



ORNIS SVECICA

Vol 2 No 3-4 1992
Swedish Ornithological Society



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 viktiga ur ett svenskt perspektiv. Rapporter från ornitologins alla områden beaktas. Vi vill särskilt uppmantra 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 of course welcome submissions from professional scientists. The language will be English or Swedish with a comprehensive summary in the other language.

Redaktion Editorial office

Samordnande redaktör *Co-ordinating editor*
Sören Svensson, Ekologiska inst., Ekologihuset, 223 62 Lund

Redaktörer Editors

Staffan Bensch, Mats Grahn, Dennis Hasselquist, Anders Hedenström, Noël Holmgren, Åke Lindström, Jan-Åke Nilsson, Roland Sandberg, Henrik Smith, Susanne Åkesson, Ekologiska inst., Ekologihuset, 223 62 Lund

Anders Brodin, Zoologiska Inst., Stockholms universitet, 106 91 Stockholm

Mikael Hake, Grimsö Forskningsstation, 770 31 Riddarhyttan
Tomas Pärt, SLU, Inst. f. viltekologi, Box 7002, 751 22 Uppsala

Redaktör för bokanmälningar *Book review editor*
Anders Hedenström

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 when first submitted should be sent to the coordinating 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 gratis till alla fullbetalande medlemmar. Medlemskap 1992 kostar 230 SEK, varvid man också erhåller tidskriften *Vår Fågelvärld*. Separat prenumeration på ORNIS SVECICA kostar 200 SEK.

ORNIS SVECICA will be distributed free of charge to all full members in 1992. Members will also receive the other journal of the Society, Vår Fågelvärld. Membership for 1992 is 230 SEK. Separate subscription to ORNIS SVECICA is 200 SEK in 1992.

Betala till postgiro 19 94 99-5, Sveriges Ornitologiska Förening. Ange noga vad betalningen avser. Glöm inte namn och adress!

Pay to Swedish Postal Giro Account 19 94 99-5, Swedish Ornithological Society, Stockholm or by bank cheque (no personal cheques). Indicate carefully what you are paying for and do not 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*: c/o Sören Svensson, Ekologihuset, S-223 62 Lund.

Laying and clutch size of the Treecreeper *Certhia familiaris* in south-western Sweden

ANDERS ENEMAR

Abstract

Breeding data were collected on an unringed Treecreeper population nesting in artificial nest sites (nest pockets) of two sizes, erected in predominantly deciduous forests in south-western Sweden. From 1982 through 1992, 459 breeding attempts were recorded. The earliest and latest dates of laying were 29 March and 26 June. The distribution of first egg dates showed three peaks: one in April and early May (first clutches), one from late May through June (probable second clutches), with a narrow peak in between (replacement clutches). Clutch size was related to laying date in a curved fashion peaking in early May with a mean of 5.93. Overall mean clutch size was

5.48 with a range of 3-7. About a third of the successful breeding attempts (n=37) were followed by another attempt in a nest pocket nearby, considered to be genuine second clutches. The sizes of these first and probable second clutches were 5.46 and 5.03, respectively. Clutch size in large and small nest pockets did not differ although the large pockets were preferred as nest sites.

Anders Enemar, Department of Zoology, University of Göteborg, Medicinaregatan 18, S-413 90 Göteborg, Sweden.

Received 27 October 1992, Accepted 29 November, Edited by J.-Å. Nilsson

Introduction

This study of the breeding biology of the Treecreeper *Certhia familiaris* started some fifteen years ago and was based on a new and very simple type of artificial nest site, here called nest pocket. At that time the breeding biology of this species was poorly known and my aim was to collect data on basic parameters, such as the timing of the breeding period and the seasonal variation in clutch size. I did not know then that Markku Kuitunen had started a very detailed field study of the same species in Finland (Kuitunen 1989). I present my findings in the hope that they might be useful to those who study regional variation and related problems.

My study is purely descriptive and has of necessity been carried out as a "spare time project". This means that the field work has been restricted to the ever too short weekends. This is a serious drawback in view of the fact that the Treecreeper populations are relatively sparse with a territory size of about 10 ha in deciduous forests (Schnebel 1972). As a consequence, many nest pockets distributed over a large area are required in order to obtain enough data. Another shortcoming is that I have not had time to trap and ring the breeding birds.

Study area and methods

The study area is situated about 10 km south-east of Göteborg in south-western Sweden (57°39'N; 12°4'E), mainly within the Gunnebo recreation grounds near the town of Mölndal. Deciduous forests predominate in the area but are interspersed with a few patches of spruce and clumps of larch. Oak is very common and represented by small areas of pure oak wood. Other deciduous trees are beech, ash, maple, birch, willow and poplar. The southernmost and smaller part of the study area is situated outside Gunnebo and extends into the adjacent coniferous forests where spruce predominates.

The special "nest-boxes" used in this study, the nest pockets, consist of pieces of roofing-felt which were cut out and attached to the tree trunks in a way that imitates the peeling bark which Treecreepers often use as natural nest sites. These artificially provided "flap sites" are shown in Fig. 1. Two sizes of nest pockets were used. The volume of the large pocket was 0.4 to 0.5 dm³, and the small one about half this volume.

In 1982 the study area (about 9 km², 3 km² of which are open fields) was provided with 300 nest pockets at mean intervals of 70 m along tracks of a total length of about 20 km. The pockets were inspected from about

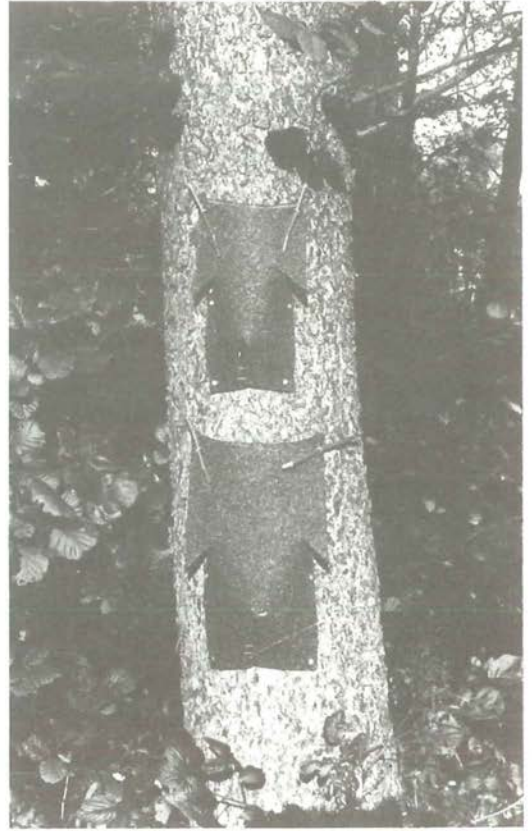
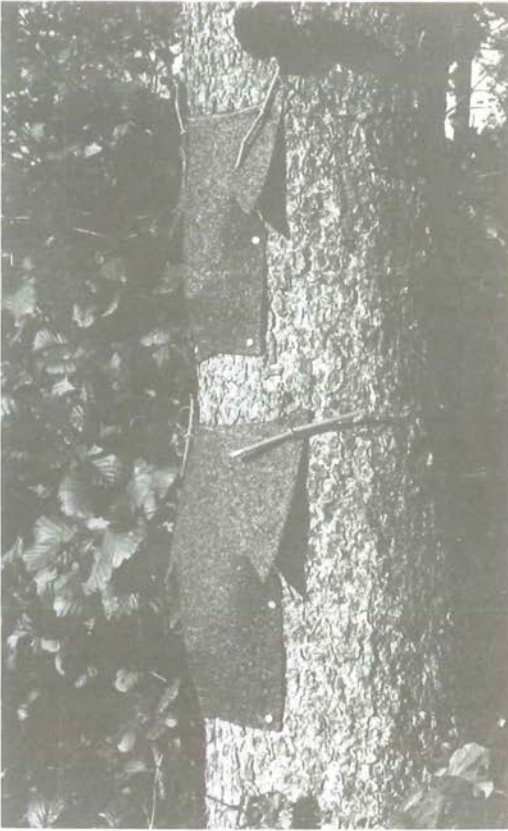


Fig. 1. Nest pockets of the two sizes used as nest sites for Treecreepers in this study. The volume under the openings is 0.45 dm^3 for the large and 0.25 dm^3 for the small pocket.

Häckningsfickor av de två storlekar som använts som boplatser för trädkrypares i denna undersökning. Volymen under öppningarna är respektive $0,45$ och $0,25 \text{ dm}^3$.

1 April to about 1 July, part of them weekly but mostly at intervals of 10 to 14 days. Some nests were visited more frequently.

The clutch sizes refer to complete clutches documented by repeated visits or by transilluminating the eggs (Enemar & Arheimer 1980). The date of laying was in most cases calculated assuming that the Treecreeper lays one egg a day, which was confirmed for several nests.

If not otherwise stated, Student's t-test has been used to test whether differences were significant.

In the 11 years from 1982 to 1992, 459 breeding attempts (at least one egg laid) took place in the 300 nest pockets, giving a yearly mean of 37 ± 10 (S.D.), with a range from 19 to 54.

Results

Time of laying

The Treecreeper has a long laying season. The earliest and latest first egg dates during the 11-year period were 29 March and 26 June. The distribution of the first egg dates, divided into 5-day periods, is presented in Fig. 2, which shows three peaks. The first and largest one consists of clutches laid in April and early May, apparently being first clutches, presumably including a minor proportion of replacement ones. The last peak consists of clutches laid from late May through June, no doubt representing second and replacement clutches in unknown proportions. The diagram, being otherwise characteristic of a double-brooded species, is disturbed

Table 1. Mean dates of laying start and mean size \pm S.D. of early (first egg before 11 May) and late clutches (first egg after 20 May) in the study area from 1982 to 1992. Late breeding periods with fewer than five studied clutches are excluded. n = number of clutches.

Medeldatum för värpstarten och medelstorleken för tidiga (värpstart före 11 maj) och sena kullar (värpstart efter 20 maj) i undersökningsområdet åren 1982–1992. Sena häckningsperioder med mindre än fem studerade kullar är uteslutna. n = antalet kullar.

Year År	Early breeding period			Tidigare säsongdelen		Late breeding period			Senare säsongdelen	
	Date Datum	n	Clutch Kull	n	n	Date Datum	n	Clutch Kull	n	
1982	23 April	13	5.65 \pm 0.65	13	8 June	7	4.43 \pm 0.98	7		
1983	23 April	27	5.69 \pm 0.88	26	8 June	11	5.09 \pm 0.94	11		
1984	25 April	17	5.75 \pm 0.68	16	-	-	-	-		
1985	2 May	20	5.57 \pm 0.69	19	12 June	6	5.00 \pm 1.26	6		
1986	4 May	13	6.00 \pm 0.58	13	2 June	7	5.71 \pm 1.11	7		
1987	3 May	9	5.89 \pm 0.68	9	17 June	7	4.29 \pm 0.76	7		
1988	29 April	10	5.44 \pm 0.53	9	12 June	12	4.83 \pm 1.11	12		
1989	19 April	15	5.29 \pm 0.72	14	-	-	-	-		
1990	14 April	24	5.25 \pm 0.53	24	-	-	-	-		
1991	22 April	23	5.72 \pm 0.61	25	2 June	6	4.67 \pm 0.93	8		
1992	18 April	16	5.00 \pm 0.63	16	4 June	8	5.00 \pm 0.93	8		
All Alla	23 April	187	5.55 \pm 0.71	184	8 June	64	4.89 \pm 1.01	64		
ANOVA	p	<0.001***	<0.01**			<0.05*	<0.3 ns			
Mean of seasonal means	23 April	8	5.57 \pm 0.30	11	8 June	8	4.88 \pm 0.44	8		

by a significant and narrow peak in the middle of May. According to the field data, this peak mainly consists of clutches from 1982, 1983 and 1991. In these years, periods of heavy rain occurred during April causing many Treecreepers to desert their soaked nests with eggs or small young. Most of the middle peak is therefore considered to represent the ensuing replacement clutches.

However, seasons without rainy periods have also contributed to the middle peak of the diagram, because a number of nests were robbed in April or deserted for unknown reasons and consequently followed by re-nesting in many cases. Therefore the data from the middle of May, days 11 to 20, have been omitted from certain calculations and comparisons below in order to minimize the effects of the replacement clutches. In the following, the early clutches, with the first egg laid before 11 May, and the late ones, with the first egg after 20 May, are sometimes treated as roughly representing true first and second clutches.

The mean dates of laying differed significantly between the years studied (Table 1) showing a time span of three weeks for the early (first) clutches and two weeks for the late (second) ones.

Seasonal variation in clutch size

The number of eggs in complete clutches varied from three to seven with six the most abundant clutch size,

making up 45 percent of all clutches (Table 2). After grouping the clutches of all years into 10-day periods on the basis of the first egg dates, the mean clutch size shows an increase during April, reaching a peak level covering most of May, followed by a decline in June (Table 2, Fig. 4). The curve tends to peak in the first 10-day period of May, which is indicated by both the mean clutch size and the number of 7-egg clutches when compared with the adjacent periods.

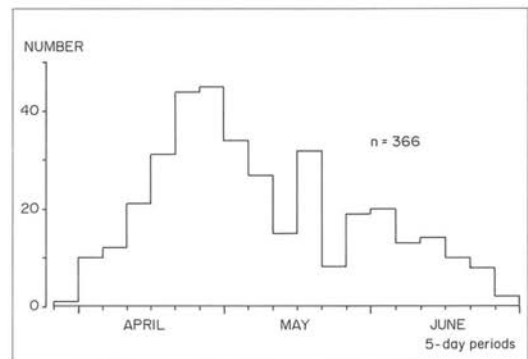


Fig. 2. The distribution of "first-egg dates" of 322 clutches. Clutches were divided into 5-day periods.

Fördelningen av datum för häckningsstarten på fem-dygnsperioder för 322 kullar.

Table 2. Distribution of clutches of different sizes over 10-day periods (last period in May 11 days) together with calculated mean clutch size of the same periods.

Fördelning av äggkullarna av olika storlek på tiodagarsperioder (sista perioden i maj 11 dagar) samt medelkullens storlek för samma perioder.

No. of eggs Ägg- antal	Date of laying start Värpdatum										Total Summa
	March 22-31	April 1-10	11-20	21-30	May 1-10	11-20	21-31	June 1-10	11-20	21-30	
3	-	-	1	-	-	-	-	-	4	-	5
4	-	3	2	6	-	1	2	8	10	3	35
5	1	13	27	27	14	11	11	4	5	2	115
6	-	5	18	44	30	27	11	7	2	-	144
7	-	-	-	4	10	4	4	1	-	-	23
n	1	21	48	81	54	43	28	20	21	5	322
Mean clutch	-	5.10	5.29	5.57	5.93	5.79	5.61	5.05	4.24	4.40	5.48
Medelkull	-	0.62	0.65	0.71	0.67	0.64	0.83	1.00	0.90	0.95	0.78
S.D.	-										

Apparently clutch size was related to laying date. The linear regression of the size of early clutches on date (laying start before 11 May) of all years is represented by the equation $y=4.75+0.03x$, where y is clutch size and x is date with 1 = 1 April. The correlation is highly significant ($r=0.33$, $df=178$, $p<0.001$). The corresponding equation for late clutches (laying start after 20 May) is $y=8.84-0.06x$ ($r=-0.60$, $df=67$, $p<0.001$), also indicating a significant relation between clutch size and laying date.

The mean laying dates as well as the mean clutch sizes differed significantly between the years, with the exception of the size of late clutches (no doubt because of their high S.D. values) (Table 1). The annual mean clutch size might therefore vary in relation to the mean

laying date of the season. This presumed "calendar effect" is confirmed for early clutches. They increased significantly in size with the progress of the season (Fig. 3, $r=0.70$, $df=9$, $p<0.02$) whereas the late clutches showed a non-significant tendency to decrease (Fig. 3, $r=-0.53$, $df=6$, $p<0.2$).

The first and probable second clutches

As mentioned above, the breeding Treecreepers were not individually colour-ringed. Therefore true second clutches could not be distinguished from first and replacement ones with certainty. Because breeding density was low, it rarely happened that two neighbouring nest pockets were used for breeding

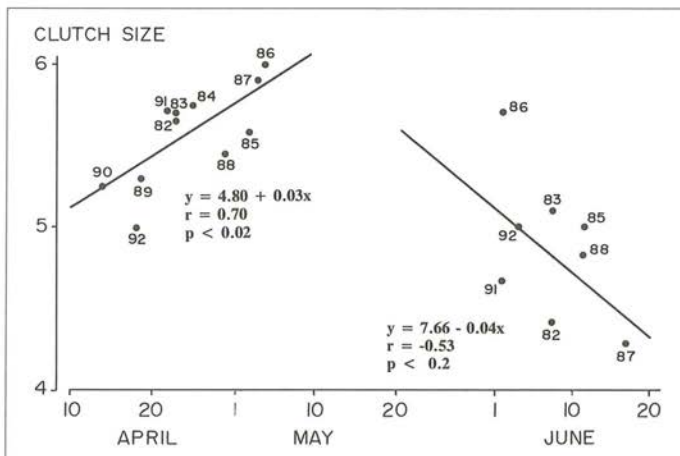


Fig. 3. Annual mean clutch size in relation to average laying date. Regression lines are presented for clutches with laying start before 11 May (left) and after 20 May (right).

Den årliga medelkullens beroende av medeldatum för äggläggningens start. Den vänstra linjen representerar kullar med värpstart före 11 maj, den högra motsvarande efter den 20 maj.

simultaneously by two pairs. It seems reasonable, therefore, to ascribe two consecutive breeding attempts in two nearby pockets to the same pair. As a consequence, the new clutch was considered to be a genuine second one in cases when laying in the second nest started soon after the successful fledging of the first brood. It is of course possible that a proportion of such second layings were started by intruding pairs. On the other hand, some pairs may have escaped observation by laying far from their first nest or by choosing a nest site other than the nest pockets. Conclusions regarding the size and frequency of second and other repeat clutches in this study should therefore be looked upon as preliminary.

The number of second clutches, identified with the aid of the described "nearby nest criterion", is 37, with first egg dates from 16 May to 26 June. Their mean number of eggs was 5.03 ± 0.90 (S.D.), which is less than the 5.46 ± 0.65 eggs of the corresponding first clutches, laid from 3 April to 8 May ($p < 0.05$). The mean date of the laying start for these second and first clutches was 2 June and 21 April, respectively. As expected, these mean clutch sizes are consistent with those of the corresponding 10-day periods presented in Table 2.

The mean combined size of first and second clutches of pairs laying two clutches was 10.49 ± 1.32 and did not vary significantly in relation to the variation in the laying date. In early breeding pairs (start of second clutch in May) the two clutches were of equal size (5.19 ± 1.01 and 5.25 ± 0.68 , $df=30$, $p < 0.8$), whereas those of the late pairs (start of second clutch in June) differed (5.67 ± 0.66 versus 4.86 ± 1.01 , $df=40$, $p < 0.01$). Double-brooded early and late pairs therefore produced a similar number of eggs (10.43 ± 0.96 and 10.52 ± 1.24 , $df=35$, $p < 0.5$).

The number of manifested successful breedings with the first egg laid not later than 5 May is 101. These broods fledged early enough to leave sufficient time for the raising of a second brood. According to the "nearby nest criterion", 35 out of the 101 broods were followed by a second clutch, i.e. an annual mean frequency of $37\% \pm 22\%$. This indicates that about a third of the successful first broods were followed by a second breeding attempt in the study area.

The probable replacement clutches

After a breeding failure, nest building and egg laying sometimes took place in a nearby nest pocket. I presume, as for the second clutches, that most of these clutches were laid by the failing pair and thus should be denoted as replacement clutches. Out of 382 breeding attempts with a known course of events, 65 (17%) were robbed, mostly by the Great Spotted Woodpecker, *Dendrocopos major*, and 91 (24%) were deserted, often during periods of heavy rain. Only 29 (19%) of these failures were

Table 3. Mean clutch size \pm S.D. (n) in large and small nest pockets given for each month of the breeding season.

Medelkullstorleken i stora och små häckningsfickor för varje månad för sig under häckningssäsongen.

Pocket Fick-size storlek	April	May	June
Large Stor	5.32 ± 0.67 (79)	5.83 ± 0.69 (54)	4.45 ± 0.94 (20)
Small Liten	5.57 ± 0.93 (21)	5.74 ± 0.71 (27)	4.73 ± 1.01 (11)
p of difference	<0.3	<0.6	<0.5
p för skillnad	ns	ns	ns

followed by renesting in a nearby nest pocket. This proportion of replacement clutches is probably too low and will be discussed further below.

Most replacement breedings were started in May. Out of the 29 cases mentioned, only three had their first egg laid in either April or June. The replacement clutches were larger than their corresponding first clutches as long as they belonged to the ascending part of the "calendar curve". The difference was significant when clutches were replaced during April and May (5.46 ± 0.58 and 5.85 ± 0.61 , $df=50$, $p < 0.05$).

The clutch size in small and large nest pockets

Out of the 200 nest pockets in the northern part of the study area, 91 were small and 109 large. This proportion was the same in 1982 through 1989. Thereafter some lost or destroyed small pockets were replaced by large ones. Both sizes were used as nest sites, and 153 clutches laid in large pockets can be compared with 59 in the small ones (Table 3). Obviously clutch size was not influenced by the capacity of the nest site. This conclusion is supported by the fact that the largest clutches, those with seven eggs, are uniformly distributed over the large (9) and small (6) pockets ($\chi^2 = 0.172$, $p < 0.90$).

Out of 188 nests from the years 1982 – 1989 with invariable numbers of large and small nest pockets, 62 were placed in the small and 126 in the large ones. This proportion differs significantly from the one expected from a random distribution ($\chi^2 = 11.85$, $p < 0.001$). The preference for the large pockets is also demonstrated by the fact that the percentage of nests in the small pockets (y) increases only when the total number of nests (x) rises, that is when the number of empty large pockets declines. This regression is significant ($y = 1.1x + 2.5$, $r = 0.75$, $df=6$, $p < 0.05$).

Discussion

The laying and clutch size of the Treecreeper in southwestern Sweden can be compared with those of other investigated populations, first and foremost with

Kuitunen's (1987) results from southern Finland and also with the English nest card material, published by Flegg (1973), and with Aleknonis' results from Lithuania (Aleknonis 1984, Kuitunen & Aleknonis 1992), all of which comprise a large number of studied nests. Other investigations are based on about 50 or fewer nests referring to populations in Germany (Löhrl 1979, Schönfeld 1983). These samples are in many respects too restricted to allow adequate comparisons.

The laying season

The earliest laying date in my study area was 29 March, and 13 April in southern Finland (Kuitunen 1987). The annual variation was however considerable in south-western Sweden, and the mean laying date for first clutches during the eleven seasons was 23 April, which does not differ much from 27 April for six seasons in Finland and from 25 April in Lithuania (Kuitunen & Aleknonis 1992). In both Finland and Sweden the bulk of first clutches were laid from 10 April to 10 May. New clutches were found in declining numbers through June in both studies; in Finland one clutch was even started after 1 July. Laying was reported to start from around the end of March and the beginning of April in England (Flegg 1973) and Germany (Schönfeld 1983), where the beginning and duration of the laying season are similar to those in south-western Sweden.

The Treecreeper is an early breeder compared with other resident species in my study area, which also has a dense population of Great Tits *Parus major*. The average time difference between the laying starts of the two species was 13.5 days (range 9 to 19 days) when the mean laying dates of the first five clutches from each of six seasons are compared.

Clutch size

The overall mean clutch size is generally used when regional comparisons are made. Kuitunen (1987) examined the geographical variation in clutch size using his own results and information from the British Isles, Germany, Hungary, Lithuania, and from elsewhere in Finland and found no clear trends. The mean clutch size of this study, 5.48 ± 0.78 , is very close to that of southern Finland, 5.43 ± 0.71 . The mean size of 56 Lithuanian clutches from nests in natural cavities is however larger, 5.82 ± 0.66 (Kuitunen & Aleknonis 1992). The difference is significant ($p < 0.001$).

Flegg (1973), using the English nest card material, showed that the clutch is slightly larger at the peak of the season than at the beginning or end. Kuitunen (1987) found a similar and more pronounced clutch size profile in Finland. He compared his seasonal convex curve with those of the English and Lithuanian populations. He noticed a possible trend from the north or northeast to the south or southwest with a higher and

Tab. 4. Clutch size distributions of the Treecreeper in southern Finland (Kuitunen 1987) and southwestern Sweden (this study).

Storleksfördelningen för äggkullar av trädskräpar i södra Finland (Kuitunen 1987) och sydvästra Sverige (denna studie).

		Clutch size <i>Kullstorlek</i>					Total
		3	4	5	6	7	<i>Summa</i>
S Finland	n	2	15	152	112	18	299
	%	1	5	51	39	6	100
SW Sweden	n	5	35	115	144	23	322
	%	2	11	35	45	7	100

slightly later peak in the north or northeast. This trend was supported by clutch size data from elsewhere in Finland, although the sample sizes were small.

The fact that the clutch size of the Treecreeper is related to the laying date means that the size of the overall mean clutch is not very useful for comparative analyses, unless the proportions and the timing of the different categories of clutches in the samples are known and considered. Most of the published samples consist of data from about 50 or fewer nests from too few seasons to make them suitable for comparative analyses. Therefore, comparisons in the following will mainly be made with the results of Kuitunen's study, which was carried out in spruce forests.

The clutch size range was the same in Finland and Sweden, from three to seven eggs. Clutch size distributions for the two areas are given in Table 4.

The pattern of distribution differs between the samples ($\chi^2 = 18.26, p < 0.01$). The most common clutch consists of five eggs in Finland and six in Sweden. This difference might be a consequence of the larger proportion of nesting failures in the Swedish study area, followed by a higher number of replacement clutches in May when the clutch size curve peaks. The effect of this on the overall mean clutch is counteracted by a greater number of small clutches in the Swedish sample.

The Finnish first clutches (mean size 5.35 ± 0.62) are somewhat smaller than the probable first clutches, i.e. those laid before 11 May, in Sweden ($5.52 \pm 0.90, p < 0.05$), whereas Kuitunen's second clutches (5.53 ± 0.89) are larger than the presumed second clutches in my study ($5.03 \pm 0.90, p < 0.02$). The replacement clutches are large (6.25 ± 0.71) though very few in the Finnish sample and do not differ statistically from the probable replacement clutches in Sweden ($5.85 \pm 0.61, p < 0.2$). A consequence of the reversed size relations of the early and late clutches in the two countries is that the overall average clutch sizes converge at about the same level.

The relation between clutch size and laying date is similar in southern Finland and south-western Sweden.

The clutch size curves largely run in parallel (Fig. 4) although the peak of the Finnish curve is considerably higher than the Swedish one and appears about 12 days later.

The annual mean clutch size of the early season (before the peak of the clutch size curve) is related to the mean laying time of the season in the same way in southern Finland and south-western Sweden. This is expected when considering the above-mentioned similar "calendar effects" within seasons in the two study areas. The regression lines run practically in parallel with the Swedish one 0.18 eggs higher. Both show an increase corresponding to 0.03 eggs per day that mean laying date is delayed. The annual mean clutch sizes of the late season are not compared because a statistically significant regression was not found in my study.

The results of the comparisons above show unequivocally that the overall mean clutch size of a study area is a rather empty concept. The timing of the laying and variation in the clutch size within seasons may differ between areas in spite of equal overall clutch sizes. To discover and describe these differences, as is attempted in this report, is the necessary basis for the more important step to interpret and explain the differences ecologically. This remains to be done.

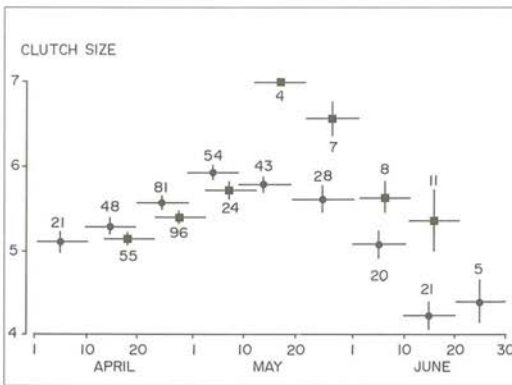


Fig. 4. Clutch size in relation to laying date in south-western Sweden (circles, this study) and in southern Finland (squares, Kuitunen 1987). The horizontal lines indicate the 10-day period for which the average value was calculated. The vertical lines indicate standard error. Sample sizes are given for each period.

Kullstorlekens ändring i relation till datum för värpningens start i sydvästra Sverige (cirkel, denna undersökning) och i södra Finland (kvadrater, Kuitunen 1987). De horisontella linjerna täcker den 10-dagarsperiod för vilken medelvärde uträknats. De vertikala linjerna anger storleken av medelvärdeets medelfel. Siffran vid varje period anger antalet kullar.

Repeated layings

It is reasonable to think that the ability of many Treecreepers to raise a second brood after the successful fledging of the first one is adaptive, provided that a second attempt does not too much diminish the parents' prospects of surviving the following winter to breed again next spring. Moreover, after nesting failures in the early part of the season, the adaptive value of producing replacement clutches seems to be unquestionable. With this in view, the frequency of repeated layings appeared to be lower than expected in the study area, at least as regards replacement clutches.

As shown above, only about a third (37%) of the successful breedings were followed by a second clutch, according to the "nearby nest criterion". Some true second clutches may thus have escaped detection for various reasons, but the proportion of double-brooded pairs is low also in Finland (37%, Kuitunen 1987) and in England (less than 20%, Flegg 1973). This indicates that double-broodedness might not unconditionally be the best strategy, although it means the total production of no less than about ten eggs. According to Kuitunen (1987), the productivity of double-brooded pairs, measured as the recruitment of new adults into the breeding population the following season, does not differ from that of single-brooded pairs laying about six eggs in the midst of the season when the clutch size curve culminates. The relative fitness of these alternative strategies probably varies with pairs, seasons and regions. The factors that are of importance for the choice of strategy remain to be identified.

The low frequency of replacement clutches is puzzling because, reasonably, the urge to relay ought to be stronger after a failure than after a successful breeding attempt. Some clutches may have been overlooked due to the shortcomings of the used "nearby nest criterion". However, in Kuitunen's (1987) ringed population only 8% of the failing pairs laid again, a surprisingly low figure.

Kuitunen reports a failure rate of about 30% of the breeding attempts (=number of prepared nest cups) in his nestbox breeding population (Kuitunen and Aleknonis 1992). Losses amounted to about 40% of the 382 breeding attempts (at least one egg laid) in my nest pockets. Eighty-nine of these failures occurred before 1 June, which means that there was enough time to raise a new brood. However, only 29 replacement clutches (nearby nests) were found. This represents a replacement rate of 33%, which seems to considerably exceed the Finnish figure. It is similar to the rate of probable second clutches in my study area.

It is possible that the number of observed replacement clutches depends on the cause of the nesting failure. Out of the 89 unsuccessful attempts, 32 nests were robbed, mostly by the Great Spotted Woodpecker, and

57 were deserted, many of them after being soaked during rainy periods. It seems reasonable to assume that the pairs are adapted to move farther away to re-nest after robbing than after "voluntary" desertion, to avoid being robbed again by the same predator. If so, using the "nearby nest criterion", fewer replacement nests should be found after robbing than after desertion, thus explaining part of the overlooked cases. In fact, fewer robbed nests were replaced nearby (7, or 22%) than was the case for deserted ones (22, or 39%). However, this difference is not statistically significant ($\chi^2=2.609$, $p<0.2$).

It is also possible that only potentially double-brooded pairs lay replacement clutches, at least when robbing or desertion occurs at the nestling stage of breeding. Although this interpretation is supported by the equal frequencies of the replacement and second clutches, it is merely an assumption. No doubt, further studies of an individually ringed population are badly needed.

Clutch size and choice of nest pocket size

There was no difference in size between the clutches laid in the large and in the small nest pockets (Table 3). This is noteworthy because the number of eggs laid by some hole-nesting passerine species depends to a certain extent on the size of the space or area of the nesting hole (Karlsson & Nilsson 1977). In spite of this, the Treecreeper seems to prefer the large pockets. The advantage of selecting a large pocket is not known. Perhaps the chicks are more effectively raised in the large pockets where crowding is reduced, thereby causing fewer losses. Unfortunately, my data from the nestling period do not allow this hypothesis to be tested.

Acknowledgements

I am grateful to Birgitta Wallander for drawing the diagrams and making the photo, and to Hans Källander and Jan-Åke Nilsson for improving my manuscript. Financial support to this study was received from Margareta Sparre's Foundation (Margareta Sparres fond för bevarande av Gunnebos natur och kultur).

References

Aleknonis, A. 1984. (Summary: Clutch size of woodland birds of Lithuania.) *Ekologija Ptili Litovckoi SSR* 107-113. Cited after Kuitunen (1987).

Enemar, A. & Arheimer, O. 1980. Trans-illumination of passerine bird eggs in field studies on clutch-size and incubation. *Ornis Scand.* 11:223-227.

Flegg, J.J.M. 1973. A study of Treecreepers. *Bird Study* 20: 287-302.

Karlsson, J. & Nilsson, S.G. 1977. The influence of nestbox area on clutch size in some hole-nesting passerines. *Ibis* 119: 207-211.

Kuitunen, M. 1987. Seasonal and geographical variation in the clutch size of the Common Treecreeper *Certhia familiaris*. *Ornis Fennica* 64: 125-136.

Kuitunen, M. 1989. *Food, space and time constraints on reproduction in the Common Treecreeper* (*Certhia familiaris* L.). Thesis, University of Jyväskylä, Finland.

Kuitunen, M. & Aleknonis, A. 1992. Nest predation and breeding success in Common Treecreepers nesting in boxes and natural cavities. *Ornis Fennica* 69: 7-12.

Löhrl, H. 1979. Zur Brutbiologie einer Population des Waldbaumläufers *Certhia familiaris*. *Ökologie der Vögel* 1: 127-132.

Schnebel, G. 1972. Die Ökologie der Baumläufer (*Certhia brachydactyla*) und (*Certhia familiaris*) in Ostniedersachsen. *Die Vogelwelt* 93: 201-215.

Schönfeld, M. 1983. Beiträge zur Ökologie und zum intraspezifischen Verhalten der Baumläufer *Certhia familiaris* und *C. brachydactyla* in Eichen-Hainbuchen-Lindenwäldern unter dem Aspekt der erhöhten Siedlungsdichte durch eingebrachten Nisthöhlen. *Hercynia N.F. Leipzig* 20: 290-311.

Sammanfattning

Trädkryparens Certhia familiaris värpning och kullstorlek i sydvästra Sverige

Inledning och metod

Denna studie över trädkryparens häckningsbiologi började för ungefär 15 år sedan och baserades på konstgjorda häckningsanordningar, s.k. häckningsfickor. Dessa bestod av tillskurna stycken av takpapp, vilka nubbadades upp på trädstammarna på så sätt att ett utrymme för boet bildades mellan papp och bark (Fig. 1). Från och med 1982 stod 300 häckningsfickor till förfogande, uppsatta med i genomsnitt 70 m mellanrum längs tre stråk om tillsammans ca 20 km längd. Undersökningsområdet ligger ca 10 km sydöst om Göteborg, till större delen i Gunnebo fritidsområde, som karakteriseras av ädellövskog i vilken eken ställvis dominerar helt. Vissa avsnitt täcks av uppvuxen planterad granskog. Granskogen är förhärskande i den mindre del av undersökningsområdet, som sträcker sig söderut från Gunnebo. Den totala ytan är ca 9 km², varav ca 3 km² består av öppen terräng.

Under häckningssäsongen inspekterades fickorna från ca 1 april till 1 juli var och varannan vecka, ibland med längre mellanrum, beroende på tillgången till tid. Projektet är av fritidsnatur och fältarbetet har av nödvång nästan helt begränsats till veckosluten. Trädkryparen förekommer i glesa bestånd och därför måste studierna bedrivas över ett stort område om avsikten är att införskaffa ett tillförlitligt material. Det rena kontrollarbetet blir därför tidskrävande. En besvärande brist i undersökningen är att tid icke funnits för en systematisk färgringmärkning av de häckande fåglarna.

Resultat

Under de 11 säsongerna 1982-1992 har 459 häckningsförsök (minst ett ägg värpt) registrerats i de 300 häckningsfickorna, vilket innebär i medeltal 37 per säsong. Variationen mellan säsongerna har varit betydande, från 19 till 54.

Häckningssäsongen är lång för trädskryparna beroende bl a på att åtskilliga par lägger två kullar. Tidigaste och senaste noterade värpstart är 29 mars resp. 26 juni. I ett diagram (Fig. 2) visas hur värpstarterna fördelats under säsongen. Den första och största av de tre topparna får antas till huvuddelen bestå av förstakullar och den tredje av andrakullar och omläggningar. Den andra och smala toppen står för tvåtoppighet som kan förväntas av en art med dubbla kullar. Den orsakas av omläggningar vilka blivit särskilt många de år då perioder av häftiga regn inträffar i säsongens början. Trädskryparen överger nämligen lätt de i häckningsfickorna nedblötade bona med ägg eller små ungar.

Tidpunkten för häckningssäsongens start kan variera betydligt mellan åren. Medeldatum för den första toppen i Fig. 2 (förstakullarnas start) redovisas i Tabell 1. Skillnaden mellan säsongerna kan uppgå till inte mindre än tre veckor.

Antalet ägg i fulla kullar har varierat från 3 till 7, med 6 som den vanligaste (45% av 322 kullar), allt redovisat i Tabell 2. Av denna framgår också att kullstorleken är datumberoende och stiger under april för att ligga på topp under maj och sedan minska under juni. Därav följer att den genomsnittliga kullstorleken kan förväntas variera mellan åren beroende på när äggläggningen börjar. Det innebär att förstakullarna blir större de år då häckningen börjar senare. Att så också är fallet visas i Fig. 3. Som synes motsvaras detta av en minskning vid senareläggning av andrakullarna, ett samband som beroende på stor spridning ej är statistiskt säkert dokumenterat i mitt material.

För att kunna analysera anpassningsvärdet i trädskryparens sätt att verkställa sin fortplantning måste man säkert kunna veta vad som är förstakullar, omläggningar och andrakullar. Detta är alltså ej möjligt eftersom jag ej färgringmärkt mina par. Särskilt svårt är det att kunna skilja andrakullarna från sena omläggningar. Preliminär information om de olika slagen av kullar har dock införskaffats med hjälp av vissa antaganden, enligt följande. Trädskryparen är glest förekommande, vilket framgår bl a av det låga antalet häckningsförsök per säsong. Förstahäckningarna åtskiljs som regel av långa avstånd. När en lyckad häckning omedelbart åtföljs av en ny äggekull i en häckningsficka i det omedelbara grannskapet har detta tolkats som en andrakull av samma par. På samma sätt har en ny kull i grannskapet efter en rövning eller övergivning tolkats som en omläggning.

Med hjälp av de givna antagandena har kunnat konstateras att 37 par med lyckade förstakullar har värpt andrakullar. Dessa har i genomsnitt varit 0,5 ägg mindre än förstakullarna, dvs 5,0 resp. 5,5 ägg, innebärande att dessa par presterat en sammanlagd "kull" på 10,5 ägg i genomsnitt. Denna sammanlagda kullstorlek har varit oberoende av tidpunkten för äggläggningens start (sena och därmed stora förstakullar följs av små andrakullar, och tvärtom). Av konstaterade lyckade häckningar har 101 varit så tidiga (värpstart senast 5 maj) att gott om tid funnits att hinna föda upp en andrakull samma säsong. I 37 av dessa fall har en andrakull registrerats i grannskapet, vilket antyder att ca en tredjedel av paren i den studerade populationen är "dubbelhäckare". Av de sammanlagt 382 häckningsförsök för vilka resultatet är känt blev 65 rövade, oftast av större hackspett, och 91 övergivna, inte sällan i samband med häftiga regn. Endast 29 av dessa misslyckanden åtföljdes av ny kull i grannskapet, vilket skulle innebära att en förvånande låg andel av paren lägger om. Detta kommenteras nedan.

Av Gunnebo-området 200 häckningsfickor representerades 91 av den mindre typen och resten av den större. Som framgår av Tabell 3 värptes lika stora kullar i de båda holktyperna.

Kommentarer

De trädskryparstudier som utförts på andra håll har som regel varit av begränsad omfattning med undantag för den finske ornitologen Markku Kuitunen's (1987, 1989) forskning över arten i södra Finlands barrskogar, vilken resulterat bl a i en doktorsavhandling. Jämförelser har gjorts med i första hand hans resultat.

Medelstorleken för alla kullar uppvisar ingen säker skillnad mellan Sverige och Finland, 5,48 resp. 5,43 ägg, dock att 5-kullen dominerar i Finland (51%), inte 6-kullen som i Sverige (Tab.4). Vidare är förstakullarna något mindre och andrakullarna något större i Finland. Sambandet mellan datum och kullstorlek är likartat i de båda undersökningarna. De båda kullutvecklingskurvorna löper i stort parallellt (Fig. 4). Den årliga medelkullstorleken för perioden före kullkurvens topp är beroende av medeldatum för häckningens start i praktiskt taget samma grad i båda länderna, innebärande en ökning med 0,03 ägg för varje dygn som värpstarten senareläggs. Jämförelse kan ej göras för den senare delen av häckningssäsongen eftersom datumberoendet då ej är statistiskt säkerställt för den svenska populationen.

I den färgringmärkta finska populationen konstaterades att 37% av de lyckade första-kullarna åtföljdes av en andra-kull, alltså samma frekvens som i denna undersökning. Detta antyder att det inte under alla förhållanden är till fördel för trädskryparen att vara "dubbelhäckare". Mera av utredande studier krävs för

att eventuellt kunna avslöja vilka faktorer som avgör om en förestående häckningssatsning skall riktas mot en eller två kullar.

Den låga andelen omläggningar efter misslyckade häckningar är förvånande och utgör endast 33% för häckningar som avbrutits före den 1 juni, dvs ungefär samma procenttal som för andra-kullarna. Procenttalet är lågt även i Finland (8% av alla misslyckanden). Det ligger nära till hands att misstänka att paren efter rövning eller övergivning lämnar undersökningsområdet och häckar om på annat håll och därför undgår att registreras. Det är också tänkbart, om än mindre troligt, att endast de par, som är inställda på "dubbelhäckning",

lägger ny kull efter ett misslyckande. De samstämmiga procenttalen för andrakullar och omläggningar skulle tala för detta.

Det är känt att åtskilliga hålhäckande småfågelarter i viss grad rättar antalet ägg i kullen efter boutrymmets storlek. För trädkryprens del var kullstorleken samma i de stora och små häckningsfickorna. Dock visade trädkryparna en statistiskt säker övervikt för de stora fickorna vid valet av boplats. Anledningen härtill är okänd. Tänkbart är att den trängselbetingade dödligheten bland de växande ungarna är minst i de stora häckningsfickorna. Mitt insamlade material är dock ännu ej av den kvaliteten att detta spørsmål kan beläsas.

Low reproductive success in a colony of Black-headed Gulls *Larus ridibundus* – mass starvation of nestlings?

STAFFAN BENSCH

Abstract

The Black-headed Gull *Larus ridibundus* has declined in Sweden during the last twenty years, locally with as much as 75%. The factors causing this decline are unknown, and we lack data on reproductive success and mortality. In 1992, I recorded breeding success of a colony of 818 pairs on Lilla Karlsö in the Baltic Sea. Only 0.37 fledglings per pair were produced. No predation was observed. When the surviving young had left the colony a search revealed at least 151 dead young (>14 days old). Five of them were recently dead. They were very thin with atrophied pectoral muscles, indicating starvation as the cause of death. The reproductive rate that I observed is lower than in other European studies, but similar

to the one found in a declining colony in Britain. May and June of 1992 were very dry, possibly making the main food, earth worms, unavailable. Hence, 0.37 young per pair may not be typical for an average weather situation. None the less, it is urgent to carry out further studies on the breeding success of the Black-headed Gull in the Nordic and Baltic countries in order to determine whether starvation or any other factor contributes to the population decline of the species.

Staffan Bensch, Department of Ecology, Animal Ecology, Lund University, S-223 62 Lund, Sweden

Received 3 November 1992, Accepted 10 November 1992, Edited by A. Brodin

From 1970 onwards, the Black-headed Gull *Larus ridibundus* has decreased markedly in Sweden, possibly with as much as 75% in certain areas (Jönsson & Karlsson 1990, Lager 1992). Unfortunately, there exists no published information on the reproductive success of Black-headed Gulls in Sweden. This makes it difficult to evaluate whether the reason behind the decline is, for example, a lowered productivity of juveniles or a higher mortality among adults. The lack of data may be partly due to the colonial breeding habits of the Black-headed Gull and the fact that nestlings, when disturbed, leave the nest already when a few days old (Goodbody 1955). Thus, in most cases it is not possible to determine the number of fledglings produced by a certain pair. However, data on fledging success on the colony level might be equally valuable. Here, I report such data from a coastal breeding site off the island of Gotland in the mid-Baltic which might contribute to the understanding of the reasons behind the drastic decline of Swedish Black-headed Gulls.

Lilla Karlsö (5°20'N, 18°05'E) is a limestone island (158 ha) situated in the Baltic 3 km west of Gotland.

Black-headed Gulls breed at Myren, a small bog (1.5 ha) covered with large tussocks of sedge (*Carex elata*) in which the gulls build their nests. In early spring there is always open water in the bog but in most years it has dried up by late June. Based on nest counts the annual number of breeding pairs has varied between 300 and 800 during the 1980s, with large differences between adjacent years (Hjernquist 1991).

The colony can easily be observed from the limestone plateau approximately 50 m above and 250 m away from the colony. The activities of the gulls were recorded during 13 observation periods of at least one hour each between 14 May and 21 June 1992. On 17 May all adults seemed to be incubating whereas some adults appeared to feed hatchlings on 23 May. A total of 818 pairs was counted on 25 May.

Juveniles are capable of flying at an age of 25 to 28 days (Goodbody 1955, Viksne & Janaus 1990). In order to estimate the reproductive success of the colony, newly fledged young were counted during July (Fig. 1). The young were easy to observe because the majority were resting in groups on the short-grazed meadows in

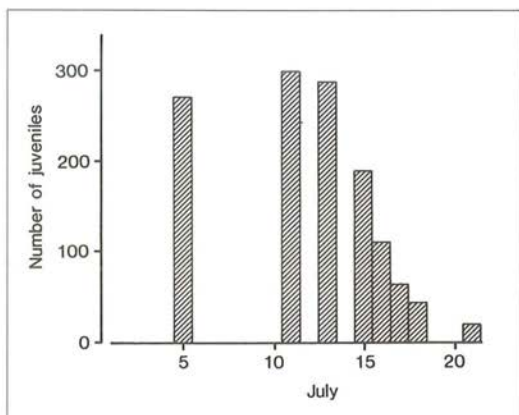


Fig. 1. Number of fledged juvenile Black-headed Gulls counted in the vicinity of the colony at Lilla Karlsö on different dates between 5 and 22 July 1992.

Antalet flygga juvenila skramtmåsar inräknade i Lilla Karlsö kolonins närhet under olika dagar mellan 5 och 22 juli 1992.

the immediate vicinity of the colony. However, those remaining in the bog might have been under-estimated because the tall sedge tussocks somewhat obstructed the view. I feel confident, though, that we saw most of the young (>90%). On 11 July, about 50 days after the earliest breeders had hatched, a maximum number of 300 was counted. Thus, the minimum productivity in the colony was 0.37 young per pair (300/818) assuming that most young remained in the vicinity of the colony

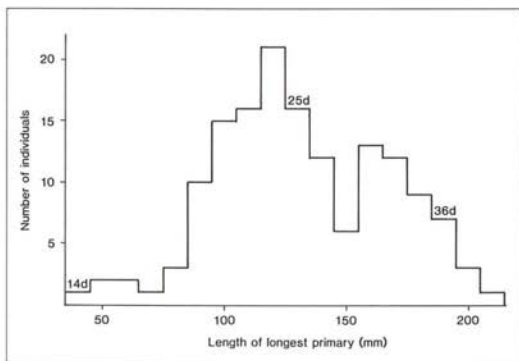


Fig. 2. The length of the longest primary of young Black-headed Gulls found dead in the colony. The approximate age corresponding to some primary lengths is indicated above the histogram.

Den längsta handpennans längd hos unga skramtmåsar som påträffats döda i kolonin. Den ungefärliga åldern motsvarande vissa "handpenlängder" har noterats i histogrammet.

up to the time of counting. Independent young were observed on the mainland of Gotland already from late June (Hjernquist *in litt.*) though it is not clear whether these originated from the Lilla Karlsö colony or from other nearby colonies with earlier fledging dates.

When most young had left the colony (10 remained) the bog was searched for dead gulls. A total of 151 was found on 19 July of which all were juveniles. The length of their longest primary was measured with a ruler inserted between primaries 9 and 10. The distribution of primary lengths of dead young is shown in Fig. 2. According to Heránová & Klíma (1963) the age of a young with primaries 40 mm long is 14 days, 130 mm 25 days and 190 mm 36 days. Full wing length is attained at an age of 42 days. We can therefore conclude that most of the found young died when they were between 18 and 36 days old. However, small young were difficult to find because those which had been long dead were partly buried in the mud. I think that this explains why we did not find any gull younger than 14 days. Patterson (1965) found among young disappearing before 25 days old, that 30% did so during their first day of life and few of these were actually found dead although the nesting area was searched almost daily. About five dead young had not yet started to smell and thus were recently dead. They were all very thin with the pectoral muscle atrophied, as seen from the very conspicuous ridge of the breast bone when the birds were handled.

The estimated productivity at Lilla Karlsö was 0.37 young per pair. This is much lower than the average figure from a long term study in Latvia where pairs produced a mean of 1.17 young (min 0.58, max 1.55; Viksne & Janaus 1990) and data from three German colonies where the mean production was 0.96 young per pair (Glutz & Bauer 1982). However, these figures were based on number of young 25 days old whereas the estimate of this study is based on young of mixed ages between 25 and 50 days. Using the same technique as reported here, Lager (1992) estimated the productivity of a colony at lake Kvismaren in South Central Sweden (in 1991) to be 0.57 young per pair. At a colony in England where the number of breeding pairs decreased by 10% per year over a five year study, the productivity was estimated at 0.31 young per pair (Patterson 1965). This estimate was based on observed proportions of ringed individuals in flocks of independent young on a beach beside the colony. To conclude, the productivity of young Black-headed Gulls at Lilla Karlsö during 1992 was poor compared to the majority of European studies.

What was the reason behind the low success of Black-headed Gulls at Lilla Karlsö during 1992? As in most other years there was no mammalian predator on Lilla Karlsö. During 13 hours of observation in May and June no attacks from potential bird predators were

recorded (e.g. from Raven *Corvus corax*, Crow *C. corone*, Herring Gull *Larus argentatus*, Great Black-backed Gull *L. marinus*). Thus, it is unlikely that the low breeding success was caused by predation of eggs or nestlings. Instead, the high numbers of juveniles found dead in the colony suggest that the low success might have been caused by low food availability. In order to obtain food for their nestlings parents appeared to fly to the mainland of Gotland. Although the Black-headed Gull is an opportunistic feeder it seems to rely to a great extent on earthworms (Glutz & Bauer 1982). The exceptionally dry weather conditions during May and June in 1992 possibly made earthworms inaccessible to the gulls. Therefore, the observed level of productivity may not correspond to the level in an average weather situation.

Black-headed Gulls start their southward migration during July (Edelstam 1972) apparently as soon as they have finished breeding activities at the colony. Thus, by counting migrating individuals and separate adults from juveniles one can get a rough estimate of the productivity in the area from where the migrating birds originate. However, this is only true if we assume that adults and juveniles leave the colony at the same time and if they migrate at the same speed. During seven days from 19 July in 1992 onwards I counted and aged all migrating Black-headed Gulls (Table 1). During this period the weather was fine with light winds between south and west. I made 185 registrations of migrating gulls mostly in the afternoons and evenings. The majority came in small groups (median=3; range=1-44) and there was no tendency for the proportion of juveniles to differ with the size of the migrating group ($r_s=0.044$, $N=185$, NS). However, single birds were more often juveniles than birds in groups (34% versus 21%; $\chi^2=20.0$, $p<0.001$). The total counts resulted in 0.28 juveniles per adult which would indicate a production of 0.56 juveniles per pair. This is 50% higher than the estimate for the colony at Lilla Karlsö but still low compared with the productivity reported from Latvia (Viksne & Janaus 1990) or Germany (Glutz & Bauer 1982). Further studies on the breeding of the Black-headed Gull are requested from all parts of the Nordic and Baltic countries in order to elucidate whether starvation of chicks contributes to the population decline in Sweden.

Acknowledgements

This study is a part of a project on Swedish Black-headed Gulls supported by WWF Sweden. I am most indebted to the Swedish Society for the Conservation of Nature for letting their staff at Lilla Karlsö participate in data collection. I am especially grateful to Måns Hjernerquist for his assistance when I measured the dead young. Björn Hjernerquist, Hans Källander and Åke Lindström made valuable comments on the manuscript.

Table 1. Number of migrating juvenile and adult Black-headed Gulls *Larus ridibundus* at Lilla Karlsö during seven days in July 1992.

Antalet flyttande unga och gamla skratmåsar observerade vid Lilla Karlsö under sju dagar i juli 1992.

Date in July	Number of groups	Number of adults	Number of juveniles (%)	Total
<i>Datum i Juli</i>	<i>Antal grupper</i>	<i>Antal adulta</i>	<i>Antal juvenila (%)</i>	<i>Summa</i>
19	3	16	0 (0)	16
20	18	62	12 (16.2)	74
21	21	57	13 (18.6)	70
22	50	309	25 (7.5)	334
23	4	7	4 (36.4)	11
24	65	256	117 (31.4)	373
25	24	106	55 (34.2)	161
Total	185	813	226 (21.8)	1039

References

- Edelstam, C. 1972. The visible migration of birds at Ottenby, Sweden. *Vår Fågelvärld* suppl. 7.
- Glutz, U. N. & Bauer, K. M. 1982. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Bd 8. Akad. Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.
- Goodbody, I. M. 1955. The breeding of the black-headed gull. *Bird Study* 2:192-199.
- Heránová, H. & Klíma, M. 1963. Comparison of postnatal development in the black-headed gull (*Larus ridibundus*) under natural conditions and in captivity. *Vest. Cs. Spol. Zool.* 27:74-84.
- Hjernerquist, B. 1991. *Verksamhetsberättelse 1991 för Naturskyddsföreningens fastighet, naturreservatet Lilla Karlsö*. Naturskyddsföreningen. Stockholm.
- Jönsson, P.-E. & Karlsson, J. 1990. Skratmåsen *Larus ridibundus* på stark tillbakagång i Skåne. *Anser* 29:284-285.
- Lager, R. 1992. Skratmåsen minskar i Kvismaren. *Fåglar i Kvismaren* 7:8-13.
- Patterson, I. J. 1965. Timing and spacing of broods in the Black-headed Gull *Larus ridibundus*. *Ibis* 107:433-459.
- Viksne, J. & Janaus, M. 1990. What is important for the survival of the Black-headed gull chicks? In: *Baltic Birds 5*, Vol 2. pp. 220-230. Eds. J. Viksne & I. Vilks. Zinatne Publishers, Riga.

Sammanfattning

*Låg häckningsframgång i en koloni av skratmås *Larus ridibundus* – massvält bland ungarna?*

Under de senaste 20 åren har skratmåsen minskat markant i Sverige, i vissa områden möjligen med så mycket som 75% (Jönsson & Karlsson 1990, Lager 1992). Eftersom uppgifter om häckningsframgång helt saknas ifrån svenska häckningsplatser är det idag omöjligt att avgöra huruvida nedgången är en följd av

minskad häckningsframgång, förhöjd adult mortalitet eller en kombination av dessa eller andra faktorer. I denna rapport sammanfattar jag uppgifter från Lilla Karlsö som antyder att skrattnåsen under 1992 års häckningssäsong hade ett mycket dåligt häckningsfall.

På Lilla Karlsö häckar skrattnåsarna i öns enda våtmark (Myren) och uppifrån en närliggande platå har man god överblick över kolonin. Antalet par har varierat mellan 300 och 800 under 1980-talet (Hjernquist 1991). Under 1992 observerades kolonin regelbundet från mitten av maj. Den 23 maj sågs vuxna fåglar för första gången mata ungar och 25 maj räknades 818 par. Från och med början av juli räknades antalet flygga ungfåglar som samlats i flockar i kolonins närhet (Fig. 1). Den 11 juli, ungefär 50 dagar efter de tidigaste häckningarnas kläckdag, inräknades ett högsta antal av 300 ungfåglar. Givet antagandet att flertalet ungfåglar fortfarande var i kolonins närhet kan produktiviteten uppskattas till 0.37 ungar per par (300/818). När flertalet ungar hade lämnat kolonin genomsöktes denna efter döda måsar. Totalt hittades 151 stycken varav samtliga juveniler. Utifrån den längsta handpennans längd kunde jag beräkna att flertalet ungar hade avlidit vid en ålder av 18 till 36 dagar (Fig. 2).

Den beräknade ungfågelproduktionen på 0.37 ungar per par för Lilla Karlsökolonin är en minimiuppskattning men den är samtidigt betydligt lägre än uppgifter från mångåriga studier i Lettland (1.17 ungar/par; Viksne & Janaus 1990) och Tyskland (0.96 ungar/par; Glutz & Bauer 1982). En koloni i England hade en produktion som var lika låg som den på Lilla Karlsö 1992. Den kolonin, som 1958 hyste över 10 000 par, minskade med 10% per år under de fem år studien pågick (Patterson

1965).

Vad var orsaken till den låga häckningsframgången på Lilla Karlsö under sommaren 1992? Däggdjurspredatorer saknas helt på Lilla Karlsö och potentiella fågelpredatorer sågs inte vid något tillfälle stora kolonin. Det är därför osannolikt att den låga häckningsframgången orsakades av predation på ägg och ungar. Istället antyder det anmärkningsvärt höga antalet döda ungar att den låga framgången kan ha orsakats av svält. För att skaffa mat till ungarna verkade de vuxna fåglarna bege sig till Gotland. Eftersom sommaren 1992 var exceptionellt torr är det möjligt att skrattnåsens viktigaste föda i jordbrukslandskapet, daggmaskar (Glutz & Bauer 1982) blev svåråtkomliga. Det är därför möjligt att reproduktionssiffran från 1992 inte är representativ för en mer normal vädersituation.

Skrattnåsen startar sin höstflyttning under juli (Edelstam 1972), så snart häckningsbestyren vid kolonin är över. Genom att räkna flyttande måsar och skilja årsungar från äldre kan man få en grov uppskattning på ungfågelproduktionen i det område varifrån de flyttande måsarna har sitt ursprung. Jag registrerade 185 flyttande flockar under sju dagar från och med 19 juli (Tabell 1). Totalt observerades 0.28 årsungar per adult vilket indikerar en produktion på 0.56 ungar per par. Detta värde är ungefär 50% högre än det uppskattade värdet från Lilla Karlsö men fortfarande betydligt lägre än värden från Lettland (Viksne & Janaus 1990) och Tyskland (Glutz & Bauer 1982). För att kunna utreda huruvid svält av ungar är en bidragande orsak till skrattnåsens tillbakagång i Sverige är det är ytterst angeläget att studier av skrattnåsens häckningsframgång bedrivs också på andra platser inom Norden och i Baltikum.

Sjöfågelbeståndets utveckling i Bullerö skärgård efter invandring av mink

ÅKE ANDERSSON

Abstract

Population sizes were followed in some waterbird species breeding in the outer part of the Stockholm archipelago in the brackish Baltic Sea. Pair numbers were censused during four years by counts of nests or adult birds attached to potential breeding sites. The Mink *Mustela vison* appeared in the inner part in 1972 and reached the outer island groups ten years later. During the period there were relatively large population changes, the Eider *Somateria mollissima*, the Greylag Goose *Anser anser* and the Great Black-backed Gull *Larus marinus* increased markedly in numbers while the Lesser Black-backed Gull *Larus fuscus*, the Razorbill *Alca torda* and the Black Guillemot *Cephus grylle* decreased dramatically. The

increases as well as the decrease of the Lesser Black-backed Gull were consistent with general trends in the Baltic. The temporal and spatial pattern of the decrease of the Razorbill and the Black Guillemot, both specialised hole-nesters, strongly support the conclusion that the predation of the Mink is the main reason. For the marked distribution shift within the study area noted for the Eider and the Herring Gull *Larus argentatus*, Mink predation is also suspected.

Åke Andersson, Swedish Hunters' Association, Research Unit, Box 7002, S-750 07 Uppsala, Sweden

Received 16 October 1992, Accepted 15 November 1992, Edited by S. Svensson

Inledning

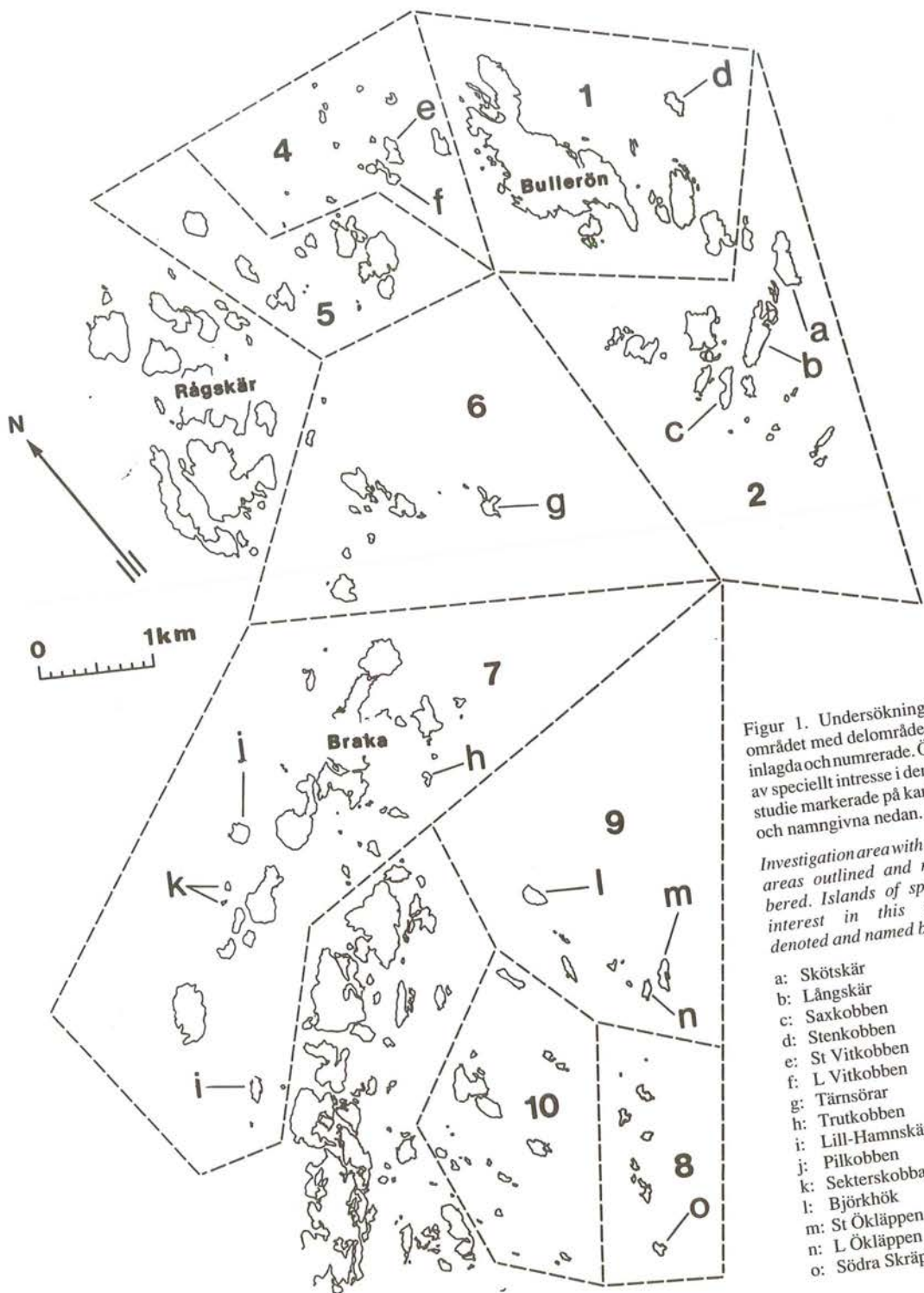
Öarna mellan Nämö och Bullerö i Stockholms skärgård fågelinventerades 1970 strax efter det att ögruppen avsatts som naturreservat (Röttorp 1971). År 1974 gjordes en förnyad inventering i samband med Stockholm läns landstings stora kustfågelinventering (Andersson & Staav 1980). Under åren 1971-75 vistades jag periodvis i området för sjöfågelekkologiska undersökningar, varvid en del inventeringar gjordes. Våren 1979 drabbades denna skärgård av ilanddriven olja. På uppdrag av länsstyrelsen genomförde jag då en del inventeringar för att bedöma skadorna på fågelbestånden. Kommen så långt och sedan länge bekymrad över bristen på långsiktiga inventeringar av våra kustfågelbestånd frestades jag naturligtvis av möjligheten att gå vidare och åtminstone från ett område i Stockholms skärgård få fram data som belyser utvecklingen av kustfågelbestånden. Förnyade inventeringsförsök 1984, 1986 och 1987 kunde dock inte fullföljas på grund av dåligt väder, motorhaveri mm och resulterade bara i fragmentariska data. Men under åren 1988 och 1989 upprepade jag 1979 års inventeringar.

Därmed föreligger en serie data som primärt är framtagna i delvis olika syften och förvisso utan långsiktig planering. Bristen på sentida inventeringsdata från våra skärgårdar gör att jag har bedömt att resultaten ändå är av värde ur flera synpunkter. Förutom att ge en bild av faunans utveckling kan resultaten användas för att belysa värdet av upprepade inventeringar, uppläggning och urval av inventeringsytor mm.

Ämnet och området är aktuella dels bland annat genom planerna på att låta Bullerö och några närliggande skärgårdar bli nationalpark, dels genom den effekt som minkens predation visat sig ha på fågelfaunan. Därmed ger resultaten också anledning till diskussion om skötselåtgärder.

Undersökningsområde

Söder om Sandhamn karakteriseras Stockholms skärgård av ögrupper (skärgårdar) som sträcker sig i nordostlig-sydvästlig riktning och är åtskilda av öppnare fjärdar (Fig. 1). Det yttersta bandet av öar är ytterstskär-



Figur 1. Undersökningsområdet med delområdena inlagda och numrerade. Öar av speciellt intresse i denna studie markerade på kartan och namngivna nedan.

Investigation area with sub-areas outlined and numbered. Islands of special interest in this study denoted and named below.

- a: Skötskär
- b: Långskär
- c: Saxkobben
- d: Stenkobben
- e: St Vitkobben
- f: L Vitkobben
- g: Tärnsörar
- h: Trutkobben
- i: Lill-Hamnskär
- j: Pilkobben
- k: Sektorskobbarna
- l: Björkhök
- m: St Ökläppen
- n: L Ökläppen
- o: Södra Skräplen

gård. I allmänhet ligger dessa öar tätt och i synnerhet de yttre är låga och slipade av isen. Ett litet antal bofasta skärgårdsbor bor här. Räv finns numera regelbundet på de allra största öarna. Väster om dessa skärgårdar finns tämligen öppna fjärdar, som övergår i stråk av öar med låga skär. Närmast innanför dessa ligger en tät, tallskogsklädd skärgård med många relativt stora öar. Av bebyggelse finns endast ett fåtal hus varav de flesta bebos av bofasta skärgårdsbor. Fyrfota rovdjur finns på många större öar. Den innersta raden av öar utgörs av de stora, permanent bebodda öarna Runmarö-Nämndö-Örnö-Utö med omfattande såväl permanent- som fritidsbebyggelse.

Inventeringsområdet ligger inom ytterskärgården och i yttre delen av tallskogsområdet. Det inventerade området överensstämmer med gränserna för naturreservaten Bullerö och Långskär så när som på Rågskärs- och Koskärsområdena som inte inventerats och ögruppen Skräplorna som medtagits trots att den ligger utanför reservatet, men naturligt hör samman med detta. Bulleröområdet omfattar ca 900 öar, 400 hektar land och 4000 hektar vatten. För att få större material på alkfågelnas beståndsutveckling inventerades denna fågelgrupp även i den allra nordligaste delen av Långviksskärs skärgård, som är naturreservat sedan 1983.

Bulleröområdet är naturreservat sedan 1967 och är formellt uppdelat i naturreservatet Bullerö och det direkt angränsande naturreservatet Långskär beläget söder om huvudön. Flera fågelskyddsområden finns i Bulleröområdet. En stor del av Långskärs naturreservat har landstigningsförbud till skydd för fågelfaunan under perioden 1 februari – 15 augusti. Två andra fågelskyddsområden med samma skyddstider (Rågskär och Koskären) gränsar i väster till inventeringsområdet.

Minken *Mustela vison* konstaterades första gången 1972 (hona med ungar) på en ö utanför Brunskär i sydvästra delen av reservatet. År 1974 hade den kommit till Braka och 1978 eller 1979 konstaterades den i Långskärsområdet. Fångst i mera organiserad form kom igång först 1989.

Metodik

Vid samtliga inventeringar efter 1974 har jag haft begränsad tid till förfogande och tvingats inskränka mig till fåglar som är någorlunda lätta att inventera och som jag också varit särskilt intresserad av, nämligen trutar *Laridae*, alkor *Alcidae* och ejder *Somateria mollissima*. Mera på köpet har jag fått värden på labb *Stercorarius parasiticus* och skräntärna *Sterna caspia* samt någon indikation på grågässens *Anser anser* antal i området. Övriga förekommande kustfågelarter har ej inventerats efter 1974.

Samtliga inventeringar från och med 1972 är gjorda av mig själv eller av medarbetare under min direkta ledning. Inventeringen 1970 genomfördes av Helge

Röttorp innan metodik för kustfågelinventeringar i Stockholms skärgård var helt utarbetad (SNV 1978). Röttorps (1971) inventering har gjorts med hänsynstagande till sjöfågelarternas dygns- och säsongsuppträdande. Den är konsekvent genomförd och kan i stort anses vara jämförbar med senare (se vidare inventeringsmetodologiska kommentarer under enskilda arter).

För havstrut *Larus marinus*, silltrut *L. fuscus*, labb, skräntärna, tordmule *Alca torda* och tobisgrissla *Cephus grylle* har jag gjort en närmast heltäckande insats i undersökningsområdet genom räkning av par från sjösidan och kompletterat genom landstigning där så bedömts vara befogat. Inventeringssiffrorna grundar sig på ett eller flera besök per säsong. De har legat under månaderna maj och juni. Alkor är räknade på vattnet utanför kolonierna före kl 10 på förmiddagen.

Gråtrut *Larus argentatus* och ejder har boinventerats och därmed har jag måst begränsa mig till relativt få öar. Dessa inventeringar har skett strax innan kläckningstiden och är från år till år väl jämförbara. Urvalet av öar kom till stor del att bestämmas av de behov som fanns för inventeringen under oljebekämpningen 1979 och urvalet blev därmed inte så representativt som man kunde önskat för att kunna belysa förändringar som inte har med oljeutsläppet att göra. Eftersom de inventerade öarna inte till fullo visat sig vara representativa för hela Bulleröområdet har för ejder och gråtrut kalkyler gjorts på ögruppens totala bestånd och hur dessa förändrats (se Appendix).

Antalsförändringar uttrycks som årlig procentuell ökning eller minskning. Inventeringen 1988 och 1989 benämns i texten 1989 års inventering och 1989 har även använts som värde vid beräkning av den årliga förändringstakten. Indelningen i delområden (Fig. 1) avviker från Röttorps (1971).

Resultat

Grågås

År 1970 påträffades ett bo och det uppskattades att det fanns fem-åtta stationära par. 1973 siktades 13 olika ungpullar i undersökningsområdet, men en del kan ha kommit in från angränsande skärgårdar. År 1974 påträffades tre bon och antalet par uppskattades till 17. Sammanlagt sju bon påträffades 1989 och beståndet uppskattades till minst 25 par. Arten är svårinventerad men resultaten indikerar att den flerdubblat sin numerär under de senaste decennierna. Om man använder värdena 5 respektive 8 par för 1970 och 25 par för 1989 blir den årliga ökningen ca 7 resp 9%, vilket skulle vara en ökningstakt som är något lägre än den som erhållits för hela landet i septemberinventeringarna (Andersson & Nilsson 1992).

Tabell 1. Förändringar i ejderbeståndet i Bullerö skärgård 1970-1989. Inventeringen omfattar ett urval av öar. M anger intervall för första dokumenterade uppträdande av mink. Områdenas belägenhet framgår av Fig. 1.

Changes in the number of nests of Eider in the Bullerö archipelago 1970-1989. The censuses cover a selection of islands. M denotes the period within which Mink first appeared. The location of subareas is shown in Fig. 1.

Område Area	Ö Island	Antal bon Numbers of nests			
		1970	1974	1979	1989
<i>Utan mink Without Mink:</i>					
4	St Vitkobben	14	15	34	52
4	L Vitkobben	16	21	32	54
4	Vitkobbarna:småskär	9	9	7	25
6	Tärnsörar	24	22	22	34
9	St Ökläppen	12	13	8*	17
9	L Ökläppen	5	15	17	35
<i>Subtotal Subtotal</i>		80	95	120	224
<i>Med mink With Mink:</i>					
2	Skötskär	26	?	44*	M 48
2	Saxkobben	13	?	21*	M 21
7	Trutkobben	19	M 14	13	12
7	Pilkobben	14	28	M 22	27
9	Björkhök	21	34	M 27	25
<i>Subtotal Subtotal</i>		93		127	133
<i>Grand total Grand total</i>		173		247	357

*Sanerade från oljespill *Cleaned for oil spill*

Ejder

Antalet ejderbon på inventerade öar ökade från 173 stycken 1970 till 247 år 1979 och till 357 år 1989 (Tabell 1). Detta innebär att antalet bon fördubblades under undersökningsperioden. Ökningstakten är 4,0% per år i första intervallet (Tabell 2). Den partiella inventeringen 1974 ger ökning med 6,3% för 1970 till 1974 och 1,3% för 1974 till 1979. Ökningen under perioden 1979-1989 är 3,8%. För samtliga öar som inventerades både 1986 och 1988 (n=4) erhöles en ökning av boantalet (9,8% per år), vilket antyder fortsatt ökning i ögruppen. En kalkyl av det totala ejderbeståndets storlek i Bullerön presenteras i Appendix.

Tabell 2. Den årliga procentuella förändringen av antalet ejderbon i områden med och utan mink i Bulleröområdet 1970-1989.

Yearly change in percent of number of Eider nests in areas with and without Mink in the Bullerö area, 1970-1989.

Område Area	Procentuell årlig förändring <i>Annual change in percent</i>		
	1970-79	1979-89	1970-89
<i>Utan mink Without Mink</i>	+ 4.6	+ 6.4	+ 5.6
<i>Med mink With Mink</i>	+ 3.5	+ 0.5	+ 1.9
<i>Totalt Total</i>	+ 4.0	+ 3.8	+ 3.9

Resultaten från 1970 års inventering har kunnat prövas genom att några öar räknades även de två följande åren med den metod som sedan tillämpats. Resultaten visar god överensstämmelse. Inventeringen 1979 omfattade några öar med oljepåslag vilka sanerades mitt under häckningstiden. Genom dessa störningar kan man anta att en del ejdrar hindrats från att gå iland och börja häcka, en del kan ha övergivit bona under läggningen etc. Det finns därför risk för underskattning just detta år.

De registrerade förändringarna kan analyseras med avseende på minkens effekt. I Tabell 1 visas antalet ejderbon på öar med och utan mink. På de nio öar där jag under mina besök inte sett några säkra spår av mink under undersökningsperioden har antalet bon ökat från 80 till 224 stycken under perioden 1970-1989, vilket ger en genomsnittlig årlig ökning av 5,6% (Tabell 2). Ökningen är störst från 1979 till 1989 med 7,2% per år. På de fem öar där förekomst av mink har konstaterats under undersökningsperioden har ejdrarna reagerat med minskat eller oförändrat antal häckande (Skötskär och Saxkobben skulle sannolikt haft fler ejdrar 1979 om de inte besökts upprepade gånger i samband med sanering av olja). Ökningstakten för hela undersökningsperioden är 1,9 och för perioden 1979-1989 0,5% (Tabell 2). På de två öar som hade fast minkförekomst 1989 (Skötskär och Saxkobben) hade en omfördelning av bon skett sedan 1979. Bona låg nu tydligt koncentrerade till den

Tabell 3. Förändringar i silltrutbeståndet i Bullerö skärgård 1970-1989.

Changes in the number of pairs of Lesser Black-backed Gull in the Bullerö archipelago, 1970-1989.

Område Area	Antal par Number of pairs			
	1970	1974	1979	1989
1	0	0	0	3
2	41	9	34	2
4	25	35	22	0
6	10	3	0	1
7	0	0	1	1
8	10	13	8	5
9	0	1	1	0
10	0	0	3	0
Summa Sum	86	61	69	12

del av ön som vätte från ögruppens centrum och dessutom var det påfallande att bona låg mer öppet och andelen bon i enbuskmarkerna hade minskat.

Minkens effekt på ejderns fördelning kan antas över-skugga effekten av andra förändringar. Materialet ger därför bara begränsade möjligheter att analysera förändringarna i ejderbotäthet i relation till förekomst av gråtrut. Inom ögruppen Vitkobbarna (minkfri) har tre gråtrutfria småskär haft samma ökning av ejderbon som två öar med gråtrut (Tabell 1). På Stora Ökläppen (minkfri) som saknar gråtrut har ejdern ökat klart långsammare än på Lilla Ökläppen med gråtrut.

Tabell 4. Förändringar i gråtrutbeståndet i Bullerö skärgård 1970-1989. Inventeringen omfattar ett urval av öar. M anger intervall för första dokumenterade uppträdande av mink.

Changes in the number of nests of Herring Gull in the Bullerö area, 1970-1989. The censuses cover a selection of islands. M denotes the period within which Mink first appeared.

Område Area	Ö Island	Antal bon Numbers of nests			
		1970	1974*	1979	1989
Utan mink Without Mink:					
4	St Vitkobben	25	80	46	60
4	L Vitkobben	33		99	98
4	Vitkobbarna:småskär	1	2	4	0
6	Tärnsörar	57	75	79	74
9	St Ökläppen	0	0	1**	0
9	L Ökläppen	9	20	17	32
Subtotal Subtotal		125	177	246	264
Med mink With Mink:					
2	Skötskär	45	65	60**	M 46
2	Saxkobben	23	30	25**	M 17
Subtotal Subtotal		68	95	85	63
Grand total Grand total		193	272	331	327

*Parräkning Pair counts

** Sanerade från oljespill Cleaned for oil spill

Labbb

År 1970 räknades fem par, 1974 sex par, 1979 fem par och 1989 sex par.

Silltrut

Inventeringen 1970 redovisar sammanlagt 86 par/bon i hela undersökningsområdet. Vid inventeringen 1974 erhöles 61 par, 1979 noterades 69 par, men 1989 endast 12 par (Tabell 3). 1974 års inventeringsresultat är inte helt jämförbart med de tre andra. Förändringen 1970-79 var -2 % per år, men från 1979 till 1989 -8,4 %. Vid de tre första inventeringarna fanns, förutom ett antal spridda par, också fyra-sex små kolonier, medan 1989 som mest fem par var koncentrerade på en ö.

Gråtrut

Antalet gråtrutpar på de inventerade öarna ökade från 193 stycken år 1970 till 272 år 1974 (Tabell 4) och alla delområden hade då en ökning. År 1979 hade antalet stigit till 331 par. Därefter sjönk antalet marginellt till 327 stycken år 1989. Från 1970 till 1974 var ökningstakten 9,0 % per år och antalet ökade i alla områden. Från 1974 till 1979 var ökningen 4,0 %, men hela ökningen föll på ett av områdena, medan antalet i övriga var oförändrat eller hade minskat. Fram till 1989 skedde en minskning i tre områden medan två hade fortsatt ökning. En kalkyl av det totala gråtrutbeståndets storlek i Bulleröområdet presenteras i Appendix.

Sedan minken kom in i den del av skärgården där inventeringsöarna Skötskär och Saxkobben ligger har antalet bon minskat påtagligt där (Tabell 4). På dessa

Tabell 5. Förändringar i havstrutbeståndet i Bullerö skärgård. Inventeringen omfattar alla öar inom inventeringens delområden.

Changes in the number of pairs of Great Black-backed Gull in the Bullerö archipelago, 1970-1989. All islands in the censused area were covered.

Område Area	Antal par Number of pairs				
	1970	1972	1974	1979	1989
1	1	0		0	4
2	1	3		5	12
4	3	4		3	7
5	0	0		2	3
6	1	4		5	10
7	1	2		4	9
8	2	4		4	8
9	1	1		4	2
10	2	7		8	8
Summa Sum	12	25	32	35	63

två öar har även en omfördelning skett mot de ytterst liggande delarna av öarna så som även beskrivits för ejdern. Även från 1974 till 1979 visar inventeringsresultatet en viss minskning, vilken eventuellt kan förklaras av störningar vid bekämpningen av oljan.

Havstrut

År 1970 inräknades 12 par, 1972 25 par, 1974 32 par, 1979 35 par och 1989 63 par (Tabell 5). Under intensivstudier av artens näringsval mm i början av undersökningsperioden noterade jag att havstruten i området ofta häckar på extremt små och låga skär och att vissa par är mycket skygga sannolikt som en följd av tidigare förföljelse och därmed lätta att förbigå vid enstaka besök. Det finns därför anledning att tro att 1970 års inventeringsresultat för denna art innebär en viss underskattning.

Arten har således ökat kraftigt under perioden och åtminstone fyrdubblat sitt bestånd. Ökningen har varit hög, 6,1 % per år, mellan 1979 och 1989 och sannolikt överstigit 10 % i början av 1980-talet. En jämförelse av inventeringarna i det område som 1984, 1986 och 1987 inventerades ofullständigt ger 20 par 1979, 28 par 1984 och 1986, 34 par 1987 och 32 par 1989, vilket indikerar att merparten av ökningen låg i decenniets första del.

I delområdena med mest mink (del 2, 7 och 8) har havstrutbeståndet från 1979 till 1989 ökat med i genomsnitt 8,4 % per år jämfört med 4,4 % i områden med ingen eller begränsad förekomst av mink. Skillnaden mellan områden med olika minkförekomst betingas sannolikt mera av topografiska olikheter än av effekter av minkens predation.

Havstruten i Bullerö är nästan uteslutande solitärhäckare, men tendenser till kolonibildning finns på några ställen och på Södra Skräplen finns en liten koloni med som mest sex par år 1987.

Tabell 6. Förändringar i tordmulebeståndet i Bullerö skärgård 1970-1989. Parentes anger inventeringsresultat erhållna efter kl 10.

Changes in the number of pairs of Razorbill in the Bullerö archipelago, 1970-1989. Results from censuses carried out after 10 a.m. in brackets.

Ö Island	Antal par Number of pairs					
	1970	1974	1979	1981	1982	1989
Skötskär	100	120	72	(51)	(83)	0
Långskär		23	20			3-5*

*osäkert om de häckade *breeding not verified*

Skräntärna

År 1970 fanns det sex solitära par, 1974 fyra par, 1979 sex par och 1989 sex par.

Tordmule

Tordmulekolonierna på Skötskär och Långskär uppskattades 1970 till totalt 100 par. Vid noggrann inventering 1974 inräknades 120 par på Skötskär och 23 par på Långskär (Tabell 6). I samband med studierna av oljans effekter 1979 inräknades 72 par på Skötskär och 20 par på Långskär (P-O Lindgren). Vid besök 1981 räknades 51 par och 1982 83 par (kl 10 resp kl 16, Björn Hjernquist, pers. medd.). Under 1989 års inventering sågs inga tordmular vid Skötskär men utanför Långskär fanns 3-5 par, ehuru det är okänt om de häckade.

Tobisgrissla

Under första hälften av 1970-talet fanns tobisgrisslan spridd i små kolonier i mellanskärgården (11 olika skär i distrikt 7 och ett skär i distrikt 9). Antalet par var ungefär detsamma 1970 och 1972-73 (Tabell 7) med 34 par som högsta notering. Minskning av antalet noterades första gången 1974 (Lill-Hamnskär). År 1979 hade beståndet gått ner till knappt hälften och år 1989 minskat ytterligare – till bara 5 par.

I ett område i övergången mellan mellan- och ytterskärgård (distrikt 8-10) har antalet par 1972-89 legat mellan 4 och 7 par utan någon tendens till förändring.

I ytterskärgården är skillnaden mellan antalet par 1970 och 1974 liten (Tabell 8). Mellan 1974 och 1989 minskade arten från 58 till 15 par i Bullerö yttre och från 72 till 1 à 3 par i norra delen av Långviksskär omedelbart söder om Bullerö. Antalet bebodda öar har i de två ytorna sjunkit från 12 till fem resp från åtta till en. Den största förekomsten (åtta par 1974 och 1989) finns på Stenkobben med tämligen isolerat läge längst ut mot havet (avstånd till närmaste ö med mink är 0,5 km).

De första bortfallen av tobisgrisslor sammanfaller med att hermelin och mink uppträdde på ett par öar 1972 resp 1974 (Tabell 8). Hermelinen (hona med

Tabell 7. Förändringar i tobisgrisslebeståndet i distrikt 7-9 i Bullerön (ö för ö) 1970-1989. H anger tillfällig förekomst av hermelin och M första intervall med dokumenterat uppträdande av mink.

Changes in the number of pairs of Black Guillemot in area 7-9 in the Bullerö archipelago, 1970-1989. H denotes accidental occurrence of Stoat and M the period within which Mink first appeared.

Område Area	Ö Island	1970	Antal par Number of pairs				1986	1989
		1972-73	1974	1979				
Öar där mårddjur konstaterats förekomma								
<i>Islands with verified occurrence of mustelids</i>								
7	Ramskobben	?	0	1	0	0	0	
7	Bränn-Björkskär	+	2	2	0	0	0	
7	Sektorskobbarna	+	11	8	2-8	M 3	3	
7	Sprängkobben	+	1	0	0	0	0	
7	Måsgrunden	+	4	4	M 2-3	1	2	
7	Trutkobben	+	4	4	M 2-3	1	0	
7	Pilkobben	+	H 0	0	0	0	0	
7	Strömmingsgrundet	+	0	0	0	0	0	
7	Lill-Hamnskär+kobbe	+	9	M 3	M 1-2	0	0	
9	Björkhök	+	3	3	M 1	0	0	
Summa Sum		30	34	25	8-17	6	5	
Öar utan dokumenterad förekomst av mårddjur								
<i>Islands without verified occurrence of mustelids</i>								
8	Östra Skräplen		0	2	0	0	2	
8	Mellan-Skräplen		0	0	0	0	1	
9	Lilla Ökläppen		3	3	2-3	2	3	
9	Halvfjärdskobben		1	1	?	0	1	
10	Långtarmen		0	0	2-3	2	0	
Summa Sum			4	6	4-6	4	7	

Tabell 8. Förändringar i tobisgrisslebeståndet i Bullerö (områdesvis) och del av Långviksskärs skärgård 1970-1989. M anger intervall med första uppträdande av mink.

Changes in the number of pairs of Black Guillemot in the Bullerö archipelago and part of Långviksskär, 1970-1989. M denotes the period within which Mink first appeared.

Skärgård Archipelago	Område Area	Ö(ar) Island(s)	1970	Antal par Number of pairs		1989
				1974		
Bullerö	1	Stenkobben	}	8		8
	1	Bullerö		0	M	0
	2	Skötskär-Långskär		48	M	7
	4	Vitkobbarna	1		0	
	7	Braka (inkl Björkhök)	28	M	25	5
	8-10	Långtarmen-Skräplorna	4		6	7
Summa Sum	Bullerö		95	89		27
Långviksskär*			?	72	M	1-3
Summa Sum				161		28-30

*Kvadratkilometerrutorna 10J2E 41 + 42 + 43 och 10J3E 02 + 03

ungkull) uppträdde tillfälligt medan minken etablerade sig i området. Fynd av minkprederade ägg har gjorts

upprepade gånger och av minktagna adulta tobisgrisslor vid ett par tillfällen.

Diskussion

Allmänna tendenser

Av de nio sjöfågelarter som studerats i Bullerö skärgård 1970-89 har ejder, grågås och havstrut ökat i antal under hela perioden. Den förstnämnda arten har fördubblat sitt bestånd medan de två andra har fyrfemdobblat sin numerär. Gråtruten ökade i antal till och med slutet av 1970-talet, men har sedan minskat något under 1980-talet. Labb och skrântärna håller sin numerär. Silltrut, tordmule och tobisgrissla har alla minskat mycket kraftigt särskilt under 1980-talet. Om man jämför med sjöfågelbeståndets utveckling i Stockholms skärgård under perioden 1937-73 (Andersson m fl 1978) kan konstateras att förändringarna under perioden 1970-89 berör många arter och är relativt stora. Det bör dock betonas att den nu redovisade undersökningen gäller en begränsad del av Stockholms skärgård.

Jämförelser med andra områden i Östersjön

Vid analys av orsakerna till noterade förändringar är det viktigt att känna till beståndsutvecklingen hos aktuella arter i andra kustområden. Tyvärr finns bara få sentida inventeringar av häckande kustfåglar från Stockholms skärgård och närliggande kustområden. Möjligheterna är därför begränsade att avgöra vad som är lokalt betingade förändringar och vad som återspeglar utvecklingen i ett större område såsom Östersjön. Vad gäller ejder, grågås och havstrut vet vi att bestånden ökade på de flesta håll i Östersjön under den här aktuella perioden (för ejder se bl. a. Hario & Selin 1988, Andersson 1984, Hjernoquist 1991, Lyngs 1992; för grågås Andersson & Nilsson 1992; för havstrut Kilpi 1985, Hjernoquist 1991). Silltrutens tillbakagång i Östersjön synes vara allmän (Hario 1990, SOF 1990) och det finns för närvarande inget skäl att anta att det är enbart lokala förhållanden som styr utvecklingen. Tordmulen uppvisar på de flesta håll en ökning som pågått under flera decennier (Hjernoquist 1991, Olsén & Grenmyr 1992, Hildén & Pahtamaa 1992, Lyngs 1992). På några lokaler har dock antalet tordmular minskat i sen tid i likhet med förhållandet i Bullerön (så är fallet på Hartsö-Enskär i Sörmlands skärgård enligt Wahlén 1992 och pers. medd.). För tobisgrissla finns få sentida inventeringsresultat publicerade från områden jämförbara med Stockholms skärgård (se dock Jönsson & Rosenlund 1990, Lindell 1989). I Finska viken har en minskning med mer än 50 % noterats sedan mitten av 1970-talet (Hario et al 1986).

Analysen av orsakerna till beståndsförändringarna i Bulleröområdet inskränks i fortsättningen till att gälla tordmule och tobisgrissla samt de omfördelningar som skett för ejder och gråtrut.

Effekten av minkens predation

Under undersökningsperioden har minken invandrat i Bullerö skärgård och är nu väl etablerad i flera delar av arkipelagen. Det hade naturligtvis varit en styrka om man kunnat följa spåren av mink ö för ö och år för år och dessutom kunnat jämföra utvecklingen i Bulleröområdet med något närbeläget minkfritt skärgårdsområde. Emellertid ryms dock vissa möjligheter att styrka påståendet om minkens effekt i det aktuella materialet. Först är det naturligtvis observationer av mink, fångstresultatet (33 minkar under 1989 och 44 stycken år 1990 på Skötskär och angränsande öar enligt tillsynsman Johan Stake, Bullerö) och fynden av minkprederade ägg och vuxna fåglar. Tillbakagången hos tobisgrisslan (se Tabell 7-8) och tordmulen inträffar i direkt anslutning till minkens entré i olika delar av ögruppen. Vidare är den nuvarande fördelningen av tobisgrissla sådan att arten finns kvar främst på isolerat liggande öar eller på öar som saknar gömställen för mink d.v.s. isslipade skär med liten tillgång på sprickor eller blocksamlingar, där förutsättningarna för tobisgrisslan naturligtvis också är dåliga (jfr Hatler 1976 citerad i Bevanger & Ålbu 1986). För tordmulen och tobisgrisslan med speciella krav på boplatsen har minkens invandring inneburit att de försvunnit från flertalet tidigare bebodda öar. Avsaknaden av större förekomster av tobisgrissla inom minkbesatta kustområden har tidigare redovisats av Rödström (1965), Olsson (1974), Røv & Frengen (1980), Folkestad (1982). Detta är för mig tillräcklig grund för att göra gällande att minken är den viktigaste orsaken till minskningen av tobisgrissla och tordmule i Bulleröområdet.

För att gråtrut och ejder, med mindre krav på häckningsöns utseende, är slutsatsen att minken orsakat en omfördelning. På öar där mink förekommit under undersökningsperioden har båda arterna flyttat ut från enbuskmarkerna till de kalare delarna av öarna. Detta stämmer med erfarenheterna av gråtrubonas fördelning och minkens rörelsemönster i en undersökning från Blekinge skärgård (Gerell 1985). För att skydda sig själv och boet mot en predator som i stor utsträckning är nattaktiv bör det vara en fördel att ha boet placerat i öppen terräng. De fallande siffrorna för ejder- och gråtrubon på minkbesatta öar och de stigande siffrorna på minkfria öar visar att en omfördelning skett mellan olika delområden. Det är sannolikt att minken är den faktor som orsakat omfördelningen såväl inom som mellan öarna.

En predator som i stor utsträckning lever av häckande sjöfåglars ägg och ungar (Niemiäa & Pokki 1990) kan förväntas orsaka en ganska snabb omfördelning hos bytesarterna genom boplatsbyte (byte av häckningsö) hos individer som fått ägg och ungar tagna. Därtill torde utflyttning av ungfåglar från födelseplatsen till nya lokaler ha stor betydelse. Gråtrutar

som går till häckning för första gången väljer i allmänhet att häcka i andra kolonier än födelsekolonin (Chabrzyk & Coulson 1976). Jämför också erfarenheterna från ejder i Blekinge (Gerell 1985) och från andfåglar vid Myvatn, Island (Fjeldså 1975), från fiskmåås i Finska viken (Kilpi 1992) och från tretåig måås i England (Porter & Coulson 1987). Man kan anta att åtminstone en del av de gråtrutar, ejdrar, tordmular och tobisgrisslor som försvunnit från minkbesatta öar inom Bulleröområdet flyttat till minkfria områden. Helt säkra belägg för detta saknas i fallet Bullerö. Tordmulens ökning under 1980-talet på Rösökären ca 18 km nordost om Bullerös kolonier, vilken inträffar samtidigt med nedgången i Bullerö (Hjernquist 1991), tyder på en utflyttning.

Den generella slutsatsen av minkens effekter på sjöfågelbeståndet skulle då bli att fågelarter som har specialiserade boplatsskrav, vilka stämmer överens med minkens (häckar i markhåligheter) skulle vara mest utsatta. Folkestad (1982) har rapporterat detta från Møre, Romsdal och Helgeland i mellersta Norge. Arter som har bostannande ungar (båda alkorna) blir utsatta för större predation medan arter med borymmare (andfåglar och måsfåglar) klarar sig bättre. Predation (inklusive minkens störning) på alkfåglar leder således till beståndsminskning, medan andfåglar och måsfåglar kan omgruppera sig. Det senare gäller naturligtvis särskilt för arter där ungarna lämnar boplatser efter kläckningen (främst andfåglar). Folkestad (1982) anger att busk- och ljungbevuxna områden är mest utsatta för minkens predation (jfr också Gerell 1985, Valste & Palmgren 1984 b). Arter med borymmande ungar som är beroende av häckningsöns produktion av föda och alltså stannar på häckningsön under uppväxttiden (t.ex. vadare) kan förmodas vara utsatta för ganska omfattande minkpredation. Det är angeläget att beståndsutvecklingen för denna grupp följs i skärgårdarna.

Effekter av andra förändringar

Möjligheterna att från erhållna inventeringsdata studera effekten av beträdnadsförbud och båtfolkets och sportfiskarens effekter är begränsade på grund av den överskuggande roll minken haft under undersökningsperioden, på bristen av inventeringsdata från andra skärgårdar och på grund av att de arter som ingår i den här studien inte kan förväntas påverkas lika mycket av mänskliga störningar som t ex svärta, vigg och tärnor (se Andersson 1991).

Inventeringsmetodiska erfarenheter

Inventeringarna från Bullerö ger vissa erfarenheter av uppläggning av sjöfågelinventeringar för att belysa långsiktiga förändringar. En slutsats man kan dra är att även inom ett begränsat område som Bullerö kan

utvecklingstendensen vara olika mellan olika områden. Detta gäller i synnerhet då bestånden påverkas av lokalt verkande faktorer som t.ex. minkens predation. Därför är möjligheterna begränsade att utifrån inventeringar i små geografiska områden kunna dra slutsatser om utvecklingen i större områden, något som tidigare konstaterats också av Valste & Palmgren (1984 a) och Hario m. fl. (1986). När man i en långsiktig studie tvingas till ett urval av inventeringsytor är det viktigt att dessa blir så fördelade att de är representativa för olika delar av en ögrupp eller ett större område. En monitoring av de häckande kustfågelbestånden kräver alltså en stor insats och vinner på att planeras väl bl.a. vid valet av provytor.

Erfarenheterna från Bullerö visar också att enstaka störningar av den typ som oljesaneringen utgjorde 1979 kan medföra svårtolkade brott i beståndsutvecklingen. Har man inte årliga eller vartannat – vart tredje år återkommande räkningar är det svårt att greppa hur stor effekten är och hur länge den varar.

Synpunkter på faunavården i naturskyddade områden

En stor del av de sjöfågelarter som häckar på öar gör det för att skydda sig och sin avkomma mot fyrfota rovdjur. De flesta arter saknar beteenden som gör det möjligt för dem att undgå dessa predatorer. Så länge sjöfågeln var viktiga i naturhushållet höll skärgårdsbefolkningen konsekvent efter rävar och andra fyrfota rovdjur. När områden förordnats som fågelskyddsområde eller avsatts som reservat har i allmänhet rovdjursefterhållningen upphört. I Bullerö har minkbeståndet i avsaknad av rovdjurspolicy fått utveckla sig tämligen ostört. Förvisso är kunskaperna om fyrfota rovdjurs effekter på sjöfågelbestånden fortfarande ofullständiga, men åtminstone för alkfåglar har vi idag tillräcklig erfarenhet för att kunna formulera en policy. I områden som avsätts för fågelns skull bör målet vara att ha dessa så fria från fyrfota rovdjur som möjligt. I synnerhet gäller det skärgårdsområden med förekomst av alkor, skröntarna och andra arter med mera speciella krav på boplatser.

De predatorer som här är aktuella är räv, grävling, mård och mink som alla har en stor utbredning på fastlandet liksom på stora öar och som därtill är generalister i sitt bytesval. Om mårdhunden invaderar bör den jämställas med de nämnda arterna. Uttern med sitt begränsade utbredningsområde och sitt specialiserade näringsval bör åtnjuta långtgående skydd.

Tack

Inventeringsarbetet i Bullerö har underlättats mycket genom att Johan Stake som tillsynsman helhjärtat ställt upp med båt och allehanda service. Skärgårdsstiftelsen, Domänverket och Länsstyrelsen har genom upplåtande av husrum respektive genom tillståndsgivning skapat

nödvändiga förutsättningar för inventeringen. Lennart Kjellberg, Stefan Rehnholm och Ulf Sandström och min familj har som fältmedarbetare gjort strönga insatser vid inventeringarna. Björn Hjernerquist och Per-Olov Lindgren har bidragit med kompletterande inventeringsdata. Naturvårdsverket, Skogshögskolan, Stockholms läns landsting och Svenska Jägareförbundet har genom anslag bekostat arbetet.

Referenser

- Andersson, Å. 1979. Jämförelse av metoder för taxering av häckande ejderbestånd *Somateria mollissima*. *Vår Fågelvärld* 38:1-10.
- Andersson, Å. 1984. Östersjöns ejdrar räknade. *Svensk Jakt* 123:500-503.
- Andersson, Å. 1991. Sjöfåglar, båtfolk och mink i Stockholms skärgård. *Fåglar i Stockholmstrakten* 20:106-113.
- Andersson, Å., Lindgren P.-O. & Staav, R. 1978. Linjetaxering av sjöfåglar under häckningstid i Stockholms skärgård 1937-38 och 1973-74. *Vår Fågelvärld* 37:209-223.
- Andersson, Å. & Nilsson, L. 1992. *Gåsinventeringar i Sverige 1991-1992*. Stencil. 9 s.
- Andersson, Å. & Staav, R. 1980. *Den häckande kustfågelfaunan i Stockholms län 1974-1975*. Stockholms läns landsting. Regionplanekontoret. Nacka.
- Bevanger, K. & Ålbu, Ö. 1986. Mink *Mustela vison* i Norge. *Ökoforsk utredning* 1986:6.
- Chabrzyk, G. & Coulson, J.C. 1976. Survival and recruitment in the herring gull *Larus argentatus*. *J. Anim. Ecology* 45:187-204.
- Fjeldså, J. 1975. Recent changes in the waterfowl situation in the lakes Myvatn and Vingingavatn, Iceland. *Dansk. Orn. Foren. Tidsskr.* 69:89-102.
- Folkestad, A. O. 1982. The effect of mink predation on some seabird species. *Viltrapp.* 21:42-49.
- Gerell, R. 1985. Habitat selection and nest predation in a Common Eider population in southern Sweden. *Ornis Scand.* 16:129-139.
- Hario, M. 1990. Breeding failure and feeding conditions of Lesser Black-backed gulls *Larus f. fuscus* in the Gulf of Finland. *Ornis Fennica* 67:113-129.
- Hario, M., Komu, R., Muuronen, P. & Selin, K. 1986. Population trends among archipelago birds in Söderskär bird sanctuary 1963-86. *Suomen Riista* 33:79-90.
- Hario, M. & Selin, K. 1988. Thirty-year trends in an eider population: timing of breeding, clutch size, and nest site preferences. *Finnish Game Research* 45:3-10.
- Hildén, O. & Pahtamaa, T. 1992. Development of the Razorbill population of the Quark in 1957-90. *Ornis Fennica* 69:34-38.
- Hjernerquist, B. 1991. *Faunaprojektet - en översiktlig bevakning av förändringar i djurbestånd i Stockholms skärgård*. Stencil 32 s.
- Jönsson, P.E. & Rosenlund, N. 1990. Minken ett allvarligt hot mot tobisgrisslan på Hallands Väderö. *Anser* 29:278-281.
- Kilpi, M. 1985. Recent changes in the archipelago bird fauna off the coast of Finland. *Ornis Fennica* 60:45-50.
- Kilpi, M. 1992. Colony dynamics of common gulls *Larus canus*. *Tvärminne Studies 5. Research Activities 1990-91*:66.
- Lindell, L. 1989. Förändringar i antalet sjöfåglar, vadare och måsfåglar i norra Smålands skärgård. *Vår Fågelvärld* 48:203-204.
- Lyngs, P. 1992. Ynglefuglene på Graesholmen 1925-90. *Dansk Ornitologisk Forenings Tidsskrift* 86:1-93.
- Niemimaa, J. & Pokki, J. 1990. Food habits of the mink in the outer archipelago of the Gulf of Finland. *Suomen Riista* 36:18-30.
- Olsén, B. & Grenmyr, U. 1992. Alkorna på Bonden. *Vår Fågelvärld* 51:3:11-14.
- Olsson, V. 1974. Förändringar inom en population av tordmule *Alca torda* och tobisgrissla *Cephus grylle* i Östergötland skärgård 1954-1973. *Vår Fågelvärld* 33:3-14.
- Porter, J.M. & Coulson, J.C. 1987. Long-term changes in recruitment to the breeding group, and the quality of recruits at a kittiwake *Rissa tridactyla* colony. *J. Anim. Ecology* 56:675-689.
- Rödström, G. 1965. Häckfågeln i Bohusläns norra skärgård. *Sveriges Natur Årsb.* 1965:137-148.
- Röttorp, H. 1971. *Fågelinventering i Nämndö-Bulleröområdet i Stockholms län*. Stencilerad rapport. Statens Naturvårdsverk.
- Røy, N. & Frengen, O. 1980. Villmink på kysten av Trøndelag og Sør-Helgeland. *Trøndersk Natur* 7:76-78.
- SNV 1978. *Biologiska Inventeringsnormer. Fåglar*. Stockholm.
- SOF 1990. *Sveriges Fåglar*. 2:a uppl. Stockholm.
- Wahlén, L. 1992. Hartsö-Enskär fågelstation 1991. *Fåglar i Sörmland* 25:3-19.
- Valste, J. & Palmgren, J. 1984 a. Changes in the numbers and distribution of waders in an archipelago off the southern coast of Finland in 1914-1981. *Ann. Zool. Fennici* 21:359-369.
- Valste, J. & Palmgren, J. 1984 b. Decrease in the breeding population of eider in Finnish SW-archipelago caused by mink and raccoon dog. *Lintumies* 19:127-182.

Summary

Development of waterbird populations in the Bullerö archipelago off Stockholm after colonization by Mink

Study area

The Bullerö area is part of the outer archipelago off Stockholm in the brackish Baltic Sea. The outermost part of the area is bare rocks without trees, while larger islands further inshore are covered with birch, alder or pine stands. The Bullerö reserve comprises about 900 islands, rocks and skerries, about 400 hectares of land and about 4 000 hectares of water.

The breeding waterbird fauna in the Bullerö archipelago was first censused in 1970 a few years after the designation of the area as a nature reserve. In 1974, 1979 and 1989 some of the waterbird species were censused again, partly in connection with other field work.

Census methods

Eider Duck and Herring Gull were censused by nest counts while Greylag Goose, Lesser Black-backed Gull, Great Black-backed Gull, Caspian Tern, Arctic Skua, Razorbill and Black Guillemot were counted using the performances of the birds at their breeding places.

The Mink first appeared in the investigation area in 1972. For many years there was almost no trapping and the mink apparently benefitted from a series of mild winters and reached the outer islands within less than ten years.

Population changes

Although census data on the Greylag Goose in the investigation area have many shortcomings there seems to have been an increase in the order of about 7-9% on average per year. This is a little bit lower than the rate found in nation-wide September censuses.

The number of Eider nests on the investigated islands doubled during 1970-1989 (Table 1). The increase was 4.0% per year during the first half of the period and 3.8% during the second part (Table 2). On islands where no traces of Mink have been seen, the increase in the number of Eider nests during 1979-1989 was 7.2% while on the five islands where mink has been recorded the increase during the same period was 0.5%. On the two islands with the most permanent Mink occurrence there has been a distribution shift from the central, bush-covered areas to the open rocky areas along the shores.

The Lesser Black-backed Gull population decreased by 2.0% per year in 1970-1979 and by 8.4% in 1979-1989. The species is now rare in the area (Table 3).

The number of Herring Gull pairs increased by 9.0% per year in 1970-1974 and 4.0% in 1974-1979 but decreased by 0.1% in 1979-1989 (calculations from figures in Table 4). The trend differs considerably between areas. The area with Mink occurrence shows a pronounced negative trend especially since 1979, while most other islands have stable or slowly increasing populations.

In conformity with other areas in the Baltic archipelagos, most Great Black-backed Gulls breed solitarily and in this specific area many pairs use extremely small and low islets for breeding. There is now a tendency to form small colonies. The Great Black-backed Gull has multiplied its number at least fourfold (Table 5). The rate of increase exceeded 10% during the first half of the 1980s. In areas with Mink, the increase was higher (8.4% per year in 1979-1989) than in areas without Mink (4.4%). This difference is presumably dependent on other factors than Mink. The two adjacent colonies of the Razorbill in the Bullerö archipelago, breeding under boulders or in crevices,

have been abandoned during the 1980s (Table 6) after the establishment of Mink on the two islands.

In the innermost part of the investigation area there has been a strong decrease in the breeding population of the Black Guillemot. This coincides in time with the immigration of the Mink (Table 7). The few pairs breeding on islands without Mink have, however, survived. In the outer part of the Bullerö area (also including a small area south of the reserve itself) the number of pairs has decreased to a fraction of the former population (Table 8). Nowadays, most pairs live on islands which either are bare (without boulders or crevices) or in a peripheral position in the archipelago.

Discussion

During the period studied there have been relatively large changes in the population size of the species studied. For Greylag Goose, Eider, Lesser Black-backed Gull, Herring Gull and Great Black-backed Gull, the population changes within the Bullerö area are consistent with general trends within the Baltic. Thus, they seem to be mainly caused by factors of non-local character.

The appearance of the Mink and its predation on birds and their eggs is documented through direct observation of Minks and records of eggs and birds predated. When more efficient catching started in 1989 it revealed a fairly dense population (33 minks were caught in 1989 and 44 in 1990 within a limited area). The decrease of the Razorbill and the Black Guillemot in different parts of the Bullerö area occurs contemporarily with the appearance of Mink in the area. The remaining colonies of the Black Guillemot are now on islands without boulders and crevices, e.g. where the Mink has no or few hiding-places, or on islands with an isolated position within the island groups. This temporal and spatial pattern is interpreted as an effect of Mink predation. There is a clear increase in the Razorbill population in the Baltic during the study period, while for the Black Guillemot shortage of data on population development in other areas does not permit any conclusions on the general trend. Auks from the abandoned colonies may have moved to other colonies in the neighbourhood.

The recorded changes in distribution of Eider and Herring Gull within the investigated area are from islands with high frequency of Mink records to islands where no or few finds of Mink have been made. Also, on the islands where Mink has been most often found, there is a change in distribution within the islands for both bird species from bushy areas to more open parts. Both these recorded changes in distribution pattern for the Eider and the Herring Gull in the Bullerö archipelago can be seen as effects of Mink predation.

Thus, for the two auk species, both with specialized nest site selection, the presence of Mink in the Bullerö archipelago has caused a local population decrease. The Eider and Herring Gull, with lower degrees of specialization concerning nest site choice, show a distribution pattern indicating re-grouping within the study area. These findings are in concordance with published evidence from other archipelagos in Scandinavia.

From a wildlife conservation point of view it seems justified to encourage Mink control in protected areas where colonies of primarily Razorbill and Black Guillemot are found.

Appendix

Ejder- och gråtrutbeståndets storlek i Bulleröområdet

Vid inventeringen 1974 svarade de delområden, där minkförekomst senare noterats, för hälften av undersökningsområdets totala bestånd av ejder, och proportionen var densamma i mitt stickprov både 1970 och 1979. Ejderbeståndet i undersökningsområdet

(d.v.s. Bullerö och Långskärs naturreservat samt Skräplorna) kan kalkyleras fram med någorlunda säkerhet om man utgår från 1974 års inventering och dess 1971 par (erhållet genom parräkning; beträffande olika inventeringsmetoders jämförbarhet se Andersson 1979) och använder sig av den erhållna årliga förändringen för olika delområden. Då erhålls att beståndet 1989 var ca 3000 par. Ökningstakten från 1970 till 1989 skulle då bli ca 2,2 % per år och inte 3,9 % som erhålles om man utgår från inventerade öar och betraktar dem som representativa för hela undersökningsområdet. Denna skillnad beror på att områden med stark ökning blivit överrepresenterade i urvalet av inventerade öar.

Även för gråtrut finns det möjlighet att testa värdet för förändringsprocenten genom att ta hänsyn till de inventerade öarnas representativitet. Om gråtrutparen utanför inventeringsöarna inkluderas erhålles för hela undersökningsområdet 323 par 1970, 430 par 1974, ca 480 par 1979 och ca 430 par 1989 (de två senare värdena framkalkylerade). Förändringsprocenten för intervallerna blir +7,4 %, +2,2 % och -1,1 %.

Status and population changes of farmland birds in southern Sweden

JEREMY ROBERTSON & ÅKE BERG

Abstract

Since 1950 there have been considerable changes in the use of Swedish farmland which have led to a more large-scale, homogeneous and intensively managed agricultural landscape. These changes in Swedish farmland have affected the populations of many farmland birds. We give the densities of 29 selected farmland birds and 15 selected species of forest birds at eight large study sites (farmland landscapes of 14.5-21.5 km² size; total of 140 km²) in southern Sweden and review the population changes of 48 species of farmland birds in southern Sweden.

The number of breeding farmland bird species at the different sites was positively correlated with total farmland area, area of scrub and trivial deciduous forest, as well as with the fragmentation of the forest landscape; there were more farmland species in fine-grained than in coarse-grained landscapes. Species found in forest edges and dry pastures were the most widespread ones (found at most sites), and included several species with high densities. Most of these species have not decreased as dramatically as other species. Several species of arable land were also widespread, but most of them have declined in numbers since 1950, possibly as a consequence of changes in farming practices. Meadow is the farmland habitat that has declined most, and this is reflected in the low densities and scattered distribution of many species found on cut or

grazed meadows. Several of these species are now largely confined to marginal habitats and areas where farmland still has a traditional structure. However, on abandoned meadows overgrown with bushes and trees a few successful colonists are increasing in numbers.

Of the 48 farmland birds breeding in Sweden the populations of only 10 have remained relatively stable since 1950; seventeen have increased (8 markedly) while 21 have decreased (12 markedly). Of the 21 species that primarily breed on farmland, 9 (43%) have declined markedly compared with only 3 (11%) of the 27 secondary farmland birds, which have a large proportion of the population in other habitats. Similarly, only 5% of the primary species have increased markedly compared with 26% of the secondary species. More primary than secondary farmland species are also extinct, or categorized as endangered, vulnerable or requiring consideration on Swedish Red Data lists. Large parts of the Swedish farmland are now being taken out of production, which probably will have negative effects on several farmland bird populations.

Jeremy Robertson & Åke Berg, Department of Wildlife Ecology, Swedish University of Agricultural Sciences, Box 7002, S-750 07 Uppsala, Sweden

Received 21 February 1992, Accepted 12 October 1992, Edited by H. Källander

Introduction

There is a lower proportion of farmland in Sweden than in most European countries, and Swedish farmland is usually more diverse, because most farmers own blocks of woodland interspersed with their fields. The traditional agricultural landscape in Sweden is a mosaic of different elements with different management practices, leading to small meadows, pastures and arable fields mixed with patches of woodland and marginal habitats (Larsson 1985, Gerell 1988, Robertson et al. 1990). Unique features of Scandinavian farmland

are the patches of surface bedrock or glacial till in the fields forming "habitat islands" (Swedish: "åkerholme") of a variety of sizes that may remain as bare rock but are usually covered with grass, scrub or trees.

Since 1950 there have been considerable changes in the use of Swedish farmland which have led to a more large-scale, homogeneous and intensively managed agricultural landscape (Gerell 1988), which has considerably altered the habitats suitable for breeding populations of farmland birds. The extent of these

changes varies between farms and between different agricultural regions, but modern Swedish farmland is unquestionably more homogeneous than it used to be. Most modernisation has been in the main agricultural regions, whereas there have been comparatively few changes in agriculture in northern Sweden and in the forested region of central Sweden. The changes in Swedish farmland have been too extensive for some species of birds to become adapted, while other species have colonised and consequently there have been some changes in the community of farmland birds (Järvinen & Ulfstrand 1980). Some species like Corncrake *Crex crex* that preferred the traditional habitats, have declined (Risberg 1988b), while other species, particularly steppe species such as the Skylark *Alauda arvensis*, have flourished.

Most studies of the status of farmland birds have been based on territory mapping on small (<100 ha) areas of farmland (e.g. O'Connor & Shrubbs 1986). These methods tend to emphasise the commoner species and are less effective for the rarer species that are perhaps at most risk from the changes in agriculture. In this paper we present densities of 29 selected farmland and 15 forest species found at eight large farmland sites (farmland landscapes, including forests) in southern Sweden. We have defined farmland birds in a broad sense and incorporated most species that were found in the traditional farmland. Consequently, we have included species found on meadows and pastures, species found in wetlands but which use farmland when foraging, and several species that are found both in farmland and other habitats. We also review the literature on population changes and discuss the conservation needs of these species.

Methods

Bird census

Eight large study sites (agricultural landscapes including forests) were censused during one of the years 1983-85 in the main agricultural regions of southern Sweden. Two sites, Dörröd (Dör) and Anderslöv (And), are in the main southern agricultural area; three sites, Forshem (Fors), Klockrike (Klock) and Vikbolandet (Vikb) are in the central agricultural region; and three sites, Sjö, Ängsö (Äng) and Västerfärnebo (Väsf) are in the most northerly agricultural area of southern Sweden (Table 1). The sites are large areas (14.5 - 21.5 km², total area 140 km²) with boundaries that could be conveniently recognized in the field (Robertson & Skoglund 1985). All the sites were too large to census using the usual mapping method designed for censusing common birds breeding on small areas (<100 ha, e.g. O'Connor & Shrubbs 1986). To overcome this problem we mapped 44 selected species of birds (Tables 3 and 5) at the study sites. These included species that typically nest in fields

or at their boundaries, meadow and pasture species and also some forest species that are found in woodland in agricultural areas. Each site was subdivided into sub-areas that could be conveniently mapped by an observer during the four or five hours after daybreak. The sub-areas at each site were thus mapped eight times between 1 April and 30 June. In addition at least two visits were made to each sub-area at night to map nocturnally active species. Full details of the method and the criteria used to determine the number of breeding territories for each species are given in Robertson & Skoglund (1985). The densities of species were calculated by dividing the number of territories by the area of farmland for the farmland species, and by the area of forest for the forest species. Yellowhammers *Emberiza citrinella* were breeding throughout farmland and woodland so their densities were calculated from the total area of the study site. Similarly Marsh Harriers *Circus aeruginosus* utilized both farmland and reed beds in marshes and their densities were calculated from the area of farmland plus marsh.

Any observations of the species that were not mapped were noted and on the basis of the type of observation they were given one of twenty breeding criteria (Svensson 1974). These criteria range from simply observing the species during the breeding season through to finding eggs or nestlings. Our minimum criterion for probable breeding was at least two observations, of which one was breeding behaviour such as singing within a suitable territory during the breeding season. Using all the breeding criteria from the eight visits we could determine the number of breeding birds at each site.

Habitat mapping

The areas of different habitats at the eight study sites were measured from colour infrared aerial photographs (1:30 000). The following habitats were then separated; arable fields, islands of other habitats in arable fields (Swedish: åkerholme), pasture, scrub, meadow, coniferous forest, mixed forest, trivial deciduous forest (mainly aspen *Populus tremula*, alder *Alnus glutinosa* and birch, *Betula pubescens* and *Betula verrucosa*), broad-leaved deciduous forest, clear-cut, wetlands, reeds and urban land.

Results and discussion

Habitat composition

The longitudes and latitudes of the sites, the year they were censused, their areas (excluding lakes) and the percentage of 13 different habitats at the 8 study sites are given in Table 1.

Table 1. The location of the eight study sites in southern Sweden, the year they were censused, their total area and percentage of different habitats. Crop = arable fields, Isl = islands of other habitats in arable fields, Past=pasture, Mead=meadows, Con=coniferous forests, Mix=mixed coniferous and deciduous forests, Trivdec=trivial deciduous forests, Broaddec= broad-leaved deciduous forests

Geografiskt läge, inventeringsår, total yta och andel (%) av olika biotoper i åtta inventeringsområden i södra Sverige. Crop = åkermark, Isl = åkerholmar, Past = hagmark, Scrub = buskmark, Mead = äng, Con = barrskog, Mix = blandskog, Trivdec = triviallövsog, Broaddec = ädellövsog, Clearcut = hygge, Wetland = våtmark, Reeds = vassområden och Urban = bebyggelse.

Site	And	Dörr	Fors	Klock	Vikb	Väsf	Äng	Sjö
Longitude	13°20'E	13°31'E	13°30'E	15°23'E	16°43'E	16°19'E	16°52'E	17°31'E
Latitude	55°28'N	55°34'N	58°35'N	58°30'N	58°32'N	59°57'N	59°33'N	59°44'N
Year censused	1984	1985	1984	1984	1983	1985	1983	1984
Area (km ²)	17.69	15.26	17.03	18.07	14.54	14.66	21.42	20.90
Crop	83.5	48.6	40.6	61.2	36.5	58.3	39.3	53.5
Isl	0.5	0.4	0.4	0.3	1.2	0.1	0.8	0.8
Past	0.1	3.6	3.3	0.5	8.3	0.0	4.5	0.3
Scrub	0.2	0.5	0.0	0.1	0.4	4.2	0.8	0.8
Mead	3.1	13.5	9.5	10.9	14.2	23.7	9.9	5.4
Con	0.9	5.8	32.0	13.4	22.8	2.9	14.2	20.2
Mix	0.9	1.9	2.9	1.4	5.8	2.9	13.2	4.1
Trivdec	0.8	0.3	1.4	2.6	1.5	5.0	3.4	2.8
Broaddec	6.4	20.6	0.5	0.9	1.1	0.0	6.8	1.9
Clearcut	0.3	0.8	7.2	3.9	3.9	0.3	1.5	3.8
Wetland	0.0	0.4	0.1	0.5	1.6	0.0	0.0	0.0
Reeds	1.0	0.0	0.0	0.0	0.4	0.0	3.1	1.4
Urban	2.3	3.7	1.9	4.3	2.4	2.6	1.7	4.4

Number of breeding species

Table 2 gives the total number of farmland and forest species breeding at each site, the totals being based on the full list of species in Tables 3, 4 and 5. The total number of breeding species varied between 73 and 88 (Table 2). Sjö, Ängsö and Västerfärnebo (i.e. the northernmost sites) had the most breeding species (84 to 88 species) while the other sites had between 73 and 77 species.

The number of farmland species varied between 27 and 37 (Table 2) and was positively correlated with farmland area at the different sites (Spearman rank correlation, $r_s=0.55$, $n=8$, $p<0.05$, one-tailed test). Investigation of relationships between number of species and different farmland habitats showed that the number of farmland species increased with the area of scrub ($r_s=0.80$, $n=8$, $p<0.01$), probably because several passerines prefer scrub areas to more open habitats, and with the area of trivial deciduous forest ($r_s=0.74$, $n=8$, $p<0.05$), probably important for many forest edge species. The area of trivial deciduous forest was, however, correlated with the area of scrub ($r_s=0.64$, $n=8$, $p<0.05$). Surprisingly, there was no relationship between the number of farmland species and the area of habitats such as meadow and habitat islands, although such habitats have been assumed to be important for many

species (Gerell 1988, Alexandersson & Eriksson 1988). So, both the total area of farmland and the area of some habitats were associated with the number of farmland species breeding at a site. Another factor that was important for the number of farmland birds was the fragmentation of the forest areas, since the number of farmland species was higher at sites with fragmented forests (Fig. 1), indicating that there are more farmland species in fine-grained than in coarse-grained farmland landscapes.

Table 2. Number of breeding farmland species, forest species and other species at the eight study sites.

Antal häckande jordbruksarter, skogsarter och övriga arter i de åtta inventeringsområdena.

Site	And	Dör	Fors	Klock	Vikb	Väsf	Äng	Sjö
Farmland species	34	31	27	33	31	37	35	35
<i>Jordbruksarter</i>								
Forest species	41	45	45	42	45	43	49	50
<i>Skogsarter</i>								
Others	2	1	1	1	0	4	0	3
<i>Övriga</i>								
Total no. of breeding species	77	77	73	76	75	84	84	88
<i>Totalt antal häckande arter</i>								

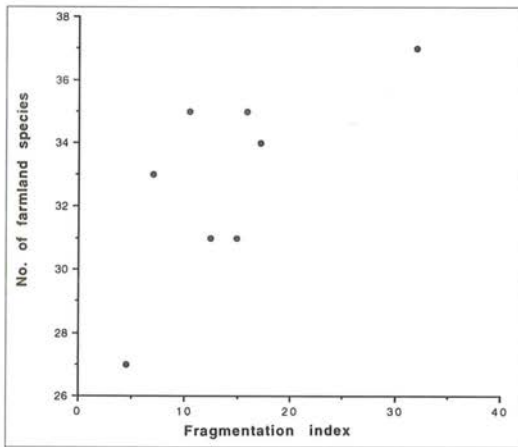


Fig. 1. The number of breeding farmland species at the eight study sites in relation to forest fragmentation (no. of forest patches per km² forest). The number of farmland species was positively correlated with the forest fragmentation index (Spearman rank correlation, $n=8$, $r_s=0.65$, $p<0.05$).

Antal häckande jordbruksarter i åtta inventeringsområden i relation till skogens fragmentering. Antalet jordbruksarter var positivt korrelerat med antalet skogsområden per km² skog (Spearman rank correlation, $n=8$, $r_s=0.65$, $p<0.05$).

The number of breeding forest species (Table 2) was correlated with the total forest area ($r_s=0.73$, $n=8$, $p<0.05$) as well as with certain forest habitats: mixed forest ($r_s=0.90$, $n=8$, $p<0.001$) and coniferous forest ($r_s=0.71$, $n=8$, $p<0.05$), which, however, was correlated with the area of mixed forest ($r_s=0.69$, $n=8$, $p<0.05$). However, the areas of broad-leaved deciduous forest ($r_s=0.29$, $n=8$, ns) and trivial deciduous forests ($r_s=0.27$, $n=8$, ns) were not correlated with the number of forest species. So, as with the farmland species, the number of breeding forest species was related to total forest area and area of some forest habitats, but not to the fragmentation of the forest landscape ($r_s=-0.27$, $n=8$, ns).

The number of forest and farmland species at the different sites was not correlated with each other ($r_s=0.07$, $n=8$, ns), so sites with many farmland species could not be expected to be either good or bad for most forest species.

Densities of farmland birds

The distributions and densities of the 29 farmland species varied considerably between the study sites (Table 3). Some species, such as Corncrake, Rook *Corvus frugilegus* and Kestrel *Falco tinnunculus* were found at only a few sites, while others, such as Skylark

and Whinchat *Saxicola rubetra* were widespread and occurred at all sites, although their densities varied considerably between sites. The mean density, standard deviation and coefficient of variation for each species are based on the area of farmland for all the sites and hence are strongly affected by the absence of the localised species from some sites. The occurrences of 19 species of unmapped farmland birds are given in Table 4.

Of the mapped birds (Table 3) the dominant species were Skylark and Yellowhammer (25.8 and 14.8 territories/km², respectively). It is probable that Wood Pigeon *Columba palumbus*, which was not mapped but occurred in all areas, is found in nearly the same densities as these dominant species (Ljunggren 1988). A group of common species occurred at densities of 1–5 territories/km². These were, in order of decreasing abundance: Whitethroat *Sylvia communis*, Whinchat, Linnet *Carduelis cannabina*, Meadow Pipit *Anthus pratensis*, Wheatear *Oenanthe oenanthe*, Ortolan Bunting *Emberiza hortulana*, Pheasant *Phasianus colchicus* and Lapwing *Vanellus vanellus* (Table 3). They occurred at all eight sites with the exception of the Ortolan Bunting, which was only found at three sites, but in relatively high densities. This might be explained by its northerly distribution in Sweden (Stolt 1988b). Of the unmapped farmland species it is probable that Jackdaw *Corvus monedula*, Hooded Crow *C. corone cornix*, Starling *Sturnus vulgaris*, Black-headed Gull *Larus ridibundus*, White Wagtail *Motacilla alba*, Fieldfare *Turdus pilaris*, House Sparrow *Passer domesticus*, Tree Sparrow *P. montanus* and Greenfinch *Carduelis chloris*, occur in the same densities as these common species (Erlinge & Svensson 1976).

Some less common species (densities between 0.1 and 1 territory/km²) were found at most sites, in order of decreasing abundance: Stock Dove *Columba oenas*, Red-backed Shrike *Lanius collurio*, Yellow Wagtail *Motacilla flava flava*, Scarlet Rosefinch *Carpodacus erythrinus*, Rook, Marsh Harrier, Grasshopper Warbler *Locustella naevia*, Marsh Warbler *Acrocephalus palustris* and Curlew *Numenius arquata* (Table 3). The densities of these species varied considerably between sites, probably because of a lack of suitable habitats at some sites, and also because of variations in their distribution within Sweden. The Marsh Warbler is more common in southern Sweden, and Scarlet Rosefinch and Grasshopper Warbler are more common in central Sweden. Of the unmapped species, Common Gull *Larus canus* and Magpie *Pica pica*, probably occur at about the same densities as these less common species (Berg & Skoglund 1985).

There was also a group of uncommon species (densities from 0.01–0.1 territories/km²) which were, in order of decreasing abundance: Long-eared Owl

Table 3. Densities (territories/km²) of 29 species of farmland birds at the eight study sites in southern Sweden. The species are subdivided into their main farmland habitats and the primary farmland birds are shown in bold. Population changes since 1950 according to the literature (References) are given under Pop where 0 indicates no change, ? unknown, ++ & + indicate marked and slight increases and -- & - indicate marked and slight decreases. Species marked with 1 are endangered, those with 2 are vulnerable, those with 3 are rare and those with 4 require consideration (Ahlén & Tjernberg 1992). Numbers in parantheses indicate that the species requires consideration in some regions of Sweden.

Tätheten (revirkm²) av 29 jordbruksfåglar i de åtta inventeringsområdena i södra Sverige. Arterna är indelade efter sina huvudbiotoper. De primära jordbruksarterna visas med fet stil och de sekundära med normal stil. Populationsförändringar sedan 1950 enligt litteraturen (References) visas under Pop. 0 indikerar stabil population, ++ & + indikerar stark respektive måttlig ökning, -- & - indikerar stark respektive måttlig minskning och ? okänd trend. Arter markerade med 1 är akut hotade, de med 2 sårbara, de med 3 sällsynta och de med 4 hänsynskrävande. Siffror inom parentes visar att arten är hänsynskrävande i delar av landet.

	Habitat	Territories/km ²				Revirkm ²				Mean	S.D.	CV(%)	Pop	References
		And	Dör	Fors	Klock	Vikb	Väsf	Äng	Sjö					
<i>Perdix perdix</i> ⁴	Arable	0.19	0.00	0.00	0.07	0.00	0.08	0.00	0.00	0.04	0.07	163.86	--	Dahlgren 1988, Göransson 1985
<i>Alauda arvensis</i>		50.42	21.37	29.57	32.76	29.13	8.15	7.48	27.47	25.79	13.88	53.83	-	Karlsson & Kjellén 1988, Svensson 1989
<i>Columba oenas</i>		0.52	0.42	0.84	0.07	0.65	0.00	2.98	1.97	0.93	1.03	110.35	--	Roos 1978, 1984
<i>Crex crex</i> ⁴	Meadow	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.54	0.00	0.00	0.07	0.19	282.84	0	SOF 1978, Tyrberg 1987
<i>Vanellus vanellus</i>		1.36	1.01	0.32	1.11	0.76	2.31	1.29	1.10	1.16	0.57	49.33	--	Pettersson 1981, 1988a
<i>Numenius arquata</i> ⁽⁴⁾		0.00	0.00	0.00	0.28	0.00	0.54	0.16	0.00	0.12	0.20	161.94	--	Pettersson 1988b, Stolt 1987
<i>Anthus pratensis</i>		1.10	0.76	0.21	1.66	3.99	4.15	0.08	0.95	1.61	1.60	98.96	--	Österlöf & Stolt 1982, Hjort & Pettersson 1990
<i>Motacilla flava flava</i> ⁽⁴⁾		0.26	0.00	0.00	0.07	0.00	3.77	0.16	0.66	0.61	1.29	210.48	--	Ekstam 1974
<i>Saxicola rubetra</i>		1.82	0.51	4.01	4.77	5.41	6.99	2.17	1.97	3.18	2.21	69.48	0	Hjort et al. 1981
<i>Locustella naevia</i>		0.00	0.00	0.00	0.35	0.11	3.07	0.32	0.44	0.54	1.04	194.16	++	Källander 1970
<i>Acrocephalus palustris</i>		2.14	0.08	0.00	0.07	0.00	0.00	0.00	0.00	0.29	0.75	261.50	++	Cavallin 1977, Holmbring 1988
<i>Phasianus colchicus</i>	Edge &	2.66	3.04	0.21	0.97	0.97	0.23	0.08	2.05	1.28	1.16	91.15	--	Göransson 1988, Jakt & Vilt 1983
<i>Picus viridis</i>	dry	0.00	0.25	0.63	0.41	1.08	0.23	1.53	1.02	0.65	0.52	80.86	-	Nilsson et al 1992
<i>Luscinia luscinia</i>	pasture	4.74	2.45	-	0.35	1.08	0.23	2.90	1.46	1.89	1.60	85.00	++	Pettersson 1986
<i>Carpodacus erythrinus</i>		0.00	0.00	0.00	0.28	0.00	3.61	0.00	0.00	0.49	1.27	260.63	++	Österlöf & Stolt 1982, Hjort & Pettersson 1990
<i>Sylvia communis</i>		4.61	4.22	1.27	1.87	-	4.30	-	4.38	3.44	1.47	42.72	0	Hjort & Lindholm 1978, Hjort & Pettersson 1990
<i>Oenanthe oenanthe</i>		0.32	0.68	0.53	1.11	5.50	0.38	2.49	0.29	1.41	1.80	127.72	-	Carlsson & Moreno 1988
<i>Lanius collurio</i>		0.13	0.42	0.95	0.97	1.51	0.08	1.45	0.95	0.81	0.55	68.08	-	Svensson 1990
<i>Carduelis cannabina</i>		2.47	2.62	1.16	2.28	2.05	0.54	1.69	1.83	1.83	0.70	38.18	--	Risberg 1988a, Svensson 1990
<i>Carduelis carduelis</i>		0.06	0.08	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.15	0.04	0.06	151.03	-	Roos 1984, SOF 1990
<i>Emberiza hortulana</i>		0.00	0.00	0.00	0.00	6.90	2.61	0.97	0.00	1.31	2.44	186.25	-	Stolt 1988b, SOF 1990
<i>Emberiza citrinella</i>		4.41	12.25	19.96	16.45	-	8.30	-	27.54	14.82	8.35	56.32	0	Runesson & Jönsson 1987, Stolt 1988a
<i>Circus aeruginosus</i> ⁴	Wetland	0.19	0.00	0.00	0.00	0.22	0.00	0.24	0.15	0.10	0.11	110.14	+	Nilsson 1981, Roos 1978
<i>Falco tinnunculus</i> ⁽⁴⁾	General	0.06	0.08	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.03	187.27	--	Nilsson 1981, Pettersson 1986
<i>Buteo buteo</i>		1.52	1.46	0.93	0.83	1.36	1.21	0.60	0.29	1.13	0.35	30.83	--	Roos 1978, Andersson 1988
<i>Accipiter nisus</i>		1.01	0.88	0.13	0.28	0.39	1.21	0.24	0.29	0.59	0.43	72.93	+	SOF 1990
<i>Strix aluco</i>		2.02	0.88	0.53	0.56	0.58	0.61	0.72	0.29	0.84	0.53	63.35	0	Petersson 1977
<i>Asio otus</i>		0.00	0.00	0.00	0.00	0.11	0.23	0.40	0.00	0.09	0.15	162.28	0	Nilsson 1988
<i>Corvus frugilegus</i>		3.24	0.59	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.48	1.14	236.98	0	Malmberg 1988, SOF 1990

Table 4. The status of 19 species of farmland birds that were not mapped at the eight study sites in southern Sweden. The primary farmland birds are shown in bold, and * indicates breeding at the site according to the breeding criteria. Population changes since 1950 according to the literature (References) are given under Pop where 0 indicates no change, ? unknown, ++ & + marked and slight increase and -- & - marked and slight decrease. Species marked with 1 are endangered, those with 2 are vulnerable, those with 3 are rare and those with 4 require consideration (Ahlén & Tjernberg 1992), numbers in parentheses indicate that the species requires consideration in some regions of Sweden.

Status för 19 jordbruksfåglar som ej revirkarterades i de åtta inventeringsområdena. Arterna är indelade efter sina huvudbiotoper. De primära jordbruksarterna visas med fet stil och de sekundära med normal stil. * indikerar förekomst i området enligt häckningskriterier. Populationsförändringar sedan 1950 enligt litteraturen (References) visas under Pop. 0 indikerar stabil population, ++ & + indikerar stark respektive måttlig ökning, -- & - indikerar stark respektive måttlig minskning och ? okänd trend. Arter markerade med 1 är akut hotade, de med 2 sårbara, de med 3 sällsynta och de med 4 hänsynskrävande.

	Habitat	And	Dör	Fors	Klock	Vikb	Väsf	Äng	Sjö	Pop	References
<i>Columba palumbus</i>	Arable	*	*	*	*	*	*	*	*	++	Roos 1978, 1984
<i>Miliaria calandra</i> ¹										--	Jönsson 1982
<i>Circus pygargus</i> ²	Meadow									+	
<i>Upupa epops</i> ³	Edge and									+	
<i>Motacilla alba</i>	dry pasture	*	*	*	*	*	*	*	*	0	Österlöf & Stolt 1982
<i>Passer domesticus</i>		*	*	*	*	*	*	*	*	-	Tyrberg 1988
<i>Passer montanus</i>		*	*	*	*	*	*	*	*	+	Svensson 1989
<i>Carduelis chloris</i>		*	*	*	*	*	*	*	*	++	Roos 1978, Svensson 1990
<i>Anser anser</i>	Wetland	*			?				*	++	
<i>Branta canadensis</i>					?		*	*	*	++	
<i>Larus ridibundus</i>					?		*	*	*	+	Fredriksson 1979
<i>Larus canus</i>				?	?		*	*	*	-	
<i>Milvus milvus</i> ⁴	Generalists									+	Sylvén 1983
<i>Pica pica</i>		*	*	*	*	*	*	*	*	+	Högstedt 1988a, Svensson 1990
<i>Hirundo rustica</i>		*	*	*	*	*	*	*	*	-	Roos 1978, 1984, Svensson 1990
<i>Corvus monedula</i>		*	*	*	*	*	*	*	*	0	Högstedt 1988b
<i>Corvus corone</i>		*	*	*	*	*	*	*	*	+	Sondell 1971, Loman 1988
<i>Turdus pilaris</i>		*	*	*	*	*	*	*	*	0	Hjort et al 1981
<i>Sturnus vulgaris</i>		*	*	*	*	*	*	*	*	--	Pettersson 1986, Svensson 1990

Asio otus, Corncrake, Grey Partridge *Perdix perdix*, Goldfinch *Carduelis carduelis*, and Kestrel. Some farmland species were not found at the census sites; Montagu's Harrier *Circus pygargus*, Red Kite *Milvus milvus*, Hoopoe *Upupa epops* and Corn Bunting *Miliaria calandra*. These species have relatively small localised populations and a restricted distribution in Sweden and consequently were not found breeding at any of the sites.

The farmland species were divided into different groups according to their main habitats (Tables 3 and 4). The distribution and commonness of these groups of farmland birds are discussed below. There was a correlation between the number of sites where a species was found and the species' mean density for the 29 mapped species of farmland birds (Spearman rank correlation, $n=29$, $r_s=0.81$, $p<0.001$). Thus, the number of sites where the species was found can be used as an estimator of its population density, even if some species, such as raptors, are found at many sites but in

relatively low densities. On farmland, the pasture and edge species were the most abundant ones (mean 6.1 ± 3.1 sites). The habitat generalists were also widespread (mean 5.9 ± 3.1 sites). Similarly, the arable species, apart from partridges, were found at most sites (mean 5.2 ± 3.6 sites). Partridges were absent from some sites because their populations have been severely reduced by the effects of pesticides (Potts 1986, Dahlgren 1988). Meadow is the habitat that has declined most with the modernisation of farmland, and this is probably reflected in the variability of distribution and densities of the meadow species (Table 3). Many of these species were rare or absent from the modern sites (mean 4.6 ± 3.0 sites), but more common at traditional sites such as Västerfärnebo, Vikbolandet and Ängsö. All meadow species except the Marsh Warbler (mainly found in southern Sweden) were most abundant at Västerfärnebo, where spring floods of riverside fields prevent early cultivation or modernisation into intensive arable fields, and not surprisingly this was the only site with breeding

Table 5. Densities (territories/km²) of 15 selected species of forest birds at the eight study sites in southern Sweden. Population changes since 1950 according to the literature (References) are given under Pop where 0 indicates no change, ? unknown, ++ & + marked and slight increase and -- & - marked and slight decrease. Species marked with 4 require consideration in Sweden and those marked (4) are locally requiring consideration (Ahlén & Tjernberg 1992).

Tätheten (revir/km²) av 15 utvalda skogsarter i de åtta inventeringsområdena. Populationsförändringar sedan 1950 enligt litteraturen (References) visas under Pop. 0 indikerar stabil population, ++ & + indikerar stark respektive måttlig ökning, - & - indikerar stark respektive måttlig minskning och ? okänd trend. Arter markerade med 4 är klassificerade som hänsynskrävande och de med (4) är hänsynskrävande i delar av landet.

	Territories/km ²				Revir/km ²				Mean	S.D.	CV(%)	Pop	References
	And	Dör	Fors	Klock	Vikb	Väsf	Äng	Sjö					
<i>Accipiter gentilis</i> ⁽⁴⁾	0.00	0.00	0.00	0.28	0.00	0.61	0.12	0.15	0.14	0.23	159.72	-	SOF 1990
<i>Falco subbuteo</i>	0.00	0.29	0.00	0.00	0.19	0.00	0.00	0.00	0.07	0.12	175.54	0	
<i>Pandion haliaetus</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.24	0.15	0.03	0.09	264.58	0	SOF 1990
<i>Cuculus canorus</i>	11.62	7.31	0.40	1.11	2.14	1.21	2.04	0.15	3.69	4.18	113.20	-	SOF 1990
<i>Dryocopus martius</i> ⁽⁴⁾	1.01	1.17	0.40	0.83	0.39	0.00	0.36	0.44	0.59	0.42	70.40	0	
<i>Dendrocopos minor</i> ⁽⁴⁾	1.01	0.58	0.40	0.00	0.00	1.21	0.60	0.58	0.54	0.46	85.04	--	SOF 1990
<i>Jynx torquilla</i>	0.00	0.29	0.40	0.83	1.75	0.00	2.28	1.16	0.79	0.90	112.74	-	Svensson 1989, SOF 1990
<i>Lullula arborea</i>	0.00	0.29	0.00	0.00	0.19	0.00	0.00	0.00	0.07	0.12	175.54	--	Roos 1978
<i>Nucifraga caryocatactes</i> ⁽⁴⁾	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.12	0.29	0.02	0.05	264.58	?	
<i>Troglodytes troglodytes</i>	11.62	4.97	0.53	0.28	0.00	0.00	0.12	0.73	2.50	4.40	175.89	+	Hjort & Lindholm 1978
<i>Hippolais icterina</i>	11.11	5.26	0.00	0.83	0.00	9.09	0.84	0.00	3.88	4.65	120.05	++	Svensson et al. 1986
<i>Phylloscopus sibilatrix</i>	2.02	7.60	0.26	7.22	0.19	9.09	4.45	1.16	4.41	3.67	83.23	0	Svensson 1985
<i>Ficedula parva</i> ⁽⁴⁾	0.51	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.07	0.19	264.58	?	
<i>Aegithalos caudatus</i>	1.01	2.05	0.13	0.00	0.39	1.21	2.16	0.15	0.99	0.88	88.34	?	
<i>C. coccothraustes</i> ⁽⁴⁾	2.02	6.14	0.00	0.28	0.00	0.00	2.16	0.15	1.51	2.25	148.83	+	SOF 1978

Corncrakes. The least common species were the wetland species (mean 2.8 ± 0.8 sites).

Blocks of woodland on farmland can be important for forest birds. Table 5 gives the densities of 15 species of selected forest species that were mapped at the eight study sites, together with their status according to the published information. Some of these species, such as Cuckoo *Cuculus canorus*, Wryneck *Jynx torquilla*, and Lesser-spotted Woodpecker *Dendrocopos minor*, are found in forest habitats and forest edges. Other species, such as Black Woodpecker *Dryocopus martius* and Nutcracker *Nucifraga caryocatactes*, are strictly forest species that require different proportions of coniferous and deciduous trees. Despite these differences in habitat requirements, the forest species are found in at least some of the sites, which gives some indication of how varied the landscape is even in the main agricultural regions of southern Sweden.

Population changes

We have reviewed the literature on population changes of farmland birds since 1950 and give their status in Tables 3 and 4. However, the quality of these data is variable. The status of raptors, doves and some passerines has been based on migration counts (Roos 1978, 1984b and 1985), while the status of several other

passerines has been based on ringing data (Österlöf & Stolt 1982, Stolt 1987, and Hjort et al. 1981). Other estimates are based on censuses or surveys (e.g. Fredriksson 1979, Källander 1970). It must be stressed that most population changes are more complex than continuous increases or decreases since 1950. Yellowhammer, Ortolan Bunting, Hooded Crow, Rook, Kestrel and some other raptors declined in the early 1960s. After the prohibition of mercury-based seed dressings most of these species recovered to their earlier population levels (Otterlind & Lennerstedt 1964, Runesson & Jönsson 1987, Loman 1988, Malmberg 1988). Several passerines fluctuate in numbers because of differences in reproductive success and winter survival (Hjort & Lindholm 1978). Despite these deficiencies we think that the estimates of status (Tables 3 and 4) show the main population changes of Swedish farmland birds since 1950.

Of the 48 species classified as farmland birds (Tables 3 and 4), the populations of only 10 have remained relatively stable since 1950. Seventeen species have increased, eight of them markedly, while 21 species have decreased, 12 of them markedly (Tables 3 and 4). The population of the Corncrake, although requiring consideration, is shown as stable because the main decline was due to changes in farming practice before

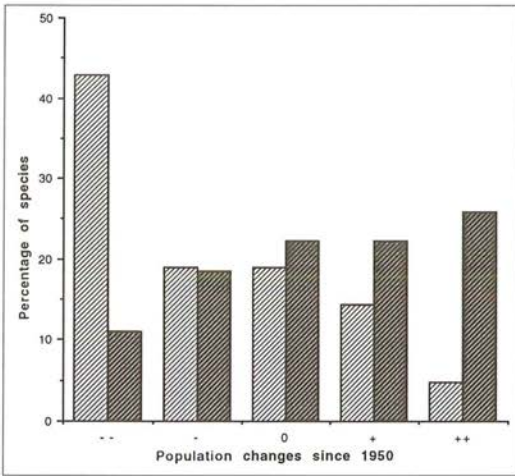


Fig. 2. Population changes of farmland bird populations since 1950. 0 indicates no change, ++ & + indicate marked and slight increases, and -- & - indicate marked and slight decreases. Primary farmland birds (light bars) are those with the bulk of their population depending on farmland, while secondary farmland birds (dark bars) have the bulk of their population in other habitats (mountains, bogs, marshes and villages) or simultaneously use farmland and these other habitats during the breeding season.

Förändringar av jordbruksfåglarnas populationer sedan 1950. 0 indikerar stabil population, ++ & + indikerar stark respektive måttlig ökning, -- & - indikerar stark respektive måttlig minskning. Primära jordbruksarter (ljusa staplar) är de med största delen av populationen på jordbruksmark, medan sekundära jordbruksarter (mörka staplar) har den största delen av populationen i andra biotoper (t. ex. fjäll, myrar, våtmarker och bebyggelse) eller nyttjar både jordbruksmark och dessa biotoper under häckningssäsongen.

1950. Thus, more species seem to have decreased (21) than increased (17). We have split the farmland birds into two groups: primary farmland birds (shown in bold in Tables 3 and 4) are those with the bulk of their population (more than half of the Swedish population) depending on farmland. Secondary farmland birds have the bulk of their population in other habitats (mountains, bogs, marshes and villages) or use both farmland and other habitats during the breeding season. There are marked differences in the population trends of primary and secondary farmland species (Fig. 2): nine (43%) of the 21 primary species have declined markedly (indicated by -- in Tables 3 and 4) compared with only 3 (11%) of the 27 secondary farmland species. Similarly, only 1 (5%) of the primary farmland species have increased markedly (++ in Tables 3 and 4) compared with 7 (26%) of the secondary farmland species. These

differences in marked population changes (++ and --) between primary and secondary farmland species were significant ($\chi^2=7.5$, $df=1$, $p<0.01$). Thus, the populations of primary farmland birds have declined more than the populations of secondary farmland birds, particularly as the secondary species also thrive in other habitats.

There are differences in population changes between habitats. Strictly arable species seem to have declined in numbers, while species foraging in arable habitats but breeding in other habitats seem to have done better. There have been large changes in the bird fauna on meadows; species favoured by grazed or cut meadows have declined in numbers, while those preferring abandoned grassland have increased. Edge and pasture species seem to be the group that has declined least.

Ahlén & Tjernberg (1992) have classified all threatened and rare vertebrates in Sweden into different categories depending on their vulnerability and need for conservation measures (see Tables 3, 4 and 5). More primary than secondary farmland species have gone extinct, or are categorized as endangered, vulnerable or requiring consideration (Fig. 3, $\chi^2=13.7$, $df=1$, $p<0.001$). The White Stork *Ciconia ciconia* and the Barn Owl *Tyto alba* have vanished from Sweden since 1950. Of the primary farmland species the Corn Bunting is classified as endangered, Montagu's Harrier as vulnerable, Hoopoe as rare and four species (Partridge, Corncrake, Yellow Wagtail and Curlew) are classified as requiring consideration in at least some parts of the country. No secondary farmland species have vanished since 1950, none is classified as endangered or vulnerable, although three species (Red Kite, Marsh Harrier and Kestrel) are classified as requiring consideration. Thus the secondary species are considerably less at risk than the primary farmland species, presumably because they are able to survive in a variety of habitats including farmland.

Farmland as breeding habitat

The changes in Swedish farmland are still continuing and most farmland birds are less common on modernised than on traditional farmland (Robertson et al. 1990). Some species can perhaps adapt to modern farmland, for example the Whitethroat has to some degree adjusted its choice of habitat and now breeds in oil-plant fields (Cavallin 1988). On the other hand, some farmland species that appear to be adapted to modern farmland may only be surviving on farmland because of immigration from source areas in other habitats that compensates for the lower breeding success on farmland. Pulliam (1988) argued that an equilibrium with both source and sink habitats can be both ecologically and evolutionarily stable. Only a small fraction of the

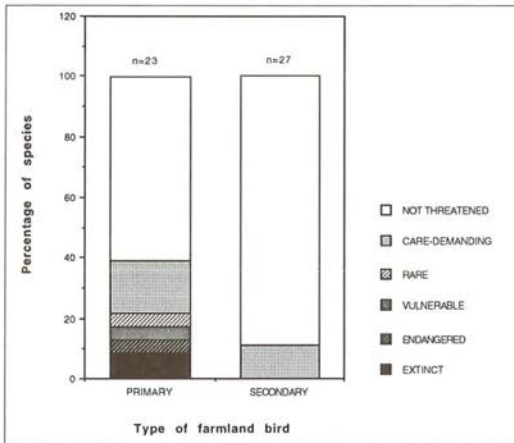


Fig. 3. Percentage of primary and secondary farmland birds that are classified as extinct, endangered, vulnerable, rare or in need of conservation measures. Primary farmland birds are those with the bulk of their population depending on farmland, while secondary farmland birds have the bulk of their population in other habitats (mountains, bogs, marshes and villages) or simultaneously use farmland and these other habitats during the breeding season.

Proportionen av primära och sekundära jordbruksarter som klassificeras som försvunna, akut hotade, sårbara, sällsynta och hänsynskrävande. Primära jordbruksarter (till vänster) är de med största delen av populationen på jordbruksmark, medan sekundära jordbruksarter (till höger) har den största delen av populationen i andra biotoper (t. ex. fjäll, myrar, våtmarker och bebyggelse) eller nyttjar både jordbruksmark och dessa biotoper under häckningssäsongen.

population will occur in the source habitat if the surplus population of the source is large and the deficit per capita in the sink is small. For example, Lapwings and Curlews have been shown to produce too few fledglings to maintain their farmland populations in areas dominated by cereal crops (Galbraith 1988, Berg 1992).

In the next few years there will be major changes to Swedish farmland, resulting from large areas being taken out of production. This will imply a threat to several farmland birds, especially since marginal farmland habitats such as meadows, where several uncommon species are found, can be expected to be withdrawn from production. It is therefore of vital importance that conservation needs are taken into account when land use in farmland changes and that the effect of these changes are studied.

Acknowledgements

We would like to thank all the birders who helped with the censuses at the eight study sites for their help and enthusiasm. The study was supported by grants (to J.R.) from the Swedish Environment Protection Agency and the World Wide Fund for Nature. Thanks to Anders Møller, Sven G. Nilsson, Tomas Pärt, Lennart Risberg and two anonymous referees for valuable comments on earlier drafts of this paper.

References

- Ahlén, I. & Tjernberg, M. 1992. *Artfakta. Hotade och sällsynta vertebrater i Sverige 1992*. The Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala.
- Alexandersson, H. & Eriksson, M. O. G. 1988. Hävdade fuktängar och mader som fågelmiljö. In: Andersson, S. (ed.) *Fåglar i jordbrukslandskapet, Vår Fågelvärld, Suppl.* 12:21-34.
- Andersson, S. 1988. Ormvråk *Buteo buteo* L. In: Andersson, S. (ed.) *Fåglar i jordbrukslandskapet, Vår Fågelvärld, Suppl.* 12:147-154.
- Berg, Å. 1992. Factors affecting reproductive success of curlews *Numenius arquata* on farmland. *Ibis* 133:44-51.
- Berg, Å. & Skoglund, T. 1985. Faunan i Ängsörkipelagen. *Länsstyrelsen i Västmanlands Län informerar*, nr 9, 1985.
- Carlsson, A. & Moreno, J. 1988. Stenskvätta *Oenanthe oenanthe* L. In: Andersson, S. (ed.) *Fåglar i jordbrukslandskapet, Vår Fågelvärld, Suppl.* 12:293-298.
- Cavallin, B. 1977. Kärrsångarens förekomst i Skåne 1977. *Anser* 18:243-252.
- Cavallin, B. 1988. Törmsångare *Sylvia communis* Latham. In: Andersson, S. (ed.) *Fåglar i jordbrukslandskapet, Vår Fågelvärld, Suppl.* 12:307-314.
- Dahlgren, J. 1988. Rapphöna *Perdix perdix* L. In: Andersson, S. (ed.) *Fåglar i jordbrukslandskapet, Vår Fågelvärld, Suppl.* 12:159-166.
- Ekstam, U. 1974. Förändringar av fågelfauna och miljö vid Tåkern 1850-1974. *Vår Fågelvärld* 34:268-282.
- Erlinge, S. & Svensson, S. 1976. Fågelsamhällen i jordbrukslandskap med olika markanvändning. *Anser* 15:201-210.
- Fredriksson, S. 1979. Skratmåsen (*Larus ridibundus*) i Sverige. *Vår Fågelvärld* 38: 173-200.
- Galbraith, H. 1988. Effects of agriculture on breeding ecology of lapwings (*Vanellus vanellus*). *Journal of Applied Ecology* 25: 487-503.
- Gerrell, R. 1988. Jordbrukslandskapets fågelfauna i historisk perspektiv. In: Andersson, S. (Ed.) *Fåglar i jordbrukslandskapet, Vår Fågelvärld, Suppl.* 12: 1-20.
- Göransson, G. 1985. Fältviltet under 30 år – en enkätundersökning. *Viltnytt* 21:7-9.
- Göransson, G. 1988. Fasan *Phasianus colchicus* L. In: Andersson, S. (Ed.) *Fåglar i jordbrukslandskapet, Vår Fågelvärld, Suppl.* 12:173-182.
- Hjort, C. & Lindholm, C.-G. 1978. Annual bird ringing totals and population fluctuations. *Oikos* 30:387-392.
- Hjort, C., Lindholm, C.-G. & Pettersson, J. 1981. Ringmärkningsciffror vid Ottenby fågelstation 1946-1980. *Rapport från Ottenby fågelstation*, nr 2. Degerhamn.

- Hjort, C. & Pettersson, J. 1990. Flyttfåglarnas antal och den föränderliga miljön. *Calidris* 19: 13-23.
- Holmbring, J. -Å. 1988. Kärrsångare *Acrocephalus palustris* (Bechst). In: Andersson, S. (ed.) Fåglar i jordbrukslandskapet, *Vår Fågelvärld, Suppl.* 12:299-306.
- Högstedt, G. 1988a. Skata *Pica pica* L. In: Andersson, S. (ed.) Fåglar i jordbrukslandskapet, *Vår Fågelvärld, Suppl.* 12: 321-326.
- Högstedt, G. 1988b. Kaja *Corvus monedula* L. In: Andersson, S. (ed.) Fåglar i jordbrukslandskapet, *Vår Fågelvärld, Suppl.* 12:327-330.
- Jakt och viltvårdsberedningen 1983. Vilt och jakt. *Statens Offentliga Utredningar* 1983:21. Stockholm.
- Järvinen, O. & Ulfstrand, S. 1980. Species turnover of a continental bird fauna: northern Europe, 1850-1970. *Oecologia* (Berl.) 46: 186-195.
- Jönsson, P. E. 1982. Skånska fåglar: kornsparven. *Anser* 21: 213-222.
- Karlsson, J. & Kjellén, N. 1988. Sånglärka *Alauda arvensis* L. In: Andersson, S. (ed.) Fåglar i jordbrukslandskapet, *Vår Fågelvärld, Suppl.* 12: 245-254.
- Källander, H. 1970. Förekomst av gräshoppssångare (*Locustella naevia*) i Sverige 1968. *Vår Fågelvärld* 29:6-10.
- Larsson, B. M. P. 1985. Jordbrukslandskapets vilda växtvärld - en hotad naturresurs. *Skaraborgsnatur* 22:24-37.
- Ljunggren, L. 1988. Ringduva *Columba palumbus*, L. In: Andersson, S. (ed.) Fåglar i jordbrukslandskapet, *Vår Fågelvärld, Suppl.* 12:201-208.
- Loman, J. 1988. Kråka *Corvus corone cornix* L. In: Andersson, S. (ed.) Fåglar i jordbrukslandskapet, *Vår Fågelvärld, Suppl.* 12:337-344.
- Malmberg, T. 1988. Råka *Corvus frugilegus* L. In: Andersson, S. (ed.) Fåglar i jordbrukslandskapet, *Vår Fågelvärld, Suppl.* 12:331-336.
- Nilsson, S. G. 1981. De svenska rovfågelbeståndens storlek. *Vår Fågelvärld* 40:249-262.
- Nilsson, I. 1988. Hornuggla *Asio otus* L. In: Andersson, S. (ed.) Fåglar i jordbrukslandskapet, *Vår Fågelvärld, Suppl.* 12:231-240.
- Nilsson, S. G., Olson, O., Svensson, S. & Wiktander, U. 1992. Population trends and fluctuations in Swedish woodpeckers. *Ornis Svecica* 2:13-21.
- O'Connor, J. & Shrubbs, M. 1986. *Farming and birds*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Otterlind, G. & Lennerstedt, I. 1964. Den svenska fågelfaunan och biocidskadorna. *Vår Fågelvärld* 24:335-400.
- Pettersson, J. 1977. Förekomsten av ugglor och rovfåglar i Kvismareområdet 1957-1976. *Vår Fågelvärld* 36:129-133.
- Pettersson, J. 1986. Ottenby Fågelstation 1985. *Calidris* 15:7-24.
- Pettersson, Å. 1981. Kvismaren. Vegetation och fågelliv. *Länsstyrelsen i Örebro län*. Publikation 1981:20.
- Pettersson, Å. 1988a. Tofsvipa *Vanellus vanellus* L. In: Andersson, S. (ed.) Fåglar i jordbrukslandskapet, *Vår Fågelvärld, Suppl.* 12:189-194.
- Pettersson, Å. 1988b. Storspov *Numenius arquata* L. In: Andersson, S. (ed.) Fåglar i jordbrukslandskapet, *Vår Fågelvärld, Suppl.* 12:195-200.
- Potts, G. R. 1986. The Partridge. Collins, London.
- Pulliam, H. R. 1988. Sources, sinks and population regulation. *American Naturalist* 132 : 652-661.
- Risberg, L. 1988a. Vart tog hämplingen vägen? *Fåglar i X-län* 19:29-34.
- Risberg, L. 1988b. Kornknarr *Crex crex* L. In: Andersson, S. (ed.) Fåglar i jordbrukslandskapet, *Vår Fågelvärld, Suppl.* 12:183-188.
- Robertson, J. G. M. & Skoglund, T. 1985. A method for mapping birds of conservation interest over large areas. In: *Bird census and atlas work*. Taylor, K., Fuller, R. J. & Lack, P. C. (eds.) . British Trust for Ornithology, Tring.
- Robertson, J. G. M., Eknert, B. & Ihse, M. 1990. Habitat analysis from infra-red aerial photographs and the conservation of birds in Swedish agricultural landscapes. *Ambio* 19:195-203.
- Roos, G. 1978. Sträckräkning och miljöövervakning: långsiktiga förändringar i höststräckets numerär vid Falsterbo. *Anser* 17:133-138.
- Roos, G. 1984. Sträckräkningar vid Falsterbo hösten 1983. *Anser* 23:1-26.
- Roos, G. 1985. Sträckräkningar vid Falsterbo hösten 1984. *Anser* 24:1-28.
- Runesson, B. & Jönsson, K. 1987. Inventering av ortolan- och gulspurv vid Kvismaren 1965-86. *Fåglar i Kvismaren* 2:2-12.
- Sondell, J. 1976. Populationsutvecklingen hos kråka (*Corvus corone cornix*) i Kvismaren, Närke 1964-73. *Vår Fågelvärld* 35: 113-121.
- Stolt, B.-O. 1987. Ringmärkning och populationsförändringar hos fåglar. Proceedings of the fifth Nordic Ornithological Congress 1985. *Acta Reg. Soc. Litt. Gothoburgensis, Zoologica* 14:202-212.
- Stolt, B.-O. 1988a. Gulspurv *Emberiza citrinella* L. In: Andersson, S. (ed.) Fåglar i jordbrukslandskapet, *Vår Fågelvärld, Suppl.* 12:363-368.
- Stolt, B.-O. 1988b. Ortolanparv *Emberiza hortulana* L. In: Andersson, S. (ed.) Fåglar i jordbrukslandskapet, *Vår Fågelvärld, Suppl.* 12:369-374.
- Svensson, S. 1974. Mer om svensk fågelatlas. *Vår Fågelvärld* 33: 99-104.
- Svensson, S. 1985. Effects of changes in tropical environments on the North European avifauna. *Ornis Fennica* 62:56-63.
- Svensson, S. 1989. Övervakning av fåglars populationsutveckling och reproduktion hos stare. *Årsrapport 1988*. Ekologiska institutionen. Lunds Universitet.
- Svensson, S. 1990. Övervakning av fåglars populationsutveckling och reproduktion hos stare. *Årsrapport 1989*. Ekologiska institutionen. Lunds Universitet.
- Svensson, S., Hjort, C., Pettersson, J. & Roos, G. 1986. Bird population monitoring: a comparison between annual breeding and migration counts in Sweden. *Vår Fågelvärld Suppl.* 11:215-224.
- Sveriges Ornitologiska Förening. 1978. *Sveriges Fåglar*. 1 uppl. Stockholm.
- Sveriges Ornitologiska Förening. 1990. *Sveriges Fåglar*. 2 uppl. Stockholm.
- Sylvén, M. 1983. Projekt glada - verksamhetsrapport för perioden 1981-82. *Vår Fågelvärld* 42:106-114.
- Tyrberg, T. 1987. Fågelrapport för 1987. *Vår Fågelvärld* 46:375-417.
- Tyrberg, T. 1988. Gråspurv *Passer domesticus* L. In: Andersson, S. (Ed.) Fåglar i jordbrukslandskapet. *Vår Fågelvärld, Suppl.* 12: 355- 360.

Österlöf, S. & Stolt, B.-O. 1982. Population trends indicated by birds ringed in Sweden. *Ornis Scandinavica* 13:135-140.

Sammanfattning

Status och populationsförändringar hos jordbruksfåglar i södra Sverige

Sedan 1950 har det skett omfattande förändringar av det svenska jordbrukslandskapet (Gerell 1988). Detta har lett till ett storskaligt, homogent och intensivt brukat jordbrukslandskap i stora delar av landet, speciellt i slättbygdsområdena i södra Sverige. Moderniseringen av jordbruket har påverkat många jordbruksfåglar, några arter har försvunnit som häckfåglar och andra har tillkommit under denna period (Järvinen & Ulfstrand 1980, Ahlén & Tjernberg 1992). Många arter har också minskat eller ökat kraftigt i antal under denna period och jordbrukslandskapet torde vara en av de miljöer där det skett störst förändringar.

Målsättningen med denna undersökning var att genom inventeringar fastställa olika jordbruksfåglares status samt att med hjälp av tillgängliga litteratordata bedöma vilka populationsförändringar som skett hos dessa arter. Vi presenterar tätheter för 29 utvalda jordbruksfåglar och 15 skogsfåglar (som förekommer på skogsmark i jordbruksområden) i åtta stora jordbruksområden (14.5-21.5 km², totalt 140 km²) i södra Sverige, vilka revirkarterades under åren 1983-85. För ytterligare 19 jordbruksfåglar, som ej inventerats kvantitativt, redovisas kvalitativa data (förekomst eller ej förekomst i områdena) och för samtliga 48 arter redovisas populationsförändringarna sedan 1950.

Undersökningsområden och metoder

Två undersökningsområden, Dörröd (Dör) och Anderslöv (And) ligger i Götalands södra slättbygder, tre områden, Forshem (Fors), Klockrike (Klock) och Vikbolandet (Vikb) ligger i Götalands norra slättbygder och tre områden, Ängsö (Äng) och Sjö och Västerfärnebo (Väsf) ligger i Svealands slättbygder. Områdenas geografiska läge, storlek och biotopsammansättning presenteras i Tabell 1.

Fyrtiofyra arter (29 jordbruksfåglar och 15 skogsarter) inventerades enligt en modifierad form av revirkarteringsmetoden (se Robertson & Skoglund 1985). Varje område delades in i lämpligt antal delområden som kunde inventeras under ett morgonpass. Varje delområde besöktes under 8 morgnar och två nätter och alla observationer av de 44 utvalda arterna noterades på kartor. Kriterier för fastställande av antalet revir för de olika arterna vid utvärderingen av materialet framgår av Robertson & Skoglund (1985). Tätheten av jordbruksarter beräknades genom att antalet revir dividerades med arealen jordbruksmark för

jordbruksarterna, och för skogsarterna dividerades antalet revir med arealen skogsmark. Dessutom noteras observationer av övriga arter enligt de kriterier för häckning som redovisats av Svensson (1974), vilket möjliggjorde fastställandet av antalet häckande arter i de olika områdena.

Arealen av olika biotoper mättes på infraröda flygfoton (skala 1:30 000) med hjälp av ett digitaliseringsbord. Följande 11 biotoper särskildes då: åker, åkerholmar, hagmark, buskmark, ängsmark, barrskog, blandskog, triviallövskog, ädellövskog, kalhygge, våtmark, vass och bebyggelse.

Resultat och diskussion

Antalet häckande arter i de olika områdena varierade mellan 73 och 88, med det högsta antalet i de tre nordligaste områdena (Sjö, Ängsö och Västerfärnebo). Antalet häckande jordbruksarter i de olika områdena (Tabell 2) påverkades av flera faktorer. Antalet jordbruksarter var positivt korrelerat med arealen jordbruksmark, men också med arealen av biotoperna buskmark och triviallövskog. Antalet jordbruksarter var också positivt korrelerat med skogens fragmentering, d.v.s. det fanns fler arter i landskap med flera små skogsområden än i de landskap där ett fåtal stora skogsområden fanns (Fig. 1). Antalet häckande jordbruksarter var alltså beroende av areal, förekomst av vissa biotoper samt landskapets mosaikstruktur.

Antalet områden en art fanns i var korrelerat med artens täthet (Spearman rank korrelation, $n=29$, $r=0.81$, $p<0.001$), vilket visar att detta kan vara ett godtagbart mått på hur spridd en art är för de arter som ej inventerades kvantitativt. Kant och hagmarksarterna fanns i flest områden (Tabell 3 och 4) och inkluderade arter med höga tätheter såsom gulspurv samt flera arter med relativt höga tätheter t. ex. ortolansparv, stenskvätta, näktergal och törnsångare (Tabell 3). De flesta arterna i denna biotop har inte minskat så dramatiskt i antal som andra artgrupper (Tabell 3 och 4). Biotopsgeneralisterna var (förutom rovfåglaorna) som väntat vanliga i inventeringsområdena (Tabell 3 och 4). Några arter som är beroende av åkermark fanns också i de flesta områdena (Tabell 3 och 4). Sånglärkan förekom med högst tätheter av alla arter (Tabell 3), och ringduvan fanns i samtliga områden och förekommer normalt i höga tätheter i jordbrukslandskapet (Ljunggren 1988). De flesta av åkermarksarterna har emellertid minskat i antal sedan 1950 (Tabell 3 och 4), troligen en effekt av jordbrukets modernisering som medfört åkrar utan så kallade "odlingshinder" och av en omfattande användning av besprutningsmedel. Ängsmark är den biotop som minskat mest i areal och de flesta ängsmarksarterna fanns bara i vissa områden (Tabell 3 och 4) och för det mesta i låga tätheter (Tabell 3). Ängsmarksarter som

trivs på igenvuxna ängar, t. ex. gräshoppstångaren, har emellertid ökat i antal (Tabell 3). De som trivs på hävdade ängar har minskat i antal och arter som stor-spov, tofsvipa, kornknarr och gulärta förekom i låga tätheter i de flesta områden (Tabell 3).

Med hjälp av data från flyttfågelräkningar, ringmärkning och olika inventeringar har vi gjort ett försök att uppskatta vilka populationsförändringar som skett hos de studerade arterna. Kvaliteten på dessa data är dock varierande och populationsförändringarna är oftast mer komplexa än fortlöpande ökning eller minskningar under denna period (se t. ex. Otterlind & Lennerstedt 1964, Hjort & Lindholm 1978). Vi tror dock att de redovisade populationsförändringarna visar de huvudsakliga förändringar som skett sedan 1950. Av de 48 jordbruksarter som häckar i Sverige har 10 haft relativt stabila populationer sedan 1950, 17 har ökat i antal (8 markant), medan 21 har minskat i antal (12 markant) (Fig. 2), vilket tyder på att ungefär lika många arter minskat som ökat i antal. Det var emellertid skillnader mellan olika typer av jordbruksfåglar. Av de 21 arter som primärt häckar på jordbruksmark har 9 (43 %) minskat markant jämfört med bara 3 (11 %) av de sekundära jordbruksarterna, som har en stor andel av

populationen i andra biotoper, t. ex. i bebyggelse, på fjäll eller myrar (Fig. 2). Likaledes har bara 5 % av de primära jordbruksarterna ökat markant, jämfört med 26 % av de sekundära jordbruksarterna (Fig. 2).

En större andel av de primära jordbruksarterna är också enligt Ahlén & Tjernberg (1992) försvunna eller klassificerade som akut hotade, sårbara, sällsynta eller hänsynskrävande på de svenska hotlistorna (Fig. 3). Fågelarter beroende av jordbrukslandskapet är alltså utsatta för större hot än de arter som också förekommer i andra biotoper.

Hotet mot jordbruksfåglarna ökar nu ytterligare när stora delar av jordbrukslandskapet överförs till alternativ produktion p.g.a. överproduktion av stråsäd. Det råder dock fortfarande stor osäkerhet om vad som skall ske med stora arealer omställningsmark. Plantering av skog (som ansetts vara ett rimligt alternativ) får negativa effekter för de flesta jordbruksarter, medan t. ex. anläggning av våtmarker och extensiva betesmarker har övervägande positiva effekter. Det är därför av största vikt att effekterna av dessa omfattande förändringar av jordbrukslandskapet följs upp och att naturvårdshänsyn tas vid överföringen av jordbruksmark till alternativ produktion.

Interspecific variation in time budgets among sympatric dabbling ducks

MÅRTEN ÅSTRÖM

Abstract

The effect of some of the ecological differences among Swedish dabbling ducks, population densities and sex ratios on the proportion of time allocated to foraging was studied during the breeding season 1986 and 1987. Time budget data were collected at southern Gotland, Sweden, and correlation analyses were done with ecological differences determined from the literature and from observations. Increasing male bias in the sex ratios increased the amount of time spent vigilant early in the breeding season for both sexes in April 1987 and for males in May 1987, and also increased the amount of movements of males in April 1987 and of females in May 1986, but decreased movements of males in June 1986. The amount of time spent vigilant did also decrease with increasing male bias for females in June 1986. The proportion of time spent foraging by females in May 1986, but also in May 1987 and June 1986, decreased as the male bias increased. In

early breeding season (April), the proportion of time devoted to aggressions (for males) and movements (for females) were positively correlated with the population densities. This did not, however, lead to decreased foraging time. In late season (July) the foraging time was positively correlated with population densities, indicating intraspecific exploitative competition for prey. Migration distance and degree of carnivory did not influence amount of time allocated to foraging. In conclusion, it was shown that sex ratios and population densities did influence time allocation among dabbling ducks during some parts of the breeding season.

Mårten Åström, Department of Wildlife Ecology, Swedish University of Agricultural Sciences, S-901 83 Umeå, Sweden. Present address: Department of Ecology, Theoretical Ecology, Lund University, Ecology Building, S-223 62 Lund, Sweden.

Received 8 October 1992, Accepted 18 October 1992, Edited by T. Pärt

Introduction

Among seasonally reproducing animals time and energy allocation during the breeding season can be expected to greatly influence reproductive success (King 1974). The proportion of time devoted to e.g. foraging can thus be expected to reflect the needs and the restrictions that an animal is experiencing in a given situation.

The need of foraging generally increases with energy demanding processes such as reproduction and migration. In some situations, however, there can be a time lag between gathering the energy and using it (Krapu 1981). Use of energy reserves thus can influence time allocation (Thompson & Raveling 1987). Moreover, both food quantity and quality may influence total foraging time (Sih 1984, Stephens & Krebs 1986).

Behavioural demands can to some extent restrict the time available to foraging, e.g. avoiding predators and

behaviours associated with reproduction are assumed to interfere with foraging (Sih 1980, Lima 1985, Clark & Ricklefs 1988). Under intraspecific interference competition, large population densities and/or biased sex ratios may increase the demands for other activities than foraging, such as vigilance and aggressions (Mjelstad & Saetersdal 1988).

Much of this is well documented, especially among birds (e.g. Brown & Fredrickson 1987, Austin 1987, Masman et al. 1988, Mace 1989), but only a few studies have had the opportunity to make comparisons using species with different demands and restrictions but still experiencing approximately the same environmental conditions (e.g. Bergan et al. 1989). A group of similar species breeding in the same habitat can provide this opportunity.

The dabbling ducks (Anatidae) form a guild of species that show large ecological similarities. Still, there are differences in e.g. migration distances (Perdeck & Clason 1981, Pettersson et al. 1986), degree of territoriality (Nudds & Ankney 1982), habitat use (Nudds 1983), diet choice (Swanson & Duebbert 1989), prey size choice (Nudds & Bowlby 1984) and nest site selection (Bengtson 1970, Swanson & Duebbert 1989).

Some of the ecological differences between the species of dabbling ducks can be expected to influence the proportion of time allocated to foraging. The following predictions can be made. Large migration distances can be expected to increase the amount of time spent foraging in early and late breeding season. Because energy and nutrients are thought to be limiting resources during breeding and moulting (Bluhm 1988), larger degree of carnivory would decrease the time needed to fulfil the nutritional requirements of the ducks and thus also decrease the amount of time needed for foraging (Paulus 1988). Intraspecific exploitative competition would probably force the individuals to spend more time foraging at high population densities because of suppressed prey densities. On the other hand, when there is intraspecific interference competition, larger population densities would decrease time available for foraging as encounter rate between conspecifics increase (Mjelstad & Saetersdal 1988). A male biased functional sex ratio can also be expected to increase the interference competition which should increase the proportion of time allocated to vigilance, aggressions and locomotion and thus decrease time available to foraging.

To determine how such ecological differences can influence foraging time allocation I have established time budgets for seven dabbling duck species residing in the same habitat during the breeding season.

Methods

Time budget data were collected at southern Gotland, Sweden (57°00' N, 18°20' E) in 1986 and 1987. All seven dabbling duck species breeding in Sweden are known to occur regularly in this area during the breeding season. They are Mallard *Anas platyrhynchos*, Pintail *Anas acuta*, Gadwall *Anas strepera*, Shoveler *Anas clypeata*, Garganey *Anas querquedula*, Teal *Anas crecca* and Wigeon *Anas penelope*. The study area consisted of the shallow, eutrophic lake Stockviken, the nearby sea and the land area in between. Lake Stockviken is approximately 50 ha in size and most of the shore is surrounded by *Phragmites australis*. The surroundings of the lake mainly consists of pastures and some farmland. The area between the lake and the sea shore is extensively grazed by cattle and sheep. The

Table 1. The two variables used for classification of the dabbling ducks, obtained from literature data.

De två variabler som användes för klassificering av simänderna, hämtat från litteraturlista.

Species	Migration distance ^a km±SD(n)	Degree of carnivory ^b
Art	Flyttnings- avstånd	Grad av animaliediet
Mallard <i>Gräsand</i>	745±407 (641)	2
Pintail <i>Stjärtand</i>	1321±462 (24)	2
Gadwall <i>Snatterand</i>	1378±410 (9)	1
Shoveler <i>Skedand</i>	1667±486 (11)	4
Garganey <i>Årta</i>	2589±2184 (3)	3
Teal <i>Kricka</i>	1395±346 (196)	2
Wigeon <i>Bläsand</i>	1188±390 (14)	1

^aMean distance in km from ringing station at Öland to winter recoveries and controls.

Medelavstånd i km från ringmärkningsstationen på Öland till kontroller och återfynd vintertid.

^bSummer diet determined from the literature (see references in the text). High values indicate high proportion of animals in summer diet.

Diet under sommaren uppskattad från litteraturuppgifter (för referenser se texten). Höga värden indikerar hög andel animalier i dieten sommertid.

shore is shallow and stony. From an observation tower at the shore of the lake the whole area was observed using a spotting scope (20-60×).

The ecological differences between the dabbling ducks regarding migration distance and degree of carnivory were determined from the literature (see Table 1). Mean migration distances in km from the ringing station at Ottenby at southern Öland (approximately 140 km southwest of the study area) to the sites of winter recoveries and controls were measured and calculated from the maps in Petterson et al. (1986). Degree of carnivory was determined from summer diets mainly from Swanson & Duebbert (1989), with additional information on Green-winged Teal *Anas crecca* and Wigeon *Anas penelope* or *Anas americana*, (see below) from Spärck (1947), Olney (1965), Cramp & Simmons (1977), Bartonek (1972) and Danell & Sjöberg (1980). In the classification regarding degree of carnivory I have assumed that American Wigeon *Anas americana* and Blue Winged Teal *Anas discors* are ecologically equivalent to European Wigeon *Anas penelope* and Garganey *Anas querquedula*, respectively. The relative population densities and proportions of males of each species each year and month were calculated using the time budget data (see Table 2 and Table 3).

Table 2. Observed relative population densities of the dabbling ducks. Expressed as mean number of individuals observed per scan of each species, calculated as total number of notations of each species divided by the total number of scans.

Observerade relativa populationstätheter hos simänderna. Uttryckt som medelantalet individer observerat per kikarsvep av varje art, uträknat som totalt antal noteringar av varje art delat med antalet kikarsvep.

Species Art	1986			1987			
	May	June	July	April	May	June	July
Mallard <i>Gräsand</i>	2.1	10.0	9.6	6.2	9.0	9.2	7.7
Pintail <i>Stjärtand</i>	0.7	1.6	1.2	1.2	2.1	2.1	1.2
Gadwall <i>Snattherand</i>	0.5	1.6	0.2	1.0	1.5	2.7	0.2
Shoveler <i>Skedand</i>	4.8	12.9	4.8	9.9	10.3	5.0	1.9
Garganey <i>Årta</i>	1.3	0.2	0.5	0.0	1.4	0.6	0.02
Teal <i>Kricka</i>	1.5	4.9	3.3	5.9	0.3	1.8	0.3
Wigeon <i>Bläsand</i>	0.3	1.2	0.04	3.7	1.5	1.5	0.05

During 1986 time budget data were collected in May, June and July, in 1987 in April, May, June and July by instantaneous scan sampling (Altman 1974). The behaviours of all observable dabbling ducks in the area were scanned at a constant interval during a scanning period. An interval as short as possible (3-20 minutes) was used between each scan. Most scanning periods lasted for two hours, but occasionally the observations were interrupted and thus some periods were shorter. The scanning periods were evenly spread over the light part of the day. The observed ducks were separated by species, age and sex when possible. Only observations of adult ducks were included in April, May and June. In July it was not possible to surely separate fully grown ducklings from adults and many ducks were not possible to sex. Each observation of an individual duck in one scan is called a notation. The following behaviours were recorded: "foraging", "vigilant", "resting", "comforting", "locomotion" (swimming, walking or flying), "aggression" or "sexual behaviour". In total, 111 h and 40 min of time budgeting was done and we got 5709 notations of Mallard, 1082 of Pintail, 848 of Gadwall, 5772 of Shoveler, 526 of Garganey, 2158 of Teal and 948 of Wigeon.

When broods were observed, species and approximate age according to Gollop & Marshall (1954) were noted. From these observation it was possible to estimate fledging time and hatching time and start of incubation to get a picture of the phenology of the species.

In the statistical analysis the summed time budget data for each sex of each species in every month each year were regarded as one sample. The ecological differences listed in Table 1 and the population densities and sex ratios in Table 2 and 3 were used as class variables when analysing the relationship between proportion of time spent foraging and the different ecological variables. For these analyses I used Spearman rank correlations. One correlation analysis was made

between proportion of time spent foraging and each class variable for each year, month and sex, thus giving sample sizes equal to the number of species observed in each month and year. The effect of migration distance was not tested on the data from June because no species migrate directly before or after this period. In July determination of the sexes was almost impossible at large distances because males had eclipse plumage. The effect of sex ratio could therefore not be tested on the material from July. No correlation analyses were done for unsexed individuals in June 1986 and 1987, nor for males in July 1987 due to very small samples (<150 notations/month).

Table 3. Observed proportion of males in the populations of the dabbling ducks. In July most ducks was not possible to sex and sex ration was therefore not calculated.

Observerad andel hanar i simändernas populationer. I juli kunde flertalet individer inte könsbestämmas, och könskvoterna kunde följaktligen inte beräknas.

Species Art	1986		1987		
	May	June	April	May	June
Mallard <i>Gräsand</i>	0.90	0.87	0.72	0.90	0.88
Pintail <i>Stjärtand</i>	0.51	0.43	0.92	0.95	0.32
Gadwall <i>Snattherand</i>	0.52	0.73	0.52	0.68	0.83
Shoveler <i>Skedand</i>	0.85	0.95	0.58	0.80	0.80
Garganey <i>Årta</i>	0.98	0.96	—	0.69	0.67
Teal <i>Kricka</i>	0.94	0.97	0.54	0.69	0.86
Wigeon <i>Bläsand</i>	0.89	0.85	0.54	0.66	0.80

Table 4. Predictions and significant observations of correlations between proportion of time spent foraging and the class variables from Table 1, 2 and 3.

Förutsägelser och signifikanta observationer av korrelationer mellan andelen tid ägnad åt furagering och klassvariablerna från tabellerna 1, 2 och 3.

Variable Variabel	Predicted ^a Förväntad	Observed ^b Observerad	r_s^c	Month Månad	Year År	Sex Kön	N ^d
Migration distance Flyttningsavstånd	+	0					
Degree of carnivory Grad av animaliediet	-	0					
Population sizes Populationsstorlekar	- (int.)e	+	0.900	July	87	unsexed	7
Proportion of males Andel hanar	+ (exp.)e						
	-	-	-0.857	May	86	females	7
			-0.929	May	87	females	7
			-0.893	June	86	females	7

^aPredicted direction of the correlations.
Förutsädd riktning på korrelationerna.

^bDirection of significant correlations ($P < 0.05$).
Riktning på signifikanta korrelationer ($P < 0.05$).

^cSpearman rank correlation coefficient.
Korrelationskoefficient från Spearmans rangordnade korrelationstest.

^dSample sizes (the number of species for each sex, year and month).
Provstorlek (antalet arter av respektive kön för varje år och månad).

^eWith intraspecific interference competition or exploitative competition.
Med konkurrens inom arterna genom interferens eller födoexploatering.

To get a more comprehensive picture of the effects of intraspecific competition correlation analyses were made between both population densities and sex ratios and proportion of time allocated to vigilance, aggressions and movements.

Results

In April, only the earliest species, Mallard and Pintail, had started incubation. In May, also Wigeon, Shoveler and Gadwall had started incubation and Teal and Garganey were just about to do so. Some clutches of the earliest species had hatched in May. In June, at least some clutches of all species had hatched but in all species also some individuals were still incubating. In July the latest clutches had hatched and the earliest broods of all species had fledged.

The significant correlation analyses between time spent foraging and the class variables in Table 1, 2 and 3 are shown in Table 4.

Migration distance

The proportion of time spent foraging was not significantly correlated with migration distance during any period (Table 4).

Diet choice

The proportion of time spent foraging was not significantly correlated with degree of carnivory during any period (Table 4).

Population densities

In July 1987 the proportion of time spent foraging by the unsexed ducks was positively correlated with population densities (Table 4). Since a positive correlation in this case possibly indicates exploitative competition, behaviours associated with interference competition (vigilance, aggressions and movements) were not expected to vary with population densities. Proportion of time spent in aggressive encounters or moving by the unsexed individuals in July 1987 was not significantly correlated with population densities ($r_s = -0.354$, $N = 5$, $P = 0.559$ and $r_s = -0.600$, $N = 5$, $P = 0.285$). There were no observations of vigilance by unsexed individuals in July 1987. In April (1987), however, proportion of time spent in aggressions was positively correlated with population densities for males ($r_s = 0.880$, $N = 6$, $P = 0.021$) and movements was positively correlated for females ($r_s = 0.829$, $N = 6$, $P = 0.042$).

Sex ratios

Proportion of time spent foraging was negatively correlated with the proportion of males in the populations for females in May 1986 and 1987 and June 1986 (Table 4). The proportion of males in the populations is not expected to directly act on proportion of time devoted to foraging but rather to increase proportion of time allocated to behaviours associated with interference. Proportion of time spent moving was, indeed, positively correlated with proportion of males in the populations for females in May 1986 ($r_s=0.775$, $N=7$, $P=0.041$), but vigilance was negatively correlated with the proportion of males in the populations for females in June 1986 ($r_s=-0.775$, $N=7$, $P=0.041$), and no other correlations were significant for the females in May 1986 and 1987 and June 1986. The proportion of time allocated to aggressions did not correlate with proportion of males in the populations for any sex in any period. Vigilance did, however, correlate positively with proportion of males for both females and males in April (1987) and for males in May 1987 ($r_s=0.841$, $N=6$, $P=0.036$; $r_s=0.829$, $N=6$, $P=0.042$ and $r_s=0.964$, $N=7$, $P=0.0005$, respectively), but no corresponding negative effect on foraging time could be detected. The proportion of time spent moving (swimming, walking or flying) did also increase with increasing proportion of males in the populations for males in April (1987) ($r_s=0.886$, $N=6$, $P=0.019$), but decreased for males in June 1986 ($r_s=-0.786$, $N=7$, $P=0.036$).

Discussion

Migration distance

Unexpectedly, species with large migration distances were not forced to spend larger proportion of their time foraging. This may indicate that feeding at staging grounds fully compensates for the greater efforts of long migration among dabbling ducks. Krapu (1981) found that Mallards obtained most of the nutrients needed for reproduction at sites occupied prior to arrival on the breeding grounds.

Diet choice

The diet choice, in terms of degree of carnivory, could not be shown to influence the time budget of the dabbling ducks at Stockviken. One should, however, bear in mind that there may be problems to apply correlation analyses on literature data from all over the world and observations from one small and maybe unique area. We, simply, do not know what diet choice the different species have at this locality. Diet choice is known to vary considerably over the season for dabbling ducks (Cramp & Simmons 1977), and there may be large variation also between localities.

Population densities

A positive correlation between time spent foraging and population density may indicate intensive exploitative competition at large population densities. Such a positive correlation was found for unsexed individuals in July 1987. Species with large population densities thus may be able to locally reduce the densities of their prey. Such a local reduction of the prey density is more likely to occur during the late breeding season because males gather in large flocks during moult. However, flocking may also decrease time spent vigilant (Pulliam & Caraco 1984) and thus make it possible to increase time spent foraging. In fact, no vigilance was observed among the unsexed individuals in July 1987. In earlier periods of the breeding season males were expected to show interference competition (mainly competition for females), but in July only exploitative competition was likely to occur. In April (1987), indeed, the proportion of aggressive encounters increased with population densities for the males and movements increased for the females, but no corresponding decrease in foraging time were observed. The lack of correlations between foraging time and population densities in earlier breeding season may have been a result of simultaneous interference competition and exploitative competition working in the opposite directions.

Sex ratios

The sex ratios influenced the proportion of time allocated to foraging for the females in May (1986 and 1987) and in June 1986. A time conflict is, however, evident only for females in May 1986, where proportion of time moving increased with increasing proportion of males in the populations. In the two other cases (females in May 1987 and June 1986) the different species may have reacted differently to the sex ratio, and, thus, not giving any clear pattern. The fact that females in June 1986, actually, showed a negative correlation between vigilance and proportion of males in the populations is, certainly, surprising. Vigilance did, however, increase as the proportion of males in the populations increased for both females and males in April (1987) and for males in May 1987. Proportion of time moving did also increase with increasing male bias in the sex ratios for males in April (1987), indicating the possibility of intraspecific interference competition in early breeding season. But, there seems only occasionally to be a severe time conflict since foraging time is not always affected. This probably indicates that the time budget is not so restricted for dabbling ducks at this location.

In summary, foraging time among female dabbling ducks was influenced by the proportion of males in the populations during some parts of the breeding season. In July there may also be exploitative competition when population densities are large, causing an increase

in the amount of time allocated to foraging. Both sex ratios and population densities did also affect behaviours associated with intraspecific interference competition. It is illustrative that only the variables that were locally measured in each sampling period were found to correlate with certain behaviours, and even these associations were not constant over the years. This points to some of the problems of generalising regarding ecological properties of species. To conclude, it was shown that intraspecific competition did influence time allocation among dabbling ducks, at least during some parts of the breeding season.

Acknowledgements

P. Lundberg, K. Sjöberg, E. Andersson, Å. Andersson, Å. Nordström and G. Egnell helped with the collection of the data. P. Lundberg, K. Danell, and K. Sjöberg gave valuable comments on earlier versions of the manuscript. Financial support from the Swedish National Environment Protection Board and the Faculty of Forestry at the Swedish University of Agricultural Sciences made this study possible.

References

Altman, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* 49:227-267.

Austin, J. E. 1987. Activities of postbreeding Lesser Scaup in southwestern Manitoba. *Wilson Bull.* 99:448-456.

Bartonek, J. C. 1972. Summer foods of American Wigeon, Mallards and a Green-winged Teal near Great Slave Lake N.W.T. *Canadian Field-naturalist* 86:373-376.

Bengtson, S.-A. 1970. Location of nest-sites of duck in Lake Myvatn area, north-east Iceland. *Oikos* 21:218-229.

Bergan, J. F., Smith, L. M. & Mayer, J. J. 1989. Time-activity budgets of diving ducks wintering in South Carolina. *J. Wildl. Manage.* 53:769-776.

Bluhm, C. K. 1988. Temporal patterns of pair formation and reproduction in annual cycles and associated endocrinology in waterfowl. In: Johnston, R. F. (ed.) *Current ornithology*. Vol.5. Plenum Publ. Corp. pp 123-185.

Brown, P. W. & Fredrickson, L. H. 1987. Time budget and incubation behavior of breeding white-winged scoters. *Wilson Bull.* 99:50-55.

Clark, L. & Ricklefs, R. E. 1988. A model for evaluating time constraints on short-term reproductive success in altricial birds. *Amer. Zool.* 28:853-862.

Cramp, S. & Simmons, K. E. L. (eds.) 1977. *Handbook of the birds of Europe, the Middle East, and North Africa: the birds of the Western Palearctic* Vol. 1: Ostrich-Ducks. Oxford Univ. Press.

Danell, K. & Sjöberg, K. 1980. Foods of Wigeon, Teal, Mallard and Pintail during the summer in a northern Swedish lake. *Viltrevy* 11:141-167.

Gollop, J. B. & Marshall, W. H. 1954. *A guide for aging duck broods in the field*. Mississippi Flyway Council. Tech. Sect. 14 pp.

King, J. R. 1974. Seasonal allocation of time and energy resources in birds. In: Paynter, R. A. (ed.) *Avian energetics*. Nuttall Orn. Club publ. No. 15, Cambridge, Mass., pp 152-297.

Krapu, G. L. 1981. The role of nutrient reserves in Mallard reproduction. *Auk* 98:29-38.

Lima, S. L. 1985. Maximizing feeding efficiency and minimizing time exposed to predators: a trade-off in the black-capped chickadee. *Oecologia* 66:60-67.

Mace, R. 1989. A comparison of great tits' (*Parus major*) use of time in different daylengths at three European sites. *J. Anim. Ecol.* 58:143-151.

Masman, D., Daan, S. & Dijkstra, C. 1988. Time allocation in the kestrel (*Falco tinnunculus*), and the principle of energy minimization. *J. Anim. Ecol.* 57:411-432.

Mjelstad, H. & Saetersdal, M. 1988. The effect of density on time budget of breeding Mallards *Anas platyrhynchos*. *Fauna norv. Ser. C. Cinclus* 11:11-18.

Nudds, T. D. 1983. Niche dynamics and organization of waterfowl guilds in variable environments. *Ecology* 64:319-330.

Nudds, T. D. & Ankney, C. D. 1982. Ecological correlates of territory and home range size in North American dabbling ducks. *Wildfowl* 33:58-62.

Nudds, T. D. & Bowby, J. N. 1984. Predator-prey size relationships in North American dabbling ducks. *Can. J. Zool.* 62:2002-2008.

Ogilvie, M. A. 1975. *Ducks of Britain and Europe*. T. & A. D. Poyser, Berkhamsted.

Olney, P. J. S. 1965. The autumn and winter feeding biology of certain sympatric ducks. *International union of game biologists. Transactions of the 6th congress*, pp. 309-320.

Paulus, S. L. 1988. Time-activity budgets of nonbreeding Anatidae: a review. In: Weller, M. W. (ed.) *Waterfowl in winter*. University of Minnesota Press, Minneapolis. pp. 135-152.

Perdeck, A. C. & Clason, C. 1981. *Flyways of Anatidae ringed in the Netherlands - an analysis based on ringing recoveries*. International Waterfowl Research Bureau (IWRB), Slimbridge, Glos., England. Second technical meeting on western Palearctic migrating bird management.

Pettersson, J., Sandström, A. & Johansson, K. 1986. *Wintering areas of migrants trapped at Ottenby Bird Observatory*. Special report from Ottenby Bird Observatory No. 6. 276 pp. Ottenby fågelstation, Pl 1500, S-380 65 Degerhamn, Sweden. (In Swedish with English summary.)

Pulliam, H. R. & Caraco, T. 1984. Living in groups: is there an optimal group size? In: *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. Krebs, J. R. & Davies, N. B. (eds.) 2nd ed., Blackwell, Oxford, pp. 122-147.

Rice, W. R. 1989. Analyzing tables of statistical tests. *Evolution* 43:223-225.

Sih, A. 1980. Optimal behavior: can foragers balance two conflicting demands? *Science* 210:1041-1043.

Sih, A. 1984. Optimal behavior and density-dependent predation. *Am. Nat.* 123:314-326.

Spärck, R. 1947. Tio års viltbiologiska undersökningar i Danmark. *Svensk Jakt* 85:287-292. (In Swedish.)

Stephens, D. W. & Krebs, J. R. 1986. *Foraging theory*. Princeton Univ. Press, Princeton, N. J.

- Swanson, G. A. & Duebbert, H. F. 1989. Wetland habitats of waterfowl in the prairie pothole region. In: van de Valk, A. (ed.) *Northern prairie wetlands*. Iowa State Univ. Press, Ames, Iowa.
- Thompson, S. C. & Raveling, D. G. 1987. Incubation behaviour of Emperor geese compared with other geese: interactions of predation, body size and energetics. *Auk* 104:707-716.

Sammanfattning.

Variationer i samexisterande simänders tidsbudget.

Effekter av avståndet till övervintringslokalerna, dietval, populationstäthet och könkvot på simänders allokering av tid studerades. Hos djur som har säsongsmässig reproduktion kan allokering av tid och energi förväntas påverka den reproduktiva framgången (King 1974). Andelen tid ägnad åt t. ex. att söka och äta föda kan alltså förväntas återspegla de behov och begränsningar ett djur upplever i en viss situation. Generellt sett ökar ansträngningarna för att hitta föda i samband med energikrävande processer som reproduktion och migration. Naturligtvis påverkar både födans kvantiteter och kvaliteter tiden ägnad åt födosök (Sih 1984, Stephens & Krebs 1986). Även krav att ägna sig åt andra beteenden, såsom att undvika rovdjur eller delta i aggressiva interaktioner eller beteenden associerade med reproduktionen, kan påverka hur mycket tid som är tillgänglig för furagering. Mycket av detta är väl dokumenterat, särskilt för fåglar (se t. ex. Brown & Fredrickson 1987, Austin 1987, Masman et al. 1988, Mace 1989). Ytterst få jämförelser har dock gjorts med arter som har olika ekologiska krav och begränsningar men ändå erfår ungefär samma miljömässiga förhållanden (se dock Bergan et al. 1989).

Simänder uppvisar stora ekologiska likheter, men ändå skiljer sig flera arter på vissa punkter såsom t. ex. avstånd till övervintringsplatser (Perdeck & Clason 1981, Pettersson et al. 1986), graden av territorialitet (Nudds & Ankney 1982), val av habitat (Nudds 1983), val av diet (Swanson & Duebbert 1989, Nudds & Bowlby 1984) och val av boplats (Bengtson 1970, Swanson & Duebbert 1989). Några av dessa skillnader mellan arterna kan förväntas ha effekt på allokeringen av tid till födosök.

Följande förutsägelser kan göras. Längre flyttsträcka till övervintringsplatserna förväntas öka andelen furagering tidigt och sent på häckningssäsongen. En högre andel animalier i födan kan göra en snabbare tillfredsställelse av näringskraven möjlig och därigenom minska furageringstiden (Paulus 1988). Exploativ konkurrens inom arterna kan vid höga tätheter av populationerna lokalt minska bytestätheten så att mera tid måste ägnas åt furagering. Konkurrens inom arterna kan vid höga populationstätheter och/eller skeva könkvoter också leda till mer tid ägnad åt vaksamhet och aggressioner

(Mjelstad & Saetersdal 1988), och därigenom minska andelen tid till födosök.

För att testa dessa förutsägelser insamlades tidsbudgetdata i Stockviken, södra Gotland, under häckningssäsongerna 1986 (maj, juni och juli) och 1987 (april, maj, juni och juli). Samtliga sju i Sverige häckande simandarter tidsbudgeterades samtidigt (gräsand, stjärtand, snatterand, skedand, årtä, kricka och bläsand). Medelavståndet till övervintringsplatserna räknades ut för varje art från kartorna i Peterson et al. (1986) (se Tabell 1). Graden av animalier i dieten för de olika arterna klassades med hjälp av uppgifter från Swanson & Duebbert (1989), Spärck (1974), Olney (1965), Cramp & Simmons (1977), Bartonek (1972) och Danell & Sjöberg (1980) (Tabell 1). Vid denna klassning antogs att amerikansk bläsand *Anas americana* och blåvingad årtä *Anas discors* är ekologiska ekvivalenter till den europeiska bläsanden och årtä. Den relativa tätheten av populationerna och andelen hannar för varje art kalkylerades från tidsbudgetdata för varje månad och år (Tabell 2 och 3). Vid tidsbudgeterandet noterades följande beteenden; "furagerar", "alert", "vilar", "putsar sig", "förflyttar sig" (simmar, går eller flyger), "aggressiv" eller "sexuella beteenden".

Vid de statistiska analyserna summerades tidsbudgetdata för varje art och kön för varje månad och år. En korrelationsanalys gjordes mellan varje klassvariabel och andelen tid ägnad åt furagering för varje år, månad och kön, vilket gav en provstorlek som motsvarade antalet simandarter som observerats under perioden i fråga. För att vidare belysa effekterna av konkurrens inom arterna gjordes korrelationsanalyser mellan populationernas tätheter samt könkvoter och andelen tid ägnad åt alerthet, aggressioner och förflyttningar.

Andelen tid ägnad åt alerthet var positivt korrelerad med andelen hanar i populationerna för både hanar och honor i april och hanar i maj 1987. Även andelen förflyttningar ökade för hanar i april samt för honor i maj 1986 med ökad andel hanar i populationerna, men minskade för hanar i juni 1986. I juni 1986 minskade också alertheten med ökad andel hanar i populationerna för honorna. Minskad andel furagering med ökad skevhet i könkvoterna uppvisades följdriktigt av honor i maj 1987, men också av honor i maj 1987 och till och med av honor i juni 1986 (Tabell 4).

Under den första delen av häckningssäsongen (april) var andelarna tid ägnad åt aggressioner respektive förflyttningar positivt korrelerade med populationstätheterna. Någon korresponderande minskning i andelen tid ägnad åt furagering fanns däremot inte. Under den senare delen av säsongen (juli) var däremot andelen furageringstid positivt korrelerad med populationstätheterna, vilket antyder förekomst av exploativ konkurrens om födan inom arterna.

Avståndet till övervintringsområdena och andelen animalier i dieten hade ingen detekterbar inverkan på tidsallokeringen hos simänderna. Det förra beror antagligen på att födotillgången på rastlokalerna längs flyttvägarna är goda för simänderna och de kan följaktligen anlända med ganska god status till häckningsplatserna. De måste heller inte börja bygga upp några energireserver redan i juli. Att dietvalet inte influerade

tidsallokering kan kanske delvis bero på att den grova klassificering av andelen animalier i dieten som analysen bygger på inte på ett riktigt sätt återspeglar simändernas dietval på södra Gotland.

Slutsatsen blir att de lokalt skattade könskvoterna och tätheterna hos populationerna, verkar kunna påverka tidsallokeringen hos simänder, åtminstone under delar av häckningssäsongen.

The primary moult of the Brambling *Fringilla montifringilla* evaluated by four different methods

THOMAS HOLMBERG

Abstract

The primary moult of the Brambling *Fringilla montifringilla* was studied between 1988 and 1991 at Ånnsjön (63°15' N; 12°28' E) in the Swedish mountain region. The duration of primary moult was estimated in four different ways: 1) By linear regression of population data; 2) By calculating the mean duration of moult of 34 recaptured birds, assuming a linear relationship between time and moult progression; 3) By using data from the same recaptured birds but correcting for the non-linear progression of moult; 4) By using field data on the rate of shedding of different primaries and the growth rate of individual feathers to construct a moult score versus time curve. Linear regression of population data gave results varying from 32 to 70 days depending on population and method of

analysis. The other three methods all resulted in a primary moult duration of 58-60 days. The recaptured birds often showed a weight decrease between captures but this seemed not to affect the moult speed. The mean starting date of moult of the population varied from 8 July to 18 July in the four years. The males tended to start a little earlier than the females, but the difference is not significant. The estimated duration of primary moult (ca 59 days) is considerably longer than the result (46.5 days) of another recently published study. The difference is probably due to different methods of analysis.

Thomas Holmberg, Ånnsjön Bird Observatory, Rödön 1824, S-830 40 Krokom, Sweden

Received 12 March 1992, Accepted 1 October 1992, Edited by S. Bensch

Introduction

The moult of birds has been less studied than for example breeding and migration, probably due to practical and methodological problems associated with studies of free-living birds. Most passerines live a quiet and secret life during the moult period, which makes it difficult to capture a sufficient number of birds to study. It has also turned out to be rather complicated to get reliable estimates of the duration of moult. A majority of the estimates have been based on examination of individual birds captured once in their moulting period whereas relatively few studies have analysed birds examined on several occasions (e.g. Boddy 1983).

The period of primary moult of the Brambling has recently been analysed by Ottosson & Haas (1991). They found for a population in southern Swedish Lapland a primary moult duration of 46.5 days using linear regression of data from single captures. In contrast, Ginn & Melville (1983) give a moult period of 55-58 days based on data from Finland. The moult registrations of Bramblings and other species at Ånn-

sjön in 1990 have been analysed by Ylvén (1991). He estimated the total moult period of primaries and secondaries to be 58 days.

This study was carried out at Ånnsjön Bird Observatory in the southern part of the Scandinavian mountain region where the Brambling is one of the most common breeding birds. The purpose here is to estimate the duration of primary moult of the Brambling, mainly using data from recaptures, evaluating whether the short moult duration at Ammarnäs compared to Finland is due to differences between populations or between methods of analysis.

Methods

The birds were captured with mistnets in two areas on the west side of Lake Ånnsjön (63°15' N 12°28' E), 530 m.a.s.l. One area is situated in the delta of the rivers Enan and Handölan and the other three kilometers upstreams the river Handölan near the village of Handöl.

Table 1. Basic data for adult Bramblings ringed at Ånnsjön 1988-1991.
Basdata om bergfinkar ringmärkta vid Ånnsjön 1988-1991.

	1988	1989	1990	1991	Total Totalt
Numbers ringed <i>Antal märkta</i>	107	122	121	129	479
Recaptures within years <i>Återfångster samma år</i>	38	33	62	49	182
Recaptures from earlier years <i>Återfångster från tidigare år</i>	-	0	8	8	16
Moult cards <i>Ruggningsundersökningar</i>	18	24	146	122	310
Capture period <i>Fångstperiod</i>	12 July- 28 Aug.	2 July- 10 Sept.	3 July- 30 Aug.	1 July- 31 Aug.	
Net hours <i>Nättimmar</i>	6759	9728	8992	8747	34226

The study sites consist of mixed deciduous forests, mainly birch *Betula pubescens*, alder *Alnus incana* and willows *Salix* sp. The study was carried out in 1988 and 1991. The ringing period started in the beginning of July and continued to the end of August (Table 1).

During 1988 and 1989 moult was registered by counting the number of old primaries, secondaries and tertiaries. If all old feathers were shed we registered the number of growing feathers. Although this method allows a rough assessment of the moult stage it is not exact enough for a detailed analysis of the progression of the moult. A small number of moulting birds were, however, examined in detail, and from 1990 onwards this was the standard. The length of all the primaries and secondaries was estimated as tenths of full length, a method adopted from Kvismare Bird Observatory (Sondell 1977). This method was used instead of the five point scale recommended by Ginn & Melville (1983), because the proportional length of the feather should be a better base for analysis of feather growth and moult progression than the point scale. In this paper the stage of moult is expressed as the sum of new and growing primaries. The outer small tenth primary is excluded. Thus, a bird that has not started moult has a moult score of 0. A bird that has shed four primaries, which have been replaced by two fully grown feathers and two growing feathers, 7 and 6 tenths of full length

has a moult score of 33 (10+10+7+6=33). A bird that has completed moult has a moult score of 90. The length scale can approximately be converted to the point scale by a factor of 0.5.

The duration of moult was estimated in four different ways: (a) By linear regression of data from single captures; (b) By using recapture data, assuming moult progression to be linear; (c) By using recapture data, after correction for non-linear progression of moult progression; and (d) By combining data on rate of shedding of different primaries and primary growth rate to construct a moult curve.

Results

From 1988 to 1991 we ringed 479 adult Bramblings at Ånnsjön Bird Observatory (Table 1). This is less than in the Ammarnäs study (637; Ottosson & Haas, 1991). However, the frequency of recaptures was higher at Ånnsjön. A total of 34 birds were examined at least twice with an interval of five days or more during primary moult (compared to 14 at Ammarnäs), three of them as many as four times. In seven cases there was an interval of 20 days or more between the first and last capture.

The Brambling is suggested to be a nomadic bird, i.e. individuals tend to breed in different areas in different years (Lindström 1987). Hence it is somewhat surprising

Table 2. The duration of primary moult for individuals estimated by linear regression of population data. The moult period of the population is about 90 days.

Den individuella ruggningstiden beräknad genom linjär regression av populationsdata. Populationens totala ruggningstid är ungefär 90 dagar.

Population	Capture period (days) <i>Fångstperiod (dagar)</i>	Estimated moult duration time dependent <i>tidsberoende</i>	Beräkn. ruggn.tid moult score dependent <i>ruggsummaberoende</i>	Number of birds <i>Antal fåglar</i>
Ånnsjön 1990	58	45	63	146
Ånnsjön 1991	57	32	53	92
Ånnsjön + Rödön 1991	90	47	70	98
Ammarnäs 1986 (Ottosson & Haas 1991)	36		47	100

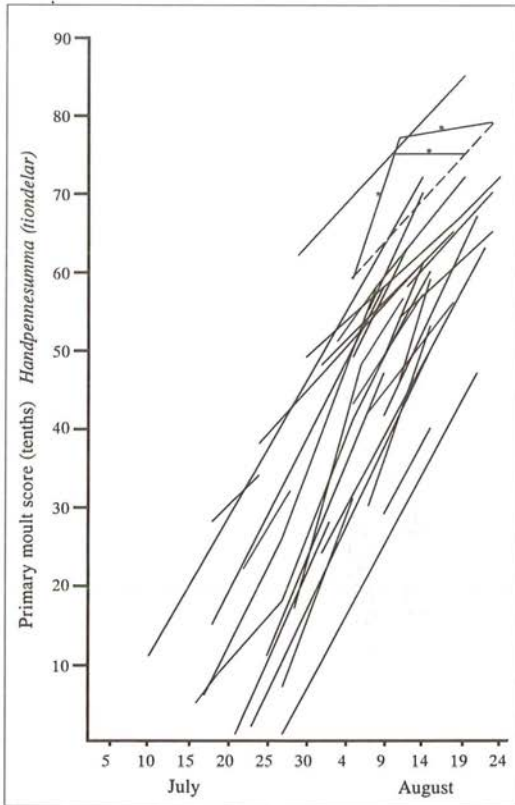


Fig. 1. Progress of primary moult of birds controlled at least once after first capture. Along the y-axis is primary moult stage expressed as number of new feathers in tenths. Along the x-axis is date. Data from 1988-1991. *) denotes observations excluded from the calculations (see text).

*Handpennerruggningens utveckling hos fåglar som kontrollerats minst en gång efter första fångstillfället. Ruggningsstadium anges som antal nya fjädrar uttryckt i tiondelar. Data från 1988-1991. *) markerar observationer som utesluts från beräkningarna.*

that we also had a rather high frequency of recaptures between years. 16 birds were captured in two different years, one of them even in three. These birds were all ringed as adults.

Duration of primary moult

The results of linear regression of population data are given in Table 2. The data of Ottosson & Haas (1991) are also included. The estimated moult period varies from 32 to 70 days depending on population and method of analysis.

The progression of moult of all birds recaptured after at least five days is shown in Fig. 1. Three registrations

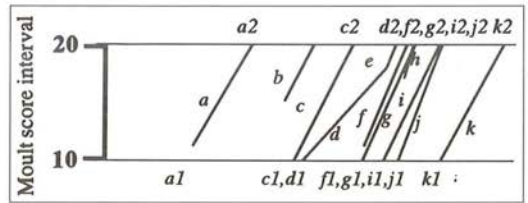


Fig. 2. The principle for estimating mean moult time for a certain interval, here the interval 10-20 tenths (taken from Fig. 1). The lines a-k represent different birds, except d and e which are from the same bird. Lines b, e and h are excluded since they cover less than half of the interval 10-20. a and f are extrapolated to the 10-line and d to the 20-line, respectively. The differences a2-a1, b2-b1 etc represent the time required to progress from moult sum 10 to 20. The mean value is calculated. Lines that cover more than one interval contribute to the mean value of all intervals that are covered at least halfway.

Principen för att beräkna genomsnittlig tidsåtgång för ett visst ruggningsintervall. Intervall 10-20 tiondelar visas (taget från fig 1). Linjerna a-k representerar olika individer, utom d och e som är från samma fågel. Linjerna b, e och h utesluts eftersom de passerar mindre än halva intervallet 10-20. a och f extrapoleras till 10-linjen och d till 20-linjen. Skillnaderna a2-a1, b2-b1 etc är den tid det tar för individen att avancera från 10 till 20 i ruggningssumma. Medelvärdet för dessa beräknas. Linjer som täcker flera intervall kommer att bidra till medelvärdet för alla intervall som passerats till minst hälften.

in the upper part of the diagram have been excluded since they were either results of faulty registrations or examples of arrested moult. Assuming a linear progression of moult score the estimated moult period of the individuals varies from 29 to 111 days with a mean of 58.2 (S.D.= 21.8, n=39).

However, the primary moult curve is probably not a straight line. Rather it seems as if the moult rate slows down towards the end of the moult (Fig. 1). This problem can be overcome by dividing the moult progression into a number of stages and calculating the mean duration for each stage. An example of this is shown in Fig. 2 and Table 3 where the moult sum has been divided in eight stages, 0-9, 10-19 and so on until 60-69 and 70-89. Summing the moult duration of these different segments yields an estimate of the total primary moult time. The result is 58.8 days.

The moult curve

Many of the Bramblings at Ånnsjön were recaptured after a rather long interval, often after two or three weeks. This makes it impossible to analyse the moult curve in detail. In field studies it is neither possible nor recommendable to recapture the birds with very short

Table 3. Duration of different stages of primary moult calculated from recaptured birds. See Fig. 2 for explanations. *Ruggningshastighet i olika ruggningsstadier, beräknat från återfångade fåglar. Se Fig. 2 för förklaringar.*

Moult interval <i>Ruggningsinterv.</i>	Mean duration in days (S.D.) <i>Medellängd i dagar</i>	No. of obs. <i>Antal obs.</i>
0-10	5.6 (1.3)	4
11-20	5.3 (1.5)	9
21-30	4.7 (0.9)	12
31-40	5.0 (1.8)	12
41-50	5.2 (1.7)	14
51-60	6.7 (2.3)	18
61-70	8.2 (2.4)	11
71-90*	18.1 (0.1)	2
0-90	58.8	39**

*) Note that this interval includes the last 20 tenths

***) Independent observations *oberoende observationer*

intervals. It would require a very high capture effort and it could greatly increase the risk of artefacts due to repeated handling. A curve which better describes the relationship between time and moult score can be constructed by combining different sets of field data. The moult curve is formed by the growth of a varying number of primaries. In the Brambling one to five primaries are growing at the same time. If one knows both the growth curve of individual feathers and the rate at which the feathers are shed, the exact moult curve can be constructed. The growth of an individual feather is a rather stereotype phenomenon showing little variation within the species (Ginn & Melville 1983). Studies of birds in captivity have revealed that the growth of the first two thirds of the feather is a nearly linear process, but the growth of the last third slows down (Newton 1967). The same study showed that feathers of different lengths grow at approximately the same speed expressed as mm/day. Thus, it takes longer to grow a long than a short feather.

In this study the length of a growing feather was recorded in tenths. To estimate the growth rate in mm/day the tenths must be transformed to millimeters, which is easily done if the length of the feather is known. The lengths of the individual primaries of two birds (a male and a female) were measured. The means are given in Table 5. A total of 35 primaries (No 1-7) have been examined twice during growth allowing an

Table 4 Length difference between growing primaries. *Längdskillnad mellan växande handpennor.*

Primary Number	Mean length difference in tenths of full length (S.D.)	Number of observations
<i>Handpenna nummer</i>	<i>Medellängdskillnad i tiondelar (S.D)</i>	<i>Antal observationer</i>
P1-P2	1.1 (1.4)	57
P2-P3	2.3 (1.5)	38
P3-P4	2.6 (1.2)	48
P4-P5	3.4 (1.3)	60
P5-P6	4.2 (1.4)	81
P6-P7	5.0 (1.4)	48
P7-P8	5.1 (1.2)	22
P8-P9	2.0 (1.3)	16

estimation of growth rate. The data set presented here is not accurate enough for a calculation of the growth rate of individual feathers. By combining data from all 35 primaries of the recaptured birds we can calculate a mean growth rate of the primaries. They have all together grown 1289 mm in 340 days giving a mean growth rate of 3.79 mm/day. Assuming a growth rate of 3.79 mm/day the rate of shedding of the feathers can be calculated from the differences in length between adjacent feathers (Table 4).

In Fig. 3 these values have been combined to construct a moult curve. Since the curve changes slope each time a primary is shed or terminates growth it gets a "broken" appearance. Moult duration estimated from this curve results in 60.3 days.

Is moult speed influenced by handling?

At Ammarnäs Ottosson & Haas (1991) noted that birds recaptured a short time after the ringing event lost weight. The same is true about the birds at Ånnsjön (Table 6). The weight decrease seems to be most pronounced after two days. After a week the birds have almost regained their original weight. The weight decrease may be caused by stress on the capture and ringing occasion. Could this stress and weight decrease influence moult speed, being a source of error when data from recaptured birds are used to estimate moult

Table 5. Length and estimated time of growth of Brambling primaries. *Längd och beräknad tid för utväxt av bergfinkens handpennor.*

Primary no <i>Handpenna nr</i>	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Length (mm) <i>Längd (mm)</i>	56	56	57.5	59.5	63	70.5	70.5	69.5	66
Time of growth (days) <i>Tid för utväxt (dgr.)</i>	14.9	14.9	15.2	15.8	16.8	18.8	18.8	18.5	17.6

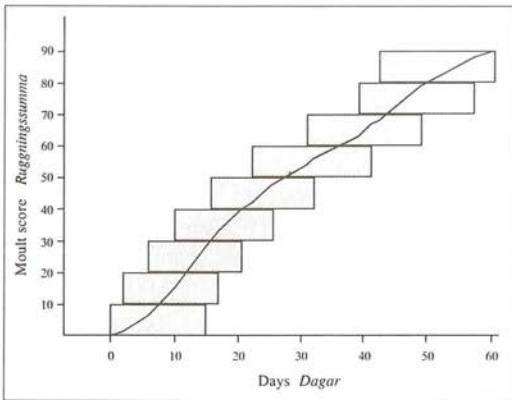


Fig 3. Mean moult progression of the Brambling. The horizontal bars represent the nine long primaries, beginning with the innermost, P1, from the bottom. The left end of the bar marks the shedding of the primary and the right end the finishing of growth. The line represents the moult progression curve calculated from measurements of the rate of shedding of the primaries and their growth rate. For details see text. The principle of the diagram is derived from Boddy(1983).

Handpennerruggningens fortskridande hos bergfink. De horisontella staplarna representerar de olika handpennorna, från den innersta, P1, i botten och så vidare uppåt. Stapelns vänstra kant markerar när pennan fälls och den högra när den är fullt utväxt. Den heldragna linjen visar ruggningskurvan beräknad från mätningar av intervallen mellan att de olika pennorna fälls och de enskilda pennornas tillväxthastighet. För detaljer, se texten. Principen för diagrammet är hämtad från Boddy (1983).

duration? To test this hypothesis the correlation between weight decrease and moult speed has been tested by linear regression. There was no correlation between moult speed and weight decrease ($r=0.02$, $p>0.1$, $n=43$). Although handling seems to affect weight for a few days there are no signs that it affects moult speed.

The moult of the Brambling population

The moult curve in Fig. 3 expresses the relationship between time and moult score. By using this relationship I can extrapolate the start of moult of every moulting individual. Differences in moult speed between years or between individuals may be a source of error when estimating day of moult start. This error is considered to be of minor importance, especially as most of the moulting birds have been examined in the early stages of moult. The results of the four years of investigation are shown in Fig. 4. Mean date of moult start varies from 8 July (1990) to 18 July (1991). The males seem to start moult a little earlier than the females but the

Table 6. Weight changes of adult Bramblings previously captured. The figures denote deviation from the mean of the group of birds of the same sex captured in the same time period (since weight is dependent on time).

Genomsnittlig viktavvikelse hos bergfinkar som fångats tidigare. Siffran i tabellen anger avvikelser från medelvärdet hos gruppen av fåglar av samma kön, som fångats under samma tidsperiod (eftersom vikten varierar över tiden).

	Days after capture Dagar efter fångstillfället				
	0	1	2	3-5	6-8
Weight deviation, g	+0.19	-0.13	-0.80	-0.51	0.00
Viktavvikelse, g					
S.D.	1.6	1.2	1.5	1.2	1.8
Number Antal	109	23	17	30	25

difference is small and amounts to a maximum of three days. The difference is not significant (two-sample t-test, $p=0.13$, $n=361$, all years combined). In all four years 80% of the population started to moult within a period of 18-20 days, so the main moulting period of the Bramblings at Ånnsjön covers about 80 days.

The ringing season at Ånnsjön terminates when the majority of the Bramblings are still moulting and data from the end phase of moult are very sparse. In the autumn of 1991 mist-netting was carried out at Rödön, along the shore of Lake Storsjön, 130 kilometres east of Ånnsjön. In that area Bramblings do not breed, but occur from August to the end of October. During September, 28 adult Bramblings were captured. Six of these (21%) had not completed moult. They all had a primary moult score of more than 80, making estimation of the end of moult relatively reliable (Table 7). Assuming a primary moult duration of 59 days, these birds had started to moult between 28 July and 6 August. This agrees very well with the Ånnsjön population of which the latest 21% started to moult between 25 July and 4 August that year. If, on the other hand, the moult duration of 46.5 days estimated by Ottosson & Haas (1991) is correct these six birds would all have started to moult after 8 August which is later than for any of the 357 birds at Ånnsjön for which moult start has been possible to establish.

The secondary moult ends a little later than the primary moult. For five of the birds examined in late stages of moult the termination of secondary moult could be estimated. The median time difference between end of primary and secondary moult was eight days (Table 7), resulting in a total moult duration of 67 days.

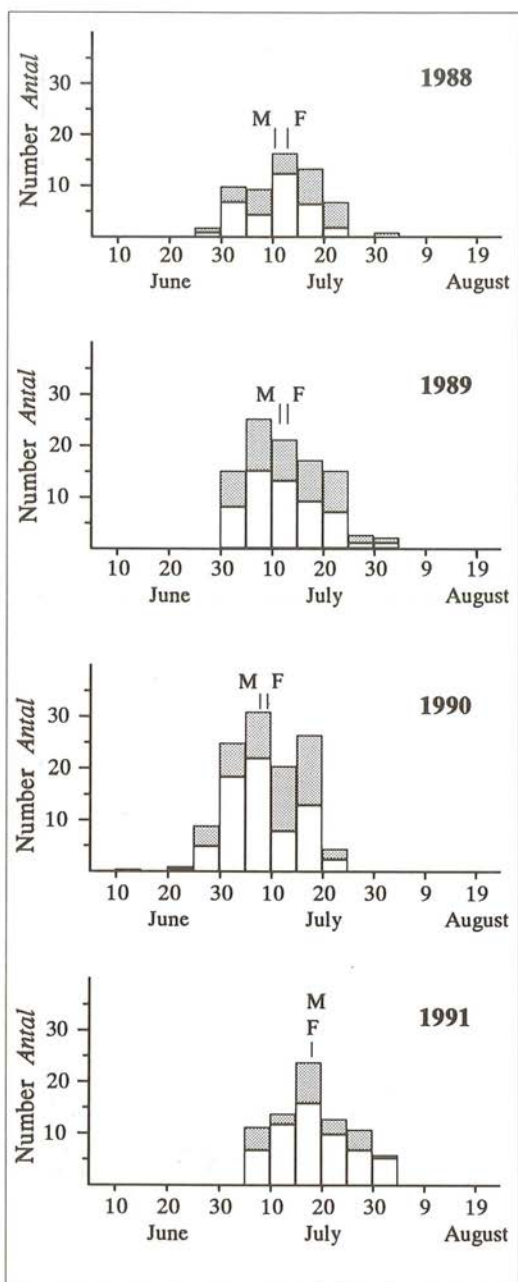


Fig. 4. Start of moult of adult birds at Ånnsjön 1988-1991. White columns - males, stippled columns - females. M and F denotes mean starting dates of males and females respectively.

Ruggningsstart för gamla fåglar vid Ånnsjön 1988-1991. Ofyllda staplar - hanar, skuggade staplar - honor. M och F visar genomsnittligt startdatum för hanar respektive honor.

Discussion

Linear regression of population data as a method to estimate the individual moult period has been analysed by, among others, Ginn & Melville (1983). They conclude that linear regression with time as the dependent variable gives an unbiased estimate of moult duration, provided data from the whole moult period are available. In practice, this is rarely the case, due to either a short capture period or the birds leaving the capture area before moult is completed. If data are "cut off" either in the beginning or in the end of the moult period the slope of the regression line will become steeper and the duration of moult will be underestimated. At Ånnsjön in both 1990 and 1991 (Table 2) the capture period was short and the estimated moult duration (45 and 32 days respectively) is then also expected to be too short. Data from Ånnsjön in 1991 combined with data from Rödön in 1991 cover the whole moult period, but the capture effort was very unevenly distributed with only 6 of the 98 examined birds from the last third of the moult period. Consequently, this estimate (47 days) is also probably biased towards a low value. As a solution when data are incomplete, Ginn & Melville (1983) recommended to draw the regression line "by eye" in a scatter diagram of population data. Obviously, it is easier to compensate for missing parts of the diagram by eye than by mathematical operations. However, this method has its limitations, especially if the purpose is to compare different groups or populations. Boddy (1983) solved this problem by using only the first part of the moult period for regression analysis. The advantages are two: First, in the early part of moult, the moult score progression is approximately linear, allowing a correct estimate of start of moult. Second, lack of data of the late stages of moult does not bias the analysis.

Analysis of recapture data is less liable to systematic errors, especially if handling can be ruled out as a factor affecting moult speed. Boddy (1983) took the handling effects into consideration and arrived at the conclusion that the effects must be of minor importance. The same conclusion can be drawn from this study. However, the weight decrease noted in connection with handling deserves attention and shows that stress should be minimized on the capture event.

The two methods used here to estimate moult duration from recapture data - assuming linearity of moult progression and correcting for non-linearity, respectively - give almost identical results, 58 and 59 days. The accordance is not surprising. Substituting a moderately bent curve with a straight line probably has little effect on the distance (on the x-axis) between the two end-points (in this case $y=0$ and $y=90$). It requires, however, that data are evenly distributed over the moult period. The second method, correcting for the non-

Table 7. Birds caught in late primary moult showing time difference between end of primary and secondary moults. Data from Rödön.

Fåglar fångade i slutet av handpennerruggning som illustration av tidsdifferensen mellan slutet av handpenne- och armpennerruggningen. Data från Rödön.

Date <i>Datum</i>	Primaries <i>Handpennor</i>		Secondaries <i>Armpennor</i>		Time difference <i>Tidsskillnad</i>
	Moult score <i>Ruggsumma</i>	Estimated end of moult <i>Beräknad slutdag</i>	Moult score <i>Ruggsumma</i>	Estimated end of moult <i>Beräknad slutdag</i>	
910921	85	0926	46	1002	6
910921	89	0923	49	1001	8
910922	89	0924	53	0927	3
910922	87	0925	31	>1009	>14
910922	87	0925	51	1004	9

linearity, better follows the actual moult registrations, probably resulting in less random variation of the estimated moult duration. This method is also less sensitive to errors caused by uneven distribution of data, since the registered moult progression rates only affect the interval they cover. For these reasons, 59 days is considered to be the most correct estimate of the duration of the primary moult of the Brambling. This is 12.5 days more than Ottosson & Haas (1991) estimated at Ammarnäs. I argue that this difference cannot be explained by different moult strategies of the two populations, since the ecological conditions are much the same. Instead the different results are probably due to different methods of analysis. Additional support for a moult duration of 59 days rather than 46.5 days come from: a) The registered end of moult at Rödön in 1991 corresponds well with a moult duration of 59 days; b) Four birds of the Ammarnäs study (Ottosson & Haas 1991) captured in heavy moult and later recaptured had an estimated mean moult duration of 67 days.

The result of the last method – the moult curve – depends largely on the rate of feather growth which might be difficult to get for free-living birds. Therefore it is probably less suited for field studies of moult duration. On the other hand, combined with data from birds in captivity it can be a valuable tool in analysing differences between groups and populations. In such cases it may be an advantage to break down the curve in its smaller components, the rate of shedding of different feathers, which, according to Ginn & Melville (1983), is the proximate reason behind most of the variation in moult speed within species.

Acknowledgements

First of all a great thank to all ringers and assistants at Ånnsjön Bird Observatory. You have all shown great interest and ability to develop your skill in moult registration. It has really been a pleasure to work with you in this project. Thanks also to the Swedish Ornithological Society (Elis Wides fund) for financial support. Finally, I also wish to express my gratitude to

Staffan Bensch and Åke Lindström for valuable comments on an early draft of this manuscript.

References

- Boddy, M. 1983. Autumn moults of adult and juvenile Lesser Redpolls in Nottinghamshire, England. *Ornis Scand.* 14:299-308.
- Ginn, H.B. & Melville, D. S. 1983. *Moult in Birds*. BTO Guide no 19. Tring.
- Lindström, Å. 1987. Breeding nomadism and site tenacity in the Brambling *Fringilla montifringilla*. *Ornis Fennica* 64:50-56.
- Newton, I. 1967. Feather growth and moult in some captive finches. *Bird Study* 14:10-24.
- Ottosson, U. & Haas, F. 1991. Primary moult of the Brambling, *Fringilla montifringilla* in northern Sweden. *Ornis Svecica* 1:113-118.
- Sondell, J. 1977. Sävsparvens *Emberiza schoeniclus* ruggning i Kvismaren. *Vår Fågelvärld* 36:174-184.
- Ylvén, R. 1991. Fåglars ruggning – en studieuppgift för Ånnsjöns fågelstation. *Fåglar i Jämtl.-Härjed.* 10:16-23.

Sammanfattning

Bergfinkens handpennerruggning vid Ånnsjön

De flesta undersökningar av ruggningstidens längd hos olika fågelarter grundar sig på uppgifter om individer som bara undersökts en gång. I den här uppsatsen presenteras några olika metoder för beräkning av tiden för bergfinkens handpennerruggning huvudsakligen grundade på analyser av data från fåglar som fångats flera gånger vid Ånnsjöns fågelstation i Jämtland. Det görs också en jämförelse med en i *Ornis Svecica* nyligen publicerad undersökning av bergfinkens handpennerruggning i Ammarnäsområdet i Lappland, drygt 30 mil norr om Ånnsjön (Ottosson & Haas 1991).

Fåglarna fångades med nät i två områden strax väster om Ånnsjön, dels i Enans delta, dels längs Handölan vid Handöl åren 1988 – 1991. Biotopen utgörs av blandlövkog, huvudsakligen björk med videbuskage. Ringmärkningsssäsongen pågick från början av juli till

slutet av augusti. De två första åren registrerades ruggningen huvudsakligen enligt en förenklad metod som inte lämpar sig för detaljanalyser av ruggningens förlopp. Från och med 1990 har ruggningsundersökningarna utvecklats till att omfatta en uppskattning av längden hos alla arm- och handpennor (utom den förkrympta, yttersta handpennan) uttryckt i tiondelar av full längd, enligt modell från Kvismaren (Sondell 1977). Den metoden lämpar sig bättre för detaljanalyser av ruggningsförloppet än den internationellt använda femgradiga skalan (Ginn & Melville 1983). En fågels ruggningsstadium uttrycks som summan av alla nya eller växande pennor. Denna ruggningssumma varierar från 0 hos en fågel som inte börjat rugga till 90 hos en fågel som ruggat klart. Basdata om bergfinkfångsten vid Ånnsjön visas i Tabell 1. Vi har fram till och med 1991 ringmärkt 479 gamla bergfinkar, drygt 20% färre än i Ammarnäs (637). En viktig skillnad är att vi har betydligt fler kontroller från samma säsong. Totalt 34 fåglar har undersökts vid minst två tillfällen under ruggningen. Dessutom har vi fler mellanårkontroller. Sexton fåglar har återfångats ett följande år, en av dem under två på varandra följande år. Alla fåglar som fångats under två häckningssäsonger är märkta som gamla fåglar.

Beräkning av ruggningstiden genom linjär regressionsanalys av populationsdata (=ruggningsstadium hos fåglar som bara fångats en gång) redovisas i Tabell 2. I samtliga fall ger regressionsanalys med tid som beroende faktor sannolikt en underskattning av ruggningstiden på grund av att fångstperioden är för kort eller att fångsten är ojämnt fördelad under ruggningsperioden. Regressionsanalys med ruggningssumman som beroende faktor ger möjligen en korrekt uppskattning av ruggningstidens längd under förutsättning att fångstperioden är ungefär lika lång som den individuella ruggningsperioden. För detaljer angående regressionsanalys av ruggningsdata hänvisas till Ginn & Melville (1983).

Utvecklingen av handpennornas ruggningssumma för alla fåglar som kontrollerats med minst 5 dagars intervall visas i Fig. 1. Om ruggningssummans utveckling över tiden hade ett linjärt förlopp skulle det innebära en genomsnittlig ruggningsperiod på 58,2 dagar med en variation från 29 - 111 dagar. Av Fig. 1 framgår att ruggningsutvecklingen sannolikt inte är helt linjär. Ruggningshastigheten tenderar att minska mot slutet av ruggningen. Man kan i viss mån korrigera för detta vid beräkning av ruggningsperiodens längd genom att dela in ruggningsförloppet i intervall. Därefter beräknas genomsnittlig tidsåtgång för varje intervall (se Fig. 2 och Tabell 3) och tidsintervallen summeras. Beräkning på detta sätt blir ruggningstiden 58,8 dagar, dvs knappt en dag längre än med den första metoden.

Återfångster av fåglar sker ofta med intervall på en

vecka eller mer. Det försvårar detaljanalyser av ruggningskurvans förlopp utifrån data på återfångade fåglar. En ruggningskurva kan dock konstrueras om man känner de enskilda pennornas tillväxthastighet och tidsintervallet mellan att pennorna fälls. Längdskillnader mellan olika växande pennor ger upplysningar om hur tätt pennorna fälls (Tabell 4). Den genomsnittliga tillväxthastigheten hos enskilda pennor har beräknats till 3,79 mm/dag utifrån återfångster och mätningar av handpennelängder (Tabell 5). Den resulterande ruggningskurvan visas i Fig. 3. Med den här metoden blir ruggningsperiodens längd 60,3 dagar.

I likhet med Ottosson & Haas (1991) har vi noterat en viktne gång hos fåglar som återfångats en kort tid efter märkningen, möjligen utlöst av stress i samband med hanteringen vid märktillfället (Tabell 6). Det finns emellertid inget påtagligt samband mellan graden av viktne gång och ruggningshastighet vilket talar emot att hanteringen i sig är en felkälla vid ruggningsundersökningar på återfångade fåglar. Däremot är viktne gången som sådan ett observandum som understryker vikten av skonsamhet, täta nätkontroller och korta hanteringstider vid nätfångst av fåglar.

Fångstsäsongen vid Ånnsjön avslutas normalt innan bergfinkarna ruggat klart. Kompletterande fångst hösten 1991 på Rödön, 13 mil öster om Ånnsjön, visade att de sista bergfinkarna blir klara med sin ruggning i slutet av september. Detta stämmer väl med Ånnsjöpopulationen om man antar en ruggningstid på 59 dagar. Armpenneruggningen avslutades hos fem fåglar i medeltal 8 dagar senare än handpenneruggningen (Tabell 7) vilket innebär en total ruggningstid på cirka 67 dagar.

Med hjälp av kurvan i Fig. 3 kan beräknad tidpunkt för ruggningsstart extrapoleras för samtliga ruggande fåglar. Resultatet för de fyra undersökningsåren visas i Fig. 4. Genomsnittsdatum för ruggningsstart varierade från 8 juli (1990) till 18 juli (1991). Hanarna börjar i regel sin ruggning något tidigare, men skillnaden är liten och inte statistiskt signifikant. Det tidsintervall inom vilket ruggningstarten sker är påfallande konstant. Alla fyra åren har 80% av populationen startat inom en period på 18-20 dagar.

De här redovisade beräkningarna ger en ruggningsperiod som är ca 12 dagar längre än den Ottosson & Haas (1991) presenterade. Deras uppskattning baseras på regressionsanalys av populationsdata. Skillnaden beror sannolikt på de olika analysmetoderna. Linjär regressionsanalys av populationsdata är behäftat med många felkällor och kräver ett enhetligt utgångsmaterial för att ge ett korrekt resultat. Felkällorna är färre vid analys av återfångstdata, men det är i stället ofta svårt att samlas ihop ett tillräckligt stort material. I sådana fall kan ett alternativ vara att kombinera fälldata om hur fjäderna fälls med uppgifter om pennornas tillväxthastighet hos burhållna individer.

Kvicksilver och häckningsstörningar

KARL BORG

I en artikel i *Ornis Svecica* anger Eriksson m. fl. (1992) att "The level of mercury in *G. stellata* eggs was extremely high; in a sample of seven eggs from four breeding sites the mean concentration was 9.5 ppm dry weight ... is among the highest levels recorded for any bird species in Sweden ... all eggs contained mercury at levels where reproductive impairment is to be expected."

Uppfattningen om att en eventuell reproduktionsstörning skulle ha skett till följd av kvicksilverbelastning grundas tydligen på uppgifter från Barr (1986), men någon närmare information om dennes metodik lämnas inte. Jag vill med detta inlägg betona att det finns många svårigheter och felkällor när det gäller att tolka vilka verkliga orsakssamband som finns mellan halter av miljögifter i en organism, inverkan på denna och observerade ekologiska effekter.

Flera akvariefiskuppfödare, bl. a. Helmut Pinter, har muntligt meddelat mig att man tidigare satte små mängder kvicksilver till akvarievatten med fiskrom och erhöll därigenom bättre kläckningsresultat.

Vidare har experimentella studier omfattande åtskilliga hundratals fasanägg visat att en mindre tillsats av metylkviksilver till de värpande hönornas foder medförde 7-8 % bättre kläckning än hos kontrollägg. De i äggen påvisade kvicksilverhalterna (omräknat från våtvikt) var av ungefär samma storleksordning som de av Eriksson m. fl. (1992) angivna för smålomägg. Högre kvicksilvergivor till de värpande fasanhönorna medförde emellertid starkt nedsatt kläckbarhet. Det finns i materialet från Statens veterinärmedicinska anstalt vidare sex ägg från havsörn med flerdubbelt högre kvicksilverhalter än de av Eriksson m. fl. redovisade (Borg m. fl. 1969).

Många exempel finns på bristfälliga kunskaper om olika miljögiftsnivåers inverkan på levande organismer. Således påvisades 24 000 mg/kg PCB för en del år sedan hos en havsörn, som påträffats död i Upplands skärgård. Någon närmare undersökning utöver PCB-analysen gjordes inte (örnen lämnades inte till SVA). En till synes dum fråga kunde kanske trots allt vara

motiverad: vad var dödsorsaken och hur befanns örnens hälsotillstånd vara, när den blott hade hälften så mycket PCB i sig, nämligen 12 000 mg/kg. Med hänsyn till PCB-halten i örnens bytesdjur och PCB:s utsöndringshastighet bör den senare angivna halten ha förelegat 10-12 år före dödsfallet. Trots denna avsevärda belastning har dess påverkan på örnen uppenbarligen inte varit av allvarigare karaktär. Även små handikapp kan dock ha svåra följder för en rovfågel (Borg 1992).

Det har för övrigt aldrig visats att PCB har någon reproduktionsstörande inverkan på sälar (sälar är mycket ohanterliga som försöksdjur). Bevisen har angetts vara att reproduktionsstörningarna skulle öka i samma takt som ökningen av PCB i sälarnas organ.

Detta är dock på intet sätt något bevis. Östersjön är starkt förorenad med en mängd olika miljögifter och vid oförändrade halter i havet av dessa bör man hos sälarna finna en successiv ökning inte blott av PCB utan även av övriga miljögifter. Nämnas kan t. ex. att 22 sälar, undersökta vid SVA under åren 1967-1974, befanns ha kvicksilverhalter i levern på genomsnittligt 35,5 mg/kg våtvikt (Borg 1975). Dessa halter ligger klart högre än de kvicksilverhalter som hos andra djurslag visats medföra reproduktionsstörningar.

Den fisk som Östersjö-sälarna huvudsakligen livnär sig på har visats innehålla PCB i en halt av 1-3 mg/kg. Platonow m. fl. (1986) utfodrade under 12 veckor ett antal grisar med ett foder innehållande 250 mg/kg PCB (det skulle ta sälarna omkring 25 år att genom fisken få i sig samma mängd PCB). Inga tecken på förgiftning uppkom, men grisarna ökade i vikt 10-50 % mer än kontrollgrisarna.

Det synes mig vara på tiden med litet sans och måtta i miljödebatten, och man bör kanske vara litet återhållsam med "sensationella larmartiklar". Vårt i särklass största miljöhot är otvivelaktigt den globala befolkningsökningen, men det inger kanske en strimma av hopp, att vi har en viss förmåga att vänja oss vid alla föroreningar (Borg 1991).

Referenser

- Barr, J. F. 1986. Population dynamics of the Common Loon (*Gavia immer*) associated with mercury-contaminated waters in northwestern Ontario. *Canadian Wildlife Service Occasional Paper*, No. 56:1-25.

- Borg, K., Wanntorp, H., Erne, K. & Hanko, E. 1969. Alkyl mercury poisoning in terrestrial Swedish wildlife. *Viltrevy* 6:301-379.
- Borg, K. 1975. *Viltsjukdomar*. LTs förlag.
- Borg, K. 1986. SVA upptäckte kvicksilverförgiftningarna. *Svensk Veterinärtidning* 38:840-841.
- Borg, K. 1991. *Rådjur. Dödsorsaker, miljöpåverkan och rättsmedicin*. 108 sid. Naturvårdsverket, Solna.
- Borg, K. 1992. Hornugglor lever på gränsen. *Vår Fågelvärld* 51:27.
- Eriksson, M. O. G., Johansson, I. & Ahlgren, C.-G. 1992. Levels of mercury in eggs of Red-throated Diver *Gavia stellata* and Black-throated Diver *G. arctica* in Southwest

levels recorded for any bird species in Sweden ... all eggs contained mercury at levels where reproductive impairment is to be expected."

I want to draw the attention to the many difficulties involved in making inferences about ecological effects from observed levels of pollutants in organisms. It has sometimes even been found that the reproductive rate is improved by small amounts of mercury (e. g. in pheasants). And considerable amounts of PCB in the food caused improved weight gain in pigs. Further, it has not been shown that PCB has had any effect on the reproductive capacity of the Baltic seals.

Although small handicaps may have severe effects on animals, e.g. raptors, I recommend great care in spreading alarming news without having established conclusive cause and effect relationships.

Karl Borg, Mörbydalen 1 V, S-182 32 Danderyd, Sweden

Summary

Mercury and reproductive impairment

Ericsson et al. (1992) stated that "The level of mercury in *G. stellata* eggs was extremely high; in a sample of seven eggs from four breeding sites the mean concentration was 9.5 ppm dry weight ... is among the highest

Bokanmälningar - en ny sektion i *Ornis Svecica*

Vi har tidigare haft två sektioner i *Ornis Svecica*: uppsatser och korta rapporter (den senare sektionen är också öppen för debattinlägg). Nu startar vi en tredje sektion, nämligen bokanmälningar. Orsaken till detta är att *Vår Fågelvärld* i sin recensionsavdelning inte täcker den internationella vetenskapliga litteraturen. Syftet är främst att ge de svenska SOF-medlemmarna god information om nyutkomna utländska böcker. De flesta anmälningar kommer därför att vara skrivna på svenska. Den internationella och engelskspråkiga läsekretsen har redan tillgång till bra recensioner, t. ex. i *Auk* och *Ibis*.

Vi kommer att anmäla enbart böcker, inte tidskriftsartiklar. För att följa tidskrifternas innehåll rekommenderar vi den bilaga (*Recent ornithological literature*) som medföljer tidskrifterna *Auk*, *Ibis* och *Emu* och som produceras gemensamt av dessa.

Boksektionen kommer från och med 1993 att handhas av en särskild redaktör, nämligen Anders Hedenström. Förlag som önskar få en bok anmäld skall sända den till honom. Det kommer att ske en samordning mellan *Ornis Svecica* och *Vår Fågelvärld* så att inte samma bok onödigtvis anmäls i båda tidskrifterna.

Redaktionen

Book reviews - a new section in *Ornis Svecica*

Full papers and Short communications have been the two sections in *Ornis Svecica* up till now. We now add a third section on new books. The book reviews will be written mainly in Swedish since the international readership has access to good book review sections in other journals, for example, *Auk* and *Ibis*.

Anders Hedenström will be special editor of the book review section. Publishers should send new books to him. We will co-ordinate the reviews with our other journal *Vår Fågelvärld*, so that scientific books will be reviewed in *Ornis Svecica* and more popular books in *Vår Fågelvärld*.

The Editors

Nya böcker *New books*

N. B. Davies, 1992: **Dunnock behaviour and social evolution.** Oxford University Press, Oxford. 272 sid. ISBN 0-19-854674-2 (h/b) 019-854675-0 (p/b).

Nick Davies är en av världens ledande beteendekologer och är verksam vid universitetet i Cambridge. I samarbete med en lång rad kollegor har han sedan 1981 studerat en individmärkt population av järnsparv *Prunella modularis* i universitetets botaniska trädgård. Resultaten av dessa studier har tidigare publicerats i en lång rad uppsatser i vetenskapliga tidskrifter, och sammanfattas nu i denna nyutkomna bok.

Bokens inledande kapitel beskriver studieområdet, populationsstrukturen och det sociala systemet. Därefter behandlas det territoriella beteendet hos hannar och honor. Honor etablerar sina territorier efter födotillgång och boplatser och konkurrerar huvudsakligen med andra honor om dessa resurser. Hannar däremot sätter upp sina territorier i relation till honornas fördelning. Graden av överlapp mellan hannarnas och honornas territorier bestämmer i sin tur uppkomsten av olika parningssystem. Studiepopulationen uppvisar fyra olika typer: monogami (en hane och en hona), polygyni (en hane med två eller flera honor), polyandri (en hona med två hannar) och polygynandri (två hannar med två eller flera honor). De olika kombinationerna kan ses som resultat av olika själviska individers handlingar, där varje individ försöker maximera sin reproduktionsframgång, ofta på bekostnad av någon annans. Dessa konflikter är ett huvudtema i bokens övriga kapitel.

Med hjälp av häckningsdata för hannar och honor i de olika parningssystemen visar Davies att honor maximerar sin reproduktionsframgång i de fall av polyandri där två hannar hjälper till att mata hennes ungar. För att få denna hjälp försöker honorna aktivt förmå bägge hannarna att para sig med henne tidigt på säsongen. Hannarnas matningsinsats beror nämligen på deras förväntade faderskap i kullen. Detta bestäms av hur stor andel av parningarna de har fått. Hannarna konkurrerar därför med varandra om både honor och parningstillfällen, och försöker också para sig med andra honor. Resultatet av detta intrikata spel blir en situation där hannar matar i de kullar där de har störst faderskap,

vilket visas genom DNA-fingerprinting. När två hannar hjälper en hona att mata en kull matar var och en i proportion till hur stor andel av parningarna de tidigare har fått med den aktuella honan.

Ett av de sista kapitlen tar upp samspelet mellan järnsparvar och gök *Cuculus canorus*. Gökarna i Storbritannien parasiterar ett flertal värdfågelarter, varav järnsparven är en. Till skillnad från andra värdarter kastar järnsparven sällan ut gökakäg, trots att de skiljer sig markant i både storlek och färg från de egna äggen. Detta trots den uppenbara fördelen det vore att göra detta: när gökakägget kläcks kastar gökungen ut övriga ägg och ungar. Därefter har den ensam tillgång till de förslavade fosterföräldrarna som matar den till flygg ålder. Den evolutionära kapprustningen mellan värdfåglar och gökar diskuteras ingående, och Davies gör flera intressanta jämförelser med andra arter.

I det avslutande kapitlet diskuterar Davies parningssystem hos andra fågelarter än järnsparv och relaterar dessa till sina egna studier. Han kritiserar den förhärskande synen på evolutionen av parningssystem, enligt vilken hannarna sätter upp territorier som sedan honorna besöker. I stället menar han att honorna i stor utsträckning kan välja habitat oberoende av hannarnas fördelning.

Davies' bok är inte bara en lysande monografi över en intressant fågelart och dess ekologi. Den är lika mycket en lärobok i evolutionär beteende-ekologi och spänner över så skilda fält som parningssystem, häckningsstrategier och samevolution. Boken är skriven i en medryckande, humoristisk stil och lämpar sig väl för både sträckläsning och som uppslagsbok. Trots att vissa kapitel är väldigt faktpäckade känns den sällan tungläst. Statistiska tester har i stor utsträckning plockats ut ur den löpande texten och redovisas i korta appendix i slutet av varje kapitel. Detta underlättar läsbarheten avsevärt och gör att den lämpar sig väl för både fågelforskare och amatörornitologer. Jag rekommenderar den varmt till var och en som önskar fördjupa sina fågelkunskaper men som har haft svårt att finna lämplig litteratur.

ERIK SVENSSON

Allen Keast (redaktör), 1990: **Biogeography and ecology of forest bird communities**. SPB Academic Publishing, P. O. Box 97747, Den Haag, Nederland. 410 sid. Pris inbunden: 210 Gulden. ISBN 90-5103-047-9.

I sydöstra Peru, 12 grader söder om ekvatorn, i Amazonbäcken men inte långt från källflödena i Anderna, ligger en av världens största nationalparker, Manu, uppkallad efter floden med samma namn. Med sina 15.000 kvadratkilometer är detta reservat halvannan gång större än Skåne eller ungefär lika stort som Hälsingland. Området är i stort sett orört och mot Andersluttningarna delvis utforskat. Det har tack vare sin otillgänglighet klarat sig undan civilisationens tryck under ett par tusen år trots att det inte ligger särskilt långt från inkarikets gamla huvudstad Cuzco. Några dagsmarscher från nämnda stad, vid en krök av Manufloden, ligger den lilla biologiska forskningsstationen Cocha Cashu. Ett stort antal främst amerikanska forskare och studenter har arbetat där sedan starten för drygt tjuo år sedan. En betydande del av den kunskap vi har om neotropiska skogsfågelsamhällen kommer från detta område, och det är kanske bara ön Barro Colorado i Panamakanalen som har ett bättre känt fågelliv.

Vid Manu har man under flera år genomfört detaljerade inventeringar av stora provvitor (60-120 ha) i de dominerande skogstyperna. Just detta är en av nycklarna till resultatens betydelse. Flertalet tidigare inventeringar i tropiska skogar har skett i provvitor på ett fåtal hektar. Det visar sig nu att en stor andel av arterna har mycket stora revir och därför helt enkelt aldrig kommer med i små provvitor. En provvita på exakt en kvadratkilometer låg i fullvuxen låglandsskog med över 200 trädarter per hektar, typiskt skiktad i höjdded med kronaket på ca 30 m och överståndare på ca 60 m. Det karakteristiska för fågelsamhället var hög artrikedom (ca 230 arter) och få par av varje art (färre än 3 par/kvkm för de flesta arter). Det totala antalet par var 1050, vilket inte är någon uppseendeväckande hög siffra. Rika blandlövskogar på våra breddgrader når lätt upp till den nivån under häckningstiden. Däremot var fåglarnas sammanlagda massa hög, 187 kg, vilket berodde på god förekomst av stora frukt- och fröätare. 105 arter mindre insektsätare svarade för bara 35 kg, vilket är ungefär detsamma som motsvarande arter kan uppta i en svensk lövskog, fast där fördelat på betydligt färre arter (kanske 10 kg enbart bofink).

Denna bild av en skogsfågelfauna ger Scott K. Robinson, John Terborgh och Charles S. Munn i en av uppsatserna i boken. Bilden tycks vara generell för tropiska urskogar, ty väsentligen samma bild ger A. Brosset från ett jämförbart område vid en annan tropisk forskningsstation, M'Passa i nordöstra Gabon. Även där har man inventerat fågelfaunan inom ett stort om-

råde i flera år. Man räknade till 1800 par på sammanlagt 187 kg inom 1 kvkm. Artrikedomen är däremot lägre i Afrika, där ett flertal studier i olika låglandsregnskogar givit det artantal på ca 170 som man fann i M'Passa-ytan.

Detta artantal är för övrigt typiskt även för regnskogar i Sundaregionen och fågelfaunans struktur i övrigt är där lik den i Manu och M'Passa. Studier från Sundaregionen, närmare bestämt på Malackahalvön, analyseras av D. R. Wells, som i sin uppsats betonar en fundamental och mycket påtaglig skillnad mellan regnskogarna i Sydamerika och Afrika å ena sidan och de i sydöstra Asien å den andra. De båda förstnämnda saknar flyttfåglar från nordliga breddgrader. Flyttfågeln håller i stället till i öppna och störda skogar eller i naturligt öppna marker men går inte in i de slutna skogarna. I Sundaregionen är det helt annorlunda. Där är fåglar från Kina och Sibirien vintergäster även i de djupa skogarna. Nära 8 % av alla fåglar i undersökningssområdet var gästande flyttfåglar och den vanligaste av dessa var den tredje vanligaste av samtliga arter i skogen. Utifrån detta diskuterar Wells flyttarnas metaboliska omställning mellan födofattigdom i regnskogen och födorikedom i sommarvist, svårigheten att bygga upp fettlager inför vårflyttningen, den långsamma kroppsuggningen i vinterkvarteret och de såväl historiska som nuvarande stora biotopskillnaderna i områdena mellan häckningsområdena och vinterkvarteret när det gäller Västpalearktisk och Afrika i förhållande till Sibirien och Sydostasien. Kanske kommer framtida fördjupade studier av övervintrande sibiriska flyttfåglar i Sydasiens regnskogar att kunna svara på frågan varför inte våra fåglar övervintrar i Afrikas regnskogar.

Boken handlar naturligtvis om mycket mer än detta. Den är i själva verket ett försök att ge en syntes av fågelfaunan i världens olika skogstyper från de tropiska regnskogarna via Medelhavsskogarna, Australiens eukalyptusskogar, Europas och Amerikas blandlövskogar till de boreala barrskogarna. Ett intressant kapitel av L. Tomialojc behandlar ingående fågelfaunan i Europas enda stora kvarvarande lövskog av den typ som för länge sedan täckte hela vår kontinent, Bialowieza-skogen i östra Polen. Boken är en bearbetning och vidareutveckling av ett symposium som hölls på 19:e internationella ornitologkongressen i Ottawa 1986. Det har blivit en samling av inte mindre än 27 uppsatser, som tack vare variationsrikedomen vad gäller frågeställningar och geografisk region lyckas bra med att spegla skogarnas mångfald och deras olika fågelfaunor. Dessutom behandlas viktiga fågelskyddsfrågor i flera uppsatser, inte minst den snabbt pågående uppsplittringen och avverkningen av vidsträckt sammanhängande skogsområden i alla delar av världen. I dag är det de tropiska regnskogarna och de boreala barrskogarna som håller på att förintas eller utarmas. Och dessa är de sista stora skogstyperna som finns kvar

sedan de tempererade lövskogarna för mer eller mindre länge sedan utplånats.

SÖREN SVENSSON

Clive Finlayson, 1992: **Birds of the Strait of Gibraltar**. Illustrerad av Ian Willis. 534 sid. T. & A. D. Poyser, London. Medlemspris i Naturbokhandeln, inb.: 333 kr. ISBN 0-85661-066-6.

Detta är en tegelsten, inte bara vad antalet sidor beträffar utan också i mera andlig bemärkelse. Boken är späckad med sakuppgifter från egna studier och från inte mindre än 550 referenser. Uppgifterna är delvis presenterade i 282 diagram och 40 tabeller. Boken inbjuder således knappast till sträckläsning, men för att tillgodogöra sig innehållet måste man ändå läsa det mesta eller i varje fall ögna igenom sidorna någorlunda noga. Nya resultat och intressanta idéer är nämligen väl blandade med massor av triviala handboks fakta. Det är bara om man är intresserad av bestämda arter som man kan komma lindrigare undan. Innehållet är nämligen vad gäller en mycket stor del av boken sorterat artvis inom resp. kapitel. Boken är indelad i sex huvudkapitel som behandlar: Flyttning hos storkar och rovfåglar, Flyttning hos andra landfåglar, Flyttning och övervintring hos änder, vadare, m. fl., Flyttning hos havsfåglar, Landfågelsamhällen främst under häckningstid samt Våtmarkernas fåglar. Boken avslutas med en mera sammanfattande analys av Gibraltarområdets betydelse för fåglarna och de generella mönstren i deras förekomst där.

Kapitlet om de stora dagflyttarna, särskilt rovfågeln, är en besvikelse. En serie diagram visar visserligen på ett utmärkt sätt sträckets tidsfördelning under vår och höst, en bra hjälp för den som vill maximera utbytet av ett besök på platsen. Men tyvärr måste man konstatera att det knappast tillkommit något väsentligt nytt material om rovfågelsträcket efter det att F. Bernis 1980 publicerade resultaten från två fullständiga hösträkningar 1976 och 1977. De visade att bivrak (c. 75.000 fåglar) och brun glada (c. 50.000) dominerar höstens rovfågelsträck med tillsammans 92 %. Vårsträcket är mindre väl känt men har ungefär samma artfördelning. Ett par jämförande tabeller finns för olika sträcklokaler i Medelhavsområdet från Gibraltar i väster till Bosporen och Eilat i öster, och i texten uppehåller sig förf. ganska mycket vid jämförelser mellan olika lokaler, men lyckas ändå inte åstadkomma någon spännande syntes av rovfågelsträcket över Medelhavsområdet.

Kapitlet om övriga landfågels flyttning baserar sig till stor del på egna inventeringar och fångster i olika miljöer, särskilt vad gäller tättingarna. Det är värdefullt att få detta stora material presenterat på ett ställe. För de

flesta arterna ges diagram över säsongsförekomsten. För flera arter ges också diagram över de iberiska ringåterfyndens ursprungsland, vilket åtminstone i grova drag återger rekryteringsområdena för sträcket. Bland diagrammen kan man göra åtskilliga intressanta iakttagelser som ger perspektiv åt fågelsträckets förlopp. Den mest markanta skillnaden framträder mellan arterna som flyttar till tropikerna och de som helt eller delvis övervintrar norr om Sahara. De förstnämnda visar tydliga och koncentrerade toppar, medan de senare visserligen visar tydliga sträcktoppar men också riklig förekomst vintern igenom. Intressant att notera är att en art som kornsparv visar tydlig flyttning så långt söderut om vid Gibraltar.

När det gäller änder och vadare finns uppenbarligen stora kunskapsluckor, och mycket av framställningen grundar sig på korta eller tillfälliga studier här och där. Ändernas säsongsförekomst grundar sig framför allt på räkningar i Laguna de Medina nära Cadiz åren 1985-89. De flesta vadare förekommer i låga antal kring Gibaltarsundet. Ett av undantagen är ljungpiparen, som uppskattas ha ett övervintrande bestånd på upp till 25.000 på båda sidor om sundet. Den anländer sent och flyttar bort tidigt. Det är i stort sett bara under december och januari som den är vanlig.

Det kapitel som möjligen kommer att få det mest bestående värdet är det som handlar om den häckande landfågelfaunan. Här presenteras resultaten av Finlaysons egna och omfattande inventeringar i de flesta karakteristiska miljöerna i området. Eftersom kvantitativa data av detta slag är rätt fåtaliga från mediterrana miljöer över huvud taget, ges intressanta inblickar bl. a. när det gäller relationer mellan flyttare och stannfåglar. Olika biotoper är i olika grad "öppna" resp. "stängda" för flyttfåglar. Men vilka mekanismer som i grunden kan bestämma detta antyds bara i förbigående.

Det verkar finnas två ambitioner med boken. Å ena sidan strävar förf. att ge texten stor bredd, t. ex. genom att täcka alla säsonger, de flesta artgrupper och olika ämnesområden såsom flyttningsstrategier, fågelsamhällets struktur och bevarandaspekter. Å andra sidan strävar han efter viss vetenskaplig fördjupning och analys. Tyvärr har han inte lyckats förena dessa två ambitioner på ett attraktivt sätt. Försöken till analyser och förklaringar blir ofta ytliga, schablonmässiga eller ibland även svärbegripliga. Försöken till breda synteser och översikter försvinner i den stora mängden detaljer. Orsaken till att det blivit så är nog att Finlaysons material till största delen ännu inte gått igenom den renings- och mognadsprocess som normal, bitvis publicering i tidskrifter innebär. Mycket redovisas för första gången i denna bok, och i iveren att få med allt har både klarheten i det hela och djupet i detaljerna fått stryka på foten.

För den som vill ha fakta och som inte drar sig för att själv tolka tabeller, diagram och appendix får i denna bok trots bristerna en bra utgångspunkt för vidare studier av fågellivet inom det nyckelområde för sträcket mellan Europa och tropiska Afrika som Gibraltarområdet utgör. Man får hoppas att den kommer att stimulera till ytterligare undersökningar, inte minst av sträcket, både det synliga dagsträcket och det säkert minst lika imponerande men osynliga nattsträcket. Ty trots Gibraltars rykte som sträcklokal och dess geografiska nyckelposition är kunskapen om sträcket i hög grad fragmentarisk. Några års intensiva och heltäckande räkningar av samma kvalitet som i Falsterbo skulle ge ytterst intressanta resultat, inte minst i jämförelse med just Falsterbo.

SÖREN SVENSSON

Tim R. Birkhead, 1991: **The Magpies. The ecology and behaviour of Black-billed and Yellow-billed Magpies.** Illustrerad av David Quinn. 270 sid. T. & A. D. Poyser, London. Pris i Naturbokhandeln, inb.: 238 kr. ISBN 0-85661-067-4.

Skatan är bland allmänheten en av våra mest kända fåglar. Det är inte många arter som är så tätt knutna till mänsklig bebyggelse som skatan och dessutom är så framträdande och närvarande. I Eurasien finns den i ett brett band från Spanien, Irland och Skandinavien i väster till Indokina, Kina och Kamtchatka i öster med små populationer i Nordafrika och Arabien. I Nordamerika är utbredningen begränsad till västra USA och Kanada samt södra Alaska. I Kalifornien finns ett geografiskt begränsat bestånd av den mycket närstående gulnäbbade skatan.

Skatan har under en lång följd av år ökat i Sverige, liksom den gjort i flera andra Europeiska länder, däremot inte i Nordamerika. Birkhead anser att ökningen beror på upphörande förföljelse. Liksom i Sverige har skatan nästan överallt varit utsatt för bekämpning av jaktvården. I Sverige hade man skottpengar på skator tills för bara några årtionden sedan. I England har skatan ökat i takt med att antalet jaktvårdare minskat. Birkhead jämförde utvecklingen i ett av sina studieområden, där skatjakt inte förekom, med ett område där jakten fortsatte. I området med jakt låg antalet par konstant på ca 5 under tioårsperioden 1976-1986, medan man kunde glädja sig åt en ökning från 8 till 28 par i området där de var skyddade från jakt.

Om nu skatan är väl känd bland allmänheten så betyder inte det att den varit välstuderad ur vetenskaplig synpunkt. Det är först under 70-talet och senare som de betydelsefulla studierna gjorts. Birkhead ger en tabell över 20 studier, av vilka de flesta dock bara omfattar 2-3 år och ej individmärkta fåglar. Endast tre studier förutom Birkheads egen i Sheffield sträcker sig över 10 år eller mer, vilket är viktigt för att man skall

kunna tolka dynamiken och anpassningarna i en variabel miljö hos en så relativt långlivad art som skatan. En av dessa studier är svensk och samtidigt den enda större studie av skatan som utförts i vårt land. Den genomfördes av Göran Högstedt på Revingefältet i Skåne och har fått stor internationell uppmärksamhet på grund av några eleganta utfodringsexperiment, med vars hjälp Högstedt visade att revirkvaliten (födan) betyder mer än honornas egenskaper för skaternas framgång, och experiment med att öka och minska antalet ungar i kullarna, varigenom han kunde visa att honan lade det antal ägg som resulterade i störst antal ungar med det rådande födounderlaget.

Birkheads *Magpies* ger först en översikt av skaternas raser och förekomst i världen. Här pekar han bl. a. på de skillnader som tycks finnas mellan nordamerikanska och eurasiatiska skator, och som gör att den gulnäbbade kaliforniska skatan kanske står närmare den nordamerikanska svartnäbbade än någon av dessa gör i förhållande till de eurasiatiska. Boken behandlar sedan i olika kapitel skaternas beståndstätheter, revir och revirbeteenden, födosök, sociala beteenden, populationsdynamik samt häckningen från bobygge till att överlevande ungar rekryteras som häckare i populationen. I ett särskilt kapitel analyseras om det är fåglarnas eller revirets kvalitet som bestämmer häckningsframgången. Birkhead finner att det är fåglarnas kvalitet som betyder mest, alltså motsatsen till vad Högstedt fann.

I kapitlet "Skator och människan", som är underhållande om än inte särskilt givande, bl. a. på grund av bristande kunskaper, behandlas först skatan som skadegörare på vilt. Birkhead anser att skatbekämpning är missriktad viltvård, som inte har någon mätbar positiv effekt på stammarna av jaktbara arter. Här döljer sig också en annan kort diskussion om skatans predation på småfåglar. Det finns indikationer på att skatan påverkar småfåglares häckningsframgång, och den allmänna föreställningen om skatans brutala härjningar är vida spridd. Men efter en detaljerad analys av populationsutvecklingen och häckningsframgången för elva allmänna småfåglar i lantliga miljöer drar Birkhead slutsatsen att skator inte har någon påvisbar effekt där. Vad som gäller i bebyggda områden är ännu inte känt, men han konstaterar att i jämförelse med kattens måste skatans predation vara helt försumbar. Ett ännu opublicerat material visar att det fanns 74 katter per skatrevir i stadsmiljö och 25 katter per skatrevir i förstadsmiljö. Katterna konsumerade minst 622 resp. 415 småfåglar per skatrevir, därtill huvudsakligen adulta fåglar, medan skatan mest tar ägg och ungar, vilket har betydligt mindre effekt på bestånden.

Boken har ambitionen att vara "monografisk", d.v.s. täcka de flesta aspekterna om skatan. Klart är emellertid att de frågor som Birkhead och hans medarbetare själva studerat är fylligast och bäst behandlade. Det gäller de sociala förhållandena och häckningsbiologin

analyserade i ett beteendekologiskt perspektiv. En av bokens stora förtjänster är att dessa studier nu finns sammanfattade och jämförda med andra i en lättillgänglig volym. Men bokens kanske störst förtjänst är att den handlar just om skatan! Många goda fågelmonografier handlar om arter som gemene ornitolog inte har så lätt att tränga in på livet. Innehållet blir då ofta teoretiskt eller exotiskt utan kontakt med egna iakttagelser. Det kan även gälla böcker om vanliga arter, t. ex. flugsnappare och mesar, som trots att de är allmänna nära oss människor inte är så lätta att komma djupare in på livet. Men denna skatbok ger inte bara många igenkännanden och förklaringar till vad man redan sett utan också en mängd intierade beskrivningar och analyser som öppnar ögonen och tolkningsförmågan när man nästa gång följer skatornas förehavanden en längre stund. Sammanfattningsvis är boken mycket stimulerande och välskriven och bör kunna ge den kulturföljande filmstjärnan *Pica pica* det goda rykte den förtjänar.

SÖREN SVENSSON

Anders P. Møller & Tim R. Birkhead, 1992: **Sperm Competition in Birds. Evolutionary Causes and Consequences.** Academic Press, London. 282 sid. Pris i Naturbokhandeln: 482 kr. ISBN 0-12-100541-0.

När mosnäppan kommer om våren bildar den par likt de flesta andra fågelarter. Men därefter lägger honan i snabb följd två kullar. Den första ruvas av hanen och den andra tar honan själv hand om. Detta parbildningssystem är således en variant av monogami, som nittio procent av fågelarterna använder. Skillnaden är bara att paret producerar två kullar parallellt i stället för i följd. Men mosnäppans variant kan ses som ett första steg mot polyandri (en hona har flera hanar), som skulle inträffa om honan för sin andra kull parade sig med en ny hane i stället för med samma. Så gör bl. a. simsnäppan och fjällpiparen. Polyandri är det sällsyntaste av alla parbildningssystem och finns hos färre än en procent av fågelarterna.

Den kanske bäst studerade polyandriska arten är den amerikanska drillsnäppan, numera kallad fläckdrillsnäppa. Honan kan lägga upp till fyra kullar som ruvas av olika hanar. Ibland tar honan själv hand om den sista kullen. Hos vanliga monogama arter är föräldrarna normalt också biologiska föräldrar. Men det finns undantag. Honorna kan para sig med främmande hanar så att en eller flera ungar i boet har en annan far, och honorna kan lägga ägg i andra honors bon så att en eller flera ungar kan ha en annan mor eller kanske helt andra föräldrar.

Hos den amerikanska drillsnäppan hade ungarna i de olika bona normalt den ruvande hanen som far. Var tionde kopulation var dock med en hane som honan för tillfället inte lade ägg åt, vilket innebär att en del hanar

kan komma att sköta andra hanars ungar. Men detta resultat kan också komma till stånd på ett annat sätt, nämligen om sperma lagras i äggledaren. I så fall kan en honas tidigare hane utan att kopulera igen ändå bli far till ungar i senare hanars bon. Enligt Lewis W. Oring och hans medförfattare i *Nature* (Vol. 359, sid. 631, 1992) sker just detta hos den amerikanska drillsnäppan. Det förklarar bl.a. varför hanarna är så angelägna att komma så tidigt som möjligt på våren trots att det inte finns någon skillnad i antalet ungar mellan tidiga och sena kullar. Men nu inser man att en tidig hane inte bara försäkras sig om att vara far till alla ungar i första kullen utan också får chansen att bli far till ungar i senare kullar utan att behöva lägga någon energi på mer än första kullen.

Det som gör denna studie så intressant är att den framhäver att honan spelar en roll när det gäller att bestämma vilken hanes spermier som skall få befrukta hennes ägg. Visserligen är forskningen på området bara i startgroparna, men den är en av flera signaler om ett trendbrott med fler studier av hur honan kan öka sin anpassningsgrad. De flesta studier hittills har varit inriktade på att klargöra hur hanar bär sig åt för att effektivast sprida sina arvsanlag, medan honorna betraktats som relativt neutrala åskådare. *Sperm Competition in Birds* är väsentligen skriven utifrån ett hanligt perspektiv och speglar därmed forskningens och litteraturens tyngdpunkt.

Spermiekonkurrens är ett något tveksamt ordval för det som boken handlar om. Den form av spermiekonkurrens som ordet är lämpligast för är konkurrensen mellan spermier efter utförd parning med en eller flera hanar, dvs. i situationer av det slag som gällde för den amerikanska drillsnäppan. I de fall som befruktningen sker snabbt efter kopulationen gäller konkurrensen vilken spermie från den enskilda parningen som skall befrukta ett ägg. Här är det alltså normalt fråga om vilken kombination av en enskild hanes arvsanlag och eventuella mutationer som skall befrukta, inte vilken hanes som skall göra det. I de fall, som hos fåglarna, där honan förvarar spermier tills ägget befinner sig i det utvecklingsstadium då det skall befruktas, kan det finnas spermier från mer än en hane om hon parat sig mer än en gång. Då gäller konkurrensen både vilken hanes spermie och vilken spermie från denna hane som skall befrukta ägget. Konkurrensen på spermienivå mellan olika hanar blir naturligtvis särskilt intensiv när mer än en hane lever tillsammans med en hona under längre tid såsom hos järnsparven, vilket kan leda till särskilt märkliga beteenden.

I boken behandlar Birkhead och Møller spermiekonkurrens enbart utifrån frågan om hur många hanar och vilken hane som befruktar äggen i en kull. De behandlar också i stor omfattning de anpassningar som före kopulationen avgör vilken hane som får parnings-tillfället och vidgar därmed begreppet spermie-

konkurrens till att omfatta det mesta av beteendekologin. Det är inte Birkhead och Møller som introducerat det sålunda något vilseledande begreppet spermiekonkurrens. Ämnet har tidigare behandlats inom andra djurgrupper, men inte varit särskilt välstuderat inom ornitologin, främst beroende på att det hos fåglarna dominerande monogama parbildningssystemet betraktats som i sanning monogamt. Det är först sedan man insett att kopulationer utanför paret förekommer i ganska hög frekvens, som man börjat bearbeta problemet och dess konsekvenser för anpassning och utveckling. Begreppet nyintroducerades inom ornitologin av N. Davies 1983 i en uppsats om "Polyandry, cloaca-pecking and sperm competition" hos järnsparven (*Nature* 302:334-336) och användes 1984 i ett flertal uppsatser i boken *Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems* (R. L. Smith, ed., Academic Press). Från 1988 har begreppet kommit i allt fler uppsatstitlar, ofta i stället för begreppet "extra pair copulations" som det i stort överlappar. Fördelen med ordet är att det klart utpekar kärnan i konkurrensen, nämligen den mellan olika spermiers utsikt att verkligen befrukta ett ägg. Nackdelen är att det inte skiljer mellan spermiers konkurrens i snäv mening och olika hanars konkurrens i dess vidsträcktaste bemärkelse.

Det utmärkande för dagens beteende- eller evolutionsökologi är att individens fortplantningsframgång står i centrum. Det är med konsekvenserna utifrån denna förutsättning som man söker förklara de olika egenskaper som arterna uppvisar. Dessa egenskaper omfattar nästan allt: utseende, byggnad, ämnesomsättning, parbildning, sociala beteenden och system samt inte minst skillnader mellan könen. Det sistnämnda blir särskilt centralt när det gäller spermiekonkurrensen eftersom det finns en grundläggande asymmetri i hanars och honors intressen: hanarnas framgång beror mest på hur många ägg de kan befrukta medan honoras framgång främst bestäms av hur livskraftiga ungar de kan producera. Denna intresseasymmetri utesluter dock på intet sätt honorerna från att aktivt påverka vilka spermier som skall befrukta äggen. Förutom att kunna välja partner för kopulationen har honorerna dessutom förutsättningar att efter kopulationen kunna påverka vilken hanes spermier som verkligen skall befrukta ett ägg. Detta sistnämnda är dock fortfarande ett mycket okänt fält.

I boken behandlas de väsentliga faktorer som kan

bestämma vilken hanes spermier som slutligen befruktar ett ägg: parbildningssystemen (såsom graden av trohet i monogama förhållanden och uppkomsten av polygami), systemet för att förvara sperma i ovidukten (den ordning med vilken olika hanar parat sig med en hona kan avgöra vilkens spermier som befruktar), partnerbevakning (både hanens direkta bevakning av honan under hennes fertila period och mera indirekta bevakningsmetoder såsom revirförsvaret och hög parningsfrekvens) samt s.k. kopulationspluggar. De senare är mycket vanliga hos insekter, reptiler och däggdjur, men saknas helt hos fåglar. Boken innehåller också ett kapitel som beskriver reproduktionsorganen och deras funktion, en viktig bakgrund för att förstå de möjligheter och begränsningar som sätts redan av dessa egenskaper.

Boken är en bra faktaredovisning, men den innehåller också utmärkta diskussioner och synteser om kostnader och vinster för olika alternativa lösningar, inte minst när olika lösningar är bäst för hanar respektive honor. Den för också läsaren ut på en hel del exkursioner till besläktade forskningsfält, vilket ger ett breddat perspektiv. Boken är däremot inte analytisk i den meningen att den bringar till ytan något påtagligt nytt inom beteendekologin. Dess stora förtjänst är att den introducerar läsaren i ett relativt nytt perspektiv för studier av anpassningar inom fågelvärlden.

Nya perspektiv för att studera välkända frågor kan ofta vara mycket fruktbara. Men samtidigt måste man hålla i minnet att ett nytt perspektiv eller ett nytt namn på ett fenomen inte i sig är ett genombrott. I det avslutande kapitlet, där författarna försöker förklara skillnader i föräldraomsorg, livshistorier, parnings-systemen och utvecklingen av de sociala systemen med spermiekonkurrens, känner man inte längre nyhetens behag. Här blir det uppenbart att boken lika gärna hade kunnat heta "Hanarnas konkurrens om att befrukta honorerna". Det återför problemet till "Darwins cirkel": De framgångsrikaste individerna rekryterar mest avkomma och är därför de framgångsrikaste individerna. Ur detta framtonar sedan frånvaron av en förenande ekologisk teori och den outsinliga tillgången på anpassliga ad hoc-förklaringar till varje tänkbar variant av varje tänkbar ekologisk strategi. Men sådan är ekologens vardag.

SÖREN SVENSSON

РУССКИЙ ОРНИТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

1992
ТОМ 1
ВЫПУСК 1



Russian Journal of Ornithology

The Russian Journal of Ornithology is the first ornithological periodical in Russia since the 1930s. It has inherited the best tradition of Russian field ornithology, developed by famous Russian ornithologists like Sushkin, Buturlin and Portenko and reinstated debate in Russian publications. The journal welcomes authors from all over the world. Papers are in Russian with an English summary or (some) in English. All figure captions and tables are also translated into English. It is our belief that this new journal will initiate research on various aspects of ornithology in different regions of the huge territory of the former USSR. The Journal focuses on: (1) Distribution and density of birds in the former USSR, (2) Ecology of Russian birds, (3) Behaviour of Russian birds, (4) Energetic of Russian birds, (5) Migration and seasonal distribution of birds in Russia, and (6) Biology of endemics and rare species in the former USSR

Subscription

The Russian Journal of Ornithology is published in two issues in 1992 and quarterly henceforward. The 1992 subscription price is £ 19 (UK), £ 22 (Europe) and £ 27 (rest of the world). All subscription orders outside Russia should be sent to E. Potapov, c/o EGI, Dept. of Zoology, South Parks Road, Oxford OX1 3PS, UK.

The 8th Nordic Congress of Ornithology, Jyväskylä, Finland, 11-14 August 1993

We invite ornithologists to participate in this congress to be held near Jyväskylä in Central Finland. We welcome Nordic researchers in any aspect of ornithology to present their latest findings. Consequently there will be an emphasis on those fields where Nordic ornithological research is of particularly high international standard.

The program will start on Wednesday 11 August at 15.00 and it will run until 12.00 on Saturday 14 August. Full accommodation including meals at the congress site (Alkio-opisto at Korpilahti) is 630 Fmk and registration fee will be 100 Fmk. The congress site lies in the midst of the Finnish lake district by the lake Päijänne 30 km south of Jyväskylä.

We ask all those wishing to participate to send a letter by the end of March 1993 to the address:

The 8th Nordic Congress of Ornithology, Rauno Alatalo, Department of Biology, University of Jyväskylä, Yliopistonkatu 9, SF-40100 Jyväskylä, Finland

Please mention if you plan to propose a presentation giving its preliminary title (talk or poster).

We will send further information in a letter in early April and final registration with abstracts will be required by the end of May 1993.

BALTIC BIRDS – 7

Conference on the Study and Conservation of Birds of the Baltic Basin

**Palanga, Lithuania
20-25 September 1993**

Lithuanian Fund for Nature, Lithuanian Ornithological Society and Naturschutzbund Deutschland invite you to attend this conference, which focuses on (1) Dynamics and monitoring of bird populations, (2) Rare and endangered birds and their protection, (3) Bird migration in the Baltic area, (4) Important bird areas, and (5) Towards international integration of studies and protection of birds in the Baltic region. Additional items will be accommodated. There will also be workshops for discussing specific problems. The official language will be English.

For further information write to:

Dr. Pranas Mierauskas, Lithuanian Fund for Nature, Juozapaviciaus St. 9, 2600 Vilnius, Lithuania.

Subscribe to

ORNIS SCANDINAVICA

one of the world's leading journals in ornithology
– or combine it with one or both of our ecology journals

Personal subscriptions now much cheaper:

- | | | | |
|--------------------------|----------------------------------|----------|-------------------------|
| <input type="checkbox"/> | Ornis Scandinavica | US\$ 30 | (SEK 225:–, DKK 240:–) |
| <input type="checkbox"/> | Oikos | US\$ 70 | (SEK 450:–, DKK 481:50) |
| <input type="checkbox"/> | Ecography | US\$ 30 | (SEK 225:–, DKK 240:–) |
| <input type="checkbox"/> | Oikos and Ecography | US\$ 90 | (SEK 500:–, DKK 535:–) |
| <input type="checkbox"/> | Oikos and Ornis Scandinavica | US\$ 90 | (SEK 500:–, DKK 535:–) |
| <input type="checkbox"/> | Ecography and Ornis Scandinavica | US\$ 50 | (SEK 350:–, DKK 380:–) |
| <input type="checkbox"/> | All three journals | US\$ 100 | (SEK 600:–, DKK 645:–) |

For new (or renewal) subscriptions, just make out a personal cheque for the appropriate amount in any convertible currency or sign the order form and send it to:

Editorial Office, Ecology Building, S-223 62 LUND, Sweden

Make the cheque payable to OIKOS!

Or use Swedish postal giro account 63 35 32-7, Tidsskriften Oikos

Or pay by credit card

Please debit my

Eurocard / Mastercard / American Express / Visa / Diners

no. _____ Expiry date _____

with the sum of: _____ Signature: _____

Name: _____

Address: _____

Instruktioner till författarna

Instruktions 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 indexer- ing 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 sepa- rata blad. Det skall finnas minst 4 cm marginal till vänster om texten som skall vara maskinskriven med minst dubbelt rad- avstånd. Manus skall insändas i tre kopior inklusive tabeller och figurer. Originalfigurer skall insändas endast efter upp- maning.

Andra bidrag än uppsatser bör ej överstiga 2000 ord (eller motsvarande om det ingår tabeller och figurer). De skall inte ha någon inledande Abstract men däremot en kort sammanfatt- ning 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 utform- ning se nedan.

Contributions should be written in accordance with previous issues of the journal. The title should be short, informative and contain words useful in indexing and information retrieval. Full length papers, but not other contributions, should 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 should be in both languages. Table and Figure legends must

be on separate sheets of paper. Manuscripts should be submit- ted 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 should 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). How to write 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 tidskrif- tens 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. *Remarkable events in the avian world*. Ph. D. Thesis, Dept of Ecology, Univ. of Lund, Sweden.

ORNIS SVECICA Vol 2, No 3-4, 1992

Contents - *Innehåll*

- 93 Enemar, A. Laying and clutch size of the Treecreeper *Certhia familiaris* in south-western Sweden
Trädkryprens Certhia familiaris värpning och kullstorlek i sydvästra Sverige
- 103 Bensch, S. Low reproductive success in a colony of Black-headed Gulls *Larus ridibundus* – mass starvation of nestlings?
Låg häckningsframgång i en koloni av skrattnås Larus ridibundus – massvält bland ungarna?
- 107 Andersson, Å. Sjöfågelbeståndets utveckling i Bullerö skärgård efter invandring av mink
Development of waterbird populations in the Bullerö archipelago off Stockholm after colonization by Mink
- 119 Robertson, J. Berg, Å. Status and population changes of farmland birds in southern Sweden
Status och populationsförändringar hos jordbruksfåglar i södra Sverige
- 131 Åström, M. Interspecific variation in time budgets among sympatric dabbling ducks
Variationer i samexisterande simänders tidsbudget
- 139 Holmberg, T. The primary moult of the Brambling *Fringilla montifringilla* evaluated with four different methods
Bergfinkens Fringilla montifringilla handpenneruggning utvärderad med fyra olika metoder

Short Communications - *Korta rapporter*

- 147 Borg, K. Kvicksilver och häckningsstörningar
Mercury and reproductive impairment
- 149 Nya böcker *New books*