauzes (*Aegolius funereus*). *Vogelwarte* 32: 183–200.
- Sonerud GA. 1985. Nest hole shift in Tengmalm's Owl *Aegolius funereus* as defence against nest predation involving long-term memory in the predator. *Journal of Animal Ecology* 54: 179–192. <https://doi.org/10.2307/4629>
- Sonerud GA. 1985. Risk of Nest Predation in Three Species of Hole Nesting Owls: Influence on Choice of Nesting Habitat and Incubation Behaviour. *Ornis Scandinavica* 16: 261–269. <https://doi.org/10.2307/3676689>
- Sveriges Meteorologiska och Hydrologiska Institut. 2021. Sveriges Klimat 2021. <https://www.smhi.se/kunskapsbanken/klimat/sveriges-klimat>

## English summary

Boreal Owl (or Tengmalm's Owl; *Aegolius funereus*) is a small (males: 90–120 g; females: 130–200 g) forest owl breeding across the northern hemisphere taiga. It is the most numerous of Swedish owls, with populations estimates of 32,000 pairs. It is a cavity-nesting species and readily accepts nest boxes. I studied a nest box population of Boreal Owls for ten years (1976–1985) in the province of Jämtland, central Sweden (63.27°N, 14.05°E). Around 200 boxes were used during the project period. The mean occupation rate was 16% and the range 0 to 54%.

The breeding season lasted from the end of February (first egg laid) to end of August (last nestling left nest). Most breeding attempts were initiated (date of the first egg) between the end of March to the middle of April (median 1 April). Mean brood size was 6.0 eggs  $\pm$  1.18, and the mean number of fledglings was 4.6  $\pm$  1.67 per successful breeding (41% of all initiated breeding attempts failed). The most prevalent causes of breeding failure were either predation by Pine Martens *Martes martes* or desertion of broods during the incubation period for unknown reasons (probably lack of food). Breeding density varied depending on year and study site. The highest density recorded was 0.9 breedings per km<sup>2</sup>, in a habitat comprising mixed forest and arable land. In uniform coniferous forest, breeding density was considerably lower, roughly only 10% of the highest densities.

During egg-laying and incubation the female was 50% heavier than the male, partly because of her somewhat larger structural size, but predominantly because

females temporarily put on weight in the early stages of breeding to withstand periods of starvation. The male provided food for both female and nestlings during the breeding period. Small rodents constituted the majority of all food items (87%), of which almost all were field *Microtus agrestis* and bank voles *Myodes glareolus*. The remaining 13% were shrews (Soricidae) and small birds. According to several other studies, breeding success is closely related to prey animal population cycles with a periodicity of 3–4 years. My investigation showed a cycle where breeding was frequent and successful for two years (1977–1978, 1980–1981 and 1984–1985), followed by one or two years (1976, 1979 and 1982–1983) with low breeding frequency and success. Ringing of nestlings and adults revealed that juveniles stayed in the area in years with good or increasing prey availability. When prey availability was declining, they emigrated out of the natal area, with several ringing recoveries more than 400 km away. Adult females were nomadic in several cases, but some stayed in the area for several years. Of more than 200 ringed females, only 5% were recovered in the following season. Most males seemed to be resident, but they often changed breeding site within the area. Male recovery rate was 19%, although the number of ringed was only one third of the number of ringed females. Some males emigrated, with ringing recoveries ranging 330 to 436 km from the breeding area. Five cases of male bigyny were recorded by ringing and subsequent recovery during the study period.



Ornis Svecica (ISSN 2003-2633) is an open access, peer-reviewed scientific journal published in English and Swedish by BirdLife Sweden. It covers all aspects of ornithology, and welcomes contributions from scientists as well as non-professional ornithologists. Accepted articles are published at no charge to the authors. Read papers or make a submission at [os.birdlife.se](https://os.birdlife.se).

Ornis Svecica (ISSN 2003-2633) är en fritt tillgänglig granskad vetenskaplig tidskrift som ges ut på svenska och engelska av BirdLife Sverige. Den täcker ornitologins alla områden och välkomnar bidrag från såväl forskare som icke-professionella ornitologer. Accepterade uppsatser publiceras utan kostnad för författarna. Läs uppsatser eller skicka in ditt bidrag på [os.birdlife.se](https://os.birdlife.se).