

## The 37-year dynamics of a subalpine passerine bird community, with special emphasis on the influence of environmental temperature and *Epirrita autumnata* cycles

*Småfågelsamhällets sammansättning och beståndsväxlingar under 37 år i ett område fjällbjörkskog i Lappland, med särskild hänsyn till inverkan av temperaturen och förekomsten av fjällbjörkmätarlarver*

ANDERS ENEMAR, BENGT SJÖSTRAND, GÖRAN ANDERSSON & TED VON PROSCHWITZ

---

### Abstract

The breeding passerine bird community of 9 km<sup>2</sup> of a primeval subalpine birch forest in Swedish Lapland was censused yearly from 1963 through 1999. The community density remained stable, fluctuating around a mean value of 403 ± 85 territories/km<sup>2</sup>. Species richness increased by an average of one species every four years. Twenty species made up 98% of the community and *Phylloscopus trochilus* (40%) and *Fringilla montifringilla* (19%) remained the dominant species. The species turnover rate between successive seasons was on average 30%. The mean temperatures in June and July were positively correlated to the community density two years and one year later, respectively, less so for the densities of the individual species. *Fringilla montifringilla* increased in density during the first two years of each *Epirrita autumnata* caterpillar

outbreak, whereas the other species responded only weakly or not at all. All species tended to fluctuate in parallel (no significant opposite trends) which together with the other results suggests that the investigated bird community is far from saturated.

*Anders Enemar, Department of Zoology, University of Göteborg, Box 463, SE-405 30 Göteborg, Sweden.*

*E-mail: a-enemar@hem.utfors.se*

*Bengt Sjöstrand, Gunnesbo 120, SE-450 34 Fiskebäckskil, Sweden*

*Göran Andersson, Ted von Proschwitz, Göteborgs Naturhistoriska Museum (Natural History Museum Göteborg), Box 7283, SE-402 35 Göteborg, Sweden.*

---

Received 10 November 2003, Accepted 14 June 2004, Editor: Å. Lindström

### Contents

64	Introduction	77	The density fluctuations of the total community
64	Introductory statements	77	The influence of environmental temperature on the total community
66	The study area	80	Fluctuations in the species populations
68	Methods	81	Environmental temperature and species density fluctuations
68	The bird census	83	Influence of the <i>Epirrita autumnata</i> outbreaks
68	Calculating the density index of the bird species	85	The relations between the density fluctuations of the species
70	The insect census	88	Fluctuations of the short-distance versus long-distance (tropical) migrants
70	Environmental temperature	89	Long-term trends versus short-term fluctuations
70	Statistics	89	Examples of strengths and weaknesses of long-term bird census work
70	Census material quality	91	Concluding hypothesis: Why does the rich subalpine birch forest remain unsaturated?
70	Birds	92	Acknowledgements
71	Insects	92	References
74	Census results	94	Sammanfattning
74	The composition and density of the bird fauna	102	Appendices
74	<i>Epirrita autumnata</i> dynamics		
75	Environmental temperature		
75	Analyses and discussion		
75	The composition of the passerine bird community		
76	Number of species		
76	Species turnover		

## Introduction

Having analysed the classical census works by e.g. Palmgren (1930) and Merikallio (1946) and having observed the appearance of more efficient census methods, Lauri Siivonen (1948) pointed to the possibility of designing investigations to follow short-term fluctuations in passerine bird populations. At that time the censuses had mainly aimed at describing the composition of the bird communities and the regional distribution of the species populations. Thereafter population fluctuation studies soon developed into one of the main streams in the field investigations on birds, although some initiatives had been taken place at a much earlier stage (Kendeigh 1982). This highlighted the need for long-term investigations aimed at discovering long-term trends in bird densities, which would also provide sufficient data that might help to identify community-controlling factors. The latter expectation has been only partly fulfilled and the interpretations are controversial. After reviewing the field, Wiens (1989a, b) recommended to continue to examine how communities vary in nature by approaching the patterns of variation as something of interest in their own right. From the outset this has constituted the guideline for our project, which has provided a great deal of descriptive information regarding the bird fauna in the subalpine birch forests in Swedish Lapland. The density figures for the passerine populations over the first 37 years (1963–1999) are presented and analysed from selected aspects in this report.

Long-term bird census studies are not easy. Only a few have been published that were carried out over a period of at least 20 years without interruptions and that cover study areas of about one square kilometre or more, using tested census techniques. Apart from the earlier reports based on the first 20 years of our project (Enemar et al. 1984, Svensson et al. 1984), two long-term census investigations which meet the above-mentioned requirements have been carried out in deciduous forests. They are a 20-year study (1975–1994) in Białowieża National Park (BNP) in Poland (Wesolowski & Tomialojc 1997) extended by five years by Wesolowski et al. (2002), and a 30-year census (1969–1998), albeit in a rather small study plot, in the Hubbard Brook Experimental Area, New Hampshire, USA (Holmes & Sherry 2001).

It is well known that the weather conditions are rather unpredictable in the far north and that they may shift dramatically within as well as between seasons. One weather factor, the environmental

temperature, has been chosen and related to the dynamics of the bird community and of individual species. A regularly occurring dramatic event in the study area is the cyclic appearance of masses of the lepidopteran caterpillars *Epirrita autumnata*, which creates a superabundant food situation at approximately ten-year intervals (Selås et al. 2001). Thus, a census of birds as well as of the caterpillars must extend over several decades in order to permit a reliable analysis of the effect of the outbreaks on the community density.

### *Introductory statements*

A long-term bird census investigation is a formidable undertaking, involving a great deal of intrinsic problems that have been identified and discussed for many years, regarding e.g. use of concepts, choice of space and time scaling of the field work, in addition to the special problems of long-term project funding. The situation of our investigation in relation to these matters is described below as a background to the subsequent descriptions and discussions.

1) The community concept has long been controversial. Wiens (1980) presented a summary of factors that make the concept hazardous to use. He concluded that it is difficult to establish that communities (e.g. passerine bird communities) exist in any functional sense, as they are represented by a number of independent or interacting species populations within a selected area or habitat of varying size and over varying lengths of time. Newton (1998) and other reviewers support this opinion. Underwood (1986) argued that communities are not readily identifiable in nature and that the tendency is to replace the term “community” with “assembly”. However, McIntosh (1995) found that “the recent work perpetuates the original dichotomy between integrated community concept and individualistic non-integrated concept”. Due to the confusion of diverse opinions, we wish to stress that we use the term community to refer to the bird populations in our study area without considering to whether or not they represent a functional entity.

2) The need for long-term bird census work has been stressed for many years (e.g. Wiens 1977, 1984, Järvinen 1980). Franklin (1989) listed the reasons in detail. The unavoidable question about how long a long-term study should be has also been put forward. A number of suggestions have been made, based on e.g. the average life-span of the birds, cyclic processes in the habitat, and identification and frequency of unusual events (Wiens 1977, Calder III 1984, Noon

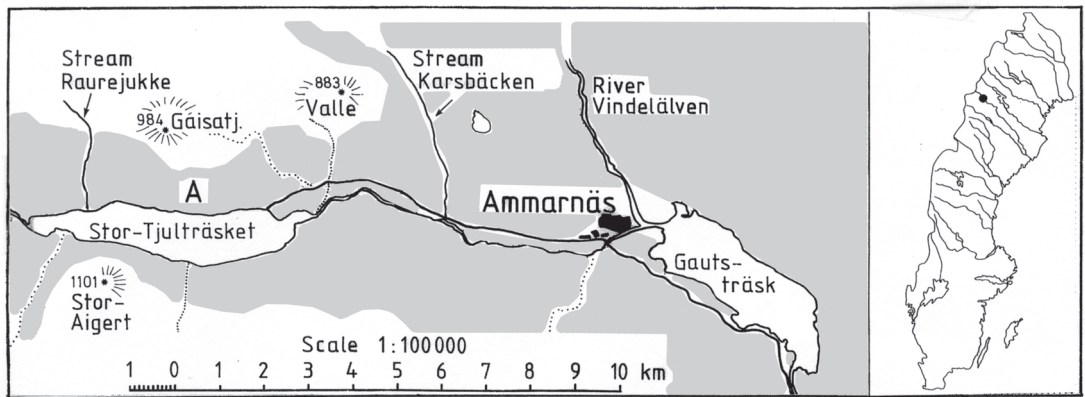


Figure 1. Map of the Ammarnäs area of Swedish Lapland. Its location in Sweden is indicated by the solid circle on the inserted map. "Asterisks" denote mountain peaks and adjacent figures are their heights in metres a.s.l. Wooded areas are stippled and tracks are marked by dotted lines. The letter A indicates the position of the study area. It is delimited in the south by Lake Stor-Tjulträsket and the road between this lake and the village of Ammarnäs, in the west by the Raurejukke Stream and in the east by the Karsbäcken Stream.

*Karta över Ammarnäs-området i södra Lappland. Läget är utmärkt med en prick på den infüllda Sverige-kartan. Närliggande fjälltoppar är markerade med stjärnor och siffrorna bredvid anger höjden över havet. Fjällskogarnas utsträckning markeras med prickade områden. Det inventerade området (A) begränsas i söder av Stor-Tjulträsket och vägen mellan denna sjö och Ammarnäs by, i väster av jocken Raurejukke och i öster av Karsbäcken.*

et al. 1985, Wiens et al. 1986, Weatherhead 1986). We believe that our 37-year census period is long enough to avoid the most obvious risks of data distortion and misinterpretations, even when taking into account the 10 to 11-year cycles of the lepidopteran caterpillar outbreaks. Several of our analyses were carried out for periods of different length in order to illustrate the effect of varying temporal scales of investigation.

3) The study area is large enough (9 km<sup>2</sup>) to permit a fairly safe characterisation of the yearly density and composition of the bird fauna of the subalpine birch forest (cf. Wiens 1981).

4) The birch forest is almost exclusively *primeval*. This is an advantage because the effect of continuous habitat change can be more or less excluded as a factor to be considered in the interpretations and analyses. Our study area shares its primeval state



Figure 2. A glade in the rich mountain birch forest of the study area, showing the characteristic luxuriant undergrowth of herbs. Late June 2004. Photo G. Andersson.  
*En glänta i fjältarbetsområdets rika fjällbjörkskog ("ängsbjörkskog") med den karakteristiska frodiga örtvegetationen. Sent i juni 2004. Foto G. Andersson.*



with the census plots in the above-mentioned BNP.

5) Several authors have mentioned the problem of funding long-term census investigations. This problem is caused, among other things, by the fact that planned dissertation projects at universities should not take longer than about four years and that the sponsors favour projects that have the potential to deliver valuable results within a relatively short time. By necessity, therefore, the present census in the subalpine birch forests is part of a long-term project (the LUVRE-project) that has no permanent or formal connection to any university department, i.e. it is free from imperative directives to adapt to current research trends and from demands for frequent production of high quality publications. This long-term, continuous investigation has been, and still is, exclusively based on the dedicated interest and curiosity of staff members, amateurs and university people alike, who for the most part participate despite only meagre financial compensation, if any, for their travel and living expenses related to their field work. The theme of the project has been and still is: *A series*

*of biological annual censuses never reaches the point that justifies its cessation.*

### The study area

The study area covers 9 km<sup>2</sup> of mountain birch forest on the south-facing slopes of the Gaisatj (Kaissats) and Valle mountains near the small village of Ammarnäs in Swedish Lapland. It extends from the Raurejukke stream in the west to the Karsbäcken stream in the east and its southern border consists of Lake Stor-Tjulträsket and the road from this lake to Ammarnäs (Figure 1). The approximate position of the investigated area is 65°58′–65°59′N, 15°58′–16°8′E, 540 to 720 m.a.s.l.

The birch forest is predominantly of the rich type (“meadow birch forest”) with luxuriant undergrowth of herbs (Figure 2). It gradually turns into the dry heath type on the upper slopes as well as on the top of hillocks and ridges at lower levels (Figure 3). A few small clearings near the settlements in the southeast and around a small deserted cottage in the



Figure 3. A swampy part of the birch forest in one of the study plots, presented with one photo from each of the four decades of the project period. The habitat resembles that of the birch forest of the heath type. The single birch, hurt but tenacious of life, and the remote and partly snow-covered peak of the mountain Gaisatj have served as "landmarks" for the photographer. The photos indicate that the main structure of the habitat did not change significantly over the decades. All photos were taken in June, unfortunately at different leafing stages of the forest. The actual years are denoted on the pictures. Photo G. Andersson.

*En moss-artad del av björkskogen i en av provytorna, presenterad med ett fotografi från vart och ett av projektets fyra decennier. Biotopen är här ett mellanting mellan ängsbjörkskog och hedbjörkskog. Den ensamma björken, skadad men seglivad, och den delvis snötäckta toppen av fjället Gaisatj i fjärran har tjänat som riktmärken vid fotograferingen. Bilderna ger intrycket att biotopen inte förändrats i någon betydande grad under decenniernas lopp. Alla fotografierna är tagna i juni, tyvärr vid olika stadier av lövsprickningen. De aktuella årtalen är angivna på bilderna. Foto G. Andersson.*

central part of the area have been invaded by growing birch thickets, and only insignificant tree felling for firewood has occurred during the period. Scattered small bogs are also found within the area. On the whole the forest can be considered primeval and partly consists of tall birches of considerable age. New birches sprout where old trees have fallen. Spontaneous thinning of the forest into dwarf-shrub heath due to habitat transformation (Kullman 1981) has not been observed, and the *Epirrita* caterpillar outbreaks have only killed a few scattered birches locally. Taken as a whole, therefore, the impression is that the habitat of the investigated area has remained

constant throughout the 37-year study period, showing no radical transformation of any kind (Figure 3).

The study area has of course been exposed to diffuse and indirect effects of human activities, such as acidified precipitation, which may cause slow and easily over-looked changes in the habitat quality. In fact, egg shell defects and abnormally small clutches have appeared in the nests of a number of small passerines, apparently induced by air-pollution (Nyholm 1981). As this disturbance is mainly confined to the birds breeding within 100 m of the shore-line of the lake Stor-Tjulträsket, it is considered

to have only an insignificant effect on the bird community dynamics as a whole.

## Methods

### *The bird census*

The bird census work started in 1963 and has continued without interruption ever since, for two to three weeks in June during the breeding season. Two methods have been applied: 1) territorial mapping in restricted study plots of known size, and 2) line transects traversing the whole study area. The scope of the fieldwork as well as information about the census-takers can be seen in Tables 1–3.

The mapping and evaluation of territory densities were carried out in accordance with international recommendations (Anon. 1970). Most passerine species in the birch forest establish more or less distinct territories that usually appear as observation clusters on the species maps. A borderline case is the, at times, semi-colonial *Carduelis flammea*, which moves around calling and singing over at wide area even during the breeding season. However, mapping the alighting positions after the song-flights combined with other breeding indications have provided interpretable species maps. The *Turdus* species, especially the colonial ones, are more difficult to map and have therefore been censused by nest counts.

Line transecting means that the observer walks along tracks running all over the 9 km<sup>2</sup> of the study area, noting all birds heard or seen, predominantly singing males, which might indicate the presence of a territory. The unlimited distance recording technique has been adopted, as it is next to impossible to estimate the location of and distance from a bird that is heard but not seen (cf. the IPA-method worked out by Blondel et al. (1981)). The tracks used have differed over years although the majority have been followed every season. As the size of the area covered by the observer is unknown, the line transect data are only used to calculate the relative abundance of the

species, i.e. their proportion of the total number of observations. It is extremely important that the fieldwork of each census-taker is strictly standardised. A total number of at least 1500 observations is required to record the fluctuations of the sparsely occurring species (down to a relative abundance of about 2%, Enemar & Sjöstrand 1967). On average, this means a total of about 30 hours of transect work carried out along an 80-km track. The minimum number of observations was not achieved in the first two seasons.

### *Calculating the density index of the bird species*

The data from the study plots provide a fairly reliable information about the density change between years of the total bird community and of the populations of the most abundant species. The yearly fluctuations in the plots are in reasonable accordance with those of the total study area (Enemar & Sjöstrand 1970). However, this does not apply to the majority of the species, because they are too few in numbers in relation to the total size of the mapped study plots. Due to chance, the density figures of these sparsely occurring species may deviate significantly from those of the larger study area (cf. Rotenberry & Wiens' (1980) "checkerboard effect"). Much larger study plots should be mapped so as to avoid this "sampling error". This is not possible for practical reasons, such as the fact that the mapping is a highly time-consuming work (the plots must be mapped ten times each season). As the main aim of this investigation has been to record the dynamics of the species populations, the problem of the rare species has been solved, at least to some extent, by using the relative abundance data from the line transects. However, these figures are of no use on their own, as they depend not only on the density change of the actual species but also on that of all other species in the community. Therefore they have been combined with the density of the bird community as obtained from the study plots, resulting in a so-called *derived density index* for each species. This index was introduced by Enemar & Sjöstrand (1970), who developed and improved a similar census method invented and applied in the same habitat many years ago by Klinckowström (1909). The index is calculated as follows:

$$DD = nD_r/R$$

where *DD* is the derived density index, *n* is the number of observations of a species during the line

Table 1. The study plots 1963–1999.

*Provytor, storlek och inventeringsår.*

Study plot <i>Provyta</i>	Size, km <sup>2</sup> <i>Storlek</i>	Census period <i>Inventeringsperiod</i>
A4	0.129	1963–1999
A5	0.111	1963–1999
A6	0.122	1963–1972
A7	0.080	1964–1972
A8	0.080	1966–1999
A9	0.100	1972–1999

Table 2. Census-takers and size of mapped areas 1963–1999. (AE=Anders Enemar, AH=Alexander Hellquist, AdJ=Adjan de Jong, BS=Bengt Sjöstrand, EN=Erik Nyholm, GP=Göran Paulson, HJ=Håkan Jansson, HM=Harry Myhrberg, HN=Hans Nyström, IL=Ingvar Lennerstedt, JoG=Jonas Grahn, JöG=Jörgen Grahn, LN=Lars Nilsson, LÅF=Lars-Åke Flodin, MdB=Marian de Boom, TJ=Tore Johansson.)

*Inventeringsår, provyrtornas sammanlagda storlek och tjänstgörande inventerare.*

Year <i>År</i>	Area, km <sup>2</sup> <i>Storlek</i>	Census-taker <i>Inventerare</i>	Year <i>År</i>	Area, km <sup>2</sup> <i>Storlek</i>	Census-taker <i>Inventerare</i>
1963	0.362	AE, BS, HM	1982	0.420	LN
1964	0.442	AE, BS, IL	1983	0.420	LN
1965	0.442	AE, BS, IL	1984	0.420	AE, MdB
1966	0.522	AE, BS, IL	1985	0.420	AE, MdB
1967	0.522	AE, BS, IL	1986	0.420	AE, MdB
1968	0.522	AE, BS, IL	1987	0.420	AE, MdB
1969	0.522	AE, BS, IL	1988	0.420	AE, MdB
1970	0.522	AE, BS, IL	1989	0.420	AE, MdB
1971	0.522	AE, BS, EN, HM	1990	0.420	AdJ, MdB
1972	0.622	AE, BS, IL	1991	0.420	AdJ, MdB
1973	0.420	AE, IL	1992	0.420	AdJ, MdB
1974	0.420	AE, IL	1993	0.420	HN, JoG, JöG
1975	0.420	AE, IL	1994	0.420	HN, GP, HJ
1976	0.420	IL, LN	1995	0.420	HN, GP, HJ
1977	0.420	IL, LN	1996	0.420	HN, GP, HJ
1978	0.420	IL, LN	1997	0.420	HN, GP, TJ
1979	0.420	LN	1998	0.420	GP, HJ, TJ
1980	0.420	LN	1999	0.420	GP, AH
1981	0.420	LN			

Table 3. Total number of line transect observations and census-takers from 1963–1999. The names of the census-takers are given in full in Table 2.

*År, antal registreringar och inventerare för linjetaxeringarna åren 1963–1999.*

*Initialerna är förklarade i Tabell 2.*

Year <i>År</i>	Observations <i>Registreringar</i>	Census-taker <i>Inventerare</i>	Year <i>År</i>	Observations <i>Registreringar</i>	Census-taker <i>Inventerare</i>
1963	809	AE	1982	3282	AE, LN
1964	1077	AE	1983	3112	AE, LN
1965	4129	AE, BS	1984	3488	AE, MdB
1966	3052	AE, BS	1985	3790	AE, MdB
1967	3036	AE, BS	1986	3744	AE, HN
1968	3037	AE, BS	1987	3586	AE, HN
1969	3057	AE, BS	1988	3661	HN, MdB
1970	3061	AE, BS	1989	3983	HN, MdB
1971	3115	AE, BS	1990	3647	HN, AdJ
1972	3110	AE, BS	1991	2489	HN, AdJ
1973	3233	AE, BS	1992	3589	HN, AdJ
1974	3729	AE, BS	1993	4176	HN, JoG, JöG
1975	1561	AE	1994	3846	HN, GP, HJ
1976	3025	AE, LN	1995	3186	HN, GP, HJ
1977	2506	AE, LN, LÅF	1996	3360	HN, GP, HJ
1978	3030	AE, LN	1997	3053	HN, GP, TJ
1979	3054	AE, LN	1998	2991	GP, HJ, TJ
1980	2416	AE, LN	1999	1621	GP, HN
1981	2735	AE, LN			

transects,  $D_R$  is the density reference, which is the total study plot density of the passerine species except Corvidae and the thrushes. Corvidae were excluded because they could not be mapped in a reliable way. They are few. Nesting *Corvus corone* was established in the study plots only twice during the 37-year period. The thrushes were excluded because of their tendency to breed in colonies, which may seriously bias the dynamics of the study plot density compared to that of the total study area.  $R$  is the total number of observations of the species included in  $D_R$ .

#### *The insect census*

The annual insect census, which commenced in 1967, has been strictly standardised (Andersson & Jonasson 1980). The relative abundance of insects on the birches has been estimated in three permanent plots, 50x50 m in size, located on the south-facing slopes of the Gaisatj and Valle mountains. The fieldwork began when the birch leaves were new, normally during the third week of June, and continued for about two weeks. Each plot was investigated six times by examining, on each occasion, 1000 short shoots and counting all insects, spiders and mites. No specimens were collected, which means that they were only ranged under a group (individual species not identified). An exception was the geometrid moth *Epirrita autumnata*, which was dealt with separately. The relative abundance is expressed as the mean number of animals per 1000 short shoots.

#### *Environmental temperature*

The daily temperature of the Ammarnäs area has been measured mostly on a local basis. Where local measurements are lacking, the temperature data have been interpolated from the registrations of neighbouring weather stations.

#### *Statistics*

Most of the calculations are based on time series, which means that the population numbers are not independent because the population size in any given year is partly dependent on the number of birds present during the preceding season. Correlation and regression tests have nevertheless been applied to the figure data mainly because they are an efficient and straightforward way to present condensed information about the dynamic processes that have occurred in the study area. Strictly speaking, this

means that the routinely presented levels of probability are not always reliable. The statistical tests used are all two-tailed: two-sample t-tests,  $X^2$ -test, correlation and regression, mainly in line with Bonnier & Tedin (1940).

### **Census material quality**

#### *Birds*

As stressed by Wiens (1989a), it is of utmost importance that the methods applied in bird census investigations are clearly defined and that the source of any errors are identified and evaluated. A particular problem related to long-term projects is that changes of census-takers are unavoidable in the long run. This means the introduction of a personal margin of error, which cannot be fully eliminated no matter how well trained or how faithful to the standardised census technique a new census-taker is. Therefore three experiments have been performed in the actual birch forests to investigate these and related problems.

1. As the derived density index is the main parameter used in this study, it is of interest to know to what degree the mapping censuses capture the total number of territories within the plots. When the territories were represented by identified nests they exceeded the mapped territories by only 4.5%, although there were clear species differences (Enemar et al. 1976). Moreover, the number and positions of mapped territories accorded well with the actual number of territories of an abundant species, *Phylloscopus trochilus*, estimated with the aid of playback and colour ringing (Enemar et al. 1979). This indicates that the territory density, as obtained by mapping, is not very far from the real one in the plots and that it shows the direction of the yearly changes of the community density with reasonable reliability.

2. Four observers mapping the same study plot over two seasons obtained similar results, showing that one competent census-taker can replace another one, providing that the same procedure is strictly applied when evaluating the species maps (Enemar et al. 1978). Apparently, the quality differences that exist between even competent observers are largely eliminated due to the ten-fold reiteration of the mapping procedure in each plot.

3. The proportional distribution of the species in the line transect samples may differ significantly between observers (Enemar & Sjöstrand 1967). Obviously, this bias cannot be eliminated by taking larger line transect samples. Therefore comparisons between seasons in terms of the relative abundance



Table 4. Census-takers and periods of insect investigation, 1967–1999.

JJ = Jan Jonasson, GA = Göran Andersson, HR = Hans Ryberg, TvP = Ted von Proschwitz.  
*År, inventeringstid och insektsinventerare för de 33 åren 1967–1999.*

Year <i>År</i>	Period <i>Tid</i>	Census-taker <i>Inventerare</i>	Year <i>År</i>	Period <i>Tid</i>	Census-taker <i>Inventerare</i>
1967	14–30 June	JJ	1984	13–21 June	GA
1968	14–28 June	GA	1985	14–24 June	TvP
1969	16–27 June	JJ, GA	1986	16–25 June	GA
1970	15 June–3 July	HR	1987	15–24 June	GA, TvP
1971	16 June–11 July	JJ, GA	1988	19–28 June	GA
1972	17–30 June	JJ, GA	1989	16–30 June	TvP
1973	19–28 June	JJ, GA	1990	20–27 June	GA
1974	13–26 June	JJ, GA	1991	20–29 June	TvP
1975	15–26 June	JJ, GA	1992	13–22 June	GA
1976	17–28 June	JJ	1993	20–28 June	TvP
1977	17–29 June	GA	1994	17–29 June	GA
1978	18–29 June	GA	1995	20–29 June	TvP
1979	15–27 June	GA	1996	15–26 June	GA
1980	15–26 June	GA	1997	19–26 June	TvP
1981	10–24 June	TvP	1998	19–26 June	GA
1982	17–27 June	GA, TvP	1999	23–29 June	TvP
1983	14–27 June	TvP			

values should be based on the field data of the same census-taker(s). To increase the chances of fulfilling this requirement, usually two observers worked on a complete transect every year (Table 3). The recorded relative abundance values have a certain bias because the species differ in conspicuousness. The deviations from the true values of the figures obtained during the line transect work are species specific as are the derived density indices.

*Ficedula hypoleuca* is abundant in the nest-boxes erected for experimental purposes within a small section of the study area. It has been included only in those line transects performed outside the nest-box areas.

In summary, the census work and the derived density index described above have only been applied in this investigation to obtain a fairly reliable registration of the *fluctuation patterns* of the species populations and the total community over quite large areas. It is absolutely essential to cover a study area of several square kilometres in size in habitats where the majority of the species are sparse, such as in the subalpine birch forest. The fluctuation pattern of the density indices of the species populations and the total community is mainly based on the information from the line transects, where non-territorial birds are counted together with the territorial ones in unknown proportions. The derived density figures

will therefore differ from the study plot densities to a varying degree depending on e.g. the conspicuousness and general frequency of the species.

### *Insects*

Only four persons have taken part in the insect census work since 1967 (Table 4). In 1969, the possible influence of personal factors on the census results was investigated and evaluated without finding any evidence of such influence (Andersson & Jonasson 1980). Nor could any evidence of the

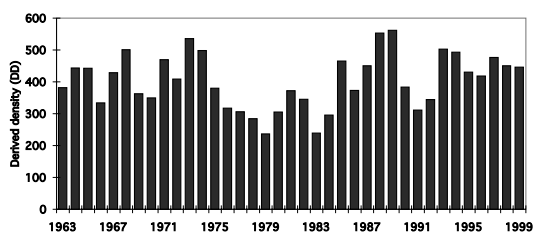


Figure 4. Derived densities of the passerine bird community in the study area 1963–1999. All species are included except for the corvids.

*Variationen i småfågeltäthet (härledda tätheter) i studieområdet under perioden 1963–1999. Alla arter utom kråkfågeln har tagits med.*

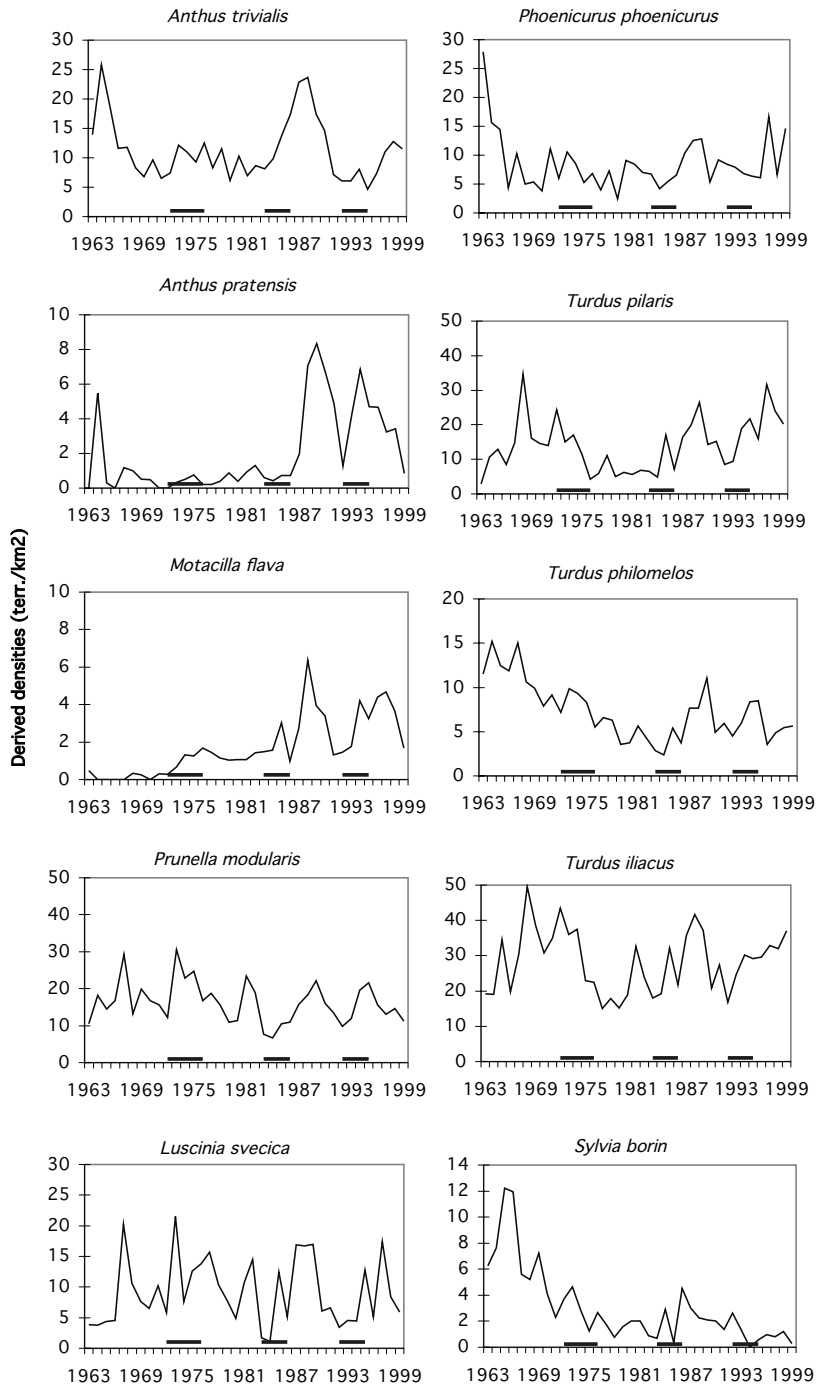
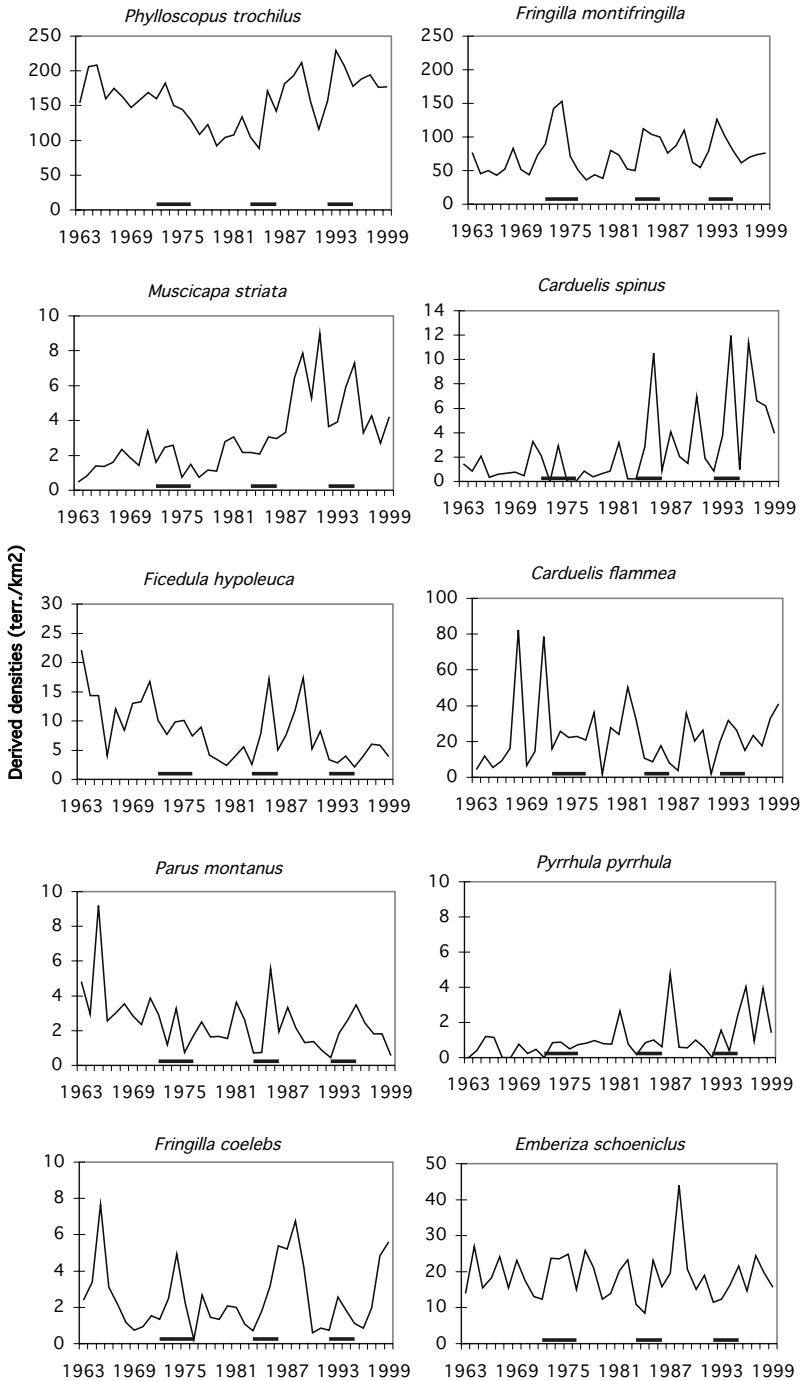


Figure 5. Derived densities of the 20 regularly occurring small passerine species in the study area. The broad horizontal lines indicate the periods of the three mass occurrences of *Epirrita* caterpillars (seasons with more than 10 caterpillars/1000 short birch shoots).



Kurvorna visar svängningar i beståndstätheten hos de 20 regelbundet häckande småfågelarterna i studieområdet. Siffrorna på den lodräta axeln anger de härledda tätheterna. De horisontella grova linjerna i diagrammen markerar årsföljder med massförekomst av björkmätarlarver (mer än 10 larver per 1000 kortskott på björkarna).

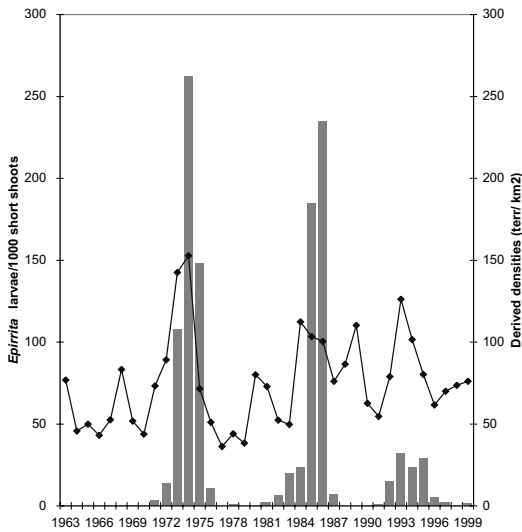


Figure 6. Density fluctuations of *Fringilla montifringilla* (curve with squares, right axis) and the *Epirrita* caterpillars (bars, left axis). Caterpillar counts started in 1967. *Kurvan visar förekomsten av bergfink perioden 1963–1999 (härledda tätheter, högra axeln). Staplarna visar antalet björkmätarlarver 1967–1999 (antal larver per tusen kortskott, vänstra axeln).*

influences of ambient factors, such as temperature, cloud cover, precipitation, and/or wind, be found. The insect census was confined to birch branches no higher than 3 m above the ground. We do not know if the obtained values are representative of the upper level of the birches. We believe, however, that the figures are useful for the present investigation with regard to species that are strongly confined to the leaves, such as the *Epirrita autumnata* caterpillars.

## Census results

### *The composition and density of the bird fauna*

All bird species observed during the field work within the study area during the 37 years are listed in

Appendix 1 with information on number of seasons present. The densities of the passerine species (except Corvidae) as obtained by mapping or nest search in the study plots are shown in Appendix 2 for all 37 seasons. The yearly-derived densities are given in Appendix 3 for those passerine species (except Corvidae) that are confirmed or potential breeders in the birch forest.

The derived density values of the total passerine bird community (with *Corvus corone* and *C. corax* excluded, as they were not mapped) are presented for the 37 seasons in Figure 4.

Twenty-one passerine species have been documented as present in the study area during at least 32 of the 37 investigated seasons. The density fluctuations of 20 of these species are presented in Figure 5. One species, *Parus major*, has been excluded because its presence as breeder in the area is exclusively dependent on the nest-boxes.

### *Epirrita autumnata dynamics*

The presentation of the results of the insect census work is here restricted to the caterpillars of the geometrid moth *Epirrita*. The reason is that this is the only insect organism that was considered in relation to the fluctuations of the bird numbers. Its dramatic dynamics are illustrated in Figure 6. The period investigated covers three complete cycles with about ten years between the outbreak peaks. The duration of the outbreaks, counted as the number of years with ten or more caterpillars per 1000 short shoots, is five, four, and four years, respectively. The frequency of the caterpillars drops to almost zero between the outbreaks and is therefore not visible in the diagram. The bird census work started in 1963 apparently during an *Epirrita* outbreak, a remnant of which was registered when the insect census began in 1967 (only about one caterpillar per 1000 short shoots, therefore not visible in Figure 6).

Table 5. The mean temperature (°C) of each of the three months during the investigation from 1963–1999. *Medeltemperaturen för var och en av tre månader under fältarbetsåren 1963–1999.*

Month	Mean	SD	CV	Range
<i>Månad</i>	<i>Medelvärde</i>	<i>Spridning</i>	<i>Spridning %</i>	<i>Extremvärden</i>
May	4.41	1.58	36	0.8 - 8.3
June	10.22	1.65	16	7.4 - 13.6
July	12.38	1.22	10	10.4 - 15.5

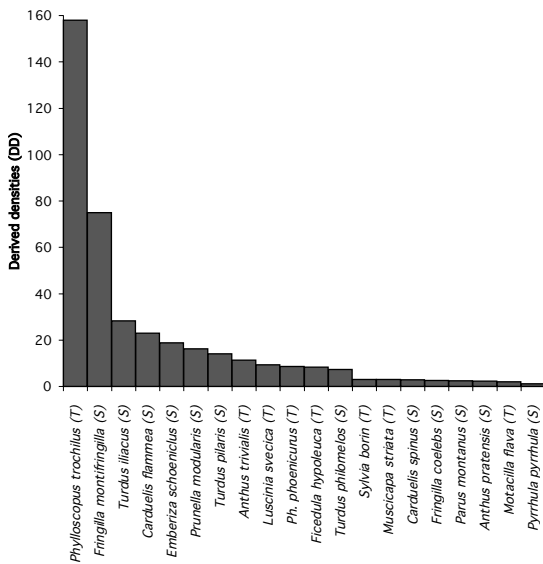


Figure 7. Frequency diagram showing the mean values of the derived density indices of the 20 regularly occurring species during the breeding season. (S) = short-distance migrant, (T) = tropical, long-distance migrant.

Frekvensdiagram som visar medeltätheten (revir/km<sup>2</sup>) för de 20 småfågellarter som regelbundet förekommer i studieområdet under häckningstiden. (S) = kortdistansflyttare, (T) = långdistans/tropikflyttare.

### Environmental temperature

The calculated monthly mean temperatures (°C) of all 37 years are listed in Appendix 4. A summary of characteristics is given in Table 5 and in the section dealing with the possible influences of temperature on the bird numbers.

### Analyses and discussion

#### The composition of the passerine bird community

The mean densities of the 20 regularly occurring species are shown in the frequency diagram of Figure 7. Compared to the corresponding diagram for the 1965–1982 seasons (Enemar et al. 1984), four more species have been included, namely *A. pratensis*, *M. flava*, *C. spinus*, and *P. pyrrhula*. The reason is that they have appeared annually during the last 17 seasons. The density-based ranking of the species does not show any remarkable deviations from that of Enemar et al. (1984). The same species occupy the first seven positions in an unchanged order. *Ph. trochilus* and *F. montifringilla* are still and

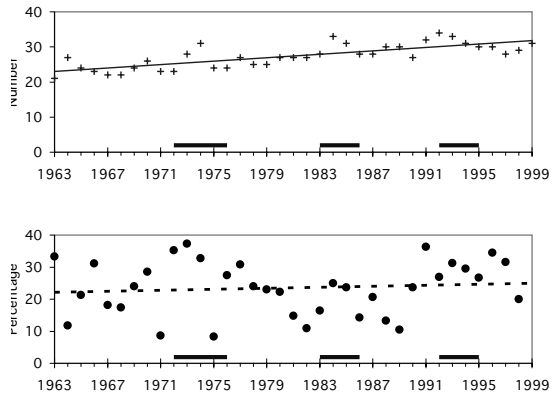


Figure 8. Year-to-year variation in the number of species breeding in the study area (plus signs, top panel) and the species turnover rate (black dots, bottom panel). The regression equations are  $y = 22.7 + 0.24x$ ,  $r = 0.77$ ,  $p < 0.001$  for the species numbers, and  $y = 21.2 + 0.11x$ ,  $r = 0.14$ , n.s. for the turnover rates. The broad horizontal lines indicate the periods of mass occurrences of *Epirrita* caterpillars (see legend for Figure 5).

Variationen mellan åren i antalet närvarande arter i studieområdet, visad av serien med plus-tecken (övre diagrammet). Den heldragna linjen visar hur artantalet genomsnittligt ändrats under 37-årsperioden. Den antydda ökningen är statistiskt säkerställt. Serien med fyllda cirklar visar variationen i omsättningen av arter mellan åren (undre diagrammet). Den streckade linjen representerar medelomsättningens ändring under åren. Den svaga lutningen är inte statistiskt säkerställt, vilket betyder att artomsättningen varit genomsnittligt oförändrad under de 37 åren. De tre grova linjerna nederst markerar åren med massförekomst av björkmätarlarver.

by far the dominant ones. They make up about 60% of the community. Among the new species only *C. spinus* has managed to find its way into the previous published sequence of species by occupying position no. 15, thus leaving the sparse species *Parus montanus* and *F. coelebs* behind.

Previous bird censuses in the Scandinavian subalpine birch forests have been listed by Ytreberg (1972), supplemented by Enemar et al. (1984). The 8-year study by Järvinen & Rajasärkkä (1992) with references can now be added to the list. Hogstad (1975) reviewed the results and characterised the species composition of the habitat. He found that the density and composition of the bird content of the different plots were very similar and that *Ph. trochilus* and *F. montifringilla* were the dominant species overall. The field data from the last three decades do not provide any reason to surmise that any radical changes in species composition have occurred in our study area.

### Number of species

The number of actual and potential breeding passerine species (excl. Corvidae) has fluctuated between 21 and 34 (Figure 8), with an annual mean of  $26.7 \pm 5.33$  (SD) and a CV of 20%. The curve shows three peaks with 31, 33, and 34 species occurring during the three periods of the *Epirrita* outbreak (see below). The linear regression of the number of species over time suggests an increase of between eight and nine seasonally documented species over the 37 years ( $b = 0.24$ ,  $r = 0.77$ ,  $p < 0.001$ ), i.e. on average one new species every four years. Most of this increase occurred during the first half of the period (Figure 8). The main reason is that the irregularly occurring species have started to appear more often rather than that new species have shown up.

Most species that did not appear until the second half of the study period are truly accidental ones. Others, such as *P. cinctus* and *C. chloris*, tend to occur regularly. However, *P. cinctus* has disappeared over the last few years including the 2000 and 2001 seasons whereas *C. chloris* has continued to appear. Only three sparse species, *C. familiaris*, *L. excubitor*, and *E. hortulana*, observed during the first half of the study period, have been absent over the last two decades.

It should be pointed out that the moderate yet highly significant increase in the number of species over the investigated years is not associated with a corresponding increase in the community density (see below).

### Species turnover

Calculations are restricted to those passerines that are confirmed or potential breeders in the habitat, totalling 46 species of which only 16 have appeared in all 37 seasons. These 16 species make up about 60% of the yearly average of the total number of species. This means that there has been considerable scope for species turnover between seasons. The turnover (T) has been calculated, as a percentage, according to the generally used formula  $T = 100(I + E) / [0.5(S_1 + S_2)t]$ , where I and E are the number of immigrating and emigrating species, S1 and S2 the number of species present in the first and second season, respectively, and t is the number of years between the compared seasons.

The species turnover between successive seasons ( $t=1$ ) varied between 8% and 37% with a mean value of  $30 \pm 8.7\%$  (S.D.) and showed no significant trend over the 37-year period (Figure 8).

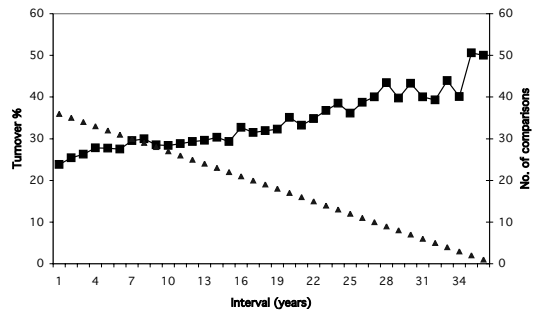


Figure 9. The relation between the mean species turnover rate (squares) and the number of years between the compared seasons ( $y = 0.61x + 23.05$ ,  $r = 0.94$ ,  $p < 0.001$ ). Triangles show the numbers of comparisons the turnover rate is based on, ranging from one 36-year period to 36 one-year periods.

Diagram som visar hur artomsättningen stiger när intervallet mellan de jämförda åren ökar (kurvan med kvadraterna). Trianglarna anger hur många intervall som ligger till grund för de medelvärden som kurvan bygger på. För de 37 åren finns bara ett intervall på 36 år, men de blir fler ju kortare intervallen är, med 36 analyser av ettårsintervall.

The species turnover rate increased in line with the number of years between the compared seasons, from 20–25% to around 45% (Figure 9). This increase is partly a consequence of the upward trend in the annual number of species (Figure 8). It particularly affects the turnover rates over the longest time intervals because they are mainly based on the figures from the first (species-poor) and last (species-rich) parts of the investigated period.

Thirty species have been absent one season or more. The mean number of these irregularly occurring species per season is slightly more than eleven. Given that two compared seasons shared no such species, the calculated species turnover would be about 80%. The latter figure may indicate an order of magnitude of “maximum average turnover rate”. The calculated values of even the longest intervals are far from approaching this level (Figure 9). It is noteworthy that there is no indication of a downward trend towards the end of the diagram as observed in long-term investigations elsewhere (Svensson et al. 1984, Enemar et al. 1994).

Increasing turnover rates following longer intervals between compared seasons were found by Jones & Diamond (1976), Diamond & May (1977) and Abbott (1978). Their findings are similar to those of Bengtsson et al. (1997) who also showed that the community variability increases over time. Thus the time scale must thus be taken into account when comparing the variability of different communities.

### The density fluctuations of the total community

It is well known that the densities of the separate species may fluctuate more in the northern areas than in the southern ones (e.g. Järvinen 1979), which is true also for Ammarnäs (Figure 5). As expected, the mean annual density change of the total community is less pronounced with a CV of 21%, which is much less than the mean CV, 65%, of the 20 most frequently occurring passerine species. Nevertheless, according to a heterogeneity test, the density of the community varies highly significantly ( $\chi^2=632$ ,  $p < 0.001$ ). The lowest densities amount to less than 50% of the maximum levels (density indices 236 and 564, respectively, Figure 4). The community fluctuation can be compared with that of the deciduous woods of the BNP in Poland, i.e. 13 degrees of latitude further south. Wesolowski & Tomialojc (1997) report that the highest density recorded exceeds the minimum density by about 44%, and that the maximum increase between two successive seasons amounts to 13%. The corresponding figures in our study area are 139% and 60%. Clearly the fluctuation amplitude is higher further north.

There was no significant consistent trend in overall

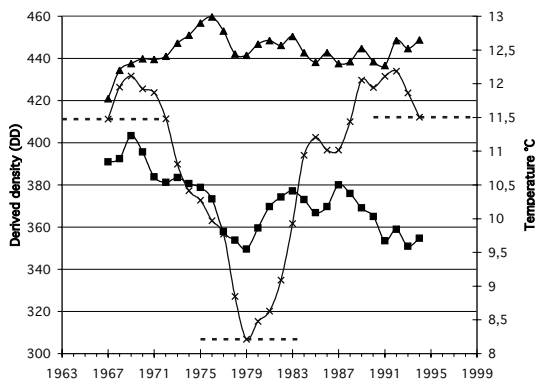


Figure 10. Moving 10-year means of the density of the total passerine bird community (crosses) together with the moving 10-year means of the environmental temperature of June (squares) and July (triangles). The stippled line shows the extension of three of the 10 year periods.

*Variationen i fågelsamhällets täthet presenterad i form av medelvärden för alla de 28 10-årsperioder som ryms inom 37-årsperioden (s.k. glidande medelvärden, kurvan med kryss). De horisontella streckade linjerna visar utsträckningen av 10-årsperioden för tre medelvärden. På samma sätt visas kurvorna för juni- och julitemperaturerna (kurvorna med kvadrater resp. trianglar).*

bird numbers over the years. The regression of the density over time shows only a slight increase ( $b = 1.2$ ,  $r = 0.15$ , n.s.). However, this does not exclude dramatic short-term density fluctuations. The most remarkable one is the reduction in bird numbers around the second decade of the 37-year period, as demonstrated by the moving density means of the available 28 successive 10-year periods (Figure 10). These mean values show a low for the period 1975–1984, being significantly lower than the maximum densities that occurred during the beginning and the end of the investigated period (t-test,  $p < 0.001$  for both comparisons). The continuous decline begins with the fourth 10-year period (1966–1975) and is followed by a nearly continuous increase that peaks during the third last period (1987–1996).

### The influence of environmental temperature on the total community

Wiens (1989b) investigated the specific problems arising when analysing the response of bird populations to changing environmental factors. One of them is the occurrence of time lags in the response that makes it more difficult to distinguish possible relations between different parameters, especially in short-term investigations. We were able to test relationships between bird numbers and temperature, including time lags. The relation between the long-term trends of the bird density and temperature as demonstrated by their moving mean values was also investigated.

The environmental temperature may affect the bird density in various ways. At least three causal relationships are conceivable. (1) Spells of high temperature during the spring migration period, May and early June, apart from reducing the snow-covered area, are known to stimulate a prolongation of the migration routes with more birds arriving, especially in the actual northern border-line habitats. (2) The weather in June, including the temperature, may affect the breeding productivity in various ways, possibly influencing the bird numbers over the next few seasons. (3) The weather conditions in July are of importance for the final growth and maturation of the fledglings. Moreover, weather may affect the progress of the post-breeding recovery of the adult birds, with consequences for the prospects of surviving and returning to breed again next year. Therefore, the relationships between bird densities and mean temperature of each of three months have been investigated. The calendar periods of May, June, and July have been chosen as roughly

Table 6. The correlation between the bird density of year x and the mean temperature of year x, year x-1 and year x-2 for the months of May, June and July, and also between the density of year x with the combined temperatures of June year x-2 and July x-1. The correlations have been calculated for different durations, counted from the start of the 37-year period. r = coefficient of correlation, p = probability level, designated as n.s. (not significant) when  $p > 0.05$ .

*Sambandet mellan fågeltätheten ett bestämt år (x) och medeltemperaturen samma år (x) eller medeltemperaturen föregående år (x-1) eller förföregående år (x-2), allt för de tre månaderna maj, juni och juli var för sig. Sambandet är prövat för perioder om 10, 20, 30 till alla 37 åren (All), räknat från projektets start 1963. r anger styrkan och riktningen av sambandet. Siffran föregås av minustecken om sambandet är omvänt (högre temperatur följs av lägre fågeltäthet). Saknas minustecken är sambandet direkt (högre temperatur följs av högre fågeltäthet). Om siffran följs av n.s. betyder det att inget säkert samband finns, medan en siffra (0.05 osv) betyder att ett statistiskt säkert samband tycks finnas, ju lägre värde desto säkrare samband.*

Month Månad	Temperature year Temperatur-år	Duration, years <i>Period, antal år</i>							
		10		20		30		All	
		r	p<	r	p<	r	p<	r	p<
May	x	-0.32	n.s.	-0.03	n.s.	0.19	n.s.	-0.13	n.s.
	x-1	-0.41	n.s.	-0.07	n.s.	-0.08	n.s.	-0.09	n.s.
	x-2	0.00	n.s.	-0.13	n.s.	0.00	n.s.	-0.09	n.s.
June	x	-0.69	0.05	-0.14	n.s.	-0.05	n.s.	-0.05	n.s.
	x-1	0.55	n.s.	0.34	n.s.	0.35	n.s.	0.22	n.s.
	x-2	0.48	n.s.	0.56	0.02	0.45	0.02	0.36	0.05
July	x	-0.42	n.s.	-0.12	n.s.	-0.03	n.s.	0.00	n.s.
	x-1	0.63	0.05	0.47	0.05	0.30	0.02	0.21	n.s.
	x-2	0.47	n.s.	0.03	n.s.	0.08	n.s.	0.05	n.s.
June+July	(x-2)+(x-1)	0.70	0.05	0.57	0.01	0.47	0.01	0.42	0.02

representing the migration/arrival, breeding, and post-breeding periods, respectively.

In Table 5, the mean temperature for the whole 37-year period is presented for each of the three months, which differ significantly (t-tests,  $p < 0.001$ ). The difference between the coldest and warmest years amounts to about seven (May), six (June), and five (July) degrees. The temperature ranges of the adjacent months are only moderately overlapping (Table 5). The monthly temperature means of May and June and of June and July are not significantly correlated ( $r = 0.00$  and  $0.31$ , n.s., respectively). The monthly means did not change significantly over the 37 year study period (May:  $r = -0.19$ , June:  $r = -0.15$ , July:  $r = 0.25$ , all n.s.), i.e. there was no trend towards a warmer climate.

The inter-seasonal relationship between the temperature and bird density was investigated by calculating correlation coefficients (Table 6). There was no general relation between the temperature means of the three months and the bird density of the same season. The indicated negative correlation

between the May temperature and bird density will be discussed later.

The correlations between the May temperature and the bird densities of the ensuing two seasons were insignificant. The June temperatures showed positive r-values when related to the bird density of the following two seasons, but there was a significant correlation only for the second one (Table 6). A reasonable interpretation may be that more offspring are raised in a warmer June and that most of the surviving young birds do not establish permanent territories and breed until two years later. As pointed out above, only territorial birds are included in the density reference used to derive the density indices. Many passerines of the actual species reach sexual maturity towards the end of their first year, although generally a varying fraction of these one-year old birds do not breed until a year later (see Glutz von Blotzheim & Bauer (1985–1997)). The frequency of postponed breeding may show regional differences. It is possibly more common in the harsh environments in the far north as established for *F. hypoleuca* in the



study area (Nyholm 1986) and *L. svecica* in northernmost Finland (Järvinen & Pietiäinen 1983). Our results indicate that this may also be true for other passerine species in the region.

The bird density was generally correlated with the July temperature with a delay of one year, with no demonstrable effect after two years (Table 6). High July temperatures may imply an improved nutritional situation for the fledglings and the adult birds. The young of many passerines are fed by their parents for twice as long outside the nest as in it (Martin 1987 with references). It follows that feeding may continue into July for many passerines in our study area, e.g. in *F. montifringilla* (Lindström et al. MS). Moreover, the yearlings as well as the adult birds will be better prepared to endure the strains of the migration and wintering periods, which means that more birds will survive and return the following year. A fraction of the returning one-year old birds may refrain from breeding, the two-year old and older birds probably account for the main bulk of the correlation between the community density and the July temperature of the previous season.

As a consequence of the interpretations above, we would expect the combination of the mean temperatures of June the first year and July the second year to show a closer correlation to the bird density of the third year than the temperatures of the individual months. This was confirmed by the test presented in Table 6. The correlation was significant for all investigated period lengths. This combination of the mean temperatures of the two months will be referred to below as the combined June and July temperatures.

The residual density variation not explained by the combined June and July temperatures was calculated and correlated with the May temperatures. The correlation coefficients were all negative and of higher numerical values than those for May in Table 6. That of the whole 37-year period was statistically significant ( $r = -0.37$ ,  $n = 35$ ,  $p < 0.05$ ). This relation can be explained by the fact that the whole study area is located on south-facing mountain slopes, thus well exposed to and warmed by solar radiation, which is important, especially in springtime. Our study area therefore loses its snow cover earlier than the surrounding areas that are located in less exposed positions or at higher levels. In cold springs, the arriving birds may find only limited parts of the area sufficiently snow-free to occupy. This most likely means a certain concentration of established territories in the study area.

The long-term bird density trend, as demonstrated

by the moving means of the 10-year periods, was compared with the corresponding moving means of the June and July temperatures (Figure 10). Three things are immediately apparent.

(1) The main course of the June temperature curve strongly resembles that of the bird density during the first 17 of the 28 periods ( $r = 0.81$ ,  $n = 17$ ,  $p < 0.001$ ). This indicates that factors related to the environmental June temperature have caused the marked bird density dip around 1980.

(2) The two curves tended to diverge from the 18<sup>th</sup> 10-year period and onwards, resulting in a negative correlation ( $r = -0.68$ ,  $n = 11$ ,  $p < 0.02$ ). This is in accordance with the information given in Table 6, where the  $r$ -values of the correlation between the mean monthly temperatures and the bird densities declined when the last period of the 37 years was included in the test. Obviously, factors other than those positively correlated with the environmental temperature could maintain or raise the bird numbers, even when the temperature trend decreases significantly.

(3) The July temperature was negatively correlated with the density trend of the bird community ( $r = -0.43$ ,  $n = 28$ ,  $p < 0.05$ ). The explanation could be the fact that practically all fledglings are produced in June. Therefore, a warmer July in the same season cannot do more than augment the quality and the survival rate of the fledglings already produced. This means that the correlation runs the risk of becoming negative when the reproductive rate during cold June months decreases, all the more as the moving temperature trends of June and July tend to be negatively correlated.

No significant relation could be established between the long-term trend of the temperature in May and the density of the bird community, with the exception of the first ten periods. The latter show a negative correlation ( $r = -0.70$ ,  $p < 0.05$ ).

In summary, temperature-related environmental factors seem to affect the fluctuations of the total bird community among the breeding seasons. An increased bird density in the study area follows a chillier May, presumably due to a delayed thaw that forces the arriving birds to gather in the limited snow-free areas. The monthly temperature means of June and July are positively correlated to the bird densities with a time lag of two and one year, respectively. The mean temperature in June, when most fledglings are produced, seems to be the most important one. There are periods when factors other than the positively temperature-related ones may decide the direction of the population development.

Golovatin (2002) found that the density of passerine birds were positively correlated to the spring and summer temperature of the preceding breeding season in a 9.3 km<sup>2</sup> study area in the lower Ob region of Russia. The 11-year investigation was carried out in a subarctic habitat comprising moss bogs and “afforested moss bogs”. He assumed that the correlation was mainly due to increased survival rate of the fledged young in warmer seasons, i.e. a similar effect to that following the increased July temperature in our study. Golovatin also found that the spring temperature did not significantly influence the bird density the same year but instead affected the distribution of birds within larger areas, which is similar to our interpretation of the effect of the May temperature variation.

There are some studies at the species level demonstrating how a temperature-related change in the reproductive rate is followed by a density alteration in the ensuing season, as in *F. hypoleuca* (Virolainen 1984). Järvinen (1989) showed that the between-year variability in temperature is greater in northern than in southern Finland and that the within-season predictability is far higher in the north. This should select for adjusting the breeding performance to the environmental conditions (contrary to the situation in the south). In fact, in his 22-year study A. Järvinen found significant positive correlation between the temperature in the latter half of June and the female weight, egg volume, hatching and nesting success in the subalpine birch zone at Kilpisjärvi (65° N). The investigated species was *F. hypoleuca* but the results are probably valid for the small passerine species in general (Järvinen & Väisänen 1984). It can therefore be expected that the breeding outcome will correlate with the environmental temperature in June, even to the extent that it is reflected in the density dynamics of the bird community. This assumption is strongly supported by the bird density fluctuations related to the June temperature in our study area.

#### *Fluctuations in the species populations*

Twenty of the most common species are presented in Table 7 along with selected statistical population parameters. These species make up 98.4% of the average density of the total passerine community. The fluctuations between years are often considerable (Figure 5).

According to the heterogeneity tests no less than 15 species vary significantly between seasons. Those species that remain constant are all represented by low-density figures. Nine species show significant

trends in their population development, five of them increasing and four declining. These species all belong to the less abundant ones.

It is evident that a comprehensive comparison with the fluctuation patterns of the Swedish bird populations is futile at present. A nation-wide bird-monitoring programme was started in Sweden in 1975 and a summary of the results has recently been published (Svensson & Lindström 2002). The fluctuations in the species populations have been followed with the aid of point counts. So far, only a minor part of the fieldwork has been carried out in northern Sweden and some northern species are therefore not recorded in large enough numbers, such as *F. montifringilla* and *L. svecica*. Consequently, comparisons cannot answer the question as to whether the population changes in the study area reflect more wide-ranging fluctuations. However, there are a few short-term concordant changes, such as the approximately 50% reduction of *A. trivialis* in Sweden between 1987 and 1993 and the 80% drop in our study area between 1988 and 1993. The abundant *Ph. trochilus* shows no long-term trend whereas this species has increased significantly in our study area between 1975 and 1999 (linear regression upon time,  $r = 0.45$ ,  $n = 25$ ,  $p < 0.001$ ). This may partly reflect the fact that the two compared populations belong to different subspecies, *Ph. t. acredula* in the north and mainly *Ph. t. trochilus* in the south, probably with different migration strategies. The rising numbers at Ammarnäs could partly have been a consequence of the significant population reduction that occurred there in the late 1970s. This population decline may not have involved the southern parts of the country.

The moving 10-year means of the majority of the species show a similar density trend to that of the total community, i.e. a steady decline over many years preceding the minimum value of the 1975–1984 period, followed by an increase during a varying number of years. *Ph. trochilus*, *F. montifringilla* and *T. iliacus*, which make up 65% of the total assembly, follow the curve of the total assembly very closely. *A. trivialis*, *Ph. phoenicurus*, *T. pilaris*, *M. striata*, *F. hypoleuca*, *Parus montanus*, *F. coelebs*, and *C. spinus* also show the same trend with the minimum period between 1975 and 1984, whereas the minimum periods of *P. modularis*, *L. svecica*, *T. philomelos*, *S. borin*, and *E. schoenichus* are delayed between one and three years. The moving means of *C. flammea* and of the sparse *A. pratensis*, *M. flava* and *P. pyrrhula* show quite different fluctuation patterns.

### *Environmental temperature and species density fluctuations*

Even if the environmental temperature shows interesting and partly clarifying relations to the density fluctuations in the total bird assembly, it does not follow that this applies to all of the species. A drawback is, however, that many species are too scarce to provide reliable information. The following calculations were therefore restricted to the 14 species with a mean density index of three or more per km<sup>2</sup> (Table 8). There are few statistically significant correlations between the densities of these species and the combined temperatures of June and July (Table 8). However, the positive correlation coefficients are dominant (47 out of the 56 r-values), which was to be expected, since the correlations for the total community are significant throughout (Table 7). The main observations are given under the following six points.

1. It is surprising that the most abundant of all species, *Ph. trochilus*, totally lacks significant

correlations with the environmental temperature. The reason could be that the derived density indices deviate greatly from the territorial densities as established in the study plots. However, correlation tests using the study plot densities generally provide results that do not differ significantly from those shown in Table 8. This indicates that the species is relatively insensitive to temperature fluctuations. Other regulating factors not related to the temperature may be dominant. However, there was a positive correlation between the moving means of the population density and the June temperature (the temperature curve, see Figure 10). The correlation was significant during the first 20 of the 28 periods ( $r = 0.84$ ,  $p < 0.001$ ). Obviously *Ph. trochilus* shares a “long-term” dependence on certain temperature-associated factors with the majority of the passerine species in the investigated area. The moving 10-year means of the July temperature was negatively and significantly correlated with the population density trend ( $r = -0.51$ ,  $n = 28$ ,  $p < 0.01$ ), a similar though more pronounced relation than that of the total bird

Table 7. Mean derived densities (DD, number of territories/km<sup>2</sup>) and standard deviations (SD) of the 20 commonest smaller passerines (species observed in the study area in at least 32 seasons). CV = coefficient of variation as a percentage of the mean,  $\chi^2$  = heterogeneity value, b = slope of the linear regression of the DD upon time (cf. Fig. 5), p = level of significance for  $\chi^2$  and b, respectively.

*Medelantalet revir/km<sup>2</sup> (DD) för de smärre tättingar som observerats i studieområdet under minst 32 av de 37 säsongerna. SD = spridningsvärdet, CV = spridningsvärdet i procent,  $\chi^2$  = heterogenitetsvärde som anger graden av olikhet i antal mellan säsongerna, b = lutningsvärdet för regressionslinjen för artens täthetsvariation (jfr: Fig. 5), p = sannolikhetsvärdet för  $\chi^2$  respektive b.*

Species/Art	DD	SD	CV	$\chi^2$	p<	b	p<
<i>Anthus trivialis</i>	11.3	5.18	46	84.8	0.001	-0.07	n.s.
<i>Anthus pratensis</i>	2.0	2.40	120	103.5	0.001	0.12	0.001
<i>Motacilla flava</i>	1.7	1.58	93	52.3	n.s.	0.11	0.001
<i>Prunella modularis</i>	16.1	5.60	35	70.4	0.001	-0.13	n.s.
<i>Luscinia svecica</i>	9.2	5.45	59	116.2	0.001	0.00	n.s.
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	8.6	4.79	56	96.1	0.001	-0.06	n.s.
<i>Turdus pilaris</i>	14.0	7.75	55	154.3	0.001	0.18	n.s.
<i>Turdus philomelos</i>	7.3	3.30	45	53.3	n.s.	-0.20	0.001
<i>Turdus iliacus</i>	28.2	8.93	32	101.7	0.001	-0.02	n.s.
<i>Sylvia borin</i>	3.1	2.92	95	98.2	0.001	-0.19	0.001
<i>Phylloscopus trochilus</i>	156.5	33.93	22	263.4	0.001	0.34	n.s.
<i>Muscicapa striata</i>	3.0	2.07	69	49.1	n.s.	0.13	0.001
<i>Ficedula hypoleuca</i>	8.3	5.06	61	118.0	0.001	-0.25	0.001
<i>Parus montanus</i>	2.5	1.64	67	38.2	n.s.	-0.04	0.02
<i>Fringilla coelebs</i>	2.5	1.86	74	50.0	n.s.	-0.01	n.s.
<i>Fringilla montifringilla</i>	74.1	27.42	37	364.6	0.001	0.60	n.s.
<i>Carduelis spinus</i>	2.6	3.18	121	146.7	0.001	0.16	0.001
<i>Carduelis flammea</i>	22.7	17.98	79	516.1	0.001	0.02	n.s.
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	1.0	1.12	108	67.2	0.03	0.05	0.01
<i>Emberiza schoeniclus</i>	18.8	6.54	35	82.1	0.001	-0.07	n.s.

Table 8. The correlation between the density of 14 species populations of year x and the the mean of the sum of the June temperature of year (x-2) and the July temperature of year (x-1). The correlation coefficients have been calculated for different durations, counted from the start of the 37-year project. The species are listed after their mean population density (cf. Figure 7). Species with a mean derived density of less than three territories per km<sup>2</sup> have been excluded. r = coefficient of correlation, p = probability level, designated as n.s. when p > 0.05.

*Sambandet mellan populationstätheten för de 14 allmännaste arterna och den sammanlagda medeltemperaturen för juni två år och juli ett år tidigare. Informationen i tabellen tolkas på sätt som förklaras i Tabell 6. Enda skillnaden är att de positiva r-värdena här försetts med +-tecken för att tydligt visa att de flesta arterna, för de flesta testade periodlängderna, tenderar att variera i takt med temperaturvariationen.*

Species Art	Duration, years Period, antal år							
	10		20		30		35	
	r	p<	r	p<	r	p<	r	p<
<i>Phylloscopus trochilus</i>	-0.19	n.s.	+0.19	n.s.	+0.18	n.s.	+0.11	n.s.
<i>Fringilla montifringilla</i>	+0.77	0.01	+0.55	0.02	+0.37	0.05	+0.37	0.05
<i>Turdus iliacus</i>	+0.62	n.s.	+0.37	n.s.	+0.34	n.s.	+0.34	0.05
<i>Carduelis flammea</i>	+0.46	n.s.	+0.48	0.05	+0.38	0.05	+0.39	0.05
<i>Emberiza schoeniclus</i>	-0.05	n.s.	+0.15	n.s.	+0.19	n.s.	+0.17	n.s.
<i>Prunella modularis</i>	+0.04	n.s.	+0.29	n.s.	+0.30	n.s.	+0.24	n.s.
<i>Turdus pilaris</i>	+0.52	n.s.	+0.39	n.s.	+0.38	0.05	+0.28	n.s.
<i>Anthus trivialis</i>	-0.31	n.s.	-0.18	n.s.	+0.06	n.s.	+0.13	n.s.
<i>Luscinia svecica</i>	+0.18	n.s.	+0.27	n.s.	+0.27	n.s.	+0.23	n.s.
<i>Ph. phoenicurus</i>	+0.11	n.s.	+0.32	n.s.	+0.39	0.05	+0.33	0.05
<i>Ficedula hypoleuca</i>	+0.13	n.s.	+0.09	n.s.	+0.10	n.s.	+0.13	n.s.
<i>Turdus philomelos</i>	-0.45	n.s.	+0.02	n.s.	+0.07	n.s.	+0.09	n.s.
<i>Sylvia borin</i>	-0.82	0.01	-0.34	n.s.	-0.25	n.s.	-0.20	n.s.
<i>Muscicapa striata</i>	+0.32	n.s.	+0.28	n.s.	+0.23	n.s.	+0.20	n.s.

community. The same interpretation as for the total community might be valid in this case.

2. The fluctuations of *F. montifringilla* show the strongest positive correlation with the combined June and July temperatures (Table 8). This was hardly expected, due to the fact that this species, as documented below, is significantly affected by the *Epirrita* cycles, which could at least partly obscure the response to the temperature fluctuations. When each of the two months were investigated separately with the same time lags taken into account, it is clear that the July temperature was the most important with highly significant r-values throughout the 37-year period (p < 0.01 to < 0.001), whereas the r-values of the June temperature were far from being statistically significant. This indicates that bad environmental conditions in July can severely reduce the increased reproductive output resulting from the rich supply of *Epirrita* larvae in June (but see Lindström et al. MS).

3. The density of *C. flammea* shows the second strongest correlation with the temperature fluctuations (Table 8). In contrast to *F. montifringilla*, the June temperature of two years previously is most

important, manifested by significant correlations for the three longest year periods (p < 0.05 to p < 0.01), whereas the bird density correlates insignificantly with the July temperature.

4. The density fluctuations of the thrushes *T. iliacus* and *T. pilaris* show a rather weak correlation with the combined June and July temperatures (Table 8). However, they resemble *C. flammea* in that the temperature in June is apparently of the utmost importance for their reproductive output, which is indicated by the fact that it correlates positively and significantly with the bird density figures two years later (p < 0.01 for three of the four tested period lengths, both species).

5. As described above, the 10-year moving density means of 11 species closely followed that of the total community and they were significantly correlated at varying probability levels with the 10-year moving means of the June temperature during the first three quarters of the 37-year period.

6. The May mean temperatures generally showed an insignificant negative correlation to the density of the total bird community in that season (Table 6). No less than ten of the 14 species in Table 8 show

population fluctuation patterns that are contrary to the May temperature variation, some of them significantly. This applies to *Ph. trochilus* ( $r = -0.34$ ,  $p < 0.05$ ), *T. iliacus* ( $r = -0.41$ ,  $p < 0.02$ ), and *T. pilaris* ( $r = -0.54$ ,  $p < 0.001$ ). The remaining seven species, *C. flammea*, *E. schoeniclus*, *P. modularis*, *L. svecica*, *T. philomelos*, *S. borin*, and *M. striata*, all show insignificant  $r$ -values varying from  $-0.13$  to  $-0.27$ . Four species tend to be positively correlated with the May temperature, *F. montifringilla*, *A. trivialis*, *Ph. phoenicurus*, and *F. hypoleuca*. The latter two show significant  $r$ -values for the first half of the 37-year period.

In summary, the density fluctuations of most species tend to be positively correlated with the combined June and July temperatures. However, only few correlations are statistically significant. Each of the separate months is responsible for a significant correlation with a time lag of one (July) or two (June) years for a few species. The moving 10-year means of most species populations correlate positively and significantly with the moving means of the June temperatures during a greater part of the 37-year period.

#### *The influence of the Epirrita autumnata outbreaks*

The green *Epirrita* caterpillars unquestionably constitute part of the food with which the parent birds feed their young as demonstrated for *T. iliacus* (Arheimer 1978), *C. flammea* (Enemar & Nyström 1981) and *F. montifringilla* (Hogstad 1988). Moreover, birds of various species have been observed carrying green-coloured food portions to their nests during the outbreak seasons. The marked appearance and disappearance of such a superabundant food source may affect the bird density fluctuations. The following two points should be borne in mind when interpreting the relations between the *Epirrita* cycles and the bird numbers.

1) The nutritional quality of the caterpillars as food for the birds may decline during the last outbreak years, for example as a side effect of the birches' chemical defence against the larval attacks. The interaction between the *Epirrita* caterpillars and the birches has been investigated (e.g. Haukioja 1980, Haukioja & Hanhimäki 1985, Hanhimäki & Senn 1992) and a number of significant chemical substances produced by the birches and their likely relation to the caterpillar growth are known (Suomela et al. 1995, Ossipov et al. 2001). The question is whether any of these substances affect the palatability of the grazing caterpillars from the birds' point of

view. Anyhow, the size or mass of the caterpillars and pupae seems to decline during the final years of an outbreak (Hogstad 1996, Kaitaniemi et al. 1999).

2) The vegetation is affected by the grazing larvae to varying degrees, in the form of defoliation, reduced flowering and seed production of birches and various herbs, perhaps also in an impoverished insect fauna (cf. e.g. Selås et al. 2001). This might be a disadvantage for some bird species.

It is reasonable to assume that the superabundance of caterpillars during the *Epirrita* outbreaks would entice more bird species than usual to settle and breed in the study area. A moderate response is indicated by the curve showing the yearly number of species over the 37 seasons (Figure 8). The three peaks with 31, 33, and 34 species occur during the first, second and third *Epirrita* period, respectively. The species numbers are positively correlated with the caterpillar abundance over the first ten ( $r = 0.82$ ,  $p < 0.01$ ) and twenty years ( $r = 0.53$ ,  $p < 0.02$ ). The significant correlation disappears after 1984.

The possible relation between the outbreaks of the moth caterpillars and bird densities has been investigated by calculating the correlation coefficients, thereby considering possible time lags and even anticipatory reactions. Three periods were investigated, starting at the beginning of the insect census work and extending over 10, 20 and 33 seasons. They include one, two, and three complete *Epirrita* outbreaks, respectively. The results of the calculations of the total passerine community (excl. Corvidae) and the 14 most abundant species have been studied. The results of the calculations regarding the community and five selected species can be found in Table 9. There are relatively few significant  $r$ -values, and the insignificant positive and negative coefficients are of about the same frequency. This is also true for the remaining nine species not included in the table.

The only species that shows a highly significant relation to the *Epirrita* cycles is *F. montifringilla* (Table 9), a fact that has been repeatedly established (Silvola 1967, Hogstad 1969, 2000, Ytreberg 1972, Enemar et al. 1984, Lindström 1987). Its density is high in years with a mass occurrence of caterpillars. The density also increases significantly one year earlier, leading to somewhat higher correlation coefficients. However, there is no significant correlation with two years earlier, which means that the species responds very quickly and strongly in seasons marking the start of a new mass outbreak, probably with less than ten larvae per 1000 short shoots. The habitat may be "saturated" with

Table 9. The correlation between the bird density (total passerine community, selected species) of year x and the abundance of *Epirrita* larvae the same year (x), the following year (x+1), and the two preceding years (x-1) and (x-2). The correlations have been calculated for different durations counted from the start of the *Epirrita* investigations (1967). r = coefficient of correlation, p = probability level, designated as n.s. when p > 0.05.

*Sambandet mellan tätheterna år x för dels hela fågelsamhället, dels valda arter, och förekomsten av fjällbjörkmätarlarver (Epirrita) samma år (x), efterföljande år (x+1) och de föregående båda åren (x-1) och (x-2). Tre perioder räknade från 1967 har testats. Tabellinformationen i övrigt (r-värden, n.s., 0.05, osv.) skall tolkas enligt förklaringen i Tabell 6.*

	<i>Epirrita</i> year <i>Larv-år</i>	Duration, years <i>Period, antal år</i>					
		10		20		All Alla	
		r	p<	r	p<	r	p<
Total community	x	0.37	n.s.	0.41	n.s.	0.18	n.s.
<i>Hela fågelsamhället</i>	x+1	0.63	0.05	0.47	0.05	0.24	n.s.
	x-1	-0.20	n.s.	0.19	n.s.	0.04	n.s.
	x-2	-0.49	n.s.	0.21	n.s.	0.22	n.s.
<i>Fringilla montifringilla</i>	x	0.77	0.01	0.70	0.001	0.59	0.001
	x+1	0.87	0.01	0.83	0.001	0.66	0.001
	x-1	0.04	n.s.	0.16	n.s.	0.13	n.s.
	x-2	-0.36	n.s.	-0.14	n.s.	-0.11	n.s.
<i>Emberiza schoeniclus</i>	x	0.48	n.s.	0.29	n.s.	0.11	n.s.
	x+1	0.23	n.s.	0.06	n.s.	-0.02	n.s.
	x-1	0.35	n.s.	0.23	n.s.	0.10	n.s.
	x-2	-0.01	n.s.	0.51	0.05	0.51	0.01
<i>Anthus trivialis</i>	x	0.34	n.s.	0.67	0.01	0.18	n.s.
	x+1	0.45	n.s.	0.43	n.s.	0.02	n.s.
	x-1	0.39	n.s.	0.71	0.001	0.41	0.02
	x-2	0.44	n.s.	0.70	0.001	0.60	0.001
<i>Luscinia svecica</i>	x	0.00		-0.06	n.s.	-0.05	n.s.
	x+1	0.45	n.s.	0.11	n.s.	0.08	n.s.
	x-1	0.40	n.s.	0.34	n.s.	0.28	n.s.
	x-2	0.36	n.s.	0.52	0.02	0.48	0.01
<i>Carduelis flammea</i>	x	-0.19	n.s.	-0.24	n.s.	-0.18	n.s.
	x+1	-0.12	n.s.	-0.19	n.s.	-0.11	n.s.
	x-1	-0.24	n.s.	-0.30	n.s.	-0.26	n.s.
	x-2	-0.02	n.s.	-0.02	n.s.	-0.02	n.s.

caterpillars from the bird's point of view very early in the cycle, i.e. years before the peaks of mass occurrence. Furthermore, the bird density tends to decline when the caterpillars are still abundant (Figure 6). This could be a reaction to a change in caterpillar quality brought about by the anti-predator reactions of the birches. Anyhow, the impression is that the increase and decrease of *F. montifringilla* precede that of the *Epirrita* caterpillars by about one season. The early density increase of finches is also indicated

by the corresponding curves obtained in a Norwegian subalpine birch forest (Hogstad 2000).

The increased reproductive output during the outbreak years (Lindström 1987, Hogstad 2000, Lindström et al. MS) is not followed by a population increase in the subsequent two seasons. The birds apparently disappear, which is in accordance with the nomadic behaviour of the species (Mikkonen 1983, Hogstad 1985), which has little or no site tenacity (Lindström 1987). As demonstrated above,

the *F. montifringilla* fluctuation is strongly correlated with the mean July temperature of the previous year. Therefore the tests have been repeated making allowance for the effect of the July temperature. The results showed that the correlation between the residual variation of *F. montifringilla* and the occurrence of caterpillars did not diverge significantly from those presented in Table 9 ( $r = 0.64, 0.62$  and  $0.51$  for *Epirrita* year  $x$ , and  $0.84, 0.82$  and  $0.63$  for year  $(x+1)$ , all with  $p$ -values of  $0.01$  or  $0.001$ , whereas the  $r$ -values of the years  $(x-1)$  and  $(x-2)$  remained far from significant).

The densities of *F. montifringilla* can also rise to high or moderate peaks between the *Epirrita* outbreaks as was the case in 1968, 1980 and 1989 (Figure 6). This indicates that *F. montifringilla* is not entirely dependent on the *Epirrita* caterpillars for its accumulation and breeding start. An unknown food source may be of importance, perhaps favoured by a habitat not heavily grazed by caterpillars. The significance of the breeding during these seasons cannot be evaluated at present. The birds sometimes abandon their nests during or after laying and move elsewhere (Hogstad 1982).

Unlike *F. montifringilla*, the three “ground-foraging” species *E. schoeniclus*, *A. trivialis*, and *L. svecica* all correlate positively and significantly with the appearance of the *Epirrita* caterpillars with a time lag of two years. This indicates that the rich supply of larvae increases the reproductive rate, which is followed by a bird density increase two years later when the surviving young birds may return and breed. *A. trivialis* shows the strongest reaction and also correlates significantly with the caterpillar abundance of the previous season (a time lag of only one year).

*C. flamma* is included in Table 9 because it is the only species showing an exclusively negative, albeit insignificant, relation to the appearance of the caterpillars, a fact that also holds true after allowance was made for the effect of the mean June and July temperatures. This general tendency may be a consequence of the possible outbreak-induced deterioration of the seed-producing vegetation. *C. flamma* is a granivorous bird that feeds its young with various seeds to a great extent (Enemar & Nyström 1981).

In summary, the bird community density generally shows only a weak reaction to the *Epirrita* outbreaks. The prime responder is *F. montifringilla*, which shows increased density not only during the years of mass occurrence, but also one season in advance. The fact that most species seem to be unaffected

suggests that possible negative consequences of the grazing larvae should be considered when evaluating the effect of the additional food supply that is represented by the caterpillars themselves.

Positive correlations between the abundance of lepidopteran caterpillars and the density and reproductive rate of passerine species have been established elsewhere in forests other than the subalpine variety (e.g. Morris et al. 1958, Zach & Falls 1975, Holmes et al. 1986, Crawford & Jennings 1989, Tomialojc & Wesolowski 1990). Moreover, certain species are reported to appear in the study plots only during the outbreak years (Holmes & Sherry 2001). As expected, experiences differ as to the extent and duration of the response in the investigated communities. In general, the community density does not significantly correlate with the appearance of the caterpillars. As a rule, a more or less clear response is restricted to only a few species populations. However, Wesolowski & Tomialojc (1997) conclude that most insectivorous species in BNP do not vary in line with the fluctuations in caterpillar occurrence and suggest that other factors have a more important influence on the bird numbers. Moreover, the seasons with low caterpillar density do not necessarily mean a shortage of food for the breeding birds. This is similar to the situation in the subalpine birch forests. On the other hand, low larval occurrence can be indicative of a shortage of food in the Hubbard Brook study plots (Holmes 1988, Holmes et al. 1991, Holmes & Sherry 2001). Bird fluctuations coincided with the actual caterpillar density or were significantly correlated with that of the previous season, even at low (normal or so-called endemic) larval abundance.

#### *The relations between the density fluctuations of the species*

A general view of the correspondence between the species fluctuations has been obtained by calculating the correlation coefficients for all combinations of species pairs. The 20 passerines that have been present in the study area for 32 seasons or more give rise to 190 coefficients, of which 151 are positive and only 39 negative, thus indicating an overwhelming tendency towards co-variation between the fluctuation patterns of these species. However, only 50 coefficients are significant at the 5% level, 46 of which are positive. In the case that all species populations fluctuate independently of each other, 10 coefficients at the 5% level of significance, could nonetheless be expected to appear, five of

them positive. As there are in fact significantly more positive than negative correlations in the study area ( $\chi^2 = 12.8, p < 0.001$ ) it appears justified to conclude that the fluctuation patterns of many species have a tendency to co-vary. In fact, all 20 species co-varied significantly with at least one community member. In contrast, there are only four significant negative correlations, which means that species pairs with reversed fluctuation patterns are not statistically established as a normal occurrence in the studied community.

In this regard, the bird community of a primeval deciduous forest (BNP) in Poland resembles our community to a surprisingly large extent (Wesolowski & Tomialojc 1997). Pair-wise comparisons of 26 species of which all but three were passerines resulted in 27.4% significant positive correlation coefficients, which is very close to our figure (24.2%). Significant negative correlations were extremely rare in both investigations, amounting to between 2% and 4%.

The variance ratio  $V$  (Järvinen 1979) was calculated and applied in the analysis of the fluctuation patterns of the first 20 seasons (1963–1982) (Enemar et al. 1984). Although the  $V$ -test has been questioned by James & Boecklen (1984), it is used here for comparison only and “as a descriptor of species patterns” (Schluter 1984). The first 20 seasons gave rise to a  $V$ -value of 0.44, i.e. well below unity, which indicates that the fluctuation patterns of the species populations tend to co-vary rather than the opposite. The succeeding 17 seasons accentuated this tendency by reducing the ratio to 0.30 for that period, resulting in a  $V$ -value of 0.40 for the entire 37-year period. Obviously many species pairs or groups in the community share common features in their fluctuation patterns.

The degree of covariation between the fluctuation patterns of the species populations and groups can be investigated by carrying out a cluster analysis resulting in a so-called dendrogram (Cody 1974). This was done for the 18 (1965–1982) of the 20 years of our project (Enemar et al. 1984). The dendrogram displayed three distinct clusters of species. The species were mainly assorted in the clusters according to their different migration strategies, one group (A) was made up of tropical migrants (T-species), while two groups comprised short-distant migrants (S-species), of which one contained those species with irruptive migratory behaviour (B) and the other the remaining two short-distance and one long-distance migrant, all “ground-dwellers” in the breeding area (C). The interpretation of the dendrogram was that the annual density values in the breeding area are

Figure 11. Proximity matrices showing the correlation between pairs of the thirteen most abundant species as regards density fluctuations in the study area. Squares with significant correlation coefficients ( $p < 0.05$ ) are shaded. The species are included in the matrices in the same order as in the dendrogram published by Enemar et al. (1984), which was based on 18 of the first 20 seasons in the study area. The top matrix corresponds to the dendrogram (1965–1982), while the bottom matrix shows the correlation coefficients of the total project period (1963–1999). The upper matrix displays three aggregations of significant coefficients; a large one in the upper section corresponding to cluster A in the dendrogram (long-distance migrants, with the short-distance migrant *T. philomelos* as the exception), and two smaller ones, corresponding to the cluster B and cluster C of the dendrogram, the latter in the bottom right-hand section. Clusters B and C represent short-distance migrants with the long-distance migrant *L. svecica* as the only exception. The bottom matrix shows that clusters A and C persist even with the addition of the first two and the last 17 years, whereas the presence of cluster B has declined markedly.

*Ruttdiagram som visar styrkan i samvariationen mellan de 13 vanligaste arternas tätheter i fjällbjörkskogen. Ju högre siffran är, desto mer sammanfaller fluktuationsmönstren för de båda arter som “möts” i en given ruta. Skuggade rutor anger en statistiskt säkerställd samvariation. Av alla artpar är det björkrast/rödvinge-paret (T. pilaris/T. iliacus) som uppvisar den största likheten i antalsvariationen mellan säsongerna. Det övre ruttdiagrammet gäller perioden 1965–1982, det undre hela projektperioden 1963–1999. De skuggade, “säkra” rutorna är grupperade med den största ansamlingen i den övre delen (A), vars arter tenderar att skilja sig från de övriga i hur de varierar. Bortsett från den översta arten (taltrasten) ingår endast tropikflyttare i gruppen, nämligen (i ordning uppifrån) lövsångare, trädgårdssångare, svartvit flugsnappare, rödstjärt och trädpiplärka. Troligen har just de gemensamma strapatserna och förlusterna under den långa flyttningen och i det avlägsna övervintringsområdet påverkat fluktuationsmönstren i samordnande riktning för dessa arter och det med ett resultat som skiljer sig från vad kortflyttarna uppvisar. De övriga två mindre grupperna (B och C) består med undantag för blåhaken av kortflyttare, nämligen först björkrast, rödvingetrast, bergfink och gråsiska, samt nederst järnsparv, blåhake och sävsparv. Det undre diagrammet visar att grupperingen av arterna på basis av likheten i fluktuationsmönstren i stort sett består efter ökningen av antalet undersökta år; dock med undantag för gruppen B som blivit otydlig och inte längre övertygar.*



Turdus philomelos												
0,82	Phylloscopus trochilus											
0,72	0,67	Sylvia borin <b>A</b>										
0,58	0,69	0,29	Ficedula hypoleuca									
0,38	0,55	0,26	0,34	Phoenicurus phoenicurus <b>1965 - 1982</b>								
0,44	0,54	0,56	0,12	0,59	Anthus trivialis							
0,48	0,54	0,22	0,41	0,02	-0,08	Turdus pilaris						
0,48	0,62	0,28	0,53	0,29	-0,04	0,85	Turdus iliacus <b>B</b>					
0,12	0,27	-0,12	0,05	0,34	0,04	0,40	0,53	Fringilla montifringilla				
-0,08	-0,06	-0,30	0,10	0,02	-0,49	0,32	0,35	0,19	Carduelis flammea			
0,43	0,28	-0,02	0,17	0,27	0,14	-0,05	0,12	0,39	-0,10	Prunella modularis		
0,14	0,06	-0,33	0,02	0,14	-0,01	-0,07	-0,05	0,16	0,18	0,73	Luscinia svecica <b>C</b>	
0,24	0,01	-0,11	0,03	-0,02	0,06	-0,13	-0,13	0,14	-0,23	0,79	0,59	Emberiza schoeniclus

Turdus philomelos												
0,54	Phylloscopus trochilus											
0,67	0,22	Sylvia borin <b>A</b>										
0,60	0,33	0,37	Ficedula hypoleuca									
0,41	0,41	0,22	0,50	Phoenicurus phoenicurus <b>1963 - 1999</b>								
0,38	0,44	0,35	0,40	0,45	Anthus trivialis							
0,24	0,60	-0,11	0,12	0,06	0,08	Turdus pilaris						
0,33	0,51	0,08	0,31	0,12	0,13	0,79	Turdus iliacus <b>B</b>					
-0,03	0,23	-0,19	0,08	0,10	0,05	0,27	0,38	Fringilla montifringilla				
-0,02	0,03	-0,22	-0,02	-0,11	-0,25	0,29	0,38	0,11	Carduelis flammea			
0,56	0,29	0,12	0,16	0,00	0,09	0,16	0,30	0,14	0,10	Prunella modularis		
0,24	0,23	-0,17	0,18	0,07	0,19	0,34	0,36	0,11	0,20	0,66	Luscinia svecica <b>C</b>	
0,36	0,31	0,01	0,27	0,16	0,47	0,27	0,30	0,02	0,02	0,58	0,63	Emberiza schoeniclus

strongly affected by the survival rate in the wintering area and during migration. Therefore, the breeding densities of species with common migration and wintering behaviour should show similar fluctuation patterns.

The result of a different co-variation analysis based on the 37-year data sample is presented in the “proximity matrix” of Figure 11. A cluster analysis was abandoned due to its tendency to exaggerate minor differences in the correlation coefficients when “clustering” pairs of species or species groups. The “proximity matrix” illustrates the complexity of the calculated relations between the fluctuation patterns of the species in a more realistic way. For comparative purposes, the matrix was based on the proportional density values of the same species as in the 18-year dendrogram, and these are listed in that same order. In the matrix, the squares with significant correlation coefficients show a grouping approximately corresponding to the A, B, and C migration clusters of the dendrogram. The latter has been “translated” into a corresponding proximity matrix to facilitate comparison (Figure 11). The general pattern of clusters persists even after the addition of the post-1982 period. The group C species are exactly the same, whereas the similarity between the tropical group A of the 18 and 37-year periods, although obvious, is less definite. Group B is less interesting in both analyses because it consists of rather loosely related species with the exception of the two thrush species *T. iliacus* and *T. pilaris*, which showed the strongest co-variation of all species pairs in both analyses. The two “rebellious” species are the S-species *T. philomelos* and the T-species *Ph. trochilus*. *T. philomelos* is still closely linked to group A, i.e. it remains a tropical migrant in respect of its fluctuation pattern. *Ph. trochilus* has come closer to group B over the last 17 years, resulting in its highest correlation coefficients with the thrush species (Figure 11). Nevertheless, the information contained in the Figure 11 matrix does not seem to provide sufficient grounds for entirely abandoning the hypothesis that the migration strategy is a significant factor influencing the pattern of the bird density variation in our study area.

Many studies have documented the fact that changes in winter survival rates are followed by changes in the breeding density (e.g. Fretwell 1972, Newton 1998). It is therefore not surprising that the fluctuation patterns of the species in a study area tend to be grouped together according to their wintering and migratory habits. Over a 40-year period, the bird community of a small study plot in

southern Sweden showed a distinct division into two “fluctuation groups”, mainly consisting of tropical and short-distance migrants, respectively (Enemar et al. 1994). However, other investigations have revealed little or no synchronic fluctuations related to common wintering areas. This may be at least partly due to the fact that the time-scale of the investigations has not been long enough to compensate for various background disturbances (for references, see Enemar et al. 1994). It is interesting to note that, based on their 20-year census work in BNP, Wesolowski & Tomialojc (1997) did not find a corresponding grouping of population fluctuations.

#### *Fluctuations of the short-distance versus long-distance (tropical) migrants*

In the European passerine communities, the proportion of tropical migrants (T-species) shows an increasing gradient northward (e.g. Herrera 1978). Herrera, with reference to Moreau (1952), includes all species that are resident or that winter within the Western Palearctic in one and the same category, that of resident species, despite the fact that many of them are short-distance migrants (S-species). True passerine residents wintering in the birch forests of our study area are few and occur irregularly. Flocks of *C. flammea* forage there in winters following summers with rich birch mast seeding and scattered pairs of *Parus montanus* have been observed. The S-species are the first to arrive and settle in the springtime and, according to Herrera (1978), the later arriving T-species then repopulate the area in numbers that are determined by the amount of space and resources not exploited by birds already present. Therefore, the number of settling T-species depends on, among other things, the winter survival of the S-species. The proportion between the densities of the two species groups may of course vary between seasons, perhaps partly in an opposing manner. Herrera’s model has been studied and verified by O’Connor (1981), Berthold (1990), Morozov (1993), and Enemar et al. (1994). Mönkkönen et al. (1990) and Timonen et al. (1994) have questioned it, as did Wesolowski & Tomialojc (1997) who found that its validity could change from one decade to another.

The proportion of T-species has remained close to 40 percent of the total community at Ammarnäs over the 37 years, and their total density has been about half that of the community. The seasonal densities of the two species groups are positively and significantly correlated in our study area (Figure 12). The test

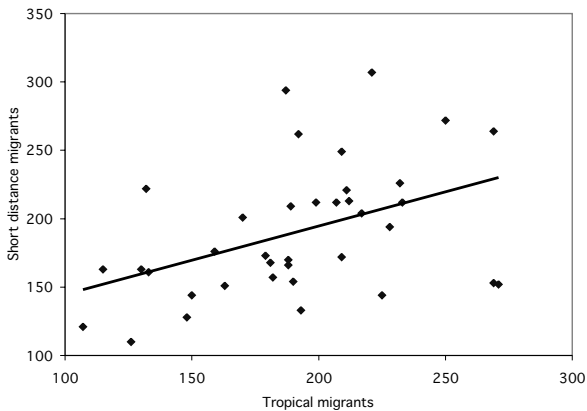


Figure 12. The relation between the derived densities of the six most abundant tropical migrants and the eight short-distant migrants during the 37 breeding seasons ( $y = 0.5x + 94.4$ ,  $r = 0.44$ ,  $p < 0.01$ ).

*Diagram som redovisar sambandet mellan de härledda tätheterna för tropikflyttarna (vågräta axeln) å ena sidan och kortflyttarna (lodräta axeln) å den andra under de 37 åren. Linjen visar genomsnittligt att om ena artgruppen är talrik så är också den andra det.*

included all species with a mean density index of three or more, making up 95.3% of the total community.

This relation between the T- and S-species is quite contrary to that found in the bird community of Birdsong Valley in southernmost Sweden where the species groups showed a significant negative correlation over 40 years (Enemar et al. 1994). However, the comparison may be inaccurate because the investigation was confined to a small and isolated study plot with, on average, 124 territories, and, moreover, the density figures only represented mapped territories. The latter may better reflect competitive effects than is the case with the density indices of this study, which also includes non-territorial birds from the line transects. Therefore, the number of mapped territories in our study plots has been subjected to the same correlation analysis. The result does not differ greatly from that based on the derived densities. The proportion of the T-species density (31%) and the regression coefficient ( $b = 0.44$ ,  $r = 0.45$ ,  $p < 0.05$ ) are somewhat lower, although both reductions are far from being statistically significant. Herrera's hypothesis is obviously not valid in all respects in our subalpine birch forest. The concordant fluctuation trends of the T- and S-species are indicative of the unsaturated state of the habitat as suggested by Enemar et al. (1984). In other words, the habitat is probably not populated densely enough

to create the competitive situation on which Herrera's interpretations are based.

#### *Long-term trends versus short-term fluctuations*

Böhning-Gaese et al. (1994) investigated the relation between the short-term fluctuations and the long-term trends of pairs of bird species populations using the data collected by the North American Breeding Bird Survey. They derived two dissimilarity indices of each species pair, one based on the difference between the regression coefficients of the long-term population trends, and one for the annual fluctuations calculated for each species pair based on the correlation coefficient of the residuals from the long-term trends. The indices vary from 0 (totally similar regressions) to 2 (totally dissimilar fluctuations). By comparing the two indices Böhning-Gaese et al. (1994) found, among other things, that two co-existing species exhibiting similar short-term fluctuation patterns could nevertheless have opposing long-term population trends, and vice versa. They concluded that investigations over restricted time-scales should not be used to predict the long-term trends, a well-founded warning, as the vast majority of bird census investigations have been carried out on small temporal scales.

Wesolowski & Tomialojc (1997) found that the dissimilarity indices of the long-term trends and short-term fluctuations of their species pairs were not at all correlated ( $r = 0.004$ ,  $n = 325$ ), thus supporting the results of Böhning-Gaese et al. (1994). When applied to the 20 passerines in our study area the test resulted in the same information ( $r = 0.001$ ,  $n = 190$ ). The matrices show that most values of both dissimilarity indices are less than 1, the mean index of the long-term trends being  $0.2 \pm 0.18$ , and that of the annual fluctuations  $0.8 \pm 0.20$ . Thus both indices give the impression of a bird community with a remarkable concordance in the dynamics of the different species populations. As shown above, this does not mean that the two indices are correlated. Two species may have quite different long-term trends despite exhibiting similar fluctuation patterns.

#### *Examples of strengths and weaknesses of long-term bird census work*

One may well ask whether the annual census work in the subalpine birch forest has provided any new and reliable information on important aspects on its bird community exclusively due to its time span of nearly four decades. If we had not believed in the promising

potential of our fieldwork, all project members would no doubt have opted to become monks or molecular biologists instead, to quote Wiens (1981). However, we were confident that a long-term series of census work of consistent quality would help to avoid wrong conclusions due to census periods of insufficient duration and to identify qualities and correlations that are otherwise difficult to recognise due to the unavoidable “background noise” caused by e.g. random events, unusual occurrences and census errors. Our expectations have been reasonably fulfilled as indicated by the following three selected examples. A fourth example is added illustrating that even a long-term series can provide totally exceptional information.

1) The passerine bird community is at equilibrium in the sense that its bird density trend has not changed over the 37-year period. This does not exclude considerable fluctuations between seasons, including also fairly long-term trends within the period, such as the continuous community density decline from about 1970 to 1980, as illustrated by the moving 10-year density means (Figure 10). Had the project terminated in 1984 as a 22-year project, even then deemed a long-term one, the most obvious suggestion would have been that long-term environmental deterioration was in progress with negative consequences for the birds. However, the continuation of the census programme showed that the community recovered and once again attained “original” density levels.

2) The fluctuations of the total community are significantly correlated with those of the environmental June and July temperature means, when certain time lags are considered (Table 6). This relation is also clearly demonstrated by the moving 10-year means of the June temperature during the first two thirds of the project period (Figure 10). Thanks to the prolongation of the fieldwork, one is saved from believing that the correlation is axiomatic. The last third of the period shows that other long-term factors might overshadow the effect of those correlated to the long-term temperature fluctuations in June.

3) One of the most exciting prospects of the long-term project was to collect sufficient data to permit successful analyses of the bird community reactions to the cyclic outbreaks of the autumnal moth *Epirrita autumnata*. To our surprise, the dynamics of the community is only weakly affected, and the reaction is mainly due to the abundant *F. montifringilla*, the prime responder to the mass caterpillar occurrences. The outbreaks probably increased the reproductive

rate of only three ground-nesting species as indicated by a population increase two years later. Thanks to the consistency of the long-term results in these matters, one dares to suggest that the nutritional capacity of the habitat is so good that the mass appearance of the caterpillars does not have much impact on the majority of the species.

4) How long, then, is a long-term census? Several authors (e.g. Wiens 1984, Calder III 1984, Tomialojc & Wesolowski 1994) have commented on this

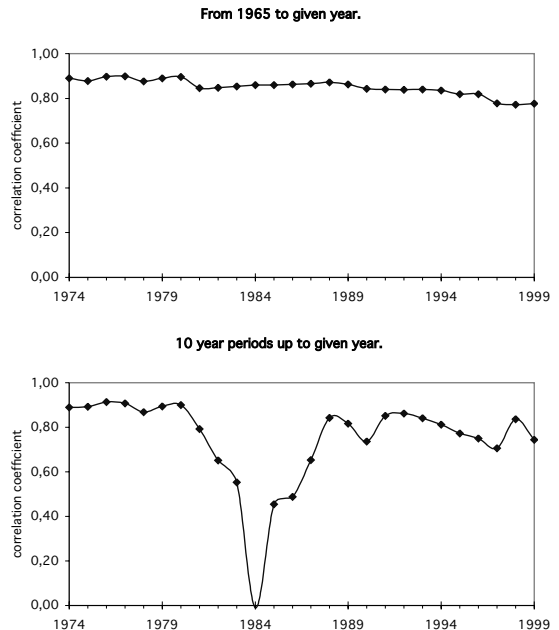


Figure 13. Correlations between the derived densities of *Turdus pilaris* and *T. iliacus* for various time spans. The top diagram shows the correlation coefficients of the 26 successively increasing periods starting with the 10-year period from 1965–1974 and ending with the 35-year period from 1965–1999. The bottom diagram shows the correlation coefficients of the 26 individual 10-year periods, starting with the period from 1965–1974 and ending with the period from 1990–1999. Diagrammen visar sambandet mellan björktrastens och rödvingetrastens beståndsvariationer för olika tidsperioder. Korrelationskoefficienten anges på vänstra axeln. Ju högre värdet är; desto mer likartat varierar de båda arterna under den angivna årsföljden. Det övre diagrammet visar hur koefficienten ligger på ungefär samma höga nivå, då den testade perioden ökar med ett år i sänder från 10 år (1965–1974) fram till 35 år (1965–1999). Det undre diagrammet visar hur sambandet varierar för de 26 enskilda 10-årsperioderna, från den första 1965–1974 till den sista 1990–1999. Här är variationen större med en 10-årsperiod (1975–1986), då inget som helst samband fanns mellan de båda arternas sätt att fluktueras.

question. There is of course no definite answer. A 10-year period has often been considered sufficiently long-term. However, the following example illustrates how even a 10-year period can provide a totally exceptional result in relation to what should be considered as “normal”.

Needless to say, long-term census work is required to identify co-varying species pairs, such as the *T. pilaris* and *T. iliacus* population densities. As shown in Figure 13, the correlation coefficient is about 0.9 for the 10-year period 1965–1974, after which it remains high and fluctuates between 0.8 and 0.9 for each additional year up to the end of the 37-year period in 1999. However, the correlation coefficient for each separate 10-year period partly provides quite a different pattern (Figure 13). The initially high coefficients show a decrease beginning with the period ending in 1980 and falling to an all time low four periods later. It returns to the higher level after another four periods. It is remarkable that the minimum coefficient is close to zero. This means that the two species fluctuate quite independently during the period 1975–1984. Had the census work been restricted to that specific ten-year period, the generally very strong relation between the two thrush species would have remained undetected, not even suspected.

*Concluding hypothesis: Why does the rich subalpine birch forest remain unsaturated?*

Enemar et al. (1984) suggested that the birch woods of our study area are unsaturated, i.e. there are on average fewer breeding birds than the habitat could support. A number of observations and results indicating this state were listed. The experiences of the continued investigations in the area have provided no reason to abandon the “unsaturation hypothesis”. Instead, it has been strengthened by new information such as the concordant fluctuations of the tropical and the short-distant migrants and the density response to increased mean temperature in June, both indicating a rather “competition-free” state in the habitat. The question now is why the unsaturated state seems to be so consistently maintained, perhaps being one of the principal and distinctive characteristics of this northern bird community.

A possible explanation could be that the northern habitat represents an area of bird community sink. This would mean that the bird numbers are largely maintained by an immigrant surplus from outside the subalpine zone but that this immigration is, on average, too limited to saturate the habitat. However,

this view is contradicted by the fact that the community density shows no relation to the temperature of the current season.

The habitat may well be more productive and richer from the birds’ point of view than what the density figures suggest. This assumption is supported by the fact that most species densities seem to remain largely unaffected by the cyclic mass occurrences of the *Epirrita* caterpillars indicating that the habitat is richly and more or less permanently supplied with other food sources. The reproductive efficiency of the birds is probably considerable as indicated by the clutch sizes, which coincide with the well-known latitudinal trend (Lack 1968), and by the egg sizes (nine passerine species investigated), which are equal to or larger than those in Central Europe (Enemar & Arheimer 1999). Thus there is no reason to suspect the presence of a failing reproductive capacity that could contribute to a state of bird community sink. Instead, the available information indicates that the community is self-supporting and is even able to respond with a density increase to high June temperatures (see above). Nonetheless, the unsaturated state of the community seems to prevail in the long run.

An explanation may be related to the sometimes pronounced instability characterizing the northern bird communities. It can be demonstrated by comparing the community fluctuations in our study area with that of rich deciduous woods in more southerly regions, such as in BNP in Poland (Wesolowski & Tomialojc 1997, Wesolowski et al. 2002). The span between the minimum and maximum densities is three times larger at Ammarnäs than in BNP and the maximum increase between two successive seasons is four times greater. It has been suggested that this difference is a consequence of the unpredictability of the weather in the north, where extremes are more disastrous for the breeding activities than in the south (Järvinen 1979). Moreover, due to the short breeding season in the north there is less time available for laying replacement clutches, especially when the first breeding attempt has failed at a relatively advanced stage. Thus, the breeding activities in the northern bird community are probably so frequently disturbed by poor weather conditions with negative effects on the reproduction that the average bird density is prevented from approaching the carrying capacity of the habitat. We suggest, therefore, that the weather factor is important in maintaining the apparent unsaturated state of the bird community in our study area. One can speculate on whether the global warming will induce smoother

fluctuation patterns and increasing bird densities there in the long run.

### Acknowledgements

The fieldwork has been supported by grants from the Swedish Natural Science Research Council (NFR) during most of the first 25 years. Financial support has been received from time to time from the Royal Swedish Academy of Sciences, the Royal Society of Arts and Sciences in Göteborg, the Carl Trygger Foundation and the Seth M. Kempe Memorial Foundation. Our thanks are due to our fellow field workers from the LUVRE project (see Tables 2, 3, and 4). We also wish to thank Tomasz Wesolowski, Scott Sillett and Åke Lindström for helpful criticism much improving an earlier version of this paper, and Gullvi Nilsson for her assiduous efforts to render the English readable and Erik Nyholm for providing us with temperature data.

### References

- Abbott, I. 1978. Factors determining the number of land bird species on island around south-western Australia. *Oecologia* 33: 221–233.
- Andersson, G. & Jonasson, J. Å. 1980. Relative abundance of insects on mountain birch at Ammarnäs, Swedish Lapland. *Entomol. Tidskr.* 101: 61–69. (In Swedish with summary in English.)
- Anon. 1970. Recommendations for an international standard for a mapping method in bird census work. Pp. 49–52 in *Bird census work and environmental monitoring* (Svensson, S. ed.). Bull. Ecol. Res. Comm. Nr 9. Lund.
- Arheimer, O. 1978. Choice of food and rate of feeding young in the Redwing *Turdus iliacus* in a subalpine birch forest at Ammarnäs in Swedish Lapland. *Anser* suppl. 3:31–46. (In Swedish with summary in English.)
- Bengtsson, J., Baillie, S.R. & Lawton, J. 1997. Community variability increases with time. *Oikos* 78: 249–256.
- Berthold, P. 1990. Die Vogelwelt Mitteleuropas: Entstehung der Diversität, gegenwärtige Veränderungen und Aspekte der zukünftigen Entwicklung. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 83: 227–244.
- Blondel, J., Ferry, C. & Frochet, B. 1981. Point counts with unlimited distance. *Studies in Avian Biology* No. 6: 414–420.
- Böhning-Gaese, K., Taper, M.L. & Brown, J.H. 1994. Avian community dynamics are discordant in space and time. *Oikos* 70: 121–126.
- Bonnier, G. & Tedin, O. 1940. *Biologisk variationsanalys*. Bonniers, Stockholm.
- Calder, W.A.III 1984. How long is a long-term study? *Auk* 101:893–894.
- Cody, M. L. 1974. *Competition and structure of bird communities*. Princeton University Press, New Jersey.
- Crawford, H.S. & Jennings, D.T. 1989. Predation by birds on spruce budworm *Choristoneura fumiferana*: functional, numerical, and total responses. *Ecology* 70: 152–163.
- Diamond, J.M. & May, R.M. 1977. Species turnover rates on islands: dependence on census intervals. *Science* 197: 266–270.
- Enemar, A. & Arheimer, O. 1999. Egg sizes of nine passerine bird species in a subalpine birch forest, Swedish Lapland. *Ornis Svecica* 9: 1–10.
- Enemar, A., Cavallin, B., Nyholm, E., Rudebeck, I. & Thorner, A.M. 1994. Dynamics of a passerine bird community in a small deciduous wood, S Sweden, during 40 years. *Ornis Svecica* 4: 65–104.
- Enemar, A., Højman, S.-G., Klaesson, P. & Nilsson, L. 1976. The relationship between census results and the breeding populations of birds in subalpine birch forests. *Ornis Fennica* 53: 1–8.
- Enemar, A., Klaesson, P. & Sjöstrand, B. 1979. Accuracy and efficiency of mapping territorial Willow Warblers *Phylloscopus trochilus*: a case study. *Oikos* 33: 176–181.
- Enemar, A., Nilsson, L. & Sjöstrand, B. 1984. The composition and dynamics of the passerine bird community in a subalpine birch forest, Swedish Lapland. A 20-year study. *Ann. Zool. Fennici* 21: 321–338.
- Enemar, A. & Nyström, B. 1981. Population fluctuations, food and breeding of the Redpoll *Carduelis flammea* in a mountain birch forest, Swedish Lapland. *Vår Fågelvärld* 40: 409–426. (In Swedish with summary in English.)
- Enemar, A. & Sjöstrand, B. 1967. The strip survey as a complement to study area investigations in bird census work. *Vår Fågelvärld* 26: 111–130.
- Enemar, A. & Sjöstrand, B. 1970. Bird species densities derived from study area investigations and line transects. Pp. 33–37 in *Bird census work and environmental monitoring* (Svensson, S. ed.). Bull. Ecol. Res. Comm. No 9. NFR, Stockholm.
- Enemar, A., Sjöstrand, B. & Svensson, S. 1978. The effect of observer variability on bird census results obtained by a territory mapping technique. *Ornis Scand.* 9: 31–39.
- Franklin, J.F. 1989. Importance and justification of long-term studies in ecology. In *Longterm studies in ecology: applications and alternatives* (Likens, G.E. ed.). Springer-Verlag, New York.
- Fretwell, S.D. 1972. *Populations in a seasonal environment*. Princeton University Press.
- Glutz von Blotzheim, U. N. & Bauer, K. M. 1985–1997. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Bd 10–14. AULA-Verlag, Wiesbaden.
- Golovatin, M.G. 2002. Population dynamics of passerines in the subarctic conditions. *Avian Ecol. Behav.* 8: 23–34.
- Hanhimäki, S. & Senn, J. 1992. Sources of variation in rapidly inducible responses to leaf damage in the mountain birch-insect herbivore system. *Oecologia* 91: 318–331.
- Haukioja, E. 1980. On the role of plant defences in the fluctuation of herbivore populations. *Oikos* 35: 202–213.
- Haukioja, E. & Hanhimäki, S. 1985. Rapid wound-induced resistance in white birch (*Betula pubescens*) foliage to the *Epirrita autumnata*: a comparison of trees and moths within and outside the outbreak range of the moth. *Oecologia* 65: 223–228.
- Herrera, C.M. 1978. On the breeding distribution patterns of European migrant birds: MacArthur's theme re-examined. *Auk* 95: 496–509.
- Hogstad, O. 1969. Breeding bird populations in two subalpine

- habitats in the middle of Norway during the years of 1966–1968. *Nytt. Mag. Zool.* 17: 81–91.
- Hogstad, O. 1975. Structure of small passerine communities in subalpine birch forests in Fennoscandia. Pp. 94–104 in *Fennoscandian tundra ecosystems. Part 2: Animals and systems analysis* (Wielgolaski, F.E. ed.). Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York.
- Hogstad, O. 1982. Seasonal and daily weight variation of adult Bramblings *Fringilla montifringilla* during the breeding season. *Fauna norv. Ser. C, Cinclus* 5: 59–64.
- Hogstad, O. 1985. Annual variation in mean body size of a Brambling *Fringilla montifringilla* population. *Ornis Fennica* 62: 13–18.
- Hogstad, O. 1988. Foraging pattern and prey selection of the breeding Bramblings *Fringilla montifringilla*. *Fauna norv. Ser. C, Cinclus* 11: 27–39.
- Hogstad, O. 1996. Morphological changes of *Epirrita autumnata* Bkh. and *Operophtera brumata* (L.) (Lep., Geometridae) during a mass outbreak in a subalpine birch forest in Central Norway. *Fauna norv. Ser. B* 43: 47–57.
- Hogstad, O. 2000. Fluctuation of a breeding population of Brambling *Fringilla montifringilla* during 33 years in a subalpine birch forest. *Ornis Fennica* 77: 97–103.
- Holmes, R.T. 1988. Community structure, population fluctuations, and resource dynamics of birds in temperate deciduous forests. *Acta XIX Congr. Int. Ornithol.*: 1318–1327.
- Holmes, R.T. & Sherry, T.W. 2001. Thirty-year bird population trends in an unfragmented temperate deciduous forest: importance of habitat change. *Auk* 118: 589–609.
- Holmes, R.T., Sherry, T.W. & Sturges, F.W. 1986. Bird community dynamics in a temperate deciduous forest: Long-term trends at Hubbard Brook. *Ecol. Monographs* 56: 201–220.
- Holmes, R.T., Sherry, T.W. & Sturges, F.W. 1991. Numerical and demographic responses of temperate forest birds to annual fluctuations in their food resources. *Acta XX Congr. Int. Ornithol.*: 1559–1567.
- James, F.C. & Boecklen, W.J. 1984. Interspecific morphological relationships and the density of birds. In *Ecological communities: conceptual issues and the evidence* (Strong, D.R. et al. eds.). Princeton University Press.
- Järvinen, A. 1989. Geographical variation in temperature variability and predictability and their implications for the breeding strategy in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Oikos* 54: 331–336.
- Järvinen, A. & Pietiäinen, H. 1983. 'The Bluethroat' *Luscinia s. svecica* population at Kilpisjärvi, Finnish Lapland: density, habitat selection, age structure and nesting success in 1981. Pp. 189–194 in *Proc. Third Nordic Congr. Ornithol.* Copenhagen.
- Järvinen, A. & Rajasärkkä, A. 1992. Population fluctuations in two northern bird communities: effects of habitat, migration strategy and nest-site. *Ornis Fennica* 69: 173–183.
- Järvinen, A. & Väisänen, R.A. 1984. Reproduction of Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) in good and bad breeding seasons in a northern marginal area. *Auk* 101: 439–450.
- Järvinen, O. 1979. Geographical gradients of stability in European bird communities. *Oecologia* 38: 51–69.
- Järvinen, O. 1980. Dynamics of North European bird communities. *Proc. 17th Int. Ornithol. Congr.* (Berlin) 1978: 770–776.
- Jones, H.L. & Diamond, J. 1976. Short-term-base studies of turnover in breeding bird populations on the California Channel Islands. *Condor* 78: 526–549.
- Kaitaniemi, P., Ruohomäki, K., Tammaru, T. & Haukioja, E. 1999. Induced resistance of host tree foliae during and after a natural insect outbreak. *J. Anim. Ecol.* 68: 382–389.
- Kendeigh, S.C. 1982. Bird populations in east central Illinois: Fluctuations, variations, and development over a half-century. *Illinois Biological Monographs* 52. Univ. Illinois Press.
- Klinckowström, A. 1909. En sommar i Frostviksfjällen. *Fauna och Flora* 4: 1–18, 53–70, 101–120.
- Kullman, L. 1981. Some aspects of ecology of the Scandinavian subalpine birch forest belt. *Wahlenbergia* 7: 99–112. Umeå.
- Lack, D. 1968. *Ecological adaptations for breeding in birds*. Methuen, London.
- Lindström, Å. 1987. Breeding nomadism and site tenacity of the Brambling *Fringilla montifringilla*. *Ornis Fennica* 64: 50–56.
- Lindström, Å., Enemar, A., Andersson, G., von Proschwitz, T. & Nyholm, E. Density-independent reproductive output of an insectivorous bird in relation to the abundance of its cyclically appearing prey. MS
- Martin, T.E. 1987. Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18: 453–487.
- McIntosh, R.P. 1995. H.A. Gleason's "individualistic concept" and theory of animal communities: a continuing controversy. *Biol. Rev.* 70: 317–357.
- Merikallio, E. 1946. Über regionale Verbreitung und Anzahl der Landvögel in Süd- und Mittelfinnland, besonders in deren östlichen Teilen, im Lichte von quantitativen Untersuchungen. I und II Teil. *Ann. Zool. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo* 12. N:o 1 und 2.
- Mikkonen, A.V. 1983. Breeding site tenacity of the Chaffinch *Fringilla coelebs* and the Brambling *F. montifringilla* in northern Finland. *Ornis Scand.* 14: 36–47.
- Mönkkönen, M., Heller, P. & Soppela, K. 1990. Numerical and behavioural responses of migrant passerines to experimental manipulation of resident tits (*Parus* spp.): heterospecific attraction in northern breeding bird communities? *Oecologia* 85: 218–225.
- Moreau, R.E. 1952. The place of Africa in the Palaearctic migration system. *J. Anim. Ecol.* 21: 250–271.
- Morozov, N.S. 1993. Short-term fluctuations in a south-taiga bird assemblage: support for an "individualistic" view. *Ornis Fennica* 70: 177–188.
- Morris, R.F., Cheshire, W.F., Miller, C.A. & Mott, D.G. 1958. The numerical response of avian and mammalian predators during a gradation of the spruce budworm. *Ecology* 39: 487–494.
- Newton, I. 1998. *Population limitation in birds*. Academic Press, San Diego & London.
- Noon, B.R., Dawson, D.K. & Kelly, J.P. 1985. A search for stability gradients in North American breeding bird communities. *Auk* 102: 64–81.
- Nyholm, N.E.I. 1981. Evidence of involvement of aluminium in causation of defective formation of eggshells and of impaired breeding in wild passerine birds. *Environm. Res.* 26: 363–371.
- Nyholm, N.E.I. 1986. Birth area fidelity and age at first breeding in a northern population of Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ornis Scand.* 17: 249–252.
- O'Connor, R.J. 1981. Comparisons between migrant and non-

- migrant birds in Britain. Pp. 157–195 in *Animal Migration* (Aidley, D.E. ed.). Cambridge University Press.
- Ossipov, V., Haukioja, E., Ossipova, S., Hanhimäki, S. & Pihlaja, K. 2001. Phenolic and phenolic-related factors as determinants of suitability of mountain birch leaves to an herbivorous insect. *Biochem. Syst. Ecol.* 29: 223–240.
- Palmgren, P. 1930. Quantitative Untersuchungen über die Vogelfauna in den Wäldern Südfinnlands. *Acta Zool. Fennica* 7, pp. 1–218.
- Rotenberry, J.T. & Wiens, J.A. 1980. Temporal variation in habitat structure and shrub-steppe bird dynamics. *Oecologia* 47: 1–9.
- Schluter, D. 1984. A variance test for detecting species associations, with some example applications. *Ecology* 65: 998–1005.
- Selås, V., Hogstad, O., Andersson, G. & von Proschwitz, T. 2001. Population cycles of autumnal moth, *Epirrita autumnata*, in relation to birch mast seeding. *Oecologia*, 129: 213–219.
- Siivonen, L. 1948. Quantitative bird survey and the short-term fluctuations in numbers. *Ornis Fennica* 25: 37–56.
- Silvola, T. 1967. Changes in the bird populations in Utsjoki, Finnish Lapland in 1961–1966, caused by mass-occurrence of the caterpillar *Oporinia autumnata*. *Ornis Fennica* 25: 65–67. (In Finnish with English summary.)
- Suomela, J., Ossipov, V. & Haukioja, E. 1995. Variation among and within mountain birch trees in foliage phenols, carbohydrates, and amino acids, and in growth of *Epirrita autumnata* larvae. *J. Chem. Ecol.* 21: 1421–1446.
- Svensson, S., Carlsson, U.T. & Liljedahl, G. 1984. Structure and dynamics of an alpine bird community, a 20-year study. *Ann. Zool. Fennici* 21: 339–350.
- Svensson, S. & Lindström, Å. 2002. Övervakning av fåglarnas populationsutveckling. Årsrapport 2002. Ekologiska institutionen, Lunds universitet, Lund.
- Timonen, S., Mönkkönen, M. & Orell, M. 1994. Does competition with residents affect the distribution of migrant birds? *Ornis Fennica* 71: 55–60.
- Tomialojc, L. & Wesolowski, T. 1990. Bird communities of the primeval temperate forest of Bialowieza, Poland. Pp. 141–165 in *Biogeography and ecology of forest bird communities* (Keast, A. ed.). SPB Academic Publishing bv. The Hague.
- Tomialojc, L. & Wesolowski, T. 1994. Die Stabilität der Vogelgemeinschaft in einem Urwald der gemässigten Zone: Ergebnisse einer 15jährigen Studie aus dem Nationalpark von Bialowieza (Polen). *Ornithologische Beobachter* 91: 73–110.
- Underwood, A.J. 1986. What is a community? Pp. 351–367 in *Patterns and processes in the history of life*. (Raup, D.M. & Jablonski, D. eds.). Springer-Verlag Berlin.
- Virolainen, M. 1984. Breeding biology of the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in relation to population density. *Ann. Zool. Fennici* 21: 187–197.
- Weatherhead, P.J. 1986. How unusual are unusual events? *American Naturalist* 128: 150–154.
- Wesolowski, T. & Tomialojc, L. 1997. Breeding bird dynamics in a primeval temperate forest: long-term trends in Bialowieza National Park (Poland). *Ecography* 20: 412–453.
- Wesolowski, T., Tomialojc, L., Mitrus, C., Rowinski, P. & Czeszczewik, D. 2002. The breeding bird community of a primeval temperate forest (Bialowieza National Park, Poland) at the end of the 20<sup>th</sup> century. *Acta Ornithologica* 37: 28–45.
- Wiens, J.A. 1977. On competition and variable environments. *American Scientist* 65: 590–597.
- Wiens, J.A. 1980. Concluding comments: Are bird communities real? *Proc. 17<sup>th</sup> Int. Ornithol. Congr.* (Berlin) 1978: 1088–1089.
- Wiens, J.A. 1981. Scale problems in avian censusing. *Studies in Avian Biology* No. 6: 513–521.
- Wiens, J.A. 1984. Editorial. The place of long-term studies in ornithology. *Auk* 101: 202–203.
- Wiens, J.A. 1989a. *The ecology of bird communities. Vol. 1. Foundations and patterns*. Cambridge University Press.
- Wiens, J.A. 1989b. *The ecology of bird communities. Vol. 2. Processes and variations*. Cambridge University Press.
- Wiens, J.A., Addicot, J.F., Case, T.J. & Diamond, J. 1986. Overview: The importance of spatial and temporal scale in ecological investigations. Pp. 145–153 in *Community ecology* (Diamond, J. & Case, T.J. eds.). Harper & Row, New York.
- Ytreberg, N.J. 1972. The stationary passerine bird populations in the breeding season, 1968–1970, in two mountain forest habitats on the west coast of southern Norway. *Norw. J. Zool.* 20: 61–89.
- Zach, R. & Falls, J.B. 1975. Response of Ovenbird (*Aves: Parulidae*) to an outbreak of the spruce budworm. *Can. J. Zool.* 53: 1669–1672.

## Sammanfattning

### Inledning

Ett omfattande inventeringsarbete i syfte att studera främst småfågelsamhällets sammansättning och fluktuationer i bl.a. fjällbjörkskog påbörjades 1963 i Ammarnäs-området i södra Lappland. Fältarbetet har sedan dess upprepat årligen (projektet LUVRE). I denna artikel presenteras vissa resultat, analyser och erfarenheter i övrigt, som införskaffats fram till århundradets slut, alltså omfattande en årsföljd om 37 år.

De första 20 åren av projektet har analyserats och publicerats tidigare (Enemar et al. 1984, utan svensk sammanfattning) och benämns i det följande “20-årsuppsatsen”. Den nu längre sviten av inventerade säsonger har gjort det möjligt att undersöka hur faktorer som väder och tillgång till föda påverkat småfågelbeståndet. Vädret kan växla oerhört både inom och mellan säsongerna i denna nordliga miljö. Därför har sambandet mellan temperaturen och fågeltätheten under häckningstiden granskats. Födottillgången ökar några år per decennium till överflödsnivåer genom de s.k. massutbrotten av fjällbjörkmätarlarver. Därför har även larvförekomsten inventerats inom projektet och därmed har dess eventuella påverkan på småfågelbestånden kunnat studeras.



Det största problemet i samband med ett personalkrävande projekt av detta slag ligger naturligtvis i svårigheten att upprätthålla kontinuiteten. Statligt forskningsstöd med långa tidsperspektiv kan aldrig påräknas. LUVRE har dock lyckats hålla verksamheten igång av flera skäl. Projektet har minimerat alla formella bindningar till universitetsvärlden med allt vad denna medför av publiceringstvång, direktiv och trendföljsamhet. Nyfikenhet och intresse har varit drivkraften hos projektdeltagarna och detta i så hög grad att insatserna fullgjorts trots ofullständig eller ingen ersättning för resekostnader och trakamenten, allt under LUVRE-projektets uppförande motto: *“Ingen biologisk observationsserie blir någonsin tillräckligt lång för att avbrytas.”*

### Fältarbetsområdet

Inventeringsarbetet har utförts i 9 km<sup>2</sup> fjällbjörkskog på sydsidan av lågfjällen Gaisatj och Valle nära byn Ammarnäs i södra Lappland (Figur 1). Skogen är mestadels av den rika typen (“ängsbjörkskog”) (Figur 2) och har inte märkbart ändrat karaktär under de 37 åren (Figur 3). Förändringar i kullstorlek och äggskalkskvalitet hos ett antal arter har upptäckts i en strandzon om ca 100 m bredd längs sjön Stortjulträsket, av allt att döma en effekt av sur nederbörd. Bedömningen är dock att denna störning inte påverkat småfågelsamhället märkbart inom det vidsträckta fältarbetsområdet i övrigt.

### Metoderna

#### Fågelinventeringarna

Fågelförekomsten har räknats av på två sätt:

1) Kartering av främst sjungande hanar under tio besök i provytor av känd storlek, av vilka de flesta inventerats alla säsonger. Karteringens resultaten har tolkats enligt de internationellt gällande reglerna och resultaten motsvarar därmed ungefär antal revir i provytorna. Dessas antal och storlek presenteras i Tabell 1. De inventerare som karterat under åren är listade i Tabell 2.

2) Protokollgång, ett slags linjetaxering som innebär, att man genomkorsar fältarbetsområdet ett antal gånger under det att man antecknar alla hörda sjungande hanar och övriga observationer som antyder förekomsten av en häckning eller ett revir. Protokollgångarna tjänar som ett nödvändigt komplement till provytekarteringarna. Många arter är nämligen så glest förekommande i fjällbjörkskogen att de riskerar att antingen inte alls bli registrerade i provytorna eller endast i så litet antal att informationen om deras

förekomst blir för osäker. Alla inventeringar har utförts under juni månad. Protokollgångarna med deltagare redovisas i Tabell 3.

De siffror på fågeltätheten som används (Appendix 3) utgörs av s.k. härledda täthetsvärden (ungefär motsvarande antal revir/km<sup>2</sup>). I princip, men starkt förenklat uttryckt, beräknas dessa för varje art genom att man multiplicerar dess andel av totalantalet observationer i protokollgångsmaterialet med fågelsamhällets täthet, såsom denna fastställts i provytorna. Den härledda tätheten är ett index, vars främsta värde ligger i att det för alla arter liksom för totalbeståndet kan användas för registrering av ändringarna i tätheten från säsong till säsong.

#### Insektsinventeringarna

Dessa igångsattes 1967, främst med sikte på att bestämma antalet fjällbjörkmätarmarver på björkarna enligt ett standardiserat förfarande. Dessa räkningar genomfördes i särskilda provytor och startade då björklöven just börjat slå ut, oftast under tredje juniveckan. Fältarbetet pågick i ca. två veckor och fördelades under perioden på fyra personer (Tabell 4). I varje provyta undersöktes 1000 kortskott (bladrossetter) sex gånger per säsong och alla funna insekter, spindlar och kvalster bokfördes. Förekomsten redovisas i antal djur per 1000 kortskott. I denna uppsats redovisas endast björkmätarmaterialet.

#### Temperaturen

Temperaturen utomhus har avlästs i Ammarnäs. Då temperaturuppgift saknats för någon säsong har den räknats fram för Ammarnäs med hjälp av mätningarna vid andra väderstationer i regionen.

### Inventeringsmaterialets kvalitet

En lång inventeringsserie är av värde endast om den genomgående bygger på en väl utprovad teknik som alltid följs till punkt och pricka och om man känner till och kan eliminera följderna av de personbyten som i det långa loppet aldrig kan undvikas. I tidigare studier har inventeringsmetodernas egenskaper undersökts vad gäller precisionen i registreringsarbetet och känsligheten för skillnader mellan olika personers egenskaper som inventerare. Från detta drar vi slutsatsen att insamlade data är av den kvalitet som krävs för att analysarbetet skall bli meningsfullt.

Endast fyra personer har deltagit i insektsinventeringarna. Särskilda test har visat att personbyten inte medför några skillnader i precisionen. Inte heller har

olika omgivningsfaktorer såsom temperatur, regn eller vindstyrka spelat in. Vad gäller björkmätarlarnas med sina dramatiska fluktuationer torde inventeringsresultaten vara helt tillförlitliga.

### Inventeringsresultaten

Alla arter som observerats under inventeringsarbetet under de 37 åren redovisas i Appendix 1. I Appendix 2 presenteras de täthetsvärden som erhållits i provytorna för alla tättingar utom kråkfågarna. Dessa har uteslutits eftersom de inte kan karteras tillförlitligt. De är dessutom mycket glest förekommande och har konstaterats häcka inom provytorna under endast två av de 37 åren. De härledda tätheterna för samma kategori arter återfinns i Appendix 3, och i Appendix 4, slutligen, visas medeltemperaturer för månaderna maj, juni och juli.

Täthetsvariationen över åren har illustrerats i diagramform för hela småfågelsamhället i Figur 4 och för de 20 arter, som varit närvarande i området minst 32 av de 37 säsongerna, i Figur 5. Redovisningen av insektsinventeringarna är begränsad till fjällbjörkmätarlarnas. De dramatiska fluktuationerna visas i Figur 6. En sammanfattande karakteristik av temperaturväxlingarna genom åren ges i Tabell 5.

### Analys och diskussion

#### *Småfågelsamhällets artsammansättning och artantal*

Medeltätheten för de 20 vanligast förekommande arterna visas i diagramform i Figur 7. Jämfört med motsvarande diagram i 20-årsuppsatsen har fyra arter tillkommit, nämligen ängsbiplärka, gulärta, grönsiska och domherre. Från att tidigare ha varit sporadiska, har de uppträtt årligen under de senaste 17 säsongerna. Som alltid är lövsångaren och bergfinken de överlägset dominanta med lövsångaren som den oinskränkte härskaren. Ingen art har någonsin varit i närheten av lövsångarnivån i talrikhet.

Antalet registrerade arter har fluktuerat mellan 21 och 34 under de 37 säsongerna (Figur 8). Antalet uppvisar en stigande trend genom åren, i snitt innebärande ett tillskott av en art vart fjärde år. Anledningen till ökningen är främst att tidigare sporadiskt uppträdande arter blivit årsvis. Andra arter som uppträtt först under senare år är fortfarande tillfälliga. En av dessa ser ut att vara på gång att bli årsvis, nämligen grönfinken. Endast tre arter, som registrerades sporadiskt under tidigare år, har uteblivit helt under de senaste decennierna, nämligen trädkryparen, varfågeln och ortolansparven.

#### *Artsammansättningen*

Endast 16 arter har varit närvarande i studieområdet alla 37 säsongerna, vilket betyder ca 60% av det årliga medelantalet arter. Med andra ord, artsammansättningen mellan säsongerna har varit betydande (Figur 8). Artsammansättningen har i genomsnitt hållit sig på samma nivå genom 37-årsperioden. Totalantalet registrerade arter är 46. Eftersom 16 av dessa varit årsvis, har övriga 30 deltagit i ut- och inflyttning, en trafik som alltså varit betydande.

Ett specialfall av analysen av artsammansättningen visas i Figur 9. Om man förlänger tidsavståndet mellan de jämförda säsongerna, kan man förvänta sig, att skillnaden ökar mellan de båda säsongernas artuppsättning, dvs omsättningen blir större. Diagrammet visar att så är fallet. Artsammansättningen stiger från ca 25% upp till 40%-nivån.

#### *Det totala småfågelsamhällets täthetsvariation*

Det är känt, att de enskilda fågelarternas populationer i Europa varierar mer i täthet mellan åren ju längre norrut man kommer. En blick på artdiagrammen i Figur 5 ger klart besked om att fluktuationerna är betydande i fjällbjörkskogen. Karakteristiken gäller även de totala fågelsamhällena, näven om utslagen då är mindre dramatiska, vilket beror på att de enskilda arternas fluktuationer delvis tar ut varandra. Dock är variationen i täthet hos fjällbjörkskogens fågelsamhälle avsevärd, vilket framgår av Figur 4. Minimitätheten är endast drygt 40% av maximitätheten, med motsvarande täthetsindex på 236 resp. 564 revir/km<sup>2</sup>. Medeltätheten för 37-årsperioden är 403 ± 85 revir/km<sup>2</sup>.

Det totala antalet fåglar i fågelsamhället ändrade sig inte över studieperioden. Detta utesluter dock inte att dramatiska kortsiktiga minskningar och öknings i antal inträffat. Att sådana ägde rum runt det andra decenniet i 37-årsserien, kan man ana av diagrammet i Figur 4, men åskådliggörs tydligare av kurvan i Figur 10. Den visar medelvärdena för fågelbeståndets täthet under 10-årsperioder, det första för säsongerna 1963–1972, det andra 1964–1973 osv. till det sista för säsongerna 1990–1999, alltså totalt 28 perioder. Den varaktiga djupdykning, som fågeltätheten uppvisar i diagrammet, måste ha orsakats av viktiga omgivningsfaktorer i häckningsmiljön, eftersom praktiskt taget alla arter deltog i nedgången. Mera därom i det följande.

### *Temperaturens påverkan på fågelsamhällets numerär*

Det skall från början understrykas att då betydelsen av temperaturen behandlas, så menas därmed inte att denna som sådan direkt påverkar t.ex. fåglarnas antal, utan att detta sker genom kända eller okända omgivningsfaktorer som samvarierar med temperaturen. Eftersom inventeringarna i vårt studieområde pågått under så lång tid gjordes ett försök att undersöka om något samband kunde påvisas mellan temperaturen och fågeltillgången genomåren. Medeltemperaturerna för månaderna maj, juni och juli behandlades var för sig av bl.a. följande skäl: 1. Varmluftinbrott i maj påverkar snöns avsmältning samt kan stimulera vissa kontingenter vårflyttande fåglar att förlänga sin flyttning norrut, vilket skulle leda till högre tätheter varma vårar. 2. Juni-temperaturen är på flera sätt av betydelse för häckningsframgången. 3. Juli-temperaturen påverkar de flygga ungarernas utveckling till självständiga individer och de gamla fåglarnas möjlighet till återhämtning efter häckningsansträngningen.

Medeltemperaturen för hela 37-årsperioden presenteras för var och en av de tre månaderna i Tabell 5. Som väntat skiljer sig månadstemperaturerna signifikant från varandra. Skillnaden mellan högsta och lägsta månadsmedelvärde var sju grader för maj, sex för juni och fem för juli. Månadernas medeltemperatur samvarierar icke, dvs en varm juni kan mycket väl följas av en kall juli.

Sambandet mellan medeltemperaturerna och fågeltätheten har undersökts statistiskt med korrelationsstest (Tabell 6). Fågeltätheten en viss säsong jämfördes inte bara med månadernas medeltemperatur samma säsong utan även med temperaturerna ett och två år tidigare. För maj månad finns inget samband, vilket år man än väljer att jämföra med. Junitemperaturen samvarierar med fågeltätheten med två års fördröjning. Det betyder att ett gynnsamt varmt juniväder åtföljs av höjd fågeltäthet nästnasta säsong. Även juli-temperaturen samvarierar med fågeltätheten och detta med ett års fördröjning. Om man korrelerar fågeltätheten för varje år med den sammanslagna temperaturen för juni och juli två resp. ett år tidigare, blir samvariationen än tydligare, vilket framgår av sista raden i Tabell 6.

Vi tolkar resultatet som följer. Det är okontroversiellt att en högre medeltemperatur i juni främjar en effektivare häckning (tidigare och större äggkullar, ökat antal flygga ungar per häckning, m.m.). Det knepiga är att detta kan avläsas i en höjning av fågeltätheten först två år senare. En förklaring kan vara att de återvändande ett-åriga ungfågeln i stor

utsträckning inte lyckas etablera varaktiga revir utan kommer till häckning först som två-åringar. Det har länge misstänkts att bland tättingarna en varierande andel av de överlevande ett-åriga hanarna, även om de återkommer till häckningsområdet, inte lyckas fullt ut med den komplicerade processen att etablera revir och attrahera en hona. Kunskapen om ett-åringarnas öden under häckningstiden är emellertid ännu fragmentarisk. Men våra resultat antyder att andelen icke häckande ett-åringar är relativt stor i de nordliga, klimatiskt kärevar regionerna. Detta stöds av erfarenheterna av de holkhäckande svartvita flugsnapparna i Ammarnäs liksom av blåhakebeståndet i nordligaste Finland, där häckande ett-åriga hanar är en sällsynthet. Vad juli-temperaturen beträffar, är det rimligt att tänka sig, att den är av betydelse för inte minst ett-åringars och färdighäckade föräldrafåglars möjlighet att i tid komma i god kondition inför den förestående flyttningen. Ett gynnsamt juniväder en säsong skulle innebära, att en större andel överlever till nästa år och då orsaka den konstaterade ökningen i fågeltätheten.

Temperaturens betydelse kan åskådliggöras även på sätt, som visas i Figur 10. Kurvorna där bygger på s.k. glidande medelvärden för 10-års perioder, en metod som förklarades ovan. Med detta förfarande minskas effekten av sådana tillfälliga och dramatiska svängningar, som endast "rör till bilden". Diagrammet visar tydligt hur kurvorna för temperaturen i juni och för fågelbeståndets täthet följer varandra under den första och större delen av inventeringsperioden. Detta understryker betydelsen av junitemperaturen för hur variationen i småfågeltätheten utvecklas.

Vad gäller relationen mellan maj-temperaturen och fågeltätheten ger Tabell 6 inga statistiskt hållbara besked och här skall inte spekuleras över möjliga tolkningar.

### *Artbeståndens fluktuationer*

I Figur 5 är de 20 vanligaste arternas fluktuationer presenterade som kurvor. Svängningarna mellan åren kan vara betydande. Samma arters variationsmönster är karakteriserade även i Tabell 7, där bl.a. även medeltätheter för perioden och trender i beståndsutvecklingen är angivna. De senare kan avläsas i b-spalten, där minus-tecken betyder, att trenden är vikande. För 11 arter är trenderna inte statistiskt signifikanta (n.s.). Säkra trender uppvisar däremot de återstående nio, vilka alla är sparsamt förekommande. Till de ökande arterna hör de som blivit årsvisva under senaste decennier, nämligen ängspip-

lärka, gulärta, grönsiska och domherre, vartill kan läggas även "gamlingen" grå flugsnappare. Till förlorarna hör taltrast, trädgårdssångare, svartvit flugsnappare och talltita, vilka alltid varit företrädade med relativt glesa bestånd. Som väntat följer de flesta arterna den ovannämnda djupdykning som totalbeståndets täthet visar med de glidande medelvärdena för 10-årsperioderna med minimum för perioden 1975–1984 (Figur 10). Detta gäller för lövsångare, bergfink, rödvingetrast, trädpiplärka, rödstjärt, björktrast, grå flugsnappare, svartvit flugsnappare, talltita, bofink och grönsiska. Samma förlopp uppvisas även av järnsparv, blåhake, taltrast, trädgårdssångare och sävsparv, dock med minimiperioden senarelagd med ett till tre år. De återstående arterna ängspiplärka, gulärta och domherre avviker helt från detta mönster.

#### *Artbeståndens storlek och temperaturen*

Det starka sambandet mellan den kombinerade juni- och juli-temperaturens och det totala fågelsamhällets fluktuationer, som ovan visats, gäller för endast ett fåtal av de enskilda artpopulationerna (Tabell 8). Visserligen är sambandet positivt i de allra flesta fall, men ett statistiskt övertygande sådant uppvisar endast bergfink och gråsiska, för enstaka delperioder även rödvingetrast, björktrast och rödstjärt.

Man skulle annars tro, att temperaturtillståndet skulle påverka tropikflyttarna mest. Förvånande är att lövsångaren, i varje fall av koefficienterna att döma, är så okänslig. Den har hög täthet och inventeras med stor säkerhet, varför informationen i tabellen måste sägas vara trovärdig. Arten är uppenbarligen väl anpassad att framgångsrikt bemästra det instabila och ofta bistra temperaturläget i fjällbjörkskogen.

Även om fördelningen av temperaturens sätt att påverka arterna ter sig något oväntad, reagerar arterna enstämmigt på den långsiktiga genomsnittliga temperaturutvecklingen, såsom ovan visats med hänvisning till de 10-åriga glidande medelvärdena. Artbeståndets glidande medelvärden följer alla i stort sett totalbeståndets kurva (Figur 10), vilket alltså gäller även för lövsångaren.

#### *Fjällbjörkmätarlarnas betydelse*

Variationen i fjällbjörkmätarlarnas förekomst under åren visas i Figur 6. Under de aktuella 33 åren har tre massförekomster inträffat och varat i fyra eller fem säsonger. Larverna utgör ett avsevärt näringstillskott för småfågelbeståndet, eftersom det

allmänt har observerats, att många arter matar sina ungar med gröna larver.

Den tredje larvtoppen nådde långt ifrån samma höjd som de båda föregående, men den torde ha haft samma betydelse för häckningarna eftersom alla massförekomster från näringssynpunkt resulterar i ett ofantligt outnyttjat överskott. Förmodligen är larvförekomsten optimal ur fåglarnas perspektiv redan vid mycket låga nivåer. Dessutom skall man icke glömma, att de enorma "överskotten" på betande larver frestar hårt på främst björkarna men även på övrig vegetation. Vissa björkar kan kalätas helt. Ibland kan detta drabba hela björkskogsområden, vilket skedde under den andra toppen, dock utanför inventeringsområdet. Även om larverna utgör ett näringstillskott för småfågeln, kan det inte uteslutas, att den ofta brutala nedbetningen av vegetationen kan ha negativa följder för andra näringskällor av betydelse för många arters häckningsframgång.

Under de larvrika säsongerna ökar antalet fågelarter i studieområdet. Kurvan över artantalet visar tre toppar med 31, 33 och 34 arter, vilka alla inträffade under larvperioderna (Figur 8). Däremot tycks fågelsamhällets täthet inte följa variationerna i larvförekomsten (Tabell 9). Inte heller ökar tätheten med ett eller två års försening, såsom fallet var med temperatursambandet. Detta skulle ha inträffat om larvåren betydligt framgångsrikare häckning. Istället tenderar ökningen av fågeltätheten att ligga ett år före larvuppgången, något som kan skyllas på en av de talrikaste arterna i björkskogen, nämligen bergfinken (se nedan).

Sambandet mellan larvförekomsten och populationstätheterna har undersökts för de 14 vanligaste arterna och resultatet för fem av dem visas i Tabell 9. För alla arter gäller att bilden är rörig. Positiva och negativa statistiskt osäkra samband blandas med varandra. De i tabellen upptagna arterna ger dock vissa besked. Klarast bland dem är bergfinken, som inte bara följer ändringarna i larvförekomsten samma år utan även, och än tydligare, ett år i förväg. I gengäld går dess täthet senare ned i förväg jämfört med larvkurvan (Figur 6). Detta är kanske en följd av en nedgång i larvernas kvalitet som näringskälla under senare delen av massförekomstperioden.

Även om de nomadiska bergfinkarna ansamlas och häckar i stora tal under larvåren, visar Figur 6 att artens kurva kan uppvisa toppar även mellan massutbrotten. Tabell 9 ger klart besked om att någon ökning i bergfinktätheten med ett eller två års fördröjning ej inträffar. Någon återkomst av larvårens säkerligen ökade produktion av ungfåglar tycks alltså inte ske, vilket väl kanske ej är att vänta hos denna

rörliga art. Så är dock fallet hos tre markhäckande arter, sävsparven, trädpiplärkan och blåhaken, vilka alla visar en ökning i beståndstätheterna med två års fördröjning, hos trädpiplärkan även efter ett år och hos blåhaken fortfarande efter tre år. Detta torde ha sin grund i de många återvändande ett- eller två-åringar som är resultatet av ökad häckningsframgång under larvåren.

Den insektätande lövsångaren varierar i antal helt oberoende av massförekomsten av larver. Arten tycks vara lika "okänslig" för larvmassorna som för korttidsvariationerna i temperaturen. Gråsiskan utgör ett särfall, eftersom den överlag uppvisar negativa, låt vara ej statistiskt säkra koefficienter (Tabell 9). Arten tenderar alltså att variera i antal motsatt mot larvtätheten. Detta kan möjligen vara en följd av larvernas kraftiga nedbetning av den fröproducerande växtligheten. Gråsiskan är ju en specialiserad frökonsument som även matar sina boungar till icke ringa del med frön av olika slag.

#### *Jämförelse mellan de olika arternas variation i antal*

Om två arter i ett småfågelsamhälle konkurrerar med varandra om utrymme, boplatz eller föda, kan följden bli, att deras antal fluktuerar på ett sinsemellan motsatt sätt mellan säsongerna. Finns ingen konkurrens beroende t.ex. på överflöd på resurser i biotopen, är det alltså fritt fram för samstämmiga, parallella fluktuationer. Genom att jämföra arterna par för par vad gäller samstämmigheten i deras fluktuationsmönster kan man alltså få en fingervisning om resursläget i fågelsamhället. Detta har gjorts för de 20 arter som påvisats i inventeringsområdet under minst 32 av de 37 säsongerna. Av de 190 möjliga parjämförelserna har 151 uppvisat positiva korrelationskoefficienter och alltså samvarierat. Inte mindre än 50 av dessa var statistiskt säkra. Endast 39 par visade motsatta fluktuationsmönster, varav endast fyra var rimligt säkra. Efter ytterligare statistiska överväganden kunde slutsatsen dras att fågelsamhället domineras av samstämmiga fluktuationer mellan arterna, samt att motsatta fluktuationer är en sällsynthet. I fågelsamhället tycks alltså ett relativt obetydligt konkurrenstillstånd råda mellan arterna, vilket kan tolkas som en följd av att miljön är långt ifrån så tätt befolkad med fågel som dess resursinnehåll skulle kunna tillåta. Med andra ord, fjällbjörkskogen skulle vara en s.k. omättad biotop vad gäller småfågeltalen.

Vad som sagts utesluter inte att artparen uppvisar olika grader av inbördes samvariation. I 20-årsupp-

satsen grupperades arterna på basis av just graden av likhet i fluktuationsmönstren. Det visade sig då att långflyttarna (till tropikerna) bildade en grupp för sig (A i Figur 11) och kortflyttarna (till bl.a. nordsjöländerna) två andra sinsemellan skilda grupper (B och C). Slutsatsen blev då att överlevnaden under flyttning och övervintring inverkar starkt på hur fågelantalet varierar i häckningsområdet så att de arter som har samma flyttnings- och övervintringsekologi kan förväntas variera likartat i antal mellan säsongerna. Hur arterna grupperas på basis av graden av samvariation, har illustrerats med s.k. rutdiagram för såväl perioden 1965–1982 som hela 37-årsperioden (Figur 11). Förlängningen av inventeringsperioden från 18 till 37 år medförde inte några genomgripande förändringar i artgrupperingarna. För kommentarer i övrigt hänvisas till bildtexten.

#### *Kortflyttarna kontra långflyttarna*

Jämförande studier av småfågelsamhällenas sammansättning från söder till norr i Europa har visat att andelen tropikflyttande arter ökar norrut, medan alltså de stannande och kortflyttande arterna minskar. Detta har tolkats som en följd av konkurrens mellan de båda artgrupperna. Kortflyttarna är inför häckningen först på plan och tar den resurs de behöver, medan de senare anländande tropikflyttarna lägger beslag på återstoden, så långt denna räcker. De fåglar som blir utan får söka sig norrut. Man inser också lätt att om stannarna och kortflyttarna minskar i antal som följd av t.ex. inträffade bistra förhållanden i deras nordligt belägna övervintringsmiljöer finner tropikflyttarna mer ledig plats och kan öka i antal i häckningsområdet. De båda artgrupperna skulle därmed tendera att uppvisa motsatta fluktuationer i täthet mellan säsongerna, vilket dokumenteras med negativ korrelationsfaktor vid statistisk prövning. Så var fallet i den lilla fågeltäta provytan Fågelsångsdalen i Skåne där de båda artgrupperna varierat på ett motsatt sätt över en period om 40 år.

För fjällbjörkskogarna i Ammarnäs gäller att andelen tropikflyttande arter i genomsnitt utgör 40% av småfågelsamhällets artinnehåll, samt att tropikflyttarna svarar för hälften av samhällets täthet. De båda artgruppernas fluktuationsmönster visar sig dock vara i hög grad samstämmiga (Figur 12), vilket antyder att inget mera påtagligt konkurrenstillstånd finns mellan fjällens kort- och långdistansflyttare. Detta är också i linje med tidigare slutsatser om fjällbjörkskogens omättade tillstånd vad gäller antalet småfåglar.

### *Exempel på långtidsinventeringarnas förtjänster och brister*

Ingen förnekar att långtidsinventeringar är ett måste om man vill gripa trender och styrmekanismer i fågelsamhällets eller de enskilda arternas antalsutveckling. Men man kan ställa sig frågan om det egentligen från informationssynpunkt varit vettigt att hålla på så länge som 37 år, m.a.o. om något av verkligt intresse avslöjats som följd av just det envisa långtida inventerandet. Förhoppningen att så skulle bli fallet var den främsta av de drivkrafter som hållit det ensartade oförändrade fältarbetet vid liv så länge (och gör så alltfört). Här följer några valda exempel som visar att denna förväntan inte kommit helt på skam.

Fågelsamhällets täthet har över de 37 åren i genomsnitt legat på oförändrad nivå. Det utesluter inte att häftiga svängningar förekommit. Ett exempel är den mångåriga djupa svacka som visas i Figur 10. Hade inventeringarna avbrutits efter 22 år, alltså redan då ett respektabelt långtidsprojekt, då hade det legat nära till hands att misstänka och kanske "larma ut" att en för fågelsamhället negativ faktor är i farten. Tack vare det fortsatta arbetet kunde det visas att fågelbeståndet så småningom klättrade upp till normal nivå igen. Katastrofhotet kunde avskrivas.

Som tidigare visats föreligger ett klart samband mellan temperaturen under häckningen i juni och fågelsamhällets täthet två år senare, något som länge under analysarbetet verkade framstå som en orubblig sanning. Men sambandet visade sig vackla under det senaste decenniet av 37-årsperioden vilket antyder att andra faktorer kan överskugga temperatureffekten. Detta är en viktig, ännu ej analyserad information, som erhållits endast tack vare det fortsatta envisa fågelräknandet.

Vi var från början säkra på att endast en mycket lång rad av inventerade säsonger kunde ge tillförlitlig information om fågelsamhällets reaktion på fjällbjörkmätarlarnas massuppräddanden, detta av den enkla anledningen att larvtopparna inträffar endast en gång per decennium. Med tre toppar över 37 år till förfogande blev beskedet att fågeltätheten med undantag för bergfinken förblev i stort sett opåverkad av det näringstillskott som larvmassorna utgjorde. Detta födde i sin tur misstanken att fjällbjörkskogen normalt utgör en så rik näringsbas för de häckande småfågeln att det stora larvtillskottet för flertalet arter framstår som mindre "intressant", en betydelsefull fingervisning i försöken att tolka fågelsamhällets dynamik.

Flera forskare har diskuterat problemet, hur många år en inventering skall pågå för att kunna betecknas

som en från informationssynpunkt tillräckligt långtida ("long-term") sådan. Frågan har naturligtvis inget klart svar, men det har antytts, att tio år är en rimlig undre gräns. Med diagrammen i Figur 13 visas hur en tioårsperiod kan ge en fullständigt felaktig information om vad som normalt gäller. Exemplet är den mycket täta samvariation i antal som björkrast och rödvingetrast uppvisat under inventeringsårens förlopp (det övre diagrammet). Om samvariationen däremot testas för varje enskild 10-årsperiod får man det resultat som visas i det nedre diagrammet. Man ser att det inte föreligger något som helst samband mellan de båda trastarnas beståndsväxlingar under perioden 1975–1984. Om inventeringarna begränsats till just detta decennium, hade man trots projektets långtidskaraktär förblivit helt ovetande om vad som är normalt över längre perioder.

Av allt detta kan man lära, att det inte finns någon övre gräns för en inventeringssvits utsträckning i tid, däremot åtskilliga undre gränser, vilket i vår föränderliga värld egentligen är en självklarhet.

### *Varför är fjällbjörkskogen inte "till brädden" fylld med småfågel?*

Resultaten av några analyser ovan gav anledning till förmodan att fågelsamhället i fjällbjörkskogen är omättat, dvs fler fåglar än vad inventeringarna utvisar skulle kunna häcka där. I 20-årsuppsatsen redovisas fler resultat som kan förstås bäst om biotopen förutsätts vara omättad, vilket bl.a. skulle betyda att fåglarna där upplever en förhållandevis konkurrensfri situation. Även om direkt bevis ännu saknas, verkar det som om detta "underskott" är något som är särskilt utmärkande för fjällbjörkskogens fågelbestånd och som uppenbarligen inte gäller för lövskogsmiljöer längre söderut, såsom i Polen. Hur skall denna "fågelbrist" i norr förklaras? Ett otvetydigt svar är ännu inte inom räckhåll, varför man är hänvisad till gissningar.

Man kan tänka sig att fåglarna brister i häcknings-effektivitet i fjällbjörkskogen. Mot detta talar att äggkullarna är stora och att äggen hos nio undersökta tättingarter är lika stora eller större än dem längre söderut. Häckningen är också tillräckligt effektiv för att vid gynnsam temperatur i juni kunna resultera i en beståndsökning såsom visats ovan. Att de flesta arter inte reagerar på det näringstillskott som utbrotten av mätarlarver innebär tyder på att annan föda finns i rikt mått. Man kunde tycka att beståndet därmed skulle så småningom kunna fylla biotopen till brädden, men så sker uppenbarligen inte.



## Appendices

Appendix 1. Bird species annotated during the census work in the subalpine birch forest of the study area at Ammarnäs in 1963–1999, with number of seasons present. Asterisks (\*) indicate confirmed or potential breeders in the habitat.

Fågelararter påträffade under inventeringsarbetet i fjällbjörkskogen i Ammarnäs under åren 1963–1999, med antalet säsonger då arten setts. Arter som är konstaterade eller tänkbara häckare i skogen är markerade med asterisk (\*).

<i>Gavia stellata</i>	8	<i>Phoenicurus phoenicurus*</i>	37
<i>Anas penelope</i>	2	<i>Saxicola rubetra*</i>	25
<i>Anas crecca</i>	3	<i>Oenanthe oenanthe*</i>	6
<i>Aythya marila</i>	4	<i>Turdus torquatus*</i>	26
<i>Melanitta nigra</i>	2	<i>Turdus merula*</i>	22
<i>Bucephala clangula</i>	2	<i>Turdus pilaris*</i>	37
<i>Haliaeetus albicilla</i>	1	<i>Turdus philomelos*</i>	37
<i>Circus cyaneus*</i>	4	<i>Turdus iliacus*</i>	37
<i>Accipiter gentilis</i>	1	<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	9
<i>Accipiter nisus*</i>	7	<i>Acrocephalus dumetorum</i>	1
<i>Buteo lagopus*</i>	30	<i>Hippolais icterina*</i>	22
<i>Aquila chrysaetos</i>	3	<i>Sylvia curruca*</i>	6
<i>Falco tinnunculus*</i>	8	<i>Sylvia borin*</i>	36
<i>Falco columbarius*</i>	33	<i>Sylvia atricapilla*</i>	13
<i>Bonasia bonasia</i>	1	<i>Phylloscopus trochiloides</i>	1
<i>Lagopus lagopus*</i>	37	<i>Phylloscopus borealis*</i>	3
<i>Tetrao tetrix*</i>	30	<i>Phylloscopus sibilatrix*</i>	14
<i>Tetrao urogallus*</i>	36	<i>Phylloscopus collybita*</i>	3
<i>Pluvialis apricaria</i>	7	<i>Phylloscopus trochilus*</i>	37
<i>Gallinago gallinago*</i>	29	<i>Regulus regulus</i>	4
<i>Scolopax rusticola*</i>	26	<i>Muscicapa striata*</i>	37
<i>Tringa totanus</i>	7	<i>Ficedula hypoleuca*</i>	37
<i>Tringa nebularia</i>	10	<i>Parus montanus*</i>	37
<i>Tringa glareola</i>	12	<i>Parus cinctus*</i>	8
<i>Actitis hypoleucos</i>	20	<i>Parus major*</i>	37
<i>Phalaropus lobatus</i>	1	<i>Certhia familiaris*</i>	3
<i>Larus canus</i>	5	<i>Lanius excubitor*</i>	2
<i>Columba palumbus</i>	3	<i>Perisoreus infaustus</i>	2
<i>Cuculus canorus*</i>	36	<i>Pica pica</i>	2
<i>Surnia ulula*</i>	18	<i>Corvus corone*</i>	37
<i>Asio flammeus*</i>	6	<i>Corvus corax*</i>	29
<i>Jynx torquilla*</i>	21	<i>Sturnus vulgaris</i>	2
<i>Dendrocopos minor*</i>	16	<i>Fringilla coelebs*</i>	37
<i>Picoides tridactylus*</i>	30	<i>Fringilla montifringilla*</i>	37
<i>Riparia riparia*</i>	13	<i>Carduelis chloris*</i>	4
<i>Hirundo rustica</i>	2	<i>Carduelis spinus*</i>	34
<i>Delichon urbica</i>	11	<i>Carduelis flammea*</i>	37
<i>Anthus trivialis*</i>	37	<i>Carduelis hornemanni*</i>	8
<i>Anthus pratensis*</i>	33	<i>Loxia leucoptera</i>	2
<i>Motacilla flava*</i>	32	<i>Loxia curvirostra/pytyopsittacus</i>	19
<i>Motacilla alba*</i>	23	<i>Carpodacus erythrinus*</i>	2
<i>Bombycilla garrulus</i>	1	<i>Pinicola enucleator</i>	1
<i>Cinclus cinclus*</i>	22	<i>Pyrrhula pyrrhula*</i>	32
<i>Troglodytes troglodytes*</i>	12	<i>Emberiza cintrinella*</i>	10
<i>Prunella modularis*</i>	37	<i>Emberiza hortulana</i>	2
<i>Erithacus rubecula*</i>	13	<i>Emberiza pusilla*</i>	3
<i>Luscinia svecica*</i>	37	<i>Emberiza schoeniclus*</i>	37



Appendix 2. Densities of the passerine species (excl. Corvidae) (territories/km<sup>2</sup>) as obtained by mapping or nest search in the study plots in the rich subalpine birch forests on the south-facing slopes of the mountains Gaisatj and Valle near Ammarnäs, Swedish Lapland, 1963–1999. Census-takers and study plots are presented in Tables 1 and 2.

*Småfågelarternas täthet (revir/km<sup>2</sup>), bestämd genom revirkartering eller boletning i provytorna i den rika fjällbjörkskogen på sydslutningen av lågfjällen Gaisatj och Valle i Ammarnäs-området i södra Lappland. Inventerarna och provytorna presenteras i Tabell 1 och 2.*

Species	1963	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	
	1981	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99
<i>Anthus trivialis</i>	8.3	15.8	6.8	5.7	9.6	3.8	3.8	3.8	5.7	4.8	2.4	4.8	14.3	11.9	14.3	9.5	4.8	2.4	
	4.8	7.1	4.8	7.2	11.9	2.4	11.9	11.9	14.3	11.9	9.5	4.8	11.9	4.8	9.5	9.5	9.5	9.5	11.9
<i>Anthus pratensis</i>	-	6.8	-	-	-	-	-	2.4	2.4	2.4	2.4	-	-	-	-	2.4	-	-	-
<i>Motacilla flava</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2.4	-	-	-	-	-	-	-	-
	2.4	2.4	2.4	2.4	-	2.4	2.4	2.4	2.4	2.4	-	-	-	2.4	2.4	2.4	-	2.4	-
<i>Motacilla alba</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cinclus cinclus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1.9	-	-	2.4	-	-	-	-	-	-	2.4
<i>Troglodytes troglodytes</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2.4	2.4	-
	-	-	-	-	-	-	-	2.4	-	-	-	-	2.4	-	-	-	-	-	-
<i>Prunella modularis</i>	22.1	33.9	22.6	21.1	36.4	21.1	40.2	19.2	26.8	16.1	35.7	35.7	31.0	33.3	31.0	35.7	21.4	14.3	
	40.5	31.0	19.1	19.1	16.7	14.3	28.6	28.6	26.3	23.8	14.3	14.3	33.3	42.9	40.5	35.7	28.6	28.6	19.0
<i>Erithacus rubecula</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.6	-	7.1	-	-	-	-	-	2.4	-
	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2.4	-
<i>Luscinia svecica</i>	2.8	6.8	13.6	13.4	38.3	21.1	7.7	3.8	15.3	14.5	47.6	21.4	11.9	23.8	14.3	23.8	4.8	2.4	
	16.7	19.0	7.2	7.2	11.9	7.2	26.3	19.1	14.3	9.5	-	4.8	-	7.1	33.3	14.3	35.7	14.3	4.8
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	22.1	15.8	23.9	6.9	20.8	6.9	3.5	6.9	3.5	10.3	16.2	6.5	9.7	12.9	9.7	19.4	3.2	9.7	
	19.4	16.2	9.7	3.2	3.2	3.2	9.7	9.7	9.7	6.5	16.2	12.9	19.0	11.9	11.9	9.5	11.9	7.1	14.3
<i>Saxicola rubetra</i>	8.3	4.5	-	1.9	-	1.9	-	-	-	-	-	-	-	2.4	2.4	-	-	-	-
<i>Turdus torquatus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Turdus merula</i>	-	-	-	1.9	-	-	-	-	-	-	-	2.4	-	-	-	-	-	-	-
	-	-	-	-	-	2.4	-	2.4	-	-	-	-	2.4	-	-	-	-	-	4.8
<i>Turdus pilaris</i>	-	6.8	15.8	1.9	19.2	46.0	23.0	32.6	28.7	30.5	7.1	21.4	4.8	7.1	7.1	47.6	14.3	21.4	
	19.0	14.3	14.3	11.9	23.9	9.5	71.6	47.7	81.1	28.6	71.4	16.7	28.6	14.3	33.3	38.1	88.1	57.1	14.3
<i>Turdus philomelos</i>	2.8	13.6	15.8	23.0	9.6	15.3	19.2	13.4	3.8	9.6	11.9	14.3	7.1	4.8	4.8	14.3	7.1	14.3	
	14.3	9.5	2.4	2.4	2.4	2.4	11.9	4.8	31.0	16.7	-	11.9	2.4	9.5	7.1	7.1	7.1	-	4.8
<i>Turdus iliacus</i>	16.6	6.8	47.5	17.2	24.9	55.6	44.1	59.4	24.9	49.8	59.5	40.5	11.9	7.1	14.3	19.0	7.1	28.6	
	45.2	16.7	11.9	14.3	14.3	7.2	31.0	31.0	62.1	26.2	23.8	14.3	28.6	26.2	33.3	31.0	45.2	35.7	45.2
<i>Hippolais icterina</i>	-	-	-	-	-	-	1.9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4.8	-
	-	-	-	2.4	-	-	-	-	-	-	-	-	2.4	-	-	-	-	-	-
<i>Sylvia borin</i>	13.8	9.0	9.0	17.2	7.7	9.6	9.6	3.8	5.7	1.6	9.5	4.8	4.8	9.5	2.4	-	2.4	4.8	
	2.4	2.4	2.4	4.8	-	9.5	2.4	4.8	2.4	4.8	-	2.4	2.4	-	-	2.4	4.8	2.4	-
<i>Sylvia atricapilla</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2.4	2.4	-	-	-	-	-	-	-
	-	-	-	2.4	-	-	-	-	-	-	-	-	2.4	-	-	-	-	-	-
<i>Phylloscopus collybita</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	-	-	-	2.4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Phylloscopus sibilatrix</i>	-	2.3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	-	-	-	-	2.4	-	2.4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Phylloscopus trochilus</i>	135	192	199	115	142	151	130	178	148	154	155	131	124	107	117	86	86	74	
	86	126	84	76	184	146	196	243	239	179	121	160	219	214	133	157	164	157	140
<i>Muscicapa striata</i>	2.8	-	2.3	1.9	-	-	-	-	3.8	3.2	9.5	4.8	-	2.4	4.8	2.4	4.8	2.4	
	11.9	2.4	4.8	-	7.2	7.2	-	11.9	4.8	7.1	7.1	7.1	14.3	7.1	11.9	9.5	14.3	7.1	4.8
<i>Ficedula hypoleuca</i>	16.6	20.4	28.7	13.8	20.8	10.4	17.3	10.4	34.6	15.4	12.9	22.7	22.7	12.9	3.2	9.7	6.5	3.2	
	6.5	6.5	-	12.9	9.7	12.9	16.2	12.9	19.4	16.2	12.9	6.5	7.1	7.1	2.4	4.8	9.5	4.8	4.8
<i>Parus montanus</i>	11.0	4.5	9.0	1.9	1.9	3.8	3.8	-	5.7	8.0	-	4.8	2.4	-	2.4	4.8	-	2.4	
	2.4	2.4	-	-	4.8	-	-	-	2.4	-	4.8	-	2.4	-	4.8	4.8	2.4	4.8	-
<i>Parus cinctus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	-	-	-	-	2.4	2.4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Parus major</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2.4	-	-
	-	-	-	2.4	2.4	-	-	-	9.5	2.4	2.4	2.4	4.8	2.4	-	-	-	-	2.4
<i>Certhia familiaris</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2.4	-	-
	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Appendix 2 continued

Species	1963	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	
	1981	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99
<i>Fringilla coelebs</i>	2.8	4.5	2.3	9.6	3.8	1.9	1.9	1.9	1.9	-	2.4	11.9	-	-	9.5	4.8	7.1	2.4	
	2.4	7.1	4.8	2.4	7.2	4.8	2.4	7.2	9.5	2.4	2.4	-	9.5	-	4.8	-	-	2.4	4.8
<i>Fringilla montifringilla</i>	63.5	38.5	36.2	44.1	32.6	61.3	49.8	30.7	51.7	64.3	124	124	61.9	38.1	14.3	28.6	33.3	78.6	
	59.5	52.4	52.5	97.9	88.3	78.8	62.1	76.4	93.1	42.9	42.9	61.9	102	95.2	71.4	64.3	66.7	76.2	83.3
<i>Carduelis spinus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1.9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
	2.4	-	-	4.8	7.2	-	-	-	-	-	-	-	-	2.4	-	4.8	2.4	-	2.4
<i>Carduelis flammea</i>	5.5	11.3	2.3	5.7	23.0	90.0	7.7	23.0	86.2	19.3	23.8	26.2	28.6	9.5	28.6	2.4	16.7	50.0	
	38.1	11.9	7.2	4.8	31.0	14.3	-	14.3	14.3	4.8	-	23.8	16.7	21.4	28.6	23.8	26.2	50.0	61.9
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2.4	-	-	-	2.4	-	-	2.4	
	-	-	-	2.4	-	-	-	2.4	-	-	-	-	-	-	-	2.4	-	2.4	2.4
<i>Emberiza citrinella</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2.4	-	-	-	-	-	-	
	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Emberiza schoeniclus</i>	33.1	31.7	24.9	34.5	28.7	21.1	19.2	13.4	17.2	17.7	26.2	21.4	26.2	19.0	19.0	14.3	19.0	19.0	
	31.0	21.4	11.9	11.9	21.5	21.5	26.3	31.0	21.5	28.6	23.8	9.5	9.5	14.3	14.3	19.0	26.2	14.3	21.4
Area surveyed, km <sup>2</sup>	0.36	0.44	0.44	0.52	0.52	0.52	0.52	0.52	0.52	0.62	0.42	0.42	0.42	0.42	0.42	0.42	0.42	0.42	0.42
	0.42	0.42	0.42	0.42	0.42	0.42	0.42	0.42	0.42	0.42	0.42	0.42	0.42	0.42	0.42	0.42	0.42	0.42	0.42

Appendix 3. The derived densities (approx. number of territories/km<sup>2</sup>) of all passerine species (excl. Corvidae) which have been confirmed or potential breeders in the subalpine birch forest of the study area near Ammarnäs in 1963–1999.

*Härledda tätheter (ungefär motsvarande antal revir/km<sup>2</sup>) för alla tättingar (utom kråkfåglar), som varit konstaterade eller tänkbara häckare i fältarbetsområdets fjällbjörkskog nära Ammarnäs 1963–1999.*

Species	1963	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	
	1981	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99
<i>Anthus trivialis</i>	13.9	25.8	18.8	11.6	11.8	8.3	6.8	9.6	6.5	7.4	12.1	11.0	9.3	12.5	8.3	11.6	6.2	10.3	
	7.0	8.6	8.2	9.8	13.9	17.4	22.8	23.7	17.4	14.6	7.1	6.1	6.0	8.0	4.6	7.4	11.0	12.8	11.5
<i>Anthus pratensis</i>	-	5.5	0.3	-	1.2	1.0	0.5	0.5	-	-	0.3	0.5	0.8	0.2	0.2	0.4	0.9	0.4	
	0.9	1.3	0.6	0.4	0.7	0.7	2.0	7.1	8.3	6.6	4.9	1.3	4.3	6.9	4.7	4.7	3.2	3.4	0.8
<i>Motacilla flava</i>	0.5	-	-	-	-	0.3	0.2	-	0.3	0.3	0.7	1.3	1.3	1.7	1.5	1.2	1.0	1.1	
	1.1	1.4	1.5	1.6	3.0	1.0	2.7	6.4	3.9	3.4	1.3	1.5	1.8	4.2	3.3	4.4	4.7	3.7	1.7
<i>Motacilla alba</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.3	-	0.3	0.3	0.2	0.8	0.9	0.2	-	
	0.3	0.2	-	0.6	0.6	0.2	0.6	0.8	1.5	0.3	0.7	0.4	0.4	0.7	0.4	1.0	-	-	0.8
<i>Cinclus cinclus</i>	-	-	-	-	-	-	0.2	0.2	0.3	0.5	0.3	-	0.3	0.4	-	0.4	-	0.2	
	0.2	-	-	-	0.3	-	-	0.3	0.3	0.2	0.4	0.2	0.3	0.3	-	0.2	1.3	0.4	0.3
<i>Troglodytes troglodytes</i>	-	-	-	-	0.3	-	-	-	-	-	-	-	0.7	-	-	0.4	-	-	
	-	-	-	-	-	-	0.6	-	-	-	-	0.2	1.0	0.3	0.6	1.2	0.3	0.7	0.6
<i>Prunella modularis</i>	10.6	18.2	14.5	16.8	29.2	13.1	19.9	16.8	15.6	12.2	30.5	22.9	24.7	16.8	18.8	15.7	10.9	11.3	
	23.4	18.9	7.7	6.6	10.4	11.0	15.8	18.3	22.2	16.1	13.4	9.8	12.0	19.6	21.5	15.6	13.0	14.6	11.2
<i>Erithacus rubecula</i>	-	2.5	-	0.2	-	-	-	-	-	-	-	-	0.8	0.3	-	-	-	-	
	-	-	0.2	0.1	-	6.8	-	-	0.3	-	0.2	0.2	-	-	-	0.2	-	1.2	-
<i>Luscinia svecica</i>	3.8	3.8	4.3	4.6	20.3	10.6	7.6	6.5	10.2	5.8	21.5	7.6	12.6	13.8	15.7	10.4	7.9	4.9	
	10.7	14.5	1.7	1.1	12.4	5.1	16.9	16.7	16.9	6.1	6.6	3.5	4.5	4.5	12.8	5.1	17.4	8.4	5.9
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	27.9	15.6	14.5	4.4	10.3	5.0	5.4	3.8	11.1	6.0	10.5	8.5	5.3	6.8	4.0	7.3	2.5	9.1	
	8.4	7.0	6.7	4.2	5.5	6.5	10.3	12.5	12.8	5.3	9.2	8.5	7.9	6.9	6.4	6.1	16.6	6.6	14.6
<i>Saxicola rubetra</i>	2.4	2.5	0.5	0.2	-	-	-	-	-	-	0.7	0.3	1.5	0.4	1.0	-	0.9	0.4	
	0.6	0.7	0.2	1.5	-	0.2	0.5	0.8	1.0	0.7	0.9	0.6	-	0.3	0.6	-	1.3	-	-
<i>Oenanthe oenanthe</i>	-	-	-	-	0.3	0.3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
	-	-	-	-	0.4	-	-	-	-	-	-	-	-	0.3	-	-	-	0.3	0.3
<i>Turdus torquatus</i>	-	-	-	-	0.4	-	-	0.2	0.6	0.4	0.8	0.9	-	-	0.4	-	-	-	
	0.9	0.2	0.2	0.4	1.0	0.9	0.9	0.6	1.4	0.2	1.2	0.3	1.1	0.9	1.0	0.7	1.3	1.3	0.6
<i>Turdus merula</i>	-	0.8	0.3	0.5	0.9	0.3	-	-	0.6	0.5	0.3	-	-	-	0.2	-	-	0.4	
	-	0.2	0.4	1.0	0.2	0.5	2.7	0.8	0.4	-	-	0.6	0.3	-	-	-	-	0.5	1.4
<i>Turdus pilaris</i>	2.9	10.6	12.9	8.5	14.8	34.7	16.1	14.7	13.9	24.3	15.1	17.1	11.6	4.3	6.0	11.0	5.1	6.2	
	5.6	6.9	6.6	4.8	17.0	7.1	16.5	20.0	26.4	14.3	15.3	8.5	9.4	18.9	21.7	16.0	31.6	24.0	20.2
<i>Turdus philomelos</i>	11.5	15.2	12.5	11.9	15.0	10.6	9.9	7.9	9.1	7.2	9.8	8.3	5.5	6.6	6.3	3.6	3.7		
	5.6	4.3	2.8	2.4	5.4	3.7	7.7	7.6	11.0	4.9	5.9	4.5	6.0	8.4	8.5	3.6	4.9	5.5	5.6
<i>Turdus iliacus</i>	19.2	19.0	34.5	19.8	30.6	49.5	38.5	30.9	34.9	43.4	36.1	37.5	22.9	22.5	15.0	17.8	15.2	18.9	
	32.6	23.8	18.0	19.2	32.2	21.7	35.7	41.7	37.2	20.8	27.3	16.8	24.8	30.2	29.1	29.6	32.8	32.0	37.1

Appendix 3 continued

Species	1963	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	
	1981	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99
<i>Acrocephalus dumetorum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.2	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hippolais icterina</i>	-	-	-	-	-	-	0.2	0.2	-	-	0.7	-	-	0.4	-	-	0.2	1.1	-
	1.0	0.2	0.2	0.9	0.7	0.3	-	0.3	0.6	0.3	0.4	0.5	1.7	0.3	0.3	0.5	-	0.7	-
<i>Sylvia curruca</i>	-	0.4	0.1	-	-	-	-	0.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	-	-	0.2	0.3	-	-	-	-	-	-	0.3	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Sylvia borin</i>	6.2	7.6	12.2	11.9	5.6	5.2	7.2	4.1	2.3	3.7	4.6	2.8	1.3	2.7	1.8	0.8	1.6	2.0	-
	2.0	0.9	0.7	2.9	0.4	4.5	3.0	2.3	2.1	2.0	1.4	2.6	1.4	-	0.6	1.0	0.8	1.2	0.3
<i>Sylvia atricapilla</i>	-	-	-	-	-	-	-	0.2	-	-	1.0	0.5	-	-	-	-	-	0.8	-
	-	0.2	0.2	1.0	0.4	-	-	-	-	-	0.2	-	0.2	-	0.3	-	0.6	-	0.6
<i>Phylloscopus trochiloides</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.2	-	-	-	-	-	-	-
<i>Phylloscopus borealis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.3	-	-	-	-	-	-	-
	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.3	-	0.2	-	-	-
<i>Phylloscopus collybita</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	-	-	-	0.3	-	-	-	-	-	-	-	0.2	-	-	-	-	0.9	-	-
<i>Phylloscopus sibilatrix</i>	0.5	1.3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.2	-	-	-	-	-	0.3
	-	-	-	1.1	0.9	1.0	0.3	0.3	-	-	-	0.6	0.3	-	0.3	-	1.3	-	0.3
<i>Phylloscopus trochilus</i>	154	206	208	160	175	162	147	158	169	160	182	151	144	130	108	123	92	104	-
	108	134	105	88	171	142	181	193	212	156	116	157	229	207	178	188	194	177	177
<i>Muscicapa striata</i>	0.5	0.8	1.4	1.4	1.6	2.3	1.9	1.4	3.4	1.6	2.5	2.6	0.8	1.5	0.7	1.2	1.1	2.8	-
	3.1	2.2	2.2	2.1	3.0	3.0	3.3	6.4	7.9	5.3	9.0	3.6	3.9	5.9	7.3	3.3	4.3	2.7	4.2
<i>Ficedula hypoleuca</i>	22.1	14.4	14.3	4.1	12.0	8.4	13.0	13.2	16.7	10.1	7.7	9.8	10.1	7.5	8.9	4.1	3.2	2.4	-
	4.0	5.6	2.6	7.8	17.1	5.0	7.6	11.8	17.4	5.3	8.2	3.4	2.9	4.0	2.1	3.9	6.1	5.9	3.9
<i>Parus montanus</i>	4.8	3.0	9.2	2.6	3.0	3.5	2.8	2.4	3.9	2.9	1.2	3.3	0.8	1.7	2.5	1.6	1.7	1.5	-
	3.6	2.6	0.7	0.8	5.6	1.9	3.3	2.2	1.3	1.4	0.9	0.5	1.9	2.6	3.5	2.5	1.8	1.8	0.6
<i>Parus cinctus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	0.3	-	-	-	0.6	-	0.6	-	-	-	0.3	-	0.2	0.3	0.3	0.7	-	-	-
<i>Parus major</i>	1.4	0.4	1.7	0.5	1.5	1.0	0.9	1.3	0.3	0.5	1.0	1.2	1.8	0.2	1.2	0.7	0.8	0.6	-
	1.2	0.8	0.6	1.3	2.9	0.9	1.7	2.1	0.7	0.9	0.8	0.4	1.5	2.0	1.4	2.0	3.2	2.9	1.4
<i>Certhia familiaris</i>	-	0.4	0.3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.2	-	-	-
	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lanius excubitor</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.3	-	-	-	0.2	-	-	-
	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Fringilla coelebs</i>	2.4	3.4	7.7	3.1	2.2	1.2	0.8	0.9	1.5	1.3	2.5	4.9	2.3	0.2	2.7	1.5	1.3	2.1	-
	2.0	1.1	0.7	1.8	3.2	5.4	5.2	6.8	4.2	0.6	0.9	0.7	2.6	1.8	1.1	0.9	2.0	4.8	5.6
<i>Fringilla montifringilla</i>	76.9	45.7	49.8	43.0	52.6	83.3	51.8	43.8	73.3	89.1	142	153	71.5	51.1	36.2	44.1	38.4	80.0	-
	72.9	52.3	49.7	112	104	100	76.0	86.6	110	62.5	54.6	78.9	126	101	80.3	61.6	69.9	73.7	76.1
<i>Carduelis chloris</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	-	-	-	-	-	-	0.2	-	-	-	-	-	0.2	-	-	-	-	0.8	0.6
<i>Carduelis spinus</i>	1.4	0.8	2.1	0.3	0.6	0.7	0.8	0.5	3.3	2.1	-	2.9	-	-	0.8	0.4	0.6	0.9	-
	3.2	0.2	0.2	2.8	10.5	0.9	4.1	2.0	1.5	7.0	1.9	0.9	3.8	12.0	1.0	11.4	6.6	6.2	3.9
<i>Carduelis flammea</i>	4.3	11.8	5.5	9.1	16.2	82.5	6.7	14.4	78.5	15.8	25.7	22.3	22.9	20.8	36.0	1.7	27.6	24.1	-
	50.2	32.3	10.6	8.7	17.7	8.0	3.7	35.7	20.2	26.4	2.1	20.1	31.8	26.3	15.2	23.3	17.6	33.0	41.0
<i>Carduelis hornemanni</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.2	-	-
	-	-	-	-	-	-	-	0.3	0.5	0.2	-	0.3	0.4	0.5	-	0.2	-	-	-
<i>Carpodacus erythrinus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	-	-	-	0.2	-	-	-	-	0.3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pyrhula pyrhula</i>	-	0.4	1.2	1.1	-	-	0.8	0.2	0.5	-	0.8	0.9	0.5	0.7	0.8	1.0	0.8	0.8	-
	2.6	0.8	0.2	0.9	1.0	0.6	4.8	0.6	0.6	1.0	0.6	-	1.6	0.4	2.4	4.0	0.9	3.9	1.4
<i>Emberiza citrinella</i>	-	-	-	0.2	-	-	-	0.2	-	-	0.7	-	0.7	-	0.6	-	-	-	-
	-	-	-	0.1	0.3	-	-	-	-	-	-	0.2	-	-	0.3	-	-	-	0.3
<i>Emberiza hortulana</i>	-	0.4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.2	-	-	-	-	-	-	-
	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Emberiza pusilla</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.2	0.2	-	0.3	-	-	-	-	-
<i>Emberiza schoeniclus</i>	13.9	27.1	15.6	18.2	24.2	15.5	23.1	17.5	13.1	12.4	23.8	23.6	24.9	15.1	25.9	21.1	12.4	14.0	-
	20.2	23.3	10.9	8.4	23.2	15.8	19.5	43.9	20.6	15.1	19.0	11.5	12.4	16.2	21.5	14.7	24.4	19.7	15.7

Appendix 4. Mean temperature (°C) in Ammarnäs for May, June and July 1963–1999.  
*Medeltemperaturen (°C) i Ammarnäs för maj, juni och juli 1963–1999.*

Year År	Mean temperature <i>Medeltemperatur</i>			Year År	Mean temperature <i>Medeltemperatur</i>		
	May	June	July		May	June	July
1963	8.3	9.9	11.3	1982	3.9	7.4	12.0
1964	5.6	8.0	11.0	1983	6.2	9.1	12.1
1965	2.6	10.2	10.6	1984	8.4	10.1	11.8
1966	3.5	13.3	12.1	1985	3.3	10.9	13.0
1967	3.9	9.1	11.5	1986	6.2	12.8	12.5
1968	2.0	10.3	11.2	1987	3.7	9.7	11.3
1969	3.1	12.1	12.1	1988	4.9	11.9	14.4
1970	5.0	13.6	12.4	1989	5.0	9.9	10.9
1971	4.0	9.7	11.5	1990	4.8	11.1	12.8
1972	4.3	12.2	14.1	1991	3.7	8.9	13.8
1973	4.4	10.4	15.5	1992	6.5	10.6	10.4
1974	5.9	11.4	12.0	1993	4.0	7.8	12.4
1975	5.0	7.8	11.3	1994	4.2	8.0	13.7
1976	6.0	9.6	12.0	1995	2.3	9.6	11.1
1977	2.9	8.3	12.0	1996	3.4	9.2	11.9
1978	3.6	11.0	13.1	1997	3.5	11.4	15.0
1979	4.1	11.2	13.3	1998	3.2	9.4	13.2
1980	4.9	13.0	14.2	1999	0.8	11.1	12.2
1981	6.1	8.0	12.4				

## Habitat preferences and population trends in the Barred Warbler *Sylvia nisoria* in the Ottenby area, southeast Sweden

*Habitatval och populationsförändringar hos höksångaren Sylvia nisoria i Ottenby-området*

JONAS WALDENSTRÖM, PATRIK RHÖNNSTAD & DENNIS HASSELQUIST

---

### Abstract

---

We performed a detailed census of the breeding population of Barred Warblers *Sylvia nisoria* in the Ottenby area on the southernmost part of the island Öland, SE Sweden, in the years 1999 and 2000. The number of territories in the study area was similar to the census conducted in 1971–1975, although the distribution of territories had changed. In 1999–2000 most territories were located in the grazed Alvar habitat (a limestone rich steppe found on some island in the southern Baltic Sea) in the north part of the study area, whereas areas in which grazing had ceased since 1971–1975 had been more or less abandoned. Data from the standardized trappings at Ottenby Bird Observatory showed no significant changes in the annual number of trapped juvenile Barred Warblers, also suggesting a stable population size. We investigated the vegetation (species composition and spatial structure) in occupied territories and compared these with randomly distributed

plots in the same habitats. Occupied territories were overall more spatially varied, with a large proportion of the vegetation consisting of low and middle-sized bushes. We also use these habitat preference data to outline management advice for this rather uncommon species with fragmented distribution pattern.

*Jonas Waldenström, Ottenby fågelstation, Pl. 1500, 380 65 Degerhamn and Zooekologiska avdelningen, Ekologiska institutionen, Lunds universitet, Ekologihuset, 223 62 Lund. Email: jonas.waldenstrom@zoekol.lu.se*

*Patrik Rhönnstad, Ottenby fågelstation, Pl. 1500, 380 65 Degerhamn.*

*Dennis Hasselquist, Ottenby fågelstation, Pl. 1500, 380 65 and Zooekologiska avdelningen, Ekologiska institutionen, Lunds universitet, Ekologihuset, 223 62 Lund*

---

Received 16 February 2004, Accepted 26 August 2004, Editor: T. Pärt

---

### Introduction

The Barred Warbler *Sylvia nisoria* has a large distribution in continental Eurasia, occurring in a broad belt from Germany, Italy and Balkans in the west well into central Russia in the east (Cramp 1992). The Swedish population is small, 260–350 pairs (Svensson et al. 1999), and it is situated at the westernmost limit of the species' European distribution. Consequently, the Barred Warbler is rare and local in Sweden, confined mainly to suitable habitats at the large islands Öland and Gotland in the Baltic Sea. Outside this region, there are only scattered small populations (<10 pairs) along the eastern coast of Sweden, e.g. on islands in the archipelagos of eastern Småland and Stockholm. Occasionally, it is found at inland localities or in western Sweden, but nowhere in larger numbers than a few pairs (SOF 1990).

With this metapopulation-like distribution of small scattered breeding populations, Barred Warblers in Sweden should be vulnerable to any kind of negative changes. Hence, to safeguard the long-term survival of the species in Sweden, information on the population trends and on habitat preferences is needed. Studies from other breeding areas in Europe may not be directly applicable to the Swedish situation. There are a few studies from the Swedish population, but nearly all date back some 25 years (Aulén 1976, Pettersson 1976, Waldenström 1976, Hedenström & Åkesson 1991, Pettersson 1995).

In the present study we surveyed one of Sweden's most viable populations of Barred Warblers, located in the Ottenby area at the southernmost tip of Öland. This population has been studied in detail by Aulén in the 1970s (Aulén 1976), and by the staff of Ottenby Bird Observatory in the 1980s and 1990s (Hasselquist et al. 1988, Hedenström & Åkesson

1991, Lindström et al. 1993, Pettersson 1995), allowing for studies of changes in population size since the 1970s to present. Furthermore, we have investigated which specific vegetation parameters that influence the distribution of breeding pairs in the area – crucial knowledge for implementation of management plans to safeguard the long-time survival of the species in Sweden.

## Material and methods

### Study area

The study area was situated within the Ås parish, which comprises the southernmost part of the island Öland. The northern border of the study area was the “Karl X mur”; a stonewall built in 1653 stretching almost linearly from the western to the eastern shore of Öland (Figure 1). The surveyed area, 1400 ha, belongs, at least in parts, to the Ottenby Nature Reserve, and comprises a variety of diverse habitats: shore meadows, intensively and extensively managed pastures, limestone-rich Alvar, deciduous forest, and farmlands.

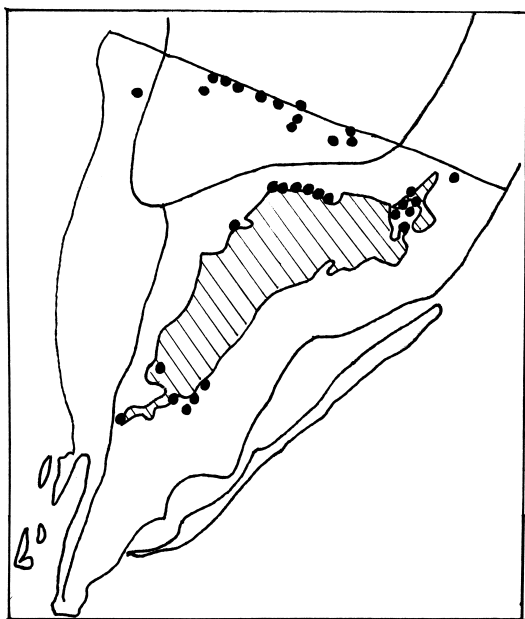


Figure 1. The distribution of Barred Warbler *Sylvia nisoria* territories within the study area 1999–2000. The straight line shows the Karl X wall, which constituted the northern boundary of the investigated area.

*Höksångarrevirens fördelning inom studieområdet 1999–2000. Karl X mur avgränsade området i norr, och är utmärkt som en linje på kartan.*

We surveyed all suitable breeding habitats for Barred Warblers within the study area, i. e. forest edges, shrubby pastures, and Alvar land during the 1999 and 2000 breeding seasons (in total 358 hours in May–July). All parts of the study area were surveyed at least three times during the song period each season (mid May – early June). In areas where Barred Warblers were found, additional visits (three to six visits per season) were conducted.

### Assessing number of territories

When encountering a Barred Warblers in the field, we noted its sex, plumage, song activity, alarm calls, feeding activities, nest visits and food provisioning to young. We divided the survey material into breeding criteria on the basis of number of observations: (1) single observation of a singing male, (2) two observations of singing male, (3) observation of a female or pair in suitable breeding habitat, (4) more than two observations of singing male, and (5) feeding by adults to nestlings or newly fledged young. All sites in which criteria 4 or 5 were noted were treated as a confirmed territory (hereafter named territory), and all sites with breeding criteria of 1–3 were regarded as potential territories.

### Habitat descriptions

In all territories, and in the random plots (see below), we made descriptions of the vegetation. In a circle with a 50 m radius, using the male’s main singing site as centre (usually the top of a tall tree), we scored the proportion of the area covered by different vegetation types (types and their spatial structure are listed in Table 1). To reach as confident approximations as possible, two persons always did the scoring independently, and the final score was the average of the two scores. In cases where a territory was inhabited in both census years, we used only the vegetation scores from 2000.

We chose the male’s main singing site as the central point from which the circular habitat descriptions were taken. This then only provides an approximation of how the true territories looked like. However, locating singing sites is undoubtedly easier than finding nests, or to define territory borders with aid of playback experiments, thereby providing more data points to the study. The singing site is most likely situated in the defended territory, but it has been observed occasionally, usually in dense Barred Warbler populations, that more than one individual can utilise the same site (Cramp 1992).

Table 1. Vegetation classification and its spatial structure.

*Vegetationstyper och deras spatiala struktur.*

Classification <i>Klassificering</i>	Dominant species <i>Dominerande arter</i>	Structure <i>Struktur</i>
Tall deciduous trees (>3 m) <i>Höga lövträd (&gt; 3 m)</i>	<i>Quercus robur, Betula pendula, Populus tremula</i>	Tree level <i>Trädskiikt</i>
Low deciduous trees and shrubs (<3 m) <i>Låga lövträd och lövbuskage (&lt; 3 m)</i>	<i>Quercus robur, Betula pendula, Salix sp.</i>	Higher bush level <i>Högre buskskiikt</i>
Juniper <i>En</i>	<i>Juniperus communis</i>	Higher bush level <i>Högre buskskiikt</i>
Blackthorn <i>Slån</i>	<i>Prunus spinosa</i>	Lower bush level <i>Lägre buskskiikt</i>
Hawthorn <i>Hagtorn</i>	<i>Crataegus sp.</i>	Higher bush level <i>Högre buskskiikt</i>
Shrubby Cinquefoil <i>Tok</i>	<i>Potentilla fruticosa</i>	Lower bush level <i>Lägre buskskiikt</i>
Wild roses <i>Vildros</i>	<i>Rosa sp.</i>	Lower bush level <i>Lägre buskskiikt</i>
Raspberries <i>Björnbär/hallon</i>	<i>Rubus sp.</i>	Lower bush level <i>Lägre buskskiikt</i>
Tall herbs <i>Höga örter</i>	Poace sp., <i>Filipendula ulmaria, Hypericum sp.</i>	Field level <i>Markskiikt</i>
Intensively grazed pasture <i>Intensivt betad gräsmark</i>	Poace sp.	Field level <i>Markskiikt</i>
Extensively grazed pasture <i>Extensivt betad gräsmark</i>	Poace sp.	Field level <i>Markskiikt</i>
Farmland <i>Odlad åker</i>	Different crops <i>Olika grödor</i>	Field level <i>Markskiikt</i>
Non-grazed grassland <i>Obetad gräsmark</i>	Poace sp.	Field level <i>Markskiikt</i>

### *Random plots*

We sampled random plots and conducted vegetation descriptions (as described above) to compare these with the vegetation found in occupied territories. Two different methods were used to distribute the random plots. At the deciduous Ottenby Wood, we distributed one random plot at the forest edge. From this initial plot we made additional plots along an approximately 5 km long stretch of the forest border. The centre of each new plot lied at a distance of 200 m from the centre of the previous plot. This yielded 23 plots, covering a large proportion of the total forest edge. In the Alvar area in the northern part of the study area, 18 random plots were distributed using real territories as starting points. The location of random plots was sampled with 100 m distance from the centre of a real territory in N, E, W or S direction. The direction was chosen randomly. If a random plot (1) covered >50% of an existing territory,

or (2) if it fell outside the study area, that plot was abandoned and a new direction was chosen. In one case all directions fell in either of these categories and a direction was then chosen anyway.

### *Changes in population size*

We used two datasets to investigate trends in breeding population size: trapping numbers at Ottenby Bird Observatory (situated at the southern limit of the study area), and census numbers from a survey conducted in the same area in 1971–1975 (Aulén 1976). Trapping data originated from the standardized trapping scheme at the observatory (Hjort & Lindholm 1978), and we used the annual number of juvenile birds trapped 1976–2003 in the period July–September as a population size index. The number of trapped adult individuals was too small to analyse. A few juvenile birds trapped in late October, approximately one month after the last local birds

Table 2. Frequency of stable and unstable territories in 1999–2000.  
*Antalet stabila respektive flyktiga revir under åren 1999–2000.*

	Forest edge <i>Skogskanten</i>	Alvar <i>Alvarmarken</i>	Total <i>Totalt</i>	Classification <i>Indelning</i>
Territory in both years <i>Revir båda åren</i>	9	6	15	Stable territory <i>Stabilt revir</i>
Territory one year, potential territory one year <i>Revir ett år, potentiellt revir ett år</i>	4	1	5	Stable territory <i>Stabilt revir</i>
Territory one year, no territory one year <i>Revir ett år, inget revir ett år</i>	6	9	15	Unstable territory <i>Flyktigt revir</i>
Potential territory one year <i>Potentiellt revir under ett år</i>	4	6	10	Unstable territory <i>Flyktigt revir</i>

Table 3. Mean vegetation score in forest edge territories (n=19), forest edge random plots (n=23), alvar territories (n=16) and alvar random plots (n=18).  
*Vegetation i medelrevir och slumpytor i skogsbryn och alvarmark.*

	Forest edge <i>Skogsbryn</i>		Alvar <i>Alvar</i>	
	Territory <i>Revir</i>	Random plot <i>Slumpyta</i>	Territory <i>Revir</i>	Random plot <i>Slumpyta</i>
Tall deciduous trees (>3 m) <i>Höga lövträd (&gt; 3 m)</i>	22.1 %	48.7 %	2.8 %	0.4 %
Low deciduous trees and shrubs (<3 m) <i>Låga lövträd och lövbuskage (&lt; 3 m)</i>	7.4 %	1.0 %	4.9 %	0.8 %
Juniper bushes <i>Enbuskar</i>	1.1 %	0 %	4.8 %	5.3 %
Blackthorn bushes <i>Slånsnår</i>	2.8 %	0.1 %	5.3 %	1.2 %
Hawthorn trees <i>Hagtornsnår</i>	2.1 %	1.4 %	2.1 %	0.9 %
Shrubby Cinquefoil <i>Tok</i>	4.3 %	0.9 %	29.8 %	27.8 %
Wild roses <i>Vildros</i>	0.5 %	0 %	0.8 %	0.6 %
Raspberries <i>Björnbär/hallon</i>	2.4 %	0.9 %	2.1 %	0.6 %
Rank herbs <i>Höga örter</i>	8.2 %	5.3 %	0.3 %	0.6 %
Intensively grazed pasture <i>Intensivt betad gräsmark</i>	0 %	9.1 %	1.0 %	16.4 %
Extensively grazed pasture <i>Extensivt betad gräsmark</i>	19.0 %	15.9 %	33.1 %	29.7 %
Farmland <i>Odlad åker</i>	15.3 %	0 %	12.2 %	18.3 %
Non pastured grassland <i>Obetad gräsmark</i>	17.4 %	1.5 %	1.9 %	0 %
Else <i>Övrigt</i>	0.3 %	16.0 %	2.2 %	0 %



Table 4. Mean vegetation structure in forest edge territories (n=19), forest edge random plots (n=23), Alvar territories (n=16) and Alvar random plots (n=18).

*Vegetationsstruktur i medelrevir och slumpdytor i skogsbryn och alvarmark.*

	Forest edge <i>Skogsbryn</i>		Alvar <i>Alvar</i>	
	Territory <i>Revir</i>	Random plot <i>Slumpyta</i>	Territory <i>Revir</i>	Random plot <i>Slumpyta</i>
Tree level <i>Trädsikt</i>	22.1 %	48.7 %	2.8 %	0.4 %
Higher bush level <i>Högre busksikt</i>	10.6%	2.4%	11.9%	6.9%
Lower bush level <i>Lägre busksikt</i>	10.0 %	1.8 %	37.9 %	30.2 %
Field level <i>Markskikt</i>	59.8 %	48.7 %	48.4 %	65.0 %

had left the area, were excluded from the analysis as they were considered to be migrants from eastern populations.

The investigation in the 1970s (Aulén 1976) covered the same area as the present study, but with some slight differences in methodology. In the first two years, 1971–1972, the author walked along line transects, distributed in eight different sub-areas, to get a general knowledge about where the Barred Warblers occurred. In the later years, focus lied on the areas with breeding pairs, and less work was devoted to suboptimal areas with few or no Barred Warblers. This latter way of censusing is basically similar to the methods applied in 1999–2000.

## Results

In total, 50 territories were located, 21 in 1999 and 29 in 2000 (Figure 1). An additional 15 potential territories were also assigned, 9 in 1999 and 6 in 2000. The temporal consistency of the territories varied (Table 2). The territories were found in two habitat types: (1) along the edge of deciduous forest, and (2) grazed Alvar with mixed trees and bushes. These habitats share some vegetation properties, and do blend into one another in some areas of Öland. We chose, however, to treat them separately in all analyses, to enable habitat-based inferences for management advice.

### *Deciduous forest edge*

Along the edge of Ottenby Wood, the Barred Warbler territories were mainly found in two areas: on the north border of the forest and in the southwest corner (Figure 1). Nine territories were inhabited both census years. The vegetation (species) composition of occupied territories differed from random plots in

many of the measured parameters (Table 3). Significant differences were found for four investigated parameters: occupied territories had less tall broad-leaved trees than random plots (22.1% compared to 48.7%; Mann-Whitney = 49.0, n = 42,  $p < 0.001$ ); more of low trees and bushes (7.4% compared to 1.0%; Mann-Whitney = 54.5, n = 42,  $p < 0.001$ ); more blackthorn bushes (2.8% compared to 0.1%; Mann-Whitney = 40.5, n = 42,  $p < 0.001$ ); and a larger proportion of non-grazed grassland (17.4% compared to 1.5%; Mann-Whitney = 82.0, n = 42,  $p < 0.001$ ).

Looking at the vegetation structure instead of the vegetation composition (Table 4), occupied territories were significantly more diversely structured, with richer levels of lower and higher bushes compared to random plots (lower bush level: Mann-Whitney = 41.5, n = 42,  $p < 0.001$ ; higher bush level: Mann-Whitney = 38.0, n = 42,  $p < 0.001$ ). Furthermore, there were less tall trees and more open areas (field level: Mann-Whitney = 76.5, n = 42,  $p < 0.001$ ).

### *Alvar*

In the Alvar area in the northern part of the study area, the 22 territories were aggregated in the more bushy parts, which predominated in the central part of this area (Figure 1). Six of the territories were stable between the two years (Table 2). Also in the Alvar habitat did the vegetation composition differ between occupied territories and random plots (Table 3). Significant differences were found for three investigated parameters: occupied territories had on average larger proportions of low trees and bushes (4.9% compared to 0.8%; Mann-Whitney = 39.5, n = 34,  $p < 0.001$ ); more blackthorn bushes (5.3% compared to 1.2%; Mann-Whitney = 49.0, n = 34,  $p = 0.001$ ); and more hawthorn bushes (2.1% compared

to 0.9%; Mann-Whitney = 76.0,  $n = 34$ ,  $p < 0.012$ ).

The only significant difference between random plots and territories, when looking at vegetation structure classes (Table 4), was that occupied territories had a more pronounced level of higher bushes (Mann-Whitney = 86.5,  $n = 34$ ,  $p = 0.046$ ). We measured the distances from the centre of all occupied territories, and random plots, to the nearest large deciduous trees (including also plots with distance=0). In random plots the mean distance was 127 m compared to 73 m in the territories ( $t = 1.751$ , d.f. = 32,  $p = 0.090$ ).

### Changes in population size and distribution

The number of trapped juvenile Barred Warblers in the trapping scheme at Ottenby Bird Observatory varied between 2–28 birds in different years (Figure 2), but showed no significant trend over time (Pearson,  $R = -0.297$ ,  $n = 28$ ,  $p = 0.125$ ).

During the years 1971–1975 the breeding population in the Ottenby area varied between 17–33 territories annually (Aulén 1976), compared to 21–29 territories in our study. This suggests that there have been only minor changes in the size of the breeding population in the area. There have, however, been considerable changes in the geographical distribution of the territories within the study area (Figure 3). The numbers of territories in the Alvar area have increased (Pearson,  $R = 0.900$ ,  $n = 6$ ,  $p = 0.014$ ), while the number of territories in the forest edge habitat shows a weak tendency to have decreased (Pearson,  $R = -0.581$ ,  $n = 6$ ,  $p = 0.226$ ).

## Discussion

### Habitat requirements

In this study, Barred Warblers were found in two kinds of habitat: forest edges with good mixture of vegetation elements of different heights, and shrubby Alvar areas with scattered stands of deciduous trees. These habitats were rather similar in vegetation structure, with rich bush levels, but differed in species composition. Both could be regarded as non-stable habitats, as they are succession states between forest and pasture. If left ungrazed, or unmanaged, they would likely lose their qualities as breeding sites for Barred Warblers when the vegetation structure changes to a dense cover of tall trees at the expense of low and high bushes. However, intensified grazing or clearings of bushes would also result in unsuitable habitats for Barred Warblers due to loss of low and tall bushes.

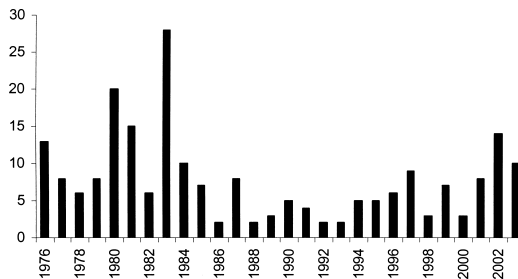


Figure 2. The annual number of trapped juvenile Barred Warblers *Sylvia nisoria* in the standardized trapping at Ottenby Bird Observatory in the period 1974–2003.

*Antalet juvenila höksångare fångade i den standardiserade fångsten vid Ottenby Fågelstation åren 1974–2003.*

Comparison of territories and random plots showed that forest territories had a significantly more diverse spatial structure, with less tall trees, more developed bush vegetation, and the territories were more open at the field level. In the Alvar area, the differences in vegetation structure between territories and random plots were less pronounced; the only key difference was that territories had a larger proportion of high bushes. This finding could have been slightly biased, as Barred Warbler males prefer to sing from the top of a tall bush or tree, and that this position at the same time was used as the centre in the territory vegetation mapping.

Tall broad-leaf trees were often used by foraging Barred Warblers in both habitats, but in the Alvar area birds did not always have access to trees within the circular territory defined by us. Instead, birds were frequently seen flying large distance (up to 500m) from their territories to stands of trees for foraging, which also has been observed earlier by Aulén (1976) in territories away from the forest habitat. We measured the distance to closest stand of large broad-leaf trees in Alvar territories and random plots, and found the mean distance to be 73 m and 127 m, respectively. This difference tended to be statistically significant, but together with observational data, this suggests that the presence of trees is also important in the Alvar habitat.

Some particular vegetation elements were found to be typical for territories occupied by Barred Warblers. Both in the forest edge and Alvar habitats, low deciduous trees and blackthorn shrubs were especially important and in the Alvar habitat also presence of hawthorn shrubs. Only little systematic search for nests was done in this study, but

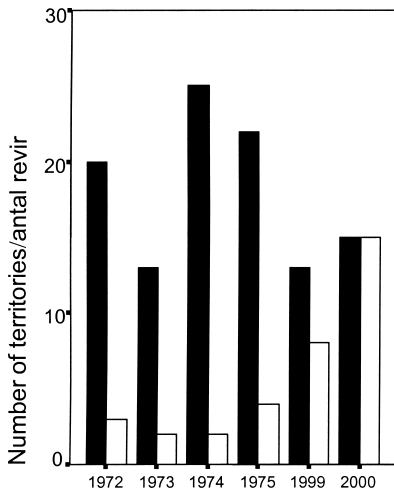


Figure 3. The number of Barred Warbler *Sylvia nisoria* territories in the 1970s (from Aulén 1976) compared to the censuses in 1999 and 2000. Territories found in the forest edge habitat are shown as filled bars and those found in the Alvar with open bars.

*Antalet revir i skogskantshabitat och alvarhabitat på 1970-talet (från Aulén 1976) jämfört med inventeringarna 1999 och 2000. Skogsrevir är fyllda staplar och alvarsrevir är ofyllda staplar.*

Hedenström & Åkesson (1991) have published data for 52 nests from the forest edge habitat of the same study area in 1984–1990. They found 18 nests in junipers, 14 in hawthorn, 11 in *Rubus* sp., four in *Potentilla fruticosa*, three in *Rosa* sp., and two nests in blackthorn bushes. Based on the difference between their data and that of Aulén (1976), who found nine nests in hawthorn and 21 nests in *Rubus* sp., it was suggested that nest site choice probably reflected availability rather than preference (Hedenström & Åkesson 1991).

#### Population trends

Using census data from the 1970s, when a similar study was performed in the same study area (Aulén 1976), we found no differences in the overall size of the breeding population at Ottenby. However, the distribution of territories within the study area had changed, with more territories now being found in the north part of the study area in the Alvar habitat. The increase of Barred Warblers in this habitat type is most likely an effect of changes in land use and grazing pressure. The investigated Alvar lies mainly

outside the preserved area of the Ottenby Nature Reserve. In the 1980s and 1990s this area was not grazed, increasing the number of trees and bushes in the habitat. In 1998, the area started to be grazed again, but with a quite extensive grazing regime so that large parts of this area now hold varied and structurally diverse vegetation. It seems as these changes have been beneficial for the Barred Warblers.

It is also interesting to note the changes related to grazing at Klockarängen in the north-eastern corner of the study area. This was the area densest in Barred Warbler territories in 1984–1986. However, grazing stopped in the southern part of this area around 1990 and there were no Barred Warbler territories in this part in 1999–2000, whereas the grazed northern part still showed quite high densities of Barred Warblers.

In the forest habitat, we could not detect any large changes either in the number or distribution of territories. The forest edge areas harbouring Barred Warblers today are more or less the same as those in the 1970s. This stability is remarkable, and shows that the reserve management plan has been able to maintain the succession state of wood to pasture using an extensive grazing regime. Thus, it seems as an extensive grazing regime is optimal for creating the mixture of habitat elements which are important for the occurrence of Barred Warblers, both in the forest edge and the Alvar habitat. Grazing maintains openings at the field level and browsing shapes trees and bushes, selects for browsing-tolerant species and hampers colonisation of fast-growing tree species.

It should be noted that the Barred Warbler is comparatively hard to census due to its secretive behaviour on the breeding grounds. The territorial males sing only for a rather short period (Cramp 1992), and territories in peripheral, less densely populated areas could thus be overlooked. In the core areas, territories can occur side by side making it difficult to establish the exact number of pairs. The methodologies used in this study and the one of Aulén (1976) were comparable, both allocating more time to core areas. Therefore, the total population size in the study area might have been underestimated, but probably not much. The censuses conducted in the 1970s probably were more concentrated to the forest edge habitats, where most pairs were found at that time, which could have underestimated the numbers in the Alvar habitat slightly. We are confident, however, that the Alvar area nowadays holds a larger population of Barred Warblers than in the 1970s and the early 1980s, and that this increase reflects changes in vegetation parameters and grazing

pressures rather than differences in methodologies between studies.

The trapping data from Otteny Bird Observatory suggests a rather stable population. In fact, there has been no significant change in the number of juvenile birds trapped at the Bird Observatory from 1976 to present. However, the trapping index is likely to reflect the situation in a larger geographical area which, given the species distribution in Sweden and SE migratory direction, likely consists of the whole island of Öland. Unfortunately, there are no ringing recoveries as yet of these juvenile birds in the following breeding seasons.

### Management advice

The two habitats used by Barred Warblers in this study have fairly large distribution on Öland and Gotland, the islands that also harbours most breeding Barred Warblers, which make the results of this study applicable for a larger area. Barred Warblers clearly have specific preferences regarding their breeding habitat. Both the Alvar and the forest edge territories exhibited a mixed spatial structure, with rich lower and higher bush-levels, compared to random plots. As a result preferred patches are varied, with dense bushes for nest sites, large broad-leaved trees for foraging, but yet still containing sunny areas kept open by moderate grazing. This mixture is not easy to maintain, and require grazing or possibly some kind of management.

In forest edges, creating and maintaining suitable breeding habitat for Barred Warblers is best done by safeguarding the existence of a gradient from tall trees to low bushes. In Alvar habitats, there is a need for concern not to clear the pasture too much. One has to leave groups of deciduous trees and also to save rich bush vegetation. Stands of young bush-like broad-leaf trees and bushes of blackthorn seem to be particularly important to save. For nest sites *Rubus*, *Crataegus* and *Juniperus* bushes are most valuable to preserve.

### Acknowledgements

Ett stort tack riktas till höksångarinventerarna Johan Eriksson, Måns Grundsten och Richard Ahlsén som stod för större delen av fältarbetet år 2000. Ekonomiskt stöd för studien erhöles från Ottenby Fågelstation och från Elis Wides stiftelse. Detta är meddelande 194 från Ottenby Fågelstation.

### References

- Aulén, G. 1976. Förekomsten av höksångare *Sylvia nisoria* vid Ottenby 1971–1975. *Calidris* 5:112–124.
- Cramp, S. (red) 1992. *The Birds of the Western Palearctic*. Vol. VI Warblers. Oxford University Press, New York.
- Hasselquist, D., Hedenström, A., Lindström, Å. & Bensch, S. 1988. The seasonally divided flight feather moult of the Barred Warbler *Sylvia nisoria* – a new moult pattern for European passerines. *Ornis Scandinavica* 19:280–286.
- Hedenström, A. & Åkesson, S. 1991. Notes on the breeding biology of the Barred Warbler *Sylvia nisoria* at Ottenby, Sweden. *Ornis Svecica* 1: 57–58
- Hjort, C. & Lindholm, C-G. 1978. Annual bird ringing totals and population fluctuations. *Oikos* 30: 387–392.
- Lindström, Å., Pearson, D.J., Hasselquist, D., Hedenström, A., Bensch, S. & Åkesson, S. 1993. The moult of the Barred Warbler *Sylvia nisoria* in Kenya – evidence for a split wing-moult pattern initiated during the birds' first winter. *Ibis* 135: 403–409.
- Pettersson, H. 1976. Höksångare *Sylvia nisoria* vid Ölands NV udde och vid Beijershamn 1971–1976. *Calidris* 5: 125–130
- Pettersson, J. 1995. Vad händer med höksångarens antal vid Ottenby? *Calidris* 24: 53
- Svensson, S., Svensson, M. & Tjernberg, M. 1999. *Svensk fågelatlas*. Vår fågelvärld, supplement 31, Stockholm
- Waldenström, A. 1976. Höksångarens *Sylvia nisoria* utbredning på Öland. *Calidris* 5: 131

### Svensk sammanfattning

Höksångaren *Sylvia nisoria* är en sällsynt häckfågel i Sverige, med en uppskattad populationsstorlek på 260–350 par, varav merparten återfinns på Öland och Gotland (Svensson et al. 1999). På Öland har arten studerats vid ett par tillfällen (Aulen 1976, Pettersson 1976, Waldenström 1976, Hedenström & Åkesson 1991, Pettersson 1995), men trots detta är dess häckningsbiologi och biotopkrav dåligt kända. I föreliggande artikel har vi studerat höksångarens populationsutveckling i Ottenbyområdet genom att jämföra inventeringar gjorda 1971–1975 och 1999–2000, samt analyserat artens habitatskrav på södra Öland.

### Material och metoder

Inventeringsytan omfattade området söder om Karl X mur i Ås socken på södra Öland, sammanlagt ca 1400 hektar. Området, som till stora delar utgörs av Ottenby naturreservat, består av en blandning av biotoper: betade strandängar, betesmark, alvarmark, ädellövskog och åkermark. Alla för höksångaren lämpliga biotoper inom inventeringsområdet (skogsbyn, buskrik betesmark, alvarmark) inventerades under häckningstiden åren 1999 och 2000. Sam-

manlagt lades 358 inventeringstimmar ner under perioden maj – juli. Samma område inventerades även åren 1971–1975 av Aulén (1976), samt har undersökts av personal från Ottenby Fågelstation vid olika tillfällen under 1980- och 1990-talen (t.ex. Hedenström & Åkesson 1991).

### *Häckningsindicierna och biotopsbeskrivningar*

Alla delar av undersökningsområdet besöktes minst tre gånger per år, och områden som hyste höksångare besöktes ytterligare 3–6 gånger. Det samlade inventeringsmaterialet delades upp efter styrkan på häckningsindicierna, enligt: (1) enstaka observation av revirhävdande hane, (2) två observationer av revirhävdande hane, (3) observation av hona eller par i lämplig miljö, (4) mer än 2 observationer av revirhävdande hane, (5) matning av kull eller nyligen flygg kull. Område med häckningsindicium 4 eller 5 bedömdes som ett säkert revir, medan ett område med kategori 1–3 bedömdes som ett potentiellt revir. I alla säkra revir (häckningsindicium 4 eller 5) och i ett antal slumpvis ”utplacerade revir” (se nedan) gjordes biotopbeskrivningar. Utgångspunkten för biotopbeskrivningen var den revirhävdande hanens sångplats (oftast toppen på en buske eller ett träd) och från denna klassades arealen inom en radie av 50 m med avseende på täckningsgrad av olika vegetation. Vegetationselementen och deras rumsliga struktur listas i Tabell 1. Bedömningarna av täckningsgraden var medelvärden av två personers oberoende skattningar för varje yta.

### *Slumpvist utplacerade revir*

För att erhålla jämförelsematerial slumpades ett antal revir ut i de områden som hyste höksångare. Dessa fördelades olika beroende på habitatstyp (alvarmark eller skogsbyn), men gemensamt var att de hade samma storlek som de riktiga reviren.

I alvarmarken slumpades revir ut med ett avstånd på 100 m från befintliga revir i antingen N, O, V eller S riktning utifrån det befintliga reviret. Riktningen togs ut slumpmässigt. Om ett revir låg i randen av habitatet, i utkanten av undersökningsområdet eller överlappade med mer än 50% till ett befintligt revir tog vi bort de alternativ som skulle hamna fel och riktningen slumpades i de kvarvarande riktningarna. Om ingen lämplig riktning fanns slumpades en riktning i alla fall (ett fall).

I skogsbrynet av Ottenby Lund slumpades ett första slumprevir ut, sedan placerades nya slumprevir ut vart 200:e meter längs kanten av skogen.

### *Populationsförändringar*

Vi använde två olika källor för att utröna eventuella populationsförändringar hos höksångaren i området; fångst-siffror från Ottenby Fågelstation och äldre inventeringar av Ottenbyområdet (Aulén 1976). I den förstnämnda källan analyserade vi fångsten av juvenila höksångare i fågelstationens standardiserade höstfångst åren 1976–2003. Ett fåtal riktigt sena höstfåglar fångade i oktober borttogs från analyserna eftersom dessa fåglar sannolikt hade ett östligt ursprung. Antalet fångade aduler var för litet för att analysera.

### **Resultat**

Totalt fann vi 50 säkra revir (21 st 1999, 29 st 2000) och 15 potentiella revir (9 st 1999, 6 st 2000, Figur 1). Av dessa bedömdes 20 som stabila revir, d.v.s. att de var besatta båda studieåren (Tabell 2). Huvudsakligen förekom höksångarna i två olika habitatstyper; buskrik alvarmark och i betade skogsbyn. Utifrån bevarandebiologiska aspekter valde vi att behandla dessa habitatstyper separat.

### *Skogsbyn*

Höksångare påträffades framför allt i de norra och sydvästra delarna av Ottenby Lund, där skogen bildar utdragna skogsbyn ut i öppna områden (Figur 1). Vegetationen i bebodda revir skiljde sig från slumpytorna (Tabell 3). Reviren hade en lägre andel höga lövträd än slumpytorna (22.1% jämfört med 48.7%; Mann-Whitney = 49.0,  $n = 42$ ,  $p < 0.001$ ), mer låga träd och buskar (7.4% jämfört med 1.0%; Mann-Whitney = 54.5,  $n = 42$ ,  $p < 0.001$ ), mer björnsbärssnår (2.8% jämfört med 0.1%; Mann-Whitney = 40.5,  $n = 42$ ,  $p < 0.001$ ) och en genomsnittligt större andel av obetade öppna ytor (17.4% jämfört med 1.5%; Mann-Whitney = 82.0,  $n = 42$ ,  $p < 0.001$ ).

Om man grupperar vegetationen i strukturklasser (Tabell 4) hade reviren en större proportion av lägre och högre buskskikt (lågt buskskikt: Mann-Whitney = 41.5,  $n = 42$ ,  $p < 0.001$ ; högre buskskikt: Mann-Whitney = 38.0,  $n = 42$ ,  $p < 0.001$ ) och mer öppet fåltskikt än slumpytorna (Mann-Whitney = 76.5,  $n = 42$ ,  $p < 0.001$ ).

### *Alvarmark*

Alvarmarken i norra delen av undersökningsområdet höll totalt 22 revir, belägna mestadels i de centra-

la buskrika delarna (Figur 1). Sex av dessa var stabila mellan åren (Tabell 2). Reviren hade en högre andel låga träd och buskar (4.9% jämfört med 0.8%; Mann-Whitney = 39.5,  $n = 34$ ,  $p < 0.001$ ), mer björnbärssnår (5.3% jämfört med 1.2%; Mann-Whitney = 49.0,  $n = 34$ ,  $p = 0.001$ ) och mer hagtorn än slumpreviren (2.1% jämfört med 0.9%; Mann-Whitney = 76.0,  $n = 34$ ,  $p < 0.012$ ). Sammantaget hade reviren en större proportion högre buskskikt (Mann-Whitney = 86.5,  $n = 34$ ,  $p = 0.046$ ; Tabell 4). Vi mätte även avståndet från mitten av reviren/slumptyorna till närmsta högre lövträd (inklusive ytor med avstånd = 0). Reviren hade kortare avstånd till träd än slumptyorna (73 m jämfört med 127 m;  $t = 1.751$ ,  $d.f. = 32$ ,  $p = 0.090$ ).

#### *Antals- och utbredningsförändringar*

Vid fågelstationen varierade antalet fångade juvenila höksångare mellan 2–28 olika år (Figur 2), men utan att uppvisa någon tydlig trend över tiden (Pearson,  $R = -0.297$ ,  $n = 28$ ,  $p = 0.125$ ). Vid inventeringen 1971–1975 hittades 17–33 revir årligen jämfört med 21–29 revir 1999–2000. Även om antalet revir var oförändrat mellan inventeringarna hade fördelningen mellan olika habitatstyper ändrats (Figur 3). Antalet revir på alvarmarken har ökat (Pearson,  $R = 0.900$ ,  $n = 6$ ,  $p = 0.014$ ), medan antalet revir längs skogsbryn varit mer stabilt (Pearson,  $R = -0.581$ ,  $n = 6$ ,  $p = 0.226$ ).

#### **Diskussion**

Höksångarreviren påträffades i två olika buskrika biotoper: välbevuxen alvarmark och utdragna skogsbryn som övergår i öppna marker. Båda dessa biotoper är successionstadier mellan öppna och slutna marker och är präglade av mänsklig påverkan. Ett för intensivt bete missgynnar uppkomst och bevarande av ett rikt buskskikt, medan frånvaro av bete ofta betyder att marken snabbt växer igen till skog.

Jämförelser mellan besatta revir och slumptyor visade att reviren i Ottenby Lunds skogsbryn var mer varierade i sin strukturella sammansättning. Även om skogen på de allra flesta håll övergick i beteseller slättermark, påträffades höksångarna företrädesvis i områden med rikligt buskskikt och insprängda öppna ytor. Även i alvarmarken var reviren belägna i mer bebuskade områden. Ett utdraget skogsbryn eller en buskrik alvarmark är lika så till vida att där skapas en mosaik av olika vegetationselement, vilket höksångarna verkar föredra. Förutom förekomsten av olika typer av buskar, små träd och

snår verkar förekomsten av höga lövträd viktigt. Höksångarna sågs ofta födosöka i äldre lövträd och sågs regelbundet flyga iväg långa sträckor (upp till 500 m) för att nå dessa. Detta var framför allt tydligt i alvarhabitatet, där också avståndet till närmsta grupp av större lövträd var kortare i de besatta reviren jämfört med slumptyorna.

#### *Populationsförändringar*

Auléns (1976) inventeringar åren 1971–1975 täckte i huvudsak samma yta som vår studie och metodiken kan anses som mer eller mindre likvärdig. Höksångarpopulationens storlek var likartad i de båda studierna, men en förändrad utbredning inom området var tydlig. Idag påträffas många fler höksångare i alvarmarken i norra delen av studieområdet. Enligt vad vi vet betades inte detta område under 1980- och 1990-talen vilket innebar att det sakta växte igen med en, tok och andra buskar och träd. 1998 startades ett extensivt bete kombinerat med en del röjningsarbeten. Det verkar som om dessa förändringar skapat en mycket god miljö för höksångare.

Ett annat område, Klockarängen i nordöstra delen av studieområdet, hade många par höksångare under 1980-talet, men efter det att betet delvis upphörde runt 1990 har området tappat flera revir. I den norra delen av Klockarängen som fortfarande betades fanns ett flertal revir kvar 1999–2000.

På fågelstationen beläget på sydspetsen av studieområdet varierade fångsten av juvenila höksångare mellan åren, men utan tydlig trend. Eftersom fångsten är standardiserad bör detta spegla en stabil population i upptagningsområdet, vilket i detta fall huvudsakligen bör omfatta Öland.

#### *Skötselplaner*

Vi rekommenderar att man i utformandet av skötselplaner för naturområden på Öland med betesmark, alvar och skogsbryn tar hänsyn till höksångarens preferenser. Från ett skogsparti bör övergången till betesmark vara gradvis och utdragen med ett rikt buskskikt. Ett extensivt bete som hindrar igenväxning rekommenderas. Vid buskrika alvarmarker bör särskild hänsyn tas till äldre och stora lövträd vilka förmodligen spelar stor roll för näringsintaget under häckningsfasen. Igenvuxna före detta betesmarker kan utsättas för en selektiv röjning av buskskiktet för att skapa en mer variationsrik sammansättning av busk- och trädskiktet.

## Onset of breeding among Swedish Starlings *Sturnus vulgaris* in relation to spring temperature in 1981–2003

*Häckningsstarten hos svenska starar Sturnus vulgaris i förhållande till vårtemperaturen 1981–2003*

SÖREN SVENSSON

---

### Abstract

Both spring temperature and date of the first Starling *Sturnus vulgaris* egg were highly correlated between different study sites and weather stations in the southern half of Sweden. In southern Sweden, but not in northern Sweden, onset of breeding correlated strongly with spring temperature, particularly during the last ten days of April, the period that happens to coincide with the start of breeding. The response was one to two days per degree. No response was found with periods relative to the start of egg-laying, indicating that in the latter part of April the general conditions for breeding are normally satisfied as soon as

temperature reaches a certain level. Possible climatic trends were too weak to be detected in the noise of the annual fluctuations. The best current estimate of long-term spring temperature increase during the next one hundred years is four degrees, which would mean that the Starling will start egg-laying 4–8 days earlier at the end of the present than at the end of the previous century.

Sören Svensson, Department of Ecology, University of Lund, Ecology Building, S-223 62 Lund, Sweden.  
Email: [soren.svensson@zooekol.lu.se](mailto:soren.svensson@zooekol.lu.se)

---

Received 8 April 2004, Accepted 15 August 2004, Editor: R. Sandberg

### Introduction

For centuries, long-term climate changes as well as short-term weather fluctuations between years or even brief spells of aberrant weather have attracted large interest among naturalists, laymen and professionals alike (e.g. Elkins 1988, Burton 1995). These changes have been used to explain phenomena and properties such as distribution, speciation, migration, breeding biology, and anatomical and physiological adaptations. Currently a strong revival of interest in this field has been inspired by the greenhouse effect, presumed to be mainly anthropogenic, and the consequences that this may exact on wildlife (Hughes 2000, Walther et al. 2002), especially as an additional threat to certain endangered habitats and species (McCarty 2001). Most existing studies indicate that the response to climate change in different species will show few common patterns, which leads to a need to study each species separately. This observation may of course depend on the paucity of relevant studies, but the large variation in response to environmental factors in general provides strong support for a

complex response pattern. Also higher levels of organization must be considered since numerous interactions and functional dependencies exist between species within assemblies, communities and ecosystems.

The different phenophases of the avian life cycles are closely tied to climate change, many of them being adaptations with limited phenotypic flexibility, a constraint that makes it difficult or impossible for birds to adapt further and trace the change in climate (e.g. Visser et al. 1998, Stevenson & Bryant 2000, Both & Visser 2001). But long-term phenological time series are rare. Few are longer than about fifty years, and some of the most informative ones cover only the most recent decades. Hence, in spite of the fact that more than two hundred years of reliable weather data are available from many stations, especially in the northern hemisphere (see recent review in Bernes 2003, particularly p. 37, where temperature trends for Sweden are given for the different seasons separately), it is difficult to find corresponding data about biological events. Occasionally, such time series have been found, for example the so called Marsham phenological record,

covering the period 1736–1947 and containing dates on flowering and leafing of plants, and arrival of migratory birds (Sparks & Carey 1995).

The longest phenological time series usually deal with arrival dates of migrants collected by bird clubs (e.g. Butler 2003). Similar series exist from ringing stations but usually not earlier than from the 1950s (e.g. Sokolov et al. 1998). The best data on the start of the breeding season come from countries where nest record schemes have been in operation for a long period of time, for example in Britain (Crick et al. 1997, Crick & Sparks 1999), or from long-term nest-box studies of tits and flycatchers (e.g. Winkel & Hudde 1997).

Many studies simply confirm the age-old knowledge that the timing of different phenophases of a bird species shifts from year to year in relation to temperature, precipitation, and other weather factors. Most studies concern time of arrival of a migrant species and the onset of breeding in relation to spring temperature, or relate expansion or retraction of distribution ranges to climate change. Recent examples of such studies are those of Crick et al. (1997), Dunn & Winkler (1999), Thomas & Lennon (1999), and Tryjanowski et al. (2002). Some studies (e.g. Butler 2003) re-discover the fact that birds that arrive early (“weather migrants”) show a more flexible response to shifts in spring weather and hence adapt more rapidly to climate change than birds that arrive late (“calendar migrants”; usually species wintering in the tropics), but see Jenni & Kéry (2003) for more complex consequences for later phases of the annual cycle. Some time series are of proper length to be relevant for discussions of climate change (e.g. Tryjanowski et al. 2002), whereas others expand on the climate change issue based on rather brief periods of data that may have little to do with climate change (e.g. Sergio 2003). However, such shorter time series are of great value because they show how birds respond to the weather situation in different years, and such data can be used to predict the prospects of a species under different assumptions about future climatic regimes, particularly when several brief consecutive time series can be concatenated.

A number of studies try to explore the relationships to a deeper level of functional understanding. The most interesting ones point to differential phase shifts between breeding time and essential resources (Stevenson & Bryant 2000, Both & Visser 2001).

Northern Europe, especially the Arctic zone, experienced a general decline of annual mean temperature between 1950 and 1980, particularly a result of more severe winters. This temperature

decline was interrupted in the 1980s although several cold winters also occurred in the late 1970s and in the 1980s. Several authors have assumed that the interruption of the cooling trend was caused by an anthropogenic greenhouse effect. The period covered by the present study (1981–2003) is the period when the former cooling trend no longer continued.

It is not advisable to use annual mean temperature for areas of continental scale when trying to assess effects on birds because the expressions of climatic change differ between both seasons and different parts of a continent. The effects of climatic change may also be very different for birds with different migration strategies, for example a resident species versus a late arriving tropical migrant. Local weather data, relevant to a particular place and time, are necessary. The fact that it is the local weather factors that must be used is, in the case of the Starling, shown by several studies. Havlin & Folk (1961) and Dolenc (1999) suggested a shift towards earlier laying in Czechoslovakia and Croatia, Flux (1987) a shift towards later laying in New Zealand, Feare & Forrester (2002) no change in Britain (1975–1995), and my study, as will be shown, a sudden shift to earlier laying in 1988, but no change thereafter. It all seems to depend on site and selected period.

Starlings *Sturnus vulgaris* are short-distance migrants that arrive in Sweden in early spring after having wintered mainly in Britain (Svensson 1990). They arrive at the breeding sites long before they build a nest and lay the first egg. In southernmost Sweden the earliest birds may arrive already in February. In the rest of southern Sweden they arrive successively during March, and almost immediately start to visit, clean and defend a nesting cavity. The first eggs are laid in late April or early May. At the most northern site of this study (Abisko), the mean arrival date over 20 years was 33 days before laying of the first egg (data provided by Nils Åke Andersson, Abisko Scientific Research Station). Hence, Starlings spend at least one month, sometime up to two months, in the breeding area before egg-laying.

The long period between arrival and onset of breeding makes it likely that the start of breeding is determined by the local weather and other conditions experienced during March and April at the breeding sites. One cannot exclude completely that weather in the wintering area could affect time of breeding through delayed effects. However, I consider it unlikely that substantial causal effects could be transmitted over such a long period. Hence, it seems evident that the sensitive period for the onset of breeding in the Starling must be the three spring



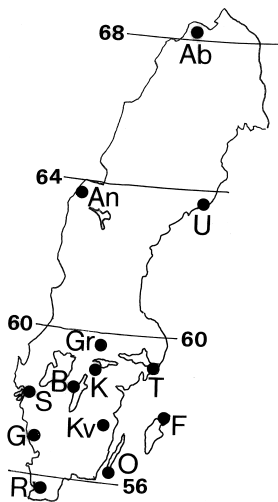


Figure 1. Location of the Starling study sites. The name of the SMHI weather station used for each study site together with its distance in kilometres to the Starling site is given within parenthesis. Figures in the map denote latitudes. Ab = Abisko (Abisko, 0), An = Anjan (Storlien, 55), U = Umeå (Umeå, 3), Gr = Grimsö (Stålldalen, 35), T = Tyresta (Stockholm, 23), K = Kvismaren (Örebro, 15), B = Bocksjö (Jönköping, 90), S = Svartedalen (Säve, 32), F = Fleringe (Visby, 40), Kv = Kvill (Målilla, 42), G = Gällared (Varberg, 35), O = Ottenby (Ölands södra udde, 5), R = Revinge (Lund, 15).

*Placeringen av undersökningsområdena. Den väderstation som använts ges inom parentes tillsammans med dess avstånd i kilometer till starområdet. Siffrorna på kartan anger breddgrad.*

months of March through May or a certain period within that time frame.

This study is based on a data set collected during a long-term Starling study at thirteen different locations distributed all over Sweden, from the very north (Abisko in northern Lapland) to the very south (the Revinge area in Skåne). The study hence covers thirteen degrees of latitude, almost from the northern range limit of the species and almost to the southern border of the area where only one breeding attempt per season is made. In Sweden, second clutches, after a successful first one, are extremely rare, which means that double-brooding, and possible time constraints because of that, are not considered in this study.

The original purpose of the project was long-term monitoring of population size and breeding performance of the Starling in relation to the load of environmental pollutants, being a part of the general environmental monitoring activities of the Nature

Conservation Agency as described in a previous paper (Svensson 2004). This particular report is a by-product of that project and a partial analysis of the total data set.

## Study areas

The location of the study sites is shown in Figure 1. The study sites have been described in a previous report (Svensson 2004). In this paper I have used data from three sites in northern and ten sites in southern Sweden. The length of the time series from other sites included in Svensson (2004) was not sufficient. I restricted this analysis to sites with laying dates from at least ten years.

## Methods

All studied Starlings bred in nest-boxes, up to one hundred at each site (Svensson 2004). At some of the sites, the nest-boxes were divided into sub-groups located several kilometres away from each other. These distances between the subgroups were small and much shorter than between even the most nearby sites: less than 3 km at Revinge, 5–11 km at Svartedalen, 7 km at Ottenby, 2 km at Kvill, 1.5 km at Kvismaren, and 4.5–9 km at Grimsö. There was no significant difference of mean date of first egg between the subgroups within the same site. A maximum difference of 1.3 days was found between two subgroups at Grimsö. In individual years the difference was two days, or less, in 91% of the comparisons, and it was more than four days in only one case. The correlation coefficients between dates were in no case lower than 0.9. Hence, the first date within a site, independent of which subgroup it derived from, was accepted as a proper measure to use for that site.

All nest-boxes were inspected several times during the breeding season in order to determine the date of the first egg, final clutch size, and the number of fledglings. In the majority of cases the date of the first egg was determined exactly by at least one visit during the laying period (the Starling lays one egg per day). In a few cases, the laying period was missed. In most of these cases, the laying date could be back-calculated on the basis of information from the other visits. Data were accepted for this study if laying date could be determined with an error no larger than plus or minus one day. The back-calculations were made on the basis of visits close enough to the laying period to permit this precision or from a known hatching date, assuming that

hatching occurs eleven days after the last egg. Among the areas in southern Sweden this level of precision was not reached for Grimsö in 1981 and 1982. For the areas in northern Sweden, this lack of precision prevailed in several years. All these cases have been excluded from the analysis. At Kvill in 1996, only one pair bred, laying the first egg extremely late (on 29 May); this case was also excluded.

Throughout I have used the date of the first egg in each colony. Alternatives would have been to use the mean, modal or median date. Mean date is not well suited for the purpose since the distribution of laying dates is biased towards later dates because of replacement clutches. Modal and median date would both be proper measures but would differ little from the first date because of the strong laying synchrony in this species (Karlsson 1983, Feare 1984). Modal or median dates lied only 2–3 days later than the first date. In my colonies in southern Sweden and the one at Umeå, there was only eleven cases when there was an interruption in the sequence of days with layings, and only two cases when this interruption was longer than one day (two days at Umeå in 1994 and 4 days at Tyresta in 1987). Hence, for all these sites, the date of the first egg gives the same results as if I had used modal or median date. At Anjan and Abisko, the frequency of delays between the first and next date with laying was higher and the intervals longer. At Anjan there were 1 (1987), 1 (1992), 3 (1989), and 4 (1988) days between the first and next laying in these four different years. At Abisko the intervals were 3 (2000), 4 (1983), 4 (1995), 4 (2001), 4 (2002), 7 (1997), and 13 (1992) days. The small number of clutches at the latter site (often only 1–3; Svensson 2004) makes it, however, impossible to determine which date would be the most appropriate to compare with spring temperature, so I have arbitrarily chosen the first date also for this site.

Temperature data were obtained from the Swedish Meteorological and Hydrological Institute. The weather station selected for each Starling study site and its distance from the study site are listed in the caption of Figure 1. In most cases, the nearest weather station was selected, but with some exceptions they were rather distant away, or at a different elevation. Consequently, the absolute temperatures were not the same as at the Starling sites. However, for studying correlations between temperature and onset of breeding, this is of lesser importance.

In this paper I use mean daily temperature. Since the analysis of Easterling et al. (1997) suggested that the global temperature increase is to a large extent

due to an increase of minimum temperature, I initially performed a number of calculations based also on daily minimum or maximum temperatures. However, I soon found that the results were identical to those based on mean temperature. This is in good accordance with the findings in Easterling et al. (1997) that, in Scandinavia, neither mean nor minimum or maximum temperature has shown any trend since 1950. I analysed trends in mean temperature for both calendar periods and for periods relative to the date of egg-laying. I first studied the monthly means of March, April and May, and the mean for the period 1 March through 10 May. Although there was no significant trend in temperature, either in northern or southern Sweden during the period, the stations in southern Sweden indicated a weakly positive trend for April. Therefore I also analysed the temperature trends for a number of shorter calendar periods: 1–15 and 16–31 March, 1–10, 11–20, and 21–30 April, and 1–10 May.

I calculated the correlations between laying date and temperature for these different calendar periods and for the following relative periods setting the laying date as day 0: days 24–15, 14–10, 9–0, 9–5, and 4–0 before the first egg, and days 1–5 after the first egg. The correlation coefficients were calculated using the regression function of the Excel data analysis module.

In order to summarize my findings for southern Sweden in a simple way, I did as follows. I calculated the mean temperature of all ten weather stations for the period 21–30 April. To summarize laying dates, I first calculated the annual relative laying date for each site, using the mean laying date in 1988–2003 for that site as datum. Then I calculated the mean annual relative laying date for all stations. Note that for 1991 and 1992, data from only two and three sites, respectively, were available.

Throughout the paper, significance levels are as follows: \*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.01$ , and \*\*\*  $P < 0.001$ .

## Results

### *Date of first egg*

The dates when the first egg was laid at each of the study sites are given in Appendix 1. The regressions of laying date on year are given in Table 1. Almost all trends were negative, indicating that laying occurred earlier in more recent years ( $P = 0.12$ ; binomial test). However, the correlations were weak and significant ( $P < 0.05$ ) at only five of the thirteen sites. Appendix 1 shows that there were a number of comparatively late years before 1988. No trend was found at any of

Table 1. Linear regression of date of first egg on year, and a comparison of mean date of first egg in 1981–1987 vs. 1988–2003 (date 1 = 1 April). The number of years is given within parentheses. For the specific years included, see Appendix 1. The difference in days between the two periods was tested by t-test. n.d. = no data.  
*Linjär regression för datum för första ägget mot år, samt jämförelse mellan medeldatum för första ägget under perioderna 1981–1987 och 1988–2003 (datum 1 = 1 april). Antal år ges inom parenteser. För vilka specifika år som ingår, se Appendix 1. n.d. = inga data.*

	Slope all years <i>Lutning alla år</i>	Slope 1988–2003 <i>Lutning 1988–2003</i>	Mean date 1981–1987 <i>Medeldatum 1981–1987</i>	Mean date 1988–2003 <i>Medeldatum 1988–2003</i>	Difference in days <i>Skillnad i dagar</i>
Revinge	-0.30*	+0.04	33.0 (4)	26.3 (15)	6.7***
Gällared	-0.26	+0.04	36.0 (3)	29.5 (15)	6.5*
Ottenby	+0.03	+0.03	n.d.		
Svartedalen	-0.27	+0.08	34.0 (7)	28.4 (16)	5.6*
Kvill	-0.22	+0.42	35.5 (6)	31.5 (10)	4.0*
Fleringe	-0.29*	-0.09	29.0 (5)	24.2 (15)	4.8**
Bocksjö	-0.26	+0.46	35.7 (6)	30.8 (11)	4.9*
Tyresta	-0.29*	-0.07	32.0 (5)	27.1 (16)	4.9**
Kvismaren	-0.24	-0.24	n.d.		
Grimsö	-0.31*	-0.16	34.8 (5)	30.2 (16)	4.6*
Anjan	-0.16	+0.92	44.0 (3)	40.7 (7)	3.3
Umeå	-0.19	-0.19	n.d.		
Abisko	-0.64*	-0.69	48.0 (4)	41.1 (15)	6.9

the sites for the period 1988–2003 (Table 1). This means that the weak negative trends for the whole time series were caused by the late springs before 1988. This is confirmed by comparing mean laying dates for the two periods 1981–1987 and 1988–2003. Laying occurred 3–7 days later in the former period, and the difference was significant at all sites in southern Sweden (Table 1).

#### *Temperature trends 1981–2003*

No significant temperature trends were found during the 23-year study period for mean temperature of any of the whole months of March, April, and May separately, or for the whole three-month period. The result was the same whether the daily minimum, maximum or mean temperature was used. There was, however, a weak but non-significant positive regression for April. When the shorter calendar periods were analysed, significant positive trends were found for the last ten days of April at ten of the thirteen stations. The regression coefficients were 0.07–0.17 for the three non-significant and 0.11–0.22 for the ten significant ones. The average coefficient for all thirteen weather stations was 0.16 degrees per year. This late April period happens to

coincide with the laying period for the Starling in most of the study areas (Appendix 1).

For the other five periods, the regression coefficients were significant for none of the stations. However, the coefficients clearly tended to be positive in a majority of the cases: all were positive in the period 1–15 March (range 0.07–0.14, mean 0.09), 12 positive and one negative 15–31 March (range –0.02–0.12, mean 0.04), seven positive and six negative 1–10 April (range –0.07–0.10, mean 0.00), nine positive and four negative 11–20 April (range –0.03–0.12, mean 0.02), and all positive 1–10 May (range 0.01–0.11, mean 0.06).

#### *Correlations between areas*

Appendix 2 shows correlations of laying dates between the study areas. The correlation coefficients were high and most of them significant for the sites in southern Sweden. Also laying dates at Anjan (North Sweden) correlated with those at the southern sites although significantly so in only half of the cases. The correlations with the two most northern sites were, however, weak. There was no significant correlation between the three northern sites.

### *Correlation between mean temperature and laying date, relative periods*

The correlations between laying date and temperature during the different periods relative to laying date were non-significant in almost all cases. For the areas in southern Sweden they were even far from significant. In northern Sweden they were actually positive in several cases indicating an inverse relationship between laying date and temperature. However, the only significant correlation was a positive one at Abisko for the period 4 to 0 days before laying ( $r=0.52$ ,  $P<0.05$ ).

### *Correlation between mean temperature and laying date, calendar periods*

When correlating laying date with mean temperature during the different calendar periods it was found that the northern sites differed from the southern ones (Appendices 3 and 4). There seemed to be no correlation between temperature and laying date at the northern sites. The single correlation at Anjan for the period 16–31 March is likely to be spurious. In southern Sweden, the onset of breeding correlated with temperature, most often strongly, at all sites for April but much less strongly and only for five of the ten sites for March (Appendix 4). There were no significant correlations for the whole of May. There were also strong correlations between breeding date and mean temperature for the whole period 1 March through 10 May, but this was of course mainly an effect of the April correlations. When the briefer periods were analysed (Appendix 3) it was found that the main reason for the strong correlations with April temperature was the period 21–30 April. Also for other periods, there were negative correlations, particularly for the period 16–31 March, but, interestingly, not for the period 1–10 April. Almost all correlations, independently of period, were negative also when they were not significant. This result strongly indicates a general relationship between onset of breeding and spring temperature, but that the effect was most pronounced for the period 21–30 April, the period when the Starlings started egg-laying in most years.

## **Discussion**

### *Past climate change, and change during 1981–2003*

For a discussion of Starling phenology and climate change, a focus on only the most recent decades is of

course relevant in the present study. However, a brief review of what has happened in the more distant past and of what may happen in the future will put our current brief period in perspective. The temperature changes in Sweden have been analysed by Alexandersson & Eriksson (1989) for the period from 1860 through 1987, thus until the early years of this study. The analysis was made for northern and southern Sweden separately and also, and more importantly, separately for spring, summer, autumn and winter. Spring (March–May) temperature is the relevant factor in the current study. In northern Sweden there was an increase of the ten-year mean temperature of about one degree between 1860 and 1930, then no trend during the rest of the period but with higher values around 1950 and 1980 and lower values during the 1970s. In southern Sweden the ten-year means increased with about half a degree between 1860 and 1900. After 1900, no trend can be observed. We can conclude that spring temperature changed little during the fifty years preceding this Starling study. This also means that the Starling had a long time to adapt to the spring temperature patterns characterizing the time when this study started. If no further changes were found thereafter, no selection on spring phenology needs to be considered.

As quite clear from the results obtained in this study there was no general trend in spring temperature during 1981–2003. No trend would therefore be expected for the dates of onset of breeding. However, such trends were found for the whole period, although only weakly significant in most cases (but none was found for the period 1988–2003). The analysis of shorter calendar periods revealed that the reason for the trends in egg laying dates was probably that there were significant temperature trends for the last ten days of April, and this happens to be the period when the Starlings start or are about to start breeding. This would indicate that the most important phenological response is an immediate, not a delayed one.

In order to make projections into the future, we must go to different climatic models, for example those used by SWECLIM (Bergström 2003), which suggest a long term spring temperature increase of about four degrees during the next one hundred years.

### *Correlations between areas*

In spite of the fact that the laying dates emanated from slightly different years, and in some cases from rather few years, the correlation coefficients were impressively high, and all were positive, for the

thirteen sites in southern Sweden (Appendix 2). This result strongly indicates that a common factor governs the onset of breeding over the whole of southern Sweden. Local factors, such as latitude and elevation, of course determine the absolute mean date, but the co-variation cannot depend on site-specific factors. It is likely that spring temperature shifts between years, similar over a large region, is the most important factor that explains the strong correlations.

The three northern areas showed few significant correlations among them, and only Anjan showed some correlations with the southern sites. However, it is not possible to conclude much from this because the number of clutches was small in many years, and the three sites were much more distant from each other than were those in southern Sweden.

### *Spring temperature and onset of breeding*

This analysis has been limited to a maximum period of 23 years for two of the thirteen sites and briefer periods of variable length for the other sites. Even the longest runs of years are brief when climate effects are to be analysed. Meteorologists usually use periods of at least 30 years when analysing anomalies around climate “normals” in order to eliminate the effects of short-term weather cycles, many of which are driven by the periodic North Atlantic front oscillations in Scandinavia. Briefer periods are therefore difficult to analyse in terms of climate change, and many authors have drawn too far-reaching conclusions from too brief time series, and I am of course at risk of doing the same with my mere two decades of data.

Although most regressions were positive, it is clear from this analysis that spring temperature, with the exception of late April, has not shown any significant trend in Sweden since the early 1980s. It is therefore not surprising that few significant trends were found for date of the first egg. The trends of the first egg depended on a few late years before 1988 (Table 1) with no trends at all in 1988–2003, in agreement with the absence of a temperature trend.

Two main patterns emerge from the study. First, there was a very strong correlation between different sites in southern Sweden. Second, of the two components of variation, trend and residual variation about the trend, the latter was by far the most important one for the Starling in spite of the time series being up to 23 years long. Thus, until now, annual variation of spring weather, not climate change, has been the factor, directly or indirectly, determining onset of breeding in the Starling.

This result may be valid for a wider area than only Sweden. A British study also found no trend towards earlier laying during the period 1975–1994 (Feare & Forrester 2002, their figure on p. 77). Using their data I found that the slope of the linear trend was  $-0.23$  which is far from significant ( $P > 0.2$ ). However, the fact that this time series, as well as most of mine, demonstrated a negative slope, may indicate that actually there is a long-term trend towards earlier breeding in the Starling although this cannot be statistically ascertained because the time series are yet too short. The average slope at the ten sites in southern Sweden was  $-0.24$  and at all thirteen sites  $-0.26$ , slopes that are very similar to the one from the British site. But again, these slopes depended only on a difference between the early and late parts of the period; there was no significant trend after 1987 (Table 1).

One of my time series, the one from Revinge, can be expanded backwards to 1973 thanks to the data provided by Karlsson (1983) who worked at exactly the same site and used the same number of nest-boxes. The first egg was laid as follows: 1 May 1973, 26 April 1974, 29 April 1975, 4 May 1976, 2 May 1977, and 30 April 1980. These data strengthen the assumption that there is no real long-term trend but that the trends found rather depend on a number of late years in 1976–1987. The years 1973–1975 were about as early as 1988–2003.

### *Some results from other studies*

There are a number of time series on different phenophases of birds that are long enough to have the potential to reveal effects of climate change on the start of breeding and not only the effects of short-term weather cycles. There are several detailed population studies, one being the Great Tit *Parus major* study at Marley Wood (Crick et al. 1997), which shows that laying date closely tracked the warmth sum for March and April.

Other types of data are those on the timing of spring migration at ringing stations (e.g. Sokolov et al. 1998). That kind of data becomes particularly valuable when the arrival of the birds can be tied to the breeding time of local populations (Sokolov & Payevski 1998).

Dolenec (1999) found a non-significant trend towards earlier laying (0.25 days per year) in Croatia for the period 1980–1999. Havlin & Folk (1961) provided data from Czechoslovakia on the number of ringed broods in different five-day periods during 1940–1944 and 1948–1957. I read the modal periods

of ringed first broods from their figure 2 for this 18-year period. The linear trend was less than 0.01 days per year towards earlier breeding but sequences of years differed so much from each other that this trend was far from significant ( $P > 0.2$ ).

### Conclusions and projection

The general relationship between temperature during the last ten days of April and onset of breeding in southern Sweden is summarized in Figure 2. The slope of the regression line is very close to a shift of onset of breeding by one day for every degree of temperature change. The corresponding shift in relation to temperature during the whole of April or all spring is about two days per degree temperature (Appendix 4).

This study shows that spring temperature has not changed much in Sweden since the early 1980s. In accordance with this, the main effect on date of breeding was the annual variation of spring temperature and not climate change. Starlings followed the general pattern for birds that arrive early. They were flexible and traced spring temperature, particularly that of late April. This indicates that if the climate will change in the future, we would expect the Starling to respond to that change. The absence of correlations between the relative periods before onset of laying shows that the present spring climate will always create suitable breeding conditions in southern Sweden on about 20 April, and likely earlier, if mean temperature increases in the future. The exact date of egg laying will then be modified by the temperature about that date.

The range of dates when the “Starling spring” arrived was not wide enough in this study to show what would happen if spring would arrive very much earlier. This remains to be seen, and the result would be very interesting in the perspective of possible adaptive constraints, as suggested for tits and flycatchers (Visser et al. 1998). If Starlings are able to adapt to much earlier springs will mainly depend on whether or not their food species will be able to adapt.

If, however, we assume that the response of one or two days per degree temperature (Figure 1, Appendix 3 and 4) will remain the same even if average April temperature will increase considerably, we can estimate when the Starling will start to breed in the future. The current best estimate of climate change for Sweden is probably that produced by SWECLIM (Bergström 2003). Mean spring temperature is projected to be about four degrees higher in 2071–

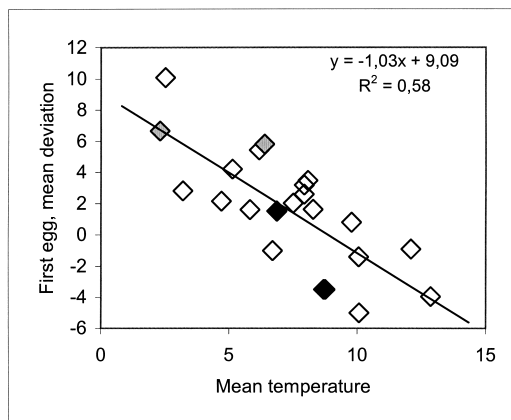
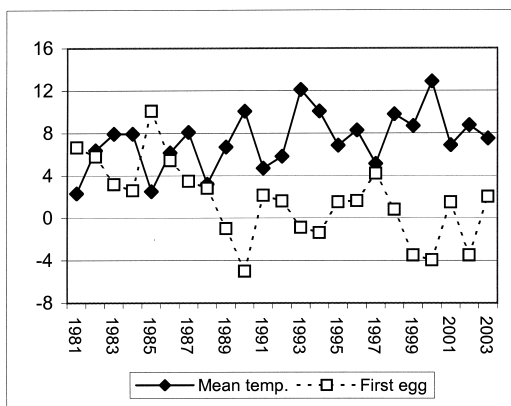


Figure 2. Upper panel: Mean laying date of the Starling (open symbols), relative to the mean laying date in 1988–2003, at the ten study sites in southern Sweden, and mean temperature for the period 21–30 April at the ten corresponding weather stations. Lower panel: Diagram showing the correlation, using the same data set. Black symbols: years with two almost identical values. Grey symbols: 1991 and 1992, when data from only two and three sites, respectively, were available (cf. Appendix 1). The mean shift of laying date is one day per degree temperature.

Övre diagrammet. Medeldatum för äggläggningen hos staren (övre), relativt till medeldatum för 1988–2003, vid de tio undersökningsområdena i södra Sverige samt medeltemperaturen (övre) för perioden 21–30 april vid de tio motsvarande väderstationerna. Nedre diagrammet. Korrelationsdiagram för samma värden. Svarta symboler: år med två nästan identiska värden. Grå symboler: 1991 och 1992 med värden från bara två resp. tre undersökningsområden (se Appendix 1). Den genomsnittliga ändringen av läggdatum är en dag per grad temperaturförändring.

2100 than it was during the last decades of the 20th century. That means that one would expect the Starling to start breeding about four to eight days earlier at the end of the present century. This means that the long-term change is within the normal annual variation and explains why it is so difficult to detect long-term trends among the noise of annual weather fluctuations when data from only a few decades are available and climate change is slow.

## Acknowledgements

Many people took part in the field work. I am grateful to all of them. They were listed in Svensson (2004). The temperature data were kindly provided by Eva Edquist at SMHI, Norrköping (permit dated 14 August 2003). The Nature Conservation Agency provided the funds. I also thank Hans Källander, Fabrizio Sergio, and an anonymous referee for constructive comments.

## References

- Alexandersson, H. & Eriksson, B. 1989. *Climate fluctuations in Sweden 1860–1987*. SMHI Reports Meteorology and Climatology, Nr 58.
- Bergström, S. 2003. Klimat och vatten i Sverige – om observationer och scenarier. Pp. 63–87 in *Klimatmodellering och klimatscenarier ur SWECLIMs perspektiv* (Persson, G., ed.). SMHI Reports on Meteorology and Climatology, No 102.
- Bernes, C. 2003. *En varmare värld. Växthuseffekten och klimatets förändringar*. Monitor-18. Naturvårdsverket & SMHI.
- Both, C. & Visser, M. E. 2001. Adjustment to climate change is constrained by arrival date in a long-distance migrant bird. *Nature* 411: 296–298.
- Burton, J. F. 1995. *Birds and Climate Change*. Christopher Helm, London.
- Butler, C. J. 2003. The disproportionate effect of global warming on the arrival dates of short-distance migratory birds in North America. *Ibis* 145: 484–495.
- Crick, H. Q. P., Dudley, C., Glue, D. E. & Thomson, D. L. 1997. UK birds are laying eggs earlier. *Nature* 388: 526.
- Crick, H. Q. P. & Sparks, T. H. 1999. Climate change related to egg-laying trends. *Nature* 399: 423–424.
- Dolenec, Z. 1999. The laying date of Starlings *Sturnus vulgaris* in northwestern Croatia. *Ornis Svecica* 9: 224–226.
- Dunn, P. O. & Winkler, D. W. 1999. Climate change has affected the breeding date of tree swallows throughout North America. *Proc. R. Soc. Lond. B* 266: 2487–2490.
- Elkins, N. 1988. *Weather and bird behaviour*. Second edition. T & A D Poyser, London.
- Easterling, D. E., Horton, B., Jones, P. D., Peterson, T. C., Karl, T. R., Parker, D. E., Salinger, M. J., Razuvayev, V., Plummer, N., Jamason, P. & Folland, C. K. 1997. Maximum and minimum temperature trends for the globe. *Science* 277: 364–367.
- Feare, C. J. 1984. *The Starling*. Oxford University Press, Oxford.
- Feare, C. J. & Forrester, G. J. 2002. The dynamics of a suburban nestbox breeding colony of starlings *Sturnus vulgaris*. Pp. 73–90 in *Investigations into the causes of the decline of starlings and house sparrows in Great Britain* (Crick, H. Q. P., Robinson, R. A., Appleton, G. F., Clark, N. A. & Rickard, A. D., eds.). Department for Environment, Food & Rural Affairs, London.
- Fluxus, E. C. 1987. Drift in laying dates of Starlings, *Sturnus vulgaris* L. *Ornis Scand.* 18: 146–148.
- Havlin, J. & Folk, C. 1961. The breeding season and number of young in the Starling, *Sturnus vulgaris* L., in Czechoslovakia. *Zoologické Listy (Folia Zoologica)* 10 (24): 67–84.
- Hughes, L. 2000. Biological consequences of global warming: is the signal already. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 56–61.
- Jenni, L. & Kéry, M. 2003. Timing of autumn bird migration under climate change: advances in long-distance migrants, delays in short-distance migrants. *Proc. R. Soc. Lond. B* 270: 1467–1471.
- Karlsson, J. 1983. *Breeding of the Starling* (*Sturnus vulgaris*). PhD dissertation, Department of Animal Ecology, University of Lund.
- McCarty, J. P. 2001. Ecological consequences of recent climate change. *Conservation Biology* 15: 320–331.
- Sergio, F. 2003. Relationship between laying dates of black kites *Milvus migrans* and spring temperatures in Italy: rapid response to climate change? *Journal of Avian Biology* 34: 144–149.
- Sokolov, L. V., Markovets, M. Y., Shapoval, A. P. & Morozov, Y. G. 1998. Long-term trends in the timing of spring migration of passerines on the Courish Spit of the Baltic Sea. *Avian Ecology and Behaviour* 1: 1–21.
- Sokolov, L. V. & Payevsky, V. A. 1998. Spring temperature influences year-to-year variations in the breeding phenology of passerines on the Courish Spit, eastern Baltic. *Avian Ecology and Behaviour* 1: 22–36.
- Sparks, T. H. & Carey, P. D. 1995. The responses of species to climate over two centuries: an analysis of the Marsham phenological record, 1736–1947. *Journal of Ecology* 83: 321–329.
- Stevenson, I. R. & Bryant, D. M. 2000. Climate change and constraints on breeding. *Nature* 406: 366–367.
- Svensson, S. 1990. The decline of the Starling *Sturnus vulgaris* population. Pp. 180–191 in *Baltic Birds 5*, Vol. 2 (Vikse, J. & Vilks, I., eds.). Zinate Publishers, Riga.
- Svensson, S. 2004. The recent decline of the Starling *Sturnus vulgaris* population in Sweden: a 22 year nest-box study. *Ornis Svecica* 14: 28–46.
- Thomas, C. D. & Lennon, J. J. 1999. Birds extend their ranges northwards. *Nature* 399: 213.
- Tryjanowski, P., Kuzniak, S. & Sparks, T. 2002. Earlier arrival of some farmland migrants in western Poland. *Ibis* 144: 62–68.
- Visser, M. E., van Noordwijk, A. J., Tinbergen, J. M. & Lessells, C. M. 1998. Warmer springs lead to mistimed reproduction in great tits (*Parus major*). *Proc. R. Soc. Lond. B* 265: 1867–1870.
- Walther, G.-R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T. J. C., Fromentin, J.-M., Hoegh-Guldberg, O. &

Bairlein, F. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416: 389–395.

Winkel, W. & Hudde, H. 1997. Long-term trends in reproductive traits of tits (*Parus major*; *P. caeruleus*) and Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca*. *Journal of Avian Biology* 28: 187–190.

## Sammanfattning

Klimat och väder, och dess effekter på fåglarnas tidsschema, har fascinerat människor i alla tider, men frågan har blivit ännu mera aktuell under senare decennier på grund av uppmärksamheten kring den växthuseffekt som antas vara orsakad av människan. Det är förvisso ingen nyhet att fåglarnas ankomst på våren och deras häckningsstart påverkas av temperaturen. Det finns dock skäl att närmare studera förhållandena och speciellt hur olika arter reagerar lokalt. Det är nämligen så att de globala växthuseffekter som man oftast hör talas om inte behöver gälla för ett mindre område. Och eftersom många fåglar rör sig inom rätt begränsade områden är det bara vad som sker i dessa områden som kan påverka deras fenologi. Vidare kan utvecklingen vara olika under olika årstider. De svenska starna flyttar till Storbritannien under vinter, varför det bara är förhållandena i Skandinavien och Nordsjöområdet som är avgörande och sannolikt speciellt eventuella temperaturförändringar mellan ankomsten i mars och häckningsstarten i slutet av april eller början av maj.

Under åren 1981–2003 insamlades data om när första ägget lades i tretton holkområden spridda över hela Sverige från Abisko i norr till Revinge i söder (Figur 1, Appendix 1). Jag erhöll temperaturuppgifter för månaderna mars, april och maj från SMHI. Först studerade jag hur datum för häckningsstarten hade förändrats under dessa drygt tjugo år, därefter eventuella förändringar i temperaturen under hela våren eller delar av våren, och slutligen undersökte jag vilka korrelationer det fanns mellan temperatur och häckningsstart.

Det fanns en antydning till att häckningsstarten inföll successivt tidigare (Tabell 1), men effekten var svag och signifikant bara för några områden. En närmare analys (Tabell 1) visade att effekten berodde på några sena år under perioden 1981–1987, men att det därefter inte funnits någon som helst trend mot tidigare datum. Genom att analysera tempera-

turutvecklingen de olika vårmånaderna separat och dessutom under olika kortare perioder kunde jag visa att den positiva temperaturutvecklingen var koncentrerad till de sista tio dagarna i April. Detta råkar vara den period då starna lägger ägg inom större delen av södra Sverige. En jämförelse mellan de olika områdena (Appendix 2) visade att det var mycket hög korrelation för läggningsdatum bland alla sydsvenska områden.

Det var med utgångspunkt från detta inte förvånande att den bästa korrelationen mellan starnens läggningsdatum och temperaturen erhöles för perioden 21–30 april (Appendix 3). Betydligt svagare och fåtaligare korrelationer erhöles för de två första tio-dagarsperioderna i April. Det var litet överraskande att flera korrelationer också erhöles med de sista tio dagarna i mars. Men även med hela april och med hela våren erhöles signifikanta korrelationer (Appendix 4).

Förutom att studera starnens äggläggning i förhållande till bestämda kalendariska perioder beräknade jag också regressionen mellan häckningsstart och temperaturen under relativa perioder av olika längd i förhållande till första äggets läggning. Det visade sig att inga samband fanns mellan läggdatum och medeltemperaturen olika perioder före detta datum.

Slutsatsen från denna studie är att om det pågår en höjning av vårtemperaturen så har den gjort sig gällande i mycket ringa grad under de senaste två decennierna och i konsekvens med detta har starnens äggläggning i genomsnitt ändrats mycket litet. Det som helt dominerar bilden är de årliga fluktuationerna i äggläggningsdatum, vilka är nära korrelerade med temperaturen i slutet av april det aktuella året. Svaret på temperaturvariationerna är ungefär en dag per grad om man använder perioden 21–30 april (Figur 2) och ungefär två dagar per grad om man använder hela våren (Appendix 4).

Vill man göra en långsiktig prognos utifrån de förmodligen bästa klimatförutsägelser vi har för Sverige så finner vi att SWECLIM räknar med ungefär fyra graders temperaturökning under vårmånaderna under de kommande ca 100 åren. Det skulle innebära att starnen i genomsnitt kommer att lägga sitt första ägg fyra till åtta dagar tidigare vid slutet av detta sekel än den gör i dag.



Appendix 1. Dates of first egg in each area and year. Date 1 is 1 April. Empty cell = no data. The acronyms denote the study areas according to Appendix 2.

*Datum för första ägget i varje område och år. Datum 1 = 1 April. Tom cell = uppgift saknas. Förkortningarna anger området enligt Appendix 2.*

	REV	GÄL	OTT	SVA	KVL	FLE	BOC	TYR	KVS	GRI	ANJ	UME	ABI
1981	32			36									
1982				35	35		37						
1983	31			28	36	28	33	31		33			44
1984				31	33	28	32	32		31			49
1985	38	39		37	41	34	42	35		42	49		48
1986		36		37	34	28	36	32		36	39		
1987	31	33		34	34	27	34	30		32	44		51
1988	28	28	29	33	32	30	33	31	31	33	43	40	45
1989	24	29	23	25	30	22	30	26	30	31	34	51	33
1990	22	25	20	20	26	19	24	24	24	26	35	27	51
1991		39	25	29	34	27	30	27	29	33	44	42	36
1992	28	27	26	31	32	25	32	31	31	33	44	38	57
1993	27	29	25	27	30	23	28	27	27	28	41	33	
1994	27	29	24	28	28	25	27	26	25	27	44	36	43
1995	27	31	25	28	34		33	25	31	35		42	40
1996	26	28	25	36		24	34	28	30	32		39	56
1997	32	35	30	32	35	26	35	31	32	34		40	46
1998	26	28	26	27	34	26	33	28	29	31			34
1999	25	27	23	26		25		21	22	25			34
2000	22		20	25		19		25	25	27			35
2001	29	31	26	32		26		29	29	29			34
2002	25	27	24	24		20		24	23	26			35
2003	27	32	28	32		26		30	27	33			37
Mean	28	31	25	30	33	25	33	28	28	31	42	39	43
Years	19	18	16	23	16	20	17	21	16	21	10	10	19

Appendix 2. Correlations between first egg laying date for all areas. The correlation coefficients in percent in the upper right part. Number of years common to the compared areas at the lower left. The column acronyms are the three capital letters of the area names in the first column.

*Korrelationer mellan första ägglägningsdatum för samtliga områden. Korrelationskoefficienterna i procent uppe till höger. Antal gemensamma år för områdena nere till vänster. Kolumnförkortningarna är de tre versala bokstäverna i områdesnamnen i första kolumnen.*

	REV	GÄL	OTT	SVA	KVL	FLE	BOC	TYR	KVS	GRI	ANJ	UME	ABI
REVinge		91***	90***	77***	88***	88***	84***	82***	62*	79***	88**	19	33
GÄLlared	16		54*	60**	77**	74**	62*	59**	41	73***	52	40	-2
OTTenby	15	15		76***	75*	81***	80**	79***	65**	70**	70	30	14
SVArtealdalen	19	18	16		72**	76***	84***	78***	65**	74***	67*	30	44
KVILi	12	13	10	16		86***	92***	74**	83***	91***	69*	54	-1
FLERinge	16	16	14	19	14		82***	78***	59*	80***	79**	35	23
BOCKsjö	13	14	11	17	16	15		80***	92***	93***	59	56	13
TYResta	18	18	16	21	15	19	16		77***	79***	65*	18	48*
KViSmaren	15	15	16	16	10	14	11	16		91***	26	68*	32
GRImso	18	18	16	21	15	19	16	21	16		56	63*	33
ANJan	8	10	7	10	10	10	10	10	7	10		-7	31
UMEå	9	9	10	10	9	10	10	10	10	10	7		-63
ABIsko	17	16	15	19	13	17	14	19	15	19	8	9	

Appendix 3. Correlation between date of first Starling egg and mean daily temperature at 13 sites and for six different spring periods during years with data on egg-laying available. The trend is number of days per degree mean temperature. The other figures are Pearson correlation coefficients.

*Korrelationen mellan datum för starens första ägg och dygnsmedeltemperaturen under sex sex olika kalenderperioder. Trenden är antal grader per dag. Övriga siffror är Pearson korrelationskoefficienter.*

	Years År	Trend (slope)	1–15 March	16–31 March	1–10 April	11–20 April	21–30 April	1–10 May
<i>South Sweden</i>								
Revinge	19	-0.30 *	-0.40	-0.60 **	-0.12	-0.48 *	-0.69 **	-0.65 **
Gällared	18	-0.26	-0.22	-0.37	-0.20	-0.29	-0.52 **	-0.41
Ottenby	16	+0.03	-0.33	-0.59 **	-0.25	-0.71 **	-0.81 ***	-0.45
Svartedalen	23	-0.27	-0.51 *	-0.59 **	-0.26	-0.54 **	-0.56 **	-0.52 *
Kvill	16	-0.22	-0.22	-0.51 *	-0.22	-0.48	-0.61 *	-0.71 **
Fleringe	19	-0.35 *	-0.39	-0.58 **	-0.06	-0.49 *	-0.74 ***	-0.34
Bocksjö	17	-0.26	-0.22	-0.50 *	-0.37	-0.38	-0.63 **	-0.58 *
Tyresta	21	-0.29 *	-0.19	-0.60 **	-0.54 *	-0.51 *	-0.57 **	-0.18
Kvismaren	15	-0.20	-0.27	-0.39	-0.36	-0.25	-0.71 **	-0.37
Grimsö	21	-0.31 *	-0.08	-0.39	-0.54 *	-0.37	-0.78 ***	-0.48 *
<i>North Sweden</i>								
Umeå	10	-0.19	+0.29	-0.29	+0.21	+0.18	-0.49	-0.60
Anjan	10	-0.16	-0.33	-0.64 *	+0.53	-0.36	-0.35	-0.59
Abisko	19	-0.64 *	+0.27	-0.27	-0.33	-0.09	-0.37	-0.16

Appendix 4. Correlation between date of first Starling egg and mean daily temperature at 13 sites and for March, April, and whole spring (1 March–10 May) during years with data on egg-laying available. R is the Pearson correlation coefficient. B is the trend in number of days per degree mean temperature.

*Korrelationen mellan datum för starens första ägg och dygnsmedeltemperaturen under mars, april och hela våren (1 mars–10 maj). Trenden är antal dagar per grad. Övriga siffror är Pearson korrelationskoefficienter.*

Study site Område	Years År	March			April			March – 10 May		
		R	B	P	R	B	P	R	B	P
<i>South Sweden</i>										
Revinge	19	0.54	-1.13	*	0.86	-2.87	***	0.81	-2.40	***
Gällared	18	0.31	-0.69		0.58	-1.85	*	0.53	-1.65	*
Ottenby	16	0.50	-1.07	*	0.89	-2.91	***	0.71	-2.01	**
Svartedalen	23	0.63	-1.66	**	0.77	-1.75	***	0.87	-3.37	***
Kvill	16	0.40	-0.60		0.77	-2.16	***	0.75	-1.81	***
Fleringe	19	0.56	-1.17	**	0.75	-2.07	***	0.77	-2.27	***
Bocksjö	17	0.39	-0.64		0.79	-2.54	***	0.65	-2.01	**
Tyresta	21	0.48	-0.85	*	0.77	-1.75	***	0.72	-1.83	***
Kvismaren	15	0.12	-0.22		0.88	-2.46	***	0.56	-1.54	*
Grimsö	21	0.29	-0.47		0.71	-1.32	***	0.59	-1.20	**
Mean Medeltal			-0.85			-2.17			-2.01	
<i>North Sweden</i>										
Umeå	10	0.03	+0.09		0.11	-0.57		0.20	-1.13	
Anjan	10	0.51	-1.02		0.18	-0.51		0.61	-2.01	
Abisko	19	0.04	+0.14		0.36	-1.58		0.18	-0.93	

## Korta rapporter *Short communications*

### Morphometrical data from 30 bird species on spring migration in northern Tunisia

*Morfometriska data från 30 fågelarter under vårflyttning i norra Tunisien*

JONAS WALDENSTRÖM, ULF OTTOSSON & FREDRIK HAAS

In spring, billions of Palaearctic birds that have spent the winter in sub-Saharan Africa, cross the desert in a giant migratory leap on the journey to their breeding grounds (Moreau 1972). Despite more than hundred years of ringing, we still don't have fully conclusive evidence on how these birds cope with the crossing of the Sahara. Birds could either cross the desert and the Mediterranean Sea directly in a non-stop flight, or use an intermittent flight strategy, e.g. to stopover in one of the few available oases or to seek shade during the heat of the day in whatever shelter that may be available (caves, stones, vegetation etc.). For most individuals, the widely scattered oases are not available as stopover sites, but studies in the Algerian part of the desert have shown that some birds do utilize these places during the spring migration (Bairlein 1985, 1992). Of the birds studied in these oases, lean individuals fed intensively and put on migratory fuel deposits, while already fat birds mainly rested before continuing their migration the following night.

Swedish ringers from Ottenby Bird Observatory trapped birds on the coast of northern Tunisia during two consecutive springs, 1989 and 1990, with emphasis on the study of northbound trans-Saharan migration. Fieldwork was conducted at two coastal sites: Sidi Ali El Mekki c. 60km N of Tunis (7°10'46" N; 10°16'54" E) and Hergla c. 25km NNW of

Sousse (36°2'0" N; 10°30'0" E). Fieldwork was carried out between 7 April and 14 May 1989 (7–17 April at Sidi Ali El Mekki, and 18 April – 14 May at Hergla), and between 6 April and 13 May 1990 (Hergla). Birds were trapped in mistnets, ringed with individually marked aluminium rings and subjected to standard biometrical measurements. These included the wing length, measured to the closest mm (maximum chord; Svensson 1992), the visible fat load (in the tracheal pit and on the abdomen), measured on a scale from 0–6 (Hasselquist & Petterson 1985), and the body mass, measured to the closest 0.1g, using a Pesola spring balance.

In total, 1130 birds of 51 species were ringed, of which 1017 of 30 species were non-residents. The morphometrical data from these migratory birds are shown in the Appendix, and median dates of passage for species with more than 30 trapped individuals are found in Table 1. The majority of Robins *Erithacus rubecula*, Song Thrushes *Turdus philomelos*, Chiffchaffs *Phylloscopus collybita* and Blackcaps *Sylvia atricapilla* had most probably wintered north of the desert, and were thus not regarded as trans-Saharan migrants.

Birds measured in Tunisia had moderate fat deposits, the mean of 1046 scored individuals across all species was 3.2 (St. dev. = 1.6), and many had fat scores above 4 (Table 2). The data at hand offers some interesting comparisons. For instance, Garden Warblers *Sylvia borin*, in the process of putting on fat loads for migration at Jos in Central Nigeria (at the starting point for the desert crossing of this species), weighed on average 21.8 g (n = 196; Ottosson et al. submitted), with some individuals as heavy as 31.3 g. At the end of the barrier crossing, on the island Capri in southern Italy – which the birds reach after crossing both Sahara and the Mediterranean Sea – the average body mass of Garden Warblers is 15.5 g (1986–1990, n = 489, st.dev. = 2.1; Petterson et al. 1990). The 76 Garden Warblers measured in Tunisia

Table 1. Median date of passage for species with more than 30 trapped individuals.

Medianfångstdatum för de fågelarter med mer än 30 fångade individer.

Species Art	Median date Mediandatum
<i>Hirundo rustica</i>	3 May
<i>Ficedula hypoleuca</i>	26 April
<i>Muscicapa striata</i>	5 May
<i>Luscinia megarhynchos</i>	21 April
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	20 April
<i>Phylloscopus trochilus</i>	26 April
<i>Phylloscopus sibilatrix</i>	23 April
<i>Sylvia melanocephala</i>	20 April
<i>Sylvia atricapilla</i>	17 April
<i>Sylvia borin</i>	4 May
<i>Sylvia cantillans</i>	20 April
<i>Sylvia communis</i>	26 April

Table 2. Frequency distribution of fat scores in migrants trapped in N Tunisia, 1989–1990.

Fördelning av fettklasser hos flyttfåglar fångade i norra Tunisien, 1989–1990.

Fat score Fettklass	Number Antal	%
0	54	5,2
1	108	10,3
2	161	15,4
3	264	25,2
4	222	21,2
5	155	14,8
6	82	7,8
Total	1046	100%

had body masses ranging between 13.6–24.7 g (Appendix), with an average of 18.5 g. Assuming a lean body mass of 15 g, the Tunisian trapped Garden Warblers in this study had fuel loads of c. 23% of lean body mass, most likely sufficient for continued migration across the Mediterranean Sea. Some individuals, however, had very small reserves or none at all and needed to put on new fat before continuing their migration.

The trapping figures at these sites in Tunisia were moderate, an indication that the majority of migrants passing the northern coast of Tunisia refrain from stopping over. However, the data presented here,

although limited, is one of the still rather few samples of morphometrical data collected from migratory birds in North Africa (e.g. Ash 1969, Bairlein 1985, 1992, Moreau & Dolp 1970, Moreau 1972, Smith 1968) and should thus be regarded as additional base-line knowledge, adding to the pool of body mass and fat score data of trans-Saharan migrants.

### Acknowledgements

We would like to acknowledge the valuable help from Helena Ottosson and Joakim Johansson who, together with UON and FHS, carried out the field work in Tunisia. A reconnaissance trip was performed in 1988 in which also Jan Pettersson and Christian Hjort took part. Arne Mörnerud, at that time living in Tunisia, was indispensable for the planning and successful outcome of the expedition. This is contribution no. 196 from Ottenby Bird Observatory.

### References

- Ash, J. S. 1969. Spring weights of trans-Saharan migrants in Morocco. *Ibis* 111: 1–10.
- Bairlein, F. 1985. Body weights and fat deposition of Palaearctic passerine migrants in the central Sahara. *Oecologia* 66: 141–146.
- Bairlein, F. 1992. Recent prospects on trans-Saharan migration of songbirds. *Ibis* 134, suppl. 1: 41–46.
- Hasselquist, D. & Pettersson, J. 1985. Fat deposition and migration capacity of Robins *Erithacus rubecula* and Goldcrests *Regulus regulus* at Ottenby, Sweden. *Ringing & Migration* 6: 66–76.
- Moreau, R. E. & Dolp, R. M. 1970. Fat, water, weights and wing-lengths of autumn migrants in transit on the northwest coast of Egypt. *Ibis* 112: 209–228.
- Moreau, R. E. 1972. *The Palaearctic-African Bird Migration Systems*. Academic Press, London & New York.
- Smith, K. D. 1968. Spring migration through southeast Morocco. *Ibis* 110: 452–492.
- Svensson, L. 1992. *Identification Guide to European Passerines*. 4th Ed. Stockholm, private publisher.
- Ottosson, U., Waldenström, J., Hjort, C. & McGregor, R. Timing of migration and body mass changes in the Garden warbler *Sylvia borin* at three sites in sub-Saharan West Africa. *Submitted manuscript*.
- Pettersson, J., Hjort, C., Gezelius, L. & Johansson, J. 1990. *Spring Migration of Birds on Capri*. Special report, Ottenby Bird Observatory.

### Sammanfattning

Under två vårsäsonger (1989–1990) studerade ringmärkare från Ottenby Fågelstation trans-Saharasträcket av tättingar i norra Tunisien. Syftet med studierna var, bland annat, att samla in morfologiska data från tropikflyttare efter ökenpassagen. Därför

fångades fåglar med hjälp av slöjnet i två buskrika områden: Sidi Ali El Mekki c. 60km N om Tunis (37°10'46" N; 10°16'54" E) och Hergla c. 25km NNW om Sousse (36°2'0" N; 10°30'0" E). Fångade fåglar ringmärktes, vinglängden mättes till närmsta mm (maxmetoden, Svensson 1992) och fåglarna vägdes (noggrannhet 0,1 g, Pesolavåg). Mängden lagrat fett (ett mått på fågelns tillgängliga energiresurser) bedömdes efter en sjugradig skala (Hasselquist & Petterson 1985). En sammanfattning av data från 1017 individer av 30 arter kan ses i Appendix. Det råder en brist på liknande data från Nordafrika – merparten av vår kunskap rörande flyttfåglar kommer från studier utförda i Europa. Mediandatum för de arter som fångades med mer än 30 individer kan ses i Tabell 1.

Troligtvis utnyttjar endast en mindre andel av tropikflyttarna den nordafrikanska kusten som rastningslokal under vårsträcket. De individer som fångades i Tunisien varierade från magra till feta (Tabell 2), med ett medelfettskalevärde på 3,2 (alla

arter sammanslagna,  $n = 1046$ , st.av. = 1,6). Dessa värden kan användas för jämförelser med data från andra lokaler längs flyttsträcket. Exempelvis vägde trädgårdssångare fångade under flyttning vid Jos i centrala Nigeria i snitt 21,8 g ( $n = 196$ ; Ottosson et al., inskickat manuskript), medan en del individer kunde väga så mycket som 31,3 g. Den fettfria vikten hos trädgårdssångare har bedömts till 15 g, vilket betyder att de tyngsta nigerianska fåglarna hade dubblerad kroppsvikt. De 76 trädgårdssångarna fångade i Tunisien vägde i snitt 18,5 g, vilket motsvarar ett fettlager på ca 23% av den fettfria vikten. Detta kan sättas i relation till medelvikten på den syditalienska ön Capri, 15,5 g (1986–1990,  $n = 489$ , st.dev. = 2.1; Petterson m.fl. 1990), dit fåglarna kommer på slutet av en resa över Sahara och Medelhavet.

*Jonas Waldenström, Ulf Ottosson & Fredrik Haas, Ottenby Bird Observatory, Pl. 1500, SE-380 65 Degerhamn, Sweden.*

*Email: jonas.waldenstrom@zooekol.lu.se*

Appendix. Morphometrics of birds trapped in N Tunisia during spring migration, 1989–1990. *Biometrisk data från flyttfåglar fångade i norra Tunisien våarna 1989–1990.*

Family <i>Familj</i>	Species <i>Art</i>	Variable <i>Variabel</i>	N	Range <i>Spann</i>	Mean <i>Medel</i>	Std. Deviation <i>St. avvikelse</i>
<i>Cuculidae</i>	Cuckoo	Wing/vinge	1	-	233.0	-
	<i>Cuculus canorus</i>	Fat/fett	1	-	4.0	-
	Gök	Body mass/vikt	0	-	-	-
<i>Hirundinidae</i>	House Martin	Wing/vinge	3	109-117	112.3	4.2
	<i>Delichon urbica</i>	Fat/fett	3	4-5	4.7	0.6
	Hussvala	Body mass/vikt	3	19.2-20.3	19.6	0.6
	Swallow	Wing/vinge	120	116-132	124.0	3.3
	<i>Hirundo rustica</i>	Fat/fett	119	1-5	3.3	0.8
	Ladusvala	Body mass/vikt	119	12.8-22.8	17.7	1.4
	Sand Martin	Wing/vinge	8	104-113	108.4	2.8
	<i>Riparia riparia</i>	Fat/fett	8	1-4	3.3	1.2
	Backsvala	Body mass/vikt	8	10.4-14.7	13.1	1.4
	<i>Laniidae</i>	Woodchat Shrike	Wing/vinge	25	94-108	99.4
<i>Lanius senator</i>		Fat/fett	25	0-4	2.4	1.2
Rödhuva törnskata		Body mass/vikt	25	28.7-39.0	33.1	2.8
<i>Meropidae</i>	Bee-eater	Wing/vinge	1	-	150.0	-
	<i>Merops apiaster</i>	Fat/fett	1	-	1.0	-
	Biätare	Body mass/vikt	1	-	54.0	-

Family <i>Familj</i>	Species <i>Art</i>	Variable <i>Variabel</i>	N	Range <i>Spann</i>	Mean <i>Medel</i>	Std. Deviation <i>St. avvikelse</i>
<i>Motacillidae</i>	Tree pipit	Wing/vinge	10	87-92	89.1	1.9
	<i>Anthus trivialis</i>	Fat/fett	10	3-6	4.1	1.3
	Trädpiplärka	Body mass/vikt	10	20.0-29.1	23.5	3.1
<i>Muscicapidae</i>	Robin	Wing/vinge	19	71-78	73.2	1.8
	<i>Erithacus rubecula</i>	Fat/fett	19	1-6	4.2	1.2
	Rödthake	Body mass/vikt	19	13.7-21.3	17.1	1.7
	Collared Flycatcher	Wing/vinge	12	81-86	83.3	1.8
	<i>Ficedula albicollis</i>	Fat/fett	12	0-5	2.4	1.7
	Halsbandsflugsnappare	Body mass/vikt	12	9.8-14.4	12.1	1.6
	Pied Flycatcher	Wing/vinge	68	79-84	81.1	1.3
	<i>Ficedula hypoleuca</i>	Fat/fett	68	0-6	3.1	1.3
	Svartvit Flugsnappare	Body mass/vikt	67	10.3-15.2	12.3	1.1
	Spotted Flycatcher	Wing/vinge	31	85-93	88.5	2.2
	<i>Muscicapa striata</i>	Fat/fett	31	0-5	2.5	1.2
	Grå flugsnappare	Body mass/vikt	31	12.1-18.7	14.3	1.4
	Nightingale	Wing/vinge	109	80-92	85.7	2.4
	<i>Luscinia megarhynchos</i>	Fat/fett	110	0-6	3.4	1.4
	Sydnäktergal	Body mass/vikt	110	15.9-26.2	21.1	2.0
Redstart	Wing/vinge	39	76-85	81.0	2.5	
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	Fat/fett	39	0-5	2.9	1.4	
Rödstjärt	Body mass/vikt	39	11.4-28.8	14.9	2.9	
Whinchat	Wing/vinge	5	75-79	77.0	1.6	
<i>Saxicola rubetra</i>	Fat/fett	5	2-6	3.8	1.6	
Buskskvätta	Body mass/vikt	5	14.8-21.1	16.7	2.5	
Song Thrush	Wing/vinge	1	-	121.0	-	
<i>Turdus philomelos</i>	Fat/fett	1	-	2.0	-	
Taltrast	Body mass/vikt	1	-	67.5	-	
<i>Oriolidae</i>	Golden Oriole	Wing/vinge	5	147-158	153.6	4.6
	<i>Oriolus oriolus</i>	Fat/fett	5	2-4	3.0	1.0
	Sommargylling	Body mass/vikt	5	64.8-73.0	67.7	3.1
<i>Picidae</i>	Wryneck	Wing/vinge	1	-	93.0	-
	<i>Jynx torquilla</i>	Fat/fett	1	-	4.0	-
	Göktyta	Body mass/vikt	1	-	38.3	-
<i>Sylviidae</i>	Great Reed Warbler	Wing/vinge	3	94-102	96.7	4.6
	<i>Acrocephalus aurundinaceus</i>	Fat/fett	3	1-3	2.3	1.2
	Trastsångare	Body mass/vikt	3	22.7-27.4	25.8	2.7
	Sedge Warbler	Wing/vinge	3	71-73	72.3	1.2
	<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	Fat/fett	3	3-6	4.0	1.7
	Sävsångare	Body mass/vikt	3	10.8-14.4	12.0	2.1

Family <i>Familj</i>	Species <i>Art</i>	Variable <i>Variabel</i>	N	Range <i>Spann</i>	Mean <i>Medel</i>	Std. Deviation <i>St. avvikelse</i>
	Icterine Warbler	Wing/vinge	21	78-84	81.9	1.5
	<i>Hippolais icterina</i>	Fat/fett	21	0-6	3.4	1.5
	Härmsångare	Body mass/vikt	21	10.5-16.3	13.4	1.6
	Willow Warbler	Wing/vinge	132	63-73	66.7	2.8
	<i>Phylloscopus trochilus</i>	Fat/fett	132	0-6	3.6	1.4
	Lövsångare	Body mass/vikt	131	6.3-11.5	8.5	1.2
	Chiff-chaff	Wing/vinge	4	56-58	57.3	1.0
	<i>Phylloscopus collybita</i>	Fat/fett	4	3-4	3.5	0.6
	Gransångare	Body mass/vikt	4	7-8.2	7.6	0.5
	Wood Warbler	Wing/vinge	53	73-82	77.7	2.4
	<i>Phylloscopus sibilatrix</i>	Fat/fett	53	1-6	2.9	1.2
	Grönsångare	Body mass/vikt	53	7.7-12.3	9.3	1.1
	Orphean Warbler	Wing/vinge	16	81-86	83.9	1.7
	<i>Sylvia hortensis</i>	Fat/fett	16	1-3	2.2	0.8
	Mästersångare	Body mass/vikt	14	19.5-24.3	21.3	1.2
	Sardinian Warbler	Wing/vinge	72	57-63	60.1	1.4
	<i>Sylvia melanocephala</i>	Fat/fett	48	0-5	1.3	1.3
	Sammethätta	Body mass/vikt	46	9.7-15.5	11.8	1.3
	Blackcap	Wing/vinge	44	61-81	74.2	4.0
	<i>Sylvia atricapilla</i>	Fat/fett	45	1-6	4.3	1.7
	Svarthätta	Body mass/vikt	44	10.7-26.0	19.7	3.2
	Garden Warbler	Wing/vinge	76	78-89	83.0	2.1
	<i>Sylvia borin</i>	Fat/fett	76	1-6	4.2	1.3
	Trädgårdssångare	Body mass/vikt	76	13.6-24.7	18.5	2.3
	Subalpine Warbler	Wing/vinge	82	59-67	62.3	1.6
	<i>Sylvia cantillans</i>	Fat/fett	82	0-6	3.4	1.9
	Rödstrupig sångare	Body mass/vikt	82	7.5-12.8	9.7	1.3
	Common Whitethroat	Wing/vinge	52	70-78	74.8	1.9
	<i>Sylvia communis</i>	Fat/fett	51	2-6	4.5	1.3
	Törnsångare	Body mass/vikt	51	12.9-21.4	16.0	1.9
	Lesser Whitethroat	Wing/vinge	1	-	70.0	-
	<i>Sylvia curruca</i>	Fat/fett	1	-	1.0	-
	Ärtsångare	Body mass/vikt	1	-	12.2	-

## Nya böcker – *New books*

Redaktör *Editor*: L. Nilsson

T. M. Blackburn and K. J. Gaston (Red.), 2003: **Macroecology: concepts and consequences. – Annual Symposium of the British Ecological Society 43.** Blackwells, Oxford. 442 s. GBP 37 (paperback).

Makroekologi – nytt namn på gammal företeelse? Ja, delvis, men också en ny knoppande gren på det ekologiska trädet. En överblick över makroekologins resultat och ambitioner erbjuds i denna bok, som är en rapport från den brittiska ekologföreningens årsmöte i Birmingham våren 2002.

En mycket stor del av dagens mest progressiva ekologi handlar om t.ex. populationsdynamik och populationsreglering hos enskilda arter, individuella variationer i beteendet inom en eller annan population eller mellanartsrelationer inom ett begränsat område. Viktig ekologisk forskning bedrivs också med den uttalade målsättningen att bevara vad som går att bevara av artmångfald i en alltmer totalt människodominerad värld.

Makroekologin har ett jämförelsevis bredare perspektiv, som i viss grad för tankarna till vad som en gång i tiden kallades bio- eller djurgeografi. Det lämpligaste sättet att presentera vad dagens makroekologi står för är kanske att helt enkelt ge rubrikerna (i något fri översättning) på de åtta avdelningar, som den aktuella bokens 20 kapitel är fördelade på:

1) Varför är vissa organismgrupper (familjer, ordningar osv) artrikare än andra?

2) Varför är de flesta arter så fåtaliga? (Och varför är i vissa miljöer nästan alla arter inom en viss grupp, t ex fåglar, ungefär lika talrika, medan i andra miljöer en eller några få arter totalt dominerar antalsmässigt?)

3) Varför är artrikedomen (inom de flesta organismgrupper) större i tropikerna än i andra klimatzoner?

4) Varför är de flesta arter små, mycket små?

5) Varför är vissa arter mer störningskänsliga och utdöendebenägna än andra?

6) Varför är så många arter inskränkta till små utbredningsområden?

7) Hur ser sambanden ut mellan ekologi och fysiologi hos arter med mycket olika kroppsstorlek? Vad betyder dessa samband för olika arters utbredningsmönster?

8) Vilken roll kan makroekologisk forskning spela i arbetet på att bevara återstoden av den biologiska mångfalden?

Våra nuvarande insikter i dessa olika problemområden är i högsta grad varierande. Om somligt vet forskarna intet, om annat finns det ganska god kunskap. Ett allmänt intryck är att medan de makroekologiska *mönstren* åtminstone för vissa artgrupper är hyggligt beskrivna, famlar man ännu i blindo vad gäller att förklara de *processer* som lett till och fortlöpande påverkar och omformar dessa mönster. Frågan om varför olika arters utbredningsgränser går där de går har diskuterats i all oändlighet utan att några mer påtagliga framsteg gjorts sedan Robert Macarthurs *Geographical Ecology* kom ut 1972. I hela mitt liv har jag förundrat mig över att det är så svårt att finna en god förklaring varför utbredningsgränser går där de går (bortsett från helt triviala fall). Jag har sagt det förr: vad i all världen har gluttonäppan mot Småland?

Ett sammanfattande intryck av denna delvis rätt svårtillgängliga bok är att makroekologin fortfarande arbetar med att finna sin identitet, eller kanske rättare sagt med att identifiera och precisera ett antal intressanta och testbara hypoteser inom sitt potentiellt viktiga forskningsgebit. Det börjar bli dags att övergå från exercis till manöver...

Svenska forskare spelar inte någon framträdande roll inom den moderna makroekologin. Som ett kuriosum kan emellertid nämnas att en svensk, närmare bestämt växtekologen Olof Arrhenius (1895–1977; son till nobelpristagaren Svante Arrhenius),



av flera av bokens författare lyfts fram som en av de profeter som tidigt bebådade den forskning som idag kallas makroekologi. I sin doktorsavhandling framlagd i Uppsala 1920 analyserade Arrhenius ett antal växtsamhällen i Stockholms skärgård och kopplade samman deras geografiska mönster med olika "ståndorts-faktorer", ett angreppssätt som kan påminna om det makroekologiska. (Källa: Söderqvist, Th. 1986. *The Ecologists*. Almqvist & Wiksell International, Stockholm. Sid. 105.).

STAFFAN ULFSTRAND

Dieter Glandt, 2003: **Der Kolkrahe. Der „schwarze Geselle“ kehrt zurück.** Sammlung Vogelkunde, Alula-Verlag ISBN 3-89104-670-7. 140 sidor, häftad. Pris: 19.90 Euro.

Ur Alula-förlagets serie av ornitologiska artmonografier anmäls här föreliggande bok om korpen, en fågelart som engagerar många människor, inte minst här uppe i Norden. Det är ett kompilat av vetenskapliga rapporter och författaren vill med denna "urvalsmonografi" främst sätta fingret på artens arealdynamik, ekologi samt närings- och häckningsbiologi. Alltsedan korpens återbesättning av de stora områden i Väst- och Centraleuropa, där den varit praktiskt taget utrotad, finns det behov av "aktuell" kunskap om artens villkor och förutsättningar. Målgrupp för denna skrift är främst zoologer och ornitologer men även skogsfolk och jordbrukare. Det är en lättläst och mycket informativ liten bok. Språket är tyska och inga sammandrag på engelska förekommer. Fotoillustrationer finns i både färg och svart-vitt. I slutet av boken finns en hela 15 sidor lång litteraturförteckning.

Första kapitlet avhandlar korpens utseendemässiga kännetecken, systematik och geografiska utbredning. Arten förekommer på i stort sett hela norra halvklotet och författaren ger en kort presentation av 11 olika underarter. Det är fascinerande att konstatera, att korpen häckar i såväl extremt högarktisk miljö som i ren öken. Kapitlet om arealdynamik behandlar först det sorgliga utrotandet av arten i stora delar av Europa under senare delen av 1800-talet och långt in i förra seklet. Först vid tiden runt andra världskriget började arten att långsamt återhämta sig. Folk hade helt enkelt annat att tänka på än att förfölja korpar! Här följer en noggrann redogörelse för artens målmedvetna men tidsödande återtagande av såväl gammal häckningsterräng som etablering av helt ny, samt ett avsnitt om den något diskutabla återinplanteringen av korp i vissa delar av Tyskland och Hol-

land. Tabeller och diagram illustrerar populationsutvecklingen. Val av häckplats och nattkvarter behandlas ingående. Ett kapitel beskriver vidare artens enastående anpassning till olika miljöer.

Delen om populationsekologi behandlar häckningstäthet och häckningsframgång, konkurrens, fiender, predation och förluster samt ungfågelspridning. Avsnittet om föda beskriver noggrant analyser av spybollar och här presenteras menyer av allt från insekter till större däggdjur. Kapitlet tar på djupet upp den infekterade frågan om huruvida korpen är en "lammdödare" och presenterar någorlunda bebyggande vetenskapliga bevis för att avföra denna seglivade falska myt till soptippen. Just soptippar har f.ö. en avgörande betydelse för den starkt ökande populationen av främst oparade subadult korpar, vilket ingående diskuteras. Sedan följer ett matnyttigt avsnitt om häckningsbiologi, avhandlande bl.a. uppvakning, parbildning, bobyggnad, ruvning och unguppfödning, följt av ett kapitel om det sociala livet mellan korpar, om kognition, social nattkvist som "nyhetsbörs" samt ett resonemang om korpen som "intelligent" fågel.

Avslutningsvis avrundas med ett intressant och resonerande kapitel om korpen och människan. Ett gott förhållande mellan dessa arter är förstås helt avgörande för korpstammens goda utveckling. Författaren avslutar med ett försiktigt filosofiskt resonemang om att vår egen art helt borde omvärdera primitivt naturpolisliära termer som "skadlig" och "nyttig". Vi borde inse, att allt i naturen inte går att "reglera" och vi borde vidare underkasta oss en mindre antropocentrisk livssyn. Slik mänsklig insikt innebure onekligen en god sak för hela vår gemensamma natur och rumphögge därtill rimligen de skamliga och ständigt växande "rödlistorna". Eja nådde vi denna mognad!

ÅKE ANDERSON

**Saving Asia's Threatened Birds: a guide for government and civil society.** BirdLife International, Cambridge, UK, 2003. 246 sid. Pris: 19 GBP.

Asien omfattar jordens mest variationsrika miljöer, från arktisk tundra och via öknar till tropiska regnskogar. Därtill finns också jordens högsta berg. Detta avspeglas i områdets enorma artrikedom bland fåglar (över 2700 arter) och däggdjur. Samtidigt måste man väga in att regionen har den kraftigaste befolkningsökningen i världen och några av världens mest dynamiska ekonomier. Följaktligen är

områdets miljöer utsatta för hårt exploateringstryck. Det är därför av hög prioritet att man vidtar åtgärder för att skydda områdets hotade fågelarter och de miljöer de lever i.

*Saving Asia's Threatened Birds*, utgiven av Bird-Life International, BLI, är en översiktlig handledning över aktiviteter som är lämpliga i naturvårdsarbetet för att skydda områdets hotade arter och miljöer. Boken är en syntes av *Threatened Birds of Asia: BirdLife International Red Data Book* och här finns även material från den kommande *Important Bird Areas in Asia* (BLI, 2004). Sedan 1970-talet har BLI dokumenterat behovet av skydd för världens fåglar och i Asien uppgår antalet hotade arter till drygt 300. Utbredningen av dessa arter och de miljöer de lever i utgörs av nio större skogsregioner, tre s.k. "grassland regions" och tjugo högt prioriterade våtmarksområden. Många av de definierade områdena omfattas bl.a. av *Endemic Bird Areas of the World* som gavs ut av BLI 1998. *Saving Asia's Threatened Birds* fokuserar i huvudsak på de direkta hoten mot regionens arter men tar även upp långsiktiga frågeställningar på underliggande och indirekta orsaker till miljöförstöring, för att skydda hotade arter. T ex så måste man förändra markanvändning och resursutnyttjandet genom sociala, politiska och ekonomiska reformer. Detta i syfte att säkra hotade miljöer.

Efter de inledande kapitlen "Asia: birds, habitats and people", "Asia's threatened birds and their habitats" samt "Conservation issues and strategic solutions", kommer själva datapresentationen av de trettiofå berörda områdena med underrubrikerna "Forest", "Grassland", "Wetlands" och några få sidor om "Seabirds". För varje område anges vilka Endemic Bird Areas som ingår samt aktuell status på miljön och vilka hotade arter som berörs. T.ex. "Indo-Gangetic Grasslands" omfattar nästan hela norra och nordöstra Indien, hela Bangladesh samt södra Nepal. Inom detta område finns nio Important Bird Areas som hyser elva arter som är hotade eller sårbara (man klassificerar en berörd arts status med samma benämningar som i *Threatened Birds of the World*, BLI, 2000). Flera av arterna är endemiska för området, t ex Swamp Francolin och Marsh Babbler. Man redogör vidare för vilka naturvårdsfrågor som står på dagordningen och ger förslag på lösningar på dessa. Även i detalj föreslår man lösningar och vad som krävs för att man ska kunna fördjupa den ofta bristfälliga kunskapen om områdets fågelfauna.

Informationen framställs med både text och kompletterande tabeller och figurer. Utöver personer involverade i arbetet att skydda hotade arter och miljöer i Asien finns här information även för den

allmänt vetgirige Asienresenären. Boken är rikligt illustrerad med miljö- och fågelfotografier och flera av fotografierna av de hotade (och sällan fotograferade) arterna är av absolut toppklass. Som vanligt med BLIs produktionsupplevelser man boken som genomarbetad och mycket pålitlig. Layouten är luftig och det är lätt att söka information. Det är givetvis både med spänning och oro man ser framtiden an för Asien. Både Kina och Indien med sina miljardbefolkningar är i stark ekonomisk utveckling vilket sällan går i samklang med naturvård, åtminstone inte inledningsvis. Och då brukar naturen få stryka på foten.

GÖRAN PETTERSSON

T. Keller, D. Carss, A. Helbig & M. Flade (ed.), 2003: **Cormorants: Ecology and Management at the Start of the 21st Century**. Proceedings of the 5<sup>th</sup> International Conference on Cormorants in Freising, Germany, 17–21 December 2000. Die Vogelwelt 124, suppl. AULA-Verlag. ISBN 3-89104-667-7. 404 sid.

Femtioen artiklar om skarvar! Härlig läsning för den som gillar dessa fåglar, men också intressant ur många andra aspekter. Skarven återspeglar på många sätt moderna biologiska studier och resonemang, så en volym av det här slaget blir också ett nutidsdokument vad avser populationsstudier och ekologi ur skilda aspekter (häckning, beteende, spridning, föda). Kring skarvens finns också alltid en diskussion om "management", skötsel, konflikter etc, vilket också får sin beskärda del av textmassan

Boken utgör det tryckta resultatet av en internationell skarvkonferens, den femte i ordningen (i Syd-tyskland 2000). Den första hölls i Falsterbo 1985, följd av möten i Lelystad, Gdansk och Bologna. Från ett utslutande europeiskt perspektiv vid de första konferenserna – med tidigare tillsammans närmare 1400 tryckta sidor med "skarv-fakta" – så finns nu också inslag från Afrika, Nordamerika och Asien. Fortfarande ligger dock det helt dominerande intresset på storskarvens *sinensis*-ras.

Av bokens artiklar gäller två stycken förhållandena i Sverige. I den ena av dessa artiklar summerar sju författare utvecklingen i mellanskarvens kärnområde i Europa (Nederländerna, Tyskland, Danmark och Sverige). I den andra artikeln från Sverige beskriver Henri Engström och Leif Jonsson storskarvens föd-oval i förhållande till fisksamhället i en sydsvensk insjö (Ymsen i Västergötland).

I storskarvens kärnområde i Nederländerna-södra

Östersjön skedde en fördubbling av populationen under 1990-talet. Dock skedde i allmänhet en förändring i tillväxttakt, från 13-31% under perioden 1980-1992, till en betydligt långsammare tillväxt 1993-2000 (t.o.m. en minskning i antal ett år). Sverige skilde sig från Nederländerna, Tyskland och Danmark genom att ha en fortsatt relativt hög tillväxt, främst beroende på en expansion i insjöar och längs nya kustavsnitt. I Nederländerna, Tyskland och Sverige bedöms tillväxten fortsätta; i Tyskland och Sverige bland annat i större insjöar. I Danmark kommer framtiden troligtvis att påverkas av myndigheternas "skötsel", bl.a. sprayning av ägg.

Flest bidrag i boken (sexton artiklar) gäller studier av skarvens föda. Den svenska studien från Västergötland visade – som många andra undersökningar – att skarven är en generalist, dvs. att den i genomsnitt tar fiskarter i förhållande till hur de är tillgängliga. Men det var inte riktigt sant, för det fanns också en preferens för gärs och abborre som var lite större än genomsnittet. Vad det beror på är svårt att säga eftersom kunskapen är mager om hur olika fiskar – arter och storleksklasser – är åtkomliga för fiskande skarvar.

De svenska bidragen i boken speglar rätt många artiklar av motsvarande slag från andra nationer. Så finns t.ex. beståndsutvecklingen beskriven för Japan, Frankrike, Tjeckien, Polen, Belgien, Österrike, Norge, Leningrad-regionen i Ryssland, Finland, Ukraina, Vitryssland och Italien. För vissa av dessa områden gäller det främst övervintrande fåglar. Men även om redovisningar gäller andra geografiska områden så kan hela tiden paralleller dras till Sverige. Det samma kan sägas om de uppsatser som gäller fysiologi, föda och metoder att undersöka födoval. Innehållet är många gånger direkt tillämpbart för svenska förhållanden. På så vis blir läsningen ofta spännande, tankvärd och tankeutmanande därför att skarven är så omtvistad. I varje uppsats finns underlag och argument som skulle kunna och borde tillföras den ofta ganska vulgära debatt som skarven utsätts för.

Förutom de nämnda ämnesområdena (populationsutveckling respektive födoekologi) finns i boken ytterligare två ämnesområden: häckningsbiologi och beteende (nio uppsatser) samt "skötsel" och konflikthantering när skarv och människa möts (elva uppsatser). Det senare är ett sällsynt intressant område, då knappast någon annan fågelart väcker sådana känslor – många gånger sanslösa och fullständigt orationella – som skarven. Tyvärr löses inga gordiska knutar i detta avsnitt. Tre av uppsatserna sätter lite extra spår. En behandlar sju vintrars intensivt skju-

tande av skarvar i Bayern i södra Tyskland. Trots att det vissa år sköts fler fåglar än medeltalet övervintrare erhöles ingen effekt på totalantalet förbiflyttande och övervintrande individer. Förklaringen anses ligga i att dödade fåglar snabbt ersätts av nya. Denna erfarenhet finns också redovisad efter andra skjutkampanjer i Europa.

Mer konstruktivt och därmed också framgångsrikt var ett försök att reducera skarvkonflikter i Israel. Problemet bestod i stora antal skarvar som hämtade föda i fiskdammar, till förtret för fiskodlarna. Lösningen bestod i att skarvar skrämdes, konsekvent och samordnat, från fyra utvalda samlings- och övernattningsplatser. En alternativ större födosöks- och viloplats lämnades samtidigt helt i fred. Metoden var effektiv och minskade antalet skarvar i det utvalda området från flera tusen till bara några hundra. Dessutom visade det sig att skarvarna i den sjö dit de tvingades tog så mycket av den icke önskade fisken *Acanthobrama terraesancaea* att sjöns vattenkvalité troligen förbättrades.

Ambitionen att vara konstruktivt har också det s.k. REDCAFE-projektet som i Europa involverar skilda intressenter i den storskaliga konflikten mellan framför allt naturvårdare/fågelskyddare och fiskerinäring. Inom det EU-stödda projektet samlas fågelkännare, kommersiellt och fritidsfiske, forskare med kunskap om fisk respektive fåglar samt samhällsvetare. Deltagarna kommer från ett drygt dussin nationer (bland annat Sverige), och utifrån den samlande internationella kunskapen ska underlag, informationsutbyte, samtal och resonemang bidra till lösningar som kan vinna en vidare acceptans. Målet är en dialog som inte fastnar i den sedvanliga polariseringen.

Inledningsvis konstaterade jag att studierna av storskarven på många sätt speglar aktuella teorier inom fågelforskningen. Med bokens avslutande kapitel om "management" redovisas på motsvarande sätt mycket av dagens tänkande inom fågelskyddet. Så visst har den en förmåga att engagera, skarven.

LARS LINDELL

Mark Brazil, 2003: **The Whooper Swan**. T. & A. D. Poyser, London. 512 s. GBP 45.00.

I denna bok finns samlat allt mänskligt vetande om en enda fågelart, nämligen sångsvanen, med en del material också om andra svanarter. Alla aspekter berörs: systematik, utbredning, antalsförändringar, flyttmingsvanor, fortplantningsvanor, relationer till oss människor... Man får sig till och med till livs lite

sångsvanspoesi. Ingen detalj, ingen notis är för o betydlig för att ha utelämnats. Fakta travas på fakta, i allmänhet utan att sättas i något intressant sammanhang. Resultatet är en uppslagsbok om sångsvan i läckert utförande (Poyser gör inte avkall på den saken). Denna bok är inte bra och inte dålig. Den bara är.

STAFFAN ULFSTRAND

Peter Nilsson och Lars Lindell, 2004: **Fåglarnas Ottenby**. Sveriges Ornitologiska Förening. Pris i Naturbokhandeln: 120 kr.

Jag vet egentligen inte hur man som ornitolog ska vara funtad för att inte charmas av den här boken. Vare sig man har jobbat på Ottenby, far dit årligen på artjakt eller besöker södra Öland mera sporadiskt, måste det här vara en idealisk minnesbok. Och då tänker jag först och främst på Peter Nilssons sagolikt fina akvareller, med läckra fågelporträtt och stämningfulla scener från Södra lunden, Schäferiängarna och stränderna längs udden. För var och en som samlar på böcker med skickliga fågelavbildningar borde det här vara ett givet objekt, även om man aldrig besökt Öland eller ens Sverige. Det finns några målningar, där Peter Nilsson – i likhet med många andra svenska fågelkonstnärer – inte kunnat frigöra sig från Lars Jonssons inflytande, men det finns åtskilliga där hans stil är hans egen.

Lars Lindell är en god skribent, men jag har lite svårt att föreställa mig vilken kategori läsare som bokens text riktar sig till. På första sidan sägs den vilja vara ”en lättillgänglig guide till Ottenbys fåglar, årstider och smultronställen”. Lättillgänglig för vem, undrar jag. Visst är texten kåserande trevlig och lättläst, men är det verkligen en rimlig guide för allmänt naturintresserade som inte är ornitologer? Ibland förklaras sådant som bara fågelskådare känner till, ibland förutsätts grundlig artkänedom. Och Peter Nilssons snygga flygbild till trots, saknar jag en ordentlig karta med P-platser och lokalnamn utsatta. Å andra sidan kan jag tänka mig att de flesta skådare köper boken för akvarellernas skull.

LENNART NILSSON

Ralf Wassmann, 2004: **Der Pirol. Ein Tropenwaldvogel in Europa?** AULA-Verlag, Wiebelsheim. 95 sid. ISBN 3-89104-671-5.

Detta är en anspråkslös liten bok, utgiven i AULA-förlagets monografiserie *Sammlung Vogelkunde*. Den

är helt inriktad på att presentera olika drag i sommargyllingens biologi under vistelsen i Tyskland. Tyngdpunkten ligger på artens beteenden, granskade från ekologiska utgångspunkter. Studien sägs också vara i första hand eko-etologisk (*ökoethologisch*). Den, som är intresserad av artens häckningsbiologi, hänvisas dock till andra källor, alltså en icke oväsentlig inskränkning. Genomgången är i övrigt rimligt heläckande med kapitel rörande utbredning, val av biotop och föda, beståndsvängningar, predation, skyddsbehov, m.m. Bakom beskrivningarna ligger mångåriga och trägna observationer över arten i fält, uppenbarligen utan att mer systematiskt genomförda studier av forskningskaraktär genomförts, vilket ställvis kan upplevas som en brist. Författaren tycks vara medveten om detta, eftersom han (som ursäkt?) inleder med ett citat av John R. Krebs (1981), där det betonas, att det kan dröja år innan man lärt känna en art så väl, att man kan ställa de rätta frågorna rörande dess beteenden och ekologi. Av allt att döma känner nu Wassmann sommargyllingens beteendearsenal mycket väl, men detta leder sällan till att upptäckta, intressanta spörsmål utpekade. Det mesta anses dock värt att beskrivas, vilket görs med förtjänstfull noggrannhet, även om detaljupplösningen ställvis kan skjuta över alla rimliga mål. Det sägs t.ex., att sommargyllingen dricker som de flesta fåglar, men att den även på duvors vis kan suga i sig vattnet, varvid den sticker ned näbben ”upp till 14 mm” under ytan. Man undrar ju som läsare vad som händer, om denna gräns överskrids med någon enstaka mm, eller om detta aldrig sker. I stort sett påminner den beskrivande framställningen om den som presterades av forskarna under den moderna etologins första decennier. Tolkningar av beteendena från evolutionsekologiska utgångspunkter saknas så gott som helt.

Sista kapitlet utgör ett slags sammanfattning, som visar att sommargyllingen i sin europeiska miljö uppvisar åtskilliga beteenden, som är typiska för många arter i tropikerna, där merparten av *Oriolus*-släktet hör hemma. Detta gäller bl.a. biotop- och näringsval, vissa drag i häckningsbiologin, sättet att hängande duscha i regnväder och förekomsten av duett- eller växelsång. Gyllingen framstår förvisso som något av en särpling i det europeiska fågelsamhället. Den karakteristiken utgör för mig läsningens behållning, något som författaren också har annonserat med bokens undertitel.

Sommargyllingen är en på tyska under senaste decennier minst sagt mångomskrivna art, vilket litteraturlistan vittnar om. Regjäla monografier, betitlade *Der Pirol*, har författats av Feige (1986, 216 sid.)

och Bezzel (1989, 159 sid.), vartill kan läggas 50 täta sidor om arten, skrivna av Wassmann själv i *Handbuch der Vögel Mitteleuropas* (1993). Man frågar sig därför vad som egentligen motiverat utgivningen av denna lättviktiga fjärde *Der Pirol* annat än kanske AULA-förlagets ambition att förlänga sin ornitologiska monografiserie.

ANDERS ENEMAR

Michel Thévenot, Rae Vernon och Patrick Berger, 2003: **The Birds of Morocco**. British Ornithologists' Union Checklist Series 20. ISBN 0907446-25-6. 594 sid. Pris i Naturbokhandeln: 698 kr.

*The Birds of Morocco* är en faktsäckad volym i kvartoformat i British Ornithologists' Union och British Ornithologists' Clubs checklistserie. Den sammanfattar dagens kunskap om fågelfaunan i detta nordvästafrikanska land som under senare år blivit ett populärt resmål även bland svenska ornitologer.

Omslaget pryds av en vacker färgbild av den eleganta diademrödstjärten, en av flera Maghrebendemer och en vink om det attraktiva innehållet. På de inledande 30 sidorna får man en översikt av landet med en yta drygt halvannan gång så stor som Sveriges. Genom sitt kustklimat och läge vid Atlanten är vegetationen mer varierad än i andra nordafrikanska länder. Marocko genomkorsas även av flera bergskedjor, vilka bidrar till den topografiska variationen. Högsta toppen, Jbel Toubkal i höga Atlas, når hela 4167 meter. Även om stora delar av den ursprungliga skogen fått ge vika för uppodling finns det fortfarande 4 miljoner hektar skog kvar, som dock nyttjas och betas extensivt.

Inorr breder skogar av korkek och atlasceder ut sig med hundratalet häckande arter, bland dem atlasgröngölingen. Kustnära våtmarker hyser bland annat häckare som marmorand och kapuggla och utgör även viktiga övervintringslokaler för en rad änder och vadare. Marocko var en gång det viktigaste vinterkvarteret för smalnåbbad spov med 600–900 ex så sent som 1964 och Merja Zerga var den lokal där arten år 1998 sågs i landet sista gången. I den mer öppna, endemiska Arganskogen finner man arter som diademrödstjärt samt sällsynta häckare som mörk sånghök och stäppörn.

Grässtäppen i östra Marocko är artfattig med exklusiva häckare som Dupontlärka medan Saharastäpp och oaser i landets södra del är mer artrik med häckfåglar som kragtrapp, ökenlöpare, ökentrumpe-

tare samt flera arter flyghöns, lärkor och stenskvätör. Södra halvan av landet är mer eller mindre ökenartad. Ergen, sandöknen i utkanten av Sahara, hyser exklusiva arter som ökensängare och ökenparv.

Boken innehåller även en historik över utforskandet av Marockos fågelfauna från 1830-talet och fram till våra dagar. Den ornitologiska aktiviteten ökade starkt under 1960-talet och lade grunden till den väldokumenterade kunskap som nu redovisas i *The Birds of Morocco*.

Huvuddelen av boken utgörs av den systematiska artöversikten på 409 sidor. Varje art beskrivs på 1-2 sidor under rubrikerna häckningsförekomst, biotop, häckningsdata, flyttning, vinterförekomst och återfynd av ringmärkta fåglar. Redovisningen är synnerligen utförlig och detaljerad. Här finns noggranna uppgifter om häcklokaler och beståndsuppskattningar. Flyttningsdata är mycket omfattande och detaljerade liksom uppgifter om övervintrande bestånd. För vissa arter som t.ex. eremitibisen är texten mer omfattande och här dokumenteras samtliga historiska och nuvarande kolonier för denna starkt hotade art som numera i stort sett endast finns kvar som endem i Marocko. Beståndet har rasat ned från 1000 häckande par på 1930-talet till dagens 60!

Två helsidor i färg med kartor redovisar Marockos geologi respektive de viktigaste biotoperna i landet. På 74 vältagna färgfoton visas olika biotoper samt intressanta marockanska häckfåglar. Därtill finns en sammanställning över samtliga återfynd av fåglar ringmärkta i Marocko. Från svensk synpunkt kan man notera två öländska återfynd av kärnsnäppa märkta i mars respektive december samt en lövsångare kontrollerad på Nidingen 14 dagar efter märkningen. Avslutningsvis finns också listade alla lokaler och geografiska områden som nämns i boken. Litteraturlistan omfattar hela 65 sidor.

Sammantaget är *The Birds of Morocco* ett mycket gediget referensverk: innehållsrikt, informativt och genomarbetat. Det pryder verkligen sin plats i bokhyllan hos alla som är intresserade av ornitologin i Nordafrika eller Västpalearktis.

PEDER WEIBULL

Kevin J. Gaston, 2003: **The Structure and Dynamics of Geographical Ranges**. Oxford University Press.

Funderingar kring arters utbredningsområden väcker lätt en outsinlig ström av frågor. En för mig närliggande fråga är varför det inte finns trastsång-

are i Skåne. Mellansvenska trastsångare flyger över Sydsverige såväl vår som höst och brist på häckningsmiljöer saknas väl inte? I Polen och Baltikum tycks ett smalt dike med lite ynkliga vasstrån duga gott, så varför inte Krankesjön?

Det räcker oftast med att förflytta sig några tiotals mil för att stöta på flera till synes oförklarliga skillnader i den lokala artsammansättningen. Gladan borde väl kunna trivas åtminstone upp till Mälardalen och varför häckar inte bergfinkar i barrskogarna på det Sydsvenska Höglandet?

Ingen art finns överallt. Flertalet arter saknas faktiskt på de flesta platser. Men storleken på arters utbredningsområden är häpnadsväckande olika. Kevin Gaston, Professor vid Universitetet i Sheffield, har nyligen utkommit med en bok i ämnet. Författaren behandlar i princip alla organismgrupper, såväl växter som djur, men ger rikligt med exempel från fåglarnas värld, inte så konstigt eftersom fågelarters världsvida utbredningar är betydligt mer väl kända än t ex små däggdjurs eller insekters.

Boken är uppdelad i fem kapitel och sammanfattar flera decenniers forskning. Referenslistan utgörs av cirka 1300 originalarbeten, en riktig guldgruva för den som vill ytterligare fördjupa sig i de problem som berörs i boken. Ämnet introduceras i första kapitlet med författarens egna möten med grönhäger *Butorides striatus*: "The sites at which I have seen the green-backed heron have been characterized principally by their geographic dispersion". Arten finns i ett brett bälte runt jorden mellan c. 40°N och 40°S med undantag för Europa. Grönhägerexemplet belyser också ett besvärligt problem när utbredningsområden skall definieras. Mer än 30 raser har beskrivits och nyligen delades dessa upp i två skilda arter; *B. striatus* i Afrika och Asien och *B. virescens* i Amerika, och med ens halverades den gamla artens utbredningsområde.

Tre kapitel (2–4) utgör kärnan i boken och behandlar i tur och ordning vad som styr utbredningsområdets gränser, utbredningsområdets storlek respektive antalsvariationer inom utbredningsområden. Den fågelart med det minsta "naturliga" utbredningsområdet är enligt boken Gough Island Sparrow *Rowettia goughensis* som bara finns på en del av den 65 km<sup>2</sup> stora Gough ön i Sydatlanten. Den mest vitt spridda fågeln, om man räknar in födosöksområden, är enligt boken grå lira *Puffinus griseus* som regelbundet förekommer i de stora världshaven mellan 60°N och 60°S, trots sitt mycket begränsade häckningsområde på södra halvklotet. Det avslutande femte kapitlet behandlar utbredningsområdets betydelse för biodiversitet, kopplat till människans

exploatering av naturliga biotoper, påverkan av klimatet och introduktion av främmande arter. Det är allt igenom en oerhört imponerande sammanställning.

Boken riktar sig i första hand till forskare och är nog inget annat än ett riktigt sömnpiller för den vanliga amatörornitologen. Men i skaran av de alltmest välberesta fågelskådarna finns säkert många som börjat fundera djupare kring arters utbredningsområden. För dessa, och för andra som likt mig själv roas av att titta på utbredningsområden i fält-handböcker, ger Gaston's bok en utmärkt introduktion till de teorier och generella mönster som finns i utbredningsområdenas värld.

STAFFAN BENSCH

Per G. Ericson och Tommy Tyrberg, 2004: **The Early History of the Swedish Avifauna. A review of the subfossil record and early written sources.** Illustrerad med foton, kartor och diagram. 349 sid. Kungl. Vitterhets och Antikvitets Akademien, Stockholm.

*The Early History of the Swedish Avifauna* försöker rekonstruera Sveriges efteristida fågelvärlds utveckling med tonvikt på tiden före 1800-talet. Det är först från detta århundrade, med Sven Nilssons fauna och professionaliseringen av zoologin, som vi får en mer uttömmande kunskap om de svenska fågelarterna och deras förekomst i landet. Århundradena dessförinnan är litteraturen fragmentarisk och oprecis. Ytterligare några hundra år tillbaka och vi är beroende av subfossila lämningar från arkeologiska utgrävningar för att kunna bilda oss en uppfattning om hur fågelvärlden tedde sig. Sådant material är känt från ett antal platser där människor har varit bosatta sedan den senaste nedisningen släppte sitt grepp om Norden. De viktigaste är beskrivna i bokens inledning. Dock saknas Uppåkra, utanför Lund, som var kontinuerligt bebott väl under 1000 år från romersk järnålder och framåt. Det rikhaltiga materialet däriifrån är ännu till större delen obearbetat.

Under den pleistocena epoken, då ett antal landisar med kortare eller längre mellanrum med varmare klimat, s.k. interstadialer och interglacialer, täckte vårt land var området mer eller mindre fågeltomt. Men för tiden ännu längre tillbaka, under fågelklassens barndom, har vi verkligen några få fossila fynd i områden med sedimentär berggrund. Sålunda finns det skånska belägg för att det funnits fåglar här redan under kritaperioden och tertiärtiden. Bokens egentliga ämne är emellertid som redan framgått holocen,

d.v.s. den postglaciala delen av kvartärperioden. De olika fågelarternas tidsmässiga invandring måste givetvis förstås mot bakgrund av klimatutvecklingen och etableringen av olika växtslag sedan landet blev isfritt, längst i söder för ca 14 000 år sedan. Därför finns huvuddragen i detta skildrat i inledningen där de olika kronozonernas (preboreal, boreal, atlantisk tid o.s.v.) karaktär och tidsavgränsning översiktligt behandlas. Det finns även visat i en figur som dock saknar viktig information som temperaturkurva och uppgifter om vegetationsutvecklingen. Dessvärre finns inte heller någon karta som visar kustlinjens förändring i samband med den kontinuerliga landhöjningsprocessen, något som man måste ta hänsyn till i samband med artgenomgångarna.

Själva artgenomgångarna är mycket bra. Inledningsvis redovisas när och var konkreta fynd gjorts av arten fram till och med medeltiden, alltså för den långa tid från vilken vi är beroende av subfossila lämningar. Därefter förs ett litet resonemang kring artens förutsättningar under den behandlade perioden varefter litterära uppgifter från tiden 1500-talet till 1700-talet undersöks. I ett appendix går fyndplatserna för subfossila lämningar igenom landskap för landskap med arter och dateringar för var och en. För det osteologiska materialets bedömning ansvarar Per Ericson medan Tommy Tyrberg har fördjupat sig i litteraturen som i viss utsträckning består av texter som inte förekommit i tryck tidigare.

Det går inte att med säkerhet fastställa arttillhörigheten hos varje benbit man hittar vid en utgrävning. I själva verket måste man ha tillgång till ett rejält referensmaterial, d.v.s. osteologiska samlingar av med säkerhet bestämda skelettdelar för att kunna uttala sig med någon visshet om de fynd man har att bedöma. Vidare måste man räkna med individuella variationer inom en art både i fråga om utseende och storlek. Per Ericson diskuterar detta inledningsvis och boken ger prov på omvärdering av tidigare bestämningar. Det kan till exempel nämnas att material från Birka som tidigare ansetts tillhöra vit stork nu med säkerhet visats var lämningar av tamgås. Denna bok aktar sig för att dra slutsatser som inte har ordentlig täckning vilket naturligtvis höjer dess värde. I det appendix som nämndes tidigare finns det angivet i vilken samling de olika benen finns och vem som har bestämt dem.

De viktigaste ornitologerna före Sven Nilsson var först Olof Rudbeck d.y. och hans discipel Linné samt dennes lärjungar. Av de senare hänvisas det bl.a. till opublicerat material av Carl Petter Thunberg. Andra, som Pehr Osbeck, har blivit utgivna först i sen tid medan det för ytterligare någon i

generationen efter Linné, Per Gustaf Tengmalm, saknas känd text som vederligen skall ha funnits. Till dessa fogas ett antal amatörer och samlare kring sekelskiftet 1800. Från alla kan viktiga upplysningar hämtas samtidigt som stor förvirring råder kring svåra artgrupper som vadare och sångare varför vissa otydligheter inte kunnat skingras.

Vad kan vi då säga om den svenska fågelfaunans postglaciala utveckling? Ja, bokens författare påpekar att den varit sig påtagligt lik över tiden. Det betyder inte att alla arter vi nu känner har funnits här hela tiden men att många har funnits under lång tid hos oss. Deras invandring har skett när förhållandena blivit gynnsamma. Storlom, grågås och kungsörn är exempel på arter som följde den vikande isranden och fanns här redan för tolv, tretton tusen år sedan. Näktergalen kan ha invandrat i början av värmetiden, för 8000 år sedan, gråsparven mot dess slut för 3000 år sedan. Dessa fåglar har sedan dess funnits i vårt land även om bestånden underkastats fluktuationer, naturliga eller som följd av mänskliga aktiviteter. Sådana uppgifter finns, förutom i de enskilda artgenomgångarna, i ett översiktligt diagram som man med stort utbyte kan studera. Vi kan se att en del arter möjligen har kommit och gått i ett antal representer. Såvsångare och svartvit flugsnappare, liksom blåkråka och berglärka förs till denna kategori. Detta senare förhållande kan inte direkt styrkas genom benfynd utan slutsatserna får betraktas som mer eller mindre sannolika. I vissa fall kan man göra sig en bild av vilka fåglar som kan ha kommit in tidigt även om inga fynd föreligger. Om en art är rikligt företrädd i kontinental lager från pleistocen, har den funnits rakt söder om oss när vårt land var nedisat och bör ha varit snar att utnyttja land som blev beboeligt i samband med klimatförbättringen. En sådan fågel är rödvingetrasten som i denna bok antas ha invandrat söderifrån och förskjutit sin sydgräns mot norr när värmetiden nalkades. Där ser man. Det förefaller alltså som om den inte primärt är en invandrare från Sibirien, vilket jag alltid trott.

Från Sibirien leder ju ett stråk som vår fågelvärld sett immigranter från, liksom från en västnordvästligt skandinavisk väg. Läs mer om detta i *The Early History of the Swedish Avifauna* som är en genomarbetad framställning av vår nuvarande kunskap om den svenska fågelvärldens historia. Materialet är ordentligt redovisat och en problemorienterad diskussion förs. Referenslitteraturen är omfattande även om det förekommer att någon referens inte går att hitta när man går till litteraturlistan. Detta kan man förlåta i ett så omfattande material. En bristande överensstämmelse i behandlingen av svarta storcken

förbryllar mig förstås. I ett utdrag av bokens innehåll (titelsidans baksida) står det att subfossilt material av arten saknas. När man läser artbehandlingen (s.66) anges emellertid ett nästan femtusenårigt fynd. Antingen är det jag som missförstått något eller så har ett förbiseende ägt rum men i vilket fall som helst är helhetsintrycket av boken orubbat. Om någon av slutsatserna kommer att ställas på ända av uppåkrafynden är det för tidigt att uttala sig om. Redan nu kan man emellertid notera att råkan funnits här något tidigare än det äldsta fynd som anges hos Ericson-Tyrberg. Ett öländskt fynd daterar sig där till folkvandringstid/veneldtid (ca 400 e.Kr.) Uppåkraråkan är från romersk järnålder (Kr.f. – ca 400 e.Kr.) Boken kan rekommenderas, inte minst för att den såvitt jag vet är den första svenska motsvarigheten till Bernt Löppenthins 37 år gamla *Danske ynglefugle i fortid og nutid*.

BO EKBERG

Hans Münch, 2003: **Die Kreuzschnäbel**. Westarp Wissenschaftenverlags GmbH, Hohenwarsleben. Pris i Naturbokhandeln: 285 kr.

Denna volym ingår i en lång serie av intressant naturlitteratur på tyska språket, Die neue Brehm-Bücherei, som omfattar bl.a. ornitologiska monografier och utges av rubricerat förlag. Författaren Hans Münch är autodidakt zoolog och har sedan 1950-talet samverkat med olika vetenskapliga sällskap och institutioner. Han har producerat över hundra vetenskapliga publikationer och sex böcker, bl.a. om härfågel och bivrak. Münch har under ett drygt halvsekel hängivet studerat korsnäbbar, dessa finkfågelnas särtingar, vilka uppenbarligen tillhör hans favoriter.

Föreliggande skrift utgör en mycket metodisk och heltäckande genomgång av världens fyra korsnäbbarter. Man kan verkligen här tala om ”tysk grundlighet”, t.ex. finns det mer än 700 litteraturhänvisningar. Efter ett par inledande kapitel behandlas släktets morfologi och tämligen originella anatomi, som är anpassad till ett papegojklättrande liv i barrträd och en uttalad förkärlek till kottefrön. Därför är förstås den korslagda näbben ett enastående viktigt red-

skap. Författaren redogör i detalj för näbbens sinnrika funktion, näbbhalvornas och muskelfästernas assymetriska konstruktion och betydelsen av tungans form. Korsnäbbarna kan ”tugga” maten genom att föra näbbhalvorna i sidled, vilket skiljer dem från alla andra finkar. Vidare finns det ”vänster- eller högervidna” korsnäbbar, något som uppenbarligen är individuella skillnader. Härvid konstateras bl.a. att näbbens vridning är relaterad till tarsernas längd. När ett frö plockas ut ur en kotte, går den största kraften åt för att hålla sig fast på den fot som sitter på motsatt sida i förhållande till undernäbbens vridning. Den tarsen är något längre än den andra. En ”vänstervriden” korsnäbb har alltså något längre högerben och vice versa! I detalj beskrivs även fotens och bäckenets konstruktion på denna utpräglade ”klångfågel”. Vi får också en intressant utläggning om hur ungfågeln från början raka näbb efter hand kröker sig.

Efter en kort presentation av släktet *Loxia* med ”morfologisk artbestämningsnyckel” följer ett långt avsnitt med mycket ingående beskrivning av de fyra arterna med rasindelning och utbredningskartor. Mindre korsnäbb, som indelas i inte mindre än 21 underarter (sic!), förekommer cirkumpolärt i hela norra Holarktis. I detta stora artavsnitt beskrivs dräkt, mått, läten, utbredning, flyttning med invasioner, biotopval, allt om häckningen, födoval, vanor och socialt beteende, predatorer, parasiter och dödlighet samt fångst (av människan). Avslutningsvis kommer två intressanta och underhållande kapitel som berör korsnäbbarna i folktron och korsnäbben som burfågel. I Mellaneuropa var den tydligen långt fram under förra seklet (och är kanske fortfarande?) en älskad och omhuldad burhållen ”husfågel”.

Boken är illustrerad med foton av de fyra arterna i svartvitt och färg, teckningar av anatomi, utbrednings- och återfyndskartor samt tabeller. Inga sammanfattningar på engelska förekommer. För den i det tyska språket läskunnige är detta en både spännande och komplett monografi över ett fascinerande fågelsläkte.

ÅKE ANDERSON