

Start of egg-laying in relation to latitude and elevation among Swedish Starlings *Sturnus vulgaris* in 1988–2003

Ägglägningens början i förhållande till breddgrad och höjdläge hos svenska starar Sturnus vulgaris 1998–2003

SÖREN SVENSSON

Abstract

The Starlings *Sturnus vulgaris* breeding in sixteen nest-box groups, three in northern and thirteen in southern Sweden, were monitored in 1988–2003. Date of the first egg was found to correlate with both latitude and elevation when all sites were included (13 degrees of latitude; 5–430 m elevation). Restricting the analysis to only the south Swedish sites (4 degrees of latitude; 5–230 m elevation), only elevation had any effect. The absence of an effect of latitude in southern Sweden is interpreted as an effect of the large-scale Atlantic low-pressure systems that rapidly pass Sweden and bring mild spring weather to that whole

area almost simultaneously, making local climate as determined by elevation more important than effects of latitude. Onset of laying at the sites in northern Sweden did not differ with more than two days in spite of one site being at the coast and the other two in mountain valleys at 380 and 430 m, possibly because the western birds winter at the Norwegian coast only c. 70 km away.

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

Received: 8 February 2004, Accepted: 4 May 2004, Editor: S. Bensch

Much interest is nowadays devoted to the question of how different bird species may react to short-term weather cycles as well as long-term climate change. In that perspective, better projections could be made with a deeper understanding of how specific aspects of breeding performance are affected by different site properties. Onset of breeding is one such aspect, expected to be affected by temperature, which in turn is related to both latitude and elevation.

There is often, although not always, considerable similarities between phenological events along elevation and latitudinal gradients. Numerous studies have demonstrated a correlation between spring temperature and onset of breeding, and temperature gradients are usually assumed to be the explanation for the effects of latitude and elevation. This also means that the effects sometimes may cancel out each other. For example, Fargallo & Johnston (1997) found that onset of breeding in the Blue Tit *Parus caeruleus* was about the same over latitudes from southern Scandinavia to the Iberian Peninsula in their preferred habitat, oldgrowth deciduous forest, because this habitat only occurred at high elevations in the Mediterranean. Generally, it remains to be determined whether the similarities between the

effects of latitude and elevation are direct temperature effects or reflect other functional relationships with the environment. For example, Krementz (1984) concluded that “the evidence suggests that the ecological consequences of increasing altitude and latitude are only in superficial ways similar” and “that in terms of their effects on avian life history characters, changes in the two should not be presumed to be equivalent”. This is an almost necessary corollary to the fact that many potentially important environmental factors will be different between, for example, a high elevation site in the south and a low elevation site in the north, such as day length, length of growing season, radiation, rainfall, wind, plant species, and food species. In spite of being well aware of the fact that it is not latitude and elevation as such but the other properties, particularly temperature, that determine onset of breeding, I do not analyse anything else than the effect of latitude and elevation in this paper. Latitude and elevation thus serve as tentative substitutes for temperature (for most of the nest-box groups local temperature data were not available).

During the period 1981–2003 the number of pairs of Starlings *Sturnus vulgaris* and their breeding

performance were monitored at several sites in Sweden, between 56 °N and 68 °N and at elevations from sea level to 430 m above sea level. These ranges cover the whole distribution of the Starling in Sweden, both of latitudes and elevations. During the course of the study the date of the first egg was one of the things that was determined.

The Starling almost invariably lays only one clutch in Sweden. In southern Sweden it arrives from early February to early March, often more than two months before it lays the first egg in late April or early May. In northern Sweden the arrival time is later and closer to the date of the first egg. For example, at the most northern site of this study (Abisko), the first Starling is normally recorded in early to mid April, only occasionally in late March. In the period 1983–2003, the date of both arrival and first egg were available for 20 of the 21 years (data provided by Nils Åke Andersson, Abisko Research Station). The arrival date was 33 ± 12 (s.d.) days before the first egg. Only in one year was arrival less than 17 days before the first egg. Although the delay period is shorter, the Starling spends a considerable period at the breeding site before egg-laying also in the north. These rather long intervals between arrival and breeding make it likely that the most important effects governing onset of breeding should be local ones, such as spring temperature as determined by latitude and elevation of the site, and not delayed effects of the conditions at the winter site.

In southern Sweden the Starling is common or abundant in many different kinds of open or semi-open habitats, whereas it is rare at most locations in northern Sweden. In the valleys of the mountains in Lapland it is not even annual at all suitable sites. The general population decline in Sweden has been most pronounced in northern Sweden, at many upland sites because of rapidly declining farming activities since the mid-20th century (Svensson et al. 1999). Originally, the study included several more sites in northern Sweden, but only three sites could be used in this analysis.

Study areas and methods

The location and elevation of each study site are given in Table 1. All breedings occurred in nest-boxes. The sites were described and general information about the project was given in Svensson (2004a). The nest-boxes were checked regularly from the start of breeding until the young had fledged. In the majority of cases, the exact date for the first egg was observed, but I have also accepted a few

cases when the date of the first egg could be estimated with an error of no more than plus or minus one day.

At two of the sites the nest-boxes were divided among sub-groups at different elevations. This was the case for Svartedalen and Kvill. At Svartedalen there were three subgroups at 35 (Mällby), 60 (Ranebo), and 110 (Komperöd) metres elevation, and at Kvill two subgroups at 130 (Wenzelholm) and 230 (Norra Kvill) metres. Since elevation differed between these subgroups they have been treated as separate sites in this paper.

The data were analysed by regressing average date on latitude and elevation. Since the sites could be grouped into thirteen sites in southern Sweden and three sites much further north, I analysed the data both for all sites together and for the southern sites separately. In order to see if the results obtained with the average dates were the same for individual years, I used the statistical module of Excel to calculate single factor regressions and draw the figures, and STATISTICA to calculate multiple regressions.

The onset of breeding was significantly earlier before 1988 than later, but there was no trend at any site during the period 1988–2003 (Svensson 2004b.). Additionally, for some sites no data were available from before 1988. In order to use comparable data, I therefore restricted this analysis to the period 1988–2003. From some of the sites, data were not available from all years (Table 1). However, the absence of any trend during the study period means that the lack of data from some years does not affect the mean laying dates used in this study.

Results

Latitude, elevation, and average date of egg-laying for all sites are shown in Table 1 and the results are visualised in Figure 1. Laying dates for individual years (except for subgroups) are given in Svensson (2004b). I found a significant correlation between date and both latitude and elevation when all sites were included (multiple $R=0.91$, $F_{2,13} = 32.5$, $P<0.001$) with a higher beta value for latitude (0.67, $p<0.01$) than that for elevation (0.32, $p<0.05$). Hence, both factors contributed significantly but latitude more than elevation. However, the opposite was the case when only the sites in southern Sweden were included. In southern Sweden multiple R was 0.82 ($F_{2,10}=10.4$, $P<0.01$) with significant contribution from only elevation (beta value 0.75, $P<0.01$) but not from latitude (0.25, $P>0.05$). Single factor regressions gave $R=0.79$ ($F_{1,11}=17.7$, $P<0.01$) for elevation and $R=0.35$ ($F_{1,11}=1.5$, $P>0.05$) for latitude. Latitude and

Table 1. Location of the study sites, elevation in meters, average date of first egg (1 = 1 April), and years of study with number of years within parentheses (Starlings ceased to breed at Anjan in 1995 and the Umeå site was closed in 1998). S.E. = standard error of date.

Studieområdenas lägen, höjd i meter, medeldatum för första ägget (1 = 1 april) och undersökningperiod med antal år inom parentes (stararna upphörde att häcka vid Anjan 1995 och Umeågruppen avslutades 1998). S.E. medelvärdeets medelfel för datum.

Site <i>Lokal</i>	Latitude <i>Latitud</i>	Longitude <i>Longitud</i>	Elevation <i>H.ö.h.</i>	Date <i>Datum</i>	S.E.	Period (no. of years) <i>Period (antal år)</i>
Revinge	55.7	13.5	20	26.3	0.67	1988–1990, 1992–2003 (15)
Gällared	57.1	12.8	140	29.5	0.92	1988–1999, 2001–2003 (15)
Ottenby	56.2	16.4	5	24.9	0.69	1988–2003 (16)
Svartedalen, Komperöd	58.0	11.0	110	30.1	1.03	1988–2001 (14)
Svartedalen, Mällby	58.0	11.0	30	29.3	1.14	1988–2003 (16)
Svartedalen, Ranebo	58.0	11.0	60	28.9	1.52	1988–1999 (10)
Kvill, Wenzelholm	57.7	15.4	130	31.9	0.91	1988–1998 (10)
Kvill, Norra Kvill	57.7	15.4	230	31.0	1.13	1988–1994 (7)
Fleringe	57.8	18.9	20	24.2	0.80	1988–1994, 1996–2003 (15)
Bocksjö	58.6	14.5	105	30.8	1.00	1988–1998 (11)
Tyresta	59.2	18.2	40	27.1	0.73	1988–2003 (16)
Kvismaren	59.2	15.4	25	27.8	0.79	1988–2003 (16)
Grimsö	59.7	15.4	110	30.2	0.82	1988–2003 (16)
Anjan	63.7	12.4	430	40.7	1.66	1988–1994 (7)
Umeå	63.8	20.2	10	38.8	1.98	1988–1997 (10)
Abisko	68.3	18.8	380	41.1	2.13	1988–1992, 1994–2003 (15)

elevation were correlated, but of course only by incidence, being mainly an effect of the once arbitrary selection of sites.

Table 2 shows that the pattern found for average date was also found for individual years. For all Sweden there were significant contributions from latitude in nine years and from elevation in six years. When, however, only southern Sweden was considered, the pattern was clearly in favour of elevation as the factor that explained most of the variation of laying date. Note that fewer sites with egg-laying dates were available for the most recent years. This is probably the explanation for the lower number of significant regressions in these years.

In summary, latitude had an effect only when the range covered all twelve degrees of latitude (almost all Sweden) but not when it covered only the four degrees of latitude south of the so called *Limes Norrlandicus*, i.e. the region south of the northern boreal forest or taiga zone.

Discussion

The small effect of latitude in southern Sweden is probably an effect of the large Atlantic weather

systems that usually rapidly pass all of southern Sweden. These systems are normally those that determine the progress of spring, bringing warm Atlantic air within a few hours time to the whole of that region. They are most often connected with rainy and windy conditions that rapidly melt away the snow and start the thawing of the frozen soil almost simultaneously at all southern sites. Such large-scale shifts of spring weather also occur in northern Sweden, although the mountain range in the west often exerts a modifying influence. Another complication is that the ice-covered Bothnian Bay affects the coastal climate. The expectation from this, that breeding should start at about the same time all over southern Sweden if the effect of elevation was removed, was confirmed by this study. However, it is not obvious why there was no difference between the eastern lowland and coastal site at Umeå versus the two high elevation mountain sites to the west (but see below).

In the literature there are several studies that analyse the effects on breeding date of latitude or elevation separately, but few that consider both. Berndt et al. (1981) found effects of both latitude and elevation but did not specifically analyse the relative

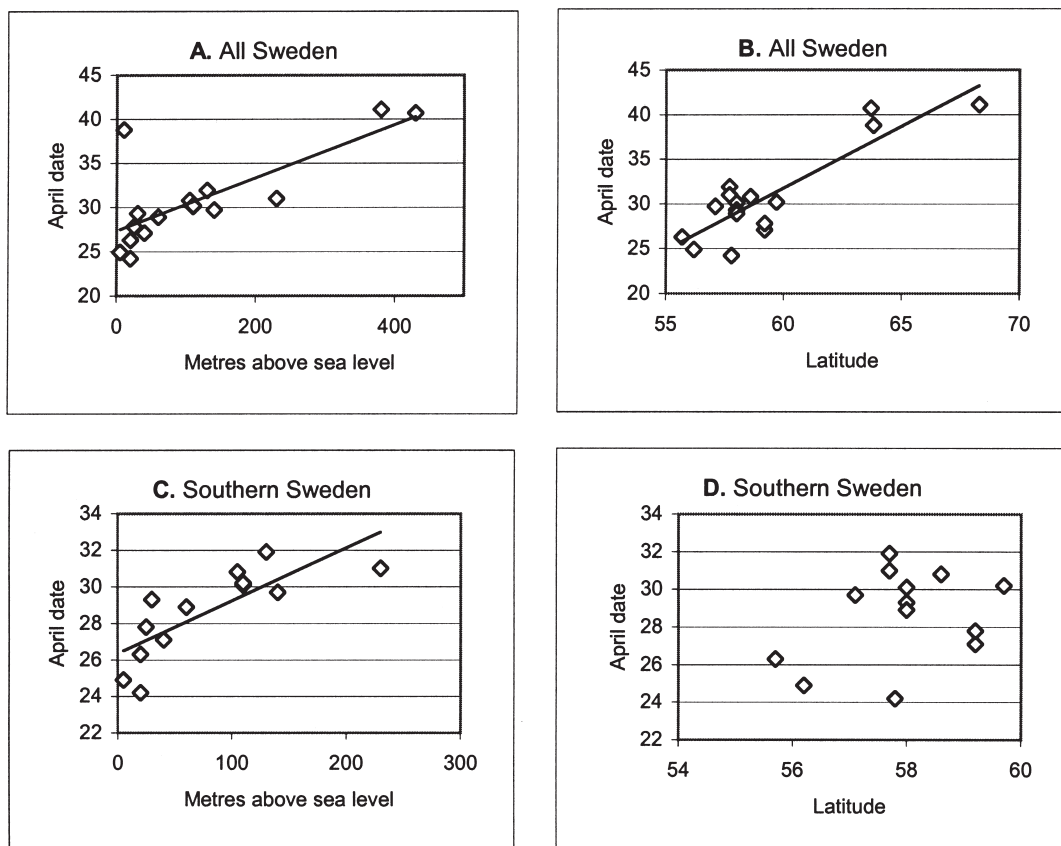


Figure 1. Relationships between date of first egg (1 = 1 April), elevation (metres above sea level), and latitude in Starling populations at different sites in Sweden. A and B: all sites; C and D: thirteen sites in southern Sweden. Regression lines have been drawn when significant.

Sambanden mellan datum för första ägget (1 = 1 april), höjdläget (meter över havet) och breddgraden för olika svenska starppopulationer. A och B: alla lokaler; C och D: sydsvenska lokaler. Regressionslinjer utritade när de är signifikanta.

importance of each factor. He used elevation delay data found by Zang (1980) in order to correct for elevation when analysing the latitudinal effect on the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. Järvinen (1989) also found, when comparing data from 103 sites between north Africa and north Norway, that the mean date for the first egg in the Pied Flycatcher was correlated with both latitude and elevation. The partial correlation coefficients were 0.96 for date versus latitude and 0.44 for date versus elevation, and both were highly significant. I know of no such study dealing with the Starling.

The fact that onset of breeding is so closely connected with spring temperature rise is usually explained in terms of insect abundance, especially

the larval peak after leafing of the trees. This is because some of the most well-studied species, such as tits and flycatchers, depend on that peak. The Starling is mainly a ground feeder both before onset of breeding and during the incubation and nestling periods. Although insects form a substantial part of the diet also earthworms are important, especially for adults in early spring. Hence, the feeding habits of the Starling are more similar to those of thrushes and some waders. The feeding conditions of such species in spring are mainly determined by melting of the snow layer, thawing of the frozen soil, and the delay period before the soil invertebrates have become available or increased sufficiently in size and abundance.

In spite of the limited scope of this study (one species and one aspect of its annual cycle) it confirms that there cannot be any simple relationships between breeding performance and climate (cf. e.g. Slagsvold 1975). Different populations with different adaptations may be involved. Different rates of change of a phenophase may prevail within different parts of a distribution range, and the effects of latitude and elevation may be different under different environmental regimes. This complicates the analysis of time series in relation to climate change and points to a need for long phenological time series from sites with different local properties.

Finally, I add a note of speculation that possibly could explain the absence of a difference between the coastal Umeå site and the two western mountainous sites Anjan and Abisko. It is not known if the whole Starling population of Sweden is a homogeneous one. Recoveries and observations suggest that there may be a migratory divide somewhere in northern Sweden (Delin et al. 1957, Svensson 1990, Andersson 1996). Three of eight recoveries of nestlings ringed in northern Sweden

came from the Norwegian coast, suggesting that they either overwintered there or flew directly to the British Isles rather than via Denmark and the Netherlands as the Starlings from southern Sweden do. One bird ringed in western Lapland was recovered at the Norwegian coast close to the breeding site. Two later recoveries of Starlings ringed at Abisko suggest that the normal wintering area of the Starlings from at least western Lapland may be to the west. Andersson (1996) also reports that Starlings arrive earlier at Abisko than at Kiruna, 80 km to the southeast. This means that the birds from Abisko and Anjan could belong to a distinct population wintering in Norway. Whether the birds breeding in the eastern parts of northern Sweden mainly winter in Norway or Britain is not known (in this study the birds from the Umeå site). The distance between Abisko and Anjan and the Norwegian coast is very short (60–70 km) compared with the distance to Britain. If the Starlings of the western part of northern Sweden winter in Norway, the temporal progress of spring would be quite similar at their wintering and breeding sites even if the conditions in absolute terms are

Table 2. Multiple regressions investigating whether annual laying date (dependent variable) was later at higher latitude and elevation. N = number of sites with data. R = multiple R. P, Lat., and Elev. = significance levels of R, latitude, and elevation, respectively. NS = not significant (a minus sign indicates negative value), * = $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$. Lat. and Elev. not tested for $P < 0.001$.

*Multipla regressioner som visar om årligt läggningsdatum (beroende variabel) var senare för högre latitud och höjdläge. N = antal områden med data. R = multipel R. P, Lat. och Elev. = signifikansnivåer för respektive R, latitud och höjdläge. NS = ej signifikant (minustecken anger negativt värde), * = $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** = $P < 0,001$. Lat. och Elev. ej testade för $P < 0,001$.*

Year År	All Sweden <i>Hela Sverige</i>					Southern Sweden <i>Södra Sverige</i>				
	N	R	P	Lat.	Elev.	N	R	P	Lat.	Elev.
1988	16	0.95	***	**	NS	13	0.66	NS	*	NS
1989	16	0.69	*	**	NS–	13	0.78	**	NS	*
1990	16	0.94	***	**	**	13	0.82	**	NS	**
1991	15	0.67	*	NS	NS	12	0.84	**	NS–	**
1992	16	0.97	***	**	**	13	0.74	*	*	NS
1993	15	0.93	***	**	**	13	0.84	**	NS–	**
1994	16	0.93	***	**	**	13	0.63	NS	NS–	*
1995	13	0.79	**	*	NS–	11	0.81	*	NS	*
1996	13	0.88	***	**	NS	11	0.47	NS	NS	NS
1997	13	0.83	**	*	NS	11	0.63	NS	NS–	NS
1998	12	0.74	*	NS–	NS	11	0.81	*	NS	*
1999	11	0.90	**	NS–	**	10	0.74	NS	NS–	*
2000	9	0.92	**	NS	NS	8	0.82	NS	NS–	NS
2001	10	0.73	NS	NS–	NS	9	0.58	NS	NS	NS
2002	9	0.95	**	NS–	**	8	0.76	NS	NS–	*
2003	9	0.85	*	NS–	NS	8	0.76	NS	NS	NS

different. The risk of arriving too early to these sites would be small since they would be able to return to the coast in the case of a cold and snowy spell.

References

- Andersson, N. Å. 1996. Recoveries of two Starlings *Sturnus vulgaris* banded at Abisko. *Ornis Svecica* 6: 121–122.
- Berndt, R., Winkel, W. & Zang, H. 1981. Über Legebeginn und Gelegestärke des Trauerschnäppers (*Ficedula hypoleuca*) in Beziehung zur geographischen Lage des Brutortes. *Die Vogelwarte* 31: 101–110.
- Delin, H., Myhrberg, H. & Svensson, S. 1957. Tärnasjön, Ahasjön och Laisan – tre fågelsjöar i Västerbottensfjällen. Pp. 136–156 in *Sveriges Naturs Årsbok 1957*.
- Fargallo, J. A. & Johnston, R. D. 1997. Breeding Biology of the Blue Tit *Parus caeruleus* in a Montane Mediterranean Deciduous Forest: the Interaction of Latitude and Altitude. *Journal für Ornithologie* 138: 83–92.
- Järvinen, A. 1989. Clutch-size variation in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ibis* 131: 572–577.
- Karlsson, J. 1983. *Breeding of the Starling* (*Sturnus vulgaris*). PhD Thesis, Department of Animal Ecology, University of Lund.
- Krements, D. G. & Handford, P. 1984. Does avian clutch size increase with altitude? *Oikos* 43: 256–259.
- Slagsvold, T. 1975. Breeding time of birds in relation to latitude. *Norwegian Journal of Zoology*. 23: 213–218.
- Svensson, S. 1990. The decline of the starling *Sturnus vulgaris* population. Pp. 180–191 in *Baltic Birds 5* (Vol. 2; Viksne, J. & Vilks, I., eds.). Proceedings of the fifth conference on the study and conservation of migratory birds of the Baltic basin. “Zinātne” Publishers, Riga.
- Svensson, S. 2004a. The recent decline of the Starling *Sturnus vulgaris* population in Sweden: a 22-year nest-box study. *Ornis Svecica* 14: 28–46.
- Svensson, S. 2004b. Onset of breeding among Swedish Starlings *Sturnus vulgaris* in relation to spring temperature in 1981–2003. *Ornis Svecica* 14: 117–128.
- Svensson, S., Svensson, M. & Tjernberg, M. 1999. *Svensk fågelatlas*. Sveriges Ornitologiska Förening, Stockholm.
- Zang, H. 1980. Der Einfluss der Höhenlage auf Siedlungsdichte und Brutbiologie höhlenbrütender Singvögel im Harz. *Journal für Ornithologie* 121: 371–386.

Sammanfattning

Under åren 1983–2003 bestämdes datum för första äggets läggning i ett antal starkolonier (alla i holkar) på olika breddgrader (från 56° N till 68° N) och i olika höjdlägen (från havsnivå till 430 meter över havet). I princip täcktes därmed starens hela svenska utbredning både latitudinellt och vertikalt.

I södra Sverige anländer staren ofta mer än två månader före äggläggningen. I norra Sverige är perioden mellan ankomst och äggläggning kortare, men så långt norrut som i Abisko i medeltal en månad. Detta gör att det är troligt att det är de lokala

förhållandena under våren som är viktigast för när häckningen börjar och inte några kvardröjande effekter av förhållandena i övervintringsområdet.

I dag intresserar man sig mycket för vilka effekter som vädercykler och eventuella klimatförändringar kan få på fåglarnas förekomst och häckningsframgång. Prognoserna kan bli säkrare om vi bättre känner till relationen mellan klimat och fenologi på olika lokaler. Därför analyserade jag vilka effekter som breddgrad och höjdläge kunde ha på starens häckningsstart. Det är naturligtvis inte latitud eller höjdläge som är den avgörande faktorn utan det lokalklimat, främst temperaturen, som bestäms av dessa faktorer. I avsaknad av temperaturdata från flera av kolonierna tjänar latitud och höjdläge som ett surrogat för temperaturdata.

De undersökta lokalernas latituder och höjdlägen samt genomsnittligt datum för första ägget redovisas i Tabell 1. Eftersom det föreföll finnas skillnader mellan södra och norra Sverige analyserades materialet både för hela landet och för södra Sverige separat. För vissa av områdena fanns datum för första ägget från före 1988. Emellertid var läggningsdatum något senare under de tidigare åren, medan det inte fanns någon trend i något område under perioden 1988–2003. Dessutom saknades data från före 1988 för vissa områden. Därför begränsades analysen till perioden 1988–2003.

Resultatet (Figur 1) blev att det fanns en korrelation mellan datum och både latitud och höjdläge när jag inkluderade samtliga områden (12 breddgrader). För de tretton sydsvenska holkgrupperna fanns däremot korrelation bara mellan datum och höjdläge, inte mellan datum och breddgrad. Intressant nog var det ingen skillnad mellan kust- och låglandskolonin vid Umeå och de två högt belägna kolonierna vid Anjan och Abisko, och inte heller mellan de två sistnämnda. Tabell 2 visar att de samband som fanns för genomsnittligt läggdatum också fanns inom de flesta enskilda år.

Som förklaring till frånvaron av effekt av breddgrad inom södra Sverige anför jag det faktum att våren (i termer av tillräckligt lång period av varmt vårväder för staren att komma igång med häckningen) bestäms av de västliga lågtrycken som för in mild luft över hela Sydsverige samtidigt. Effekten av höjdläget (lokalklimatet) kommer därför att dominera över effekten av breddgrad. I norra Sverige kan förhållandena vara mer komplicerade, bl.a. för att det är möjligt att vi har att göra med två olika starpopulationer, en som övervintrar vid norska kusten (den västligaste) och en annan som likt Sydsve-

riges starar övervintrar i England (den vid kusten). Det finns observationer och återfynd som tyder på att så kan vara fallet. Det har också observerats att stararna anländer tidigare till Abisko än till Kiruna, vilket också tyder på att de anländer västerifrån.

I litteraturen finns det åtskilliga studier som behandlar lägningsdatum i förhållande till antingen höjdläge på enskilda lokaler eller breddgrad på många lokaler. Däremot finns få studier som studerar båda faktorerna samtidigt. De studier som finns pekar på att det sannolikt inte går att likställa effekter

av breddgrad och höjdläge utan att man måste försöka fastställa den relativa betydelsen av respektive faktor. Detta bekräftas av denna studie av staren. För prognoser om vad som kommer att hända med fåglars lägningsstid och andra fenologiska aspekter av deras livscykel kan man därför inte utan vidare schablonmässigt korrigera för höjdlägen och breddgrad när man analyserar fenologiska data; långa tidsserier från platser med olika lokala egenskaper är nödvändiga.

Wintering of Finnish Taiga Geese *Anser f. fabalis* in Skåne, South Sweden: time-budget differences among age groups

Övervintring av finska taigagäss Anser fabalis fabalis i Skåne: skillnader i tidsbudget mellan olika åldersgrupper

HAKON KAMPE-PERSSON

Abstract

European Taiga Geese *Anser fabalis fabalis*, wintering in Skåne, South Sweden, were studied while grazing winter wheat seedlings. The activities of individually marked birds were continuously observed from the time they left their night roost in the morning until they returned in the evening. Each time the bird changed from one activity to another, the change was noted on a continuously running cassette tape recorder. In autumn and early spring, adults allocated an average of 40% of their time to grazing, 27% to staying alert, and 25% to resting/sleeping. In winter, adults increased the proportion of the day devoted to

grazing to 52%, whereas the time spent staying alert decreased correspondingly. Adults, subadults, and juveniles devoted similar proportions of the average day to grazing in winter, whereas juveniles spent less time staying alert and more time to resting/sleeping compared with adults. In autumn and winter, the geese grazed 4.0–4.1 hours/day.

*Hakon Kampe-Persson, Department of Animal Ecology, Ecology Building, SE-223 62 Lund, Sweden.
E-mail: kampepersson@hotmail.com*

Received 15 January 2004, Accepted 15 September 2004, Editor: J. Lind

Introduction

In Northern Europe (for delineation of this region, see Hallanaro & Pylvänäinen 2002), winter is a bottle-neck for many birds, residents and winter guests from breeding areas further north alike. Winter hardships are caused by a set of factors: plant growth ceases, insects become less numerous and harder to find, food sources are frequently made unavailable by snow and ice, a higher daily food intake is needed as energy requirements for thermoregulation are higher at low temperatures, and, for diurnal species, a decreasing length of daylight reduces the time available for feeding. Especially young birds have a hard time during this season, as they often are inexperienced in feeding. In many species, their situation is aggravated further by a higher relative energy requirement due to a smaller body size.

The main winter quarters of the European Taiga Goose *Anser fabalis fabalis* are located between the mid-January isothermes 0°C and –2.5°C (van Impe 1987), and the northernmost larger wintering grounds are in the province of Skåne, in southern Sweden (Nilsson & Persson 1984, Nilsson *et al.* 1999).

When the geese arrive in Skåne in September and October, after migrating from their breeding areas in Sweden, Finland and Russia, high-quality food is abundant on the harvested fields (Nilsson & Persson 1984). Ploughing causes a sharp decrease in food availability, and during winter the geese are forced to graze to a large extent on winter cereals. Because cereal growth ceases during the winter, the amount of available food decreases continuously as a result of geese grazing. Furthermore, when fields are covered by snow, the geese can have difficulties in finding feeding sites close to their night roost (Nilsson & Persson 1984).

Taiga Geese feed in the daytime, leaving the night roost about 20 minutes before sunrise and returning about 45 minutes after sunset (Hakon Kampe-Persson unpubl.). Because of their diurnal foraging habits, the geese have much less time for foraging in winter than in autumn and spring. In Skåne, the length of the day is less than seven hours in mid-December, compared to ten hours in mid-October and twelve in mid-March.

The aim of this study was to ascertain how geese modify their time-budgets in order to effectively deal with the harder conditions in winter. For instance,

do they allocate more time to grazing? And/or, are there any differences among age groups?

Study area

The study was made in Skåne, the southernmost province of Sweden (for a detailed presentation, see Nilsson & Persson 1984). Autumn work was conducted around Lake Vombsjön (55.41N, 13.35E), while most of the observations in winter were made at Flyinge (55.45N, 13.21E). In spring, I worked at both Flyinge and Lake Vombsjön, as well as at Lake Hammarsjön (55.59N, 14.10E).

Material and Methods

The activities of individually marked birds (for neck-collaring, see Nilsson & Pirkola 1986, 1991, Pirkola & Kalinainen 1984) were continuously observed, one at a time, from the time they left their night roost in the morning until they returned in the evening. In Germany, geese were found feeding also during the night (Mooij 1992), but that was not the case in this study; the roosting geese were checked throughout every fifth night during the periods 16–31 October and 22 November–16 March, during 78 nights in total, without recording any geese leaving the roost between their arrival in the evening and departure in the morning. I made no observations at the grazing grounds indicating that geese ever stayed there overnight. Geese of different age and sex were followed on consecutive days in autumn, winter and spring. The bird was counted as juvenile during its first winter, as subadult during its second and third winter if still unpaired, and as adult when followed by at least one young. Winter was defined as periods (>4 days long) with daytime temperatures 1–5 degrees below zero Celcius from mid-December to mid-February. The autumn observations were made in the last week of October and the spring observations in the second week of March, in years when the fields were free from snow and the daytime temperatures were above zero.

In the field, in the winters 1983/84–1985/86, a continuously running cassette tape recorder was used to note each time the focal bird changed from one activity to another. The following nine activities were noted: grazing, alert, resting, sleeping, preening, drinking, social interference, disturbed and flying. The duration of each separate activity performance was measured in seconds; no performance was considered to last less than one second.

Because of difficulties involved in following an

individual bird over a whole day, most observation series refer to parts of the day. In all, about 300 hours of observations were obtained.

When constructing time-budgets, only observation periods longer than one hour were included, and only from days when the geese were relatively undisturbed; all days when they were disturbed during more than 20 minutes were excluded. To facilitate comparisons among seasons and age groups, only data from winter wheat fields were used; winter wheat seedlings being by far the most important food source in winter (Persson 1982). Within each season and age group, data from different times of the day, as well as from both sexes, were equally represented. The construction of time-budgets for the winter was facilitated by the fact that the length of time geese were away from their night roost was unchanged from mid-December to mid-February.

Within seasons, differences in time-budget data between age classes of the three main activities (grazing, alertness and resting/sleeping) were tested by Mann-Whitney U-test (Sokal & Rohlf 1981), with the individual's percentage as data point. The choice of statistical test was influenced partly by the fact that time-budget data of birds from different age classes could not be collected simultaneously and partly because most observation series (of different duration) refer to different parts of the day. Identical conditions were aimed at, but minor between-day differences in temperature, wind speed, food quality, flock size and disturbance level could not be fully avoided.

Results

The distance between night roost and feeding grounds was much shorter in winter than in either autumn or spring and markedly shorter during the winters of 1983/84–1985/86 than during the preceding winters of 1977/78–1980/81 (Table 1; in all cases, t -test, $P < 0.001$).

On the feeding grounds, the geese switched between feeding and non-feeding activities; on average, 21–22 minutes of feeding alternated with 11–15 minutes of non-feeding (Table 2). In winter, the duration of these categories of activity in juveniles were not significantly different from those in adults (in both cases, t -test, $P > 0.2$). For adults, the duration of both the feeding bouts and the non-feeding periods were shorter in winter than in autumn, the latter significantly shorter ($t_{68} = 0.22$, $P > 0.5$ and $t_{72} = 2.45$, $P < 0.02$, respectively).

In autumn, about 40% of the time spent on the

Table 1. Mean distance (km) between roost and feeding grounds during the last week of October, second week of March, and during winter periods (temperatures below 0°C) from mid-December to mid-February in 1983/84–1985/86, compared with monthly mean distances for the period 1977/78–1980/81 (including winter periods with temperatures above 0°C). Number of observation days in brackets. Mean±SD.

Medelavstånd (km) mellan nattlokal och födosöksområden under sista veckan i oktober, andra veckan i mars och under perioder med vinterväder (temperaturer under 0°C) från mitten av december till mitten av februari under åren 1983/84–1985/86, jämfört med månatliga medelavstånd under åren 1977/78–1980/81 (inklusive vinterperioder med temperaturer över 0°C). Antalet observationsdagar inom parentes. Medelvärde±SD.

	Oct	Dec	Jan	Febr	March
77/78–80/81	4.1±1.1 (21)	5.9±2.8 (20)	8.3±3.4 (18)	10.4±3.1(14)	4.5±1.9 (23)
83/84–85/86	4.0±0.4 (16)	1.0±0.5 (36)			4.5±0.2 (12)

Table 2. Length of time (minutes) that Finnish Taiga Geese spent feeding (when grazing winter wheat) before switching to non-feeding activities, and vice versa. No individual is represented by more than one period per season and category of activity. When more than one period were available, one of these was chosen at random. Number of periods in brackets. Mean±SD.

Tid (i minuter) som finska taigagäss ägnade åt födosök (vid bete av höstvetete) innan de skiftade till icke födosökande aktiviteter, och vice versa. Ingen individ representeras av mer än en tidsperiod per årstid och aktivitetskategori. När mer än en tidsperiod fanns tillgänglig, valdes en av dessa ut slumpmässigt. Antalet tidsperioder inom parentes. Medelvärde±SD.

Category of activity Aktivitetskategori	Autumn <i>Höst</i>	Winter <i>Vinter</i>	
	Ad	Ad	Juv
Feeding <i>Födosökande</i>	22.0±16.7 (23)	20.6±28.1 (47)	22.0±16.0 (15)
Non-feeding <i>Icke födosökande</i>	14.9± 8.3 (29)	10.6± 6.7 (45)	13.1± 8.4 (19)

feeding grounds was devoted to grazing, while the remaining main part was spent alert and resting/sleeping; each activity type accounted for about 25% of the total time (Table 3). Preening, flying, social interference and responses to disturbance accounted for the remaining 10% of the time.

In winter, there were no significant differences between adults, subadults and juveniles in time spent foraging (Mann-Whitney U-test, $P>0.5$ in all three cases). Although the geese spent less time per day on the feeding grounds in winter compared with autumn, they grazed for roughly the same amount of time in both seasons (Table 4). The increase in the proportion of time spent grazing in winter occurred mostly at the expense of the time used to stay alert (Table 3). Juveniles spent a significantly smaller proportion of their time alert as compared with adults (Mann-Whitney U-test, $P<0.001$) and devoted a larger proportion of time to sleeping. The proportion of time spent resting/sleeping by adults in winter was approximately the same as that spent in autumn. Time devoted to preening decreased markedly in

winter and was lower for juveniles than for adults. The tendency for more social interference to occur in winter was related to the denser flocks occurring at this time. Interference usually involved adults chasing away subadults. In winter, geese flew an average of 12.2 minutes each day. Flights between the night roost and the feeding grounds averaged 2.6 minutes, whereas most of the flying time (on average 9.6 min.) was related to disturbance.

In spring, the proportion of time used for grazing was lower compared with winter (Table 3). But, owing to longer days, the total time devoted to grazing in spring was about 30% longer than in autumn and winter (Table 4). The proportion of time spent staying alert was similar for spring and autumn, as was the percentage of time spent resting/sleeping. In spring, the proportion of time devoted to preening decreased, whereas social interference, probably connected with pair formation and the strengthening of pair bonds, took up proportionately more time.

Table 3. Seasonal time budgets for Finnish Taiga Geese grazing winter wheat. The table gives the proportions of the average day allocated to various activities during time that the geese were away from their night roost (10.5 hours in autumn, 8.0 hours in winter and 12.5 hours in spring). Number of studied individuals in brackets.

Tidsbudget under olika årstider för finska taigagäss betande höstvetete. Tabellen ger tidsfördelningen på olika aktiviteter under en genomsnittlig dag för den tid som gässen var borta från nattlokalen (10,5 timmar under hösten, 8,0 timmar under vintern och 12,5 timmar under våren). Antalet studerade individer inom parentes.

Activity Aktivitet	Autumn	Winter		Spring	
	Höst Ad (8)	Ad (11)	Vinter Subad (6)	Juv (6) Vår Ad (4)	
Grazing <i>Betande</i>	38.4	51.8	52.1	51.8	42.7
Alert <i>Alert</i>	26.7	14.8	11.4	4.9	26.6
Resting/Sleeping <i>Vilande/Sovande</i>	24.5	25.8	28.4	39.2	25.0
Preening <i>Putsande</i>	5.5	2.0	1.6	0.5	0.5
Drinking <i>Drickande</i>	-	0.3	2.4	-	0.1
Social interference <i>Social störning</i>	0.4	0.8	0.6	0.0	1.7
Disturbed <i>Störd</i>	2.0	2.0	1.0	1.1	0.9
Flying <i>Flygande</i>	2.5	2.5	2.5	2.5	2.5

Table 4. Daily time budgets (hours) for adult Finnish Taiga Geese grazing winter wheat in different seasons. Number of studied individuals during each season in brackets.

Dygnstidsbudget (timmar) under olika årstider för adulta finska taigagäss betande höstvetete. Antalet studerade individer under respektive årstid inom parentes.

Activity Aktivitet	Autumn Höst (8)	Winter Vinter (11)	Spring Vår (4)
Roosting <i>Vilande på nattlokal</i>	13.5	16.0	11.5
Grazing <i>Betande</i>	4.0	4.1	5.3
Alert <i>Alert</i>	2.8	1.2	3.3
Resting/Sleeping <i>Vilande/Sovande</i>	2.6	2.1	3.1
Flying <i>Flygande</i>	0.3	0.2	0.3
Others <i>Övrigt</i>	0.8	0.4	0.5

Discussion

That no age-related differences were found with regard to the percentage of the day spent grazing on the feeding grounds in winter, can probably be ascribed to physiological constraints. More specifically, it appears as though the rate of digestion limits food intake – and thus the time spent grazing – as indicated by the alternating pattern of feeding and non-feeding periods (*cf.* Drent *et al.* 1978/79). In studies reporting age-related differences, juveniles used slightly more time for feeding than adults (Davis *et al.* 1989, van Impe 1980).

Between-season differences in duration of grazing per twenty-four hours found in this study are hard to

interpret. The main reason is that several conditions differed among seasons. Firstly, observations in autumn and spring were made during a period of only one week, and there are no guarantees that these weeks were representative of these seasons. In autumn, the hunting season opened just one week after that the geese had switched from gleaned grain on stubbles to grazing winter wheat seedlings. The open season for bean geese in Skåne during this study was restricted to the period 1–21 November. This sport hunting was very popular, and caused a lot of disturbance among the geese (see e.g. Göransson & Karlsson 1976). Of that reason, comparable time-budget data could not be obtained during November. In spring, the geese switched

from winter wheat to uncultivated grasses after just one week of study. The timing of this shift was probably to a great extent conditioned by air temperature (Prins & Ydenberg 1985, Therkildsen & Madsen 2000). Secondly, the geese fed much closer to the night roost in winter than in either autumn or spring, and the daily time used for flights was lowest in winter. In that way, less time was needed for grazing in winter than in any of the other seasons to energetically compensate for the time in flight. Thirdly, the geese had for sure higher thermoregulatory costs in winter than in autumn and spring, at least when low temperatures were combined with hard winds (*cf.* Harvey 1971). By that, they had to graze for longer in winter than in any of the other seasons to obtain a balanced energy budget. Fourthly, geese generally switch from a simple carbohydrate-rich diet in autumn and early winter to more protein-rich vegetation in spring (Owen 1980). In the present study, the impact of such a strategy was minimized by restricting observations to winter wheat fields. Even so, however, between-season differences in food quality were most likely existent, chiefly due to a continual decline of protein content of young leaves of winter cereals (Groot 1989). Fifthly, the energetic strategy of the geese generally differs among seasons. As a rule, geese re-build their energy reserves in autumn, keep a balanced energy-budget throughout winter, and build up their energy reserves with pre-nuptial migration at hand (Owen 1980). In this respect, the present study was presumably no exception to the rule.

Estimates of the percentage of time on the feeding grounds devoted to, and the daily duration of, grazing in this study are much lower than those reported for wintering geese in other studies (Table 5). That can be ascribed in part to differences in the methods used. I followed individual birds, while the other studies scanned flocks at regular intervals, counting the number of birds engaged in particular activities (*cf.* Altmann 1974). Tacha *et al.* (1985) found that estimates provided by periodic observations were consistently less precise than those provided by continuous ones. The main source of error when using periodic scanning is very likely that activity performances of short duration are overlooked, and by that included in feeding. The high values found by Ebenman *et al.* (1976) might, however, be partly related to the fact that food supplies in the study area had been severely depleted by the end of January. Thus, only short vegetation remained in February, and even if the geese increased their peck rate, they were not able to fully compensate for the smaller

amounts of food obtained per bite. Consequently, their only alternative was to feed for a longer time each day.

Another factor to take into account when discussing differences in Table 5 is the distance between night roost and feeding grounds, as it can differ significantly among months, years, sites, and species (Newton *et al.* 1973, Nilsson & Persson 1984, 1991). As flying is by far the most energy-consuming activity of all, the distance the geese have to fly twice a day can be important. In this study, the geese managed to feed very close to their night roost throughout the winter.

Differences in time spent grazing between species may be related to differences in bill length. Taiga Geese have a long bill, suitable for taking large bites, whereas all of the other species included as grazers in Table 5 have short bills, suitable for grazing on short vegetation. The short-billed species usually feed on pasture grasses, and despite their higher peck rate (Owen 1980), they may have to spend much more time grazing than Taiga Geese, owing to the smaller bites taken. Besides, geese have to be more selective when grazing pasture grasses as compared with winter cereals (Owen 1978/79). Markgren (1963) found that Taiga Geese took larger bites when grazing winter cereals than when grazing uncultivated grasses. Such a difference in bite size might explain why Taiga Geese spent 83–86 % of the day grazing in the Netherlands, compared to only 52% in Skåne.

The percentage of time on the feeding grounds devoted to, and the daily duration of, active feeding found in this study is, in fact, very similar to that reported for geese feeding on high-energy food (gleaners and grubbers in Table 5). Winter wheat seedlings have an energy content similar to that of afore-mentioned high-energy foods, but the digestibility is much lower (Owen 1980). However, wherever this monoculture is grown, it offers the geese a superabundance of food. In such a field, neither search time nor handling time is needed. So, the geese can ingest a large amount of food in a short length of time, and in that way largely compensate for its lower digestibility.

A long, rather narrow bill could be used for probing in soft marshland as well as grazing tall vegetation (Owen 1980). Originally, European Taiga Geese fed on uncultivated grasses in meadows and pastures in winter, and they still do in north-west Jutland (Parslow-Otsu & Kjeldsen 1992), England (Parslow-Otsu 1991) and the Netherlands (van den Bergh 1985, Koffijberg *et al.* 1997). When farmland feeding first occurred is not known. In Skåne, it

Table 5. Percentage of time away from night roost devoted to, and daily duration of, active feeding among wintering geese and sheldgeese. *Procentandel av tid borta från nattlokal som ägnades åt, och längden av, aktivt födosök hos övervintrande gäss och spegelgäss.* Grazing = *betning*, gleaning = *plockning*, grubbing = *böjtning*, pasture grasses = *betesmarksgräs*, meadow grasses = *ängsgräs*, saltmarsh plants = *salthängsväxter*, pasture plants = *betesmarksväxter utom gräs*, *Scirpus* tubers = *rotknölar av säv*, winter wheat = *höstrvete*, winter cereals = *höstsid*, cereal grains = *spillsäd*, maize = *majs*, soybeans = *sojaböbonor*.

Taxon	Study area <i>Undersökningsomr.</i>	Months <i>Månader</i>	%	Hours <i>Timmar</i>	Way of feeding; food item <i>Födosöksmetod; födoslag</i>	Reference <i>Referens</i>
<i>Branta leucopsis</i>	South-west Scotland	12-02	92-95	6.6-8.5	grazing; pasture grasses	Owen <i>et al.</i> 1992
<i>Anser fabalis fabalis</i>	Scania	02	93	9.5	grazing; winter cereals	Ebenman <i>et al.</i> 1976
<i>Chloephaga rubidiceps</i>	Falkland Islands	08	91	8.2	grazing; meadow grasses	Summers & Grievé 1982
<i>Anser albifrons albifrons</i>	England	11-03	90	8.4-9.9	grazing; pasture grasses	Owen 1972
<i>Anser serrirostris rossicus</i>	South Netherlands	01-02	89		grazing; winter cereals	Van Impe 1980
<i>Chloephaga picta leucoptera</i>	Falkland Islands	08	89	8.0	grazing; meadow grasses	Summers & McAdam 1993
<i>Anser fabalis fabalis</i>	South Netherlands	12-03	84		grazing; meadow grasses	Van Impe 1980
<i>Anser brachyrhynchus</i>	Jutland	02	84	8.0	grazing; pasture grasses	Therkildsen & Madsen 2000
<i>Branta bernicla bernicla</i>	Norfolk	11-03	79		grazing; pasture grasses	Riddington <i>et al.</i> 1996
<i>Branta bernicla bernicla</i>	Schleswig-Holstein	03	67-79	7.8-8.5	grazing; saltmarsh plants	Stock & Hofeditz 1996
<i>Anser brachyrhynchus</i>	Jutland	02	75	7.1	grazing; winter wheat	Therkildsen & Madsen 2000
<i>Chloephaga melanoptera</i>	Peru	09	73	8.8	grazing; pasture plants	Summers & Castro 1988
<i>Anser fabalis fabalis</i>	Scania	12-02	52	4.1	grazing; winter wheat	This study
<i>Anser anser anser</i>	Doñana	01	39-62	3.5-5.6	grubbing; <i>Scirpus</i> tubers	Amat 1986
<i>Anser anser anser</i>	Camargue	12-02	35-48	3.5-4.8	grubbing; <i>Scirpus</i> tubers	Desnouhes <i>et al.</i> 2003
<i>Anser serrirostris rossicus</i>	Hungary	02	33-42	4.0-5.0	gleaning; maize	van den Bergh & Phillipona 1985
<i>Branta canadensis interior</i>	Illinois	12-02	40-57	2.6-4.3	gleaning; maize, soybeans	Gates <i>et al.</i> 2001
<i>Anser albifrons frontalis</i>	California	12-02	21	2.1	gleaning; cereal grains	Ely 1992
<i>Anser c. caerulescens</i>	Missouri	12-02	18	1.9	gleaning; maize, soybeans	Davis <i>et al.</i> 1989

happened a long time ago, because there were complaints of damage to winter rye already one and a half century ago (Nilsson 1858). However, uncultivated grasses were still the main food source in Skåne in the late 1950s (Markgren 1963). Twenty years later, the geese had switched from uncultivated grasses to winter cereals altogether (Persson 1982). As the area with natural meadows and pastures in Sweden decreased by about 90 % between 1850 and 1980 (Alexandersson & Eriksson 1988, Gerell 1988), this shift can be viewed as an adaptation to changes in land use during the modernization of Swedish agriculture.

The European Taiga Goose has apparently benefited greatly from its shift to farmland feeding. When grazing uncultivated grasses, 7.0–7.7 hours a day were used for active feeding in winter (Figure 15 in Markgren 1963), compared to only 4.1 hours when grazing winter wheat (this study). Such an inference is strengthened by the fact that the length of time the geese were away from their night roost remained unchanged from mid-December to mid-February when grazing winter wheat. Earlier, when grazing uncultivated grasses, it had increased from 8.5 hours in mid-December to 11.0 hours in mid-February. Thus, it is no exaggeration to state that European Taiga Geese wintering in Skåne have no problems in obtaining enough food as long as the winter wheat seedlings are not covered by snow, the geese can feed close to their night roost, and they are relatively undisturbed.

Acknowledgements

Comments by two anonymous referees improved the presentation.

References

Alexandersson, H. & Eriksson, M.O.G. 1988. Mowed and grazed wet meadows as bird habitats. Pp. 21–34 in *Fåglar i jordbrukslandskapet* (Andersson, S., ed.). *Vår Fågelvärld, Supplement 12*. Sveriges Ornitologiska Förening, Stockholm. (Swedish with English summary).

Altmann, J. 1974. Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour* 49: 227–267.

Amat, J.A. 1986. Numerical trends, habitat use, and activity of Greylag Geese wintering in southwestern Spain. *Wildfowl* 37: 35–45.

Bergh, L.M.J. van den 1985. Occurrence of the European Bean Goose *Anser fabalis fabalis* in the Netherlands. *Limosa* 58: 17–32. (Dutch with English summary).

Bergh, L.M.J. van den & Philippona, J. 1985. V. The occurrence of geese (mainly Bean Geese) at Tata in the west of Hungary. *Aquila* 92: 65–80.

Davis, S.E., Klaas, E.E. & Koehler, K.J. 1989. Diurnal time-activity budgets and habitat use of Lesser Snow Geese *Anser caerulescens* in the middle Missouri River valley during winter and spring. *Wildfowl* 40: 45–54.

Desnouhes, L., Pichaud, M., Le Clainche, N., Mesleard, F. & Giroux, J.-F. 2003. Activity budget of an increasing wintering population of Greylag Geese *Anser anser* in southern France. *Wildfowl* 54: 39–49.

Drent, R., Ebbinge, B. & Weijand, B. 1978/79. Balancing the energy budgets of arctic-breeding geese throughout the annual cycle: progress report. *Verhandlungen Ornithologische Gesellschaft Bayern* 23: 239–264.

Ebenman, B., Persson, H. & Nilsson, L. 1976. Food-seeking activity and time-budget of wintering and resting geese *Anser fabalis* in Skåne, South Sweden. *Anser* 15: 185–194. (Swedish with English summary).

Ely, C.R. 1992. Time allocation by Greater White-fronted Geese: influence of diet, energy reserves and predation. *Condor* 94: 857–870.

Gates, R.J., Caithamer, D.F., Moritz, W.E. & Tacha, T.C. 2001. Bioenergetics and nutrition of Mississippi Valley Population Canada Geese during winter and migration. *Wildlife Monographs* 146: 1–65.

Gerell, R. 1988. The avifauna of the farmland, a historical survey. Pp. 1–20 in *Fåglar i jordbrukslandskapet* (Andersson, S., ed.). *Vår Fågelvärld, Supplement 12*. Sveriges Ornitologiska Förening, Stockholm. (Swedish with English summary).

Groot, J.J.R. 1989. Verbetering stikstofadvies mogelijk voor wintertarwe. *Meststoffen* 2/3: 31–35.

Göransson, G. & Karlsson, J. 1976. Disturbance of geese caused by hunting. *Anser* 15: 119–124. (Swedish with English summary).

Hallanaro, E.-L. & Pylvänäinen, M. 2002. *Nature in Northern Europe. Biodiversity in a changing environment*. Nord 2001:13, 350 pp. Nordic Council of Ministers, Copenhagen.

Harvey, J.M. 1971. Factors affecting blue goose nesting success. *Canadian Journal of Zoology* 49:223–234.

Impe, J. van 1980. Ecologie et ethologie des Oies des moissons, *Anser fabalis fabalis* et *Anser fabalis rossicus*. *Gerfaut* 70: 499–558. (French with English summary).

Impe, J. van 1987. La migration d'automne, les quartiers d'hivernage et de reproduction de *Anser fabalis fabalis* et de *Anser fabalis rossicus* en relation avec la loi de Bergman. *Gerfaut* 77: 63–88. (French with English summary).

Koffijberg, K., Voslamber, B. & van Winden, E. 1997. *Ganzen en zwanen in Nederland: overzicht van pleisterplaatsen in de periode 1985–94*. 274 pp. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen.

Markgren, G. 1963. Migrating and wintering geese in southern Sweden. Ecology and Behaviour studies. *Acta Vertebratica* 2: 299–418.

Mooij, J.H. 1992. Behaviour and energy budget of wintering geese in the Lower Rhine area of North Rhine-Westphalia, Germany. *Wildfowl* 43: 121–138.

Newton, I., Thom, V.M. & Brotherston, W. 1973. Behaviour and distribution of wild geese in south-east Scotland. *Wildfowl* 24: 111–121.

Nilsson, L., van den Bergh, L. & Madsen, J. 1999. Taiga Bean Goose *Anser fabalis fabalis*. Pp. 20–36 in *Goose populations of the Western Palearctic*. (Madsen, J., Cracknell, G. &

- Fox, A.D., eds.). Wetlands International Publication No. 48, 344 pp. Wetlands International/National Environmental Research Institute, Wageningen/Rønde.
- Nilsson, L. & Persson, H. 1984. Non-breeding distribution, numbers and ecology of Bean Goose *Anser fabalis* in Sweden. *Swedish Wildlife Research* 13: 107–170.
- Nilsson, L. & Persson, H. 1991. Selection and exploitation of feeding areas by staging and wintering geese in southernmost Sweden. *Ornis Svecica* 1: 81–92.
- Nilsson, L. & Pirkola, M.K. 1986. The migration pattern of Bean Geese *Anser fabalis* in the Baltic area. *Vår Fågelvärld, Supplement* 11: 147–153.
- Nilsson, L. & Pirkola, M.K. 1991. Migration pattern of Finnish Bean Geese *Anser fabalis*. *Ornis Svecica* 1: 69–80.
- Nilsson, S. 1858. *Skandinavisk Fauna. Foglarna*. Andra Bandet, 580 pp. Gleerups Förlag, Lund.
- Owen, M. 1972. Some factors affecting food intake and selection in White-fronted Geese. *Journal of Animal Ecology* 41: 79–92.
- Owen, M. 1978/79. Food Selection in Geese. *Verhandlungen Ornithologische Gesellschaft Bayern* 23: 169–176.
- Owen, M. 1980. *Wild Geese of the World*. 236 pp. B.T. Batsford, London.
- Owen, M., Wells, R.L. & Black, J.M. 1992. Energy budgets of wintering Barnacle Geese: the effects of declining food resources. *Ornis Scandinavica* 23: 451–458.
- Parslow-Otsu, M. 1991. Bean Geese in the Yare Valley, Norfolk. *British Birds* 84: 161–170.
- Parslow-Otsu, M. & Kjeldsen, J.P. 1992. Laplandske Sædgæs i Nordvestjylland. *Dansk Ornithologisk Forenings Tidsskrift* 86: 104–106.
- Persson, H. 1982. Sædgæssens fältval i Skåne. Pp. 75–78 in *De svenska gässen* (Svensson, S., ed.). *Vår Fågelväld, Supplement* 9. Sveriges Ornithologiska Förening, Stockholm.
- Pirkola, M.K. & Kalinainen, P. 1984. Use of neckbands in studying the movements and ecology of the Bean Goose *Anser fabalis*. *Annales Zoologica Fennici* 21: 259–263.
- Prins, H.H.Th. & Ydenberg, R.C. 1985. Vegetation growth and a seasonal habitat shift of the Barnacle Goose *Branta leucopsis*. *Oecologia* 66: 122–125.
- Riddington, R., Hassall, M., Lane, S.J., Turner, P.A. & Walters, R. 1996. The impact of disturbance on the behaviour and energy budgets of Brent Geese *Branta b. bernicla*. *Bird Study* 43: 269–279.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. 1981. *Biometry*. Second edition. W.H. Freeman and Company, San Francisco.
- Stock, M. & Hofeditz, F. 1996. Time-activity-budget of Brent Geese (*Branta bernicla bernicla*) on saltmarshes in the Wadden Sea – The impact of human disturbance. *Vogelwarte* 38: 121–145. (German with English summary).
- Summers, R.W. & Castro, G. 1988. Population size and feeding behaviour of Andean Geese at Lake Junin, Perú. *Wildfowl* 39: 22–28.
- Summers, R.W. & Grieve, A. 1982. Diet, feeding behaviour and food intake of the Upland Goose (*Chloephaga picta*) and Ruddy-headed Goose (*C. rubidiceps*) in the Falkland Islands. *Journal of Applied Ecology* 19: 783–804.
- Summers, R.W. & McAdam, J.H. 1993. *The Upland Goose*. 162 pp. Bluntisham Books, Cambridgeshire, UK.
- Tacha, T.C., Vohs, P.A. & Iverson, G.C. 1985. A comparison of interval and continuous sampling methods for behavioral observations. *Journal of Field Ornithology* 56: 258–264.
- Therkildsen, O.R. & Madsen, J. 2000. Energetics of feeding on winter wheat versus pasture grasses: a window of opportunity for winter range expansion in the pink-footed goose *Anser brachyrhynchus*. *Wildlife Biology* 6: 65–74.

Sammanfattning

För fåglar som övervintrar i nordeuropa utgör vintern ofta en "flaskhals". Detta beror bland annat på att växternas tillväxt avstannar, insekterna blir fåtaligare och svårare att finna, födan ofta blir oåtkomlig på grund av snö eller is, ett högre födointag fodras eftersom energiåtgången för att bibehålla kroppsvärmen ökar vid låga temperaturer, och den tillgängliga tiden för födosök för dagaktiva arter reduceras då dagslängden minskar. Speciellt ungfåglar har det svårt denna årstid, ofta beroende på att de är oerfarna i att skaffa föda. Hos många arter försvåras situationen för ungfågeln av att de beroende på en mindre kroppsstorlek har ett relativt högre energibehov.

Övervintringsområdet för den europeiska taigagåsen (en av minst sex arter/raser inom sädgåskomplexet) ligger i huvudsak mellan januari-isotermerna 0°C och –2,5°C, och dess nordligaste lokaler av betydelse finns i Skåne. När gässen om hösten anländer till Skåne finns det gott om föda av hög kvalitet på de skördade fälten. Plöjningen minskar födoutbudet drastiskt och under vintern är gässen tvingade att till stor del beta höstsäd. Eftersom sädesbroddens tillväxt upphör under vintern minskar födotillgången som ett resultat av gässens bete. När fälten täcks av snö kan gässen dessutom få svårt att finna föda i närheten av sin nattlokal. Eftersom taigagäss endast söker föda om dagen, och lämnar nattlokalen omkring 20 minuter före soluppgången och återvänder omkring 45 minuter efter solens nedgång, är den tillgängliga tiden för födosök betydligt kortare under vintern än under höst och vår.

För att studera hur gäss modifierar sin tidsbudget för att möta hårdare villkor under vintern, samt för att utröna om det finns skillnader mellan olika åldersgrupper, användes taigagäss som halsringmärkts på häckplats i Finland. Fältarbetet utfördes vid Vombsjön, Flyinge och Hammarsjön. En utvald fågel följdes från det att den lämnade nattlokalen på morgonen tills den återvände i kvällningen. Varje gång den skiftade från en aktivitet till en annan registrerades detta på en kontinuerligt gående bandspelare. Nio aktiviteter registrerades: betande, alert, vilande, sovande, putsande, drickande, social störning, störd och flygande. Längden av de enskilda aktivitetsperioderna mättes i sekunder och ingen period ansågs ha varat i mindre än en sekund. Till tidsbudgetarna användes endast aktivitetsdata från dagar då gässen

varit relativt ostörda, varför samtliga dagar då gässen störts under mer än 20 minuter uteslöts. Vidare, för att lättare kunna jämföra olika årstider och ålderskategorier, utnyttjades endast data från fält med höstvete, eftersom sädesbrodd var den alltigenom dominerande födan vintertid. Vinterdata insamlades under dagar med 1–5 minusgrader, medan höst- och vårdagarna kom från dagar med plusgrader och snöfria fält.

I denna studie lyckades gässen beta i närheten av nattlokalen hela vintern, betydligt närmare än under såväl höst som vår, och avsevärt närmare än under tidigare vintrar. Avståndet mellan nattlokalen och de fält där gässen söker föda är av stor betydelse, eftersom flygande är den med bred marginal mest energikrävande aktiviteten. Anmärkningsvärt är dessutom att den tid som gässen dagligen var borta från nattlokalen höll sig konstant (8 timmar) från mitten av december till mitten av februari. På fälten uppvisade gässen ett typiskt mönster, där 21–22 minuter av födosök följdes av 11–15 minuter av icke födosökande (främst vila), varefter gässen återigen började beta. Detta alternerande har sannolikt en fysiologisk förklaring. Efter att ha ätit sig mätta måste gässen helt enkelt smälta en del av födan innan de kan äta mer. I slutet av oktober och mitten av mars använde gamla gäss 40% av tiden på fälten till bete, 27% till att vara alert och 25% till vila. Vintertid ökade de gamla fåglarna andelen av dagen som ägnades åt bete till 52%. Övriga använde de olika åldersgrupperna lika stor del av vinterdagen till bete, vilket säkerligen beror på tidigare nämnda fysiologiska begränsning. Jämfört med gamla använde subadultna och framförallt juvenila fåglar mindre tid till att vara alerta och mer till vila. Under höst och vinter betade gässen 4,0–4,1 timmar dagligen, vilket ökade till 5,3 timmar under våren.

Värdena i denna studie på såväl andel av dag (52%) som total tid dagligen (4,1 timme) som vintertid utnyttjades för bete är avsevärt lägre än vad man funnit hos andra gäss. Vanligtvis ligger dessa värden i storleksordningen 80–95% och 7,0–9,9 timmar. En av anledningarna till skillnaderna kan vara valet av metod. Jag följde enskilda individer, medan andra studier baserats på att en lämplig flock spanats av med regelbundna intervall, varvid varje ingående flockmedlem hänförs till någon av de förutbestämda aktiviteterna. I en jämförande studie fann man att

den av mig valda metoden var den mest exakta. Den främsta felkällan vid periodiskt scannande är säkerligen att aktiviteter som endast varar en kort tid förbises, och därigenom räknas som aktivt födosök. Val av metod är dock inte hela förklaringen. En annan förklaring till detta kan vara relaterad till mellanarts-skillnader i näbb längd. Taigagäss har en lång näbb, lämpad för att ta stora bitar föda, medan övriga arter i de ovan refererade studierna har korta näbbar, lämpade till att beta kort vegetation. De kortnäbbade gässen betar vanligtvis på betesmark, och trots att de betar snabbare, måste de, på grund av att de tar mindre bitar, använda mycket mer tid per dag för bete än taigagäss. Vidare måste gäss vara mer selektiva då de betar på en betesmark jämfört med ett höstsädesfält. För taigagäss i Skåne har det visats att den tar större bitar då den betar höstsäd än då den betar okultiverade gräs.

Ursprungligen betade den europeiska taigagässen på naturlig gräsmark vintertid, vilket den fortfarande gör i nordvästra Jylland, England och Nederländerna. När den började söka sig till jordbruksmark är inte känt. I Skåne skedde det tidigt, ty redan i mitten av 1800-talet klagades det över skador på höstsädd råg. Naturlig gräsmark var dock fortfarande i slutet av 1950-talet den viktigaste födokällan i Skåne, men 20 år senare skiftade gässen helt och hållet till höstsädesfält. Med tanke på att arealen naturlig gräsmark i Sverige minskade med 90% mellan 1850 och 1980 kan detta skifte ses som en anpassning till ett ändrat markutnyttjande i samband med moderniseringen av svenskt jordbruk.

Den europeiska taigagässen har uppenbarligen gynnats av sitt skifte från naturlig gräsmark till jordbruksmark. När den betade okultiverade gräs utnyttjades dagligen 7,0–7,7 timmar för aktivt födosök, jämfört med endast 4,1 timme vid bete av höstsädesbrodd. En dylik slutsats styrks av att tiden gässen var borta från nattlokalen förblev oförändrat 8,0 timmar från mitten av december till mitten av februari vid bete av höstsädesbrodd, medan den ökade från 8,5 timmar till 11,0 timmar då gässen betade okultiverade gräs. Sålunda är det ingen överdrift att påstå att de europeiska taigagässen som övervintrar i Skåne inte har några problem med att finna tillräckligt med föda så länge som höstsädesbrodden inte täcks av snö, gässen kan söka föda nära sin nattlokal och är relativt ostörda.

Inventering av fåglar i Rautasområdet 1978 och 2001 – populationsförändringar i ett fjällområde

Surveys of the birds in the Rautas area in 1978 and 2001 – population changes in an alpine area

ÅKE BERG, URBAN EMANUELSSON OCH MARKUS REHNBERG

Abstract

The breeding bird fauna of the Rautas mountain area, south of Torne träsk in northern Sweden, was censused in 1978 and 2001. Sixtyseven 2x2 km squares were censused along 9.6 km transects within each square. Thirtyone of the 63 analysed species showed no significant population changes, 20 species had decreased significantly, and 12 species had increased significantly. Among the increasing species were: Short-eared Owl *Asio flammeus*, Long-tailed Skua *Stercorarius longicaudus*, Redpoll *Carduelis flammea*, and Whimbrel *Numenius phaeopus*. Among the 20 decreasing species were: Golden Plover *Pluvialis apricaria*, Red-throated Pipit *Anthus cervinus*, Bluethroat *Luscinia svecica*, and Lapland Bunting *Calcarius lapponica*. A Correspondence analysis revealed that a relatively large proportion of the species in alpine heathlands had decreased, while there was a mixture of stable, increasing and

decreasing species at the woodland and wetland end of the gradient. A possible explanation to the observed population changes could be an increasing number of reindeer in the Swedish mountains since the 1970s, since overgrazing can affect both the availability of nest sites and food negatively.

Åke Berg, The Swedish Biodiversity Centre, The Swedish University of Agricultural Sciences, Box 7007, S-750 07 Uppsala, Sweden, and Department of Conservation Biology, The Swedish University of Agricultural Sciences, Box 7002, S-750 07 Uppsala, Sweden.

Urban Emanuelsson, The Swedish Biodiversity Centre, The Swedish University of Agricultural Sciences, Box 7007, S-750 07 Uppsala, Sweden.

Markus Rehnberg, Rösegårdsgatan 10, 724 76 Västerås, Sweden.

Received 3 March 2004, Accepted 4 October 2004, Editor: S. Svensson

Inledning

Traditionellt har fjällområden ansetts vara miljöer som påverkats lite av mänskliga aktiviteter, och växter och djur har ansetts fortleva i jämförelsevis stabila populationer (se t.ex. Bernes 1994). Under senare år har dock en rad faktorer som kan påverka fauna och flora i fjällen diskuterats. Det ökade antalet renar påverkar markvegetationen negativt i många områden, vilket har angetts som en möjlig orsak till de minskade gnagarbestånden i fjällen under senare år. Bopredationen på häckande fåglar tycks vara kopplad till fjälllämmeln *Lemmus lemmus* cykliska populationsfluktuationer (Sutherland 1988, Blomqvist et al. 2002), så häckfågelfaunan kan även påverkas av indirekta förändringar av renbetets omfattning och intensitet. Ökad turism, friluftsliv och klimatförändringar är andra faktorer som kan ha effekt på miljön i fjällen (Bernes 1994, Moen et al. 2001). Dessut-

om har mellanårsvariation i väder, stor variation i fröproduktion hos t.ex. fjällbjörk *Betula pubescens* ssp. *czerepanovii* och utbrott av insekter såsom fjällbjörkmätare *Epirrita autumnata* påvisats ha stor effekt på fågelsamhällets sammansättning olika år (Enemar et al. 1984, Svensson et al. 1984). Fjällfågelpopulationer uppvisar alltså stora variationer mellan år (se även Järvinen & Rajasärkkä 1992) och ”mänsklig” påverkan kan förväntas ha långsiktigt negativa effekter på vissa arter.

Kunskapen om svenska fågelarters utbredning (Svensson et al. 1999), populationsstorlekar (Berg & Tjernberg 1996) och populationsförändringar (Svensson & Lindström 2002) är relativt god jämfört med kunskapen om andra organismgrupper. När det gäller arter som förekommer i fjällen är dock kunskapen sämre än för arter som förekommer i miljöer som skog, jordbruksmark och våtmarker. Publicerade fågelinventeringar från svenska fjällen gäller främst begränsade områden (Enemar et al. 1984,

Svensson et al. 1984) och studier av enskilda arter (Svensson 1990).

Ett område som fått viss uppmärksamhet är Rautasområdet söder om Torneträsk (Emanuelsson 1975, 1978). Ett flertal mindre omfattande inventeringar av fågelfaunan (revirkarteringar) skedde under 1970-talet, och en mer omfattande inventering skedde år 1978. År 2001 upprepades delar av inventeringen från 1978. Syftet var främst att utvärdera möjligheterna att prediktera olika arters förekomst med hjälp av vegetationsdata, men eftersom få kvantitativa studier av fågelfaunan i de svenska fjällen finns publicerade vill vi ta tillfället i akt att göra en jämförelse av fågelfaunan i Rautasområdet 1978 och 2001. Har arter tillkommit och försvunnit? Hur stor andel av arterna har ökat och minskat i antal? Vi analyserar också om arter med liknande biotopkrav, eller med liknande ekologiska karaktärer (t.ex. flyttningsstrategi, boplatssval eller födoval) uppvisar liknande populationsförändringar.

Metoder

Studieområdet

Rautasområdet (beläget mellan 67° 55' och 68° 15' N och 18° 35' och 19° 50' E) ligger söder om Torneträsk SO om Abisko. Undersökningsområdet (480 km², varav 436 km² inventerades något av inventeringsåren) ligger på mellan 340 och 1150 m.ö.h., men höjder på mellan 550 och 750 m.ö.h är dominerande. En GIS-analys av vegetationskartor visar att Rautasområdet domineras av fjällhedar (ca 42% av området) och fjällbjörkskog (ca 34%). I området finns också relativt stora arealer av myrar, mossar och kärr (drygt 6% av området), sjöar och vattendrag (drygt 5%), buskmark (drygt 4%), block och hållmark (nästan 4%) och fjällängar (drygt 3%). Barrskog förekommer endast sällsynt i området (0,1%). Glaciärer finns inte alls, men snölegor täcker ca 0,5% av området. Det finns ingen bebyggelse inom området, men järnvägen och landsvägen till Abisko löper i östra kanten av området.

Fågelinventeringar

Fågelfaunan i Rautasområdet inventerades 1978 och 2001. Området delades in totalt i 120 stycken 2x2 km kvadrater, varav 109 kvadrater inventerades något av åren 1978 och 2001. Sextiosju av dessa kvadrater (totalt 268 km²) inventerades med samma metod både 1978 och 2001.

Antalet individer av olika fågelarter noterades längs transekter (varje transekt 9,6 km, totalt 643,2

km) som lades ut enligt ett standardiserat mönster inom varje 2x2 km ruta (Figur 1). Två inventerare inventerade samtidigt olika delar av transekten, d.v.s. de startade vid samma punkt och återsamlades på samma plats efter inventeringen av transekterna (Figur 1). Transektlängden varierade dock något mellan åren på grund av att de diagonala partierna av transekterna endast inventerades 2001 (10,2 km inventerades i varje ruta). Alla individer som observerades noterades, oberoende av avståndet från observatören (metoder för linjetaxering, se Bibby et al. 1992). Varje ruta besöktes vid ett tillfälle under perioden 10–30 juni (10–14 inventerare) under de bägge åren. 1978 användes karta och kompass, 2001 användes GPS för att lokalisera start och slutpunkter för de olika transekterna.

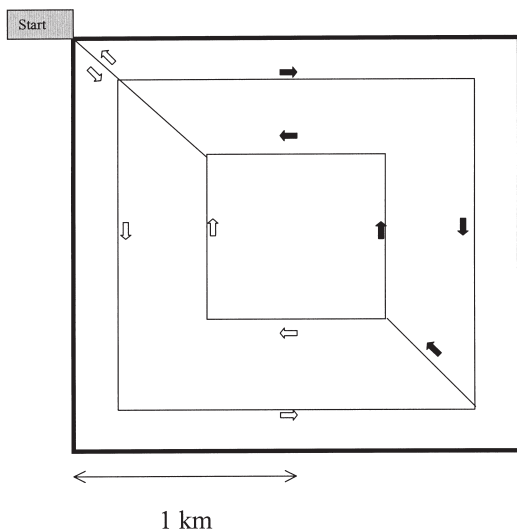
Analys

Antalet individer av olika fågelarter, i de 67 kvadrater som inventerades båda åren, jämfördes med "Wilcoxon signed ranks test" (parvis test) för att testa om förändringar skett mellan de bägge åren. Eftersom transektlängden varierade något mellan olika rutor och år så analyserades antalet individer per km transekt i parvisa jämförelser av de 67 rutorna. Vidare gjordes en ordination (correspondence analysis, se ter Braak (1987), ter Braak & Prentice (1988)) av fågelfaunan 2001 för att identifiera viktiga biotopgradienter i fågelsamhällena. Ordinationerna användes sedan som underlag för analyser av populationsförändringar i relation till olika arters habitatkrav, d.v.s. för att undersöka om arter som förekom i samma områden uppvisade liknande populationsförändringar.

Vidare användes Kruskal Wallis tester och G-tester för att analysera om olika ekologiska karaktärer såsom bohöjd (på marken, i buskar eller i träd), botyp (öppet eller täckt bo/hålighet), häckningstäthet (solitär eller kolonihäckande), kullstorlek, flyttningsstrategi (stannfågel, kortflyttare, tropikflyttare), födosöksplats (på marken, i buskskiktet, i trädskiktet, i luften, på vatten eller under vatten) och dominerande föda (växter, frön, evertebrater eller ryggradsdjur) skilde mellan arter som minskade, ökade eller hade stabila populationer (ekologiska data presenteras i Appendix 2).

Resultat

Populationsförändringarna testades statistiskt hos de 63 arter som förekom i minst fem kvadrater 1978 eller 2001. Av dessa arter uppvisade 31 inga signi-



Figur 1. Inventeringstransekternas läge i de 2x2 km stora inventeringsrutorna. Den grova linjen visar kvadraternas gränser och de finare linjerna transekterna. Två inventerare startade och återförenades vid startpunkten och inventerade olika sidor av den större och mindre kvadraten, vilket illustreras av pilarna i figuren. Den totala inventerade transektlängden per kvadrat var 9,6 km.

Position of the line transects in the 2x2 km squares. The thick line shows the border of the square and the thin lines the census transects. Two bird censusers started and finished at the same point after censusing different parts of the transects in the large and small square, as illustrated by the arrows. The total transect length in each square was 9.6 km.

fikanta populationsförändringar, 19 arter minskade signifikant och 13 arter ökade signifikant i antal mellan 1978 och 2001. Bland arter som observerades 1978 och ökat i antal 2001 märks t ex jorduggla *Asio flammeus*, fjälllabb *Stercorarius longicaudus*, gråsiska *Carduelis flammea*, grönbena *Tringa glareola* och småspov *Numenius phaeopus* (Appendix 1). Bland de 20 minskande arterna fanns småskrake *Mergus serrator*, drillsnäppa *Actitis hypoleuca*, ljungpipare *Pluvialis apricaria*, korp *Corvus corax*, kråka *Corvus corone*, rödstrupig piplärka *Anthus cervinus*, taltrast *Turdus philomelos*, björktrast *Turdus pilaris*, rödvingetrast *Turdus iliacus*, blåhake *Luscinia svecica*, järnsparv *Prunella modularis*, stenskvätta *Oenanthe oenanthe* och lappsparv *Calcarius lapponica* (Appendix 1).

Totalt observerades 97 olika fågelarter under inventeringarna 1978 och 2001. År 2001 observerades 93 arter, medan antalet bara var 62 år 1978 (se Appendix 1). Antalet nya arter som tillkommit 2001

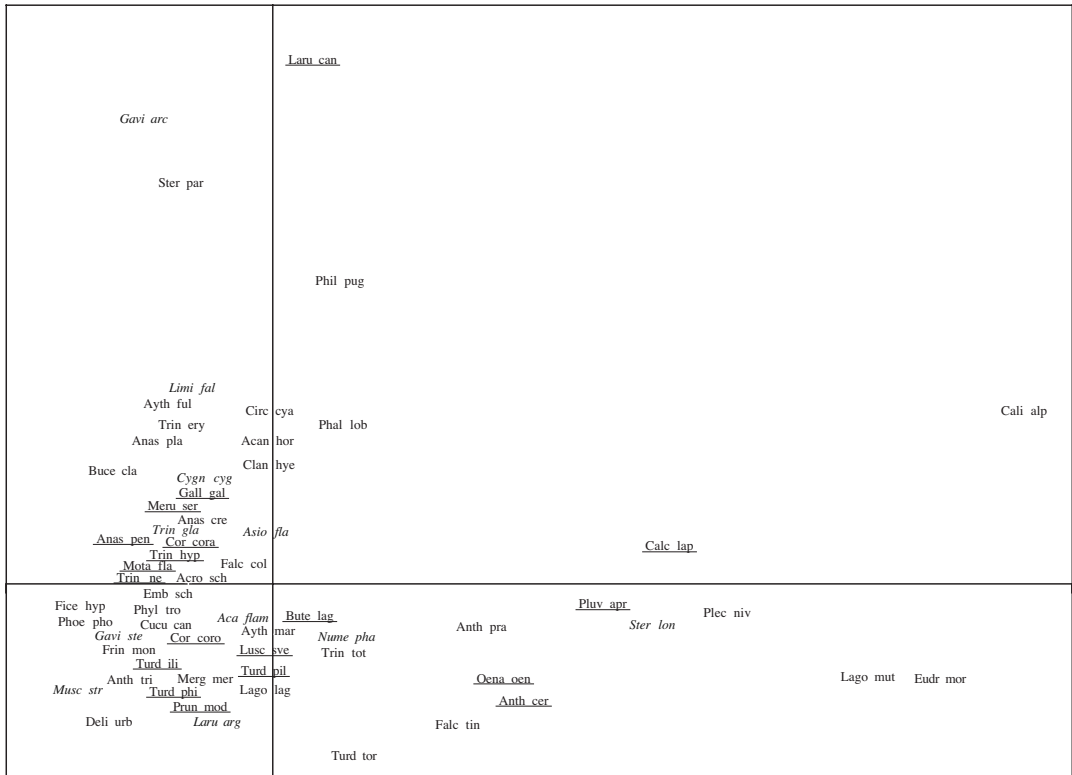
var 35, medan endast fyra av de arter som observerades 1978 var försvunna år 2001 (hökuggla *Surnia ullula*, kungsörn *Aquila chrysaetos*, vinterhämpling *Carduelis flavirostris* och dubbeltrast *Turdus viscivorus*). 29 av de 35 arterna som tillkommit eller försvunnit var mycket sällsynta (förekomst i färre än 5 av de 67 inventerade kvadraterna), vilket gör att dessa förändringar skall tolkas med försiktighet för enskilda arter. Av de tillkommande arterna var sångsvan (förekomst i nio kvadrater), storlom (förekomst i åtta kvadrater) och gråtrut (förekomst i sex kvadrater) de vanligaste. Den mest frekventa av de "försvunna arterna" var hökuggla som 1978 förekom i sju kvadrater (Appendix 1).

För att undersöka om arter med liknande habitatkrav uppvisade liknande populationstrender så genomfördes en ordination (correspondence analysis) med data från 2001 för de arter som förekom i minst fem kvadrater. Arter med liknande utbredningsmönster (habitatkrav) i området ligger nära varandra i ordinationsdiagrammet. Axlarna i diagrammet är viktiga habitatgradienter, som ofta består av flera habitatfaktorer. Längs den första ordinationsaxeln fanns en gradient av arter som vi tolkar som en höjdgradient från kalfjäll, videregion till fjälldalar med barrskog och våtmarker (Figur 2). Det tycks som en relativt stor andel arter på fjällhedarna och i videregionen minskat i antal (t.ex. lappsparv, ljungpipare, blåhake, rödstrupig piplärka och stenskvätta). I andra änden av gradienten finns både minskande, ökande och stabila arter (Figur 2).

Analys av ekologiska karaktärer hos de observerade arterna (Appendix 2) visade inga signifikanta samband med populationsförändringarna, d.v.s. det tycks inte som om arter med vissa typer av karaktärer vad gäller häckning, födosök eller flyttning har ökat eller minskat i antal. Bohöjd, botyp, häckningstäthet (solitära eller kolonihäckande arter), kullstorlek, flyttingsstrategi, kroppsvikt, födosöksplats och dominerande föda skiljde inte signifikant mellan arter som minskade, ökade eller hade stabila populationer (Kruskal Wallis tester och G-tester, alla p-värden >0.05).

Diskussion

Antalet häckande fågelarter tycks ha ökat i Rautasområdet under perioden 1978–2001. År 2001 observerades 93 arter, medan antalet bara var 62 år 1978, 35 arter hade tillkommit och endast fyra försvunnit (Appendix 1). Av de tillkommande arterna var sångsvan, storlom och gråtrut relativt vanliga, och det är troligt att dessa arter verkligen ökat i antal



Figur 2. Ordination (Correspondence analysis) av fågelarterna som förekom i minst fem kvadrater år 2001. Canoco 4 (ter Brak and Smilauer 1998) med "biplot scaling" och fokus på "arternas inbördes position" användes vid analyserna. Arterna presenteras med förkortningar av de latinska namnen (se Appendix 1: de första bokstäverna av släktnamnet och de tre första av artnamnet med fyra undantag: *Cor coro* = kråka, *Cor cora* = korp, *Aca flam* = gråsiska, *Emb sch* = sävsparv). Läget för vissa arter har justerats något för att göra alla artnamn läsbara. Minskande arter är understrukt, namnet på ökande arter är kursiverade och "stabla" arter är presenterade med normal stil.

Correspondence analysis of bird species occurring in at least five squares in 2001. Canoco 4 (ter Brak and Smilauer 1998) with "biplot scaling" and focus on species position was used. The abbreviations of the latin species names (see Appendix 1) consist of the four first letters of the genus name and the three first letters of the species name, with four exceptions: Cor coro = Corvus corone, Cor cora = Corvus corax, Aca flam = Acanthis flammea, Emb sch = Emberiza schoeniclus. The position of some species has been slightly adjusted in order to make all species names readable. Decreasing species are underlined, increasing species are presented in italics and stable species with ordinary text.

i området. Den mest frekventa av de "försvunna arterna" (hökuggla, kungsörn, vinterhämpling och dubbeltrast) var hökugglan. Vidare tyder resultaten på att ett antal arter som kan klassificeras som jordbruksfåglar (sådesärta *Motacilla alba*, sånglärka *Alauda arvensis*, storspov *Numenius arquata*, skata *Pica pica*, gulspurv *Emberiza citrinella*) ökat i antal, även om flera av dessa arter förekom sällsynt i eller i anslutning till området på 1970-talet (Urban Emanuelsson, ej publicerad sammanställning). Dessa populationsförändringar skall dock tolkas med för-

siktighet för enskilda arter, eftersom de flesta av dessa arter (29 av de 35 arterna som tillkommit) var mycket sällsynta och förekom i mindre än fem kvadrater. Resultaten baseras dessutom endast på ett besök och genomfördes dessutom av olika inventerare, vilket också gör resultaten relativt osäkra.

Av de 63 arter vars populationsförändringar analyserades statistiskt uppvisade 31 inga signifikanta populationsförändringar, 19 arter minskade signifikant och 13 arter ökade signifikant. Det tycks som om en relativt stor andel arter på fjällhed och i

videregionen minskat i antal (t.ex. lappsparrv, ljunpipare, blåhake, rödstrupig piplärka och stenskvätta). I andra änden av gradienten som identifierades i korrespondensanalysen finns bl.a. skogs- och våtmarksarter som uppvisar både minskande, ökande och stabila populationer (Figur 2). Analyser av ekologiska karaktärer (häckning, födosök eller flyttning) hos de observerade arterna visade inga signifikanta samband med populationsförändringarna. Det tycks alltså som om häckningshabitatet har en starkare koppling till populationsförändringarna än olika ekologiska karaktärer, även om dessa karaktärer kan förväntas vara kopplade till habitat.

Det är möjligt att dessa populationsförändringar är en del av normala populationsfluktuationer för olika arter, som i fjällområden visat sig vara relativt omfattande (Enemar et al. 1984, Svensson et al. 1984, Järvinen & Rajasärkkä 1992). Långtidsstudier av berglärka *Eremophila alpestris* (Svensson 1990), som häckar på kalvfjället, tyder på att även denna art har minskat i antal. Längre tidsserier av relativt omfattande inventeringar skulle dock behövas för att få en bättre bild av populationsförändringarna hos olika arter, speciellt mindre vanliga arter.

En möjlig förklaring till skillnaderna i populationsstorlekar mellan åren kan vara lämmelpopulationernas storlek, eftersom dessa visat sig ha en stor effekt på fågelfaunan på grund av stort predationstryck åren efter lämmeltoppar (Summers 1986, Greenwood, 1987, Sutherland 1988). Studier av rastande arktiska vadare och gäss i Sverige har visat att antalet ungfåglar är korrelerat till storleken av lämmelpopulationerna i Sibirien (Blomqvist et al. 2002). Tillgängliga data tyder dock på att lämmelpopulationerna var relativt stora i fjällområdet både 1978 (Angerbjörn et al. 2001) och 2001 (Naturvårdsverkets miljöövervakning av smådäggdjur, se http://www.eg.umu.se/personal/hornfeldt_birger/bh/sidor/index3.html), och att detta inte är huvudorsaken till de observerade populationsförändringarna. Ökningen av jorduggla och fjällabb mellan åren tyder dock på att fjälllämmelpopulationen var större 2001 än 1978.

En annan möjlig förklaring till att många arter tycks ha minskat på kalvfjäll och i videregionen kan vara ett ökat antal renar och därmed ett ökat betetryck, vilket skulle kunna påverka både tillgången på lämpliga boplatser och tillgången på föda. Det tycks också som om antalet renar i fjällen var lågt 1960–1980 för att sedan öka och vara relativt högt under 1980-talet och 1990-talet (Bernes 1994, Lahall 1999), men detaljerade siffror på antalet betande renar i Rautasområdet saknas. Det stora antalet renar har på

många håll lett till överbete av fjällhedar och skogsbetesområden i vinterlandet (Bernes 1994).

Sammanfattningsvis tyder denna undersökning på att fågelfaunan i det undersökta Rautasområdet blivit mer artrik under perioden 1978–2001, bl.a. på grund av att antalet "icke fjällarter" ökat. Vidare tycks det som ett relativt stort antal arter på kalvfjäll och i videregionen har minskat i antal, möjligen som en effekt av ökat renbete. Studier av effekter av renbete på biodiversitet är få, men studier av marklevande insekter tyder på att betet har negativa effekter i lågproduktiva områden, medan ett intermedieärt betetryck har en positiv effekt på antal arter och individer i mer produktiva områden (Suominen et al. 2003). Dock behövs ytterligare fleråriga undersökningar för att styrka att de observerade förändringarna i fågelsamhället inte är en del av de normala populationsfluktuationerna, som bl. a. är kopplade till lämmelcyklerna.

Tack

Ett stort tack till alla inventerare som hjälpte till med inventeringarna 1978 och 2001. Inventeringen 2001 finansierades av SLU genom medel till projektet "Analys och prediktion av biologisk mångfald" vid Centrum för Biologisk Mångfald på SLU i Uppsala (projektledare Urban Emanuelsson). Tack till Kjell Olsson för hjälp med GIS analyser av fjällvegetationskartorna.

Summary

The bird fauna of the Rautas area (south of Torneträsk) was surveyed in 1978 and 2001. Sixtyseven 2x2 km squares (total 268 km²) were censused in both years using the same line transect method, described in Figure 1. The Rautas area is characterized by mountain heath including a willow zone (42%) and mountain birch woods (34%). The population changes were analyzed statistically for 63 species (Appendix 1). Of them, 31 showed no significant change, 19 species declined significantly, and 13 species increased significantly.

In order to identify patterns in population changes, a correspondence analysis was performed (Figure 2). It appears as if a relatively large proportion of species belonging to alpine heathland, including the willow zone, declined (e.g. Lapland Bunting, Golden Plover, Bluethroat, Red-throated Pipit, and Wheatear). At the other end of the habitat gradient, woodland and wetland species demonstrated all kinds of changes, declining, increasing, and stable

populations. We found no effects of the other variables listed in Appendix 2.

The number of breeding species seems to have increased during the period 1978–2001. In 2001, 93 species were recorded compared to only 62 in 1978. Thirtyfive species had been added to the list whereas only four had disappeared. These changes must, however, be interpreted with caution for individual species since most of them were rare, and the results are based on only one visit during each of the two years.

Available information indicates that the lemming population was rather high within the survey area in both 1978 and 2001. Hence, different predation pressure probably did not cause the recorded changes. An alternative explanation of the declines in several species could be an increasing reindeer population. Increasing grazing pressure could affect both availability of nest sites and food. The number of reindeer was low in the 1970s and increased generally in Sweden between the survey years. However, a detailed account of the number of grazing reindeer in the Rautas is not available.

More long-term surveys are needed in order to determine whether the observed changes are normal population fluctuations, some of which are coupled to the lemming cycles, or an effect of habitat or climate shifts.

Referenser

- Angerbjörn, A., Tannerfeldt, M. & Lundberg, H. 2001. Geographical and temporal patterns of lemming population dynamics in Fennoscandia. *Ecography* 24: 298–308.
- Berg, Å. & Tjernberg, M. 1996. Common and rare Swedish vertebrates – distribution and habitat preferences. *Biodiversity and Conservation* 5: 101–128.
- Bernes, C. (ed.). 1994. Biologisk mångfald i Sverige. Naturvårdsverkets förlag. Solna.
- Bibby, C. J., Burgess, D. & Hill, D. A., 1992. *Bird Census Techniques*. Academic Press. London.
- Blomqvist, S., Holmgren, N., Åkesson, S., Hedenström, A. & Pettersson, J. 2002. Indirect effects of lemming cycles on sandpiper dynamics: 50 years of counts from southern Sweden. *Oecologia* 133: 146–158.
- Emanuelsson, U. 1975. Rautas – den bortglömda vildmarken. *Fauna och Flora* 70: 108–115.
- Emanuelsson, U. 1978. En vegetationsbaserad förutsägelsemodell för fågelfaunor. *Anser supplement* 3: 80–83.
- Enemar, A. Nilsson, L. & Sjöstrand, B. 1984. The composition and dynamics of the passerine community in a subalpine birch forest, Swedish Lapland. A 20-year study. *Annales Zoologici Fennici* 21: 321–338.
- Järvinen, A. & Rajasärkkä, A. 1992. Population fluctuations in two northern land bird communities: effects of habitat, migration strategy and nest site. *Ornis Fennica* 69: 173–183.
- Greenwood, J. J. D. 1987. Three-year cycles of lemming and arctic geese explained. *Nature* 328: 577.
- Lahall, J.-P. (ed). 1999. *Svensk rennäring*. Statistiska Centralbyrån, Stockholm.
- Moen, J. Angerbjörn, A., Dinnetz, P. & Eriksson, O. 2001. *Biodiversitet i fjällen ovan trädgränsen. Bakgrund och kunskapsläge*. Växtekologi, Botaniska institutionen, Stockholms universitet 2001: 7.
- Summers, R. W. 1986. Breeding production of dark-bellied brent geese *Branta bernicla bernicla* in relation to lemming cycles. *Bird Study* 33: 105–108.
- Suominen, O., Niemelä, J., Martikainen, P., Niemelä, P. & Kojola, I. 2003. Impact of reindeer grazing on ground-dwelling Carabidae and Curculionidae assemblages in Lapland. *Ecography* 26: 503–513.
- Svenson, S. 1990. An alarming decline of the Shore lark *Eremophila alpestris* in southern Lapland. *Proceedings of the Sixth Nordic Congress of Ornithology 1987*, pp. 5–11. Norsk Ornitologisk Förening, Trondheim.
- Svensson, S., Carlsson, U.T. & Liljedahl, G. 1984. Structure and dynamics of an alpine bird community, a 20-year study. *Annales Zoologici Fennici* 21: 339–350.
- Svensson, S., Svensson, M. & Tjernberg, M. 1999. *Svensk Fågelatlas*. ArtDatabanken och Sveriges Ornitologiska Förening.
- Svensson, S. & Lindström, Å. 2002. *Övervakning av fåglars populationsutveckling. Årsrapport för 2001*. Ekologiska Institutionen, Lunds Universitet. Lund.
- Sutherland, W. J. 1988. Predation may link the cycles of lemmings and birds. *Trends in Ecology and Evolution* 3:29–30.
- ter Braak, C. J. F. 1987. The analysis of vegetation-environmental relationships by canonical correspondence analysis. *Vegetatio* 69: 69–77.
- ter Braak, C. J. F. & Prentice, C. 1988. A theory of gradient analysis. In: Begon, M., Fitter, A. H., Ford, E. D. & MacFadyen, A. (eds). *Advances in ecological research*. Academic Press, London, UK.
- ter Braak, C. J. F. & Smilauer, P. 1998. *CANOCO Reference manual and User's Guide to CANOCO for Windows: Software for Canonical Community Ordination (version 4)*. Microcomputer Power, Ithaca, NY, USA. 352 pp.

Appendix 1. Antal noterade individer vid inventeringarna av de 67 2x2 km rutorna 1978 och 2001. Proportionell förändring i antalet individer mellan åren presenteras för arter som förekom 1978. Rutor med förekomst avser förekomst något av åren 1978 och 2001. p-värdet är från "Wilcoxon signed ranks" tester baserade på antalet individer per km (se metoder). ns = p>0.1, (+)/(-) = p<0.1, +/- = p<0.05, ++/-- = p<0.01 och +++/--- = p<0.001.

Number of observed individuals during the censuses of the 67 2x2 km squares in 1978 and 2001, proportional change and number of squares with occurrence at least one of the years. p-values are from "Wilcoxon signed ranks tests" based on number of individuals per km transect.

Art <i>Species</i>	Individer totalt		Förändring <i>Change</i>	Rutor* <i>Squares*</i>	p-värde <i>p-value</i>
	1978	2001			
Gök <i>Cuculus canorus</i>	85	123	0,4	53	(+)
Gluttsnäppa <i>Tringa nebularia</i>	22	49	1,2	32	+
Grå flugsnappare <i>Muscicapa striata</i>	1	20	19,0	12	+
Gråtrut <i>Larus argentatus</i>	0	14		6	+
Myrsnäppa <i>Limicola falcinellus</i>	0	10		5	+
Smålom <i>Gavia stellata</i>	0	7		5	+
Storlom <i>Gavia arctica</i>	0	9		8	+
Jorduggla <i>Asio flammeus</i>	11	34	2,1	29	++
Fjällabb <i>Stercorarius longicaudus</i>	28	85	2,0	27	++
Sångsvan <i>Cygnus cygnus</i>	0	20		9	++
Sävspurv <i>Emberiza schoeniclus</i>	192	265	0,4	58	++
Gråsiska <i>Acanthis flammea</i>	446	939	1,1	66	+++
Grönben <i>Tringa glareola</i>	151	326	1,2	52	+++
Småspov <i>Numenius phaeopus</i>	8	68	7,5	34	+++
Bergand <i>Aythya marila</i>	14	3	-0,8	9	(-)
Bläsand <i>Anas penelope</i>	82	36	-0,6	31	-
Enkelbeckasin <i>Gallinago gallinago</i>	195	134	-0,3	50	-
Fiskmås <i>Larus canus</i>	140	50	-0,6	44	-
Fjällvråk <i>Buteo lagopus</i>	75	52	-0,3	49	-
Gulärla <i>Motacilla flava</i>	660	448	-0,3	54	-
Hökuggla <i>Surnia ulula</i>	17	0	-1,0	7	-
Småskrake <i>Mergus serrator</i>	33	9	-0,7	16	-
Björktrast <i>Turdus pilaris</i>	217	135	-0,4	55	--
Drillsnäppa <i>Tringa hyopoleuca</i>	78	37	-0,5	39	--
Korp <i>Corvus corone</i>	57	29	-0,5	37	--
Rödstrupig piplärka <i>Anthus cervinus</i>	23	1	-1,0	8	--
Stenskvätta <i>Oenanthe oenanthe</i>	356	185	-0,5	59	--
Taltrast <i>Turdus philomelos</i>	20	9	-0,6	14	--
Blåhake <i>Luscinia svecica</i>	1468	740	-0,5	67	---
Järnsparv <i>Prunella modularis</i>	70	12	-0,8	25	---
Kråka <i>Corvus corone</i>	66	26	-0,6	37	---
Lappsparv <i>Calcarius lapponicus</i>	751	417	-0,4	52	---
Ljungpipare <i>Phuvisalis apricaria</i>	641	422	-0,3	57	---
Rödvingetrast <i>Turdus iliacus</i>	1342	759	-0,4	65	---
Alfågel <i>Clangula hyemalis</i>	9	14	0,6	7	ns
Bergfink <i>Fringilla montifringilla</i>	1005	883	-0,1	58	ns
Blå kärrhök <i>Circus cyaneus</i>	5	11	1,2	12	ns
Brushane <i>Philomachus pugnax</i>	116	97	-0,2	31	ns
Dalripa <i>Lagopus lagopus</i>	68	112	0,6	45	ns
Fjällpipare <i>Eudromias morinellus</i>	13	23	0,8	9	ns
Fjällripa <i>Lagopus mutus</i>	11	24	1,2	10	ns
Gräsand <i>Anas platyrhynchos</i>	12	12	0,0	11	ns
Hussvala <i>Delichon urbica</i>	39	37	-0,1	12	ns
Knipa <i>Bucephala clangula</i>	55	45	-0,2	23	ns
Kricka <i>Anas crecca</i>	55	56	0,0	36	ns
Kärrensäppa <i>Calidris alpina</i>	13	19	0,5	7	ns

Appendix 1. forts.

Art <i>Species</i>	Individer totalt		Förändring <i>Change</i>	Rutor* <i>Squares*</i>	p-värde <i>p-value</i>
	1978	2001			
Lövsångare <i>Phylloscopus trochilus</i>	2256	2691	0,2	65	ns
Ringtrast <i>Turdus torquatus</i>	7	6	-0,1	7	ns
Rödbena <i>Tringa totanus</i>	20	45	1,3	30	ns
Rödstjärt <i>Phoenicurus phoenicurus</i>	69	67	0,0	33	ns
Silvertärna <i>Sterna paradisaea</i>	84	105	0,3	37	ns
S. simsnäppa <i>Phalaropus lobatus</i>	94	111	0,2	32	ns
Snösiska <i>Acanthis hornemanni</i>	31	32	0,0	24	ns
Snösparv <i>Plectrophenax nivalis</i>	12	10	-0,2	10	ns
Stenfalk <i>Falco columbarius</i>	7	8	0,1	10	ns
Storskrake <i>Mergus merganser</i>	16	19	0,2	11	ns
Svartsnäppa <i>Tringa erythropus</i>	37	35	-0,1	28	ns
Svartvit flugsnapp. <i>Ficedula hypoleuca</i>	55	36	-0,3	25	ns
Sävsångare <i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	29	29	0,0	21	ns
Tornfalk <i>Falco tinnunculus</i>	8	5	-0,4	11	ns
Trädpiplärka <i>Anthus trivialis</i>	14	10	-0,3	11	ns
Vigg <i>Aythya fuligula</i>	122	115	-0,1	31	ns
Ängspiplärka <i>Anthus pratensis</i>	1252	1442	0,2	67	ns
Större strandpipare <i>Charadrius hiaticula</i>	4	5	0,3	2	
Mosnäppa <i>Calidris temminckii</i>	3	13	3,3	4	
Dubbeltrast <i>Turdus viscivorus</i>	4	0	-1,0	3	
Kungsörn <i>Aquila chrysaetos</i>	2	0	-1,0	2	
Vinterhämpling <i>Acanthis flavirostris</i>	4	0	-1,0	1	
Backsvala <i>Riparia riparia</i>	0	3		1	
Buskskvätta <i>Saxicola rubetra</i>	0	2		2	
Domherre <i>Pyrhula pyrrhula</i>	0	1		1	
Dubbelbeckasin <i>Gallinago media</i>	0	1		1	
Fiskgjuse <i>Pandion haliaetus</i>	0	1		1	
Grönsiska <i>Carduelis spinus</i>	0	2		1	
Gulspurv <i>Emberiza citrinella</i>	0	1		1	
Gärdsmyg <i>Troglodytes troglodytes</i>	0	2		2	
Havsörn <i>Haliaeetus albicilla</i>	0	3		3	
Jaktfalk <i>Falco rusticolus</i>	0	2		2	
Kanadagås <i>Branta canadensis</i>	0	3		1	
Korsnäbb <i>Loxia sp.</i>	0	10		1	
Lappmes <i>Parus cinctus</i>	0	1		1	
Lärkfalk <i>Falco subbuteo</i>	0	1		1	
Morkulla <i>Scolopax rusticola</i>	0	5		2	
Pilgrimsfalk <i>Falco peregrinus</i>	0	2		1	
Salskrake <i>Mergus albellus</i>	0	1		1	
Sjöörrer <i>Melanitta nigra</i>	0	16		4	
Skata <i>Pica pica</i>	0	5		2	
Stjärtand <i>Anas acuta</i>	0	1		1	
Storspov <i>Numenius arquatus</i>	0	3		2	
Strömstare <i>Cinclus cinclus</i>	0	3		3	
Svarthakedopping <i>Podiceps auritus</i>	0	5		3	
Svarta <i>Melanitta fusca</i>	0	9		4	
Sånglärka <i>Alauda arvensis</i>	0	2		2	
Sädesärta <i>Motacilla alba</i>	0	2		2	
Talgoxe <i>Parus major</i>	0	5		3	
Trädgårdssångare <i>Sylvia borin</i>	0	1		1	
Varfågel <i>Lanius excubitor</i>	0	1		1	

* Avser rutor med förekomst något av åren 1978 och 2001.

Appendix 2. Ekologiska karaktärer för de 63 analyserade arterna. Arterna är ordnade efter storleken på populationsförändringen. Kolonihäckning (Kol: 1=solitärt, 1,5=häckar i aggregationer och 2=häckar i täta kolonier), botyp (1=öppna bon, 2=täckta bon och 3=bon i hållighet), bohöjd (1=markskiktet, 2=buskkiktet och 3=trädkiktet), kullstorlek (anges som medelkullstorlek), Dominerande föda under häckningstiden (växtdelar, frön, evertebrater eller vertebrater), födosökmiljö (kategorier från i luften till markskiktet/i marken (Mveg), eller på vatten (Vyt)/ under vatten (Uvat)), flyttningsstrategi (Flytt: 1=stannfågel, 2=kortflyttare och 3=långflyttare) samt kroppsvikt (i gram).

Ecological characters of the 63 analysed species. The species are ordered after the size of the population changes. Colony breeding (Col: 1=solitary, 1.5=aggregated and 2=colonies), nest type (Type: 1=open nest, 2=covered nest and 3=hole nester), nest height (Higt: 1=on ground, 2=shrub height and 3=tree height), mean clutch size (Clch). Dominating food during breeding (plants, seeds, invertebrates or vertebrates), foraging habitat (in air, in trees, in shrubs, in ground vegetation (Grveg) on ground (Grnd), on water (Wsurf) or under water (Uwat)), migration strategy (1=resident, 2=short distance migrant and 2=long-distant migrant) and body weight (g). For scientific names of species, see Appendix 1.

Art Species	Bon Nests					Föda Food				Födosöksplats Feeding site					Flytt MigrWeight	Vikt	
	Kol Col	Type	Höjd Higt	Kull Clch	Vxt Plnt	Frö Seed	Evert Evert	Vert Vert	Luft Air	Träd Tree	Busk Shrb	Mveg Gveg	Mark Grnd	Uvat Uwat			Vyt Wsurf
Blåhake	1	1,5	1	6,2	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	3	18,2
Rödvingetrast	1,5	1	3	5,5	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	2	62,8
Lappsparv	1	1,5	1	6,1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	2	23,6
Ljungpipare	1,5	1	1	3,8	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	2	175,5
Gulärla	1	1	1	5,7	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	3	15,8
Bergfink	1,5	1	3	6	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	2	24,8
Stenskvätta	1	2	1	6,1	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	3	23,8
Björktrast	2	1	3	5,4	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	2	105,7
Fiskmås	2	1	1	3	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1	2	386,5
Enkelbeckasin	1	1	1	3,9	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	2	106,5
Järnsparv	1	1	3	5,1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	2	21,2
Bläsand	1,5	1,5	1	8,7	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	2	725
Drillsnäppa	1	1	1	4	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	3	47,8
Korp	1	1	3	5	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	2	1180
Kråka	1	1	3	3,7	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	2	544,5
Brushane	1	1	1	3,7	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	3	140,5
Fjällvråk	1	1	3	3,8	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	2	947,5
Småskrake	1,5	1,5	1	9,2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	2	1090,5
Svartv. flugsnapp.	1	2	3	6	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	3	12,5
Rödstr. piplärka	1	1	1	5,5	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	3	20,4
Vigg	1,5	1,5	1	10,9	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	2	656,5
Hökuggla	1	1,5	3	6,3	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	2	331
Knipa	1	2	3	9,3	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	2	793
Taltrast	1	1	2,5	4,8	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	2	68,6
Bergand	1,5	1,5	1	10	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	2	1201
Rödstjärt	1	2	3	6,4	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	3	15,9
Fjällabb	1,5	1	1	2	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	3	329
Hussvala	3	1	3	4,4	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	3	19,6
Svartsnäppa	1	1	1	4	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	3	167,5
Trädpiplärka	1	1	1	5	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	3	23,0
Kricka	1,5	1,5	1	9	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	2	337
Tornfalk	1	1,5	3	4,7	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	2	174,5
Sävsångare	1	1	1,5	5,0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	3	12,2
Snösparv	1	2	1	5,6	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	37,2
Snösiska	1,5	1	2	4,8	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	2	12,8
Ringtrast	1	1	3	4,1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	2	108
Gräsand	1,5	1,5	1	8,2	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	2	1119
Stenfalk	1	1	1,5	4,2	0	0	0	1	1	0	0	2	0	0	0	2	187
Storskrake	1,5	2	3	9,4	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	2	1502,5
Kärrensäppa	1,5	1	1	3,9	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	3	43,05
Alfågel	1,5	1,5	1	7,9	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	2	761,5

Appendix 2. forts.

Art <i>Species</i>	Bon Nests					Föda Food				Födosöksplats Feeding site					Flytt Vikt		
	Kol <i>Col</i>	Typ <i>Type</i>	Höjd <i>Higt</i>	Kull <i>Clch</i>	Vxt <i>Plnt</i>	Frö <i>Seed</i>	Evert <i>Evert</i>	Vert <i>Vert</i>	Luft <i>Air</i>	Träd <i>Tree</i>	Busk <i>Shrb</i>	Mveg <i>Gveg</i>	Mark <i>Grnd</i>	Uvat <i>Uwat</i>	Vyt <i>Wsf</i>	Migr	Weight
Smaln. simsnäppa	1,5	1	1	4	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	3	29,8
Blå kärnhök	1	1	1	4,4	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	2	436,5	
Smålom	1	1	1	2	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	2	2800	
Fjällpipare	1,5	1	1	3	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	3	108,5	
Storlom	1	1	1	2	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	2	1605	
Myrsnäppa	2	1	1	4	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	3	37	
Silvertärna	3	1	1	2	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	3	109,5	
Fjällripa	1	1,5	1	6,6	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	484	
Gråtrut	2	1	1	3	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	2	895	
Grå flugsnappare	1	1	3	5	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	3	16,3	
Sånglärka	1	1	1	3,9	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	2	36,4	
Jorduggla	1	1	1	6	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	2	295	
Rödbena	1,5	1	1	4	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	2	121,5	
Gluttsnäppa	1	1	1	3,9	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	3	173,5	
Gök	1	1		9,2	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	3	111,5	
Ängsoplärka	1	1	1	5,8	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	2	19,2	
Dalripa	1	1	1	9,8	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	550,5	
Småspov	1,5	1	1	3,9	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	3	383	
Lövsångare	1	1,5	1	6,5	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	3	8,7	
Grönbena	1	1	1	4	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	3	67,5	
Sävsparv	1	1,5	1,5	5,1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	2	18,8	
Gråsiska	1,5	1	2,5	5,5	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	2	14,0	

Populationstäthetsberoende häckningsframgång hos knipa *Bucephala clangula* vid Angarnsjöängen

Density dependent breeding success of Goldeneye Bucephala clangula at Angarnsjöängen

SVANTE SÖDERHOLM

Abstract

Abstract

Wildfowl have been censused annually since 1978 at Angarnsjöängen (59° 33' N, 18° 10' E), a shallow formerly drained eutrotrophic lake, extensively restored 1992–1993. The breeding success of wildfowl has been monitored since 1995. Breeding data on Goldeneye *Bucephala clangula*, from 1995 to 2002, are presented. During this period the population increased from slightly less than 10 pairs to around 15 pairs although no nest boxes were provided. Mean brood size (of small young) was 6.8 ± 3.2 pulli, and it did not vary between years or with number of breeding pairs or broods. Broods hatched early in the season tended to be larger than those hatched late. There was a significant negative relationship between the number

of breeding pairs and breeding success (measured as number of broods per breeding pair or as number of small young per breeding pair). The total number of small young in the population was independent of the number of breeding pairs (44 ± 9.5 pulli annually). These results suggest that Goldeneye has a negatively density dependent reproductive output in Angarnsjöängen, and together with similar results from a study conducted in Finland, it implies that this may be a general pattern in this species.

Svante Söderholm, Riddargatan 78, SE-114 57 Stockholm, Sweden

e-mail: svante.soderholm@spray.se

Received 27 November 2003, Accepted 18 October 2004, Editor: D. Hasselquist

Våtmarksfågelfaunan vid Angarnsjöängen har inventerats årligen sedan 1978. Genom denna inventeringsserie är det väl dokumenterat hur fågelfaunan påverkades negativt genom att sjöängen snabbt försämrades på grund av en accelererande igenväxning under 1980-talets första hälft, samt vilket positiv effekt den omfattande sjörestaureringen vintern 1992–1993 hade på fågelfaunan (Söderholm & Eriksson 1999). Från och med 1995 utökades inventeringsarbetet genom uppföljning av häckningsresultatet för i första hand doppingar och änder. Det primära målet var att samla in bättre information om sjöängens status som häckfågellokal. Inventeringsarbetet under de gångna säsongerna har visat att det går att få en god uppfattning om doppingars och dykänders reproduktion, men att det är i det närmaste omöjligt att erhålla motsvarande uppgifter för simänder.

Inventeringarna visade att under perioden 1995–1999 fick i genomsnitt omkring 70% av de häckande paren av knipa fram kullar. Därefter minskade häckningsframgången betydligt samtidigt som det bedömda antalet häckande par fortsatte att öka. Dessa

fakta motiverade mig att sammanställa och analysera det befintliga materialet då det mig veterligen endast finns ett fåtal studier som påvisat en negativ täthetsberoende häckningsframgång för sjöfåglar. I denna artikel redovisas knipans beståndsutveckling vid Angarnsjöängen under perioden 1978–2002, kullstorlekar och häckningsframgång 1995–2002, samt analyser av täthetsberoende effekter på reproduktion. Vidare jämförs resultaten från Angarnsjöängen med en finsk studie av knipa (Pöysä & Pöysä 2002), vilket är intressant då undersökningsområdena ligger i olika regioner och skiljer sig åt med avseende på biotoper och holkars betydelse för populationsökningen.

Lokal och metoder

Angarnsjöängen är belägen 25 km NO om Stockholm (59° 33' N, 18° 10' O). Sjöängen är en grund eutrof slättsjö, som varit föremål för utdikning, med en area av c. 110 ha. Många olika biotoper finns representerade runt sjöängen; idag omges den av åkrar, betade strandängar, beteshagar, några ädel-

lövskogsdungar, ett alkärr, brukad barrskog och ett skogsparti med ett rejält inslag av lövskog. Efter den omfattande restaureringen vintern 1992–1993 regleras vattenståndet i sjöängen med hjälp av en damm. Den maximala vattenståndsvariationen är 1,4 m och den ideala c. 1,2 m. (Uppgifter om restaureringen återfinns i Söderholm & Eriksson 1999, Larsson & Welanders 2003; för vattenståndsuppgifter se www.conec.se/angarn/.)

Inventeringen av de häckande sjöfåglarna har genomförts enligt samma riktlinjer sedan inventeringsserien inleddes 1978. Målet har varit att inventera hela sjöängen minst en gång per vecka, från senare delen av april till slutet av den första veckan i juni. Sedan mitten–slutet av 1990-talet har inventeringen inletts något tidigare, runt ett veckoslut i mitten av april, för att få goda inventeringsuppgifter om arter som under inventeringsserien visat tendens till att påbörja häckningen tidigare. För knipa har antalet häckande par baserats på antalet observerade par ett visst datum för att undvika att räkna med honfärgade fåglar som inte gör häckningsförsök (troligen huvudsakligen 2K-fåglar). De sistnämnda fåglarna bokförs som honor i början på inventeringssäsongen och senare när det är klart att adulta hanar påbörjat ruggningen eller att 2K-hanar börjat observeras, som honfärgade individer. Det inventeringstillfälle som utgör basen för uppskattningen av antalet häckande par har valts ut från den samlade bilden av knipans uppträdande under inventeringsperioden. En analys av inventeringsresultaten ger mestadels en mycket god bild av när rastande fåglar lämnar sjöängen och/eller när honorna lagt sig. Åtminstone för tiden efter restaureringen har ytterligare stöd för valet av datum erhållits genom observationer av nykläckta eller relativt nykläckta kullar, vilket gjort det möjligt att beräkna när ruggning och äggläggning inletts (för inventeringsmetodiken se också Söderholm & Eriksson 1999). I fortsättningen kommer termen *häckande par* att ange det från inventeringsresultaten bedömda antalet häckande par (d.v.s. par som funnits på lokalen och uppträtt som om de häckat eller gjort häckningsförsök). Kjell Eriksson genomförde inventeringarna av sjöfågel 1978–1994 och sedan 1995 har dessa gjorts av författaren.

Besök under juni och juli har huvudsakligen gjorts för att kunna uppskatta kullstorlekar och häckningsframgång. Under perioden 1995–2002 har antalet besök i juni varit 5 eller 6 förutom 2000 och 2001 då antalet besök var högre, 8 respektive 12. Dessa besök har i stort sett varit jämt fördelade över månaden (frånsett 1995 då sjöängen besöktes vid tre tillfällen i tät följd i början av månaden och därefter

ytterligare två gånger med två veckors mellanrum, och 2002 då det sista besöket gjordes 16 juni). Situationen är snarlik när det gäller besöken under första halvan av juli, då lokalen besöktes 3–5 gånger med jämna mellanrum (frånsett 1995, då lokalen inventerades endast två gånger under första veckan i juli, och 1996, då endast en inventeringsrunda genomfördes i juli). Inventeringsresultaten visar att mediandatum för observation av årets första knipkull är den 25 maj, samt att resterande kullar observeras inom två till tre veckor. Detta innebär att inventeringsinsatsen torde ha varit tillräcklig för att få en mycket god bild av knipans häckningsframgång i sjöängen.

Kullstorleken baseras på antalet pulli när kullen observerades för första gången och i stort sett samtliga kullar torde ha observerats inom en vecka efter att de kläckts. Inga försök har gjorts att bedöma hur många av de nykläckta ungar som blivit flygga. Den främsta orsaken till detta är att ungar snart är självständiga och kullarna tenderar till att börja lösas upp inom två veckor (Bauer & Glutz von Blotzheim 1969, Cramp & Simmons 1977). Detta gör det svårt att notera samtliga ungar i en kull i en biotop som Angarnsjöängen. Dessutom lämnar de flesta kniporna sjöängen strax efter att de blivit flygga vilket gör det svårt att avgöra om en nästan flygg fågel uppnått flygg ålder och lämnat sjöängen eller om den avlidit.

Med den använda metodiken finns det givetvis risk för att inte samtliga kullar noterats. Min bedömning är att antalet förbisedda kullar är mycket lågt. De kullar som eventuellt kan förbises är de som uppehåller sig kring smärre klarvattenytor, främst i anslutning till den långsgående kanalen i sjöängen. Att döma av inventeringsresultaten upptäcks dylika kullar förr eller senare. Kullen upptäcks åtminstone när ungar blivit större och därmed oftare söker föda på klarvattenytor (Nummi & Pöysä 1995) eller när kullen inte längre är så bunden till ett revir. I materialet ingår ett par dylika kullar som bör ha funnits på plats i sjöängen vid åtminstone någon av de närmast föregående inventeringsrundorna utan att då observeras.

En annan tänkbar felkälla är att kullar dubbelräknats eller felaktigt bedömts vara en tidigare observerad kull. I och med att resultaten som presenterats baseras på kullar med små ungar är troligtvis inverkan av denna felkälla mycket ringa, eftersom en hona med små ungar håller revir inom vilket den är aggressiv mot alla artfränder inklusive ungar (Bauer & Glutz von Blotzheim 1969, Cramp & Simmons 1977, Gauthier & Smith 1987, Ruusila & Pöysä 1998, Pöysä & Pöysä 2002). Eftersom noggranna

noteringar gjorts om var kullar observerats är troligen detta ingen betydande felkälla.

Kullstorleken, d.v.s. antalet pulli i kullen när den observerades för första gången, är troligtvis behäftad med en större osäkerhet. I och med att några kullar har funnits på plats 1–2 veckor innan de observerades och andra har varit i det närmast nykläckta påverkas resultatet av dödligheten under de första levnadsdagarna. En annan faktor är svårigheten att notera samtliga ungar, främst när kullen delvis höll till i eller vid högvuxen vegetation eller när kullen drog sig undan varvid ungarna utgjorde en tät ”pulserande” klump. Detta har medfört att i 13% av fallen har inte kullstorleken kunnat fastläggas. För dessa kullar har medelvärdet av det räknade eller uppskattade minimiantalet och maximiantalet pulli använts som mått på kullstorleken. Skillnaden mellan dessa gränsvärden är dock liten i samtliga fall, 1–2 pulli. För en kull (2%) kunde endast en undre gräns fastställas när den observerades för första gången; för denna kull har detta värdet använts i och med att den innehöll samma antal pulli när den sågs en vecka senare.

Det är klart att det bedömda antalet häckande par utgående från den använda inventeringsmetodiken har en viss osäkerhet. Denna osäkerhet är dock svår att kvantifiera. Osäkerheten torde ha varit låg i början av inventeringsserien, när endast ett fåtal par häckade och lokalen inte utnyttjades i nämnvärd utsträckning som rastlokal eller av översomrande fåglar. Min uppfattning är dock att osäkerheten i uppskattningen av antalet par inte förändrats nämnvärt under inventeringsperioden, även om lokalen nu används som rastlokal och översomringslokal av icke-häckande fåglar. Detta beror på att den ökade insatsen för att erhålla information om häckningsresultaten resulterat i ett bättre underlag för att välja ”rätt datum” för skattning av antalet häckande par, eftersom observationer av nykläckta kullar ger ett bra underlag för att bedöma när kniporna börjat ruva. Ytterligare stöd för att osäkerheten i inventeringsresultaten inte förändrats under inventeringsserien ges av att bytet av inventerare mellan 1994 och 1995 inte gav upphov till några oförklarliga förändringar i resultaten för de sjöfågelarter som häckar på lokalen.

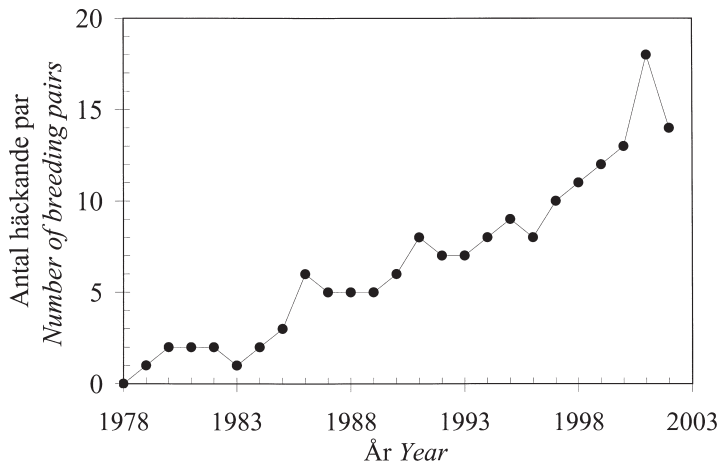
Av betydelse för tolkningen av inventeringsresultaten är antalet holkar runt sjöängen som kan utnyttjas av knipa. Det har varit svårt att få fram exakta uppgifter om antalet sådana holkar runt sjöängen samt under vilken tidsperiod de varit funktionsdugliga. Vad som dock framgår av de inhämtade uppgifterna är att antalet holkar har minskat sedan sjöres-

taureringen (K. Eriksson i brev). I samband med restaureringen sattes fyra knipholkar upp som hade dålig hållbarhet och upphörde att fungera runt 1998–2000. Därefter har två holkar satts upp runt 1999–2000. När holkar sattes upp i samband med restaureringen fanns det två knipholkar uppsatta omkring 1985–1990. År 2002 fungerade åtminstone en av dessa, troligen bägge. Dessutom fanns det andra holkar uppsatta under 1980-talet som kan ha utnyttjas av knipa: en kattuggleholk (uppsatt 1980–1982), två tornfalksholkar (uppsatt omkring 1985) och en skogsduveholk (uppsatt omkring 1984). De tre förstnämnda kan eventuellt eller troligen ha använts av knipa och fungerade år 2002. Skogsduveholkens eventuella utnyttjande av knipa är okänt liksom dess livslängd.

Resultat

Populationen av knipa har i stort sett tillväxt kontinuerligt, frånsett några tillfälliga topp och bottenår, sedan arten började häckade vid sjöängen 1979 (Figur 1). Populationen har ökat från ett par 1979 till 14 par 2002 och nådde ett maximum om 18 par 2001. Denna populationsutveckling skiljer sig från övriga häckande änders utveckling under motsvarande tidsperiod, frånsett gräsand. Övriga arter gick kraftigt tillbaka från mitten av 1980-talet och ökade snabbt efter restaureringen. Sedan dess är populationerna ungefär lika stora som de var i slutet av 1980-talet (Söderholm & Eriksson 1999).

I Tabell 1 redovisas häckningsbiologiska uppgifter för knipa vid Angarnsjöängen. Intervallet för kullstorlek är stort och nästan varje år har den maximala kullstorleken varit >10 pulli. Förekomsten av stora kullar beror främst på att boparasitism är ett utbrett fenomen hos arten (se till exempel Eriksson & Andersson 1982, Dow & Fredga 1984, Milonoff et al. 1998, Pöysä 1999a, b, Andersson & Åhlund 2000, 2001). Inga försök har gjorts att korrigera kullstorleken för detta fenomen. Den främsta orsaken till detta är att kullstorleken i det aktuella sammanhanget inte är av primärt intresse, utan beståndets reproduktionsförmåga oavsett om kullarna är lagda av en eller flera honor. De mått som används för att mäta knippopulationens reproduktionsförmåga är hur stor andel av de häckande paren som producerar en kull och det totala antalet pulli som kläckts vid sjöängen. Även antalet pulli per häckande par redovisas och ger ett likartat resultat för reproduktionsförmågan. En osäkerhet i sammanhanget utgör honor som är rena boparasiter, d.v.s. de lägger ingen egen kull (närvaron av dylika i knipbe-



Figur 1. Antalet häckande par knipa per år 1978–2002 vid Angarsjöängen.
Annual number of breeding pairs of Goldeneye at Angarsjöängen 1978–2002.

Tabell 1. Årsvis sammanställning över antalet häckande par knipa, antalet kullar, intervall för kullstorleken, totalt antal pulli och genomsnittlig kullstorlek. Icke-heltals värden för antalet pulli beror på att kullstorleken i några fall inte har kunnat fastläggas, varvid medelvärde av uppskattad undre och övre storlek används som mått på kullstorleken.

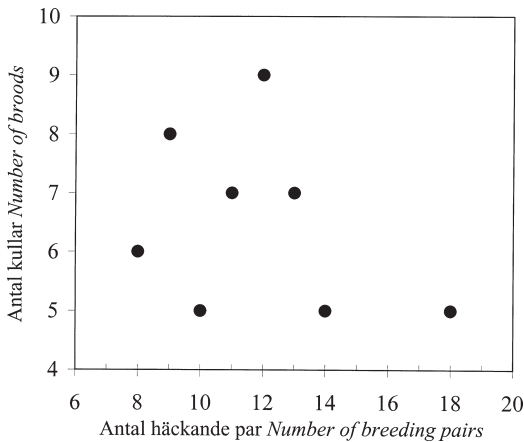
Annual number of breeding pairs of Goldeneye, number of broods, brood size range, total number of pulli, and mean brood size. Non-integer values for the total number of pulli are due to that for a few broods it was not possible to determine the exact brood size, in these cases the mean of the estimated lower and upper limit of the brood size was used instead.

År Year	Antal par Number of pairs	Antal kullar Number of broods	Kullstorleksintervall Brood size range	Totalt antal pulli Total number of pulli	Genomsnittlig kullstorlek ± s Mean brood size ± SD
1995	9	8	1–12	55	6,9±3,7
1996	8	6	4–8	34	5,7±1,6
1997	10	5	4–12	38,5	7,7±2,9
1998	11	7	3–8	42	6,0±1,8
1999	12	9	3–11	61	6,8±2,5
2000	13	7	3–9	45	6,4±2,5
2001	18	5	3–18	41	8,2±6,3
2002	14	5	1–13	35	7,0±4,4

stånd har beskrivits av Åhlund & Andersson (2001)). Troligtvis bedöms rena boparasithonor som häckande eftersom det inte finns några uppgifter som tyder på att deras par- och revirbeteende skulle skilja sig från de honor som lägger egna kullar. Dessutom hade en korrigering varit väldigt svår att genomföra med tanke på att andelen parasiterade bon och parasitagg varierar mellan år och mellan olika undersök-

ningar (Eriksson & Andersson 1982, Dow & Fredga 1984, Milonoff et al. 1998, Pöysä 1999a, b, Andersson & Åhlund 2000, 2001, Åhlund & Andersson 2001).

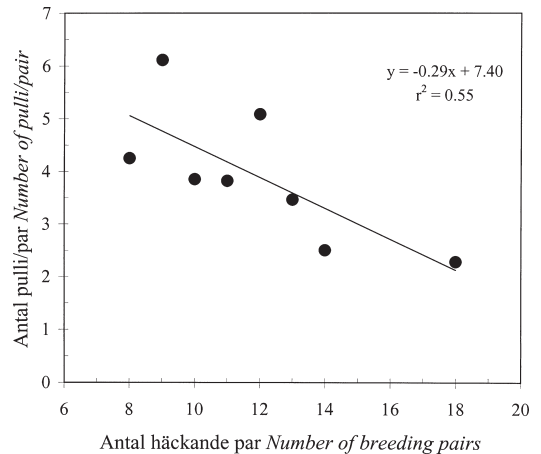
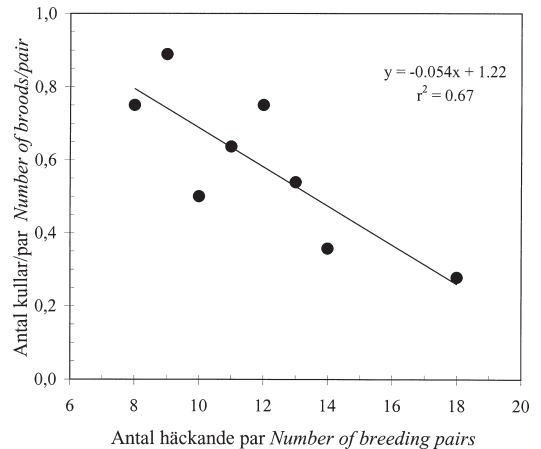
Den genomsnittliga kullstorleken var 6,8±3,2 pulli (medelvärde ± standardavvikelse, n=52). Statistiska analyser visade att det inte fanns någon signifikant skillnad i kullstorlek mellan de i undersökning-



Figur 2. Förhållandet mellan antal kullar och antal häckande par knipa ($r = -0,34$; $F = 0,79$; $P = 0,41$).
Relationship between number of broods and number of breeding pairs of Goldeneye.

en ingående åren (Tabell 1). Denna analys var inte rättfram att genomföra eftersom spridningen i kullstorlek är stor för enskilda år vilket gör att variansen inte är homogen (F-test år med minimal och maximal varians; $P = 0,011$) som är ett villkor för användningen av ANOVA. Det är i första hand närvaron av 18-kullen som orsakar problem. Om samtliga kullar trots detta utnyttjas i analysen gav ANOVA att kullstorleken inte varierar mellan åren (ANOVA: $df = 7,44$; $F = 0,35$; $P = 0,93$). Analyser genomfördes även på värdena då dessa gjorts homogena genom att 18-kullen exkluderades eller delades i två lika stora kullar. I bägge fallen visade analyserna att ingen skillnad förelåg mellan åren (ANOVA: $df = 7,43$; $F = 0,31$; $P = 0,95$ respektive $df = 7,45$; $F = 0,27$; $P = 0,96$). I bägge dessa fall var kravet på homogen varians uppfyllt om än knappt (F-test år med minimal och maximal varians; $P = 0,051$). Sammantaget får de genomförda analyserna anses visa att det inte föreligger någon signifikant skillnad i kullstorlek mellan de olika åren.

I materialet från Angarnsjöängen är det vanligt att två eller flera kullar upptäckts samma dag till följd av att besöken varit koncentrerade till veckoslut samt att kullarna kläckts inom en relativt kort tidsperiod. Då det är mycket svårt att avgöra eventuella åldersskillnader mellan dunungar tillhörande samma åldersklass har kullar som observerats för första gången samma dag rangordnats efter i vilken följd de upptäcktes. Då det i materialet inte finns några tecken på att tidpunkten för kläckning varierat mel-



Figur 3. Förhållandet mellan häckningsframgång och antalet häckande par knipa. Övre diagrammet: häckningsframgång uttryckt som antal kullar per häckande par ($r = -0,82$; $F = 11,99$; $P = 0,013$). Nedre diagrammet: häckningsframgång uttryckt som antal pulli per häckande par ($r = -0,74$; $F = 7,19$; $P = 0,036$).
Relationship between breeding success and number of breeding pairs of Goldeneye. Upper diagram: breeding success expressed as number of broods per breeding pair. Lower diagram: breeding success expressed as number of small pulli per breeding pair.

lan åren har för enkelhets skull kullar klassats som tidiga eller sena relativt de övriga kullarna som observerades samma år. För varje år delades samtliga observerade kullar in i tidiga respektive sena, genom att kullarna rangordnades efter i vilken ordning de upptäcktes och därefter delades listan mitt itu så att den ena halvan kom att representera tidiga kullar och den andra sena. För de år när ett udda antal

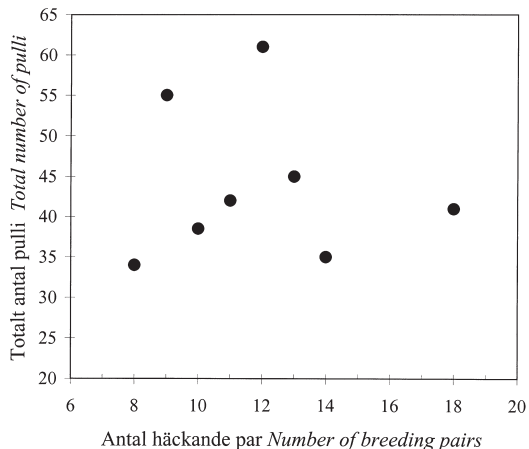
kullar observerats togs mediankullen (med avseende på upptäcktsordning) bort från materialet. Analysen visade att det finns en signifikant skillnad i storlek mellan tidiga och sena kullar (ANOVA: $df=1,44$; $F=4,36$; $P=0,043$. Kullstorlek: tidig= $7,5\pm 2,6$; 95% CI $\pm 1,1$; sen= $5,8\pm 3,0$; 95% CI $\pm 1,3$).

Under sex år observerades den första kullen under en tvåveckorsperiod från 23 maj till 8 juni. Två år skedde observationen tidigare, 11 maj. Datum för observation av årets första kull påverkades inte av antalet häckande par ($r^2=0,32$; $F=2,81$; $P=0,14$). Det fanns inget samband mellan den genomsnittliga kullstorleken och när på säsongen den första kullen observerades ($r^2=0,04$; $F=0,26$; $P=0,63$).

I materialet finns det en svag tendens till att den genomsnittliga kullstorleken ökar svagt med antalet häckande par (Linjär regression: $r^2=0,40$; $F=4,02$; $P=0,092$). I denna analys står dock året med 18 häckande par ut (en s.k. outlier) och gör sambandet osäkert. Om denna extrema punkt utesluts ger en linjär regression inget samband ($r^2=0,06$, $F=0,33$ och $P=0,59$). Den genomsnittliga kullstorleken uppvisade inget samband med antalet kullar (Linjär regression: $r^2=0,18$; $F=1,29$; $P=0,30$). Det fanns således inte heller något samband mellan kullstorlek och häckningsframgång mätt som kullar/häckande par ($r^2=0,37$; $F=3,57$; $P=0,11$).

Inventeringsresultaten visar att det inte finns något signifikant samband mellan antalet kullar och antalet häckande par (Linjär regression: $r^2=0,12$; $F=0,79$; $P=0,41$; se Figur 2). Även om detta samband inte var statistiskt signifikant utfördes ytterligare en analys av detta material, enligt den metodik som Pöysä & Pöysä (2002) anvisat för att påvisa en negativt täthetsberoende reproduktion. Man beräknar det 95% konfidensintervallet för lutningskoefficienten för den regressionslinje som beskriver sambandet mellan antalet kullar och antalet häckande par (för Angarnsjöängen: $y=-0,162x+8,43$; lutningskoefficientens konfidensintervall $-0,61$ till $0,28$) och jämför den med den förväntade lutningskoefficienten (som ges av medelvärdet av det årliga medelvärdet för antal kullar per häckande par; för Angarnsjöängen = $0,59$). Eftersom lutningskoefficienten som ges av den övre gränsen för konfidensintervallet är mindre än den förväntade lutningskoefficienten betyder det att tillväxthastigheten för antalet kullar (beroende variabel) är långsammare än tillväxthastigheten för antalet par (oberoende variabel), indikerar denna analys en negativ täthetsberoende reproduktion.

Det funna fenomenet med negativt täthetsberoende häckningsresultat framgår tydligt av Figur 3 som



Figur 4. Förhållande mellan totalt antal pulli och antal häckande par av knipa ($r=-0,077$; $F=0,036$; $P=0,86$).

Relationship between total number of pulli and number of breeding pairs of Goldeneye.

visar att häckningsframgången avtar med ett ökande antalet häckande par (se även Tabell 1). Sambandet är signifikant oavsett vilket mått som används på häckningsframgången, kullar per häckande par (Linjär regression: $r^2=0,67$; $F=11,99$; $P=0,013$; Figur 3, övre diagrammet) eller antalet pulli per häckande par (Linjär regression: $r^2=0,54$; $F=7,19$; $P=0,036$; Figur 3, nedre diagrammet).

Av Figur 4 framgår det klart att det totala antalet pulli som observerats ett år är oberoende av antalet häckande par (Linjär regression: $r^2=0,0050$; $F=0,030$; $P=0,87$). Medelvärdet är $44\pm 9,5$ pulli.

Diskussion

Den ökande populationen av knipa vid Angarnsjöängen beror inte primärt på förändringar i biotopen, vilket klart framgår av att en ökning påbörjades och fortskred under den tidsperiod då sjöängens status var som sämst, samt av att restaureringen inte hade någon effekt på ökningstakten. Ökningen får primärt anses vara orsakad av en generell ökning av det svenska beståndet. Detta styrks av data från den svenska häckfågeltaxeringen som visar på en svag ökning under tidsperioden (Svensson 2000, 2002). Vidare visar resultaten från midvinterinventeringen av sjöfågel att index för arten ökat kraftigt och i det närmaste oavbrutet sedan inventeringarna inleddes 1967 (Nilsson 1999, 2002, 2003). Januariindex antyder att artens numerär trefaldigats sedan slutet av

1970-talet. Denna ökning är i överensstämmelse med inventeringsuppgifterna från Angarnsjöängen som visar att sedan en liten stabil population etablerats runt mitten av 1980-talet har population femfaldigats fram till 2002.

Betydelsen av ett revirhävande beteende och tillgången på bohål som populationsbegränsande mekanismer har studerats hos ett antal fågelarter (se till exempel Gauthier & Smith (1987) och referenser däri). Det har visats för brudand *Aix sponsa*, som häckar i bohål men inte hävdar revir, att tillgången på bohål begränsar population. Hos denna art kan en snabb expansion ske när holkar sätts upp, vilket kan få till följd att den häckande populationen är större än antalet bohål. Detta leder i sin tur till ett ökat antal skräpreden (dump nests), övergivna bon och en snabbt avtagande reproduktionsframgång (Jones & Leopold 1967, Clawson et al. 1979, Haramis & Thompson 1985). Att ett dylikt förhållande skulle ligga bakom den vid Angarnsjöängen för knipa observerade negativa täthetsberoende reproduktionen förefaller inte troligt med tanke på andra studier som genomförts på *Bucephala*-arter. För buffelhuvud *Bucephala albeola* är det revirhävande beteendet begränsande och hos denna art har ingen ökning av boparasitism eller bostörning (nesting interference) observerats (Gauthier & Smith 1987). I fråga om islandsknipa *Bucephala islandica* är bägge dessa populationsbegränsande mekanismer verksamma. Om tillgången på bohål är god kan populationen öka till en viss nivå vid vilken revirhävandet blir begränsande (Savard 1982, 1984), men ökad populationsstorlek har inte medfört minskad reproduktionsframgång (J.-P. Savard opubl.). Ett liknande förhållande gäller för knipa eftersom tillgången på bohål är en mekanism som kan begränsa en knippopulations storlek (Dennis & Dow 1984). Dock är inte denna mekanism verksamt då tillgången på bohål är god, och det har därför föreslagits att det vid god tillgång på bohål är revirbeteendet som begränsar populationsstorleken (Fredga & Dow 1984). Det bör noteras att reviret inte är associerat med bohålet hos knipa.

Hur stämmer dessa uppgifter då med resultaten från Angarnsjöängen? Om vi antar att begränsningsmekanismerna inte hunnit börja verka när denna undersökning påbörjades, borde en ökning av beståndet ge upphov till en initialt oförändrad häckningsframgång upp till en viss nivå. Först därefter skulle en försämring av häckningsframgången och ett minskat antal kullar observeras. Materialet från Angarnsjöängen ger inget belägg för att så skett. Sedan studien inleddes har antalet häckande par ökat

mer än 50% och att någon av dessa mekanismer bidrog till en begränsning av häckningsframgången när studien inleddes förefaller inte troligt då häckningsframgången var god; 70–90% av de häckande paren fick ut en kull. Den totala häckningsframgången 1995–1999 var 70%.

Ett antal tänkbara orsaker till att häckningsframgången uppvisar ett negativt täthetsberoende har föreslagits (se Pöysä & Pöysä (2002) för en sammanställning). Orsakerna kan vara täthetsberoende boplundring som visats för knipa (Fredga & Dow 1984) och gräsand *Anas platyrhynchos* (Hill 1984), störningar orsakade av boparasitism (se arbeten rörande brudand, knipa (Eriksson & Andersson 1982) och Eadie et al. (1998)), samt revirhävande beteende under kullförandet som kan leda till ökad dödlighet hos pulli (t.ex. Savard et al. 1991). Alla de föreslagna mekanismer kan vara verksamma vid Angarnsjöängen, men är inte särskiljbara med den använda metodiken.

Det svenska knipbeståndet har ökat kraftigt sedan slutet av 1970-talet och några tecken på en negativ täthetsberoende häckningsframgång finns inte redovisat i något av arbetena från perioden 1950–1980 som behandlar knipans häckningsbiologi (Bauer & Glutz von Blotzheim 1969, Cramp & Simmons 1977). Detta gör att jag föreslår en annan förklaring till det negativa täthetsberoendet. I detta scenario skulle en grundläggande orsak till den observerade negativa täthetsberoende häckningsframgången vara det ökande svenska beståndet eller en lokalt ökande population. Det förstnämnda kan medföra att många fåglar är i dålig kondition när de anländer till häckplatsen på grund av exempelvis ökad konkurrens om föda på övervintringsplatser och på rastlokaler under vårsträcket. Effekten av detta kan bli att fåglar som är i dålig kondition inte häckar även om de bildat par och uppför sig som häckande fåglar, eller också att de avbryter häckningen på ett tidigt stadium.

En stor eller ökande lokal population, orsakad av en växande svensk population, kan givetvis också leda till födokonkurrens på häckningslokalen som förvärrar situationen eller till och med blir den främsta orsaken till en negativ täthetsberoende häckningsframgång. Stöd för den föreslagna orsaken ges av Fredga & Dow (1984) som fann att andelen kniphonor som övergav sin äggkull ökade de häckningssäsonger när isen gick upp sent och som föregåtts av en sträng vinter. De argumenterar att honorna var i dålig kondition efter vintern och att den sena islossningen medförde att födotillgången var begränsad på häckningslokalen vilket ledde till att den

resurskrävande ruvningen inte inleddes eller avbröts. Ytterligare stöd för den föreslagna orsaken ges av uppgifter rörande snögås (lesser snow goose, *Chen caerulescens caerulescens*). Cooch et al. (1989) fann signifikant negativ korrelation mellan kullstorlek och både den undersökta kolonins storlek och det nordamerikanska beståndets storlek. Författarna föreslog att orsaken till den minskade kullstorleken var inomartskonkurrens om föda under vårflyttningen. Coulson (1984) fann ett liknande förhållande vid en studie av en ejderpopulation i England. Andelen icke häckande fåglar i populationen var mycket hög vissa år och sammanföll med en nedgång i kullstorlek. Coulson hänför detta till att de aktuella åren var de gamla fåglarna i så dålig kondition att de avstod från att häcka, troligen för att därigenom minska risken att dö. Ett argument mot den föreslagna förklaringen är att i uppgifterna från Angarnsjöängen finns det inget som tyder på kullstorleken påverkats, vilket observerats både för snögås och ejder (Cooch et al. 1989, Coulson 1984).

Cooch et al. (1989) har diskuterat svårigheterna med att påvisa ett täthetsberoende i djurpopulationer. Den primära svårigheten är att om kullstorleken ändras med honans ålder kan detta ge upphov till en skenbar effekt om antalet oerfarna fåglar är stort under år då populationen är större, eftersom unga fåglar generellt har mindre kullar och sämre häckningsframgång. Detta problem påverkar förmodligen inte min studie från Angarnsjöängen eftersom kullstorleken inte varit det primära måttet på häckningsframgång, utan jag har istället använt måttet hur stor andel av det bedömda antalet häckande par som producerat en kull (oavsett kullens storlek). Vidare har inte knipans kullstorlek i Angarnsjöängen varierat över tiden, vilket kan tyda på att den relativa åldersfördelningen under undersökningsperioden inte förändrats nämnvärt.

Överensstämmelsen mellan resultaten från studier av knipa i Finland (Pöysä & Pöysä 2002) och denna studie från Angarnsjöängen indikerar att negativt täthetsberoende kan vara ett generellt fenomen hos knipa. Detta understryks av det faktum att omständigheterna skiljer sig markant åt mellan dessa båda studier av växande populationer, både med avseende på häckningsbiotop och hur antalet boplatser förändrats över tiden (holkuppsättning endast i den finska studien). Vidare överensstämmer dessa två studier också med avseende på att antalet pulli är oberoende av antalet häckande par, att antalet kullar minskar med antalet häckande par ($r = -0,87$ respektive $-0,82$) och att antalet kullar per häckande par minskar med antalet häckande par (lutningskoeffi-

cienter $-0,23$ respektive $-0,16$ kullar/par). Det bör poängteras att en negativt täthetsberoende häckningsframgång inte finns beskriven i en omfattande undersökning av en knippopulation i Värmland (Dow & Fredga 1983, 1984, Fredga & Dow 1983, 1984). I detta fall kan man misstänka att detta beror på att den studerade populationen var i det närmaste konstant under undersökningsperioden (Fredga & Dow 1984), vilket gör det omöjligt att upptäcka ett eventuellt negativt täthetsberoende.

Den vid Angarnsjöängen funna genomsnittliga kullstorleken (6,8 pulli) är mindre än antalet ägg i fullagda kullar som anges i handböcker (9,0 (6–11) och 9,3 (5–17) ägg; Bauer & Glutz von Blotzheim 1969, Cramp & Simmons 1977) och enligt andra svenska studier (8,9 (3–15) ägg enligt Eriksson & Andersson 1982; 7,1–9,4 ägg enligt Fredga & Dow 1983). Även studier av olika populationer i Finland har gett likartade resultat; 9–11 ägg (Milonoff et al. 1998, Pöysä 1999a). Kullstorleken vid Angarnsjöängen är däremot i överensstämmelse med resultat rörande antalet pulli från populationer där holkar satts upp, i Finland (6,3 respektive 5,6 pulli före och efter holkuppsättning; Pöysä & Pöysä 2002), och i Värmland (8,1 pulli; Fredga & Dow 1983). Skillnaderna i kullstorlek mellan undersökningarna kan bero på häckningsbiotoperna och i fråga om den föreliggande studien och den finska även när, i förhållande till kläckningen, kullstorleken bestäms. Att kullstorleken i den värmländska studien var större kan även bero på att den baseras på skillnaden mellan storleken av den fullagda kullen och antalet icke kläckta ägg (Fredga & Dow 1983), vilket till skillnad från uppgifterna inhämtade vid Angarnsjöängen och i Finland gör att den värmländska kullstorleken inte påverkats av dödlighet i spädd ålder.

Kullstorleken hos knipa uppvisade inte något täthetsberoende i Angarnsjöängen och detta överensstämmer med resultaten från Värmland (Fredga & Dow 1983). Det fanns inte heller några skillnader i kullstorlek mellan olika år, varken i min studie från Angarnsjöängen eller i studien från Värmland (Fredga & Dow 1983). Dessa resultat stärker bilden av att dykänder i allmänhet, till skillnad från simänder och många andra fågelarter, inte uppvisar någon nämnvärd skillnad i kullstorlek mellan olika år (se exempelvis Fredga & Dow 1983 och referenser däri).

Att det inte fanns något samband mellan populationens storlek och kläckningsdatum stämmer också överens med studien från Värmland (Fredga & Dow 1983). Notera dock att den senare populationen varit i det närmaste konstant till skillnad från populationen vid Angarnsjöängen som växt kraftigt under

undersökningsperioden. Att inte heller den genomsnittliga kullstorleken påverkas av om kläckningen sker tidigt eller sent är också i enlighet med studien från Värmland (Fredga & Dow 1983).

Uppgifterna från Angarnsjöängen tyder på att sena kullar är mindre än tidiga kullar, vilket man också funnit i andra populationer (Dow & Fredga 1984, Milonoff et al. 1998, 2000), vilket således tycks vara generell fenomen. Orsakerna till detta har undersökts tidigare i både Sverige och Finland (Dow & Fredga 1984, Pöysä 1999, Milonoff et al. 1998, 2000) men säkra slutsatser har inte kunnat dras. En möjlig förklaring är att honans ålder och livslängd är av betydelse för om kullen kläcks sent eller tidigt, men dessa faktorer uppvisade inget signifikant samband med kullstorleken. Boparasitism förefaller också bidra till att tidiga kullar är större än sena (Pöysä 1999a).

De ovan genomförda jämförelserna av häckningsbiologiska uppgifter visar att knipans häckningsbiologi inte påverkas nämnvärt av biotop eller av populationens utveckling, samt att ett negativt täthetsberoende kan vara generellt för knipa.

Tack

Jag tackar Kjell Eriksson för att han startade inventeringsarbetet och inte minst under många år genomförde det – utan Kjells insatser hade det inte varit det möjligt att följa knipans beståndsutveckling vid Angarnsjöängen. Kjell tackas också för uppgifter rörande knipholkar i nära anslutning till sjöängen. Sören Svensson har gett mig tillgång till uppgifter från Svensk häckfågeltaxering. Johan Lind och Hannu Pöysä har uppmuntrat mig samt försett mig med värdefulla referenser.

Referenser

Andersson, M. & Åhlund, M. 2000. Host-parasite relatedness shown by protein fingerprinting in a brood parasitic bird. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 97: 13188–13193

Andersson, M. & Åhlund, M. 2001. Protein fingerprinting: A new technique reveals extensive conspecific brood parasitism. *Ecology* 82: 1433–1442

Bauer, K.M., & Glutz von Blotzheim, U.N. 1969. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Band 3. Akademische Verlagsgesellschaft, Frankfurt am Main.

Clawson, R.L., Hartman, G.W. & Fredrickson, L.H. 1979. Dump nesting in a Missouri wood duck population. *J. Wildl. Manage.* 43: 347–355

Cooch, E.G, Lank, D.B., Rockwell, R.F. & Cooke, F. 1989. Long-term decline in fecundity in a snow goose population: Evidence for density dependence? *J. Anim. Ecol.* 58: 711–726

Coulson, J.C. 1984. The population dynamics of the Eider

duck *Somateria mollissima* and evidence of extensive non-breeding by adult ducks. *Ibis* 126: 525–543

Cramp, S. & Simmons, K.E.L. (eds.) 1977. *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East, and North Africa: The Birds of the Western Palearctic*. Vol. 1. Oxford University Press, Oxford.

Dennis, R.H. & Dow, H. 1984. The establishment of a population of goldeneyes (*Bucephala clangula*) breeding in Scotland. *Bird Study* 3: 217–222

Dow, H. & Fredga, S. 1983. Breeding and natal dispersion of the goldeneye, *Bucephala clangula*. *J. Anim. Ecol.* 52: 681–695

Dow, H. & Fredga, S. 1984. Factors affecting reproductive output of the goldeneye duck (*Bucephala clangula*). *J. Anim. Ecol.* 53: 679–692

Eadie, J., Sherman, P. & Semel, B. 1998. Conspecific brood parasitism, population dynamics, and the conservation of cavity-nesting birds. Sid. 306–340 i *Behavioral Ecology and Conservation Biology* (T. Caro, ed.). Oxford University Press, Oxford.

Eriksson, M.O.G. & Andersson, M. 1982. Nest parasitism and hatching success in a population of goldeneyes *Bucephala clangula*. *Bird Study* 29: 49–54

Fredga, S. & Dow, H. 1983. Annual variation in the reproductive performance of Goldeneyes. *Wildfowl* 34: 120–126

Fredga, S. & Dow, H. 1984. Factors affecting the size of a local population of goldeneye *Bucephala clangula* (L.) breeding in Sweden. *Viltrevy* 13: 225–255

Gauthier, G. & Smith, J.N.M. 1987. Territorial behaviour, nest-site availability, and breeding density in buffleheads. *J. Anim. Ecol.* 56: 171–184

Haramis, G.M. & Thompson D.Q. 1985. Density-production characteristics of box-nesting wood ducks in a northern greentree impoundment. *J. Wildl. Manage.* 49: 429–436

Hill, D.A. 1984. Population regulation in the Mallard (*Anas platyrhynchos*). *J. Anim. Ecol.* 53: 191–202

Jones, R.E. & Leopold, A.S. 1967. Nesting interference in a dense population of wood ducks. *J. Wildl. Manage.* 31: 221–228

Larsson, T. & Welander, B. 2003. Angarnsjöängen om grävning och dämning som restaureringsmetod. *Vår Fågelvärld* 62: 15–21

Milonoff, M., Pöysä, H. & Runko, R. 1998. Factors affecting clutch size and duckling survival in the common goldeneye *Bucephala clangula*. *Wildl. Biol.* 4: 73–80

Nilsson, L. 1999. Internationella sjöfågelräkningarna i Sverige. *Fågelåret 1998, Vår Fågelvärld, Suppl.* 32:39–46

Nilsson, L. 2002. *Internationella sjöfågelinventeringarna i Sverige 2001/2002*. Ekologiska institutionen, Lunds Universitet, Lund, Sverige.

Nilsson, L. 2003. <http://www.biol.lu.se/zoekologi/waterfowl/index.htm>

Nunmi, P. & Pöysä, H. 1995. Habitat use by different-aged duck broods and juvenile ducks. *Wildl. Biol.* 1: 181–187

Pöysä, H. 1999a. Association between conspecific nest parasitism and the timing of breeding in the Common Goldeneye *Bucephala clangula*: an alternative interpretation. *Ornis Fenn.* 76: 89–92

Pöysä, H. 1999b. Conspecific nest parasitism is associated with inequality in nest predation risk in the common goldeneye (*Bucephala clangula*). *Behav. Ecol.* 10: 553–540

Pöysä, H. & Pöysä, S. 2002. Nest site limitation and density

- dependence of reproductive output in the common goldeneye *Bucephala clangula*: implications for the management of cavity-nesting birds. *J. Appl. Ecol.* 39: 502–510
- Ruusila, V. & Pöysä, H. 1998. Shared and unshared parental investment in the precocial goldeneye (Aves: Anatidae). *Anim. Behav.* 55: 307–312
- Sæther, B.-E. 1990. Age-specific variation in reproductive performance in birds. Sid. 251–282 i *Current Ornithology* 7 (Power, E.D. ed.). Plenum Press, New York.
- Savard, J.-P.L. 1982. Barrow's goldeneye nest box utilization in the Cariboo Parkland, British Columbia: Year 1. *Canadian Wildlife Service, Progress Note*, no 131
- Savard, J.-P.L. 1984. Territorial behaviour of common goldeneye, Barrow's goldeneye and bufflehead in areas of sympatry. *Ornis Scand.* 15: 211–216
- Savard, J.-P.L., Smith, G.E.J. & Smith, J.N.M. 1991. Duckling mortality in Barrow's goldeneye and bufflehead broods. *Auk* 108: 568–577
- Svensson, S. 2000. Häckfågeltaxeringen och Vinterfågelräkningen 1999. *Fågelåret 1999, Vår Fågelvärld, Suppl.* nr 33: 9–18
- Svensson, S. 2003. <http://www.biol.lu.se/zoekologi/birdmonitoring>
- Söderholm, S. & Eriksson, K. 1999. Inventering av häckande simänder vid Angarnsjöängen 1978–1998 och sjörestaureeringens inverkan på resultatet. *Ornis Svecica* 9: 187–200
- Åhlund, M. & Andersson, M. 2001. Female ducks can double their reproduction. *Nature* 414: 600–601

Summary

There are so far very few studies of wildfowl that have recorded density dependent effects on reproduction. I have analysed data on population size and reproductive output in Goldeneye *Bucephala clangula* collected at Angarnsjöängen (59° 33' N, 18° 10' E), Stockholm, Sweden, in order to investigate possible density dependent effects.

From 1995 to 2002, the population size of Goldeneyes increased from 8–9 to 14–18 breeding pairs (Figure 1). The mean brood size was 6.8 ± 3.2 pulli per breeding pair (Table 1). The number of breeding pairs each year was estimated from the number of pairs censused just before the first pairs initiated egg laying. There was no difference in mean brood size between years (ANOVA: $df=7.44$; $F=0.35$; $P=0.93$). Note however, that the variance was not homogenous in this test ($P=0.011$). Excluding a brood with 18 pulli made the variance more homogenous ($P=0.051$), but there was still no difference in brood size between years (ANOVA: $df=7.43$; $F=0.31$; $P=0.95$). When the data set was divided in “early” and “late” hatched clutches (based on, for each year, ordering the broods by hatching date and then dividing them into equal sized groups), early hatched broods were significantly larger than late hatched broods (ANOVA: $df=1.44$; $F=4.36$;

$P=0.043$; brood size: early broods= 7.5 ± 2.6 ; late broods= 5.8 ± 3.0). Date for observing the first hatched brood of the year was independent of both the number of breeding pairs in the study area ($r^2=0.32$; $P=0.14$) and mean brood size ($r^2=0.04$; $P=0.63$). When the extreme outlier of 18 pulli was excluded, there was no relationship between mean brood size and number of breeding pairs ($r^2=0.06$, $P=0.59$; all broods $r^2=0.40$, $P=0.092$). There was no relationship between the mean brood size and either the number of broods ($r^2=0.18$; $P=0.30$) or number of broods per breeding pair ($r^2=0.37$; $P=0.11$). Furthermore, there was no statistically significant relationship between the number of breeding pairs and the number of broods ($r^2=0.12$; $P=0.41$; Figure 2).

I then employed the method to detect density dependent reproduction that has been proposed by Pöysä & Pöysä (2002). In this method, the 95% confidence interval of the slope when regressing number of broods on number of breeding pairs is compared with the expected value at density independence which is equal to the annual mean of the number of broods per breeding pair. For Angarnsjöängen the equation for this regression is $y=-0.162x+8.43$ and the 95% confidence interval for the slope was -0.61 to 0.28 , which is much lower than the expected slope (for Angarnsjöängen mean annual number of broods per breeding pair is 0.59). The negatively density dependent reproductive output is also obvious in Figure 3, where reproductive success clearly decreases with increasing number of breeding pairs (number of broods per breeding pair: $r^2=0.67$; $P=0.013$; Figure 3, upper diagram; number of pulli per breeding pair: $r^2=0.54$; $P=0.036$; Figure 3, lower diagram). In contrast, the total number of pulli observed in a year was independent of the number of breeding pairs ($r^2=0.005$; $P=0.87$), and the annual mean in the study population was 44 (± 9.5) pulli.

Available information implies that the population increase at Angarnsjöängen is a result of a general increase in the Swedish population of Goldeneyes rather than caused by local changes at the study site. Several mechanisms have been proposed to explain a negative density dependent reproductive output. One proposed explanation for this mode of population regulation is that the number of available nesting cavities (natural cavities and nest boxes) are limited, thus leading to a lag phase in the number of egg laying pairs despite an increase in the number of resident pairs. Another is territorial behaviour. None of these mechanisms seems to be in accordance with data from Angarnsjöängen. Data from

Angarnsjöängen do not support this idea. Since the study began the number of breeding pairs have increased more than 50% and it seems rather unlikely that these mechanisms limited the reproductive output in the beginning when the reproductive output was 0.7–0.9 broods per breeding pair. The total breeding success was 70% in the period 1995–1999. Another possible explanation for why there is a negative density dependent reproduction is related to egg dumping, as well as nest and brood interference by conspecific females. These latter mechanisms cannot be excluded in the present study. However, as no negative density dependent effects on reproduction was detected in any of the studies of Goldeneyes in the period 1950–1980 when the species had a more or less stable large-scale population size, I instead propose another hypothesis. A general increase in the Swedish population of Goldeneyes may have resulted in increased food competition at wintering and stopover sites, causing many birds to be in bad condition when arriving at their breeding sites. As a consequence, pairs where the female is in bad condition will either give up breeding altogether, or if starting to breed, be much more prone to desert their clutch at an early nesting stage. Of course, an increasing population at the study site can give rise to food competition which makes the situation worse or can be the main cause for the negative density dependent reproduction.

The results from Angarnsjöängen are in accordance with results from a study conducted in Finland,

despite large differences in breeding habitat and availability of nesting cavities (nest boxes were only provided in the Finnish study; Pöysä & Pöysä 2002). In both these studies, negative density dependent effects on reproduction were found, suggesting that this may be a general pattern in Goldeneye populations that increase in size. It should be noted that the results are not only in qualitative agreement, they also show a fairly good quantitative agreement. The brood size is in agreement with earlier studies in Finland and in western Sweden, although the habitats are different (Pöysä & Pöysä 2002, Fredga & Dow 1983). Brood size did not vary between years and it was independent of population density in my study at Angarnsjöängen, and the same results have been found in a study from western Sweden (Fredga & Dow 1983). These results are in agreement with a general pattern among diving ducks of no change in brood size between years.

The mean brood size was not affected by the hatching date, neither was the hatching date dependent on the number of breeding pairs, in agreement with results from western Sweden (Fredga & Dow 1983). Broods hatched "late" were found to be smaller than broods hatched "early", which is in agreement with several other studies.

This comparison of the breeding biology suggests that reproductive output is not considerably dependent on habitat or the development of the population, and that a density dependent reproductive output can be a general phenomenon.

Korta rapporter – *Short communications*

Dvärgägg hos några hålbyggande arter

Dwarf eggs in some hole-nesting species

ERIK BORGSTRÖM

I denna tidskrift (Svensson 2002) finns en intressant artikel om dvärgägg hos fjällabb. I artikeln betonas att förekomsten av dvärgägg hos vilda fåglar är en sällsynt förekomst och ges några utländska exempel på publicerade notiser om fenomenet. Dvärgägg är betydligt mindre än den normala äggstorleken hos en art, ibland bara hälften så stora. Orsaken till bildandet av dessa små ägg är enligt Gill (1989) en avvikande stimulering av äggladaren orsakad av något ovidkommande föremål såsom en blodlever, men eventuellt bidrar andra faktorer.

Det finns en del notiser om dvärgägg publicerade i Sverige förutom ovan nämnda hos fjällabb: för svärta (Delje & von Hofsten 1944), knipa (Thollander 1945), kråka (Lindén 1945) och ängspiålräcka (Wiss 1964). I den senare notisen hänvisas till uppgifter om dvärgägg även hos silltrut, gräsand, skogs-snäppa, tofsvipa och ejder. Vidare finns meddelanden om dvärgägg hos koltrast, taltrast och gräsand (Olsson 1965) samt hos svartvit flugsnappare (von Hofsten 1971).

Under mångåriga holkfågelstudier har det hänt någon sällsynt gång att jag också hittat dvärgägg, men som kommer att framgå krävs det åtskilliga äggkullar innan fenomenet kan konstateras. Mina holkstudier har ägt rum i N. Råda i mellersta Värmland (60 grader nordlig bredd) med en radie på några kilometer, och studierna har pågått åren 1967–2004.

Knipa *Bucephala clangula*

Hos knipa har jag funnit två dvärgägg bland 2500 kontrollerade normala ägg. Normalmått för knipa är 59x43 mm. (1) Vid Forshults kraftstation hittades den 28 maj 1987 ett dvärgägg bland en fullagd kull på sex ägg. Dvärgägget mätte 33,3x28,3 mm. Längden var 56% och bredden 65% av normalägget. Fotografi saknas eftersom dvärgägget exploderade i ansiktet på den person som skulle blåsa ur ägget efter att detta legat en ansevärd tid inomhus. (2) En fullagd äggkull med 18 ägg plus ett dvärgägg kontrollerades i N. Råda den 30 maj 1993. Dvärgägget mätte 33,0x27,1 mm. Längden var 56% och bredden 63% av normalägget. Foto saknas. Thollanders (1945) uppgift om knipa saknar måttangivelser men dvärgägget sades vara mindre än hälften så stort som normalt och av samma färg.

Svartvit flugsnappare *Ficedula hypoleuca*

Hos svartvit flugsnappare har jag funnit fyra dvärgägg. Figur 1 visar dvärgägg från tre av dessa kullar. Svartvita flugsnapparens normalägg är 18,5x13,5 mm. (1) *Översta dvärgägget* (7 juni 1977). Mått: 13,3x12,1 mm. Här kunde konstateras att dvärgägget var det första ägget som lades. Längden var 71,9% och bredden 89,6% av normalägget. (2) *Mellersta dvärgägget* (16 juni 2000). Mått: 14,9x11,2 mm. Längden var 80,5% och bredden 83% av normalägget. (3) *Understa dvärgägget* (21 maj 2000). Mått: 13,0x11,0 mm. Längden var 70,3% och bredden 81,5% av normalägget. (4) *Utan foto* ett dvärgägg och fyra normala ägg (25 maj 1997). Mått: 10,0x10,5 mm. Längden var 75,6% och bredden 77,8% av normalägget. Antal kontrollerade ägg av svartvit flugsnappare är 16.000, d.v.s. ett dvärgägg per 4000 normala ägg. Dvärgägget som von Hofsten (1971) rapporterade var betydligt mindre, endast 11x7 mm.



Figur 1. Dvärgägg ur tre olika kullar hos svartvit flugsnappare.
Dwarf eggs from three different clutches of the Pied Flycatcher Ficedula hypoleuca.



Figur 3. Dvärgägg av blåmes.
Dwarf egg of the Blue Tit Parus caeruleus.



Figur 2. Dvärgägg av entita.
Dwarf egg of the Marsh Tit Parus palustris.



Figur 4. Dvärgägg av talgoxe.
Dwarf egg of the Great Tit Parus major.

Entita *Parus palustris*

Ett fynd av dvärgägg visas i Figur 2. Vid Stenbäcken, strax söder om N. Råda, ruvades den 26 maj 1976 åtta ägg, varav ett var dvärgägg. Normaläggets mått var 16,1x12,2 mm och dvärgäggets 12,0x8,5 mm. Längden var 74,5% och bredden 69,7% av normalägget. Antalet kontrollerade häckningar av arten är relativt litet.

Blåmes *Parus caeruleus*

Ett fynd av dvärgägg visas i Figur 3. Tio ägg ruvades 21 maj 1998. Den 14 juni ringmärktes nio ungar och den 24 juni hittades i boet en död unge och ett dvärgägg. Blåmesens normalägg mäter 15,0x12,5 mm. Dvärgäggets mått var 10,5x8,6 mm. Längden var 70% och bredden 68,8% av normalägget. Antal kontrollerade ägg är 8000, vilket torde innebära att dvärgägg hos blåmes förekommer ytterst sällan.

Talgoxe *Parus major*

Totalt tre dvärgägg har påträffats. Ett fall visas i Figur 4. Talgoxens normalägg mäter 19,0x14,0 mm. (1) På Kärnåsens hembygdsgård ruvades åtta ägg plus ett dvärgägg den 23 maj 2000. Dvärgägget mätte 14,0x10,9 mm. Längden var 73,7% och bredden 77,8% av normalägget. De två fallen utan foto är följande. (2) Den 24 maj 1984 påträffades en omlagd kull med sex ägg och ett dvärgägg. Dvärgägget mätte 14,2x10,3 mm. Längden var 74,7% och bredden 73,6% av normalägget. (3) Den 26 maj 1991 påträffades en omlagd kull med sju ägg och ett dvärgägg. Dvärgägget mätte 11,0x9,9 mm. Längden var 57,9% och bredden 70,7% av normalägget. Alla sju ungarerna hittades senare döda. Antalet kontrollerade ägg av talgoxe är 15.000, d.v.s. ett dvärgägg per 5000 normala ägg.

Slutsatser

Det är uppenbart att förekomsten av dvärgägg hos vilda fåglar är en sällsynt anomali. I mitt material ligger frekvensen dvärgägg så lågt som ett ägg per 4000–8000 normala ägg, medan knipen har en vida högre andel, ett ägg på 1250 normala ägg. Detta senare faktum, inbegripet tidigare publicerade notiser, gör det troligt att dvärgägg förekommer oftare hos änder än hos småfåglar som svartvit flugsnappare och mesar. Jag har heller inte funnit någon notis om dvärgägg hos entita, blåmes och talgoxe tidigare. Speciellt talgoxen har ju varit föremål för ingående och omfattande studier när det gäller artens häckningsbiologi.

Referenser

- Delje, G. & von Hofsten, B. 1944. Ett egendomligt fynd av dvärgägg. *Fauna och Flora* 39: 208-210.
- Gill, F. B. 1989. *Ornithology*. Freeman, New York.
- Lindén, G. B. 1945. Dvärgägg i kråkbo. *Fauna och Flora* 40: 90.
- Olsson, V. 1965. Dvärgägg hos koltrast, taltrast och gräsänd. *Fauna och Flora* 60: 75.
- Svensson, S. 2002. Dvärgägg hos fjällabb *Stercorarius longicaudus*. *Ornis Svecica* 12: 173-176.
- Thollander, R. 1945. Dvärgägg i bo av knipa, *Bucephala clangula*. *Fauna och Flora* 40: 90.
- Wiss, L. E. 1964. Fynd av dvärgägg hos ängspioplärka. *Fauna och Flora* 59: 221-222.
- Von Hofsten, S. 1971. Dvärgägg hos svartvit flugsnappare *Ficedula hypoleuca*. *Vår Fågelvärld* 30: 124.

Summary

The frequency of dwarf eggs is very low in wild species. During a long-term study of hole-nesting birds at 60 degrees latitude in the province of Värmland, I collected the few dwarf eggs which I found. They were measured and compared with eggs with normal size. The measurements of these eggs are given in this report (with photos of most of them; Figure 1–4). In Goldeneye *Bucephala clangula*, I found two dwarf eggs among 2500 normal eggs, in Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* four dwarf eggs among 16,000 normal eggs, in Marsh Tit *Parus palustris* one dwarf egg among rather few observed clutches, in Blue Tit *Parus caeruleus* only one dwarf egg among 8000 normal eggs, and in Great Tit *Parus major* three dwarf eggs among 15,000 normal eggs. Hence, in this study it took 5000–8000 normal eggs to find a dwarf egg in nests of Great Tit and Blue Tit. I have never found any published note about dwarf eggs in these two species or in the Marsh Tit. The higher frequency in the Goldeneye suggests, together with previous publications, that dwarf egg frequency is higher among ducks than among passerines.

Erik Borgström, Rådavägen 9, 683 93 Råda.

Hur många par rödbenor *Tringa totanus* häckar på en havsstrandäng? – en utvärdering av en inventeringsmetodik

How many Redshanks Tringa totanus breed on a coastal meadow? – an evaluation of a breeding survey method.

RICHARD OTTVALL

Havsstrandängar i södra Sverige hyser ofta ett rikt fågelliv med höga tätheter av många arter. Stora skötselinsatser genomförs på strandängar på flera håll med huvudmålet att upprätthålla ett betestryck som bidrar till att bevara det öppna kulturlandskapet till gagn för fåglar och växter. Oftast är det därför också angeläget att göra uppföljningar av fågelfaunan på strandängarna genom inventeringar. Därmed hoppas man kunna utvärdera effekter av skötselåtgärder på fågellivet och studera populationstrender.

Tabell 1. Analyserade strandängsområden på Gotland med områdesbeteckning och areal enligt Hedgren m.fl. (1996), registrerade par av rödbena vid inventeringen 2001 (Johansson m.fl. 2002) samt antal funna bon av rödbena vid den riktade studien.

Meadows on Gotland included in the analysis with number and area according to Hedgren et al. (1996), estimated number of redshank pairs in the survey 2001 (Johansson et al. 2002) and number of nests found.

Område	Areal (ha)	Inventerade par	Täthet (par/ha)	Funna bon	Täthet (par/ha)
<i>Meadow</i>	<i>Area (ha)</i>	<i>Number of pairs</i>	<i>Density (pairs/ha)</i>	<i>Number of nests</i>	<i>Density (nests/ha)</i>
7110	23,9	2	0,084	6	0,251
7111	50,8	4	0,079	5	0,098
7703	19,5	4	0,205	3	0,154
8602	20,3	5	0,246	4	0,197
8604	13,6	2	0,147	1	0,074
8605	18,6	4	0,215	4	0,215
8606	13,8	7	0,507	4	0,290
8701	13,4	3	0,224	7	0,522
8702	12,1	3	0,248	9	0,744
8704	31,8	3	0,094	11	0,346
8707	24,1	10	0,415	15	0,622
8708	13,0	7	0,538	19	1,462
8608	20,0	14	0,700	14	0,700
8801	35,9	11	0,306	9	0,251
9003	20,4	8	0,392	7	0,337
9004	8,7	5	0,575	2	0,230
9005	13,3	13	0,977	11	0,827
9008	9,7	3	0,309	4	0,413
Totalt		108		152	

I några län har sådana inventeringar utförts och försiktiga jämförelser och analyser av trender har genomförts (t.ex. Pettersson 2001, Johansson m.fl. 2002).

Den gällande inventeringsmetodik som används är BIN (Naturvårdsverket 1978), där antalet besök rekommenderas till mellan tre och fem beroende på områdets storlek och fågelrikedom. För flertalet arter räknas antal revirhävdande par eller ruvande fåglar, men för t.ex. brushane motsvaras antal par av antal observerade honor. Men metodiken lämnar ett visst utrymme för självständighet hos inventeraren eftersom en del arter, såsom tofsvipa, lättast räknas genom antalet ruvande par, men där har områdets karaktär en viss betydelse. Saknas lämpliga observationsplatser där området kan spanas från långt håll med tubkikare så fungerar denna teknik mindre bra. Dessutom är några arter mer svårinventerade än andra p.g.a. deras diskreta beteende. Kärrsnäppan är t.ex. notoriskt svårinventerad även för en erfaren inventerare och underskattas lätt (Jönsson muntligen).

Men det finns i dag få utvärderingar av hur väl inventeringsmetodiken fungerar för olika arter. Inför framtida inventeringar kan det vara lämpligt att utveckla inventeringsmetodiken för svårinventerade arter, men det är också viktigt att inventeringar genomförs så likartade som möjligt för jämförelser på en större skala mellan t.ex. olika län. I denna artikel utvärderas inventeringsmetodiken för rödbena och en jämförelse görs på Gotland mellan inventerade par vid en allmän inventering och antal funna bon vid en riktad artspecifik insats.

Strandängsinventeringen på Gotland 2001 omfattade svanar, gäss, änder, vadare, måsar, tjärnor samt gulärta (Johansson m.fl. 2002). Inventeringen var en upprepning av en motsvarande inventering 1996 (Hedgren m.fl. 1996). Två inventerare besökte samma områden vid de båda inventeringarna. Metodiken för rödbena var att räkna antal revirhävdande par, men vid varje besökstillfälle inventerades också andra arter och därmed var inte all koncentration riktad mot rödbena. Inventeringsperioden var från slutet av april till början av juni.

Områdesindelningen gjordes av Länsstyrelsen utifrån ägandeförhållanden samt naturliga gränser mellan strandäng och intilliggande mark som kunde vara en åkermark, ett skogsparti eller en våtmark. I den här jämförelsen har Länsstyrelsens områdesbeteckningar använts. Andra personer än de som deltog i inventeringen letade efter rödbenebon under perioden 20 april till mitten av juni inom ett doktorandprojekt vid Högskolan på Gotland samt Lunds universitet (Ottvall 2004). Bon hittades främst genom observation av till bon återvändande fåglar. Först skrämdes ruvande fåglar upp genom störning, och därefter intogs en observationsplats, oftast i skydd av buskar eller en stenmur, ibland under ett portabelt gömsle, men på två lokaler i stationära masonitgömslen. Enstaka bon hittades när en ruvande fågel stöttes från boet på nära håll och ytterligare några bon hittades vid eftersök i lämpliga områden. Varje område besöktes för boletning i genomsnitt en gång i veckan.

För den här analysen användes bon som hittades under perioden 20 april–19 maj. Logiken bakom detta var att mediandatum för ruvningsstart för 244 funna bon under 2001 var 10 maj och histogram över antal bon i relation till ruvningsstart indikerade att bon med ruvningsstart fram till 20 maj var 1:a kullar medan svansen efter 19 maj utgjordes främst av omlägningskullar.

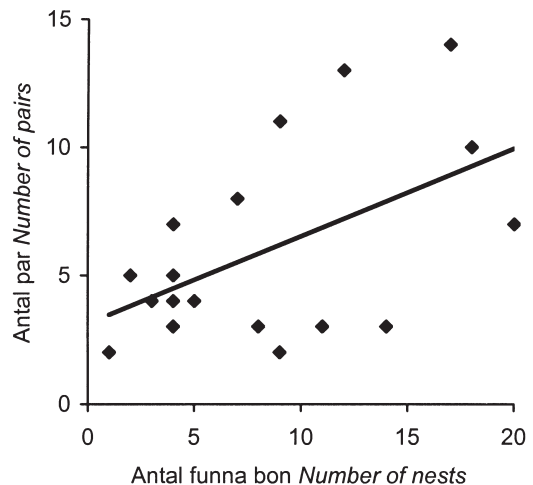
I Tabell 1 redovisas de 18 områden, varierande i storlek från 8,7 ha till 50,8 ha, som analyserades. Under perioden 20 april–19 maj hittades 1–20 bon i respektive område och antalet häckande par funna vid inventeringen varierade mellan 2 och 14 par. Totalt för samtliga områden noterades 108 par vid inventeringen medan sammanlagt 152 bon hittades. För att testa huruvida antal inventerade par korrelerade med antal funna bon inom områden gjordes ett Pearson's korrelationstest vilket resulterade i $r = 0,523$ ($p = 0,026$) samt $r^2 = 0,274$ (Figur 1). Analysen kan sammanfattas i att inventeringen resulterade i ca 40% färre par än antal funna bon, men inventeringsmetodikerna korrelerade rätt väl med boinventeringen.

I några områden var antalet häckande par enligt inventeringen drygt 100% lägre än vid boinventeringen. En möjlig förklaring till denna skillnad är en kombination av höga fågeltätheter och ett flikigt kustavsnitt med en hög strandvall där fåglarna kan ha gömt sig under inventeringen. Dessutom är det inte alltid som de häckande fåglarna födosöker vid den strand som ligger inom ett inventerat område (Ottvall, egn. obs.). Det kan å andra sidan vara vanskligt att använda antalet funna bon som ett mått

på det verkliga antalet häckande par, omläggningar försvårar bedömningen och vissa bon försvinner på grund av predation innan de upptäcks. Dessutom varierar svårighetsgraden att hitta bon mellan olika områden väsentligt. Område 8708 är den lokal med störst avvikelse mellan metoderna (Tabell 1). Här användes två fasta gömslen med bra överblick över en svårinventerad strandäng. Därmed kunde nästintill samtliga bon hittas medan inventeringen underskattade antalet häckande par. Brytpunkten 19 maj är också relativt godtycklig och kan ge fel i skattningarna i båda riktningarna. Men rimligtvis ligger beräkningen utifrån funna bon närmare det verkliga antalet häckande par än skattningen från inventeringen.

Trots ett visst brus i det analyserade materialet tycks inventeringsmetodikerna fungera rätt väl och kan användas som ett relativt mått, ett index som kan jämföras områdesvis och sannolikt mellan olika år. Det som analysen understryker är att metodiken på ett större material underskattade det verkliga antalet häckande par rödbenor med kanske 30–40%. I ett enskilt område varierade skillnaden mellan inventeringsmetodikerna och funna bon från att vara obefintlig till över 100%.

Tack till Ebba Trolle-Gunnarsson, Gunnar Gunnarsson och Peter Jaxgård för insatser i fält. Kjell Larsson gav värdefulla synpunkter på en tidigare version



Figur 1. Antal inventerade par mot antal funna bon inom 18 strandängsområden på Gotland 2001. Number of redshank pairs in the survey and number of nests on 18 coastal meadows on Gotland in 2001.

av artikeln. Ekonomiskt stöd kom från Lunds Djurskyddsfond (RO), Stiftelsen Alvins fond (RO), Stiftelsen Oscar och Lili Lamms minne (Kjell Larsson), Stiftelsen PF Wahlbergs minnesfond (RO) och WWF (KL).

Summary

A census technique of birds breeding on coastal meadows was evaluated for Redshank. The technique was a general, multi-species survey (Johansson et al. 2002). The result was compared with the number of nests found within a project on Redshank population ecology (Ottvall 2004) on southern Gotland in the Baltic Sea.

In 2001, two observers registered pairs of swans, ducks, waders and terns on three to five visits on meadows on Gotland. In 18 different areas varying in size between 8.7 and 50.8 ha, field workers, independent of the general survey, searched intensively for Redshank nests on average once a week between 20 April and mid June (Table 1).

The number of Redshank nests correlated with the number of Redshank pairs found (Pearson's correlation coefficient, $r = 0.523$, $P = 0.026$, Figure 1). The breeding survey seems to be useful as a relative index to compare breeding Redshank abundance between areas. When using the whole data set, the method probably underestimated the number of breeding redshank pairs with 30–40%. In an individual meadow the difference between the number of estimated redshank pairs and number of nests varied between zero and more than 100%.

Referenser

- Hedgren, S., Kolehmainen, T. & Tydén, L. 1996. *Inventering av häckande fåglar på gotländska strandängar 1996*. Länsstyrelsen i Gotlands län.
- Johansson, T., Hedgren, S., Kolehmainen, T. & Tydén, L. 2002. *Återinventering av häckande fåglar på gotländska strandängar*. Länsstyrelsen i Gotlands län.
- Naturvårdsverket. 1978. *Biologiska InventeringsNormer (BIN)*. Stockholm.
- Ottvall, R. 2004. *Population ecology and management of waders breeding on coastal meadows*. Doktorsavhandling, Zoöekologi, Lunds universitet.
- Pettersson, J. 2001. *Fåglar på Ölands sjömarker 1988 och 1998*. Länsstyrelsen i Kalmar län.

Richard Ottvall, Högskolan på Gotland, Cramér-gatan 3, 621 67 Visby. Nuvarande adress: 26, Bd de la Perruque, Bat 1, 34000 Montpellier, Frankrike.

Mer om fågeldöden på vägarna

More about the bird kills on the roads

SÖREN SVENSSON

I ett tidigare häfte av *Ornis Svecica* (Svensson 1998) redovisade jag mina resultat från nio års registreringar av de fåglar jag själv körde ihjäl med bil. I medeltal kolliderade jag med en fågel per 1000 mil. Genom att anta att jag dessa år var en representativ förare som kört på ett representativt urval av vägar räknade jag upp mina siffror till att gälla all trafik i landet. Jag kom då fram till att det årligen dödas 8,5 miljoner fåglar, eller snarare tio miljoner, om man tog hänsyn till vissa risker för underskattning som kunde finnas. Den enda tidigare uppskattning som förelåg vid tillfället var den av Göransson m.fl. (1978). Deras uppskattning var väsentligt lägre än min, nämligen ungefär en halv miljon, säkerligen inte över en miljon fåglar. Som jag framhöll i min uppsats tror jag skillnaden främst berodde på att den lägre uppskattningen i huvudsak gjordes på basis av antalet döda fåglar man hittade längs vägar som patrullerades med bil. Även om vi räknar med ökad trafik mellan 1975 och perioden för min studie nå kvarstår en mycket stor diskrepans mellan uppskattningarna. Det har inte tillkommit någon senare svensk uppskattning heller, viket framgår av en förteckning i en ny doktorsavhandling om trafikdöden (Seiler 2003). De nya uppgifterna i den berör inga fåglar utan älg, rådjur och grävling.

Jag har inga egna nya fågeldata att komma med heller, men tack vare en dansk studie, som jag uppmärksammades på av Henning Jensen i Köpenhamn för några år sedan, men som blev liggande eftersom jag avslutat mitt projekt om fågeldöden på vägarna, kan en ny värdering av de två svenska uppskattningarna göras. Jag letade fram studien när jag kom i kontakt med ämnet igen efter att ha läst den ovannämnda doktorsavhandlingen. Studien publicerades i *Dansk Ornithologisk Forenings Tidsskrift* redan 1982 (Hansen 1982), men olyckligtvis missade jag den vid min litteraturgenomgång (däremot fanns den med i Seilers lista). Den baserade sig visserligen också på antalet påträffade döda fåglar, men var mycket noggrant utförd genom att Hansen letade efter de döda fåglarna i långsam takt på cykel eller moped. Det säkerställde att alla döda fåglar, även småfåglar, verkligen påträffades. Naturligtvis missade även han fåglar som redan konsumerats eller transporterats bort från vägen av kråkfåglar,

rovfåglar eller andra djur. Hansens studie var grundlig även genom att han räknade antalet döda fåglar på olika typer av vägar (utom motorvägar) och gjorde sina multipliceringar i förhållande till de olika vägtypernas totala längd i Danmark. Dessutom räknade Hansen även andra djur än fåglar. Detta tar jag inte upp här men kan inte låta bli att nämna ett par siffror: årligen döddades runt 100.000 igelkottar och upp till 300.000 harar!

Hansens uppskattning för fåglarna blev 3,5 miljoner per år 1964–1965 och 3,3 miljoner per år 1979–1981. Tar vi hänsyn till att en hel del fåglar måste ha konsumerats eller borttransporterats, bör värdena i verkligheten ha varit högre. Och med ökande trafik är säkerligen värdena både för Danmark och Sverige ännu högre i dag. Hansen tar också upp den svenska uppskattningen av Göransson m.fl. (1978) och tror liksom jag att den måste vara en kraftig underskattning.

Efter det att jag hade publicerat min artikel 1998 var det flera personer som kommenderade resultatet och som utifrån egna erfarenheter tyckte att min uppskattning var för hög. Den danska studiens resultat bekräftar emellertid i hög grad min uppskattning för Sverige. Förhållandet mellan de två uppskattningarna är rimligt med hänsyn till ländernas olika storlek och trafikmängd. Jag tror alltså att det är högst sannolikt att ungefär tio miljoner fåglar dödas av trafiken i Sverige varje år. Även om detta bara är ungefär tre procent av alla de dödsfall som drabbar Sveriges fåglar (det dör ungefär 300 miljoner svenska fåglar årligen), kan vägddöden lokalt vara en mycket betydande faktor, särskilt för häckande fåglar som har sina revir nära trafikerade vägar och som rimligen därför är mest utsatta. Det är förvånande att inga studier av vägddödens betydelse för de lokala populationerna närmast vägarna har genomförts. Det borde vara möjligt att med ganska ringa insatser inventera och kanske färgmärka alla fåglar längs valda vägsträckor och försöka konstatera hur många fåglar som blir trafikdödade och hur långt från vägen som trafikdöden påverkar bestånden. En utmaning för hugade amatörforskare?

Tack till Henning Jensen som sände mig en kopia av den danska uppsatsen.

Referenser

- Göransson, G., Karlsson, J. & Lindgren, A. 1978. Vägars inverkan på omgivande natur. II. Fauna. *Rapport från statens naturvårdsverk, SNV PM 1069*.
- Hansen, L. 1982. Trafikdräbte dyr i Danmark. *Dansk Ornitologisk Forenings Tidsskrift* 76: 97-110.
- Seiler, A. 2003. The toll of the automobile: Wildlife and roads in Sweden. *Acta Universitatis Agriculturae Sueciae, Silvicultura* 295. Uppsala.
- Svensson, S. 1998. Bird kills on roads: is this mortality factor seriously underestimated. *Ornis Svecica* 8: 183-187.

Summary

In 1998, I estimated the number of birds killed on Swedish roads at about ten million. This estimate was ten times higher than a previous estimate from 1978. I suspected that the difference depended on different methods, and that my estimate was the most correct one. At that time I was not aware of a careful Danish study, which estimated the total road kill of birds at 3.3–3.5 million in that country. Considering the relative size of and the total traffic work in Denmark and Sweden, my estimate is about what one would expect in relation to the Danish estimate. The Danish study supports my belief that about ten million birds are killed every year on the Swedish roads. This is about three percent of all Swedish birds that die every year. Although a small proportion, it is quite possible that road kills affect population sizes locally along the roads, even if it does not affect the total populations.

Sören Svensson, *Ekologiska institutionen, Lunds universitet, 223 62 Lund.*

Epost: soren.svensson@zooekol.lu.se.

Nya böcker *New books*

Redaktör *Editor*: L. Nilsson

Alan Grafen & Rosie Hails, 2002: **Modern Statistics for Life Sciences**. Oxford University Press. ISBN 0-19-925231-9.

Denna bok har varit ute på marknaden en tid och använts på statistikkurser för biologer. Den har fått mycket goda vitsord. Men för vem passar den?

Önskemålet från de forskande amatörornitologer och akademiska noviser, som är obevandrade i de statistiska irrgångarna är att få konkreta råd om vilken test de skall använda i det aktuella fallet och sedan en recept- eller kokbok för hur det hela skall gå till. Önskemålet om konkreta råd har blivit ännu mera aktuellt i och med den goda tillgången på fullfjädrade datorbaserade statistikprogram såsom SPSS, SAS, Minitab och STATISTICA, samt naturligtvis de program som finns i Excel och som väl är de som de flesta har tillgång till. Det finns således en uppsjö på tester som kan användas för att analysera sina data. Men vilket test är det rätta just i mitt fall, det är frågan.

Utifrån denna problemskiss kan vi konstatera att den aktuella boken inte är någon statistisk receptbok. Däremot är den en lärobok, som tar läsaren från de nästan mest elementära grunderna till ett stadium som mer än väl räcker för de flestas behov. Kan man sedan vad som denna bok lär ut, är man synnerligen väl förberedd för ännu mer avancerade tillämpningar. Jag skrev ”från de nästan mest elementära grunderna” eftersom boken trots allt kräver kunskaper om det mest elementära inom statistiken. Men här blir läsaren hjälpt på traven. Det finns nämligen bak i boken ett kapitel som heter ”The basics”. Det är en repetition av den elementäraste statistiken, men det kan också användas som en examination; läsaren kan pröva sina kunskaper. Kan man det som står i det kapitlet är man mogen för att ta itu med boken.

För personer som inte läst statistik i modern tid är bokens pedagogiska grepp nytt. Det utgår från vad man kallar modellformler och geometriska analo-

gier. Modellformlerna är inte några matematiska formler utan beskrivningar i ord av de frågor man vill ställa, och de geometriska analogierna är ritade figurer (punkter och linjer i pappersplanet som oftast representerar ett flerdimensionellt rum) som illustrerar sambanden i stället för matematiska formler. Just att komma bort från de för många skrämmande matematiska detaljerna är ett centralt tema i boken. De matematiska beräkningarna skall man med förtroende överlämna åt datorprogrammen, men man måste förstå vad man gör.

Äldre statistiska handböcker och datorprogram är baserade på tanken att de olika testerna är separata. I denna bok introducerar författarna det faktum att väldigt många tester utgår fram samma grund och bara är varianter och utvecklingar från samma grundschema. Detta grundschema, som man utvecklar i boken, kallas GLM, vilket står för General Linear Models. Det innebär visserligen en begränsning, nämligen att enbart s.k. parametriska analyser kan utvecklas. De s.k. icke-parametriska analyserna faller därmed utanför bokens ram. Många uppfattar nog det som en brist eftersom dessa tester har omfattande användning. Men man kan i stället se det som en fördel. Parametriska tester kräver att man gör vad man kan i förväg för att se till att felens spridning i ens data uppfyller kraven för GLM, även om det kan kräva tankemöda och eventuellt transformeringar av grunddata (kloka och tydliga råd om transformeringar ges i boken). Parametriska tester är i regel de kraftfullaste och oftast faktiskt så robusta att kravet på grunddata inte behöver vara alltför stort. GLM sätter också en ytterligare begränsning, nämligen att de endast omfattar linjära samband. Men hur många behöver mera? Och skulle man behöva det så är steget inte långt till icke-linjära modeller om man redan grundligt förstår GLM. En stor fördel när man går vidare till mera komplicerade modeller är att med GLM arbetar datorprogrammen på exakt samma sätt som om du skulle göra alla beräkningar för

hand. Även om exempelvis de modeller som rör icke linjära samband är utvecklingar av GLM, eller motsatt GLM är en del av dessa generaliserade modeller, så är det lättare att inse de större tolkningsproblemen med de senare, ty där finns komponenter som inte har raka statistiska lösningar utan mänskliga bedömningar och ingrepp måste till med allt vad det kan åstadkomma av fel. Dubiösa och svåra saker som stegvis eliminering av faktorer i multipla regressionser, effekter av upprepade mätningar av samma objekt (som lätt leder till signifikanta resultat där sådana inte finns, t.ex. i tidsserier) eller hur man hanterar analyser med mer än en beroende variabel tas inte upp i denna bok.

Eftersom det förutsätts att läsaren kollat sina mest elementära kunskaper om hur man beräknar medelvärden, variation, skillnaden mellan två medelvärden och begriper vad som menas med normalfördelning och konfidensintervall, börjar boken med att introducera ANOVA, variansanalys. Det sker synnerligen pedagogiskt med konkreta sifferexempel och detaljerad beskrivning av varje moment, ibland nästan väl nog, men det tvingar en att sakta takten i läsandet så att man verkligen tar till sig vad som står. Boken går successivt över till mera komplicerade problem, regressionser där man söker samband mellan olika variabler, först med en enda förklarande variabel och vidare till flera. Hela tiden följs man av påminnelser om hur viktigt det är att klart formulera sina modeller och förstå betydelsen av konfidensintervall. I senare delen av boken blir det som behandlas alltmer avancerat, exempelvis behandling av s.k. nested ANOVA. Ett kapitel rör s.k. kategoriska variabler, d.v.s. variabler som omfattar klasser, i stället för kontinuerliga mått (t.ex. hane och hona). Sådana variabler faller egentligen inte inom vad som kan analyseras med GLM, men här finner man i alla fall anvisningar om hur man kan transformera kategoriska data för att rimligen ändå kunna använda GLM och samtidigt noteringar om vad som kan gå fel.

För den som vill fortsätta att chansa genom att välja tester litet hipp som happ ur en kokbok är denna bok inte någon guldgruva. Däremot, för den som vill lära sig statistisk analys från grunden med målet av verkligen förstå vad man gör är denna bok utomordentlig.

SÖREN SVENSSON

Ludwik Tomialojc & Tadeusz Stawarczyk, 2003: **Awifauna Polski. Rozmieszczenie, liczebni zmiany.** (Med engelska sammanfattningar: *The Avifauna of Poland. Distribution, Numbers and Trends.*) Två volymer, tillsammans 870 sid. Polskie Towarzystwo Przyjaciół B Przyrody "pro Natura". Wroc Baw 2003. Verket kan beställas från PTPP ProNatura (pronatura@eko.wroc.pl) för ca 18 euro, inkl. porto. ISBN 83-919626-1-X.

En föregångare till detta verk är den "Polens fåglar, utbredning och antal", som den ene av författarna (L.T.) publicerade 1990. Titeln på den föreliggande tvåvolymsboken skiljer sig bara i att ordet "trender" lagts till. Men innehållet skiljer sig mycket mer än så. I boken från 1990 behandlades den äldre polska fågelfaunan i detalj. I den nya boken är denna kunskap starkt koncentrerad. Det är i stället de två senaste seklerna med stor koncentration på de senaste femtio åren som behandlas. I kombination med en väsentlig utökning av antalet sidor är det fråga om ett helt nytt, modernt och komplett verk om Polens fågelvärld och dess sentida historia. Till detta kommer den kraftigt utvecklade kunskapen om populationstrender och tätheter i olika naturtyper, baserad på de inventeringar som den under senare decennier starkt växande polska ornitologin bidragit med. Biotopval och hot mot arternas bevarande behandlas också utförligt i relation till pågående förändringar av landskapet.

Där det behövs finns det utbredningskartor som visar både kontinuerlig förekomst och enstaka fynd. För många arter finns diagram över fyndens fördelning på olika månader. Detaljrikedomen är stor och geografiska och ekologiska aspekter är starkt framträdande. Boken är illustrerad med både färgfoton och svartvita teckningar.

Boken är det absolut bästa man kan ha om man vill lära känna den polska fågelfaunan. En förutsättning för att kunna tillgodogöra sig allt är dock att man kan åtminstone något polska. Annars får man nöja sig med de engelska sammanfattningarna, som dock bara ger de mest väsentliga upplysningarna. Polens ornitologer har dock fått en sammanfattning av sin fågelfauna som kan utgöra en startpunkt för mycket ny verksamhet. Till stor del är sådant redan på gång, bl.a. i form av liknande, fast då givetvis ännu mer detaljerade fågelfaunor för varje enskild polsk provins. Sammanfattningsvis är detta ett verkligt imponerande arbete, som i detalj för upp kunskapen om Polens fågelfauna till en nivå från vilken det är lätt att värdera nytillkommande information och identifiera fågelfaunistiska forskningsbehov.

SÖREN SVENSSON

William J. Sutherland, Ian Newton & Rhys E. Green (red.), 2004: **Bird Ecology and Conservation. A Handbook of Techniques**. Oxford University Press. ISBN 0-19-852086-7.

Både bokens titel och redaktörernas namn lovar att denna bok bör vara något alldeles extra, inte minst för nybörjande forskare och avancerade amatörer. Att få goda råd om upplägg och metoder är ofta nyckeln till en effektiv start av en undersökning. Att teoretiskt läsa in sig på ett ämne är en sak, att själv upprätta en forskningsplan och genomföra den är en helt annan sak. Hur lyckas då denna bok? Mycket bra, är min sammanfattning. Dock med följande reservation. Det är stor variation mellan kapitlen när det gäller hur långt man går i form av konkreta anvisningar. En del kapitel går långt, och läsaren får gedigen hjälp i sin projektplanering. Andra kapitel har mer karaktären av en allmän översikt av ämnesområdet med bara kortare inslag om vilka praktiska tekniker som finns att tillgå.

De ämnen som behandlas är följande: fågelinventeringar (två kapitel som obegripligt nog inte arbetats ihop), häckningsbiologi, fångst av fåglar och mätningar på fåglar i handen, studier av överlevnad och förflyttningar, radiosändare, flyttning och orientering, hur man samlar information från en död fågel (både genom yttre inspektion och obduktion), fysiologiska och genetiska metoder, föda och energi, biotopbeskrivningar, skötsel av hotade arter, exploatering (i princip jakt) och biotopvård.

Enligt förordet riktar sig boken till studenter i början av sin forskarkarriär. Redaktörerna har själva upplevt att de saknat bra texter som kan användas som introduktion när man börjar diskutera ett projekt, vare sig det är ett grundforskningsinriktat sådant eller ett bevarandeprojekt. Flertalet kapitel uppfyller detta mål mycket väl, både vad gäller det konkreta innehållets användbarhet och möjligheterna att gå vidare med hjälp av referenserna. I och med det är boken också synnerligen värdefull för seriöst forskande amatörornitologer som vill gå ett snäpp vidare i sina studier. Som sagt går dock boken oftast inte så långt att man i detalj får veta hur man tillämpar olika metoder. Det går alltså inte att inte bara ta med sig de aktuella sidorna ut i fält eller till laboratoribänken och köra igång. Så enkel är inte forskning. Men att döma av de kapitel jag läst någorlunda väl, är boken den mest rekommendabla vi har i dag, i vart fall om vi ser till bredden. Köp, läs och använd! Inom speciella ämnesområden finns det dock flera andra goda metodhandböcker; de flesta får man också tips om i den aktuella boken.

Avslutningsvis vill jag också applådera förlagets något ovanliga initiativ att donera två hundra exemplar av boken för spridning till forskare och institutioner utanför den rika västvärlden. Det initiativet är värt att få vidsträckt efterföljd hos andra förlag. Tillgången på litteratur är ett av de i särklass största hindren för vetenskapernas utveckling i fattiga länder. Man kan föreslå lämpliga mottagare på hemsidan www.nhbs.com/gratis-books.

SÖREN SVENSSON

Michael Shrubbs, 2003: **Birds, Scythes and Combines: A history of birds and agricultural change**. Cambridge University Press. 371 sid. Pris: GBP 35.00.

Nya jordbruksmetoder och grödor, förändrade marknadsrelationer och statlig jordbrukspolitik har tillsammans medfört storskaliga förändringar av det västeuropeiska jordbrukslandskapet. Detta har fått kraftiga återverkningar på den biologiska mångfald som är knuten till öppna landskap. Under de senaste decennierna har framförallt de kraftiga tillbakagångarna av många fågelpopulationer rönt massmedial uppmärksamhet. Utvecklingen har skylts på jordbrukets ”intensifiering”, d.v.s. den kombination av åtgärder som medfört att allt större skördar tas ut per ytenhet, men kunskapen om exakt vilka mekanismer som gjort att fåglar minskat i antal är inte speciellt utvecklad. Eftersom det inte är realistiskt att återställa jordbrukslandskapets biologiska mångfald genom att återgår till svunna tiders jordbruksmetoder, är kunskap om genom vilka mekanismer som jordbrukets intensifiering drabbat det öppna landskapets fåglar avgörande om man med en framsynt jordbrukspolitik skall kunna vända denna trend.

Eftersom storskaliga experiment för att utvärdera alternativa jordbruksmetoders effekt på biologisk mångfald är både kostsamma och svår genomförbara, blir information om jordbrukslandskapets historia och dess fåglar en viktig kunskapskälla. I *Birds, Scythes and Combines* beskriver Michael Shrubbs hur det brittiska jordbrukslandskapet förändrats sedan 1700-talet och hur detta påverkat landskapets fåglar. Boken är delvis en uppföljning av *Farming and Birds* från 1986 (O'Connor, R.J. & Shrubbs, M., Cambridge Univ. Press) men innehåller mycket ny information. Shrubbs är sällsynt väl vald för uppgiften som pensionerad lantbrukare och passionerad ornitolog. Denna kombination gör att Shrubbs på ett unikt sätt kan teckna det komplexa samspelet mellan

landskapsförändring och den faunistiska utvecklingen.

För att skildra jordbrukslandskapets utveckling använder Shrubbs en kombination av etablerad vetenskaplig kunskap och nya analyser av jordbruksstatistik. På grund av jordbrukets stora betydelse för de nationella ekonomierna, finns ofta goda uppgifter på vad som har producerats och var. Shrubbs personliga erfarenhet som lantbrukare är också tydlig i hans insiktsfulla beskrivning av hur en kombination av teknologisk utveckling, marknadskrafter och statlig (EU) jordbrukspolitik drivit landskapsutvecklingen. Framförallt är hans beskrivningar av den teknologiska utvecklingens betydelse insiktsfulla.

När det gäller fåglarnas utveckling får Shrubbs lita till mindre systematiska källor. Under de senaste decennierna har jordbrukets fåglar inventerats i omfattande övervakningsprogram, t.ex. Common Bird Census, vilka ofta genomförs med hjälp av frivilliga krafter. För huvuddelen av den tidsperiod som Shrubbs skildrar får han dock lita till beskrivningar i nationella, regionala och lokala fågelförteckningar. Även om tillförlitligheten i en del av uppgifterna kan ifrågasättas, har Shrubbs här genomfört en fantastisk gärning när det gäller att dokumentera hur fåglarna påverkats under olika historiska förändringar av landskapet. De brister som finns i den vetenskapliga striktheten, kompenserar Shrubbs delvis genom sin gedigna kunskap och sitt goda omdöme.

En av Shrubbs grundläggande teser är att jordbrukets fågelpopulationer uppvisat en ensamtstående stabilitet från 1750 fram till 1970-talet. Därefter sker vad han närmast beskriver som en kollaps av många fågelbestånd. Shrubbs är övertygad om att bristen på historisk kunskap kan medföra en risk att denna drastiska förändring undervärderas. Han skriver: "I doubt, too, if modern bird-watchers have any real conception of what we have lost from our farmland, even in my time" och beskriver sedan fågellivet på familjegården Oakhurst under 40-talet. Shrubbs hävdar övertygande att den historiska stabiliteten kan förklaras av ett jordbruk som var divers på många olika rumsliga skalor. Rotation av grödor, variation mellan fält och inslagen av ogräs i fälten gav upphov till boplatser och en stabil födobas. Den dramatiska förändringen i modern tid kan enligt Shrubbs huvudsakligen förklaras av uppkomsten av ett högspecialiserat jordbruk, inriktat på effektiv djurproduktion eller produktion av grödor. Han anger fyra centrala orsaker.

Som viktigaste orsak framhåller han "the modern

grassland revolution". Foderproduktion på permanenta gräsmarker har ersatts av intensiv foderproduktion på åker. Betesmarker dikas, plöjs, sås och gödglas. Höproduktion har ersatts med ensilage. Detta har medfört en dramatisk reduktion av tillgången på insekter i jordbrukslandskapet. Shrubbs är övertygande i sin betoning av intensifierad foderproduktion som en central orsak till minskad mångfald av fåglar.

Som orsak nummer två betonar Shrubbs betydelsen av införandet och utvecklingen av herbicider och fungicider, som inte bara har påverkan fauna och flora direkt men framförallt medfört en radikal omläggning av jordbruksmetoder. T.ex. har "agrochemicals" medfört en ökad möjlighet att använda höst-sådda grödor och minskat behovet av komplex rotation. Kombinationen av herbicider och oorganiska gödningsmedel har medfört att lantbruk kan vara oberoende av djurproduktion med ökad regional specialisering som följd. Hur detta konkret påverkar olika fågelarter ger han otaliga exempel på.

Som nummer tre anger han förändrade skördemetoder. Hur kornknarren drabbats av modern slätter är en ornitologisk klassiker, men hans resonemang om varför införandet av skördetrösken är en av de avgörande negativa förändringarna för jordbrukslandskapets fåglar är tankeväckande. Slutligen anger han förlusten av undersådd vall som viktig orsak till att förekomsten av föda, framförallt vintertid, minskat.

Ett annat sätt att beskriva förändringen av jordbrukslandskapet är att diversiteten i habitat försvunnit på flera olika rumsliga skalor. Förändringen av jordbruksmetoder har medfört ökad specialisering både på regional och på gårdsnivå, med följd att det inte längre finns olika habitat för fåglar att växla mellan vid t.ex. olika årstider och väderförhållanden. Dessutom har intensifieringen av jordbruksmetoderna, t.ex. dränering, besprutning och gödning, medfört att fälten blivit strukturellt mer lika. Även inom fälten har variationen försvunnit genom möjligheten att effektivt bekämpa ogräs på kemiskt vis. Genom otaliga konkreta exempel åskådliggör Shrubbs effekterna på enskilda fågelarter.

Boken skildrar brittiska förhållanden och utvecklingen där är delvis annorlunda än den svenska, bl.a. på grund av andra ägarförhållanden. Samtidigt ger boken en kunskap om de processer som påverkar jordbrukslandskapets utveckling som är av generell värde. Det räcker inte med att studera och förstå den variation vi finner i jordbrukslandskapet idag, om vi vill förstå varför det gått som det gått. Tills någon skrivit en motsvarande bok om det svenska jordbrukslandskapet, är detta en ovärderlig källa till

kunskap. Dessutom är boken trevlig, om än ibland något deprimerande, läsning.

HENRIK SMITH

W. D. Koenig & J. L. Dickinson (Red.), 2004: **Ecology and Evolution of Cooperative Breeding in Birds**. Cambridge U. P., Cambridge, U.K. 293 s. GBP 33 (paperback).

Kooperativ häckning (hädanefter KH) är en hel svärm av inbördes skäligen olikartade företeelser. Redan definitionen av KH är ytterst problematisk. Ett grundläggande drag är dock att mer än två fåglar skall vara engagerade i uppfödandet av en kull ungar. (Egentligen är det ologiskt att det inte räknas som KH om två fåglar samverkar.) Men hur då engagerade? Skall alla de inblandade adulta fåglarna ha faktiskt eller potentiellt genetiskt föräldraskap i ungarna? Eller räcker det med att de bistår med ruvning och/eller matning? Eller inte ens det: det kanske duger att de hjälper till med spaning efter och motvärn mot annalkande predatorer?

En av de ytterst få nordiska fågelarter som platsar i denna fantastiskt intressanta bok är lavskrikan, givetvis tack vare den förnämliga forskning som den blivit föremål för av professor Jan Ekman och hans team. Ett av bokens kapitel är författat av Ekman och hans medarbetare Michael Griesser plus två andra experter och handlar om "fördröjd ungtutflyttning". En del av lavskrikans ungar stannar kvar i födelsereviret hos mor och far i två eller till och med tre år, d.v.s. långt efter det att de blivit adulta och skulle kunna häcka. De är kvar när en eller ett par omgångar av yngre syskon till dem ser dagens ljus. Men hjälper dessa hemmastannare till med att sköta om sina småsyskon eller överhuvudtaget med någonting alls? Svar nej. Tvärtom drar de nytta av att stanna i det välkända och relativt rika reviret – "a safe haven" – där de under lång tid kommer att stå under sina föräldrars effektiva skydd mot konkurrenter och rovfåglar.

I lavskrikans fall är det således definitivt inte tal om någon KH. Tvärtom handlar det om ett par i fågelsammanhang ovanligt monogama föräldrar som bedriver ett slags måttfull omsorg om sedan länge potentiellt självständiga och fortplantningskapabla ungar. Det ligger naturligtvis i föräldrarnas "evolutionära intresse" att deras ungar oavsett födelseår med störst möjliga sannolikhet överlever, och tydligen är lavskrikepopulationen så gles att maten räcker åt att låta även de äldre ungarna stanna kvar hemma.

Är det sådan fördröjd spridning som utgör ursprunget till KH? Kanske i vissa fall, men definitivt inte i alla.

Hos arter med KH måste som sagt mer än två fåglar i någon mening bidra till de nyaste ungarernas uppfödande. I somliga fall består kärnan i ett KH-system av en hane och en hona som till hundra procent svarar för fortplantningen. Alla ungarna i boet är deras och ingen annans. I andra fall är det mer än två fåglar som är föräldrar till boungarna, som sålunda är halvsyskon – om ens det. Det går att tänka sig att det ligger två ungar i ett och samma bo med olika far och olika mor. Hos vissa arter värper nämligen mer än en hona i ett och samma bo. Kooperation kan ske mellan fåglar av samma eller olika kön. Emellertid knyter sig intresset framför allt till sådana fall av KH där en del fåglar jobbar och sliter för ungarna utan att ha någon som helst sannolikhet för att vara förälder till någon enda av dem. Kort sagt: varför finns det "hjälpare" runt bona? Vore det inte bättre med hänsyn till deras sannolika livstida fortplantningsresultat att dessa "hjälpare" ockuperade ett eget revir, annonserade efter en partner och satte igång med egen fortplantning? Eller, om detta är omöjligt, tog långsemester och gjorde ingenting utom att bida den tid då situationen tillät dem att starta eget?

Detta är kärnfrågan i hela KH-problematiken.

Hjälparna kan grovt indelas i två kategorier. *Primära hjälpare* är sådana fåglar som är besläktade med boungarna: äldre hel- eller halvsyskon, farbröder och fastrar, morstrar och morbröder, kusiner... Deras arbetsvillighet kan förklaras genom släktskapsselektion. I boungarna sitter en viss proportion gener som är kopior av hjälparnas egna gener, och sådana gener som programmerar sin bärare att stötta andra individer med samma gener ökar ofrånkomligen i frekvens. Ju närmare släkt, desto större offervilja kan förväntas. En mor är beredd att offra livet för sitt barn, men mer sällan har kusiner så varma känslor för varandra.

Sekundära hjälpare är individer som inte är närmare besläktade med boungarna än med vilken som helst annan individ i beståndet. Deras hjälpsamhet är följaktligen ett betydligt större mysterium än de primära hjälparnas.

Bokens 13 kapitel redovisar en lång rad mer eller mindre väl genomtänkta och underbyggda förklaringar till förekomsten av sekundära hjälpare. Orsaken till att en viss individ antar denna roll kan vara högst varierande. Ofta är de sekundära hjälparna fåglar som misslyckats med att få en partner eller att tillskansa sig ett revir. Det förefaller vara vanligare

i tropikerna än i den tempererade zonen att alla revir vid en viss tidpunkt är inmutade. En fågel som nått könsmognad har då inte mycket att välja på annat än att ansluta till ett häckande par i deras revir. Ett sätt att meritera sig för den förmånen är att betala för sig i form av vaksamhet och aggressivitet mot predatorer eller medverkan i ruvningen eller i matningen av ungarna. Alternativet är att flyta runt, kanske ensam, vilket har många nackdelar, medan däremot vistelsen i ett aktivt revir kan ge värdefulla erfarenheter för framtiden. Rikliga kunskaper om hur landet ligger ger säker kondition och därmed hög status och i förlängningen god attraktionsförmåga.

Även om detta är en starkt förkortad och förenklad framställning, råder det inget tvivel om att individerna hos många starkt sociala fågelarter har vinster att hämta på att bygga upp bästa möjliga renommé. Detta kan inte ske i "splendid isolation" utan i ett socialt sammanhang. Bäst är naturligtvis att ansluta till ett häckande par som man är släkt med. Då är det bara till att kavla upp ärmarna och sätta igång och jobba. När det alternativet inte står till buds, är det sekundärhjälp som återstår, och sekundära hjälpare verkar ofta göra så lite som de bara kan. Hos exempelvis gråfiskaren – en av de bäst studerade KH-arterna – är det stor skillnad på fliten hos primära respektive sekundära hjälpare.

Mycket ofta gäller att ensamma fåglar är "olyckliga" fåglar – inte så att de deppar (det kanske de gör, men det vet vi inget om) utan i den meningen att deras livslängd brukar vara relativt kort och deras fortplantningsframgång låg. Samvaro med andra individer ger ökad trygghet mot predatorer och chans till social inlärning. En flockmedlem behöver inte göra om alla misstag utan kan undvika många av dem genom att slå följe med individer som gjort dem och inte gör om dem.

När allt kommer omkring, behöver sekundärhjälp således inte förklaras i termer av osjälviskhet (altruism) utan det räcker med rak och rättfram själviskhet, som kan beräknas ge återbäring på längre sikt.

Länge uppfattades KH som ett tämligen entydigt begrepp. Men det berodde framför allt på ett bristfälligt kunskapsunderlag. Nu har en lång rad arter studerats ibland under decennier av arbete i fält och lab och med nyttjande av modernaste metodik, som tillåter exempelvis köns- och släktskapsbestämningar utan att skada fågel. Det förefaller knappt finnas någon ände på variationsmöjligheterna i sociala system inklusive häckningskooperation. Varenda fågelart har sin uppsättning av individuellt variabla

beteendestrategier, som ibland kan leda till system som passar åtminstone någon mindre stringent definition av begreppet KH.

Förutom lavskrikan är stjärtmesen den enda svenska fågelart som figurerar i denna utomordentliga bok. Emellertid sker detta i kraft av en undersökning i England, inte i Sverige, och skulle någon ta itu med svenska stjärtmesars häckningsbiologi, skulle resultaten nästan säkert skilja sig från dem som engelsmännen rapporterar. Hos stjärtmesen är det vanligt med *en* hjälpare vid boet, och det handlar mestadels om en hane från grannskapet vars bo rövats av någon predator. Att hanar är mer villiga att bli hjälpare än honor beror på att de är mer stationära, vilket i sin tur leder till att hanarna i grannreviren ofta är släkt med varandra. Det handlar hos stjärtmesen sålunda om primärhjälp, d.v.s. den hjälpare hanen är släkt med den hane vars ungar han hjälper till att mata. Emellertid är det inte bara avståndet som avgör vilket bo en stjärtmeshane ansluter till. Anmärkningsvärt nog har dessa fåglar förmåga att identifiera forna kullkamrater, som de ju är släkt med, och företrädesvis ansluta till dem. Troligen känner de igen dem på lätena. Det faktum att stjärtmesfamiljerna håller samman nästan ett helt år, dvs från ungaras utflygande tills nästa häckning står för dörren, ökar den tid de har att bekanta sig med varandra. Långvarig familjesamvaro betyder rika tillfällen till social inlärning. Det är kanske det som är själva poängen med den långa sammanhållningen mellan föräldrar och avkomlingar hos så många arter, inklusive vår egen.

Denna bok om den ekologiska och evolutionära bakgrunden till olika typer av KH är faktiskt alldeles makalöst intressant. Det är länge sedan en bok lockat mig till så omsorgsfullt och upprepat läsande. I min presentation har jag måst förbigå många aspekter som behandlas i boken av de största auktoriteterna inom de olika fälten: fysiologiska och endokrinologiska mekanismer, djurgeografiska konsekvenser, problem kring de sexuella relationerna i de hårt sammanhållna och skarpt avgränsade häckningsenheter (bl.a. risk för incest) och de speciella naturvårdsproblem som dyker upp för fåglar med starkt utpräglad tendens till KH.

Ack du milde, vilka framsteg den beteendekologiska forskningen gjort under de senaste decennierna – och så skönt att det finns så mycket kvar att ta reda på!

STAFFAN ULFSTRAND

ORNIS SVECICA

Innehåll i årgång 14, 2004 Contents of volume 14, 2004

BERG, Å., EMANUELSSON, U. & REHNBERG, M. Inventering av fåglar i Rautasområdet 1978 och 2001 – populationsförändringar i ett fjällområde. <i>Surveys of the birds in the Rautas area in 1978 and 2001 – population changes in an alpine area.</i>	159
BORGSTRÖM, E. Dvärgägg hos några hålbyggnande arter. <i>Dwarf eggs in some hole-nesting species.</i>	180
DE JONG, A. Häckning av småspov <i>Numenius phaeopus</i> på jordbruksmark inom Vindelns kommun 2003. <i>Whimbrel Numenius phaeopus breeding on farmland in Vindelns, Sweden in 2003.</i>	52
ENEMAR, A. & NYHOLM, E. Tidig häckning av grönfink <i>Carduelis chloris</i> . <i>Early breeding of the Greenfinch Carduelis chloris.</i>	47
ENEMAR, A., SJÖSTRAND, B., ANDERSSON, G. & VON PROSCHWITZ, T. The 37-year dynamics of a subalpine passerine bird community, with special emphasis on the influence of environmental temperature and <i>Epirrita autumnata</i> cycles. <i>Småfågelsamhällets sammansättning och beståndsväxlingar under 37 år i ett område fjällbjörkskog i Lappland, med särskild hänsyn till inverkan av temperaturen och förekomsten av fjällbjörknärlarver.</i>	63
FLODIN, L.-Å. & HIRSIMÄKI, H. Does food supply affect egg size in Dunlin <i>Calidris alpina schinzii</i> ? Påverkar födotillgången äggstorleken hos kärrensnäppa <i>Calidris alpina schinzii</i> ?	1
KAMPE-PERSSON, H. Wintering of Finnish Taiga Geese <i>Anser f. fabalis</i> in Skåne, South Sweden: time-budget differences among groups. Övervintring av finska taigagäss <i>Anser f. fabalis</i> i Skåne: skillnader i tidsbudget mellan olika åldersgrupper:	150
KARLSSON, T. Brua kärnhökens <i>Circus aeruginosus</i> predation på en skrattnäskoloni <i>Larus ridibundus</i> . <i>Predation of the European Marsh Harrier Circus aeruginosus on a colony of Black-headed Gull Larus ridibundus.</i>	21
KÄLLANDER, H. Starlings <i>Sturnus vulgaris</i> and cattle – a widespread feeding association. <i>Starar Sturnus vulgaris och kreatur – en vida spridd födosökgemenskap.</i>	11
KÄLLANDER, H. Åldersrelaterad fördelning av skrattnäskar <i>Larus ridibundus</i> och fiskmäsar <i>L. canus</i> i det skånska jordbrukslandskapet om hösten. <i>Age-related distribution of Black-headed Larus ridibundus and Common Gulls L. canus across the agricultural plains of Skåne, South Sweden, in autumn.</i>	48
LUNDBERG, D. Häckning av försärla <i>Motacilla cinerea</i> och strömstare <i>Cinclus cinclus</i> i trädhål. <i>Grey Wagtail Motacilla cinerea and Dipper Cinclus cinclus breeding in tree cavities.</i>	56
OTTVALL, R. Hur många par rödbenor <i>Tringa totanus</i> häckar på en havssträndäng? – en utvärdering av en inventeringsmetodik. <i>How many Redshanks Tringa totanus breed on a coastal meadow? – an evaluation of a breeding survey method.</i>	182
SVENSSON, S. The recent decline of the Starling <i>Sturnus vulgaris</i> population in Sweden: a 22-year nest-box study. <i>Den sentida nedgången av starnens Sturnus vulgaris bestånd i Sverige: en 22-årig holkstudie.</i>	28
SVENSSON, S. Onset of breeding among Swedish Starlings <i>Sturnus vulgaris</i> in relation to spring temperature in 1981–2003. <i>Häckningsstarten hos svenska starar Sturnus vulgaris i förhållande till vårtemperaturen 1981–2003.</i>	117
SVENSSON, S. Start of egg-laying in relation to latitude and elevation among Swedish Starlings <i>Sturnus vulgaris</i> in 1988–2003. <i>Äggläggningens början i förhållande till breddgrad och höjdläge hos svenska starar Sturnus vulgaris 1988–2003.</i>	143
SVENSSON, S. Mer om fågeldöden på vägarna. <i>More about the bird kills on the roads.</i>	185
SÖDERHOLM, S. Populationstäthetsberoende häckningsframgång hos knipa <i>Bucephala clangula</i> vid Angarnsjöängen. <i>Density dependent breeding success of Goldeneye Bucephala clangula at Angarnsjöängen.</i>	169
WALDENSTRÖM, J., RHÖNNSTAD, P. & HASSELQUIST, D. Habitat preferences and population trends in the Barred Warbler <i>Sylvia nisoria</i> in the Ottenby area, southeast Sweden. <i>Habitatval och populationsförändringar hos höksångaren Sylvia nisoria i Ottenby-området.</i>	107
WALDENSTRÖM, J., OTTOSSON, U. & HAAS, F. Morphometrical data from 30 bird species on spring migration in northern Tunisia. <i>Morfometriska data från 30 fågelarter under vårflyttning i norra Tunisien.</i>	129
Bokanmälningar – Book reviews	
Alexander, D. E. 2002. Nature's Flyers: Birds, Insects, and the Biomechanics of Flight. (ANDERS HEDENSTRÖM)	58
Berthold, P. 2001. Bird Migration: A General Survey. (ANDERS HEDENSTRÖM)	61
Bird Life International. 2003. Saving Asia's Threatened Birds: a guide for government and civil society. (GÖRAN PETTERSSON)	135
Blackburn, T. M. & Gaston, K. J. (red.) 2003. Macroecology: concepts and consequences. (STAFFAN ULFSTRAND)	134

Brazil, M. 2003. The Whooper Swan. (STAFFAN ULFSTRAND)	137
Ericson, P. G. & Tyrberg, T. 2004. The Early History of the Swedish Avifauna. A review of the subfossil record and early written sources. (BO EKBERG)	140
Festa-Bianchet, M. & Appollonio, M. (red.) 2003. Animal Behavior and Conservation. (STAFFAN ULFSTRAND)	61
Firth, C. B. & Firth, D. W. 2004. The Bowerbirds. (NILS KJELLÉN)	59
Gaston, K. J. 2003. The Structure and Dynamics of Geographical Ranges. (STAFFAN BENSCH)	139
Glandt, D. 2003. Der Kolkrahe. Der "schwarze Geselle" kehrt zurück. (ÅKE ANDERSSON)	135
Grafen, A. & Hails, R. 2002. Modern Statistics for Life Sciences. (SÖREN SVENSSON)	187
Hodges, E. R. S. (red.) 2003. The Guild Handbook of Scientific Illustrations. (ANDERS HEDENSTRÖM)	60
Keller, T., Carss, D., Helbig, A. & Flade, M. (red.) 2003. Cormorants: Ecology and Management at the Start of the 21st Century. (LARS LINDELL)	136
Koenig, W. D. & Dickinson, J. L. (red.) 2004. Ecology and Evolution of Cooperative Breeding in Birds. (STAFFAN ULFSTRAND)	190
Münch, H. 2003. Die Kreuzschnäbel. (ÅKE ANDERSSON)	142
Nilsson, P. & Lindell, L. 2004. Fåglarnas Ottenby. (LENNART NILSSON)	138
Shrubb, M. 2003. Birds, Scythes and Combines: A history of birds and agricultural change. (HENRIK SMITH)	189
Sutherland, W. J., Newton, I. & Green, R. E. 2004. Bird Ecology and Conservation. A Handbook of Techniques. (SÖREN SVENSSON)	189
Thévenot, M., Vernon, R. & Bergieer, P. 2003. The Birds of Morocco. (PEDER WEIBULL)	139
Tomialojc, L. & Stawarczyk, T. 2003. Awifauna Polski. Rozmieszczenie, liczebni zmiany. (SÖREN SVENSSON)	188
Wassman, R. 2004. Der Pirol. Ein Tropenwaldvogel in Europa? (ANDERS ENEMAR)	138