

Ornis Svecica

Vol 16 No 3 2006



Ornis Svecica is indexed in BIOSIS, CSA/Ecology Abstracts, Zoological Record, and Elsevier Bibliographical Databases. Free access to abstracts in www.eurobirding.com.

ORNIS SVECICA utges av Sveriges Ornitologiska Förening. Tidskriftens mål och inriktning är att utgöra ett forum för primära forskningsrapporter, idéutbyte, debatt och brev rörande ornitologins alla områden. Bidrag som rör Europas fågelfauna prioriteras. Bidrag om generella frågor tas emot oberoend av ursprung. Vi vill särskilt uppmuntra icke professionella ornitologer att sända in sina resultat och idéer men välkomnar givetvis bidrag från professionella forskare. Språket är svenska eller engelska med en utförlig sammanfattning på det andra språket.

ORNIS SVECICA is issued by the Swedish Ornithological Society. The aims and scope of the journal are to provide a forum for original research reports, communications, debate and letters concerning all fields ornithology. Contributions dealing with the European bird fauna are given priority. Contributions on general problems are considered independent of origin. 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.

Huvudredaktör och ansvarig utgivare *Editor-in-chief*
Sören Svensson, Ekologiska inst., Ekologihuset, 223 62 Lund

Redaktörer *Editors*

Staffan Bensch, Anders Brodin, Dennis Hasselquist, Anders Hedenström, Åke Lindström, Roland Sandberg, Ekologiska inst., Ekologihuset, 223 62 Lund
Johan Lind, Zoologiska inst., Stockholms universitet, 106 91 Stockholm
Tomas Pärt, SLU, Inst. f. naturvårdsbiologi, Box 7002, 751 22 Uppsala

Redaktör för doktorsavhandlingar

Dissertations review editor
Jonas Waldenström, Ekologihuset, 223 62 Lund

Redaktör för bokanmälningar *Book review editor*

Vakant

Korrespondens *Correspondence*

Manuskript skall första gången sändas till huvudredaktören. 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 editor-in-chief. 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*

Prenumeration på ORNIS SVECICA kostar 240 SEK till svenska adresser och 290 SEK till utländska adresser. Denna avgift inkluderar ej medlemskap i SOF. Medlemsavgiften är 360 SEK (160 SEK för person under 21 år) till svenska adresser och 530 SEK (340 SEK) till utländska adresser. Medlemsavgiften inkluderar både ORNIS SVECICA och VÅR FÅGELVÄRLD.

Subscription to ORNIS SVECICA is 290 SEK to addresses abroad and 240 SEK to addresses in Sweden. This fee does not include membership. The membership fee is 530 SEK to addresses abroad (340 SEK for members younger than 21 years) and 360 SEK (160 SEK) to addresses within Sweden. This fee includes both ORNIS SVECICA and the more popular journal VÅR FÅGELVÄRLD.

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, Ekhagsvägen 3, 104 05 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.

Varierar brunand *Aythya ferina* periodiskt? – en analys av inventeringsresultat från Angarnsjöängen, Sverige, 1978–2003 och Engure, Lettland, 1972–1992

*Does the Pochard *Aythya ferina* vary periodically? – an analysis of census data from Angarnsjöängen, Sweden 1978–2003 and Lake Engure, Latvia 1972–1992*

SVANTE SÖDERHOLM

Abstract

Annual counts of the number of breeding Pochard *Aythya ferina* at Angarnsjöängen, Sweden, 1978–2003, and at Engure, Latvia, 1972–1992, suggest that the populations varied, with a period of about 5 years. This variation is superimposed on the dominating change of the population. The temporal trends were analysed using discrete Fourier transform and by analysis of the autocorrelation function. Although not all of these results were statistically significant, the available information suggests that there could be a periodic variation with a period of about 5 years, since signs of periodicity are seen in the analy-

ses and similar signs are seen in census data from two different populations. A tentative explanation, based on existing theoretical studies, is given for why there would be a periodic variation in the Pochard population. It is suggested that random perturbations which lowers the breeding success causes a periodic population dynamic.

Svante Söderholm, Riddargatan 78, SE-114 57 Stockholm, Sweden.
E-mail: svante.soderholm@spray.se

Received 30 March 2004, Accepted 6 February 2006, Editor: A. Brodin

Det är väl känt att smågnagarpopulationer på nordliga breddgrader varierar cykliskt (Hansson 1984, Hansson & Henttonen 1985, Hansson 1999, för en översikt se Krebs & Myers 1974). Mest känd är troligen lämmelns cykler som ofta uppträder med en periodicitet av tre år (se exempelvis Kokorev & Kuksov 2002). Likaså är det känt att populationer av flera predatorer varierar cykliskt med gnagar-tillgången, t.ex. pärluggla (Linkola & Myllymäki 1969, Hörnfeldt 1978, Hörnfeldt m.fl. 1986, 1990, Korpimäki 1987a, b) och labbar (Jakobsson & Johansson 2001). Även nordliga populationer av hönsfåglar kan variera cykliskt. Nyligen har man visat att vissa arter av vadare och gäss som häckar på tundra också varierar cykliskt samt att denna variation indirekt beror på storleken på lämmelpopulationen (Blomqvist m.fl. 2002). Detta beror på att predationstrycket på vadare och gäss blir lågt när lämlarna är talrika.

Mig veterligen är de ovan nämnda fågelpopulationerna de enda i norra Europa som varierar cykliskt. Detta gjorde att jag blev mycket förvånad och intresserad när jag märkte att inventeringsdata från Angarnsjöängen indikerade att antalet häckande brunänder föreföll variera periodiskt. Till skillnad från smågnagare och deras predatorer ver-

kade variationerna var väsentligt mindre. Medan de förra varierar mellan en mycket stor population och ett fåtal individer verkade variationen hos brunand snarare vara en mindre periodisk variation överlagrad på den dominerande populationsutvecklingen.

För att undersöka detta beslöt jag mig för att inhämta uppgifter från ytterligare ett antal år innan jag gjorde en noggrann analys av inventeringsserien. Efter ytterligare sju års inventeringsarbete, när inventeringsserien omfattade 26 år i följd, indikerade fortfarande inventeringsuppgifterna att det kunde finnas en periodisk variation. Detta ledde till att jag beslöt mig för att analysera uppgifterna, även om tidsserien fortfarande kan vara i kortaste laget för att detektera en svag cyklisk variation.

För att öka möjligheten att dra generella slutsatser inkluderade jag en inventeringsserie omfattande 21 år från Engure i Lettland (Blums m.fl. 1993) i analyserna. Det vore önskvärt att inkludera ytterligare uppgifter, men jag har inte funnit någon lämplig serie. I detta arbete presenterar jag analyser av inventeringsdata från Angarnsjöängen och Engure och diskuterar tänkbara orsaker till en periodiskt varierande populationstorlek.

Lokaler och metoder

Angarnsjöängen är belägen 25 km NO om Stockholm (59° 33' N, 18° 10' O). Sjöängens yta är cirka 110 ha. Sjöängen är en grund slättsjö som sänkts. Under första hälften av 1980-talet försämrades sjöängen som fågellokal genom en accelerande igenväxning till följd av övergödning. Genom en omfattande sjörestaurering vintern 1992/93 bröts den negativa utvecklingen och populationerna av bl.a. olika andarter ökade snabbt. De har sedan restaureringen legat på en högre nivå än den som rådde i slutet på 1970-talet. För mer detaljerade upplysningar om biotopen, restaureringar och dess inverkan på fågelfaunan se Söderholm & Eriksson (1999, 2004) och Larsson & Welander (2003). Inventeringsdata om brunand härrör från den årliga inventeringen av våtmarksfågelfaunan vid Angarnsjöängen som genomförts sedan 1978. Inventeringsmetodiken finns beskriven i Söderholm & Eriksson (1999, 2002).

Engure är en av Lettlands fem största sjöar, dess yta är 35 km². Den är belägen innanför sydvästra delen av Rigabukten (57° 15' N, 23° 07' O). Engure är klassad som en permanent översvämmad våtmark med uppskjutande vegetation (för klassificeringskriterier se Cowardin m.fl. 1979.) Sedan 1960 har våtmarken förändrats så att de öppna vattenytorna nu är halvvägs igenvuxna. Under inventeringsperioden 1972–1992 har öar och områden med uppskjutande vegetation varit fågelskyddsområden under häckningssäsongen, men jakt har varit tillåten under tre månader på hösten. Inventeringsområdet har påverkats av människan genom skötsel av våtmarken. Bland åtgärderna märks anläggandet av konstgjorda öar, vegetationsbekämpning, bekämpning av predatorer (jakt och förflyttning av fångade predatorer) och försök att locka mäsar och tärnor till våtmarken. För närmare upplysningar om våtmarken och inventeringsmetodiken, se till exempel Blums m.fl. (1993, 1996) och referenser däri.

För att om möjligt utesluta att de tecken på en periodisk variation som finns i inventeringsuppgifterna beror på slumpmässiga variationer som påverkar flera andarter, undersökte jag om det fanns någon korrelation mellan antalet häckande par av fyra olika arter: gräsand, brunand, vigg och knipa. I denna analys användes enbart uppgifter från Angarnsjöängen, då jag inte hade tillgång till dessa uppgifter från Engure. Arterna som valdes för denna analys är de dykandsarter som häckar i Angarnsjöängen, gräsand inkluderades för att i möjligaste mån belysa skillnaden i födoval mellan dykandsarterna. Brunand livnär sig i större utsträckning på

vegetabilisk föda än vigg och knipa (Bauer & Glutz von Blotzheim 1969, Cramp & Simmons 1977).

För att kvantifiera den periodiska variationen som tycks finnas i inventeringsuppgifterna och om möjligt säkerställa den (eller vederlägga den) analyserades uppgifterna i frekvensrummet med hjälp av Discrete Fourier Transform (DFT) och i tidsrummet med hjälp av autokorrelationsberäkningar. Detta är två olika metoder för att undersöka om det finns periodiska mönster när en observabel varierar med tiden, exempelvis antalet häckande par per år.

DFT är ett kraftfullt verktyg för att upptäcka och beskriva periodiska variationer och används bland annat inom biologi och fysik samt inom tekniska tillämpningar såsom signalbehandling. De aktuella inventeringsserierna (tidsserierna) kan dock vara i kortaste laget för denna teknik med tanke på att biologiska förlopp som beskrivs som periodiska eller cykliska har varierande periodlängd, varierande amplitud, skiftande mönster mm. Serier om minst 50 år hade därför varit önskvärt.

Eftersom årtal ger en diskret tidskala (d.v.s. variabeln årtal kan endast anta vissa värden, de naturliga talen $N = \{0, 1, 2, 3, \dots\}$ användes diskret Fouriertransformation för att beräkna den så kallade spektrala tätheten $P(k)$. Fouriertransformationen innebär i korthet att man beskriver den aktuella tidsserien med de periodiska funktioner sinus och cosinus, i form av en summa av sinus och cosinus funktioner med olika frekvenser (periodtider). Den spektrala tätheten definieras då som $P(k) = |X(k)|^2/N$ där $X(k)$ är komponenterna i den diskreta Fouriertransformationen, $k = 0, 1, 2, \dots, N-1$ är de diskreta frekvenserna och N är tidsseriens längd. En tydlig topp i den spektrala tätheten vid k_i visar att den tidserie som transformerats har en periodisk komponent, givetvis kan $P(k)$ innehålla flera toppar. Frekvensen för den periodiska komponenten ges av $f = k_i/N$. Genom att den spektrala tätheten endast beräknas för diskreta k -värden kommer en viss osäkerhet att uppstå i fråga om frekvensen för en periodisk komponent. Detta orsakas av att den spektrala tätheten för periodiska komponenter vars frekvens inte uppfyller $f = k/N$ kommer att överföras till närliggande frekvenser som exakt uppfyller villkoret. Exempelvis kan två närliggande toppar vid $P(k_i)$ och $P(k_{i+1})$ uppkomma genom en komponent med en frekvens mellan de frekvenser som svarar mot k_i och k_{i+1} . Vidare är den maximala frekvensen för en eventuell periodisk komponent som kan detekteras 0,5, d.v.s. periodtiden $T = 2$, vilket innebär att periodiska förlopp med en kortare period än två gånger tiden mellan två värden i tidsserien inte kan detekteras.

Den spektrala tätheten vid $k = 0$ ges av m^2N , där m är medelvärdet för tidsserien.

Signifikansen hos de funna periodiciteterna har undersökts genom att $P(k)$ har jämförts i ett goodness of fit test med en jämn (uniform) fördelning (vitt brus). I detta fall gäller att $2P(k)/\text{var}(N)$ har en χ^2 -fördelning med två frihetsgrader, när $k \neq 0$. I detta uttryck är $\text{var}(N)$ variansen för den aktuella tidsserien, d.v.s. variansen av inventeringsuppgifterna. Observera att inventeringsserier av detta slag alltid är problematiska att testa statistiskt då data inte är oberoende, antalet häckande par ett år beror i varierande omfattning på antalet par föregående och/eller tidigare år.

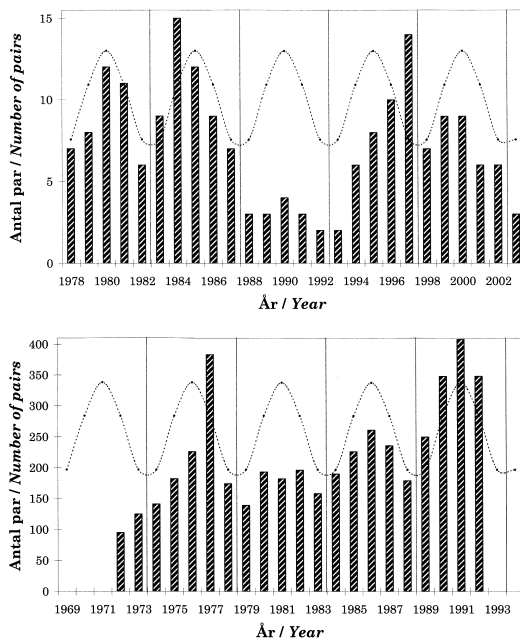
Som ett komplement till DFT-analysen analyserades inventeringsresultaten också med hjälp av en autokorrelationsberäkning. Den främsta orsaken till detta är problemet som diskuterats ovan med att avstånden i frekvens (periodtid) mellan de diskreta k -värdena är stort för små k -värden och ojämt fördelade. Om det inte fanns någon periodisk variation i materialet skulle resultatet av autokorrelationsberäkningen vara en kurva som föll mjukt och jämt från ett maximalt värde vid till noll. En periodisk variation ger upphov till lokala maxima och minima som är separerade med halva den aktuella periodtiden.

För närmare upplysningar om de matematiska metoder som använts vid analyserna se till exempel Oppenheimer & Shaffer (1975).

Resultat

Antalet häckande par av brunand i Angarnsjöängen under inventeringsperioden 1978–2003 och i Engure 1972–1992 redovisas i Figur 1. I diagrammen har jag lagt in sinuskurvor med en periodicitet av fem år för att belysa variationen som inventeringsuppgifterna indikerar. Kurvorna är passade med ögonmått för att de ansluta så väl som möjligt till variationerna i respektive population. Även en period om fyra år är visuellt i god överensstämmelse med inventeringsuppgifterna från Angarnsjöängen.

Angarnsjöängens lämplighet som häckplats för brunand har varierat avsevärt under inventeringsserien. Därför har jag delat in den totala inventeringsperioden i tre kortare tidsperioder som återspeglar sjöängens tillstånd som häckfågellokal för sjöfåglar. Dessa är: (I) En period från 1978 till mitten av 1980-talet när antalet häckande brunänder varierade mellan 6 och 15 par, till synes utan någon tydlig trend i populationen. Under senare delen av 1980-talet ledde den accelererande igenväx-



Figur 1. Antalet häckande par per år av brunand vid Angarnsjöängen 1978–2003 (övre) och Engure 1972–1992 (nedre). Som jämförelse finns sinuskurvor med periodtid $T = 5$ år och med amplituderna 3 och 78 par inlagda. Observera att tidsskalorna utformats så att båda täcker en lika lång tidsperiod för att underlätta en jämförelse av inventeringsserierna. *Annual numbers of breeding pairs of Pochard at Angarnsjöängen 1978–2003 (upper) and Engure 1972–1992 (lower). The sine curves (period $T = 5$ years) are fitted by eye with amplitudes of 3 and 78 pairs, respectively.*

ningen snabbt till försämrade betingelser för änder i sjöängen (Söderholm & Eriksson 1999). (II) Från slutet av 1980-talet fram till restaureringen 1992 var sjöängen föga lämpad som häcklokal för änder varför populationen var mycket liten, 2–4 par. (III) Inleds i och med att sjöängen restaurerats. Till skillnad från simänderna som ökade markant redan 1993 märks dykandernas respons på den förbättrade häckningsmiljön först 1994 (Söderholm & Eriksson 1999, Söderholm & Eriksson 2004). Under perioden 1994–2002 är utvecklingen snarlik den under period I, d.v.s. populationen varierar mellan 6 och 14 par utan någon tydlig trend. Mönstret bryts 2003 då endast tre par häckade. Denna minskning var inte unik för brunand då samtliga dykandsarter minskade avsevärt från 2002 till 2003 i Angarnsjöängen. Minskningen berodde troligen på att sjöängen vintern 2002/2003 troligen var i det närmaste bottenfrusen vilket ledde till brist på föda

för dykänder under våren och häckningssäsongen 2003 (Söderholm & Eriksson 2004).

Även om periodiciteten inte var signifikant (DFT P(5): $\chi^2 = 3,38$, $df = 2$, $P = 0,18$) för Angarnsjöängen tyder inventeringsuppgifterna på att populationen varierade med en period om 4–5 år under period I innan sjöängen försämrades, samt att samma periodiska variation fanns efter restaureringen under period III (Figur 1, övre). Det fanns också en antydning till en periodisk variation under period II, när sjöängens tillstånd var mycket dåligt och endast ett fåtal par häckade. Det låga antalet brunänder gör det dock svårt att påvisa en eventuell cyklisk variation under denna period. Överensstämmelsen mellan inventeringsuppgifterna och sinuskurvan för både period I och III tyder på att populationen varierade periodiskt under hela undersökningsperioden.

För populationen i Engure verkar det finnas en periodisk variation (DFT P(3): $\chi^2 = 6,48$, $df = 2$, $P = 0,039$) överlagrad på den långsiktiga trenden (Figur 1 nedre) som här utgörs av en växande population (Linjär regression: $y = 8,80x - 17223$; $R^2 = 0,404$; $F = 12,86$; $P = 0,0020$).

Varken i materialet från Angarnsjöängen eller Engure (Blums m.fl. 1993) finns något som tyder på att någon annan art än brunand skulle variera periodiskt. Korrelationsanalysen (Tabell 1) visar att populationerna av gräsand, vigg och knipa är positivt korrelerade. Däremot finns det inga tecken på en korrelation mellan brunand och någon av de andra arterna, vilket visar att brunandens populationsutveckling skiljer sig från dessa. Detta kan förutom en eventuell periodisk variation bero på att brunandspopulationen inte i samma utsträckning har påverkats av lokalens ”allmänna tillstånd” i samma grad som populationerna av gräsand, vigg och knipa som snabbt har ökat när Angarnsjöängen varit lämplig som häcklokal för änder.

För att underlätta en jämförelse mellan de två lokalerna är den spektrala tätheten i Figur 2 normaliserad så att $P(0) = 1$. Uppgifterna från Angarnsjöängen innehåller flera tydligt urskiljbara toppar. De två mest framträdande finns vid $k = 2$ vilket motsvarar en period $T = 13$ år och $k = 5$ vilket motsvarar $T = 5,2$ år. Den förstnämnda toppen beror på Angarnsjöängens ovan diskuterade kraftiga variation i lämplighet som häckningsbiotop. Denna leder till att det framträder en lång periodtid i materialet, omkring 15–18 år. Utöver denna långa periodicitet framträder också en kortare periodisk variation med en periodtid omkring 5 år i Angarnsjöängen. Uppgifterna från Engure ger en tydlig topp vid $k = 3$ vilket motsvarar en period $T = 7$ år. För övrigt finns inga distinkta toppar vilket indikerar att det finns en periodisk variation och att den har en periodtid omkring 7 år.

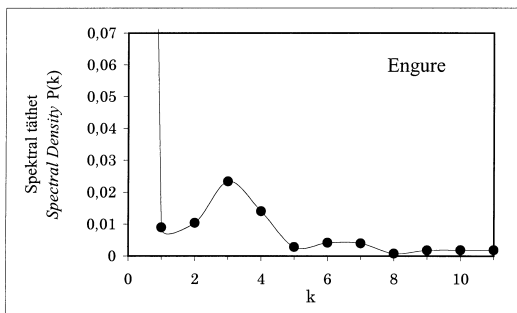
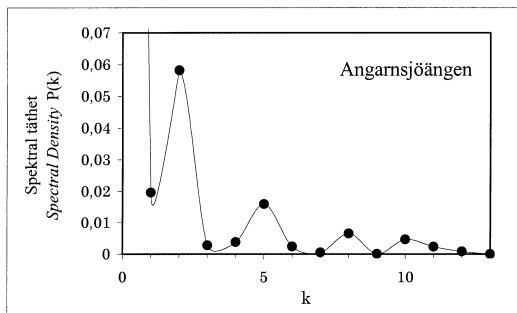
Med tanke på att endast vissa diskreta frekvenser återfinns i den spektrala tätheten bör samstämmigheten i periodtid mellan uppgifterna från Engure och Angarnsjöängen betraktas som god. Om man antar att variationen skett med samma periodtid vid båda lokalerna tyder uppgifterna på att de undersökta populationerna varierar med en periodtid av 5 till 7 år.

Autokorrelationsfunktionen för uppgifterna från Angarnsjöängen domineras av ett lokalt minimum vid en tidsförskjutning av 7–8 år (Figur 3, övre), vilket motsvarar en periodtid av ungefär 15 år. Detta minimum beror främst på de långsiktiga biotopmässiga förändringar som nämnts ovan. Förutom denna extrempunkt finns, med regelbundet avstånd, ett antal lokala maxima och minima och tendenser till dylika som svarar mot en periodtid av c. 5 år. Men amplituden är låg och som framgår av det 95 % konfidensintervallet, streckade kurvor i figuren, är resultatet inte signifikant. Autokorrelationsfunktionen för uppgifterna från Engure uppvisar ett an-

Tabell 1. Korrelation mellan antalet häckande par av fyra andarter i Angarnsjöängen 1978–2003. I tabellen anges korrelationskoefficient, r , och signifikans, P .

The correlation between the number of breeding pairs of four species of ducks in Lake Angarnsjöängen 1978–2003. Correlation coefficient, r , and significance, P , are given in the table.

| Art <i>Species</i> | Gräsand <i>Mallard</i> | Brunand <i>Pochard</i> | Vigg <i>Tufted Duck</i> | Knipa <i>Goldeneye</i> |
|----------------------------|---------------------------|---------------------------|----------------------------|---------------------------|
| Gräsand <i>Mallard</i> | — | -0,18; 0,39 | 0,40; 0,042 | 0,65; < 0,001 |
| Brunand <i>Pochard</i> | | — | 0,24; 0,24 | -0,13; 0,51 |
| Vigg <i>Tufted Duck</i> | | | — | 0,69; < 0,001 |

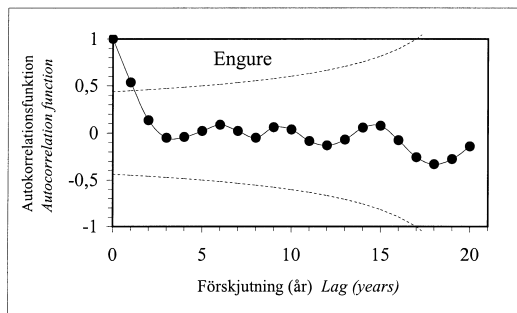
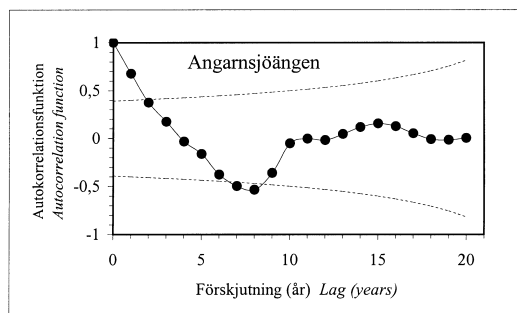


Figur 2. Spektral täthet för inventeringsuppgifterna från Angarnsjöängen 1978–2003 (övre) och Engure 1972–1992 (nedre). Tätheten är normaliserad med $P(k=0)$. Den är diskret eftersom skalan för k är diskret (d.v.s. k antar endast naturliga heltalsvärden $k=0, 1, 2, \dots, N-1$ och T ges av $T=1/f=N/k$) är de inlagda kurvorna endast en hjälp för ögat. *Normalized spectral density for annual numbers from Angarnsjöängen 1978–2003 (upper) and Engure 1972–1992 (lower). The density is normalized by $P(k=0)$. Since the density is discrete the curves are only a guide to the eye.*

tal lokala maxima och minima, avstånden mellan dessa är i överensstämmelse med en periodtid av c. 5 år (Figur 3, nedre). Men amplituden är låg och resultatet är inte statistiskt signifikant.

Diskussion

Vad som är slående med inventeringsuppgifterna som presenteras i Figur 1 är att den antydda periodiska variationen framträder under en lång tid och att den uppträder vid bägge lokalerna trots att populationsutvecklingen skiljer sig avsevärt åt mellan lokalerna samt att antalet häckande par vid Engure är omkring 30 gånger större än vid Angarnsjöängen. Uppgifterna tyder på att den periodiska variationen har varit i fas eller i det närmaste i fas vid lokalerna. Vidare framträder ingen fasskift mellan period I och III i uppgifterna från Angarnsjöängen. Givetvis är det så att de synbarligen periodiska variationerna



Figur 3. Autokorrelation för inventeringsuppgifterna ($\ln(N)$) från Angarnsjöängen 1978–2003 (övre) och Engure 1972–1992 (nedre). Eftersom autokorrelationen är diskret utgör kurvorna endast en hjälp för ögat. Streckade kurvor anger 95% konfidensintervall.

Autocorrelation for the annual number ($\ln(N)$) from Angarnsjöängen 1978–2003 (upper) and Engure 1972–1992 (lower). Since the function is discrete the curves are only a guide to the eye. The dashed curves give the 95% confidence interval.

kan bero på slumpen, men mot det talar det förhållandet att två geografiskt väl åtskilda populationer (Engure ligger c. 420 km SO om Angarnsjöängen och lokalerna ligger på varsin sida av Östersjön) uppvisar tecken på liknande periodisk variation trots att dataserierna omfattat olika tidsperioder och trots att den dominerande populationsutvecklingen varit väsensskild vid lokalerna i fråga.

Korrelationsanalysen rörande de olika andarternas populationsutveckling vid Angarnsjöängen ger stöd för att brunandens utveckling varit skild från de övriga ändernas. Det är dock klart att korrelationsanalysen kan ha påverkats av förändringar i de svenska populationerna av de aktuella arterna. Min uppfattning är dock att en dylik påverkan är ringa, då samtliga aktuella arter uppvisar en positiv trend i resultaten från den svenska delen av den Internationella sjöfågelsinventeringsserien 1967–2003 eller en stabil nivå följt av en positiv trend sedan

omkring 1990 (Nilsson 2003). Ingen närmare jämförelse har gjorts med resultaten av den Svenska häckfågelinventeringen då underlaget för både brunand och vigg är otillräckligt (Lindström & Svensson 2003).

Trots att den periodiska variationen inte är statistiskt signifikant finns det flera tecken på att det skulle kunna finnas en sådan. De båda inventeringsserierna uppvisar tecken på en liknande periodiska variation, med en periodtid av omkring 5 år, överlagrad på den dominerade populationsutvecklingen. Vidare återfinns svaga lokala extrempunkter vid samtliga tidsförskjutningar där man skulle förvänta sig dylika vid en periodisk variation med $T \approx 5$ år i autokorrelationsfunktionen för uppgifterna från Engure. Flertalet av dessa extrempunkter framträder även i uppgifterna från Angarnsjöängen. Denna autokorrelationsfunktion har inga minimum vid omkring 2–3 år och 7–8 år. I autokorrelationsfunktionen för Angarn är vidare maximumet vid omkring 5 år svagt (det finns en skuldra vid denna tidsförskjutning) men förväntade strukturer för en periodtid av ca 5 år framträder för tidsförskjutningar på 10 år eller mer. Att en del förväntade strukturer för en periodtid av ca 5 år inte framträder i uppgifterna från Angarnsjöängen beror troligen på den tidigare nämnda kraftiga variationen i lokalens lämplighet som häckningsbiotop för änder. Den stora variationen i sjöängens lämplighet gör att några strukturerna "döljs" av den dominerande strukturen som uppkommer på grund av denna variation. Situationen är snarlikt för resultaten av DFT-analysen. Bägge inventeringsserierna ger en topp svarande mot en period av 5–7 år. I uppgifterna från Angarnsjöängen finns dock som sagt den dominerande toppen vid $T = 13$ år, men den kan hänföras till sjöängens lämplighet som häckningslokal för brunand och andra arter.

På båda lokalerna finns det alltså tecken som tyder på att det överlagrat på den dominerande populationsutvecklingen finns en svagare periodisk variation. Trots att analyserna endast i ett fall gav ett statistiskt signifikant resultat pekar flera av resultaten i denna riktning. Förutom överensstämmelsen i periodisk variation tyder också det faktum att resultaten endast delvis är inhämtade från samma tidsperiod mot att tendensen till periodicitet skulle vara slumpmässig (Undersökningen omfattar totalt 33 år och under 16 av dessa har uppgifter inhämtats vid bägge lokalerna.) Det bör i sammanhanget poängteras att jag inte funnit några andra inventeringsserier av tillräcklig längd för en analys. Den längsta serien jag funnit förutom de två som ana-

lyserats är det maximala antalet rastande brunänder under hösten i Säbysjön, belägen i nordvästra Stockholm (Bernard 1998, JOK 1999, 2000, 2001, 2002, 2003). Denna serie omfattar "endast" 14 år och uppvisar vissa tecken på en periodisk variation med $T \approx 4-5$ år, när uppgifterna jämförs med en sinusfunktion på samma sätt som inventeringsresultaten i Figur 1.

Om det finns en periodisk variation i antalet brunänder bör man fråga sig varför detta inte har beskrivits tidigare med tanke på hur mycket som är känt om arten (se till exempel Bauer & Glutz von Blotzheim 1969, Cramp & Simmons 1977). En orsak kan vara att det krävs långa inventeringsserier för att fenomenet skall synas och att dylika är sällsynta. Med den periodtid jag föreslår här krävs det inventeringar över minst 15–20 år för att kunna särskilja periodiciteten från slumpmässiga variationer och icke-periodiska förändringar i populationen. Möjligheten att upptäcka en periodisk variation av den typ jag här föreslår försvåras dessutom av att skillnaden mellan botten- och toppår är avsevärt mindre än t.ex. för cykliska gnagarpopulationer (Hansson & Henttonen 1985). Om dessutom den periodiska variationen är överlagrad en större långsiktig förändring i populationen blir den ännu svårare att upptäcka. Dessutom kan en periodisk variation vara geografiskt begränsad till vissa breddgrader. Exempelvis varierar ju smågnagarpopulationer cykliskt endast norr om 61° N (Hansson & Henttonen 1985).

De rikstäckande inventeringsuppgifterna från Sverige, Häckfågelinventeringen och den Internationella sjöfågelinventeringen har inte gått att använda för att vidare undersöka den periodicitet som inventeringsuppgifterna från Angarnsjöängen och Engure visar. Häckfågelinventeringens databas innehåller för få årliga uppgifter (Lindström & Svensson 2003) och uppgifterna från den Internationella sjöfågelinventeringen påverkas alltför kraftigt av om vintern är sträng eller mild. Dessutom finns huvuddelen av de noterade brunänderna under vintern på ett fåtal lokaler i Blekinge vilket gör att närvaron/frånvaron av dessa stora flocker kraftigt påverkar inventeringsresultatet (Nilsson 2003).

Den naturliga följdfrågan är då vilken/vilka orsaken/orsakerna kan vara till en periodisk variation? Med tanke på hur länge och väl cykliska gnagarpopulationer undersökts utan att mekanismen bakom dessa lagts fast inser man att detta kan vara en svår fråga. Jag kommer därför att inrikta min diskussion på tänkbara mekanismer och argument för och emot dessa. Jag hoppas att detta ska stimulera till analys

både av för mig okända långa inventeringsserier och fortsatt arbete med redan existerande serier.

Det förefaller föga troligt att abiotiska faktorer, såsom exempelvis klimatvariationer beroende på solfläcksaktivitet eller väder skulle kunna påverka brunanden så att en cyklisk variation på 5 till 6 år kan uppstå. Då solfläckarna oscillerar med en periodtid av omkring 11 år (Larmor & Yamaga 1917) är det svårt att föreställa sig hur detta skulle ge upphov till en periodisk populationsvariation med omkring halva periodtiden. Väderrelaterade faktorer kan knappast heller förklara periodiciteten då en regelbundet återkommande vädervariation med en periodtid om 5–6 år vid detta lag borde var välkänd. Om inte förr borde de senaste årens intensiva forskning och modellering av klimatet, med tanke på den pågående globala uppvärmningen, ha medfört att en dylik periodicitet i vädret hade upptäckts. Andra väderrelaterade fenomen som diskuteras i dylika sammanhang, till exempel North Atlantic Oscillation, kan knappast vara aktuella då de bäst beskrivs som stokastiska processer (NAO, Appenzeller m.fl. 1998, Hurrell & van Loon 1997, Jones m.fl. 1997, Wunch 1999).

Utgående från vad som är känt om cykliska variationer hos framför allt gnagare och arktiska vaddare och gäss förefaller det föga sannolikt att inre biotiska faktorer kan förklara dessa och jag har svårt att se att brunand skulle utgöra ett undantag. Så av den orsaken förkastar jag inre biotiska faktorer som en orsak till en periodisk variation hos brunand även om de främsta argumenten mot inre biotiska faktorer hos gnagare inte är tillämpliga på brunand med dagens kunskap. De starkaste argumenten mot inre biotiska faktorer hos gnagare är att cyklerna har en varierande längd och att de inte uppträder i alla populationer utan har ett latitudberoende (Hansson & Henttonen 1985, Korpimäki & Krebs 1996).

Att det skulle finnas någon okänd yttre biotisk faktor på häckningslokalen som varierar cykliskt och påverkar antalet brunänder förefaller föga troligt med tanke på att den periodiska variationen uppträtt vid Angarnsjöängen under en tidsrymd då lokalens status som häckfågellokal varierat avsevärt samt då den grundläggande populationsutvecklingen vid Engure är en i stort sett kontinuerlig ökning, med en faktor tre under undersökningsperioden. En sådan ökning är svårförenlig med en periodisk förändring av födotillgången. I sammanhanget bör det noteras att kvasi-cykliska förändringar i antalet vatteninsekter påverkar ett antal andfåglars reproduktion men inte hur många par som skrider till häckning (Gardarsson & Einarsson 2004).

För nordliga gnagare är predation den troligaste orsaken till den cykliska variationen (se t.ex. Korpimäki & Krebs 1996, Gilg m.fl. 2003). När exempelvis en lämmelpopulation ökar kommer också dess predatorer att öka, men med en viss tidsförskjutning. När sedan antalet predatorer blir tillräckligt högt kommer predationen att bli så hög att bytesdjurets population kraschar (Korpimäki & Krebs 1996, Gilg m.fl. 2003). Att predation skulle kunna orsaka en cyklisk variation hos brunand är mindre troligt. Då de tänkbara predatorerna på brunand är att betrakta som generalister är kopplingen mellan predator och bytesdjur svag samtidigt som det finns gott om alternativa bytesdjur. Inte heller verkar det troligt att brunanden skulle vara predator på något bytesdjur som varierar cykliskt. Exempelvis visar populationen vid Engure en långsiktig ökning. Brunand livnär sig också i större utsträckning än andra dykänder på vegetabilisk föda och är dessutom en generalist då födan varierar med lokal och årstid (Olney 1968, Bauer & Glutz von Blotzheim 1969, Cramp & Simmons 1977). Därför borde arten jämfört med mer specialiserade dykandsarter kunna kompensera för en eventuell brist på någon typ av föda.

Teoretiska studier har visat att enkla populationsmodeller kan ha komplexa dynamiska förlopp (May 1976, Kaitala m.fl. 1996). Det finns därför en möjlighet att en periodisk variation hos brunand kan bero på en varierande reproduktionsframgång. Kaitala m.fl. (1996) visade att täthetsberoende (d.v.s. inomartskonkurrens) i kombination med frekventa slumpmässiga störningar av häckningsframgången kan orsaka en oscillerande population, om störningarna är tillräckligt frekventa. Författarna visar att populationen efter en störning kan antingen (a) jämnt återgå till ett jämviktstillstånd, (b) återgå till jämviktstillståndet efter ett kort insvängningsförlopp eller (c) uppvisa regelbundna fluktuationer, d.v.s. något jämviktstillstånd inträffar inte om störningsfrekvensen är tillräckligt hög. De autokorrelationsfunktioner som beräknats för brunand i detta arbete faller någonstans mellan de autokorrelationsfunktioner Kaitala m.fl. (1996) beräknat för fallen (b) och (c), ovan. Exempel på sådana störningar för brunand skulle kunna vara vattenstånd och vegetationens beskaffenhet, d.v.s. frånvaro av goda häckningsplatser och/eller häckningsplatserna dränks eller "torrläggs" under häckningen (Havlin 1966a, b, c). Det bör påpekas att störningen inte nödvändigtvis måste vara densamma vid varje tillfälle för att en oscillerande population skall erhållas, d.v.s. olika faktorer som påverkar häckningsframgången kan påverkas vid olika tillfällen.

Med tanke på att brunand skiljer sig från flertalet andra andararter, exempelvis genom att artens sneda könsfördelning, ligger det nära till hands att misstänka att dessa skillnader kan påverka populationsdynamiken. Jag kan dock inte direkt finna någon faktor som kan förklara varför arten skulle variera periodiskt eller varför den skulle vara känsligare för de störningar som krävs för en periodisk variation enligt Kaitala m.fl. (1996) än andra familjemedlemmar. Det finns alltså ingen klar orsak till varför arten skulle ha en oscillerande population till skillnad från andra familjemedlemmar (med undantag av arktiska gäss som visats variera periodiskt p.g.a. predationstryck kopplat till lämmelns cykel (Blomqvist m.fl. 2002) och härigenom uppfyller kravet om reducerad häckningsframgång med jämna mellanrum).

De faktorer som jag tror kan ha betydelse i sammanhanget är artens mycket sneda könsfördelning (endast 35–40% av fåglarna på en häcklokal utgörs av honor (Bauer & Glutz von Blotzheim 1969), egna observationer från Angarnsjöängen tyder på att andelen kan vara ännu lägre), könens mycket differentierade flyttning i tid och rum samt könens olika övervintringsområden (Salomonsen 1968, Owen & Dix 1986, Carbone & Owen 1995).

Tack

Jag tackar Kjell Eriksson för hans inventering av Angarnsjöängen (1978–1994), utan Kjells insats hade jag inte haft inventeringsuppgifter som fått mig att börja fundera kring brunandens populationsdynamik. Ett tack riktas till alla de, för mig okända personer, som inventerat brunand vid Engure. Niclas Jonzén tackas för diskussioner rörande främst inventeringsuppgifterna, min analys av dessa, populationsdynamik och inte minst autokorrelationsberäkningarna samt hans vilja att hjälpa mig. Jörgen Ripa tackas för diskussioner rörande främst signifikanstester av beräknade spektrala tätheter och hans vilja att hjälpa mig. Att dessa personer givit mig hjälp skall inte tas som intäkt för att de stöder min tolkning av inventeringsuppgifterna eller att de skall anses ha ansvar för de framförda åsikterna.

Referenser

Appenzeller, C., Stocker, T. F. & Anklin, M. 1998. North Atlantic oscillation dynamics recorded in Greenland ice cores. *Science* 282: 446–449.
 Bauer, K. M. & Glutz von Blotzheim, U. N. 1969. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Band 3. Akademische Verlagsgesellschaft, Frankfurt am Main.

Bernard, O. 1998. Brunänder vid Säbysjön under 90-talet. *JOK-Bladet* 3.98, sid. 5. Järvafältets Ornitologiska Klubb (stencil)
 Blomqvist, S., Holmgren, N., Åkesson, S., Hedenström, A. & Pettersson, J. 2002. Indirect effects of lemming cycles on sandpiper dynamics: 50 year of counts from southern Sweden. *Oecologia* 133: 146–158
 Blums, P., Bauga, I., Leja, P. & Mednis, A. 1993. Breeding population of ducks on Engure lake, Latvia, for 35 years. *Ring* 15: 165–169
 Blums, P., Mednis, A. & Bauga, I. 1996. Age-specific survival and philopatry in three species of European ducks: a long-term study. *Condor* 98: 61–74
 Carbone, C. & Owen, M. 1995. Differential migration of the sexes of Pochard *Aythya ferina*: results from a European Survey. *Wildfowl* 46: 99–108
 Cowardin, L. M., Carter, V. Golet, F. C. & LaRoe, E. L. 1979. Classification of wetlands and deep-water habitats of the United States. *U.S. Dept. Interior, Fish and Wildlife Service. FWS/OBS* – 79/31
 Cramp, S. & Simmons, K. E. L. (red.) 1977. Handbook of the Birds of Europe, the Middle East, and North Africa: *The Birds of the Western Palearctic*. Vol. 1. Oxford University Press, Oxford.
 Gardarsson, A. & Einarsson, Á. 2004. Resource limitation of diving ducks at Myvatn: Food limits production. *Aquat. Ecol.* 38: 285–295
 Gilg, H., Hanski, I. & Sittler, B. 2003. Cyclic Dynamics in a Simple Vertebrate Predator-Prey Community. *Science* 302: 866–868
 Hansson, L. 1984. Composition of cyclic and non-cyclic vole populations: On the causes of variation in individual quality among *Clethrionomys glareolus* in Sweden. *Oecologia* 63: 199–206
 Hansson, L. 1999. Intraspecific variation in dynamics: small rodents between food and predation in changing landscapes. *Oikos* 86: 159–169
 Hansson, L. & Henttonen, H. 1985. Gradients in density variations of small rodents: the importance of latitude and snow cover. *Oecologia* 67: 394–402
 Havlín, J. 1966a. Breeding season and clutch size in the European Pochard, *Aythya ferina*, and the Tufted Duck, *A. fuligula*, in Czechoslovakia. *Zool. listy* 15:175–189
 Havlín, J. 1966b. Breeding success of the Pochard and the Tufted Duck in Czechoslovakia. *Bird Study* 13: 306–310
 Havlín, J. 1966c. Nest sites of the European Pochard (*Aythya ferina*) and the Tufted Duck (*A. fuligula*) in Czechoslovakia. *Zool. listy* 15: 333–344
 Hurrell, J. W. & van Loon, H. 1997: Decadal variations in climate associated with the North Atlantic oscillation. *Climatic Change* 36: 301–326
 Hörnfeldt, B. 1978. Synchronous population fluctuations in voles, small game, owls and tularemia in northern Sweden. *Oecologia* 32: 141–152
 Hörnfeldt, B., Löfgren, O. & Carlsson, B.-G. 1986. Cycles in voles and small game in relation to variations in plant production indices in Northern Sweden. *Oecologia* 68: 496–502
 Hörnfeldt, B., Carlsson, B.-G., Löfgren, O. & Eklund, U. 1990. Effects on cyclic food supply on breeding performance in Tengmalm's owl (*Aegolius funereus*). *Can. J. Zool.* 68: 522–530
 Jakobsson, G. & Johansson, B. 2001. Sträckvägar och sträck-

- beteende hos labbar *Stercorarius*. *Ornis Svecica* 11:191–210
- JOK 1999. *Fågelrapport för Norra Järvafältet*. Järvafältets Ornitologiska Klubb (stencil)
- JOK 2000. *Fågelrapport för Norra Järvafältet*. Järvafältets Ornitologiska Klubb (stencil)
- JOK 2001. *Fågelrapport för Norra Järvafältet*. Järvafältets Ornitologiska Klubb (stencil)
- JOK 2002. *Fågelrapport för Norra Järvafältet*. Järvafältets Ornitologiska Klubb (stencil)
- JOK 2003. *Fågelrapport för Norra Järvafältet*. Järvafältets Ornitologiska Klubb (stencil)
- Jones, P. D., Jonsson, T. & Wheeler, D. 1997. Extension of the North Atlantic Oscillation using early instrumental pressure observations from Gibraltar and south-west Iceland. *International Journal of Climatology* 17: 1433–1450
- Kaitala, V., Ranta, S. & Lindström, J. 1996. Cyclic population dynamics and random perturbations. *J. Anim. Ecol.* 65: 249–251
- Kokorev, Y. I. & Kuksov, V. A. 2002. Population dynamics of lemmings, *Lemmus sibirica* and *Dicrostonyx torquatus*, and Arctic Fox *Alopex lagopus* on the Taimyr peninsula, Siberia, 1960–2001. *Ornis Svecica* 12: 139–143
- Korpimäki, E. 1987a. Timing of breeding of Tengmalm's Owl *Aegolius funereus* in relation to vole dynamics in western Finland. *Ibis* 129: 58–68
- Korpimäki, E. 1987b. Clutch size, breeding success and brood size experiments in Tengmalm's Owl *Aegolius funereus*: a test of hypotheses. *Ornis Scand.* 18: 277–288
- Korpimäki, E. & Krebs, J. 1996. Predation and population cycles of small mammals. *BioScience* 46: 754–764
- Krebs, C. J. & Myers, J. H. 1974. Population cycles in small mammals. *Adv. Ecol. Res.* 8: 267–399
- Larmor, J. & Yamaga, N. 1917. On permanent periodicity in sunspots. *Proc. Roy. Soc. London Series A* 93: 493–506
- Larsson, T. & Welander, B. 2003. Angarnsjöängen om grävning och dämning som restaureringsmetod. *Vår Fågelvärd* 62: 15–21
- Lindström, Å. & Svensson, S. 2003. *Övervakning av fåglarnas populationsutveckling. Årsrapport för 2002*. Ekologiska institutionen, Lunds Universitet, Lund, Sverige. Se även <http://www.biol.lu.se/zooekologi/birdmonitoring>
- Linkola, P. & Myllymäki, A. 1969. Der Einfluss der Kleinsäugerfluktuationen auf das Brüten einiger Kleinsäugerfressenden Vögel im südliche Häme, Mittelfinnland 1952–1966. *Ornis Fennica* 46: 45–78
- May, R. M. 1976. Simple mathematical models with very complicated dynamics. *Nature* 261: 459–467
- NAO. www.ideal.columbia.edu/NAO
- Nilsson, L. 2003. *Internationella sjöfågelinventeringarna i Sverige 2002/2003*. Ekologiska institutionen, Lunds Universitet, Lund, Sverige. Se även <http://www.biol.lu.se/zooekologi/waterfowl/index.htm>
- Olney, P. J. S. 1968. The food and feeding-habits of the Pochard *Aythya ferina*. *Biological Conservation* 1: 71–76
- Oppenheimer, A. V. & Shaffer, R. W. 1975. *Digital signal Processing*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ.
- Owen, M. & Dix, M. 1986. Sex ratios in some common British wintering ducks. *Wildfowl* 37: 104–112
- Salomonsen, F. 1968. The moult migration. *Wildfowl* 19: 5–24
- Söderholm, S. & Eriksson, K. 1999. Inventering av häckande simänder vid Angarnsjöängen 1978–1998 och sjörestaureringens inverkan på resultatet. *Ornis Svecica* 9: 187–200
- Söderholm, S. & Eriksson, K. 2002. Våtmarksfågelinventeringen vid Angarnsjöängen 2001 – ett år med dåligt häckningsresultat. *Fåglar i Stockholmstrakten* 31(2):37–48
- Söderholm, S. & Eriksson, K. 2004. Inventering av våtmarksfågelfaunan vid Angarnsjöängen 2003 – dykänderna minskade kraftigt. *Fåglar i Stockholmstrakten* 33(1): 21–31
- Wunch, C. 1999. The interpretation of short climate records, with comments on the North Atlantic and Southern Oscillations. *Bulletin of the American Meteorological Society* 80: 257–270

Summary

It is well known that northern populations of small rodents, such as lemmings, vary in a cyclic manner. Since predators of rodents are affected by this variation, both in numbers and in their choice of prey, also arctic bird species will be affected. Such cyclic effects have been demonstrated in grouse, geese and arctic shorebirds. I was very surprised when I discovered signs of periodic variation also in a more southerly distributed duck, the Pochard *Aythya ferina*.

Lake Angarnsjöängen is situated 25 km NE of Stockholm, Sweden. It has undergone dramatic changes in its suitability for breeding ducks during the 26 years that are analysed in this study. In the early 1980s accelerating plant growth was choking up the lake, causing a decrease in the number of breeding ducks. During the winter 1992/93 an extensive restoration was made to improve the habitat for breeding and migrating waterfowl. The number of breeding ducks increased considerably the years after the restoration, and has since then remained at almost the same level. Lake Engure is a large shallow lake classified as a permanently flooded wetland. It is situated near the southern part of the Riga bay, Latvia.

I tested the census data both with discrete Fourier transformation (DFT) and autocorrelation analysis. Both these methods are designed to detect periodicity patterns, for example in the number of individuals over time.

In order to control for unknown factors that could affect duck species in general in a periodic manner I correlated the number of breeding Pochards at Angarnsjöängen with three other breeding species, Mallard *Anas platyrhynchos*, Tufted Duck *Aythya fuligula* and Goldeneye *Bucephala clangula*.

Figure 1 shows the annual number of breeding pairs of Pochard at Angarnsjöängen (Figure 1, upper) and Lake Engure (Figure 1, lower). I have

included sine curves fitted by eye with a periodicity of five years as comparison. Depending on the large variation of the habitat in Angarnsjöängen I divided data into three shorter subperiods: (I) from 1978 to 1986 when the number of breeding Pochards varied between 6 and 15, (II) from 1987 to 1992 when there were very few breeding pairs, and (III) after the restoration 1992 onwards to 2003.

The tendency for a periodic variation in the Pochard was significant in lake Engure (DFT $P(3)$: $\chi^2 = 6.48$, $df = 2$, $P = 0.039$) but not in lake Angarnsjöängen (DFT $P(5)$: $\chi^2 = 3.38$, $df = 2$, $P = 0.18$). Still several factors suggest that there could be a periodic variation also in this lake. Figure 1 suggests that a periodic variation occurred during periods I and III, and that the population may have been too small during period II to observe it. Support for the periodic variation is also given by the fact that there appears to be no phase shift between period I and III.

There is no tendency that Pochards should covary with Mallards, Tufted Ducks or Goldeneyes at Angarnsjöängen, even though the populations of these three species correlated significantly to each other (Table 1). This suggests that the number of Pochards is determined by other factors than these species.

The spectral densities obtained from the DFT and the autocorrelation functions are shown in Figures 2 and 3. The dominating structures in the data from Angarnsjöängen were a peak at $P(2)$, i.e. a period of 13 years, and a minimum at a lag of about 8 years that can be ascribed to the fact that the site was rather unsuitable as breeding area during period II. Thus, the change in the number of Pochards that depended on the habitat change between periods in this lake give rise to a long-term periodicity. In order to detect short-term periodicity such long-term trends must be controlled for.

Keeping this in mind, the spectral density shows a peak at $k = 5$ corresponding to a period of about 5 years. The spectral density for Lake Engure shows a peak at $k = 3$, which corresponds to a period of 7 years. The presence of these peaks suggests that the populations have varied periodically. Since the spectral density is only calculated for discrete k -values the agreement between the calculated periods must be considered as good.

Beside the minimum discussed above the autocorrelation function for Angarnsjöängen shows

weak equally spaced local maxima and minima corresponding to a period of about 5 years. However, no minima are seen at lags of 2–3 or 7–8 years even though these should be expected. It is likely that they are obscured by the dominating maximum, caused by the bad conditions as a breeding ground during period II. The autocorrelation function for Lake Engure shows an evident series of equally spaced local minimum and maximum. The spacing corresponds to a period of about 5 years.

Thus, the spectral density and the autocorrelation function suggest a periodic variation of about 5 years, although, only the spectral density for Lake Engure is statistically significant.

Despite the fact that the periodicity was significant only in Lake Engure, several factors suggest that it could occur at both locations. The presented data (Figure 1) suggests that a periodic variation has been present over a long time, and the time interval between peaks seems to be around five years at both locations. Also, periodic variation seems to occur in both lakes even though their overall long-term population change has been very different. Furthermore, the Pochard population development seems to differ from other duck species even though these correlated to each other. Finally, the census data partially cover different time periods, but the periodicity still appears to occur.

If the Pochard varies periodically, it is hard to understand why this has not been observed previously. There are several factors that could make a periodic variation difficult to observe: long time series are needed, the variations are relatively small, and they may be superimposed on larger, long-term population changes.

I do not have an explanation for why there should be a periodic variation in this species, but population dynamics are theoretically complex phenomena. Theoretical work has given evidence for that frequent random perturbations of the breeding success can give rise to a sustained periodic variation of the population, similar to the one observed at Angarnsjöängen and at Lake Engure. I believe the underlying reason for why the Pochard in contrast to other wildfowl should show a periodic variation is connected to its skewed sex ratio, and the sexes' different migration in time and routes and the accompanying geographical separate wintering areas.

En långtidsstudie (1938–2004) av flyttfåglarnas ankomst till mellersta Värmland

A long term study (1938–2004) of arrival dates of migratory birds in middle Värmland

ERIK BORGSTRÖM (†) & LARS SCHÜTT

Abstract

We present first spring arrival dates of 64 bird species in Råda, Sweden (60° 00' N, 13° 36' E) for the period 1938–2004 with almost all species covered more than 50 years. The trend was toward earlier dates in 60 species. The trend was strongest (average c. 20 days for the whole period) among water birds; their arrival was influenced by the breaking up of the ice of lake Råda. Land birds that winter within Europe shifted their arrival with on average c. 15 days earlier. Tropical migrants tended to show moderate or little change of dates (average c. 8 days). The

Osprey *Pandion haliaetus*, being both a tropical migrant and a water bird, showed an advancement of 20 days, more than any other tropical migrant. The Crane *Grus grus* had a unique pattern. There was no advancement of arrival date in 1938–1988 (median 13 April), but it suddenly shifted to 27 March in 1989–2004.

Erik Borgström, Råda (†).

Lars Schütt, Spelnäsgatan 9, 654 69 Karlstad. E-mail: lars-schutt@swipnet.se

Received 19 September 2005, Accepted 1 August 2006, Editor: S. Svensson

Inledning

En av oss, Erik Borgström, har större delen av sitt liv verkat i Råda i mellersta Värmland och har i sina tidigt påbörjade ornitologiska studier i trakten fört anteckningar om flyttfåglarnas ankomst. Anteckningarna började redan 1953, men blev mer fullständiga från 1955. Fenologidata har med tiden byggts upp för ca 100 arter. Tillsammans med Lars Schütt har anteckningarna systematiserats och analyserats. I denna uppsats presenteras 64 arter, nämligen de med de längsta och fullständigaste serierna av data.

Data har under årens lopp även erhållits från andra personer i trakten, så att perioder av studier och militärtjänst på annan ort på så sätt har kunnat täckas. I början på den studerade perioden är det framförallt Hans Johansson (1938–1993) som i egenskap av Erik Borgströms kollega i fält har bidragit. Två äldre fågelkunniga personer boende inom undersökningsområdet har ställt sina an-

teckningar till förfogande. Bertil Axelsson i Södra Skoga har bidragit med ankomstnoteringar för 27 arter från åren 1942–1955 och Harald Danielsson i Hagfors för 13 arter från åren 1938–1942 (med ett undantag samma arter som Axelsson). Dessa äldre tillägg innebär att årsnoteringar kan redovisas för 16 arter under en period av minst 60 år, varav fem arter i 67 år.

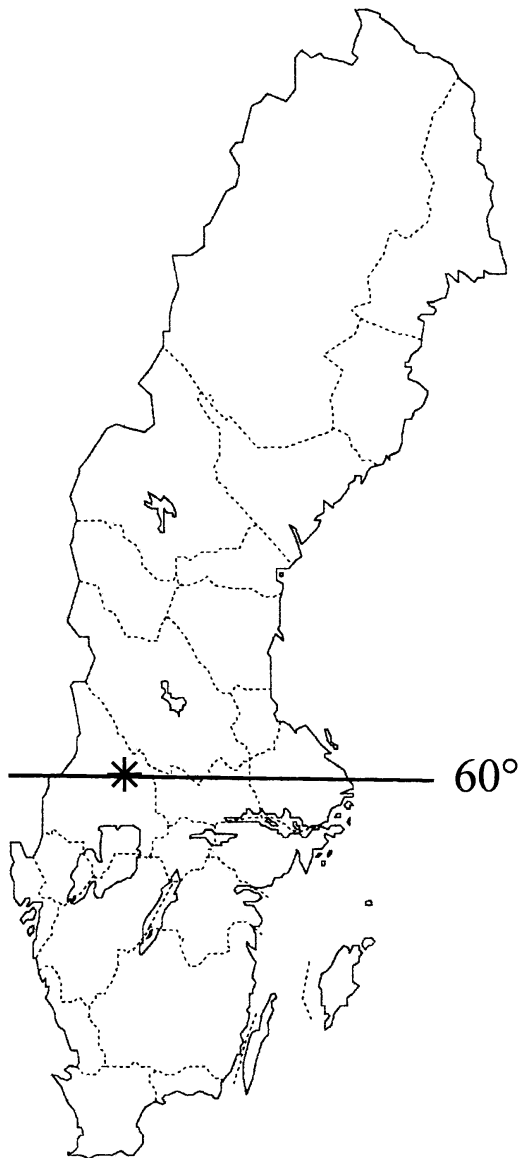
Syftet med denna redogörelse är att lämna en dokumentation över flyttfåglarnas ankomst till mellersta Värmland under andra halvan av 1900-talet. Vi har ej försökt hitta generella förklaringsmodeller till förändringar i ankomstmönstret och ej heller jämfört med andra motsvarande undersökningar från andra delar av landet, utan begränsat oss till att peka på lokala förhållanden som kan ha påverkat resultatet.

Undersökningsområdet

Råda är en tätort belägen på 60° 00' N, 13° 36' E och belägenheten framgår av Figur 1. Råda ligger i församlingen Norra Råda i Klarälvdalen och Klarälven rinner förbi strax väster om tätorten. Öster om Råda i NNV–SSO riktning ligger Rådasjön med tätorten Uddeholm på motsatt sida. Avståndet

(†) Erik Borgström avled den 15 augusti 2006.

Erik Borgström died on 15 August 2006.



Figur 1. Karta över Sverige med undersökningsområdet markerat med * samt med 60:e breddgraden inlagd.
*The Råda observation area in the middle of the province of Värmland marked *. The 60th latitude also marked.*

mellan Klarälven och Rådasjön är vid Råda mindre än en km. Rådasjön är 13 km lång och som bredest 1,5 km. I Rådasjön vid Uddeholm mynnar Uvån, ett mindre vattendrag som avrinner i Dalarna. Rådasjön avvattnas av Åräsälven, som via ett kraftverk rinner ut i Klarälven vid Råda. Observationerna har

gjorts i och runt norra delen av Rådasjön samt i Råda och Uddeholm med dess omgivning inom ca en km från dessa samhällen samt med utlöpare till Södra Skoga 7 km NNV Råda och Hagfors 6 km ONO Råda.

Markerna runt Rådasjön är relativt öppna med åkrar och fält och med dungar och enbuskmarker. Området innehåller också såväl barr- som lövskog samt en stor högmosse.

Vid Uvåns mynning går isen upp mycket tidigare än i sjön i övrigt. Vaken vidgas successivt och så småningom bildas en isfri ränna som buktar sig till utloppet vid Åräsälven ca 2 km längre söderut på motsatt sida sjön. Rådasjön blir normalt isfri i andra halvan av april (tidigast 10 april, senast i början av maj) medan vaken bildas redan i slutet av februari och sedan successivt växer till den isfria rännan till i början av april. Den isfria rännan i den för övrigt isbelagda Rådasjön är en attraktiv rastplats för lommar, and- och måsfåglar.

Naturgeografiskt ligger Rådatrakten på eller strax norr om den biologiska norrlandsgränsen, som är en relativt skarp gräns mellan den norra barrskogsregionen och sydligare naturtyper. Denna gräns som sammanfaller med den naturgeografiska sydgränsen för Norrlandsterrängen, kallas även limes norrlandicus. Även om undersökningsområdet ligger i en älvdal finns här t.ex. knappast friväxande ask, ek, lind eller hassel. I området har flera fågelarter sina absoluta nord- respektive sydgränser. Exempel på sådana arter är skäggdopping, knölsvan och rörsångare respektive gluttsnäppa, slaguggla och videsparv.

Vegetationsperiodens längd i området ligger i intervallet 170–180 dagar, vilket den gör i ett band över mellersta Värmland österut till Gävletrakten och vidare norrut längs Norrlandskusten till i höjd med Sundsvall (Raab & Vedin 1995, sid. 57). Vårens ankomst definierad som det datum då dygnets medeltemperatur 7 dagar i sekvens översteg 0 grader var i medeltal för perioden 1961–1990 någon dag före den 1 april (SMHI 2000).

Observationsomständigheter

Från slutet av mars har lämpliga biotoper besökts mer eller mindre dagligen och innan Rådasjön är helt isfri har den besökts varje dag, ofta både morgon och kväll. Andra ornitologiska undersökningar i trakten har också inte bara givit iakttagelser direkt kopplade till undersökningen som sådan utan även t.ex. av den första vårfågeln. Även i samband med dagliga arbetsresor Råda–Hagfors har iakttagelser eller avstickare gjorts.

De år då en art uppenbarligen missats och iakttagits först när häckningsbestyren påbörjats har data från detta år ej tagits med i underlaget för arten.

Resultat

Fenologidata för 64 arter framgår av Appendix 1. Första och sista år med data samt antal år med data under denna period framgår. Mediandatum har beräknats. Att mediandatum valts i stället för medeldatum beror på att det ligger i observationernas natur att det föreligger år där den först anlände fågeln kan ha missats med flera dagar, ett förhållande som påverkar beräkningen av medeldatum, men ej av mediandatum, om antalet sådana år åtminstone är mindre än hälften av antalet år med data. Mediandatum har å andra sidan den svagheten att det är svårare att göra statistiska beräkningar, som t.ex. standardavvikelse. För vanliga lättobserverade fåglar skiljer sig median- och medeldatum inte mycket, vilket framgår i kommentarerna till vissa arter nedan. För vissa lättobserverade fåglar är t.o.m. medeldatum tidigare än mediandatum beroende på att det kan finnas några år med extremt tidiga iakttagelser. Den studerade perioden presenteras även uppdelad i två delperioder, dels perioden t.o.m. 1989 (maximalt 52 år) dels den senaste 15-årsperioden 1990–2004.

I Appendix 2 visas som punktdiagram data från samtliga år för de 12 arterna med längst observationsserie. Diagrammens startår är här 1938. I Appendix 3 presenteras 48 av de resterande arterna på samma sätt med 1955 som startår. Mediandatum ligger inlagt som heldragen linje. Trendlinjer beräknade enligt minsta kvadratmetoden har lagts in. Medelankomstdatum och standardavvikelsen i ankomstdatum har beräknats och uppgifterna lagts in i diagrammen. Standardavvikelsen har rundats av till närmaste heltal. Trendlinjens lutning har också uttryckts i antal dagar för en period som är lika lång som den studerade perioden.

Kommentarer

Kommentarer till lokala förhållanden och eventuella förändringar i dessa som kan ha betydelse för resultaten lämnas nedan liksom kommentarer till eventuella svagheter i materialet samt fördjupningar kring vissa arter. Om ej annat anges, hänvisas till diagrammen i Appendix 3.

Kanadagås (enbart i Appendix 1). Kanadagåsen har övervintrat fyra gånger i området under de studerade åren. Dessa övervintrande individer ingår naturligtvis inte i underlaget.

Bläsand. Bläsanden rastar under sin flyttning norrut och ses oftast i Rådasjön. För det mesta rör det sig om enstaka par eller smärre flockar. Flera vattenberoende fåglar uppvisar en trendmässig tidigareläggning på i storleksordningen 20 dagar. För bläsandens del är den hela 29 dagar. Därvid skall dock observeras att för de första 12 åren saknas rapporter för sju år, varför trenden kan ha påverkats av svag rapportering i början av perioden.

Kricka. De första att anlända till Rådasjön är enstaka par. Större flockar ses först kring månads-skiftet april–maj.

Vigg. Vigen observeras i enstaka par eller smärre sällskap, som rastar under resan till nordligare häckningsplatser. Den visar ett något annorlunda mönster i förändringen i datum för första observation. Jämfört med andra vattenberoende fåglar är tidigareläggningen inte alls lika markerad, vilket kan bero på att viggens häckningsplatser ligger längre upp i fjällvärlden och att den inte påbörjar sin flyttning lika tidigt på våren. Under 49 år föreligger bara en marsobservation. Därmed påverkas den inte lika mycket av att den isfria rännan i Rådasjön under senare delen av observationsperioden oftare utbildats tidigt på året.

Smålom (Appendix 2). Smålommen är en karaktärsfågel för trakten. Innan häckningstjärnarna gått upp rastar den på Rådasjön, som också hela säsongen flitigt används som fiskesjö. Medeldatum 13 april jämfört mediandatum 14 april tyder på att arten inte missas. Smålommens förväntade ankomstdag har tidigarelagts under den studerade perioden. Trendlinjen säger att ankomstdatum tidigarelagts 20 dagar under dessa 67 år. Mediandatum för 15-årsperioden 1990–2004 ligger 13 dagar före mediandatum för den föregående 52-åriga perioden 1938–1989. Flertalet år under den senaste 15-årsperioden har den anlänt de första dagarna i april och vissa år t.o.m. i mars. Det skall noteras att smålommen under perioden 1938–1989 vissa enstaka år också anlände lika tidigt. Det ligger därför nära till hands att antaga att det är tillgången på öppet vatten på Rådasjön som avgör om den väljer att inta sitt häckningsområde och att det är avsaknaden av riktigt kalla vintrar med tjockt istäcke under den senare delen av perioden som gör att smålommen i genomsnitt kommer tidigare.

Storlom. Storlommen är en säker värgäst i Rådasjön. Den häckar inte i sjön. De närmaste häcksjöarna ligger ca 8–10 km bort.

Skäggdopping. Arten har sin nordgräns i området och har flera gånger häckat i Rådasjön.

Bivräk. Bivräken är svårobserverad. Därför finns det flera luckor i observationsserien då flera sena

Tabell 1. Första observationsdatum för fiskgjuse fördelat per tidsperiod visande en tydlig tidigareläggning i ankomst.

First date of observation of Osprey distributed in periods shows an advance of arrival date.

| | t.o.m. 1979 Through 1979 | 1980–1989 | 1990–2004 |
|-----------------------------------|-----------------------------|-----------|-----------|
| 1–7 april | 0 | 1 | 5 |
| 8–15 april | 1 | 2 | 6 |
| 16–22 april | 5 | 1 | 3 |
| 23–30 april | 8 | 4 | 1 |
| senare later | 2 | 2 | 0 |
| Summa antal år Number of years | 16 | 10 | 15 |

observationer ej tagits med. Bivråken är den årsvisa art som kommer sist till Råda-trakten av alla flyttfåglar. Såväl median- som medeldatum är 25 maj utan någon större trendmässig förändring (minus 4 dagar) och med liten standardavvikelse (6 dagar) i ankomstdag, ett mönster som karakteriserar flera tropikflyttare.

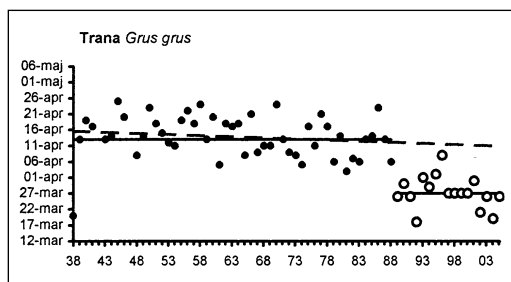
Ormvråk. Ormvråken häckar regelbundet om än sparsamt i området. Det har skett en väsentlig tidigareläggning av den första ankomsten. Den trend som visas i Appendix 3 (en tidigareläggning med 31 dagar) skall dock tolkas med viss försiktighet eftersom det saknas data från ungefär hälften av de första 20 åren. Att arten tidigarelagt sin ankomst är dock ställt utom allt tvivel. Fr.o.m. 1989 har den alla 16 år anlänt i mars månad, mot att av de tidigare 23 åren med registreringar 18 år avser april månad och 5 år mars månad. Arten rapporteras i ökande utsträckning övervintra med enstaka exemplar i södra Värmland.

Fiskgjuse. Rådasjön är en säker plats att se fiskgjuse så fort det finns tillräckligt mycket öppet vatten nära land. Antalet häckande fiskgjusar i denna del av Värmland är relativt lågt. Inom en radie om 20 km från Rådasjön häckade mot slutet av perioden två par. De första observationerna för året vid Rådasjön behöver dock ej avse dessa häckande fåglar. Till skillnad från de flesta andra tropikflyttare, som dock anländer väsentligt senare på året, visar fiskgjusen i detta material från Råda-trakten på en trendmässigt tydligt tidigare vårankomst (20 dagar på 50 år). Av de första 16 åren med data avser bara ett år en observation under första halvan av april, medan av de sista 15 åren 11 observationer avser första halvan av april (se Tabell 1). Fiskgjusens tidigare ankomstdag i Rådatrakten motsvarar den tidigareläggning som andra vattenberoende flytt-

fåglar visar. Förändringar i lokala isförhållanden torde vara en viktig orsak.

Tornfalk. Häckar oregelbundet och sällsynt i Hagfors kommun. De ankomstdata som ingår i materialet avser för nästan alla år observationer av genomsträckande fåglar. Även genomsträckande fåglar ses dock alltmör sällan, ett förhållande som kan ha påverkat materialet. Så saknas exempelvis observationer 2001 och 2002

Trana. Sett över hela perioden sedan 1938 visar trenden på en tidigareläggning av ankomstdatum med hela 22 dagar. Tidigareläggningen verkar dock inte ha skett gradvis utan mer eller mindre i ett enda slag omkring 1989. Som framgår av Figur 2 är trendlinjen flack utan trend för perioden fram t.o.m. 1988. Mediandatum ligger här på 13 april och det finns bara en marsrapport (1938) under dessa 50 år. För 17-årsperioden 1989–2005 ankommer tranan i mars under 15 år och i april i två år och mediandatum ligger på 27 mars. Tranan har expanderat kraftigt. Enligt uppgift från Svenska Tranarbetsgruppen (Göran Lundin och Simone Röper i brev) beräknas de tranor som följer den västliga flyttningsskorridoren under de senaste trettio åren ha trefaldigt sin population, bl.a. som en följd av minskad jakt i övervintringsområdena. Dessutom har övervintringsområdet förskjutits kraftigt norrut så att Frankrike numera har fler övervintrande tranor än Spanien och i Nordafrika återfinns mindre än 1000 övervintrande individer från att tidigare ha hyst många tusentals. Förutom mildare vintrar pekar Tranarbetsgruppen på att EU:s jordbrukspolitik ändrats så att det finns stora nytillkomna arealer majsodlingar i Frankrike, som blivit en vik-



Figur 2. Ankomstdatum per år samt mediandatum för trana *Grus grus* uppdelad i de två perioderna 1938–1988 samt 1989–2005. Trendlinjen för den tidigare perioden visar ingen signifikant förändring.

Arrival date each year and the median date for Crane Grus divided in the two periods 1938–1988 and 1989–2004, respectively. The trend line for the first period does not show any significant change.

tig födobas för tranan. Från att tidigare ha varit en inte alltför vanlig häckfågel i mellersta Värmland är tranan även här numera en vanlig häckare. De fåglar som häckar i trakten intar sina revir så fort de lokala snöförhållandena så milder, medan de översträckande fåglarna, som tillhör nordligare delpopulationer, passerar trakten väsentligt senare. Rådatrakten berörs dock inte särskilt mycket av översträckande flockar. Förstaobservationerna bedöms samtligen avse det lokalt häckande beståndet. I Jansson (2002) som avser Norra Finnskoga i norra Värmland ca 110 km NNV Råda noteras samma mönster. Under 1967–1988 var medianankomstdagen för tranan där 15 april mot alltså 13 april i Råda. Enligt artikeln avser observationerna där det lokalt häckande beståndet vid Västersjön, då det där ses få sträckande tranor. Observationsserien från Norra Finnskoga visar samma hopp i ankomstdatum från ungefär 1989.

Mindre strandpipare. Noteringar föreligger först fr.o.m. 1972. Tidigare sågs arten bara oregelbundet. Observationsserien är därför enbart 33 år. Under denna period påvisar arten stabila ankomstdata i det att standardavvikelsen ligger på låga 5 dagar och att praktiskt taget ingen trendmässig förändring alls föreligger.

Ljungpipare. Ljungpiparen visar under den 49-åriga observationsserien en tydlig tidigareläggning av datum för första observation. Den trendmässiga förändringen visar på en skillnad på nästan en månad mellan mitten på 1950-talet och början på 2000-talet och följaktligen visar mediandatum för andra delperioden en tidigareläggning jämfört med första delperioden på ca 2 veckor. Det bör påpekas att det skett en förändring i förutsättningarna på så sätt att arten sedan mitten av 1960-talet häckar i närområdet. Den första konstaterade häckningen var på den närbelägna Stormossen 1968 och arten har sedan etablerat sig som häckfågel på fler mossar i närheten (Borgström 2004). Under de allra senaste åren verkar dock häckningarna ha minskat något. Man kan antaga att den häckande populationen kommer tidigare på våren än den genomsträckande. Den förstaobservation som avser flest fåglar gjordes redan 1 april – en flock på 27 individer och som därmed knappast avser den lokalt häckade populationen. Året var 1983. Bevakningen av området har varit densamma under hela perioden och samma områden har genomförts. Den helt övervägande delen av observationerna har gjorts på fält som sluttar svagt ner mot Rådasjön och drygt hälften av antalet förstaobservationer avser enstaka individer eller par. Andelen förstaobservationer som avser enbart ett exemplar är

dock större mot slutet av perioden. Sammantaget är vår slutsats att den övervägande delen av observationerna avser genomsträckande fåglar, men att de lokalt häckande kan ha påverkat den trendmässiga tidigareläggningen något.

Tofsvipa. En art som minskat kraftigt i antal de senaste 10–15 åren. Som man kan förvänta sig av en väderberoende flyttare är genomsnittsdatum faktiskt någon eller några dagar tidigare än mediandatum – i detta fall 23 mars jämfört med 25 mars – beroende på att enstaka år med extremt tidiga varmluftinbrott för med sig arten i fråga.

Enkelbeckasin. Trenden, som på 50 år visar en tidigare ankomst med 9 dagar, vilket är en mindre tidigareläggning än vad de flesta andra vadare uppvisar, skall ses i ljuset av att enkelbeckasinen minskat i uppseendeväckande grad de senaste åren och därmed förstaobservationen för den är allt svårare att notera.

Morkulla (enbart Appendix 1). De första morkullorna för året är svårupptäckta. Det är av en slump man stöter upp dem i skogen. De är därför en betydligt större risk än för de flesta andra arter att de mediandata som redovisas kan vara för höga.

Storspov (Appendix 2). Storspoven, som övervintrar på Brittiska öarna, uppvisar en tidsserie med samma stabila mönster som en kalenderflyttare. I förhållande till genomsnittligt ankomstdatum 10 april (median 9 april) är standardavvikelsen enbart 5 dagar och trenden till tidigareläggning är svag (7 dagar på 66 år).

Gluttsnäppa. Sydgränsen för gluttsnäppans utbredningsområde går strax norr om Råda-trakten.

Skogssnäppa. Skogssnäppan uppvisar något större standardavvikelse i första ankomstdatum än de två andra Tringa-arterna, vilket är ett mönster man kan förvänta sig. Skogssnäppan övervintrar längre norrut och kommer tidigare och är därmed mer påverkad av vädret ett enstaka år.

Drillsnäppa. En lättregistrerad art. Trots det saknas tyvärr noteringar vissa år. För 66-års perioden 1939–2004 saknas noteringar för sammanlagt 11 år uppdelat på två perioder (1946–1953 samt 1960–1962). Som komplement till presentationen i Appendix 3 med startår 1955, har beräkningar även gjorts på hela perioden från 1939 (med alltså 11 år utan observationer) och för perioden med startår 1963, som är den längsta serien med oavbrutna observationer; se Tabell 2. Trendlinjen vid den längre observationsserien får en riktningkoefficient som är hälften av den med startår 1955. På 66 år blir tidigareläggningen 7 dagar. I övrigt påverkas inte resultatet av skillnaden i periodlängd och fördelningen av data under respektive period.

Tabell 2. Drillsnäppa. Ankomstdata vid observationsserier med olika längd.
Common Sandpiper Actitis hypoleucos. Arrival data at different length of the observation period.

| Period | 1939–2004 | 1955–2004 | 1963–2004 |
|---|---------------------|---------------------|---------------------|
| Periodlängd i år <i>Period length in years</i> | 66 | 50 | 42 |
| Antal år med observation <i>No. of years with record</i> | 55 | 47 | 42 |
| Mediandatum <i>Median date</i> | 2 maj | 2 maj | 2 maj |
| Medeldatum <i>Mean date</i> | 1 maj | 1 maj | 1 maj |
| St.dev. i dagar <i>St.dev in days</i> | 5,16 | 5,25 | 4,75 |
| Trendkoefficient <i>Trend coefficient</i> | -3.10 ⁻⁴ | -6.10 ⁻⁴ | -6.10 ⁻⁴ |
| Trend, dagar hela perioden <i>Trend, days whole period</i> | -7,1 | -10,7 | -9,0 |
| Förväntat ankomstdatum 2004 <i>Expected arrival date in 2004</i> | 27 april | 26 april | 27 april |

Skrattmåsa. Artens expansion berörde Rådatrakten under 1950-talet. Den första häckningen i trakten konstaterades 1959 i Hamratjärn i Västanberg. Skrattmåsen har tidigarelagt sin ankomst och kommer nu 7 dagar tidigare än fiskmåsen (mätt både som skillnad i median och medelvärde för de senaste 15 åren) jämfört med ungefär samtidigt som fiskmåsen under den 15-årsperiod som följde efter det att skrattmåsen var etablerad (2 dagar tidigare mätt som skillnad i median och ingen skillnad i medelvärde för period 1964–1978).

Fiskmåsa. Fiskmåsen lämnar området när Rådasjön fryser till, vilket vissa år kan ske så sent som i januari. Återkomsten sker några dagar in i april och visar – till skillnad mot de flesta andra av de studerade flyttfåglarna – trendmässigt inte på någon förändring i genomsnittlig ankomstdag.

Gråtrut. Gråtruten har under andra halvan av 1900-talet utvidgat sitt utbredningsområde söderifrån till att även omfatta Rådatrakten. Under 1950-talet sågs den enbart i enstaka exemplar. År 1965 konstaterades första häckningen. Gråtrutar samlas under tidiga vårkvällar på Rådasjöns is vid öppet vatten – sedan 1965 i allt större antal. Det är antagligen artens expansion i såväl antal som utbredning samt att råken i Rådasjön i genomsnitt utbildas allt tidigare, som gör att gråtruten visar på en trendmässig tidigareläggning i sin vårankomst med nästan en hel månad på de 46 år observationsserien avser. Utvecklingen har dock stabiliserats efter expansionsfasen. En analys av tidsserien sedan 1988 (17 år) visar på ett median- såväl som ett medeldatum på 8 mars samt trendmässigt t.o.m. på en mycket svag senareläggning med 2 dagar. Standardavvikelsen är även för denna senare period relativt stor

(11,5 dagar), vilket torde ha sin förklaring i att isförhållandena varierar mellan åren.

Fisktärna. Fisktärnan uppvisar för 50-årsperioden 1955–2004 en långsiktig trendmässig tidigareläggning som uppgår till hela 11 dagar om man jämför trendlinjens förväntade ankomstdatum för 1955 med 2004. Antingen är observationerna i början på observationsserien icke representativa eller också har det inträffat en förändring under 1960-talet och tidiga 1970-talet. Sedan 1972 är ankomstdata stabila. För 33 årsperioden 1972–2004 ligger median- och medelvärdet på 5 maj med en standardavvikelse på enbart 3,1 dagar och med en trendlinje som är praktiskt taget flack (trendmässig tidigareläggning 1,2 dagar).

Ringduva (Appendix 2). Ringduvan tillhör den grupp av fåglar som visar på den kraftigaste trenden till att komma tidigare på våren. Trendlinjen anger att den kommer 25 dagar tidigare i slutet av perioden jämfört med början på den 61-åriga perioden. Under den första tredjedelen av observationsperioden (20 år 1944–1963) registrerades den första gången i mars 5 gånger och i april 15 gånger, medan den för den sista tredjedelen av observationsperioden (20 år 1985–2004) registrerades i februari 2 gånger och i mars 18 gånger och inte någon gång i april. Tidigareläggningen synes trendmässigt inte ha stannat upp. Under den sista delperioden om 20 år motsvarar trendlinjens lutning en tidigareläggning på 6,25 dagar, vilket motsvarar en lutning om 19 dagar jämfört 25 dagar för 61-årsperioden.

Gök (Appendix 2). Göken visar ingen trendmässig förändring i ankomstdag. Några få år med extremt tidiga observationer medför att genomsnittlig ankomstdag faktiskt blir två dagar tidigare än

medianvärdet (9 maj jämfört med 11 maj), vilket antyder att göken är en lättregistrerad fågel. Spridningen i registrerad ankomstdag uttryckt som standardavvikelse är 5 dagar, vilket är i paritet med andra tropikflyttare.

Tornseglare (Appendix 2). För hela observationsperioden på 64 år är både median- och genomsnittsdatum 18 maj med en svag trend till tidigareläggning med 7 dagar på 64 år. Att tornseglaren är en riktig kalenderflyttare markeras av att standardavvikelsen är den lägsta (4,5 dagar) för de flyttfåglar som här presenteras.

Göktyta. Som de flesta tropikflyttarna som kommer i början på maj visar göktytan på en svag trendmässig tidigareläggning i intervallet 5–9 dagar på en 50 årsperiod och väl samlade ankomstdata med en standardavvikelse på 5–6 dagar.

Sånglärka (Appendix 2). Sånglärkan uppvisar en trendmässig tidigareläggning på 16 dagar sett över 62 år. Variationen i ankomstdag är större än för de flesta andra flyttfåglar. Det glidande 10-årsgenomsnittet har räknats ut och i Figur 3 lagts in för de fyra arterna sånglärka, tofsvipa, ringduva och bofink, arter som övervintrar i ungefär samma område och som idag anländer ungefär samtidigt. Den för sånglärkan större standardavvikelsen framgår. Sånglärkan är troligen mer påverkad av tillfälliga väderförhållanden.

Backsvala. Backsvalan visar inte det för tropikflyttare generella mönstret om en trend med svag tidigareläggning, utan på oförändrad ankomst eller senareläggning med någon dag. Den lokala förekomsten av arten har minskat kraftigt, vilket kan ha bidragit till att göra den mer svårobserverad. Fram t.o.m. 1997 häckade backsvalan lokalt i Råda. Där-

efter har närmaste koloni legat ca 4 km från tätorten.

Gulärta. På våren ses enbart rasen *thunbergi*. På fälten vid Uddeholm häckar några enstaka par.

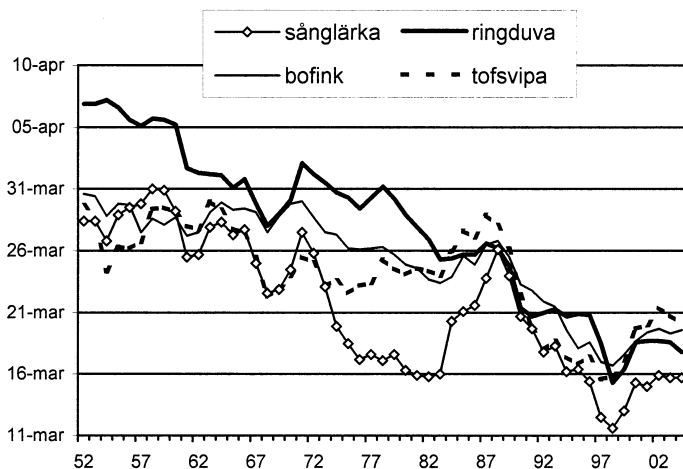
Stenskvätta. Stenskvättan häckade årligen i Råda samhälle fram t.o.m. 1983. Därefter har ingen fågel setts i Råda under häckningstid. Vårobservationerna under den senare delen av observationsperioden avser alltså genomsträckande fåglar, ett förhållande som sannolikt påverkat den trendmässiga senareläggningen enligt Appendix 3.

Rosenfink. Rosenfinken är en sen invandrare i området. Den första observationen gjordes 1967. Den första häckningen för landskapet konstaterades strax N Råda 1971 och därefter har arten haft en stabil stam i området (Borgström 2004). Den beräknade standardavvikelsen och trendlinjen enligt Appendix 3 har påverkats av etableringsfasen. Fr.o.m 1974 uppvisas stabilare ankomstdata. Standardavvikelsen är 3 dagar vid medelvärdet 21 maj och trendlinjens lutning blir hälften av den för perioden som även omfattar etableringsperioden, vilket ger en trendmässig tidigareläggning på 3 dagar på 30 år.

Ortolansparv. Ortolansparven är numera utgången som häckfågel i Rådatrakten. I det öppna landskapet på sluttningarna runt Rådasjön hade den en stabil stam fram till början av 1970-talet. År 1971 uppskattade Borgström beståndet i Rådatrakten till 10 par. I mitten av 1970-talet gick det snabbt utför med beståndet runt sjön och den var definitivt borta som häckfågel från 1977. Under de följande åren noterades arten sjungande med något enstaka exemplar, bl.a. ute i skogen vid skogsbyn och hyggen (Borgström 2004). På grund av de allt glesare

Figur 3. Glidande 10-års genomsnittligt ankomstdatum 1952–2004 för sånglärka, bofink, tofsvipa och ringduva, fyra arter med ungefär samma övervintringsområde och ankomstdatum.

Moving 10 years average in arrival date 1952–2004 for Skylark (sånglärka), Chaffinch (bofink), Lapwing (tofsipa) and Wood Pigeon (ringduva).



observationstillfällena har observationerna fr.o.m. 1995 ej använts i underlaget för beräkningarna.

Slutord

Stora förändringar i ankomstmönstret det senaste halvsekle för flertalet flyttfåglar kan utläsas. Det är vår förhoppning att traditionen att föra anteckningar om fåglarnas fenologi förs vidare i trakten så att de av oss konstaterade förändringarna kan följas upp. Med de för vissa arter presenterade mer än 60 år långa observationsserierna borde det till och med vara möjligt att inom en generation samla data för ett helt sekel, något som vi överlåter till yngre ambitiösa förmågor.

Som vi betonat inledningsvis har vi inte gjort några djupare analyser av våra tidsserier. En alldeles uppenbar analys som vi kunde ha gjort är den om fåglarnas ankomst i förhållande till eventuella klimatförändringar under våren. Vi har antytt att sjöfåglarnas tidigare ankomst berott på att isen på Rådasjön sannolikt brutits upp allt tidigare, vilket självklart har med vårklimatet att göra. Det är dock väl dokumenterat i flera arbeten att många flyttfåglar tenderat att anlända tidigare under senare decennier och detta har kunnat korreleras med ökande vårtemperaturer. Vi nöjer oss dock här med att peka på ett färskt arbete som behandlar frågan, nämligen en analys av fåglarnas vårflyttning vid Ottenby fågelstation (Stervander m.fl. 2005). Att jämföra Råda och Ottenby är inte lätt eftersom arterna var påtagligt olika. Exempelvis ingick inga vattenanknutna fåglar i Ottenby-materialet. Däremot fanns både tropikflyttare och kortdistansflyttare representerade. Mellan dessa kategorier finner vi dock en markant skillnad mellan Råda och Ottenby. I Råda var förskjutningen mot tidigare ankomstdatum mycket kraftig för de flesta kortflyttare men måttlig eller liten för de flesta tropikflyttare. Vid Ottenby var det också en förskjutning mot tidigare ankomst för tropikflyttarna, men motsatsen för majoriteten av kortflyttarna. Tio av sjutton kortflyttare visade senareläggning av ankomstdatum. Tyvärr var det bara tolv arter som var desamma vid Råda och Ottenby. Sju av dessa är tropikflyttare och av dem var det sex som visade tidigareläggning av ankomsttiden på båda platserna. Endast sädesärulan avvek med klar tidigareläggning i Råda men senareläggning i Ottenby. Bara fem gemensamma arter var kortflyttare. Alla dessa visade tidigareläggning i Råda, medan tre arter i stället visade senareläggning av ankomsten vid Ottenby. Det bör dock påpekas att i Ottenbyanalysen beräknades medelankomstda-

tum för genomflyttande fåglar, medan vår undersökning avser datum för första vårobservationen i främst det lokalt häckande beståndet. Skillnader mellan olika lokaler stärker behovet av långa tidsserier från enskilda platser enligt vår vädjan i föregående stycke.

Tack

Vi tackar Bertil Axelsson, S. Skoga, och Harald Danielsson, Hagfors, som ställt sina noteringar från sina ungdomsår till vårt förfogande så att observationsserierna på så sätt kunnat kompletteras med åren före 1955 för vissa arter. Ett tack riktas också till Erland Bengtsson, Bo Carlsson, Lars-Erik Eriksson och Kenneth Haffling, vilka alla bidragit med fenologidata under senare år.

Referenser

- Ahlén, I. & Gustafsson, L. (red.). 1996. *Växter och djur*. Sveriges Nationalatlas, SNA, Höganäs. (sid. 37).
- Borgström, E. 2004. *Fågelfaunan i Nedre Klarälvdalen förr och nu. (Från Ranån till Vårån)*. Textbild, Hagfors.
- Jansson, B. 2002. Flyttfåglarnas ankomst till N. Finnskoga om våren – fenologiuppgifter för fyrtioårsperioden 1961–2000. *Värmlandsornitologen* 30: 69–76.
- Raab, B. & Vedin, H. (red.). 1995. *Klimat, sjöar och vattendrag*. Sveriges Nationalatlas, SNA, Höganäs.
- SMHI. 2000. Vårens ankomst 1961–1990. *Väder och vatten* 2000: 13. Norrköping.
- Stervander, M., Lindström, Å., Jonzén, N. & Andersson, A. 2005. Timing of spring migration in birds: long-term trends, North Atlantic Oscillation and the significance of different migration routes. *Journal of Avian Biology* 36: 210–221.

Summary

First arrival dates of migratory birds have been recorded by Erik Borgström since 1955. We collected data from other ornithologists and could prolong the series back to 1938 for 16 species. In this article, 64 species are presented. The observation area was Råda, a small community in the province of Värmland, situated at 60° 00' N, 13° 36' E (Figure 1).

Our purpose is to document the arrival pattern of the birds and we neither aim at finding explanations, for example climate change, nor to compare with other observation series. However, we point out some local conditions and circumstances that could have affected the results.

Råda is situated in the valley of the river Klarälven, running just west of the small town. Less than one km to the east is lake Rådasjön, 13 km long

and 1.5 km wide. In early spring, the ice starts to break up around the mouth of Uvån, a tributary, and successively an open channel is created across the lake to the outlet at Åros river. The channel is attractive for divers, ducks and gulls.

Råda is located near the border between the southern and northern boreal zones, i.e. approximately at *Limes norrlandicus*. Several species have their southern or northern range limits around this border. The vegetation period is 170–180 days. The arrival of spring – defined as the date when the average temperature exceeds zero degrees for seven days – was slightly before 1 April in 1961–1990.

All relevant habitats in the study area were visited almost daily from the end of March. Rådasjön was visited daily until it was totally free from ice, many times both in the morning and in the evening. When the first record of a species was obviously irrelevant, e.g. made when breeding had begun, it was excluded from the series of records.

The results are summarized in Appendix 1: first and last year with data, number of years with data, median, earliest, and latest arrival dates. These data are given for the total observation period and for two sub-periods (first year–1989 and 1990–2004). Median date, not mean date, was chosen because the first record can be several days later than the true arrival date, and if the number of such years is less than half of the total number of years with records, median date will not be affected.

In Appendices 2 and 3, the data are presented in the form of scatter diagrams. Appendix 2 covers the 12 species with the longest series of records (1938–2004). Appendix 3 covers 48 species and the diagrams start with the year 1955. The diagrams in Appendix 2 and 3 also include the mean value, standard deviation, and a trend line. For most of the species the median and mean values are very close and for some birds, which are easy to register and which have a few extremely early records, the mean value can even be lower than the median value. The slope of the trend line is given as the difference in number of days during the whole period (first and last year with records) for each species.

The overall pattern of arrival date shifts was that 60 of the 64 species showed shifts toward earlier dates. Species depending on open water in lake Råda (gulls, divers, grebes, and ducks) showed as a group the largest shift (average c. 17 days for the whole observation periods). Among the land birds, short distance migrants also showed about the same average advancement of arrival dates. Tropical migrants, on the other hand, showed only

moderate or small shifts (on average c. 8 days during the 50–67 years of records). The Osprey *Pandion haliaetus* was an exception among the tropical migrants (see below). Below we give comments on some species, highlighting circumstances that could have affected the results.

The Wigeon *Anas penelope* was regularly seen in pairs or small flocks during migration making stop-overs in the lake. The calculated advancement of 29 days for the Wigeon might have been influenced by the fact that for the first 12 years reports are missing for seven years.

Red-throated diver *Gavia stellata*, a characteristic bird for the area, showed an advance of 20 days in 67 years. It should, however, be noted that a few single years also during the early part of the observation series showed as early arrivals as did single years in the latter part. The lack of harsh winters with thick ice during the last years might, thus, be an explanation.

Buzzard *Buteo buteo* showed a substantial advancement of arrival date with 31 days in 50 years. The result should be interpreted with caution, as data are missing for approximately half of the first 20 years.

Osprey *Pandion haliaetus* was regularly seen at the lake as soon as there was enough open water. The advancement of arrival with 20 days in 50 years contrasts with that of other tropical migrants, which advanced their arrival with only about one week. However, they arrive later in the season. As a bird depending on open water, the Osprey probably has a pattern of arrival depending on the ice conditions as other water depending birds. In Table 1 the records are grouped in weeks and the period is split in three sub periods representing one to one half decade.

Crane *Grus grus* showed an advancement of 22 days since 1938, but the advancement occurred more or less in one step around 1989. The trend up to and including 1988 was flat (Figure 3). The mean date was 13 April and there was only one March record during these 50 years. For the 17-year period 1989–2005, the Crane arrived in March during 15 years and the mean date was 27 March. The arrival records refer to the local breeding population and not to populations migrating through later in spring. The local population has expanded in numbers reflecting the growth of the European population migrating through the western corridor.

Golden Plover *Pluvialis apricaria* showed an advancement of almost one month during the 49 years period. The figures could have been influ-

enced by the fact that the Golden Plover was established as a breeder in the area in the middle of the 1960s and that it could be assumed that the local population arrives earlier than birds migrating through. However, the observation circumstances indicate that the records mainly refer to staging migrants of northern populations and not locally breeding birds.

In the Common Sandpiper *Actitis hypoleucos*, records are missing for the years 1946–1953 and 1960–1962. Therefore, in addition to the diagram in Appendix 3, calculations were made for the whole 66 years period (with 11 years without data) and for the period starting in 1963. The results are presented in Table 2. The trend line for the longest period has a slope half as steep as the ones starting in 1955 and 1963, respectively. The mean, median and standard deviation are the same for the three series of data.

Black-headed Gull *Larus ridibundus* was established as a breeder in the area in 1959. During the 15 years following the establishment, it arrived very close in time with the Common Gull *L. canus*, but now arrives one week earlier, whereas the Common Gull did not shift its arrival date.

Herring Gull *Larus argentatus* has expanded its distribution area from the south to include also the Råda area. During the 1950s, only one or a few birds were observed. The first breeding was recorded in 1965, and the species now breeds regularly in the area. Herring Gulls gather in the evenings in early spring on the ice at the channel – since 1965 in greater numbers year by year. The advancement in arrival is almost one month for the 48 years period with records. It is probably both the expansion of the species and earlier opening of the water channel through the ice that explain the advancement. However, the rapid advancement of arrival dates seems to have stopped around 1988.

Woodpigeon *Columba palumbus* showed a clear advancement of 25 days for the 61 years observation period. During the first 20 years, 1944–1963, it was recorded 5 times in March and 15 times in April, whereas during the last 20 years, 1985–2004, it was recorded twice in February and 18 times in March. The advancement seems not to have stopped as the trend line for the last 20 years showed a slope corresponding to an advancement of 19 days for a 61 years period.

Skylark *Alauda arvensis* had a standard devia-

tion in arrival date that was higher than that of most other species not depending on ice conditions, but the advancement of arrival date was about the average for short distance migrants among the land birds. In Figure 3, the Skylark is compared with three other birds (Lapwing *Vanellus vanellus*, Woodpigeon and Chaffinch *Fringilla coelebs*) with approximately the same wintering area and arrival time.

Whethar *Oenanthe oenanthe* bred in Råda town up to 1983 and since then no bird has been seen during breeding season. The records during the latter part of the observation series represent migrating birds, a fact which probably has influenced the results.

Scarlet Grosbeak *Carpodacus erythrinus* is a late immigrant to the area. The first observation was made 1967, the first breeding was recorded in 1971, and from the mid-1970s, the Scarlet Grosbeak has had a stable population in the area. If the arrival dates from the early years of population establishment are excluded, the standard deviation is only 3 days and the mean date 21 May. The slope of the trend line in 1975–2004 (30 years) is an advancement of 3 days.

Ortolan Bunting *Emberiza hortulana* had a stable population around lake Rådasjön up to the beginning of the 1970s. In 1971 the population was estimated at 10 pairs. In the mid-1970s, it rapidly declined, and was gone as a breeder in 1977. The following years, only single singing individuals were found in forest clear-cuts (Borgström 2002). Due to this, only records from 1945–1994 were used in the calculations.

Although we did not analyse our data in terms of climate change, we made a comparison with one previous study, namely an analysis of spring arrival at Ottenby Bird Observatory (Stervander et al. 2005). At both sites tropical migrants tended to arrive earlier, but among short-distance migrants there was a clear difference. At Råda, all these species arrived successively earlier, but at Ottenby a majority of them arrived successively later. Note, however, that the Ottenby dates were mean dates of spring passage of a variety of populations whereas our dates mainly refer to first arrival of a bird of a local breeding population. We do not try to explain the difference, but stress the need for collecting long-term phenological data at several different sites.

Appendix 1. Flyttfåglarnas ankomst på våren till Råda-trakten. Första år, n = antal år med data, M = medianvärdet av första observationsdatum under perioden, T = tidigaste noterade datum, S = senaste noterade datum.

* Sista år var 2004 utom för bivråk, törnskata och snösparv (2003) samt ortolansparv (1999).

Spring arrival of migratory birds in the Råda area. First year, n = number of years with data, M = median value of the first date of observation during the period, T = earliest date, S = latest date.

* *Last year was 2004 for all species except Pernis apivorus, Lanius collurio, and Plectrophenax nivalis (2003), and Emberiza hortulana (1999).*

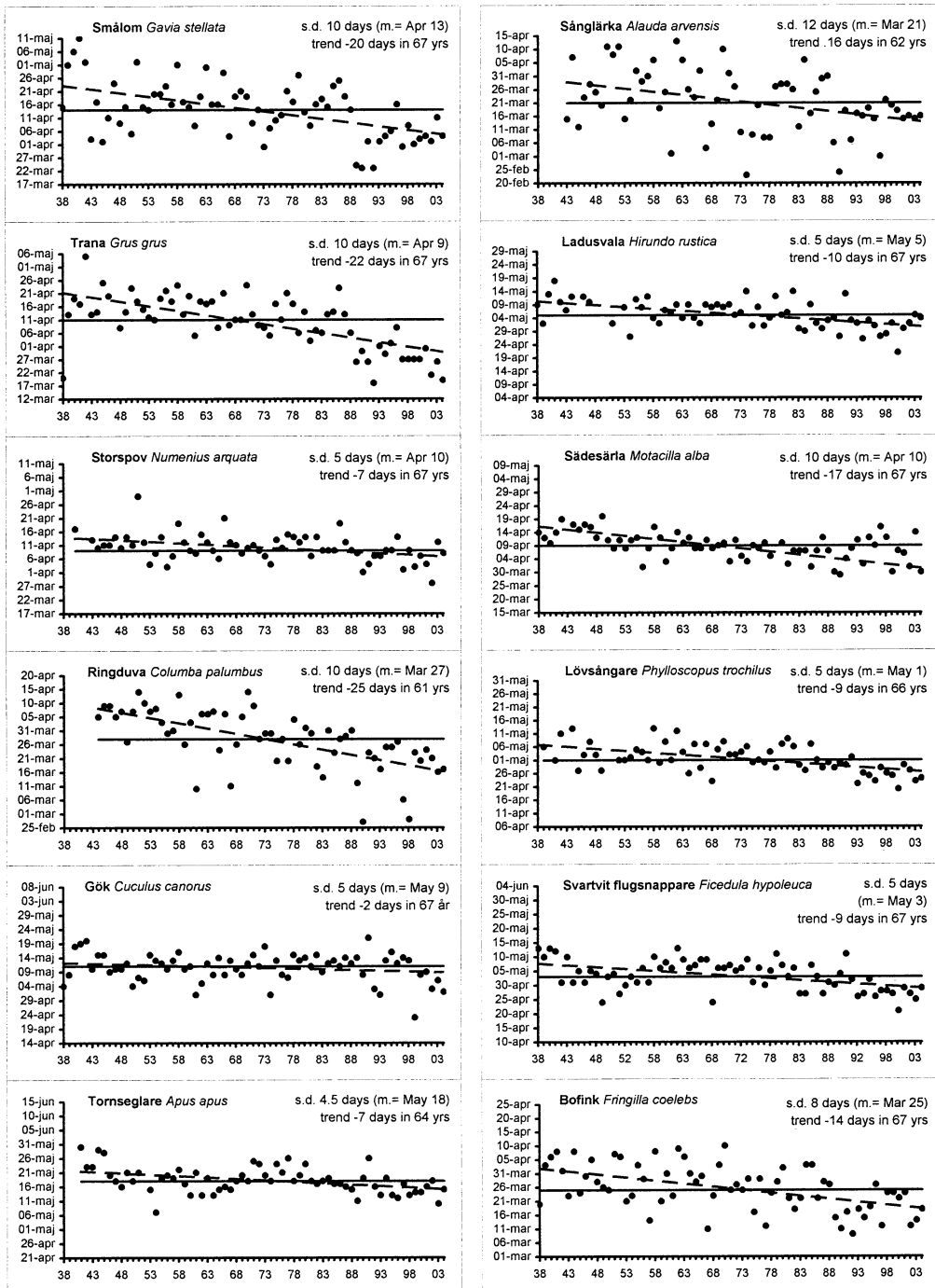
| | 1:a år <i>Ist yr</i> | Hela perioden <i>Whole period</i> | | | | 1:a år–1989 <i>Ist yr–1989</i> | | | | 1990–2004 | | | |
|--|-------------------------|--------------------------------------|------|------|------|-----------------------------------|------|------|------|-----------|------|------|------|
| | | n | M | T | S | n | M | T | S | n | M | T | S |
| Kanadagås <i>Branta canadensis</i> | 1967 | 35 | 20.3 | 20.2 | 10.4 | 20 | 27.3 | 3.3 | 10.4 | 15 | 12.3 | 20.2 | 26.3 |
| Bläsand <i>Anas penelope</i> | 1955 | 43 | 13.4 | 9.3 | 6.5 | 28 | 20.4 | 29.3 | 6.5 | 15 | 3.4 | 9.3 | 28.4 |
| Kricka <i>Anas crecca</i> | 1954 | 49 | 10.4 | 14.3 | 30.4 | 34 | 12.4 | 14.3 | 30.4 | 15 | 1.4 | 19.3 | 18.4 |
| Vigg <i>Aythya fuligula</i> | 1956 | 46 | 17.4 | 22.3 | 7.5 | 31 | 20.4 | 22.3 | 7.5 | 15 | 13.4 | 22.3 | 22.4 |
| Smålom <i>Gavia stellata</i> | 1938 | 67 | 14.4 | 23.3 | 11.5 | 52 | 16.4 | 24.3 | 11.5 | 15 | 3.4 | 23.3 | 16.4 |
| Storlom <i>Gavia arctica</i> | 1953 | 45 | 22.4 | 4.4 | 6.5 | 30 | 25.4 | 9.4 | 6.5 | 15 | 12.4 | 4.4 | 26.4 |
| Skäggdopping <i>Podiceps cristatus</i> | 1955 | 45 | 18.4 | 20.3 | 9.5 | 30 | 19.4 | 20.3 | 9.5 | 15 | 10.4 | 2.4 | 27.4 |
| Bivråk <i>Pernis apivorus</i> | 1964* | 27 | 25.5 | 16.5 | 8.6 | 20 | 25.5 | 17.5 | 8.6 | 7 | 25.5 | 16.5 | 28.5 |
| Ormvränk <i>Buteo buteo</i> | 1938 | 44 | 1.4 | 10.3 | 20.4 | 29 | 5.4 | 19.3 | 20.4 | 15 | 19.3 | 10.3 | 31.3 |
| Fiskgjuse <i>Pandion haliaetus</i> | 1955 | 41 | 20.4 | 3.4 | 10.5 | 26 | 23.4 | 4.4 | 10.5 | 15 | 13.4 | 3.4 | 26.4 |
| Tornfalk <i>Falco tinnunculus</i> | 1954 | 40 | 9.4 | 29.3 | 4.5 | 27 | 13.4 | 29.3 | 4.5 | 13 | 7.4 | 31.3 | 20.4 |
| Trana <i>Grus grus</i> | 1938 | 66 | 11.4 | 18.3 | 5.5 | 51 | 13.4 | 20.3 | 5.5 | 15 | 27.3 | 18.3 | 8.4 |
| Mindre strandpipare <i>Charadrius dubius</i> | 1972 | 28 | 2.5 | 22.4 | 10.5 | 14 | 3.5 | 22.4 | 10.5 | 14 | 2.5 | 26.4 | 9.5 |
| Ljungpipare <i>Pluvialis apricaria</i> | 1956 | 45 | 10.4 | 18.3 | 6.5 | 30 | 16.4 | 21.3 | 6.5 | 15 | 3.4 | 18.3 | 16.4 |
| Tofsvipa <i>Vanellus vanellus</i> | 1943 | 58 | 25.3 | 24.2 | 17.4 | 43 | 26.3 | 7.3 | 17.4 | 15 | 19.3 | 24.2 | 30.3 |
| Enkelbeckasin <i>Gallinago gallinago</i> | 1954 | 50 | 19.4 | 29.3 | 5.5 | 35 | 21.4 | 29.3 | 5.5 | 15 | 13.4 | 29.3 | 26.4 |
| Morkulla <i>Scolopax rusticola</i> | 1954 | 42 | 13.4 | 17.3 | 5.5 | 27 | 15.4 | 18.3 | 5.5 | 15 | 3.4 | 17.3 | 26.4 |
| Storspov <i>Numenius arquata</i> | 1940 | 62 | 9.4 | 28.3 | 21.4 | 47 | 11.4 | 3.4 | 21.4 | 15 | 6.4 | 28.3 | 14.4 |
| Gluttsnäppa <i>Tringa nebularia</i> | 1956 | 41 | 3.5 | 24.4 | 18.5 | 27 | 5.5 | 26.4 | 18.5 | 14 | 29.4 | 24.4 | 9.5 |
| Skogsnäppa <i>Tringa ochropus</i> | 1956 | 49 | 21.4 | 2.4 | 10.5 | 34 | 23.4 | 8.4 | 10.5 | 15 | 15.4 | 2.4 | 22.4 |
| Grönbenä <i>Tringa glareola</i> | 1955 | 48 | 7.5 | 21.4 | 22.5 | 33 | 9.5 | 26.4 | 22.5 | 15 | 2.5 | 21.4 | 8.5 |
| Drillsnäppa <i>Actitis hypoleucos</i> | 1939 | 55 | 2.5 | 20.4 | 15.5 | 40 | 4.5 | 23.4 | 15.5 | 15 | 28.4 | 20.4 | 5.5 |
| Skrattmås <i>Larus ridibundus</i> | 1956 | 49 | 3.4 | 19.3 | 22.4 | 34 | 6.4 | 22.3 | 22.4 | 15 | 27.3 | 19.3 | 8.4 |
| Fiskmås <i>Larus canus</i> | 1943 | 59 | 6.4 | 19.3 | 27.4 | 44 | 7.4 | 19.3 | 27.4 | 15 | 3.4 | 22.3 | 13.4 |
| Gråtrut <i>Larus argentatus</i> | 1959 | 46 | 23.3 | 18.2 | 12.4 | 31 | 28.3 | 1.3 | 12.4 | 15 | 19.3 | 18.2 | 25.3 |
| Fisktärna <i>Sterna hirundo</i> | 1955 | 47 | 7.5 | 30.4 | 18.5 | 32 | 7.5 | 30.4 | 18.5 | 15 | 5.5 | 30.4 | 9.5 |
| Ringduva <i>Columba palumbus</i> | 1944 | 61 | 28.3 | 27.2 | 14.4 | 46 | 31.3 | 10.3 | 14.4 | 15 | 18.3 | 27.2 | 27.3 |
| Gök <i>Cuculus canorus</i> | 1938 | 67 | 11.5 | 23.4 | 21.5 | 52 | 12.5 | 1.5 | 20.5 | 15 | 8.5 | 23.4 | 21.5 |
| Tornseglare <i>Apus apus</i> | 1941 | 63 | 18.5 | 7.5 | 30.5 | 48 | 18.5 | 7.5 | 30.5 | 15 | 15.5 | 10.5 | 26.5 |
| Göktyta <i>Jynx torquilla</i> | 1949 | 56 | 4.5 | 20.4 | 16.5 | 41 | 5.5 | 26.4 | 16.5 | 15 | 3.5 | 20.4 | 15.5 |
| Sånglärka <i>Alauda arvensis</i> | 1943 | 62 | 21.3 | 23.2 | 13.4 | 47 | 25.3 | 23.2 | 13.4 | 15 | 16.3 | 24.2 | 22.3 |
| Backsvala <i>Riparia riparia</i> | 1953 | 49 | 15.5 | 1.5 | 30.5 | 34 | 15.5 | 6.5 | 26.5 | 15 | 16.5 | 1.5 | 30.5 |
| Ladusvala <i>Hirundo rustica</i> | 1938 | 62 | 5.5 | 21.4 | 18.5 | 47 | 8.5 | 27.4 | 18.5 | 15 | 2.5 | 21.4 | 13.5 |
| Hussvala <i>Delichon urbica</i> | 1938 | 60 | 9.5 | 26.4 | 21.5 | 45 | 10.5 | 2.5 | 21.5 | 15 | 5.5 | 26.4 | 12.5 |
| Trädpiplärka <i>Anthus trivialis</i> | 1939 | 50 | 3.5 | 20.4 | 11.5 | 35 | 5.5 | 26.4 | 11.5 | 15 | 29.4 | 20.4 | 8.5 |
| Ångsdiplärka <i>Anthus pratensis</i> | 1955 | 46 | 5.4 | 11.3 | 19.4 | 31 | 5.4 | 11.3 | 19.4 | 15 | 31.3 | 17.3 | 18.4 |
| Gulärka <i>Motacilla flava thunbergi</i> | 1943 | 62 | 8.5 | 28.4 | 21.5 | 47 | 9.5 | 30.4 | 21.5 | 15 | 5.5 | 28.4 | 12.5 |
| Sädesärka <i>Motacilla alba</i> | 1938 | 67 | 9.4 | 29.3 | 20.4 | 52 | 10.4 | 30.3 | 20.4 | 15 | 7.4 | 29.3 | 16.4 |
| Järnsparv <i>Prunella modularis</i> | 1955 | 46 | 11.4 | 25.3 | 2.5 | 31 | 12.4 | 30.3 | 2.5 | 15 | 6.4 | 25.3 | 16.4 |
| Rödake <i>Erithacus rubecula</i> | 1943 | 64 | 12.4 | 15.3 | 26.4 | 49 | 13.4 | 15.3 | 26.4 | 15 | 3.4 | 20.3 | 13.4 |
| Rödstjärt <i>Phoenicurus phoenicurus</i> | 1943 | 54 | 5.5 | 26.4 | 15.5 | 40 | 9.5 | 28.4 | 15.5 | 14 | 2.5 | 26.4 | 8.5 |
| Buskskvätta <i>Saxicola rubetra</i> | 1943 | 58 | 7.5 | 25.4 | 20.5 | 43 | 8.5 | 25.4 | 20.5 | 15 | 3.5 | 25.4 | 11.5 |
| Stenskvätta <i>Oenanthe oenanthe</i> | 1952 | 53 | 25.4 | 14.4 | 10.5 | 38 | 25.4 | 14.4 | 10.5 | 15 | 25.4 | 19.4 | 9.5 |
| Taltrast <i>Turdus philomelos</i> | 1955 | 50 | 17.4 | 30.3 | 3.5 | 35 | 19.4 | 5.4 | 3.5 | 15 | 12.4 | 30.3 | 19.4 |
| Rödvingetrast <i>Turdus iliacus</i> | 1955 | 49 | 13.4 | 13.3 | 27.4 | 34 | 15.4 | 13.3 | 27.4 | 15 | 6.4 | 22.3 | 17.4 |
| Dubbeltrast <i>Turdus viscivorus</i> | 1943 | 48 | 5.4 | 19.3 | 27.4 | 33 | 9.4 | 25.3 | 27.4 | 15 | 29.3 | 19.3 | 13.4 |

Appendix 1 forts.

| | 1:a år <i>1st yr</i> | Hela perioden <i>Whole period</i> | | | | 1:a år–1989 <i>1st yr–1989</i> | | | | 1990–2004 | | | |
|---|-------------------------|--------------------------------------|------|------|------|-----------------------------------|------|------|------|-----------|------|------|------|
| | | n | M | T | S | n | M | T | S | n | M | T | S |
| Härmsångare <i>Hippolais icterina</i> | 1954 | 49 | 21.5 | 11.5 | 8.6 | 34 | 22.5 | 12.5 | 8.6 | 15 | 17.5 | 11.5 | 26.5 |
| Ärtsångare <i>Sylvia curruca</i> | 1955 | 42 | 14.5 | 2.5 | 25.5 | 27 | 17.5 | 4.5 | 25.5 | 15 | 10.5 | 2.5 | 18.5 |
| Törnsångare <i>Sylvia communis</i> | 1956 | 44 | 21.5 | 9.5 | 29.5 | 29 | 22.5 | 9.5 | 29.5 | 15 | 17.5 | 10.5 | 26.5 |
| Trädgårdssångare <i>Sylvia borin</i> | 1944 | 56 | 22.5 | 10.5 | 4.6 | 41 | 23.5 | 16.5 | 4.6 | 15 | 18.5 | 10.5 | 27.5 |
| Svarthätta <i>Sylvia atricapilla</i> | 1961 | 42 | 15.5 | 1.5 | 27.5 | 27 | 16.5 | 2.5 | 27.5 | 15 | 10.5 | 1.5 | 23.5 |
| Grönsångare <i>Phylloscopus sibilatrix</i> | 1957 | 47 | 11.5 | 26.4 | 27.5 | 32 | 13.5 | 5.5 | 27.5 | 15 | 6.5 | 26.4 | 16.5 |
| Gransångare <i>Phylloscopus collybita</i> | 1955 | 39 | 22.4 | 1.4 | 11.5 | 25 | 27.4 | 10.4 | 11.5 | 14 | 19.4 | 1.4 | 3.5 |
| Lövsångare <i>Phylloscopus trochilus</i> | 1939 | 62 | 1.5 | 20.4 | 13.5 | 47 | 3.5 | 23.4 | 13.5 | 15 | 26.4 | 20.4 | 2.5 |
| Grå flugsnappare <i>Muscicapa striata</i> | 1954 | 47 | 15.5 | 6.5 | 1.6 | 32 | 18.5 | 7.5 | 1.6 | 15 | 14.5 | 6.5 | 21.5 |
| Svartvit flugsnappare <i>Ficedula hypoleuca</i> | 1938 | 67 | 3.5 | 21.4 | 13.5 | 52 | 6.5 | 24.4 | 13.5 | 15 | 27.4 | 21.4 | 11.5 |
| Törnskata <i>Lanius collurio</i> | 1953* | 41 | 21.5 | 13.5 | 4.6 | 28 | 21.5 | 15.5 | 4.6 | 13 | 23.5 | 13.5 | 2.6 |
| Stare <i>Sturnus vulgaris</i> | 1943 | 62 | 16.3 | 24.2 | 7.4 | 47 | 16.3 | 28.2 | 7.4 | 15 | 12.3 | 24.2 | 23.3 |
| Bofink <i>Fringilla coelebs</i> | 1938 | 67 | 25.3 | 9.3 | 10.4 | 52 | 28.3 | 11.3 | 10.4 | 15 | 18.3 | 9.3 | 27.3 |
| Bergfink <i>Fringilla montifringilla</i> | 1956 | 47 | 9.4 | 14.3 | 25.4 | 32 | 10.4 | 21.3 | 25.4 | 15 | 4.4 | 14.3 | 23.4 |
| Rosenfink <i>Carpodacus erythrinus</i> | 1967 | 36 | 22.5 | 17.5 | 10.6 | 21 | 23.5 | 17.5 | 10.6 | 15 | 21.5 | 17.5 | 27.5 |
| Snösparv <i>Plectrophenax nivalis</i> | 1956* | 38 | 29.3 | 9.3 | 12.4 | 25 | 2.4 | 16.3 | 12.4 | 13 | 23.3 | 9.3 | 30.3 |
| Ortolansparv <i>Emberiza hortulana</i> | 1944* | 45 | 11.5 | 30.4 | 25.5 | 42 | 11.5 | 30.4 | 25.5 | 3 | 9.5 | 9.5 | 18.5 |
| Sävsparrv <i>Emberiza schoeniclus</i> | 1959 | 46 | 6.4 | 12.3 | 18.4 | 31 | 6.4 | 12.3 | 18.4 | 15 | 30.3 | 18.3 | 12.4 |

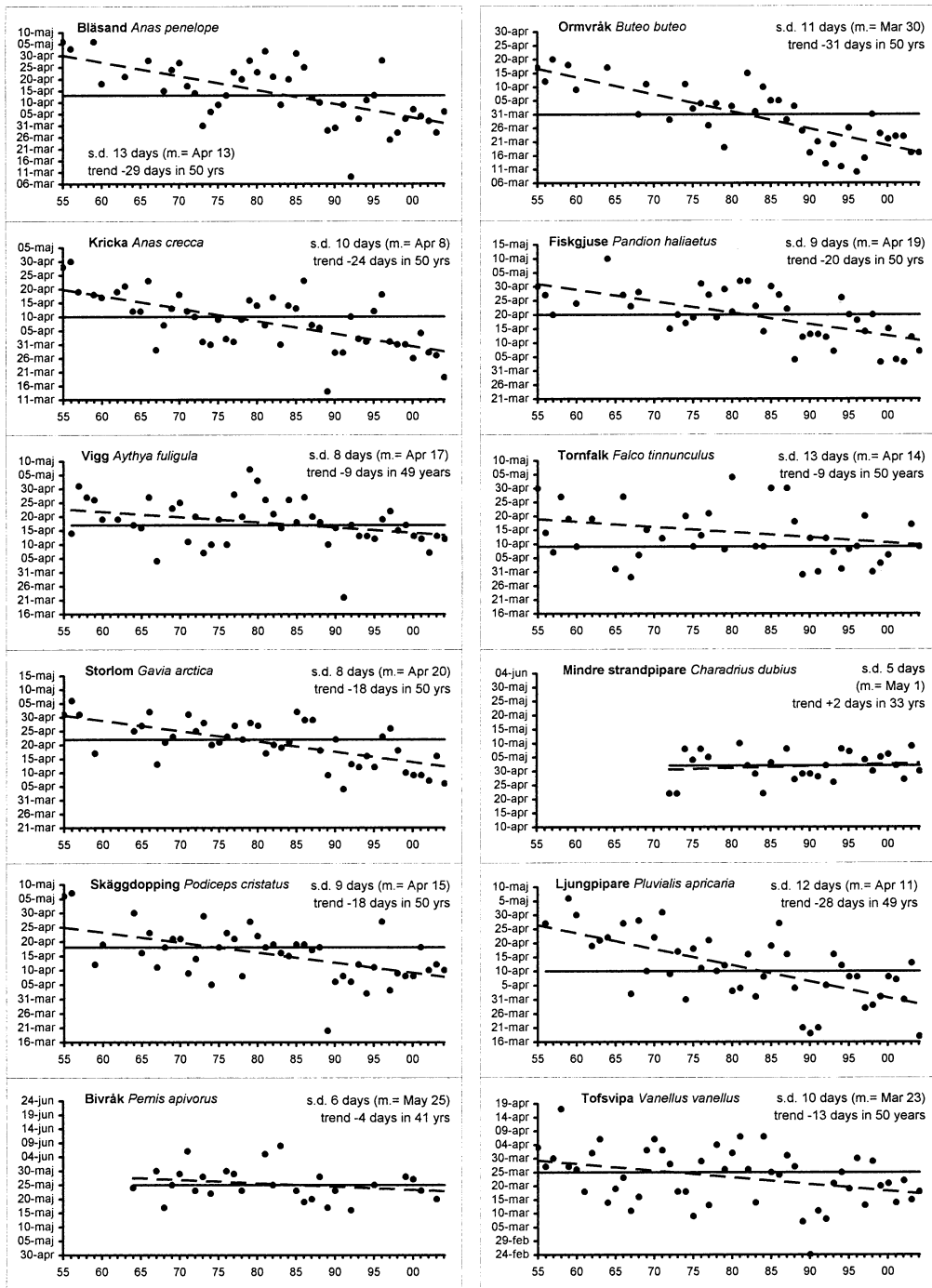
Appendix 2. Punktdiagram för de 12 arter med längst observationsserie med ankomstdatum för varje observationsår. s.d. = standardavvikelse i antal dagar; m = medelvärdet; trendlinje efter minsta kvadratmetoden där lutningen uttrycks i antal dagar under angiven tidsperiod.

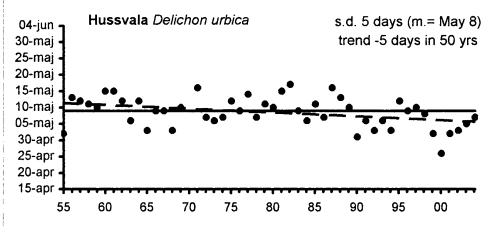
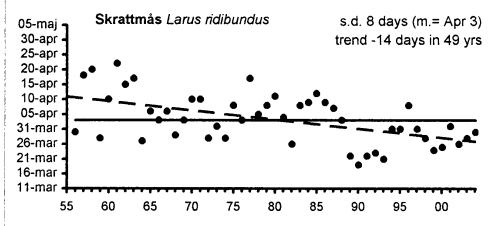
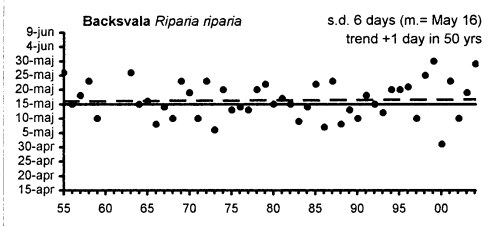
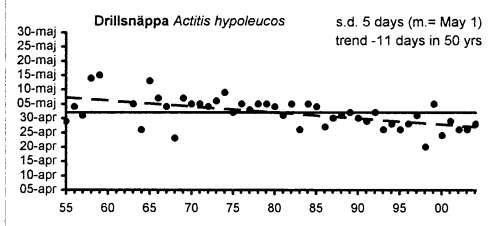
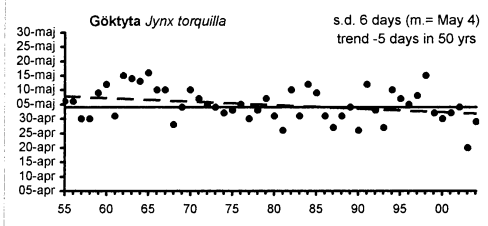
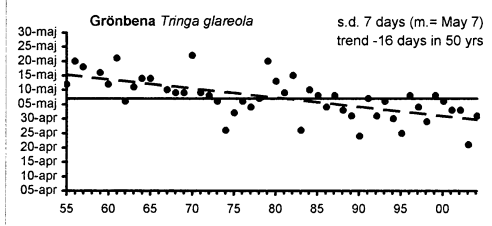
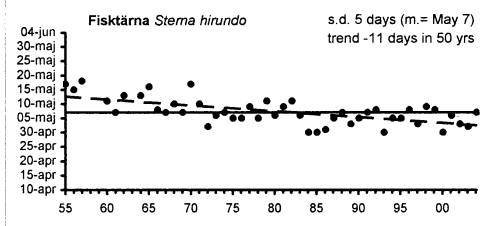
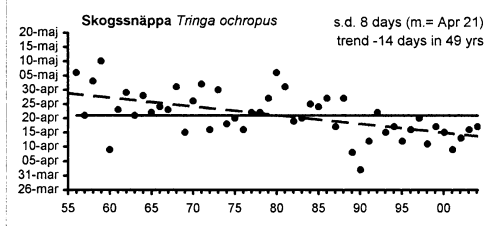
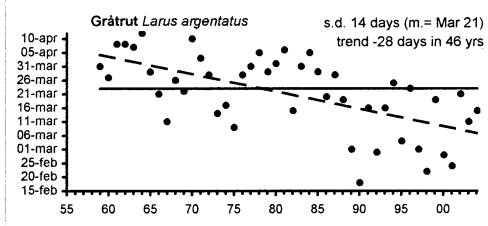
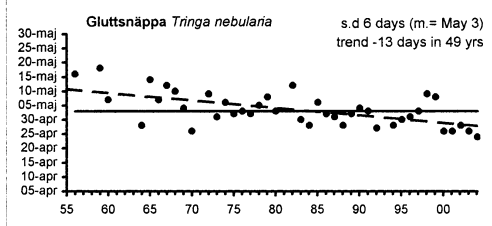
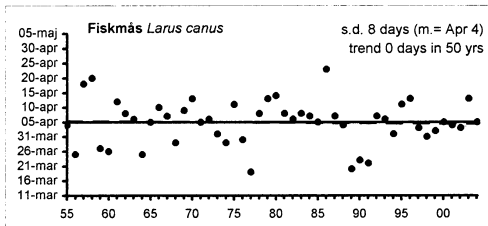
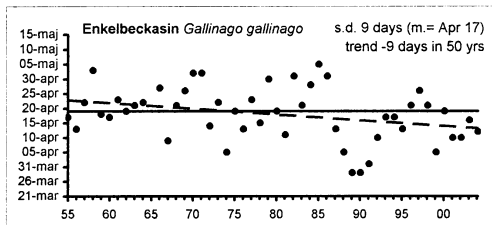
Scatter diagrams for the 12 species with the longest series with observations. s.d. = standard deviation; m = mean; trend according to least square method with slope expressed in number of days for the studied period.

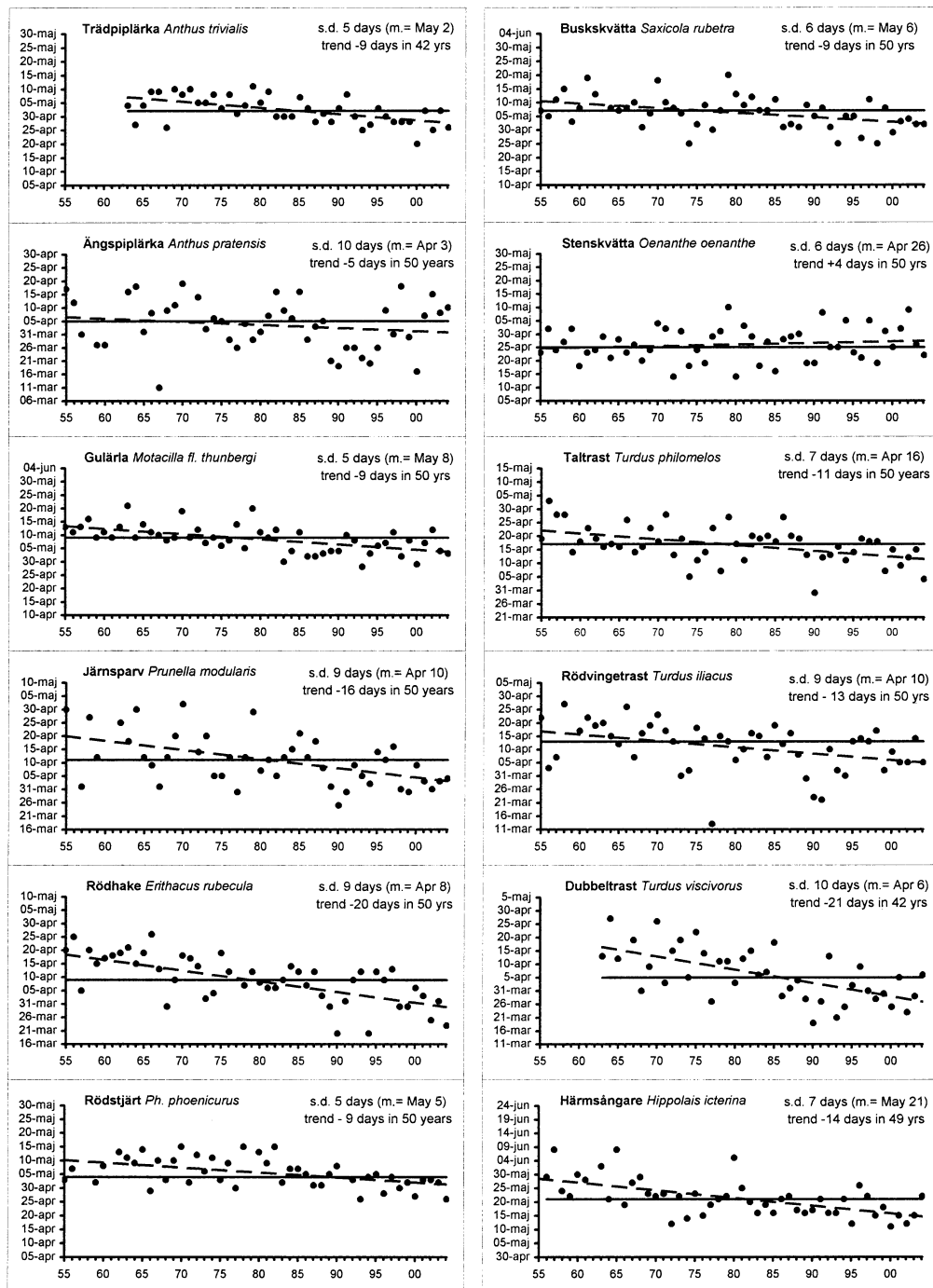


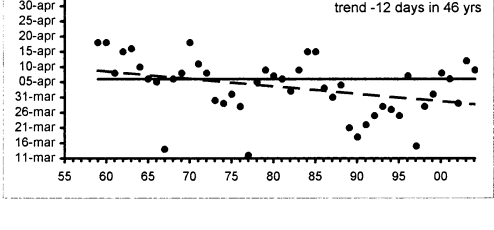
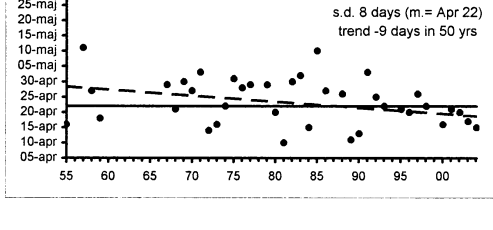
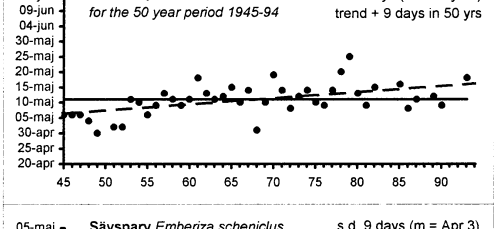
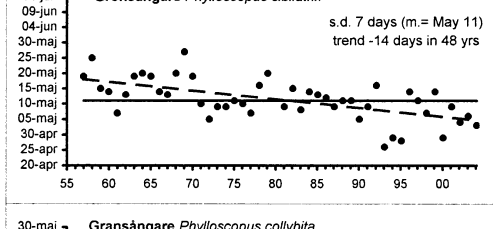
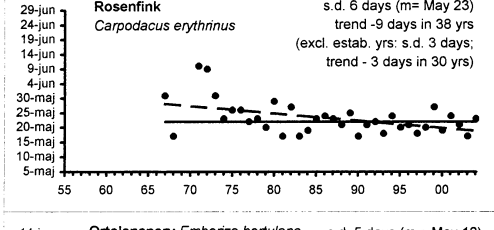
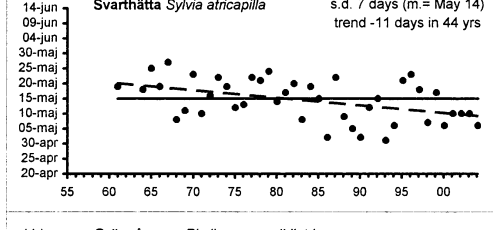
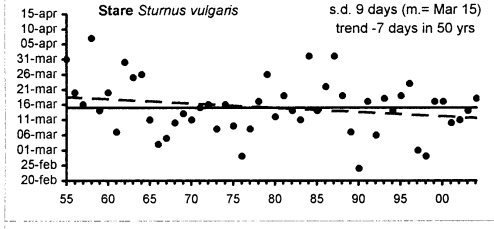
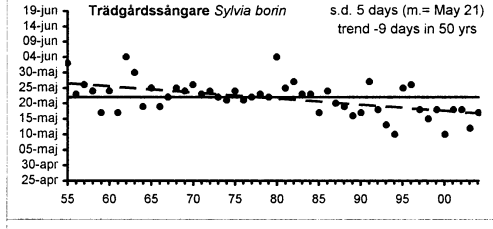
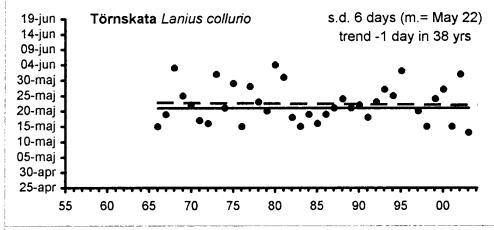
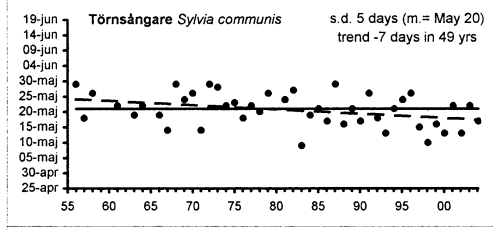
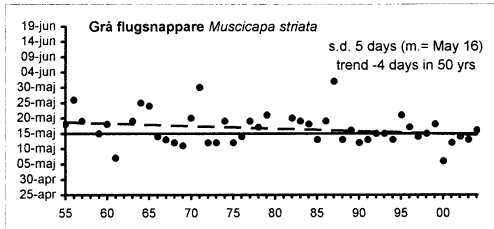
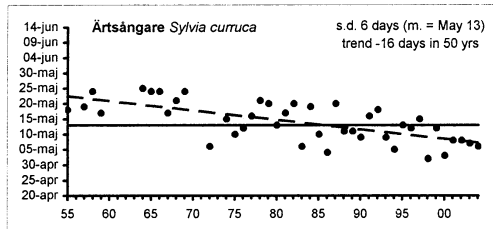
Appendix 3 (pp. 108–111). Punktdiagram för 48 arter med ankomstdatum för varje observationsår. s.d. = standardavvikelse i antal dagar; m = medelvärdet; trendlinje efter minsta kvadratmetoden där lutningen uttryckts i antal dagar under angiven tidsperiod.

Scatter diagram for 48 species. s.d. = standard deviation; m = mean; trend according to least square method with slope expressed in number of days for the studied period.









Täthet och häckningsframgång för törnskata *Lanius collurio* på Lovön nära Stockholm

Density and breeding success of Red-backed Shrike Lanius collurio at Lovön near Stockholm

FREDRIK THERNLUND

Abstract

The density of Redbacked Shrikes *Lanius collurio* was determined in 2004 and 2005 at Lovön, a 20 km² island. In spite of its proximity to Stockholm, the island has retained much of the older rural landscape with components favored by the shrikes. There were about 40 sites that were judged suitable for breeding, and all these sites were examined both years. Each year 20 sites were occupied, and in both years together, 30 sites were used. The density of one pair per km² is at par with that of another study of a mixed landscape in the same province (Uppland) but about two times higher than the estimated

density of the whole province. Breeding success was high in both years. The exact number of fledglings could not be determined, but at least 75% (2004) and 90% (2005) of the pairs produced at least one fledgling. 2005 was a successful year in spite of unfavorable weather about arrival time (the first bird was recorded on 22 May versus 9 may in 2004).

Fredrik Thernlund, Spångavägen 52, 168 75 Bromma, Sweden. Email: pvj359j@telia.com

Received 28 October 2005, Accepted 16 May 2006, Editor: S. Svensson

Inledning

Säsongerna 2004 och 2005 gjorde jag en kartläggning av reviren av törnskata *Lanius collurio* på Lovön, som ligger i östligaste Mälaren inom Ekerö kommun, Stockholms län. Tiderna för inventering var 9 maj–17 juli och 22 augusti–6 september 2004 samt 1 maj–29 juli 2005. Jag ville se närmare på om en så utpräglad kulturbygdsfågel skulle kunna finna bra fortplantningsbetingelser och därmed uppvisa en god förekomst så storstadsnära som på Lovön, vägg i vägg med Stockholm. Lovön har fortfarande till stora delar det äldre landskapet bevarat: omväxlande hagar, åker, buskmarker och skogsholmar. Ön har gott om den vegetation som är förstarangskomponenter i törnskatans favoritbiotop med rik förekomst av täta snår och buskage, öppna ytor att avspaña och utkikplatser, vilket utgör Durangos tre postulat för artens förekomst (Durango 1954). I och med detta fanns förutsättningar att bestämma törnskatans häckningstäthet i en till synes fördelaktig biotop.

Törnskatan är en viktig indikator för jordbrukslandskapets tillstånd (Latus m.fl. 2004). Arten ska ha minskat under efterkrigstiden, kanske med

en viss stabilisering de sista 10–15 åren (Olsson 1995a, Jeppson m.fl. 2004).

Syfte

Målsättningen med arbetet var att kvantitativt bestämma antalet häckande par eller försök till häckning och att jämföra resultaten med andra uppgifter gällande förekomststäthet. Arbetet syftade inte till att jämföra åren. Undersökningen upprepades för att ge ett säkrare underlag och mer korrekt bild. De grundläggande målen var att konstatera alla förekomster av törnskata, både ensamma individer och par, samt i möjligaste mån fastställa häckningsresultatet.

Metod

Alla platser som bedömdes som möjliga för häckning kontrollerades. Återkontroller gjordes 2–10 gånger per plats oavsett om förekomst av törnskata konstaterats eller ej. Så snart törnskata konstaterats på en plats, kontrollerades platsen minst en gång, oftast två och i enstaka fall tre gånger per vecka. Så fort häckning konstaterats upphörde besöken med

få undantag. Besöken gjordes oftast på eftermiddag och kväll, på helger även andra tider. Inventeringsarbetet var utspritt över nästan samtliga dagar under de angivna perioderna, utom en vecka i juni. Ingen letning efter bon gjordes, utan jag försökte bedöma häckningsframgången med hjälp av utflugna ungar. Jag försökte minimera störningar eftersom törnskatan är känslig under ruvnings- och ungerperioden (Carlsson 1985, Roos i e-post 2005).

De främsta metodproblemen, och därmed osäkerhetsmomenten, var att konstatera stadig förekomst och att bestämma om en förekomst avsåg ett par, en ensam hane, eller ett par plus en eller flera solitära hanar. Det var också ibland svårt att hålla isär närliggande revir. Det förekom nämligen solitära hanar som kom på besök i reviren och det förekom regelmässigt födosök inom grannreviren. Slutligen var det svårt att exakt fastställa häckningsutfallet. En gemensam orsak till vissa av problemen är att törnskatan efter parbildning, ruvning och närmast efter kläckning är mycket diskret (Tryjanowski m.fl. 2003, Olsson 1995b).

Resultat

Totalt fanns ca 40 (37–41 beroende på hur man räknar) platser som jag bedömde som möjliga häckningsplatser, inklusive de runt 30 där häckning konstaterades. Alla platser med säker eller mycket sannolik häckning av törnskata redovisas i Tabell 1. Trots de problem som redovisats ovan är min bedömning att inte mer än ett fåtal (1–3 st.) häckande par kan ha undgått mig något av åren. Det kan dessutom ha funnits ett par, tre solitära hanar, vilka hävdade eller försökt hävda permanent eller tillfälligt revir.

Som framgår fanns ca 30 platser med lyckad häckning, häckningsförsök eller revir under de två säsongerna. 2004 genomfördes minst 12 lyckade häckningar och sex sannolika häckningar samt en osäker. På grund av osäkerheterna 2004 vid Söderby S (Tabell 1) samt häckning år 2005 på platser som inte besöktes 2004, kan ytterligare tre till fem par med häckning eller häckningsförsök inte utslutas. Ett inte orimligt antagande är att uppemot 20 häckningar och häckningsförsök genomförts 2004. År 2005 genomfördes minst 18 lyckade häckningar medan utfallet för tre par är osäkert. Av de 18 häckningarna kan en ha spolierats senare. Osäkerheterna är färre under 2005 än föregående år, tack vare fler besök, mer nedlagd tid och erfarenheter från 2004. Med tillägg för eventuellt missade häckningar och häckningsförsök bedömer jag att ca 20 par häckade också 2005. Sammanfattningsvis häckade

sålades ca 20 par både 2004 och 2005 på 30 olika platser av totalt 40 platser med som jag bedömde lämplig biotop.

Diskussion

Att beräkna tätheten kan vara komplicerat beroende på hur stor areal man räknar in. Man kan t.ex. räkna endast areal där törnskata *kan* förekomma och inte skog, berg, vidsträckt åkrar/fält, vatten eller mycket bebyggelsenära om än lämplig mark. Alternativt kan man beräkna på flera separerade områden och räkna som om de vore ett område. Lovön är totalt ca 20 km², vilket därför ger en täthet på 1 par/km². Ca 4 km² av dessa utgörs dock av ett sammanhängande skogsområde (Norrby skog, i vars kant det finns ett hygge (Vattenverket) där häckning skedde). En så att säga effektiv täthet är med den metoden nästan en tredjedel högre. Väljer man att exkludera även Drottningholmskomplexet (1 km²), Lambaruddskogen (2 km²) och de tre tätbebyggelseplatserna (Lunda, Prästvik, Vattenverket – 1 km²) får man en kring trefjärdedelar högre täthet jämfört med totalytemetoden.

Uppgifterna om tätheten för törnskator i Sverige och Uppland varierar. Exempelvis har Jeppsson (2004) i Skåne samt Karlsson (2004) och Hoflin (1995) i Uppland haft tätheter som vida överträffar Lovöns. Omräknat från förekomst per hektar till per km² ligger Jeppssons värden i Skåne på uppemot 100 par/km² i de bästa områdena. Karlsson uppger 15 par/km² (omräknat från ha till km²) för likartad biotop som på Lovön, och Hofflins tätheter i Uppland uppgår till drygt 5 par/km².

Att Jeppsson (2004) och Karlsson (2004) erhållit så höga tätheter torde till stor del bero på att de beräknat tätheterna på grundval av antalet törnskator i små utvalda områden som de ansett lämpliga för törnskator. Jeppssons studie visar dock att även små utvalda områden kan ha mycket varierande tätheter, med lägsta nivåer (ca 3 par/km²) som inte mycket överstiger hela Lovöns i denna undersökning.

Undersökningar inom ett område i SÖ Uppland under en längre tid, 1994–1999, gav en täthet i nivå med Lovöns (0,5–1 par/km²; Roos 2004). Här var det liksom på Lovön fråga om ett helt landskap, 94 km² med både goda törnskatebiotoper och andra biotoper inkluderade. Den kanske mest relevanta jämförelse som jag sett är beräkningen i Upplands fåglar (Fredriksson & Tjernberg 1996), där man på basis av tidigare taxeringar och uppskattningar kommer till siffran 5000 par. Med en *landareal* om drygt 12.500 km² erhålls grovt knappt 0,5 par/km².

Tabell 1. Revir besatta av törnskata och minsta antal flygga ungar som observerats. Ett streck betyder att reviret undersökts men att det ej varit besatt. X betyder att reviret inte undersökts. ? betyder osäkert resultat. Y betyder undersökt, men biotopen spolerad. *Red-backed Shrike territories and minimum number of fledglings observed.* – = *site examined but no bird found.* X = *site not examined.* ? = *uncertain result.* Y = *site examined but habitat destroyed.*

| Plats <i>Site</i> | Minsta antal flygga ungar <i>Least number of fledglings</i> | | Anmärkning <i>Comment</i> |
|-------------------------|---|------|---|
| | 2004 | 2005 | |
| FRA / Lilla mastområdet | 1 | - | |
| Rörby-FRA | 3 | - | troligen 4 <i>probably 4</i> |
| Rörby-FRA S | 1 | 1 | 04: möjligen upp till 4 <i>possibly up to 4</i> |
| Talavid | - | 1 | |
| Hogsta | 2 | 2 | |
| Sötvattenslaboratoriet | 2 | - | |
| Ängsholmen-Udden | 3 | - | |
| Ängsholmen-Hygget | - | 3 | |
| Geo-observatoriet | 2 | 1 | 05: unge/-ar senare död/-a? <i>Young died?</i> |
| Norrby 1 | ? | 4 | 04: svårbedömt <i>uncertain</i> |
| Norrby 2 | - | 2 | |
| Strömdal-Hygget | X | 2 | 04: ej kontrollerat <i>no visit</i> , 05: troligen <i>probably</i> >3 |
| Lambarudd | ? | Y | 04: sannolik häckning <i>probable breeding</i> 05: biotop spolerad <i>habitat destroyed</i> sen häckning (2:a försök?) <i>late breeding (2nd attempt?)</i> |
| Kanton / Finnbo | 2 | - | |
| Skjutbanan-Vallen | 1 | 3 | |
| Skjutbanan-Utfarten | - | 2 | |
| Tillflykten SO | ? | 2 | 04: sannolikt häckning <i>probable breeding</i> |
| Tillflykten NV | 2 | 2 | |
| Lovö kyrkängar | ? | 3 | 04: sannolik häckning <i>probable breeding</i> |
| Berga | 1 | - | |
| Lunda 1 | 2 | ? | 05: törnskator i reviret <i>birds in territory.</i> |
| Lunda 2 | - | 1 | |
| Fornborgen | X | 3 | 04: ej kontrollerat <i>no visit</i> |
| Söderby N | 3 | ? | 04: av 1 par (möjl 2 + ungar). <i>Possibly 2 y from 1 p</i> 05: övergivet? <i>Deserted?</i> |
| Söderby NO | X | 1 | 04: ej kontrollerat. <i>No visit.</i> 05: sen häckning (2:a försök?) <i>Late breeding (2nd attempt?)</i> |
| Söderby S | 2 | Z | 04: svårbedömt. 2-3 par + ungar. <i>Uncertain, 2-3 pairs plus fledglings.</i> 05: Z = se S1, S2, S3 2005 nedan. <i>Represented by S1, S2, and S3 below.</i> |
| Söderby S1 | ? | 4 | |
| Söderby S2 | ? | 2 | 04: endast par obsad 1 gång <i>pair seen once</i> |
| Söderby S3 (SV) ? | - | ? | par, sedan övergivet (= S2 födosöksområde?) <i>pair; then deserted (= feeding area of S2?)</i> |
| Södra Edebyfälten | ? | - | 04: sannolik häckning <i>probable breeding</i> |

Mitt erfarenhetsmässiga intryck från Gotland, rimligen ett starkt fäste för törnskatan i Sverige med tanke på tillgången på fördelaktiga biotoper och klimat, är att förekomsten överlag är i paritet med Lovöns. Inga kvantitativa data från Gotland

har dock kunnat påträffas. Klimatologiska likheter mellan Gotland och östra Svealand finns, t.ex. högre antal soltimmar, genomsnittstemperatur och lägre nederbörds mängd än riksgenomsnittet. Detta gör östra Svealand – dit Lovön tillhör – till en av de

gynnsammare regionerna i Sverige för törnskatan (Karlsson 2004).

Som ovan nämnts häckade 2004 och 2005 ca 20 par på Lovön. Tabell 1 visar att det var 30 olika platser som utnyttjades minst något av åren. Om biotoperna är lika gynnsamma år från år och inga andra begränsande faktorer spelar in skulle Lovön därför kunna hysa ett törnskatbestånd på ca 30 par. Denna nivå tar inte hänsyn till möjligheten att flera av de av mig bedömda möjliga eller lämpliga men tomma platser, har varit eller kan bli häckningsplatser. Emellertid finns bedömningar på basis av fleråriga undersökningar i Frankrike att törnskatan utnyttjar endast ca 2/3 av de tänkbara häckningsplatserna i ett område under varje enskild säsong på grund av faktorer hänförliga till biotopförändringar (Zollinger 2006). I en grov reflexion över detta, finns ju en viss överensstämmelse mellan Zollingers kvot och Lovöns ca 20 årliga par kontra de ca 30 platser som använts totalt under båda åren. En hänvisning här kan göras till ovan nämnda antal revir/boplatser som jag bedömt som lämpliga, alltså ungefär 40, varav ca 10 inte användes något av åren. Inom den marginalen ryms säkert ”felbedömningar” från min sida, men också utrymme för årsvariationer i av törnskatorna valda platser och/eller kvantitativa fluktuationer.

Häckningsutfallet 2005 med lyckad häckning för en stor majoritet av de ca 20 paren bör ses som bra. Omfattande europeiska studier på kontinenten av törnskatan har givit vid handen att 40–60% av paren producerar flygga ungar (LeFranc & Worfolk 1997). Den kalla väderleken vid tiden för törnskatanes ankomst gjorde att törnskatan generellt i Sverige anlände sent. På Lovö noterades den första den 22 maj (9 maj 2004) och enligt rapporteringssystemet Svalan (www.artportalen.se/birds) uppvisas överlag en fördröjning med minst en vecka i hela landet.

Utfallet enligt tabellen, med en median på ca 2,5 ungar/par, anger i princip endast om paret lyckats få fram ungar eller ej. Metoden som härvid användes, att räkna antalet observerade ungar, ger så gott som alltid en underskattning (Roos i e-post, 2005). Törnskatan lägger i genomsnitt ca 5 ägg per kull och svenska undersökningar på 1990- och 2000-talet visar att i snitt något mer än 4 ungar överlever till flygghet (Hoflin 1995, Karlsson 2004, Karlsson, 1996, Svensson 1995, Eriksson 1995, Olsson 1995b). Det finns ingen påfallande skillnad mellan årens utfall. Sommaren 2004 var relativt regnig och sval under den viktiga perioden från kläckning till självständighet (ca 30–45 dagar), alltså slutet av juni till början av augusti. 2005 var med undantag

för en period i juli inte heller speciellt gynnsam avseende de vitala klimatfaktorerna för törnskata, d.v.s. hög temperatur och hög andel soltimmar, vilket gynnar insektsaktiviteten och därmed födotillgången. Bitvis var väderleken nästan kylig om än inte nederbördsrik. Den procentuella andelen lyckade häckningar förefaller hög, troligen minst 75% 2004 och troligen uppemot 90% 2005. Detta är klart högre än flera andra undersökningar som i regel inte nått 70% utan legat på mellan 40 och 60% (Eriksson 1995, LeFranc & Worfolk 1997).

Alla par utom ett fanns i den traditionella biotopen i stort. I två fall förekom en kombination; traditionell biotop gränsande till en kraftigt urgallrad skog, till typen nära nog ett hygge. Ett par – och häckning – noterades (endast 2005) på ett egentligt hygge. Törnskatanes ianspråktagande av hyggen är obestridligt. Däremot råder delade meningar om den ena eller andra biotopen är sekundär eller ej (Hoflin 1995, Karlsson 1996, Karlsson 2004, Eriksson 1995, Olsson 1995a, Svensson et al. 1992).

En annan företeelse är i vilken utsträckning reviren återbesätts påföljande säsong(-er). Siffror från Holland talar om 50% (Pustjens 2002). Även Olsson (1995a) har uppgifter som an knyter, varvid endast ett revir av nio boplatser endast var besatt en säsong av sju och de övriga i snitt fem (3–7), dock ej klarlagt om av samma individer. I min undersökning visade det sig att av det totala antalet utnyttjade boplatser 2004–2005, var lågt räknat hälften besatt båda åren. Av 2004 års revir återbesattes minst 70%.

Referenser

- Carlsson, A. 1989. Courtship feeding and clutch size in Red-backed shrikes (*Lanius collurio*). *American Naturalist* 133: 454–457.
- Cramp, S. & Perrins, C.M. 1993. *The birds of Western Palearctic. Volume 7: Flycatchers to shrikes*. Oxford University Press.
- Eriksson, S. 1995. *Differences in nest predation risk due to nest site characteristics for artificial and Red-backed shrike (*Lanius collurio*) nests in farmland grassland*. Institutionen för biologisk grundutbildning, Uppsala universitet.
- Fredriksson, R. & Tjernberg, M. (red). 1996. *Upplands fåglar – fåglar, människor och landskap genom 300 år. Supplement 2, Fåglar i Uppland*. Upplands Ornitologiska förening.
- Hoflin, M. 1995. *Habitat selection and reproductive success of the Red-backed shrike (*Lanius collurio*) breeding on clearcuts*. Institutionen för biologisk grundutbildning. Uppsala universitet.
- Jeppsson, N. 2004. Studier av törnskata i nordöstra Skåne åren 2000–2003. *Anser* 43(1): 1–9.

- Karlsson, H. 2004. *Causes for differences in arrival time and reproductive performance of the Red-backed shrike (Lanius collurio) in farmland grasslands and on forest clearcuts*. Institutionen för naturvårdsbiologi, Statens lantbruksuniversitet, Uppsala.
- Karlsson, P. 1996. *Reproductive success and nest predation risk for Red-backed shrikes, Lanius collurio, breeding on clearcuts*. Institutionen för viltekologi, Statens lantbruksuniversitet, Uppsala.
- LeFranc, N. & Worfolk, T. 1997. *Shrikes. A guide to shrikes of the world*. Pica Press, Sussex.
- Latus, C., Schultz, A. & Kujawa, K. 2004. Occurrence of the Red-backed shrike (*Lanius collurio*) depends on natural factors and mode of land use in the Quillow catchment, Germany. *Biological letters* 41(2): 87–93. Poznań Society for the Advancement of the Arts and Sciences & Adam Mickiewicz University (Faculty of Biology).
- Olsson, V. 1995a. The Red-backed Shrike *Lanius collurio* in southeastern Sweden: Habitat and territory. *Ornis Svecica* 5: 31–41.
- Olsson, V. 1995b. The Red-backed shrike *Lanius collurio* in southeastern Sweden: Breeding biology. *Ornis Svecica* 5: 101–110.
- Pustjens, Annelies (masterstudent University of Nijmegen). International Shrike Working Group (<http://groups.yahoo.com/group/shrikeology>). 14 June 2002 (<http://groups.yahoo.com/group/shrikeology/message/445>).
- Roos, S. 2004. Nest predation processes and farmland birds. Habitat selection and population dynamics of predators and prey. Doctoral thesis. *Acta Universitatis Agriculturae Sueciae* 301. SLU, Uppsala.
- Svensson, S., Olsson, O. & Svensson, M. 1992. Förändringar i fågelfaunan. Beståndsprognoser och forskningsbehov för vissa arter – en litteraturstudie. *Naturvårdsverket rapport 4095*.
- Svensson, U. 2000. *Temporal variation in nest predation risk of the Red-backed shrike (Lanius collurio)*. Institutionen för naturvårdsbiologi, Statens lantbruksuniversitet, Uppsala.
- Tryjanowski, P., Hromada, M., Antczak, M., Grzybek, J., Kuzniak, S. & Lorek, G. 2003. Which method is most suitable for censusing breeding population of Red Backed (*Lanius Collurio*) Shrike and Great Grey (*L. Excubitor*) Shrikes? *Ornis Hungarica* 12–13: 223–228.
- Zollinger, Jean Luc. 2006. Evolution de l'habitat et des effectifs d'une population de Pie-grièche ecorcheur *Lanius collurio* sur le Plateau vaudois. *Nos Oiseaux* 53: 3–18. (English summary).

Summary

In 2004 and 2005, I surveyed the population of Red-backed Shrikes *Lanius collurio* at Lovön. This is a 20 km² island, located in the easternmost part of lake Mälaren near Stockholm. In spite of its proximity to Stockholm, the island has retained large parts of traditional farmland with a mixture of pastures, fields, bushy areas, and small woods. The Red-backed Shrike is an important indicator of farmland quality from a biodiversity point

of view. Since Lovön fulfilled habitat criteria reported to be needed by the shrikes, this was an opportunity to study a population breeding in a favorable landscape.

All sites that were judged possible for breeding were examined both in 2004 (9 May–17 July and 22 August–6 September) and 2005 (1 May–29 July). A total of 40 sites were included in the study. Each site was visited at least twice, and up to ten times, irrespective of whether a shrike was found at a previous visit. When a shrike had been found, the site was visited at least once, often twice a week. When a fledgling had been observed in a territory, I made usually no more visits. No nest search was made. Instead I tried to estimate breeding success by counting the number of fledglings. However, this is difficult, but I believe that I was able to determine in most cases whether a breeding attempt had failed completely or if at least one fledgling had been produced. Sometimes it was difficult to tell if a site was occupied by a pair, a solitary male, or a pair plus an additional male. Some solitary males also made visits to other territories and there were also birds that collected food in the territory of other birds. In spite of these methodological difficulties, I am confident that no more than 1–3 pairs may have been missed in any of the years.

Table 1 gives a summary of all findings. In each year, 20 sites were occupied, and in both years, 30 sites were used at least in one of the years. In 2004, at least 14 successful (at least one fledgling) pairs were recorded. Another six pairs were probably also breeding, and three to five further pairs may have bred. In 2005, at least 18 pairs produced young whereas the result of three pairs was uncertain. In summary, about 20 pairs were breeding each year and in both years together 30 of the 40 suitable sites were occupied.

It is difficult to compare densities reported by different studies. In some studies the densities are reported on the bases of small, selected high-quality areas only. Then the densities may become very high, up to 100 pairs per km², which is 100 times higher than the density I found at Lovön. However, if I compare Lovön's density with that of another study of a larger mixed landscape in the southeastern part of the same province (Uppland), it is about the same. This study involved 94 km² over six years (Roos 2004) and arrived at densities ranging from 0.5 to 1 pair per km². There is also an estimate for the whole province of Uppland of 0.5 pairs per km².

I found that about half of all sites that I con-

sidered suitable for Red-backed Shrikes were occupied in each year, and that about three fourth of them were occupied in the two years together. This is similar to what Zollinger (2006) reported from a multi-year study in France (two thirds of the potential sites were occupied in single years).

Several European studies indicate that usually 40–60% of the breeding pairs produce fledglings. In that perspective, the Lovön shrikes were surprisingly successful. In 2004 about 75% produced at least one fledgling and in 2005 the success rate was as high as 90%. The latter value is surprising

also from the fact that 2005 was a late season due to unfavorable weather during the normal arrival time. In 2005, the first Red-backed Shrike was not observed until 22 May, compared with 9 May 2004.

All pairs but one were found in “traditional” Red-backed Shrike habitats. One pair was breeding in a clear-cut area of a coniferous forest stand. This habitat is a normal breeding habitat in large parts of Scandinavia, but it is not known how large proportions of the birds that breed in forest clear-cuts versus farmland.

Ankomstdatum 1948–2006 och häckning 1978–2006 i Jämtland för svartvit flugsnappare *Ficedula hypoleuca*, rödstjärt *Phoenicurus phoenicurus* och lövsångare *Phylloscopus trochilus*

Arrival dates 1948–2006 and breeding 1978–2006 in Jämtland for Pied Flycatcher Ficedula hypoleuca, Redstart Phoenicurus phoenicurus and Willow Warbler Phylloscopus trochilus

NILS SJÖBERG

Abstract

First arrival date of Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*, Redstart *Phoenicurus phoenicurus*, and Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* did not change in the province of Jämtland, Sweden (c. 63° N) during the period 1948–2006. This accords with absence of any change of April or May temperature during the same period. Breeding success was high except when the nestling period was rainy and cool (more than 3 days with rain and maximum temperature below 10° C caused severe nestling mortality). Number of Pied Flycatchers declined but high breeding

success seems to exclude local factors as the cause. During the 1990s it was more difficult to get new nest-boxes occupied than it was in the 1970s (observations in other groups than those used in this study), indicating that it was the number of spring arrivals that had declined, in turn indicating that the decline may have been caused by mortality during migration or in the winter quarters.

*Nils Sjöberg, Pumphusgatan 13,
833 31 Strömsund, Sweden.*

Received 1 December 2005, Accepted 4 August 2006, Editor: S. Svensson

Sedan 1948 har jag registrerat ankomstdatum för svartvit flugsnappare, rödstjärt och lövsångare och sedan 1978 har jag arbetat med en undersökning av småfåglars häckning i holk. Upprinnelsen till att jag startade holkstudien var en larmrapport från norra Sverige som visade att svartvita flugsnapparens häckningar misslyckades i högre grad än tidigare p.g.a. förtunnade äggskal (Nyholm & Myhrberg 1977). Man misstänkte att en orsak till detta kunde vara den tilltagande försurningen och medföljande utlösning av metaller. Jag ville därför undersöka om det fanns sådana häckningsstörningar i Jämtland, där mina studier utförts. För de holkhäckande arterna har jag därför registrerat häckningsframgången. För svartvit flugsnappare har jag också registrerat datum för första äggets läggning.

Undersökningsområden

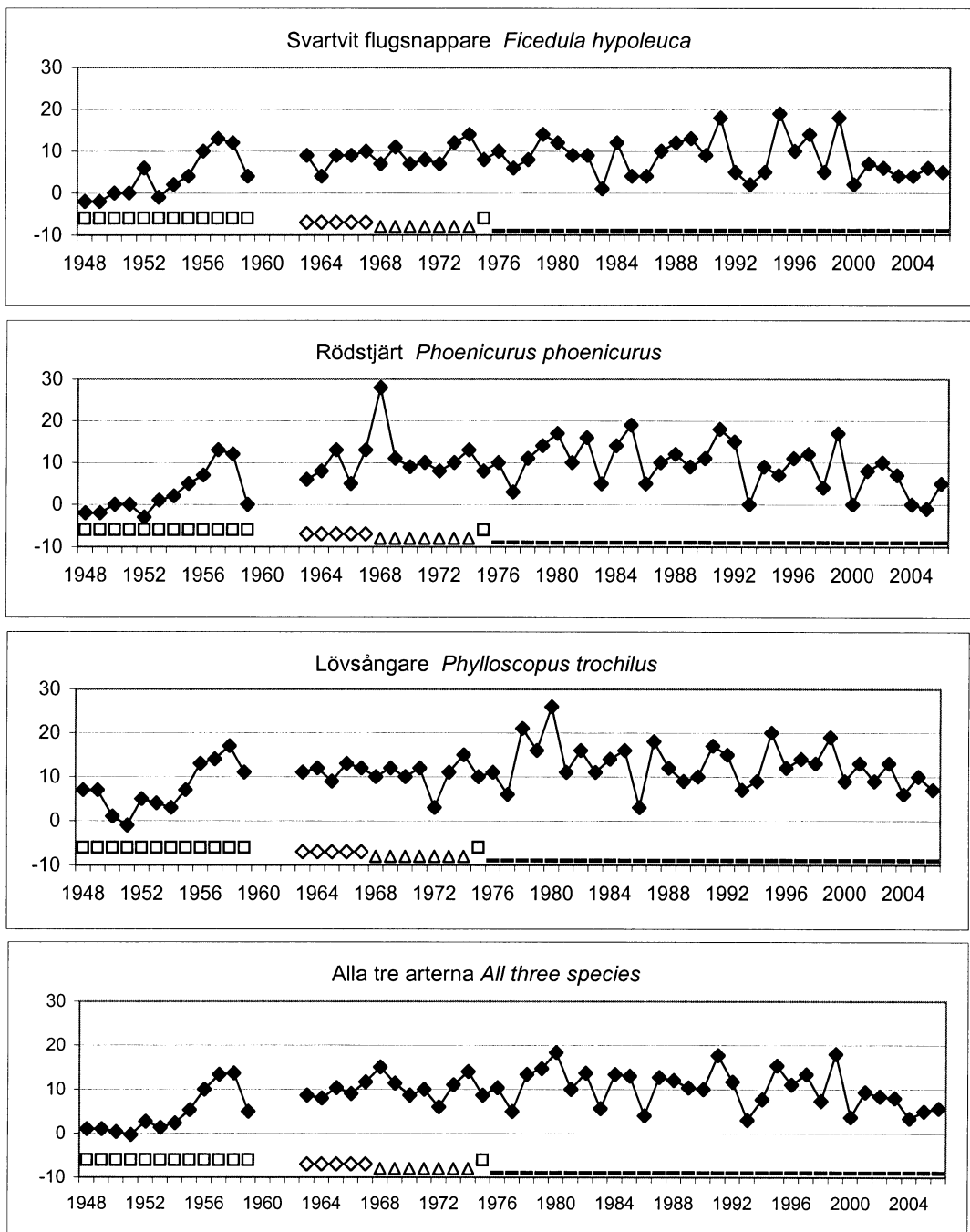
Fåglarnas ankomsttider har registrerats på fyra olika platser: (1) Sikås, 29 km sydväst om Strömsund, 1948–1959, (2) Offerdal, 88 km västsydväst om Strömsund, 1963–1967, (3) Hede, 188 km sydväst om Strömsund, 1968–1975, och (4) Strömsund, 1976–2004. De två platser som ligger längst från varandra, Strömsund och Hede, skiljer sig med en

ostad 1°25' breddgrad. Höjden över havet är relativt likartad med Strömsund och Sikås på ca 300 m, Offerdal på ca 350 m och Hede på ca 420 m. Att de två något högre belägna platserna också ligger något sydligare torde åtminstone delvis kompensera för höjdläget och göra ankomstdata jämförbara. Samtliga platser ligger i älvdalar med bebyggelse och inslag av jordbruk och lövskog, och de omges av vidsträckt barrskog.

Holkarna finns i sex olika områden, fördelade på två kronoparker inom en mils avstånd från Strömsund (norra Jämtland, 63° N). Olika skogsbiotoper finns representerade i områdena. Några större förändringar av biotoperna har ej skett under undersökningens gång. I några fall har gallring utförts, men detta har ej medfört några större förändringar.

Metod

Fåglarnas ankomsttider noterades under min vanliga verksamhet på de olika orterna. Jag har arbetat inom skogsbruket hela mitt yrkesverksamma liv, bl.a. som skogsvårdsansvarig. Jag har haft kontoret i mitt hem. De senaste tio åren har jag varit pensionär. Jag har således kunnat ha god kontroll över



Figur 1. Ankomstdatum för svartvit flugsnappare, rödstjärt och lövsångare samt medeldatum för ankomst för alla tre arterna. De flesta datum är i maj. Negativa värden betyder ankomst i april (t.ex. -1 är 29 april). Längst ner i varje diagram anges observationslokaler med olika symboler, i ordning från vänster: Sikås, Offerdal, Hede och Strömsund.
Arrival date for Pied Flycatcher, Redstart and Willow Warbler, and mean date for all three species. Most dates are in May. Negative values refer to dates in April (e.g. -1 is 29 April). The symbols in the lower part of the diagrams indicate the observation site, from left: Sikås, Offerdal, Hede, and Strömsund.

fåglarnas ankomsttider. Flugsnapparen, rödstjärten och lövsångaren sjunger vanligen från första ankomstdagen, möjligen med undantag för lövsångaren vid dålig väderlek. Jag tror inte att jag har misst många ankomstdatum. Eftersom praktiskt taget alla förstaobservationer baserat sig på sång är det hanarnas ankomst som registrerats.

Totala antalet holkar har varit 325. Antalet varje år tillgängliga holkar har varierat mellan 305 och 325 beroende på att vissa holkar förstörts under vintern av hackspett, stormfällning, stöld, mård, m.m. eller inte varit tillgängliga på grund av bon av geting eller humla. Förstörda holkar har bytts under årens lopp. Holkar av samma modell har då satts upp på samma träd. I denna undersökning har jag omvandlat antalet häckningar till antalet per 300 holkar (t.ex. 260 häckningar i 325 holkar anges som 240 häckningar).

Alla holkar kontrollerades varje år i juni. Efter häckningen kontrollerades antal lyckade häckningar. Om andelen utflugna ungar överskred 50% räknades häckningen som lyckad. För flugsnappare och rödstjärt har jag betecknat en häckning som lyckad om det inte funnits tre eller fler döda ungar i boet och för mesar har jag satt motsvarande värde till fyra döda ungar.

Ungefär 30% av talgoxarna lade en andrakull. År 2006 var det hela 50% som lade en andra kull. Dessa kullar har dock inte räknats med i denna undersökning.

Resultat

Ankomsttider

Ankomsttiderna redovisas i form av diagram i Figur 1. Den genomsnittliga ankomsttiden för svartvit flugsnappare var 7,6 maj, för rödstjärt 8,3 maj och för lövsångare 11,1 maj. Mellan flugsnapparen och rödstjärten skilde det således bara 0,7 dagar, och lövsångaren kom 3,5 dagar senare än flugsnapparen och 2,8 dagar senare än rödstjärten. Hos alla tre arterna finns under några få år i början av perioden tidiga ankomstdatum, och möjligen också en svag tendens till tidigare ankomst de allra senaste åren. Men över hela undersökningsperioden finns ingen tendens till långsiktig förändring av datum.

Med få undantag var det stark samstämmighet mellan arternas ankomstdatum de enskilda åren. Detta visas i korrelationsdiagrammen i Figur 2. Korrelationskoefficienterna låg mellan 0,62 och 0,67 och var högggradigt signifikanta ($p < 0,001$). I Figur 3 visas skillnaden i ankomstdag mellan de tre arterna. Därav framgår att det inte skett någon förändring i deras inbördes relationer under den långa

tidsperioden. Ingen av regressionslinjernas svaga lutning skiljer sig signifikant från noll.

Datum för ankomst och äggläggning

Relationen mellan ankomstdatum och datum för första ägget hos flugsnappare redovisas i Figur 4. Som väntat skedde äggläggningen senare ju senare ankomsten var. Samma figur visar också att ju senare ankomstdatum, desto kortare var tiden mellan ankomst och äggläggning. Om flugsnapparhanarna anlände runt månadsskiftet april-maj, dröjde det ungefär två veckor innan första ägget lades, men om de anlände framemot mitten av maj, lades det första ägget nästan omgående. De kortaste tiderna mellan hanens ankomst och första ägget var bara ungefär fem dagar, vilket förmodligen är den tid som minst behövs för att bilda par, välja holk och bygga bo.

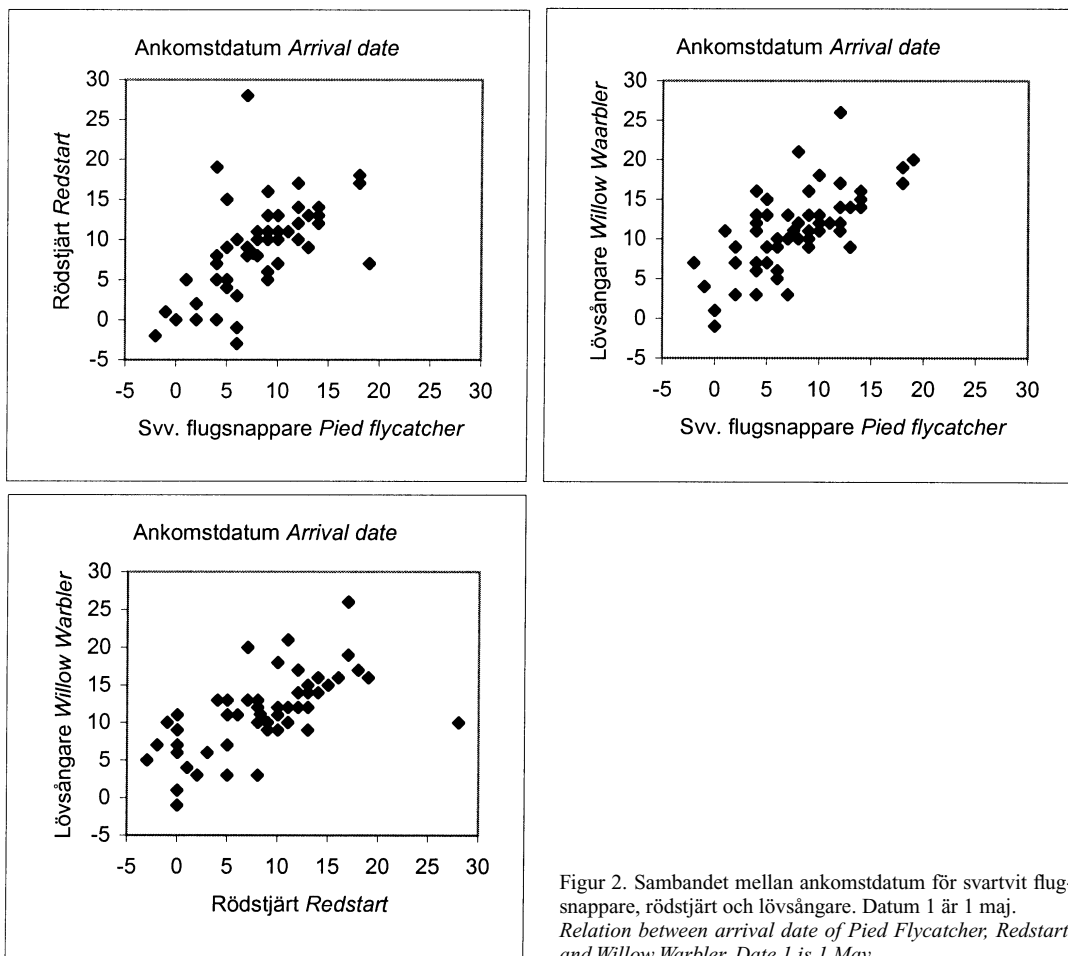
Häckande arter och deras förändringar

Totalt registrerades under de 29 åren med holkar 6348 häckningar. Svartvita flugsnapparen dominerade bland de häckande arterna, då 74% (4712 st.) av det totala antalet häckningar utgjordes av denna art. Talgoxen svarade för 22% (1427 st.) av häckningarna (exklusive andrakullar). Övriga arter svarade för små andelar: svartmes (2%, 118 häckningar), rödstjärt (1%, 70), blåmes (13), talltita (1) och tofsmes (1). Slutligen tillkom göktytan med hela 3 par 2005.

Antalet häckningar av varje art ges i Tabell 1 och illustreras sammanfattat i Figur 5. Antalet häckningar av svartvit flugsnappare sjönk från omkring 200 i början av undersökningsperioden till ett minimum på 114–120 häckningar fyraårsperioden 1996–1999. Därefter skedde en viss återhämtning, men trots denna är den långsiktiga linjära trenden signifikant negativ (minus 1,8% per år, $p < 0,001$).

Talgoxarna varierade en hel del, mellan 22 och 88 häckningar, men visade ingen långsiktig trend åren 1978–1998. Under de senaste åtta åren har däremot tre toppår förekommit, 1999 med 88, 2004 med 80 och 2005 med 81 häckningar. Detta gör att den linjära regressionen för talgoxe blir signifikant positiv för hela perioden (i genomsnitt plus 1,5% per år, $p < 0,01$).

Svartmesen varierade mycket kraftigt under den första halvan av undersökningsperioden, mellan noll och tio häckningar. Under fem av åren häckade hela 9–10 par och under fem av åren 6–7 par. Bara under fyra av åren häckade färre än 4 par. Under andra halvan av perioden var bilden en helt annan.



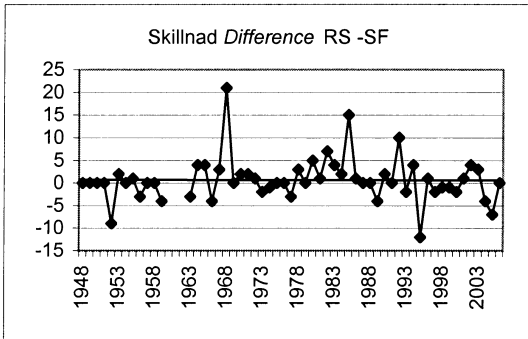
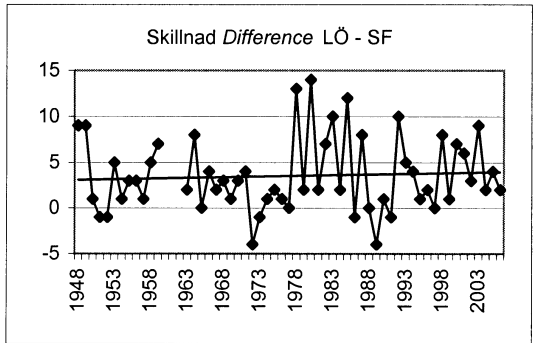
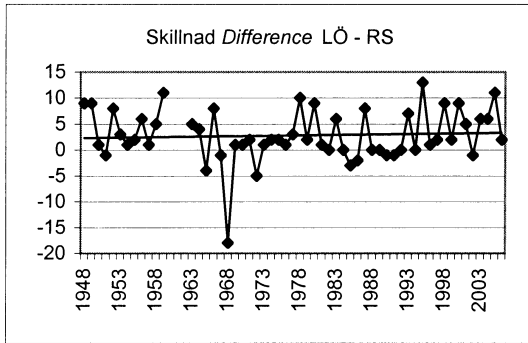
Figur 2. Sambandet mellan ankomstdatum för svartvit flugsnappare, rödstjärt och lövsångare. Datum 1 är 1 maj.
Relation between arrival date of Pied Flycatcher, Redstart, and Willow Warbler. Date 1 is 1 May.

Ett enda år häckade sju par, men under alla övriga tretton år häckade fyra eller färre par, oftast bara två par. Den linjära regressionen för hela perioden var signifikant negativ (minus c. 7% per år; $p < 0,001$).

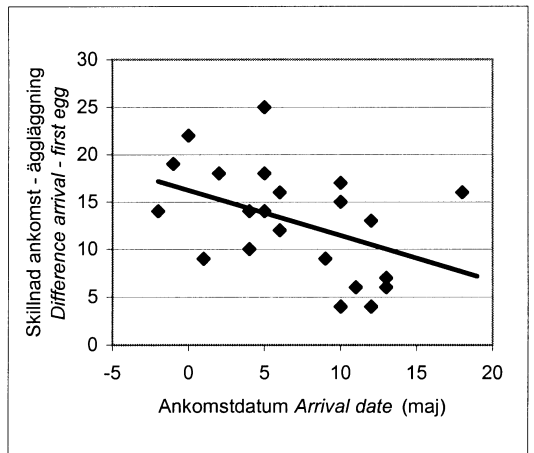
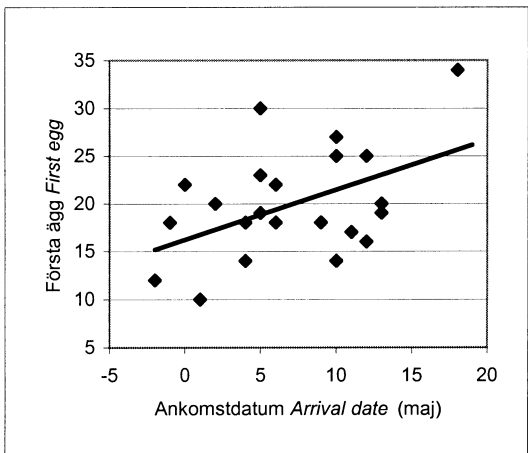
Rödstjärten har också varierat kraftigt, mellan noll och nio häckningar, men tendensen är motsatt den för svartmes med mera regelbunden förekomst och högre antal under periodens senare hälft. Från att ha häckat bara vissa år har rödstjärten varit årsvis sedan 1994. Trenden är signifikant positiv (c. 0,2 häckningar per år, $p < 0,001$). Om än mycket fåtalig, är det ändå tydligt att blåmesen också blivit mera regelbunden. Under periodens första hälft häckade den bara två år medan den häckade åtta år under senare hälften. Denna skillnad är svagt signifikant (binomialtest, $p < 0,05$).

Häckningsresultat

För andelen lyckade häckningar noterades ingen större förändring under undersökningens gång (Figur 6). Andelen lyckade häckningar varierade, fränsett två år, mellan 82% och 99%. De två avvikande åren var 1981 med bara 45% och 1982 med 58% lyckade häckningar. Båda åren var kyliga och regniga i början av juni. 1982 var det höga temperaturer, minimitemperatur på över tio och maximitemperatur på över 25 grader flera dygn i början av juni. Men den 6 juni slog vädret om och det rädde kyligt och nederbördsrikt väder med maximitemperaturer under 12 grader ända till 23 juni. Flera dagar nådde högsta temperaturen inte ens tio grader. Detta ledde till hög dödlighet bland ung-



Figur 3. Skillnad i ankomstdag mellan svartvit flugsnappare (SF), rödstjärt (RS) och lövsångare (LÖ).
Difference of arrival date between Pied Flycatcher (SF), Redstart (RS) and Willow Warbler (LÖ).



Figur 4. Sambandet mellan ankomstdatum och (till vänster) datum för första äggets läggning samt (till höger) skillnaden mellan ankomstdatum och läggningsdatum. Antalet år är 23, varav två år har samma värden (4 och 10); därför bara 22 punkter.
Relation between arrival date and (left) date of first egg and (right) difference between arrival date and date of first egg. Number of years is 23, but two have the same values (4 and 10); hence only 22 dots.

Tabell 1. Antal häckningar av olika arter i 300 holkar åren 1978–2005 nära Strömsund i Jämtland. SF = svartvit flugsnappare, TX = talgoxe, SM = svartmes, BM = blåmes, RS = rödstjärt, NN = Övriga arter.
Number of breeding pairs of different species in 300 nest-boxes in 1978–2005 at Strömsund, Jämtland. SF = Pied Flycatcher Ficedula hypoleuca, TX = Great Tit Parus major, SM = Coal Tit Parus ater, BM = Blue Tit Parus caeruleus, RS = Redstart Phoenicurus phoenicurus, NN = other species.

| | SF | TX | SM | BM | RS | NN | Alla All | Lyckade Successful | % lyckade successful |
|------|------|------|-----|----|----|----|-------------|-----------------------|-------------------------|
| 1978 | 192 | 38 | 10 | 0 | 0 | 0 | 240 | 200 | 83 |
| 1979 | 175 | 37 | 7 | 0 | 0 | 0 | 219 | 190 | 87 |
| 1980 | 212 | 36 | 10 | 0 | 0 | 0 | 258 | 245 | 95 |
| 1981 | 199 | 40 | 6 | 0 | 4 | 0 | 249 | 112 | 45 |
| 1982 | 192 | 44 | 7 | 0 | 0 | 0 | 243 | 143 | 59 |
| 1983 | 221 | 22 | 0 | 0 | 0 | 0 | 243 | 235 | 97 |
| 1984 | 206 | 48 | 6 | 0 | 4 | 0 | 264 | 259 | 98 |
| 1985 | 150 | 70 | 10 | 1 | 0 | 0 | 231 | 213 | 92 |
| 1986 | 179 | 50 | 0 | 2 | 0 | 0 | 231 | 225 | 97 |
| 1987 | 200 | 59 | 9 | 0 | 2 | 0 | 270 | 250 | 93 |
| 1988 | 193 | 41 | 3 | 0 | 2 | 1 | 240 | 222 | 93 |
| 1989 | 190 | 38 | 10 | 0 | 2 | 0 | 240 | 223 | 93 |
| 1990 | 169 | 60 | 2 | 0 | 0 | 0 | 231 | 210 | 91 |
| 1991 | 143 | 50 | 6 | 0 | 2 | 0 | 201 | 180 | 90 |
| 1992 | 153 | 47 | 2 | 0 | 2 | 0 | 204 | 200 | 98 |
| 1993 | 171 | 49 | 2 | 0 | 0 | 0 | 222 | 200 | 90 |
| 1994 | 135 | 31 | 2 | 1 | 2 | 0 | 171 | 163 | 95 |
| 1995 | 157 | 27 | 1 | 0 | 4 | 0 | 189 | 153 | 81 |
| 1996 | 118 | 45 | 3 | 0 | 2 | 0 | 168 | 150 | 89 |
| 1997 | 114 | 28 | 2 | 1 | 5 | 0 | 150 | 146 | 97 |
| 1998 | 120 | 53 | 7 | 0 | 9 | 0 | 189 | 174 | 92 |
| 1999 | 118 | 88 | 2 | 2 | 5 | 1 | 216 | 188 | 87 |
| 2000 | 140 | 52 | 2 | 1 | 3 | 0 | 198 | 169 | 85 |
| 2001 | 130 | 55 | 4 | 1 | 5 | 0 | 195 | 185 | 95 |
| 2002 | 129 | 50 | 0 | 1 | 3 | 0 | 183 | 163 | 89 |
| 2003 | 143 | 57 | 2 | 2 | 4 | 0 | 208 | 194 | 93 |
| 2004 | 151 | 80 | 1 | 0 | 5 | 0 | 237 | 214 | 90 |
| 2005 | 162 | 81 | 2 | 1 | 5 | 3 | 254 | 202 | 80 |
| 2006 | 150 | 51 | 0 | 0 | 3 | 0 | 204 | 195 | 96 |
| Sum | 4712 | 1437 | 118 | 13 | 73 | 5 | 6348 | 5603 | 88 |

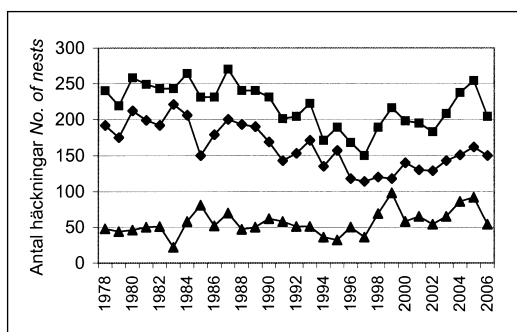


Figure 5. Antal häckningar totalt, samt av svartvit flugsnappare och övriga arter tillsammans i 300 holkar nära Strömsund.
Number of nest of all species, Pied Flycatcher and other species together in 300 nest-boxes at Strömsund.

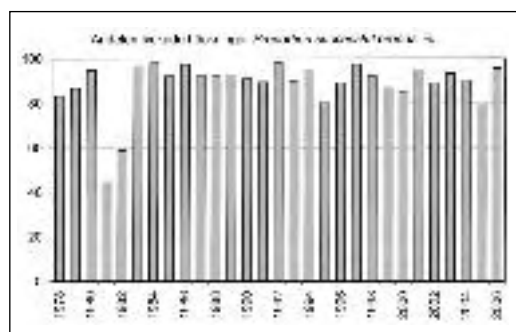


Figure 6. Andelen lyckade häckningar för samtliga arter.
Proportion successful breeding attempts of all species.

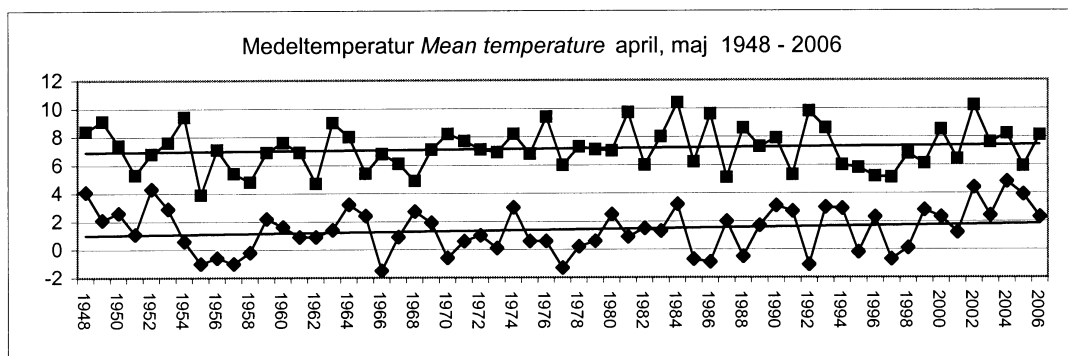


Figure 7. Medeltemperaturen för april (nederst) och maj på Frösön, Östersund.
Mean temperature in April (lower) and May at Frösön, Östersund.

arna. Enligt min erfarenhet dör mer än hälften av flugsnapparungarna om det regnar och är under tio grader under tre dygn.

Predationen verkar ha spelat liten roll i mina studieområden. Mården förstörde en del bon genom att sticka in tassan och dra ut bomaterialet för att försöka komma åt ägg eller ungar. Men endast två år, 1995 och 2005, plundrade mården ett större antal holkar, nämligen nio resp. tio stycken. Även hermelin och vesslor förstörde bon. Lokalt kunde då flera intilliggande bon plundras. Den låga predationen innebär att predation knappast kan förklara nedgången för svartvit flugsnappare, i synnerhet som samma predation inte hade någon effekt på talgoxe heller. Mården har visat sig vara den största predatorn och 2005 var det ovanligt mycket mård. Det var ett område med gammal granskog som blev extra hårt utsatt.

Diskussion

Ankomsttiderna och vårtemperaturen

Mina noteringar av ankomsttiderna för svartvit flugsnappare, rödstjärt och lövsångare visar att det inte skett någon signifikant förändring under det senaste dryga halvsekle. Eftersom fåglarnas ankomsttider är beroende av hur tidig våren är bör frånvaron av en långsiktig förskjutning av ankomstdatum innebära att vi bör förvänta oss att vårtemperaturen inte heller har förändrats under motsvarande period. I Figur 7 visar jag medeltemperaturen för april och maj från SMHI:s väderstation på Frösön vid Östersund. Därav framgår att det inte skett någon förändring av vårens medeltemperatur under den aktuella perioden. Den svaga tendens till höjning av medeltemperaturen som regressionslinjerna antyder är i

ingendera fallet signifikant. Det råder således god överensstämmelse mellan långsiktigt oförändrade ankomsttider för fåglarna och oförändrad vårtemperatur.

Svartvita flugsnapparens nedgång

Det är svårt att ha några hypoteser angående de bakomliggande orsakerna till den nedgång som skedde vad gäller antalet häckningar av svartvita flugsnappare under 1990-talet. Man torde dock kunna avskriva de farhågor som funnits angående skalförtunning som orsak till minskningen. I denna undersökning kunde det ej ses någon minskning av antalet lyckade häckningar under de 29 år studien pågick. I stället är det antalet häckningar som minskat. Brist på föda skulle kunna vara en tänkbar orsak till nedgången. År tillgången på föda dålig under försommaren häckar färre individer. Att inte samma nedgång i antalet häckningar kunde ses hos mesarna skulle eventuellt kunna bero på att dessa livnar sig på annan föda.

Denna förklaring med försämrade lokala förhållanden är dock kanske mindre trolig eftersom det enligt Svenska häckfågeltaxeringen (Lindström & Svensson 2006) skett en allmän nedgång av flugsnapparbeståndet under just 1990-talet och därefter en viss återhämtning, alltså en beståndsutveckling i Sverige som liknar den i mina holkar. En tänkbar orsak skulle kunna vara att antalet återvändande flugsnappare efter övervintringen minskade, d.v.s. att orsaken till nedgången skall sökas utanför häckningstiden. Kontroller av nyuppsatta holkar på nya områden (ej ingående i denna undersökning) tyder på detta. I slutet av 1970-talet togs ca 80–85% nya holkar i besittning

första året, vilket kan jämföras med 30–35% vad gäller 1990-talet.

Svartvita flugsnapparen övervintrar i den södra, tropiska delen av västra Afrika (återfyndskarta på sid. 17 i Lundberg & Alatalo (1992)) och har alltså att passera åtminstone den västligaste delen av Saharaöknen. Ökenutbredningen har ofta diskuterats inom fågelekolodin vad gäller påverkan på flyttfåglars överlevnad. Många fåglar kanske aldrig kommer fram till häckningsplatsen p.g.a. att de omkommer under den långa flytten.

Tack

Denna uppsats är en sammanslagning av två tidigare inlämnade uppsatsförslag, ett om ankomsterna och ett om häckningarna. Dessa har nu aktualiserats med data till och med 2006. Inför den slutliga utformningen fick jag stor hjälp med både analyser och diagram av Sören Svensson, som också bidrog med konstruktiva förslag till kompletteringar av texten. Jag är tacksam för denna värdefulla hjälp.

Referenser

- Lindström, Å. & Svensson, S. 2006. *Övervakning av fåglarnas populationsutveckling. Årsrapport för 2005*. Ekologiska institutionen, Lunds universitet, Lund.
- Lundberg, A. & Alatalo, R.V. 1998. *The Pied Flycatcher*. Poyser, London.
- Nyholm, N.E.I. & Myhrberg, H.E. 1977. Severe eggshell defects and impaired reproductive capacity in small passerines in Swedish Lapland. *Oikos* 29: 336–341.

Summary

Study areas and methods

Since 1948, I have recorded the arrival date of Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*, Restart *Phoenicurus phoenicurus*, and Willow Warbler *Phylloscopus trochilus*, and since 1978, I have also recorded the number and breeding success of birds in about 300 nest-boxes. All arrival dates were recorded at four sites in the northern part of the province of Jämtland, approximately at latitude 63° N. The maximum distance between two sites was 188 km. The latitude difference was only 1°25'. The elevation was 300–420 m. The nest-boxes were located in six different groups within 10 km from Strömsund, the town from which the longest arrival date series came (1976–2006). For many of the years I also know both arrival date and first egg-laying date of the flycatcher.

The arrival dates were recorded during my normal daily activities. Since I worked as a forest

warden and am now retired, I have been able to follow the arrival of the birds almost daily, and I am confident that I have only missed very few first dates.

The number of nest-boxes was 325. Due to losses and disturbances, the number of available boxes varied between 305 and 325 in different year. I have recalculated the number of occupied boxes as if there were 300 boxes every year. All nest-boxes were checked every year in June. After fledging of the young, the number of dead young was determined. For the Pied Flycatcher and the Redstart, I considered a breeding as successful if less than three young and for the Willow Warbler less than four young were found dead. This was intended to approximate 50% success.

Results

The arrival dates are shown in Figure 1. Mean first arrival of the Pied Flycatcher was 7.6 May, of the Redstart 8.3 May, and of the Willow Warbler 11.1 May. With few exceptions there was good temporal agreement between the species (Figure 2). The correlation coefficients of arrival dates were all highly significant and between 0.62 and 0.67. Figure 3 shows that there has been no change of the differences between the arrival dates of the three species. In all species, there was a sequence of a few early years in the beginning of the study period, but no overall advance or delay of arrival dates could be found.

Figure 4 shows the relation between the first arrival date and first egg of the Pied Flycatcher. First arrival date is of course that of a singing male. The later the arrival, the later was the first egg laid. It can also be seen that the difference between arrival date and date of the first egg became shorter the later the males arrived. The difference was only about five days in the latest years which must mean that males and females must have arrived about at the same time since five days must be what is needed for mating, finding a nest-box and build the nest.

The number of birds breeding in the nest-boxes is shown in Table 1 and Figure 5. The Pied Flycatcher, with 74% of all breedings, declined over the study period, and the Great Tit *Parus major* (with 22%) increased. Of the rare species, the Coal Tit *Parus ater* declined and the Redstart and Blue Tit *Parus caeruleus* increased in numbers. Occasional species were Willow Tit *Parus montanus*, Crested Tit *Parus cristatus*, and Wryneck *Jynx torquilla*.

The breeding success was high (82–99%) in all but two years (Figure 6). The two exceptional years were 1981 (45%) and 1982 (58%). In both these years the losses were caused by periods with cool and rainy weather. I have found that when maximum daily temperature stays below 10 degrees during three days and is combined with rain, more than half of all flycatcher nestlings die.

Predation played no important role in my study. The Marten *Martes martes* was the most important nest predator, but only in 1995 and 2005 did it depredate a larger number of nests (9 and 10, respectively).

Discussion

Since no advancement or postponement of arrival date was found in the three studied species, I expected a similar constancy of spring temperature. I compared my arrival dates with the April and May mean temperatures at Östersund, 80 km south of Strömsund (Figure 7). The result was as expected:

no significant change of spring temperature could be detected.

One of the reasons for me to start the nest-box project was a report about severe eggshell thinning and breeding failure at a site in Lapland (Nyholm & Myhrberg 1977). I could not find any such failure in my study. Rather, breeding success was high, but in spite of that the Pied Flycatcher population declined. The habitat has been stable over the years. Perhaps the cause is to be found outside the breeding season. That this could be the case is supported by the fact that it has become successively more difficult to get flycatchers in new nest-box groups (other groups than those of this study). In the 1970s, 80–85% of new boxes were occupied in the first year, but during the 1990s, it was difficult to get more than 30–35% occupancy rate. This indicates that fewer flycatchers arrived in the study area in the 1990s than earlier. Although it is impossible to determine the cause of the decline from my data, a possibility is increased mortality due to draught in Africa since this has been demonstrated for some other species.

Interspecific kleptoparasitism by four species of gull *Larus* spp. in South Sweden

Iakttagelser i södra Sverige av fyra mäsarters stöld av föda från andra arter

HANS KÄLLANDER

Abstract

Data are presented on interspecific kleptoparasitism by Black-headed Gull *Larus ridibundus*, Common Gull *L. canus*, Herring Gull *L. argentatus* and Great Black-backed Gull *L. marinus*, collected in South Sweden from the late 1950s to the present day. The basis for the presentation is the various host species exploited by the four gull species. For each host species, information is given on species of gull kleptoparasitising it, seasonal occurrence of kleptoparasitism, details of behaviour and, when available, data on gulls' success rates. The paper is intended as a sort of catalogue. For this reason, relevant literature is reviewed under each of the host-species headings. Gulls' success rates varied between 55% for Black-headed Gulls and Common Gulls parasitising Northern Lapwings *Vanellus vanellus*, the most often observed kleptoparasitic association, and 15% on the few occasions that Black-headed Gulls parasitised Curlews *Numenius arquata* in grassland. When the same two gull species parasitised Common Starlings *Sturnus vulgaris*, their success rate varied with robbing tactic used (16% vs

45%). Beside the association of the two small gull species with Lapwings and Golden Plovers *Pluvialis apricaria*, the most frequently observed associations were those of Herring Gulls with Common Eiders *Somateria mollissima* and Great Black-backed Gulls and Herring Gulls with diving fish-eaters (Great Cormorant *Phalacrocorax carbo*, mergansers *Mergus* spp.). Kleptoparasitism often occurred during periods of food scarcity, being most common in harsh winter conditions (the two large gull species) and during cold spells in early spring (some associations of the two small gull species). As in other studies, gulls' success rate was strongly dependent on the size of hosts' prey, and thus, normally on handling time. It is suggested that success rate can often be used as a substitute for profitability in studies of kleptoparasitism.

Hans Källander,
Postv. 2, SE-240 12 Torna Hällestad, Sweden
E-mail: hans.kaellander@lsn.se

Received 15 February 2006, Accepted 3 July 2006. Editor: D. Hasselquist

Introduction

This paper presents data from South Sweden on interspecific kleptoparasitism, or food stealing, by four species of gull. The gull species treated are Black-headed Gull *Larus ridibundus*, Common Gull *L. canus*, Herring Gull *L. argentatus* and Great Black-backed Gull *L. marinus*. The paper is intended as a sort of catalogue, summarised in an Appendix. In the account below I take as a basis the various hosts exploited by one or more of the four gull species (but disregard cases of food robbery between the gull species), report on the seasonal occurrence of their kleptoparasitism, relate their behaviour to the hosts' foraging behaviour, describe the tactics used by the parasites to sequester food from the victims and the tactics these use to avoid losing their food. When available, data are

also presented on the kleptoparasite's success rate, i.e. the proportion of attempted robbery resulting in the parasite obtaining the food. No complete literature search has been done, but relevant references I have found are reviewed in each host-species section. No doubt many notes on kleptoparasitism by gulls are hidden in local and regional bird journals of limited circulation as well as in books.

From the late 1950s onwards I have collected data on kleptoparasitism in connection with general bird-watching but data have also been gathered more systematically during certain periods. This applies particularly to studies of the association between the two smaller gull species and two species of plover, Northern Lapwing *Vanellus vanellus* and Golden Plover *Pluvialis apricaria*. Much time has also been devoted to the study of gulls' exploitation of diving, fish-eating birds.



Herring Gull attending feeding Whooper Swans.
Gråtrut som bevakar födosökande sångsvanar, Lomma, 19 februari 1964.

Sometimes the line between kleptoparasitism and commensalism is difficult to draw. A typical example of this is the widespread association between European Wigeon *Anas penelope* and Eurasian Coot *Fulica atra* (e.g., Söding 1950) and between American Wigeon *Anas americana* and American Coot *Fulica americana* (e.g., Knapton & Knudsen 1978). Coots dive and bring plant food to the surface, where it is consumed. Mostly wigeon only pick up plant fragments that the Coot ignores, i.e. commensalism. In other situations wigeon seize plants directly from the Coot's bill, i.e. kleptoparasitism. In still other situations a wigeon may pick up food from the water surface that the Coot may or may not have intended to consume. Another situation is when Common Gulls, and sometimes Black-headed Gulls, exploit some species of diving fish-eating birds, namely Great Cormorant *Phalacrocorax carbo*, mergansers *Mergus* spp. and Great Crested Grebe *Podiceps cristatus*. In addition to kleptoparasitic Great Black-backed Gulls and Herring Gulls, these flock-fishing species regularly attract one or both of the two smaller gull species, which circle above the fishing flocks and plunge-dive headlong among the birds. Most such dives no doubt are aimed at fish driven towards the surface by the activities of the diving species as indicated by the fact that the gulls may plunge-dive also some distance away from the latter. This use of the diving species clearly falls under the term commensalism. However, some dives may be directed at birds as these approach the surface with fish in the bill, something that is extremely difficult to verify.

If they are, then they should be called attempts at kleptoparasitism.

Methods

The study is based on observation, sometimes (gull-plover association) from a car using 10x binoculars, in other situations without any hide and using 10x binoculars and/or a 20x or 20-60x spotting scope. Some observations were talked into a tape-recorder and later transcribed. Most data were collected in Skåne, the southernmost province of Sweden, but data also from other parts of South Sweden have been used.

It should be pointed out that values for success rate presented below suffer from varying degrees of pseudoreplication, something they have in common with most or all such data that have been presented in the literature. Avoiding recording more than one stealing attempt per individual kleptoparasite is impossible in practise because the number of parasites at a particular site is always limited. Since kleptoparasites are rarely individually recognisable, it is also not feasible to calculate a mean success rate for each individual. Despite this weakness, I am convinced that statistical differences in success rate between species of gull kleptoparasitising the same host as well as differences in success rate of one species exploiting different hosts give an accurate picture. Furthermore, one should keep in mind that the success of a kleptoparasite varies with the circumstances, in particular with the size and handling time of the prey taken by the host. For

that reason it would perhaps have been more appropriate to present ranges for success rates rather than means; nonetheless I have chosen the latter. P-values are for 2-tailed tests throughout.

In the following listing of the kleptoparasitic interactions recorded in this study, I use the new, official names of the host species when these are mentioned in the headings but, for simplicity, stick to the old names in the associated texts.

The hosts and the gull species kleptoparasitising them

Divers Gavia spp.

In South Sweden I have only made two observations of gulls (Great Black-backed Gull and Herring Gull) attending Black-throated Divers *Gavia arctica*. However, in the northernmost part of the Gulf of Bothnia, where large flocks of Black-throated Divers stop over in late May, I have recorded intense kleptoparasitism by Great Black-backed Gulls, Herring Gulls and, especially, Lesser Black-backed Gulls *L. fuscus*. The gulls' success rate could not be determined, but it seemed that the divers mostly escaped by either diving quickly or by a fast rush along the surface. It is possible that kleptoparasitism of divers is more common than my few observations and literature records suggest. Bergman (1960) observed Great Black-backed Gulls kleptoparasitise Black-throated Divers on several occasions and Goethe (1956) reports that wintering Red-throated Divers *G. stellata* were attacked by Herring Gulls and deprived of their fish, while King (1966) saw Herring Gulls unsuccessfully attack Great Northern Divers *G. immer*. Dittberner & Dittberner (1979) observed up to 12 Common Gulls that attended a small group of Black-throated Divers that was stopping over on a lake near Berlin. The gulls attempted to steal fish from the divers, mostly with poor success but the authors also recorded successful attacks on one of three observation days.

Great Crested Grebe Podiceps cristatus

In South Sweden, Great Crested Grebes occur in flocks or loose assemblages both during migration, especially on fish-rich lakes in late autumn, and as non-breeders in certain areas along the coast and on some lakes, e.g., Lake Vättern. Most of my observations of kleptoparasitism of Great Crested Grebes come from Lake Vombsjön in southern Skåne (c.55°40'N, 13°36'E), where sometimes more than 2000 Great Crested Grebes may be seen

in November. Black-headed Gulls and, more often, Common Gulls associate with the flocks when the grebes are fishing actively. The gulls either circle and hover above the grebes, especially when fishing activity is high, or swim among them. Although kleptoparasitic attacks on the grebes by Common Gulls occur, this association may be predominantly commensal – apparently the gulls exploit fish that is forced towards the surface by the grebes' activity (Vinicombe 1976). Observation distances are often large at Lake Vombsjön, but the few kleptoparasitic attempts I have seen well, have nearly all resulted in the grebe diving quickly without losing its prey (only two attempts out of 20 resulting in the gull getting the fish). The same escape tactic was also used against Herring Gulls, which sometimes attended flocks of fishing Great Crested Grebes on Lake Vombsjön in low numbers. As for Common Gulls, Herring Gulls' success rate appeared to be very low because of the rapidity with which the grebes dived when attacked. I have, however, recorded a successful attack by a Herring Gull (Lake Vättern in April; five Herring Gulls attending a flock of 105 Great Crested Grebes and attacking grebes surfacing with fish). In addition to the grebes' fast diving when attacked, another factor may explain the kleptoparasites' low success rate, namely that grebes mostly capture fish that are small and quickly swallowed.

Instances of kleptoparasitism of Great Crested Grebes by Black-headed Gulls and Common Gulls have been reported in the literature, mainly in the form of short notes. Boyd (1944), Bergman (1960) and Lehmann (1978) all observed Black-headed Gulls associating with, and stealing fish from Great Crested Grebes that were feeding young. Jacoby et al. (1970) state that Black-headed Gulls associate with Great Crested Grebes on Lake Bodensee and kleptoparasitise them successfully, while Jacoby & Leuzinger (1972) in their analysis of the effects on the lake's wintering waterfowl assembly of the mass occurrence of the freshwater mussel *Dreissena polymorpha* say that Common Gulls earlier tended to associate with Great Crested Grebes but in later years turned to exploiting ducks and Eurasian Coots. Likewise in winter, Pettitt (1952), Sage (1963) and Neub (1970) saw a few attacks on Great Crested Grebes by Black-headed Gulls, and Dittberner & Dittberner (1979) by Common Gulls, while Berndt & Drenckhahn (1974) mention kleptoparasitism by Herring Gull, and rarely Great Black-backed Gull, of moulting Great Crested Grebes at Selenter See in Schleswig-Holstein.

Great Cormorant Phalacrocorax carbo

Fifty years ago the Cormorant was mainly a winter visitor to the Swedish west coast (with a single small newly established breeding colony in the Baltic). Since then the situation has changed completely and Cormorants (of southern origin) now breed over much of southern Sweden, at both inland and coastal sites. During autumn, large numbers can be seen flock-fishing not only in relatively large lakes such as Roxen (58°30'N, 15°38'E; H. Nilsson in litt.), but also in quite small ones such as Ellestadsjön (55°02'N, 13°02'; Andersson et al. 1991). During the last two decades several thousand birds have also been present during autumn at Falsterbo, roosting on a sandbar island and forming large fishing flocks on the surrounding sea. Huge numbers of Cormorants also fish in the sound between Sweden and Denmark in winter, the largest flock observed so far numbering c.13,000 birds (November 2005, K. Bengtsson pers.comm.) and in southern Kattegat, especially on the wide bay of Skälderviken.

Great Black-backed Gulls were sometimes seen to monitor solitarily fishing Cormorants and attack them when they had captured prey difficult to swallow. Also Herring Gulls sometimes attacked solitary Cormorants, but in this situation both gull species seemed to have rather poor success. One reason for this was that the Cormorant often threatened the gull, and tried to bite it. Once I even observed a Cormorant which, after having swallowed its fish, first directed vigorous pecks at a Great Black-backed Gull and then chased it in the air for several metres.

Mostly, however, it was the large fishing-flocks of Cormorants that were the target of the two large gull species. Depending on locality, flocks of fishing Cormorants also attracted Black-headed Gulls, Common Gulls (inland) and Kittiwakes *Rissa tridactyla* (at the coast). The former two species seemed to use the Cormorants mainly commensally, even though attacks by Common Gulls were seen occasionally. Kittiwakes, however, attempted to steal fish from them (Källander 2006). Flock-fishing Cormorants with associated large gulls were observed in all months, in spring, summer and sometimes also in autumn on lakes of different size; in autumn off the Falsterbo peninsula; and during winter on the bay of Skälderviken. Also at Lake Vombsjön flock-fishing took place in winter as long as the lake did not freeze (with Cormorant numbers sometimes exceeding 500).

Both at the coast and inland (Lake Vombsjön)

observation distances were mostly large. Furthermore, in winter, fishing flocks of Cormorants often attracted a large number of gulls, among which intraspecific attacks, chases and other dominance interactions were common. This, together with the fact that many gulls often attacked the same Cormorant simultaneously resulting in a confusion of wings, made the recording of success rates difficult. At Lake Vombsjön about a fifth of recorded attacks were successful in both Great Black-backed Gull and Herring Gull (N = 32 and 49, respectively). However, Herring Gulls afterwards often lost the fish to a Great Black-backed Gull (see *Mergus* spp. below). As in other kleptoparasitic associations, both success and attack rates were strongly dependent on the size of prey caught by the Cormorants. This was well illustrated at Lake Vombsjön in late autumn 2005 when both Goosanders *Mergus merganser* and Cormorants fed on very small fish and the large gulls attempted very few attacks; none of those seen was successful. Later in winter both species were fishing in the deeper parts of the lake and brought up larger fish – and were intensively kleptoparasitised by the two large gull species.

Attempts at intra-specific kleptoparasitism were extremely common among flock-fishing Cormorants and a Cormorant that had captured a large fish that took some time to handle was nearly always attacked by conspecifics. A common escape tactic was to make a quick rush along the surface meanwhile trying to swallow the fish. This almost invariably released attacks from gulls, often from large distances. Also diving was used to escape from kleptoparasites. However, in contrast to some other hosts that immediately drop their prey when attacked by an interspecific kleptoparasite, Cormorants tried to resist attacks. Thus, on one occasion a Cormorant was seen to hold a firm grasp of its fish, with the gull and the Cormorant pulling in different directions, the Cormorant winning the struggle. Like solitary Cormorants, also flock-fishing Cormorants often bit and threatened gulls, and both Great Black-backed Gulls and Herring Gulls sometimes seemed hesitant to attack a Cormorant with fish.

There seem to be few literature reports on kleptoparasitism of Great Cormorants. Podmore (1973) describes how a Herring Gull snatched fish from a Cormorant near the Pembrokeshire coast, while Bruun (2001) presents a vivid series of colour photos of Great Black-backed Gulls kleptoparasitising Cormorants in a fishing harbour on the Swedish west coast. In the Aegean, Yellow-legged Gulls *Larus cachinnans/michahellis* hovered over flock-fish-

ing Common Shags *Phalacrocorax aristotelis* and robbed them of fish, mostly successfully (Jönsson 1984). Likewise, K.-B. Strann (in litt.) reports a much higher success rate for Great Black-backed Gulls when parasitising Shags than when parasitising Cormorants in North Norway. Also Duchrow (1958) noted that Shags often dropped their prey when attacked by Audouin's Gulls *Larus audouinii*.

Whooper Swan Cygnus cygnus

Herring Gulls' kleptoparasitism of Whooper Swans feeding on sand-gapers *Mya arenaria* in the shallow waters of the Sound was described by Källander (1975), who also depicted the often very fierce attacks on the swans, which included the gull vigorously biting the swan's neck. Forty-seven per cent of 504 attacks resulted in the gull obtaining food. This kind of kleptoparasitic association has also been observed in other places along the Swedish west coast in winter (Getterön, C. Johansson in litt.; Skälderviken, pers.obs.) but may have become less common in later years as Whooper Swans have increasingly turned to grazing inland.

Tufted Duck Aythya fuligula and Greater Scaup A. marila

The Tufted Duck breeds all over Sweden (Svensson et al. 1999) and is also a common winter visitor around the southern coasts, not least around the southernmost province, Skåne (Nilsson 1991, 2005). The Scaup has a similar winter distribution

to the Tufted Duck, with which it usually associates, but is much less common. Observations of gull kleptoparasitism therefore almost exclusively refer to the Tufted Duck. In winter this species is largely a nocturnal feeder but the proportion of individuals diving during daytime is negatively related to temperature (Nilsson 1970) and particularly in severe winter conditions Tufted Ducks may dive intensively also during the day. Consequently, almost all observations were made in January and February, most of them during cold winters. At the coast, Tufted Ducks fed on bivalves, probably almost always blue mussels *Mytilus edulis*.

Although I recorded a few kleptoparasitic attacks by Black-headed Gulls on Tufted Ducks, including positive ones, and one by a Great Black-backed Gull, it was only Herring Gulls that regularly used Tufted Ducks as hosts. The gulls swam among the ducks in an alert posture and, when a duck surfaced with a mussel, immediately flew towards it from distances of up to 15 metres. The duck would then dive with the gull plunging headlong after it. Probably the duck often dropped its prey as it dived, because in 52% of the cases (N = 34) the gull obtained the food item. During one 10-min observation bout, 22 positive attacks by 18 Herring Gulls were recorded, corresponding to 0.28 stolen food item/gull/min. The three observed attacks on Scaup were in all respects similar to those on Tufted Ducks (but were all positive from the gull's point of view).

Herring Gulls attending Tufted Ducks tended to keep small "territories" or a certain distance to



Juvenile Herring gull attending Goosanders.
Ung gråtrut som bevakar fiskande storskrakar i Ystad hamn, 1 mars 1964.



Black-headed Gull pursuing Lapwing with earthworm in flight.
Skrattmås som i luften förföljer tofsvipa med mask, Revinge oktober 1973.

other gulls. On several occasions the gull-to-duck ratio was as low as 1:100, on others the ratio was considerably higher (e.g., 1:10). Very low ratios may be explained by the fact that only some of the Tufted Ducks in a flock were diving at a particular time and so could be exploited by the gulls.

Kleptoparasitism of Tufted Duck and Scaup by gulls in winter may be both more common and more widespread than reports in the literature suggest. Occasional kleptoparasitic attacks on Tufted Ducks by Black-headed Gulls on park ponds, water reservoirs and similar inland waters have been reported by Massingham (1921), Pettitt (1952), Meinertzhagen (1959), Harrison & Harrison (1962), Stichmann (1962) and Sage (1955, 1963), while attacks by Common Gulls have been reported by Schmidt (1954), Bezzel (1958) and Jacoby & Leuzinger (1972), but in the latter three cases hosts other than Tufted Duck were much more important. de Leeuw & Renema (1997) found that during daytime diving Tufted Ducks lost 60% of their *Dreissena* mussels to Black-headed Gulls, Common Gulls and Eurasian Coots. These authors speculated that feeding at night might be an adaptation to avoid food loss to kleptoparasites. According to Steiniger (1952) and Schmidt (1954) wintering Scaup along the German coast were regularly parasitised by Herring Gulls and Common Gulls.

Common Eider *Somateria mollissima*

Beside the association of Black-headed Gulls and Common Gulls with Lapwings and Golden Plovers, that of Herring Gulls, and sometimes Great Black-backed Gulls, with Eiders is probably the

most common and widespread one in South Sweden and occurs in all months of the year. It is, however, most commonly seen during those parts of the year when Eiders occur in flocks, in particular in winter and during spring migration. Large flocks of diving Eiders may be attended by considerable numbers of Herring Gulls. Thus, the huge flocks of Eiders wintering off the Dutch coast, which may number several tens of thousands of birds, can have several thousands of large gulls hovering above them (pers. obs.).

Common Eiders feed mostly on blue mussels, sometimes quite large (Madsen 1954) and therefore potentially suitable prey for Great Black-backed Gulls. Nonetheless, in my material Eiders were attended by Herring Gulls more than ten times as often as by Great Black-backed Gulls (data from 51 different dates). Even though Herring Gulls are normally more numerous than Great Black-backed Gulls, this cannot explain this observation, because also in areas where Great Black-backed Gulls were common, it was quite rare to see them associated with Eiders; but see Schmidt (1954). So, apparently Great Black-backed Gulls did not normally regard it profitable to kleptoparasitise Eiders. Although mussels were their normal prey, Eiders were also seen to be robbed of fish and, in harbours, of fish offal.

Kleptoparasitising gulls usually swam among the Eiders and attacked when an Eider surfaced with food, but sometimes they would circle and hover above a flock. Like other diving ducks Eiders tried to escape from attacking gulls by diving but when doing so often dropped their prey. Herring Gulls had an overall success rate of 38.5% when

parasitising Eiders in winter (N=325 recorded attempts), with no statistically significant difference between three recognised age classes of gull (first winter birds, immatures and adults) ($\chi^2=1.86$, df 2, P=0.40).

Kleptoparasitic interactions between gulls and Eiders have received some attention in the literature and is already mentioned in a Danish manuscript from 1767 (Helms 1936). Both Ingolfsson (1969) and Prys-Jones (1973) described how Glaucous Gulls *Larus hyperboreus* defended Eider rafts against other gulls. The first author also presented data on the proportions of gulls of five species that engaged in kleptoparasitism of Eiders at an Icelandic locality. He showed that Glaucous Gulls and Herring Gulls were the species that associated with Eiders the most; Great Black-backed Gulls did so to a very small extent and Lesser Black-backed Gulls and Iceland Gulls *Larus glaucooides* not at all. While parasitism of Eiders by Great Black-backed Gulls has been mentioned by, e.g., Roberts (1934) and Schmidt (1954), Herring Gulls figure more often in this situation (Steiniger 1952, Duchrow 1958, Bergman 1960, Sage 1963), in agreement with my own data from South Swedish coasts. Interestingly, when a flock of Eiders stayed the 1970/71 winter on Lake Bodensee, where they fed on *Dreissena* mussels, they were regularly kleptoparasitised by Herring Gulls (Jacoby & Leuzinger 1972).

Scoters Melanitta spp.

The material contains only two records of gulls associating with scoters: several Herring Gulls attacking Velvet Scoters *M. fusca* near the coast in southern Kattegat in late June and two Herring Gulls attending a flock of Black Scoters *M. nigra* on the bay of Skälderviken in winter. The scarcity of observations probably reflects both that scoters are relatively few in areas close to the coast (Nilsson 2005) and also my own excursion pattern. I have seen Herring Gulls kleptoparasitise Black Scoters near the coast of North Wales in winter and considering that both species feed on bivalves (Bauer & Glutz 1969) it would be surprising if they were not regularly parasitised by Herring Gulls in their winter quarters. In agreement with this, Schmidt (1954) mentions both Common Gulls and, more regularly, Herring Gulls as kleptoparasites of Black Scoters; also Sage (1963) reports an observation of Herring Gulls parasitising a flock of Black Scoters. Schenkevold & Ydenberg (1985) often observed Glaucous-winged Gulls *Larus glaucescens* stealing mussels from Surf Scoters *Melanitta perspicil-*

lata and presented evidence that synchronous diving is an adaptation that reduces their loss of food to kleptoparasitic gulls.

Common Goldeneye Bucephala clangula

Flocks of Goldeneye were regularly attended by Herring Gulls in winter (December to early March), with most observations in February. The gulls swam among the Goldeneyes and attacked birds that surfaced with prey but did so with very low success (10%, N=87). Three of the positive attacks were on goldeneyes with fish and if these are excluded, overall success rate drops to 7%. This low success rate no doubt was a consequence of the prey taken by Goldeneyes normally being very small along the coasts where my observations were made. North of Gothenburg, where Goldeneyes were taking shore crabs *Carcinus moenas*, eight out of 14 attacks by Herring Gulls were successful (H. Dow in litt.). Another indication that Goldeneyes normally took very small prey is the fact that on numerous occasions Herring Gulls were seen closely attending diving flocks of Goldeneyes without making any attacks. When attacked, Goldeneyes avoided losing their prey by diving quickly, but twice Goldeneyes were seen being chased in the air by a Herring Gull. In one of these the prey was a fish; in the other, the prey could not be identified. In the latter case the Goldeneye landed with its prey and dived immediately.

Literature reports of gull parasitism of Goldeneye seem to be few and restricted to casual observations (Pearse 1921, Glegg 1944, Bergman 1960, Stichmann 1965, Neub 1970, Grace 1980). The reason for this scarcity probably is that Goldeneyes normally feed on very small prey (Bauer & Glutz 1969), as also stressed by Jacoby & Leuzinger (1972). It may be significant that four of the above references report cases where Goldeneye had captured fish. Seen in this light, it is rather surprising that Herring Gulls were so frequently seen attending Goldeneyes along the Swedish south coast in winter.

Goosander Mergus merganser, Red-breasted Merganser M. serrator, Smew M. albellus

One of the most widespread kleptoparasitic associations in South Sweden and elsewhere is that between the large gull species on the one hand and Goosander and Red-breasted Merganser on the other. In late autumn, Goosanders gather in large numbers on some South Swedish lakes, such

as Lakes Mälaren, Hjälmaren, Roxen and Åsnen. From the latter two lakes there are reports of up to 25,000 (Druid & Traneshjög 1995) and 13,000 birds (O. Bondesson in litt.). The Goosanders form dense fishing flocks often numbering several thousand individuals, and these regularly attract numerous gulls, mainly but not exclusively Herring Gulls at these inland sites.

Also the more marine Red-breasted Mergansers assemble in autumn in large flocks in at least one area of South Sweden, namely immediately to the south of the Falsterbo peninsula, where peak numbers of 4000 have been recorded in late September and early October (Roos 1982). Like the Goosanders, the Red-breasted Mergansers off Falsterbo form large, dense feeding aggregations of sometimes thousands of birds (not seldom mixed with Cormorants). These flocks attract hundreds of large gulls but as the mergansers fish far out at sea no details can be seen from land. However, also small groups of Goosanders and Red-breasted Mergansers tend to be attended by gulls, Goosanders sometimes in winter even on relatively small streams.

Although most Goosanders and Red-breasted Mergansers winter in areas further to the southwest, both species are relatively common along the South Swedish coasts in winter (Nilsson 1991, 2005), with Goosanders in harbours and close to the shore and Red-breasted Mergansers further out on the open sea. Ninety-five percent of my observations of parasitism of Goosanders by Great Black-backed Gulls and Herring Gulls refer to the winter period (November to March), reflecting the Goosander's distribution during that season. For the Red-breasted Merganser, observations were more evenly spread over the year but with a peak in October (Falsterbo) and one in January–February.

Also Common Gulls, and sometimes Black-headed Gulls *L. ridibundus*, associated with flock-fishing Goosanders and Red-breasted Mergansers. Although both species have been seen to attack mergansers with fish, this association may be predominantly commensal. However, Common Gulls at Lake Vombsjön also regularly attacked flock-fishing Goosanders even though their success rate was low (two out of 18 recorded attacks).

The two main kleptoparasites of Goosanders and Red-breasted Mergansers, the Great Black-backed Gull and the Herring Gull, seem to differ in the frequency with which they associate with the two host species. However, a proper analysis of this requires that all four species occur together in the same area. This is the case along the south coast of Skåne in winter; there, Great Black-backed Gulls showed

a strong tendency to attend Goosanders and, conversely, Herring Gulls to be associated with Red-breasted Mergansers ($\chi^2_{(1)}=36.2$, $P<0.001$, $N=172$ cases). Great Black-backed Gulls were thus found with Goosanders seven times as often as with Red-breasted Mergansers, while Herring Gulls were associated with Red-breasted Mergansers more often than with Goosanders.

Both species of large gull had a higher success rate when parasitising Goosanders than Red-breasted Mergansers (Fisher Exact test, Great Black-backed Gull, $P=0.03$; Herring Gull, $P=0.05$), with the Great Black-backed Gull having a higher success rate (53%, $N=102$ attacks) than the Herring Gull (28%, $N=158$ attacks) when parasitising Goosanders ($\chi^2_{(1)}=16.62$, $P<0.001$). When parasitising Red-breasted Mergansers there was no difference between the species but number of recorded attacks by Great Black-backed Gulls was low. Both attack rate and success rate varied with the size of prey taken by the host.

Similar to Cormorants, both Goosanders and Red-breasted Mergansers tried to escape from kleptoparasites by rushing along the surface or by diving. Especially Red-breasted Mergansers often dived quickly when attacked. Observations suggested that the chosen escape method was related to the size of prey, with surface rushes being more common when the fish was large. Intraspecific kleptoparasitism was very common, at least in Goosanders and, as in Cormorants, triggered kleptoparasitic attacks by Herring Gulls and Great Black-backed Gulls, at the coast sometimes from distances of up to c.100 metres.

At the coast, kleptoparasitism of Goosanders was very much a phenomenon of severe winter conditions when Goosanders became concentrated in ice-free areas, such as certain harbours. As an example, in February 1985 Goosanders were fishing in the harbour of Ystad on the south coast, where big ferry boats prevented the harbour from freezing over. The fish they captured were often quite big (flatfishes Pleuronectidae and probably cod *Gadus morrhua* and ide *Leuciscus idus*). Their capture rate of fish appeared to be very high, as indicated by the fact that feeding bouts were interrupted by periods of resting and preening. Nevertheless, intraspecific kleptoparasitism was extremely fierce and a Goosander that had captured a large fish was often chased over long distances by several others, who even climbed the back of the fleeing bird in attempts at stealing the fish. These chases elicited attacks from the many large gulls that were either swimming among the Goosanders or standing on

the ice. Although Great Black-backed Gulls made up only 20% of the large gulls they obtained 88% of the fish stolen from Goosanders ($\chi^2_{(1)}=30.4$, $P<0.001$). Because of their physical dominance they often supplanted Herring Gulls that had initiated attacks on Goosanders but they also forced Herring Gulls to drop stolen fish. Thus, 16 times that a Herring Gull had obtained a fish, it lost it to a Great Black-backed Gull 11 times, whereas in no case was a Herring Gull seen to steal a fish from a Great Black-backed Gull.

Kleptoparasitic attacks on Smews were also observed a few times in winter. For instance, in an embankment in Malmö Herring Gulls were once seen repeatedly, but unsuccessfully, attacking fishing Smews, the latter immediately diving when attacked.

Gull kleptoparasitism of Red-breasted Mergansers has been mentioned in a few papers. Kumerloev (1953) reports that both Black-headed Gulls and Common Gulls snatched fish from surfacing Red-breasted Mergansers, while Nilsson (1965) saw both Herring Gulls and Lesser Black-backed Gulls attend fishing groups of Red-breasted Mergansers in southeastern Sweden in spring. Although he observed several attacks on the mergansers, which normally tried to escape by rushing along the water surface, none was successful. Kleptoparasitism of Goosanders (and the conspecific American Merganser) has been reported more frequently. Lovell (1945) states that eight American Mergansers that were parasitised by some 12–15 Herring Gulls on a winter day lost most of their captured fish to the gulls. Schmidt (1958) gives a very vivid description of parasitism of wintering Goosanders by Great Black-backed Gulls in particular, while Bengtson (1966), Nilsson (1966), Ritzel (1978), Sellin (1986) and Berndt & Busche (1993) report observations of kleptoparasitism by the two large gull species, also in winter.

From the Continent, there are reports of both Black-headed Gulls and Common Gulls parasitising Goosanders in winter. While those of Bezzel (1958) and Neub (1970) refer to single observations, Steinbacher (1929) and Stichmann (1965) say that this is a regular phenomenon in Common Gulls and Black-headed Gulls, respectively, and the latter author also describes the gull's behaviour in some detail.

Individual Ring-billed Gulls *Larus delawarensis* that during a period in winter stole fish from a group of American Mergansers tended to monopolise the group (Lamore 1953), a behaviour often seen in both Great Black-backed Gulls and Her-

ring Gulls and which is successful at small flocks of mergansers but not at large fishing-flocks (pers. obs.). Bergman (1960), finally, observed Herring Gull kleptoparasitism of Goosanders in summer and also referred to observations of Goosander broods being parasitised by Common Gulls.

Eurasian Coot Fulica atra

Although Coots often feed on mussels in winter, I made few observations of gulls kleptoparasitising them. Eight of these were during December–February, one in April. One involved a Common Gull, another a Black-headed Gull and in both cases the interaction appeared to be rather casual; in the remaining seven cases, Coots were parasitised by Herring Gulls. The Herring Gulls swam among the Coots and attacked as these brought mussels to the surface. The Coots tried to avoid losing their prey by a fast rush, but the limited data indicate that the gulls were quite successful (11 out of 15 recorded attacks). These data originate from southern Kattegat, where blue mussels in shallow waters attain a larger size than in the Sound and the Baltic, where most of the wintering Coots are found (Nilsson 2005).

Kleptoparasitism of Coot seems to be quite common on the Continent in winter, where either Common Gulls or Black-headed Gulls, or both, are the parasites. Apart from a few rather casual observations (Pettitt 1952, Harrison and Harrison 1962, Wagner 1962, Stichmann 1965, Neub 1970, Strunk 1975), some of which refer to the stealing of fish, Bezzel (1958), Géroudet (1966), Jacoby & Leuzinger (1972) and Baccetti (1987) characterise the association between Coots and the two small gull species as a regular phenomenon. The studies by Géroudet and by Jacoby and Leuzinger refer to Lake Geneva and Lake Bodensee, respectively, where large numbers of Coot feed in winter on the rich beds of *Dreissena* mussels. Jacoby & Leuzinger (1972) report a maximum count of 72,000 Coot on Lake Bodensee and speculate that the increase in the number of wintering Common Gulls there is a result of their obtaining *Dreissena* mussels through kleptoparasitism (of Coots in particular). Also American Coots are parasitised by gulls (Bartlett 1957, Rüppel 1977, Grace 1980), in the cited cases by Ring-billed Gulls; Rüppel presents photographs of the Coots' escape method (p. 168).

Eurasian Oystercatcher Haematopus ostralegus

Only twice have I seen gulls kleptoparasitise Oystercatchers in Sweden, once each in July and Au-

gust. On both occasions the Oystercatchers were feeding on earthworms in ploughed fields. On the first, only three Oystercatchers were present, but Common Gulls attacked them when they had extracted a worm. When attacked, the Oystercatchers responded by running away and swallowing the prey. They then turned around and threatened the gull. Apparently some attacks were nonetheless successful. On the second occasion nine Oystercatchers were spread out over a field and both Black-headed Gulls and Herring Gulls were seen attacking them, the former making three quick and successful attacks when an Oystercatcher had just extracted a worm and was about to pick it up. In these cases the Oystercatchers were remarkably indifferent but twice when an Oystercatcher had already swallowed the worm when the gull arrived, it threatened the gull and even ran after it. Also the Herring Gulls were seen to make successful attacks a couple of times, the Oystercatcher running away at the approach of the gull, leaving the worm on the ground. However, during an aerial chase the Herring Gull was easily outflown by the Oystercatcher.

I have seen Black-headed Gulls steal earthworms from Oystercatchers in North Wales in mid-winter and find it a bit surprising that I have come across only one literature report on this kind of parasitism (Mills 1980) considering that, in certain conditions, Oystercatchers relatively often search for earthworms in grassland. In contrast, there are several descriptions of both Common Gulls and Black-headed Gulls kleptoparasitising Oystercatchers on mudflats, where they steal either ragworms *Nereis*, or various kinds of bivalve (e.g. Etienne and Triplet 1986, Sueur 1993, Triplet 1993). The stealing of bivalves from Oystercatchers by different species of gull has been analysed by Ens & Cayford (1996), who also provide several references. Also on tidal shores in other parts of the world other species of oystercatcher are parasitised by gulls, African Black Oystercatcher *Haematopus moquini* by Kelp Gulls *Larus dominicanus* (Hockey 1980), American Oystercatcher *Haematopus palliatus* by Brown-hooded Gulls *Larus maculipennis*, Grey-hooded Gulls *L. cirrocephalus* and Band-tailed Gulls *L. belcheri* (Martinez & Bachmann 1997, Khatchikian et al. 2002).

Tinbergen & Norton-Griffiths (1964) described how Oystercatchers breeding in a colony of Black-headed Gulls were robbed by the gulls when they returned with mussels to feed their young. Especially juvenile gulls engaged in the kleptoparasitism. The Oystercatchers tried to escape by running

and were not aggressive towards juvenile gulls, but often threatened the adults. Also the Oystercatcher chicks lost food to the gulls.

Golden Plover *Pluvialis apricaria* and *Northern Lapwing* *Vanellus vanellus*

The kleptoparasitic association of Black-headed Gulls and Common Gulls with Golden Plovers and, in particular, Lapwings was the one most frequently seen. Black-headed Gulls' behaviour when stealing earthworms from Lapwings was described by Källander (1977), who also presented a diagram of the seasonal occurrence of this kleptoparasitic association in South Sweden (Källander 1979). The behaviour showed a brief peak in spring when Lapwings occur in flocks (sometimes absent in warm springs) and a more extended occurrence during autumn, peaking in late September–October. Kleptoparasitism of Golden Plovers in South Sweden showed a similar pattern, with a peak in October, but in spring seemed to occur only during periods of cold weather when flocks of Golden Plovers stopped-over (mainly in grassland).

Black-headed Gulls' kleptoparasitism of both Lapwings and Golden Plovers has been analysed in great detail by Barnard & Thompson (1985), while Källander (2000) showed how juvenile gulls' success rate increased from July to November. Here only some comparisons will be made of the success rates of Black-headed Gulls and Common Gulls when parasitising the two plover species.

Overall success rate when parasitising Lapwings (a mean figure for adults and juveniles calculated over the whole year) was 55.5% (N=12 453 attacks) for Black-headed Gulls and 55.6% (N=1831 attacks) for Common Gulls, i.e. identical for the two species. However, when parasitising Golden Plovers, Common Gulls had a higher success rate than Black-headed Gulls (52.0% vs 42.0%, $\chi^2_{(1)}=10.06$, $P=0.002$, N=577 and 443 attacks, respectively). This was probably due to the Common Gull's faster flight and perhaps also to its larger size and therefore more scaring appearance. Adults of both species had higher success rates than juveniles when parasitising Lapwings ($P<0.001$ in both cases). Also when parasitising Golden Plovers adult Common Gulls were more proficient than juveniles ($\chi^2_{(1)}=4.36$, $P=0.04$), but no corresponding difference was found for Black-headed Gulls, probably because of a rather limited sample size.

I also made five observations of Herring Gulls kleptoparasitising Lapwings. One of them was casual and like another two cases probably involved

only a single gull. However, in the morning of 20 August 1970 a number of Herring Gulls, together with Common Gulls and Black-headed Gulls, were spread out in a flock of Lapwings feeding in a bare field on the island of Gotland in the Baltic. The Herring Gulls attacked Lapwings that had found an earthworm in much the same way as the smaller gull species do and several successful attacks were seen. Most of these were when the Lapwing dropped the worm quickly and fled; in most aerial chases the Herring Gull gave up already after a few metres, but a few long chases, including a successful one, were also seen. Kleptoparasitism of Lapwings by Herring Gulls has been mentioned in the literature (Johnston 1945).

Curlew Numenius arquata

All but one observation of kleptoparasitism of Curlews were made in late March–early April when migrating Curlews were stopping over in grassland. In two cases Common Gulls closely attended a flock of Curlews and made a few unsuccessful kleptoparasitic attempts. In the others, flocks of Curlews were feeding in grassland during cold spring weather and were parasitised by varying numbers of Black-headed Gulls. The gulls attacked the Curlews when these extracted an earthworm, sometimes already when the Curlew's movements indicated that it had found a worm. The Curlews used three different methods to avoid losing prey: (1) by crouching and pointing the bill towards the gull, a threat that usually made the gull inhibit its attack; (2) by running away in zig-zag; and (3) by taking flight. The gulls' success rate was c.15% (N=155 attacks), with both ground attacks and aerial chases sometimes resulting in the gull obtaining the worm. However, the profitability of parasitising Curlews seemed to be low. Thus, during 120 "gull minutes" on average a gull obtained less than 0.1 earthworm/min or about a third of what Black-headed Gulls can obtain by kleptoparasitising Lapwings (Källander 1977). In agreement with this, once when both Lapwings and a flock of Curlews were feeding in a field, all gulls were associated with the Lapwings and none with the Curlews.

In South Sweden gull kleptoparasitism of Curlews is probably restricted to cold periods during the spring migration period which make Curlews stop over and feed in grassland. In such a situation, Arnell (1981) observed kleptoparasitism by Common Gulls of a large Curlew flock in South Central Sweden in early May. However, in the Curlews' wintering areas in western Europe, where

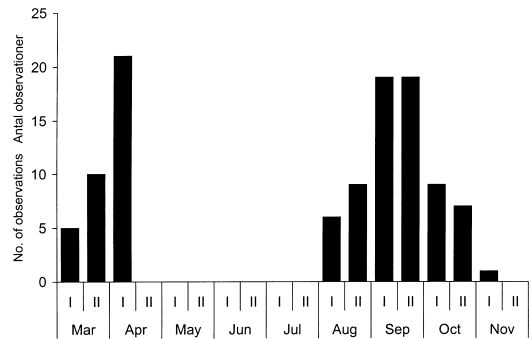


Figure 1. Number of days in each half-month period on which Black-headed Gulls or Common Gulls were seen kleptoparasitising Common Starlings. Most spring observations refer to parasitism of flocks of Starlings stopping over on migration, while most autumn observations were made in connection with farming operations.

Antal dagar i varje halvmånadsperiod som skratt- eller fiskmåsar sågs kleptoparasitera starar. De flesta vårobservationerna gjordes då starar rastade under vårsträcket medan flertalet höstobservationer gjordes i anslutning till jordbruksaktivitet.

large flocks may be seen foraging in fields, this form of kleptoparasitism is probably more common even though this does not seem to be reflected in the literature. Thus, I have seen kleptoparasitism inland in winter in both North Wales and the Netherlands. Kleptoparasitism of Curlews on mudflats has, however, been mentioned by Ens et al. (1990) and Sueur (1993).

Other waders

A few times Black-headed Gulls were seen stealing earthworms from Wood Sandpiper *Tringa glareola* and Ruff *Philomachus pugnax* on flooded meadows, but this kleptoparasitism was purely opportunistic in the sense that the gulls were not monitoring the feeding activities of the waders in the way they do when parasitising Lapwings or Golden Plovers but were feeding on their own and attacked only when a bird close to them had found a worm. Stealing attempts directed at Ruffs had low success, the Ruff running quickly in zig-zag; those directed at Wood Sandpipers were few but were more successful because the sandpiper immediately dropped its prey.

Calvario et al. (1984) saw seven adult Black-headed Gulls successfully stealing earthworms from Ruffs on a flooded meadow north of Rome in March, and Payne & Howe (1976) described a situation in which Dunlin *Calidris alpina* and Grey

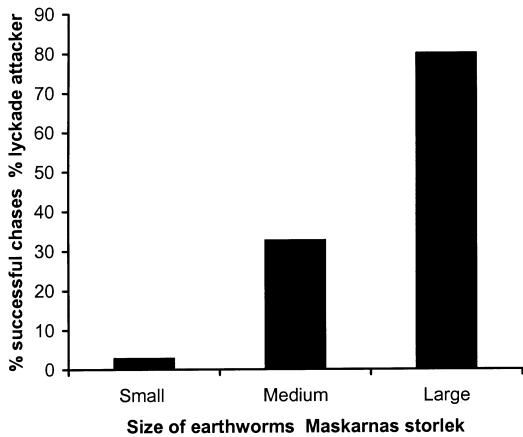


Figure 2. The proportion (%) of successful kleptoparasitic attacks by Black-headed Gulls on Common Starlings in relation to the size of the Starling's earthworm prey. Data were collected on a cold day in April when a large flock of Starlings was feeding in a field of winter wheat. N = 111 attacks.

Andelen attacker av skrattnås mot starar, där måsen lyckades stjäla staren daggmask, i relation till maskens storlek. Data från en kall dag i april, då en stor starflock födosökte på en åker med höstvet. N = 111 attacker.

Plover *Pluvialis squatarola* were feeding on earthworms in a recently flooded ploughed field and were parasitised by Ring-billed Gulls and Bonaparte's Gulls *Larus philadelphia*. In this case, the gulls were not foraging on their own but were monitoring the feeding activities of the waders, attacking them, mostly successfully, when they had found an earthworm. I have seen Black-headed Gulls rob Black-tailed Godwits *Limosa limosa* of earthworms on flooded grass in northwestern England in winter, the gulls' success rate being at least as high as when parasitising Lapwings. Black-headed Gulls also had a high success rate (57%) when stealing red swamp crayfish *Procambarus clarkii* from Black-tailed Godwits (Amat & Aguilera 1990).

On mudflats, gulls may parasitise different species of wader. Sueur (1993) analysed the factors determining the gulls' choice of host and found the proportion of annelids, especially *Nereis diversicolor*, to be the most important one. Gulls had a 50% success rate when parasitising Bar-tailed Godwits *Limosa lapponica* versus 18% when parasitising Redshanks *Tringa totanus*. Also Vader (1979) reported high success rates (25–75%) for Common Gulls robbing Bar-tailed Godwits of lugworms *Arenicola marina*.

Fieldfare Turdus pilaris and Redwing T. iliacus

Parasitism of Fieldfares (and occasionally of Redwings) by Black-headed Gulls was recorded on only 13 days, all but one in April, and was associated with cold weather making Fieldfares stop over in great numbers on grass. This can be compared with observations of gull-Lapwing kleptoparasitism on more than 100 days and of gull-Starling parasitism on more than 40 days, during the same period in spring. The gulls would either circle over foraging Fieldfares and dive towards birds that had extracted an earthworm or stand alert in the flock waiting for a thrush finding a worm. Both methods sometimes resulted in a positive attack, but Fieldfares behaved very nervously when gulls circled above them and often took to the wing when a gull flew low over them. Kleptoparasitic attempts resulted in aerial chases of varying length. Positive attacks were recorded on both Fieldfares and Redwings, but despite the fact that earthworms were often very large, the gulls' energy gain seemed to be low. Thus, during 30 minutes ten black-headed gulls made only 15 positive attacks, or 0.05/gull/min.

Kleptoparasitism of thrushes has been mentioned occasionally in the literature (Anon. 1952, Vernon 1972, Burgess 1974). The last author saw Black-headed Gulls scattered among Fieldfares on short grass attempting to steal earthworms from them; their success rate was, however, relatively low.

Corvids Corvus spp.

Opportunistic attacks by Common Gulls on Western Jackdaws *Corvus monedula* and Rooks *C. frugilegus* that had found an earthworm were sometimes seen, in particular in connection with ploughing operations. Normally I paid these little attention, but none of eight recorded attacks on Jackdaws and 15 on Rooks was successful. I have found no references to this kind of kleptoparasitism, possibly because most observers have regarded it rather uninteresting. Andersson (1971) described how Common Gulls wintering in Lund, South Sweden, apparently to a great extent subsisted on stealing bread from Jackdaws. The gulls circled over the buildings and attacked Jackdaws that had brought a piece of bread to a roof or chimney to dismember it. No doubt this behaviour is widespread in those towns and cities in South Sweden where Common Gulls winter.

Common Starling Sturnus vulgaris

Starlings were subjected to kleptoparasitism by Common Gulls and Black-headed Gulls mainly in two very different situations. One was during cold spells in early spring when Starlings formed dense feeding flocks. About 75% of spring observations were of this kind and about 60% of these were on grass. The other situation was in autumn on agricultural land, mostly in connection with farming operations, especially ploughing (Figure 1). Of the autumn observations, more than half were of the latter kind, with another 40% in fields that had already been ploughed or harrowed (when Starlings mostly fed there together with Lapwings and sometimes also Golden Plovers).

In the first situation, i.e. when gulls parasitised dense flocks of Starlings in spring, they used two different methods to steal earthworms. Either they stood or walked in an alert posture within the flock of Starlings and, when a Starling extracted a worm, either ran or flew quickly towards it. The Starling tried to avoid the attack by running or flying a short distance, in both cases making sharp turns. Sometimes such attacks resulted in an aerial chase of varying length. The other method that gulls used was to circle low above the Starling flock and attack from the air, the Starling's escape behaviour being the same.

In autumn, gull kleptoparasitism of Starlings appeared to have a more opportunistic character. During ploughing operations, when the plough had passed, gulls settled waiting for the plough to return. By contrast, Starlings, when present, continued finding earthworms in the furrows and were then attacked by the gulls. However, also in other situations when gulls and Starlings were feeding in the same fields, gulls tried to steal earthworms from them.

As in other kleptoparasitic associations, the parasite's success rate was dependent on the size of the prey and consequently on the host's handling time. Figure 2 illustrates this with data collected on a cold day in April when Black-headed Gulls were engaged in an intense kleptoparasitism of a large flock of Starlings on young winter wheat.

Overall a third of all recorded attacks over the years (N=950 for the two gull species combined) were successful, but this figure tells us rather little, because the efficiency of the two types of attack differed greatly. Thus 38.4% of long aerial chases by Black-headed Gulls were successful and 44.1% of those of Common Gulls vs only 15.8% and 18.7%, respectively, of attacks on foot or after a short aeri-

al chase, two highly significant differences (Black-headed Gull: $\chi^2_{(1)}=11.43$, $P=0.001$, $N=152$); Common Gull: $\chi^2_{(1)}=14.95$, $P<0.001$, $N=263$). Long aerial chases often lasted half a minute, sometimes more, when the Starling tried to escape its follower by rising in the air or making quick turns when the gull caught up. When Starlings managed to keep their worm after a long chase they showed a pronounced tendency to return to the flock to consume it. This meant that they were often intercepted by the gull and the chase continued. On a few occasions in spring Starlings that had found a worm flew into tall grass to eat it undisturbed, and in one instance Starlings escaped a few times from chasing Black-headed Gulls by perching in shrub.

On a cold day in late March a single Herring Gull that had associated with Common Gulls, Black-headed Gulls, Lapwings and Starlings was seen to make two unsuccessful attempts to steal earthworms from Starlings.

Despite that kleptoparasitism of Starlings appears to be relatively common, I have found no literature records of this behaviour in a natural situation. Neither do Brockmann & Barnard (1979) in their review of kleptoparasitism in birds mention Starlings as hosts of Common Gulls or Black-headed Gulls. However, at a refuse dump in New Jersey, Burger & Gochfeld (1979) studied age differences in the kleptoparasitism of Starlings by Ring-billed Gulls.

Discussion

Types of interspecific kleptoparasitism

In the above account I have used the terms 'opportunistic' and 'regular' to characterise interspecific kleptoparasitic interactions. Opportunistic stealing of food occurs when different species forage in close proximity for reasons other than making kleptoparasitism possible. Often this means that two or more species are attracted to the same rich source of food, for instance earthworms made available behind a plough. In such situations, the presence of a prey item in the bill of another individual may trigger an attempt at stealing it. Although this kind of food stealing may increase the kleptoparasite's energy gain, it is less interesting than regular kleptoparasitism in which the kleptoparasite recognises, and associates with particular host species, at least when the latter are actively foraging. Examples are Common Gulls and Black-headed Gulls associating with Lapwings and Golden Plovers, Herring Gulls with Eiders and Great Black-backed Gulls and Herring Gulls with Cormorants and mergan-

sers. In these cases the kleptoparasite apparently has learnt to associate the host species or its feeding activity with potential food.

Another feature that characterises regular kleptoparasitism is that, in contrast to opportunistic food stealing, the kleptoparasite does not normally search for any food itself but relies on the host's food finding ability. One could argue that the two types of kleptoparasitism only represent the end-points of a continuum rather than a clear dichotomy. For instance, situations exist when a kleptoparasite combines self-feeding and food stealing (e.g., Ens et al. 1990), but field studies have shown that this is normally not the case (e.g. Payne & Howe 1976, Källander 1977, Buckley 1987) and has also been shown theoretically not to be an optimal strategy (Broom & Ruxton 1998). Opportunistic and regular kleptoparasitism therefore seem to be useful terms for describing kleptoparasitic interactions.

In what situations does interspecific kleptoparasitism occur?

Disregarding other benefits and costs, one would expect interspecific kleptoparasitism to occur whenever the kleptoparasite's net intake rate through kleptoparasitism is greater than by its use of other feeding methods. Obvious examples are when hosts (e.g. Cormorants, diving ducks) make food available that would otherwise be out of reach for the kleptoparasite or when hosts (Lapwings, Golden Plovers, Oystercatchers) are much more efficient than the parasite at detecting hidden prey. In addition, kleptoparasitism should be expected to occur in situations of absolute or relative food scarcity (Furness 1987), a notion that is supported by the observation that several of the associations described in this paper occurred in harsh winter conditions or during cold spells in spring (for other examples of temporary food scarcity increasing the incidence of kleptoparasitism, see Oro & Martínez-Vilalta 1994, Oro 1996, Beintema 1997).

Because of inferior competitive ability and poorer food finding ability (e.g. Greig et al. 1983), food scarcity may strike juveniles harder than adults. Kleptoparasitism should therefore be a more common feeding method in young birds, as also found in some studies (Verbeek 1977, Rockwell 1982, Steele & Hockey 1995). At a site where both adult and juvenile Black-headed Gulls kleptoparasitised different hosts, Amat & Aguilera (1990) found that juveniles attacked less profitable hosts more often than adults did, probably an effect of competition between the age classes. In many situations, how-

ever, competition between the age classes of Black-headed Gulls seems to be reduced by differential daytime distribution (Källander & Rosenkvist 2000), rather than by use of different foraging methods, and so far I have found no difference in the frequency with which the two age classes kleptoparasitise Lapwings in South Sweden.

Factors affecting the kleptoparasite's success rate

Apart from factors such as the host's ability to defend its food or to evade an attack, a kleptoparasite's success is dependent on the size or handling time of the prey taken by the host. These two variables are normally positively correlated (Amat & Aguilera 1990, Ens et al. 1990; for an exception, see Steele & Hockey 1995) and have been shown to influence both the host's risk of being attacked and the risk of losing the prey (e.g., Hopkins & Wiley 1972, Hulsman 1976, Brockmann & Barnard 1979, Barnard & Thompson 1985, Hackl & Burger 1988, Amat & Aguilera 1990, Steele & Hockey 1995, Ratcliffe et al. 1997; but see Dunn 1973, Hulsman 1984).

A large prey should be worth more than a small prey to both the kleptoparasite and the host. One would therefore expect the kleptoparasite to spend more effort trying to sequester a large prey and the host more effort trying to keep it. This may be the reason why Cormorants and mergansers struggle hard to retain big fish and why aerial chases by gulls of Starlings carrying big earthworms may last for more than a minute.

One way to increase one's gain from kleptoparasitism is to defend the hosts (or an area where hosts are feeding) from other kleptoparasitic individuals. This strategy has been observed in different kleptoparasitic associations: Herring Gulls and Whooper Swans (Källander 1975), gulls and Eiders (Ingolfsson 1969, Prys-Jones 1973), Herring Gulls and Tufted Ducks (this study), Black-headed gulls and Lapwings (Källander 1977, Barnard & Thompson 1985), Common Gulls and Oystercatchers (Triplet & Etienne 1986), Common Gulls and Bar-tailed Godwits (Vader 1979), Ring-billed Gulls, Bonaparte's Gulls and Grey Plovers, Dunlin (Payne and Howe 1976). Great Black-backed Gulls often try to monopolise fishing flocks of Cormorants or Goosanders and manage to do so when these are small. However, at large fishing flocks they fail to do so, but frequent intraspecific aggression tends to result in some spacing of the gulls. This spacing does not, however, prevent many gulls from simultaneously attacking the same host (pers. obs.).

Success rate as an index of the profitability of kleptoparasitism

In this paper, I have presented data on the success rates recorded for kleptoparasitic attacks on various hosts by the four gull species treated. Is success rate a good index of the profitability of kleptoparasitism? Isn't the relevant measure the parasite's net energy gain per unit of time? The answer to the second question is 'yes'. However, there seems to exist a positive relationship between the kleptoparasites' success rate and how frequently different associations occur. For instance, for the most frequent kleptoparasitic association in South Sweden, that between gulls and Lapwings, overall success rate was as high as 55 percent. In contrast, gulls' success rate when kleptoparasitising Curlews was only c.15% and this association was observed less than ten times. Although other factors, notably the energy content of the prey, may influence the frequency with which different associations occur, a positive relationship between success rate and frequency of occurrence suggests that success rate may be used as a substitute for net energy intake rate or the profitability of the kleptoparasitic feeding method.

Is kleptoparasitism important in the feeding ecology of the four gull species in South Sweden?

Apart from the widespread kleptoparasitic association of Black-headed Gulls and Common Gulls (especially the former) with Lapwings and Golden Plovers, which may allow the gulls to subsist on food stealing alone (Källander 1977), superficially kleptoparasitism would often seem not to be very important in the gulls' economy compared with other feeding methods. Thus, the number of gulls engaged in kleptoparasitism of diving ducks along the coasts was normally very small in relation to that found in fishing harbours and at refuse dumps. However, this observation does not demonstrate that kleptoparasitism is an unimportant feeding method. First, it may be important for certain segments of a gull population. Second, as pointed out repeatedly above, the incidence of kleptoparasitism increases during periods of food scarcity and it is during such periods its importance should be evaluated. It is suggestive that some 20–30 Great Black-backed Gulls at Lake Vombsjön appear to base their economy in winter on stealing fish from the large flocks of Cormorants and Goosanders.

Regional differences

The literature reviewed above shows that in winter some species, which in South Sweden are parasitised by one or both of the two large gull species and not, or only rarely, by Common Gulls and Black-headed Gulls, seem to be used as hosts by the latter two species quite regularly in Continental Europe. Examples are Goosander, Tufted Duck and Coot. The main reason for this difference probably is that relatively few Common Gulls and Black-headed Gulls winter in Sweden, where Herring Gulls dominate numerically during the cold season. In South Sweden competition with the large gull species may also make kleptoparasitism less profitable for the smaller gulls, which in stead tend to feed in urban environments, such as at park ponds, etc.

References

- Amat, J.A. & Aguilera, E. 1990. Tactics of black-headed gulls robbing egrets and waders. *Anim. Behav.* 39: 70–77.
- Andersson, Å. 1971. Vad gör fiskmåsen i stan? *Medd. Skånes Ornitol. Fören.* 10: 1–2. (In Swedish.)
- Andersson, G., Berglund, O., Dahl, J., Rudenius, S. & Tisell, J. 1991. Skarvinvasionen i Ellestadsjön 1990. *Stenknäcken* 1991: 23–30. (In Swedish.)
- Anon. 1952. Common Gulls robbing other birds of food. *Brit. Birds* 45: 38.
- Arnell, A.R. 1981. Fiskmåsar parasiterar på storspov. *Fåglar i Västmanland* 12: 78. (In Swedish.)
- Baccetti, N. 1987. Further observations on kleptoparasitism by the Black-headed Gull, *Larus ridibundus*. *Riv. ital. Orn.* 57: 111–113.
- Barnard, C.J. & Thompson, D.B.A. 1985. *Gulls and Plovers: the Behaviour and Ecology of Mixed-species Feeding Groups*. Crom Helm, London.
- Bartlett, L.M. 1957. Ring-billed Gull steals food from Coot. *Wilson Bull.* 69: 182.
- Bauer, K.M. & Glutz, U.N. 1969. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Vol.3. Akademische Verlagsgesellschaft, Frankfurt am Main.
- Beintema, A.J. 1977. Intra-specific kleptoparasitism in black tern *Chlidonias nigra* triggered by temporary food shortage. *Bird Study* 44: 120–122.
- Bengtson, S.-A. 1966. Några iakttagelser rörande pirattendens hos tårnor och måsar. *Fauna och Flora* 61: 24–30. (In Swedish with summary in English.)
- Bergman, G. 1960. Über neue Futtergewohnheiten der Möwen an den Küsten Finnlands. *Ornis Fennica* 37: 11–28.
- Berndt, R.K. & Drenckhahn, D. 1974. *Vogelwelt Schleswig-Holsteins. Seetaucher bis Flamingo*. Ornithologische Arbeitsgruppe Schleswig-Holstein und Hamburg e.V., Kiel.
- Berndt, R.K. & Busche, G. 1993. *Vogelwelt Schleswig-Holsteins. Entenvögel*. Karl Wachholtz Verlag, Neumünster.
- Bezzel, E. 1958. Sturm- und Lachmöwen (*Larus canus* und *L. ridibundus*) als Nahrungsschmarotzer. *Ornithol. Mitt.* 10: 135.
- Boyd, A.W. 1944. Attacks on diving birds by Black-headed

- Gulls. *Brit. Birds* 38: 14–15.
- Brockmann, H.J. & Barnard, C.B. 1979. Kleptoparasitism in birds. *Anim. Behav.* 27: 487–514.
- Broom, M. & Ruxton, G.D. 1998. Evolutionary stable stealing: game theory applied to kleptoparasitism. *Behav. Ecol.* 9: 397–403.
- Bruun, J.B. 2001. Ett skarvliv. *Vår Fågelvärld* 60(2): 2–3. (In Swedish.)
- Buckley, N.J. 1987. Kleptoparasitism of Black-headed Gulls *Larus ridibundus* by Common Gulls *Larus canus* at a refuse dump. *Bird Study* 34: 10–11.
- Burger, J. & Gochfeld, M. 1979. Age differences in Ring-billed Gull kleptoparasitism on Starlings. *Auk* 96: 806–808.
- Burgess, J. 1974. Kleptoparasitism in Black-headed Gulls. *Bird Study* 21: 279.
- Calvario, E., Fraticelli, F. & Ruvolo, U. 1984. Some cases of kleptoparasitism of Black-headed Gull *Larus ridibundus* against Hooded Crow *Corvus corone cornix*, Ruff *Philomachus pugnax* and Garganey *Anas querquedula*. *Avocetta* 8: 107–108.
- de Leeuw, J.J. & Renema, W. 1997. Do Tufted Ducks *Aythya fuligula* feed by night to avoid kleptoparasitism? *Limosa* 70: 1–4. (In Dutch with summary in English.)
- Dittberner, H. & Dittberner, W. 1979. Die Sturmmöwe (*Larus canus*) als Nahrungsschmarotzer. *Ornithol. Mitt.* 31: 183–185.
- Druid, H. & Tranesjö, J. 1995. Höstuppträdandet av storskrake *Mergus merganser* i Roxen 1961–1995. *Vingspegeln* 14: 113–125. (In Swedish.)
- Duchrow, H. 1958. Stosstauchen und Beuterauben bei Möwen. *Vogelwelt* 79: 183–184.
- Dunn, E.K. 1973. Robbing behavior of roseate terns. *Auk* 90: 641–651.
- Ens, B.J. & Cayford, J.T. 1996. Feeding with other Oystercatchers. Pp. 77–104 in *The Oystercatcher: From individuals to populations*. (Goss-Custard, J.D. ed.). Oxford University Press.
- Ens, B.J., Esselink, P. & Zwaarts, L. 1990. Kleptoparasitism as a problem of prey choice: a study of mudflat-feeding curlews, *Numenius arquata*. *Anim. Behav.* 39: 219–230.
- Etienne, P. & Triplet, P. 1986. Le kleptoparasitisme du Goéland cendré *Larus canus* sur l’Huïtrier pie *Haematopus ostralegus* en baie de Somme. *L’Oiseau et RFO* 56: 376–378.
- Furness, R.W. 1987. Kleptoparasitism in seabirds. Pp. 77–100 in *Seabirds: feeding biology and role in marine ecosystems*. (Croxall, J. P. ed.). Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Géroutet, P. 1966. Premières conséquences ornithologiques de l’introduction de la “moule zébrée” *Dreissena polymorpha* dans le lac Léman. *Nos Oiseaux* 28: 301–307.
- Glegg, W.E. 1944. Predatory habits of Black-headed Gulls. *Brit. Birds* 38: 57.
- Goethe, F. 1956. Die Silbermöwe. *Neue-Brehm-Bücherei* 182. Ziemschen Verlag, Wittenberg Lutherstadt.
- Grace, J.W. 1980. Cleptoparasitism by ring-billed gulls of wintering waterfowl. *Wilson Bull.* 92: 246–248.
- Greig, S.A., Coulson, J.C. & Monaghan, P. 1983. Age-related differences in foraging success in the herring gull (*Larus argentatus*). *Anim. Behav.* 31: 1237–1243.
- Hackl, E. & Burger, J. 1988. Factors affecting piracy in herring gulls at a New Jersey landfill. *Wilson Bull.* 100: 424–430.
- Harrison, J. & Harrison, J. 1962. Goosanders “parasitised” by Black-headed Gulls. *Annu. Rep. Wildfowl Trust* 13: 172–173.
- Helms, O. 1936. Ornithologen Johann Dieterich Petersen (1717–1786), hans liv og arbejder. *Dansk Ornithol. Foren. Tidsskr.* 30: 7–149. (In Danish.)
- Hockey, P.A.R. 1980. Kleptoparasitism by Kelp Gulls *Larus dominicanus* of African Black Oystercatchers *Haematopus moquini*. *Cormorant* 8: 97–98.
- Hopkins, C.D. & Wiley, R.H. 1972. Food parasitism and competition in two terns. *Auk* 89: 583–594.
- Hulsman, K. 1976. The robbing behaviour of terns and gulls. *Emu* 76: 143–149.
- Hulsman, K. 1984. Selection of prey and success of silver gulls robbing crested terns. *Condor* 86: 130–138.
- Ingolfsson, A. 1969. Behaviour of gulls robbing Eiders. *Bird Study* 16: 45–52.
- Jacoby, H. & Leuzinger, H. 1972. Die Wandermuschel (*Dreissena polymorpha*) als Nahrung der Wasservögel am Bodensee. *Anz. orn. Ges. Bayern* 11: 26–35.
- Jacoby, H., Knötsch, G. & Schuster, S. 1970. Die Vögel des Bodenseegebietes. *Ornithol. Beob.* 67, Beiheft: 1–260.
- Johnston, F.J. 1945. Herring-Gulls robbing Lapwings. *Brit. Birds* 38: 278.
- Jönsson, P.E. 1984. Herring Gulls both exploiting and ‘helping’ feeding shags. *Brit. Birds* 77: 121–122.
- Källander, H. 1975. Gråtrut *Larus argentatus* som näringsparasit på sångsvan *Cygnus cygnus*. *Anser* 14: 29–38. (In Swedish with summary in English.)
- Källander, H. 1977. Piracy by Black-headed Gulls on Lapwings. *Bird Study* 24: 186–194.
- Källander, H. 1979. Skratmåsen (*Larus ridibundus*) som kleptoparasit på tofsvipa (*Vanellus vanellus*). *Fauna och Flora* 74: 200–207. (In Swedish with summary in English.)
- Källander, H. 2000. Learning the task: age-related differences in the proficiency of Black-headed Gulls kleptoparasitising Lapwings. *Ornis Svecica* 10: 7–12.
- Källander, H. 2006. Kittiwakes *Rissa tridactyla* as kleptoparasites of Great Cormorants *Phalacrocorax carbo*. *Ornis Svecica* 16: 168–169.
- Källander, H. & Rosenkvist, L. 2000. Differential daytime distribution by age in black-headed gulls *Larus ridibundus*: adult physical dominance or competitive superiority? *Ibis* 142: 491–494.
- Khatchikian, C.E., Favero, M. & Vassalo, A.I. 2002. Kleptoparasitism by Brown-headed Gulls and Grey-hooded Gulls on American Oystercatchers. *Waterbirds* 25: 137–141.
- King, B. 1966. Herring Gulls trying to snatch fish from great northern divers. *Brit. Birds* 59: 247.
- Knapton, R.W. & Knudsen, B. 1978. Food piracy by American Wigeons on American Coot. *Can. Field-Natur.* 92: 403–404.
- Kumerloeve, H. 1953. Stosstauchende Lachmöwen (*Larus ridibundus*). *Beitr. Vogelk.* 3: 243–244.
- Lamore, D. 1953. Ring-billed gulls stealing fish from female American mergansers. *Wilson Bull.* 65: 210–211.
- Lehmann, C. 1978. Die Lachmöwe als Nahrungsschmarotzer bei fütternden Haubentauchern. *Falke* 25: 133.
- Lovell, H.B. 1945. Reaction of American Mergansers to Herring Gull depredations. *Wilson Bull.* 57: 202.
- Madsen, F.J. 1954. On the food habits of the diving ducks in Denmark. *Dan. Rev. Game Biol.* 2: 157–266.

- Martínez, M.M. & Bachmann, S. 1997. Kleptoparasitism of the American Oystercatcher *Haematopus palliatus* by gulls *Larus* spp. in Mar Chiquita Lagoon, Buenos Aires, Argentina. *Marine Ornithology* 25: 68–69.
- Massingham, H.J. 1921. Parasitism of Black-headed Gulls. *Brit. Birds* 14: 260–261.
- Meinertzhagen, R. 1959. *Pirates and Predators*. – Oliver & Boyd, London.
- Mills, R.T. 1980. Black-headed Gulls stealing from feeding Oystercatchers. *Brit. Birds* 73: 349–352.
- Neub, M. 1970. Winternahrung und Kommensalismus der Lachmöwe (*Larus ridibundus*). *Ornithol. Mitt.* 22: 31–35.
- Nilsson, L. 1965. Observations of the spring behaviour of the Red-breasted Merganser. *Vår Fågelvärld* 24: 244–256. (In Swedish with summary in English.)
- Nilsson, L. 1966. The behaviour of the Goosander (*Mergus merganser*) in the winter. *Vår Fågelvärld* 25: 148–158.
- Nilsson, L. 1970. Food-seeking activity of south Swedish diving ducks in the non-breeding season. *Oikos* 21: 145–154.
- Nilsson, L. 1991. Distribution, population size and long-term changes in population size of wintering waterfowl in Sweden. *Ornis Svecica* 1: 11–28. (In Swedish with comprehensive summary in English.)
- Nilsson, L. 2005. Forty years of midwinter counts of waterfowl along the coasts of Scania, south Sweden, 1964–2003. *Ornis Svecica* 15: 127–148.
- Oro, D. 1996. Interspecific kleptoparasitism in Audouin's gull *Larus audouinii* at the Ebro delta, northeast Spain: a behavioural response to low food availability. *Ibis* 138: 218–221.
- Oro, D. & Martínez-Vilalta, A. 1994. Factors affecting kleptoparasitism and predation rates upon a colony of Audouin's gull (*Larus audouinii*) by yellow-legged gulls (*Larus cachinnans*) in Spain. *Colon. Waterbirds* 17: 35–41.
- Payne, R.B. & Howe, H.F. 1976. Cleptoparasitism by gulls of migrating shorebirds. *Wilson Bull.* 88: 349–351.
- Pearse, T. 1921. Parasitism of gulls on ducks. *Brit. Birds* 15: 70.
- Pettitt, R.G. 1952. Comparative aggressiveness of the first-year and adult Black-headed Gull. *Brit. Birds* 45: 333–334.
- Podmore, A. 1973. Herring Gull piracy. *Bird Life (RSPB)*, Jan/Mar 1973: 36.
- Prys-Jones, O.E. 1973. Interactions between gulls and Eiders in St Andrews Bay, Fife. *Bird Study* 20: 311–313.
- Ratcliffe, N., Richardson, D., Scott, R.L., Bond, P.J., Westlake, C. & Stennett, S. 1997. Host selection, attack rates and success rates for black-headed gull kleptoparasitism of terns. *Colon. Waterbirds* 20: 227–234.
- Ritzel, L. 1978. Mantelmöwe (*Larus marinus*) als Nahrungsschmarotzer beim Gänsesäger (*Mergus merganser*). – *Vogelk. Ber. Niedersachs.* 10: 88–89.
- Roberts, B. 1934. Notes on the birds of Central and South-East Iceland, with special reference to food-habits. *Ibis* 13, Ser.4: 239–264.
- Rockwell, E.D. 1982. Intraspecific food robbing in glaucous-winged gulls. *Wilson Bull.* 94: 282–288.
- Roos, G. 1982. The autumn migration of the Red-breasted Merganser *Mergus serrator* at Falsterbo. *Anser* 21: 149–162. (In Swedish with summary in English.)
- Rüppel, G. 1977. *Bird Flight*. – Van Nostrand Reinhold Company, New York.
- Sage, B.L. 1955. Black-headed Gull alighting on the back of Tufted Duck. *Brit. Birds* 48: 177.
- Sage, B.L. 1963. Gulls "parasitising" ducks and other birds. *Annu. Rep. Wildfowl Trust* 14: 173–174.
- Schenkeveld, L.E. & Ydenberg, R.C. 1985. Synchronous diving by surf scoter flocks. *Can. J. Zool.* 63: 2516–2519.
- Schmidt, G. 1954. Zum Rauben der Schmarotzer-Raubmöwe. *Vogelwelt* 75: 147–151.
- Schmidt, G. 1958. Möwen als Nahrungsschmarotzer bei Sägen. *Heimat (Kiel)* 65: 284–285.
- Sellin, D. 1986. Zum Nahrungserwerb überwinternder Graureiher (*Ardea cinerea*). *Ökol. Vogel/Ecol.Birds* 8: 110–112.
- Söding, K. 1950. Pfeifenten als Nahrungsschmarotzer bei Blässhühnern. *Ornithol. Mitt.* 2: 146–147.
- Steele, W.K. & Hockey, P.A.R. 1995. Factors influencing rate and success of intraspecific kleptoparasitism among kelp gulls (*Larus dominicanus*). *Auk* 112: 847–859.
- Steinbacher, F. 1929. Winterliches Vogelleben am Müggelsee. *J. Ornithol.* 77: 480–489.
- Steiniger, F. 1952. Bilder vom Tauchen der Silbermöwe. *Vogelwelt* 73: 157–159.
- Stichmann, F. 1965. Die Lachmöwe (*Larus ridibundus* L.) als Nahrungsschmarotzer. *J. Ornithol.* 106: 318–323.
- Sueur, F. 1993. La raison de choix de l'hôte lors du kleptoparasitisme des limicoles par la Mouette rieuse. *Rev. Ecol.(Terre Vie)* 48: 65–71.
- Svensson, S., Svensson, M. & Tjernberg, M. 1999. Svensk fågelatlas. *Vår Fågelvärld*, Suppl. 31, Stockholm.
- Tinbergen, N. & Norton-Griffiths, M. 1964. Oystercatchers and mussels. *Brit. Birds* 57: 64–70.
- Triplet, P. 1993. La Mouette rieuse *Larus ridibundus* kleptoparasite de l'Huîtrier-pie *Haematopus ostralegus* consommateur de coques *Cerastoderma edule* en baie de Somme. *Alauda* 61: 180.
- Vader, W. 1979. Cleptoparasitism on Bar-tailed Godwits by Common Gulls. *Fauna (Oslo)* 32: 62–65. (In Norwegian with summary in English.)
- Verbeek, N.A.M. 1977. Comparative feeding behavior of immature and adult gulls. *Wilson Bull.* 89: 415–421.
- Vernon, J.D.R. 1972. Feeding habits of the Black-headed and Common Gulls. Part 2 – Food. *Bird Study* 19: 173–186.
- Vinicombe, K.E. 1976. Feeding association between gulls and Great Crested Grebes. *Brit. Birds* 69: 506.
- Wagner, S. 1962. Über Verhalten und Brutbiologie des Blesshuhns (*Fulica atra*). *Beitr. Vogelk.* 7: 381–440.

Sammanfattning

Uppsatsen behandlar fyra måsfåglares (skrattnås, fiskmås, gråtrut och havstrut) stöld av föda från andra arter, s.k. kleptoparasitism. Den baseras på iakttagelser gjorda i södra Sverige, främst Skåne, från slutet av 1950-talet till dags dato och kan ses som en slags katalog över kleptoparasitism hos de nämnda måsarterna. Utgångspunkt för redovisningen är de värdarter, som de behandlade måsfåglaarterna setts utnyttja. Uppgifter presenteras om säsongsmässig förekomst av den aktuella formen

av kleptoparasitism, parasitens attackbeteende och värdartens metoder att undgå att förlora sitt byte. I flertalet fall redovisas också kleptoparasitens framgång, dvs andelen lyckade stöldförsök av samtliga gjorda, uttryckt i procent. För varje värdart refereras också relevant litteratur, som behandlar olika måsararters utnyttjande av denna. I den följande svenska sammanfattningen har dock dessa litteraturreferenser uteslutits. Förekomsten av kleptoparasitism mot de olika värdarterna i södra Sverige sammanfattas i ett Appendix, som också innehåller uppgifter om parasiternas attackframgång.

Värdarterna och de måsararter som setts utnyttja dem

Skäggdopping

Flertalet observationer härrör från Vombsjön, där upp mot 2000 skäggdoppingar födosöker under senhösten. Framför allt fiskmås, men i ringa mån också skratmås och gråtrut, associerade sig regelbundet med fiskande doppingar. De mindre arterna torde i huvudsak ha utnyttjat fisk, som pressats upp mot ytan av doppingarnas dykaktivitet, men attacker av fiskmås mot doppingar med fisk iaktogs också, dock med låg framgång (två lyckade av totalt 18 attacker). I Centraleuropa tycks kleptoparasitism från fisk- och skratmåsars sida mot övervintrande skäggdoppingar vara vanlig på vissa lokaler.

Storskarv

Såväl solitärt fiskande skarvar (vid kusten) som flockfiskande (såväl vid kusten som i insjöar) utsattes regelbundet för kleptoparasitism från grå- och havstrutar. Speciellt de stora fiskeflockar, som regelbundet kunde ses utanför Falsterbo om hösten, i Skälderviken under vintern, och i Vombsjön under framför allt senhöst och vinter, attraherade stora mängder trutar. Avstånden var dock oftast för stora för att trutarnas framgång skulle kunna avgöras. Därtill kom att en skarv med fisk ofta attackerades samtidigt av flera trutar, vilket resulterade i ett virrvarr av vingar. Materialet från Vombsjön antyder dock att cirka 20% av alla attacker var lyckade, såväl för grå- som havstrut (N=81 attacker). Under skarvfiskena var försök till inomartparasitism mycket vanliga. När skarvar, som kommit upp med en stor fisk och ruschande över vattenytan försökte undkomma förföljande artfränder, utlöste detta nästan alltid attacker från trutarnas sida.

Sångsvan

Hur sångsvanar, som livnärde sig på sandmusslor *Mya arenaria* vid Öresundskusten, parasiterades av gråtrutar har tidigare beskrivits (Källander 1975). Trutarnas ofta mycket häftiga angrepp på svanarna resulterade i nära hälften av fallen (N=504) i att truten erövrade bytet.

Vigg och bergand

Vintertid övervintrar viggan talrikt (och berganden tämligen sällsynt) längs skånekusten, där den i stor utsträckning tycks utnyttja blåmusslor. Viggan är emellertid vintertid i huvudsak nattaktiv, men andelen viggas som dyker, ökar med sjunkande temperatur. I konsekvens härmed föreligger de flesta iakttagelserna av kleptoparasitism från kärva vinterperioder. Till skillnad från på kontinenten, där såväl fisk- som skratmås utnyttjar viggas, parasiterades viggarna längs skånekusten nästan uteslutande av gråtrutar, vilka låg utspridda i viggflockarna och attackerade fåglar som kom upp med musslor i näbben. Viggarna försökte undkomma genom att dyka, varvid de ofta släppte sitt byte. I mer än hälften av de observerade attackerna lyckades gråtruten stjäla musslan.

Ejder

Associeringen av framför allt gråtrut (mera sällan havstrut) med ejder var en av de vanligast förekommande och iaktogs under alla månader, främst dock under perioder då ejdrarna uppträdde i större flockar, som under vintern och vårsträcket. Gråtrut sågs kleptoparasitera ejder ungefär 10 gånger oftare än vad havstrut gjorde. Även om trutar några få gånger sågs stjäla fisk (och fiskrens) från ejder, var ejdrarnas viktigaste föda utan tvivel blåmusslor. Gråtrutarnas framgång vid stöld av musslor var ganska hög, 38,5% (N=325 försök). Trutarna försökte ofta monopolisera en grupp dykande ejdrar eller en del av en större flock, något som beskrivits också från Scotland och Island.

Sjööorre och svärta

Jag gjorde endast en iakttagelse vardera av kleptoparasitism av svärta (en mindre flock gråtrutar, som attackerade en flock aktivt dykande svärter utanför hallandskusten i slutet av juni) och sjööorre (två gråtrutar, som bevakade en flock på Skälderviken vintertid). Sannolikt förekommer kleptoparasitism av dessa arter oftare än vad mina iakttagelser

antyder, men båda arterna håller företrädesvis till långt från kusten (Nilsson 2005), vilket försvårar observationer.

Knipa

Knipflockar bevakades ganska regelbundet vintertid av gråtrutar, åtminstone under kärvare förhållanden. Trutarna sam omkring bland kniporna och attackerade då dessa kom upp med byte. Framgången var dock låg, 7%, om tre attacker mot knipor som fångat fisk utesluts. Många gånger sågs trutar ligga i knipflockar och uppmärksammat följa knipornas födosök men utan att attackera. Anledningen härtill och till den generellt låga framgången var säkerligen att knipan normalt lever på förhållandevis små byten, vilka snabbt kan sväljas.

Storskrak, småskrak och salskrak

Under senhösten uppträder mycket höga antal av storskrak i flera Syd- och Mellansvenska sjöar. Högstasiffror om 25 000 individer har rapporterats från Roxen (Druid & Tranesjö 1995) och 13 000 i Åsnen (O. Bondesson i brev). På dessa platser bildar de fiskeflockar om ibland åtskilliga tusen fåglar. Dessa attraherar regelbundet trutar, som försöker stjåla fisk. Också småskranken bildar ibland stora ansamlingar. Så är t.ex. fallet utanför Måkläppen vid Falsterbo i september–oktober (Roos 1982). Också dessa fiskeflockar attraherar stora mängder kleptoparasiterande trutar. Vintertid är båda arterna tämligen talrika längs de sydsvenska kusterna, vanligen med storskrakarna närmast stranden och småskrakarna längre ut.

Såväl stor- som småskrakar parasiterades av både havstrut och gråtrut, med havstrutar oftare associerade med storskrakar, och gråtrutar oftare med småskrak, en skillnad som är statistiskt säkerställd ($P < 0,001$; vinterdata från Skånes sydkust, där båda trutararterna förekommer tillsammans). Både havstrut och gråtrut hade högre framgång vid parasitism av storskrak än vid parasitism av småskrak ($P < 0,03$ resp. $P = 0,05$). Havstrut hade högre framgång (53%, $N = 102$ attacker) än gråtrut (28%, $N = 158$ attacker) vid attacker mot storskrak medan ingen skillnad upptäcktes vid attacker mot småskrak, men antalet havstrutsattacker mot småskrak var lågt. Vid Vombsjön sågs också en del attacker av fiskmåsar mot flockfiskande storskrakar, dock med låg framgång (två av 18 attacker).

Vid kusten uppträdde trutars kleptoparasitism av storskrak i stor utsträckning under kärva vinterförhållanden, då storskrakarna koncentrerades

till isfria områden. Under den stränga kylan i februari 1985 fiskade exempelvis storskrakar talrikt i Ystad hamn, som hölls öppen av de stora Polenfärjorna. Såväl inomartsparasitism som parasitism från havs- och gråtrutars sida var mycket intensiv. Skrakar försökte vanligen undgå att förlora sin fisk genom en snabb rusch längs vattenytan, förföljda både av artfränder, vilka t.o.m. klättrade på ryggen av den flyende skraken, och av trutar. Trots att havstrutar endast utgjorde 20% av hamnens trutar, lade de beslag på 88% av den fisk som stals från skrakarna. Dels tog de ofta över positionen närmast en flyende skrak från en gråtrut, dels tvingade de gråtrutar att ge ifrån sig stulna fiskar.

Sothöna

Åtta av nio iakttagelser av parasitism mot sothöns skedde under december–februari och sju av dem rörde gråtrutar. I de aktuella fallen dök sothönsen efter musslor och trutarna sam bland dem och attackerade när en sothöna kom upp med en mussla. Sothönsen försökte undkomma genom att rusa längs vattenytan, men 11 av 15 registrerade attacker var framgångsrika.

Strandskata

Blott två gånger iakttog jag kleptoparasitism mot strandskator, i juli respektive augusti. Vid båda tillfällena letade strandskatorna daggmåsar på bara åkrar. Vid det ena tillfället sågs fiskmåsar göra ett antal attacker mot tre strandskator, vid det andra var nio strandskator utspridda över en åker och attackerades av såväl skrattmåsar som gråtrutar när de funnit maskar. När en strandskata attackerades av en gråtrut sprang den undan och lämnade masken kvar på marken, men vid några tillfällen lyfte den med masken varvid den snabbt flög ifrån den förföljande truten. Strandskator, som lyckats svälja sitt byte, hotade attackerande skrattmåsar. Lyckade attacker sågs vid båda de nämnda tillfällena, men inget mått på måsfåglarnas framgång kan ges.

Ljungpipare och tofsvipa

Skratt- och fiskmåsans utnyttjande av framför allt tofsvipor, men också i stor utsträckning av ljungpipare, var den mest utbredda formen av kleptoparasitism i Sydsverige och förekom frekvent på åkermark och permanent gräsmark. Den kunde ses från sensommaren till dess de båda pipararterna lämnat landet, med en topp i Skåne i slutet av september och under oktober. Kleptoparasitism var vanlig

kalla vårar, då tofsvipor rastade i flock, medan den under varma vårar, då tofsviporna snabbt spred ut sig på häckningsreviren, kunde saknas helt. Parasitism mot ljungpipare om våren verkade nästan uteslutande förekomma under kyliga perioder, då ljungpipare rastade på gräsmarker. Beteendet har tidigare både beskrivits och analyserats i detalj.

Skratt- och fiskmåsar hade identisk framgång vid parasitism av tofsvipor (55%), medan fiskmåsar (52%) var effektivare än skrattmåsar (42%) vid parasitism av ljungpipare ($P=0,002$). Gamla måsar hade högre framgång än unga måsar, en skillnad som till stor del utjämnades under höstens gång.

Ytterligt få gånger sågs även gråtrutar parasitera på tofsvipor. Vid en av dessa var gråtrutarna utspridda bland tofsviporna på måsmanér och attackerade vipor som funnit en mask. Sådana attacker blev framför allt lyckosamma när vipan lämnade masken på marken och sprang undan, medan framgången var mycket sämre vid luftjakter.

Storspov

Nästan samtliga iakttagelser gjordes under kalla vårar, då storspovflockar rastade på gräsmark. I flertalet fall var den parasiterande arten skrattmås, blott i ett fall fiskmås. Måsarna attackerade storspov när dessa halat upp en mask eller ibland redan när spovens rörelser visade att den var i färd med detta. Storspovarna använde tre olika metoder för att undgå att förlora sitt byte: (1) huka sig och rikta näbben mot måsen; (2) springa undan i zig-zag; och (3) ta till vingarna. Både attacker på marken och luftjakter resulterade ibland i att måsen lyckades stjåla masken (15% av fallen, $N=155$). Utbytet av att parasitera storspovar var dock lågt jämfört med att parasitera tofsvipor. Under 120 "måsminuter" erhöll varje mås i medeltal blott 0,1 daggmask att jämföras med 0,27 maskar vid parasitism av tofsvipor.

Andra vadare

Några få gånger iakttogs "opportunistiska" försök av skrattmåsar till stöld av daggmaskar från brushanar och grönbenor på översvämmade ängar. Brushanarna räddade dock sina byten genom att snabbt springa undan i zig-zag, medan grönbenorna omedelbart släppte masken då de attackerades.

Björktrast och rödvingetrast

Under 12 dagar om våren, alla utom en i april, noterades skrattmåsparasitism av björktrastar (och

tillfälligtvis också rödvingetrastar). Detta skedde i samband med köldperioder, då trastarna rastade i stora flockar på gräsmark. Måsarna cirklade antingen lågt över de födosökande trastarna eller stod utspridda och bevakade dem uppmärksamt. I det förra fallet dök de snabbt ned när en trast halade upp en daggmask, i det senare fallet gjorde de en snabb anflygning. Båda resulterade ibland i att måsen lyckades erövra masken. En del attacker gav upphov till långa luftjakter. Trots att de stulna maskarna var mycket stora, torde måsarnas utbyte ha varit ganska lågt, nämligen 0,05 mask/mås/min.

Kråkfåglar

"Opportunistiska" attacker av fiskmåsar mot kajor och råkor, som funnit maskar, sågs ganska ofta i jordbrukslandskapet, men jag bedömde dem som ganska ointressanta. Av denna anledning registrerades utgången vid endast åtta av attackerna mot kaja och 15 mot råka; i samtliga fall blev de resultatlösa.

Stare

Starar utsattes för kleptoparasitism av fisk- och skrattmåsar i två helt olika situationer, dels i samband med köldinbrott om våren, då stararna under födosöket klumpade ihop sig i tätta svärmar framför allt på gräsmark, dels i jordbrukslandskapet under hela hösten och i synnerhet i samband med plöjning och harvning (Figur 1). När måsarna utnyttjade tätta starsvärmar om våren använde de endera av två metoder. Antingen flög de lågt över flocken och dök ned mot starar som funnit en mask eller så stod eller gick de inne i starflocken och gjorde korta anflygningar mot starar med mask. Stararna å sin sida försökte undkomma genom att springa eller flyga undan och i båda fallen göra tvära kast. Ibland resulterade måsarnas stöldförsök i långa luftjakter. Sådana var också vanliga i andra situationer, såväl vår som höst.

Höstetid iakttogs attacker mot starar ofta i samband med plöjning. När plogen passerat upphörde efter en stund måsarnas sökande efter maskar medan starar, när sådana fanns med, fortsatte att finna maskar bland tiltorna. De attackerades då av måsar. Också i andra situationer när starar födosökte på bara åkrar, ofta tillsammans med måsar, tofsvipor och ibland också ljungpipare, utsattes de för kleptoparasitism från måsarnas sida. Måsarnas framgång berodde mycket på omständigheterna. Långa luftjakter var positiva (från måsens synpunkt) i 38% av fallen (skrattmås) respektive 44% (fiskmås) mot

endast 16–19% av attacker till fots eller efter en kort anflygning.

Liksom vid andra former av kleptoparasitism hade bytesstorleken en mycket stor inverkan på kleptoparasitens framgång. Måsarnas framgång var större då stararna hanterade större byten (Figur 2).

Diskussion

Två former av kleptoparasitism mellan arter?

Jag har valt att skilja mellan ”opportunistisk” och ”reguljär” kleptoparasitism. Den förra är när olika arter utnyttjar samma slags föda och födosöker tillsammans, som exempelvis i anslutning till jordbruksredskap. När en fågel då finner ett större byte, kan det vara lönsamt för en annan individ att försöka stjäla bytet (”tillfället gör tjuven”). Av större intresse är de fall, där kleptoparasiten uppenbarligen lärt sig att känna igen vissa värdarter och associera sig med dessa, åtminstone när dessa födosöker aktivt. Exempel är skratt- och fiskmåsar utnyttjande av tofsvipor, gråtrutars av ejder, samt havs- och gråtrutars av skarvar och skrakar. Reguljär parasitism kombineras normalt inte heller med något eget aktivt födosök från parasitartens sida utan den förlitar sig på värdartens förmåga att finna byten (Payne & Howe 1976, Källander 1977, Buckley 1987; för ett exempel på motsatsen, se Ens et al. 1990).

I vilka situationer förekommer kleptoparasitism mellan arter?

Generellt skall man förvänta sig att kleptoparasitism skall förekomma när utbytet av parasitismen är större än av andra födosöksmetoder. Sådana situationer kan vara när en värdart gör föda tillgänglig, vilken parasiten eljest inte skulle ha tillgång till (dykande fåglar, vilka når föda på mycket större djup än måsar och trutar) eller när värdarten är långt skickligare än parasiten på att upptäcka dold föda (tofsvipor, ljunpipare, strandkator). Kleptoparasitism skall framför allt förväntas under perioder av födoknapphet (Furness 1987), något som stöds av att många av de här redovisade fallen förekom under kärva vinterförhållanden eller under kallluftsinbrott under våren.

Vilka faktorer påverkar en kleptoparasits framgång?

En viktig faktor, som påverkar en kleptoparasits framgång, är bytets storlek eller hanteringstid (dvs

den tid det tar från det värden finner bytet tills det kan sväljas). Dessa två variabler är oftast positivt korrelerade, även om det kan finnas enstaka undantag. Ett bytes storlek har visats påverka såväl risken att en värd skall attackeras som risken att den skall förlora sitt byte.

Ett sätt att öka sin framgång vid kleptoparasitism kan vara att försvara ett antal värdar (eller ett område, där värdarna födosöker), något som iakttagits i ett flertal kleptoparasitiska sammanhang (bl.a. gråtrutar och sångsvanar, Källander 1975; trutar och ejdrar, Ingolfsson 1969, Prys-Jones 1973; gråtrutar och viggas, detta arbete; skratmåsar och tofsvipor, Källander 1977, Barnard & Thompson 1985; fiskmåsar och strandkator, Triplet & Etienne 1986; fiskmåsar och myrspovar, Vader 1979).

Kan andelen lyckade attacker användas som ett mått på metodens lönsamhet?

I denna uppsats har jag presenterat en del data på hur stor andel av försöken till kleptoparasitism, där den parasiterande arten lyckats stjäla bytet från värden. Är detta ett bra mått på metodens lönsamhet? Borde man inte i stället jämföra nettoutbytet av kleptoparasitism med motsvarande för andra födosöksmetoder? Det senare vore säkert att föredra, men det faktum att det tycks finnas ett positivt samband mellan hur ofta en viss typ av kleptoparasitism uppträder och kleptoparasitens framgång, mått som procenten lyckade attacker, gör att det senare måttet antagligen med fördel i många fall kan användas som en ersättning för det mer svåratt mätta nettoutbyte.

Är kleptoparasitism viktig i de fyra måsarternas näringsökologi?

Först kan konstateras att skratmåsar under vissa årstider tycks kunna livnära sig uteslutande genom att parasitera på tofsvipor. Ytligt betraktat förefaller dock kleptoparasitism många gånger vara ett ganska betydelselöst näringsfång jämfört med andra metoder att skaffa sig föda. Antalet trutar inbegripna i parasitism mot dykänder längs kusten var t.ex. många gånger ringa jämfört med antalet i hamnar och på soptippar. Detta utesluter dock inte att kleptoparasitism kan ha betydelse. För det första kan den ha varit betydelsefull för en del av trutpopulationen. För det andra ökar omfattningen av kleptoparasitism under perioder av födobrist, och det är under sådana perioder som dess betydelse skall utvärderas.

Appendix. The host species, and the gull species observed kleptoparasitising them in South Sweden. The gull species are abbreviated as follows: GB = Great Black-backed Gull, HG = Herring Gull, CG = Common Gull and BhG = Black-headed Gull. Gull species seen to parasitise a particular host only occasionally are in parentheses. Comments refer to how frequently the host was parasitised by its main kleptoparasite(s). Success rates are also indicated. For scientific names, see text.

De olika värdarterna och de måsararter som sågs kleptoparasitera dem. GB = havstrut, HG = gråtrut, CG = fisk-mås och BhG = skratmås. Måsararter som endast tillfälligtvis setts kleptoparasitera en viss värdart ges inom parentes. Kommentarer avser hur ofta en viss värdart utnyttjades av sin huvudsakliga parasitart (-arter). Kleptoparasiternas framgång (procent lyckade försök) anges också. För arternas vetenskapliga namn, se texten.

| Host species Värdart | Kleptoparasite Kleptoparasit | Comments on occurrence and kleptoparasites' success rates Kommentarer |
|---|---------------------------------|--|
| Black-throated Diver <i>Storlom</i> | GB, HG | Only observed a few times. Success rate unknown <i>Få iakttagelser, framgång okänd</i> |
| Great Crested Grebe <i>Skäggdopping</i> | (HG), CG | May occur slightly more often than observations suggest but success rate apparently low <i>Kan förekomma oftare än observationerna antyder men framgången uppenbarligen låg</i> |
| Great Cormorant <i>Storskarv</i> | GB, HG, (CG) | Common both inland (all seasons) and at the coast (autumn, winter). Success rate c.20% <i>Vanligt förekommande i inlandet (alla årstider) och vid kusten (höst, vinter). Framgång c.20%</i> |
| Whooper Swan <i>Sångsvan</i> | HG | Perhaps occurs rather frequently along sandy coasts, but may have become rarer in recent decades as Whooper Swans have increasingly turned to grazing inland. Success rate almost 50% <i>Förekommer ev. ganska ofta längs sandiga kuster men kan ha blivit ovanligare i takt med att sångsvanar i ökad utsträckning betar i inlandet. Framgång nästan 50%</i> |
| Tufted Duck <i>Vigg</i> | HG (BhG, CG) | Along the coast in harsh winter conditions. Success rate seemed to be around 50% <i>Längs kusten under kärva vinterförhållanden. Framgång runt 50%</i> |
| Greater Scaup <i>Bergand</i> | HG | Occurrence as for Tufted Duck. No data on success rate <i>Förekomst som för vigg. Inga data om framgång</i> |
| Eider <i>Ejder</i> | GB, HG | Very common, especially in winter and during the Eider's spring migration. Success rate just <40% <i>Mycket vanligt förekommande, särskilt vintertid och under ejderns sträckperiod om våren. Framgång strax under 40%</i> |
| Velvet Scoter, Black Scoter <i>Svärta, sjöorre</i> | HG | Only observed once for each species; probably occurring more often than observations suggest. No data on success rate <i>Endast en observation för vardera arten, men förekommer ev. oftare en iakttagelserna antyder. Framgång okänd</i> |
| Common Goldeneye <i>Knipa</i> | HG | Seen quite frequently at the coast in harsh winter conditions. Success rate apparently very low <i>Ofta längs kusten under kärva vinterförhållanden. Framgången uppenbarligen mycket låg</i> |

forts.

Appendix forts.

| Host species <i>Värdart</i> | Kleptoparasite <i>Kleptoparasit</i> | Comments on occurrence and kleptoparasites' success rates <i>Kommentarer</i> |
|---|--|---|
| Goosander <i>Storskrak</i> | GB, HG, (CG) | Common, mostly in late autumn and winter. Success rate c.50% (GB) and 30% (HG) <i>Vanligt förekommande, särskilt höst och vinter.</i> <i>Framgång c.50% (GB) och 30% (HG)</i> |
| Red-breasted Merganser <i>Småskrak</i> | GB, HG | Almost year-round, especially by HG. Success rate 15–20% <i>Nästan året runt, särskilt av HG. Framgång 15–20%</i> |
| Eurasian Coot <i>Sothöna</i> | HG, (BhG,CG) | Seen a few times in winter. Success rate c.70% (HG) but few attacks recorded <i>Några få gånger vintertid. Framgång (HG) c.70% men få attacker registrerade</i> |
| Oystercatcher <i>Strandskata</i> | BhG, CG, HG | Only seen twice when Oystercatchers were feeding on earth worms. No data on success rate <i>Endast två gånger, då strandskator livnärde sig på daggmask.</i> <i>Inga data om framgång</i> |
| Northern Lapwing <i>Tofsvipa</i> | BhG, CG, (HG) | Widespread and common. Success rate c.55% (BhG, CG) <i>Vanligt förekommande. Framgång c.55%</i> |
| Golden Plover <i>Ljungpipare</i> | BhG, CG | Widespread and common in autumn. Success rate c.40–50% <i>Vanligt höstetid. Framgång c.40–50%</i> |
| Curlew <i>Storspov</i> | BhG, CG | Seen only a few times when Curlew flocks stopped over during spring migration. Success rate c.15% (BhG) <i>Endast när storspovar rastade i kallt väder om våren.</i> <i>Framgång c.15%</i> |
| Ruff, Wood Sandpiper <i>Brushane, grönbena</i> | BhG | Opportunistic attacks, flooded meadows in spring <i>Opportunistiska attacker på blöta ängar om våren</i> |
| Fieldfare <i>Björktrast</i> | BhG | In cold weather during spring migration. No data on success rate but gulls' intake rate very low <i>I kallt väder under vårflyttningen. Inga data om framgång men litet energiintag per tidsenhet</i> |
| Rook, Western Jackdaw <i>Råka, kaja</i> | CG | Opportunistic attacks in connection with farming operations. Success rate zero but sample small <i>Opportunistiska attacker i samband med jordbruksverksamhet.</i> <i>Framgång ingen</i> |
| Common Starling <i>Stare</i> | BhG, CG, (HG) | Regularly in cold weather during Starlings' spring migration, more opportunistically during farming operations in autumn. Success rate depending on gulls' tactic varying from c.16% to c.45% <i>Regelbundet vid kallt väder under starens sträckperiod om våren, mer opportunistiskt i samband med jordbruksaktivitet om hösten. Framgång beroende av attackmetod, 16–45%</i> |

Wind-dependent foraging flight in the Osprey *Pandion haliaetus*

Vindberoende flygteknik hos födosökande fiskgusar Pandion haliaetus

ROINE STRANDBERG, THOMAS ALERSTAM & MIKAEL HAKE

Abstract

We studied the foraging technique of Ospreys *Pandion haliaetus* during different wind speed conditions at Lake Hammarsjön, Sweden in autumn 2003. Different fishing techniques were used with a shift in relation to wind speed: (1) without hovering, (2) hovering with pure flapping flight, (3) hovering with flapping flight and gliding into the wind, and (4) hovering with pure gliding. The results supported our predictions that hovering is constrained at low wind speeds and gliding restricted to wind speeds exceeding 7 m/s. Mixing flapping and gliding flight when hovering may be done as a trade-off between increased fishing efficiency associated with flapping flight and energy-saving combined with gain in total hovering time associated with gliding intervals. The relationship between hovering time and wind speed differed significantly between males and females. At wind

speeds up to about 3.0 m/s, the hovering time increased more steeply with increasing wind speed for males than for females. In contrast, hovering time was shorter for males than for females at high wind speeds. The juveniles showed a lower mean, smaller scatter, and less increase in hovering time along the wind speed gradient.

Roine Strandberg, Department of Animal Ecology, Lund University, Ecology Building, SE-223 62 Lund, Sweden. E-mail Roine.Strandberg@zooekol.lu.se.

Thomas Alerstam, Department of Animal Ecology, Lund University, Ecology Building, SE-223 62 Lund, Sweden.

Mikael Hake, Wildlife Damage Centre, Grimsö Wildlife Research Station, Department of Conservation Biology, Swedish University of Agricultural Sciences, SE-730 91 Riddarhyttan, Sweden.

Received 6 January 2006, Accepted 30 June 2006, Editor: A. Hedenström

Introduction

The fishing technique and success of foraging Ospreys *Pandion haliaetus* have been studied during different weather conditions (Grubb 1977a, Grubb 1977b, Stinson et al. 1987, Machmer & Ydenberg 1990). These studies indicate that wind speed affects the foraging technique and success, but the gradual change in foraging technique over a wide range of wind speeds, which is the objective of this study, has not been analyzed. Studies on the wind-dependence of the Osprey's foraging may be important for evaluating the overall foraging performance of the species and for understanding how foraging constraints relate to ecological and evolutionary aspects such as migration performance, survival and reproduction.

Ospreys regularly hunt by hovering, keeping a stationary position in the air while flying into the wind, before diving into the water to catch a fish. We use the term hovering in a wide sense, not only reflecting stationary flight in still air but also sta-

tionary (relative to ground) flapping or mixed flapping/gliding flight into the wind (sometimes called wind hovering). Dives of Ospreys that have been preceded by such hovering bouts, typically lasting 2–10 s, have a clearly higher success rate than dives initiated directly from search and gliding flight (Grubb 1977a). However, Ospreys are relatively heavy birds (1.4–2.0 kg; with females having a significantly larger body mass than males) for which hovering in still air or at low wind speeds requires extremely high flight power. In fact, Ospreys are much too large to be capable of sustained hovering in still air or at the lowest wind speeds (Rayner 1979). Hence, even if they can perform very short hovering bouts under these conditions, we expect the high flight costs to seriously constrain the Ospreys' hovering performance under weak winds. Therefore we also expect the Ospreys to increase hovering length into winds of increasing speed, up to a wind speed that matches the Ospreys' flapping flight speed with minimum power. We also expect that they may use gliding flight during their

stationary flight phases in wind speeds exceeding their minimum possible gliding speed, and that hovering behaviour may differ between females and males because of the significant size dimorphism, and between adults and juveniles because of the importance of experience in mastering hovering flight and fishing under different wind speeds (cf. Edwards 1989, Bustamante 1995).

We present our specific predictions about possible constraints and adaptations in the Ospreys' foraging flight and hovering in view of general flight mechanical considerations. Then we proceed to investigate and test these predictions by analysing foraging techniques and hovering times in relation to wind speed for breeding and migrating Ospreys observed at a lake in southern Sweden.

In addition to hunting on its wings by search and hovering flights, Ospreys may also fish from a perch using an energy-saving "sit-and-wait" strategy and diving directly from the perch. However, this was not recorded at our study site, where there are mainly meadows or reed beds along the shores of the lake and no suitable trees with branches reaching out over the open water. Hence, our analysis involves only flight behaviour and its relationship to wind speed.

Predictions

The power requirements for a bird in horizontal flapping flight is related to flight speed (airspeed) according to a U-shaped curve, with high power at zero, slow, and very fast flight speeds (e.g. Pennycuick 1969, 1975, Tucker 1973, Greenewalt 1975, Tobalske et al. 2003). Thus, the minimum power occurs at an intermediate flight speed, V_{mp} . Flying stationary (hovering) into winds of different speeds is equivalent to flying horizontally forwards in still air at the corresponding airspeeds. Consequently, the power for hovering into the wind will decrease with increasing wind speed from a very high level at zero wind to a minimum at wind speed = V_{mp} , according to the power curve for flapping flight.

In stable gliding flight the rate of loss of potential energy (which is directly proportional to the vertical sinking speed) is related to forward gliding speed according to a similar U-shaped curve (the glide polar) with an intermediate gliding speed of minimum sink, V_{ms} . However, gliding flight is not possible at low speeds, below the minimum gliding speed (stalling speed), V_{min} (e.g. Pennycuick 1975, Tucker 1987). A bird may of course maintain its horizontal position by pure gliding into

Table 1. Biometric measurements of breeding male and female Ospreys captured at their nests in south-central Sweden (approx. 60°N, 15°E) 1988–2001. Wing area measurements include the area of the body between the wings, as described by Pennycuick (1989).

Biometriska mått för könsbestämda adulta fiskgjusar fångade vid boet i centrala Sydsverige (ca 60°N, 15°E) 1988–2001. Vingyttemått inkluderar kroppsytan mellan vingarna, vilket beskrivs av Pennycuick (1989).

| Measurements | Males | | | Females | | |
|-----------------------------|-------|-------|----|---------|-------|----|
| | Mean | SD | N | Mean | SD | N |
| Body mass (kg) | 1.44 | 0.10 | 23 | 1.81 | 0.13 | 14 |
| Wing span (m) | 1.56 | 0.04 | 9 | 1.66 | 0.03 | 6 |
| Wing area (m ²) | 0.300 | 0.014 | 9 | 0.353 | 0.011 | 6 |
| Aspect ratio | 8.1 | 0.3 | 9 | 7.8 | 0.2 | 6 |

the wind, with its gliding speed equal to the wind speed provided wind speed exceeds V_{min} . However, it will not maintain its vertical position but loose height according to the sinking speed given by the glide polar.

Among Ospreys, females are considerably larger than males, and we will use the mean body masses recorded for females and males that have been captured during the breeding season in south-central Sweden (Table 1). These mean values give a body mass ratio of 1.26 between females and males. Assuming that the sexes are isometrically scaled (of the same geometric shape with respect to wing span and wing area) the flight power is expected to be proportional to $m^{7/6}$, where m is body mass (Pennycuick 1975). Hence, the power for hovering into low wind speeds, which is already very high, is expected to be $(1.26)^{7/6} = 1.31$ times higher for females than for males. Even if females have more muscle mass than males we thus predict that they will be more restricted in their hovering at the lowest wind speeds. The mean aspect ratio differed slightly between the sexes (Table 1), indicating a possible departure from isometric scaling. However, this difference was not statistically significant (t-test; $p = 0.075$). Furthermore, scaling of wing span, as well as of wing area according to the body mass difference between the sexes, shows that the expectations from isometry fall within the 95% confidence intervals for the means of the wing measurements (Table 1). Hence, according to the measurements in Table 1, there appears to be no important deviations from isometric scaling between the Osprey sexes.

Characteristic flight speeds, like V_{mp} in flapping flight, V_{min} and V_{ms} in gliding flight, are all ex-

pected to scale with $m^{1/6}$ (Pennycuick 1975). This means that females are predicted to be tuned to slightly faster flight speeds and thus also to hovering into faster wind speeds than the males by a factor of $(1.26)^{1/6} = 1.04$.

Quantitative predictions about characteristic speeds in flapping and gliding flight must be considered as very rough and provisional estimates, because of significant uncertainties about the aerodynamics and physiology of bird flight. A power curve and glide polar for the Osprey were calculated mainly according to Pennycuick (1975, 1989) with a few modified assumptions as described by Alerstam (2000). Using this procedure for a typical female of body mass 1.81 kg, wing area 0.35 m² and wing span 1.66 m (Table 1) gives estimated $V_{mp} = 10.3$ m/s in flapping flight, and $V_{min} = 7.2$ m/s and $V_{ms} = 8.7$ m/s in gliding flight.

Juvenile Ospreys, during their first autumn migration, are still in their learning process of foraging and flight technique. According to Prevost (1982) they have not got fully developed foraging skills until they are about 6 months old. This probably means that they are affected by the wind in a different way than adults.

This leads to the following main predictions about hovering of Ospreys:

(1) Hovering into the wind becomes increasingly restricted with decreasing wind speed, and more so among females compared to males.

(2) Gliding flight will not be possible during stationary flights into wind speeds below about 7 m/s.

(3) Hovering into the wind (both by flapping and mixed flapping/gliding flight) is used most freely at wind speeds about 9–11 m/s when power requirements are minimal.

(4) Hovering will be more well adapted and efficient in its relationship with wind speed among adults compared to juveniles.

Methods

The fieldwork was conducted at Håslövs ängar, Lake Hammarsjön, Scania, southern Sweden (55°95' N, 14°20' E), from 1 August to 30 September 2003. Two different observation spots were used: a 6 m high watchtower, and a 3.5 m high platform, both of which provide a good view over most of the 16.8 km² lake area. From the platform it is also possible to look straight at an Osprey nest, situated at a small island in the lake. The distance between the observer and the Ospreys fishing along the shorelines of the lake

varied between approximately 150 and 3200 m. No bird was sexed at distances more than approximately 800 m (most birds arrived at the northeast end of the lake, which is close to the observation points). A total of 50 days, covering 277 observation hours, were spent at the lake. The observation hours covered the light part of the day from 0600 to 1900 hours local normal time (= GMT + 1h). Observations predominantly started at either 0600 or 1100 hours and continued to 1400 or 1900 hours respectively, decreasing in length with season because of gradually shorter days. Observation days were chosen with respect to weather conditions, to cover as wide range of wind speeds as possible, and also to cover the most favourable migration days. No observations were made during days/hours with bad weather conditions, such as haze and continuous rainfall. On days with no migration activity and no stopover birds at the lake, the observations were interrupted.

Notes were taken for every migrating Osprey observed at Lake Hammarsjön. Fishing trips made by the breeding pair at the lake were also included in the observations. As far as possible, all Ospreys were aged and sexed, and distinguished individually on the basis of patterns of underwing coverts, breastband extent, size, shape and moulting pattern (M. Hake and R. Strandberg, unpubl. data). Juvenile birds were identified by their fresh plumage, pale scaling to upperparts and white trailing edge to wings and tail (Forsman 1999). Because of the open habitat of the lake surroundings, it was easy to keep track of Ospreys perching, and resuming foraging at the lake. Stopover birds were also separated by favoured perch/roost branch at lakeside (which was individually specific to a great extent).

Four different flight-fishing techniques were distinguished: (1) Without hovering. The Ospreys did not stop to hover at all during their continuous flapping search flights but changed directly from search flight to diving when trying to catch a prey. (2) Hovering by pure flapping flight. The Ospreys stopped to hover into the wind for a shorter or longer period, maintaining its hunting position constant both horizontally and vertically by active flight, before diving or resuming search flight. (3) Hovering by flapping flight and gliding. The Ospreys stopped in hunting position by flapping flight interrupted by short moments of gliding into the wind before diving or resuming search flight. Normally, hovering was the dominating element during these fishing trips. (4) Hovering by pure gliding into wind. The Ospreys stopped in hunt-

ing position by pure gliding flight, maintaining its horizontal position by gliding into the wind while slowly losing height until diving or resuming search flight.

A fishing trip was clocked from the appearance at the lake of an Osprey with obvious foraging behaviour (scanning water surface, hovering, diving etc.) until the bird caught a fish, perched at the lakeside, or disappeared out of view (left the lake). The foraging altitude was estimated at the nearest 5 m. For clocking of hovering bouts, a TC56A 1/1000 second digital stopwatch was used. Interrupted hovering attempts (< 0.5 s) were excluded.

The wind speed was measured immediately after the fishing trips made by the Ospreys, and also when wind changes were noticed throughout the observation periods. A telescope (Kowa TSN 821M, 32x82), and a binocular (SWIFT 10x42) were used for observing the Ospreys. Wind speed measurements were made with a SILVA wind-watch (speed range: 0.6 m/s to 40 m/s, accuracy: $\pm 4\%$). Wind speeds were measured at heights of 5 or 7 m above the water surface from the two observation sites at the watchtower or platform situated on the flat meadows at the shore of the lake. However, the Ospreys were typically hovering at slightly higher altitudes, ranging between 8 and 50 m with a mean height close to 20 m according to subjective estimates. Actually, 212 of the 278 fishing trips including hovering bouts were made at estimated altitudes between 15 and 25 m.

To estimate a wind correction factor for this difference in height, we measured wind speed at three heights between 0.5 and 5 m on two occasions (two series of measurements on each occasion) with strong (wind speed 12–14 m/s at 5 m) and moderate winds (6 m/s), respectively. From these data, roughness z_0 was calculated and it ranged between $z_0 = 0.01$ m and $z_0 = 0.03$ m for the four measurement series, with a mean at $z_0 = 0.02$ m (Sutton 1953, Glaumann and Westerberg 1988). Such a roughness is typical for wind profiles over a flat and very open landscape, as found at the study site. By using the mean roughness value to calculate the ratio of expected wind speed at 20 m (mean height of Ospreys) to the measured wind speed at 6 m, we get a value of 1.21. We have multiplied the original wind measurements with a factor of 1.2 to reflect more accurately the wind speed actually experienced by the Ospreys.

The hovering behaviour of sex and age categories were compared statistically using SPSS for Windows 14.0. The hovering time/wind speed relationship was tested using linear and quadrat-

ic regression. By analysing hovering time as the dependent variable in a GLM mixed model with wind speed as independent variable in combination with sex-age as independent category variable and individual as random factor, we investigated whether there were any significant interaction effects of wind and sex-age category (independently of possible differences between individuals). Such interaction effects would reveal if the relationships between hovering time and wind speed were significantly different between the categories.

General linear models (GLM) were used for identifying differences in hovering versus wind relationships between seven specific individuals (four adult males and three adult females) for which more than 50 hovers were recorded for each individual (all of these individuals were identified with a high degree of confidence). The four males were: M1 (male no 1), the local breeding male, who made 53 fishing trips in 17 different days during 1–25 August; M5, probably from a nesting site at a nearby lake situated to the north of Lake Hammarsjön, who made 8 trips in 4 different days during 7–24 August; M12, who made 3 trips during a shorter stopover in the afternoon 20 August; M21, who made 2 trips during stopover 27–28 August. The three females were: F1 (female no 1), the local breeding female, who made 15 fishing trips in 8 days during 1–14 August; F3, who made 12 trips in 5 days during 1–7 August; F6, who made 51 trips in 20 days during 11 August–22 September.

We estimated fishing success in a very coarse and provisional way by the number of fishing trips leading to capture of fish (successful trip) or not (unsuccessful trip).

Results

Foraging technique

A total of 161 Ospreys, including local breeders, were seen at Lake Hammarsjön during the study period. Fishing trips were made by 109 of these birds, and a total of 300 trips were observed. During 278 of these trips as many hovering bouts as possibly were clocked, and for 262 trips the foraging success was recorded. 27 of the Ospreys made more than one fishing trip, and 12 of them stayed for more than one day at the lake. Altogether 3480 minutes (58 hours) of foraging were recorded, with 3040 minutes referring to adults (males: 1500 minutes; females: 1294 minutes; uncategorized adults: 246 minutes), 324 minutes to juveniles, and 116 minutes to uncategorized Ospreys. The foraging altitude ranged from approximately 8 to

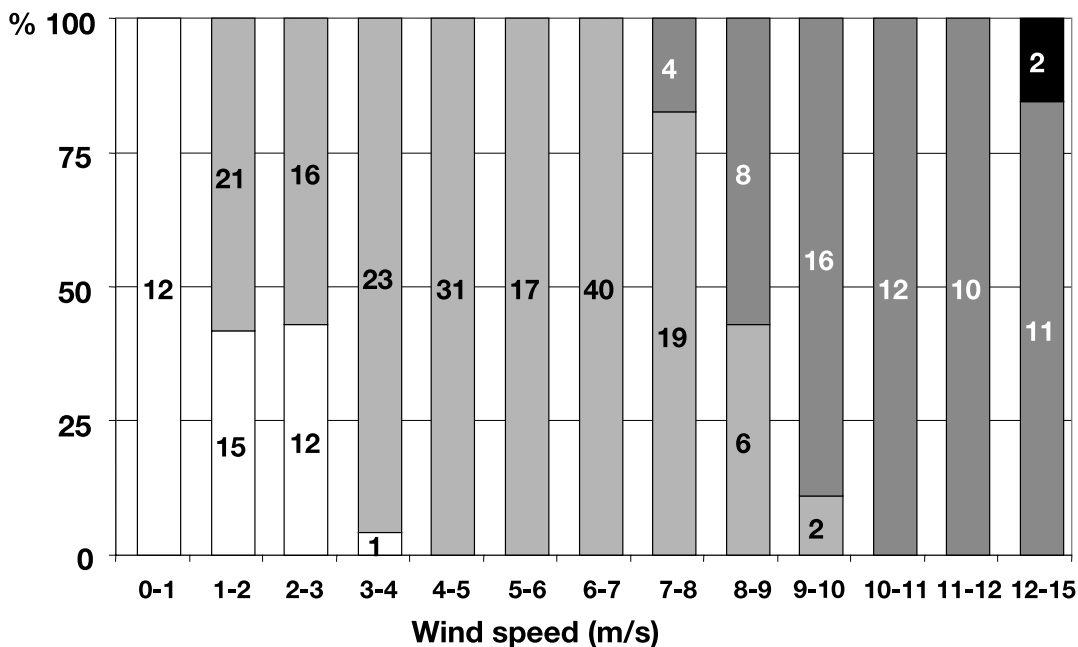


Figure 1. Fishing techniques used by Ospreys at different wind speeds. Open bar = without hovering, light grey bar = hovering by pure flapping flight, dark grey bar = hovering by flapping flight and gliding into the wind, closed bar = hovering by pure gliding. Figures in the bars show the number of fishing trips (total number of trips = 278). Note that flapping flight was used between hovering bouts in all categories of fishing techniques where hovering occurred.

Fiskgjusarnas fisketeknik vid olika vindhastigheter. Öppen stapel = ryttlar inte alls, ljusgrå stapel = ryttlar enbart med aktiv flykt, mörkgrå stapel = ryttlar med aktiv flykt och glidmoment, fyllad stapel = ryttlar enbart genom att glida mot vinden. Siffrorna i staplarna anger antal fisketurer (totalt antal turer = 278). Notera att aktiv flykt förekommer i samtliga fisketeknikskategorier, det vill säga även när fågeln förflyttar sig mellan ryttlingssekvenserna.

50 m ($n_{(\text{trips})} = 278$, mean = 18.9 m, standard deviation (SD) = 5.5 m).

The four different fishing techniques were used under different wind speeds as shown in Figure 1. A shift in technique occurred with a clear relation to wind speed. Fishing without hovering was the only technique used under calm conditions (wind speed ≤ 1 m/s). Hovering with pure flapping flight was used during 175 fishing trips at wind speeds ranging from 1 to 10 m/s, and it was the dominant technique at wind speeds of 3–8 m/s. At wind speeds exceeding 8 m/s it was replaced by the hovering including flapping and gliding technique.

Hovering by flapping flight and gliding occurred during 61 fishing trips made by the Ospreys, and during these trips, 13% of the hovers included obvious glides. On a few occasions, hovering by pure gliding into wind also occurred. At the strongest wind speeds, approaching 14.5 m/s, Ospreys were recorded during two fishing trips to hunt by hovering by pure gliding into the wind without any

elements of flapping flight at all. At even higher wind speeds (14.5–20.5 m/s), occurring during five observation days spread out through the study period, Ospreys did not forage at all.

Hovering

A total of 2065 hovers were clocked for 62 Ospreys identified to sex and age (overall mean hovering time = 4.2 s, SD = 3.1 s), with maximum hovering time of 40.6 s for males (mean = 4.4 s, SD = 3.3 s, $n = 981$), 28.3 s for females (mean = 4.0 s, SD = 3.1 s, $n = 926$), and 10.1 s for juveniles (mean = 3.1 s, SD = 1.7 s, $n = 158$). As seen in Figure 2, the ranges of hovering times were equally distributed for males and females, while juveniles showed a smaller scatter. The majority of hovers lasted 2–5 s, with only 97 hovers exceeding 10 s. Gliding occurred in hovers lasting longer than 3.6 s, with mean time 11.1 s (SD 5.8 s, $n = 91$) for hovers including gliding.

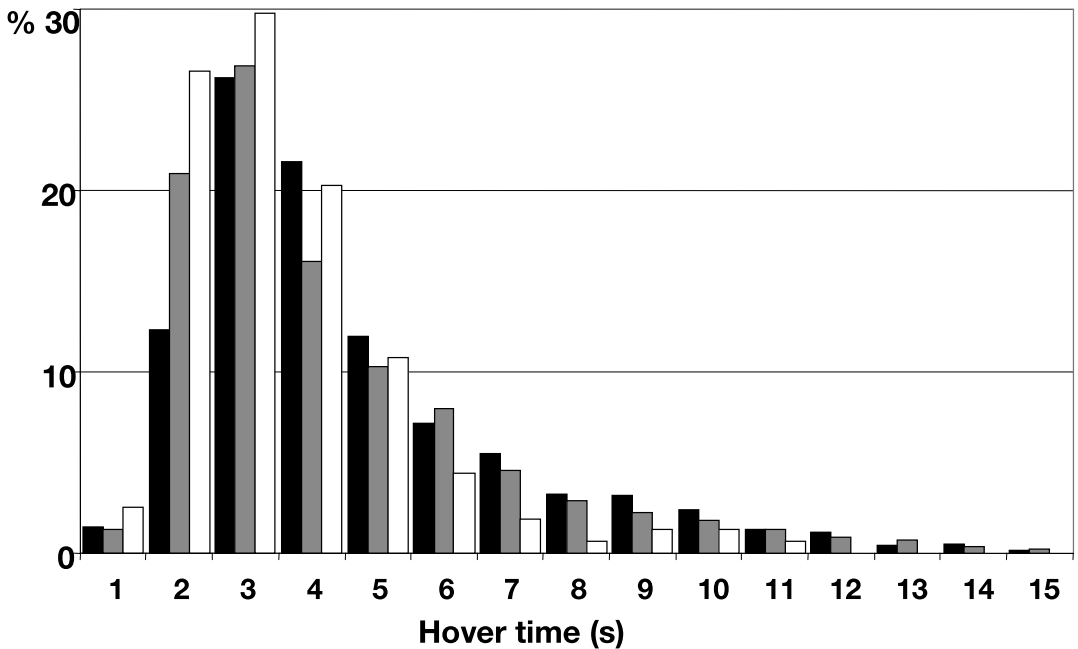


Figure 2. Distribution of observed hovering times of male, female and juvenile Ospreys. Males = closed bars, females = grey bars, and juveniles = open bars. The figure is based on 981 hovers for males, 926 hovers for females and 158 hovers for juveniles. Hovers exceeding 15 s ($n = 29$) are not presented in the figure.

Fördelning av observerade ryttlingstider för hanar, honor och unga fiskgjusar. Hanar = fyllda staplar, honor = grå staplar, och ungfåglar = öppna staplar. Figuren baseras på 981 ryttlingar utförda av hanar, 926 av honor och 158 av ungfåglar. Ryttlingar överstigande 15 sekunder ($n = 29$) presenteras inte i figuren.

Hovering times for adult males, adult females and juveniles in relation to wind speed are presented in Figure 3. In weak winds, the hovering time increased more steeply with increasing wind speed for males than for females, and mean hovering time was slightly longer for males compared to females (at wind speeds < 3.0 m/s; mean hovering time for males = 2.04 s, SD = 0.82 s, $n = 136$ and for females = 1.81 s, SD = 0.75 s, $n = 111$; t-test; $p = 0.022$). The maximum hovering time for males occurred at a wind speed of 10.5 m/s, while for females, the hovering time seemed to increase throughout the measured wind speed scale. As a consequence, females performed significantly longer hovers than males at wind speeds from approximately 10 to 12 m/s (mean hovering time for males = 5.77 s, SD = 0.26 s, $n = 177$, and for females = 6.65 s, SD = 0.30 s, $n = 160$; t-test; $p = 0.026$). The hovers clocked for juveniles were short and erratic, and the hovering time did not increase much along the wind speed gradient.

In the regressions of hovering time on wind speed, the quadratic term was included if statisti-

cally significant, which was the case for males but not for females and juveniles (Figure 3, Table 2).

Wind speed accounted for a substantial proportion of the variance in hovering time for males and females, but only for a very small proportion in juveniles according to the r^2 -values in Table 2.

As seen from Table 3, there were significant interactions effects of wind and sex-age category between males and females, showing that males and females respond differently to wind in their hovering behaviour. No such significant relationships were found between juveniles and males or between juveniles and females (small dataset for juveniles). The GLM analysis of the seven individuals for which more than 50 hovering bouts were recorded confirmed the existence of a strong difference in hovering-wind relationship between males and females ($p = 0.001$). Analysis of this relationship for different individuals within each sex category, failed to reveal any significant differences among both male and female individuals ($p_{(\text{males})} = 0.73$, $p_{(\text{females})} = 0.12$). This suggests that the difference in hovering-wind relationship

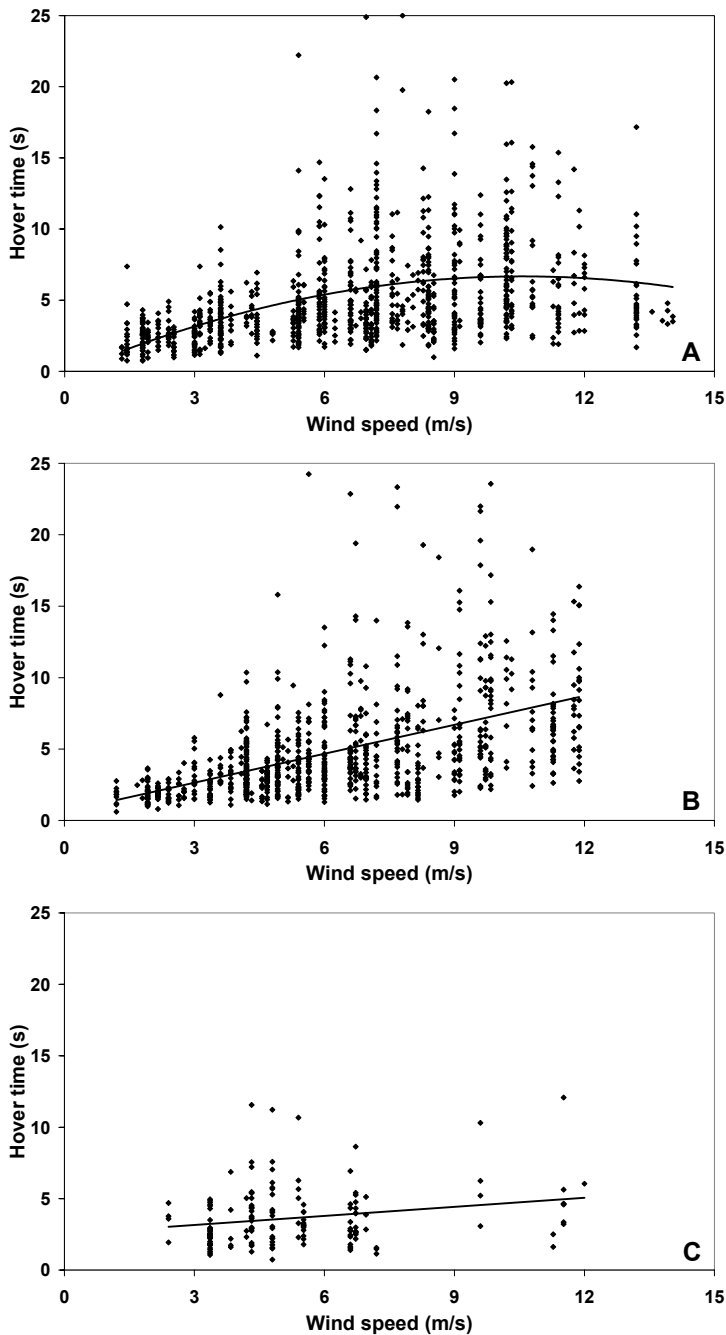


Figure 3. Hovering times for male (A), female (B) and juvenile (C) Ospreys, respectively, at different wind speeds ($n_{(\text{males})} = 981$, $n_{(\text{females})} = 926$, $n_{(\text{juveniles})} = 158$). There are 5 hovers by males and 2 hovers by females exceeding 25 seconds (max = 40.6 s), which are not shown in the diagrams. All of these hovers were made at wind speeds between 7.0 and 12.0 m/s.

Ryttlingstider för fiskgjusar i respektive kategorier: hanar (A), honor (B) och ungfåglar (C) vid olika vindhastigheter ($n_{(\text{hanar})} = 981$, $n_{(\text{honor})} = 926$, $n_{(\text{ungfåglar})} = 158$). Totalt varade 5 ryttlingar utförda av hanar och 2 ryttlingar utförda av honor mer än 25 sekunder (max. = 40.6 s). Samtliga av dessa ryttlingar utfördes vid vindhastigheter mellan 7.0 och 12.0 m/s (visas ej i diagrammet).

Table 2. Regressions of hovering time vs. wind speed for male, female and juvenile Ospreys observed at Lake Hammarsjön, Scania, southern Sweden 1 August to 30 September 2003. The data are plotted in Figure 3. p-values are given for the linear and quadratic relationships between hovering time and wind speed (y = hovering time in seconds, w = wind speed in m/s).

Regressionser för ryttlingstid mot vindhastighet för hanar, honor och juvenila fiskgjusar som observerades vid Hammarsjön, Skåne den 1 augusti till 30 september 2003. Se även fördelningsdiagrammet i figur 3. p-värden ges för linjära och kvadratiske samband mellan ryttlingstid och vindhastighet (y = ryttlingstid i sekunder, w = vindhastighet i m/s).

| Categories | Equations | r ² | p(w) | p(w ²) | n(hovers) | n(ind.) |
|------------|-------------------------------|----------------|-------|--------------------|-----------|---------|
| Males | $y = -0.2 + 1.30w - 0.062w^2$ | 0.15 | 0.000 | 0.000 | 981 | 31 |
| Females | $y = 0.6 + 0.67w$ | 0.24 | 0.000 | 0.47 | 926 | 14 |
| Juveniles | $y = 2.5 + 0.21w$ | 0.04 | 0.005 | 0.97 | 158 | 17 |

Table 3. Comparison of hovering performance in relation to wind speed between male, female, and juvenile Ospreys observed at Lake Hammarsjön, Scania, southern Sweden in autumn 2003. n = number of hovers, w = wind, cat. = category (males/females/juveniles). The data are plotted in Figure 3. p-values are given according to a GLM mixed model analysis with hovering time as the dependent variable, wind speed as independent variable in combination with sex-age as independent category variable, and individual as random factor.

Jämförelse mellan hanar, honor och juvenila fiskgjusar med avseende på ryttlingsutförande i förhållande till vindhastighet vid Hammarsjön hösten 2003. n = antal ryttlingar, w = vind, cat. = kategorier (hanar/honor/juvenila). Se även fördelningsdiagrammet i figur 3. p-värden ges enligt en GLM multivariat analys med ryttlingstid som beroende variabel, vindhastighet som oberoende variabel i kombination med kön-ålder som oberoende kategori variabel, samt individ som slumpmässig faktor.

| Categories | n ₁ | n ₂ | n ₃ | p(w) | p(w ²) | p(cat.) | p(cat.*w) | p(cat.*w ²) |
|-------------------------|----------------|----------------|----------------|-------|--------------------|---------|-----------|-------------------------|
| Males/Females/Juveniles | 981 | 926 | 158 | 0.009 | 0.25 | 0.53 | 0.14 | 0.035 |
| Males/Females | 981 | 926 | | 0.000 | 0.001 | 0.67 | 0.12 | 0.016 |
| Males/Juveniles | 981 | 158 | | 0.07 | 0.29 | 0.27 | 0.17 | 0.28 |
| Females/Juveniles | 926 | 158 | | 0.24 | 0.86 | 0.36 | 0.44 | 0.89 |

between males and females is indeed sex-linked and not due to individual variation in hovering behaviour.

Fishing success

The fishing success (successful or unsuccessful fishing trips) was compared between Ospreys fishing at low (0–5 m/s), moderate (5–10 m/s), and high (10–15 m/s) wind speeds. Because of low number of fishing trips for females and juveniles at high wind speeds, they were not separately tested. No significant effects of wind were found on fishing success for males ($n = 112$, χ^2 -test = 3.55, 2 df, $p = 0.17$), adults ($n = 222$, χ^2 -test = 1.80, 2 df, $p = 0.41$), or all Ospreys ($n = 262$, χ^2 -test = 3.09, 2 df, $p = 0.21$). Furthermore, fishing success did not differ significantly between the three major fishing techniques ($n_{trips} = 260$, χ^2 -test = 2.25, 2 df, $p = 0.33$). The “gliding into wind”-technique was used during two fishing trips without successful outcome.

Discussion

Limited hovering at low wind speeds

Our observations support the prediction that hovering is constrained at low wind speeds. At the lowest wind speeds, ≤ 1 m/s, Ospreys did not use the hovering technique at all. Furthermore, hovering times were distinctly shorter at low wind speeds compared to moderate and strong winds. In weak winds, the males’ mean hovering time were longer and increased more steeply with increasing wind speed than for females. This is in agreement with the prediction that females, because of their larger body size (and possibly also because of a lower aspect ratio; Table 1), are more seriously limited in their hovering behaviour at low wind speeds than males.

This size-dependent constraint in foraging technique at low wind speeds may have significant ecological, behavioural and evolutionary implications. It may prevent Ospreys from foraging efficiently in the earliest morning hours and latest

evening hours when winds are often weakest. This is also supported by the frequent use of the energy saving "sit-and-wait" fishing in early mornings and late evenings at lakes with suitable trees along the shoreline in a breeding area in south-central Sweden (M. Hake unpubl. data).

On migration, Ospreys most often use thermal soaring flight during a daily travelling period between approximately 0800 and 1700 hrs, when thermals develop (Kjellén et al. 1997, 2001). This would allow Ospreys to spend the morning and evening hours before and after the daily migration period to foraging. However, if windless conditions prevent efficient foraging during these periods, we must expect Ospreys to solve their foraging and fuelling needs on migration in other ways. Of course, one possibility is to deposit all energy reserves required for the migration prior to departure as indicated by one male Osprey covering the distance between south-central Sweden and West Africa in only 13 days (Kjellén et al. 2001). Another possibility would be to interrupt migration for one or more days and devoting these stopover days to foraging at suitable feeding sites. Yet another possibility would be to make brief and opportunistic deviations and fishing attempts as Ospreys encounter suitable fishing habitats en route, thus combining migration and foraging during the travelling days. Satellite tracking shows that stopover periods of several days or even a few weeks are common during autumn migration (Hake et al. 2001), while such stopover days occur less frequently on spring migration (Alerstam et al. 2006). In addition, a combination of migration and foraging en route during travelling days is regularly observed and appears to be important during both autumn and spring migration (Strandberg et al. in prep.).

Are there any alternative possible explanations, besides size-dependent flight constraints, for Ospreys' restricted hovering at the lowest wind speeds, and for the difference between the sexes at these wind speeds? One possibility is that fishing under more windy conditions, when the water surface is ruffled, is more difficult and requires longer hovering times. This possibility would be supported if fishing success is higher under weak compared to stronger winds, which is the opposite of what would be expected if hovering is seriously constrained at low wind speeds. We did not find significant differences in fishing success at different wind speeds, for any of the Osprey categories.

Gliding during hovering

As predicted, Ospreys' use of gliding was restricted to wind speeds exceeding 7 m/s, and the dominant technique was for Ospreys to hover by flapping flight, with short periods of gliding interspersed between the flapping bouts. Such gliding intervals contributed to prolong the total hovering time (including both flapping and gliding parts) up to ten seconds or even longer. However, there were also many flapping flight hovers of shorter duration under these wind speeds.

The kestrel *Falco tinnunculus* which is much smaller in size (about 0.20 kg) than the Osprey, is another raptor often using hovering for hunting. The kestrel incorporates short gliding periods in the hovering bouts in an increasing extent related to the gustiness of the wind. By using the gliding pauses the kestrel could both save energy and prolong the stationary hunting period (Videler et al. 1983).

Why did Ospreys not adopt gliding flight as a more dominant element of its fishing technique at wind speeds exceeding 7 m/s? One possible explanation is that in gliding flight, the Osprey will inevitably lose height (by at least 0.6 m/s according to gliding flight calculations; cf. Pennycuik 1989), thus gradually running out of time for adjustments of the dive towards the prey. In contrast, maintaining its hovering altitude by flapping flight gives the Osprey better opportunities for readjusting and waiting for the optimal diving situation. Hence, the mixture of flapping and gliding flight during hovers may be determined by a trade-off between increased fishing efficiency associated with flapping flight, and energy-saving combined with a gain in total hovering time associated with gliding flight.

Hovering in stronger winds

The hovering times of males reached a plateau and showed a very wide scatter at wind speeds exceeding 7 m/s, suggesting that there was no longer any important limitation in hovering technique associated with wind speed. Although hovering times of females showed a similar increase in scatter with increasing wind speed, there was a difference between the sexes in the mean hovering time, which continued to increase in stronger winds for the females but not for the males.

This difference is unexpected and surprising. We predicted that females, because of their larger body size, (Table 1; perhaps with an additional

but minor effect because of the possibly smaller aspect ratio among females) should be more seriously limited than males in their hovering at low wind speeds. This was also supported by the data, as discussed above. We also predicted that the females would escape these constraints at slightly higher wind speeds than males. However, we did not expect that the females would surpass the males in hovering performance under strong winds. We can think of at least three possible explanations for this surprising result. (a) The balance and trade-off between flapping and gliding flight during hovering may differ between the sexes because of the body size difference, with strong winds possibly facilitating gliding flight more for the heavier females than for the males (cf. Pennycuick 1989). Unfortunately we have no data on the exact flapping and gliding components during the hovering bouts to investigate this possibility. (b) It seems likely that the larger females hunt partly different prey than do the smaller males. Hunting of different types of fish, e.g. shoaling fish compared to solitary fish, may well be associated with different optimal hovering times, and a larger prey will generally be worth the investment of longer hovering expenditure than a smaller prey. (c) Females spend most of the breeding season at the nest, being dependent on the hunting effort of males (Poole 1989). This might influence both the foraging technique and fishing success in a negative direction, which would be most pronounced early in autumn migration, which was the time for our study period.

Hovering among juveniles

There are clear tendencies of differences between adult and juvenile Ospreys in hovering performance. The juveniles showed a lower mean, smaller scatter, and less increase in hovering time along the wind speed gradient. A great part of the fishing trips probably are better referred to as try outs than as trips with the aim to catch prey. Many hovers were followed by apparently uncontrolled dives with no definite target. No hovers occurred at wind speeds below 2 m/s and above 12 m/s, also indicating a more restricted use of the technique. Prevost (1982) showed that juveniles have a significant lower diving success than adults, up to the age of 6 months. The diving success is affected by the hovering skills, because dives initiated by hovering have been proven to increase the fishing success by 50% compared to dives without initial hovering (Grubb 1977a). Thus, the hovering

technique probably requires experience to be performed with success and thereby could be an important selection factor for survival among juvenile Ospreys during their first autumn migration.

Acknowledgements

We are very grateful to Felix Liechti and Raymond Klaassen for valuable comments on the manuscript, and to Michael Tobler and Mikael Åkesson for statistical advice. This work was supported by the Swedish Research Council.

References

- Alerstam, T. 2000. Bird migration performance on the basis of flight mechanics and trigonometry. Pp. 105–124 in *Bio-mechanics in animal behaviour* (Domenici, P. & Blake, R. W., eds.). Bios Scientific, Oxford.
- Alerstam, T., Hake, M. & Kjellén, N. 2006. Temporal and spatial patterns of repeated migratory journeys by ospreys. *Animal Behaviour* 71: 555–566.
- Bustamante, J. 1995. The duration of the post-fledging dependence period of Ospreys *Pandion haliaetus* at Loch Garten, Scotland. *Bird Study* 42: 31–36.
- Edwards, C. E., Jr. 1989. Similarity in the development of foraging mechanics among sibling Ospreys. *The Condor* 91: 30–36.
- Forsman, D. 1999. *The Raptors of Europe and the Middle East – A Handbook of Field Identification*. T & AD Poyser, London.
- Glaumann, M. & Westerberg, U. 1988. *Klimatplanering vind*. Statens Institut för Byggnadsforskning. Svensk Byggtjänst, Stockholm.
- Greenewalt, C. H. 1975. The Flight of Birds. *Transactions of the American Philosophical Society, New Series* 65, part 4.
- Grubb, T. G., Jr. 1977a. Why Ospreys hover. *The Wilson Bulletin* 89: 149–150.
- Grubb, T. G., Jr. 1977b. Weather-dependent foraging in Ospreys. *Auk* 94: 146–149.
- Hake, M., Kjellén, N. & Alerstam, T. 2001. Satellite tracking of Swedish Osprey's *Pandion haliaetus*: autumn migration routes and orientation. *Journal of Avian Biology* 32: 47–56.
- Kjellén, N., Hake, M. & Alerstam, T. 1997. Strategies of two Osprey's *Pandion haliaetus* migrating between Sweden and tropical Africa as revealed by satellite tracking. *Journal of Avian Biology* 28: 15–23.
- Kjellén, N., Hake, M. & Alerstam, T. 2001. Timing and speed of migration in male, female and juvenile Osprey's *Pandion haliaetus* between Sweden and Africa as revealed by field observations, radar and satellite tracking. *Journal of Avian Biology* 32: 57–67.
- Machmer, M. M. & Ydenberg, R. C. 1990. Weather and Osprey foraging energetics. *Canadian Journal of Zoology* 68: 40–43.
- Pennycuick, C. J. 1969. The mechanics of bird migration. *Ibis* 111: 525–556.
- Pennycuick, C. J. 1975. Mechanics of flight. Pp. 1–75 in

- Avian Biology*, vol. 5 (Farner, D. S. & King, J. R., eds.). Academic Press, New York.
- Pennycuik, C. J. 1989. *Bird Flight Performance: a practical calculation manual*. Oxford University Press, Oxford.
- Poole, A. F. 1989. *Ospreys: A Natural and Unnatural History*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Prevost, Y. A. 1982. *The wintering ecology of Ospreys in Senegambia*. Ph.D. Thesis, University of Edinburgh, Edinburgh.
- Rayner, J. M. V. 1979. A new approach to animal flight mechanics. *Journal of Experimental Biology* 80: 17–54.
- Stinson, C. H., Lauthner, J. & Ray, R. T. 1987. The effect of weather conditions on the behaviour of ospreys in northwestern Washington. *Canadian Journal of Zoology* 65: 2116–2118.
- Sutton, O. G. 1953. *Micrometeorology*. McGraw Hill, New York.
- Tobalske, B. W., Hedrick, T. L., Dial, K. P. & Biewener, A. A. 2003. Comparative power curves in bird flight. *Nature* 421: 363–366.
- Tucker, V. A. 1973. Bird metabolism during flight: evaluation of a theory. *Journal of Experimental Biology* 58: 689–709.
- Tucker, V. A. 1987. Gliding birds: the effect of variable wing span. *Journal of Experimental Biology* 133: 33–58.
- Videler, J. J., Weihs, D. & Daan, S. 1983. Intermittent gliding in the hunting flight of the Kestrel, *Falco tinnunculus* L. *Journal of Experimental Biology* 102: 1–12.

Sammanfattning

Detaljerade studier av fiskgjusens födosöksbeteende är intressanta, eftersom resultaten kan ge oss bättre förståelse för hur begränsningar i födosöket kan påverka andra beteenden och livshistoriekaraktärer hos arten såsom flyttning, överlevnad och reproduktion. Tidigare studier av fiskgjusens födosök har visat att vindhastigheten påverkar både fisketeknik och fiskeframgång. Vi går steget längre och undersöker hur fisketekniken förändras gradvis i takt med att vindstyrkan förändras. Fiskgjusar jagar regelbundet med hjälp av ryttling, vilket innebär att fågeln håller en fast position i luften, relativt marken, innan den dyker ner i vattnet för att fånga fisk. Vanligen sker ryttling med hjälp av aktiv flykt, men gjusarna använder sig dessutom av både glidflykt eller en kombination av aktiv flykt och glidflykt för att stå stilla i luften. Fiskgjusar kan även jaga helt utan att ryttla, men ryttling ökar fångstchanserna avsevärt.

Att ryttla vid en viss vindhastighet är det samma som att flyga horisontellt framåt med motsvarande "airspeed", det vill säga den hastighet fågeln har i förhållande till omgivande luft vid vindstilla förhållanden. Det bör alltså bli lättare för en fiskgjuse att ryttla när vindstyrkan ökar, men bara upp till den vindhastighet där fågeln har sin maxkapacitet

för ryttling enligt effektkurvan för aktiv flykt. Vid glidflykt är fågelns höjd beroende av glidhastigheten enligt en liknande U-formad kurva, där fågelns sjunkhastighet är minst vid en måttlig glidhastighet. En fågel kan alltså hålla sig stilla i luften med hjälp av ren glidflykt mot vinden om den glider med samma hastighet som vinden, men samtidigt tappar den höjd. Glidflykt är dock inte möjligt vid vindhastigheter som är lägre än fågelns minimala glidhastighet (vikningshastigheten). Glidflykt är inte så energikrävande som aktiv flykt, och därför förväntar vi oss att fiskgjusar infogar glidperioder i ryttlingarna vid högre vindstyrkor (överstigande minsta möjliga hastighet för glidflykt) för att spara energi.

Fiskgjusen är en relativt tung fågel (1,4–2,0 kg), vilket medför höga flygkostnader för ryttling när det är vindstilla eller svag vind. Vi förväntar oss alltså en ökad ryttlingslängd allteftersom vinden ökar i styrka, upp till en vindhastighet som ger minimal kostnad för ryttling. Eftersom honor är större än hanar, med viktförhållandet 1,26, förväntar vi oss dessutom skillnader mellan könen. Ryttlingseffekten vid låga vindhastigheter förväntas vara högre för honor, vilket innebär större ryttlingsbegränsningar än för hanar. Vi fann inga signifikanta skillnader mellan könen med avseende på vinggeometri (Tabell 1). Följaktligen förväntas bägge könen ha likvärdiga förhållande för glidflykt och aktiv flykt, vilket innebär att honor bör vara kapabla att ryttla vid något högre vindhastigheter, med faktorn 1,04, än hanar. För en typisk hona med vikt 1,81 kg, vingyta 0,35 m² och vingbredd 1,66 m (Tabell 1) beräknas lägsta energiförbrukning för aktiv flykt infinna sig vid 10,3 m/s, lägsta glidhastighet vid 7,2 m/s och lägsta sjunkhastighet vid 8,7 m/s i glidflykt.

Vidare förväntar vi oss skillnader mellan gamla och unga fåglar (under sin första levnadshöst), eftersom erfarenhet bör ge förbättrade fiskefärdigheter. Unga fiskgjusar är under första höstflyttningen fortfarande i en inlärningsfas när det gäller fiske och flygfärdigheter, och de blir inte lika skickliga på att fiska som gamla fåglar förrän de är ca 6 månader gamla. Detta bör innebära att de påverkas anorlunda av vinden än gamla fåglar.

Sammantaget leder detta till följande förväntningar rörande gjusarnas ryttling:

- (1) Möjligheterna för ryttling blir mer och mer begränsade med minskande vindhastighet, dessutom i högre grad för honor än för hanar.
- (2) Ryttling med glidflykt är inte möjlig vid vindhastigheter lägre än 7 m/s.
- (3) Ryttlingen har minst begränsningar vid vind-

hastigheter runt 9–11 m/s då kraftbehovet är som lägst.

(4) Ryttlingen är bättre anpassad och effektivare i relation till vinden hos gamla jämfört med unga fåglar.

Fältnarbetet utfördes vid Hammarsjön, Skåne under perioden 1 augusti–30 september 2003. Totalt spenderades 277 timmar (50 dagar) vid sjön med dagliga pass från 06:00 till 14:00 eller 11:00 till 19:00 lokal normaltid, med gradvis kortare dagar allteftersom antalet soltimmar blev färre. Dagar valdes efter väder och vind för att täcka in bra sträckdagar och så många olika vindhastigheter som möjligt. Fisketurer registrerades för så väl sträckande som lokalt häckande fiskgjusar. Så långt det var möjligt köns-, ålders- och individbestämde de fiskande gjusarna. Fyra olika fisketekniker urskiljdes: (1) fiske utan ryttling, (2) fiske med ryttling innefattande endast aktiv flykt mot vinden, (3) fiske med ryttling innefattande både aktiv flykt och glidflykt mot vinden och (4) fiske med ryttling innefattande endast glidflykt mot vinden. Fisketurer klockades från det att en fiskgjuse sågs börja fiska tills att den fångade en fisk, satte sig vid sjökanten eller försvann ur sikte (lämnade sjön). Vindhastighet uppmättes i samband med varje fisketur, samt när en vindförändring uppmärksammades. Den uppmätta vindhastigheten korrigerades till den beräknade vindhastigheten på 20 meters höjd med korrektionsfaktorn 1,2. Detta för att ge den egentliga vindhastigheten för den höjd där majoriteten av gjusarna fiskade. Förhållandet mellan ryttlingslängd och vindhastighet undersöktes med hjälp av linjär och kvadratisk regression, samt genom multivariat analys i en generell linjär modell (GLM) med ryttlingslängd som beroende variabel, vindhastighet som oberoende variabel i kombination med kön-ålder som oberoende kategorivariabel, samt individ som slumpmässig faktor. Vidare användes en GLM för att identifiera könsskillnader i ryttlingsbeteende vid olika vindhastigheter för fyra gamla hanar och tre gamla honor som klockats för fler än 50 ryttlingar.

Totalt noterades 161 fiskgjusar vid Hammarsjön under studieperioden. Fisketurer noterades för 109 av dessa gjusar och totalt 300 fisketurer observerades. Under 278 av fisketurerna klockades så många ryttlingar som möjligt, och för 262 av turerna noterades även fiskeframgången. Mer än en fisketur utfördes av 27 individer och tolv av dessa stannade mer än en dag vid sjön. Totalt bokfördes 3480 minuter (58 timmar) fiske, varav 1500 min. för hanar, 1294 min. för honor och 324 min. för ungfåglar. Fiskehöjden varierade mellan 8 och 50 m (medel-

höjd = 18,9, standardavvikelse (SD) = 5,5). Fiske-tekniken var beroende av vindhastigheten (Figur 1). Vid vindar upp till ca 1 m/s fiskade gjusarna helt utan ryttling. Ryttling med bara aktiv flykt dominerade vid vindstyrkor på 3–8 m/s, och när vinden var starkare än 8 m/s infogades även glidmoment i ryttlingarna. Ungefär 13% av ryttlingarna innehöll glidmoment i de 61 fisketurer som då noterades. Två fisketurer, som utfördes vid vindhastigheter nära 14,5 m/s, innefattade enbart ren glidflykt helt utan aktiv flykt i ryttlingarna. När vindstyrkan ökade ytterligare, >14,5 m/s, sågs inget fiske överhuvudtaget.

Totalt klockades 2065 ryttlingar utförda av 62 olika gjusar som identifierats till kön eller ålder. Den totala medelryttlingslängden för alla gjusarna var 4,2 sek. (SD = 3,1), med den maximala ryttlingslängden 40,6 sek. för hanar (medel = 4,4, SD = 3,3, n = 981), 28,3 sek. för honor (medel = 4,0, SD 3,1, n = 926) och 10,1 sek. för ungfåglar (medel = 3,1, SD 1,7, n = 158). Som ses i Figur 2, hade ryttlingslängden en likartad fördelning för hanar och honor, medan ungfågelnas ryttlingslängd visade en mindre spridning. Majoriteten av ryttlingar varade i 2–5 sek. Endast 97 ryttlingar översteg 10 sek. Glidflykt förekom i ryttlingar som varade längre än 3,6 sek. Medellängden för dessa ryttlingar var 11,1 sek. (SD = 5,8, n = 91).

Ryttlingslängden för hanar, honor och ungfåglar är plottade i relation till vindhastigheten i Figur 3. Vid svaga vindar ökade ryttlingslängden snabbare för hanar än för honor, och hanarnas ryttlingar var något längre vid låga vindhastigheter. Medelryttlingslängden vid vindhastigheter lägre än 3,0 m/s var för hanarna 2,04 sek. (SD 0,82, n = 136) och för honorna 1,81 sek (SD 0,75, n = 111; t-test; p = 0,022). Den maximala ryttlingslängden för hanar uppnåddes vid 10,5 m/s, medan honor ökade sin ryttlingslängd längs hela den uppmätta vindstyrkeskalan. Detta medförde att honorna ryttlade längre än hanarna vid vindhastigheter från ca 10 till 12 m/s (medelryttlingslängd för hanar = 5,77 sek., SD 0,26, n = 177, honor = 6,65 sek., SD 0,30, n = 160; t-test; p = 0,026). Relativt få ryttlingar klockades för ungfåglar, och de var korta, oregelbundna och förändrades inte nämnvärt när vindhastigheten förändrades. Regressionsanalyser av ryttlingslängd mot vindhastighet visade att hanarnas ryttling bäst förklarades med ett kvadratisk förhållande till vinden medan honor och ungfåglar hade ett linjärt förhållande (Figure 3, Tabell 2). Vindhastigheten var en stor bidragande faktor till variansen i ryttlingslängd för hanar och honor till skillnad från ungfåglar enligt r²-värden i Tabell

2. Vi fann signifikanta skillnader i vindberoende interaktionseffekter mellan hanar och honor, men inte mellan något av könen jämfört med ungfåglar (Tabell 3). Analysen av de sju adulta fåglar som hade flest klockade ryttlingar bekräftade att det fanns en könsskillnad i förhållandet mellan ryttlingsbeteende och vindstyrka. Analyserna gav dock inga individuella skillnader inom könen (inga signifikanta interaktionseffekter mellan vind och individ). Analyserna visar att skillnaden mellan könen i förhållandet vindstyrka och ryttlingslängd verkligen är könsbunden och inte beroende av individuella variationer. Ingen signifikant vindeffekt på fiskeframgång (lyckade eller misslyckade fisketurer) kunde påvisas. Fiskeframgången skiljde inte heller mellan de tre dominerande fisketeknikerna. Ren glidflykt mot vinden noterades endast vid två tillfällen utan lyckat fiskeresultat.

Observationerna stödde förväntningarna angående ryttlingens begränsningar vid låga vindhastigheter. Vid vindstyrkor upp till 1 m/s användes inte ryttling alls, och ryttlingarna var betydligt kortare vid låga jämfört med måttliga vindhastigheter. Vid låga vindhastigheter ryttlade hanarna längre än honorna och hanarnas ryttlingslängd ökade även snabbare i relation till vindökningen. Detta stöder våra förväntningar om att honor, beroende på högre kroppsvikt, är mer begränsade i sitt ryttlingsbeteende vid låga vindhastigheter än hanar. Den storleksrelaterade skillnaden i ryttlingsteknik kan få ekologiska, beteendemässiga och/eller evolutionära konsekvenser. Fiskgjusarna kan förhindras att fiska effektivt tidigt på morgonen när vinden oftast är svag, vilket stöds av att den energisparande strategin att "sittfiska" är vanlig tidigt på morgonen vid sjöar med tillgång på lämpliga träd för spaning efter fisk. Under flyttningen använder fiskgjusarna mestadels termikkretsflykt, vilket sker under den delen av dagen när termiken utvecklas (ca 08:00–17:00). Detta ger en del tid över till morgon- respektive kvällsfiske. Men om gjusarna vid dessa tidpunkter förhindras att fiska effektivt på grund av svaga vindar, förväntar vi oss att de delvis får lösa bränslebehovet för flyttningen på annat sätt. En möjlighet är naturligtvis att de laddar upp med allt bränsle de behöver under hela flyttningen redan innan de ger sig iväg. En annan möjlighet är att avbryta flyttningen och förlägga en eller flera dagar på en lämplig fiskeplats för att bygga upp energireserverna. En tredje variant är att göra korta avstickare för att fiska när de träffar på lämpliga vatten längs ruten, med andra ord kombinera fiske med aktivt sträck. Satellitsändarstudier visar att fiskgjusar ofta stannar på vissa platser i flera

dagar eller till och med veckor under flyttningen. Dessutom finns det observationer av att fiskgjusar ofta kombinerar aktivt sträck och fiske, vilket visar att även denna strategi kan vara viktigt under både höst- och vårflyttningen.

En alternativ förklaring till begränsningar i ryttlingsutförande vid låga vindhastigheter, förutom storleksrelaterade inskränkningar, kan vara att fisket under blåsiga förhållanden är svårare och kräver längre ryttlingar. Detta skulle i så fall innebära att fiskeframgången skulle vara högre vid låga vindhastigheter. Detta motsägs dock av de observerade ryttlingsbegränsningarna vid låga vindhastigheter och att vi inte fann några uppenbara skillnader i fiskeframgång vid olika vindhastigheter.

Som förväntat använde sig inte gjusarna av glidflykt under ryttlingarna när vindstyrkan var lägre än 7 m/s. Vid vindstyrkor över 7 m/s dominerades ryttlingstekniken av aktiv flykt med kortare glidmoment infogade. Glidmomenten bidrog till att förlänga ryttlingarna, men trots detta var kortare ryttlingar med enbart aktiv flykt vanliga vid högre vindhastigheter. En förklaring till varför gjusarna inte använder glidflykt som dominerande teknik vid vindhastigheter över 7 m/s är förmodligen att glidflykt automatiskt medför att de tappar höjd (med åtminstone 0,6 m/s), vilket ger dem mindre tid till att sikta in ett dyk mot ett specifikt byte. Om de däremot kan hålla höjden med hjälp av aktiv flykt under ryttlingen, så ger det bättre förutsättningar för att justera och vänta in rätt dyktillfälle. En blandning av aktiv flykt och glidflykt i ryttlingarna kan alltså vara en kompromiss mellan ökad fiskeframgång genom aktiv flykt och energibesparing/längdökning genom glidflykt i ryttlingarna.

Hanarnas ryttlingslängd nådde en plåtå och visade stor spridning vid vindhastigheter över 7 m/s (Figur 3). Vid vindhastigheter över 7 m/s finns alltså troligen inga betydande ryttlingsbegränsningar som har med vindhastigheten att göra. Även honornas ryttlingslängd visade en likartad spridning som hanarna. Skillnaden gentemot hanarna var emellertid att honornas medelryttlingslängd fortsatte att öka vid höga vindhastigheter. Vi förväntade oss att de större och tyngre honorna (Tabell 1) var begränsade vid lägre vindhastigheter, vilket även bekräftades av observationerna. Vi förväntade oss även att honor begränsas upp till något högre vindhastigheter än hanar, men inte att honor överglänsar hanar i ryttlingsutförande vid höga vindhastigheter. Resultatet kan möjligen förklaras med att (a) kompromissen mellan aktiv flykt och glidflykt vid ryttling kan skilja mellan könen beroende på skillnaden i kroppsstorlek, där högre

vindhastigheter gör det möjligt för de yngre honorna att använda glidflykt i större utsträckning, (b) honor och hanar kan ta olika byten på grund av storleksskillnaden, och olika bytesstorlek och/eller art kan medföra skillnader i optimal ryttlingslängd på grund av olika beteende hos bytet, (c) eftersom honor mest sitter på och vid boet under häcknings-säsongen och överlåter åt hanen att fiska, kan deras fisketeknik och fiskeframgång påverkas negativt, vilket bör vara tydligt tidigt under hösten då vår studie utfördes.

De unga fiskgjusarnas ryttlingsbeteende skiljde sig från de gamla fåglarnas. Unga gjusar hade lägre medelvärde, mindre spridning och mindre ökning i ryttlingslängd längs vindstyrkegradienten. En avgörande del av de unga fåglarnas fiskeförsök var dock förmodligen snarare övningar i fisketek-

nik än fisketurer med avsikt att fånga något byte. Många ryttlingar åtföljdes av okontrollerade dyk utan något definitivt mål. Inga ryttlingar förekom vid vindhastigheter under 2 m/s eller över 12 m/s, vilket även det indikerar begränsningar i de unga fåglarnas fisketeknik.

Som tidigare nämnts har dyk utförda av fiskgjusar som är yngre än 6 månader sämre fångstframgång jämfört med dyk som görs av äldre fåglar. Detta borde åtminstone delvis bero på begränsningar i ryttlingsfärdigheterna, eftersom dyk initierade med ryttling ökar fiskeframgången med 50% jämfört med dyk utan ryttling. Med andra ord kräver troligen ryttlingen erfarenhet för att utföras framgångsrikt och kan därför vara en viktig selektionsfaktor för överlevnad hos unga fiskgjusar under sin första höstflyttning.

Korta rapporter – *Short communications*

Birds off Scoresby Sound, Eastern Greenland, in the spring of 2002

*Fåglar utanför Scoresbysund,
Östgrönland, våren 2002*

HENRIK KYLIN

The Swedish expedition Arctic Ocean 2002 (AO-02) set out in April 2002 to investigate the chemical and physical oceanography of Fram Strait and the East Greenland Sea in early spring. The Arctic Class Icebreaker Oden was used as research platform as the sea in most of the research area is covered with heavy ice until late summer. Because of the difficulty of traveling in the early spring, few observations of the spring migration of birds over the ice-covered sea have been possible.

There was no formal ornithology programme onboard during AO-02, why no systematic bird observations were made. However, because of the scarcity of previous spring observations, observations done by interested amateur birders participating in other types of research programmes were summarised (Kylín 2004). One day in particular, 25 May, when more systematic observations were possible, is discussed in more detail here. Even though the observations were more systematic than otherwise during the expedition they had to be adjusted to other work that had to be done. Therefore, these observations are at best semi-quantitative, but still of interest because of the scarcity of information from the area.

The observations on 25 May were made possible because much of the scheduled work had come to a standstill because of an easterly storm the previous days. The storm was a result of a huge low-pressure over the Norwegian Sea. The cyclone covered

almost the entire North Atlantic with heavy winds blowing for three days almost all the way across the Atlantic from Norway to Greenland. To avoid open water during the storm the ship took refuge in the ice and the engines were turned off, leaving us drifting with the ice for a couple of days. Observations were mostly from deck 4 (~20 m a.s.l.) or the bridge (~25 m a.s.l.), approximately 30 minutes out of every hour for most of the day, the ship operating on UTC (Universal Time Coordinated). The morning position was ~70° N, 22° W, drifting with approximately 2 knots southwards in the East Greenland Current off Scoresby Sound. As the storm abided it was replaced with a strong catabatic wind from the top of the ice sheet. A catabatic wind arises with cold air “falls” down a slope. At the ship, outside the territorial waters of Greenland, gusts up to 30 m/s were measured.

The area around Scoresby Sound is an important breeding area for Little Auk *Alle alle*. Large numbers were seen on the water during the storm the previous days. As the storm abided in the morning hours the Little Auks took to their wings and flew out to sea, presumably to forage, with the reverse movement in the evening. Low tens of Brünnich’s Guillemot *Uria lomvia* and Black Guillemot *Cephus grylle* were seen both foraging and flying.

Among the gulls, there were always 15–20 Glaucous Gulls *Larus hyperboreus* around the ship the entire day. The Glaucous Gulls seemed to be more or less stationary, while Black-legged Kittiwakes *Rissa tridactyla* tended to visit the ship briefly and then move on. There was no uniform pattern of movement among the Glaucous Gulls or Kittiwakes as the directions from which they came and moved away from the ship were random, possibly because the originated from breeding colonies in the Scoresby Sound area (Gilg et al. 2005).

There was a prominent northward migration of Ivory Gulls *Pagophila eburnea* during the day. The total number was at least 700 individuals,

Table 1. Birds observed off Scoresby Sound 25 May 2002. Position at 00.00 h 69°59.08'N 21°28.76'W, and at 24.00 h 69°41.67'N 21°50.07'W.

Fåglar observerade utanför Scoresbysund 25 maj 2002. Position kl. 00.00 69°59.08'N 21°28.76'V och kl. 24.00 69°41.67'N 21°50.07'V.

| Species Art | Comments |
|--|---|
| Common Eider <i>Somateria mollissima</i> <i>Ejder</i> | A total of ~200 in four flocks migrating northwards. |
| Grey Plover <i>Pluvialis squatarola</i> <i>Kustpipare</i> | Two flocks, ~200–300 birds each, migrating in a northeasterly direction. |
| Dunlin <i>Calidris alpina</i> <i>Kärnsnäppa</i> | ~70 migrating eastward in 10 small flocks during the morning to early afternoon. Four individuals migrating northwestward in the evening together with the second flock of Sanderlings. |
| Sanderling <i>Calidris alba</i> <i>Sandlöpare</i> | Two flocks with ~50 + ~70 individuals migrating northwestward. |
| Purple Sandpiper <i>Calidris maritima</i> <i>Skärnsnäppa</i> | 7 individuals migrating northwestward together the first flock of Sanderlings. |
| Red Knot <i>Calidris canutus</i> <i>Kustsnäppa</i> | 5 000–10 000 probable Knots (or possibly other <i>Calidris</i> -waders) migrating northwards along the coast in the afternoon and evening. |
| Long-tailed Skua <i>Stercorarius longicaudus</i> <i>Fjällabb</i> | >10 migrating westward in the late evening. |
| Glaucous Gull <i>Larus hyperboreus</i> <i>Vittrut</i> | 15–20 around the ship during the whole day foraging in the pool of open water around the ship. |
| Black-legged Kittiwake <i>Rissa tridactyla</i> <i>Tretåig mås</i> | >70 visited the ship briefly and moved on. Some would forage in the pool of open water around the ship before moving on. |
| Ivory Gull <i>Pagophila eburnea</i> <i>Ismås</i> | >700 migrating northwards, most with a temporary stop by the ship. Maximum numbers aggregated around the ship at any one time >400. |
| Brünnich's Guillemot <i>Uria lomvia</i> <i>Spetsbergsgrißla</i> | ~40 foraging in leads in the ice or flying. |
| Black Guillemot <i>Cephus grylle</i> <i>Tobisgrißla</i> | ~15 foraging in leads in the ice or flying. |
| Little Auk Alle alle <i>Alkekung</i> | >100 000 in foraging movements out to sea in the morning and back towards land in the evening. |
| Lapland Bunting <i>Calcarius lapponicus</i> <i>Lappspärv</i> | 5 migrating northwestward. |

although the actual number was probably higher as counting could only be upheld intermittently. Migration was usually pairwise in single pairs, but occasionally four to eight birds would migrate together. Many of the Ivory Gulls aggregated around the pool of open water that was created around the ship because of wind action (the ship acts a large sail). Pairs would arrive to the aggregation from the south and when leaving flew north. Many pairs copulated in the aggregation. At one occasion at least 400 Ivory Gulls were perched on the ice around the ship at the same time. But as the birds aggregated around ice ridges the actual number must have been substantially higher, perhaps 500–600 in all.

Flocks of Common Eider *Somateria mollissima* started migrating north while the catabatic wind was still very strong. Although the catabatic wind came from the side, it was clearly difficult for the first flocks stay on track and fly straight. The last flock passed the ship after the catabatic wind had subsided and did not have the same difficulties.

While the catabatic wind was still blowing two flocks (200–300 birds each) of Grey Plovers *Pluvialis squatarola* migrated in a northeasterly direction. The two flocks were quite close together and may have been a larger flock split in two. After the catabatic wind had subsided around midday, small flocks (5–10 birds) of Dunlins *Calidris alpina* migrated eastward. At least 10 flocks with a total of 70 birds had migrated in the same direction by 1600. Around 1900 a couple of flocks with 50–80 Sanderlings *Calidris alba*, intermixed with a few Purple Sandpipers *Calidris maritima* and Dunlins, migrated from the sea towards the northwest. In the evening when the Little Auks were returning from the sea large flocks of *Calidris*-waders migrated northwards along the coast. Based on their size compared to the Little Auks most of these were presumably Red Knots *Calidris canutus*, although species identification is not absolutely certain in this case.

In the early afternoon a small flock of Lapland Buntings *Calcarius lapponicus* flew towards the northwest. And the late evening saw a westward movement of Long-tailed Skuas *Stercorarius longicaudus*.

Of particular interest are the observations of migrating waders and Ivory Gulls. As far as I have been able to find, this is the first report of a concentrated spring migration of Ivory Gulls along the East Greenland Current. However, as a concentrated autumn migration southwards has been observed previously (Hjort 1976), it is not surpris-

ing that there is a northward migration in the same waters in spring. Even so, Lyngs (2003) suggested that the Ivory Gulls nesting in NE Greenland circumnavigate the island so that the spring migration should take place north of Greenland. This seems not to be the case. The spring migration observed in 2002 may have gone unobserved because of the logistic constraints involved in working at sea in the early spring ice. Ivory Gulls nesting in Northern Greenland arrive at their nesting grounds in early June (Salomonsen 1967). This fits well with a northward migration past Scoresby Sound in late May. An in depth discussion of observations on Ivory Gulls during the entire expedition will be published separately.

The Grey Plovers were a great surprise as these should not be present on Greenland at all. The most likely explanation for this observation is that a group of plovers had been driven by the easterly storm from their normal migration pathways east of the Atlantic and that these were now hurrying back towards their nesting grounds when the storm had subsided. According to the expedition meteorologist, the cyclone covered an exceptionally large geographic area, much larger than the average storm (Bertil Larsson, personal communication). Even though Grey Plovers migrating northwards over Western Europe would not normally have any problems with a storm on the North Atlantic, conditions may have been different with this exceptionally large cyclone.

It is interesting to note, though, that the Grey Plovers were observed in a location and flying in a direction that is part of a great circle from wintering areas in Southern USA and nesting areas along the Russian Arctic Coast. However, radar studies made at Angmassalik in southwestern Greenland of birds migrating across the Greenland Ice Sheet indicated no such flyway (Alerstam et al. 1986), and as Grey Plovers are rarely seen on Greenland it is unlikely that there is any regular migration flyway across the island for this species. Even so, further observations may be warranted to solve this enigma.

Although eastward and westward migration of waders was observed on the same day, it is noteworthy that the eastward migration was earlier in the day than the westward migration. The species also differed. Apart from the Grey Plovers, the eastward migration was in small groups of a handful of birds only and took place at an earlier time of day than the westward migration, which was in larger flocks. Although the sun is up 24 hours a day, it is my experience that there is a diurnal

variation in bird activities, so that more birds are active during what should have been the morning and evening hours. It may be that the Dunlins that migrated east and the other waders that migrated west started out at about the same time and that the difference in when they were observed at the ship simply reflects that the eastward migrants had a shorter distance to fly to the ship than the westward migrants.

Acknowledgments

The Swedish Polar Research Secretariat and the officers and crew of Oden are thanked for making the expedition possible.

References

- Alerstam, T., Hjort, C., Högstedt, G., Jonsson, P.E., Karlsson, J. & Larsson, B. 1986. Spring migration of birds across the Greenland Inlandice. *Meddelelser om Grönland. Bioscience* Vol. 21, 38 pp
- Gilg, O. (ed.) 2005. *Ecopolaris – Tara 5 expedition to NE Greenland 2004. Preliminary field report*. GREA, Francheville. 156 pp. Can be downloaded from http://tara-expeditions.org/img/ECOPOPOLARIS_TARA.pdf with supplemental material on <http://taraexpeditions.org/img/tara2004.pdf> (viewed 20 January 2006)
- Hjort, C. 1976. An observation of Ivory Gull *Pagophila eburnea* migration along the East Greenland Current. *Dansk Ornitologisk Forenings Tidsskrift* 70: 72–73.
- Kylin, H. 2004. *Arctic Ocean 2002: Journal notes with special emphasis on birds and halos*. Report 2004:14 from the Department of Environmental Assessment, Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala, Sweden, 37 pp. Can be downloaded from <http://www.ma.slu.se/IMA/Publikationer/internserie/2004-14.pdf> (viewed 1 December 2005)
- Lyngs, P. 2003. Migration and winter ranges of birds in Greenland. *Dansk Ornitologisk Forenings Tidsskrift* 97(1): 1–167.
- Salomonsen, F. 1967. *Fuglene på Grønland*. Rhodos Forlag, Copenhagen, 341 pp. (in Danish).

Sammanfattning

Under den svenska expeditionen “Arctic Ocean 2002” tillbringades några dagar drivande i isen utanför Scoresbysund, Östgrönland, i skydd undan en storm på Nordatlanten. När stormen avtog 25 maj kom flyttningsrörelser igång bland flera olika fågelarter. Mest intressant är mer än 700 ismåsar som flyttade mot norr. Flera samlades också runt fartyget där olika parbildningsbeteenden och parning iaktogs. Ett par flockar kustpipare flög mot nordost; en mycket märklig observation eftersom kustpipare normalt inte skall finnas på Grönland. Kärrsnäpor sågs flytta både i östlig och västlig riktning, d.v.s. både in mot och bort ifrån Grönland, medan sandlöpare och skärnsnäpor endast flyttade mot väster mot Grönland. Under kvällen iaktogs ett omfattande sträck norrut längs med kusten av småvadare, förmodligen mest kustsnäpor. Flyttning iaktogs också bland ejder, fjällabb och lappsparr, medan vittrut, tretåig mås, spetsbergsgrißla, tobisgrißla och alkekung sågs under födosök.

Henrik Kylin, Department of Environmental Assessment, Swedish University of Agricultural Sciences, PO Box 7050, SE-750 07 Uppsala, Sweden, and Norwegian Institute for Air Research, Polar Environment Centre, NO-9296 Tromsø, Norway. Email: Henrik.Kylin@ma.slu.se

Kittiwakes *Rissa tridactyla* as kleptoparasites of Great Cormorants *Phalacrocorax* *carbo*

Tretåig mås *Rissa tridactyla*
som kleptoparasit på storskarv
Phalacrocorax carbo

HANS KÄLLANDER

Each winter large numbers of Great Cormorants *Phalacrocorax carbo* (simply called Cormorants below) roost at night on a small skerry off the island of Hallands Väderö, southern Kattegatt. Early in the morning most or all of them fly into the large bay of Skälderviken where they form fishing flocks numbering from less than a hundred to sometimes a thousand birds. Often several flocks are active in different parts of the bay, but birds often leave one flock in response to cues signalling that another flock has located fish, whether these cues are the diving Cormorants themselves or the presence of larids above the flock. Flocks thus often coalesce or split up. In all probability these flocks, which fish pelagically, exploit shoals of herring *Clupea harengus* and sprat *Sprattus sprattus*. Mostly, however, at the same time one can see Cormorants fishing solitarily or just a few birds together close to the shore, where the main prey seems to be benthic fish (flatfishes, Pleuronectidae and sculpins, Cottidae), but these solitarily fishing Cormorants constitute a very small fraction of the Cormorants in the area.

There is some evidence that the Cormorants at Hallands Väderö, which arrive there in autumn, used to be northern birds (Andersson et al. 1984). However, with the expansion of the population of Cormorants of a southern origin, it is possible that the large numbers that have been recorded more recently contain a mixture of northern and southern birds, which would explain a figure of c.3500 birds recorded on 23 February 1993 (pers. obs.).

The flock-fishing Cormorants are almost invariably attended by large gulls, both Great Black-backed Gulls *Larus marinus* and Herring Gulls *L. argentatus*, which try to kleptoparasitise them. On a number of occasions, however, also Kittiwakes *Rissa tridactyla* have been seen circling and hovering above these fishing flocks. One might assume that these small gulls would have small chances

of stealing fish from the Cormorants and that the association between Kittiwakes and Cormorants is commensal, the Kittiwakes diving for fish that has reached the surface in attempts to escape from their underwater bird predators. This may well be the case, but observation distances at Skälderviken are often great, precluding detailed behavioural observations. However, on 29 January 1993 such an opportunity arose.

Several flocks of Cormorants were fishing on the northern side of the bay. One such flock, heavily parasitised by some 20 Herring Gulls, had attracted a few Kittiwakes, whose number soon rose to 20. At the same time 15 Kittiwakes were patrolling above another actively fishing flock of Cormorants further out. After a while this Cormorant flock dissolved as the birds started flying to join the first flock. Also the Kittiwakes seem to have followed them, because shortly afterwards more than 30 Kittiwakes were circling above this intensively fishing Cormorant flock. When it gradually moved away from the shore, I left for another observation point c.3 km to the northwest, closer to the mouth of the bay. From there two flocks of fishing Cormorants could be seen, one with five or six Kittiwakes and one with five, later ten Kittiwakes, the latter swooping down over the front of the flock where the Cormorants were actively fishing. Distances were now short enough to enable one to see a few details. One Cormorant that surfaced with a fish was immediately attacked by a Kittiwake. However, the Cormorant easily avoided the attack by turning the back towards the gull and swallow the fish. Within a short period eleven kleptoparasitic attacks against surfacing Cormorants were seen, some of them rather violent, but in none did the Kittiwake succeed in stealing the fish. Meanwhile the other Cormorant flock had come closer and was fishing intensively with 15 Kittiwakes circling above (and several large gulls on the water among the birds). This flock came relatively close and could be seen very well in the excellent weather conditions that prevailed and by using a 20x spotting scope. During the spell of fishing activity the outcome of 50 kleptoparasitic attacks by Kittiwakes on the Cormorants was recorded; only one of them was successful. The Kittiwakes used two different techniques: they either dived headlong towards a surfacing Cormorant or made a quick swoop trying to snatch the fish from the Cormorant's bill before the fish was swallowed.

If this low success rate is typical for Kittiwakes' kleptoparasitism of Cormorants, then one wonders if this kleptoparasitism is energetically profitable.

In contrast to the larger gulls, the Kittiwakes are constantly on the wing above the fishing flocks. If this feeding method is unprofitable, however, one would not expect it to be a regular phenomenon unless it is also combined with exploitation of fish made available by the Cormorants' diving activities. During my observations, however, there was no indication that the Kittiwakes captured any fish on their own.

Reference

Andersson, G., Karlsson, J. & Kjellén, N. 1984. Earlier occurrence and recent appearance of the Cormorant *Phalacrocorax carbo* in Skåne, South Sweden. *Anser* 23: 109–124. (In Swedish with summary in English.)

Sammanfattning

Stora mängder storskarvar, numera sannolikt av både nordligt och sydligt ursprung (Andersson m.fl. 1984), övervintrar i nordvästra Skåne. Toppnoteringen tycks hittills vara de 3500 fåglar, som sågs i sundet mellan Hallands Väderö och Torekov den 23 februari 1993. Skarvarna övernattar på Svarteskär på Hallands Väderös västsida och flyger tidigt på morgonen företrädesvis in till Skålderviken, där flertalet deltar i flockfiske, sannolikt efter sill eller skarpsill. Enstaka solitär-fiskande skarvar ses också strandnära, där de fångar flatfisk och simpör. Fiskeflockarna, av vilka ett antal samtidigt kan ses på olika delar av viken, kan bestå av allt från några tiotal till tusen fåglar.

Skarvflockarna beledsagas praktiskt taget alltid av grå- och havstrutar, vilka försöker stjäla fisk

från skarvarna. Ett antal gånger har jag emellertid dessutom sett tretåiga måsar, vilka fladdrat över de fiskande skarvarna. Man skulle kunna tro att dessa relativt små måsar associerar sig med skarvarna för att utnyttja fisk, som drivs upp mot havsytan som en följd av skarvarnas aktivitet, men så tycks inte vara fallet. Den 29 januari 1993, en dag då sikt-förhållandena var utmärkta, kunde jag i tubkikare i detalj studera de tretåiga måsarnas förehavanden. Denna dag var flera skarvflockar samtidigt aktiva. Flera av dem hade, förutom trutar, ett antal tretåiga måsar (som mest 30), vilka fladdrade över skarvarna och dök ned mot fronten på flockarna, där dykaktiviteten var högst. Småningom kom ett par skarvflockar så nära att jag i tubkikaren tydligt kunde se att de tretåiga måsarna försökte stjäla fisk från uppdykande skarvar. Härvid använde måsarna endera av två tekniker. Antingen dök de huvudstupa mot en uppdykande skarv eller gjorde ett blixtsnabbt svep mot en skarv, som hade fisk i näbben. Av totalt 62 registrerade försök lyckades emellertid blott ett. En så låg framgång får en att undra om denna kleptoparasitism verkligen kunde vara energimässigt lönsam, i synnerhet som de tretåiga måsarna hela tiden befann sig på vingarna (till skillnad från trutarna, som tillbringar långa perioder liggande på vattnet). Fler iakttagelser av den beskrivna associationen mellan tretåiga måsar och fiskande skarvar, och framför allt av måsarnas framgång, skulle kunna kasta ljus över denna fråga.

Hans Källander, Postvägen 2, SE-240 12 Torna Hällestad. E-mail: hans.kaellander@lsn.se

Nya böcker – *New books*

R. Greenberg & P. P. Marra (red.), 2005: **Birds of Two Worlds: The Ecology and Evolution of Migration**. John Hopkins University Press, Baltimore. 466 pp. ISBN 0-8018-8107-2.

Fåglarnas flygförmåga är deras evolutionära lyckokast och det som gjort dem till flyttande organismer med hela jorden som ekologisk nisch. För ornitologen är det utan tvekan just deras flyttning som erbjuder de mest fascinerande frågorna. Som flyttfågelforskare är det därför med stor förväntan man öppnar en ny bok i ämnet, i det här fallet resultatet av en konferens som hölls vintern 2002 i USA. Titeln – *Birds of Two Worlds* – antyder att man velat fokusera på flyttfåglarnas bimodala tillvaro i häcknings- och vinterkvarter och deras flyttning mellan dessa områden. Boken innehåller 32 kapitel, som fördelar sig på sju olika teman: 1) Evolution av flyttningssystem, 2) Anpassningar till två världar, 3) Biogeografi, 4) Connectivity, 5) Flyttningen, 6) Beteendekologi och 7) Populationsekologi. Det är omöjligt att recensera alla kapitel och jag koncentrerar mig därför på delar som jag personligen finner intressanta.

David Steadman konstaterar inledningsvis att fossilfynd antyder att fåglar var kapabla att flytta redan för 100 miljoner år sedan (*Archaeopteryx* räknar man med är ca 130 miljoner år gammal), men att långdistansflyttning troligen inte förekom tidigare än för 40 miljoner år sedan då det inträffade en global nedkylning av klimatet. Tättingarna evolverade snabbt från mitten av Miocene (för ca 10–15 miljoner år sedan) och ungefär då blev flyttning taxonomiskt välrepresenterad. Ett kapitel handlar om genetiska metoder för att studera flyttningssmönster, ett om flyttning runt Himalaya och ett kapitel uppdaterar teorier för evolution av partiell flyttning. I avsnitt två handlar det om anpassningar till ett liv som flyttfågel. Är flyttfåglar speciella eller annorlunda i jämförelse med stannfåglar? Hans Winkler och Bernd Leisler svarar ja

på den frågan efter en statistisk analys av morfologiska karaktärer. Scott McWilliams och Bill Karasov sammanfattar de senaste rönen om fysiologisk flexibilitet hos flyttningen, vilket innebär att fågelns fysiologi (mag/tarmapparat, lever) genomgår stora förändringar under flyttningen. Dessa ses som anpassningar till kraven på flyttfågeln att snabbt omvandla föda till fettdepåer och att minimera onödig ballast under flygningen. Även beteendemässiga skillnader kan finnas, som t ex att flyttfåglar är mer nyfikna och benägna att undersöka nya saker i sin miljö – en möjlig anpassning till att ständigt behöva lära sig saker om nya miljöer.

I biogeografiavsnittet fastnade jag främst för Katrin Böhnig-Gaesens analys av flyttfåglarnas påverkan på fågelsamhällen i tempererade områden. I Nordamerika är de flesta flyttfåglarna skogsarter medan i Europa återfinns flyttfåglarna främst i öppet landskap, vilket återspeglar habitatfördelningen i deras tropiska ursprungsområden i Sydamerika respektive Afrika. Vid en jämförelse av den regionala fågelfunarna i Centraleuropa fann hon vidare att stannfåglar har högre populationstäthet än flyttande arter, samt att flyttande arter tenderar att förkomma mer klumpat än förväntat.

Sammanlänkning (eng. Connectivity) har på senare tid seglat upp som ett hett forskningsområde, vilket innebär att man försöker länka samman sommarpopulationer med vinterpopulationer. Om individer från en given häckningspopulation sprids till ett stort antal olika vinterkvarter, där de blandas med individer från andra häckningspopulationer, är sammanlänkningen låg, medan det omvända gäller om majoriteten av individer från en häckningspopulation återfinns i samma övervintringsområde. Traditionellt har ringåterfynd utgjort basen för den här typen av information, men under senare år har metodarsenalen drygats ut. Nu används ofta genetiska markörer eller analys av stabila isotoper i fjädrar eller klor för att koppla ihop sommar- och vinterpopulationer. Keith Hobson ger en grundlig

översikt av metoder som bygger på analys av stabila isotoper, vilket vi säkerligen kommer att få se mer av framöver. Nyligen användes metoden för att studera ankomst och parbildning hos centraleuropeiska svarthättor, där en relativt nyetablerad del av populationen övervintrar på de brittiska öarna, men dessa anländer tidigt till häckningsområdet och löper därför liten risk att blanda sig med sent anländande individer som övervintrat på Iberiska halvön (Bearhop et al. 2005). Därmed kan man förvänta sig att genetiska skillnader kommer att bibehållas, eftersom hybrider sannolikt skulle erhålla genetiskt programmerade flytningsriktningar mitt emellan föräldrafågelnas och sannolikt flytta rätt ut i Atlanten med minimala överlevnadschanser som följd.

Flyttfåglars roll som bärare av sjukdomar och parasiter har rönt ökat intresse i sen tid tack vare att molekylärgenetiska metoder nu kan användas för att studera specificitet hos t ex fågel malaria. Även om fåglarna inte är direkt sjuka pga en malariainfektion så kan de överföra parasiterna mellan övervintrings- och häckningsområden, och även residenta arter kan på så vis konfronteras med nya parasiter. Robert Ricklefs m fl ger en översikt av detta spännande fält och antyder att man i vissa fall kanske t o m kan använda parasiter som markörer på geografiskt ursprung – ett alternativ till stabila isotoper.

Det som kanske mest fascinerar mig själv inom fågelflyttningen är själva flyttningprocessen; Hur långt flyger en fågel på en natt? Och hur länge? Hur orinterar den? Vilka väderbetingelser krävs? Hur fort flyger den? Bill Cochran och Martin Wikelski sammanfattar flera decenniers forskning där man med hjälp av små radiosändare följt små trastar av släktet *Catharus* under flyttningen. Fågelnas har följts över stora sträckor med bil, och på senare tid har man även fångat in individer efter varje natts flyttning för att genom blodprov mäta deras energiförbrukning. Under flygning har sändarna även gett information om vingslags- och hjärtfrekvens. Kapitlet avslutas med en utblick och diskussion om ett satellitbaserat system varmed man skulle kunna följa småfågelindivider under deras flyttning. Detta har ju länge varit en dröm bland flyttfågel forskare. Satellitsändare har använts flitigt på större fåglar, men nu kan man snart följa även de minsta arterna och vi kan säkert förvänta oss överraskningar när det gäller hur de genomför sin flyttning.

I avsnittet om beteendekologi hos flyttfåglar beskrivs bland annat sociala beteenden utanför häckningstiden och ekologiska skillnader bland lövsångare (*Phylloscopus*). Bland annat får vi eta

att bland en grupp lövsångararter så är antalet hopp en fågel företar sammanlänkad med såväl dess benlängd och näbbstorlek, samt att det finns ett samband mellan artens utbredningsområde sommartid och vintertid.

I det avslutade populationsavsnittet presenterar Tobor Szep och Anders Möller data baserade på fjärranalys för att identifiera populationsspecifika övervintringsområden för olika ladusvalepopulationer. Metoden förefaller ha en häpnadsväckande upplösning och ger dessutom ekologiska data från övervintringsområdena som kan förklara bland annat överlevnad. Scott Sillett och Richard Holmes presenterar tidsseriedata från en långtidsstudie av en nordamerikansk skogssångare. Nyare studier har visat att flyttfåglars häckningsframgång är starkt knuten till deras ankomstdatum till häckningsområdet, vilket i sin tur är kopplat till kvalitén hos deras övervintringshabitat. Michael Runge och Peter Marra försöker sammanfatta dessa idéer i en populationsmodell. Avslutningsvis sammanfattar redaktörerna sin syn på flyttfågelforskningen i ett kapitel betitlat (fritt översatt) ”Flyttfågelbiologins renässans: en syntes”, med en lista över angelägna frågor för forskare att ägna sig åt.

Den här boken kan ses som den tredje i en serie böcker som alla är resultatet av en stor flyttfågelkonferens i Nordamerika och denna är helt i klass, om inte bättre, än sina föregångare. Det är intressant att notera vissa skillnader mellan europeisk och amerikansk forskningstradition. En tydlig skillnad är att i Europa är flyttfågelforskningen mer förankrad i ett teoretiskt paradigm, medan den amerikanska forskningen är mer deskriptiv. Europeiska flyttfågelforskare har i större utsträckning en ekologisk bakgrund medan de amerikanska inte sällan har sina rötter i fysiologin, vilket sannolikt är en bidragande orsak till dessa skillnader. De olika traditionerna kompletterar varandra på ett utmärkt sätt och gör att vi kan betrakta fåglars flyttning med delvis olika glasögon. Ny teknikutveckling kommer fortsättningsvis att leverera ny information om flyttfågelnas resor och liv i allmänhet, vilket gör just flyttfågelforskningen till det mest spännande området inom ornitologin. *Birds of Two Worlds* utgör en gedigen samling artiklar i ämnet och torde inte lämnas oläst av någon med ett genuint intresse för flyttfågelforskning.

ANDERS HEDENSTRÖM

Wolf-Dieter Busching, 2005: **Einführung in die Gefieder- und Rumpfungskunde**. Aula Verlag, Wiebelsheim, 2005, 2:a uppl. 408 sidor, 10 färgplanscher, 550 svartvita teckningar. Pris € 34,80.

Stundom skojar man som svensk litet med den förrent grundliga tyska mentaliteten. "Kort introduktion i tio band..." kan vara en sådan oförarglig skämtsamhet om tyskens sätt att dels säga allt, dels betitla sitt verk väl anspråkslöst. Nå, inget fel i en grundlig genomgång, så låt oss ha överseende med titeln! Föreliggande bok består visserligen bara av ett band, men titeln lyder i svensk översättning "Introduktion i läran om fjädrar och bytesrester", och introduktionen som bjuds tycks innefatta det mesta och vara ytterst grundlig. För den som kan tyska erbjuds här en utmärkt modern snabbkurs i fjäderkunskap.

Boken är indelad i en generell, begreppsförklarande del samt i en tillämpad del med nycklar för fjäderbestämning. Den andra delen med nycklarna omfattar 146 s., dvs. ca 35% av boken. I den allmänna delen finner vi en kort historik (8 s.), förklaring av facktermer (4), fjäderns anatomi och fjäderdräktens uppbyggnad (76), ruggning (25), beskrivning av skador på fjädrar orsakade av parasiter och sjukdomar (5), bytesreststudier och hur fjädrarna från rovfågelnas slaktplatser kan insamlas, förvaras och katalogiseras (39), metodologi och bearbetning av data från en fjädersamling, samt mer om fjäderanatomi (30), ytterligare aspekter på fjäderns struktur, teckning och färger (15), moderna analysmetoder som utnyttjar fjädrar (8) och slutligen fjäderkunskap i naturskyddets tjänst (3). Samtliga dessa avsnitt är rikt illustrerade med författarens egna tuschteckningar samt några planscher och fotografier. Även om jag finner grupperingen av olika avsnitt, med besläktade ämnen spridda på flera håll, något svårtydd, är ett forceerande av detta lilla hinder väl värt mödan. Här finns gott om intressanta och klara beskrivningar av fjäderdräktens olika små egenheter, såsom diastataxin och dess funktion, den krypta remikeln vid andra handpennans bas hos vissa fågelgrupper, karpalpennan med ofta tillhörande karpaltäckare hos andra grupper, om färgämnen, parasiter osv. Visste ni vad "fransk ruggning" är för något? Jag gjorde det inte, men vet nu. (Det är inte något ekivokt!)

Nycklarna för fjäderbestämning är ambitiösa och intressanta att studera. De är uppbyggda dikotomiskt som botaniska nycklar brukar vara. Jag kan inte bedöma om dessa fungerar (några stickprov gjorde det, andra inte, men misslyckandena kan mycket väl bero på min oförmåga och min under-

liggande misstänksamhet mot förenklade nycklar av det här slaget). För mig hade de det största värdet i sin rikedom på i och för sig svartvita men ytterst noggranna teckningar av fjädrar som ackompanjerar dem. Där finns också sju underbart vackra färgplanscher av fjädrar målade av Ron Meier; man hade önskat sig fler av dessa! Det går att öva upp sin förmåga att skilja på armpennor och stjärtpenner, handtäckare och större täckare osv. genom att studera bokens alla illustrationer, en förmåga som är en förutsättning för att kunna artbestämma en enskild fjäder. Att nycklar inte kan ersätta en gedigen kunskap om de olika arternas utseende och dräktutveckling är ofrånkomligt. Ett exempel ges ofrivilligt i boken: Plansch 91 visar en målning av två gråhalsade trastar, och bildtexten säger att den ena bilden visar häckdräkt, den andra vinterdräkt. Den som kan sina palearktiska arter vet, med eller utan nycklar, att vinterdräkten är densamma som sommardräkten. Vad vi ser är en gammal fågel, troligen hane, och en ung hona. Många steg i nycklarna fordrar vidare att man kan svara på om fågeln i fråga har nio eller tio utbildade handpennor eller tio, tolv eller fjorton stjärtpenner. Står man med en ensam funnen fjäder i handen kan detta vara svårt att besvara.

Dessa små anmärkningar till trots vill jag varmt rekommendera boken till alla med ett djupare intresse i fjäderkunskap. Den torde vara den mest kompletta och moderna handboken i ämnet.

LARS SVENSSON

Møller, A., Fiedler, W. & Berthold, P. (eds.) 2004. **Advances in Ecological Research: birds and climate change**. Volume 35. ISBN 0-12-013935-9. Elsevier Academic Press, Amsterdam

Volym 35 i serien *Advances in Ecological Research* behandlar det aktuella ämnet fåglar och klimatförändringar och har redigerats av tre redaktörer: A. Møller, mest känd för sina studier av ladusvala, och de två flyttfågelforskarna W. Fiedler och P. Berthold. Boken består av ett antal vetenskapliga översiktsartiklar författade av experter inom respektive fält och behandlar olika aspekter av hur klimatet påverkar fåglars häckning, utbredning och flyttning.

En större del täcker just flyttning och specifikt hur datum för ankomst på våren varierat över tiden, tidpunkt för häckningsstart med mera, men även hur avflyttningen hos vissa arter förändrats över åren. Materialet i boken har fokus på Väst- och Nordeuropa och många extremt långa tidsserier re-

dovisas. Till exempel redovisar Esa Leihonen med flera i sin artikel en tidsserie för datum för ankomst hos bofink, sånglärka, sädesärta, ladusvala/husvala, gök och tornseglare till Turku i Finland, en serie som sträcker sig tillbaka till mitten av 1700-talet. Inte helt förvånande kan man konstatera att den stora förändringen, dvs allt tidigare ankomst på våren främst sker hos de tidigt flyttande fåglarna såsom sånglärka, bofink, sädesärta, medan tornseglarna inte ändrat datum för när de återkommer till häckningsområdena. Boken innehåller ett omfattande sammanställt material, och för den som är intresserad av ämnet ger boken en god överblick av vad som gjorts inom fältet samt information om referensmaterial för djupare läsning. Det är dock inte en bok man sträckläser hemma i läsfåtöljen utan en diger sammanställning av traditionell vetenskaplig rapportering, med svartvita bilder och diagram.

SUSANNE ÅKESSON

H. Douglas Pratt, 2005: **The Hawaiian Honeycreepers**. Oxford University Press. 342 s. Pris 1490 kr i Naturbokhandeln.

The Hawaiian Honeycreepers är den trettonde volymen i förlagets monografiserie *Bird Families of the World* och behandlar familjen Drepanidinae. Denna anses numera ibland utgöra en underfamilj inom finkarna Fringillidae. På svenska har de kallats hawaiiifinkar i Nationalencyklopedien. Detta torde vara ett bättre namn än engelskans "honungskrypare", men författaren argumenterar för att behålla det gamla namnet Hawaiian Honeycreepers. Douglas Pratt är frilansornitolog knuten till Louisiana State University Museum of Natural Science. Han har främst studerat fåglarna på öar i Stilla havet inklusive Hawaiigruppen.

Karakteristiskt för Oxford University Press monografier är deras grundlighet. Här finns i princip all information du kan önska om den behandlade familjen. Ett flertal svartvita fotografier av Jack Jeffrey illustrerar. Hawaiiifinkarna är endemiska på Hawaiiöarna i norra Stilla havet. Ögruppen ligger 400 mil från det nordamerikanska fastlandet och består av fem större (samt ett antal mindre) öar med relativt olika klimat och en del högre vulkanberg. Här finns en av världens regnräkaste platser på ön Kauai och torra områden i regnskugga på andra öar. Olika vegetationstyper finns detaljerat beskrivna i boken, liksom öarnas historia. De första polynesierna koloniserade öarna för cirka 1500 år sedan. Med dem följde grisar och råttor som gick hårt åt de endemiska fåglarna. James Cook

1778 och senare västerlänningar införde sjukdomar som drabbade den inhemska befolkningen men även fågelmalaria som slog ut flera fågelarter under 1000 meters höjd. Mer sentida kolonistörer införde även ett stort antal främmande fågelarter vilka numera är naturaliserade på öarna. I lägre områden är det i dagsläget främst sådana som en besökande ornitolog träffar på. Även växtligheten är starkt påverkad av introducerade arter. Det var först i slutet av 1800-talet som fågelfaunan utforskades på allvar och en art hittades inte förrän på 1960-talet.

Hawaiiifinkarna utgör en intressant parallell till galapagosfinkarna. Differentieringen har här emellertid givit upphov till ett antal arter som vid första påseende inte alls förefaller vara närbesläktade. Framförallt näbbarna varierar från grova finknäbbar till utdragna och böjda näbbar för nektarsök. Olika taxonomiska träd har föreslagits och klassificeringen behandlas mycket utförligt. Den i dagsläget dominerande uppfattningen förefaller vara att gruppen är monofyletisk, det vill säga härstammar från gemensamma forntida invandrare. De olika näbbtypernas funktion behandlas detaljerat. Ett annat kapitel presenterar ekologi och häckningsbiologi. Mer deprimerande är läsningen om sjukdomar och parasiter. På grund av predation från introducerade däggdjur men främst fågelmalaria har hawaiiifinkarna minskat dramatiskt de senaste hundra åren. Av 37 arter är 19 numera definitivt eller troligen utdöda, medan flera av de återstående är hotade. Ett antal projekt har dragits igång för att skydda sällsynta arter vilket inkluderar restaurering av biotoper och nyintroduktion till lämpliga områden. I ett par fall har man lyckats vända trenden men ett par arter dog ut så sent som på 1980-talet.

En detaljerad systematisk genomgång inkluderar detaljerade utbredningskartor, sonogram och foton av en del arter. Färgplanscherna som målats av författaren håller hög klass. Hos flertalet arter är könen lika men det förekommer att hanen är röd och honan grön. För flertalet arter använder man fortfarande de ursprungliga namnen som kan stavas t.ex. Ou eller Amakihi. En av de vackraste fåglar jag sett heter Iiwi, vilket är en sammetsröd fågel med svarta vingar och lång, böjd, orange näbb. Den var tidigare vanlig men finns nu främst i naturskog på över 1000 m höjd. Man kan även läsa om namnens ursprung och få detaljerade uttalsanvisningar. Boken avslutas med en imponerande referenslista.

Det samlade intrycket blir att detta är en mycket grundlig och välgjord bok som rekommenderas

för den intresserade. Familjens begränsade utbredning och det mycket höga priset gör dock sannolikt att den får en begränsad spridning i Sverige.

NILS KJELLÉN

Geoffrey E. Hill & Kevin H. McGraw (eds.), 2006: **Bird Coloration**. Vol 1: *Mechanisms and measurements*. Vol. 2: *Function and Evolution*. 589+477 sid. Harvard University Press, Cambridge, Mass.

När våren kommer är fjällripetuppen bländande vit medan hönan ruggar till brunt för att inte upptäckas när hon ruvar äggen. Tuppen behåller sin vita dräkt, men den gör honom lätt att upptäcka för jaktfalken. Han utsätter sig således för en till synes onödig fara, men denna riskabla exponering är en demonstration av mod och styrkekaraktärer som är nödvändiga för att en hona skall välja honom. Men under den period då honorna lägger ägg gör tuppen något mycket märkligt. I stället för att följa normen för alla fåglar, att hålla fjäderdräkten fräsch och ren, smutsar fjällripetuppen medvetet ner sig mer och mer så att den vita dräkten blir grå- eller brundaskig. Detta reducerar risken att bli upptäckt synnerligen kraftigt, och skulle en hona förlora sin kull kan tuppen tvätta sig ren igen och övertyga henne om att göra ett nytt försök. Att smutsa ner sig är dock ett synnerligen udda sätt att färglägga sin fjäderdräkt. Normalt sker det med hjälp av pigment eller strukturer i fjäderdräkten. Och det är det som detta imponerande verk handlar om.

De två volymerna på tillsammans över tusen sidor innehåller ett drygt tjugotal kapitel av ungefär lika många författare och är den bästa ämnesöversikten som finns att tillgå i dag. Allra mest gäller det den första, mera tekniskt inriktade volymen, medan en hel del av det som finns i andra volymen också funnits med i andra översiktsverk rörande fåglars beteendekologi och evolution. Två svenska författare medverkar, nämligen Staffan Andersson och Maria Prager från Zoologiska institutionen i Göteborg. De ger en gedigen översikt av hur man kvantifierar och mäter en fågels färger på ett objektivt sätt, ett forskningsfält som vuxit fram först under de allra senaste decennierna. Det är moderna spektrometrar som gjort detta möjligt, numera inte bara i laboratorier utan också i fält. För att förstå vad färger och färgmätning är måste man läsa detta och övriga kapitel i bokens första avdelning. Nästa avdelning beskriver de olika sätten på vilka fåglarna skapar färger. Det ena sättet är med hjälp av pigment, färgämnen. Dessa pigment absorberar och återutsänder

ljus av olika frekvenser. Det andra sättet är genom att strukturer i fjäderdräkten. Därvid är det ljuset som bryter på olika sätt i rent fysiska strukturer som är i nanometerskala, d.v.s. i skala kring ljusets våglängder. Bland pigmentfärgerna finns två stora klasser, nämligen melaniner, som är allra vanligast och finns hos alla fåglar utom albinoindivider, och karotenoider, som är näst vanligast. Melaninerna ger främst svarta, bruna och grå färger och det är melaniner som svarar för nästan alla mönster av typ prickar, fläckar, ränder, etc. Melanin har också en funktion annan än färgsättning, nämligen att förstärka fjädrarna; svarta fjädrar slits långsammare än vita. Karotenoiderna ger främst de gula, orange och röda färgerna. Karotenoiderna är speciella på så sätt att fåglarna inte kan bilda dem själva utan måste få dem genom födan. Däremot kan de omvandla en karotenoid till en annan. Färger skapas också genom samverkan mellan strukturella färger och pigment. Det finns dessutom ett mindre antal pigment som varken är melaniner eller karotenoider, t.ex. pteriner som ger ugglorna deras gula ögon och flaviner som gör äggulan gul.

Verkets andra volym behandlar de frågor som ligger närmast de vanliga fältornitologernas värld, nämligen hur färgerna fungerar och vilken roll de har i fåglarnas liv. Under senare år har man också funnit att för oss osynligt ultraviolett ljus är synbart för fåglarna, vilket skapat ett delvis nytt forskningsfält. Forskningen rörande färgernas roll för fåglarna är naturligtvis enorm, och de tio kapitlen kan bara bli nedslag i mångfalden: sexuella signaler, kryptiska funktioner, att undvika rovdjurstacker, att skrämma fiender, att imponera, att tala om att man smakar illa eller är giftig. Det sista kapitlet i boken diskuterar hur man rekonstruerar färgerna hos sedan länge utdöda fåglar. Har man tittat på Jurassic Park så inser man att detta också är en intressant fråga.

SÖREN SVENSSON

Hans-Günther Bauer, Einhardt Bezzel & Wolfgang Fiedler, 2005: **Das Kompendium der Vögel Mitteleuropas. Alles über Biologie, Gefährdung und Schutz**. Tre volymer: (1) *Icke tättingar* (808 sid.), (2) *Tättingar* (622 sid.) och (3) *Litteratur och bilagor* (337 sid.). Andra, helt omarbetade upplagan. AULA-Verlag, Wiebelsheim.

Detta arbete är en verklig koncentration av aktuell fågelkunskap. Texten är kortfattad och bygger till stor del på hänvisning till de drygt fyra tusen

referenser som listas i den tredje volymen. Boken fungerar utmärkt i Skandinavien eftersom det räcker med att arten uppträtt i "Mitteleuropa" för att den skall behandlas fullständigt. Således får jaktfalken hela två sidor trots att den inte besöker området årsvisst. Och likaledes får lavskrikan en dryg sida trots bara några få fynd i historisk tid (Dock hittar jag den intressanta uppgiften om minst sex individer i Slovakien i januari 1990. Alla var av den

sibiriska rasen *ruthenus*. Kanske något att tänka på när man ser någon av de extremt få lavskrikor som dyker upp i sydligaste Sverige.) Lappmesen, som aldrig setts i området, omnämns däremot inte. För den som kan tillräckligt med tyska är detta ett mycket hanterligt bokverk att ha i bokhyllan. Det mesta av elementär kunskap om varje art finns då nära till hands.

SÖREN SVENSSON

Instruktioner till författarna

Instructions to authors

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

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

Författarna erhåller korrektur som skall granskas omgående och återsändas. Författare erhåller en pdf-fil av sitt bidrag.

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

Contributions 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. Tables and Figures must be on separate sheets of paper.

Manuscripts should be submitted in three copies with 4 cm margin, printed with double line spacing. Text and figures should preferably be provided on a floppy disk.

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. Authors will receive a pdf-file of the paper.

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 tidskriftens namn förkortas används internationell standard. *If name of journal is abbreviated international standard must be used.*) *J. Evol. Biol.* 67:12–16.

Bond, A. P. 1913b. Breeding biology of the Pied Flycatcher. Pp. 123–156 in *Ecology and Adaptions 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 16, No 3, 2006

Innehåll – Contents

- 85 SÖDERHOLM, S. Varierar brunand *Aythya ferina* periodiskt? – en analys av inventeringsresultat från Angarnsjöängen, Sverige, 1978–2003 och Engure, Lettland, 1972–1992
*Does the Pochard *Aythya ferina* vary periodically? – an analysis of census data from Angarnsjöängen, Sweden 1978–2003 and Lake Engure, Latvia 1972–1992*
- 95 BORGSTRÖM, E.
SCHÜTT, L. En långtidsstudie (1938–2004 av flyttfåglarnas ankomst till mellersta Värmland
A long term study (1938–2004) of arrival dates of migratory birds in middle Värmland
- 112 THERNLUND, F. Täthet och häckningsframgång för törnskata *Lanius collurio* på Lovön nära Stockholm
*Density and breeding success of Red-backed Shrike *Lanius collurio* at Lovön near Stockholm*
- 118 SJÖBERG, N. Ankomstdatum 1948–2006 och häckning 1978–2006 i Jämtland för svartvit flugsnappare *Ficedula hypoleuca*, rödstjärt *Phoenicurus phoenicurus* och lövsångare *Phylloscopus trochilus*
*Arrival dates 1948–2006 and breeding 1978–2006 in Jämtland for Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*, Redstart *Phoenicurus phoenicurus* and Willow Warbler *Phylloscopus trochilus**
- 127 KÄLLANDER, H. Interspecific kleptoparasitism by four species of gull *Larus* spp. in South Sweden
lakttagelser i södra Sverige av fyra måsarters stöld av föda från andra arter
- 150 STRANDBERG, R.
ALERSTAM, T.
HAKE, M. Wind-dependent foraging flight in the Osprey *Pandion haliaetus*
*Vindberoende flygteknik hos födosökande fiskgjusar *Pandion haliaetus**

Korta rapporter – Shot communications

- 164 KYLIN, H. Birds off Scoresby Sound, Eastern Greenland, in the spring of 2002
Fåglar utanför Scoresbysund, Östgrönland, våren 2002
- 168 KÄLLANDER, H. Kittiwakes *Rissa tridactyla* as kleptoparasites of Great Cormorants *Phalacrocorax carbo*
*Tretåig mås *Rissa tridactyla* som kleptoparasit på storskarv *Phalacrocorax carbo**
- 170 **Nya böcker – New books**