



# ORNIS SVECICA

**Vol 1 No 1 1991**

Swedish Ornithological Society



# ORNIS SVECICA

ORNIS SVECICA utges av Sveriges Ornitologiska Förening. Tidskriftens mål och inriktning är att skapa ett forum för primära forskningsrapporter, idéutbyte, debatt och brev rörande Sveriges fågelfauna och svensk ornitologi. Bidrag som inte baserar sig på svenskt material kan publiceras om de eljest är viktiga ur ett svenskt perspektiv. Rapporter från ornitologins alla områden beaktas. Vi vill särskilt uppmuntra icke professionella ornitologer att sända in sina resultat och idéer men välkomnar givetvis bidrag från professionella forskare. Språket är svenska eller engelska med en utförlig sammanfattning på det andra språket.

*ORNIS SVECICA is issued by the Swedish Ornithological Society. The aims and scope of the journal are to provide a forum for original research reports, communications, debate and letters concerning the Swedish bird fauna and Swedish ornithology. Contributions based on material that does not originate in Sweden may be published if they otherwise are of particular interest from a Swedish perspective. Reports from all fields of ornithology will be considered. We particularly encourage nonprofessional ornithologists to submit their results and ideas but welcome of course submissions from professional scientists. The language will be English or Swedish with a comprehensive summary in the other language.*

## Redaktion Editorial office

<b>Samordnande redaktör</b> <i>Co-ordinating editor</i>	Sören Svensson Ekologiska inst. Ekologihuset 223 62 Lund
<b>Redaktörer</b> <i>Editors</i>	Staffan Bensch Mats Grahn Dennis Hasselquist Anders Hedenström Noël Holmgren Hans Källander Åke Lindström Jan-Åke Nilsson Roland Sandberg Henrik Smith Susanne Åkesson
Adresser samma som till samordnande redaktören <i>Addresses the same as to the co-ordinating editor</i>	

## Korrespondens Correspondence

Manuskript skall första gången sändas till den samordnande redaktören. Varje bidrag tilldelas en av redaktörerna. Utomstående bedömare kommer att utnyttjas när det behövs. Redaktören bestämmer om och i vilken form bidraget skall accepteras. Under denna process korresponderar författaren med redaktören.

*Manuscripts should when first submitted be sent to the co-ordinating editor. Each contribution will be given to one of the editors. External reviewers will be used if necessary. The editor decides whether and in what form to accept the paper. During this process the author(s) will correspond directly with the editor.*

## Prenumeration Subscription

ORNIS SVECICA distribueras 1991 gratis till alla medlemmar. Medlemskap 1991 kostar 170 SEK, varvid man också erhåller tidskriften Vår Fågelvärld. Separat prenumeration på ORNIS SVECICA kostar 100 SEK (2 häften).

*ORNIS SVECICA will be distributed free of charge to all members in 1991. Members will also receive the other journal of the Society, Vår Fågelvärld. Membership for 1991 costs 170 SEK. Separate subscription to ORNIS SVECICA costs 100 SEK in 1991 (2 issues).*

Betala till postgiro 199499-5, Sveriges Ornitologiska Förening. Ange noga vad betalningen avser. Glöm inte namn och adress!

*Pay to Swedish Postal Giro Account 199499-5, Swedish Ornithological Society, Stockholm or by bank cheque (no personal cheques). Indicate carefully what you are paying for and don't forget to include your name and address!*

## Adresser Addresses

Föreningens kontor *Office of the Society*: Sveriges Ornitologiska Förening, Box 14219, S-104 40 Stockholm.  
Vår Fågelvärlds redaktion *Editor of Vår Fågelvärld*: Anders Wirdheim, Genvägen 4, S-302 40 Halmstad.  
Ornis Svecicas redaktion *Editors of Ornis Svecica*: Sören Svensson, Ekologihuset, S-223 62 Lund.



## Välkommen till Ornis Svecica!

Att starta en ny vetenskaplig ornitologisk tidskrift kan vara ett vågspel. Det finns redan en uppsjö av sådana, från små, opretentiösa tidskrifter utgivna av regionala och lokala fågelföreningar där det bara undantagsvis förekommer bidrag av i sann mening vetenskaplig karaktär till de stora internationella drakarna där de yppersta karriärproffsen kämpar om utrymmet. Ett stort antal tidskrifter ligger i mellanskiktet och har dessutom ofta mer eller mindre nationell framtong. Dit hör inom vårt område Ornis Fennica, den norska Cinclus och Dansk ornithologisk forenings tidsskrift. Längre bort har vi exempelvis Limosa från Holland, Vogelwarte från Tyskland och Bird Study från England. I Sverige har vi saknat en nationell vetenskaplig tidskrift. Vår Fågelvärld har bara delvis kunnat fylla uppgiften, eftersom den varit svenskspråkig. Forskningen karaktäriseras ju nämligen av att den är internationell och därför bör resultaten publiceras på ett internationellt gångbart språk även om vi i Ornis Svecica naturligtvis behåller svenskan fast vi då förser uppsatsen med en utförlig engelsk sammanfattning. I

och med att Vår Fågelvärld numera omvandlats till en mera populär tidskrift har möjligheterna att där publicera vetenskapliga rapporter minskat ytterligare. Ornis Scandinavica var vid starten tänkt att bli en vetenskaplig tidskrift som främst tillgodosåg publiceringsbehovet för nordiska forskare, inklusive avancerade amatörer. Den har emellertid utvecklats till ett av de främsta internationella organen.

Det finns därför en tydlig nisch för Ornis Svecica. Den skall suga upp de bidrag som produceras av alla våra framstående amatörforskare inte minst inom regionala föreningar och fågelstationer. Men den skall också vara ett konkurrenskraftigt forum för doktorander och yrkesforskare vid universiteten. Den skall självklart främst ägna sig åt den svenska fågelfaunan och ornitologin men skall heller inte vara främmande för att ta emot bidrag i övrigt som har stark anknytning till den svenska fågelfaunan eller som är av särskilt intresse för svenska ornitologer. Ornis Svecica skall vara bred i flera avseenden. Den skall acceptera såväl enkla rapporter av preliminär karaktär eller med särskilt ny-

hetsvärde som tyngre och fullgångna, "svåra" uppsatser. Den skall vara öppen för alla ämnesområden, från beskrivningar av fågel-faunor och deras förändringar till djupa teoretiska analyser eller avgörande experiment.

I detta första häfte har vi försökt spegla bredden. Vi har lyckats få med både större uppsatser och korta rapporter. En uppsats handlar om sjöfågelfaunans utveckling under ett kvartssekel, en annan tar upp problemen kring vården av den minskade stammen av sydlig kärnsnäppa, en tredje analyserar flyttningen hos blåhaken, en fjärde studerar korsnäbbarnas systematik från fossilt material och en femte är en test av en teoretisk modell för social reglering av populationsstorleken. Ingen kan klaga på bredden i ämnesinriktningarna! De s k "Korta rapporterna" speglar däremot långt ifrån tidskriftens ambitioner, varken beträffande antalet eller ämnesbredden. Två handlar om köns- och åldersbestämning, den tredje rör häckningsbiologi och den fjärde en oroande miljökada. Men dessa bidrag visar ändå inrikt-

ningen: förbättring och komplettering av metodik, nya elementära data om en dåligt känd art och en signal om ett intressant fenomen som kräver ytterligare forskning. Vi hoppas mycket på just denna sektion i tidskriften, och då inte bara korta forskningsrapporter om allt mellan himmel och jord utan också diskussion, debatt och, inte minst, stimulerande och konstruktiv kritik av tidigare publicerade bidrag både i *Ornis Svecica* och annorstädes.

Under 1991 startar vi med två häften, det andra häftet beräknas utkomma i slutet av året. Från och med 1992 inriktar vi oss på fyra häften per år, vilket ger Sveriges ornitologer generöst utrymme för att sprida all den kunskap och erfarenhet som redan finns. Men ännu mer hoppas vi på att *Ornis Svecica* skall bli en motor som drar igång en undersökningsverksamhet som blir ännu större och bättre än den är nu.

*Sveriges Ornitologiska Förening*  
*Redaktionen*

## Crossbill (Genus *Loxia*) evolution in the West Palearctic - a look at the fossil evidence

TOMMY TYRBERG

---

### Abstract

---

The systematics of West Palearctic crossbills of Genus *Loxia* has long been disputed. The Scottish form *scotica* has been considered a species or a subspecies of either *Loxia curvirostra* or *L. pytyopsittacus*. The reason is the size and form of its bill which is intermediate between that of the two species. It feeds on pine cones as do four Mediterranean subspecies which also have larger bills than spruce feeding *curvirostra*. An examination of about 30 fossil *Loxia* records reveals that *curvirostra* type crossbills lived in South Europe and the Near East all through the last glaciation and that *pytyopsittacus* type crossbills lived in the Alps towards the end of the glaciation. These South European crossbills must have fed on Pine since no other conifers were available, and they must have been isolated from Siberian congeners. With the spread of Pines northwards with the retreat of the ice the crossbills followed.

The fossils allow two alternative hypothesis depending on whether the large crossbills in the Alps are considered a species or not. If they were *pytyopsittacus* this species is rather old and both *curvirostra* and *pytyopsittacus* spread northwards at the end of the glaciation. One of the species must have gone extinct in Scotland and South Europe and possible *curvirostra* must have merged with *curvirostra* spreading with the Spruce from the east. On the other hand, if the Mediterranean crossbills of the Ice Age represent a single, variable species then all the large-billed forms, *pytyopsittacus*, *scotica* and the Mediterranean subspecies are descendants of the old "Pine" crossbills of South Europe.

Tommy Tyrberg, Kimstadvägen 37, S-610 20 Kimstad, Sweden

---

The taxonomy of crossbills (Genus *Loxia*) in the West Palearctic has frequently been disputed. The most commonly held view is that two species exist, the monotypic Parrot Crossbill *Loxia pytyopsittacus* in boreal pine forests in Fennoscandia and northwestern Russia and the polytypic Common Crossbill *Loxia curvirostra* mainly in spruce forests almost throughout the West Palearctic.

The development of the bill, and to some extent speciation, among crossbills seems to depend largely on the size and hardness of the cones used for food (e.g. Lack 1944, Newton 1967, Benkman 1987a, b, 1989). The Parrot Crossbill with its heavy bill specializes in pine cones, the Common Crossbill in the less refractory cones of Spruce *Picea* spp. and the even thinner-billed Two-barred Crossbill *Loxia leucoptera* in cones of Larch *Larix* spp.

This seemingly clearcut picture is however complicated by the large intraspecific variation in bill size in *L. curvirostra* as this species is usually understood. This is especially true of *L. (curvirostra)scotica* which is confined to the relict Scots Pine forests of the

Scottish Highlands (Nethersole-Thompson 1975, Sharrock 1976).

Being specialized in feeding on pine cones *scotica* crossbills have nearly as heavy bills as *pytyopsittacus*, and they have sometimes been considered a subspecies of *pytyopsittacus* (e.g. by Hartert & Steinbacher (1932) and Nethersole-Thompson (1975)) or as a separate species *L. scotica* (e.g. Knox 1975, 1990, Voous 1978).

Four other heavy-billed subspecies feeding on pine cones exist in the Mediterranean Basin, *corsicana* on Corsica, *balearica* on the Balearics, *poliogyne* in the Atlas Mountains and *guillemardi* on Cyprus. These populations might well have equivalent taxonomic status to *scotica* but are usually considered to be subspecies of *curvirostra* though the reasons for this view given by Massa (1987) and Knox (1990) are not very convincing.

Nethersole-Thompson (1975) and Murray (1978) have proposed a scenario for the evolution of West Palearctic crossbills. They suggest that a population of *curvirostra* became isolated in western Europe during the last (Würmian) glaciation. During the climax of

this glaciation the Spruce was extinct west of the Urals, except for small relict stands in parts of the Balkans (e.g. Huntley & Birks 1983), and the isolated crossbills evolved to become heavy-billed pine cone specialists. At the end of the glaciation these crossbills followed the pine forests northwards into Britain and Fennoscandia where they evolved into *scotica* and *pytyopsittacus*, respectively.

Later, during the Holocene, Spruce forests (and *curvirostra* crossbills) expanded westwards from the Urals. The larger size and somewhat different vocalizations of *pytyopsittacus* compared to *scotica* may then have come about through character displacement when *pytyopsittacus* and *curvirostra* became sympatric.

Knox (1990) on the other hand suggests that each of the heavy-billed crossbill populations has evolved independently in their present ranges: the Mediterranean populations from irrupting *curvirostra* (presumably during the Holocene) and *scotica* from birds isolated during the last glacial maximum in hypothetical relict Scots Pine forests on the exposed continental shelf northwest of Scotland and/or southwest of Ireland.

This postulated refuge for crossbills west of the British isles during the glacial maximum (Huntley 1988, Knox 1990) must however be considered very questionable. Certainly "...survival of relatively thermophilous trees and associated species in a probably narrow zone of oceanic vegetation" (Huntley 1988) is extremely unlikely. During the glacial maximum the North Atlantic was an arctic sea and in arctic and subarctic areas the wind-exposed and ice-bound coasts are invariably bleak and treeless while the richest vegetation (including forest outposts) is found at protected sites well inland. Even if relict stands of Scots Pine did survive somewhere to the west of the British Isles it seems very unlikely that they would consistently have produced sufficient seed-crops to sustain a viable crossbill population. It should be noted that plants (but not birds) can survive for protracted periods in quite small enclaves with exceptionally favourable microclimate and that Pine seed production is extremely irregular at the northern edge of the species' range.

Which hypothesis about crossbill evolution is correct may ultimately be determined through DNA analysis since this reveals branching patterns and genetic distances between populations. However, the status of the different populations may remain doubtful even then since it is far from clear how genetic differences translate into taxonomic categories.

### The fossil record of crossbills

There is however a more direct way to study the past history of West Palearctic crossbills through fossils. It

is perhaps not generally realized how good the Pleistocene avian fossil record is in the West Palearctic. Information is available from well over 1000 sites, and virtually every extant West Palearctic bird is also known in the fossil record. Crossbills are quite rare as fossils, but have nevertheless been recorded from some 30 sites in the West Palearctic.

A problem when evaluating crossbill fossils is that, while the genus *Loxia* is morphologically rather distinct, at least postcranial bones of *curvirostra* and *pytyopsittacus* can currently only be distinguished by size. A record of *pytyopsittacus* therefore really means "a *pytyopsittacus* sized Crossbill", not necessarily a bird belonging to the species *pytyopsittacus* as this is currently understood. On the other hand *L. leucoptera* can be morphologically distinguished by skeletal characters at least in some cases according to Cassoli (1980).

### The Middle Pleistocene record

The oldest crossbill record is of cf *Loxia curvirostra* from Stránská Skála in Czechoslovakia (Jánossy 1972). The main interest of this record is that it shows that *curvirostra*-sized crossbills were already present in Europe during the early part of the Middle Pleistocene.

The other two Middle Pleistocene finds can both be dated with fair certainty to the penultimate glaciation (= Isotope Stage 6 c. 130 000-200 000 BP). One is *L. cf curvirostra* from the Glutton stratum in Tornewton Cave (Devonshire, England) (Harrison 1980, 1987). The other find is from Grotte de Lazaret (Alpes Maritimes, France) and has interestingly been determined as *pytyopsittacus* (Mourer-Chauviré 1975). A third record which may also be Late Middle Pleistocene is *curvirostra* from Fontéchevade (Charente, France) (Mourer-Chauviré 1975). This site is conventionally dated to the Eemian interglacial (= Isotope stage 5e 117 000-127 000 BP). Both the mammalian microfauna and the avifauna however indicates that it must be either from the very end of the penultimate glaciation or from a still cool initial phase of the interglacial, so this record is best treated together with the previous two.

These three records indicate that both *curvirostra*-sized and *pytyopsittacus*-sized crossbills were present in western Europe during the penultimate glaciation, but whether they belonged to two different species or a single polytypic species is uncertain. The faunas at all three sites indicate cooler and drier climate than today, but not extreme glacial conditions.

### Late Pleistocene crossbills

#### *Eem Interglacial - Early Würm*

There are no records of crossbills from the Eemian interglacial (Isotope Stage 5e 127 000-117 000 BP).

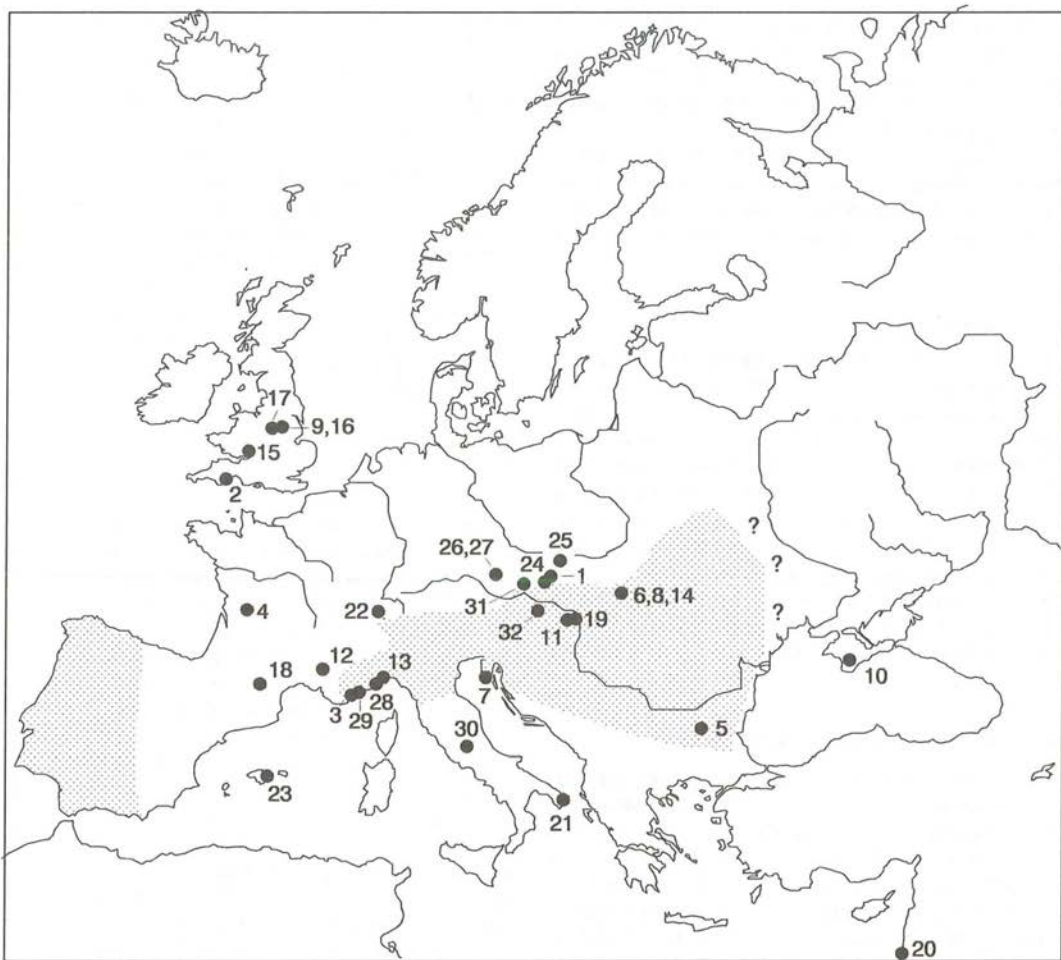


Fig. 1. Sites where crossbill *Loxia* fossils have been found in the West Palearctic. Shaded areas indicate areas with high frequency of *Pinus* pollen at the beginning of the Late Glacial c. 13 000 BP (Huntley & Birks 1983).

Fyndplatser för korsnäbbsfossil i Västpalearktis. Skuggade fält markerar områden med hög tallpollenfrequens ca 13 000 BP (Huntley & Birks 1983).

Key to sites Nyckel till lokaler:

Middle Pleistocene: 1. Stránská Skála, 2. Tornewton cave, 3. Grotte de Lazaret, 4. Fontéchevade.

Late Pleistocene: 5. Bacho Kiro, 6. Istallóskö, 7. Sandalja II, 8. Herman Otto Cave, 9. Ossiferous Fissure C8, 10. Syuren I, 11. Pilisszántó 1, 12. Salpêtrière à Remoulins, 13. Arene Candide, 14. Puskaporos, 15. Merlin's Cave, 16. Pinhole Cave, 17. Derbyshire Peak, 18. Grotte de Massat, 19. Remetehgy, 20. Hayonim Cave, 21. Grotta Romanelli, 22. Rislisberghöhle.

Uncertain Date: 23. Cova Nova, 24. Balcárka, 25. Certova Díra, 26. Jirickáva Skála, 27. Zechovice II, 28. Caverna dei Verezzi, 29. Grotta dei Fanciulli, 30. San Cosimato, 31. Gudenushöhle, 32. Merkenstein.

This is not surprising since interglacial avifaunas are quite rare. It is more surprising that crossbill fossils from the early part of the last glacial cycle (Isotope stages 4-5d c. 60 000-115 000 BP) are quite rare.

The only find which can definitely be assigned to this interval is a *curvirostra* from layer 13 in Bacho Kiro Cave in Bulgaria (Bochenski 1982). This layer has been tentatively correlated with the Eleutheropolis

interstadial (probably =Isotope Stage 5a, ca 80 000 BP) (Kozłowski et al. 1982). During this relatively mild interstadial spruce (*Picea abies* and the extinct *Picea omoricoides*) were apparently common and widespread in Europe (e.g. Nilsson 1972).

The scarcity of records from the early Würmian is strange. Though sites of this age are considerably less common than those of Middle or Late Würmian age, there are several rich faunas in which crossbills might be expected to occur.

#### Mid Würmian

During the "Mid-Würmian interstadial complex" (Isotope Stage 3 c. 60 000-25 000 BP) crossbill records become somewhat more numerous. Sites definitely from this interval include Istallóskő in Hungary (Jánossy 1955, 1986) and Sandalja II (layer H) in Yugoslavia (Malez-Bacic 1979, Malez 1988). More uncertainly dated sites which may also belong to this interval include Herman Otto Cave in Hungary (Lambrecht 1915), Ossiferous Fissure C8 at Creswell Crags in England (Jenkinson 1984), and Syuren I in Crimea (Tugarinov 1937, Voinstvenskij 1963, 1967). All these Middle Würmian finds have been attributed to *curvirostra*.

#### The late Würmian Glacial Maximum

The Würmian Glacial maximum comprises approximately the period 25 000-13 000 BP with a "hard core" of maximum glaciation c. 22 000-17 000 BP. Sites with crossbills from this period include Pilisszántó 1 in Hungary (*curvirostra*) (Jánossy 1986, Lambrecht 1915) Salpêtrière à Remoulins in France (*pytyopsittacus*) (Vilette 1983, 1984) and the lower layers (P4-P10) at Arene Candide in Italy (*curvirostra* and *pytyopsittacus*) (Cassoli 1980). Puskaporos in Hungary (*curvirostra*) (Lambrecht 1916, 1933) may also belong to this interval.

The most interesting of these sites is Salpêtrière à Remoulins both because of the possible presence of *pytyopsittacus* and because the layer where the crossbill occurs (30Ab/A) has been <sup>14</sup>C-dated to 20 630±770 BP (Vilette 1983), i.e. very close to the glacial maximum. The oldest records from Arene Candide probably also date from close to the glacial maximum.

#### The Late Glacial

The Late Glacial spans approximately the last three millennia of the Würmian glaciation, c. 13 000-10 000 BP. Crossbill localities from this period are: Merlin's Cave, Pinhole Cave (layers 3-4) and caves in the Derbyshire Peak District in England (*curvirostra*) (Bate 1901, Bramwell 1975, Harrison 1980, 1987, Jenkinson 1984), Grotte de Massat in France (*curvirostra*) (Milne-Edwards 1875, Clot & Mourer-Chauviré 1986),

Remetehegy in Hungary (*curvirostra*) (Lambrecht 1933, Jánossy 1986), Hayonim cave in Israel (*curvirostra*) (Tchernov 1979), Arene Candide (layers M3, P1-2) (*curvirostra*, *pytyopsittacus* and *leucoptera*) and Grotta Romanelli (*curvirostra*) in Italy (Cassoli et al. 1979, Cassoli 1980), Rislisberghöhle in Switzerland (*Loxia* sp.) (Lepiksaar 1983) and Sandalja II (layer B) in Yugoslavia (*curvirostra*) (Malez-Bacic 1979, Malez 1988). The record from Israel is well south of the present range of any crossbill, but forests, with Aleppo Pine *Pinus halepensis*, were considerably more widespread in Israel during the last glaciation than today (Horowitz 1979), and it is quite likely that a breeding population existed at that time in the mountains of the Levant.

#### Discussion

The fossils prove that crossbills of *curvirostra* size were definitely present in southern Europe and the Near East at least from the middle Würmian onwards and probably throughout the Würmian, and that larger birds, of *pytyopsittacus* size, existed at least in a limited area in the Western Alps from the glacial maximum onwards.

To what extent these south European crossbills were isolated from their Siberian congeners during the early and middle Würmian is uncertain. Much of eastern Europe was probably forest steppe with at least some conifers during most of this interval. During the glacial maximum, say from 25 000 BP to 13 000 BP, isolation was probably complete. Most of central and eastern Europe north and east of the Carpathians was a treeless steppe tundra during that interval. Conditions in the southern Balkans, Anatolia, Caucasus and the Near East were cool and arid with forest areas greatly reduced and vast areas of *Artemisia*-dominated dry steppe. Whether an isolation period of approximately 10 000 years is sufficient for speciation to take place is uncertain. Several bird populations in the West Palearctic have been isolated for approximately this period since the end of the last glaciation without speciating, though some may be close to species status (e.g. Tyrberg 1991).

At least during the latter half of the Würmian the south European crossbills must have fed mainly on pine cones since other conifers were either absent or rare west of the Urals at least after the middle Würmian (Huntley & Birks 1983). The dependence on pines is supported by a palaeoecological analysis of the Late Glacial Grotta Romanelli avifauna (Cassoli et al. 1979) which indicates that the crossbills there were probably living in stands of *Pinus sylvestris* and *Pinus montana* growing in microclimatically favourable sites along the coastal cliffline in Apulia. Unfortunately Grotta Romanelli is the only Pleistocene crossbill site for which such an analysis is available.



It seems likely that these crossbills would have evolved a heavy "pine-cone breaking" bill, and would therefore be most similar to *scotica* or the heavy-billed Mediterranean subspecies. This is at least partly confirmed by a record from Cova Nova on Mallorca, unfortunately only loosely dated as late Pleistocene, of a crossbill with a mandible intermediate between *curvirostra* and *pytyopsittacus* (Florit & Alcover 1987).

#### *Loxia leucoptera*

*Loxia leucoptera* is a well differentiated form. It is probably a fairly old species and most likely originated outside Europe, either in the East Palearctic or the Nearctic. Interestingly, even this thin-billed species has developed a southern isolate with a heavy bill adapted to pine cones, *Loxia leucoptera megaplaga*, in the montane pine forests of Hispaniola. This species may never have been a regular breeder in most of Europe since it is adapted to the cones of Larch *Larix* spp.

The only fossil record is of two individuals from layer P1 in the Arene Candide cave on the Italian Riviera (Cassoli 1980). These are dated to the late glacial, perhaps the Bölling Interstadial (c. 12-13 000 BP).

The closest Siberian taiga suitable for *leucoptera* was probably to be found in the southern Urals at that time and it is possible that the Arene Candide finds are from birds irrupting from there. Today such irruptions usually end up in Fennoscandia, but during the Late Glacial the Scandinavian icecap presumably would have deflected the birds to the south into central or southern Europe.

It is however possible that *leucoptera* bred for awhile in the Alps during the Late Glacial and the Early Holocene. *Larix decidua* survived the glacial maximum in the Alps and on a smaller scale in the northern Carpathians. A rather short-lived expansion of the Larch in the Alps near the Pleistocene/Holocene border (Huntley & Birks 1983) may for a while have made it possible for a resident population of *leucoptera* to exist in the Alps. A modern analogue would be the small breeding population of Siberian Nutcrackers *Nucifraga caryocatactes macrorhynchos*, a Cembra Pine specialist, which have persisted for more than a decade in northern Sweden after an irruption, at least partly sustained by introduced Cembra Pines (e.g. Elmberg & Mo 1984).

The Larch may have been widely distributed in Europe during the two latest interglacials and during early Würmian interstadials (Huntley & Birks 1983, Nilsson 1972). There is however no evidence of *leucoptera* at that time.

#### Phylogenetic hypotheses

The fossil record is unfortunately insufficient to give an unequivocal picture of crossbill speciation. Instead

two alternative phylogenies of West Palearctic crossbills can be constructed based on the fossil evidence, depending on whether the records of *pytyopsittacus* are accepted at face value or not. If the records are really of the extant species, then *pytyopsittacus* is a fairly old form, dating at least from the late Middle Pleistocene (as evidenced by the record from Lazaret). This implies that *pytyopsittacus* and *curvirostra* managed to coexist in the limited areas of pine forest in southern Europe during the glacial maximum. This is perhaps rather unlikely since the several extant cases of isolated crossbill populations each involve only one of the extant species. The counterexample from Newfoundland where both *curvirostra* and *leucoptera* exist is only apparent since *leucoptera* is apparently not resident, but move in and out of the island depending on the cone crop (Benkman 1989).

On the other hand all the Riss-Würmian crossbills in southern Europe may have belonged to a single rather variable species. It is certainly suggestive that all the records of *pytyopsittacus* are from a limited area in the Western Alps and may represent a large-bodied local population in that area.

The two hypotheses outlined above imply different scenarios to explain the extant distribution of crossbill subspecies in the West Palearctic.

#### Scenario A (Two late Pleistocene species)

At the end of the glaciation both species presumably followed the expanding pine forests northwards (that crossbills did move north at this time is shown by the English and Swiss records from areas where crossbills couldn't possibly have occurred during the glacial maximum). In this scenario *pytyopsittacus* ended up isolated in Fennoscandia presumably together with a population of *curvirostra* of southern derivation when pine forests largely disappeared from the European mainland north of the Mediterranean about 7 000-8 000 BP (Huntley & Birks 1983). Only one species survived in the relict pine forests of Scotland which is not surprising considering their limited distribution. Later, from the Mid-Holocene onwards spruce-adapted *c. curvirostra* expanded westwards from the Urals together with *Picea* and interbred with any large-billed *curvirostra* crossbills remaining in Fennoscandia or on the European mainland. The *scotica* crossbills were not affected due to their isolation (until forestry plantations started during the nineteenth century there were no coniferous forests closer to Scotland than in southern Norway and the mountains of central Europe).

The large-billed crossbills on the Mediterranean Islands and in Maghreb in North Africa are probably direct descendants of Pleistocene populations which

have avoided being displaced or swamped by smaller-billed "Spruce crossbills" in their somewhat isolated ranges where pines are moreover the dominant conifers. It certainly does not seem likely that these races have differentiated from "Spruce crossbills" during the Holocene as suggested by Harrison (1982) since this would imply that the large-billed crossbills which certainly existed at least on Mallorca during the late Pleistocene either died out or were displaced by smaller-billed birds which then once again developed larger bills. The presence of only one of the two Pleistocene species in the Mediterranean area must be ascribed to the same factors as in Scotland, namely that one species has become extinct during the Holocene in the rather circumscribed areas of suitable habitat.

#### Scenario B (*One variable species*)

This scenario is considerably simpler, and is practically identical to the views of Murray (1978). The Pleistocene Mediterranean crossbills simply followed the pine forests northwards and became isolated in Fennoscandia and Scotland. Later *c. curvirostra* expanded westwards together with the Spruce and caused *pytyopsittacus* to diverge somewhat through character displacement. Any remaining "Pine crossbills" on the European mainland were displaced by *c. curvirostra* while the Mediterranean and Scottish forms persisted, though there may have been some intergradation. In Fennoscandia hybridization between *curvirostra* and *pytyopsittacus* seems to be quite rare and according to Knox (1990) the same is true for *curvirostra* and *scotica* in Scotland.

These two scenarios are in principle testable by chemotaxonomic methods. If scenario A is true then *pytyopsittacus* should be well separated from all other West Palearctic crossbills (except perhaps *scotica*), while the large-billed Mediterranean forms should be rather more distant from *c. curvirostra* than from each other.

If Scenario B is true, then *pytyopsittacus*, *scotica* and the large-billed Mediterranean forms should all be fairly closely related to each other while *c. curvirostra* should be more distant.

#### References

- Bate, D. 1901. A short Account of a Bone Cave in the Carboniferous Limestone of the Wye Valley. *Geol. Mag.* 8:101-106.
- Benkman, C.W. 1987a. Food profitability and foraging ecology of crossbills. *Ecol. Monogr.* 57:251-267.
- Benkman, C.W. 1987b. Crossbill foraging behavior, bill structure and patterns of food profitability. *Wilson Bull.* 99:351-368.
- Benkman, C.W. 1989. On the Evolution and Ecology of Island populations of Crossbills. *Evolution* 43(6):1324-1330.
- Bochenki, Z. 1982. Aves. In Kozłowski, J.K. (ed.): *Excavation in the Bacho Kiro Cave (Bulgaria). Final Report*, Pp. 31-38. Warszawa.
- Bramwell, D. 1977. Archaeology and Palaeontology. In Ford, T.D. (ed.): *Limestones and Caves of the Peak District*. Pp. 263-292. Norwich.
- Cassoli, P.F. 1980. L'Avifauna de pleistocene superiore delle Arene Candide (Liguria). *Memorie dell'Istituto Italiano di Paleontologia Umana* N. S. 3:155-234.
- Cassoli, P.F., Segre, A.G. & Segre, E. 1979. Evolution morphologique et écologique de la côte de Castro (Pouilles) dans les Pléistocène final. In Sonnevile-Bordes, D. (ed.): *La fin des temps glaciaires en Europe. Colloques Internationaux de CNRS* N:o 271:325-332.
- Clot, A. & Mourer-Chauviré, C. 1986. Inventaire systematique des oiseaux quaternaires des Pyrenées Françaises. *Munibe* 38:171-184.
- Elmberg, J. & Mo, A. 1984. Smalnäbbad nötkråka *Nucifraga caryocatactes macrorhynchos* - nyetablerad häckfågel i Västerbotten. *Vår Fågelvärld* 43:193-197.
- Florit, X. & Alcover, J. A. 1987. Els ocells del pleistocè superior de la Cova Nova (Capdepera, Mallorca) I-II. *Bolleti de la societad d'Historia Natural de les Balears* 31:7-44.
- Harrison, C.J.O. 1980. Pleistocene bird remains from Tornewton Cave and the Brixham Windmill Hill Cave in south Devon. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (geol.)* 33(2):91-100.
- Harrison, C.J.O. 1982. *An Atlas of the Birds of the Western Palearctic*. London
- Harrison, C.J.O. 1987. Pleistocene and Prehistoric Birds of South-West Britain. *Proc. Univ. Bristol Spelaol. Soc.* 18 (1):81-104.
- Hartert, E. & Steinbacher, F. 1932. *Die Vögel der Paläarktischen Fauna. Ergänzungsband, Heft 1*. Berlin.
- Horowitz, A. 1979. *The Quaternary of Israel*. New York.
- Huntley, B. 1988. European post-glacial vegetation history: a new perspective. *Proc. Int. Orn. Congr.* XIX:1061-1077.
- Huntley, B. & Birks, H. J. B. 1983. *An Atlas of Past and Present Pollen Maps for Europe: 0-13,000 Years Ago*. Cambridge.
- Jánossy, D. 1955. Die Vogel- und Säugetierreste der spätpleistozänen Schichten der Höhle von Istállóskő. *Acta Arch. Acad. Sci. Hung.* 5:149-181.
- Jánossy, D. 1972. Die mittelpleistozäne Vogelfauna der Stránská Skála. *Anthropos (Brno)* 20 (N. S. 12):35-64.
- Jánossy, D. 1986. *Pleistocene Vertebrate Faunas of Hungary. Developments in Palaeontology and Stratigraphy* 8. Amsterdam.
- Jenkinson, R.D.S. 1984. Creswell Crags. Late Pleistocene Sites in the East Midlands. *BAR British Series* 122.
- Knox, A.G. 1975. Crossbill Taxonomy. In Nethersole-Thompson, S.D. *Pine Crossbills*. Pp. 191-201. London.
- Knox, A.G. 1990. The sympatric breeding of Common and Scottish Crossbills *Loxia curvirostra* and *L. scotica* and the evolution of crossbills. *Ibis* 132:454-466.
- Kozłowski, J.K. (ed.) 1982. *Excavation in the Bacho Kiro Cave Bulgaria. Final Report*. Warszawa.
- Lack, D. 1944. Ecological aspects of species-formation in passerine birds. *Ibis* 86:260-286.
- Lambrecht, K. 1912. Fossile Vögel des Borsoder Bükk-Gebirges. *Aquila* 19:270-288.

- Lambrecht, K. 1915. Die Vögel der Felsnische Pilisszántó. *Mitt. a. d. Jahrb. Kgl. Ung. Geol. Reichsanst.* 23:477-517.
- Lambrecht, K. 1916. Die pleistozäne und prähistorische Vogelfauna der Felsnische am Remetehegy. *Mitt. a. d. Jahrb. Kgl. Ung. Geol. Reichsanst.* 22:390-404.
- Lambrecht, K. 1933. *Handbuch der Paläornithologie*. Berlin.
- Lepiksaar, J. 1983. Die Vögel und die Fische. In Stampfli, H-R: *Risli-berghöhle*:83-125. Bern.
- Malez, V. 1986. Novi prilog poznavanju gornjopleistocenske ornitofaune iz Sandalje kod Pule u Istri (Hrvatska, Jugoslavija). *RAD JAZU Knj.* 424:129-151.
- Malez-Bacic, V. 1979. Pleistocenska ornitofauna iz Sandalje u Istri te njezino stratigrafsko i paleoekolosko znacenje. *Paleontologica Jugoslavica* 21:1-46.
- Massa, B. 1987. Variation in Mediterranean crossbills *Loxia curvirostra*. *Bull. Brit. Ornithol. Club* 107:118-129.
- Milne-Edwards, A. 1875. Observations sur les oiseaux dont les ossements ont été trouvés dans les cavernes du Sud-Ouest de la France. *Materiaux pour l'hist. primit. et naturelle de l'homme Sér. 2*, Tom. 6:473-503 (not seen).
- Mourer-Chauviré, C. 1975. *Les oiseaux du pléistocène moyen et supérieur de France*, 1-2 fasc. Thèse de l'Université Claude Bernard - Lyon.
- Murray, R.D. 1978. Crossbill evolution. *Br. Birds* 71:318-319.
- Nethersole-Thompson, D. 1975. *Pine Crossbills*. London.
- Newton, I. 1967. The adaptive radiation and feeding ecology of some British finches. *Ibis* 109:33-98.
- Nilsson, T. 1972. *Pleistocen*. Lund.
- Sharrock, J.T.R. 1976. *The Atlas of Breeding Birds in Britain and Ireland*. Tring.
- Tchernov, E. 1979. Quaternary Fauna. In Horowitz, A: *The Quaternary of Israel*. Pp. 259-290. New York.
- Tugarinov, A. Ya. 1937. [Die Vögel der Krim aus der Zeit der Würmvereisung.] *INQUA Soviet sect.* 1:97-114.
- Tyrberg, T. 1991. Arctic, Montane and Steppe Birds as Glacial Relicts in the West Palearctic. *Verh. orn. Ges. Bayern*: 25:29-49.
- Vilette, P. 1983. Avifaunes du Pléistocène final et de l'holocène dans le Sud de la France et en Catalogne. *Atacina* 11:1-190.
- Vilette, P. 1984. Quelques données sur les avifaunes du Languedoc méditerranéen (sud de la France) de la fin du pléistocène et de l'holocène. *Cahiers Ligures de Préhistoire et de Protohistoire*. N. S. 1:198-210.
- Voinstvenskij, N.A. 1963. Deyak risi sukhasnoi ornitofauna Krimy ta ii istoriya protyagom antropogeny. In *Nazemni chrebetni Ukrainy*. Pp 51-63. Kiev.
- Voinstvenskij, N.A. 1967. Iskopaemaya Ornitofauna Ukrainy. *Prirodnaya Obstanovka i Fauny Prozhlovo* 3. Naukova Dumka, Kiev, p. 3-76.
- Voous, K.H. 1978. The Scottish Crossbill: *Loxia scotica*. *Br. Birds*. 71:3-10.

## Sammanfattning

*Artbildning hos korsnäbbar (släktet Loxia) i Västpalearktisk — en studie av fossila fynd.*

Systematiken hos de västpalearktiska korsnäbbarna har länge varit omstridd. Framst har oenigheten gällt den skotska

korsnäbbens status. Den har ömsom räknats som en ras av mindre korsnäbb, en ras av större korsnäbb eller en egen art, *Loxia scotica*.

Orsaken till osäkerheten är främst att den skotska korsnäbben i viktiga avseenden, bl a näbbens storlek och form, är intermediär mellan större och mindre korsnäbben.

Korsnäbbarnas näbbstorlek styrs främst av deras födoval, d.v.s. hur pass hållfasta de kottar är som korsnäbbarna måste forcera för att komma åt sin huvudföda, barrträdsfrön.

Den stornäbbade större korsnäbben lever främst på tallfrö, den mindre korsnäbben på granfrö och bändelkorsnäbben på lärkträdsfrö. Den skotska korsnäbben och fyra korsnäbbspopulationer i medelhavsområdet (*corsicana* på Korsika, *balearica* på Balearerna, *poliogyra* i Atlasbergen och *guillemardi* på Cypern) lever främst på tallfrö och har följdriktigt kraftigare näbbar än den mindre korsnäbbens nominatras *Loxia c. curvirostra*.

Flera teorier har framförts framförallt för att förklara uppkomsten av de skotska korsnäbbarna. Enligt en teori (t.ex. Nethersole-Thompson 1975) härstammar både den större korsnäbben och den skotska korsnäbben från en korsnäbbspopulation som isolerades i tallskogsområden i Sydvästeuropa under den senaste istiden. Efter istidens slut följde korsnäbbarna tallskogarna norrut och isolerades genom Nordsjöns uppkomst i två populationer. Senare invandrade den mindre korsnäbben österifrån tillsammans med granen och orsakade en viss förskjutning hos den större korsnäbbens egenskaper genom "character displacement".

En annan teori hävdas av bl. a. Knox (1975, 1990), nämligen att den skotska korsnäbben uppstod under den senaste istiden i hypotetiska relikta tallskogar på kontinentalsockeln väster om de Brittiska öarna.

En källa som hittills knappast använts för att klarlägga korsnäbbarnas historia är fossilfynden. Inalles har korsnäbbar anträffats på mer än 30 platser i Västpalearktisk (Fig. 1). Ett problem vid bedömningen av fossilfynden är dock att skelett av större och mindre korsnäbb endast kan skiljas på storleken, varför fynd av storvuxna korsnäbbar inte nödvändigtvis behöver tillhöra arten *Loxia pytyopsittacus* som vi idag uppfattar den. Det äldsta kända korsnäbbfyndet är från äldre mellanpleistocen i Tjeckoslovakien. Tre fynd från den näst senaste istiden (130 000-200 000 år sedan) visar att korsnäbbar av både den mindre och den större korsnäbbens storlek då redan fanns i Västpalearktisk.

Från den senaste istiden finns ca 30 fynd. De visar att korsnäbbar av den mindre korsnäbbens storlek fanns i Sydeuropa och Levanten under hela den senaste istiden samt att korsnäbbar av den större korsnäbbens storlek fanns åtminstone i ett begränsat område i västra Alperna mot istidens slut. Dessa sydeuropeiska korsnäbbar måste ha levat av tallfrö (eftersom inga andra barrträd förekom i området) och dessutom ha varit mer eller mindre helt isolerade från andra korsnäbbar i Sibirien. Ett fynd av en fossil undernäbb på Mallorca visar fö att korsnäbbarna där redan under den senaste istiden hade närträd som var intermediära mellan mindre och större korsnäbb. Vid istidens slut spred sig korsnäbbarna norrut tillsammans med tallskogarna vilket framgår av fynd från Schweiz och England. Fossilfynden tillåter två alternativa hypoteser om de europeiska korsnäbbarnas härstamning beroende på om de storvuxna korsnäbbarna i alpområdet tolkas som en separat art eller ej. Om de storvuxna korsnäbbarna tillhörde *Loxia pytyopsittacus* så är denna en

relativt gammal art, och både mindre och större korsnäbb spred sig norrut tillsammans mot slutet av istiden. En av de båda arterna måste i så fall ha dött ut i Skottland och Sydeuropa och eventuella mindre korsnäbbar i Norden och på Europas fastland ha smält samman med från öster kommande "grankorsnäbbar".

Om de istida korsnäbbarna i medelhavsområdet tillhörde en enda variabel art blir bilden betydligt enklare. Både den

skotska korsnäbben, den nordiska större korsnäbben och de stornäbbade mediterrana raserna är i så fall troligen direkta avkomlingar av de istida "tallkorsnäbbarna" i Sydeuropa. Att den större korsnäbben avviker från de övriga beror då sannolikt på "character displacement" genom konkurrens med den mindre korsnäbben. Vilken av dessa båda teorier som är den rätta kan eventuellt avgöras genom DNA-undersökningar av de europeiska korsnäbbarna.

## Utbredning, beståndsstorlek samt långtidsförändringar i beståndens storlek hos övervintrande sjöfåglar i Sverige

LEIF NILSSON

---

### Abstract

Midwinter counts of waterfowl have been undertaken in Sweden since the start of the International Waterfowl Counts in January 1967. The present report presents data on distribution and numbers of wintering waterfowl in Sweden based on intensive counts in January 1987-1989. The distribution of the different species was compared with an earlier period of intensive counts in 1971-74, showing only small differences. On the other hand most waterfowl were markedly concentrated during the cold winter of 1987. Significantly increasing trends in numbers were found for *Aythya ferina*, *Bucephala clangula*, *Mergus serrator* and *Cygnus olor*, whereas *Fulica*

*atra* increased markedly over the first years to "crash" after the 1978/79 hard winter. The other species showed fluctuations between different years, in many cases with lower indices during hard winters. Internationally, *B. clangula* and *C. olor* also showed increasing trends in NW Europe. Sweden is an important winter area for *A. fuligula*, *B. clangula*, *M. merganser* and *C. cygnus* with 13-17% of the total NW European population in Swedish waters.

L. Nilsson, Dept. of Animal Ecology, Ecology Building S-223 62 Lund, Sweden.

---

### Inledning

Regelbundna inventeringar av rastande och övervintrande sjöfåglar har pågått i Sverige sedan 1959/60 (Nilsson 1976a, 1976b). Liknande inventeringar pågår i andra länder (bl.a. Atkinson-Willes 1963, Owen et al. 1986). De samordnas genom IWRB (International Waterfowl Research Bureau, numera International Waterfowl and Wetlands Research Bureau). Syftet är främst att dokumentera utbredning och antal för de olika arterna samt att följa långtidsförändringar i bestånden. Materialet skall sedan ligga till grund för skyddsåtgärder i de fall sådana bedöms nödvändiga. En samordnad inventering sker i januari varje år eftersom sjöfågeln vid denna tid på året är så koncentrerade att i stort sett heltäckande inventeringar kan organiseras åtminstone i Europa.

Den första samordnade midvinterinventeringen genomfördes i januari 1967 på ca 3 100 lokaler. Sve- rige svarade då för ungefär 10% av lokalerna (Atkinson-Willes 1976, Rüger et al. 1986, Monval & Pirot 1989). Under åren 1971-74 genomfördes nära nog fullständiga inventeringar i Sverige med hjälp av flyg, kustbevakningsbåtar och landbaserade observatörer. Övriga år har midvinterinventeringarna genomförts i mindre skala av frivilliga landbaserade observatörer, vilka genom att varje vinter inventera samma områden

skapade underlag för att beräkna årliga index för populationens storlek hos ett flertal viktiga arter (Nilsson 1984a, 1984b samt årliga rapporter i *Vår Fågelvärld*).

I mitten av 1980-talet aktualiserades åter frågan om heltäckande inventeringar av sjöfågeln inom IWRB och en speciell Nordic Baltic Survey bildades inom ramen för IWRBs Duck Research Group med stöd från Nordiskt Kollegium för Viltforskning (NKV). Inom ramen för denna organiserades åter inventeringar i stor skala i Danmark (jfr Laursen et al. 1987, 1988, 1989), Norge och Sverige med syfte att under treårsperioden 1987-89 försöka åstadkomma en ny heltäckande inventering av alla viktiga områden. För Sveriges del uteslöts de yttre havsområdena med alfågel redan på planeringsstadiet då det inte bedömdes som meningsfullt med omfattande och kostnadskrävande flyginventeringar till havs så länge inte övriga östersjöländer genomförde liknande inventeringar.

Föreliggande rapport sammanfattar midvinterinventeringarna under januari 1987-1989 i jämförelse med den tidigare perioden med intensiva inventeringar under 1969-1978 (jfr bl.a. Nilsson 1975). Vidare diskuteras förekomsten av eventuella långtidsförändringar i sjöfågelbestånden på basis av inventeringarna under hela perioden 1967-1989. Materialet

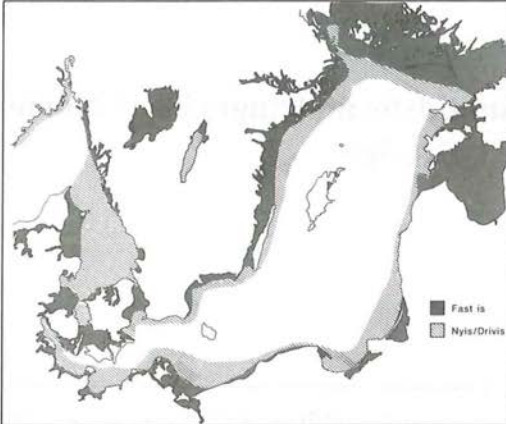


Fig. 1. Isläget i södra Östersjön samt efter den svenska Västkusten i januari 1987 (efter SMHI).

*The ice situation in the southern Baltic Sea and along the Swedish west coast in January 1987.*

har överförts till IWRBs databaser och ingår i de internationella sammanställningarna.

### Väderlek och isförhållanden

De tre vintrarna var mycket olika. Januari 1987 var århundradets kallaste vinter, medan januari 1989 i många trakter var den mildaste sedan man startade temperaturmätningar under slutet av 1700-talet. Efter en lågtryckspassage den 7-8 januari 1987 bredde extremt kall luft ut sig över landet. I samband med kalluften föll betydande snömängder över särskilt Öland och Gotland, varför många inventeringsområden var omöjliga att nå vid räkningsdagen en vecka senare. Som exempel kan nämnas att Stockholm under perioden 9-12 januari hade en dygnsmedeltemperatur under  $-20^{\circ}$ , vilket inte inträffat sedan mätningarna startade 1756. Den stränga kylan medförde en mycket betydande isläggning efter de svenska kusterna. I mitten av månaden var det i stort sett endast Gotland som hade det någorlunda isfritt (Fig. 1). En del större råkar förekom också på västkusten, i norra Öresund, vid Barsebäcks kärnkraftverk samt söder om Malmö. Sydkusten var i stort sett isfri räkningsdagen, men två dagar senare fanns endast mindre råkar i ett för övrigt kompakt drivisbälte. Hanöbukten och Blekingekusten var också starkt tillfrusna, men öppna råkar fanns här och var. Kalmarsund var helt isbelagt med undantag för en del mindre råkar söder om Kalmar samt vid kärnkraftverket norr om Oskarshamn. Runt Öland fanns större öppna partier endast vid Norra Udden förutom en del mindre råkar efter ostkusten. Norr om Oskarshamn låg isen

fast ända ut i ytterskärgården. Utanför fanns vidsträckta mer eller mindre sammanfrusna drivisbälten. Större öppna områden förekom endast utanför Landsort. I inlandet var flertalet vattendrag helt tillfrusna.

Januari 1988 var betydligt mildare. Temperaturen var under hela perioden klart över det normala. Medeltemperaturen för januari på tio stationer spridda över södra Sverige var  $+1,7^{\circ}$  1988 mot  $-9,3^{\circ}$  1987. Den milda vintern medförde att isläggningen runt de svenska kusterna var mycket ringa och före den siste januari förekom is knappast söder om Sundsvall. Viss isläggning hade tidigare förekommit i vissa skärgårdsvikar, men isen bröts upp. Sjöarna var isfria långt norrut i landet. Många sjöar hade frusit till i normal tid, men hade sedan blivit isfria före början av januari.

Januari 1989 var ännu mildare än 1988 och på en del håll den mildaste sedan mätningarna startade. Medeltemperaturen för de tio jämförelsestationerna var  $+3,8^{\circ}$ , vilket var det högsta värdet sedan midvinterinventeringarna startade. Isutbredningen var ganska normal i början av januari 1989, dvs större delen av Bottenviken och norra Kvarken var istäckta. Dessutom fanns det skärgårdsis ner till Västerviks skärgård. I samband med mild och blåsig väder i södra Sverige skingrades isen och i slutet av månaden fanns skärgårdsis endast i en del vikar av Bottenhavet. Liksom 1988 var sjöarna i södra delen av landet isfria.

### Material och metodik

#### *Inventeringsmetodik*

Inventeringsmetodiken har ingående behandlats i flera tidigare arbeten (Nilsson 1975, 1976b) till vilka hänvisas för närmare beskrivning.

Under de första åren med midvinterinventeringar indelades den svenska kusten i ett antal sektorer med fasta gränser så att lokalerna lätt kan återfinnas i fält. På motsvarande sätt sektorsindelades större insjöar och vattendrag, medan småsjöar i sin helhet fick utgöra en inventeringssektor.

Midvinterinventeringen genomfördes årligen veckoslutet närmast den 15:e januari med veckan före och efter som reserv och för komplettering med inventering av ytterligare områden. Huvuddelen av inventeringarna utfördes av landbaserade observatörer, vilka genomsoekte och räknade en eller flera sektorer. Flyginventeringar genomfördes i mindre skala. Vid inventeringarna 1987-1989 utnyttjades olika modeller av Cessna, ett högvingat plan med goda observationsmöjligheter.

#### *Beräkning av index*

Eftersom heltäckande inventeringar ej kan genomföras årligen har ett index beräknats på följande sätt. Antalet individer av de olika arterna på de lokaler som



Fig. 2. Räkningslokalernas fördelning i Sverige i januari 1987-89. Kartan visar också indelningen i regioner längs kusterna (jfr Nilsson 1975),

*The distribution of sites counted in Sweden in January 1987-89. The map also shows the division of the coast into regions (cf. Nilsson 1975).*

Boh = Bohuslän, A = N. Halland, B = Varberg-Kullen, C = Öresund, D = Falsterbo-Hanö, E = Blekinge skärgård, F = S. Kalmarsund, G = N.Kalmarsund (S.Kråkelund), H = Kalmar läns skärgård, K = Öland, L = Gotland, M = Östergötlands skärgård, N = Sörmlands skärgård samt O = Stockholms skärgård.

inventerats tillfredställande under två på varandra följande år jämförs. Summorna av samtliga arter år 2 uttrycks i procent av motsvarande summor för år 1. Indexvärdet för år 2 beräknas sedan genom att multiplicera det erhållna procenttalet med indexvärdet för år 1 i jämförelsen. I de svenska inventeringarna har indexvärdena sedan normerats så att medelindex för den aktuella perioden blir 100 (i tidigare rapporter har medelindex för perioden 1969-1978 satts till 100).

#### *Inventeringarnas omfattning*

Den svenska kusten från Bohuslän till och med Stockholms skärgård omfattar ca 1800 inventeringsområden utöver de yttre havsområdena. Kustområdena norr om Stockholms skärgård är normalt isbelagda under vintern och inte aktuella som sjöfågelområden, varför de ej innefattades i inventeringen. Även under de milda vintrarna torde antalet sjöfåglar i dessa områden vara

ganska minimalt. I januari 1987 inventerades sammanlagt 823 kustsektorer. Därtill kommer inte mindre än 880 sektorer, vilka enligt tillgängliga israpporter var helt frusna. 95% av alla sektorer var därmed täckta vid inventeringen. Antalet inventerade kustsektorer vid midvinterräkningarna 1988 och 1989 var 787 resp. 823.

Ursprungligen hade heltäckande inventeringar med bl.a. hjälp av flygplan planerats för samtliga tre vintrar som ett komplement till de landbaserade räkningarna. I Bohuslän kunde ett betydande antal sektorer i skärgårdarna inventeras med flyg varje vinter trots svåra väderförhållanden, men vissa luckor i täckningsgraden kunde trots det inte undvikas. I januari 1987 genomfördes i övrigt en flyginventering av kusten mellan Falkenberg och Karlshamn. Isläget medförde att det inte var aktuellt med flyginventeringar på ostkusten. Vintrarna 1988 och 1989 inställdes planerade flyginventeringar på ostkusten, då det milda vädret med ständig dimma eller nederbörd omöjliggjorde flygning där.

Tabell 1. Omfattning av midvinterinventeringarna i Sverige 1967-1989.

*Extent of midwinter counts in Sweden 1967-1989.*

År Year	Antal inventerade lokaler Number of sites counted			Antal deltagare Number of participants
	Kust Coast	Inland Inland	Ingår i index Used in index	
1967	234	121	-	126
1968	215	179	192	150
1969	475	218	330	226
1970	402	264	585	290
1971	1 318	309	620	320
1972	1 311	401	1 094	198
1973	1 240	447	1 156	220
1974	891	283	788	220
1975	818	307	657	245
1976	840	293	688	192
1977	827	206	765	168
1978	773	212	773	228
1979	439	192	517	150
1980	393	175	448	130
1981	407	131	414	118
1982	433	120	462	113
1983	397	109	423	162
1984	317	92	355	117
1985	336	79	352	134
1986	359	76	370	136
1987	1 694	223	417	188
1988	787	456	864	228
1989	832	405	953	287
Summa	15 738	5298	13 223	

Samtliga år erhöles i stort sett heltäckande inventeringar efter kusterna från Kungsbacka till Kråkelund samt runt Öland och Gotland (Fig. 2.). I Bohuslän var täckningsgraden hög, men varje år förekom en del luckor. Efter ostkustskärgårdarna erhöles stickprovsmässig täckning dock med speciellt många inventeringslokaler i området kring Landsort - Mörkö samt i Roslagen.

I inlandet erhöles en god stickprovsmässig täckning av landet upp till och med Dalarna (Fig. 2.). Särskilt kan noteras att längre sträckor efter många vattendrag kunde täckas i sin helhet. Totalt var antalet inventerade inlandslokaler de tre åren 213, 456 resp. 405. Flertalet av de tillkommande lokalerna i inventeringarna 1988 och 1989 torde ha varit helt tillfrusna 1987.

Totalt omfattar databasen från de svenska midvinterinventeringarna nu uppgifter från 13 200 inventeringsstillfällen x lokaler (Tab. 1). Vid inventeringarna 1987-1989 innefattades även Bohuslän och norra Hal-

land i programmet. Med undantag för flyginventeringar 1971 har detta område ej medtagits i inventeringsprogrammet tidigare eftersom det omfattades av motsvarande inventeringar inom ramen för ett annat forskningsprojekt (Pehrsson et al. 1988).

### Antal och utbredning för de olika arterna

Bestånden för de viktigaste arterna inom de delar av den svenska kusten, som kunnat inventeras fullständigt vid de tre midvinterinventeringarna 1987-1989 återfinns i Tab. 2 (uppdelat i regioner i Appendix). Utbredningen för de viktigaste arterna under de båda milda vintrarna 1988 och 1989 redovisas i kartform; för de vanligaste arterna visas också kartor för den kalla vintern 1987 (Fig. 3). I detta sammanhang är det av speciellt intresse att jämföra med de kartor för åren 1967-74, som presenterades av Nilsson (1975). För uppgifter om antalet inräknade individer vid inventeringarna hänvisas till de årliga rapporterna i *Vår Fågelvärld*.

Trots att fullständig täckning ej kunde erhållas har flertalet arter inventerats så pass fullständigt att beståndens storleksordning kan skattas. Flera arter är i januari starkt koncentrerade till kusterna med en majoritet av beståndet inom de kustavsnitt som inventerats fullständigt samtliga år. I Bohuslän förekom en del luckor, men flertalet lokaler täcktes under treårsperioden. Det största problemet utgör ostkustens skärgårdar, men ett stort antal lokaler inventerades och eftersom utbredningen synes vara densamma som vid tidigare inventeringar med större täckning kan parvisa jämförelser ge underlag för skattning av totalbeståndet här. Korrigeringar enligt det ovan beskrivna förfarandet har främst varit aktuella för januari 1988 och 1989. Den kalla vintern 1987 kunde flertalet lokaler med öppet vatten täckas in vid inventeringen. Resultatet från skattningarna presenteras i Tab. 3.

Gräsanden är med sin utbredning över hela landet både i inlandet och kusterna en svårinventerad art, varför skattningarna är något osäkra. I inlandet är den normalt koncentrerad till städer och samhällen men under de båda milda vintrarna förekom stora flockar också vid de isfria sjöarna speciellt i Skåne. Betydande skillnader i utbredning noterades mellan den kalla vintern 1987 och de båda milda vintrarna. Antalet var lägre vid kusterna i Östersjön men även längs Västkusten, som dock i större omfattning behöll sina gräsänder. De var också mer koncentrerade 1987. I Öresund var skillnaderna i antalet gräsänder inte speciellt stora mellan de tre vintrarna, medan påtagliga skillnader noterades för Gotland och Halland (Appendix). Utbredningsbilden var densamma som vid den tidigare perioden med intensiva inventeringar.

Övriga simänder förekom med enstaka individ i gräsandflockarna. De milda vintrarna 1988 och 1989



Tabell 2. Beståndet av viktigare arter inom kustområden med heltäckande inventeringar (dvs Kungsbackafjorden - Kråkelund i N. Kalmarsund samt Öland och Gotland, A-G, K, L, Fig. 2) vid midvinterinventeringarna 1987-1989. Dessutom anges medeltal för dessa områden 1969-1978 samt 1987-1989.

*Populations of more important species in coastal areas fully covered (Kungsbackafjorden to Kråkelund, Öland and Gotland, A-G, K, L, Fig. 2) at the midwinter counts in 1987-1989. Mean values for these areas for the periods 1969-1978 and 1987-1989 are also presented.*

Art Species	Medelvärde Mean		1987	1988	1989
	1969-78	1987-89			
Gräsand <i>Anas platyrhynchos</i>	28 732	33 628	19 307	36 665	44 907
Kricka <i>Anas crecca</i>	51	29	11	38	36
Bläsand <i>Anas penelope</i>	36	230	0	248	444
Stjärtand <i>Anas acuta</i>	2	4	2	3	9
Bergand <i>Aythya marila</i>	682	2 166	218	3 398	2 551
Vigg <i>Aythya fuligula</i>	52 508	53 781	51 089	48 551	59 375
Brunand <i>Aythya ferina</i>	364	741	187	837	1 198
Knipa <i>Bucephala clangula</i>	17 361	22 011	23 980	22 438	19 622
Alfågel <i>Clangula hyemalis</i> *	12 034	8 958	10 753	8 144	7 974
Svärta <i>Melanitta fusca</i> *	2 073	524	36	843	700
Sjörre <i>Melanitta nigra</i> *	271	248	14	194	537
Ejder <i>Somateria mollissima</i>	3 277	1 931	1 530	2 229	2 017
Småskrake <i>Mergus serrator</i>	2 492	3 715	4 114	4 176	2 856
Storskrake <i>Mergus merganser</i>	3 623	4 948	8 367	2 995	3 487
Salskrake <i>Mergus albellus</i>	287	316	392	214	348
Gravand <i>Tadorna tadorna</i>	14	65	0	11	190
Knölsvan <i>Cygnus olor</i>	5 957	8 162	7 966	7 844	8 680
Sångsvan <i>Cygnus cygnus</i>	1 015	781	1 024	672	642
Sothöna <i>Fulica atra</i>	13 423	1 725	1 716	1 869	1 513
Storskarv <i>Phalacrocorax carbo</i>	1 476	2 158	1 552	3 018	1 918

\* = endast räknad från stranden, antal längre ut okänt.  
only counted from the shore, offshore numbers unknown.

Tabell 3. Skattat totalbestånd för vissa sjöfågelarter i Sverige vid midvinterinventeringarna 1987-1989. Dessutom anges totalbeståndet för Nordvästeuropa (Laursen 1989, Monval & Pirot 1989) samt Sveriges andel av detta (%).

*Estimated total numbers of some waterfowl species in Sweden at the midwinter counts in 1987-1989. The total estimated population for Northwest Europe (Laursen 1989, Monval & Pirot 1989) and the Swedish share (%) is also shown.*

Art Species	Vinterbestånd Winter population			
	Sverige Sweden		NV Europa NW Europe	Sverige (%) Sweden (%)
	1987	1988-89		
Gräsand <i>Anas platyrhynchos</i>	75 000	115 000	5 000 000	2
Bergand <i>Aythya marila</i>	250	3 500	130 000	3
Vigg <i>Aythya fuligula</i>	65 000	105 000	750 000	15
Brunand <i>Aythya ferina</i>	250	1 500	350 000	+
Knipa <i>Bucephala clangula</i>	30 000	40 000	300 000	13
Ejder <i>Somateria mollissima</i>	5 000	>10 000	3 000 000 <sup>1</sup>	+
Småskrake <i>Mergus serrator</i>	5 000	>6 000	100 000	6
Storskrake <i>Mergus merganser</i>	12 000	25 000	150 000	17
Salskrake <i>Mergus albellus</i>	450	>600	15 000	4
Knölsvan <i>Cygnus olor</i>	10 000	13 000	180 000	7
Sångsvan <i>Cygnus cygnus</i>	3 000	4 000	25 000 <sup>2</sup>	16
Sothöna <i>Fulica atra</i>	2 500	3 000	1 500 000	+
Storskarv <i>Phalacrocorax carbo</i>	3 500	7 000		

1) Nordväst- och Centraleuropa. Northwest and Central Europe.

2) Nordvästeuropa utom Storbritannien. Northwest Europe except Britain.

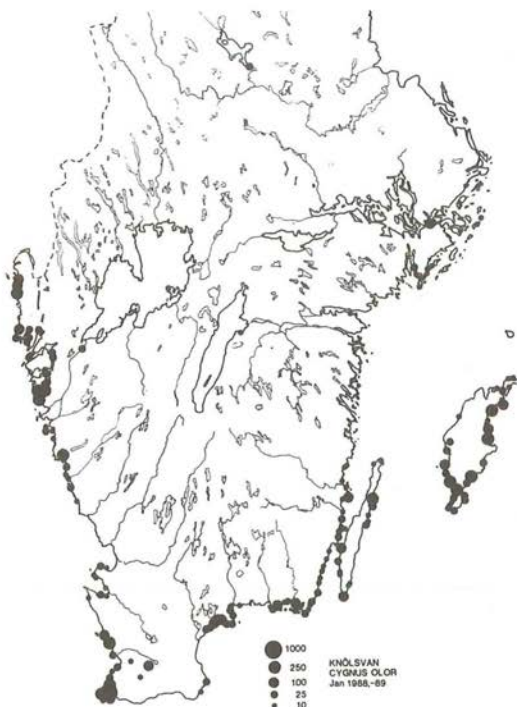


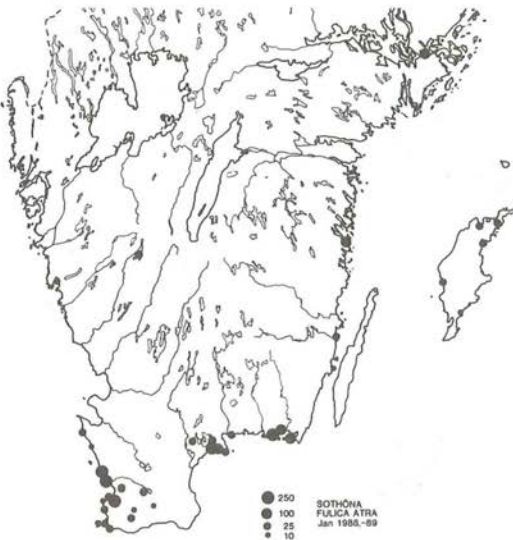
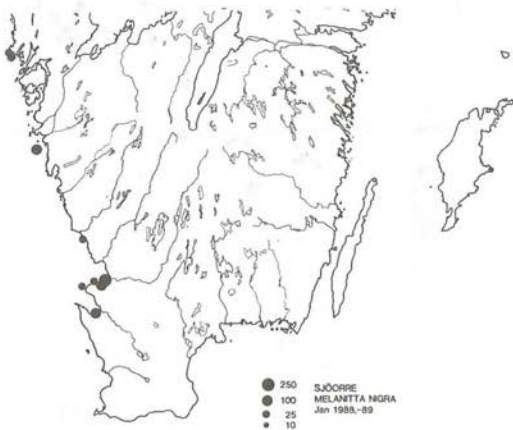
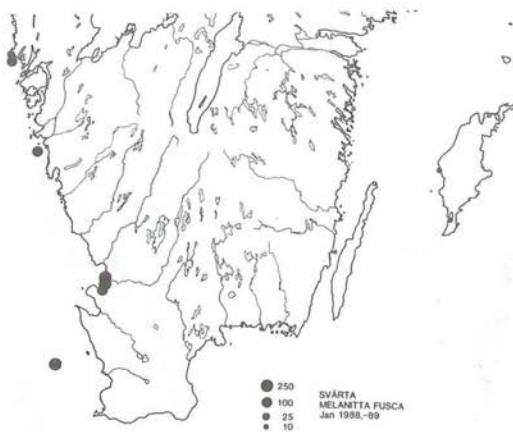
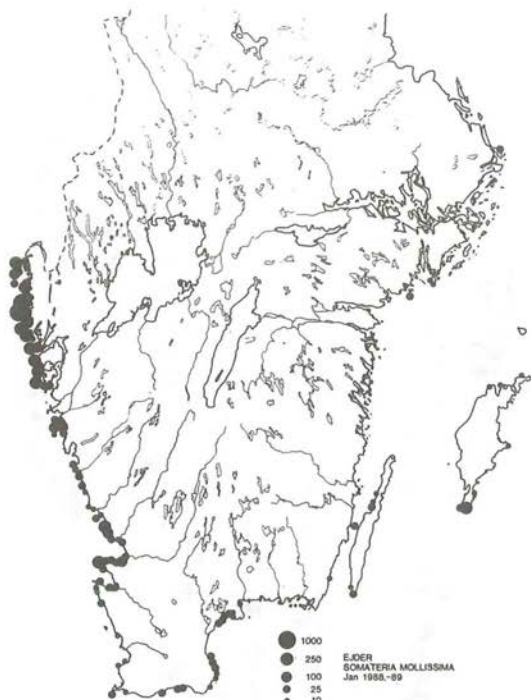
Fig.3. Utbredning för olika sjöfågelarter i Sverige i januari 1987-1989. För de vanligaste redovisas kartor både för den kalla vintern 1987 och de milda vintrarna 1988 och 1989, medan endast kartor för de senaste vintrarna visas för övriga arter.

*The distribution of different waterfowl species in Sweden in January 1987-1989. For the commonest species maps are shown both for the cold winter 1987 and the mild winters 1988 and 1989, whereas only maps for the two last winters are presented for the other species.*









noterades dock 260 resp. 460 bläsänder, främst i Foteviksområdet i sydvästra Skåne.

Viggens utbredning karakteriseras av en markant koncentration i stora flockar på ett relativt litet antal lokaler. Under milda vintrar är skärgårdens viggjar i betydande utsträckning knutna till de inre vikarna, de yttre områdena frekventeras i huvudsak först när innervikarna är isbelagda. Viggarna kan under sådana perioder uppträda på lokaler, där de normalt inte förekommer, t.ex. utanför Ölands norra udde 1987. Trots den relativt ringa täckningen av skärgårdarna 1988 och 1989 torde ganska få större flockar saknas vid inventeringen 1989. Den kalla vintern 1987 räknades troligen alla flockar av betydelse. Utbredningens tyngdpunkt var 1987 förskjutet söderut. Sålunda var antalet viggjar i Öresundsområdet ungefär tre gånger så högt som övriga vintrar. Jämfört med den tidigare perioden har områdena kring Malmö minskat i betydelse för arten. Stora flockar förekommer visserligen varje vinter, men de är inte lika framträdande som tidigare. I övrigt återfinns de stora viggkoncentrationerna inom samma områden som tidigare.

Bergänderna och brunänderna är i stort sett koncentrerade till viggflockarna i den sydligare delen av de svenska kustområdena, vilket innebär att de väl täcks av inventeringarna. Bergänderna är märkbart koncentrerade till Gotland, medan de tidigare Skånelokalerna förlorat betydelse sedan början av 1970-talet.

Knipan förekommer spridd över hela södra Sverige. I inlandet ses mindre flockar och enstaka individer på de flesta isfria lokaler. Även en kall vinter som 1987 inräknades över 700 knipor spridda på ett betydande antal lokaler i inlandet. Efter kusterna är den också mycket spridd även om en del koncentrationer förekom vid Sydsveriges öppna kuster. Knipans mycket spridda utbredning gör det svårare att skatta beståndets storlek än vad fallet är för en art som viggjen. Utbredningen var väsentligt mer koncentrerad 1987 än under de båda milda vintrarna. Runt Öland och Gotland var antalet knipor ungefär detsamma de tre vintrarna (Appendix). Vid Öland var dock kniporna i januari 1987 koncentrerade till i stort sett två områden. Antalet knipor längs den skånska sydkusten var mycket högre 1987 än 1988 och 1989. Knipan visade i stort sett samma utbredningsbild som under den tidigare inventeringsperioden; skillnaderna mellan de olika kartorna betingas av bristen på inventeringar i ostkustskärgårdarna 1988 och 1989 (isbelagda 1987).

Utan omfattande flyginventeringar kan inte de övervintrande alfågelnas längs de svenska kusterna inventeras. Längs vissa kustavsnitt ligger betydande antal alfåglar nära land; skattningar för dessa områden redovisas i Appendix. Svärten och sjöorren har en liknande utbredning. I huvudområdet på den svenska västkusten ligger merparten nära land, vilket också gäller för vissa andra kustavsnitt (se Appendix).

Ejdern tillhör också de havslevande arterna. I Sverige är den starkt koncentrerad till Västkusten med endast mindre antal vid Östersjöns kuster. Flertalet lokaler av betydelse kunde inventeras 1987-89. Ejdern visade samma utbredningsbild som vid de tidigare inventeringarna.

Småskraken tillhör de havslevande arterna och ses endast i mindre antal i inlandet. Arten är sparsam i ostkustskärgårdarna, men då den ofta kan ligga ganska långt ute till havs och dessutom är svårräknad från luften är skattningarna något osäkra. Kartan för 1988-89 visar större antal småskraker för Västkusten jämfört med den tidigare inventeringen. Förmodligen var arten underrepresenterad i de tidigare flyginventeringarna i Bohuslän, vilka genomfördes med ett snabbare flygplan.

Storkrakarna är starkt koncentrerade till Östersjöns skärgårdar samt under milda vintrar till inlandet och ses i större antal vid de skånska kusterna och Västkusten endast i samband med kalla vintrar (Appendix). Beståndsskattningarna för de båda milda vintrarna blev därför relativt osäkra. Med hänsyn till artens förekomst längs ostkusten vid de heltäckande inventeringarna på 70-talet och jämförelser för de lokaler som räknats under båda perioder kan storskrakbeståndet i landet skattas till mellan 20 000 och 25 000 individ. Den kalla vintern 1987 var situationen en annan och merparten torde ha räknats in vid inventeringarna. Några större förändringar i utbredningen har ej kunnat konstateras sedan 70-talet.

Flertalet salskraker förekommer spridda i smågrupper vid kusterna och i det skånska inlandet (milda vintrar) och endast ett par större koncentrationer har kunnat noteras. Jämfört med början av 70-talet har ett par koncentrationer försvunnit: Malmöområdet samt Sölvesborgsviken.

Knölsvanan är väl spridd efter de inventerade kustavsnitten men noterades endast i ringa antal i inlandet och då främst med enstaka individer på ett ganska stort antal lokaler. De ostkustlokaler som inventerades visade sig hysa ganska få knölsvanor, men tidigare mer heltäckande inventeringar har visat att det finns ganska många knölsvanor särskilt i Stockholms södra skärgård. Eftersom arten är lätt att inventera är totalskattningen tämligen säker. Antalet knölsvanor i de kustområden, som inventerades i sin helhet samtliga vintrar, var i stort sett detsamma under de tre åren (Tab. 2, Appendix) även om summan för 1989 låg något högre än de båda andra åren. Knölsvanarna stannade i stort sett också kvar i samma regioner även under den kalla vintern, men var då mer koncentrerade till ett fåtal lokaler med öppet vatten, där de i betydande utsträckning matades. Utbredningsbilden har knappast ändrats sedan 70-talets början.

De övervintrande sångsvanarna i Sverige visar betydande skillnader i utbredning mellan kalla och milda

Tabell 4. Index för några viktiga arter i Bohuslän vid midvinterinventeringar 1971 samt 1987-1989. Index för samtliga arter 1971 = 100.

*Indices for some important species in Bohuslän at midwinter counts in 1971 and 1987-1988. Indices for all species = 100 in 1971.*

Art Species	1971	1987	1988	1989
Gräsand	100	139	283	460
<i>Anas platyrhynchos</i>				
Knipa	100	166	246	282
<i>Bucephala clangula</i>				
Ejder	100	91	205	269
<i>Somateria mollissima</i>				
Knölsvan	100	206	227	302
<i>Cygnus olor</i>				
Sångsvan	100	122	160	+
<i>Cygnus cygnus</i>				
Storskarv	100	1 720	1 455	362
<i>Phalacrocorax carbo</i>				

vintrar även om förändringarna i totalantalet kanske inte är så stora. Under de milda vintrarna noterades ca två tredjedelar av sångsvanarna i inlandet med endast ett fåtal större koncentrationer vid kusterna. Den kalla vintern 1987 (liksom under tidigare kalla vintrar) var förhållandet det omvända med ca två tredjedelar av alla sångsvanar vid kusterna. Sångsvanens spridda utbredning på många smålokaler i inlandet under milda vintrar gör den ibland något svårinventerad. Jämfört med tidigare har den också i allt högre grad börjat furagera på fålten och åtskilliga flockar uppehåller sig under längre perioder på sådana lokaler.

Sothönans utbredning var starkt koncentrerad till några lokaler i Öresundsområdet samt ett par områden i Blekinge. Jämfört med förhållandena i början av 1970-talet har bilden radikalt förändrats (Nilsson 1976c). Då förekom betydande koncentrationer på många lokaler efter ostkusten, där arten nu sedan beståndsnedgången efter vintern 1979 i stort sett saknas i januari. Nedgången har inte varit lika markant inom övriga kustområden.

Storskarven är vintertid spridd i ytterskärgårdarna både på Västkusten och Ostkusten. Eftersom inventeringar saknas på de viktigaste ostkustlokalerna kan landets vinterbestånd ej beräknas med någon större säkerhet. Även på Västkusten finns det en del luckor, men flertalet skarvlokaler här har inventerats åtminstone vid något tillfälle och beståndet på Västkusten (inkl. Öresund) torde kunna skattas till mer än 5 000 för de milda vintrarna. Därtill kommer 500-600 för Gotland och upp till 200 för Blekinge samt ett okänt antal för ostkustskärgårdarna norr om Kalmarsund. Med tanke på artens beståndsutveckling och tidigare inventeringsdata torde man kunna räkna med minst

1 000 storskarvar här, vilket för landet i helhet skulle ge minst 7 000 individer.

I samband med inventeringarna har mindre antal- också noterats av olika doppingar och lommar samt gravand och häger. Inventeringarna medger dock inga skattningar av beståndens storlek för dessa arter.

#### Långtidsförändringar i sjöfågelbestånden

Index har kunnat beräknas för 10 olika arter (Fig. 4). För att konstatera eventuella trender i materialet har Spearmans rangkorrelation beräknats (index mot år) för de olika arterna. Ytterligare information om förändringar i sjöfågelbestånden erhålls ur summorna för de regioner som inventerats i sin helhet under perioden 1969-1978 samt 1987-1989 (Tab. 2, Appendix för enskilda regioner). Bohuslän inkluderas inte i indexberäkningarna eftersom området enbart ingick i projektet 1971 samt 1987-1989. För vissa arter redovisas dock en jämförelse mellan dessa inventeringar i Tab. 4.

Signifikant ökande trender (beräknat för hela perioden) noterades för brunand, knipa, småkrake och knölsvan. Brunandens vinterbestånd i Sverige är lågt och merparten av brunänderna har varit koncentrerade till ett fåtal lokaler i Blekinges skärgård. Under de kalla vintrarna noterades mycket låga index.

För knipans del noterades endast små fluktuationer kring trendlinjen fram till och med 1981. Index var markant lägre den kalla vintern 1982, men ökade åter. Även övriga kalla vintrar medförde tillfälligt lägre index. Medelvärdena för de totalinventerade områdena visar emellertid en mer måttlig ökning än vad indexserien antyder (Tab. 2). Arten är dock mycket spridd under milda vintrar, bl.a. i ostkustskärgårdarna och inlandet. Dessa områden täcks endast stickprovsmässigt i indexberäkningarna, medan en större andel av de öppna kusterna är täckta. De båda milda vintrarna var många knipor spridda över dessa isfria områden, varför melvädet blev lägre än för den totalt sett kallare tidigare perioden.

Småkrakens index visade under de kalla vintrarna också låga värden, vilka till en del kan vara skenbara och bero på att många småkrakar under dessa vintrar låg så långt ute till havs att de förbisågs vid inventeringarna. De totalinventerade områdena visar samma ökning av beståndet som indexserien.

Även för knölsvanen visar resultaten från de totalinventerade områdena och index samma ökande trend. Regionala skillnader föreligger dock. Antalet knölsvanar ökade mellan de båda perioderna både på ostkusten och i Öresund, medan antalet i NV Skåne och Halland var detsamma. Antalet övervintrande knölsvanar i Bohuslän var ungefär fördubblat 1988-1989 jämfört med 1971.

Index redovisas ej för storskarven eftersom de viktigaste områdena i ostkustens skärgårdar ej kunnat



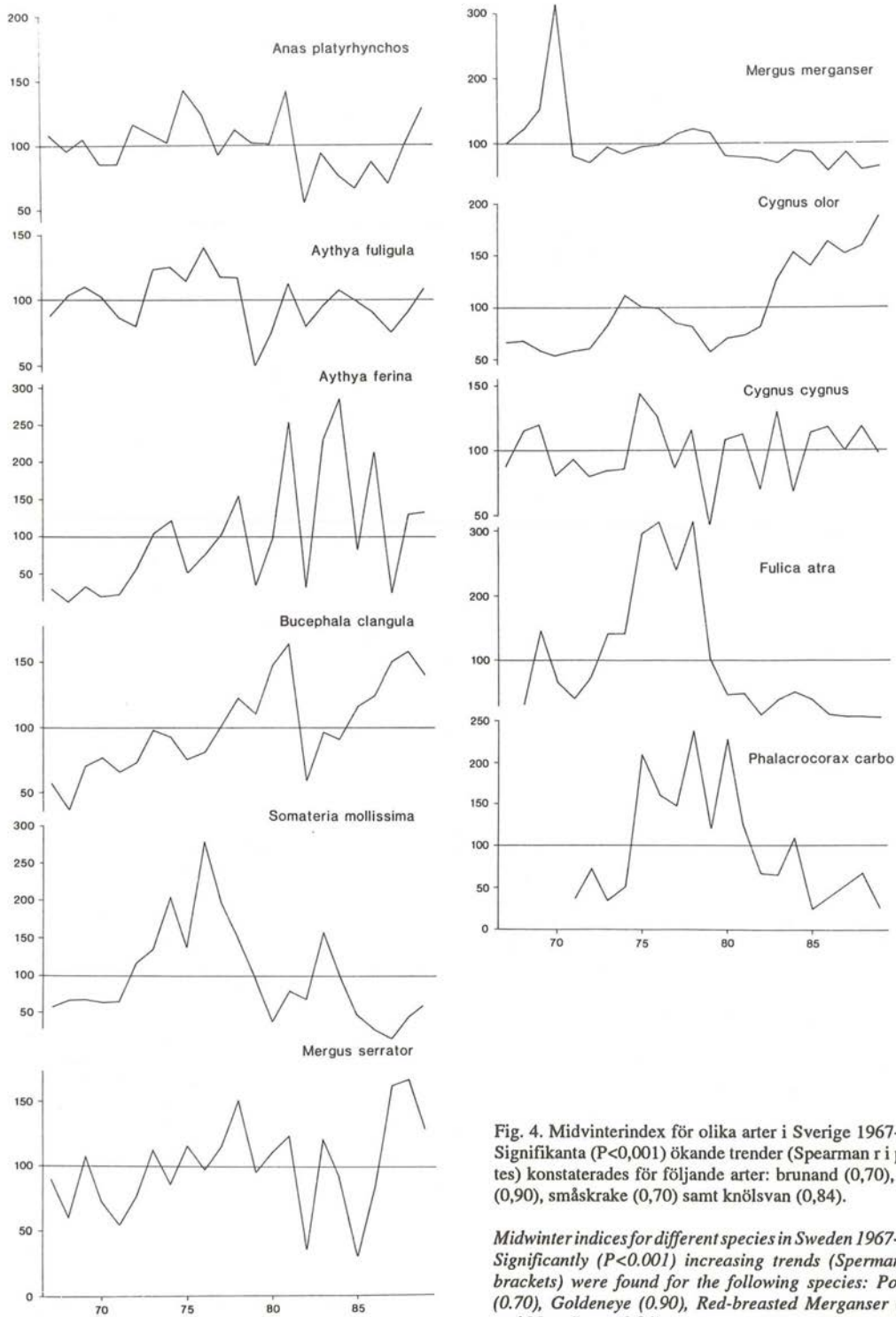


Fig. 4. Midwinterindex för olika arter i Sverige 1967-1989. Signifikanta ( $P < 0,001$ ) ökande trender (Spearman  $r$  i parentes) konstaterades för följande arter: brunand (0,70), knipa (0,90), småskrake (0,70) samt knölsvan (0,84).

Midwinter indices for different species in Sweden 1967-1989. Significantly ( $P < 0,001$ ) increasing trends (Spearman  $r$  in brackets) were found for the following species: Pochard (0.70), Goldeneye (0.90), Red-breasted Merganser (0.70) and Mute Swan (0.84).

inventeras. Väst kustbeståndet av övervintrande storskarvar har dock ökat markant. (Tab. 2, Appendix).

Ingen art visade en signifikant minskande trend under hela perioden. Sothönan inledde dock räkningsserien med låga index, varefter den ökade signifikant under 1970-talets milda vintrar för att sedan "krascha" efter den kalla vintern 1979. Beståndet har sedan legat på en mycket låg nivå jämfört med tidigare.

Ejderns index är endast representativa för den södra delen av Västkusten och sydkusten, medan beståndet i övriga delar av Östersjön är för litet för att påverka indexvärdet. Efter en viss ökning i början av serien noterades åter lägre index under de senare åren. Inventeringarna i Bohuslän de båda milda vintrarna 1988 och 1989 visade på betydligt högre antal än den likaledes milda vintern 1971.

Gräsanden, viggan och storskraken visade inga klara trender under perioden utan endast ganska markanta fluktuationer. Gräsanden visade lägre index vissa kalla vintrar, men mönstret var inte genomgående. På motsvarande sätt noterades lägre index för vigg under vissa av de kalla vintrarna. Storskraken visade däremot en mycket konstant nivå med undantag för ett högt värde 1970.

## Diskussion

### *Sverige som övervintringsområde för sjöfåglar*

Monval & Piro (1989) presenterar skattningar av totalbestånden för de viktigaste andfågelarterna och sothönan för olika delar av Europa baserade på de internationella inventeringarna fram till och med 1986. Det internationella materialet från IWRB är delat på NW Europa samt Medelhavs- och Svartahavsregionen. Det svenska vinterbeståndet av olika arter jämförs här med bestånden för NW Europa (Tab. 3.). De svenska vinterbestånden av gräsand, bergand, brunand, salskrake och sothöna svarar för mycket små andelar av NW Europas totalbestånd. Gräsanden torde vara den vanligaste andfågelarten i Sverige om man undantar alfågeln, vilken ej kunnat täckas in vid de nu aktuella inventeringarna. Ändå utgör det svenska beståndet bara ca 2% av NW Europas bestånd.

För tre dykandarter, vigg, knipa och storskrake, intar Sverige en betydligt mer framträdande roll som vinterområde i det europeiska sammanhanget. Totalt övervintrar ca 15% av Nordvästeuropas 750 000 vigg i de svenska farvattnen. Monval & Piro (1989) sammanför för knipans del nordvästra Europa med Centraleuropa (främst de stora sjöarna vid Alperna). Detta bestånd skattas i sin helhet till ca 300 000, varav det svenska beståndet torde uppgå till ca 13%. Vinterbeståndet av storskrake skattas till 150 000 för Nordvästeuropa, varav det svenska beståndet utgör 17%.

Svanarna slutligen är viktiga vinterarter i svenska farvattnen. Det svenska vinterbeståndet utgör ca 7% av

det väst- och centraleuropeiska knölsvanbeståndet, vilket skattas till 180 000 eller 10% av den skandinavisk-baltiska gruppen, vars vinterutbredning hartungdpunkten förlagt till de danska farvattnen. Det svenska sångsvanbeståndet 1988-89 skattades till ca 4 000 individ eller 16% av den till 25 000 beräknade skandinavisk - västsibiriska populationen.

### *Förändringar i sjöfågelbestånden*

Vid vinterinventeringar av denna typ har vädret ett avgörande inflytande på inventeringsresultaten och därmed också indexvärdena. Olika arter reagerar olika på kalla och milda vintrar. Normalt medför en kall vinter dels att många arter i betydande utsträckning lämnar landet, dels att vi får en koncentration av kvarvarande individ till öppna kustområden och vattendrag. Å andra sidan kan en mild vinter medföra dels att fler arter stannar kvar i större utsträckning, dels att en del arter blir mer spridda än under en kall vinter. Beroende på de olika arternas ekologi kan således vinterns olika hårdhet påverka inventeringarna och därmed indexvärdena i olika riktning utan att man därför har haft en reell beståndsförändring. Indexvärdena är sålunda endast i begränsad omfattning ägnade att jämföra förhållandena mellan två enskilda år utan är främst avsedda att studera långtidsförändringar där sådana skillnader utjämnas till en ev. trend. För ytterligare diskussion om sjöfågelbeståndens fluktuationer i relation till vintrar av olika hårdhet hänvisas till Nilsson (1975, 1984a, 1984b).

För vissa av de här behandlade arterna redovisar Monval & Piro (1989) index för hela Nordvästeuropa. Sålunda visade de internationella indexvärdena för gräsanden en uppgång från 70-talet till början av 80-talet, varefter nivån varit stabil. De svenska indexvärdena visar som nämnts ingen klar trend. Viggan visar ingen speciell trend för Nordvästeuropa, vilket stämmer väl med erfarenheterna från Sverige. Däremot noterades en signifikant uppåtgående trend för vigg i Centraleuropa.

Knipan visar för Nordvästeuropa en uppåtgående trend, men man är lite försiktig i tolkningen av denna eftersom arten ofta kan vara svår att inventera. Som nämnts tidigare visade det svenska knipbeståndet en uppåtgående tendens under perioden ifråga. De svenska inventeringarna visade lägre index under de kallaste vintrarna, vilket också var fallet i Estland, Polen och Danmark medan högre antal noterades i en del sydligare länder.

Internationellt sett visar hela östersjöbeståndet av knölsvan en signifikant ökning av vinterbeståndet under perioden, vilket också återspeglas i de svenska indexen. För sångsvanens del visar de svenska indexen endast fluktuationer, men det internationella indexet visar en ökning i regionen under tjuogoårsperioden.

Det europeiska sothönsbeståndet minskade i samband med den kalla vintern 1969/1970 för att sedan öka under de milda vintrarna fram till 1978, vilket också noterades i Sverige. En viss nedgång förekom efter vintern 1979, varefter beståndet varit stabilt på ungefär samma nivå som under en del av 70-talet. I Polen noterades dock liksom i Sverige en mycket markant minskning i antalet sothöns i samband med den hårda vintern 1978/79.

## Tack

Undersökningarna 1987-1989 har bekostats med anslag från Statens Naturvårdsverk. Vid inventeringarna under de tre åren har mer än 300 frivilliga observatörer medverkat i arbetet under ofta svåra observationsförhållanden. Utan deras insats hade inventeringarna inte kunnat genomföras.

## Referenser

- Atkinson-Willes, G.L.(ed.) 1963. Wildfowl in Great Britain, 1 ed. *Monographs of the Nature Conservancy* Number Three. HMSO. London.
- Atkinson-Willes, G.L. 1976. The numerical distribution of ducks, swans and coot as a guide in assessing the importance of wetlands in midwinter. *Proc. Int. Conf. Cons. Wetlands and Waterfowl*, Heiligengafen, 1974:199-271.
- Joensen, A.H. 1974. Waterfowl Populations in Denmark 1965-1973. *Danish Review Game Biology* 9:1:1-206.
- Laursen, K. 1989. Estimates of Sea Duck Winter Populations of the Western Palearctic. *Dan. Rev. Game Biol.* 13:6:1-22.
- Laursen, K., Hansen, E.B., Frikke, J., Madsen, J. & Pauli, T. 1987. Landsdaekkende optælling af andefugle og visse havfugle fra flyvemaskine, januar/februar 1987. *Rapport fra Vildtbiologisk Station*. Landbrugsministeriets Vildtforvaltning.
- Laursen, K., Phil, S., Hansen, E.B., Frikke, J. 1988. Landsdaekkende optælling af vandfugle fra flyvemaskine, januar/februar 1988. *Rapport fra Vildtbiologisk Station*. Landbrugsministeriets Vildtforvaltning.
- Laursen, K., Phil, S., Hansen, E.B., Frikke, J. 1989. Landsdaekkende optælling af vandfugle fra flyvemaskine, januar/februar 1989. *Rapport fra Vildtbiologisk Station*. Landbrugsministeriets Vildtforvaltning.
- Monval, J.Y. & Pirot, J-Y. 1989. Results of the IWRB International Waterfowl Census 1967-1986. *IWRB Special Publication* No. 8.
- Nilsson, L. 1975. Midwinter distribution and numbers of Swedish Anatidae. *Ornis Scandinavica* 6:83-107.
- Nilsson, L. 1976a. Andfåglarnas säsongsmässiga uppträdande i södra Sverige under icke häckningstid. *Vår Fågelvärld* 35:8-20.
- Nilsson, L. 1976b. Monthly counts as a measure of population changes in some species of Anatidae in South Sweden. *Ornis Scandinavica* 7:193-205.
- Nilsson, L. 1976c. Några sjöfåglars uppträdande i södra Sverige under vinterhalvåret. *Fauna och Flora* 71:216-229.
- Nilsson, L. 1980. De övervintrande alfåglarnas *Clangula hyemalis* antal och utbredning längs den svenska kusten. *Vår Fågelvärld* 39:1-14.
- Nilsson, L. 1984a. Årliga fluktuationer och långtidsförändringar i antalet övervintrande sjöfåglar i södra Sverige. *Vår Fågelvärld* 43:93-106.
- Nilsson, L. 1984b. The impact of hard winters on waterfowl populations of south Sweden. *Wildfowl* 35:71-80.
- Owen, M., Atkinson-Willes, G.L. & Salomon, D.G. 1986. *Wildfowl in Great Britain*. Second Edition. Cambridge University Press. Cambridge.
- Pehrsson, O., Blomqvist, D. & Johansson, O.C. 1989. Projekt förändringar i sjöfågelbestånden på den svenska västkusten. *Rapport från Zoologiska institutionen, Göteborg*.
- Rüger, A., Prentice, C. & Owen, M. 1986. Results of the IWRB International Waterfowl Census 1967-1983. *IWRB Special Publication* No. 6.

## Summary

### *Distribution, population size and long-term changes in population size of wintering waterfowl in Sweden*

Sweden has taken part in the International Midwinter Counts of Waterfowl organized by the IWRB since the start in 1967. After a build-up period intensive counts including aerial surveys were undertaken in 1971-1977 with almost complete coverage of all important waters during 1971-1973 (Nilsson 1975, Tab. 1). Later the counts were continued on a lower level aiming at producing annual winter indices for the more important species. In 1987-1989 a new period of intensive counts in Sweden and the other Nordic countries was completed. For Sweden coverage of all important areas with the exception of offshore areas was planned using ground counts and aerial surveys. The offshore waters are important for the Long-tailed Duck (Nilsson 1980) but were excluded as there were no options for full-scale offshore counts in the other Baltic countries. This report summarizes the results from the 1987-1989 series of intensive counts and also presents an updated series of annual indices for the whole period 1967-1989

### *Weather and ice situation*

1987 was one of the coldest winters for a long time. The mean monthly temperature for ten stations in southern Sweden was the lowest since the counts started. This also resulted in heavy ice-coverage along the coasts of Sweden (Fig.1) with the entire east coast archipelagoes totally covered with ice. Larger expanses of open water were available only around Gotland and temporarily along the south coast and locally in some other places.

1988 and 1989 on the other hand were exceptionally mild, 1989 being in some places the mildest winter since measurements started two hundred years ago. The entire coast was free of ice and inland lakes in the southern part of the country were also free of ice.

### *Coverage of the counts*

Due to difficult flying conditions aerial surveys could not be undertaken as planned but were restricted to the west coast and Skåne. In 1987 practically all coastal areas that were not frozen could be covered. During all three years the entire coast from the northern part of Halland to Kråkelund north of Kalmarsund and Öland and Gotland were almost completely

covered by ground counts. Most parts of Bohuslän were also covered. On the other hand only sample counts could be undertaken in the east coast archipelagoes and inland. The total coverage for the three year period is shown in Fig. 2, whereas the numbers of localities counted since the start in 1967 is seen from Tab. 1.

#### *Numbers and distribution of different species*

Totals for the coastal districts that were almost completely covered in the three winters are presented in Tab. 2 together with mean values for the same districts for the previous period with intensive counts. A regional break-down will be found in the Appendix.

The coverage outside the completely covered areas has been such that the calculation of regional indices has been possible. On the west coast most sites were counted on at least some occasions during the three year period. This was not the case for the east coast areas but as these areas were completely covered in the former period and as enough localities could be counted to produce regional indices it was possible to estimate total populations for most common species.

Population estimates from Sweden are shown in Tab. 3. According to this tabulation the Mallard is the commonest species with an estimated total winter population of about 115 000 followed by the Tufted Duck with about 105 000. It may however be noted that the Longtailed Duck probably is the commonest species in Swedish waters in winter with an estimated population of at least 150 000 (Nilsson 1980), most staying on offshore waters not included in the survey.

Midwinter distribution of the different species is shown in a series of maps (Fig. 3). For some common species maps are shown both for the cold winter 1987 and the mild winters 1988 + 1989. Generally a concentration of the waterfowl to coastal areas and a few sites was noted in the cold winter.

#### *Population changes*

Indices have been calculated through the years to follow annual changes in the wintering populations comparing totals for sites counted in two consecutive years expressing the total for year two as per cent of year one. This percentage was later

recalculated in relation to the index of the base-year = 100. In Swedish counts mean indices for 1969-1978 were formerly set to 100, but in this report the primary indices have been recalculated so that the mean for the entire series is set to 100. For further description of the methods used see Nilsson (1975, 1984a, 1984b).

Indices for the ten species counted in adequate numbers are shown in Fig. 4. In these calculations data from the province of Bohuslän are not included as the earlier counts did not cover this area (included in another project). Bohuslän was only included in 1971 besides in the present three-year period. Tab. 4 compares the populations in Bohuslän for some species in 1987-89 and 1971.

The indices show marked fluctuations between years that could in many cases be related to the hardness of the winter (see Nilsson 1975, 1984a, 1984b). Significantly increasing trends were noted over the entire period for the Pochard (small winter population), Goldeneye, Red-breasted Merganser and Mute Swan. No species showed a significantly decreasing trend over the entire period. The Coot decreased markedly during the latter part of the period but the indices were almost equally low when the counts started after the cold winters 1968 and 1970, increasing during mild winters of the seventies, and "crashing" after the hard 1979 winter. Counts in the fully covered coastal districts showed similar changes although differences were noted between region (Tab. 2, Appendix).

#### *Sweden as a winter area for waterfowl*

The results of the international waterfowl counts summarized in Monval & Pirot (1989) give estimates of the total waterfowl populations in NW Europe for a number of species. Moreover they present European indices for some species. As is shown in Tab. 3, Sweden is an important winter area for Tufted Duck, Goldeneye, Goosander and Whooper Swan with about 13-17% of the total population in Swedish waters, whereas the proportion for Sweden is lower for the other species. Comparing Swedish trends with the overall European trends showed increases for both the Goldeneye and the Mute Swan. For the other species where indices were shown these were stable.

## Appendix

Regionala summor för viktigare arter inom områden (se Fig. 2) som inventerats fullständigt vid midvinterinventeringarna 1987-1989. Dessutom anges medeltal för dessa regioner för de tre vintrarna 1987-1989 samt för den tidigare perioden med intensiva inventeringar, 1969-1978. Regionala summor för 1969-1974 återfinns hos Nilsson (1975).

Regional totals for more important species in areas (see Fig. 2) that were totally covered at the midwinter counts in 1987-1989. The table also shows mean values for these regions for the three winters 1987-1989 and for the former period with intensive counts, 1969-1978. Regional totals for 1969-1974 are found in Nilsson (1975).

Region	Medel	Medel	1987	1988	1989
Region	Mean	Mean			
	1969-78	1987-89			

### Gräsand *Anas platyrhynchos*

A	1 090	1 631	455	3 668	770
B	4 925	10 570	5 162	13 000	13 540
C	7 250	6 480	5 620	6 650	7 170
D	2 012	3 235	1 393	4 157	4 155
E	1 925	2 315	1 550	1 610	3 786
F	2 093	1 794	1 370	1 368	2 646
G	670	320	20	160	780
K	2 450	2 176	1 212	1 757	3 560
L	6 317	5 107	2 525	4 295	8 500

### Bergand *Aythya marila*

A	0	24	2	0	70
B	19	132	0	13	384
C	84	29	16	34	36
D	38	116	66	229	54
E	20	117	23	145	182
F	11	60	0	150	30
G	1	12	1	15	21
K	9	70	17	51	141
L	500	1 496	93	2 761	1 633

### Vigg *Aythya fuligula*

A	8	51	4	129	20
B	770	280	99	162	569
C	9 390	5 360	10 280	3 190	2 620
D	7 200	2 620	5 254	1 453	1 151
E	17 050	19 460	11 147	18 537	28 690
F	5 590	3 940	1 370	7 540	2 925
G	820	4 700	2 435	4 850	6 820
K	2 130	3 020	5 440	1 920	1 710
L	9 550	14 350	15 060	10 770	17 230

### Brunand *Aythya ferina*

A	0	4	1	0	10
B	7	4	4	5	4
C	42	43	24	56	50
D	119	32	49	42	4
E	140	538	56	556	1 001
F	16	21	0	51	11
G	+	16	38	2	9
K	4	54	1	100	62
L	6	29	14	25	47

Region	Medel	Medel	1987	1988	1989
Region	Mean	Mean			
	1969-78	1987-89			

### Knipa *Bucephala clangula*

A	735	531	428	1 011	154
B	1 371	1 113	960	1 210	1 170
C	3 106	2 403	3 060	1 980	2 170
D	3 800	5 509	9 360	3 467	3 700
E	1 494	1 102	674	1 372	1 261
F	1 212	673	363	1 164	494
G	393	790	275	865	1 230
K	2 250	4 036	3 608	4 193	4 307
L	3 000	5 854	5 252	7 176	5 136

### Alfågel *Clangula hyemalis*

A	+	0	0	0	0
B	58	45	5	22	110
C	6	3	1	7	2
D	3 230	870	1 700	660	244
E	800	110	221	76	32
G	-	93	5	69	206
L	7 940	7 837	8 821	7 310	7 380

### Svårta *Melanitta fusca*

A	0	1	5	0	0
B	1 610	495	8	820	658
C	1	0	0	0	0
D	80	+	1	0	0
E	20	0	0	0	0
F	+	+	0	1	0
G	1	+	0	0	1
K	250	7	13	3	5
L	111	21	9	19	36

### Sjörorre *Melanitta nigra*

A	0	+	0	1	0
B	170	235	7	191	506
C	4	+	1	0	0
D	77	0	0	0	0
E	4	0	0	0	0
F	+	2	0	0	7
G	1	0	0	0	0
K	8	1	0	1	1
L	7	10	6	1	23

Region	Medel Mean 1969-78	Medel Mean 1987-89	1987	1988	1989
--------	--------------------------	--------------------------	------	------	------

Ejder *Somateria mollissima*

A	175	91	142	107	23
B	1 595	983	297	1 732	1 010
C	422	94	169	61	53
D	528	391	830	170	174
E	86	20	0	0	60
F	51	33	16	13	71
G	21	4	1	0	11
K	223	99	96	31	150
L	176	216	69	115	465

Småskrake *Mergus serrator*

A	285	307	281	577	64
B	319	496	601	688	198
C	125	276	594	131	103
D	292	441	766	258	299
E	110	62	135	18	33
F	94	113	152	90	97
G	51	142	3	226	197
K	429	612	670	737	428
L	787	1 266	912	1 451	1 436

Storskrake *Mergus merganser*

A	40	232	149	542	6
B	128	416	1 170	34	43
C	522	256	625	80	64
D	618	737	2 111	35	66
E	921	440	566	244	511
F	311	600	1 147	272	381
G	320	283	325	221	304
K	216	565	950	384	362
L	547	1 419	1 324	1 183	1 750

Salskrake *Mergus albellus*

A	+	3	8	0	1
B	2	2	1	3	2
C	59	9	17	1	10
D	79	62	180	3	2
E	108	73	57	16	155
F	8	3	6	2	0
G	5	32	14	50	30
K	3	41	49	37	38
L	23	91	60	102	110

Region	Medel Mean 1969-78	Medel Mean 1987-89	1987	1988	1989
--------	--------------------------	--------------------------	------	------	------

Knölsvan *Cygnus olor*

A	445	361	149	679	256
B	312	257	305	286	180
C	2 230	2 887	2 460	3 120	3 080
D	321	862	1 312	465	809
E	652	635	634	560	712
F	297	240	267	191	262
G	214	264	285	323	186
K	594	733	737	670	792
L	892	1 923	1 817	1 550	2 403

Sångsvan *Cygnus cygnus*

A	12	42	29	86	5
B	109	60	18	73	89
C	397	180	509	25	6
D	82	148	175	53	215
E	17	68	130	47	27
F	4	7	1	17	3
G	+	0	0	0	0
K	58	120	20	172	168
L	326	156	142	199	127

Sothöna *Fulicia atra*

A	295	6	6	0	14
B	1 975	6	3	4	10
C	4 556	708	1 205	643	278
D	1 360	360	35	414	630
E	3 513	388	272	521	372
F	569	8	2	23	0
G	114	29	20	52	15
K	91	+	0	1	0
L	950	220	173	232	255

Storskarv *Phalacrocorax carbo*

A	142	354	199	675	189
B	600	1 030	749	1 452	891
C	220	90	39	71	171
D	5	52	53	43	61
E	225	102	27	185	95
F	0	4	3	10	0
G	0	33	88	0	10
K	+	20	58	2	0
L	284	473	339	580	501

## Territory economics and population stability - can populations be socially regulated?

TORBJÖRN VON SCHANTZ

---

### Abstract

Although Wynne-Edwards' group selectionist theory of population regulation was soon rejected, the concept of social regulation still remains in the literature. Here I examine the importance of social behaviour (e.g. territoriality) in population regulation from an individual selectionist point of view. One of Watson and Moss' criteria for population regulation through social behaviour is that the individuals should defend resources that exceed their need for survival and reproduction. This is an analogy to Verner's super territory model which is not compatible with optimality theory. Moreover, the observations that per capita reproductive rate decreases with increased group size has often been taken as a sign of social regulation at the group level. However, it can be demonstrated, both theoretically and empirically, that population rate of increase as well as the population's efficiency of converting

resources into reproduction can increase with increased population density in spite of a decrease in per capita reproductive rate. These correlations reduce population stability in variable environments. To be effectively regulative social behaviour must induce a negative correlation between efficiency of converting resources into reproduction and population density. With this background I conclude that the importance of social regulation is highly exaggerated. It is only in a special case that social behaviour can induce population stability in variable environments, viz. in permanently territorial species whose life expectancy exceeds the average time period of the environmental fluctuations.

*Torbjörn von Schantz, Department of Animal Ecology, University of Lund, Ecology Building, S-223 62 Lund, Sweden.*

---

Selection favours those phenotypes which leave the greatest number of reproductive descendants. Why, then, does not evolution lead to populations of individuals being so effective and fertile that they overexploit their resources and become extinct? Although this may be a seemingly naive problem for population geneticists (e.g. Haldane 1957, but see Maynard Smith 1968), it remains a major task for population ecologists to identify the constraints of population growth (e.g. Thompson 1929, Nicholson 1933, Andrewartha & Birch 1954, Lack 1954, Chitty 1960, Hairston et al. 1960, Wynne-Edwards 1962, Smith 1963). In his famous book, Wynne-Edwards (1962) suggested that most types of social behaviour have evolved to prevent animal populations from overexploiting their resources. Wynne-Edwards considered territorial behaviour to be one of the most powerful factors in preventing "overpopulation". The idea was that populations with this type of social regulation were less likely to go extinct and they would therefore outcompete populations without any self-regulation. However, Wynne-Edwards was severely criticized and the idea of group selection was soon

abandoned in favour of individual, or rather, kin selection (Maynard Smith 1964, 1976, Williams 1966). Still, many ecologists insist that populations can be regulated by social behaviour (e.g. Watson & Moss 1970, Klomp 1972, 1980, Patterson 1980, Begon & Mortimer 1981, Hassel & May 1985, Moss & Watson 1985). Others are less precise, only suggesting that social behaviour affects population dynamics (e.g. Fretwell & Lucas 1969, Maynard Smith 1974, Emlen 1984, Clutton-Brock & Albon 1985, Krebs 1985), whereas still others deny that social behaviour can regulate populations (e.g. Lack 1954, 1968, Brown 1969a, b, 1975). Here I will examine whether populations really can be socially regulated by spacing behaviour and if social behaviour increases population stability in variable environments.

### Terminology

#### *Population regulation*

Much confusion in population ecology is caused by different authors using expressions such as "population control", "limitation" and "regulation" without

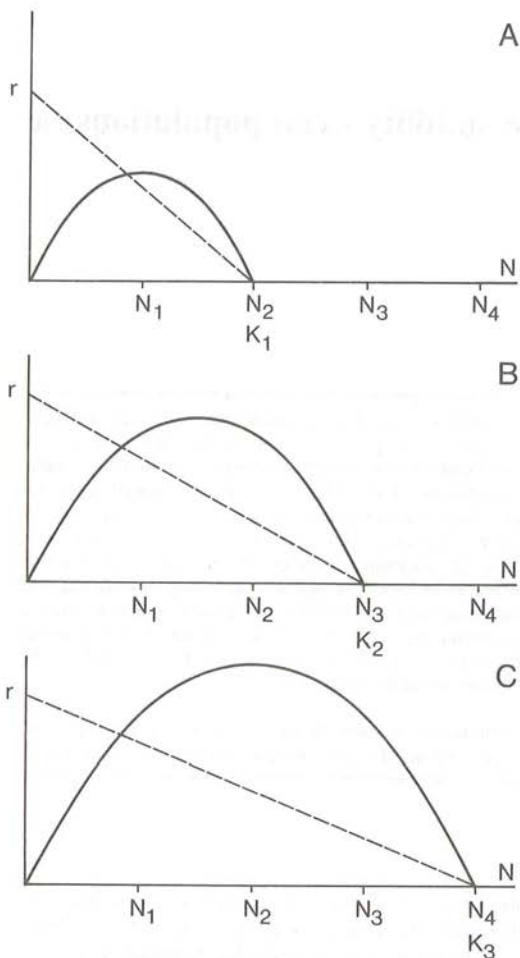


Fig. 1. Relationship between per capita reproductive rate (broken line), population rate of increase (solid line) and population density (N) at different carrying capacities ( $K_1$ ,  $K_2$  and  $K_3$ ).

*Sambandet mellan föryngringshastigheten per individ (bruten linje), populationens ökningshastighet (hel linje) och populationstätheten (N) vid olika bärigheter ( $K_1$ ,  $K_2$  och  $K_3$ ) hos biotopen.*

defining them. Here I define population regulation according to the logistic model in which the per capita rate of increase decreases with increased density of conspecifics, i.e.:

$$(1/N) (dN/dt) = r (1 - (N/K))$$

where  $r$  = innate rate of increase,  $N$  = population density, and  $K$  = carrying capacity.

Another reason for confusion is a lack of generality concerning the level at which the regulatory factors are acting; is it the geographical distribution of the popu-

lation, or the density of adults, or the number of breeding units, or, e.g. the number of adults plus the recruits of the year that is regulated? Again the logistic is useful in identifying the population rate of increase as the level at which the population is regulated, i.e.:

$$dN/dt = rN(1 - (N/K))$$

Theoretically, by identifying the factors that set the carrying capacity of a population ( $K$ ) one has also, by my definition, identified the factors that regulate the population. Examples of this are given in Fig. 1. In case A some factor sets  $K$  at a population density of  $N_2$ . In B  $K$  is set at  $N_3$  and in C at  $N_4$ . Assume that A, B, and C in Fig. 1 describe the same population and that the factors that set  $K$  in each case are predation (A), resources for winter survival (B), and breeding resources (C). Then, according to my definition, it is correct to state that this population is regulated by predation. If, however, the predators are removed, the population will be regulated by winter mortality. Similarly, if also the winter mortality does not occur, by e.g. supplying the population with an excess of resources essential for surviving the winter, then the population will be regulated by breeding resources.

#### Population stability

In the real world it is likely that the importance of different potential regulatory factors changes between seasons and years. How does this affect population stability?

In an analysis of population stability of  $r$ - and  $K$ -strategists at different density-dependent actions, Southwood et al. (1974) pointed out that the logistic equation was not useful since it does not allow for overshooting. Instead they used the difference equation by May et al. (1974) to predict changes in population size following perturbation. The highly sophisticated, but abstract, way of defining population stability mathematically (May 1974, May & Oster 1976) is of limited practical use since estimates from field populations of the parameters are seldom obtainable (but see e.g. Hassel et al. 1976).

To make the concept more concrete I use stability here as a relative term. To illustrate this, let  $K_1$ ,  $K_2$  and  $K_3$  in Fig. 1 be the carrying capacities set by the different resource (e.g. food) levels in a varying environment. Now let some other factor keep the population at some given density ( $N_1$ ,  $N_2$ , or  $N_3$  in Fig. 1). The effects of changes in the resource level on population rate of increase at different population densities are given in Fig. 2. From this simple analysis we can see that a change in the resource level ( $\Delta R$  in Fig. 2) affects the rate of increase of population  $n_1$  least and that of  $n_3$  most; hence, I define population  $n_1$  to be most



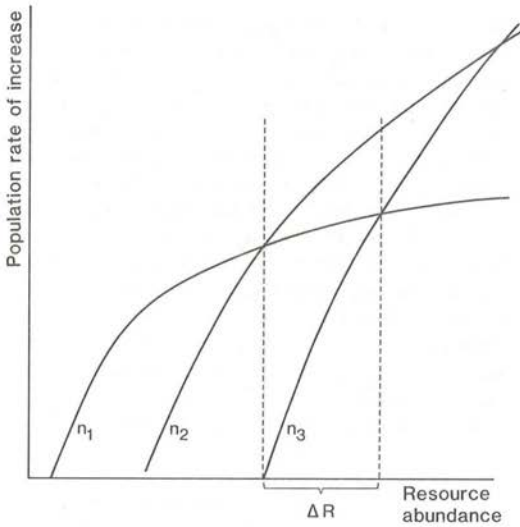


Fig. 2. Relationship between population rate of increase and resource abundance at different fixed population densities ( $n_1$ ,  $n_2$  and  $n_3$  correspond to  $N_1$ ,  $N_2$  and  $N_3$ , respectively in Fig. 1). *Sambandet mellan populationens ökningshastighet och mängden resurser vid olika givna populationstätheter ( $n_1$ ,  $n_2$  och  $n_3$  motsvarar  $N_1$ ,  $N_2$  resp.  $N_3$  i Fig. 1).*

stable. A most important conclusion from this is that rate of increase of a low density (for whatever the reason) population is hardly affected at all by a change in resource availability whereas the same change in resources has a most profound effect on rate of increase of a high density population. But can spacing behaviour keep the population density lower than that set by the carrying capacity of the environment, thereby inducing increased population stability? Normally population density should correlate positively with resource density, thereby reducing stability according to Fig. 2.

### Social regulation

Watson & Moss (1970) listed different conditions for determining whether breeding density is regulated by social behaviour.

1. A substantial proportion of the population does not breed.
2. Such non-breeders are physiologically capable of breeding.
3. The breeding animals are not using up the resources themselves but are preventing competitors from doing so.
4. The regulatory effects shall be density dependent.

In their reviews, both Watson & Moss (1970) and Klomp (1972) pointed out that very few, if any, studies have given data from a single population that fulfill all of Watson & Moss' (1970) four conditions.

Much of the problems of identifying the existence of social regulation lies, I believe, in the fact that point three above is theoretically controversial.

### Super territories and population regulation

Undoubtedly, for social behaviour to be regulative, it is necessary to show that the breeding animals are not completely using up some resource, such as food. If they are the resource itself is a regulating agent. Hence, as Watson & Moss (1970) pointed out, the breeding animals shall not only prevent other animals from using the resource, but the breeders must also leave a resource surplus that is not fully utilized by themselves.

This statement is analogous to Verner's (1977) idea of super territories. Verner (1977) suggested that natural selection favours individuals that defend territories larger than necessary to include resources sufficient to optimize survival and reproduction. Verner meant that such a defence of a disproportionate share of space and resources by the super territory strategists increase their fitness in relation to less aggressive individuals which get a reduced possibility of survival and reproduction.

However, as several authors pointed out, Verner's (1977) model is not compatible with optimality theory. The main argument was that those individuals that maintain a territory of "just sufficient" size receive the same gain by the exclusion of competitors as the super territory holder does, but the latter bears all the costs (Colgan 1979, Getty 1979, Pleasants & Pleasants 1979, Rothstein 1979, Tullock 1979). Hence, unless the super territory strategists derive some benefit beyond those accruing to the just sufficient strategists, the former strategy cannot spread in the population. In the light of these findings it seems unlikely that spacing behaviour can regulate populations except in the case of the obstinate strategy described below.

### Territory economics and population stability

Can social behaviour increase population stability in variable environments? Again, optimality theory is useful in such an analysis. A simple cost-benefit analysis of territorial behaviour is given in Fig. 3. The costs of defending the territory increase with territory size. The benefits increase rapidly with territory size initially but will reach an asymptote when the amount of resources in the territory exceeds the animal's need for survival and reproduction. The optimal territory size for the benefit curve  $B_1$  in Fig. 3A is  $T_1$ . With an increase of resources, the benefit curve will increase steeper ( $B_2$  in Fig. 3A) and reach the asymptote at a

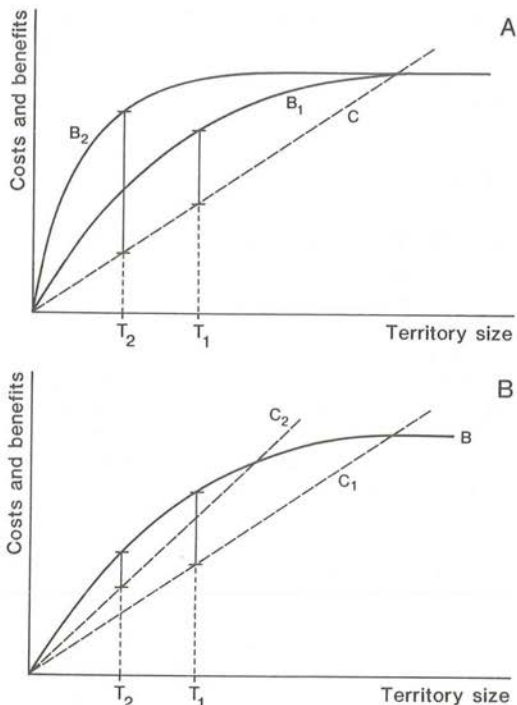


Fig. 3. Relationship between costs (broken lines) and benefits (solid lines) of territorial behaviour for different territory sizes. A: Optimal territory sizes at different resource levels. B: Optimal territory sizes at different intruder pressures.

Förhållandet mellan kostnad (bruten linje) och vinst (hel linje) för revirbeteende vid olika revirstorlekar. A: Optimala revirstorlekar vid olika resursnivåer. B: Optimala revirstorlekar vid olika tryck från inkräktare.

smaller territory size. In that case optimal territory size will decrease from  $T_1$  to  $T_2$ . Decreased territory size implies an increased density of breeding animals and thereby, according to Fig. 2, a decreased population stability. The same effect will occur when the costs of territorial defence increase ( $C_1$  shifts to  $C_2$  in Fig. 3B), due to e.g. an increased intruder pressure; i.e. optimal territory size will decrease from  $T_1$  to  $T_2$ .

Thus it appears that spacing behaviour cannot keep the population at a density below that set by the carrying capacity of the environment, nor does spacing behaviour seem to be an effective stabilizer in fluctuating environments.

Yet there exists at least one case where social behaviour effectively can damp population fluctuations in variable environments and, at least temporarily, keep the density of breeding animals far below the en-

vironmental K. I have suggested (von Schantz 1984a, b) that permanently territorial altricial vertebrates that feed on a fluctuating food resource keep a constant territory size if the animals' lifespan is longer than the average time period of the food fluctuations. The animals' territory sizes will be so adjusted that they contain enough food for reproduction, or at least survival, during the bottle-necks of food scarcity. By allowing their adult offspring, or other close relatives, to remain at home as non-breeders to exploit the resource surplus when resources are increasing the territory owners remedy the dilemma that confronts Verner's super territory holder. Later when resources are decreasing the territory owners expel their non-breeding relatives from the territory; this is the so called obstinate strategy (von Schantz 1984a). In effect, such a population will be socially regulated. When resources are abundant the breeding animals are not completely using up the resources themselves but they are preventing other animals from utilizing the resources for reproduction. Hence, the density of breeding animals will be lower than would have been the case if territory size instead had decreased in response of an increase in resources. Instead it is the number of non-breeding animals that fluctuates in parallel with the resources. This means that the environmental fluctuations mainly affect the density of non-breeders whereas the population rate of increase hardly is affected at all (cf. Fig. 2). This yields the following testable prediction: *to be effective in population regulation, social behaviour must induce a negative correlation between the population's efficiency of converting the resources into reproduction (rate of increase) and population density*. To illustrate this, let us go back to the model in Fig. 1.

#### Per capita reproductive rate, population rate of increase, and population efficiency of converting resources into reproduction

From Fig. 1 we see that when the per capita reproductive rate decreases linearly with population density, then the maximum population rate of increase is attained at a population density of  $K/2$ . Data from Lack (1968) and Perrins (1979) on Great Tits *Parus major* in Marley Wood show that the number of fledglings produced per pair does, in fact, decrease linearly with density of breeding adults (Fig. 4A). The equation of the regression line gives an estimated K of 260 breeding birds; hence  $K/2=130$  individuals. Since the highest number of breeding birds ever recorded during the study was 172, the probable carrying capacity of breeding resources was obviously never reached. Instead Lack (1968, p. 280) suggested that starvation outside the

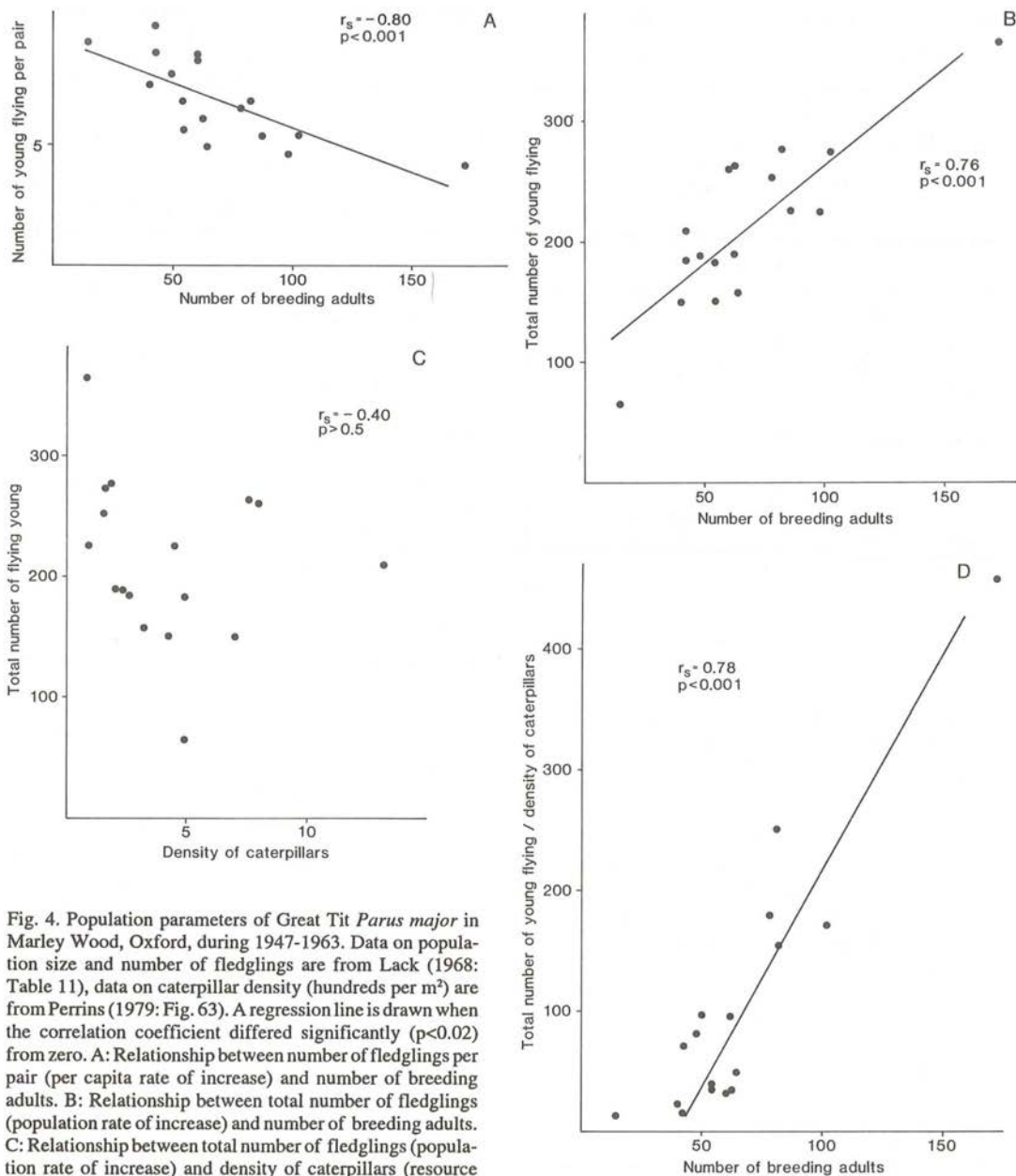


Fig. 4. Population parameters of Great Tit *Parus major* in Marley Wood, Oxford, during 1947-1963. Data on population size and number of fledglings are from Lack (1968: Table 11), data on caterpillar density (hundreds per m<sup>2</sup>) are from Perrins (1979: Fig. 63). A regression line is drawn when the correlation coefficient differed significantly ( $p < 0.02$ ) from zero. A: Relationship between number of fledglings per pair (per capita rate of increase) and number of breeding adults. B: Relationship between total number of fledglings (population rate of increase) and number of breeding adults. C: Relationship between total number of fledglings (population rate of increase) and density of caterpillars (resource abundance). D: Relationship between the ratio of total number of fledglings divided by density of caterpillars (population efficiency of converting resources into rate of increase) and number of breeding adults.

Populationens egenskaper hos talgoxe *Parus major* i Marley Wood, Oxford åren 1947-1963. Data om populationsstorlek och antal flygga ungar från Lack (1968, Tabell 11), data om larvtäthet (hundratal per m<sup>2</sup>) från Perrins (1979, Fig. 63). En regressionslinje har ritats om korrelationskoefficienten skilt

sig signifikant från noll ( $p < 0.02$ ). A: Sambandet mellan antalet flygga ungar per par och antalet häckande adulta. B: Förhållandet mellan totala antalet flygga ungar (populationens ökningshastighet) och antalet häckande adulta. C: Förhållandet mellan totala antalet flygga ungar och tätheten av larver (resurstillgången). D: Förhållandet mellan kvoten totala antalet flygga ungar dividerat med larvtätheten (dvs populationens effektivitet att omvandla resurser till ökningshastighet) och antalet häckande adulta fåglar.

breeding season was the most important density-dependent factor that regulated the population (see also McCleery & Perrins 1985). Accordingly, and in support of the model in Fig. 3 B, Krebs (1971) pointed out that breeding density, and hence territory size, of Great Tits in Marley Wood was a function of the number of individuals that survived the winter; i.e. the more Great Tits that competed for territories in spring the smaller the territories. Hence, the population did not show any signs of regulation through territorial behaviour (cf. Lack 1968, p. 278, McCleery & Perrins 1985). Since all data points except one are below  $K/2$  the total number of young fledged by the population should be a positive function of the density of breeders (cf. the curves describing population rate of increase in Fig. 1). Fig. 4B shows that this indeed was the case; however, there is no correlation between density of caterpillars (main prey for the tits during the nestling period) and total number of young flying (Fig. 4C). At first sight this may seem paradoxical, but considering the fact that the overwhelming majority of the data points from the Great Tits fall in the density interval between 0 and  $K/2$  the data make sense in the light of the model in Fig. 2 where the main conclusion is that the population rate of increase will be insensitive to changes in resource supply at low population densities.

In all the cases in Fig. 1 a constant resource level is assumed. Therefore the population's efficiency of converting available resources into population rate of increase will be a positive function of  $N$  as long as  $N < K/2$ . Again, this prediction is supported by the Great Tit data (Fig. 4D) showing that the total number of young flying divided by caterpillar density correlates positively with the density of breeding adults. Per capita rate of increase is a monotonously decreasing function of  $N$  but it is not until  $N$  reaches the interval between  $K/2$  and  $K$  that the populations's efficiency of converting resources into rate of increase (PER), and the population rate of increase (PRI) itself, will be a decreasing function of  $N$ . These correlations have two important implications as concerns the interactions between per capita reproductive rate, PRI and PER:

(1) Based on observations that per capita reproductive success declines with group size in social animals, Clutton-Brock & Albon (1985) concluded that population regulation may commonly occur at the level of the group, rather than at the level of the population, and that this may "affect" population stability. Clutton-Brock & Albon (1985) implicitly took this as an example of social regulation. But since PRI is likely to be a positive function of  $N$  as long as  $N < K/2$  (Fig. 1) in spite of a negative function of per capita rate of increase, there is no reason to believe that this density dependence is regulatory. Nor does it necessarily imply that the population will become more stable in the sense illustrated in Fig. 2. On the contrary it is more

likely that PRI becomes more sensitive to changes in resource supply with increased  $N$ .

(2) As described above both PRI and PER are expected to show the same function of  $N$  as illustrated by e.g. the curve  $K$  in Fig. 5A. Any environmental fluctuation that will reduce  $K$  to  $K_1$  will reduce both PRI and PER whereas an increase of  $K$  to  $K_2$  will create an increase in both PRI and PER (Fig. 5A). These changes will occur at any given value of  $N$  although the effect becomes negligible as  $N$  approaches zero (cf. Fig. 2). In contrast, changes in the carrying capacity will have quite a different effect in the case of the obstinate strategy described above. Here PRI will remain constant irrespective of  $N$  (Fig. 5B) since the territory owners (breeders) have adopted a fixed territory size adjusted to some minimum resource level (von Schantz 1984a). Changes in  $K$  will hence only affect the number of non-breeding animals whose presence devaluates PER. In this case PER will be a monotonously decreasing function of both  $N$  and  $K$  (Fig. 5B).

## Conclusion

In general, when defence costs are related to territory size or intruder pressure, social behaviour cannot effectively regulate or stabilize population rate of increase in fluctuating environments. This statement is valid for species that are only seasonally territorial or have a short life span in relation to the time scale of the environmental fluctuations. It is only in species that are permanently territorial and whose life expectancy exceeds the time scale of the environmental fluctuations, that social behaviour can be regulatory. Two groups of contrasting predictions emerge from the analysis.

(1) In the absence of social regulation both PRI and PER will show the same dependence of  $N$  (cf. curve  $K$  in Fig. 5A), and both will be a positive function of  $N$  as long as  $N < K/2$ . In this case any change in carrying capacity ( $K$ ) will change both PRI and PER in the same direction as  $K$  (Fig. 5A).

(2) In the presence of social regulation PRI remains constant and will not be affected by  $N$  and  $K$  (Fig. 5B). In contrast, PER will be a monotonously decreasing function of  $N$  and  $K$  (Fig. 5B), implying that an increase in  $K$  will decrease PER whereas a decrease in  $K$  will increase PER.

Empirical data support the first group of predictions (Fig. 4). Unfortunately, I have found no data to either verify or reject the second group of predictions. Perhaps this may indicate that social regulation does not exist in the real world, but if it does I hope that this paper provokes a search for such data.

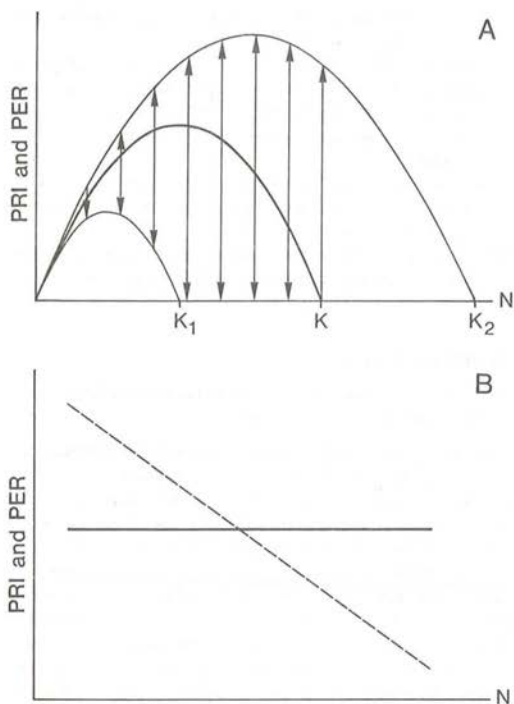


Fig. 5. Relationships between population rate of increase (PRI), population efficiency of converting resources into reproduction (PER) and population density. A: Without social regulation. Both PRI and PER are expected to show the same function of  $N$ . The effects on PRI and PER by changes in carrying capacity (resource abundance) from  $K$  to either  $K_1$  or  $K_2$  are indicated by the arrows at some given population densities. B: With social regulation. PRI (solid line) remains constant since the density of breeding units does not change with  $N$ . In this case, a change in carrying capacity will be compensated by a change in the density of non-breeding individuals so that PER (broken line) will be a monotonously decreasing function of  $N$  with its greatest value when no non-breeding animals are present.

Sambandet mellan populationens ökningshastighet (PRI), populationens effektivitet att omvandla resurser till reproduktion (PER) och populationstätheten. A: Utan social reglering. Både PRI och PER förväntas bero av  $N$  på samma sätt. Effekten på PRI och PER vid förändringar i biotopens bärighet (resurstillgång) från  $K$  till  $K_1$  eller  $K_2$  indikeras med pilarna vid vissa givna populationstätheter. B: Med social reglering. PRI (hel linje) håller sig konstant eftersom tätheten av häckande par inte ändras med  $N$ . I detta fall kompenseras en ändring av bärigheten med en ändring i tätheten av icke häckande individer så att PER (bruten linje) blir en ständigt minskande funktion av  $N$  med sitt största värde när det inte finns några icke häckande individer närvarande.

## Acknowledgement

Thomas Alerstam, Sam Erlinge, Bo Ebenman, Torbjörn Fagerström, Mats Grahn, Görgen Göransson, Boel Jeppson, Charles Krebs, Olof Liberg, Jon Loman, Adam Lomnicki, Sigfrid Lundberg, Ingvar Nilsson, Jan-Åke Nilsson, Mikael Sandell, Henrik Smith and Håkan Wittzell kindly read the manuscript. Although I respect these persons' advices they will see that I have not responded to all (in some cases, to none) of their comments. Therefore they shall not be blamed for any inconsistencies, how unlikely it may seem, that still remain in the paper - these are all due to my own conceptual limitations. The study was supported by grants from the Swedish Natural Science Research Council.

## References

- Andrewartha, H.G. & Birch, L.C. 1954. *The distribution and abundance of animals*. University of Chicago Press, Chicago.
- Begon, M. & Mortimer, M. 1981. *Population ecology: a unified study of animals and plants*. Blackwell, Oxford.
- Brown, J.L. 1969a. Territorial behaviour and population regulation in birds. *Wilson Bull.* 81:293-329.
- Brown, J.L. 1969b. The buffer effect and productivity in tit populations. *Am. Nat.* 103:347-354.
- Brown, J.L. 1975. *The evolution of behaviour*. W.W. Norton and Co. Inc., N.Y.
- Chitty, D. 1960. Population processes in the vole and their relevance to general theory. *Can. J. Zool.* 38:99-113.
- Clutton-Brock, T.H. & Albon, S.D. 1985. Competition and population regulation in social mammals. Pages 557-575 in Sibly, R.M. & Smith, R.H. (eds.). *Behavioural ecology: ecological consequences of adaptive behaviour*. Blackwell, Oxford.
- Colgan, P. 1979. Is a super-territory strategy stable? *Am. Nat.* 114: 604-605.
- Emlen, J.M. 1984. *Population biology: the evolution of population dynamics and behavior*. Macmillan Publishing Co., N.Y.
- Fretwell, S.D. & Lucas, H.I. 1969. On territorial behavior and other factors influencing distribution in birds. I. Theoretical development. *Acta Biotheor.* 19:16-36.
- Getty, T. 1979. On the benefits of aggression: the adaptiveness of inhibition and super territories. *Am. Nat.* 114:605-609.
- Hairston, N.G., Smith, F.E. & Slobodkin, L.B. 1960. Community structure, population control and competition. *Am. Nat.* 94:421-425.
- Haldane, J.B.S. 1957. The cost of natural selection. *J. Genet.* 55:511-524.
- Hassel, M.P., Lawton, J.H. & May, R.M. 1976. Patterns of dynamical behaviour in single populations. *J. Anim. Ecol.* 45:471-486.
- Hassel, M.P. & May, R.M. 1985. From individual behaviour to population dynamics. Pages 3-32 in Sibly R.M. & Smith, R.H. (eds.). *Behavioural ecology: ecological consequences of adaptive behaviour*. Blackwell, Oxford.
- Klomp, H. 1972. Regulation of the size of bird populations by means of territorial behaviour. *Neth. J. Zool.* 22:456-488.
- Klomp, H. 1980. Fluctuations and stability in great tit populations. *Ardea* 68:205-224.

- Krebs, C.J. 1985. Do changes in spacing behaviour drive population cycles in small mammals? Pages 295-312 in Sibly, R.M. & Smith, R.H. (eds.). *Behavioural ecology: ecological consequences of adaptive behaviour*. Blackwell, Oxford.
- Krebs, J.R. 1971. Territory and breeding density in the great tit, *Parus major* L. *Ecology* 52:2-22.
- Lack, D. 1954. *The natural regulation of animal numbers*. Oxford University Press, Oxford.
- Lack, D. 1968. *Population studies of birds*. Clarendon Press, Oxford.
- May, R.M. 1974. *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- May, R.M., Conway, G.R., Hassel, M.P. & Southwood, T.R.E. 1974. Time delays, density dependence and single-species oscillations. *J. Anim. Ecol.* 43:747-770.
- May, R.M. & Oster, G.F. 1976. Bifurcations and dynamic complexity in simple ecological models. *Am. Nat.* 110:537-599.
- Maynard Smith, J. 1964. Group selection and kin selection. *Nature* (Lond.) 201:1145-1147.
- Maynard Smith, J. 1968. "Haldane's dilemma" and the rate of evolution. *Nature* (Lond.) 219:1114-1116.
- Maynard Smith, J. 1974. *Models in ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Maynard Smith, J. 1976. Group selection. *Q. Rev. Biol.* 51:277-283.
- McClery, R.H. & Perrins, C.M. 1985. Territory size, reproductive success and population dynamics in the great tit, *Parus major*. Pages 353-373 in Sibly, R.M. & Smith, R.H. (eds.) *Behavioural ecology: ecological consequences of adaptive behaviour*. Blackwell, Oxford.
- Moss, R. & Watson, A. 1985. Adaptive value of spacing behaviour in population cycles of red grouse and other animals. Pages 275-294 in Sibly, R.M. & Smith, R.H. (eds.) *Behavioural ecology: ecological consequences of adaptive behaviour*. Blackwell, Oxford.
- Nicholson, A.J. 1933. The balance of animal populations. *J. Anim. Ecol.* 2:132-178.
- Patterson, I.J. 1980. Territorial behaviour and the limitation of population density. *Ardea* 68:53-62.
- Perrins, C.M. 1979. *British tits*. Collins, London.
- Pleasants, J.M. & Pleasants, B.Y. 1979. The super-territory hypothesis: a critique, or why there are so few bullies. *Am. Nat.* 114: 609-614.
- Rothstein, S.I. 1979. Gene frequencies and selection for inhibitory traits, with special emphasis on the adaptiveness of territoriality. *Am. Nat.* 113:317-333.
- Schantz, T. von. 1984a. Spacing strategies, kin selection and population regulation in altricial vertebrates. *Oikos* 42:48-58.
- Schantz, T. von. 1984b. Carnivore social behaviour - does it need patches? *Nature* (Lond.) 307:389-390.
- Smith, F.E. 1963. Population dynamics in *Daphnia magna* and a new model for population growth. *Ecology* 44:651-663.
- Southwood, T.R.E., May, R.M., Hassel, M.P. & Conway, G.R. 1974. Ecological strategies and population parameters. *Am. Nat.* 108: 791-804.
- Thompson, W.R. 1929. On natural control. *Parasitology* 21:269-281
- Tullock, G. 1979. On the adaptive significance of territoriality: comment. *Am. Nat.* 113:772-775.
- Verner, J. 1977. On the adaptive significance of territoriality. *Am. Nat.* 111:769-775.
- Watson, A. & Moss, R. 1970. Dominance, spacing behaviour and aggression in relation to population limitation in vertebrates. Pages 167-220 in Watson, A. (ed.) *Animal populations in relation to their food resources*. Blackwell, Oxford.
- Williams, G.C. 1966. *Adaptation and natural selection: a critique of some current evolutionary thought*. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Wynne-Edwards, V.C. 1962. *Animal dispersion in relation to social behaviour*. Oliver and Boyd, London.

## Sammanfattning

### Revirets lönsamhet och populationens stabilitet—kan populationer regleras socialt?

Det naturliga urvalet premierar de individer som producerar största mängden fortplantningsduglig avkomma. Varför leder då utvecklingen inte till populationer som exploaterar resurserna så effektivt och fortplanter sig så mycket att de överexploaterar resurserna och dör ut? I sin berömda bok från 1962 föreslog Wynne-Edwards att de flesta sociala beteenden hade utvecklats för att förhindra sådan överexploatering, och han ansåg att en av de kraftfullaste mekanismerna för att uppnå detta var att hålla revir. Tanken var att populationer som hade sådan social reglering skulle löpa mindre risk att dö ut än sådana som saknade dylik självreglering. Selektionen skulle alltså till stor del ske på populations- eller grupp nivå. Denna Wynne-Edwards's s k gruppselektion utsattes emellertid för hård kritik och övergavs till förmån för selektion på individnivå. Ändå hävdar många ekologer att populationer kan regleras genom sociala beteenden.

I denna studie definieras populationsregleringen med hjälp av den logistiska ekvationen enligt vilken en individs genomsnittliga förokningsstakt minskar med ökande täthet:  $(1/N) (dN/dt) = r(1 - (N/K))$ , där  $r$  är den inneboende fortplantningsförmågan,  $N$  populationsstorleken och  $K$  biotopens bärighet för arten i fråga. Regleringen av populationen som helhet definieras också med den logistiska ekvationen:  $dN/dt = rN(1 - (N/K))$ . Med denna definition kan man nu teoretiskt bestämma vad som reglerar populationen genom att identifiera de faktorer som bestämmer bärigheten ( $K$ ). Detta exemplifieras i Fig. 1. Här bestämmer tre resursnivåer  $K_1$ ,  $K_2$  och  $K_3$  populationsnivåerna  $N_1$ ,  $N_2$  resp.  $N_3$ . Anta att det i delfigur A är predationen som bestämmer  $K$ , i delfigur B resurserna för vinteröverlevnad och i delfigur C resurserna för häckning. Enligt definitionen är det då predationen som bestämmer  $N$ . Elimineras man predationen blir det i stället vinterresurserna som bestämmer  $N$  och eliminerar man också vinterödligheten blir det sommarresurserna som bestämmer  $N$ .

För att konkretisera begreppen används här stabilitet som en relativ term. Anta att en viss resurs, t ex föda, varierar i tiden motsvarande resursnivåer  $K_1$ ,  $K_2$ , i Fig. 1 och att det finns tre olika populationer med individtätheterna  $N_1$ ,  $N_2$  och  $N_3$ . Då får man det resultat som illustreras i Fig. 2. En förändring i resursnivå, t ex  $\Delta R$ , påverkar populationen med den givna individtätheten  $n_i$  (motsvarande individtätheten  $N_i$  i Fig. 1) minst och  $n_3$  (täthet  $N_3$  i Fig. 1) mest. Därför definieras populationen  $n_1$  som mest och  $n_3$  som minst stabil. Den viktiga slutsatsen blir då att en förändring av resursmängden

föga påverkar en gles population men mycket kraftigt en tät population. Nu är frågan om sociala mekanismer, t ex revir, kan hålla populationen på en nivå som är lägre än den som bärigheten tillåter och därmed öka stabiliteten.

Watson och Moss satte 1970 upp fyra kriterier för att man skall kunna anse att en population regleras socialt, nämligen 1) en betydande del av populationen fortplantar sig ej trots att 2) dessa individer är fysiologiskt kapabla att göra det, 3) de häckande individerna uttömmar inte alla resurser men hindrar ändå konkurrenter från att göra det, samt 4) regleringen skall vara täthetsberoende. Man har hittat få om ens någon population som uppfyller alla kriterierna. Det verkar som om detta beror på att kriterium nr 3 är teoretiskt kontroversiellt.

Det är uppenbart att social reglering kan förekomma bara om de häckande individerna inte uttömmar resurserna ty eljest är det ju resurserna som sådana som sköter regleringen. Denna tanke är analog med den om s k super-revir som Verner förde fram 1977. Han menade att individer försvaret större revir än de behöver för optimal överlevnad och reproduktion genom att de på detta sätt höjer sin relativa anpassning, dvs inte ökar den egna absoluta anpassningen men i stället reducerar konkurrenternas överlevnad och reproduktion. Flera författare har emellertid funnit att detta inte fungerar enligt optimalitetsteori därför att individerna med super-revir inte får någon extra vinst men måste bära de ökande kostnaderna för revirförsvaret. Om det är så förefaller det osannolikt att sociala beteenden kan reglera populationer utom i det fall en population använder den s k obstinata strategin enligt nedan.

Kan socialt beteende öka populationens stabilitet i en variabel miljö? Fig. 3 visar en enkel analys av kostnad och vinst för revirbeteende. Kostnaden för revirförsvaret ökar hela tiden med ökad revirstorlek. Vinsten ökar först snabbt men avtar så småningom och ökar inte alls när tillräckliga resurser finns inom reviret. I Fig. 3A representeras två populationer med kurvorna  $B_1$  och  $B_2$ , där den senare har tillgång till större resurser. Denna får därmed en mindre optimal revirstorlek ( $T_2$ ) än den andra ( $T_1$ ), vilket innebär att den når en högre populationstäthet. Detta i sin tur medför, enligt Fig. 2, minskad stabilitet. Samma effekt uppstår om i stället kostnaderna ändras, t ex från  $C_1$  till  $C_2$  enligt Fig. 3 B. Slutsatsen blir att sociala beteenden inte kan hålla en population på en nivå under bärigheten och inte heller kan stabilisera en population i en variabel miljö.

Ändå finns det åtminstone ett sätt på vilket sociala beteenden faktiskt kan hålla en population långt under bärighetsnivån, åtminstone temporärt. Jag har själv tidigare föreslagit att vertebrater som har permanenta revir, vars ungar kräver kotsam föräldravård och som lever på en varierande födokälla, håller revir av konstant storlek om deras livslängd är längre än den genomsnittliga perioden för födans variation. Revirets storlek bestäms av vad som behövs för att reproducera sig eller åtminstone överleva de tidpunkter då födotillgången är lägst. Det går till så att de häckande individerna tillåter släktingar att uppehålla sig i reviret men inte att häcka när födotillgången är riklig men kastar ut dem när det blir kärvt. Detta är den s k obstinata strategin. Här sker alltså en social reglering definitionsmässigt därför att resurserna inte helt konsumeras men andra djur förhindras att fortplanta sig. Antalet individer som fortplantar sig hålls konstant medan antalet individer som inte fortplantar sig växlar i takt med resurstillgången. Det är just detta som illustreras i

Fig. 2, nämligen att populationens föryngringstakt knappast alls påverkas av resursvariationerna. Detta ger oss en testbar hypotes: för att effektivt kunna reglera en population måste socialt beteende medföra en negativ korrelation mellan populationens förmåga att omvandla miljöns resurser till avkomma (föroökningstakten) och populationstätheten. Vi återvänder därför till modellen i Fig. 1 och granskar data från en talgoxepopulation som studerats många år i Oxford.

Fig. 1 visar att om individernas genomsnittliga föroökningstakt minskar linjärt med ökande populationstäthet kommer högsta föroökningstakten på populationsnivå att inträffa när tätheten motsvarar  $K/2$ . Fig. 4A visar att detta var fallet för talgoxarna. Regressionskvantiteten ger en uppskattad bärighet för  $K$  på 260 par. Den högsta uppnådda tätheten var 172 par, sålunda långt under bärigheten. Lack menade att svält utanför häckningstiden var den viktigaste täthetsberoende regleringsfaktorn och Krebs stödde modellen i Fig. 3 B och menade att antalet häckare och därmed revirstorleken var en funktion av antalet som överlevde vintern. Följaktligen visade populationen inte någon täthetsberoende revirreglering. Eftersom alla datapunkter utom en ligger under  $K/2$  skall antalet flygga ungar vara en positiv funktion av antalet häckande par. Så är också fallet enligt Fig. 4B, men det finns ingen korrelation mellan larvtillgången och antalet flygga ungar (Fig. 4C). Detta kan tyckas paradoxalt men eftersom antalet par nästan alla år ligger under  $K/2$  stämmer bristen på korrelation med modellen i Fig. 2, enligt vilken populationens ökningstakt skall vara okänslig för resursförändringar vid låga populationstätheter.

Eftersom det förutsatts en konstant resursnivå i varje exempel i Fig. 1 skall en populations förmåga att omvandla biotopens resurser till ungar vara en positiv funktion av  $N$  så länge  $N$  är mindre än  $K/2$ . Detta visar sig återigen vara fallet för talgoxarna (Fig. 4D). Vi finner därför att det är först när  $N$  blir större än  $K/2$  som den genomsnittliga individens förmåga att omvandla resurser till ökningstakt (PRI) liksom populationens ökningstakt som sådan (PER) blir en minskande funktion av  $N$  (Fig. 5). Dessa korrelationer får två viktiga konsekvenser när det gäller samspelet mellan PRI och PER. För det första innebär observationer av minskande genomsnittlig reproduktionstakt för individerna med ökande storlek av en grupp inte social reglering på populationsnivå. Det innebär inte heller att populationen blir mera stabil, tvärtom är det troligt att PRI blir känsligare för resursförändringar med ökande  $N$ . För det andra måste man vänta sig att både PRI och PER skall reagera på ändringar i  $N$  på samma sätt (t ex kurvan  $K$  i Fig. 5A) och vid alla värden av  $N$  även om effekterna är små för låga  $N$ . Den obstinata strategin ger ett helt annat resultat. PRI förblir konstant för alla  $N$  eftersom revirägarna håller ett revir av konstant storlek anpassat efter behovet de sämsta åren. PER kommer däremot att bli en ständigt minskande funktion av både  $N$  och  $K$  (Fig. 5B).

Slutsatsen av denna analys blir att när kostnaderna för revirförsvaret beror på revirstorlek eller trycket från konkurrenter kan social reglering inte stabilisera eller reglera populationer som bara hävdar revir vissa säsonger eller som har en livslängd som understiger miljöns variationsperioder. Social reglering kan bara förekomma hos arter som har permanenta revir och vars livslängd överstiger periodlängden i resursernas variationsmönster.





## Distribution, reproductive success, and population trend in the Dunlin *Calidris alpina schinzii* on the Swedish west coast

DONALD BLOMQVIST & OLOF C. JOHANSSON

---

### Abstract

---

In 1989, the breeding population of the Dunlin in the provinces of Bohuslän and Halland on the Swedish west coast was surveyed. The total population size was estimated at a maximum of 44 pairs. The number of breeding pairs has declined during the 1980s and the population has been restricted to about 10 localities; 55% of the total population occurred at two sites. At two of the surveyed localities, hatching success varied considerably among years, reflecting variation in nest predation rate. An experiment with dummy nests suggested that vegetation height, and thus protective cover, does not influence the probability of predation. On average, 0.8 and 1.0 fledglings per pair were produced at the two localities. Estimates of maintenance of population size in one study area

indicated that this subpopulation was not self-supporting, apparently due to low hatching success. No clear relationship was found between moderately decreased grazing intensity and the decline of the population during the last decade. In addition to habitat alterations, other factors seem to affect the population trend of the Dunlin on the Swedish west coast. The small population is vulnerable to unpredictable events, such as temporarily increased nest predation.

*Donald Blomqvist & Olof C. Johansson, University of Göteborg, Department of Zoology, Box 25059, S-400 31 Göteborg, Sweden.*

---

### Introduction

The populations of breeding waders in south Swedish wetlands have continuously decreased since the middle of the 19th century. Drainage and lowering of lake levels, together with ceasing cattle grazing and haymaking, have completely altered the former breeding habitats (e.g. Larsson 1969, Soikkeli & Salo 1979, Alexandersson & Eriksson 1988). One example is the Dunlin *Calidris alpina schinzii* which has drastically decreased in Sweden during the 20th century. Tjernberg (1985) estimated the breeding population at 250 pairs at the beginning of the 1980s, with the major part in the province of Scania and on the islands of Öland and Gotland. The decline has been especially obvious at inland localities (Eriksson 1980, Emanuelsson & Kjellén 1985).

In some areas the decline has been more rapid than expected from the decrease of suitable breeding habitats alone (Eriksson 1980). Jönsson (1985, 1988) found that the population at Foteviken Bay in the province of Scania is no longer self-supporting although the area was intensively grazed during his study. These results suggest that other factors than habitat loss may have

contributed to the observed decline of the Swedish Dunlin population.

It is unknown whether the number of breeding Dunlins on the Swedish west coast has continued to decline or whether a stable level has been reached during the last decade. In order to establish present status and make comparisons with earlier censuses (Eriksson 1980, Åhlund et al. 1987) the breeding population of the Dunlin on the west coast of Sweden was surveyed in 1989.

At two localities we also studied breeding performance. For one of them we used literature data (Soikkeli 1970a, b, Jönsson 1988) and own observations to calculate the average number of first-breeders that each individual produced for a period of six years. By comparing the obtained reproductive output with the estimated mean annual adult mortality we examined whether this subpopulation was self-supporting. We also examined hatching success and fledging success in order to determine whether either of these factors could be responsible for a negative population trend.

Waders have various adaptations for avoiding nest predation. Nevertheless, several studies have reported high frequencies of nests destroyed by pre-

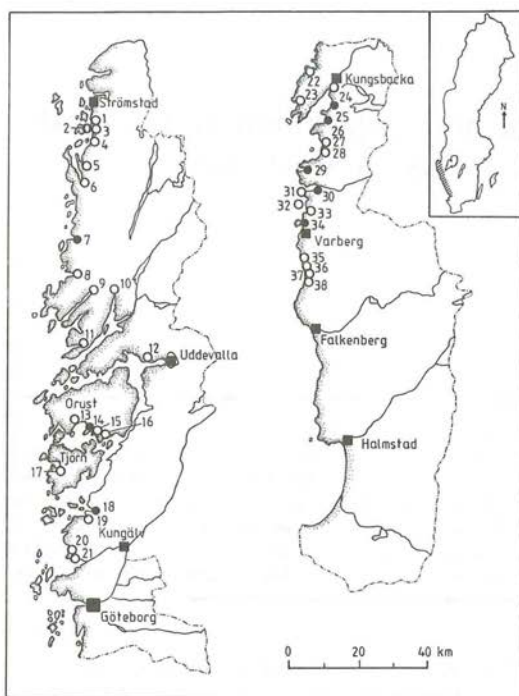


Fig. 1. Coastal pastures in the provinces of Bohuslän (left) and Halland (right) surveyed in 1989. Open circle = locality with no breeding Dunlins, filled circle = locality with breeding Dunlins.

*Inventerade strandängar i Bohuslän (vänster) och Halland (höger) under 1989. Öppen cirkel = lokal utan häckande kärrensnäppa, fylld cirkel = lokal med häckande kärrensnäppa.*

dation (e.g. Soikkeli 1970a, Jönsson 1988). The Dunlin has no active nest defence against predators, a behaviour typical of large or medium-sized waders such as the Lapwing *Vanellus vanellus* (e.g. Dyrce et al. 1981, Elliot 1985). The nest is more or less well concealed in vegetation of moderate height (Jönsson 1985, Blomqvist & Thorssell 1988). The risk of nest predation may be related to the degree of concealing vegetation (e.g. Sugden & Beyersbergen 1986) which in turn depends on grazing intensity. We tested this hypothesis experimentally by comparing predation rate on dummy nests placed in two categories of vegetation.

## Study area and methods

### Survey

From 19 April to 25 May 1989, 38 coastal pastures in the provinces of Bohuslän and Halland (Fig. 1) were

surveyed twice. We selected these localities on the basis of knowledge of former distribution of breeding Dunlins or other waders (Eriksson 1980, Åhlund et al. 1987). If Dunlins were observed at any of the first two visits the locality was visited again at least twice until the beginning of July (exceptions see Table 1 and 2). We used the following criteria in order to establish the number of breeding pairs: 1) finding of nests or young, 2) stationary displaying males, or 3) stationary pairs.

At all localities we classified the grazing intensity on the lower part of the pasture, an important habitat for breeding Dunlins (Jönsson 1985, Blomqvist & Thorssell 1988). We used three levels of grazing intensity: continuous areas with vegetation height (1) shorter than 10 cm, (2) about 10 cm, and (3) taller than 10 cm. The census was carried out with the help of 15 ornithologists, each visiting the same area every time.

### Breeding performance

Two of the surveyed localities, Ödsmåls kile and Torkelstorp (no. 18 and 25, Fig. 1), were visited regularly from the end of March to the beginning of July in 1987-1990 and 1988-1990, respectively. For Ödsmåls kile we also used data from 1985 and 1986 (Blomqvist & Thorssell 1988, unpubl.). The two areas are quite similar, consisting of shallow marine bays surrounded by coastal pastures and arable land.

In addition to recording displaying males and stationary pairs we searched for nests. Incubating birds were trapped on the nests and individually colour-ringed. The nests were revisited at the estimated hatching date (van Paassen et al. 1984). If no recently hatched chicks were found in the vicinity of the nest they were classified as hatched or robbed according to Green et al. (1987). Possible causes of nest losses other than by predation were also noted.

When possible, chicks were marked with colour rings and the movements of all hatched clutches were recorded. Each brood could thus be identified by colour-ringed parents or/and chicks. Because both sites held few breeding pairs it was possible to establish the fledging rate with a fairly good accuracy by counting newly fledged young when they were feeding on the marine mudflats.

### Nest predation experiment

To test whether the vegetation height influences the risk of nest predation we performed an experiment with artificial Dunlin nests. It was carried out at Torkelstorp in the beginning of May 1989, and repeated one month later at Vallda Sandö (locality nr 22, Fig. 1), a former breeding area for Dunlins (Eriksson 1980).

Table 1. Number of breeding pairs of Dunlin on coastal pastures in Bohuslän in 1983 and 1989.

*Antal häckande par av kärrsnäppa på havssträndängar i Bohuslän 1983 och 1989.*

Locality (numbers in Fig. 1) <i>Lokal (nummer i Fig. 1)</i>	Number of pairs <i>Antal par</i>	
	1983 <sup>a</sup>	1989
1 Nöddökilen	0	0
2 Backeleran	0	0
3 Orrevikskilen	1	0
4 Galtö lera	0	0
5 Tanums kile	0	0
6 Sannäs fjorden	0	0
7 Jorefjorden/Sävheadskilarna	0	1
8 Skärholme lera	0	0
9 Åbyfjorden	0	0
10 Färlevfjorden	0	0
11 Trälebergs kile	2	0
12 Bogen	0	0
13 Ängholmen	0	0 <sup>b</sup>
14 Råssö/Hjälmsvik	4	2
15 Svanviks kile	0	0
16 Borgen	0	0 <sup>b</sup>
17 Breviks kile	0	0
18 Ödsmåls kile	9	3
19 Lökebergs kile	0	0
20 Pompa	0	0
21 Överön	0	0
Total <i>Summa</i>	16	6
Change <i>Förändring</i>		-63%
Number of localities <i>Antal lokaler</i>	4	3

<sup>a</sup> From Åhlund et al. (1987). *Efter Åhlund et al. (1987).*

<sup>b</sup> One visit. *Ett besök.*

The dummy nests were constructed by making a small depression in the ground and lining it with dry grass. They were exposed during the period when most Dunlin nests were found. In each experiment, 20 dummy nests containing four Quail *Coturnix coturnix* eggs were placed in the lower part of the coastal pasture, which is the usual nest site habitat for the Dunlin in South Sweden (Jönsson 1985, Blomqvist & Thorsell 1988). Quail eggs, like Dunlin eggs, are cryptically coloured. The mean size of eight Quail eggs, was 29.9 x 24.6 mm which is about 10% smaller than Dunlin eggs (Nethersole-Thompson 1986 and references therein). The distances between the dummy nests were approximately 50 m, which is within the range of the nearest neighbour distance found in the study areas. We avoided areas with breeding Lapwings since this species defends an area around the nest (e.g. Elliot 1985). Half of the nests were placed in short vegetation (mean height of cover 3.5-7.0 cm) and the remaining ones were concealed in taller vegetation

Table 2. Number of breeding pairs of Dunlin on coastal pastures in Halland in 1978/79 and 1989.

*Antal häckande par av kärrsnäppa på havssträndängar i Halland 1978/79 och 1989.*

Locality (numbers in Fig. 1) <i>Lokal (nummer i Fig. 1)</i>	Number of pairs <i>Antal par</i>	
	1978/79 <sup>a</sup>	1989
22 Vallda Sandö	0	0
23 Råö-Lunnö	0	0
24 Hammargård	-	0
25 Torkelestorp <sup>b</sup>	7	6
26 Näsbofjorden (Tjolöholm-Ölmevalla)	7	3
27 Landabukten	0	0
28 Lötfaåns mynning	1	0
29 Båtafjorden	3	9-11
30 Klosterfjorden	3	2 <sup>c</sup>
31 Årsnåshalvön	0	0
32 Balgö	-	0
33 Fyrstrandsfjorden	0	0
34 Getterön	11	14
35 Gamla Köpstad	-	0
36 Galtabäck	-	0
37 Utteros	-	0
38 Sik	-	0
Total <i>Summa</i>	32	34-36
Change <i>Förändring</i>		+9%
Number of localities <i>Antal lokaler</i>	6	5

<sup>a</sup> Data from Getterön are from 1978 (Flodin et al. 1979), the others from 1979 (Eriksson 1980).

*Uppgiften för Getterön avser 1978 (Flodin et al. 1979), övriga uppgifter från 1979 (Eriksson 1980).*

<sup>b</sup> Corresponds to Äskatorps strandängar in Eriksson (1980). *Motsvarar Äskatorps strandängar i Eriksson (1980).*

<sup>c</sup> Two visits.

*Två besök.*

(13.5 - 20.5 cm). Nests were checked after four and nine days.

## Results

### Survey

In 1989 six breeding pairs of Dunlin were found in Bohuslän, which corresponds to a decline of approximately 60% since 1983 (Table 1). The species has disappeared from two former breeding sites, Orrevikskilen and Trälebergs kile, but has appeared at one new site, Jorefjorden. The number of breeding pairs has decreased or the species has disappeared at four localities, of which two exhibit diminishing and two unaltered grazing intensity. The major part of the

Table 3. Breeding success of Dunlins at Ödsmåls kile, Bohuslän 1985-1990.  
Häckningsframgång för kärrensäppa vid Ödsmåls kile, Bohuslän 1985-1990.

Year År	Proportion of clutches <i>Andel bon</i>			Total Summa (n)	No. of pairs Antal par	No. of hatched young/pair Antal kläckta ungar/par	No. of fledged young/pair Antal flygga ungar/par
	Hatched Kläckta % (n)	Preyed upon Rövade % (n)	Flooded Dränkta % (n)				
1985 <sup>a</sup>	50 (4)	50 (4)	0 (0)	8	7	2.0	0.9
1986 <sup>b</sup>	-	-	-	-	4	-	1.0
1987	0 (0)	75 (2)	25 (1)	3	4	0	0
1988	33 (1)	67 (2)	0 (0)	3	3	1.0	0.3
1989	25 (1)	75 (3)	0 (0)	4	3	1.0-1.3	1.0
1990	100 (3)	0 (0)	0 (0)	3	3	4.0	1.3
Mean Medel	42	53	5	-	-	1.6-1.7	0.8

<sup>a</sup>From Blomqvist & Thorssell (1988). *Efter Blomqvist & Thorssell (1988)*

<sup>b</sup>From Blomqvist & Thorssell (unpubl.). Data considering hatching success in 1986 are incomplete and therefore excluded.

*Efter Blomqvist & Thorssell (opubl.). Data avseende kläckningsframgång för 1986 är ofullständiga och har därför utelämnats.*

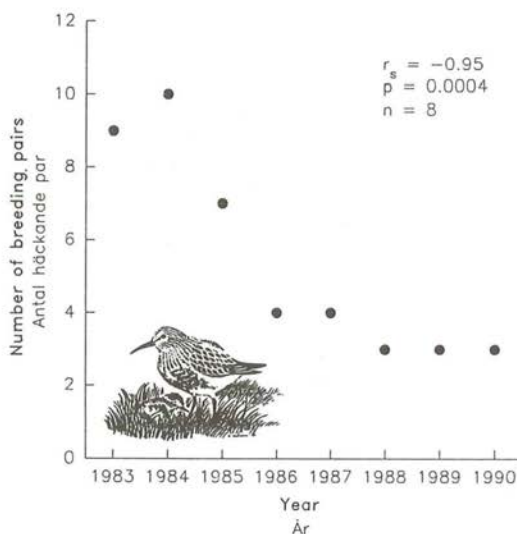


Fig. 2. Number of breeding pairs of Dunlin at Ödsmåls kile 1983-1990 (test: Spearman rank correlation test). Data from 1983 and 1984 from Åhlund et al. (1987), 1985 and 1986 from Blomqvist & Thorssell (1988, unpubl.) Drawing by Billy Hellsten.

*Antal häckande par av kärrensäppa vid Ödsmåls kile under perioden 1983-1990 (test: Spearman rank correlation test). Uppgifter från 1983 och 1984 efter Åhlund m.fl. (1987), 1985 och 1986 efter Blomqvist & Thorssell (1988, opubl.). Teckning: Billy Hellsten.*

decline occurred at one locality, Ödsmåls kile. At this locality the number of pairs decreased by two thirds since 1983 ( $p=0.0004$ , Fig. 2), though grazing intensity remained fairly constant. Although the sample is small these results suggest that presently there may not exist a clear relationship between the decline of the Dunlin in Bohuslän and a moderately decreased grazing intensity.

On coastal pastures in Halland 34-36 breeding pairs were found, a slight increase since 1979 (Table 2). At five localities, however, the number of breeding pairs has decreased, while in two areas, Getterön and Båtafjorden, the breeding population has increased. No Dunlins occurred on the coastal pastures south of Varberg in 1989. Earlier during the 1980s, however, breeding or displaying birds were reported from this area (Asteling et al. 1985, Hanje et al. 1986, 1987).

#### Breeding performance

All nests were located in the lower part of the coastal pasture, where the vegetation is dominated by *Juncus gerardii* and various grass species.

On average, the proportion of hatched clutches was 42% at Ödsmåls kile (Table 3), and 55% at Torkelstorp (Table 4). At both localities the hatching success varied considerably among years, mainly because of variation in nest predation rate. This was most obvious at Ödsmåls kile, where the proportion of nests preyed upon ranged from 0 to 75% (Table 3). Other nest losses

Table 4. Breeding success of Dunlins at Torkelstorp, Halland 1988-1990.

*Häckningsframgång för kärrensnäppa vid Torkelstorp, Halland 1988-1990.*

Year År	Proportion of Clutches <i>Andel bon</i>			Total <i>Summa</i> (n)	No. of pairs <i>Antal par</i>	No. of hatched young/pair <i>Antal kläckta</i> <i>ungar/par</i>	No. of fledged young/pair <i>Antal flygga</i> <i>ungar/par</i>
	Hatched <i>Kläckta</i> % (n)	Preyed upon <i>Rövade</i> % (n)	Other losses <sup>a</sup> <i>Övriga förluster</i> % (n)				
1988	50 (4)	38 (3)	12 (1)	8	4	3.0-3.8	1.8-2.3
1989	14 (1)	57 (3)	29 (2)	7	6	0.7	0.3
1990	100 (3)	0 (0)	0 (0)	3	3	2.3-3.3	0.3-1.0
Mean <i>Medel</i>	55 -	32 -	13 -	-	-	2.0-2.6	0.8-1.2

<sup>a</sup>Mainly nests trampled by sheep. *Främst bon söndertrampade av får.*

were few and mainly caused by flooding when sea level was high, and trampling by grazing sheep.

The estimates of fledging success are based on observations of fledglings on the shores before migration. Chicks were sometimes hard to observe at Torkelstorp and therefore, for two years, we could not determine the exact number of fledged young. In total, 18 fledged young were observed at Ödsmåls kile and 10-14 at Torkelstorp, corresponding to a mean fledging success of 0.8 and 0.8-1.2 fledglings per pair, respectively (Table 3 and 4). The proportion of hatched chicks surviving until fledging was 46% at Ödsmåls kile and 31-60% at Torkelstorp.

#### *Nest predation experiment*

The experiment with dummy nests was performed at two different localities in order to reduce any influence of local differences in predation pressure. There was no significant difference in predation rate between dummy nests placed in tall and short vegetation (Table 5), suggesting that vegetation height does not influence the probability of nest predation. After 9 days of exposure 90% of the dummy nests were preyed upon, supporting the observed high nest predation rate on natural nests.

#### **Discussion**

##### *Distribution and population trend*

The number of breeding Dunlins has decreased considerably in the province of Bohuslän during the last seven years. Strandvik (1985) suggested that the population size in Bohuslän was fairly constant during 1967-1984. If so, the decline started in the middle of the 1980s, which also coincides with the decrease of

Table 5. Number of artificial Dunlin nests destroyed by predation in relation to vegetation height and exposure time.

*Antalet rövade konstgjorda kärrensnäppebon i relation till vegetationshöjd och exponeringstid.*

	After 4 Days <i>Efter 4 dygn</i>		After 9 Days <i>Efter 9 dygn</i>	
	Predation <i>Rövade</i>	Intact <i>Intakta</i>	Predation <i>Rövade</i>	Intact <i>Intakta</i>
Experiment 1 <i>Försök 1</i>				
Short <sup>a</sup> vegetation <i>Låg vegetation</i>	4	6	10	0
Tall <sup>a</sup> vegetation <i>Hög vegetation</i>	5	5	8	2
Experiment 2 <i>Försök 2</i>				
Short <sup>a</sup> vegetation <i>Låg vegetation</i>	3	7	9	1
Tall <sup>a</sup> vegetation <i>Hög vegetation</i>	3	7	8	2

<sup>a</sup> See text for explanation. *Se text för förklaring.*

Note: No significant differences in predation rate between nests in short and tall vegetation (Fisher exact probability test).

*Inga skillnader i rövningsfrekvens mellan bon placerade i låg vegetation och bon i hög vegetation (Fisher exact probability test).*

the population at Ödsmåls kile. Data concerning grazing intensity in Bohuslän suggest that the decline of the Dunlin population was not caused only by changes in grazing intensity. It seems likely that additional factors have affected the population trend (see below for further discussion).

Compared with the survey in 1979 the breeding population in the province of Halland seems to have been fairly stable. The coast south of Varberg was not surveyed in 1979, but until the middle of the 1980s Dunlins were observed in the breeding season at three localities south of Varberg. Thus, it is possible that the population in Halland has also declined during the 1980s, and that more localities are abandoned than what a comparison with the survey of 1979 indicates. The major part of the population on the Swedish west coast is now restricted to two localities, Getterön and Båtafjorden. At Getterön the number of breeding pairs has been more or less constant, slightly more than 10 pairs, during the 1980s (Flodin 1990). Thus, the population in this area may either be self-supporting or there may have been immigration of birds into the breeding population.

#### *Reproductive success and nest predation experiment*

At both studied localities predation was responsible for the majority of nest losses. As the nests were found at different stages of incubation, the observed proportion of nests preyed upon may be an underestimate of the true predation rate (e.g. Mayfield 1975). At Ödsmåls kile the observed nest predation rate was high (53%) in comparison with Torkelstorp (32%), but it was slightly lower than that reported by Jönsson (1985, 1988) and by Soikkeli (1970a). In some other studies nest losses varied between 0% and 30% (Holmes 1966, Soikkeli 1967, Etheridge 1982, Król 1985). It is thus likely that nest predation limited the reproductive success at Ödsmåls kile. In both study areas Hooded Crows *Corvus corone cornix* and gulls (Laridae) were regularly observed searching the pastures. Possibly these species were predators on Dunlin nests. At Torkelstorp in 1989, egg-shells with marks of teeth were found several times, indicating that the substantial nest losses at least partly was caused by mammalian predators. The experiment with dummy nests implied that vegetation cover is of minor importance for the risk of predation. Given that birds are the major predators, this type of experiments tests the probability that a nest will be discovered by visual cues. The result can, however, reflect the possibility that dummy nests were found by mammalian predators. Furthermore, the outcome may also depend on searching behaviour of predators. In experiments with artificial duck nests, Sugden and Beyersbergen (1986) found that concealment provided little or no protection from walking American Crows

#### *Corvus brachyrhynchos.*

At both the studied localities the average number of fledged young per pair as well as the rate of prefledging survival exceeded values (0.28 and 36%, respectively) reported by Jönsson (1988) from SW Scania. The causes of prefledging mortality in the study areas are unknown, but probable ones are predation and starvation due to food shortage or periods of severe weather conditions (e.g. Redmond & Jenni 1986, Jönsson 1988).

#### *Maintenance of a stable population size*

What are the survival prospect for the Dunlin population on the Swedish west coast? For one locality, Ödsmåls kile, we have enough information to calculate if this subpopulation is self-supporting. In order to maintain a stable population size the production of recruits need to compensate for the adult mortality. We estimated adult mortality by return rates of individually ringed birds, and by regarding the proportion of unmarked birds that disappeared from one year to another as dead. This assumption may over-estimate adult mortality, but Dunlins, particularly males, show high site tenacity (Soikkeli 1970b, Jönsson 1988). Additionally, by assuming a subadult survival rate of 56% (Jönsson 1988) and a natal philopatry of 33% (Soikkeli 1970b), we could calculate the maximum number of fledged birds that was expected to return to the breeding stock after two years. This expected number minus the observed number of returning birds was also considered to represent dead birds. The estimated average annual mortality rate for the population at Ödsmåls kile was 21%, which is in between the 17% reported by Jönsson (1988) and the 25% given by Soikkeli (1970a). When calculating the number of recruits produced, information on fledging success, post-fledging survival, and age of first breeders are also needed (Soikkeli 1970a, Jönsson 1988). The fledging success at Ödsmåls kile was 0.38 fledglings per adult. By assuming that post-fledging survival was 56% (Jönsson 1988) and the proportions of birds breeding at the age of one and two years equalled those values found by Soikkeli (1970a) (20% and 80%) and Jönsson (1988) (35% and 65%), respectively, 0.17-0.18 first-breeders were produced per adult. This reproductive output did not balance the adult mortality rate, implying that the population was not self-supporting.

The survival of hatched young to fledging was somewhat higher than reported by Jönsson (1988). The major cause of the low reproductive output at Ödsmåls kile was thus probably the low proportion of hatched clutches. Provided that post-hatching survival remain unaltered, hatching success must increase to

1.0 hatched chicks per adult, or about 20%, in order to compensate for the adult mortality.

To sum up, the population of Dunlin on the Swedish west coast has continued to decline during the last decade. If we add birds from two sites in Halland (south of the surveyed area) that held displaying males in 1988 (Hellman & Wikman 1989), the total size of the population on the Swedish west coast is no more than 44 pairs. The population also seems to be increasingly fragmented, and Dunlins now only breed at about 10 localities. Continued cattle grazing in suitable breeding areas is a prerequisite for the survival of the species. However, the declining population suffers a risk of extinction due to other causes than merely habitat alterations. Small populations are vulnerable to stochastic processes and unpredictable events, such as altered sex ratio or age distribution, loss of genetic variation, temporarily increased predation rate and severe weather conditions during breeding (e.g. Soulé 1986, Järvinen & Miettinen 1988). Small populations with poor reproduction, such as the one at Ödsmåls kile, may, however, persist if immigration from other subpopulations is substantial. These subpopulations must have a high reproductive output and recruits which spread must also have good survival chances. Thus, the prospects of the local populations of Dunlins on the Swedish west coast may be interconnected (see Redmond & Jenni 1986).

### Acknowledgement

We thank all ornithologists who made it possible to carry out the survey, and Stefan Thorsell for help in the field work in 1989. We also are indebted to Staffan Bensch, Mats O G Eriksson, Frank Götmark, Olof Pehrsson, Stefan Thorsell, Matti Åhlund, and an anonymous referee for valuable comments on earlier versions of the manuscript and Curt D Johansson for improving the English. The survey was financially supported by the county administration in Göteborg and Halmstad. The other investigations were supported by grants from World Wide Fund For Nature (WWF) and Stiftelsen Oscar och Lili Lamms minne, as well as from Elis Wides fond, Rådman och fru Ernst Collianders Stiftelse, and Anna Ahrenbergs fond för vetenskapliga ändamål.

### References

Alexandersson, H. & Eriksson, M.O.G. 1988. Mowed and grazed wet meadows as bird habitats. In: Andersson, S. (ed.). *Fåglari jordbrukslandskapet. Vår Fågelvärld, Supplement 12*, pp.21-34. In Swedish with English summary.

Asteling, R., Hanje, U., Hellman, L., Nord, M., Peterson, J. & Wallander, J. 1985. *Fåglar i Göteborgstrakten och norra Halland 1983-1984. Fåglar på Västkusten, Supplement 9*.

Blomqvist, D. & Thorsell, S. 1988. *Födosökshabitat och födotillgång hos ungar av sydlig kärrensnäppa (Calidris alpina schinzii) i Ödsmåls kile, Bohuslän, 1985*. Unpublished Honour's thesis, University of Göteborg, 29 pp.

Dyrce, A., Witkowski, J. & Okulewicz, J. 1981. Nesting of "timid" waders in the vicinity of "bold" ones as an antipredator adaptation. *Ibis* 123:542-545.

Elliot, R.D. 1985. The exclusion of avian predators from aggregations of nesting lapwings (*Vanellus vanellus*). *Anim. Behav.* 33:308-314.

Emanuelsson, U. & Kjellén, N. 1985. Breeding distribution of the Dunlin *Calidris alpina* in Skåne, south Sweden 1930-1981. In: Tjernberg, M. (ed.). *The Dunlin, Calidris alpina schinzii*, in Sweden. *SNV PM 1928*, pp. 7-19. In Swedish with English summary.

Eriksson, M.O.G. 1980. The occurrence of Dunlin *Calidris alpina* in the breeding season in northern Halland in 1970 and in 1978/79. *Vår Fågelvärld* 39: 95-99. In Swedish with English summary.

Etheridge, B. 1982. Distribution of Dunlin *Calidris alpina* nests on an area of South Uist machair. *Bird Study* 29:239-243.

Flodin, L.-Å. 1990. Inventering av kärrensnäppa i Varbergs kommun 1989. *Meddelande från Getteröns fågelstation* 26:43-47.

Flodin, L.-Å., Nilsson, L. & Norén, L-G. 1979. Häckfågelinventering inom Getteröns fågelreservat 1978. *Meddelande från Getteröns fågelstation* 14:2-15.

Green, R.E., Hawell, J. & Johnsson, T.H. 1987. Identification of predators of wader eggs from egg remains. *Bird Study* 34: 87-91.

Hanje, U., Hellman, L., Johansson, S., Lagerblad, S., Nord, M. & Wallander, J. 1986. *Fåglar i Göteborgstrakten och norra Halland 1985. Fåglar på Västkusten, Supplement 13*.

Hanje, U., Hellman, L., Johansson, S., Lagerblad, S., Munck, S., Nord, M. & Wallander, J. 1987. *Fåglar i Göteborgstrakten och norra Halland 1986. Fåglar på Västkusten, Supplement 14*.

Hellman, L. & Wikman, G. (eds.). 1989. *Fågelrapport från västkusten 1988. Fåglar på Västkusten, Supplement 18*.

Holmes, R.T. 1966. Breeding ecology and annual cycle adaptations of the red-backed sandpiper (*Calidris alpina*) in northern Alaska. *Condor* 68:3-46.

Järvinen, O. & Miettinen, K. 1988. *Sista paret ut? Om naturvårdens biologi*. Naturskyddsforeningen/Miljöförlaget, Helsingfors.

Jönsson, P.E. 1985. Location of nest, habitat choice and breeding success of Dunlins in Skåne. In: Tjernberg, M. (ed.). *The Dunlin, Calidris alpina schinzii*, in Sweden. *SNV PM 1928*, pp. 35-54. In Swedish with English summary.

Jönsson, P.E. 1988. Reproduction and survival in a declining population of the Southern Dunlin *Calidris alpina schinzii*. In: Jönsson, P.E. *Ecology of the Southern Dunlin Calidris alpina schinzii*. Ph.D. thesis. University of Lund, pp. 21-46.

Król, E. 1985. Numbers, reproduction and breeding behaviour of Dunlin *Calidris alpina schinzii* at the Reda mouth, Poland. *Acta Ornithologica* 21:69-74.

Larsson, T. 1969. Land use and bird fauna on shore meadows in southern Sweden. *Oikos* 20:136-155.

Mayfield, H.F. 1975. Suggestions for calculating nest success. *Wilson Bull.* 87: 456-466.

Nethersole-Thompson, D. & M. 1986. *Waders. Their Breeding, Haunts and Watchers*. T. & A.D. Poyser, Calton.

Redmond, R.L. & Jenni, D.A. 1986. Population ecology of the Long-billed Curlew *Numenius americanus* in western Idaho. *The Auk* 103:755-767.

- Soikkeli, M. 1967. Breeding cycle and population dynamics in the dunlin (*Calidris alpina*). *Ann. Zool. Fenn.* 4:158-198.
- Soikkeli, M. 1970a. Mortality and reproductive rates in a Finnish population of Dunlin *Calidris alpina*. *Ornis Fenn.* 47: 149-158.
- Soikkeli, M. 1970b. Dispersal of Dunlin *Calidris alpina* in relation to sites of birth and breeding. *Ornis Fenn.* 47:1-9.
- Soikkeli, M & Salo, J. 1979. The bird fauna on abandoned shore pastures. *Ornis Fenn.* 56:124-132.
- Soulé, M.E. 1986. *Conservation Biology. The Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts.
- Strandvik, P. 1985. Kärrsnäppan som häckfågel på Västkusten. *Fåglar på Västkusten* 19:1-6.
- Sugden, L.G. & Beyersbergen, G.W. 1986. Effect of density and concealment on American crow predation of simulated duck nests. *J. Wildl. Manage.* 50:9-14.
- Tjernberg, M. (ed.). 1985. The Dunlin, *Calidris alpina schinzii*, in Sweden. *SNV PM 1928*. In Swedish with English summary.
- van Paassen, A.G., Veldman, D.H. & Beintema, A.J. 1984. A simple device for determination of incubation stages in eggs. *Wildfowl* 35: 173-178.
- Åhlund, M., Åhlund, I. & Berntsson, B. 1987. Häckfågelfaunan på betade havsstrandängar. *Naturinventeringar i Göteborgs och Bohuslän 1985:3*. Länsstyrelsen, Naturvårdsenheten.

## Sammanfattning

### *Förekomst, häckningsframgång och populationsutveckling hos sydlig kärrsnäppa Calidris alpina schinzii på svenska västkusten*

Den sydliga kärrsnäppan *Calidris alpina schinzii* har drastiskt minskat i antal inom stora delar av sitt svenska utbredningsområde (ca 250 par i början av 1980-talet, Tjernberg 1985). Tillbakagången förknippas i första hand med förändrad markanvändning av fukt- och strandängar (t.ex. Larsson 1969, Soikkeli & Salo 1979, Emanuelsson & Kjellén 1985, Alexandersson & Eriksson 1988). I vissa områden har nedgången emellertid varit kraftigare än förväntat om den endast var orsakad av brist på lämpliga bio-topper (Eriksson 1980, se även Jönsson 1988). Detta antyder att andra faktorer än enbart minskande hävd också är av betydelse för kärrsnäppans populationsutveckling.

Under perioden 19 april-25 maj 1989 inventerades 38 betade havsstrandängar i Bohuslän och Halland (Fig. 1) för att dokumentera kärrsnäppans nuvarande status på västkusten samt för att göra jämförelser med tidigare inventeringar (Eriksson 1980, Åhlund m.fl. 1987). Vid två av de inventerade lokalerna, Ödsmåls kile och Torkelstorp (nr 18 och 25, Fig. 1), har vi också utfört häckningsbiologiska undersökningar. Med stöd av litteraturuppgifter (Soikkeli 1970a, b, Jönsson 1988) och egna observationer har vi för en av dessa lokaler undersökt om populationen var självbärande. Vi försökte också avgöra vilken av faktorerna kläkningsframgången eller ungarernas överlevnad till flygg ålder, som kan vara den mest betydelsefulla orsaken till en vikande populationsutveckling. Flera studier har redovisat en hög andel rövade bon hos kärrsnäppa (t.ex. Soikkeli 1970a, Jönsson 1988), och det är möjligt att predationsrisken är re-

laterad till graden av skyddande vegetation (t.ex. Sugden & Beyersbergen 1986). Vi testade denna hypotes ge-nom att jämföra predationen på konstgjorda kärrsnäppbon som placerades ut i "låg" (medelhöjd 3.5-7.0 cm) respektive "hög" (medelhöjd 13.5-20.5 cm) vegetation.

1989 påträffades sex kärrsnäppor i Bohuslän (Tabell 1) vilket motsvarar en tillbakagång med drygt 60% sedan 1983. Antalet häckande par hade minskat på fyra lokaler varav två uppvisade minskat betestryck och två oförändrad hävd, vilket antyder att det för närvarande inte finns något entydigt samband mellan kärrsnäppans tillbakagång och måttliga förändringar av betestrycket. Större delen av tillbakagången har skett på en lokal, Ödsmåls kile, där antalet häckande par har minskat med två tredjedelar sedan 1983 ( $p=0.0004$ , Fig. 2), trots relativt oförändrat betestryck.

Vid de halländska strandängarna påträffades 34-36 par (Tabell 2) vilket är en svag ökning jämfört med 1979. Tidigare under 1980-talet förekom emellertid häckande kärrsnäppor söder om Varberg (Asteling m.fl. 1985, Hanje m.fl. 1986, 1987). Det är därför troligt att även den halländska populationen har minskat något och att antalet övergivna lokaler är fler än vad Tabell 2 visar.

I genomsnitt var andelen kläckta bon 42% vid Ödsmåls kile och 55 % vid Torkelstorp (Tabell 3 och 4). Vid båda lokalerna orsakades majoriteten av boförlusterna av predation. Vid Ödsmåls kile var frekvensen rövade bon högre jämfört med Torkelstorp samt med flera andra undersökningar (Holmes 1966, Soikkeli 1967, Etheridge 1982, Król 1985), men något lägre än vad som rapporterats av Jönsson (1988) och Soikkeli (1970a). Resultatet av experimentet med konstgjorda bon antyder att vegetationshöjden inte är av betydelse för predationsrisken (Tabell 5).

Vid Ödsmåls kile blev i genomsnitt 0.8 ungar flygga per par (Tabell 3) och vid Torkelstorp var motsvarande siffra 0.8-1.2 (Tabell 4). Överlevnaden till flygg ålder var vid respektive lokal 46% och 31-60%.

Vid Ödsmåls kile uppskattades den genomsnittliga årliga adultmortaliteten till 21%. I genomsnitt producerades 0.17-0.18 förstagångshäckare per individ, vilket inte är tillräckligt för att kompensera den årliga adultdödligheten. De kläckta ungarernas överlevnad till flygg ålder var något högre än vad Jönsson (1988) rapporterat. Det är därför troligt att den låga andelen kläckta bon var den främsta orsaken till det otillräckliga reproduktionsresultatet.

Sammanfattningsvis har beståndet av sydlig kärrsnäppa på västkusten fortsatt att minska under 1980-talet. 1988 rapporterades spelande kärrsnäppor från två områden i Halland (Hellman & Wikman 1989) som inte inventerades 1989. Om dessa fåglar fanns kvar 1989 skulle den totala populationen på svenska västkusten uppgå till maximalt 44 par. Populationen tycks också bli allt mer fragmenterad och förekommer nu endast på ett tiotal lokaler. Fortsatt betesdrift i lämpliga områden är en förutsättning för att arten ska kunna fortleva på västkusten. Små populationer riskerar emellertid att dö ut till följd av slumpmässiga processer och oförutsägbara händelser som t.ex. förändrad könskvot eller åldersfördelning, minskad genetisk variation och tillfälligt förhöjd predation (t.ex. Soulé 1986, Järvinen & Miettinen 1988). Små populationer med låg reproduktion, som den vid Ödsmåls kile, är sannolikt beroende av immigration för att överleva på lång sikt (se Redmond & Jenni 1986).



## Autumn migrating Bluethroats *Luscinia s. svecica* orient in an east-southeasterly direction at Gävle, East Sweden

HANS ELLEGREN & KJELL WALLIN

---

### Abstract

The orientation of Bluethroats captured during autumn migration at a stopover site in eastern Sweden was investigated by cage experiments during the twilight period after sunset. The mean direction of 63 juvenile birds tested under clear skies was 117° (ESE). This direction is consistent with data from ringing recoveries within as well as outside Scandinavia. We suggest that an earlier assumption that Scandinavian

Bluethroats migrate towards both southwest and southeast should be reconsidered.

Hans Ellegren, Department of Animal Breeding and Genetics, Swedish University of Agricultural Sciences, Box 596, S-751 24 Uppsala, Sweden.

Kjell Wallin, Kubbovägen 4, S-805 92 Gävle, Sweden.

---

### Introduction

Much of our knowledge of migratory directions and wintering areas in birds is derived from recoveries of ringed individuals. Consequently, available information may depend on how many birds of a particular species are ringed and on their probability of being recovered and properly reported. Considerable variation in the probability of obtaining recoveries from different regions thus influences the amount of knowledge that we can obtain about the migratory directions and wintering areas. For example, much of the uncertainties regarding the migration of south-eastern migrants can be ascribed to the extremely low probability of obtaining ringing recoveries from Asia due to linguistic, cultural or political obstacles.

The northern, Red-spotted Bluethroat *Luscinia s. svecica* is a presumed southeastern migrant but although 70 000 birds have been ringed in Scandinavia until 1989, not a single bird has been recovered during December to February (Ellegren & Staav 1990). Originally, two main migration routes were assumed for northern Bluethroats: migration towards south/southwest and towards southeast (see review by Rendahl 1967). But, on the basis of a few recoveries from the migration periods, Staav (1975) showed that southeast probably is the predominant migratory direction of northern Bluethroats. In a recent ringing analysis this suggestion was given further support (Ellegren & Staav 1990). In the standard literature,

however, the Red-spotted Bluethroat is still described as a subspecies with two migration routes (Cramp 1988, Glutz von Blotzheim & Bauer 1988, SOF 1990).

Orientation experiments with captured birds, mostly used for basic studies of navigation and orientation behaviour of birds, may also be suitable for exploring migratory directions (see e.g. Bergman 1987, Hilgerloh 1989). In order to further investigate the autumn migration directions of northern Bluethroats, we adopted the orientation cage technique described by Emlen & Emlen (1966). Experiments were performed with migrating birds captured at Inre Fjärden, Gävle, a stop-over site in eastern Sweden.

### Material and methods

During 26 August-21 September 1989 and 20 August-27 September 1990, Bluethroats captured at Inre Fjärden, Gävle (60°41'N, 17°11'E, see Ellegren *in press*) were used in orientation experiments. Immediately after capture and ringing, birds were transported by car to a test site situated 20 km southwest of the trapping site. At the test site, birds were housed indoors in individual cages for 1-3 days before the experiments were carried out. The room where the birds were kept had windows facing east and west, and the temperature was approximately the same as outdoors. Birds were regularly fed with mealworms and had access to water.

The experimental set-up and procedure followed Sandberg *et al.* (1988) except that we did not use

plastic cylinders surrounding the orientation cages. Thus, our set-up allowed the birds to see approximately 145° of the overhead sky. As cages were placed in an open meadow, birds were unable to see landmarks.

Under clear skies birds mostly orient in the appropriate direction for the season but under solid overcast directions are usually more scattered (see e.g. Alerstam 1982, Sandberg 1990). For this reason we only used birds tested under clear skies for the following analysis. Since most of the birds were juveniles and in order to analyse a homogeneous group of birds, we excluded adults. Sixty-three juvenile birds were available for evaluation. Each bird was tested only once.

Practically all birds carried extensive fat deposits at the time of the experiments, a situation known to stimulate migratory activity (Zugunruhe) in natural conditions as well as in orientation experiments (e.g. Bairlein 1987). Most of the fat was put on during the short period when birds were kept before the experiments.

On the basis of individual headings a second-order mean vector was calculated and the Rayleigh test was used to determine significant directional preferences (see Batschelet 1981).

## Results and discussion

All 63 test birds showed a significant directional preference according to the Rayleigh test. The mean vector direction of the sample was  $117^\circ \pm 44^\circ$  (95% confidence interval of  $104^\circ$ - $130^\circ$  assuming a von Mises distribution, cf Batschelet 1981) and the mean vector length was 0.70 ( $p < 0.001$ ). Individual headings are illustrated in Fig. 1. All except four birds grouped in the sector south-northeast.

In order to investigate if test date had any general effect on the orientation direction, the sample was divided into two groups (birds tested before 4 September and birds tested on 4 September or later). The mean headings of these two groups were  $108^\circ$  and  $126^\circ$  but this difference was not significant ( $F=0.84$ , d.f.=1, 61, Watson-Williams test).

The mean number of registrations during the test hour was  $2468 \pm 159$  (range 89-6976). This value is higher than that obtained for Robins *Erithacus rubecula* (1200) tested during spring and autumn migration in southern Sweden using identical equipment and a similar test procedure (Sandberg *et al.* 1988). However, the force needed to close the microswitches in these orientation cages is adjustable, making comparisons between different experiments difficult.

Some conclusions concerning the methodological reliability and the autumn migration direction of Bluethroats in a narrower and a wider perspective, respectively, can be drawn from our data.

(1) The mean orientation direction revealed by the experiments ( $117^\circ$ ) is strikingly similar to the migra-

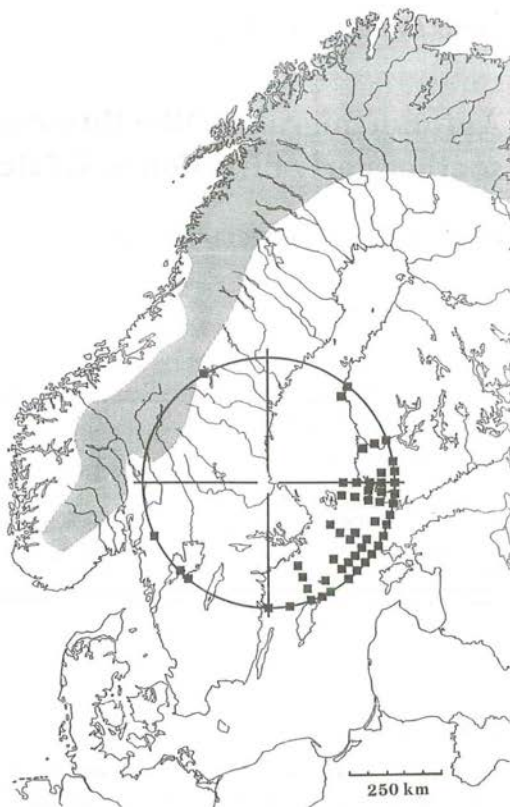


Fig. 1. Autumn orientation of Bluethroats at Gävle, East Sweden, under clear skies. The individual heading of each bird is indicated by a dot. The angular direction of the mean vector is  $117^\circ$  and the mean vector length is 0.70 ( $n=63$ ,  $p < 0.001$ ). The test site is situated in the midpoint of the circle. The Scandinavian breeding range is indicated by the shaded area.

*Orientering hos höstflyttande blåhakar (varje punkt representerar en fågel) testade under klar himmel vid Gävle (beläget mitt i cirkeln). Medelriktningen är  $117^\circ$  och medelvektorns längd är 0.70 ( $n=63$ ,  $p < 0.001$ ). Artens häckningsområde är skuggat.*

tion direction indicated by ringing recoveries both within ( $120^\circ$ ) and outside Scandinavia ( $125^\circ$ , Ellegren & Staav 1990). Moreover, the angular deviation of the orientation data is close to that of short-distance ringing recoveries in Scandinavia ( $47^\circ$ , Ellegren & Staav 1990; both approaches indicating wide-angle orientation, cf Alerstam 1990). These similarities are important since they suggest that the orientation experiments reliably record the Bluethroats' directional preferences. However, it should again be emphasized that the experiments ought to be carried out under clear skies. Our preliminary data suggest that Bluethroats

orient in a more scattered fashion under solid overcast (Ellegren & Wallin unpubl.).

(2) The orientation direction found in the experiments indicate that from this part of Sweden, most Bluethroats continue their autumn migration along the coast of the province of Uppland, possibly heading for Estonia on the other side of the Baltic Sea. In fact, the only ringing recovery outside Scandinavia of a Bluethroat ringed at our stopover site is from the Estonian island Ösel.

The distance from Gävle to the Estonian coast is 400 km. If Bluethroats, resting at the stopover site at Gävle, migrate in a non-stop flight to Estonia, a fat load of at least 8-10% would be needed (fat mass relative to fat-free body mass; still-air calculations from Pennycuik 1975). Since it probably is disadvantageous for a migrating bird to metabolize the complete fat reserve during flight, however, we may expect fat loads somewhat above 10% for this hypothetical migratory flight. Interestingly, the departure fat load of Bluethroats resting for one week or more at the stopover site has been estimated at 10-17% (Ellegren *in press*).

(3) More generally, data from the orientation experiments support the statement of Ellegren & Staav (1990) that the northern Bluethroat is a (east)-south-eastern migrant. It is true that for three (out of 63) birds we recorded orientation towards southwest. However, we do not interpret this as evidence for the existence of a fraction of birds migrating towards southwest since these three birds showed rather scattered orientation pictures (a mean length of the individual vectors of 0.15 compared with 0.45 for the total sample), and also since possible elements of reorientation (Alerstam 1978, 1990) cannot be excluded. Thus, we suggest that the opinion expressed in the standard literature that northern Bluethroats migrate both towards south/southwest and southeast should be reconsidered.

#### Acknowledgements

We are grateful to members of Gävle Fågelklubb for assistance during the experiments. Jan Pettersson kindly gave methodological advice. Financial support was given by the Swedish Ornithological Society (Gustav Danielsson Foundation). The experiments in this study were approved by the regional board for ethical considerations of animal experimentation (C 167/90).

#### References

Alerstam, T. 1978. Reoriented bird migration in coastal areas: dispersal to suitable resting grounds *Oikos* 30: 405-408.  
Alerstam, T. 1982. *Fågelflyttning*. Signum, Lund  
Alerstam, T. 1990. Ecological causes and consequences of bird orientation. *Experientia* 46: 405-415.  
Bairlein, F. 1987. The migratory strategy of the Garden

Warbler: a survey of field and laboratory data. *Ring. & Migr.* 8:59-72.  
Batschelet, E. 1981. *Circular Statistics in Biology*. Academic Press, New York.  
Bergman, A. 1987. Migratory directions of some passerines in the Gulf of Bothnia, northern Sweden. *Ornis Scand.* 18:66-69.  
Cramp, S. (ed.) 1988. *The Birds of the Western Palearctic*, Vol V. Oxford University Press, Oxford.  
Ellegren, H. Stopover ecology of autumn migrating Bluethroats *Luscinia s. svecica* in relation to age and sex. *Ornis Scand.* - in press.  
Ellegren, H. & Staav, R. 1990. The migration of the Bluethroat *Luscinia s. svecica*: a recovery analysis based on birds ringed in Sweden and Finland. *Vår Fågelvärld* 49: 323-336.  
Emlen, S. T. & Emlen, J. T. 1966. A technique for recording migratory orientation of captive birds. *Auk* 83: 361-367.  
Glutz von Blotzheim, U. N. & Bauer, K. M. (eds.) 1988. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*, Band 11/1. Aula Verlag, Wiesbaden.  
Hilgerloh, G. 1989. Orientation of trans-Saharan passerine migrants in southwestern Spain. *Auk* 106:501-502.  
Pennycuik, C.J. 1975. Mechanics of flight. In: Farmer, D.S. & King, J.R. (eds.) *Avian Biology*, Vol V: 1-75. Academic Press, London and New York.  
Rendahl, H. 1967. Zur Frage der Zugwege skandinavischer Blaukehlchen. *Vogelwarte* 24: 123-135.  
Sandberg, R. 1990. *Celestial and magnetic orientation of migrating birds: Field experiments with nocturnal passerine migrants at different sites and latitudes*. PhD thesis, Lund University, Sweden.  
Sandberg, R., Pettersson, J. & Alerstam, T. 1988. Why do migrating robins, *Erithacus rubecula*, captured at two nearby stopover sites orient differently? *Anim. Behav.* 36: 865-876.  
SOF. 1990. *Sveriges Fåglar*. Stockholm.  
Staav, R. 1975. Migration in Nordic Bluethroats *Luscinia s. svecica*. *Vår Fågelvärld* 34:212-220.

#### Sammanfattning

##### *Höstflyttande blåhakar Luscinia s. svecica orienterar i ostsydostlig riktning vid Gävle*

Ringmärkningsåterfynd är ett av de viktigaste redskapen för kartläggning av fåglars flyttningssvårigheter och övervintringsområden. Men eftersom chansen att erhålla återfynd varierar mellan olika geografiska regioner (t.ex. som en följd av språkförbistring), varierar också kunskapen om olika fågelarters flyttning. Som ett komplement till de fåtaliga fjärråterfynden av blåhake har vi använt orienteringsburar för att undersöka flyttningsriktningen hos höstflyttande fåglar fångade på en rastplats vid Gävle. Under 1989 och 1990 testades 63 unga blåhakar under klar himmel och alla visade ett signifikant riktningsval. Majoriteten av fåglarna strävade mot SO-O (se Fig. 1), med en medelriktning på  $117^\circ \pm 44^\circ$  och ett 95% konfidensintervall på  $104^\circ$ - $130^\circ$ . Vi kunde inte finna någon signifikant förändring i fåglarnas riktningsval under sträckperiodens förlopp.

Våra orienteringsdata visar en stor överensstämmelse med tillgängliga ringmärkningsåterfynd; det gäller såväl

riktning som spridning. Båda metoderna indikerar att många blåhakar som rastar i östra Svealand och längs södra Norrlandskusten fortsätter sin flyttning i en ostsydostlig riktning mot Estland. I ett större perspektiv stöder orienteringsuppgifterna vårt tidigare antagande att den

skandinaviska blåhaken uteslutande flyttar i en sydostlig riktning mot södra Asien. I flera större handböcker anges att den skandinaviska blåhaken flyttar både mot sydväst och sydost, en uppgift som det nu finns anledning att ompröva.

## Short Communications

## Korta rapporter

### Great Tits incubating empty nest cups

HJÖRDIS CARLSSON, LEIF CARLSSON,  
CHRISTINA WALLIN & NILS-ERIK WALLIN

Each year since 1981 we have monitored circa 140 nestboxes placed along forest roads in Mälarmården, a forest area 15-20 km S of Eskilstuna, South Central Sweden (59°10'N, 16°30'E). The boxes were of normal type and dimensions suitable for tits *Parus* spp. and Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca*. The area is dominated by Scots pine *Pinus sylvestris* on low-productive ground, with some areas of Norway spruce *Picea abies* on more productive ground. The forest is subjected to normal management practices.

During the first years of the study, the boxes were visited 2-4 times during the breeding season to determine clutch size and the number of fledged young. In later years, partly as a result of observed breeding anomalies, the number of visits was increased to 4-5 per season, sometimes more.

Including second clutches laid by the tits, over all years Pied Flycatchers made up 46.3% of all breeding attempts, Great Tits *Parus major* 45.5%, Coal Tits *P. ater* 3.5%, Blue Tits *P. caeruleus* 1.3% and Redstarts *Phoenicurus phoenicurus* 2.0%. Other species and a few undetermined tits made up the rest, 1.4%.

During the course of our study we became increasingly aware of various kinds of anomalies among breeding Great Tits; these will be reported below. This prompted us to put up another 100 nestboxes in 1990 in order to look for possible relationships between habitat (forest type) and breeding anomalies.

#### Observed breeding anomalies

Three types of breeding anomaly have been recorded in our study area (Table 1): (1) Birds that apparently have lost their ability to produce eggs or that produce a thin-shelled egg that soon cracks. This type of anomaly is often conspicuous as the female continues incubating the empty nest for a long period of time. In other cases this anomaly is more difficult to detect because the female is only rarely, or not at all seen on the nest. Such nestboxes are often taken over by Pied Flycatchers. As desertion of more or less complete nests occurs "normally", there is an imminent risk of misinterpretation. In the latter case, however, the nests never have a well-developed nest cup. (2) Females

laying a much reduced clutch, usually containing one or more deformed eggs that do not hatch (whereas the remaining egg, or eggs, results in fledging young). (3) One or more of the eggs in the clutch, probably those laid first, have an abnormal shell structure and quickly dry out whereas the other, later-laid eggs hatch and produce fledglings.

As seen from Table 1, anomalies were found in nearly 6% of all Great Tit breeding attempts, and most of them belonged to category 1. As there is a distinct possibility that some such nests were overlooked during the early years of the study, the true proportion may have been even higher.

Whereas egg-shell thinning has been reported in Pied Flycatchers in other parts of Sweden (Nyholm & Myhrberg 1977, Källander & Smith 1989, E. Nyholm pers. comm.), we have no similar indications in our fairly large material on this species.

#### Discussion

Also in another nestbox study in the Swedish Nestbox Project (Karlsson et al. 1987), tits have been found to incubate empty nests. Thus, Westring (1987, 1988) reported four cases of Great Tits and one case each of a Coal Tit and a Blue Tit incubating empty nest cups. Similar anomalies have recently been described for Great Tits in The Netherlands (Drent & Woldendorp 1989) and Germany (Winkel & Hudde 1990); in the latter study low numbers of four other hole-nesting species were also involved. In both these studies on the Continent, the proportion of Great Tits incubating empty nests or laying eggs of inferior quality increased during the 1980s. In the German study there were no records of this phenomenon in the late 1950s or early 1960s but from the late 1960s onwards the proportion of Great Tit females incubating empty nests varied between 1% and 4% between years (based on records from ca. 700-900 nests each year), i.e. the proportion was similar to that recorded in the present study. In the Dutch study, however, more than half of the females in one area either incubated empty nests or laid defective eggs during the last three years of the 1980s. As in our study, there were no effects on the migratory Pied Flycatcher. Drent & Woldendorp (1989) ascribed the increase in defective eggs and the increasing inability of the tits to produce eggs to the acidification of the forest habitat by acid rain. This was supported by the fact that the effects were more pronounced in woods

Table 1. Breeding anomalies recorded among Great Tits in the Mälarmården study area during 1981-1990. The three kinds of anomalies are described in the text.

Häckningsanomalier hos talgoxe registrerade i undersökningsområdet i Mälarmården 1981-1990. De olika kategorierna beskrivs i texten.

Year	No. of breeding attempts	No. of successful breedings	No. of observed anomalies in category			Total	% of all breeding attempts
År	Antal häckningsförsök	Antal lyckade häckningar	Antal observerade anomalier i kategori			Total	% av alla häckningsförsök
			1	2	3		
1981	47	30	1	-	-	1	2.1
1982	53	40	2	1	-	3	5.6
1983	46	36	1	-	-	1	2.1
1984	57	38	3	2	-	5	8.8
1985	44	31	-	-	1	1	2.3
1986	57	48	2	-	1	3	5.3
1987	70	47	2	1	-	3	4.3
1988	74	53	4	-	-	4	5.4
1989	57	35 <sup>a</sup>	4	-	-	4	7.0
1990	77	23 <sup>a</sup>	-	-	8	8	10.4
1990b	63	55	1	-	3	4	6.3
Total	645	436	20	4	13	37	5.7

- a. The low breeding success in 1990 depended on a high predation rate.  
 Det dåliga häckningsresultatet 1990 hängde samman med hårt predationstryck.
- b. The new reference boxes put up in 1990.  
 De nya referensholkarna uppsatta 1990.

on poor than on richer soil. We have no answer to the question what causes the observed breeding anomalies among the Great Tits in our study area but it should be pointed out that the study is being carried out in an area potentially susceptible to acidification via acid precipitation.

## References

- Karlsson, J., Källander, H., Persson, K. & Svensson, S. 1987. Det svenska holkprojektet. *Acta Reg. Sci. Litt. Gothoburgensis. Zoologica* 14: 131-139.
- Drent, P.J. & Woldendorp, J.W. 1989. Acid rain and eggshells. *Nature*, Lond. 339:431.
- Källander, H. & Smith, H.G. 1989. Äggskalets defekter och onormalt små kullar hos svartvit flugsnappare i Vombs Fure. *Anser* 28:48-50.
- Nyholm, N.E.I. & Myhrberg, H.E. 1977. Severe eggshell defects and impaired reproductive capacity in small passerines in Swedish Lapland. *Oikos* 29:336-341.
- Westring, R. 1987. Holkprojektet 1987. *Fåglar i Vetlandatrakten* 20:32-34.
- Westring, R. 1988. VOK:s holkprojekt 1988. *Fåglar i Vetlandatrakten* 21: 31-36.
- Winkel, W. & Hudde, H. 1990. Zum vermehrten Auftreten von "Brüten in leerem Nest": Befunde am Meisen (*Parus*) und anderen Höhlenbrütern aus verschiedenen Untersuchungsräumen Norddeutschlands. *Vogelwarte* 35:341-350.

## Sammanfattning

### Talgoxar ruvar tomma balar

Från 1981 har vi fortlöjande följt häckningen i 140 holkar i Mälarmården nära Eskilstuna, ett skogsområde dominerat av tall på magrare mark men med gran i mera produktiva partier. I början av studien besöktes holkarna 2-4 gånger under häckningssäsongen, senare ökades antalet besök till minst 4-5. Totalt dominerade svartvit flugsnappare med 46.3% av alla häckningsförsök, inklusive andrakullar av mesarna, följt av talgoxe med 45.5%. Sedan vi hos talgoxe funnit häckningsavvikelser i form av defekta ägg och honor som ruvar tomma bobalar, utökades studien med 100 holkar 1990. De iakttagna häckningsanomalierna har varit av tre slag: (1) Honor som inte producerar några ägg alls eller lägger tunnskaliga ägg, som snart spricker; (2) honor som lägger en kraftigt reducerad kull innehållande ett eller flera deformade ägg, vilka inte kläcks; (3) honor som lägger ett eller flera ägg, troligen i början av lägningssekvensen, vilka har avvikande skalstruktur och snart torkar ut. Förekomsten av dessa tre kategorier av häckningsavvikelser framgår av Tabell 1. Eftersom en del kullar kan ha förbisetts i början av studien är genomsnittssiffran om strax under 6% en minimisiffrå. I motsats till fallet i en del andra studier fann vi inga defekta kullar hos svartvit flugsnappare. I det avseendet överensstämmer våra resultat med dem man erhållit i en holländsk undersökning (Drent & Woldendorp 1989), i vilken andelen talgoxar som lade defekta kullar uppgick till över 50% i ett område. Såväl i den holländska som i en tysk studie (Winkel

& Hudde 1990) ökade frekvensen defekta kullar och honor som ruvar tomma balar under 1980-talet. I den holländska studien framförs som den troligaste förklaringen en fortgående försurning (som leder till kalkbrist) på grund av sur nederbörd. Stöd för detta utgör det faktum att andelen defekta kullar var avsevärt högre i skog på magra än på rika jordar. Vi har för närvarande ingen förklaring till förekomsten av häckningsavvikelser hos Mälarmårdens talgoxar men kan konstatera att området kan karakteriseras som en fattig skogsmiljö.

Hjördis & Leif Carlsson, Grängsgatan 2C, S-633 42 Eskilstuna, Sweden.

Christina & Nils-Erik Wallin, Torggatan 8A, S-731 32 Köping, Sweden

## Köns- och åldersbestämning av svart rödstjärt *Phoenicurus ochruros*

REINO ANDERSSON

Under sensommaren genomgår svarta rödstjärtens ungfåglar en partiell ruggning, som i huvudsak omfattar kropps fjädrar och vingtäckare. Vid åldersbestämning på hösten utnyttjas att ungfågeln har ruggningsgräns bland större armtäckarna, vilket de gamla saknar. Under våren utnyttjas även att slitage och urblekning av handpennorna är kraftigare hos 2K-fåglar än hos äldre. Skallens förbening sker tidigt, ofta redan i augusti och kan därefter inte tillämpas som ålderskriterium (Glutz & Bauer 1988). Ytterligare en karaktär, dock i praktiken svår att använda, är att ungfågelnas stjärt pennor är mer slitna (Cramp 1988).

Majoriteten av de unga hanarna anlägger i denna partiella ruggning en gråbrun hondräkt som behålls under första levnadsåret, medan några får svarta, utfärgade kropps fjädrar. De hontecknade hanarna går därför vanligtvis inte att separera från honor, men en mindre andel (ca 10 %) kan könsbestämmas genom att de ruggar enstaka tertialer som blir hanfärgade (Glutz & Bauer 1988). Vinglängden skiljer sig åt mellan könen, men överlappningen är stor och metoden är därför sällan praktiskt användbar.

I samband med färgringmärkning av svart rödstjärt i Västsverige 1983-1990 kunde olika ålderskriterier studeras på fåglar med känd ålder. En ny karaktär erhöles med utgångspunkt från stjärtens teckning, nämligen utbredningen av mörka partier på de yttre stjärt pennornas ytterfan och spolar. Stjärtteckningen har tidigare antytts vara åldersbetingad, men ej studerats ingående (Menzel 1983, Cramp 1988). De mörka partierna på stjärt pennorna mättes med linjal (upp-

skattades i vissa fall) från spetsen och inåt. Materialet omfattar 51 1K-fåglar med juvenil stjärt, 39 adulta (3K+) och 88 2K-fåglar från vårsäsongen.

Att kloakens utseende är användbar som könskaraktär hos svart rödstjärt kunde bekräftas genom granskning av 98 hanar och 15 honor. Metoden är tidigare känd hos en rad andra arter, men måste beaktas för varje art och hänsyn tas till individuella variationer (jfr. Busse 1984, Svensson 1984).

## Resultat

Hos 1K-fåglar med juvenil stjärt kulminerade de mörka partierna på ytterfanen i 5 mm-intervallet 15-19 mm, med en variation mellan 0-26 mm (Fig. 1). Endast 4 % föll inom 0-4 mm. Variationen hos 3K+ gruppen var 0-12 mm, med 85% inom 0-4 mm. Flertalet av de gamla fåglarna saknade helt mörka partier.

Förekomsten av mörka spolar följde i stort det mönster som ytterfanen uppvisar. Det förefaller dock som om spolarna färgar ut och blir röda något senare än ytterfanen. Variationsbredden hos 1K-fåglar var 5-33 mm, med en topp vid 15-19 mm (Fig. 2). Adulta fåglar (3K+) varierade mellan 0-10 mm, varav 61 % i intervallet 0-4 mm. De flesta var helt roströda utan överlappningszon mellan 5-10 mm.

Av Fig. 3 framgår att en viss andel av 2K-fågelnas på våren hade avsevärt mindre mörkt på ytterfanen än 1K-fågelnas med juvenil stjärt. Då någon vinter-ruggning inte är känd hos svarta rödstjärten, torde diagrammet snarast spegla att stjärten i viss utsträckning ruggas under sensommaren. Dessa indicier bekräftas av att 3 av 18 1K-fåglar i aktiv ruggning kontrollerats med utväxande pennor vid denna tidpunkt. Två av dem hade bytt delar av stjärten symmetriskt. En motsvarande utfärgning av spolarna kan däremot inte utläsas i Fig 3. Hos fem individer som infångades två säsonger i sträck, först som 2K, därefter som 3K, visade sig en liknande skillnad i utfärgningsgrad mellan spolar och ytterfan.

Hanarnas kloak var under häckningstid tydligt framträdande och mer tappformad än hos honorna, som endast uppvisade en svag utbuktning. Utseendet överensstämde väl med de generella beskrivningar som Busse (1984) och Svensson (1984) anger för ett urval arter. Även icke häckande fåglar uppvisade denna karaktär. Däremot iaktogs inga säkra könsskillnader efter häckningstiden.

## Slutsatser

Med föreliggande kriterier kan en majoritet svarta rödstjärter köns- och åldersbestämmas med stor säkerhet. Om hänsyn tas till förekommande överlappning och eventuellt stjärtbyte i åldersmaterialet återstår följande handledning för praktisk användning:

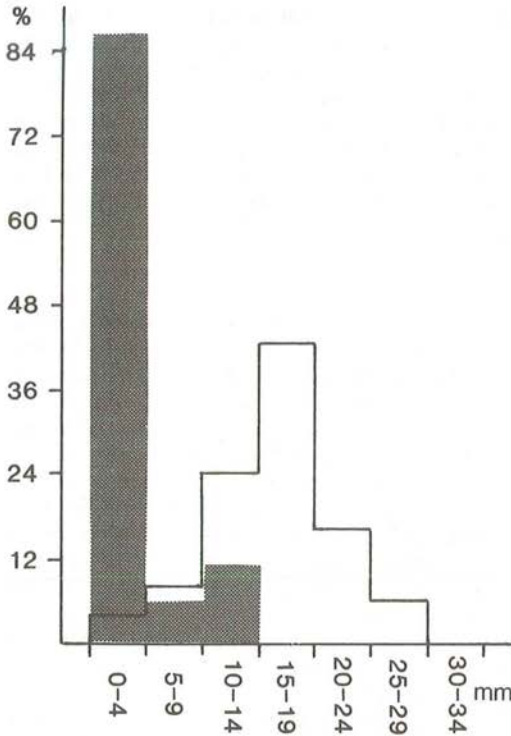


Fig. 1. Procentuell fördelning av mörka partier på de yttre stjärt pennornas ytterfan hos unga (1K, N=51, öppna staplar) och adulta (3K+, N=39, rasterade staplar) svarta rödstjärtar.

The extension in per cent of dark parts on the outer webs of the outer rectrices in yearling (1y, N=51, open bars) and adult (3y or older, N=39, shaded bars) Black Redstarts.

1K (höst), 2K (vår) > 10 mm mörkt på ytterfan eller spole  
 Adult < 5 mm mörkt på både ytterfan och spole

Jag vill särskilt tacka Mats Lundberg för synpunkter på manus samt Roland Asteling, som entusiastiskt bistått med värdefulla kunskaper.

**Referenser**

Busse, P. 1984. Key to sexing and ageing of European Passerines. *Beitr. zur Naturkunde Niedersachsens*. 37. Jahrgang. Sonderheft 1984.  
 Cramp, S. (red.). 1988. *The Birds of the Western Palearctic*. Vol. 5, Oxford.  
 Glutz von Blotzheim, U.N. & Bauer, K.M. 1988. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Band 11, Wiesbaden.  
 Menzel, H. 1983. Der Hausrotschwanz. *Die Neue Brehm-Bücherei* 475, Andra uppl., Wittenberg-Lutherstadt.  
 Svensson, L. 1984. *Identification Guide to European Passerines*. Tredje uppl. Stockholm.

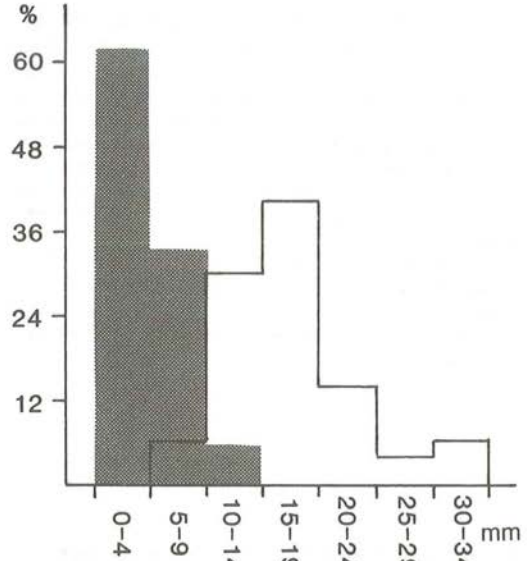


Fig. 2. Procentuell fördelning av mörka partier på de yttre stjärt pennornas spolar hos unga (1K, N=45, öppna staplar) och adulta (3K+, N=39, rasterade staplar) svarta rödstjärtar.

The extension in per cent of dark parts on the shafts of the outer rectrices in yearling (1y, N=45, open bars) and adult (3y or older, N=39, shaded bars) Black Redstarts.

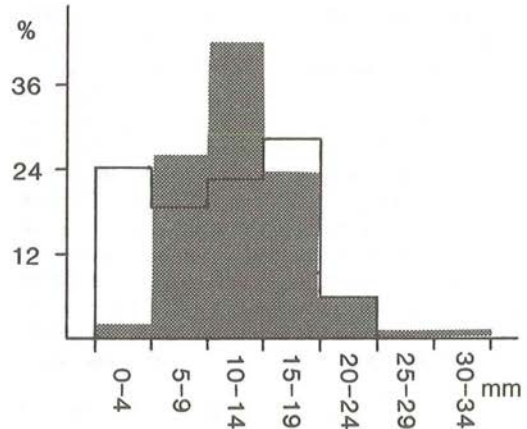


Fig. 3. Procentuell fördelning av mörka partier på de yttre stjärt pennornas ytterfan (öppna staplar) och spolar (rasterade staplar) hos svarta rödstjärtar av ålder 2K på våren. N=88.

The extension in per cent of dark parts on the outer webs (open bars) and shafts (shaded bars) of the outer rectrices in 2y Black Redstarts in spring. N=88.

**Summary**

*Sexing and ageing of Black Redstarts Phoenicurus ochruros*

During late summer, juvenile Black Redstarts undergo a partial moult, which mainly includes body feathers and wing



coverts. When ageing birds in the autumn and spring there are some characters which can be useful, especially the occurrence of moulted and unmoulted greater coverts (Glutz & Bauer 1988).

The majority of the young males achieves a grey brown, female-like plumage during this moult after which sexing usually is very difficult (Glutz & Bauer 1988).

While colour-ringing Black Redstarts in West Sweden in 1983-1990, new sex and age criteria were developed: (1) The size and shape of the cloaca were recorded in 98 males and 15 females and was found to be a reliable sex criterion (the method is previously described for some other species by Busse (1984) and Svensson (1984)). (2) Markings on the tail-feathers as a way to certify the age has been suggested earlier but has not been studied carefully (Menzel 1983, Cramp 1988). The extension of dark on the outer webs and shaft of outer rectrices were measured with a ruler (estimated in some cases) from the tip of the feathers and inwards. The number of birds measured consisted of 51 yearlings with juvenile rectrices, 39 birds in their third calendar year or older, and finally 88 birds in their second calendar year captured during the spring season.

In yearlings with juvenile rectrices, the dark parts on outer webs culminated in the interval 15-19 mm, with a variation between 0-26 mm (Fig.1). Only 4% fell within 0-4 mm. The variation of adults (third calendar year or older) was 0-12 mm, with 85% within 0-4 mm. Most of the old birds lacked dark parts totally.

The occurrence of dark shafts generally followed the pattern as shown by the outer webs of rectrices. It seems, however, as if the shafts get their red colour a bit later than the outer webs. Variation in width shown by yearlings, was 5-33 mm with a peak at 15-19 mm (Fig.2). Birds in their third calendar year or older fell between 0-10 mm, with 61% in the interval 0-4 mm. Most of the adults had a red colour without any dark. Both outer webs and shafts showed a zone of overlap between 5-10 mm.

Fig. 3 shows that a portion of the second-year birds captured in spring showed considerably less dark markings on the outer webs as compared with yearlings. As moult during winter is not known to take place in the Black Redstart the diagram rather shows that the rectrices to some extent are moulted during late summer. This is verified by 3 out of 18 yearlings which were in active moult, and were found to have symmetrically growing feathers at this time of the year.

The cloaca of the males protruded clearly during the breeding season and was more tap-shaped as compared with the cloaca of females (Busse 1984, Svensson 1984). Also non-breeding birds showed this character. On the other hand, no such clear pattern was observed after the breeding season.

With the facts given, a majority of Black Redstarts can be sexed and aged with great certainty. If consideration is taken to the occurrence of overlap and renewal of rectrices the following guidance is proposed for practical use:

Yearlings (autumn), 2nd calendar year (spring): >10 mm dark on outer web or shaft.

Adults: < 5 mm dark on both outer web and shaft.

## Wing length criteria for sex determination of Robins *Erithacus rubecula* wintering in southern Spain

MARIANO CUADRADO

In many studies on bird behaviour, for example those on foraging efficiency and time allocation in relation to social rank and territorial conflicts, it is essential to be able to sex individuals in the field. In monomorphic species it may be difficult to do so without first trapping the bird for sexing and marking. The European Robin *Erithacus rubecula* is one of these monomorphic species where to sex birds, even when having them in the hand, is extremely difficult. In this species, the wing length may be the only useful criterion for sexing individuals.

Wings of European Robins are longer in males than in females. The range of variation is 66-78 mm in males and 65-76 mm in females (Cramp 1988, pp. 614-615). Fenno-Scandian breeding populations of Robins ringed on migration at Ottenby Bird Observatory (Öland, Baltic Sea, Pettersson & Lindholm 1983) also showed the same sexual dimorphism. The wings were longer in males (>74 mm in juveniles and >75 mm in adults) than in females (<71 mm in juveniles and <72 mm in adults); Pettersson (1984). Approximately 60% of the birds could be adequately sexed with this method (J. Pettersson pers. comm.).

In southern Spain, a notable concentration of wintering migrant Robins is observed every winter (Cramp 1988). The Spanish Bird Ringing Reports (1980-1988) show five recaptures of wintering Robins in Andalusia (southern Spain): two from Scandinavia and three from Central Europe. Six Robins ringed as breeders in Fenno-Scandia have also been recaptured in southern Spain in winter (1961-1970), Pettersson & Lindholm 1983.

In order to determine if wing length can be used for sexing Robins also in the winter, I measured the wing length of 18 males and 24 females gathered by the Doñaña Biological Station. The birds were sexed by gonadal inspection by the Doñaña's staff when they prepared them for conservation. All the individuals considered in the analysis were captured while wintering in Andalusia from 15 October to 15 March. Wing length was measured to the nearest 0.1 mm according to method 3 of Svensson (1984). Robins were also aged according to: 1) tips of central rectrices (Pettersson 1983, Svensson 1984) and 2) presence of yellow tips on the great coverts (Benvenuti & Ioalé 1983, Svensson 1984). Unfortunately, the inside of the upper mandible could not be checked (Pettersson 1983, Svensson 1984, Karlsson et al. 1986). The

Table 1. Wing length distribution of European Robins *Erithacus rubecula*, wintering in Andalusia, southern Spain.

Vinglängd hos rödhakar övervintrande i Andalusien, södra Spanien.

Wing length Vinglängd	Females Honor	Males Hanar
67.5 - 68.5	2	0
68.5 - 69.5	1	0
69.5 - 70.5	2	2
70.5 - 71.5	5	2
71.5 - 72.5	3	11
72.5 - 73.5	2	6
73.5 - 74.5	3	1
> 74.5	0	2
Total Summa	18	24
Range Spridning	68-74.1	70-75.6
Mean Medeltal	71.3	72.4
Standard dev.	1.8	1.4

statistical procedures used were according to Sokal & Rohlf (1981).

The results are shown in Table 1. Males had longer wings ( $72.4 \pm 1.4$  mm, mean  $\pm$  s.d. hereafter) than females ( $71.3 \pm 1.8$ ). The difference was statistically significant ( $t = 2.23$ , d.f. = 40,  $p < 0.05$ ). The coefficient of variation was similar in both (corrected C.V. for males = 1.95 and females = 2.63). The difference was not significant (G-test = 0.09, d.f. = 1,  $p > 0.10$ ). Unfortunately differences between age groups could not be checked because few adult Robins were gathered.

These results show that the sexes differ in wing length also in winter. Only males had wings longer than 74.1 mm and only females had wings shorter than 70 mm. Assuming a normal distribution of wing lengths for both sexes, the probability of making an erroneous sex determination using these figures is 0.04 in males and 0.06 in females. Finally, the application of this criterium to a sample of 40 field ringed wintering Robins meant that 35% of them ought to have been adequately sexed.

This figure is smaller than the 60% of Robins sexed at Ottenby on migration because the Robins wintering in southern Spain is a mixture of populations from different breeding areas with presumably different morphological features.

#### Acknowledgements

Jan Pettersson let me work at Ottenby in September 1989. S. Svensson and J. Pettersson revised an early

draft of this note. C. M. Herrera and P. Jordano suggested me to revise the Swedish wing length criterion of wintering Robins in Andalusia. Finally, J. Cabot let me check the Doñaña's collection.

#### References

- Benvenuti, S. & Ioalé, P. 1983. Age differentiation in the dispersal behaviour of Robins *Erithacus rubecula* studied by counting wing spots. *Ringing and Migration* 4:237-242.
- Cramp, S. (ed). 1988. *The Birds of the Western Palearctic*. Vol. V. Oxford University Press, Oxford.
- Karlsson, L., Persson, K. & Walinder, G. 1986. Age criterions in Robins *Erithacus r. rubecula* - an analysis. *Anser* 25:15-28.
- Pettersson, J. 1983. Spring migration of different sex and age classes of Robin *Erithacus rubecula* at Ottenby. *Proc. Third Nordic Congr. Ornith.*, 1981. Pp 173-180. In Swedish with an English summary.
- Pettersson, J. 1984. Weight and fat levels in Robins (*Erithacus rubecula*) wintering in northern Greece. *Proc. First Congress Med. Regions*, pp. 265-274.
- Pettersson, J. & Lindholm, C.G. 1983. The sequential passage of different Robin populations at Ottenby. *Ornis Fennica* 3:34-36.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. 1981. *Biometry*. 2nd. ed. W.H. Freeman & Co., New York.
- Svensson, L. 1984. Identification guide to European passerines. Third ed., Stockholm.

#### Sammanfattning

##### Vinglängdskriterier för könsbestämning av rödhakar *Erithacus rubecula* övervintrande i södra Spanien

För många studier av fåglars beteende, t ex rörande födosökseffektivitet och tidsbudgetering i förhållande till social status och revirkonflikter är det väsentligt att kunna könsbestämma individerna i fält. Hos monomorfa arter, t ex rödhaken, är könsbestämningen svår även när man har fågeln i handen. För rödhaken kan vinglängden vara det enda användbara kriteriet.

Enligt Cramp (1988) är vinglängden hos hanar 66-78 mm och hos honor 65-76 mm. Fennoskandiska rödhakar fångade vid Ottenby visade liknande skillnader (Pettersson & Lindholm 1983): hanarnas vingar var längre än 74 mm (unga) och 75 mm (gamla); honornas vingar var kortare än 71 mm (unga) och 72 mm (gamla).

Betydande mängder rödhakar övervintrar i södra Spanien och ringfynd visar att en del av dessa kommer från Fennoskandien (tre av fem fynd). Vidare har sex fåglar märkta som häckande i Fennoskandien återfunnits i södra Spanien.

För att fastställa om vinglängden kan användas som könskriterium även vintertid i Spanien mättes vinglängden på 18 hanar och 24 honor som insamlats och könsbestämts i samband med konserveringen på Doñaña Biological Station. De insamlades mellan 15 oktober och 15 mars. Vinglängden mättes enligt metod 3 i Svensson (1984).

Resultaten visas i Tabell 1. Hanarna hade signifikant längre vingar än honorna (72,4 mm resp 71,3 mm). Bara

hanar hade vingar längre än 74,1 mm och bara honor hade vingar kortare än 70 mm. Om man antar att vinglängden är normalfördelad följer att sannolikheten att göra en felaktig könsbestämning är 0,04 för hanar och 0,06 för honor.

Med användning av detta kriterium kan 35% av rödhakarna könsbestämmas vintertid. Denna siffra är lägre än vid Ottenby (60%), vilket torde bero på att flera olika geografiska bestånd med olika genomsnittliga mått blandas i vinterområdet.

Mariano Cuadrado, Department of Ecology, Ecology Building, S-223 62 Lund, Sweden

## Notes on the breeding biology of the Barred Warbler *Sylvia nisoria* at Ottenby, Sweden

ANDERS HEDENSTRÖM & SUSANNE ÅKESSON

The Barred Warbler *Sylvia nisoria* breeds from the Baltic and France eastwards to Mongolia (Moreau 1972, Harrison 1982). In Sweden it is a scarce breeder mainly in the southeastern part of the mainland (SOF 1990), but it is rather common on Öland (Waldenström 1976). The breeding biology of Swedish Barred Warblers is very poorly known; the only studies are from Ottenby (Aulén 1976) and from central and northern Öland (Pettersson 1976). Here we present some information on clutch size, hatchability, nesting success, and nest sites extracted from nest cards from our ongoing study of Barred Warblers at Ottenby, Öland.

### Study site and methods

Barred Warblers were studied in 1984-1990 at Ottenby (56° 12'N, 16° 24'E) on the southernmost point of the island of Öland, SE Sweden. The study area is characterized by an old deciduous forest surrounded by shrubby grassland. The main breeding area of the Barred Warbler is the forest edge, an area dominated by shrubs of the genera *Prunus*, *Crataegus*, *Rubus* and *Juniperus*. We searched for nests mainly in June and early July. Adult birds were mist-netted near their nests, aged and sexed according to criteria in Williamson (1968), Schmidt (1981), Busse (1984), Svensson (1984) and own observations. Breeding birds were sexed according to the incubation patch (see Hasselquist et al. 1988). Each nest was given a number in a year and information about the nest site, parent birds and nest content was filed on a nest card after each visit. In this study we use information from 63

nest cards obtained in 1984 (8), 1985 (15), 1986 (23), 1987 (8), 1988 (3), 1989 (3) and 1990 (3). As the information contents varied on different nest cards only subsets of the cards could be used in different analyses.

### Results and discussion

Nests were mostly placed in dense scrub close to the forest edge (cf. Aulén 1976). Their distribution among bush species is presented in Table 1 together with information on their height above the ground. Aulén (1976) did not find any Barred Warblers nesting in *Juniperus communis* during his study (1971-1975) at Ottenby. In contrast we found *J. communis* to be the most common nest site (Table 1). This can be due to either a change in the birds' preference or a sampling bias between the two studies. *J. communis* has probably not become significantly more abundant since 1971-1975 so we think a sampling bias is the most likely explanation. In northern Germany most Barred Warblers nests were found in *Rubus* spp. (Neuschulz 1981). If *J. communis* was preferred as nest site we would expect a lower predation rate among nests in *J. communis* compared to nests in other bush species. However, the predation tended to be higher for nests in *J. communis* compared to nests in other bushes, although it was not significantly different (G-test,  $p > 0.05$ ). Nest site distribution among bush species probably reflects availability rather than preference. The mean height of nests in our study (0.78 m, Table 1) does not differ significantly from what Neuschulz (1981) found in Germany (0.65 m). Nests tended to be placed higher up in *J. communis* than in other bush species, probably because of the latter's architecture.

The first birds arrive in the breeding area about 20 May (Aulén 1976, Enquist & Pettersson 1986, own

Table 1. Nest sites of Barred Warblers *Sylvia nisoria* at Ottenby in 1984-1990.

Boplatser för höksångare *Sylvia nisoria* vid Ottenby under 1984-1990.

Species of shrub	No. of nests	% of nests	Mean height of nests (m)
Art av buske	Antal bon	% bon	Bonas medelhöjd (m)
<i>Juniperus communis</i>	18	35	1.05
<i>Crataegus</i> sp.	14	27	0.72
<i>Rubus fruticosus</i>	10	19	0.57
<i>Potentilla fruticosa</i>	4	8	0.65
<i>Rosa</i> sp.	3	6	0.63
<i>Prunus spinosa</i>	2	4	0.45
<i>Rubus idaeus</i>	1	2	0.50
Total	52		0.78

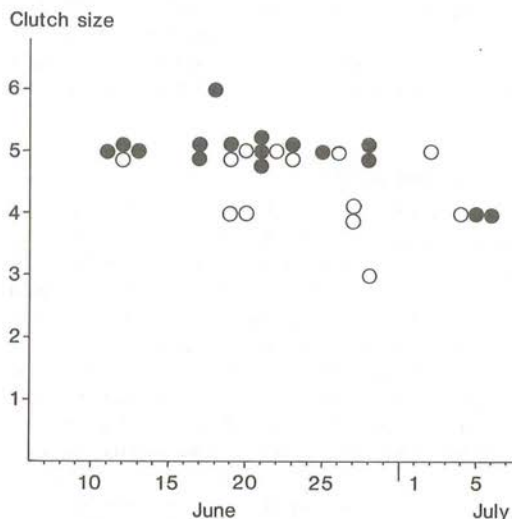


Fig. 1. Clutch size in relation to date of hatching for Barred Warbler females breeding for the first time (open circle) and older females (filled circle). Regression equation for first breeders is:  $y=5.38-0.038x$ ; older birds:  $y=5.76-0.38x$ , where  $y$  is clutch size and  $x$  is date with 1 June as day one. Only the regression for older females was statistically significant ( $p<0.01$ ).

*Kullstorlek i relation till kläckningsdatum för äldre höksångarhonor (fyllda punkter) samt för honor som häckar för första gången (ofyllda punkter). Regressionsekvationen för förstagångshäckare är:  $y=5,38-0,038x$ ; för äldre fåglar:  $y=5,76-0,38x$ , där  $y$  är kullstorleken och  $x$  är kläckningsdatum med första juni som dag ett. Endast regressionen för äldre honor var statistiskt signifikant ( $p<0,01$ ).*

observations), but new birds continue to settle in the area up to the beginning of June. Median hatching day was 21 June ( $n=16$ ) for clutches of adult ( $3y+$ ) females and 23 June ( $n=13$ ) for those of females breeding for their first time ( $2y$ ), which is about one week later than in northern Germany (cf. Neuschulz 1981).

Average clutch size was 4.80 eggs (S.D.=0.51, range 3-6,  $n=44$ ), which is smaller than in northern Germany (5.02, Neuschulz 1981), but not significantly so ( $t$ -test,  $p>0.05$ ). Adult females had on average larger clutches (mean=4.94, S.D.=0.44,  $n=16$  (than females breeding for the first time (mean=4.46, S.D.=0.66,  $n=13$ ;  $t$ -test,  $p<0.05$ ). Clutch size decreased with the progress of the season for females of both age classes, although only significantly so among older females (Fig. 1). A decline of clutch size in relation to the season is a common pattern among passerines (Klomp 1970).

Out of 48 clutches 9 (19%) were completely destroyed by predators. The frequency of known unhatched eggs was 8 (3.7%) out of 219, distributed

among 6 clutches out of 48. Including also probably unhatched eggs this figure increases to 19 (8.7%). The total losses during the egg and early nestling stages (until nestlings were at least 6 days old) amounted to 24.7% including losses of the whole clutch. The corresponding losses from hatching onwards were 13.4%. Among 38 broods we observed a reduction (mortality or partial predation) in the number of young in three (7.9%). On the whole, losses of eggs and young during various stages of the nesting cycle were smaller than in Germany (cf. Neuschulz 1981).

#### Acknowledgements

We are grateful to Staffan Bensch, Dennis Hasselquist, Noel Holmgren, Hans Källander, Åke Lindström, Ulf Ottosson and Jan Pettersson for assistance during field work and to Hans Källander for comments that improved the manuscript. The study was financially supported by funds from Axel Bucht's Ottenby Foundation and from the Elis Wide Foundation. This is contribution no. 133 from Ottenby Bird Observatory.

#### References

- Aulén, G. 1976. The occurrence of Barred Warblers, *Sylvia nisoria* at Ottenby, SE Sweden in 1971-1975. *Calidris* 5:113-124.
- Busse, P. 1984. Key to ageing and sexing of European passerines. *Beitr. Naturk. Niederschs.* 37, Sonderheft.
- Enquist, M. & Pettersson, J. 1986. The timing of migration in 104 bird species at Ottenby - an analysis based on 39 years trapping data. *Spec. rept. Ottenby Bird Observatory* no. 8, Degerhamn.
- Harrison, C. 1982. *An atlas of the birds of the Western Palearctic*. Collins, London.
- Hasselquist, D., Hedenström, A., Lindström, Å. & Bensch, S. 1988. The seasonally divided flight feather moult in the Barred Warbler *Sylvia nisoria* - a new moult pattern for European passerines. *Ornis. Scand.* 19:280-286.
- Klomp, H. 1970. The determination of clutch-size in birds. A review. *Ardea* 58:1-124.
- Moreau, R. E. 1972. *The Palaearctic-African bird migration systems*. Academic Press, London and New York.
- Neuschulz, F. 1981. Brutbiologie einer Population der Sperbergrasmücke (*Sylvia nisoria*) in Norddeutschland. *J. Ornithol.* 112:231-257.
- Pettersson, H. 1976. The Barred Warbler, *Sylvia nisoria*, at the northernmost point of Öland and at Beijershamn 1971-1976. *Calidris* 5:125-130.
- Schmidt, E. 1981. Die Sperbergrasmücke *Sylvia nisoria*. *Neue Brehm Bücherei* No. 542. A Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt.
- SOF 1990. *Sveriges fåglar. 2: a upplagan*. Stockholm.
- Svensson, L. 1984. *Identification guide to European passerines*. Svensson, Stockholm.
- Waldenström, C. 1976. Höksångarens *Sylvia nisoria* utbredning på Öland. *Calidris* 5:131.
- Williamson, K. 1968. Identification for ringers 3. The genus *Sylvia*. 2nd ed. *BTO Guide* 9, Tring.

## Sammanfattning

### Häckningsdata för höksångare *Sylvia nisoria* vid Ottenby.

Höksångaren häckar sparsamt i framförallt sydöstra Sverige. På Öland och Gotland förekommer den dock tämligen allmänt. Våra kunskaper om de svenska höksångarnas häckningsbiologi är mycket små. Vi presenterar därför här information om häckningstid, kullstorlek och boplatssval från vår studie av höksångare vid Ottenby. Vi har sammanställt data från 63 bokort från åren 1984-1990. Val av buskart och höjd över marken för boets placering redovisas i Tabell 1. Troligen återspeglar fördelningen bland buskarter den relativa tillgången av buskar av olika arter snarare än speciella preferenser hos höksångarna. De första fåglarna anländer till häckningsområdet ca. 20 maj. Mediandatum för ungaras kläckning var 21 juni för äldre honors (3K+) kullar och 23 juni för förstagångshäckare (2K). Medelkullstorleken var 4.80 (n=44). Äldre honor lade signifikant större kullar än honor som häckade för första gången (3K+ 4.94 ägg, 2K 4.46 ägg). Kullstorleken tenderar att minska ju senare på säsongen häckningen sker (Fig. 1). Av 48 kullar rövades 9 (19%). Från äggstadiet fram till det ungar är sex dagar gamla reducerades antalet ungar med ca. 25% genom predation av hela kullen, partiell predation eller mortalitet.

Anders Hedenström, Department of Ecology, Theoretical Ecology, University of Lund, S-223 62 Lund, Sweden.

Susanne Åkesson, Department of Ecology, Animal Ecology, University of Lund, S-223 62 Lund, Sweden.

## Preference for nest site height in the Starling *Sturnus vulgaris* - an experiment with nest-boxes

SÖREN SVENSSON

### Introduction

The use of nest-boxes and other types of artificial nesting facilities has become a very important method in both descriptive and experimental ornithology. With nest-boxes it is easy to collect rapidly large amounts of information on breeding biology and behaviour. It is also easy to design controlled experiments with sufficient sample sizes also when several variables are being manipulated.

Nest-box breeding species have been studied more intensively than almost any other species, at least among the passerines. It is certainly not a mere coincidence that the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*,

the Great Tit *Parus major*, and the Starling *Sturnus vulgaris* belong to this category of well studied species. These same species have also been used more often than other species when testing different hypothesis about evolution, adaptation, and behaviour.

However, the use of nest-boxes introduces several artificial components that may affect the behaviour of the birds. If nest-boxes are put up in an area without natural cavities, the birds will have no choice: they must accept the surface area and hole diameter of the box and the height above ground, tree species, and position of the box in other respects chosen by the designer of the study. In many studies the birds will have little or no choice between different types and locations of nest-boxes, simply because it is often a part of the design to minimize the number of variables: all nest boxes are similar and placed at the same height above ground, often very low to facilitate inspection.

It is well known that different species of hole-nesting birds have different preferences for height above ground, hole diameter, and cavity size (e.g. Löhrl 1970). Although there are several studies on the selection of natural cavities by birds there are few controlled experiments on the choice of nest boxes, apart from those aimed at establishing cavity size and entrance hole diameter for different species (e.g. Enemar 1980, Löhrl 1986, 1987). An important variable is height above ground, studied by, for example, Löhrl (1986, 1987). There was a height segregation between different tit species, Great Tits showing a preference

Table 1. Number of breeding attempts and breeding success of the Starling *Sturnus vulgaris* in nest-boxes at different height above ground at two localities, Silvåkra (S) and Västra Tvet (T). All young at Västra Tvet were taken by a Marten.

*Antal häckningar och häckningsresultat för stare i holkar på olika höjd över marken i två holkgrupper, en vid Silvåkra (S) och en vid Västra Tvet (T). Alla ungar vid Västra Tvet togs av en mård.*

Height of nest boxes <i>Holkarnas höjd</i>	1.5 m		3.0 m		4.5 m	
	S	T	S	T	S	T
<i>Site</i>						
<i>Lokal</i>						
No of nest boxes <i>Antal holkar</i>	8	8	8	8	8	8
Nests with at least 1 egg <i>Bon med minst 1 ägg</i>	6	6	6	6	8	8
Completed clutches <i>Fulla kullar</i>	5	6	5	5	8	7
Hatched clutches <i>Kläckta kullar</i>	5	6	5	4	8	7
Fledged broods <i>Flygga kullar</i>	3	0	4	0	6	0

Table 2. Number of eggs and hatched and fledged young in nest-boxes at different heights. There were 16 boxes in each category.

Antal ägg samt kläckta och flygga ungar i holkar på olika höjd. Det fanns 16 holkar i varje höjddklass.

Height of nest boxes <i>Holkarnas höjd</i>	1.5 m	3.0 m	4.5 m
No. of eggs laid <i>Antal lagda ägg</i>	55	57	94
No. of hatched young <i>Antal kläckta ungar</i>	53	46	86
No. of fledged young <i>Antal flygga ungar</i>	11	19	27

for low nest-boxes and Blue Tits *Parus caeruleus* for higher ones. When Nuthatches *Sitta europaea* could choose between similar nest boxes at different heights (3, 7, 11 and 15 m above ground) in the same tree they bred only at the two highest levels (13 at 15 m and 10 at 11 m). This result agreed very well with the height selection that Löhrl found in a wood with a very rich supply of natural cavities. Although nests were found from 2 to 14 m, the mean height was 11 m and the most often used cavity was at 13 m. Löhrl thought that nest height selection reflected the concentration of food in the canopy and not differential risk of predation.

The Starling is different from both the Great Tit and the Nuthatch in being a non-territorial breeder that often gathers in colonies. A Starling defends one or more cavities but no food territory. Rather, Starlings sometimes feed together at some distance from the nest. Because of its colonial tendency it is possible to study nest height selection in the Starling by putting up nest boxes very close to each other, even more than one in the same tree. I made such a study in 1991.

## Study area and method

The study was carried out at Revingefältet about 20 km east of Lund (about 55 40 N, 13 30 E). The nest-boxes were placed at two sites a few km from each other: Silvåkra and Västra Tvet. Surrounding both sites were cattle grazed pastures suitable as feeding areas for Starlings. At both sites I selected eight trees and put up three nest boxes in each, at three different heights above ground: 1.5, 3.0, and 4.5 m. The nest boxes were made of wood with an internal bottom area of 12x12 cm, an entrance hole of 50 mm diameter situated 25 cm above the bottom. The roof could be lifted to facilitate inspection. All boxes were inspected throughout the breeding cycle so that I could determine the date of the first egg, clutch size, number of hatched young, and number of fledged young. No replacement or second clutches were laid.

## Results

The results are given in Tables 1-3. There was no difference in occupancy between the boxes at the middle and lowest heights, but it was a clear difference between these and the highest boxes ( $p=0.028$ ; Fisher exact probability test). All of the latter but only three fourth of the former were occupied. The difference was significant ( $p=0.033$ ; Fisher) also if one included only boxes with completed clutches in the comparison. Fledged young were produced in 6 out of 16 of the highest boxes but in only 7 out of 32 low and middle boxes. In one of the nest box groups all young were taken by a Marten *Martes martes* soon after hatching. Excluding this group the figures that ought to be compared therefore are 6 out of 8 (75 %) for the highest boxes and 7 out of 16 (44 %) for the other. None of these differences is significant, however.

Comparing the total production of eggs and young (Table 2) we find that both the number of eggs and the

Table 3. Mean date (in May) for the first egg (all attempts) and mean number of eggs and hatched and fledged young (full clutches). Data for nest-boxes at 1.5 and 3.0 m are pooled.

Medeldatum (i maj) för första ägget (alla häckningsförsök) samt medeltal för antal ägg och antal kläckta och flygga ungar (fulla kullar). Data från holkar på 1.5 och 3.0 m sammanslagna.

	1.5 & 3.0 m		Nest-box height <i>Holkarnas höjd</i>			n	Difference <i>Skillnad</i>
	Mean <i>Medel</i>	s.d.	Mean <i>Medel</i>	s.d.	n		
Mean date 1 st egg <i>Medeldatum 1:a ägg</i>	3.96	2.97	24	1.31	1.30	16	2.65
Full clutch <i>Full kull</i>	5.05	1.02	21	5.87	0.74	15	0.82
Hatched <i>Kläckta</i>	4.71	1.45	21	5.73	0.70	15	1.02
Fledged <i>Flygga</i>	3.0	2.31	10	3.4	2.20	8	0.4

number of hatched young at the low and middle levels were only about 60 % of those at the highest level. The number of fledged young showed the same relation, but due to the total predation losses at one of the sites the figures are small.

The mean date for the first egg (Table 3) was 2.6 days earlier in the highest nest boxes ( $p < 0.001$ ; t-test, one tailed). The number of eggs and hatched young was 0.82 and 1.02, respectively, higher in the highest nest-boxes. In both cases the difference is significant ( $p < 0.01$  and  $p < 0.05$ , respectively, t-test, two tailed). The final result, mean number of fledged young, did not differ significantly. Regrettably, this may depend on the very small sample obtained because of the predation at one of the sites.

## Discussion

It is obvious that the highest nest boxes were preferred. In absolute numbers, production per nest box, the difference was very clear. But a difference remained also for the mean values of completed clutches. Since there was no difference between boxes at the heights of 1.5 and 3.0 m it is not possible to determine whether it is the absolute height that is important or if the important thing is just to breed highest. This question is probably important for a more detailed evaluation of the effects of height on different breeding characteristics. One could think of two main explanations for why it should be preferable to nest high. To nest high could provide a better protection against predators that search for food from the ground, in principle different mammals. In this case one would predict a gradual increase of preference and success with height, possibly with a level above which no further improvement can be detected. To nest high could alternatively give a bird better control of its surroundings in a social sense, including better position for attacks on competitors and guarding against copulation attempts by other males or parasitic egg laying by other females. This explanation would predict that Starlings, both males and females, should prefer the highest nest-box. It is unlikely that Löhrl's explanation, i.e. proximity to the food source, is applicable to the Starling case since Starlings most often feed on the ground at a distance from the nest.

The present experiment does not allow any conclusions about why the Starlings prefer the highest nest-boxes, only that they clearly do so and also that they produce more young in them, at least up to the hatching stage. The proximal explanation is probably social segregation, with subdominant and/or young birds, which would have comparatively low success and a late start of laying whatever the height, being forced to breed in the lower boxes. The traditional calendar effect on clutch size, often considered to be a

result of age or social status, explains in fact the differences that were found. The calendar effect was -0.34 eggs per day which happens to be the same as the mean value of several years found by Karlsson (1983) in the same general area.

This preliminary experiment leaves another question open. What would have been the breeding result in nest boxes at different heights if only one height had been available in one and the same area? To answer this question it is necessary to follow up this experiment with another one, viz two or more sites each with nest boxes at only one height. It is probably necessary to rotate the system over a couple of years to eliminate any possible habitat or site effects.

Although the present experiment cannot explain either why Starlings prefer to breed high or whether there would really be any difference in breeding variables between areas with nest boxes at different heights, it may alert workers to consider effects of nest-box height carefully when designing experiments or analysing data. For example, if a study using low nest-boxes were carried out in an area where higher nest sites were also available (other nest-boxes or natural cavities), the results would almost certainly not be representative for the local Starling population. It is particularly important to consider nest-box height when one collects literature data from many different studies for geographical comparisons or for analysis of temporal fluctuations.

## References

- Enemar, A. 1980. A trial with special nest-boxes to get the redstart *Phoenicurus phoenicurus* to breed with higher than normal density in subalpine birch forest in southern Lapland. (In Swedish with English summary.) *Vår Fågelvärld* 39:231-236.
- Karlsson, J. 1983. *Breeding of the Starling (Sturnus vulgaris)*. Dissertation, Lund university.
- Löhrl, H. 1970. Unterschiedliche Bruthöhlenansprüche von Meisenarten und Kleibern als Beitrag zum Nischenproblem. *Verh. Dt. Zool. Gesellsch.* 64:314-317.
- Löhrl, H. 1986. Experimente zur Bruthöhlenwahl der Kohlmeise (*Parus major*). *J. Orn.* 127:51-59.
- Löhrl, H. 1987. Versuche zur Wahl der Bruthöhle und Nisthöhle am Baum durch den Kleiber (*Sitta europaea*). *Ökol. Vögel* 9:65-68.

## Sammanfattning

*Preferens för olika bohöjd hos staren Sturnus vulgaris - ett holkeexperiment.*

Holkar har blivit ett viktigt instrument i olika ornitologiska undersökningar. Med holkar är det lätt att snabbt samla en stor mängd information om fåglars häckning och beteende. Det är också lätt att genomföra kontrollerade experiment och få tillräckligt stora stickprov även när man vill studera många variabler. Flera av de mest välstuderade tättingarna är just

holkfåglar, t ex svartvit flugsnappare, talgoxe och stare, och dessa arter har använts mer än andra i tester av olika hypoteser om evolution, anpassning och beteende.

Holkarna för dock in ett konstgjort moment i studierna. Fåglarna får acceptera den holktyp och den holkplacering som forskaren väljer att använda. I flera studier av hur fåglar väljer naturliga bohål har man funnit tydliga preferenser för vissa typer av hålligheter och höjdlägen. Flera arter föredrar att häcka högre än på den nivå där man vanligen placerar holkar. I många studier placerar man holkarna mycket lågt för att underlätta inspektionerna.

Det finns en risk att de resultat man erhåller i en undersökning utförd med holkar som sitter betydligt lägre än de hålligheter fåglarna skulle välja i en skog med god tillgång på naturliga bon på olika höjder kommer att bli missvisande. Jag utförde därför ett experiment med starholkar på olika höjder våren 1991.

På vardera av två platser på Revingefältet ca 20 km öster om Lund, Silvåkra och Västra Tvet, valde jag ut åtta träd. I vart och ett av träden satte jag upp tre holkar på höjderna 1,5, 3,0 och 4,5 m. Holkarna var av trä med en bottenyta på 12x12 cm och ett ingångshål med 50 mm diameter. Häckningarna följdes genom hela säsongen och jag bestämde datum för första ägget, kullstorleken samt antalet kläckta och flygga ungar.

Resultaten redovisas i Tabell 1-3. Alla holkar på högsta nivån blev bebodda men bara tre fjärdedelar av holkarna på de två lägre nivåerna. Den genomsnittliga kullstorleken var ungefär ett ägg högre i de högsta holkarna än i de lägre. Dessa två förhållanden tillsammans gjorde att den totala mängden ägg och kläckta ungar i de lägre holkarna bara var ca 60 % av

vad den var i de högsta. Tyvärr fick jag inga goda data på antal flygga ungar eftersom en av holkgrupperna totalt plundrades av en mård efter kläckning.

Medeldatum för första ägget var 2,6 dagar tidigare i de högsta holkarna än i de övriga. Denna skillnad beror på den skkalendereffekten som i detta experiment låg på en minskning med 0,34 ägg per dag under läggingsperioden, en siffra som är densamma som man funnit under flera år i samma område. Skillnaden i kullstorlek förklaras alltså av att det är de första starna som lägger de största kullarna och att det var dessa som valde de högst belägna holkarna. Det är sannolikt sociala faktorer som styr detta: gamla och/eller dominanta starar valde de högsta holkarna först. Yngre och /eller subdominanta individer fick sedan nöja sig med de lägre holkarna. De sistnämnda lägger normalt mindre kullar senare och är allmänt mindre framgångsrika i häckningen.

Experimentet visar alltså tydligt att stararna föredrar de högsta holkarna. Detta innebär dock inte nödvändigtvis att låga holkar alltid ger ett annorlunda resultat än höga. Ett experiment som återstår att utföra är att i olika områden utan naturliga bohål sätta upp holkar på bara en höjd och sedan rotera detta system ett par år för att eliminera eventuella platseffekter. Det är möjligt att man inte får några skillnader om fåglarna bara har en höjd att välja på. Men detta experiment är i alla händelser en varning som innebär att man måste beakta risken att få avvikande resultat om man arbetar med lågt belägna holkar, i varje fall om stararna har tillgång till högre alternativ i området.

---

*Sören Svensson, Department of Ecology, Ecology Building, S-223 62 Lund, Sweden.*



Sveriges fågelforskare!

Sänd dina manus till

## ORNIS SVECICA!

Tidskriften för alla forskningsrapporter:

Uppsatser  
Korta rapporter  
Debatt

Ornis Svecica, Ekologihuset, 223 62 Lund  
Sveriges Ornitologiska Förening



## Instruktioner till författarna

### *Instructions to authors*

Allmänt gäller att bidrag skall vara avfattade enligt den modell som finns i tidigare häften av tidskriften. Titeln skall vara kort, beskrivande och innehålla ord som kan användas vid indexerings och informationssökning. Uppsatser, men ej andra bidrag, skall inledas med en Abstract på engelska om högst 175 ord. Texten bör uppdelas med underrubriker på högst två nivåer. Huvudindelningen bör lämpligen vara inledning, metoder/studieområde, resultat, diskussion, tack och litteratur. Texten får vara på svenska eller engelska och uppsatsen skall avslutas med en fyllig sammanfattning på det andra språket. Tabell- och figurtexter skall förses med översättning till det andra språket. Tabeller, figurer och figurtexter skall finnas på separata blad. Det skall finnas minst 4 cm marginal till vänster om texten som skall vara maskinskriven med minst dubbelt radavstånd. Manus skall insändas i tre kopior inklusive tabeller och figurer. Originalfigurer skall insändas endast efter uppmaning.

Andra bidrag än uppsatser bör ej överstiga 2 000 ord (eller motsvarande om det ingår tabeller och figurer). De skall inte ha någon inledande Abstract men däremot en kort sammanfattning på det andra språket.

Författarna erhåller korrektur som skall granskas omgående och återsändas. Tillsammans med korrektur erhålls också beställningsblankett för särtryck. Av uppsatser, men ej övrigt, erhåller författaren 50 särtryck gratis.

Referenser skall i texten anges med namn och årtal samt bokstäver (a, b etc) om det förekommer referenser till samma författare och år mer än en gång. För litteraturlistans utformning se nedan.

*Contributions shall be written in accordance with previous issues of the journal. The title shall be short, informative and contain words useful in indexing and information retrieval. Full length papers, but not other contributions, shall start with an Abstract in English not exceeding 170 words. The text should be divided by no more than two levels of subheadings. The following primary subheadings are recommended: Introduction, Methods/Study areas, Results, Discussion, Acknowledgements, and References. The text may be in English or Swedish and the paper should end with a comprehensive summary in the other language. Table and Figure legends shall be in both languages. Tables and Figures must be on separate sheets of paper as well as Figure*

*legends. Manuscripts should be submitted in three copies with at least 4 cm margin to the left, typewritten with at least double line spacing. Do not send original Figures until requested.*

*Contributions other than full length papers should not exceed 2 000 words (correspondingly less if they contain Tables or Figures). There should be no Abstract but a brief summary in the other language.*

*Authors will receive proofs that must be corrected and returned promptly. They will also receive a form for ordering reprints. Fifty reprints of full length papers, but not of other contributions, will be free of charge.*

*References in the text shall be given using name and year, and if there is more than one reference to the same author and year also letters (a, b, etc). For writing the reference list, see below.*

#### Referenser *References*

I texten *In the text*: Andersson (1985), Bond (1913a, 1913b), Carlsson & Dennis (1956), Eriksson et al (1989), (Andersson 1985), etc.

I referenslistan *In the reference list*:

Andersson, B. 1985. Populationsförändringar hos tranan *Grus grus* under 100 år. *Vår Fågelvärld* 50:211-221.

Bond, A. P. 1913a. A new theory on competitive exclusion. *Journal of Evolutionary Biology* 67:12-16. (Om tidskriftens namn förkortas används internationell standard. *If name of journal is abbreviated international standard must be used.*) *J. Evol. Biol.* 67:12-16.

Bond, A. P. 1913b. Breeding biology of the Pied Flycatcher. Pp 123-156 in *Ecology and Adaptations in Birds* (French, J. ed). Whinchat Publishers, Nairobi.

Carlsson, T. & Dennis, W. A. 1956. *Blåmesens liv*. Tower Univ. Press, Trosa.

Eriksson, S., Janke, V. von & Falk, J. 1999. *Remarcable events in the avian world*. Ph. D. Thesis, Dept of Ecology, Univ. of Lund, Sweden.

## ORNIS SVECICA Vol 1, No 1, 1991

### Contents - Innehåll

- |    |                                  |   |
|----|----------------------------------|---|
| 1  | Redaktionen                      | Välkommen till Ornis Svecica!   |
| 3  | Tyrberg, T.                      | Crossbill (Genus <i>Loxia</i> ) evolution in the West Palearctic - a look at the fossil evidence<br><i>Artbildning hos korsnäbbar (släktet Loxia) i Västpalearktis - en studie av fossila fynd</i>  |
| 11 | Nilsson, L.                      | Utbredning, beståndsstorlek samt långtidsförändringar i beståndens storlek hos övervintrande sjöfåglar i Sverige<br><i>Distribution, population size and long-term changes in population size of wintering waterfowl in Sweden</i>  |
| 29 | von Schantz, T.                  | Territory economics and population stability - can populations be socially regulated?<br><i>Revirets lönsamhet och populationens stabilitet - kan populationer regleras socialt?</i>  |
| 39 | Blomqvist, D. & Johansson, O. C. | Distribution, reproductive success, and population trends in the Dunlin <i>Calidris alpina schinzii</i> on the Swedish west coast<br><i>Förekomst, häckningsframgång och populationsutveckling hos sydlig kärrensnäppa Calidris alpina schinzii på svenska västkusten</i> |
| 47 | Ellegren, H. &                   | Autumn migrating Bluethroats <i>Luscinia s. svecica</i> orient in an east-Wallin, K. southeasterly direction at Gävle, East Sweden<br><i>Höstflyttande blåhakar Luscinia s. svecica orienterar i östsydostlig riktning vid Gävle</i>                                      |

### Short Communications - Korta rapporter

- |    |   |  |
|----|---|--|
| 51 | Carlsson, H., Carlsson, L., Wallin, C. & Wallin, N. -E. | Great Tits incubating empty nest cups<br><i>Talgoxar ruvar tomma balar</i>   |
| 53 | Andersson, R.   | Köns- och åldersbestämning av svart rödstjärt <i>Phoenicurus ochruros</i><br><i>Sexing and ageing of Black Redstarts Phoenicurus ochruros</i>  |
| 55 | Cuadrado, M.  | Wing length criteria for sex determination of Robins <i>Erithacus rubecula</i> wintering in southern Spain<br><i>Vinglängdskriterier för könsbestämning av rödhakar Erithacus rubecula övervintrande i södra Spanien</i> |
| 57 | Hedenström, A. & Åkesson, S.                            | Notes on the breeding biology of the Barred Warbler <i>Sylvia nisoria</i> at Ottenby, Sweden<br><i>Häckningsdata för höksångare Sylvia nisoria vid Ottenby</i>   |
| 59 | Svensson, S.  | Preference for nest site height in the Starling <i>Sturnus vulgaris</i> - an experiment with nest-boxes<br><i>Preferens för olika bohöjd hos staren Sturnus vulgaris - ett hollexperiment</i>                            |