

Ornis Svecica

Vol 12 No 1-2 2002



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

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

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

Redaktörer *Editors*

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

Redaktör för doktorsavhandlingar

Dissertations review editor
Jan-Åke Nilsson, Ekologihuset, 223 62 Lund

Redaktör för bokanmälningar *Book review editor*

Lennart Nilsson, Svenska vägen 40, 226 39 Lund

Korrespondens *Correspondence*

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

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

Prenumeration *Subscription*

ORNIS SVECICA distribueras gratis till alla fullbetalande medlemmar, som också erhåller tidskriften Vår Fågelvärld. Medlemskap inom Sverige 2000 kostar 330:- (150:- för medlem under 21 år). Avgiften för person boende utanför Sverige är 420:- resp. 240:-. Separat prenumeration på ORNIS SVECICA kostar 260:- (utanför Sverige 350:-).

ORNIS SVECICA will be distributed free of charge to all full members, who will also receive the journal Vår Fågelvärld. Membership for 2000 is 420 SEK (240 SEK for persons younger than 21 years) to addresses abroad and 330 SEK (150 SEK) within Sweden. Separate subscription to ORNIS SVECICA is 350 SEK abroad, 260 SEK within Sweden.

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

Pay to Swedish Postal Giro Account 19 94 99-5, Swedish Ornithological Society, Stockholm or by bank cheque (no personal cheques). Indicate carefully what you are paying for and do not forget to include your name and address!

Adresser *Addresses*

Föreningens kontor *Office of the Society*: Sveriges Ornitologiska Förening, Ekhagsvägen 3, 104 05 Stockholm.
Vår Fågelvärlds redaktion *Editor of Vår Fågelvärld*: Anders Wirdheim, Genvägen 4, S-302 40 Halmstad.
Ornis Svecicas redaktion *Editors of Ornis Svecica*: c/o Sören Svensson, Ekologihuset, S-223 62 Lund.

Smålommens *Gavia stellata* häckningsframgång i artens svenska kärnområde

BÖRJE DAHLÉN & MATS O. G. ERIKSSON

Abstract

We investigated the breeding success of a Red-throated Diver *Gavia stellata* population of approximately 70 pairs during ten seasons, 1991–2000, in a 1820 km² study area, dominated by coniferous forests and mires in Malung, Dalarna in Central Sweden. The majority of the pairs bred in tarns smaller than 1.0 ha and foraged in larger freshwater lakes or rivers up to a distance of 4.6 km. Average breeding success was 0.76 “large” chicks per pair and year, with a declining trend over the study period accompanied by a decline in the proportion of broods with two “large” chicks. Breeding success was higher in seasons with an average early start of incubation and could be related to higher hatching success and survival of chicks. Predation during incubation was probably an important reason for breeding failures, and abandoning or change of breeding tarns were related to breeding failures. The annual variation

of the percentage of broods with two “large” chicks was synchronised between pairs foraging at different fishing lakes, which indicates the influence of some large-scale regional factors linked to the availability of food. Chick survival in two-chicks broods was significantly lower than in one-chick broods. The declining trend in breeding success is an incitement for future monitoring, and any link to impaired foraging conditions needs to be more closely addressed.

Börje Dahlén, Strandvägen 6, 782 35 Malung; e-post: borje.dahlen@telia.com

Mats O. G. Eriksson, MK Natur- och Miljökonsult, Tommered 6483, 437 92 Lindome; e-post: mke.eriksson@swipnet.se

Received 1 October 2001, Accepted 23 February 2002, Editor: D. Hasselquist

Liksom övriga lomarter har smålommen *Gavia stellata* sedan några årtionden givits stor uppmärksamhet i fågelskyddsarbetet (t.ex. Lindberg 1968, 1971). Det anses allmänt att arten varit på tillbakagång sedan lång tid, åtminstone i södra Sverige (t.ex. Rosenius 1942, SOF 1990). Smålommen skiljer sig från de andra lomarterna genom att den ofta häckar vid fisktomma småvatten och hämtar bytesfisken till ungarna i större klarvattenssjöar eller i havet, på avstånd upp till närmare 10 km från häckningsplatsen. I problembilden ingår bland annat störningar och biotopförändringar vid häckningstjärnarna (t.ex. dikning), utglesade fiskbestånd i fiskesjöar påverkade av försurning samt risken för en ökad exponering för kvicksilver genom födointaget (t.ex. Eriksson m.fl. 1988, 1992).

En stor del av det svenska beståndet häckar inom ett förhållandevis begränsat område i landets mellersta delar. I Dalarna, Värmland och Västmanland finns uppskattningsvis 370–440 par, eller ungefär en

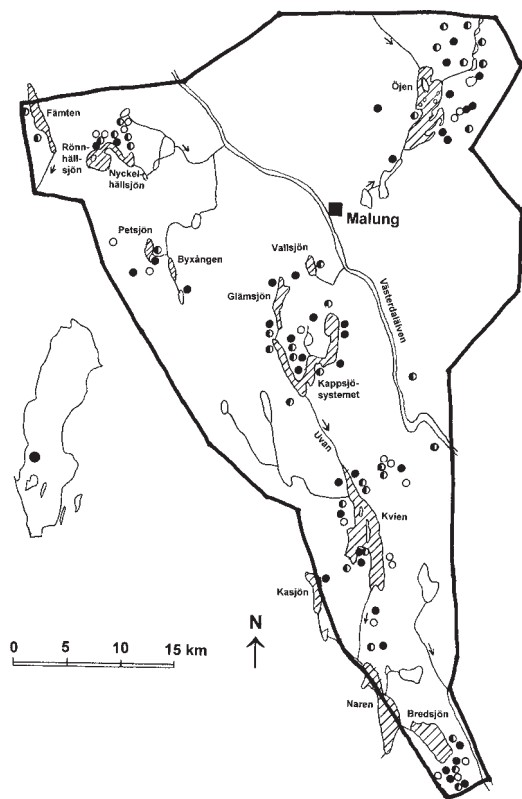
tredjedel av landets totala bestånd på 1200–1400 par, enligt bedömningar under 1990-talet (Eriksson & Lindberg 1998). I samband med de rikstäckande inventeringarna av fågelfaunan på landets myrar under 1970- och 1980-talen uppskattades tätheten av det myrhäckande beståndet av smålom i denna del av landet till 11 par/100 km² myrmark, jämfört med 6 par/100 km² myrmark i södra Norrland, 2 par/100 km² myrmark i norra Norrland och mindre än 1 par/100 km² myrmark i Götaland (Arvidsson m.fl. 1992). Man bedömde att ungefär 70% av landets smålomspar häckade i myrmiljöer.

I den här uppsatsen behandlar vi olika aspekter av smålommens häckningsframgång under tioårsperioden 1991–2000 i ett barrskogs- och myrområde i västra Dalarna, inom smålommens svenska kärnområde. Vi hoppas att våra resultat kan vara till viss vägledning för det framtida fågelskyddsarbetet avseende smålommen i Sverige.

Material och metoder

Undersökningsområdet

Undersökningen omfattar ett 1820 km² stort barrskogs- och myrområde i Malungs kommun (60°41' N, 13°43' O) i Dalarna (Figur 1). Inom området finns ungefär 680 tjärnar med en areal upp till 8 ha och vi bedömer att cirka 70 smålomspår häckar i området, svarande mot en täthet av 3–4 par/100 km². Vårt material omfattar 95 tjärnar, där häckning fastställts



Figur 1. Karta över undersökningsområdet. De viktigaste fiskesjöarna är streckmarkerade. Helfyllda cirklar = häckningstjärnar undersökta minst 5 år och med häckning mer än 75% av åren, halvfyllda cirklar = häckningstjärnar undersökta minst 5 år och med häckning 25–75% av åren, ofyllda cirklar = häckningstjärnar undersökta minst 5 år och med häckning mindre än 25% av åren.

Map over the study area. The most important foraging lakes are marked with slanting lines. Filled circles = breeding tarns investigated at least 5 years and where breeding occurred in more than 75% of the years, half-filled circles = breeding tarns investigated at least 5 years and where breeding occurred in more 25–75% of the years, open circles = breeding tarns investigated at least 5 years and where breeding occurred in less than 25% of the years.

under ett eller (i de flesta fall) flera år under perioden 1991–2000. Smålommarna fiskar i större, näringsfattiga sjöar och vattendrag i området. Flera av fiskesjöarna är försurningspåverkade och föremål för fortlöpande kalkningsinsatser.

Väderförhållanden

Vi har använt oss av uppgifter om månadsmedelvärden för temperatur och totalnederbörd vid SMHI:s mätstation vid Malung (uppgifterna från SMHI:s månatliga tidskrift "Väder och Vatten").

Procent bebodda häckningstjärnar, unproduktion och häckningsframgång

Vi har använt följande häckningsindicer.

Stationärt par. Par i häckningsmiljö under häckningstid. Minst två observationer med minst två veckors mellanrum skall ha gjorts under samma säsong.

Häckande par. Häckningsindicium i form av observation av parning, bo, ägg, ruvande fågel och/eller ungar föreligger.

Lyckad häckning. Häckning som resulterat i minst en "stor" (minst halv vuxen) unge.

Omhäckning. Vi har bedömt att en omhäckning har ägt rum bara i de fall när vi kunnat fastställa att det första häckningsförsöket misslyckats. Detta innebär att enstaka häckningar som upptäckts förhållandevis sent under häckningssäsongen felaktigt kan ha klassificerats som "första"-häckningar.

Vi har använt oss av följande parametrar för bedömning av häckningsresultat (primärdata redovisas i Appendix 1).

Procentandelen tjärnar med häckning i relation till antalet undersökta tjärnar. För att få ett mått på hur tjärnarna nyttjats av häckande smålommar (med "antalet undersökta tjärnar" avser vi det antal tjärnar som inventerats det aktuella året, inom ramen för de 95 tjärnar som undersökningen totalt omfattar).

Antal ägg. För att undvika att störa ruvande fåglar har vi inte konsekvent undersökt antalet ägg, utan detta har noterats bara i de fall då den ruvande fågeln inte legat på boet i samband med besök vid tjärnen.

Unproduktion. Har beräknats som medelantalet "stora" ungar per häckande par. I beräkningsunderlaget har vi utelutit häckningar som inte har följts upp till att ungarna blivit "stora", samt häckningar som fastställts först genom upptäckt av kläckta ungar, utan föregående notering av parning, bo, ägg eller ruvning. Med denna begränsning blir antalet par som ligger till grund för beräkningarna för de flesta

år lägre än det verkliga antalet häckande par, och underlaget skiljer sig också något från vad som rapporterats tidigare från undersökningsområdet (t.ex. Dahlén 1997). Vi har parallellt beräknat medelantalet ”stora” ungar per stationärt par, i första hand för att använda dessa siffror för bedömningar av andelen stationära men icke-häckande par (se nedan). Bland ”stationära par” inräknas även enstaka par som hållits under bevakning under hela häckningsperioden och där ungar producerats, men där häckningen inte kunnat fastställas genom observation av parning, bo, ägg och/eller ruvande fågel tidigare under samma häckningssäsong.

Procentandelen lyckade häckningar med två ”stora” ungar. För att få ett mått på hur häckningsmiljön fungerat som ”barnkammare” och uppväxtmiljö för ungarna. I dessa beräkningar har vi även tagit med häckningar som inte upptäckts förrän efter att ungarna kläckts.

Häckningsframgången. Denna har beräknats med den s.k. Mayfield-metoden (Mayfield 1961, 1975, Johnson 1979, Beintema 1996). Den bygger på att häckningsframgången relateras till den totala tidsperiod (=antalet exponeringsdagar) som paren har hållits under observation. Vi har delat upp analysen i en beräkning av *kläckningsframgången*, d.v.s. sannolikheten för att en påbörjad ruvning leder fram till kläckning av minst en unge, och sannolikheten för att minst en unge överlever från kläckning till flygg ålder. Metoden ger i regel en bättre precision än traditionella beräkningar av procentandelen lyckade häckningar, och den underlättar jämförelser mellan olika undersökningar med fler än en orsak till att häckningar misslyckas (Beintema 1992). Primärdata redovisas i Appendix 2. Antalet exponeringsdagar under en och samma häckningssäsong var emellertid genomgående lägre än den rekommendation på ett minimum av 2000 exponeringsdagar som gäller för en verkligt god precision i beräkningarna (Beintema 1996). Vi har även jämfört sannolikheten för den individuella överlevnaden av ungar till flygg ålder i kullar med en respektive två ungar med Mayfield-metoden (primärdata i Appendix 3).

Procentandelen stationära par som häckat. Hos storlommen *Gavia arctica* förekommer det att stationära par kan upprätthålla ett revir men avstå från häckningen enstaka år (Lehtonen 1970, Götmark m.fl. 1989). Men det är oklart i vilken utsträckning detta förekommer hos smålommen. Smålomsparen kan vid inventeringarna ha bedömts som stationära par av minst två skäl; att det verkligen rört sig om ett stationärt par som inte häckat eller att häckning har skett men inte kunnat fastställas enligt de kriterier vi

har använts oss av. Under antagandet att observationerna av ”stora” ungar i relation till stationära respektive häckande par är lika representativa för det undersökta smålomsbeståndet, har vi beräknat procentandelen häckande par genom kvoten mellan medelantalet ”stora” ungar per stationärt par och häckande par (medelantalet ”stora” ungar per stationärt par kan ju beräknas som produkten av proportionen häckande par multiplicerat med medelantalet ”stora” ungar per häckande par).

Tidpunkt för ruvningsstart

Tidpunkten för ruvningsstart har beräknats med Mayfield-metoden. Vi har bedömt att ruvningen påbörjats dagen mittemellan två observationer (Beintema 1996 för detaljer). När två händelser inträffat mellan två besök (t.ex. att en ”första”-häckning har avbrutits och en omhäckning påbörjats) har vi delat in tidsperioden mellan besöken i tre lika långa intervallen (± 1 dag om antalet dagar inte varit jämnt delbart med tre).

Boets storlek och placering samt byte av boplats

1991–1997 gjordes följande noteringar för flertalet bon.

Boets storlek. Största och minsta innerdiameter av bobalen mättes. Mätningarna är behäftade med en osäkerhet beroende på boets utformning, som kan variera från en enkel nedlegad grop på marken med ytterst lite bomaterial till ett uppbyggd bo av sammanpressade växtdelar.

Avstånd från bo till vatten. Mättes från innerkanten av boet till vattenbrunet utefter den ”stig” som smålommarna nyttjat.

Avstånd från häckningsö till land (fast mark).

Alla mätningar av bon samt bedömningar av lämpliga boår har gjorts av en och samma person (Börje Dahlén).

Vi har bedömt att ett byte av boplats vid samma tjärn har skett om fåglarna byggde ett nytt rede, även om detta låg ”kant i kant” med ett tidigare använt bo. För boplatser belägna på häckningsöar har i regel krävts ett besök på ön, för att bedöma om ett byte av boplats har skett, t.ex. från ett år till nästa.

Egenskaper hos häckningstjärnarna

För de olika häckningstjärnarna har vi undersökt följande egenskaper (primärdata redovisas i Appendix 4).

Attraktiviteten för häckande smålommor. Denna

har beräknats genom procentandelen år med häckning i relation till alla år då tjärnen inventerats.

Den genomsnittliga ungprouduktionen i varje tjärn. Har beräknats genom medelantalet ”stora” ungar per år. Inte i något fall har fler än ett häckande par noterats i varje tjärn.

Tjárnarnas attraktivitet och deras genomsnittliga ungprouduktion har relaterats till följande egenskaper:

Areal. I tidigare undersökningar har man noterat att små tjárnar (< 1 ha) varit mer attraktiva eller haft en högre kläckningsframgång (t.ex. på Shetlandsöarna; Gomersall 1986, Okill & Wanless 1990). Samtidigt får inte tjárnarna vara så små att start och landning försvåras (Norberg & Norberg 1971).

Avstånd till väg. Vi har använt detta mått som en indikator på störningar från besökande människor.

Avstånd till fiskevatten. Man har tidigare antagit att transport av bytesfisk från fiskevattnen till häckningstjárnarna är så energikrävande att avståndet sätter en övre gräns för valet av häckningssjöar och kanske även påverkar häckningsresultatet (t.ex. Eberl & Picman 1993, Eriksson & Johansson 1997).

Förekomst av lämpliga boöar. Bolägen på myröar och -holmar kan antas vara mindre sårbara för predation eller störningar från besökande människor (t.ex. Lokki & Eklöf 1984). Under smålommens tillbakagång i sydvästra Sverige under mitten av 1900-talet övergavs tjárnar utan lämpliga häckningsöar i större utsträckning än tjárnar med småöar (Eriksson m.fl. 1988).

Genomströmande vatten. Vi jämförde smålommens nyttjande och häckningsframgång i tjárnar med respektive utan väldefinierade tillflöden och utlopp. Detta mot bakgrund av att vattenståndet, t.ex. i samband med regn, kan tänkas variera på olika sätt för tjárnar med tydliga jämfört med mer diffusa utlopp (t.ex. via myrmarker).

Jämförelser mellan fiskevatten

Vi undersökte om eventuella skillnader i häckningsframgången kunde relateras till förhållanden i fiskevattnen. För sex fiskesjöar som nyttjades av minst fem smålomspår jämfördes den genomsnittliga procentandelen bebodda tjárnar, medelantalet ”stora” ungar per par och år, samt den genomsnittliga procentandelen ungprouduktion med två ”stora” ungar för de par som förmodats (och i flertalet fall fastställdes) fiska i sjön.

Resultat och diskussion

Inventerade tjárnar och par

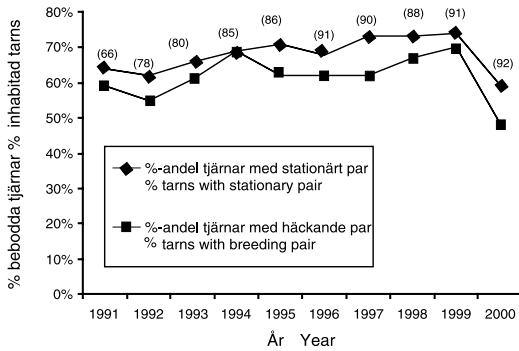
De flesta av de ungefär 680 tjárnarna i området har besökts minst en gång under undersökningsperioden, och 130–150 tjárnar har besökts varje år. Urvalet av tjárnar för fältbesök gjordes efter bedömningar från kartstudier av vilka tjárnar som verkade mest lämpliga för smålom. Vår undersökning omfattar 95 av dessa tjárnar, d.v.s. de där häckning av smålom har fastställts under minst ett år under perioden 1991–2000. Bland dessa har mellan 66 och 92 tjárnar besökts varje år. 70 tjárnar (74%) besöktes under nio eller tio år, och 91 (96%) av dem besöktes under minst fem år (Tabell 1). Inte i något fall noterades mer än ett stationärt eller häckande par i någon tjärn.

Antalet inventerade stationära par varierade från 42 par 1991 till 74 par 1999 och ökade signifikant under perioden 1991–2000 (Spearman $r_s=0,73$, $n=10$ år, $0,01 < P < 0,025$, data från Appendix 1). Vi bedömer att det ökade antalet är en kombinerad effekt av effektivare fältarbete och en verklig ökning av beståndets storlek.

Stationära eller häckande smålomspår uppträdde i ungefär två tredjedelar av de undersökta tjárnarna, sett som ett genomsnitt över hela undersökningsperioden. Procentandelen bebodda tjárnar ökade fram till 1999 (Figur 2, Spearman $r_s=0,93$ resp. $0,80$ för andelen tjárnar med stationära resp. häckande par, $n=9$ år, $P < 0,01$) vilket antyder en tillväxt av beståndets storlek. Därefter bröts emellertid trenden (tillfälligt?) då den lägsta andelen bebodda tjárnar under hela undersökningsperioden noterades 2000. Räknet över hela tioårsperioden finns således ingen

Tabell 1. Antal tjárnar som undersöktes olika antal år. *Number of tarns surveyed different number of years.*

År Years	Antal Number	%
10	58	61
9	14	15
8	6	6
7	7	7
6	1	1
5	5	5
4	2	2
3	1	1
2	1	1
1	0	0
Totalt	95	



Figur 2. Procentandelen bebodda tjårnar (primärdata i Appendix 1). Antalet undersökta tjårnar inom parentes.

Percentage of inhabited tärns, calculated from primary data presented in Appendix 1. Number of investigated tärns in parentheses.

Tabell 2. Datum för ruvningsstart. N = antal kullar. Date for start of incubation. N = number of clutches.

År	N	Median-datum	Antal påbörjade häckningar, Number of initiated breeding attempts						
			11–20 maj	21–31 maj	1–10 juni	11–20 juni	21–30 juni	1–10 juli	11–20 juli
”Första”-häckningar									
<i>1st clutches</i>									
1991	7	22 juni	–	–	–	2	5	–	–
1992	31	27 maj	3	18	5	3	2	–	–
1993	16	8 juni	1	3	6	4	1	1	–
1994	30	30 maj	4	16	7	1	2	–	–
1995	17	12 juni	–	–	5	10	2	–	–
1996	23	12 juni	–	4	6	11	2	–	–
1997	18	7 juni	–	5	11	2	–	–	–
1998	10	10 juni	–	4	1	4	1	–	–
1999	11	3 juni	–	–	8	2	1	–	–
2000	8	11 juni	–	–	4	3	–	1	–
Omhäckningar									
<i>Replacements</i>									
1991	2	20 juni	–	–	–	2	–	–	–
1992	6	18 juni	–	–	1	2	3	–	–
1993	1	19 juni	–	–	–	1	–	–	–
1994	4	13 juni	–	–	2	1	1	–	–
1995	3	3 juli	–	–	–	1	–	1	1
1996	3	24 juni	–	–	–	–	3	–	–
1997	5	26 juni	–	–	1	1	1	2	–
1998	3	18 juni	–	–	–	3	–	–	–
1999	1	19 juni	–	–	–	1	–	–	–
2000	1	2 juli	–	–	–	–	–	1	–

statistiskt signifikant trend. Framtida uppföljningar får visa om den låga andelen bebodda tjårnar 2000 indikerade ett trendbrott.

Procentandelen tjårnar med häckande par tenderade (paradoxalt nog?) att vara lägre under år med hög medeltemperatur i maj (Spearman $r_s = -0,46$, $N=10$ år, $0,05 < P < 0,10$), medan nederbörden verkar sakna betydelse (Spearman $r_s = -0,24$, $N = 10$ år, ej sign.). Det fanns ingen tendens till att vare sig temperatur eller nederbörd under juni påverkade procentandelen tjårnar med häckning (Spearman $r_s = 0,04$ resp. $0,13$ för motsvarande jämförelser).

Tidpunkt för häckningens början

Ruvningsstarten för första-häckningar var utspridd över en period på ungefär en och en halv månad, från mitten av maj till slutet av juni. Omhäckningar påbörjades från början av juni till mitten av juli (Tabell 2). Mot bakgrund av en genomsnittlig ruvningstid på

28 dagar och att ungarna i regel blir flygga 38 dagar senare (Gomersall 1986), kan ruvande smålommar påträffas från mitten av maj till början av augusti, och icke flygga ungar från mitten av juni till mitten av september. Ruvningsstarten för ungefär hälften av "första"-häckningarna var emellertid koncentrerad till en begränsad tiodagersperiod, men när denna period inträffade varierade mellan åren från slutet av maj till mitten av juni (Tabell 2). Det fanns ingen tendens till att andelen tjärnar med häckande par varierade mellan åren med hänsyn till mediandatum för ruvningsstart (Spearman $r_s = -0,26$, $N = 10$ år, ej sign.). Möjligen fanns ett (ej statistiskt signifikant) samband mellan tidig ruvningsstart och hög temperatur i maj (Spearman $r_s = -0,44$, $N = 10$ år, $0,05 < P < 0,10$), medan nederbörden torde sakna betydelse (Spearman $r_s = 0,24$, $N = 10$ år, ej sign.).

Äggkullstorlek, unproduktion och häckningsframgång

Antalet ägg har fastställts för totalt 54 kullar (antalet undersökta kullar per år 2–12). Tolv av kullarna (22%) innehöll ett ägg och resterande 42 kullar (78%) två ägg, svarande mot ett medelvärde på 1,78 ägg per kull. Resultatet är helt i linje med tidigare undersökning både i Sverige och Skottland som visar att majoriteten av alla smålomspår lägger två ägg (t.ex. Cramp & Simmons 1977, Borgström 1993).

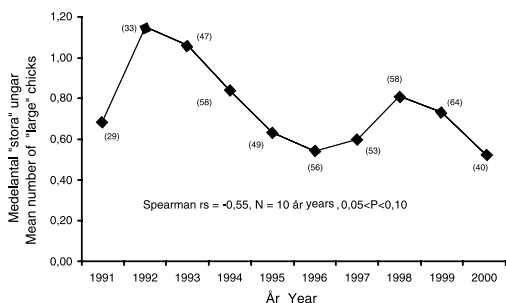
Den genomsnittliga unproduktionen var 0,76 "stora" ungar per par och år, med en tendens till försämring under undersökningsperioden (Spearman $r_s = -0,55$, $0,05 < P < 0,10$; Figur 3). Ungproduktionen låg i nivå med vad som noterades för ett större område i mellersta Sverige inom ramen för de inventeringar som samordnats av Projekt LOM under perioden 1994–99 (0,71 "stora" ungar per par och

år), men lägre än vad som noterades under samma period för smålommar häckande i sydvästra Sverige (0,91 "stora" ungar per par och år) och i Norrland (1,05 resp. 0,97 "stora" ungar per par och år för insjö- resp. havsfiskande par; Eriksson & Lindberg 2000a). Den negativa trenden i unproduktionen torde i första hand vara kopplad till att andelen lyckade häckningar med två "stora" ungar minskade under undersökningsperioden (Figur 8), medan tids-trenden när det gäller kläckningsframgången inte var lika tydlig (Spearman $r_s = -0,37$, $N = 10$ år, ej sign., primärdata från Appendix 1).

Med referens till några andra undersökningar bedömer vi att den genomsnittliga unproduktionen 1991–2000 varit tillräcklig för att bibehålla beståndets storlek på en oförändrad nivå. På Orkneyöarna var den genomsnittliga unproduktionen 0,70 "stora" ungar per par och år under perioden 1973–80 (13 undersökta par, Booth 1982), medan den på Shetlandsöarna var betydligt lägre, 0,44 "stora" ungar per par och år 1981–83 (91–100 par, Gomersall 1986). Från början av 1980-talet och fram till 1994 minskade smålomsbeståndets storlek på Shetlandsöarna från omkring 700 par till 390 par medan antalet par på Orkneyöarna var oförändrat, 90–100 par (Gibbons m.fl. 1994). Hos ett smålomsbestånd under tillväxt i södra Finland 1979–82 var unproduktionen 1,15 "stora" ungar per par (17–32 par, Lokki & Eklöf 1984).

Andelen häckande par i relation till totala antalet stationära par varierade från 84% till 100% (beräknat på basis av rådata från Appendix 1), och det fanns ingen tydlig trend över undersökningsperioden (Spearman $r_s = -0,31$, $N = 10$ år, ej sign.). Däremot fanns en samvariation mellan andelen häckande par och unproduktionen (Spearman $r_s = 0,52$, $N = 10$ år, $0,05 < P < 0,10$), vilket antyder att någon gemensam bakomliggande faktor kan ha påverkat både de stationära parens benägenhet att påbörja en häckning och unproduktionen. Det fanns inget samband mellan procentandelen tjärnar med häckande par och unproduktionen (Spearman $r_s = 0,14$, $N = 10$ år, ej sign., primärdata från Appendix 1).

Det fanns ett statistiskt signifikant samband för att unproduktionen var högre under år med tidig ruvningsstart (Figur 4). Till skillnad från vad som noterats på Shetlandsöarna (Gomersall 1986), fann vi däremot ingen tendens till en lägre kläckningsframgång bland sent påbörjade kullar. Mediandatum för ruvningsstart av "första"-kullar skiljde sig inte mellan kläckta och icke kläckta kullar under samma häckningssäsong (Tabell 3, Wilcoxon's parvisa rangtest, $P = 0,50$, tväsidigt, ej sign.).



Figur 3. Medelantalet "stora" ungar per par. Data från Appendix 1. Antalet undersökta par inom parentes.

Mean number of "large" chicks per pair. Data from Appendix 1. Number of investigated pairs in parentheses.

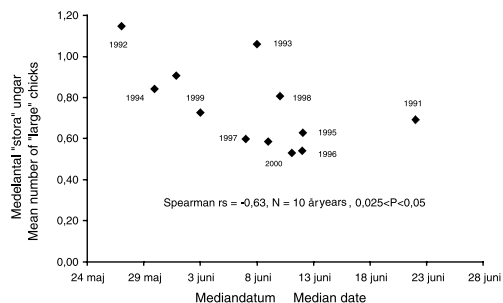
Tabell 3. Mediandatum för ruvningsstart. Jämförelse mellan antal kläckta och icke kläckta kullar. N = antal kullar.

Median date for start of incubation. Comparison between hatched and non-hatched clutches. N = number of clutches.

År Year	Kläckta Hatched		Icke kläckta Not hatched	
	N	Median Median	N	Median Median
1991	4	16 juni	3	22 juni
1992	23	27 maj	8	23 maj
1993	12	9 juni	4	5 juni
1994	17	30 maj	13	30 maj
1995	9	13 juni	8	11 juni
1996	10	15 juni	13	12 juni
1997	8	9 juni	10	4 juni
1998	6	1 juni	5	18 juni
1999	7	3 juni	4	10 juni
2000	5	8 juni	3	13 juni
Medel Mean		7 juni		9 juni

I genomsnitt kläcktes minst ett ägg i 63% av alla ruvade äggkullar, och i 91% av alla kläckta kullar överlevde åtminstone en unge till "stor" (halvflyggflygg) ålder (beräknat enligt Mayfield-metoden, rådata i Appendix 1 och 2). Ungproduktionen var tydligt kopplad till kläckningsframgången (Figur 5). Sammantaget lyckades 58% av alla påbörjade häckningar, i den meningen att minst en "stor" unge producerats och räknat som ett genomsnitt över undersökningsperioden. Procentalen för andelen lyckade häckningar, beräknade på traditionellt sätt, var av samma storleksordning (om än inte exakt desamma) som resultaten av Mayfield-analysen (jämförelse mellan Tabell 9 och Appendix 2).

Det fanns ett statistiskt signifikant samband mellan högre unproduktionen och såväl varmt väder som låg nederbörd under maj (Figur 6 och 7). Likaså var kläckningsframgången, beräknad med Mayfield-metoden för de olika åren, kopplad till både varmt väder och lite regn under maj (Spearman $r_s = 0,62$ resp. $-0,63$ för jämförelser mellan dygnsmedeltemperaturen resp. nederbörden i maj och kläckningsframgången, $N = 10$ år, $0,025 < P < 0,05$, data från Appendix 1). Men det fanns också ett samband mellan mediandatum för ruvningsstart och unproduktionen (Figur 4) och möjligen även ett samband mellan temperaturen i maj och mediandatum för



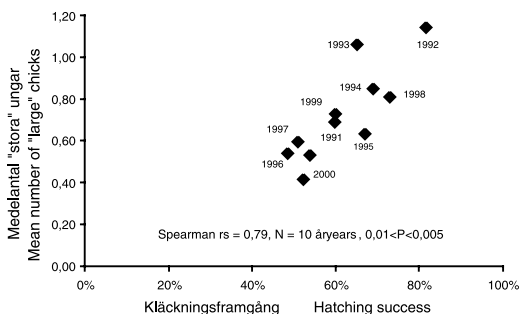
Figur 4. Medelantal "stora" ungar per par i relation till mediandatum för ruvningsstart av förstakullar. Data från Appendix 1 och Tabell 2.

Mean number of large chicks per pair in relation to the median date for start of incubation of first clutches. Data from Appendix 1 and Table 1.

ruvningsstart. Slutsatsen att bra väder i maj leder till tidig ruvningsstart såväl som god kläckningsframgång ligger därför nära till hands, men man bör inte utesluta möjligheten att även andra faktorer kan ha medverkat till en bättre unproduktion under år med tidig ruvningsstart. Däremot fanns ingen tendens till samband mellan medeltemperaturen i juni och unproduktionen (Spearman $r_s = -0,10$, $N=10$ år, ej sign.), medan en negativ effekt av hög nederbörd inte kan uteslutas (Spearman $r_s = -0,41$, $N = 10$ år, ej sign.).

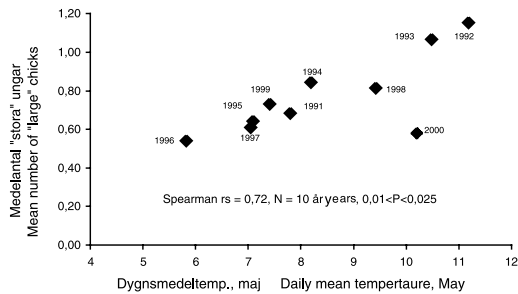
Omhäckningar

I genomsnitt följdes 15% av alla första-häckningar som misslyckats under ruvningen av en omhäckning. Andelen omhäckningar varierade dock mar-

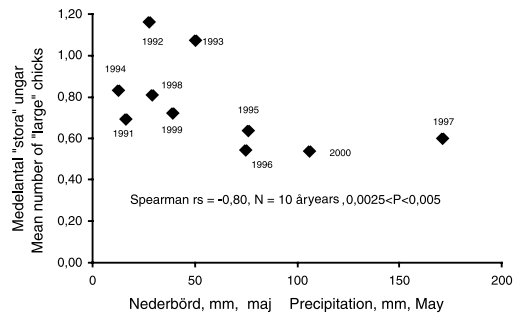


Figur 5. Medelantal "stora" ungar per par i relation till kläckningsframgången, beräknad enligt Mayfield-metoden (primärdata i Appendix 1 och 2).

Mean number of "large" chicks per pair in relation to hatching success, calculated with the Mayfield method (primary data in Appendices 1 and 2).



Figur 6. Ungproduktionen i relation till dygnsmedeltemperaturen under maj (primärdata från Appendix 1).
Production of young in relation to daily mean temperature in May (primary data from Appendix 1)



Figur 7. Ungproduktionen i relation till nederbörden under maj.
Production of young in relation to precipitation in May.

kant mellan åren, från 4% år 1998 till 50% år 1992 (data från Appendix 1). Det fanns ingen tendens till samband mellan andelen omhäckningar och mediandatum för ruvningsstart för "första"-häckningarna (Spearman $r_s = -0,30$, $N=10$ år, ej sign., data från Appendix 1 och Tabell 2).

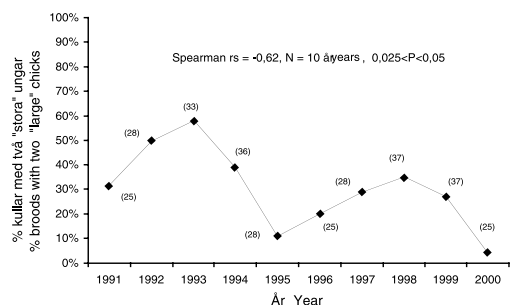
Den genomsnittliga unggproduktionen var lägre bland omhäckningar jämfört med "första"-kullar, 0,56 resp. 0,73 "stora" ungar per par och år, men skillnaden var inte statistiskt signifikant (Wilcoxon's parvisa rangtest: $P=0,27$, tvåsidigt, $N=10$ år). Samma resultat erhöles på Shetlandsöarna 1981–83 (Gomersall 1986), men i den undersökningen tolkades detta som en effekt av en allmänt lägre häckningsframgång bland sent påbörjade häckningar. Som tidigare nämnts, har vi emellertid inte funnit någon sådan tendens i vårt material, så vi vill inte utesluta möjligheten att omhäckningar generellt är mindre framgångsrika, kanske en effekt av ökade reproduktionskostnader för par som påbörjat två kullar samma säsong. Det fanns inte något påtagligt samband mellan procentandelen omhäckningar och medelantalet "stora" ungar per häckande par under olika år (Spearman $r_s = 0,30$, $N=10$ år, ej sign., data från Appendix 1).

Väderförhållandena under maj påverkade inte benägenheten till omhäckningar (Spearman $r_s = 0,04$ resp. $-0,25$ för jämförelser mellan procentandelen omhäckningar och temperaturen resp. nederbörden, $N=10$ år, ej sign.). Däremot fanns en tendens till större benägenhet för omhäckningar under år med låg nederbörd i juni (Spearman $r_s = -0,47$, $N=10$ år, $0,05 < P < 0,10$), medan junitemperaturen tycks ha varit av mindre betydelse (Spearman $r_s = 0,22$, $N=10$ år, ej sign.).

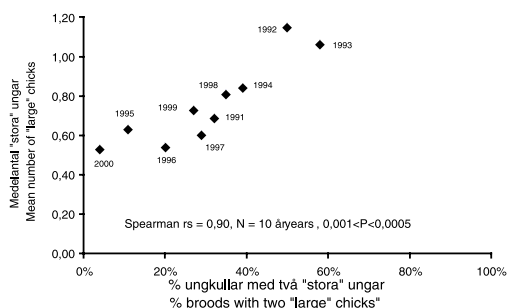
Genomsnittligt mediandatum för ruvningsstart av misslyckade kullar som följdes av en omhäckning var den 27 maj (median av mediandatum för fem år), jämfört med 2 juni för misslyckade "första"-kullar som inte följdes av någon omhäckning (jämförelsen omfattade 1991, 1992, 1994, 1996 och 1997, uppgifter om ruvningsstart för kullar följda av omhäckning saknas för de övriga åren, Wilcoxon's parvisa rangtest, $P=0,43$, tvåsidigt, ej sign.). Det fanns alltså ingen tydlig "kalender"-effekt i form av en minskad benägenhet till omhäckning senare under häcknings-säsongen. Däremot var benägenheten till omhäckning större i de fall när ruvningen avbrutits under första eller andra veckan, jämfört med senare. Det genomsnittliga antalet exponeringsdagar, beräknade med Mayfield-metoden, var 13 dagar (medelvärde för 10 år) för misslyckade "första"-häckningar som följdes av en omhäckning, jämfört med 19 dagar för misslyckade kullar ej följda av någon omhäckning (Wilcoxon's parvisa rangtest, $P=0,03$, tvåsidigt). Dessa data antyder också att reproduktionskostnader i samband med den första kullen påverkar tendensen till omhäckningsförsök.

Ungkullarnas överlevnad till flygg ålder

Procentandelen unggkullar med två "stora" ungar minskade över undersökningsperioden (Figur 8). Det fanns ett tydligt samband mellan procentandelen lyckade häckningar med två "stora" ungar och medelantalet "stora" ungar per par (Figur 9), d.v.s. inte bara kläckningsframgången (Figur 5) utan också ungararnas överlevnad påverkade unggproduktionen. Det fanns också ett tydligt samband mellan mediandatum för ruvnings början av "första"-



Figur 8. Procentandelen ungvullar med två "stora" ungar. Data från Appendix 1. Antalet undersökta par inom parantes. *Percentage of broods with two "large" chicks. Data from Appendix 1. Number of investigated pairs in parentheses.*

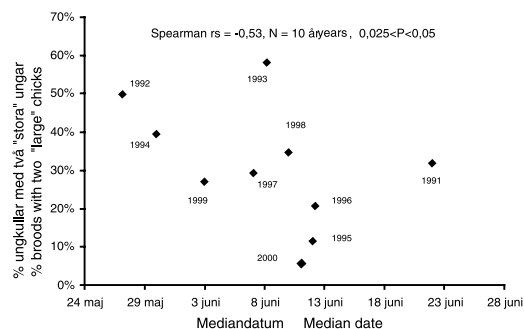


Figur 9. Sambandet mellan procentandelen ungvullar med två "stora" ungar och medelantal "stora" ungar per par (primärdata i Appendix 1).

The relationship between the percentage of broods with two "large" chicks and the mean number of "large" chicks per pair (primary data in Appendix 1).

kullar och andelen ungvullar med två "stora" ungar (Figur 10), d.v.s. en bättre överlevnad under år med tidig häckningsstart. Vi fann däremot ingen tendens till att ungaras överlevnad var lägre för sent kläckta kullar under samma häckningssäsong (liksom man inte heller gjort på Shetlandsöarna, Gomersall 1986). Mediandatum för kläckning skiljde sig inte mellan kullar där inga ungar försvann under den period de hölls under bevakning och kullar där den ena eller båda ungarna försvann (Tabell 4, Wilcoxon's parvisa rangtest, $P=0,49$, tvåsidigt, ej sign.).

Andelen ungvullar där båda ungarna överlevde till "stor" ålder tenderade att vara lägre under somrar med mycket nederbörd i juni (Spearman $r_s = -0,54$, $N=10$ år, $0,05 < P < 0,10$ för test mot nederbörden i juni, data från Appendix 1), medan nederbörden i juli spelade mindre roll (Spearman $r_s = -0,27$, $N=10$ år, ej sign. data från Appendix 1). Däremot tycks



Figur 10. Procentandelen ungvullar med två "stora" ungar i relation till mediandatum för ruvningsstart av första-kullar. Data från Appendix 1 och Tabell 2.

Percentage of successful breedings with two "large" chicks in relation to median date for start of incubation of first clutches. Data from Appendix 1 and Table 1.

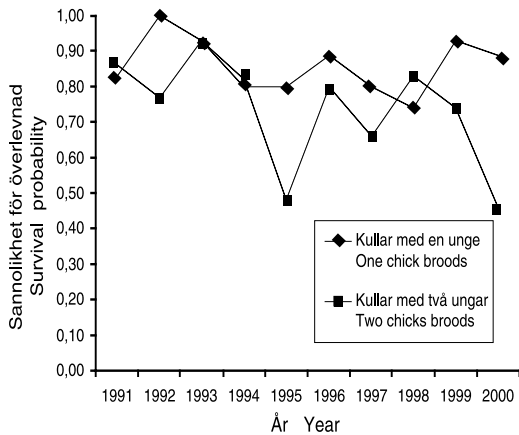
temperaturen ha varit av liten betydelse (Spearman $r_s = -0,26$ resp. $0,00$ för juni resp. juli, $N=10$ år, ej sign. data från Appendix 1). Det är alltså under juni, eller de första veckorna efter kläckningen som ungararna är mest känsliga för regnigt väder.

Den individuella sannolikheten för överlevnad till flygg ålder var lägre för ungar i kullar med två ungar, jämfört med "ensam"-ungar i kullar med en unge; i

Tabell 4. Kläckningsdatum för ungvullar. Jämförelse mellan kullar utan respektive med försvunna ungar. $N =$ antal kullar.

Hatching dates. Comparison between broods without and with losses of chicks. $N =$ number of broods.

År Year	Inga försvunna No chicks lost		1–2 försvunna 1–2 chicks lost	
	N	Median	N	Median
1991	14	27 juni	2	6 juli
1992	19	28 juni	6	30 juni
1993	26	26 juni	5	1 juli
1994	27	21 juni	10	18 juni
1995	21	30 juni	12	1 juli
1996	20	2 juli	6	29 juni
1997	16	25 juni	12	24 juni
1998	33	27 juni	8	24 juni
1999	29	24 juni	9	25 juni
2000	11	5 juli	5	9 juli
Medel Mean		28 juni		29 juni



Figur 11. Individuell sannolikhet för ungarernas överlevnad till flygg ålder i kullar med en respektive två ungar (beräknat med Mayfield-metod, data från Appendix 1 och 3).

Individual chick survival until fledging age in one and two chick broods (calculated with the Mayfield method, data from Appendices 1 and 3).

genomsnitt 86% resp. 70% (Figur 11, Wilcoxon's parvisa rangtest, $P=0,04$, tvåsidigt). Vidare var variationen mellan åren större för ungar i kullar med två ungar, jämfört med "ensam"-ungar (Figur 11). Åtminstone vissa år kan en enskild unge öka sin egen sannolikhet för överlevnad till flygg ålder högst betydligt om den andra ungen försvinner. Vi saknar i de allra flesta fall indikationer på orsaken till att ungar försvunnit innan de blivit flygga, men från andra smålomsstudier har vi dragit slutsatsen att skillnader mellan åren i ungarernas överlevnad troligtvis är kopplad till födotillgång och matningsfrekvens. I undersökningar både i sydvästra Sverige och i Kanada har man funnit att ungar inte matas med mer fisk än vad som precis täcker eller ligger något under det teoretiskt beräknade energibehovet (Reimchen & Douglas 1984, Eriksson m.fl. 1990). Hungriga smålomsungar kan vara ganska aggressiva mot varandra, och det förekommer att den svagare ungen dör några dagar efter kläckningen (t.ex. von Braun m.fl. 1998, Dickson 1992, 1993, Eberl & Pickman 1993). Vidare har man på Shetlandsöarna funnit att skillnaden i vikt mellan två halv vuxna ungar i samma kull kan uppgå till 10%, och att en halv vuxen "ensam"-unge kan väga ungefär lika mycket som den största ungen i en kull med två ungar (Okill & Wanless 1990). Det är också välkänt från andra fågelgrupper med s.k. asynkron häckning (d.v.s. att ungar inte kläcker samtidigt, t.ex. rovfåglar, hägrar), att de först kläckta och större ungar

är mer framgångsrika i syskonkonkurrens om maten medan de svagare ungar dör (t.ex. Forbes 1993 för en teoretisk översikt).

Överlevnaden för ungar i kullar med två ungar var lägre under varma somrar, vilket återspeglas i en signifikant korrelation mellan individuell överlevnad i kullar med två ungar och temperaturen i juni (Spearman $r_s=-0,73$, $N=10$ år, $0,005 < P < 0,01$, data från Appendix 1 och 3) medan inget motsvarande samband upptäcktes för "ensam"-ungar i kullar med en unge (Spearman $r_s=0,21$, $N=10$ år, ej sign., data från Appendix 1 och 3). Det fanns ingen sådan tendens för juli (Spearman $r_s=-0,18$ resp. $-0,34$ för sambanden mellan individuell överlevnad i kullar med en resp. två ungar och medeltemperaturen i juli, $N=10$ år, ej sign., data från Appendix 1 och 3). Den individuella skillnaden kan också ha påverkats negativt av hög nederbörd under juni, men skillnaden mellan kullar med två ungar och en unge var inte påtaglig (Spearman $r_s=-0,38$ resp. $-0,46$ för sambanden mellan individuell överlevnad i kullar med två ungar respektive en unge och nederbörden i juni, $N=10$ år, ej sign. resp. $0,05 < P < 0,10$, data från Appendix 1 och 3). Nederbörden under juli tycks däremot sakna betydelse (Spearman $r_s=0,04$ resp. $0,21$ för sambanden mellan individuell överlevnad i kullar med två resp. en unge och nederbörden i juni, $N=10$ år, ej sign., data från Appendix 1 och 3).

Vi vill inte utesluta att den nedåtgående trenden för procentandelen ungviklar med två "stora" ungar kan bero på en generell försämring i tillgänglighet på bytesfisk i fiskevattnen. Det finns också indikationer på att väderförhållandena, speciellt i juni då ungar fortfarande är nykläckta eller ganska små, påverkar både andelen ungviklar med två "stora" ungar och den individuella överlevnaden av ungar. Resultaten är inte helt entydiga, men kanske matningen och därmed överlevnaden för ungar i kullar med två ungar varit lägre under varma somrar. Bytesfiskens uppträdande på olika djup i fiskevattnen kan variera med vattentemperaturen och därmed påverka tillgängligheten för de fiskande smålomsföräldrarna.

Förflyttningar mellan tjärnar

I sju fall har vi kunnat fastställa att smålomsungarna har flyttat sig över land mellan olika tjärnar, som längst 350 meter (Tabell 5). Förflyttningarna har i fem fall skett från mindre till större tjärnar, alltså tvärt emot vad man kunnat förvänta sig med anledningen av ett samband mellan en större andel ungviklar med två "stora" ungar och häckning i mindre tjärnar (Tabell 10). Alternativt kan man fråga sig om

Tabell 5. Fastställda förflyttningar över land av icke flygga smålomsungar
Confirmed overland movements by non-fledged Red-throated Diver chicks.

År	Från → till ^a	Avstånd, m	Areal, ha, från → till	Ungar försvunna mellan två observationer då förflyttning skett
<i>Year</i>	<i>From → to</i> ^a	<i>Distance, m</i>	<i>Surface area, ha from → to</i>	<i>Loss of chicks between two observations with overland movements inbetween</i>
1991	40 → 39	350 m	0,7 ha → 2,6 ha	Nej, 2 ungar → 2 ungar <i>No, 2 chicks → 2 chicks</i>
1994	46 → 36	300 m	0,2 ha → 0,5 ha	Nej, 2 ungar → 2 ungar <i>No, 2 chicks → 2 chicks</i>
1996	38 → 39	350 m	1,7 ha → 2,6 ha	Nej, 1 unge → 1 unge <i>No, 1 chick → 1 chick</i>
1999	46 → 36	300 m	0,2 ha → 0,5 ha	Ja, 2 ungar → 1 unge <i>Yes, 2 chicks → 1 chick</i>
2000	9 → inget nummer <i>no number</i>	200 m	0,4 ha → 0,4 ha	Nej, 1 unge → 1 unge <i>No, 1 chick → 1 chick</i>
2000	29 → 28	200 m	0,8 ha → 0,7 ha	Ja, 2 ungar → 1 unge <i>Yes, 2 chicks → 1 chick</i>
2000	79 → 81	200 m	0,1 ha → 0,3 ha	Nej, 1 unge → 1 unge <i>No, 1 chick → 1 chick</i>

^a Tjärnarna numrerade enligt Appendix 4.

^a *Tarns numbered according to Appendix 4.*

förflyttningar till en större tjärn kan förklaras med att det blir lättare för föräldrafågeln att starta och landa i samband med födosökstureerna. I två fall hade en unge försvunnit i samband med att en förflyttning över land konstaterats mellan två observationstillfällen. Vi har vid två andra tillfällen konstaterat att smålomsungar har landat i närliggande tjärnar i samband med de första flygförsöken (kanske tjärnarna de landat i varit bättre lämpade för fortsatt flygträning?). I båda fallen var ungarna fortfarande så dåliga flygare att de kunde fångas för ringmärkning.

Bland andfåglar förekommer det regelmässigt att icke flygga ungar flyttar över land mellan olika sjöar. Sådana förflyttningar tycks vara förknippade med en ökad risk för att ungar försvinner (t.ex. Ball m.fl. 1975 för gräsand *Anas platyrhynchos*, Alison 1976 för alfågel *Clangula hyemalis*, Duncan 1983 för stjärtand *Anas acuta*). I vissa fall tycks emellertid riskerna balanseras mot en bättre födotillgång i de vatten dit ungarna flyttar (t.ex. Eriksson 1978 för knipa *Bucephala clangula*).

Häckningsframgång med hänsyn till boets storlek och placering

Bon med kläckta kullar var något större, ungefär 1 cm för såväl största som minsta diameter (Tabell 6). Detta kan vara en indikation på att större individer är mer framgångsrika, förutsatt att storvuxna individer i regel bygger större bon och att bostorleken svarar mot storleken av den största fågeln i paret. Men bostorleken kan även ha påverkats av andra faktorer. Boet blir, beroende på underlaget, rimligtvis mera nedlegat ju längre ruvningen framskridit. Storleken kan också påverkas av om det använts som viloplats efter kläckningen.

Avståndet mellan bo och vattenbryn varierade från 7 cm till 67 cm och med nästan samma medelavstånd (22 resp. 21 cm.) för bon med respektive utan kläckning (Tabell 6). För häckningar på småöar fanns en indikation på att medelavståndet till fast land var något större för kläckta kullar, jämfört med icke kläckta, 8,6 m. resp. 6,1 m., men skillnaden var inte statistiskt signifikant (Tabell 6).

Tabell 6. Jämförelse av bostorlek, avstånd från bo till vatten och avstånd mellan häckningsö och land för bon med kläckta respektive okläckta kullar. Antalet undersökta bon inom parentes. P = Signifikans för skillnaderna med Wilcoxon's parvisa rangtest, tvåsidigt.

Comparison of nest size, distances from nest to water edge, and distance from nesting islet to mainland for hatched and failed clutches. Number of nests in parentheses. P = Significance for the differences with Wilcoxon signed rank test, two-tailed.

År Year	Bostorlek, medelvärde per bo <i>Nest size, mean per nest</i>				Bo till vatten, cm <i>Nest to water, cm</i>		Häckningsö till land, m <i>Nest islet to land, m</i>	
	Max. diameter, cm		Min. diameter, cm		Kläckt <i>Hatched</i>	Ej kläckt <i>Unhatched</i>	Kläckt <i>Hatched</i>	Ej kläckt <i>Unhatched</i>
	Kläckt <i>Hatched</i>	Ej kläckt <i>Unhatched</i>	Kläckt <i>Hatched</i>	Ej kläckt <i>Unhatched</i>				
1991	23,7 (17)	22,2 (9)	22,8 (17)	21,7 (9)	20,9 (17)	24,2 (9)	7,3 (14)	6,2 (7)
1992	23,3 (36)	22,2 (11)	22,3 (36)	21,8 (11)	23,0 (34)	18,6 (11)	11,2 (31)	3,1 (8)
1993	23,0 (35)	22,2 (14)	21,9 (35)	21,6 (14)	19,4 (34)	20,9 (14)	10,0 (31)	7,4 (11)
1994	23,8 (38)	23,0 (21)	22,7 (38)	22,2 (21)	22,5 (40)	23,7 (22)	9,8 (35)	4,8 (17)
1995	23,8 (34)	23,3 (17)	23,2 (34)	22,5 (17)	22,7 (34)	20,1 (18)	7,1 (28)	6,0 (16)
1996	27,0 (27)	25,8 (31)	25,9 (27)	25,0 (31)	20,3 (27)	17,8 (31)	9,1 (19)	6,7 (28)
1997	25,0 (33)	24,0 (28)	23,9 (33)	23,2 (28)	23,7 (33)	22,7 (26)	5,9 (31)	8,6 (20)
Medel Mean	24,2	23,2	23,2	22,6	21,8	21,1	8,6	6,1
P	0,016		0,016		Ej sign. N.S.		0,12	

Anmärkning: Antalet undersökta bon är för vissa år större än vad som redovisas i underlaget för beräkningar av unproduktionen (Appendix 1, Figur 3), eftersom materialet även innefattar mätningar av bon där häckningsresultatet inte följts upp eller där häckningen upptäckts först i samband med observation av kläckta ungar.

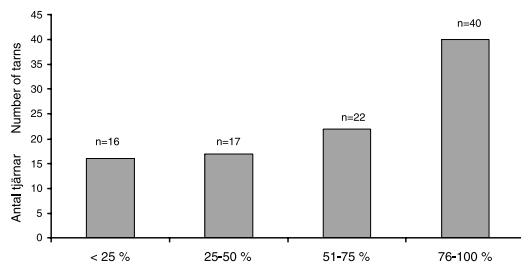
Note: The number of investigated nests is, for some years, larger than the sample sizes given for the calculations of production of young (Appendix 1, Figure 3), because the material also includes nests where the breeding result was not followed up or the breeding was not detected until after hatching.

Boplatstrohet samt byte av boplatser och häckningstjärn mellan häckningssäsongerna

Det fanns en tydlig tendens till att huvuddelen av häckningarna sker i ett begränsat antal tjärnar som nyttjats under flera år. 40 tjärnar (42% av de 95 undersökta tjärnarna) nyttjades under minst 75% av de år de besökts. De övriga nyttjades mera sporadiskt, och 16 av dem (17%) mindre än 25% av de år de undersökts (Figur 12). Fördelningen av tjärnarna med avseende på hur ofta de nyttjats av häckande smålommar skiljde sig signifikant från vad som kan förväntas om de häckande paren valde tjärnar rent slumpmässigt ($\chi^2 = 15,69$, $df=3$, $P<0,01$, tvåsidigt). Resultatet visar således på en ganska stor grad av boplatstrohet, vilket är i överensstämmelse med resultat av ringmärkningsstudier av häckande smålommar på Shetlandsöarna (Okill 1992).

Men det förekommer att boplatser överges, och det finns en generell tendens hos skilda fågelarter till en ökad benägenhet att byta till en ny boplatser efter

misslyckad häckning (t.ex. Dow & Fredga 1983 för holkhäckande knipor, Harvey m.fl. 1979 för talgoxar *Parus major*). Mot denna bakgrund har vi undersökt om tendensen till att byta till en ny boplatser vid samma tjärn, eller att en häckningstjärn överges, är



Figur 12. De 95 häckningstjärnarna grupperade med avseende på procentandelen år med häckning (primärdata från Appendix 4).

The 95 breeding tams grouped with reference to the percentage of years with breeding (primary data from Appendix 4)

kopplad till häckningsframgången. I genomsnitt följdes 64% av alla häckningar som ledde fram till kläckning av en ny häckning på samma boplat följande år, medan motsvarande genomsnitt var 47% för icke kläckta kullar. Tendensen till att byta till ny boplat vid samma tjärn efter ett misslyckande varierade emellertid starkt mellan de olika åren, och bara för ett år kunde den fastställas med statistisk signifikans (Tabell 7). Sett över hela undersökningsperioden, noterades en större procentandel byten till en annan boplat följande år bland icke kläckta kullar, jämfört med kläckta kullar, vid sju av nio parvisa jämförelser mellan två år (Tabell 7; teckentest: N=9 år, P = 0,18, tvåsidigt).

Det fanns en mer tydlig tendens till ökad benägenhet att överge en häckningstjärn efter att häckningen misslyckades. I genomsnitt följdes 85% av alla lyckade häckningar av en ny häckning vid samma tjärn följande år, medan en misslyckad häckning följdes av häckning vid samma tjärn året därpå i 66% av fallen. Tendensen noterades vid samtliga parvisa jämförelser mellan två påföljande år (Tabell 8; teckentest: N=9 år, P = 0,04, tvåsidigt). Men även ten-

Tabell 7. Frekvensen av boplatbyten inom en och samma tjärn mellan två följande år. P = signifikans enligt Fisher-test, tvåsidig.

The frequency of changes of nest location at the same breeding tarn between two consecutive years. P = significance with Fisher exact test, two-tailed.

År Year		Antal (%) kullar Number (%) of clutches		
		Samma Same	Byte Change	P
1991	Kläckta <i>Hatched</i>	7 (55%)	6 (46%)	Ej sign.
	Okläckta <i>Unhatched</i>	8 (88%)	1 (11%)	N.S.
1992	Kläckta <i>Hatched</i>	21 (75%)	7 (25%)	0,008
	Okläckta <i>Unhatched</i>	0 (0%)	4 (100%)	
1993	Kläckta <i>Hatched</i>	14 (45%)	17 (55%)	Ej sign.
	Okläckta <i>Unhatched</i>	5 (42%)	7 (58%)	N.S.
1994	Kläckta <i>Hatched</i>	21 (70%)	9 (30%)	0,11
	Okläckta <i>Unhatched</i>	4 (36%)	7 (64%)	
1995	Kläckta <i>Hatched</i>	17 (59%)	12 (41%)	Ej sign.
	Okläckta <i>Unhatched</i>	4 (40%)	6 (60%)	N.S.
1996	Kläckta <i>Hatched</i>	11 (48%)	12 (52%)	Ej sign.
	Okläckta <i>Unhatched</i>	11 (50%)	11 (50%)	N.S.
1997	Kläckta <i>Hatched</i>	16 (70%)	7 (30%)	Ej sign.
	Okläckta <i>Unhatched</i>	12 (60%)	8 (40%)	N.S.
1998	Kläckta <i>Hatched</i>	31 (86%)	5 (14%)	Ej sign.
	Okläckta <i>Unhatched</i>	7 (58%)	5 (42%)	N.S.
1999	Kläckta <i>Hatched</i>	35 (65%)	8 (35%)	Ej sign.
	Okläckta <i>Unhatched</i>	5 (45%)	6 (55%)	N.S.

densen till att överge häckningstjärnen efter en misslyckade häckning varierade påtagligt mellan olika år, och den var statistiskt signifikant bara för enstaka år (Tabell 8). I flera fall var häckningstjärnen övergiven bara under något-några enstaka år, varefter den åter nyttjades av ett häckande smålomspår. Också på Shetlandsöarna och i tundraområden i Kanada har man funnit att smålommarna är benägna att överge en häckningstjärn efter ett misslyckande (Gomersall 1986, Dickson 1993).

Orsaker till misslyckade häckningar

Det är ofta svårt att fastställa orsaken till att en häckning misslyckats. För över hälften av alla misslyckade häckningar fann vi inga indikationer på tänkbara orsaker (Tabell 9). Vidare är vissa orsaker, t.ex. att boet har översvämmats efter en vattenståndshöjning, lättare att fastställa än om boet har varit utsatts för till exempel predation eller övergivet efter en störning.

Predation var den vanligaste förmodade orsaken till att en häckning misslyckats (Tabell 9). I regel

Tabell 8. Frekvens byten av häckningstjärn mellan år för lyckade och misslyckade häckningar. P = signifikans med Fisher-test, tvåsidig.

The frequency of changes of nesting tarns between years for successful and failed breeding attempts. P = significance with Fisher exact test, two-tailed.

År Year		Antal (%) häckningar Number (%) of breedings		
		Samma Same	Byte Change	P
1991	Lyckade <i>Successful</i>	17 (71%)	7 (29%)	Ej sign.
	Misslyckade <i>Failed</i>	8 (62%)	5 (38%)	N.S.
1992	Lyckade <i>Successful</i>	27 (90%)	3 (10%)	0,084
	Misslyckade <i>Failed</i>	3 (50%)	3 (50%)	
1993	Lyckade <i>Successful</i>	29 (91%)	3 (9%)	Ej sign.
	Misslyckade <i>Failed</i>	13 (76%)	4 (24%)	N.S.
1994	Lyckade <i>Successful</i>	27 (77%)	8 (23%)	Ej sign.
	Misslyckade <i>Failed</i>	13 (56%)	10 (43%)	N.S.
1995	Lyckade <i>Successful</i>	24 (96%)	1 (4%)	0,075
	Misslyckade <i>Failed</i>	17 (74%)	6 (26%)	
1996	Lyckade <i>Successful</i>	23 (85%)	4 (1%)	Ej sign.
	Misslyckade <i>Failed</i>	22 (79%)	6 (21%)	N.S.
1997	Lyckade <i>Successful</i>	26 (93%)	2 (7%)	Ej sign.
	Misslyckade <i>Failed</i>	23 (82%)	5 (18%)	N.S.
1998	Lyckade <i>Successful</i>	33 (92%)	3 (8%)	0,044
	Misslyckade <i>Failed</i>	17 (68%)	8 (32%)	
1999	Lyckade <i>Successful</i>	22 (67%)	11 (33%)	Ej sign.
	Misslyckade <i>Failed</i>	14 (50%)	14 (50%)	N.S.

Tabell 9. Orsaker till misslyckade häckningar, sammanlagda uppgifter 1991–2000. N = antal häckningar, L = % lyckade häckningar, P = predation, Ö = översvämmat bo p.g.a. höjt vattenstånd, K = störning av kanadagäss, H = störning av människor, F = kringflytande boö, D = fynd av död adult fågel, ? = okänd anledning eller ingen information, M = andelen kläckta kullar där inga ungar nått ”stor” ålder.

Reasons for breeding failures, pooled data for 1991–2000. N = number of breeding attempts, L = successful breeding attempts, P = predation, Ö = flooded nest due to raising water level, K = disturbance by Canada Geese, H = human disturbance, F = floating nest islet, D = dead adult found, ? = unknown reason or no information, M = hatched clutches but no “large” chicks.

År Year	% häckningar misslyckade före kläckning % breeding attempts failed before hatching									
	N	L%	P%	Ö%	K%	H%	F%	D%	??	M%
1991	29	52	7	3	–	–	–	–	31	7
1992	33	76	18	–	–	–	–	–	3	3
1993	47	66	17	–	4	–	–	–	11	4
1994	58	60	5	–	2	3	–	–	22	7
1995	49	57	2	–	2	–	2	–	25	12
1996	56	45	7	2	9	–	–	–	35	2
1997	53	47	8	–	–	2	–	2	32	9
1998	58	60	–	–	–	–	–	–	29	10
1999	64	58	3	2	–	2	2	–	33	2
2000	40	50	8	–	–	–	–	–	43	–
Medel Mean		57	8	0,7	2	0,7	0,4	0,2	26	6

baserades bedömningen på fynd av äggskal eller observationer av spårstämplor från tänkbara predatorer i boets omedelbara närhet. Under fältarbetet har indikation på äggpredation från rödräv *Vulpes vulpes*, korp *Corvus corax*, trana *Grus grus* samt mäsflåglar noterats. I tidigare undersökningar av smålom i såväl Nordamerika (t.ex. Eberl & Picman 1993, Dickson 1993) som i Sverige (Västerbottens kustland, Skyllberg m.fl. 1999) har man bedömt att predation av ägg eller ungar är en viktig orsak till misslyckanden. Vi misstänker att predation är orsaken till flera av de misslyckanden som redovisats som ”okänd anledning” i vårt material. Dessutom kan störningar och predation vara svåra att separera som tänkbara orsaker. För storlom har man således visat att predationsrisken för ett bo ökar om den ruvande fågeln har lämnat boet efter en störning (Götmark m.fl. 1988, 1990).

Höjt vattenstånd och översvämmade bon. I bara tre fall har vi bedömt att en vattenståndshöjning har bidragit till att en häckning avbrutits. I viss utsträckning kan de gungflyartade stränder, där smålommen ofta placerar sitt bo, flyta upp eller ned i takt med variationer i vattenståndet, varför smålommen antagligen är mindre sårbar än t.ex. storlommen för att bon dränks i samband med stigande vattenstånd. Vi

tror alltså inte att vattenståndsvariationer har varit någon dominerande orsak till misslyckanden. Samma bedömning har man gjort på Shetlandsöarna (Gomersall 1986).

Störningar av kanadagäss. I nio fall har vi bedömt att störningar av kanadagäss *Branta canadensis* låg bakom misslyckandet, med ledning av fynd av sondertrampade smålomsägg och spillning från gäss i boet. Även om kanadagässens expansion inte har bedömts utgöra något hot för häckande smålommar i regionalt eller nationellt perspektiv (Eriksson & Lindberg 2000b), kan alltså enstaka par missgynnas.

Störningar av människor. Bara i fem fall har vi bedömt att störningar av människor (fiskare m.m.) har bidragit till misslyckanden, men med reservationen att denna faktor är svår att utvärdera och separera från predation (se ovan).

Kringflytande boöar. I två fall har vi noterat att häckningen avbrutits sedan boön slitits loss och flutit runt i tjärnen, men det finns också exempel på att smålomspår fullföljt ruvningen i sådana fall.

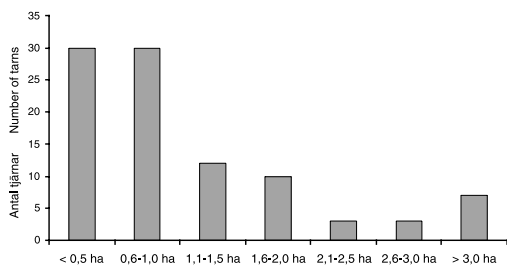
Döda föräldrafåglar. Vi har ingen uppfattning om i vilken utsträckning misslyckade häckningar kan kopplas till att föräldrafåglar dött, men rimligtvis försvinner döda fåglar ofta snabbt och kan därför vara underrepresenterade i materialet. Vid tre tillfäl-

len har en misslyckad häckning kunnat kopplas till ett fynd av en död vuxen fågel. I ett av fallen hade en ruvande fågel slagits av en rovfågel, troligen duvhök *Accipiter gentilis* eller berguv *Bubo bubo*, medan dödsorsaken inte har fastställts för de två andra fåglarna. I den mån sjukdom eller svält bidragit till en försämrad kondition hos fåglarna, kan detta dessutom ha gjort dem mer sårbara för predatorer. Vidare har vi vid en av fiskesjöarna gjort ett makabert fynd av en adult smålom som hittats med ett fiskedrag, lina och metspö på släp.

Dödlighet bland ungarna. Hos lommarna kläcks vanligen båda äggen, men erfarenhetsmässigt vet man att en unge ofta försvinner ganska snart efter kläckningen, troligtvis till följd av svält och ibland i kombination med aggressivitet mellan ungarna (se ovan). Rimligtvis har alltså ungar försvunnit under de allra första dagarna efter kläckningen i betydligt större omfattning än vi kunnat fastställa under fältarbetet. I de allra flesta fall, när vi kunnat fastställa att ungarna har försvunnit innan de nått "stor" ålder, finns emellertid ingen indikation på orsaken. Predation från rödräv eller gädda *Esox lucius* misstänks i tre fall. Döda ungar har påträffats vid sex tillfällen, vilket antyder att svält eller sjukdom åtminstone i enstaka fall är orsaken till misslyckanden. I flertalet fall var ungen liten-halvvuxen, men en av dem var nästan flygg.

Häckningsframgången i relation till egenskaper hos häckningstjärnarna

Det finns ett ganska svagt men statistiskt signifikant samband mellan procentandelen år med häckning och ungprouktionen (Spearman $r_s = 0,25$, $N=91$ tjärnar, $P=0,009$, data från Appendix 4). Detta tyder på att det kan finnas någon eller några bakomliggande faktorer som påverkar såväl attraktiviteten som ungprouktionen i de olika tjärnarna.



Figur 13. Arealfördelningen bland de 95 undersökta häckningstjärnarna.

Surface area distribution of the 95 breeding terns.

Häckningstjärnarnas areal. Huvuddelen av häckningstjärnarna var mindre än en 1,0 ha (Figur 13), och den största tjärnen med häckning åtminstone ett år var 8,2 ha. Det finns inga indikationer på samband mellan areal och tjärnarnas attraktivitet för häckande smålommar (Tabell 10). Däremot fanns ett ganska svagt men statistiskt signifikant samband mellan ökande areal och lägre procentandel ungprouktioner med två "stora" ungar (Tabell 10), vilket antyder att de större tjärnarna kan ha fungerat sämre som "barnkammare" för de icke flygga ungarna. Relationen mellan tjärnarnas areal och ungnas överlevnad har emellertid inte givit utslag i något samband mellan areal och medelantalet "stora" ungar per par (Tabell 10). Som tidigare påpekats, finns det inte heller någon indikation på att icke flygga ungars förflyttningar över land regelmässigt skulle ske från större mot mindre tjärnar.

Inte heller i sydvästra Sverige noterades 1980–96 någon tendens till samband mellan häckningstjärnarnas areal (0,5–7,0 ha) och ungprouktionen (Eriksson & Johansson 1997). På Shetlandsöarna har man däremot noterat att framgångsrika smålomspår i första hand påträffas i små tjärnar, mindre än 0,3 ha (Okill & Wanless 1990). Vidare var kläckningsframgången (men inte överlevnaden av kläckta ungar till flygg ålder) högre i tjärnar mindre än 1 ha (Gomersall 1986). I vårt material fanns ingen tendens till att de små tjärnarna (upp till 0,3 ha) var mer attraktiva; procentandelen år med häckning var i genomsnitt 57% för 15 små tjärnar, jämfört med 63% för 80 tjärnar större än 0,3 ha. Inte heller ungprouktionen skiljde sig mellan tjärnar upp till 0,3 ha (0,74 "stora" ungar per par och år) och större tjärnar (0,69 "stora" ungar per par och år; Mann-Whitney U test, ej sign.). På Shetlandsöarna försökte man koppla den högre kläckningsframgången vid små tjärnar till bland annat mindre störningar från fiskare och mera stabilt vattenstånd (Gomersall 1986, Okill & Wanless 1990).

Avstånd till väg. Vi fann inga tendenser till att avståndet till väg påverkade tjärnarnas attraktivitet eller ungprouktionen (Tabell 10). Vi tror därför inte att störningar från rörligt friluftsliv m.m., i den mån detta är kopplat till tillgängligheten från vägar, har påverkat häckningsutfallet i de olika tjärnarna. Vid två av tjärnarna (nr 75 och 100, se Appendix 4) förekommer fritidsfiske regelbundet, och möjligen kan det låga utnyttjandet av en av dem (nr 75 med häckning bara två av tio undersökta år, Appendix 4) sättas i samband med störningar. Fritidsfiske har mera tillfälligt även noterats vid andra tjärnar.

Smålommens tillbakagång i sydvästra Sverige

Tabell 10. Samband (Spearman rank korrelationskoefficient r_s) mellan undersökta egenskaper hos häckningstjárnarna, procentandelen år med häckning och ungtproduktionen. Primärdata från appendix 4. N = antal tjárnar. *Relationships (Spearman rank correlation, r_s corrected for ties) between breeding tarn characteristics, percentage of years with breeding and production of young. Primary data from Appendix 4. N = number of tarns.*

	% år med häckning <i>% years with breeding</i>			Medelantal "stora" ungar per par och år <i>Mean number of "large" chicks per pair and year</i>			% lyckade häckningar med två "stora" ungar <i>% successful breeding with two "large" chicks</i>		
	r_s	N	P	r_s	N	P	r_s	N	P
Areal <i>Surface area</i>	-0,05	95	0,31	-0,05	91	0,32	-0,21	84	0,03
Avstånd till väg <i>Distance to road</i>	0,07	95	0,25	0,07	91	0,26	-0,16	84	0,07
Avstånd till fiskevatten <i>Distance to fishing water</i>	-0,11	95	0,16	0,01	91	0,47	-0,19	84	0,04

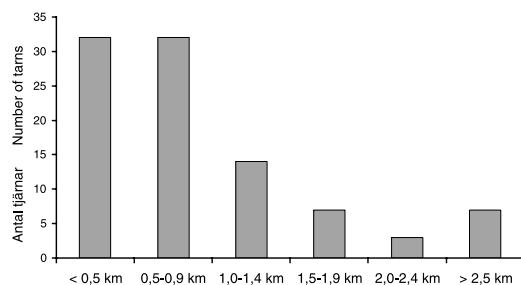
under mitten av 1900-talet kunde inte relateras till att tjárnar i närheten av vägar eller bebyggelse skulle ha övergivits i större utsträckning än mer avlägset belägna (och förmodad mindre störda) tjárnar (Eriksson m.fl. 1988). Inte heller på Shetlandsöarna noterade man någon tendens till lägre häckningsframgång för smålomspår häckande nära vägar (Gomersall 1986). Däremot fanns i vårt material ett svagt och svårtolkat samband mellan en lägre andel ungtkullar med "två" stora ungar i tjárnar på långt avstånd från väg (Tabell 10).

Avstånd till fiskevatten. Flertalet av häckningstjárnarna låg koncentrerade på ett avstånd mindre än 1 km från fiskevattnen (Figur 14), och som längst var två tjárnar (med häckning 13% resp. 78% av de undersökta åren) belägna 4,6 km från fiskevattnen. Vi fann ingen tendens till att avståndet till närmaste fiskevatten påverkade tjárnarnas attraktivitet eller ungtproduktionen (Tabell 10). Procentandelen ungtkullar med två "stora" ungar var däremot lägre i tjárnar belägna på längre avstånd från fiskevattnen (Tabell 10), vilket antyder att matningsfrekvensen och därmed ungtarnas överlevnad var något lägre. Men denna effekt har inte givit utslag i något samband med medeltalproduktionen.

I sydvästra Sverige fann man 1980–96 att häckningsframgången var högre i tjárnar belägna nära fiskesjöarna (Eriksson & Johansson 1997). Materialet omfattade bara 19 tjárnar men spännvidden i avstånd till närmaste fiskevatten var större, 0,7–13,1 km. Från en kanadensisk undersökning (Eberl & Picman 1993) kan man dra slutsatsen att kläckningsframgången tycks vara oberoende av avståndet till fiskevattnen, men att det tycks finnas ett tröskelvär-

de vid ungefär 9 km där transporten av bytesfisk blir så krävande att matningsfrekvensen och därmed ungtarnas överlevnad påverkas. I undersökningar på Shetlandsöarna (Merrie 1978) och i Kanada (Douglas & Reimchen 1988a) fann man sällan några smålomspår häckande på större avstånd än 8–9 km från fiskevattnen.

I vårt material var således alla häckningstjárnar belägna så nära fiskesjöarna att vi knappast borde ha förväntat oss någon tydlig påverkan. Vi tror att detta också gäller för andra undersökningar där man inte funnit några samband mellan häckningsframgång och avstånd till fiskevattnen. I Västerbottens kustland fanns således inget samband mellan häckningsframgång och avståndet till fiskevatten för smålomspår häckande 0,3–4,0 km från kusten (Skyllberg m.fl. 1999). För havsfiskande smålomspår på Shetlandsöarna fann man ingen skillnad i häcknings-



Figur 14. Avståndet till fiskevatten för samma 95 häckningstjárnar som i Figur 13. *Distance to fishing water among the same 95 breeding tarns as in Figure 13.*

framgången i en jämförelse mellan tjärnar belägna på mindre respektive större avstånd än 1 km från havet (Gomersall 1986). Men med referens till andra studier kan man ifrågasätta om just 1 km-gränsen är relevant för en sådan jämförelse.

Förekomst av lämpliga boöar. Det fanns ingen tendens till att tjärnar med lämpliga häckningsöar var mer attraktiva för häckande smålommar än tjärnar utan häckningsöar. Den genomsnittliga procentandelen år med häckning var 63% resp. 56% (Mann-Whitney U-test, $n=83$ resp. 12 tjärnar, $P=0,44$, tvåsidigt). Ungproduktionen var i genomsnitt något högre i tjärnar med lämpliga häckningsöar, 0,71 "stora" ungar per år jämfört med 0,61 "stora" ungar per år för tjärnar utan lämpliga häckningsöar, men skillnaden var inte statistiskt signifikant (Mann-Whitney U-test, $n=79$ resp. 12 tjärnar, $P=0,28$, tvåsidigt). Andelen ungvullar med två "stora" ungar skiljde sig inte mellan tjärnar med respektive utan lämpliga boöar, 30% resp. 33% (Mann-Whitney U-test, $n=73$ resp. 11 tjärnar, $P=0,84$, tvåsidigt).

I södra Finland och i Kanada har man noterat att häckningsframgången var högre för smålompar häckande på öar (Lokki & Eklöf 1984, Douglas & Reimchen 1988b). För ett havsfiskande smålomsbestånd i Västerbottens kustland noterades lyckade häckningar enbart för smålompar häckande på småöar (Skjällberg m.fl. 1999). På Shetlandsöarna fann man 1981–83 däremot ingen tendens till att smålompar häckande på småöar skulle vara mer framgångsrika, men predationsbilden där var annorlunda med enbart fåglar (t.ex. havstrut *Larus marinus*, labb *Stercorarius parasiticus* och storlabb *Stercorarius skua*) som predatorer (Gomersall 1986). Att placera boet på en ö kan alltså vara av betydelse för kläckningsframgången om risken för predation från däggdjur är påtaglig, men däremot kanske av mindre betydelse när fåglar är de dominerande predatorerna.

Genomströmmande vatten. Möjligen var tjärnar med genomströmmande vatten något mer attraktiva för häckande smålommar: Den genomsnittliga procentandelen år med häckning var 69% resp. 59% (Mann-Whitney U-test, $n=23$ resp. 72 tjärnar, $P=0,13$, tvåsidigt). Även unproduktionen var högre vid tjärnar med genomströmmande vatten; 0,81 resp. 0,66 "stora" ungar per år (Mann-Whitney U-test, $n=21$ resp. 70 tjärnar, $P=0,07$, tvåsidigt). Däremot fanns ingen signifikant skillnad vad gäller andelen ungvullar med två "stora" ungar, 25% resp. 32% (Mann-Whitney U-test, $n=21$ resp. 63 tjärnar, $P=0,77$, tvåsidigt).

Det är således under ruvningsstadiet som eventu-

ella fördelar med att häcka vid en tjärn med genomströmmande vatten ger utslag. Möjligen blir vattenståndsvariationerna i samband med regn, och därmed risken för översvämmande bon, mindre i tjärnar med genomströmmande vatten. Men vi saknar uppgifter om vattenståndsvariationerna i enskilda tjärnar, för en mera säker slutsats.

Häckningsframgången för smålompar som utnyttjar olika fiskevatten

15–20 klarvattenssjöar samt två vattendrag (Västerdalälven och Uvan) har använts som fiskevatten för det undersökta smålomsbeståndet. För sex sjöar (Bredsjön, Kappsjösystemet, Kvien, Nyckelhällsjön/Rönnhällsjön, Petsjön och Öjen) som nyttjats av fler än fem smålompar, har vi jämfört procentandelen tjärnar med häckning och den genomsnittliga unproduktionen per år och par (för sjöar och vattendrag som nyttjas av ett eller ett fåtal par blir precisionen i beräkningarna alltför grov för meningsfulla analyser). Primärdata redovisas i Appendix 5.

Det fanns en tendens till att den genomsnittliga andelen tjärnar med häckning i regel var högst för Kappsjösystemet och Öjen (70 resp. 66%) och lägst för sjösystemet Nyckelhällsjön/Rönnhällsjön (47%) ("Kendall coefficient of concordance", $W=0,31$, $N=6$ fiskesjöar, $k=10$ år, $P<0,01$, primärdata från Appendix 5). Däremot var det ingen motsvarande tendens till att unproduktionen för smålompar fiskande i vissa sjöar skiljde sig från par fiskande i andra sjöar ($W=0,10$, $N=6$ fiskesjöar, $k=10$ år, ej sign., primärdata från Appendix 5). Andelen ungvullar med två "stora" ungar var genomgående lägre för par fiskande i Öjen och Bredsjön, jämfört med de övriga sjöarna ($W=0,19$, $N=6$ fiskesjöar, $k=10$ år, $0,05<P<0,10$, primärdata från Appendix 5).

Det fanns ingen samvariation mellan åren mellan de olika fiskesjöarna, vare sig vad gäller andelen tjärnar med häckning eller unproduktionen ($W=0,20$ resp. 0,25, $N=10$ år, $k=6$ fiskesjöar, ej sign., primärdata från Appendix 5). Däremot var samvariationen mellan åren vad gäller procentandelen ungvullar med två "stora" ungar för par fiskande i de olika sjöarna signifikant ($W=0,32$, $N=10$ år, $k=6$ fiskesjöar, $0,02<P<0,05$, primärdata från Appendix 5). Detta tyder på att föräldrafågelnas förmåga att finna bytesfisk för ungarna varierat på ett likartat sätt i de olika sjöarna, och att det kan finnas bakomliggande, regionalt verkande faktorer som påverkat tillgången på bytesfisk på ett likartat sätt i olika vatten.

Sammanfattning av fågelskyddsaspekter för smålom

Vi bedömer att ungprouktionen varit tillräcklig för att bibehålla beståndet storlek på en oförändrad nivå inom vårt studieområde åren 1991–2000. Men en negativ trend i ungprouktionen kan inte uteslutas, även om tio år kan vara för kort tid för mer definitiva slutsatser; med tanke på att smålommen är en långlivad fågel och att variationerna mellan åren i ungprouktionen kan vara avsevärd, med enstaka ”goda” år och flera ”dåliga” år med låg ungprouktion däremellan (t.ex. Eriksson & Lindberg 1997). Under år med tidig häckningsstart är i regel kläckningsframgången såväl som ungaras överlevnad till flygg ålder högre.

Det är svårt att identifiera enstaka faktorer som varit av avgörande betydelse för häckningsframgången. Det finns indikationer på att den varit högre i häckningstjärnar med lämpliga boöar, och att predation är en viktig orsak till misslyckade häckningar.

Indikationen på en nedåtgående trend i ungprouktionen är ett motiv för en fortsatt övervakning av smålommens häckningsframgång. Den negativa trenden vad gäller procentandelen ungvullar med två ”stora” ungar (Figur 8) kan vara en varningssignal för försämrade fiskeförhållanden i fiskevattnen och ökade svårigheter för smålomsföräldrarna att mata sina ungar. Detta kan i sin tur vara en indikation på mer generella förändringar i fiskbeståndens sammansättning, som därför bör ges uppmärksamhet i framtida miljöövervakning och forskning. Sedan tidigare vet man att smålommen i stor utsträckning koncentrerar sitt födosök till sjöar med goda bestånd av laxartad fisk (t.ex. Rosenius 1942, Andersson 1988, Eriksson & Sundberg 1991, Borgström 1996); vanligtvis siklöja *Coregonus albula*, men i norrländska kraftverksmagasin även småvuxen sik *Coregonus* sp. (Bildström 2000) och i sydvästra Sverige också sjöar med goda bestånd av mörtartad fisk (Eriksson & Sundberg 1991). Vidare får fisken inte vara för stor, eftersom ungarna har svårt för att hantera och svälja byten som är större än ungefär 20 cm (Norberg & Norberg 1976, Eriksson m.fl. 1990). Eftersom dieten är koncentrerad till småvuxen lax- och mörtartad fisk, har smålommen bedömts vara mer sårbar än storlommen för förändringarna i fiskbestånden i försurningspåverkade sjöar (t. ex. Eriksson 1994).

Ruvande smålommar kan påträffas från början av maj till och med utgången av juli, och den senaste notering av en ruvande fågel gjordes den 8 augusti 1995. Om man bedömer att fritidsfiske eller annat friluftsliv kan störa de häckande smålommarna, bör

således eventuella restriktioner i tillträde till häckningsområden (t.ex. genom att inrätta fågelskyddsområden) gälla åtminstone för perioden 15 april–31 juli.

Tack

Flera personer har genom åren bidragit med smålomsobservationer. Följande har mer aktivt deltagit i inventeringarna: Janne Dahlén, Hans-Erik Eriksson, Börje Flygar, Lars Halvarsson, Harry Hedman, Bertil Helmersson, Birger Johansson, Bror-Erik Larsson, Åke Olsson och Sven-Erik Oscarsson. Mats Nordhag har hjälpt till med en del arealmätningar. David Okill, med mångårig erfarenhet av smålomsinventeringar på Shetlandsöarna, har faktagranskat den engelska texten. Börje Flygar har inspirerat till inventeringen genom ringmärkning av smålommar sedan början av 1970-talet. Under undersökningssperioden har han i det inventerade området ringmärkt 315 smålommar. Ekonomiska bidrag har erhållits ur Elis Wides fond och Alvins fond.

Referenser

- Alison, R. M. 1976. Oldsquaw brood behavior. *Bird Banding* 47: 210–213.
- Andersson, M. 1988. Smålommen i Västmanland. *Fåglar i Västmanland* 19: 85–93.
- Arvidsson, B.L., Boström, U., Dahlén, B., De Jong, A., Kolmodin, U. & Nilsson, S.G. 1992. The importance of mires as breeding habitat for wetland birds in Sweden. *Ornis Svecica* 2: 67–76.
- Ball, I.J., Gilmer, D.S., Cowardin, L. & Riechmann, J.H. 1975. Survival of wood duck and mallard broods in North-Central Minnesota. *J. Wildl. Manage.* 39: 776–780.
- Beintema, A.J. 1992. (Mayfield, a must; exercises in calculation of nesting success.) *Limosa* 65: 155–162 (på holländska, sammanfattning på engelska).
- Beintema, A.J. 1996. Inferring nest success from old records. *Ibis* 138: 568–570.
- Bildström, L. 2000. Smålommarna i Sandforsdammen. *Fåglar i Västerbotten* 25: 97–98.
- Booth, C.J. 1982. Fledging success of some Red-throated Divers in Orkney. *Scottish Birds* 12: 33–38.
- Borgström, E. 1993. Smålommen *Gavia stellata* som häckfågel i mellersta Värmland. *Värmlandsornitologen* 21: 44–49.
- Borgström, E. 1996. Smålommen i Hagfors kommun 1995. *Värmlandsornitologen* 24: 45–50.
- von Braun, C., Hessle, A.-C. & Sjölander, S. 1968. Smålommens (*Gavia stellata* L.) beteende under ungvårdnadstiden. *Zoologisk Revy* 30: 94–95.
- Cramp, S. & Simmons, K.E.L. 1977. *The Birds of Western Palearctic*, Vol. 1. Oxford University Press, Oxford.
- Dahlén, B. 1997. Inventering av smålom i Malungs socken 1996. *Fåglar i Dalarna* 30: 3–10.
- Dickson, L. 1992. The Red-throated Loon as an indicator of

- environmental quality. *Canadian Wildlife Service Occasional Paper* No. 73.
- Dickson, L. 1993. Breeding biology of Red-throated Loons in the Canadian Beaufort Sea Region. *Arctic* 48: 1–7.
- Douglas, S.D. & Reimchen, T.E. 1988a. Habitat characteristics and population estimate of breeding Red-throated Loons, *Gavia stellata*, on the Queen Charlotte Islands, British Columbia. *Canadian Field Naturalist* 102: 679–684.
- Douglas, S.D. & Reimchen, T.E. 1988b. Reproductive phenology and early survivorship in Red-throated Loons, *Gavia stellata*. *Canadian Field Naturalist* 102: 701–704.
- Dow, H. & Fredga, S. 1983. Breeding and natal dispersal of the Goldeneye, *Bucephala clangula*. *J. Anim. Ecol.* 52: 681–695.
- Duncan, D.C. 1983. Extensive overland movement of Pintail, *Anas acuta*, brood and attempted predation by hawks. *Canadian Field-Naturalist* 97: 216–217.
- Eberl, C. & Picman, J. 1993. Effects of nest-site location on reproductive success of Red-throated Loon (*Gavia stellata*). *Auk* 110: 436–444.
- Eriksson, M.O.G. 1978. Lake selection of Goldneye ducklings in relation to the abundance of food. *Wildfowl* 29: 81–85.
- Eriksson, M.O.G. 1994. Susceptibility to freshwater acidification by two species of loon: Red-throated Loon (*Gavia stellata*) and Arctic Loon (*Gavia arctica*) in southwest Sweden. *Hydrobiologia* 279/280: 439–444.
- Eriksson, M.O.G., Arvidsson, B. & Johansson, I. 1988. Habitatkaraktärer hos häckningssjöar för smålom *Gavia stellata* i sydvästra Sverige. *Vår Fågelvärld* 47: 122–132.
- Eriksson, M.O.G., Blomqvist, D., Hake, M. & Johansson, O. 1990. Parental feeding in the Red-throated Diver *Gavia stellata*. *Ibis* 132: 1–13.
- Eriksson, M.O.G. & Johansson, I. 1997. Smålommen *Gavia stellata* i sydvästra Sverige – beståndsutveckling och häckningsframgång. *Ornis Svecica* 7: 1–10.
- Eriksson, M.O.G., Johansson, I. & Ahlgren, C-G. 1992. Levels of mercury in eggs of Red-throated Diver *Gavia stellata* and Black-throated Diver *G. arctica* in Southwest Sweden. *Ornis Svecica* 2: 29–36.
- Eriksson, M.O.G. & Lindberg, P. 1997. Storlom och smålom i sydvästra Sverige. Sid. 34–39 i Josefsson, K. & Olsson, L. (red.) Miljötillståndet i Älvsborgs län – årsrapport från miljöövervakningen. *Länsstyrelsen i Älvsborgs län Rapport* 1997:6.
- Eriksson, M.O.G. & Lindberg, P. 1998. Projekt Lom 1997. Sid. 71–75 i SOF 1998 *Fågelåret* 1997. Sveriges Ornitologiska Förening, Stockholm.
- Eriksson, M.O.G. & Lindberg, P. 2000a. Projekt Lom 1999. Sid. 35–39 i SOF 2000 *Fågelåret* 1999. Sveriges Ornitologiska Förening, Stockholm.
- Eriksson, M.O.G. & Lindberg, P. 2000b. Påverkar kanadagässen *Branta canadensis* häckningsresultatet för smålom *Gavia stellata* och storlom *G. arctica*? *Ornis Svecica* 10: 85–94.
- Eriksson, M.O.G. & Sundberg, P. 1991. The choice of fishing lakes by the Red-throated Diver *Gavia stellata* and Black-throated Diver *G. arctica* during the breeding season in south-west Sweden. *Bird Study* 38: 135–144.
- Forbes, L.S. 1993. Avian brood reduction and parent-offspring “conflict”. *American Naturalist* 142: 82–117.
- Gibbons, D.W., Bainbridge, I.P., Mudge, G.P., Tharme, A.P. & Ellis, P.M. 1997. The status and distribution of the Red-throated Diver *Gavia stellata* in Britain in 1994. *Bird Study* 44: 194–205.
- Gomersall, C.H. 1986. Breeding performance of the red-throated diver *Gavia stellata* in Shetland. *Holarctic Ecology* 9: 277–284
- Götmark, F., Neergaard, R. & Åhlund, M. 1988. Storlommen i Fegen-Kalvsjön-Svansjöarna. *Länsstyrelsen i Älvsborgs län* 1988:8.
- Götmark, F., Neergaard, R. & Åhlund, M. 1989. Nesting ecology and management of the Arctic Loon in Sweden. *J. Wildl. Manage.* 53: 1025–1031.
- Götmark, F., Neergaard, R. & Åhlund, M. 1990. Predation of artificial and real Arctic Loon nests in Sweden. *J. Wildl. Manage.* 54: 429–432.
- Harvey, P.H., Greenwood, P.J. & Perrins, C.M. 1979. The role of dispersal in the great tit (*Parus major*): the causes, consequences and heritability of natal dispersal. *J. Anim. Ecol.* 48: 123–142.
- Johnson, D.H. 1979. Estimating nesting success: The Mayfield method and an alternative. *Auk* 96: 651–661.
- Lehtonen, L. 1970. Zur Brutbiologie des Prachtauchers, *Gavia a. arctica* (L.). *Ann. Zool. Fennici* 7: 25–60.
- Lindberg, P. 1968. Något som storlommens (*Gavia arctica* L.) och smålommens (*Gavia stellata* L.) ekologi. *Zoologisk Revy* 30: 83–88.
- Lindberg, P. 1971. Lommar. *Sveriges Natur Årsbok* 62: 140–145.
- Lokki, J. & Eklöf, K. 1984. Breeding success of the Red-throated Diver (*Gavia stellata*) in southern Finland. *Ann. Zool. Fennici* 21: 417–419.
- Mayfield, H. 1961. Nesting success calculated from exposure. *Wilson Bulletin* 73: 255–261.
- Mayfield, H. 1975. Suggestions for calculating nesting success. *Wilson Bulletin* 87: 456–466.
- Merrie, T.D.H. 1978. Relationship between spatial distribution of breeding divers and the availability of fishing waters. *Bird Study* 25: 199–122.
- Norberg, R.Å. & Norberg, U.M. 1971. Take-off, landing and flight speed during fishing flights of *Gavia stellata* (Pont.). *Ornis Scandinavica* 2: 55–67.
- Norberg, R.Å. & Norberg, U.M. 1976. Size of fish carried by flying Red-throated Divers *Gavia stellata* (Pont.) to nearly fledged young in nesting tarn. *Ornis Fennica* 53: 92–95.
- Okill, J.D. 1992. Natal dispersal and breeding site fidelity of Red-throated Divers *Gavia stellata* in Shetland. *Ringing & Migration* 13: 57–78.
- Okill, J.D. & Wanless, S. 1990. Breeding success and chick growth of Red-Throated Diver *Gavia stellata* in Shetland 1979–88. *Ringing & Migration* 10: 26–30.
- Reimchen, T.E. & Douglas, S. 1984. Feeding schedule and daily food consumption in Red-throated Loons (*Gavia stellata*) over the pre-fledging period. *Auk* 101: 593–599.
- Rosenius, P. 1942. *Svenska fåglar och fågelbon, femte bandet*. Gleerups, Lund.
- Skyllberg, U., Lessman, J. & Hansson, P. 1999. Häckningsmiljöns betydelse för häckningsframgången hos havsfiskande smålom *Gavia stellata* i Västerbotten. *Ornis Svecica* 9: 107–120.
- SOF. 1990. *Sveriges fåglar, 2:a upplagan*. Sveriges Ornitologiska Förening, Stockholm.

Summary

Breeding biology of the Red-throated Diver Gavia stellata in the core area of the Swedish population

A population of about 70 pairs of Red-throated Diver *Gavia stellata* was surveyed during a period of ten years, 1991–2000, within a 1820 km² area dominated of coniferous forests and mires in Malung Municipality (60°41' N, 13°43' E), Dalarna, Sweden (Figure 1). In the study area, Red-throated Divers breed in small tarns (most of them smaller than 1 ha) and forage in larger freshwater lakes up to 4.6 km from the breeding sites. Many of the fishing lakes are target for lime-treatment in order to counteract adverse effects on the fish stocks due to influence of air-borne acidifying pollutants.

A substantial proportion of the Swedish population of Red-throated Diver breed within a limited area in the south-central parts of the country. In Dalarna, Värmland and Västmanland, 370–440 pairs or approximately one third of the Swedish population of 1200–1400 pairs is found, according to assessments during the 1990's (Eriksson & Lindberg 1998). Our study sites are located within this core area.

Material and methods

Percentage of inhabited tarns, production of young and breeding success.

We used the following criteria for describing breeding parameters. *Stationary pair*: A pair of Red-throated Divers recorded at least twice, with an interval of at least two weeks between two successive observations, at a potential breeding site during the breeding season. *Breeding pair*: Breeding indications exist, such as mating, nest, eggs, incubating bird and/or chicks. *Successful breeding*: Breeding with at least one “large” (half grown – fledged) chick. *Replacement*: We judged that a replacement clutch had been laid only when a failure of the first breeding attempt could be confirmed. Thus, there is a risk that single breeding attempts detected late during the season erroneously have been classified as first clutches.

We used the following parameters for assessments of breeding success (primary data in Appendix 1). *Percentage of tarns with breeding in relation to the number of tarns surveyed*, in order to get an indication of the use of tarns (“number of tarns” refers to the number surveyed each year). *Production of young*,

calculated as the mean number of “large” chicks per breeding pair. Breeding attempts not followed until chicks became “large”, as well as attempts not detected until “large” chicks were recorded (without any previous record of mating, nest, eggs or incubation) were not included. Thus, the number of pairs used for these calculations is lower than the real number of breeding pairs for single years. *Percentage of successful breeding attempts with two “large” chicks*, in order to get an indication of the survival of chicks. These calculations also include breeding attempts not detected until after the chicks were hatched. *Breeding success* was assessed with the Mayfield method (Mayfield 1961, 1975, Johnson 1979, Beintema 1996). We split up the analyses in an assessment of *hatching success*, i.e. the probability that the clutch would hatch, and *brood rearing success*, i.e. the probability that at least one chick would survive until fledged age (primary data in Appendix 2). We also compared the probability of individual survival of chicks in broods with one and two chicks (primary data in Appendix 3).

Start of incubation

The date for start of incubation was assessed with the Mayfield method, setting this to the middle date between two successive observations (Beintema 1996 for details).

Size and location of nests

In 1991–1997, we collected the following data for the majority of nests. *Size*, i.e. largest and smallest inner diameter of the nest. *Distance from inner edge of nest to water edge*, following the “path” used by the nesting birds. *Distance from breeding islet to mainland shore* (i.e. solid ground).

Characteristics of the breeding tarns

For the various breeding tarns, we investigated the following parameters. *The use by breeding Red-throated Divers*, calculated as the percentage of years with breeding attempts in relation to the total number of years the tarn was surveyed. *The average production of young*, calculated as the mean number of “large” chicks per year. There was no case of more than one pair breeding at the same tarn.

The use of tarns and production of young were related to the following characteristics (primary data are summarized in Appendix 4). *Surface area*: In previous studies, small tarns (< 1 ha) have been

found to be more attractive or productive (e.g. in Shetland, Gomersall 1986, Okill & Wanless 1990). But the tarns must not be too small to allow for take-off and landing by adult birds (Norberg & Norberg 1971). *Distance to road*, as an indicator on disturbance from human activities. *Distance to foraging waters*: In various studies, transport of fish from foraging waters to the breeding tarns has been assumed to be energy demanding and thus affect the breeding success for pairs at tarns located distantly from the fishing waters (e.g. Eberl & Picman 1993, Eriksson & Johansson 1997). *Occurrence of suitable breeding islets*: Nests on small islets have often been assumed to be less susceptible to predation or human disturbance (e.g. Lokki & Eklöf 1984, Eriksson et al. 1988). *Water flowing through*: Tarns with and without well defined inflow(s) and outlet were compared, assuming that they were differently affected of water-level fluctuations, e.g. after heavy rainfall.

Comparisons between fishing lakes

We investigated if any differences in breeding success might be related to conditions in the fishing lakes. Six fishing lakes, each of them used by at least five breeding pairs in various tarns, were compared with reference to the average percentage of inhabited tarns, mean number of “large” chick per pair and year, and the average percentage of broods with two “large” chicks.

Results and discussion

Surveyed tarns and pairs

Most of the approximately 680 tarns (up to 8 ha in size) in the study area were visited at least once during the study period, and 130–150 tarns were visited every year. Our study includes 95 of these tarns, i.e. those where breeding was confirmed at least once during 1991–2000. Of these 95 tarns, 66–92 tarns were surveyed each year. 70 tarns (74%) were surveyed during nine or ten years, and 91 of them (96%) during at least five years (Table 1). In no case was more than one stationary breeding pair recorded in a single tarn.

The number of surveyed pairs varied from 42 pairs in 1991 to 74 pairs in 1999, and it increased significantly during the study period (Spearman $r_s=0.73$, $n=10$ years, $0.01 < P < 0.025$, data from Appendix 1). We believe that this increase was a combined affect of more effective fieldwork and a real increase in population size.

On average, stationary or breeding pairs were recorded in approximately two thirds of the surveyed tarns. The percentage of tarns inhabited increased between 1991–1999 (Figure 2, Spearman $r_s=0.93$ and 0.80, respectively for the percentage of tarns with stationary and breeding pairs, $n=9$ years, $P < 0.01$), indicating a population increase. The increasing trend was, however, broken (temporarily?) in 2000, when the lowest percentage of inhabited tarns over the whole study period was recorded.

Time of breeding start

The start of incubation of first clutches was spread over a period of approximately 1½ months, from mid-May until end of June. Replacements were initiated from early June until mid-July (Table 2). But for approximately half the number of pairs, the initiation of first clutches was concentrated to a limited period of around ten days, however the timing for this period differed between years (Table 2). There was no indication of any relationship between the percentage of tarns with breeding pairs and median date for start of incubation (Spearman $r_s=-0.26$, $N=10$ years, N.S.). There may be a weak relationship between early start of incubation and high temperature in May (Spearman $r_s=-0.44$, $N=10$ years, N.S.), while influence from precipitation was not important (Spearman $r_s = 0.24$, $N=10$ years, N.S.).

Production of young and breeding success

The average production was 0.76 “large” chicks per pair and year, with an indication of a decline during the study period (Figure 3). Thus, the production was on the same level as recorded for Central Sweden in 1994–99 (0.71 “large” chicks per pair and year), but lower than reported from southwestern and northern Sweden during the same period (Eriksson & Lindberg 2000a). The negative trend seems primarily to be related to a decreased percentage of successful breeding attempts with two chicks (Figure 8), while the trend concerning hatching success was less apparent (Spearman $r_s=-0.37$, $N=10$ years, N.S., data from Appendix 1).

With reference to other studies, we estimate that the average production of young in 1991–2000 was sufficient to maintain a stable population size. In Orkney, average production was 0.70 “large” chicks per pair and year in 1973–80 (13 pairs, Booth 1982), whereas it was much lower on Shetland averaging 0.44 “large” chicks per pair and year 1981–82 (91–

100 pairs, Gomersall 1986). From the beginning of the 1980's until 1994, the size of the Red-throated Diver population on Shetland declined from around 700 pairs to 390 pairs, while the number on Orkney was stable at 90–100 pairs (Gibbons et al. 1994). For an increasing Red-throated Diver population in southern Finland, the average production was 1.15 “large” chicks per pair and year (1979–82, 17–32 pairs, Lokki & Eklöf 1984).

There was an indication of a higher production of young in seasons with an on average early start of incubation (Figure 4). However, we did not find any tendency for a lower hatching success among late initiated breeding attempts within a single breeding seasons (in contrast to reports from Shetland, Gomersall 1986): Median date for start of incubation of first clutches did not differ between hatched and non-hatched clutches (Table 3, Wilcoxon signed ranks test, $P=0.50$, two-tailed, N.S.).

On average, at least one egg hatched in 63% of all incubated clutches, and in 91% of all broods at least one chick survived until “large” (half grown-fledged) age (calculated with the Mayfield method, primary data in Appendices 1 and 2). The production of young was clearly linked to hatching success (Figure 5). On average over the whole study period, 58% of all initiated breeding attempts were successful in the sense that at least one “large” chick was produced.

There were significant relationships between higher production of young and high temperature as well as low precipitation during May (Figures 6 and 7). But there was no tendency for any relationship between temperature in June and the production of young (Spearman $r_s = -0.10$, $N=10$ years, N.S.), while there might have been a negative influence of high precipitation (Spearman $r_s = -0.41$, $N = 10$ years, N.S.).

Replacements

On average, 15% of all failed first clutches were followed by a replacement clutch, but the percentage varied substantially between years from 4% in 1998 to 50% in 1992 (primary data from Appendix 1). We did not find any indication of a relationship between the percentage of replacements and median date for the initiation of first clutches (Spearman $r_s = -0.30$, $N=10$ years, N.S., primary data from Appendix 1 and Table 2).

The average production of young was lower among replacements than first clutches, 0.56 and 0.73 “large” chicks per pair and year, respectively, but the difference was not significant (Wilcoxon signed

ranks test, $P=0.27$, two-tailed, $N=10$ years). The same result was recorded in Shetland 1981–83 (Gomersall 1986), although it was interpreted as an effect of an overall lower breeding success among clutches initiated late in the season. As mentioned above, we did not find any such a tendency in our material. There was no relationship between years concerning the percentage of replacement clutches and the mean number of “large” young per pair (Spearman $r_s = 0.30$, $N=10$ years, N.S., data from Appendix 1).

Weather during May did not influence the occurrence of replacement clutches (Spearman $r_s = 0.04$ and 0.25 , respectively, for comparisons of the percentage of replacements with temperature and precipitation, respectively, $N= 10$ years, N.S.). But replacement clutches were more frequent in years with low precipitation in June (Spearman $r_s = -0.47$, $N=10$ years, $0.05 < P < 0.10$).

Median date for start of incubation of first clutches that later failed and was followed by replacements was 27 May (median date for five years), compared to 2 June for first clutches that failed without being followed by replacements (the comparison only included 1991, 1992, 1994, 1996 and 1997, due to insufficient information for the other years, Wilcoxon signed ranks test, $P=0.43$, two-tailed, N.S.). Hence, there was no “calendar effect” in respect to initiating a replacement clutch or not. However, replacements were more common when the first clutch failed during the first or second week of incubation, compared to when it occurred later. The average number of exposure days (according to the Mayfield method) was 13 days (mean for ten years) for failed first clutches followed by a replacement, compared to 19 days for failed first clutches not followed by any replacement (Wilcoxon signed ranks test, $P=0.03$, two-tailed).

Survival of chicks until fledging age

The percentage of broods with two “large” chicks decreased over the study period (Figure 8). There was a clear relationship between the percentage of broods with two large chicks and the mean number of “large” chicks per pair (Figure 9), i.e. both nestling survival and hatching success (Figure 5) affected the total production of young. Furthermore, there was a significant relationship between median date for start of incubation of first clutches and the percentage of broods with two “large” chicks (Figure 10), i.e. survival was higher in seasons with an early start of breeding. But there was no indication of lower

survival of chicks in late-hatched broods within each season. Median date for hatching of broods with and without loss of chicks during the period they were kept under observation did not differ (Table 4, Wilcoxon signed ranks test, $P=0.49$, two-tailed, N.S.).

The percentage of broods where both chicks survived until “large” age was lower in seasons with high precipitation during June (Spearman $r_s = -0.54$, $N=10$ years, $0.05 < P < 0.10$, primary data from Appendix 1), while precipitation during July was of no importance (Spearman $r_s = -0.27$, $N=10$ years, N.S., primary data from Appendix 1). Temperature seemed to have no effect (Spearman $r_s = -0.26$ and 0.00 for June and July, respectively, $N=10$ years, N.S., data from Appendix 1). Thus, it is during June, i.e. the first weeks after hatching, that the chicks are most susceptible to any adverse effects of rainy weather.

The individual probability for survival until fledging age was lower for chicks in “two-chicks” as compared to “one-chick” broods, 86% and 70% respectively (Figure 11, Wilcoxon signed ranks test, $P=0.04$, two-tailed). Furthermore, the variation in chick survival between years was larger for “two-chicks” compared to “one-chick” broods (Figure 11). At least in some years a single chick may substantially increase its probability for survival until fledging age if the other chick disappears. In most cases, we have no information on the reason for why chicks disappeared. However, based on other studies it is likely that differences between years in the survival of chicks are linked to feeding frequency (e.g. Reimchen & Douglas 1984, Eriksson et al. 1990). Aggression between Red-throated Diver chicks has been reported in various studies, and when it occurs the smallest or weakest chick may die already a few days after hatching (e.g. von Braun et al. 1998, Dickson 1992, 1993, Eberl & Pickman 1993). Furthermore, the difference in weight between two half-grown chicks in the same brood may be as large as 10%, and a single chick in a “one-chick” brood may weight almost as much as the largest chick in a “two-chicks” brood (as found in studies in Shetland, Okill & Wanless 1990). These results conform with knowledge acquired from other birds species with asynchronous hatching (e.g. herons, raptors) where the first hatched chick has an advantage over the smaller, later hatched ones, in competition between siblings for food offered by the parents.

We do not exclude the possibility that the decreasing trend in the percentage of broods with two “large” chicks reflects a general impairment of the availability of prey fish in our study area.

Overland movements between tarns

We have confirmed seven cases when non-fledged Red-throated Diver chicks have moved overland between tarns, up to a maximum of 350 m (Table 5). In five cases, travels have been directed from smaller to larger tarns, i.e. contrary to what might have been expected with reference to the larger percentage of broods with two “large” chicks in small tarns (Table 10). But one incitement for moving to a larger tarn might be better conditions for take-off and landing for the parents, and possibly also for the young birds when learning how to fly. Twice, a chick was observed to have disappeared in connection with overland movements between tarns.

Breeding success in relation to the size and location of nests.

Nests where clutches hatched were approximately 1 cm larger in diameter (Table 6). This might be an indication of higher incubation success by large-sized individuals, provided that large-sized individuals build larger nests and that nest size is related to size of the largest individual in the pair.

Distance between the nest and the water edge varied between 7 and 67 cm, but did not differ with reference to hatching success (means = 22 cm. and 21 cm., respectively; Table 6). For nests on islets, there was a (non-significant) indication of larger mean distance to the mainland shore for hatched (8.6 m) compared with for non-hatched (6.1 m) clutches (Table 6).

Nest site fidelity, and changes of nest sites and breeding tarns between breeding seasons

There was a clear indication that a limited number of tarns was used for the majority of breeding attempts. 40 tarns (42%) were used during at least 75% of the seasons they were surveyed. The remaining ones were used more sporadically, and 16 of them (17%) less than 25% of the years they were surveyed (Figure 12). The distribution of tarns with reference to the frequency they were used by breeding Red-throated Divers was significantly different from expected by chance ($\text{Chi}^2 = 15.69$, $\text{df}=3$, $P < 0.01$, two-tailed). The results indicate a high degree of nest fidelity, in accordance with previous studies on Shetland (Okill 1992).

In agreement to what is known for many other bird species, we found a tendency to shift to a new nest sites after a failure. Within tarns, on average 64% of all breeding attempts that were successful until

hatching were followed by breeding at the same location the following year, compared to 47% for breeding attempts that failed during incubation. But the tendency to shift to another location at the same tarn after a failure varied substantially between seasons and could only be confirmed with statistical significance for one year (Table 7). Considering the whole study period, a higher percentage of shifts to a new location during the following season was recorded for seven out of nine pair-wise comparisons between two successive years (Table 7; sign test: $N=9$ years, $P = 0.18$, two-tailed).

There was a stronger pattern to abandon a tarn after a breeding failure. On average 85% of all pairs that bred successfully in one year were found at the same tarn the following year, compared to 66% of the cases when breeding failed. This tendency was recorded for all pair-wise comparisons between two successive years (Table 8; sign test: $N=9$ years, $P = 0.04$, two-tailed). But again, also this tendency varied between years (Table 8). The increasing tendency to abandon a tarn after a breeding failure is in accordance with previous results for Red-throated Divers in e.g. Canada and on Shetland (Gomersall 1986, Dickson 1993).

Reasons for breeding failures

In most cases, it is difficult to confirm the reason for a breeding failure, and for more than 50% of the breeding failures we had no indication of what caused the failure (Table 9). Furthermore, some potential reasons, such as flooding, may be more easily confirmed than e.g. predation or abandoning after human disturbance.

Predation was the most frequently assumed reason for failure (Table 9). In most cases, these judgements were based on findings of egg shells or tracks from potential predators in close vicinity to the nest. We recorded indication of predation on eggs by Red Fox *Vulpes vulpes*, Raven *Corvus corax*, Crane *Grus grus* and larids. Also in previous studies of Red-throated Divers in North America (e.g. Eberl & Picman 1993, Dickson 1993) as well as in Sweden (Sjyllberg et al. 1999), investigators have judged predation to be a main reason for failures. But human disturbance and predation can be difficult to separate, as the risk for predation may increase if the incubating bird is forced to leave the nest (as has been shown for the Black-throated Diver *Gavia arctica*, Götmark et al. 1988, 1990).

Flooded nests. This has been confirmed in three cases only. Presumably, the Red-throated Diver is less susceptible to water-level fluctuations than the

Black-throated Diver, as the quagmire shores where the nests often are located, to some extent float with the water-level fluctuations.

Disturbance by Canada Geese. In nine cases, disturbance by Canada Geese *Branta canadensis* were judged to be the reason for failure. Thus, even if the expansion of Canada Geese does not seem to be any threat to the Red-throated Diver population on regional or national scales (Eriksson & Lindberg 2000b), single pairs may suffer.

Human disturbance. In five cases, we judged that human disturbance (anglers etc.) contributed to breeding failures, although this factor is difficult to separate from predation (see above).

Floating nesting islet. In two cases, we noted that breeding attempts failed when the breeding islet had broken adrift. However, there are also cases when Red-throated Divers successfully completed breeding on drifting islets.

Dead parents. We have too limited information to evaluate to what extent breeding failures can be linked to the death of parents. In three cases, breeding failures were linked to the finding of a dead adult. In one case, an incubating bird had been attacked by a raptor, presumably Goshawk *Accipiter gentilis* or Eagle Owl *Bubo bubo*, while the cause of death has not been confirmed for the two other individuals. In general, it is likely that disease and starvation contribute to an impaired physical condition, which in turn may make the birds more susceptible to predation.

Mortality among the chicks. Among divers, normally both eggs hatch but often one chick disappears soon after hatching (see above). In most cases when loss of chicks were confirmed, there was no indication of the cause of death. In three cases, however, predation by Pike *Esox lucius* has been assumed. Dead chicks have been found at six occasions, which indicate that starvation or disease may be the cause in some cases. Most of the dead chicks were small to half grown, although one of them was almost fledged.

Breeding in relation to characteristics of the breeding tarns

We found a weak but significant relationship between the percentage of years with breeding and the average production of young in various tarns (Spearman $r_s = 0.25$, $N=91$ tarns, $P=0.009$, data from Appendix 4). This result indicates the possibility of one or several common factors affecting the use of tarns as well as the breeding success.

Surface area of tarns. The main part of the breeding tarns were smaller than 1.0 ha (Figure 12), and the largest tarn used for breeding was 8.2 ha. We found no indication of any relationship between surface area and the frequency tarns were used for breeding (Table 10). But there was a weak but significant relationship between increasing surface area and lower percentage of broods with two “large” chicks, although this was not reflected in any relationship between surface area and the mean number of “large” young per pair (Table 10). The result is in accordance with a previous study in southwestern Sweden, where no relationship between surface area (0.5–7.0 ha) and the production of young was found (Eriksson & Johansson 1997). On Shetland, however, small tarns were more attractive for breeding Red-throated Divers and the hatching success higher in small tarns. These findings were linked to lower disturbance from anglers and more stable water-level (Gomersall 1986, Okill & Wanless 1990).

Distance to road. We did not find any indication that distance to roads affected breeding frequency or the production of young (Table 10). Thus, human disturbance, to the extent this is linked to the vicinity of roads, seemed not to affect breeding success. Furthermore, the decline of the Red-throated Diver population in southwestern Sweden during the middle of the 20th century, could not be related to the location of tarns in relation to roads or buildings (Eriksson et al. 1988). Moreover, neither on Shetland was there any link between low breeding success and distance to roads (Gomersall 1986).

Angling regularly occurred only at two tarns (Nos. 75 and 100, Appendix 4), and the low breeding frequency (nesting only in two out of ten years) at one of them might be related to disturbance. Angling has only been recorded more occasionally at the other tarns.

Distance to fishing lakes. The majority of the breeding tarns were located at a distance of less than 1 km from the closest foraging sites (Figure 14), and the most distant tarns were located 4.6 km from the fishing lake. There was no indication that distance to fishing lakes affected either the frequency by which the tarns were used for breeding or the production of young (Table 10). However, the percentage of broods with two “large” chicks was lower in tarns located more distantly from the fishing lakes (Table 10).

In southwestern Sweden, a relationship between higher breeding success and closer distance to fishing lakes was recorded in a study of 19 tarns located 0.7–13.1 km from the nearest fishing lake (Eriksson & Johansson 1997), i.e. a wider range than in the

present study. From a Canadian study (Eberl & Picman 1993), it was concluded that the hatching success was not related to distance to foraging waters, but there was a threshold value at approximately 9 km beyond which feeding frequency of chicks decreased. In Scotland (Merrie 1978) and Canada (Douglas & Reimchen 1988a), it has been found that Red-throated Divers seldom breed more than 8–9 km from the fishing waters.

Thus, all the breeding tarns in our study were located so close to fishing waters that no adverse effect was to be expected. We believe that this also may apply to other studies where no indication of any relationship between distance to fishing sites and breeding success has been found.

Occurrence of suitable breeding islets. We did not find any indication that tarns with suitable breeding islets were more attractive for breeding Red-throated Divers. The average percentage of years with breeding was 63% and 56%, respectively, for tarns with and without islets (Mann-Whitney U test, $n=83$ and 12 tarns, $P=0.44$, two-tailed). The production of young was somewhat (non-significantly) higher at tarns with islets, 0.71 and 0.61 “large” chicks per pair and year, respectively (Mann-Whitney U test, $n=79$ and 12 tarns, $P=0.28$, two-tailed). The percentage of broods with two “large” chicks did not differ for tarns with and without islets, 30% and 33% respectively (Mann-Whitney U test, $n=73$ and 11 tarns, $P=0.84$, two-tailed).

In southern Finland and in Canada, a higher breeding success was noted for Red-throated Diver pairs breeding on islets (Lokki & Eklöf 1984, Douglas & Reimchen 1988b). On Shetland, however, there was no indication of higher breeding success for pairs on islets (Gomersall 1986), but this might have been related to different predation pressures with a dominance of birds on Shetland (e.g. Great Black-backed Gull *Larus marinus*, Arctic Skua *Stercorarius parasiticus* and Great Skua *Stercorarius skua*; Gomersall 1986). Nest location on islets may be advantageous for protection against terrestrial mammal predators, but be less important when birds are the dominating predators.

Water flow-through. We found an indication that tarns with flowing-through water might have been more attractive for breeding Red-throated Divers. The average percentage of years with breeding was 69% versus 59% (Mann-Whitney U test, $n=23$ and 72 tarns, $P=0.13$, two-tailed). Also, the production of young tended to be higher at tarns with flowing-through water, 0.81 and 0.66 “large” young per pair and year, respectively (Mann-Whitney U test, $n=21$

and 70 tarns, $P=0.07$, two-tailed). But there was no significant difference in the percentage of broods with two “large” chicks, 25% and 32%, respectively (Mann-Whitney U test, $n=21$ and 63 tarns, $P=0.77$, two-tailed). We speculate that fluctuations in water level, e.g. after heavy rains, may be less pronounced in tarns with flowing-through water.

Comparison of breeding success of pairs using different fishing lakes

15–20 freshwater lakes and two water courses were confirmed as foraging sites for the Red-throated Diver population under study. For six fishing lakes, each of them used by at least five different pairs, we compared the average percentage of tarns with breeding, the production of young per pair and year and the average percentage of broods with two “large” chicks (primary data in Appendix 5).

There was no covariance between years, either for the average percentage of tarns with breeding or the production of young (Kendall coefficient of concordance $W=0.20$ and 0.25 , respectively $N=10$ years, $k=6$ fishing lakes, N.S. primary data from Appendix 5). But there was a significant covariance between years in the percentage of broods with two “large” chicks for pairs fishing at the different lakes ($W=0.32$, $N=10$ years, $k=6$ fishing lakes, $0.02 < P < 0.05$, primary data from Appendix 5). This result indicates that conditions for foraging varied in a similar way in different fishing lakes, and that a common factor acting on the region level affected the availability of prey fish.

Concluding remarks

In our study area, the production of young was enough to maintain a stable population size. But the indication of a negative trend at the end of the study period leads to some concern. The Red-throated Diver is a long-lived bird, and from previous

monitoring we know that variations between years may be large, with single “good” years interspaced by several years with low production (e.g. Eriksson & Lindberg 1997). We found that hatching success, as well as the survival of chicks until fledging age, were higher in seasons with an early breeding start.

It was difficult to identify single factors of decisive importance for breeding success. We found indications of higher breeding success at tarns with suitable breeding islets, and that predation was a main reason for breeding failures.

The indication of a decreasing trend in the production of young is an incitement for continued monitoring of the breeding success of Red-throated Divers in South-Central Sweden. The negative trend in the percentage of broods with two “large” chicks (Figure 8) may be an “early warning” of impaired foraging conditions and increased difficulties for the parents to feed the chicks. Thus, any link to changed foraging conditions needs to be more closely investigated. Red-throated Divers forage to a large extent in lakes with abundant stocks of small-sized salmonid fish such as various *Coregonus* species (e.g. Rosenius 1942, Andersson 1988, Eriksson & Sundberg 1991, Borgström 1996, Bildström 2000), and in southern Sweden also cyprinid fish (Eriksson & Sundberg 1991). Furthermore, the fish must not be too large for the chicks to handle and swallow (i.e. < 20 cm; Norberg & Norberg 1976, Eriksson et al. 1990). Because the diet is restricted to small-sized salmonid and cyprinid fish, the Red-throated Diver has been judged to be more susceptible than the Black-throated Diver for the ecological changes in freshwater lakes affected by acidification (e.g. Eriksson 1994).

Incubating Red-throated Divers can be found from early May until the end of July. In cases where human disturbance from anglers and other kinds of out-door recreation is to be kept under control, any restrictions should be valid at least for the period 15 April – 31 July.

Appendix 1. Primärdata med avseende på antalet undersökta tjärnar, antal par, häckningsframgång och väderleksförhållanden. N = antal par.

Primary data for the number of investigated terns, number of pairs, breeding success and weather conditions. N = number of pairs.

	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	Medel Mean
Undersökta tjärnar <i>Surveyed terns</i>											
Antal undersökta <i>Number surveyed</i>	66	78	80	85	86	91	90	88	91	92	
Antal (%) tjärnar med stationära par <i>Number (%) with stationary pairs</i>	42	48	53	59	61	62	66	64	67	54	
Antal (%) med fastställd häckning <i>Number (%) with breeding confirmed</i>	64%	62%	66%	69%	71%	68%	73%	73%	74%	59%	68%
	39	43	49	59	53	56	56	59	64	44	
	59%	55%	61%	69%	62%	62%	62%	67%	70%	48%	60%
Ungproduktion <i>Production of chicks</i>											
"Stora" ungar per stationärt par	0,66	1,00	0,98	0,85	0,54	0,48	0,51	0,70	0,43	0,69	
"Large" chicks per stationary pair	n=35	n=38	n=52	n=59	n=57	n=62	n=63	n=65	n=67	n=51	
"Stora" ungar per häckande par	0,69	1,15	1,06	0,84	0,63	0,54	0,60	0,81	0,73	0,53	0,76
"Large" chicks per breeding pair	n=29	n=33	n=47	n=58	n=49	n=56	n=53	n=58	n=64	n=40	
% ungpullar med två "stora" ungar	32%	50%	58%	39%	11%	20%	29%	35%	27%	4%	31%
% broods with two "large" chicks	n=25	n=28	n=33	n=36	n=28	n=25	n=28	n=37	n=37	n=25	
Häckningsframgång <i>Breeding success</i>											
Kläckningsframgång (Mayfield, App. 2) <i>Hatching success (Mayfield, App. 2)</i>	0,60	0,82	0,65	0,69	0,67	0,4	0,51	0,73	0,60	0,54	0,63
Ungvårdnadsframgång (Mayfield, App. 2) <i>Brood rearing success (Mayfield, App. 2)</i>	0,93	0,96	0,93	0,93	0,80	0,93	0,86	0,80	0,96	0,96	0,91
Häckningsframgång (Mayfield, App. 2) <i>Breeding success (Mayfield, App. 2)</i>	0,56	0,79	0,61	0,64	0,54	0,46	0,44	0,58	0,58	0,52	0,58
Individ. Ungöverlevnad (Mayfield, App.3) <i>Individual chick survival (Mayfield, App. 3)</i>											
Kullar med en unge <i>One-chick broods</i>	0,83	1,00	0,93	0,80	0,80	0,89	0,80	0,74	0,93	0,89	0,86
Kullar med två ungar <i>Two-chicks broods</i>	0,86	0,77	0,93	0,83	0,48	0,80	0,66	0,83	0,74	0,46	0,74
Omhäckningar <i>Replacements</i>											
Misslyckade första <i>Failed 1st clutches</i>	14	10	17	25	22	32	29	25	28	18	
Omhäckningar <i>Replacements</i>	2	5	1	4	3	3	6	3	1	1	
% omhäckningar % replacements	14%	50%	6%	16%	14%	9%	21%	12%	4%	6%	15%
"Stora" ungar per par, 1:a häckningar	0,69	1,09	1,02	0,81	0,61	0,52	0,57	0,78	0,63	0,58	0,73
"Large" chicks per pair, 1st clutches	n=29	n=33	n=47	n=58	n=49	n=56	n=53	n=58	n=64	n=40	
"Stora" ungar per par, omhäckningar	0,00	0,40	2,00	0,50	0,33	0,33	0,33	0,67	1,00	0,00	0,56
"Large" chicks per pair, replacements	n=2	n=5	n=1	n=4	n=3	n=3	n=6	n=3	n=1	n=1	
Väderförhållanden <i>Weather</i>											
Dygnsmiddeltemperatur, °C, i Malung <i>Daily mean temperature, °C, in Malung</i>											
– Maj <i>May</i>	7,8	11,2	10,5	8,2	7,1	5,8	7,1	9,4	7,4	10,2	
– Juni <i>June</i>	9,6	14,7	10,3	11,2	13,6	12,8	13,9	11,8	13,6	11,9	
– Juli <i>July</i>	16,3	14,1	13,4	19,0	14,7	13,6	16,9	13,7	15,8	13,9	
Nederbörd, mm, i Malung <i>Precipitation, mm, in Malung</i>											
– Maj <i>May</i>	18	29	50	11	75	75	172	29	39	107	
– Juni <i>June</i>	127	12	65	43	128	72	47	107	114	94	
– Juli <i>July</i>	48	70	92	61	81	119	35	86	64	133	

Appendix 2. Primärdata för beräkning av häckningsframgång, enligt Mayfield-metoden. N = antal par, a = antal exponeringsdagar, b = antal misslyckade kullar, S = daglig överlevnad, beräknad enligt Beintema (1996), S^L = häckningsframgång (L = ruvningsperiod 28 dagar, respektive period från kläckning tills ungarna blivit flygga 38 dagar; Gomerall (1986)).

	Ruvning <i>Incubation</i>	Ungvårdnad <i>Chick rearing</i>	Totalt <i>Total</i>
1991			
N	28	37	
a	550	1169	
b	10	2	
S	0,982	0,998	
S ^L	0,601	0,927	0,557
1992			
N	37	33	
a	1021	819	
b	7	1	
S	0,993	0,999	
S ^L	0,821	0,963	0,791
1993			
N	44	35	
a	832	1212	
b	13	2	
S	0,986	0,998	
S ^L	0,654	0,927	0,606
1994			
N	55	39	
a	1271	1377	
b	17	3	
S	0,987	0,998	
S ^L	0,693	0,927	0,642
1995			
N	45	33	
a	873	1064	
b	12	6	
S	0,986	0,994	
S ^L	0,674	0,796	0,536

Primary data for calculation of breeding success with the Mayfield method. N = Number of pairs, a = Number of exposure days, b = Number of failed clutches or broods, S = Daily survival, calculated according to Beintema (1996), S^L = Hatching or fledging success (L = incubation period 28 days, and fledging period 38 days, respectively; Gomersall (1986)).

	Ruvning <i>Incubation</i>	Ungvårdnad <i>Chick rearing</i>	Totalt <i>Total</i>
1996			
N	50	26	
a	934	955	
b	24	2	
S	0,975	0,998	
S ^L	0,492	0,927	0,456
1997			
N	45	30	
a	863	1011	
b	18	4	
S	0,980	0,996	
S ^L	0,509	0,859	0,437
1998			
N	51	45	
a	1046	1479	
b	12	9	
S	0,989	0,994	
S ^L	0,734	0,796	0,584
1999			
N	53	38	
a	770	1419	
b	14	1	
S	0,982	0,999	
S ^L	0,601	0,963	0,578
2000			
N	29	28	
a	610	1525	
b	14	2	
S	0,978	0,999	
S ^L	0,536	0,963	0,516

Appendix 3. Primärdata för beräkning av individuell ungförellevnad i kullar med en respektive två ungar, enligt Mayfield-metoden. N = antal ungar, a = antal exponeringsdagar, b = antal försvunna ungar, S = daglig överlevnad, beräknad enligt Beintema (1996), S^L = Sannolikhet för överlevnad till flygg ålder (L = period från kläckning tills ungararna blivit flygga, 38 dagar; Gomersall (1986)).

	Kullar med en unge <i>One-chick broods</i>	Kullar med två ungar <i>Two-chicks broods</i>
1991		
N	18	18
a	394	450
b	2	2
S	0,995	0,996
S ^L	0,827	0,859
1992		
N	19	38
a	316	1006
b	0	7
S	1,00	0,993
S ^L	1,00	0,767
1993		
N	15	48
a	408	1608
b	1	6
S	0,998	0,998
S ^L	0,927	0,927
1994		
N	26	40
a	694	1366
b	4	7
S	0,994	0,995
S ^L	0,796	0,827
1995		
N	29	20
a	853	422
b	5	8
S	0,994	0,981
S ^L	0,796	0,482

Primary data for calculation of individual chick survival in broods with one or two chicks, with the Mayfield method. N = Number of chicks, a = Number of exposure days, b = Number of lost chicks, S = Daily survival, calculated according to Beintema (1996), S^L = Hatching of fledging success (L = period between hatching and fledging, 38 days; Gomersall (1986)).

	Kullar med en unge <i>One-chick broods</i>	Kullar med två ungar <i>Two-chicks broods</i>
1996		
N	20	20
a	637	636
b	2	4
S	0,997	0,994
S ^L	0,892	0,796
1997		
N	20	34
a	511	1000
b	3	11
S	0,994	0,989
S ^L	0,796	0,657
1998		
N	31	36
a	896	1166
b	7	6
S	0,992	0,995
S ^L	0,736	0,826
1999		
N	28	34
a	886	1066
b	1	9
S	0,998	0,992
S ^L	0,927	0,736
2000		
N	27	18
a	746	338
b	2	7
S	0,997	0,980
S ^L	0,892	0,464

Appendix 4. Primärdata för egenskaper hos häckningstjärnarna. Nr = tjärn nummer, År = antal år då tjärnen inventerats, Häck. = procent år med häckning, Stora u. = medelantalet stora ungar per par och år (antal år med data inom parentes), 2 stora u. = medelprocenten ungvullar med två ”stora” ungar (antal år med data inom parentes), Ha = areal, ha, Väg = avstånd till väg i km, Sjö = avstånd till fiskevatten i km, Ö = antal lämpliga häckningsöar, Str. = genomströmmande vatten.

Primary data for breeding tarn characteristics. No. = number of the tarn; Yr = number of years surveyed; Breed. = percentage of years with breeding; Large y. = mean number of large young per pair and year (number of years in parentheses); 2 large y. = mean percentage of broods with two large young (number of years with data in parentheses); Ha = surface area, ha; Road = distance to road, km; Lake = distance to fishing water, km; Isl. = occurrence of appropriate breeding islets; Str. = occurrence of water flowing through.

Nr No.	År Yr	Häck. Breed.	Stora u. Large y.	2 stora u. 2 large y.	Ha Ha	Väg Road	Sjö Lake	Ö Isl.	Str. Str.
1	10	70%	0,57 (7)	33% (3)	1,1	1,0	0,7	1	1
2	10	100%	0,90 (10)	29% (7)	0,7	0,7	0,2	1	0
3	10	20%	0,00 (2)	–	0,2	0,2	0,5	1	0
4	10	100%	1,13 (8)	43% (7)	2,1	1,4	0,6	1	1
5	10	90%	0,78 (9)	17% (6)	0,8	1,3	0,2	1	1
6	10	60%	0,50 (6)	0% (3)	0,3	1,3	0,5	1	0
7	10	10%	1,00 (1)	0% (1)	0,5	1,5	0,9	1	0
8	10	40%	0,75 (4)	50% (2)	0,4	1,8	1,3	1	0
9	10	100%	0,60 (10)	0% (6)	0,4	1,5	1,3	1	0
11	10	20%	0,00 (2)	–	2,0	0,3	0,9	1	0
12	10	90%	0,89 (9)	14% (7)	0,8	0,8	0,9	1	0
21	10	100%	1,22 (9)	50% (8)	0,3	0,3	1,9	1	1
23	10	70%	0,71 (7)	0% (5)	1,3	0,3	1,1	1	0
24	10	80%	0,75 (8)	20% (5)	0,7	0,7	0,7	1	0
25	10	80%	0,71 (7)	75% (4)	0,7	0,5	0,4	1	0
26	10	30%	0,67 (3)	100% (1)	0,2	0,0	0,2	1	0
27	10	100%	0,56 (9)	25% (4)	7,2	0,3	0,0	1	1
28	10	10%	0,00 (1)	–	0,7	0,7	0,9	1	0
29	10	80%	0,63 (8)	0% (5)	0,8	0,7	0,9	1	0
30	10	50%	0,60 (5)	0% (3)	0,7	0,6	0,3	1	0
31	10	90%	0,56 (9)	67% (3)	0,2	0,2	0,4	1	0
32	9	89%	0,88 (8)	75% (4)	0,4	0,1	0,5	1	0
33	10	70%	1,17 (6)	33% (6)	1,3	0,6	0,7	1	1
34	10	70%	1,14 (7)	33% (6)	0,6	0,5	0,5	1	1
36	10	60%	0,83 (6)	25% (4)	0,5	0,5	3,1	1	0
37	8	25%	0,00 (1)	–	0,7	0,5	4,5	0	1
38	9	78%	0,43 (7)	0% (3)	1,7	0,4	4,6	1	0
40	8	23%	0,00 (1)	100% (1)	0,7	0,4	4,6	1	0
41	10	60%	0,50 (6)	0% (4)	0,8	0,7	1,2	1	0
43	9	78%	0,43 (7)	50% (2)	0,6	0,8	0,9	1	0
44	9	67%	0,00 (6)	–	0,5	0,8	0,2	1	0
45	6	17%	–	0% (1)	2,6	0,6	0,6	1	1
46	7	43%	1,00 (3)	50% (2)	0,2	0,4	3,0	1	0
47	8	13%	1,00 (1)	0% (1)	0,6	0,2	0,2	1	0
48	8	13%	0,00 (1)	–	0,6	0,2	0,2	1	0
49	4	75%	1,00 (2)	0% (3)	0,9	0,4	1,5	1	1
50	9	11%	–	0% (1)	1,8	0,4	4,4	1	1
51	10	90%	1,11 (9)	67% (6)	0,3	0,2	0,4	0	0
52	10	100%	0,40 (10)	33% (3)	0,4	0,1	0,2	0	0
53	10	90%	0,44 (9)	100% (2)	0,9	0,1	0,2	1	0
54	10	40%	0,25 (4)	0% (1)	0,9	0,1	1,0	0	0
55	10	90%	0,38 (8)	0% (3)	0,7	0,3	1,0	1	1
56	10	80%	0,75 (8)	20% (5)	2,3	0,6	0,2	0	0

Appendix 4. fortsättning *continued*

Nr No.	År Yr	Häck. Breed.	Stora u. Large y.	2 stora u. 2 large y.	Ha Ha	Väg Road	Sjö Lake	Ö Isl.	Str. Str.
57	10	90%	1,33 (9)	71% (7)	3,5	0,6	1,0	1	0
58	10	80%	0,17 (6)	0% (2)	4,1	0,3	0,5	1	0
59	8	50%	0,67 (3)	33% (3)	7,0	0,6	0,5	1	1
60	10	30%	0,00 (3)	–	1,7	0,7	0,1	0	0
61	10	90%	1,22 (9)	38% (8)	0,5	0,4	0,2	1	0
62	10	60%	0,83 (6)	25% (4)	0,8	0,3	0,5	1	0
63	8	25%	2,00 (2)	100% (2)	0,7	0,1	0,9	0	0
65	7	100%	0,83 (6)	20% (5)	2,9	0,5	1,0	1	1
66	7	71%	1,00 (5)	0% (5)	0,4	0,3	0,5	0	0
67	7	71%	1,25 (4)	50% (4)	1,1	1,3	1,4	1	1
68	7	86%	1,17 (6)	75% (4)	0,4	0,5	0,6	1	0
69	4	50%	1,00 (1)	50% (2)	0,3	0,9	0,0	1	0
70	9	33%	0,67 (3)	0% (2)	1,4	0,9	1,0	1	1
72	9	100%	1,13 (8)	25% (8)	0,9	0,6	1,0	1	1
73	10	30%	0,50 (2)	0% (1)	0,9	0,2	0,2	1	0
74	10	80%	1,25 (8)	67% (6)	0,4	0,1	0,1	1	1
75	10	20%	1,00 (2)	100% (1)	2,0	0,1	0,7	1	0
76	9	22%	0,00 (1)	0% (1)	5,0	0,1	0,5	1	0
77	5	80%	1,00 (3)	0% (4)	1,6	0,7	1,7	1	1
78	3	67%	1,50 (2)	50% (2)	1,9	0,2	0,3	1	1
79	10	10%	1,00 (1)	0% (1)	0,1	0,2	3,4	1	0
80	10	20%	1,00 (2)	100% (1)	0,2	0,2	0,3	1	0
81	10	70%	0,71 (7)	25% (4)	0,3	0,2	0,2	1	0
82	10	90%	1,00 (9)	29% (7)	0,3	0,3	0,1	1	0
83	10	30%	0,00 (3)	–	0,5	0,5	0,2	0	0
84	9	78%	0,83 (6)	50% (4)	0,2	0,9	0,0	1	0
85	9	67%	1,20 (5)	100% (4)	1,2	1,1	0,7	1	0
86	10	10%	–	0% (1)	8,5	0,7	0,7	1	0
87	10	70%	0,57 (7)	33% (3)	0,5	1,6	0,6	1	0
88	10	70%	0,67 (6)	0% (4)	0,7	0,5	0,6	1	0
89	10	70%	1,33 (6)	50% (6)	1,4	0,1	0,7	1	0
90	10	10%	1,00 (1)	0% (1)	1,6	0,3	0,6	1	0
91	10	90%	0,67 (9)	20% (5)	1,4	0,1	0,1	1	0
92	10	90%	0,71 (7)	33% (6)	1,4	0,2	0,3	1	0
93	10	90%	0,56 (9)	0% (5)	0,3	1,1	1,2	1	0
95	10	50%	0,00 (5)	–	1,3	0,4	0,5	0	0
96	9	100%	0,67 (9)	20% (5)	0,5	0,1	2,5	1	0
97	9	89%	0,57 (7)	33% (3)	1,3	0,2	2,2	1	0
98	7	14%	–	0% (1)	1,6	0,6	1,8	1	0
99	10	100%	1,20 (10)	33% (9)	0,6	1,0	0,1	1	0
100	9	100%	1,13 (7)	50% (6)	3,0	0,2	1,0	1	0
101	10	60%	0,33 (6)	0% (2)	0,7	0,3	1,5	1	0
102	10	30%	1,00 (3)	50% (2)	2,3	0,0	1,8	1	1
103	10	30%	1,00 (3)	50% (2)	1,0	1,0	2,3	1	0
104	7	57%	0,25 (4)	0% (1)	0,8	0,4	0,7	1	0
105	9	67%	0,67 (6)	33% (3)	0,6	1,3	0,4	1	0
106	5	60%	0,00 (3)	–	6,9	0,1	0,2	1	1
107	5	80%	0,75 (4)	0% (3)	0,4	0,4	1,5	1	0
108	5	80%	0,50 (4)	0% (2)	1,9	0,3	0,1	1	0
109	10	10%	0,00 (1)	–	0,2	0,1	0,9	1	0
110	5	60%	0,33 (3)	0% (1)	0,8	0,5	1,3	0	0
111	2	100%	0,00 (1)	0% (1)	1,3	0,4	3,4	1	1

Appendix 5. Primärdata för fiskesjöar. Koordinater enligt Rikets nät. Avstånd är medelavståndet till samtliga tjärnar från vilka lommarna fiskar i respektive sjö, ”Stora” ungar är medelantal ”stora” ungar per häckande par, % med 2 ”stora” är medelandelen kullar med två ”stora” ungar.

Primary data for fishing lakes. Co-ordinates according to the Swedish national grid. Distance is the mean distance to all tans from which the divers fish in each lake, “Large” young is the mean number of “large” young per breeding pair, % with 2 “large” is the mean percentage of broods with two “large” young.

Sjö, koordinater, distance <i>Lake; co-ordinates, distance</i>	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	Medel <i>Mean</i>
Bredsjön											
(668028; 139334); 0,8 km (n=11)											
Undersökta tjärnar <i>Surveyed tarns</i>	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11	
Med häckning <i>With breeding</i>	5	6	8	9	8	8	6	7	8	4	
% med häckning % <i>with breeding</i>	45	55	73	82	73	73	55	74	73	36	64
”Stora” ungar <i>”Large” young</i>	0,60	1,33	0,38	0,78	0,88	0,63	0,50	1,00	0,75	0,50	0,74
Antal par <i>No. of pairs</i>	5	6	8	9	8	8	6	6	8	4	
% with 2 ”stora” % <i>with 2 ”large”</i>	50	60	0	17	0	25	0	17	50	0	22
Antal par <i>No. of pairs</i>	2	5	3	6	7	4	1	6	4	2	
Holmsjön-Kappsjösystemet											
(671301; 138338); 0,6 km (n=15)											
Undersökta tjärnar <i>Surveyed tarns</i>	9	11	11	13	14	15	14	15	14	15	
Med häckning <i>With breeding</i>	8	8	7	10	9	11	8	10	11	8	
% med häckning % <i>with breeding</i>	89	73	64	77	64	73	57	67	79	53	70
”Stora” ungar <i>”Large” young</i>	1,17	0,83	0,86	0,78	1,11	0,36	0,57	0,70	0,73	0,88	0,80
Antal par <i>No. of pairs</i>	6	6	7	9	9	11	7	10	11	8	
% with 2 ”stora” % <i>with 2 ”large”</i>	43	67	50	33	43	33	100	40	60	17	47
Antal par <i>No. of pairs</i>	7	3	4	6	7	3	3	5	5	6	
Kvien											
(669437; 138966); 1,6 (n=19)											
Undersökta tjärnar <i>Surveyed tarns</i>	12	16	18	19	19	19	18	17	17	18	
Med häckning <i>With breeding</i>	8	9	10	10	8	12	10	11	9	5	
% med häckning % <i>with breeding</i>	67	56	56	53	42	63	56	65	53	28	54
”Stora” ungar <i>”Large” young</i>	0,20	1,00	1,10	0,90	0,25	0,50	0,50	0,27	0,67	0,75	0,64
Antal par <i>No. of pairs</i>	5	8	10	10	8	12	10	11	9	4	
% with 2 ”stora” % <i>with 2 ”large”</i>	50	33	83	80	0	20	33	50	0	0	35
Antal par <i>No. of pairs</i>	4	6	6	5	2	5	6	2	6	4	
Petsjön											
(672639; 136883); 0,7 km (n=5)											
Undersökta tjärnar <i>Surveyed tarns</i>	4	4	4	4	4	4	5	5	5	5	
Med häckning <i>With breeding</i>	1	4	2	3	2	2	3	3	3	3	
% med häckning % <i>with breeding</i>	25	100	50	75	50	50	60	60	60	60	59
”Stora” ungar <i>”Large” young</i>	1,00	2,00	2,00	0,33	0,50	1,50	2,00	1,00	0,67	0,67	1,17
Antal par <i>No. of pairs</i>	1	2	2	3	2	2	2	3	3	3	
% with 2 ”stora” % <i>with 2 ”large”</i>	0	67	100	0	0	50	67	0	0	0	28
Antal par <i>No. of pairs</i>	1	3	2	1	1	2	3	3	2	2	
Rönnhällssjön – Nyckelhällssjön											
(673649; 136631); 0,4 km (n=11)											
Undersökta tjärnar <i>Surveyed tarns</i>	9	11	11	11	11	11	11	11	11	11	
Med häckning <i>With breeding</i>	4	6	6	7	4	4	6	3	6	5	
% med häckning % <i>with breeding</i>	44	55	55	64	36	36	55	27	55	45	47
”Stora” ungar <i>”Large” young</i>	1,00	1,67	1,17	1,29	0,25	1,25	0,33	0,67	0,17	0,40	0,82
Antal par <i>No. of pairs</i>	3	3	6	7	4	4	6	3	6	5	
% with 2 ”stora” % <i>with 2 ”large”</i>	33	60	40	50	0	25	0	100	0	0	31
Antal par <i>No. of pairs</i>	3	5	5	6	1	4	2	1	1	2	

Appendix 5, fortsättning *continued*

Sjö, koordinater, distance <i>Lake; co-ordinates, distance</i>	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	Medel <i>Mean</i>
Öjen (674350; 139682 ; 1,2 km (n=20											
Undersökta tjärnar <i>Surveyed tarns</i>	9	14	14	15	15	19	19	18	20	19	
Med häckning <i>With breeding</i>	5	7	9	11	11	10	14	15	16	10	
% med häckning <i>% with breeding</i>	56	50	64	73	73	53	74	83	80	53	66
"Stora" ungar <i>"Large" young</i>	0,75	1,00	1,25	0,64	0,45	0,20	0,36	1,07	0,69	0,25	0,56
Antal par <i>No. of pairs</i>	4	5	8	11	11	10	14	14	16	8	
% with 2 "stora" <i>% with 2 "large"</i>	33	25	57	17	0	0	0	55	10	0	20
Antal par <i>No. of pairs</i>	3	4	7	6	5	2	5	11	10	4	

Abundance of owls and Bramblings *Fringilla montifringilla* in relation to mast seeding in south-eastern Sweden

STEFAN LITHNER & K. INGEMAR JÖNSSON

Abstract

We investigated the relationship between mast seeding in beech *Fagus sylvaticus* and oak *Quercus spp.*, and the occurrence of the rodent-dependent predators Tengmalm's Owl *Aegolius funereus*, Long-eared Owl *Asio otus* and Tawny Owl *Strix aluco* in south-eastern Sweden (Blekinge) 1992–2000. We also compared available data on seed production with data on winter flocks of Brambling *Fringilla montifringilla*, mainly depending on beech seeds as winter food. Years of good beech mast production were followed by years of high frequency of Tengmalm's Owl and Long-eared Owl, indicating a rapid numerical response to improved food conditions. The Tawny Owl did not respond in the same way, but tended to reach high densities two years after mast seeding. These results suggest that mast seed production may influence the populations of rodent-

feeding predators, and that the numerical response may be very rapid in potentially nomadic specialist predators. This was indicated particularly for the Tengmalm's Owls arriving in Blekinge rather late in spring of 1999. Winters following good beech mast production normally held large numbers of Bramblings. However Bramblings were absent in Blekinge during the winter of 1992/93 despite the very good year for beechnut production in 1992. Thus, low number of Bramblings was no reliable indication for low numbers of owls the following spring.

Stefan Lithner, Vinkelgatan 26B, 374 38 Karlshamn. E-mail: s.lithner@delta.telenordia.se
K. Ingemar Jönsson, Department of Theoretical Ecology, Lund University, Ecology Building, S-223 62 Lund, Sweden.

Received 15 June 2001, Accepted 22 March 2002, Editor: T. Pärt

Introduction

Population densities and breeding parameters in owls feeding on rodents are well known to vary depending on their prey densities (Hörnfeldt 1978, Korpimäki 1984, Korpimäki & Nordahl 1989). In northern Fennoscandia (north of 61°), rodent populations commonly show cyclicity, with peaks every 3–5 years, resulting in corresponding cyclicity in predator populations (Hansson & Henttonen 1985). In a transition zone from latitude 61°, cyclicity gradually diminishes towards the south. South of latitude 59° rodent populations are known to be non-cyclic (Hansson 1984, 1999). The causal factors behind these patterns remain controversial (e.g. Stenseth & Ims 1993, Korpimäki & Krebs 1996).

In southern and south-western Europe populations of small mammals are more stable than in northern Europe (Hansson & Henttonen 1985). However, outbreaks among small rodents occur and are known

to follow high seed productions of European beech and oak (Jensen 1982, Hörnfeldt et al. 1986, Hansson et al. 2000). Forests dominated by oak in central Europe show clear peaks in rodent populations every 6–9 years following massive seed production (e.g. Hansson et al. 2000). Jensen (1982) showed that outbreaks among forest rodents in eastern Jutland, Denmark, occurred only after mast seeding in beech. Following large mast seeding in late summer and autumn, forest rodents breed more or less continuously until late summer the following year, in contrast to the normal breeding season from April through September (e.g. Jensen 1982). These forest rodent populations reached very high densities in the next autumn, followed by a pronounced decline in the following winter (e.g. Hansson et al. 2000). Two factors that probably play important roles for this decline are predators and shortage of food (e.g. Hansson et al. 2000). According to Erlinge et al.

(1983) predators have a high capacity to reduce the densities in non-cyclic populations of small rodents in southern Sweden. Interestingly, in southern Scandinavia, fluctuations in small mammal population densities co-vary only during mast seeding (Hansson & Henttonen 1985), indicating a strong general effect on small mammal populations by mast seeding.

Availability of seeds seem to be extremely difficult to forecast from one year to another and may vary from 5000 kg per hectare to no seeds at all (see review in Jedrzejewski & Jedrzejewska 1996). If by chance oak and beech get heavy mast seeding two years in a row the increase in numbers of forest rodents continues (Hansson et al. 2000). Years with abundant beech seed crops occur at two to ten year intervals (Matthews 1955, Drozd 1966, Zemanek 1972, Jensen 1982, Nilsson 1985), but they rarely coincide with those of oak (Bergstedt 1965, Nilsson 1985).

By affecting the populations of small mammals, mast seeding should also have an indirect effect on the population dynamics of rodent feeding owls, but few data on this are available. In years of mast seeding, seed eating birds such as the Brambling may occur in large numbers during winters in southern Sweden. Since seed eating birds may compete with forest living rodents for seeds, presence of large numbers of such birds may reduce the effect that mast seeding has upon rodent populations and their predators.

In this paper, we analyse the relationships between three species of owls, wintering Bramblings *Fringilla montifringilla*, and mast seeding, in southern Sweden. The owls studied were Tengmalm's Owl *Aegolius funerus*, Long-eared Owl *Asio otus* and Tawny Owl *Strix aluco*, all more or less dependent on availability of small rodents. Tengmalm's Owl and Long-eared Owl are regarded as nomadic or migratory vole specialist predators, while Tawny owl is considered a resident generalist predator (Korpimäki 1992).

Methods

Study area

Among five topographical zones in Blekinge distinguished by Björnsson (1946) our study includes observations in the Forest Zone, the Median Zone, and to some extent also the Coastal Zone. Our main study area in the Forest Zone (~65% forest) is situated in the north-central part of the province Blekinge, south-eastern Sweden (56° 20' N, 14° 50' E). The forest was dominated by 49% spruce (*Picea*) and

21% pine (*Pinus*), but with interspersions of about four per cent of beech and oak distributed in patches (W. Olsson, Board of Forestry, Blekinge, pers. comm.). Close to 60% of the trees in the forested area in the district were over 50 years old and 13 % were over 90 years old (Skogsvårdsstyrelsen 1995).

The Median Zone has a more even distribution of arable fields, deciduous forest and coniferous forest (about 30% each). The Coastal Zone has a relatively open landscape, but varies considerably. The Bräkne-Hoby transect, situated about five km from the coast, consists of 17% arable fields, 51% coniferous forests and 18% deciduous forest (8% beech forest, 5% oak and 5% other deciduous forest) (data from local property assessments).

Data on owl occurrence

Data on owl occurrence were collected from five point transects ("Main Transects"), situated along small roads in the Forest Zone in the years 1993–1997. In one of these transects, monitoring was continued during 1998–2000. Each transect included 13–24 points at 2 km intervals, and all transects a total of 94 census points. Transect recordings were carried out twice each year about one month apart during late winter and early spring (13 February–1 May) with the majority (83%) in the period between 8 and 31 March. At each point, all owls heard during exactly 3 minutes were noted (see Holmberg 1979). Advertising calls as well as pair-formation calls and different types of contact calls were registered.

Transect censuses were carried out under good weather conditions (light winds, no precipitation) between 22.00 and 03.00 hrs. Each point was considered to be an independent unit. Thus at a particular point all owls were counted regardless of whether some individual owls may have been recorded previously. Due to differences in transect length an index of owl density was calculated by dividing the total number of recorded owls along a transect by the number of points in the transect.

In addition to the Main Transects, we obtained data on owl occurrence from two other areas. During 1998–2000 owls were counted along a 27 km long transect (18 points, inter-point distance ~1.5 km, monitored 2–5 times annually in central Blekinge, east and south of the village Bräkne-Hoby ("Bräkne-Hoby Transect") in the Coastal Zone.

Also, from 1994 through 2000, Long-eared Owls were censused in the beginning of June using the same method as described above along a 9.5 km long transect, with stops every 0.5 km, in the Median

Zone north of Karlshamn ("Median Transect"; J. Wolgast, pers. comm.) Since breeding of Long-eared Owl seems to increase from north to south in Blekinge (Blekinge Ornitologiska Förening 1993, Monthly reports from The Ornithological Society of Western Blekinge (VBOF) 1991–2000) we also used information on reported breedings of Long-eared Owls in our study area presented in the monthly reports by VBOF. These data were based on voluntary reports by local ornithologists. Comparisons in variation between years in the number of reported breeding Long-eared Owls should therefore be made with some caution.

Production of beech mast and acorns

Quantitative data on beech mast production during 1992–1999 were collected from seven sites in the Ryssberget area in the north-easternmost part of the province of Scania adjacent to Blekinge, between five and 90 km from our transects, by P.-M. Ekö, Swedish University of Agricultural Sciences in Alnarp, pers. comm.). No quantitative data were found for acorns, but some subjective data were obtained from Denmark and Blekinge.

Brambling occurrence and rodent species

Information about occurrence of larger numbers of Bramblings in Blekinge during the winters (November–March) 1991/92–1999/2000 were obtained from the annual reports of the Blekinge Ornithological Society (BOF), monthly reports from VBOF, and from own field observations (S. Lithner). We did not count rodents, but the forest rodents present in our study area were *Clethrionomus glareolus*, *Microtus agrestis*, *Apodemus sylvaticus* and *Apodemus flavicollis*.

Results

Owl abundance

In the Main transects, the number of Tengmalm's Owls varied considerably among years and transects, but the yearly patterns were fairly consistent among different transects, although no pairs of transects were significantly correlated among years ($P > 0.10$ in all years, two-tailed test). Altogether, the best years for Tengmalm's Owl were 1993, 1996 and 1999 (Figure 1). Years with high abundance at the first inventory also showed high abundance in the

Table 1. Average number of recorded individuals per point for Tengmalm's Owl, Tawny Owl and Long-eared Owl on the Main Transect (Main) and the Bräkne-Hoby Transect (B–H) during the years 1993–2000.

Medeltal registrerade individer per punkt av pärluggla, kattuggla, och hornuggla för huvudområdet (Main) och för Bräkne-Hobyområdet (B–H) under åren 1993–2000. Early = tidig. Late = sen.

Year År	Census Inventering	No. points Ant. punkter		Tengmalm's Owl Pärluggla		Tawny Owl Kattuggla		Long-eared Owl Hornuggla	
		Main	B–H	Main	B–H	Main	B–H	Main	B–H
1993	Early	94	–	0.54	–	0.20	–	0	–
1993	Late	79	–	0.51	–	0.14	–	0.025	–
1994	Early	94	–	0.096	–	0.32	–	0.021	–
1994	Late	70	–	0.11	–	0.29	–	0.014	–
1995	Early	94	–	0.011	–	0.26	–	0	–
1995	Late	66	–	0	–	0.045	–	0	–
1996	Early	94	–	0.28	–	0.18	–	0.032	–
1996	Late	94	–	0.30	–	0.085	–	0	–
1997	Early	94	–	0.085	–	0.053	–	0	–
1997	Late	94	–	0.043	–	0.096	–	0	–
1998	Early	66	18	0.091	0	0.015	0.22	0	0
1998	Late	22	18	0	0	0.23	0.056	0	0
1999	Early	22	18	0.18	0.056	0.46	1.22	0.32	0.61
1999	Late	22	18	0.73	0.56	0.46	0.56	0.18	0.22
2000	Early	22	18	0.045	0	0.59	0	0	0
2000	Late	22	18	0	0.056	0.14	0.17	0	0

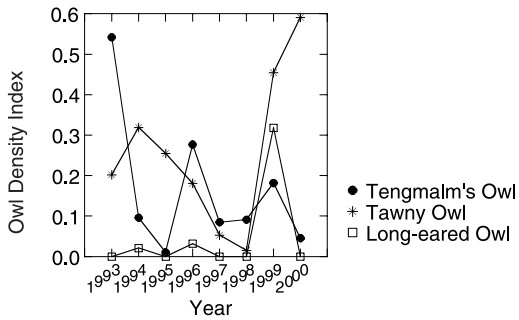


Figure 1. Density indices (mean recorded individuals/point) for Tengmalm's Owl, Tawny Owl and Long-eared Owl in different transects of the "Main" study area at early inventories 1993–2000.

Täthetsindex (medelantal/antal punkter) för pärluggla, kattuggla och hornuggla i olika transekter i huvudområdet under den tidiga inventeringsomgången 1993–2000.

second inventory (all transects pooled; $r_s=0.85$, $P<0.02$, two-tailed test, $n=8$, Table 1). In 1999, much more owls were observed in the second inventory than in the first (Table 1).

In the Bräkne-Hoby transect, no Tengmalm's Owls were heard in 1998, whereas in 1999 seven birds were registered. Six of those apparently arrived in the area in late spring. During inventories in April up

to 15 April, no Tengmalm's Owls were found in the area, whereas six birds were present on 1–2 May. In 2000 one Tengmalm's Owl was heard on the Bräkne-Hoby transect.

The Tawny Owl data showed a less consistent pattern among transects as compared to Tengmalm's Owl ($P>0.10$ for all pairwise correlations, two-tailed tests). Year 1994 was a good year, while the high records from 1999 and 2000 are more uncertain since they are based on only one transect (Figure 1). Unlike for the Tengmalm's Owl data, there was no year in which densities were low in all transects. Furthermore, there was no correlation between the early and late inventory (all transects pooled; $r_s=0.26$, $P>0.50$, two-tailed test, $n=8$)

Long-Eared Owls were recorded only in 1993, 1994, 1996 and 1999 in the Main Transects (Table 1, Figure 1), with the highest number recorded in 1999. Registrations from early and late inventories were not correlated (all transects pooled; $r_s=0.50$, $P>0.20$, two-tailed test, $n=8$).

Recordings were too few to allow comparisons among transects in yearly recordings. Although only one Long-eared Owl was observed in our Main Transect, the monthly VBOF reports indicate that 1993 was actually a good year for Long-eared Owl, with 27 families located. Also 1996 and 1999 stand out as good years for breeding Long-eared Owls in western Blekinge (Table 2). These breedings,

Table 2. Number of Long-eared Owls registered in the Median Transect (MT), registered breeders of Long-eared Owl in western Blekinge (Br.), and production estimates of beech and oak mast in the Ryssberget area (Scania) and in Denmark. The acorn data are subjective estimates.

Antal hornugglor registrerade i "Inre Dallandskapet" (MT), rapporterade häckningar av hornuggla i Västblekinge (Br.) samt uppgifter om bok- och ekollonproduktion på Ryssberget och i Danmark. Uppgifterna om ekollon är subjektiva uppskattningar.

Year	MT	Br.	Beech Bok Ryssberget (no./m ²)	Beech Bok Denmark (Kg/ha)	Acorns Ekollon Denmark	Acorns Ekollon W Blekinge
År						
1991	–	4	–	–	–	–
1992	–	1	679	1000	Good year	No notes
1993	–	27	163	–	–	–
1994	0	3	0	–	–	–
1995	0	3	766	1000	Good year	> Average
1996	3	9	0	–	–	–
1997	0	0	0	–	–	Very good
1998	0	0	154	1000	Good year in S Dk	–
1999	3	41	0	–	–	–
2000	0	0	–	3–500, 800 in Sjælland	Good year	Very good

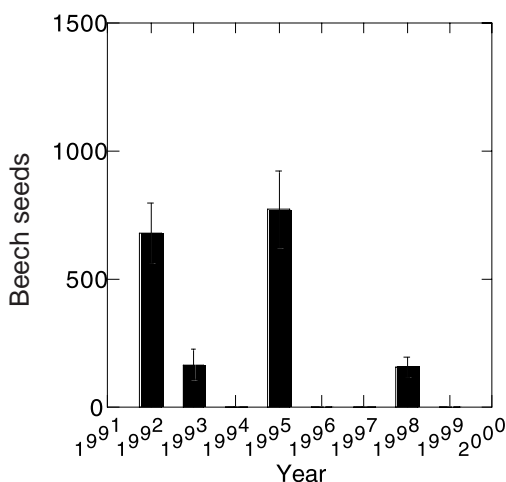


Figure 2. Beech seed production (\pm SE) in the Ryssberget area, north eastern Scania, in 1992–1999 based on estimates from seven different sites. Data from the Swedish University of Agricultural Sciences in Alnarp.

Bokollonproduktion (medelvärde \pm SE) i området Ryssberget i nordöstra Skåne (uppskattingar från 7 lokaler). Data från Sveriges Lantbruksuniversitet, Alnarp.

however, were mainly located south of our Main Transects. In the Median Zone Transect, Long-eared Owls were observed in 1996 and 1999 (Table 2). Fifteen Long-eared Owls were registered in the Bräkne-Hoby Transect in 1999.

Pooling the various sources of information on owls in western Blekinge, our study suggests that 1993, 1996 and 1999 were the peak years of Tengmalm's Owl and Long-eared Owl, while Tawny Owl showed peaks in 1994 and 1999. However, we obtained no significant correlations in the yearly pattern among the three owl species ($P > 0.20$ in all three comparisons, two-tailed tests).

Production of beech mast and acorns

The beechnut production was registered at twelve different sites in the provinces of Scania and Halland in southern and south-western Sweden. These collections show that production of beechnuts varied considerably among sites also in years generally regarded as good years for beechnut production (Gemell & Övergaard 1995). Hence figures from 1995 vary between 2.36 and 17.09 million seeds per hectare (R. Övergaard, pers. comm.). Data from the seven sites on Ryssberget in north-eastern Scania during 1992–1999 show that 1992 and 1995 were years with “very good” beech mast production (1992:

mean=679 /m²;1995: mean=766 /m²), while 1993 and 1998 were “good” years (1993: mean=163 /m², 1998: mean=154 /m²). In the other years no seed production was observed (Figure 2).

In Denmark, the years 1992 and 1995 stand out as good years for beechnut production, and 1992, 1995 and 2000 were good years for acorn production all over Denmark, while 1998 was a good year only on the islands of Lolland and Falster (Henrik Knudsen, State Forest Research Centre for Reproduction of Plants, pers. comm). Information on acorn production in the eastern part of Blekinge was obtained from Flakulla Provinience (Cecilia Rooth, pers. comm.). Since the mid-1990s, 1997 and 2000 stand out as very good years, while 1995 was “better than normal.” Also, “a good year in the early 1990s” was reported, which may correspond to 1992.

The information from Denmark and Blekinge shows some correspondence, pointing out 1992 (possibly), 1995 and 2000 as good or very good years for acorn production. Interestingly, 1992 and 1995 were good years for both beechnuts and acorns in Denmark, and possibly also in southern Sweden.

Brambling abundance

Bramblings occurred in large numbers during the winters of 1993/94 (29,670), 1995/96 (4.4 millions) and 1998/99 (15,150) in Blekinge. These figures correspond well with the high beechnut production in 1993, 1995 and 1998. In the remaining winters, from 1991/92 through 1999/2000, no flock as large as 100 Bramblings were observed in Blekinge, not even during the winter of 1992/93 despite the very good year for beechnut production in 1992. In January and February 1993, a very large flock containing roughly two million birds was observed in the north-western part of the province of Scania (Kjellén & Lindström 1993, Lithner 1995).

Relationships between beech mast production and owls

We found a significant correlation between high numbers of beech mast and recordings of Tengmalm's Owls in the following spring ($r_s = 0.89$, $P < 0.005$, one-tailed test, $n = 8$). In the Long-eared and Tawny Owl, no such correlation was found in our Main Transect area ($r_s = 0.26$, $P > 0.50$, one-tailed test, $n = 8$). However, high numbers of beech mast was positively correlated to observations of breeding Long-eared Owls in the following spring ($r_s = 0.69$, $P < 0.025$, one-tailed test, $n = 8$).

In 1992 and 1995 the beech mast production was very high and rather similar. In 1993 the number of Tengmalm's Owl per point was 93% higher than in 1996 (first inventory) and the number of reported breedings of Long-eared Owls was three times higher in 1993 than in 1996. The lower abundance of owls in 1996, hence, coincides with the high numbers of Bramblings observed during the winter 1995/96.

Discussion

Numeric response in owls following mast seeding

We found a good correspondence between a high production of beechnuts in one year and the abundance of Tengmalm's and Long-eared Owls in the following year, suggesting a positive numerical response by small forest rodents to beechnut production, and a corresponding numerical response in the owl populations. The Tawny Owl did not follow the same pattern of fluctuation because the clearest peak occurred 1994, one year after the peak in Tengmalm's Owls. This difference among owl species is consistent with the view that the response of resident predators lags behind increases in prey densities, while nomadic predators respond without time lag (Korpimäki & Krebs 1996). The increase in Tawny Owls in the years following good years for Tengmalm's and Long-eared Owls may represent juveniles recruited to free territories while rodent availability in the autumn was still relatively good. For example, a report by Philipsson (2001) suggests a high production of Tawny Owl fledglings in years following summers of high beech mast production.

The origin of the individuals causing the rapid increase of the Tengmalm's Owl population in peak years is difficult to evaluate at present. Both Tengmalm's Owl and Long-eared Owl are known to be partially nomadic or migrating vole specialists in northern Fennoscandia (Korpimäki 1992), rapidly tracking local or regional abundance of prey populations. In central Europe, however, populations of these predators tend to be more resident. In Tengmalm's Owl, Korpimäki & Hongell (1986) identified a transition from resident generalist predator populations in central Europe to nomadic microtine specialist predator populations in northern Sweden and Norway. Western Finland was identified as a transition area, where males are resident while females and juveniles are nomadic. In northern Sweden, populations of Tengmalm's Owl respond strongly already in the beginning of a summer increase in vole populations (Hörnfeldt et al. 1990),

and leave the area already at the beginning of a decrease in vole abundance (Löfgren et al. 1986). Our study area is situated between the nomadic or partially nomadic northern populations and the more stable central European populations, and the existence of nomadism in our population of Tengmalm's Owls has not been established earlier. In addition to the large annual variation recorded in Tengmalm's Owls, immigration by nomadic individuals was suggested by the appearance of high owl numbers during late April 1999 in both the Main Transect and the Bräkne-Hoby Transect. Hence, it is clear that the dramatic changes in the Tengmalm's and Long-eared Owls populations cannot be explained by local recruitment of juveniles. Thus, either the owls recorded in peak years were present but silent also in the years when few birds were heard (see Lundberg 1979), or nomadic birds had moved in. Alternatively, some of the birds were present but mainly silent during poor years while the majority of the owls moved into the area during peak years as suggested by Korpimäki & Hongell (1986). Our findings in Tengmalm's Owls seem to support the latter hypothesis. Further efforts to verify the numbers of resident non-breeders, and the existence of long-distance recruitment (i.e. by recovery of ringed birds), are required to shed some light on this question.

During the first two years following the years of very good production of beechnuts (1993 and 1996) very few Long-eared Owls were found in the Main Transects, running mainly through the Forest Zone. However, the number of calling Long-eared Owls was relatively high in the Median Zone in these years. Also, the number of families found in the Coastal Zone following years with very good beech mast production were ten to twenty times higher than average during years not preceded by any beech mast production. In 1999 the number of Long-eared Owls was high also in the Main Transect. Possibly, the fact that several areas were clear-cut along this transect could have contributed to this effect. Clear-cutting favours *M. agrestis*, which at least in southernmost Sweden (Scania) is the most important prey for Long-eared Owl (Nilsson 1981).

Numeric responses of small mammals to mast seeding

Jensen (1982) showed a strong positive correlation between mass production of beechnuts and rodent density the following year in forests dominated by beech. It is also known (e.g. Pucek et al 1993, Hansson et al. 2000) that heavy mast seeding in oak

causes outbreaks among forest rodents followed by peaks in population densities during the autumn the following year.

Coinciding years of high beechnut and acorn production are known to be rare (Bergstedt 1965, Nilsson 1985), but this seems to have occurred in southern Sweden in both 1992 and 1995. In terms of recorded owls, however, 1993 was a considerably better year than 1996, particularly for the Tengmalm's Owl. This suggests that other factors than seed production may have been involved in determining the abundance of owls.

Although 1997 is not mentioned as a good year for acorns in the Danish report, the production was very good in eastern Blekinge, while the production of beechnuts seems to have failed. 1998 was a moderate year for the Tengmalm's and Tawny Owls, and a poor year for the Long-eared Owl. Therefore, the high production of acorns in eastern Blekinge seems not to have affected the presence of owls in 1998. Perhaps the number of oak trees is too small to produce enough acorns to play an important role compared to beechnuts in the areas monitored, or the large production of acorns in eastern Blekinge was a local event without effects on the central and western parts of the province.

Competition for seeds from Bramblings

Does the presence of large numbers of Bramblings influence the numeric response of small mammals to mast seeding in beech and oak? Kjellén & Lindström (1993) calculated the need of energy for Bramblings based on an estimated basal metabolism of 40 kJ per bird and day (Aschoff & Pol 1970), and a field metabolism in winter (Dolnik 1982) to be at least 120 kJ per bird and day. Nilsson (1979) calculated the need of energy by a different method and arrived at a slightly higher need of energy (171.7 kJ). Furthermore, Bramblings are able to obtain at the most 83% of the energy in a seed (Dolnik 1982).

Weights of Beechnuts in Scania and Blekinge vary considerably between rich non-acid soils and meagre acid soils, and also a great deal from one year to another on the same soil (0.142–0.213 g). In western Blekinge the average weight of a beechnut in 1984 was 0.163 g and that of a single seed 0.0864 g (I. Stjernquist, Department of Plant Ecology, Lund University, pers. comm). According to Grodzinsky & Sawicka-Kapusta (1970) one seed contains 2.53 kJ. Thus, to cover its energy need during one day in western Blekinge a Brambling should consume between 58 (according to Kjellén & Lindström 1993)

and 82 (using Nilsson's (1979) figure) seeds.

Hence two million Bramblings can potentially consume between 17.4 and 24.8 tons/day, i.e. between 1550 and 2250 tons of beechnuts in three winter months. Consequently, large amounts of wintering Bramblings should have a substantial effect on the numerical response of small mammals depending on beech mast production, and thus on numerical response of rodent-dependent owls. High numbers of Brambling seem to follow most years of good beechnut production, but not every winter following summers with high production of beech mast. The higher abundance of Tengmalm's Owl in 1993 compared to 1996, despite similar levels of beech mast in 1992 and 1995 is consistent with the hypothesis that Bramblings (absent in 1992/93 while abundant in 1995/96) modified the potential food source of small mammals.

Calculations of energy transformation show that the Brambling's strategy during winter, to roost in large dense flocks, is superior to those of other passerines (Jenni, & Jenni-Eierman 1987). Also during summer Brambling densities can be very high even at breeding sites when food is abundant (Mikkonen 1985). Thus the Bramblings seem to prefer wintering in flocks as large as the food supply permits. This may explain why a flock of about two million Bramblings were wintering in north-western Scania, while practically no Bramblings were found in Blekinge during the winter of 1992/93 despite the very good year for beech mast in 1992.

Acknowledgements

We are grateful to Mats Olsson for participating in the planning and censusing of owl transects, and to Jörgen Westergren for help in censusing. Thanks also to Johan Wolgast for providing data on Long-eared Owls, to Per-Magnus Ekö and Rolf Övergaard, Swedish University of Agricultural Sciences in Alnarp for kindly allowing us to use their data on beechnut production, to Willy Olsson, Forestry Department in Western Blekinge (Skogsvårdsstyrelsen i västra Blekinge) for providing information on distribution of beech- and oak forests, to Johan Wolgast and Fredrik Lennartsson for assistance with data from older bird reports in Blekinge and to Ingrid Stjernquist, Department of Plant Ecology, University of Lund, for providing data on beechnuts weights from our study area. We are also indebted to Lennart Hansson, Swedish University of Agricultural Sciences in Uppsala, and Birger Hörnfeldt and Bengt-Göran Carlsson, University of Umeå, for help with

illuminating literature. Finally we thank Erik and Ebba Larssons/Thure Rignell's Foundation for financial support (to KIJ), and the County Council of Blekinge and Knut Hahn School Nature Resource Use Program in Bräkne-Hoby for financial support (to SL).

References

- Aschoff, J. & Pohl, H. 1970. Der Ruheumsatz von Vögeln als Funktion der Tageszeit und der Körpergröße. *J. Ornithol.* 113: 38–47.
- Bergstedt B. 1965. Distribution, reproduction, growth and dynamics of the rodent species *Clethrionomys glareolus* (Schreber), *Apodemus flavicollis* (Melchior), and *Apodemus sylvaticus* (Linné) in southern Sweden. *Oikos* 16: 132–160.
- Björnsson, S. 1946. *Blekinge: en studie av det blekingska kulturlandskapet*. Gleerups, Lund.
- Blekinges Ornitologiska Förening. 1993. *Blekinges Fåglar. Fåglar i Blekinge* Suppl. 1, Lund.
- Dolnik, V. R. 1982. Population of Ecology of the Chaffinch. *Proc. Zool. Inst.* Vol 90, Nauka, Leningrad.
- Drozd, A. 1966. Food habits and food supply of rodents in the beech forest. *Acta theriol.* 11: 363–384.
- Erlinge, S., Göransson, G., Hansson, L., Högstedt, G., Liberg, O., Nilsson, I. N., Nilsson, T., v Schantz, T. & Sylvén, M. 1983. Predation as a regulating factor on small rodent populations in southern Sweden. *Oikos* 40: 36–52.
- Gemmel, P. & Övergaard, R. 1995. Kalkning vid naturlig förnyring av bok. Arbetsrapport nr 9, SLU, Alnarp.
- Grodzinsky, W. & Sawicka-Kapusta, K. 1970. Energy value of tree-seeds eaten by small mammals. *Oikos* 21: 52–58.
- Hansson L. 1984. Composition of cyclic and non-cyclic vole populations: on the cause of variation in individual quality among *Clethrionomys glareolus* in southern Sweden. *Oecologia* 63: 199–206.
- Hansson, L. & Henttonen, H. 1985. Gradients in density in variation: the importance of latitude and snow cover. *Oecologia* 67: 394–402.
- Hansson L. 1999. Intraspecific variation in dynamics: small rodents between food and predation in changing landscapes. *Oikos* 85:159–169.
- Hansson, L., Jedrzejewska, B. & Jedrzejewski, W. 2000. Regional differences in dynamics of Bank Vole populations in Europe. *Polish J. Ecol.* 48 (Suppl.): 163–177.
- Holmberg, T. 1979. Punkttaxering av Pärflugga *Aegolius funereus* – en metodstudie. *Vår Fågelvärld* 38: 237–244 (in Swedish, with English summary).
- Hörnfeldt, B. 1978. Synchronous population fluctuations in voles, small game, owls and Thularemia in northern Sweden. *Oecologica* 32: 141–152.
- Hörnfeldt, B., Carlsson B.-G. & Löfgren, O. 1986. Cycles in voles and small game in relation to variations in plant production indices in Northern Sweden. *Oecologica* 68: 496–502.
- Hörnfeldt B., Carlsson, B.-G., Löfgren, O. & Eklund, U. 1990. Effects of cyclic food supply on breeding performance in Tengmalm's owl (*Aegolius funereus*). *Can. J. Zool.* 68: 522–530.
- Jedrzejewski, W. & Jedrzejewska, B. 1996. Rodent cycles in relation to biomass and productivity of ground vegetation and predation in the Palearctic. *Acta theriol.* 41: 1–34.
- Jenni, L. & Jenni-Eiermann, S. 1987. Body weight and energy reserves of Brambling in winter. *Ardea* 75 (2): 271–284.
- Jensen, T. S. 1982. Seed Production and Outbreaks of Non-Cyclic Rodent-Populations in Deciduous Forests. *Oecologia* 54: 184–192.
- Kjellén, N. & Lindström, Å. 1993. Bergfinkens övervintringsstrategier samt några iakttagelser från en skånsk sovpplats i januari–februari 1993. *Anser* 32: 187–199.
- Korpimäki, E. 1984. Population dynamics of birds of prey in relation to fluctuations in small mammal populations in western Finland. *Ann. Zool. Fenn.* 21: 287–293.
- Korpimäki, E. 1992. Population dynamics of Fennoscandian owls in relation to wintering conditions and between-year fluctuations of food. Pp. 1–10, in: Galbraith, C. A., Taylor, I. R., and Percival, S. (eds.), *The ecology and conservation of European owls*. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough.
- Korpimäki E. & Hongell, H. 1986. Partial migration as an adaption to nest site scarcity and vole cycles in Tengmalm's Owl (*Aegolius funereus*). *Vår fågelvärld Suppl.* 11: 85–92.
- Korpimäki, E. & Krebs, C. J. 1996. Predation and population cycles of small mammals. *Bioscience* 46: 754–764.
- Korpimäki, E. & Norrdahl, K. 1989. Predation of Tengmalm's Owls: numerical responses functional responses and dampening impact on population fluctuations of microtines. *Oikos* 54: 154–164.
- Lithner S. 1995. Två miljoner bergfink. *Fåglar i Nordvästskåne*: 6–7.
- Lundberg, A. 1979. Residency, migration and a compromise: adaption to nest-site scarcity and food specialization in three fennoscandian owl species. *Oecologia* 41: 273–281.
- Löfgren, O., Hörnfeldt, B. & Carlsson, B.-G. 1986. Site tenacity and nomadism in Tengmalm's Owl (*Aegolius funereus*) in relation to cyclic food production. *Oecologia* 69: 321–326.
- Matthews, J. D. 1955. The influence of weather on the frequency of beech mast years in England. *Forestry* 28: 107–116.
- Mikkonen A. V. 1985. Establishment of breeding territory by the chaffinch, *Fringilla coelebs*, and brambling, *F. montifringilla*, in northern Finland. *Ann. Zool. Fenn.* 22: 137–156.
- Nilsson, I. N. 1981. Seasonal changes in food of the Long-eared owl in southern Sweden. *Ornis Scand.* 12: 216–223.
- Nilsson, S. G. 1979. Seed density, cover predation and the distribution of birds in a beech wood in southern Sweden. *Ibis* 121: 177–185.
- Nilsson, S. G. 1985. Ecological and evolutionary interactions between reproduction of beech *Fagus silvatica* and seed eating animals. *Oikos* 44: 157–164.
- Philipsson C. 2001 Kattugglor, skogsmöss, bokar, väder och växthuseffekt. *Blekinges Natur 2001*: 13–32.
- Pucek, Z., Jedrzejewski, W., Jedrzejewska, B. & Pucek, M. 1993. Rodent population dynamics in a primeval deciduous forest (Białowieża National Park) in relation to weather seed crop and predation. *Acta theriol.* 38:199–232.
- Skogsvårdsstyrelsen 1995. *Blekingeskog 2000*. Karlskrona 1995.
- Stenseth, N. C. & Ims, R. A. 1993. Population dynamics of

lemmings: temporal and spatial variation – an introduction. Pages 61–96 in Stenseth, N. C. & Ims, R. A. (eds.), *The biology of lemmings*. The Linnean Society of London, London, UK.

Zemanek, M. 1972. Food and feeding habits of rodents in a deciduous forest. *Acta theriol.* 17: 315–325.

Sammanfattning

Förekomsten av ugglor och bergfink i förhållande till ollonproduktion i sydöstra Sverige

Under åren 1992–2000 undersökte vi sambandet mellan ollonproduktion hos bok och ek och förekomsten av pärluggla, hornuggla och kattuggla i sydöstra Sverige (Blekinge), samt förekomst av bergfink under vintrarna. År med god bokollonproduktion följdes av vårar med mycket pärl- och hornugglor. Kattugglorna följde inte samma mönster. Resultaten indikerar att ollonproduktionen kan påverka antalet gnagarberoende predatorer och att svaret i antal individer kan vara mycket snabbt hos potentiellt nomadiska predatorer. Detta tycks ha varit fallet särskilt för de pärlugglor som anlände till undersökningsområdet i Blekinge sent under våren 1999. Under vintrar som följde på somrar med stor bokollonproduktion besöktes området vanligen av stora mängder bergfink. Vintern 1992/93 infann sig dock inga bergfinkar trots att sommaren 1992 var rik på ollon. Därför är avsaknad av stora bergfinkflockar under vintern ingen säker indikation på att påföljande vår blir ugglefattig.

Det är väl känt att förekomsten av ugglor och deras häckningsresultat är knuten till tätheten hos deras bytesdjur. I norra Fennoscandia (norr om 61:a breddgraden) uppträder gnagarår cykliskt med toppar vart 3–5 år och söder om 59° anses gnagaråren vara mer stabila och icke-cykliska. I mellanliggande övergångszon minskar cykliciteten från norr till söder. Skälen härtill är ännu inte fullt klarlagda. I ekdominerade skogar i Centraleuropa inträffar gnagarår vart 6–9 år och i Danmark har gnagaråren visat sig följa ollonår för bok. Efter goda ollonår fortsätter gnagarna att föröka sig under höst och vinter och orsakar massförekomst följande vår och sommar för att drastiskt minska den därpå följande vintern. Två faktorer synes vara viktiga för denna minskning; födobrist och ökade rovdjursstammar. I södra Skandinavien följer dessa upp- och nedgångar ollonåren. Produktionen hos bok och ek är synnerligen svåra att förutsäga. Ollonår för bok inträffar vart 2–10 år och sammanfaller sällan med ollonår för ek. Eftersom ollonproduktionen påverkar förekomsten av smågnagare bör den också påverka förekomsten av de

rovdjur som är beroende av dessa, inklusive flera av ugglorna, men få data är tillgängliga. Under vintrar som följer bokollonår kan stora mängder fåglar som t.ex. bergfink visa sig i områden i södra Sverige där bokollonen är talrika och lättåtkomliga. Eftersom fåglar i vilkas diet ollon ingår konkurrerar med smågnagare om fröna skulle stora mängder ollonätande fåglar mycket väl kunna reducera ollonproduktionens effekt på populationerna av smågnagare och mindre rovdjur. I denna uppsats presenterar vi data på förekomst av skogslevande ugglor, övervintande bergfink och ollonproduktion i södra Sverige.

Metoder

Vårt huvudsakliga studieområde ("Huvudområdet") är beläget i norra och centrala delarna av landskapet Blekinge i sydöstra Sverige. Enligt Björnssons (1946) uppdelning i topografiska zoner har vi samlat information från Norra Blekinges Platåområde, Inre Dal-landskapet och i viss mån även det Kustnära Dal-landskapet. Data om uggleförekomst insamlades längs fem punktinventeringsrutter under åren 1993–1997. En av rutterna inventerades även 1998–2000. Varje rutt innehöll från 13 till 24 punkter belägna ca 2 km ifrån varandra, med ett totalantal av 94 punkter. Vid varje punkt registrerades alla ugglor som hördes, oavsett vilket läte, under tre minuter. Inventeringar utfördes två gånger per år med ungefär en månads mellanrum under senvinter till tidig vår (13 februari till 1 maj), med majoriteten utförda under tiden 8–31 mars. Inventeringarna utfördes i gott väder (lugnt, ingen nederbörd) mellan klockan 22 och 03. Varje punkt betraktades som en oberoende enhet. Således kan enstaka ugglor ha räknats på mer än en punkt. Ett index för tätheten av varje uggleart (antal hörda ugglor/antal punkter) räknades fram för varje inventeringsrutt. Detta medger en jämförelse av tätheten mellan rutterna. Vi har dessutom inhämtat uppgifter om ugglor från en inventeringsrutt utanför Bräkne-Hoby från åren 1998–2000 där 18 punkter utmed en sträcka av 27 km inventerats med samma metod som ovan. Under åren 1994–2000 inventerades också hornuggla i det Inre Dallandskapet norr om Karlshamn. Data insamlades av J. Wolgast i början av juni enligt ovan beskrivna metod. Eftersom antalet häckande hornugglor förefaller öka i antal från norr mot kusten använde vi också uppgifter om antalet lokaliserade hornugglefamiljer redovisade i Västblekinge Ornitologiska Förenings (VBOF) månadsrapporter. Dessa är inte systematiskt insamlade, vilket gör att jämförelser mellan

antal inrapporterade familjer per säsong bör ske med viss försiktighet. Trenderna är dock tydliga.

De mest betydelsefulla kvantitativa uppgifterna om bokens ollonproduktion härrör från taxering av mängd producerade bokollon på Ryssberget i nordöstligaste Skåne mellan fem och 90 km från våra rutter under åren 1992–1999 genom Sveriges lantbruksuniversitet i Alnarp (P-M Ekö). Uppgifter om större antal bergfinkar under vintrarna 1991/1992–1999/2000 erhöles ur rapporter från Blekinge Ornitologiska Förenings (BOF) årsrapport, VBOF's månadsrapporter och från personliga anteckningar (S. Lithner). Även om vi inte inventerade sorkar och möss så vet vi att det finns fyra små skogslevande gnagare av betydelse i detta sammanhang: skogs-sork, åkersork, större skogsmus och mindre skogsmus.

Resultat

I Huvudområdet varierade antalet pärlugglor avsevärt både mellan år och rutter, men årstendensen var tämligen tydlig mellan olika rutter även om denna likhet mellan rutter ej var statistiskt signifikant. Totalt sett var de bästa pärluggleåren 1993, 1996 och 1999. År med många ugglor i första inventeringsomgången var också år med många ugglor i andra omgången (Tabell 1). Emellertid observerades många fler pärlugglor under andra inventeringen under 1999 (Tabell 1). I Bräkne-Hoby noterades ingen pärluggla 1998 medan sju ugglor registrerades under 1999. Sex av dessa hade infunnit sig efter den 15 april. En pärluggla hördes på denna rutt under 2000.

Kattugglan visade en mindre tydlig årsvariation än pärluggla (Figur 1, Tabell 1). År 1994 tycks ha varit gott, medan det är mer osäkert för 1999 och 2000. I motsats till pärluggla fann vi inget år då kattugglans täthet var låg på alla rutterna och det fanns ingen korrelation för första och andra inventeringsomgången.

I Huvudområdet noterades hornuggla endast åren 1993, 1994, 1996 och 1999 (Tabell 1, Figur 1), med högsta antalet 1999. Antalet hornugglor under första och andra inventeringsomgången var inte korrelerad. Fynden var alltför få för att tillåta en jämförelse baserad på årliga fynd. Trots att endast en hornuggla registrerades här 1993, visar VBOF's månadsrapporter att 1993 var ett gott år för hornuggla med 27 familjer funna. Även 1996 och 1999 framstår som goda häckningsår för hornuggla i västra Blekinge (Tabell 2). Nästan alla dessa var lokaliserade söder om vårt huvudområde. I Inre Dallandskapet registrerades åren 1996 och 1999 som goda hornuggleår

(Tabell 2). Femton hornugglor registrerades 1999 längs ruten utanför Bräkne-Hoby.

Sammantaget visar sig åren 1993, 1996 och 1999 vara goda år för pärluggla och hornuggla medan kattugglan visade små toppar 1994 och 1999. Vi erhöles dock inte någon signifikant korrelation på årsbasis mellan de tre ugglearterna.

Insamlade data på bok- och ekollonproduktion redovisas i Tabell 2. Beräkningar av bokollonproduktion från tolv områden i Skåne och Halland visar att produktionen varierar avsevärt mellan områden även under år som allmänt anses vara goda ollonår. Data från sju provytor på Ryssberget under åren 1992–1999 visar att 1992 och 1995 var "mycket goda" år och 1993 och 1999 var "goda år". Under övriga år iaktogs inte någon ollonproduktion (Figur 2). Enligt uppgifter från Statsskovens Plantavelsstasjon Humlebaek, Danmark (Henrik Knudsen, muntl.) var 1992 och 1995 goda bokollonår och 1992, 1995 och 2000 goda år för ekollon i Danmark medan 1998 var ett gott år bara på Lolland och Falster. Information om ekens ollonproduktion i Blekinge erhöles från Flakulla Provinience (Cecilia Rooth, muntl.). Sedan mitten av 1990-talet framstår 1997 och 2000 som goda år för ekollon, medan 1995 framstår som "bättre än normalt". C. Rooth uppger även att det fanns "ett bra år i början av 1990-talet" vilket mycket väl kan ha varit 1992. Informationen från Danmark och östra Blekinge uppvisar viss samstämmighet, och lyfter fram 1995, 2000 och (möjligen) 1992, som goda år för ekollon. Av dessa var 1992 och 1995 goda år för både bokollon och ekollon i Danmark och möjligen också i Sverige.

Bergfink uppträdde i stora flockar i Blekinge under vintrarna 1993/94 (29.670 exemplar), 1995/96 (4,4 milj.) och 1998/99 (15.150). Dessa siffror svarar väl mot den höga bokollonproduktionen som rarna 1993, 1995 och 1998. Under övriga vintrar 1991/92–1999/2000 iaktogs inga flockar med över 100 bergfinkar i Blekinge trots det mycket goda året för bokollon 1992. Under januari och februari uppehöll sig en flock med omkring två miljoner bergfinkar i nordvästra Skåne (Kjellén & Lindström 1993, Lithner 1995.)

Vi fann ett signifikant samband mellan stora antal bokollon och registrerade pärlugglor följande år. För horn- och kattuggla fann vi inte något sådant samband inom vårt huvudområde. Däremot fann vi ett positivt samband mellan stora mängder bokollon och häckande hornugglor följande vår.

Åren 1992 och 1995 var bokollonproduktionen mycket god och nästan lika stor. År 1993 var tätheten av pärlugglor nästan dubbelt så stor som 1996 och

antalet rapporterade häckningar av hornugglor tre gånger så stort som 1996.

Diskussion

Vi fann ett tydligt samband mellan goda bokollonår och förekomsten av pärl- och hornuggla följande vår, vilket indikerar ett positivt samband mellan bokollon och små skogsgnagare och en påföljande numerär ökning hos dessa båda ugglor. Kattugglan visade inte ett sådant mönster. Den klara uppgången i antal under våren 1994 inföll året efter det stora antalet pärl- och hornugglor. Detta stämmer väl överens med uppfattningen att ökning i antal hos ortstroga predatorer är fördröjd i förhållande till ökningarna i tätheten bland bytesdjuren, medan nomadiska predatorer ökar utan tidsfördröjning. Det större antalet registrerade kattugglor året efter toppar av pärl- och hornugglor kan vara orsakad av att fjolårsungar etablerat sig i lediga revir medan gnartillgången under hösten fortfarande var relativt god. Studier av Philipsson (2001) bekräftar sambandet mellan goda bokollonår och stora antal flygga kattuggleungar följande år.

Vari från de pärl- och hornugglor som snabbt infann sig under goda år kom vet vi inte. I norra Fennoscandia är arterna kända som delvis nomadiska. I södra Europa är dessa i hög utsträckning stannfåglar, medan en övergångszon är känd i västra Finland, där adulta hannar av pärluggla är stannfåglar och honor och ungfåglar flyttar. Vårt undersökningsområde är beläget något söder om denna zon, och reviretablering av nomadiska fåglar har inte tidigare påvisats här. Utöver stora fluktuationer för pärluggla mellan år håller vi för troligt att särskilt den kraftiga ökningen under senare delen av april 1999 på såväl huvudrutten som Bräkne-Hobyritten kan förklaras med att nomadiska individer invandrat. Det står klart att de dramatiska förändringarna i antalet registrerade pärl- och hornugglor inte kan förklaras enbart med lokal rekrytering. Förmodligen finns alltid några individer som i huvudsak är tysta under dåliga gnagarår i området medan större antal flyttar in under goda gnagarår.

Under 1993 och 1996 påträffades mycket få hornugglor i Huvudområdet. Däremot var antalet ropande hornugglor tämligen högt i det Inre Dallandskapet och antalet lokaliserade familjer i det Kustnära Dallandskapet var 10 till 20 gånger större än under år som inte föregåtts av mycket god ollonproduktion. År 1999 var antalet stort även i Huvudområdet. Det kan bero på att flera områden

avverkats här, vilket gynnar åkersork – hornugglans viktigaste bytesdjur i sydligaste Sverige.

Jensen (1982) visade att massproduktion av bokollon följdes av massförekomst av smågnagare och Hansson et al. (2000) visade att stora ollonår för ek försakar massförekomst av smågnagare. År 1997 uppges ha varit ett gott ollonår för ek i östra Blekinge medan året inte nämns i rapporterna från Danmark. År 1998 var ett medelgott år för pärluggla och ett dåligt år för hornuggla i västra Blekinge. Kanske är inslaget av ek alltför litet i västra Blekinge för att spela en avgörande roll för förekomsten av smågnagare, eller kanske var den goda ekollontillgången i östra Blekinge en lokal företeelse.

Kjellén & Lindström (1993) beräknade bergfinkens energibehov under vintern till åtminstone 120 kJ medan Nilsson (1971) tog fram ett något högre värde. Dolnik (1982) visade att en bergfink kan tillgodogöra sig högst 83% av fröets innehåll. Vikter på bokollon varierar avsevärt från ett område till ett annat och dessutom avsevärt inom ett och samma område under goda ollonår. Medelvikten för en kärna norr om Karlshamn i Blekinge år 1984 var 0,0864 g och energiinnehållet har beräknats till 2,53 kJ/frö. Härur kan man få fram att en bergfink i västra Blekinge kan konsumera 58–82 frön/dag. En flock på två miljoner fåglar skulle om varje fågel intog sin dagsranson konsumera mellan 1550 och 2250 ton bokollon under tre månader. Således bör stora flockar av bergfink under vintern ha en avsevärd effekt på smågnagarnas reproduktion efter år med god bokollonproduktion och därmed också på antalet ugglor som är beroende av dessa gnagare. Förekomsten av bergfink tycks följa de flesta år av god bokollonproduktion. Det mycket stora antalet pärlugglor 1993 jämfört med 1996, trots stora mängder bokollon både 1992 och 1995, stämmer med hypotesen att bergfinken (som sakades i Blekinge 1992/93 men fanns i stort antal 1995/96) modifierar födotillgången för små däggdjur.

Bergfinkens strategi att övervintra i stora flockar är en tämligen överlägsen jämfört med andra tättingar och även under häckningen kan tätheten vara hög när näringstillgången är god. Bergfinken synes således övervintra i så stora flockar som näringstillgången medger. Detta kan möjligen förklara varför en flock med cirka två miljoner bergfinkar uppehöll sig i nordvästra Skåne medan praktiskt taget inga bergfinkar observerades i Blekinge under vintern 1992/93 trots att 1992 var ett mycket gott år för bokollon.

Wood quality and the Tawny Owl *Strix aluco* in different forest types of central Italy

LUCA SALVATI, ALBERTO MANGANARO & LAMBERTO RANAZZI

Abstract

We correlated breeding density and proportion of wooded area *per territory* of Tawny Owl *Strix aluco* measured in four deciduous forest types with forest elevation and songbird abundance, both regarded as estimators of forest productivity. The proportion of wooded area was positively correlated to forest elevation, being low in coastal thermophilous oak woods and increasing in hilly mesophilous oak woods and in mountain beech woods. Songbird abundance showed a reverse pattern as the proportion of wooded area *per owl territory* was negatively correlated to songbird abundance. No correlation was observed between these variables and the breeding density of owls. The low proportion of wooded area *per territory* in coastal thermo-

philous oak forests likely depends on that this wood type provides old trees with suitable cavities for nesting and large prey availability, thus representing the optimal habitat for the Tawny Owl in central Italy. We suggest that wooded area *per owl territory* may be used to predict the quality of different forest types.

Luca Salvati, Piazza F. Morosini 12, I-00136 Rome, Italy.

e-mail: picoidesmajor@yahoo.com

Alberto Manganaro, Via di Donna Olimpia 152, I-00152 Rome, Italy.

Lamberto Ranazzi, Via Livorno 85, I-00162 Rome, Italy.

Received 7 May 2001, Accepted 10 October 2001, Editor: A. Brodin

Introduction

Populations of woodland birds are influenced by forest characteristics (e.g. Newton et al. 1977, Petty & Avery 1990, Fuller 1995, Penteriani & Faivre 1997), wood proportion being a key factor explaining breeding density and regularity in nest spacing (Newton et al. 1977, Hirons 1985, Petty 1989, Redpath 1995). Populations of the Tawny Owl *Strix aluco*, a territorial raptor that regularly breeds in farmlands (Hirons 1985, Redpath 1995), rocky and mountain areas (Sánchez-Zapata & Calvo 1999), as well as in cities (e.g. Ranazzi et al. 2000), reach their highest densities in deciduous forests (Southern 1970). The distribution of territories remains almost constant for many years, and the period during which any particular wood maintains suitable conditions for nesting depends on factors like tree species and management, especially on the timing and extent of thinning (Newton et al. 1977, Petty 1989).

Despite considerable interest in Tawny Owl ecology, more information is needed about the in-

fluence of landscape variables such as amount of habitat, habitat patch size, amount of edge, and fragmentation of habitat patches on territory occupation and nest site selection. The occurrence of differences in population density at the habitat level would mean that the Tawny Owl could be used as an indicator to assess differences in forest quality. In this study we correlate the amount of wooded areas *per owl territory* with forest elevation and songbird abundance, both regarded as predictors of forest productivity.

Methods

Study area.

From 1995 to 2000 we monitored Tawny Owls in 44 census plots with a wide range of forest proportion, ranging from 6% to 99%. Census plots are located in urban Rome (41°53 N, 12°28 E) (see Ranazzi et al. 2000), as well as in rural areas of Latium and Abruzzo. The coastal sub-region bordering the

Tyrrhenian Sea shows a typical Mediterranean climate with three months of summer drought and mean annual rainfall less than 700 mm. The hilly sub-region shows a more temperate climate, with one to two months of summer drought and a mean annual rainfall between 800 mm and 1100 mm. The mountain Apennine region shows a typical temperate climate, with mean annual rainfall generally higher than 1100 mm (Penteriani & Faivre 1997, Blasi et al. 1999).

The size of most forest patches ranged from 100 to 500 ha, with only a few larger than 2000 ha. All forests have been previously cut within the last 200 years. However, forest patches older than 50 years are common.

Census methodology

Occupied territories were censused by nocturnal playbacks and passive listening for adults and young. The area covered by wood in each plot was covered by transect routes that varied in length depending on forest size. In forests larger than 500 ha only a part of the wooded area was censused, according to route facilities. Playback stations were located at approximately 250 m intervals along the transect routes. Playback sessions of a stranger male 'hoot' calls lasted approximately five minutes and were performed during the winter and the breeding season from early January to the end of August, generally between 9 p.m. to 2 a.m. During each session at least two of us were present, using a SANYO portable stereo with 2 3 6 W loudspeakers.

Playback sessions were not performed in autumn since fledglings may still be present in the parents' territory and thus cause an overestimation of the number of owls and occupied territories. Also during the breeding period we investigated territory range and nesting area by listening for fledglings (Ranazzi et al. 2000). To reduce disturbance by the acoustic stimulation we did not visit the same area more than three times during one breeding season. Males respond rapidly to playbacks, which reduces the risk that we missed any territorial owls (Redpath 1995). Furthermore, censusing Tawny Owls for many consecutive years from the same playback positions reduces the risk of overestimating the number of territories, which could be a risk especially in high-density populations.

During playback sessions, responding individuals were located using 1:10,000 maps. We tried to stimulate all the neighbouring territorial pairs or single males each time an unknown Tawny Owl

territory was located. Male contacts and disputes along boundaries, as well as female 'kewick' calls were also noted. We considered the centre of each territory to be located at the nesting area for breeding birds. For single birds or for pairs that failed to breed we considered it to be at the diurnal resting site, which we located by searching for individuals resting on trees, feathers, drops, and other traces, and by collecting pellets and prey remains (Petty 1989).

Breeding density and habitat proportion

We used the nearest neighbour distance (n.n.d.) method (e.g. Newton et al. 1977, Penteriani & Faivre 1997, Ranazzi et al. 2000) to estimate breeding density. Spacing was calculated using the centre of occupied territories (see below). In our calculations we used the maximum number of independent territories observed during the study period, irrespective of if pairs or single birds occupied them. We chose this method to achieve comparable estimates of density and habitat proportion in all census plots, as woods suitable for nesting are sometimes separated by unsuitable habitats (Ranazzi et al. 2000).

Our study plots were divided into four classes according to the dominant vegetation type (e.g. Blasi et al. 1999): (i) urban mixed woods, with fragmented patches of mature vegetation including *Platanus* sp., *Quercus ilex*, *Pinus pinea*, *Cedrus* sp., and *Cupressus sempervirens*; (ii) beech woods, represented by mature stands of *Fagus sylvatica* distributed in mountain areas up to 1000 m above sea level; (iii) mesophilous oak woods, with mature stands of mixed oaks (*Q. cerris*, *Q. frainetto*, and *Q. robur*) and beeches distributed between 200 m and 1000 m above sea level; and (iv) thermophilous oak woods, represented by mature stands of *Q. ilex* and *Q. suber* distributed along coastal dry zones.

The proportion of wooded area was measured across the whole 'n.n.d.-area' using aerial photographs, 1:10,000 technical maps and the VIDEOPLAN KONTRON PC package. Wooded area was used as descriptor of the amount of nesting habitat suitable for Tawny Owls. We calculated an average for the territories in each "n.n.d.-area" by dividing the total surface of woods by the number of territories occupied across the whole area. To verify that this estimate corresponds to the average proportion of suitable habitat in individual territories we measured the total surface of wooded area in ten 300 m-radius occupied plots. The size of circular plots (= 28.8 ha) was comparable to the mean size of

Tawny Owl territories in the same area ($= 29.8 \pm 10.8$ ha, $n = 20$, Ranazzi et al. 2000), which means that the amount of wooded area *per territory* resembles the average value of total surface of wooded areas in occupied territories.

Songbird abundance

The relative abundance of songbirds was obtained both from the literature (Sarrocco & Sorace 1997) and by own estimates with the line transect method. We obtained data from six urban mixed woods, five thermophilous oak woods, eight mesophilous oak woods, and five beech woods. Transect length ranged between 1.0 km and 7.5 km. The abundance of songbirds was expressed as individuals km^{-1} . We used songbird abundance recorded in six forest fragments where Tawny Owl density was assessed to explore the relationships between the amount of wooded areas per owl territory and song bird abundance, and between breeding density and song bird abundance. The abundance of songbirds provides an indirect estimation of forest productivity in different wood types (Petty & Avery 1990, Fuller 1995, Penteriani & Faivre 1997).

Statistics

The effect of altitude and songbird abundance on breeding density and the proportion wooded area *per territory* was analysed by means of linear regression models. All tests were two tailed. Curve fits and statistics were obtained using the statistical software PRISM 2.0 (GraphPad Software, 1995).

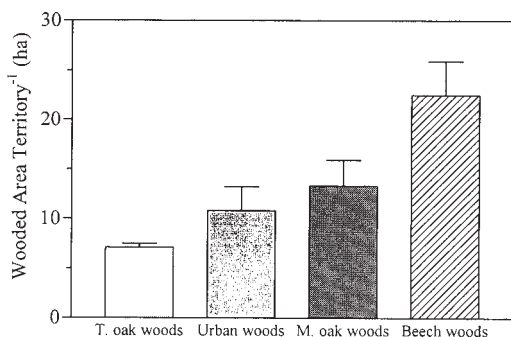


Figure 1. Average values of wooded area *per owl territory* in four different forest types in central Italy.

Genomsnittlig skogstäckt areal per ugglerrevir i fyra olika skogstyper i centrala Italien.

Results and discussion

A total of 586 owl territories were located in 44 census plots. Wooded area *per territory* varied among forest types ($F_{3,40} = 57.5$, $P < 0.001$) being lowest in thermophilous oak woods (mean \pm SD = 7.1 ± 0.4 ha), higher in mixed urban woods ($= 10.8 \pm 2.4$ ha) and mesophilous oak woods ($= 13.3 \pm 2.6$ ha) and highest in mountain beech woods ($= 22.5 \pm 3.4$ ha) (see Figure 1). The abundance of songbirds showed an opposite pattern, decreasing along the elevation gradient (Figure 2). Wooded area *per territory* was positively correlated to forest elevation (Figure 3), and negatively correlated to songbird abundance (Figure 4). Owl breeding density was not correlated either to elevation (Figure 5) or to songbird abundance (Figure 6).

Mature oak woods that provides old trees with cavities suitable for nesting in combination with high prey availability may support dense populations of Tawny Owls even if they have a low proportion of wooded area *per territory* (Southern 1970, Hirons 1985). Beech woods have few available natural cavities for nesting in combination with low prey abundance (Penteriani & Faivre 1997); they have more wooded area *per territory*. Wooded area *per territory* was correlated to forest elevation and songbird abundance. Otherwise, the breeding density of Tawny Owls was unaffected by elevation and bird abundance, suggesting that their habitat requirements do not depend on forest characteristics. Variables measuring ecological traits at the population level (e.g. breeding density) or at the individual level (e.g. territory size) may reflect differences in habitat composition between the studied areas (Van Horne 1983).

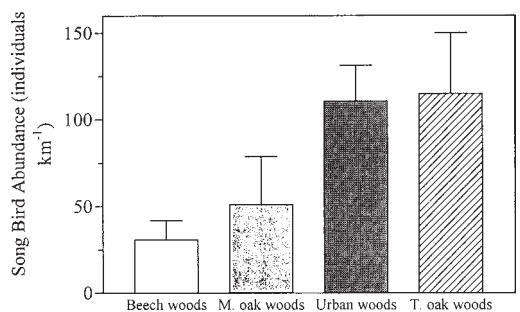


Figure 2. Average values of songbird abundance in four different forest types in central Italy.

Genomsnittlig täthet av småfåglar i fyra olika skogstyper i centrala Italien.

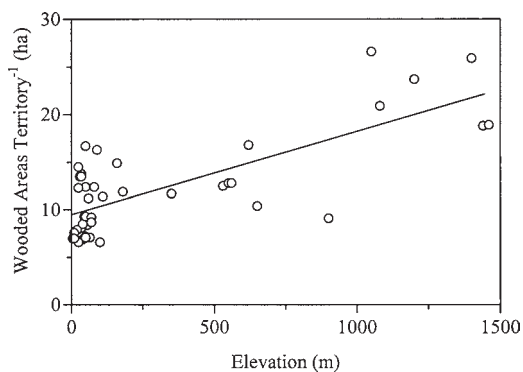


Figure 3. Relationship between forest elevation and wooded area per owl territory ($Y = 0.01x + 9.48$, $r^2 = 0.56$, $p < 0.001$, d.f. = 42).

Förhållandet mellan skogens höjdläge och skogstäckt areal per ugglerrevir.

The most promising species serving as indicators of environmental conditions are those that are easily recognised and monitored and whose functional relationships to habitat changes are clearly understood (e.g. Hanley 1996). Some species are good indicators of forest quality because they are habitat specialists and especially sensitive to habitat change. Monitoring their population response to management will make it possible to use them as indicators. Other species, however, may be good indicators because they require a wide range of habitat characteristics that broadly

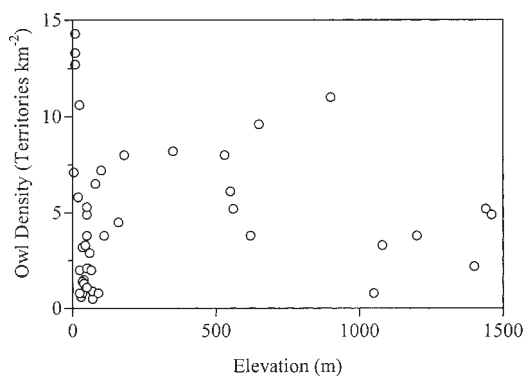


Figure 4. Relationship between forest elevation and owl breeding density ($Y = 0.0x + 4.65$, $r^2 = 0.0$, $p = 0.87$, d.f. = 42).

Förhållandet mellan skogens höjdläge och tätheten av häckande ugglor.

encompass the habitat needs of many other animals and plants as well. Their value is especially great for planning and broad scale analysis rather than monitoring *per se*. As reported by Southern (1970), Petty (1989), Redpath (1995), and the present work, requirements for forest cover and structure that necessitate a diversity of vegetation types, as well as the generalist feeding style that allows to successfully colonise poor-quality habitats (e.g. Ranazzi et al. 2000), suggest that Tawny Owl may fall into that category.

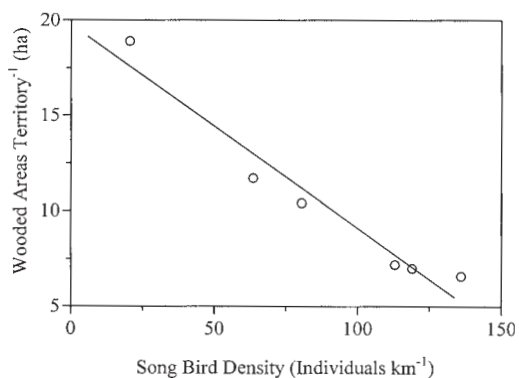


Figure 5. Relationship between song bird abundance and wooded area per owl territory ($Y = -9.16x + 181.1$, $r^2 = 0.95$, $p < 0.001$, d.f. = 4).

Förhållandet mellan småfåglarnas täthet och arealen skog per ugglerrevir.

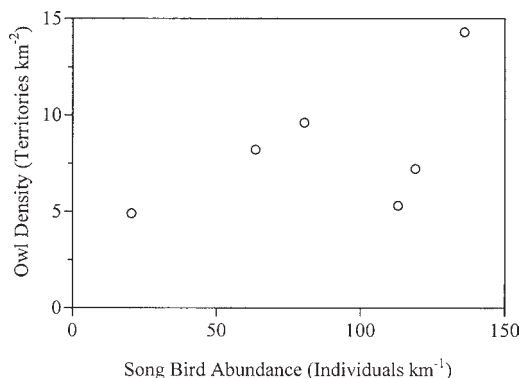


Figure 6. Relationship between songbird abundance and owl breeding density ($Y = 6.14x + 4.63$, $r^2 = 0.31$, $p = 0.25$, d.f. = 4).

Förhållandet mellan småfåglarnas täthet och tätheten av häckande ugglor.

References

- Blasi, C., Carranza, M.L., Filesi, L., Tilia, A. & Acosta, A. 1999. Relation between climate and vegetation along a Mediterranean-Temperate boundary in central Italy. *Global Ecol. Biogeography* 8: 17–27.
- Fuller, R.J. 1995. *Bird life of woodland and forest*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hanley, T.A. 1996. Potential role of deer (Cervidae) as ecological indicators of forest management. *Forest Ecol. Manag.* 88: 199–204.
- Hirons, G. 1985. The effects of territorial behaviour on the stability and dispersion of Tawny Owl (*Strix aluco*) populations. *J. Zool., London (B)* 1: 21–48.
- Newton, I., Marquiss, M., Weir, D.N. & Moss, D. 1977. Spacing of Sparrowhawk nesting territories. *J. Anim. Ecol.* 46: 425–441.
- Penteriani, V. & Faivre, B. 1997. Breeding density and landscape-level habitat selection of common Buzzards (*Buteo buteo*) in a mountain area (Abruzzo Apennines, Italy). *J. Raptor Res.* 31: 208–212.
- Petty, S.J. 1989. Productivity and density of Tawny Owls *Strix aluco* in relation to the structure of a spruce forest in Britain. *Ann. Zool. Fenn.* 26: 227–233.
- Petty, S.J. & Avery, M.I. 1990. *Forest bird communities*. Forestry Commission, Occasional Paper 26, Edinburgh.
- Ranazzi, L., Manganaro, A., Ranazzi, R. & Salvati, L. 2000. Woodland cover and Tawny Owl *Strix aluco* density in a Mediterranean urban area. *Biota* 1: 33–43.
- Redpath, S.M. 1995. Habitat fragmentation and the individual: Tawny Owls *Strix aluco* in woodland patches. *J. Anim. Ecol.* 64: 652–661.
- Sánchez-Zapata, J.A. & Calvo, J.F. 1999. Rocks and trees: habitat response of Tawny Owls *Strix aluco* in semiarid landscapes. *Ornis Fenn.* 76: 79–87.
- Sarrocchio, S. & Sorace, A. 1997. La comunità di uccelli nidificanti in due ambienti forestali della Riserva Naturale “Lago di Vico” (Lazio, VT). *Riv. Ital. Orn.* 67: 71–74.
- Southern, H.N. 1970. The natural control of a population of Tawny Owls (*Strix aluco*). *J. Zool., London* 162: 197–285.
- Van Horne, B. 1983. Density as a misleading indicator of habitat quality. *J. Wildl. Manag.* 47: 893–901.

Sammanfattning

Skogskvalitet och kattugla i olika skogstyper i centrala Italien

Typen av skog och dess kvalitet är av avgörande betydelse för tätheten av häckande fågel. Åtminstone i södra och mellersta Europa häckar kattugglan *Strix aluco* tätast i lövskog, men den häckar även i jordbruksmark, bergstrakter och i stadsmiljöer. Lite

är känt om kattugglans preferens för olika habitattyper.

Med olika inventeringsmetoder har vi undersökt kattugglans förekomst i 44 olika bevakningsområden i närheten av Rom, mellan åren 1995 och 2000. Områdenas storlek varierade mellan 100 till 500 ha, med några till och med större än 2000 ha. Vi inventerade både med hjälp av playback och genom passiv lyssning längs vägar som användes som transekter genom skogsområdena. Inventeringspunkterna förlades med ungefärliga 250 m intervaller längs dessa vägar och de besöktes nattetid, mellan kl. 21.00 till 02.00, från början av januari till slutet av augusti varje år. För att undvika att kvarstannande ungfåglar noterades som revirhållande gjorde vi inga besök under hösten, och för att minimera risken för tillvånjning och störningar använde vi playback högst tre gånger per år och revir.

Vi delade in studieområdena i fyra olika habitatklasser: i) urban blandskog ii) bokskog i bergsområden upp till 1000 m.ö.h., iii) mesofil ekskog mellan 200 till 1000 m.ö.h., och iv) termofil, torr ekskog på havsnivå.

Vi lokaliserade 586 ugglerevir i våra 44 bevakningsområden. Proportionen skogsklädd yta per revir var lägst i den kustnära, termofila ekskogen (7.1 ± 0.4 ha) och ökade sedan gradvis i den urbana blandskogen (10.8 ± 2.4 ha) och den mesofila ekskogen (13.3 ± 2.6 ha) och var högst i bergsbokskogen (22.5 ± 3.4 ha) (Figur 1). Detta ger en ökning av proportionen skog med höjden över havet (Figur 3). Tätheten av småfågel visade ett nästan omvänt mönster och minskade med höjden över havet (Figur 2) vilket gav en negativ korrelation mellan höjd och småfågelförekomst (Figur 4). Tätheten av häckande kattugglor, slutligen, korrelerade varken med höjd över havet eller småfågelförekomst.

Att uggleförekomsten inte var högst i den mest skogsklädda biotopen, bokskogen, tror vi beror på att den innehåller relativt få lämpliga boträd. Det glesare kustnära, termofila habitatet med ekskog däremot innehåller gamla ekar med många lämpliga håligheter för häckning. Även om vi inte fann en korrelation mellan skogstyp och tätheten av kattuggla tror vi att denna art kan användas som indikatorart, bl.a. på grund av att den är lättinventerad.

Changes in feeding behaviour and reproductive success in the Common Guillemot *Uria aalge* on the island of Stora Karlsö

HENRIK ÖSTERBLOM & OLOF OLSSON

Abstract

We studied the feeding behaviour and reproductive success in Common Guillemots *Uria aalge* at the island of Stora Karlsö to reveal effects of an increased density of the prey fish Sprat *Sprattus sprattus*. Feeding rates were almost twice as high in 1998 (4.3 feeds/chick/day) as in 1975 (2.2 feeds/chick/day), and feeding trips were short. The adult birds spent a large proportion of the day together at the site during the chick-rearing period, indicating that the birds were not under significant food stress. Contrary to what we had expected, reproductive success was lower in 1998 and 1999 (0.671, SE = ± 0.045 , n = 2) than in 1974–1977 (0.803, SE = ± 0.010 , n = 4) and chick survival and age at fledging was unchanged despite the increase of available

prey. We speculate that the condition (nutritional value), rather than the abundance of Sprat, has been important in changing the Guillemots feeding behaviour. The study indicates that the reason for the observed lower reproductive success was lower egg survival, most likely an effect of an increased predation pressure from Herring Gulls *Larus argentatus*.

Henrik Österblom, Department of Vertebrate Zoology, Swedish Museum of Natural History, Box 50007, SE 104 05 Stockholm, Sweden. Email: henrik.osterblom@nrm.se
Olof Olsson, Miljöförvaltningsenheten, SE 103 33 Stockholm, Sweden

Received 17 October 2001, Accepted 11 January 2002, Editor: A. Hedenström

The population of several seabird species has increased throughout the last century in the north-east Atlantic and the North Sea. This is thought to be a response to ecosystem changes from over-harvesting in the commercial fishery, where the removal of large predatory fish has led to an increased availability of seabird food items (Furness 1984). A number of Common Guillemot *Uria aalge* populations in the North Atlantic have increased during the period of 1950–1990 (Gaston et al. 1998). However, also some populations in Norway and the Barents Sea have decreased substantially because their prey has been the target of a large-scale fishery (Vader et al. 1990).

Several authors have studied the relationship between food abundance, feeding behaviour and reproductive success for Common Guillemots. Feeding rates and chick survival did not differ in response to food availability, because the Common Guillemots changed their diet and/or the time the adult birds spent together at the breeding sites, allocating more time to foraging when food was scarce (Burger & Piatt 1990, Zador & Piatt 1999).

Hence, adult Common Guillemots can compensate changes in food availability by switching prey item or by adjusting their time budget. Adult birds spend relatively more time together at the breeding site when food is abundant and less time when food is scarce. However, Uttley et al. (1994) found that feeding rates and chick survival was lower when food abundance was very low in a colony where the Common Guillemots prey almost exclusively on one species. Hence, the flexible adult time budget was not sufficient to compensate for a reduced abundance of prey when the only main prey species was available only in very low quantities.

The Common Guillemot in the Baltic Sea feed their chick almost exclusively on Sprat *Sprattus sprattus*. The majority of all Sprat fed to young in 1975 were two years or older, with a small proportion of first year fish (Hedgren 1976). The biomass of Sprat has increased dramatically since the mid seventies, mainly as a consequence of reduced abundance of Cod *Gadus morhua* (Anon. 2000a, Hjerne 2000). The majority of Sprat spawn for their first time at an age of two years and the spawning

biomass in 1998 was roughly twice that of 1975 (Anon. 2000b). Thus, the abundance of prey for Common Guillemots in 1998 was much higher than in 1975. Sprat is of increasing commercial importance as fishmeal in the Baltic Sea, and the current high intensity fishing for Sprat is unsustainable (Hansson 2000).

Stora Karlsö supports the largest colony of Common Guillemot in the Baltic Sea, containing two thirds of the Baltic population. The number of breeding pairs has increased during the last century (Hedgren 1975). In 1974 there were 6400 pairs (Hedgren 1980), in 1984/85 it had increased to 7500 pairs (Hedgren & Kolehmainen 2000), and today even more areas are occupied by breeding birds than in the eighties. Almost all Common guillemots breeding in the Baltic Sea stay in this area all year around (Olsson et al. 2000). The Stora Karlsö colony is probably a source for establishing new colonies in the Baltic Sea and it has been estimated that 12% of the recruitment at Græsholmen (55°19'N, 15°12'E) near Bornholm come from Stora Karlsö (Lyngs 1993). The breeding biology of Common Guillemots was studied at Stora Karlsö during the mid-seventies (Hedgren 1975, 1976, 1979, 1980, Hedgren & Linnman 1979).

The aim of this study was to investigate whether increased food abundance has had any effect on the feeding behaviour and reproductive success for the Common Guillemots breeding at Stora Karlsö. The data from this study were compared with published data from the mid-seventies regarding both feeding behaviour (Hedgren & Linnman 1979, Hedgren 1976) and reproductive success (Hedgren 1979, 1980).

Methods

The feeding behaviour of Common Guillemots breeding on the island of Stora Karlsö (57°17'N, 17°58'E) was observed on 6, 7, 9, 14, 21 and 27 June 1998, for a total of 90 hours (mean 15 h, range 10–20 h). The feeding rates, trip duration and adult time budgets were determined during three dusk-dawn observations (on 9, 14 and 21 June) between 0300 and 2300 hrs. In 1997, breeding birds on a focal ledge were marked with individual two-letter plastic tarsus rings. The ledge contained 36 breeding pairs and 25 of these were included in the feeding study (all chicks were not present during all watches, e.g. late hatched or early fledged chicks). Both individuals were marked in five pairs, one individual marked in 14 pairs and the remaining six pairs contained

unmarked individuals that were easily identified (incomplete head moult or distinctively coloured feet). Only chicks hatched from first eggs were studied. For all arrivals we recorded the time, site, individual, whether a fish was carried or not and the type of prey. Due to the difficulty to distinguish Sprat from Herring *Clupea harengus* in the field, both species were recorded as clupeids. To the extent it was possible, we also recorded the time, site and individual for all departures. If this could not be determined to within five minutes (from attendance checks when available), it was not registered. All observations of feeding were made from four meters above the ledge by using binoculars. These results were compared to those obtained by Hedgren & Linnman (1979) and Hedgren (1976).

During 1998 and 1999 we measured reproductive success of 67 and 99 pairs, respectively. 24.6% of the birds in 1998 and 18.7% in 1999 were ringed as breeding birds in 1997. The previous breeding history of the remaining birds was unclear. Each individual pair was identified in sketches of the breeding ledges and we determined whether a breeding pair had an egg or a chick by making regular observations. In 1998, all pairs were observed daily in the beginning and end of the breeding season in order to determine the presence of an egg or chick. In 1999, all pairs were observed daily throughout the entire breeding season in order to make a more accurate measure of the number of eggs laid and eggs hatched. The breeding ledges were observed through binoculars or spotting scope. Chicks were assumed to have fledged successfully when they had reached an age of at least 15 days. The results from these two years were compared with the corresponding values for reproductive success between 1974–1977 (Hedgren 1980).

Results

Prey species

During 1770 chick hours of observations we registered 344 feeds, of which 332 (96.5%) were identified as clupeids. The remaining 3.5% were either Sandeel *Ammodytes* sp. or unidentified. Hedgren (1976) recorded 91.5% Sprat, 5.1% Herring and 2.3% Sandeel in a sample of 176 fish taken from breeding ledges during the chick-rearing period.

Feeding rates

Each chick received on average 0.22 feeds/hour (SE = ± 0.02 , $n = 20$) and there was a morning and an

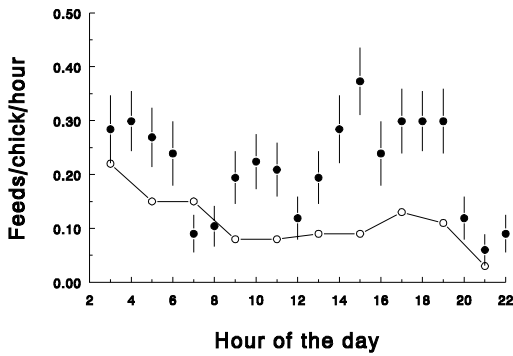


Figure 1. The mean number of feeds/chick/hour (± 1 se) during three dusk-dawn observations (June 9, 14 and 21) in relation to the time of day. The line with open circles refers to data for early chicks in 1975 (redrawn from Hedgren and Linnman 1979).

Medelantalet matningar/unge/timme (± 1 SE) under tre gryning-skyrnings observationer (9, 14 och 21 juni) i förhållande till tid på dygnet. Linjen med öppna cirklar indikerar motsvarande värden från 1975 (återgiven från Hedgren & Linnman 1979).

afternoon peak (Figure 1), averaging 4.3 feeds/day ($SE = \pm 0.2$, $n = 67$ chick-days). In 1979 the chicks received on average 0.11 feeds/hour and 2.2 feeds/day (Figure 1; Hedgren & Linnman 1979). There was no relationship between feeding rate and chick age ($r = 0.17$, NS, $n = 67$ chick-days, Figure 2). However, the only chick that did not receive any food during the three dusk-dawn observations was a chick with an age of 21 days. If this chick-day is excluded from the sample, there is a positive correlation between feeding rate and chick-age ($r = 0.29$, $P <$

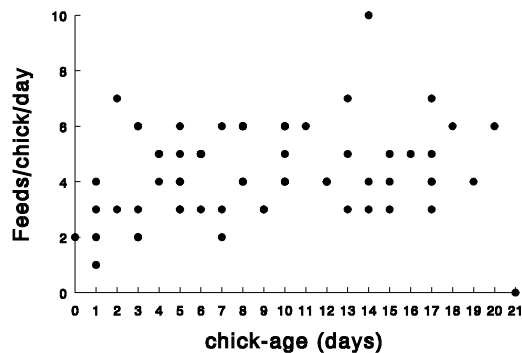


Figure 2. The mean number of feeds/chick/day (± 1 se) during three dusk-dawn observations (June 9, 14 and 21) in relation to chick-age.

Medelantalet matningar/unge/timme (± 1 SE) under tre gryning-skyrnings observationer (9, 14 och 21 juni) i förhållande till ungens ålder.

0.05, $n = 66$ chick-days). The mean age of the chicks in the feeding study was 9.0 days ($SE = \pm 0.7$, $n = 67$).

Trip duration

The shortest observed foraging trip when a bird returned with a fish was eight minutes, and 9.6% of all foraging trips were shorter than 20 min ($n = 178$). A large proportion (36.5%) of all foraging trips was shorter than one hour (Figure 3). During three dusk-dawn observations, we registered 291 successful foraging trips where the bird returned with a fish. The mean duration for a successful foraging trip was 129 minutes ($SE = \pm 8.8$, $n = 178$).

Adult time budgets

Each pair spent an average of 53 minutes together at the site between trips ($SE = \pm 4.8$, $n = 249$) during the chick-rearing season. Each pair made on average 5.1 trips/day ($SE = \pm 0.2$, $n = 67$, successful foraging trips and non-successful foraging trips pooled) and each pair thus spent an average of 271 minutes/day together at the site, or 22.6% of the day (data from dusk-dawn observations only).

Reproductive success

The average reproductive success (fledged chicks/breeding pairs, possible mortality when the chicks leave the cliffs is not included) between 1998 and 1999 was 0.671 ($SE = \pm 0.045$, $n = 2$) (Table 1), and according to Hedgren (1980) the average reproductive

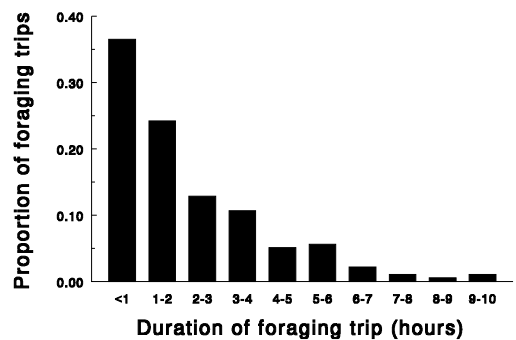


Figure 3. The proportion of all successful foraging trips during three dusk-dawn observations (June 9, 14 and 21) in relation to the duration of the foraging trip.

Proportionen av samtliga framgångsrika födosöksturer under tre gryning-skyrnings observationer (9, 14 och 21 juni) i förhållande till längden av födosöksturen.

Table 1. Reproductive data for Common Guillemots on the island of Stora Karlsö between 1974–1977, from Hedgren (1980), and 1998–1999. Replacement eggs are included.

Häckningsdata för sillgrisslor på Stora Karlsö mellan 1974–1977, från Hedgren (1980) och 1998–1999. Siffrorna inkluderar omlagda ägg.

Year	Pairs	Eggs	Hatched	Fledged	Eggs/ pair	Egg survival	Hatching success	Chick survival	Reproductive success
År	Par	Ägg	Kläckta	Flygga	Ägg/ par	Ägg- överlevnad	Kläcknings- framgång	Ung- överlevnad	Häcknings- framgång
1974	287	316	228	220	1.10	0.72	0.79	0.96	0.77
1975	372	387	317	298	1.04	0.82	0.85	0.94	0.80
1976	389	411	337	318	1.06	0.82	0.87	0.94	0.82
1977	427	455	361	350	1.07	0.79	0.85	0.97	0.82
1974–77	1475	1569	1243	1186	1.064 ±0.006	0.793 ±0.010	0.843 ±0.009	0.953 ±0.006	0.803 ±0.010
1998	67			48					0.72
1999	99	112	68	62	1.131	0.607	0.687	0.912	0.63
1998–99									0.671 ±0.045

success between 1974–1977 was 0.803 (SE = ±0.010, n = 4). The difference in mean reproductive success between these two periods was statistically significant (Chi² = 17.13, d.f. = 1, P < 0.001, with Yates' correction). There was no significant difference between years in 1998 and 1999 (Chi² = 1.08, d.f. = 1, NS, with Yates' correction) or between ledges within years (1998: Chi² = 0.62, d.f. = 2, NS, 1999: Chi² = 2.51, d.f. = 2, NS). There was no difference between or within years between 1974–1977 (Hedgren 1980). Hence the overall reproductive success was lower in 1998 and 1999 compared to the period between 1974–1977.

The median fledging date was 27 June in 1998 and 26 June in 1999. The median fledging date between 1974–1977 varied between 30 June and 10 July (Hedgren 1979, 1980).

In 1974–1977, 6.4% (n = 1475) of the breeding pairs laid replacement eggs (Hedgren 1980); the corresponding figure for 1999 was 13.1% (n = 99). This difference was statistically significant (Chi² = 5.66, d.f. = 1, P < 0.05, with Yates' correction). The number of eggs hatched per egg laid (egg survival), was lower in 1999 (0.607) than it was between 1974–1977 (0.793, SE = ±0.01, n = 4). The difference was statistically significant (Chi² = 19.8, d.f. = 1, P < 0.001, with Yates' correction). Also, the number of chicks hatched per pair (hatching success) was lower in 1999 (0.687) than between 1974–1977 (0.843, SE = ±0.009, n = 4; Chi² = 15.09, d.f. = 1, P < 0.001, with Yates' correction).

The proportion of chicks that fledged successfully (chick survival) out of all eggs hatched in 1974–

1977 was 0.953 (SE = ±0.006, n = 4) and in 1999, 0.912. There was no significant difference in chick survival between the period between 1974–1977 and 1999 (Chi² = 1.69, d.f. = 1, NS, with Yates' correction).

The mean age at fledging in 1998 was 19.6 days (SE = ±0.4, n = 48). The corresponding mean age at fledging in 1975 was 19.0 days (SE = ±0.6, n = 15) (Hedgren & Linnman 1979). Thus, we found no difference in mean age at fledging between 1975 and 1998.

Discussion

Sprat is currently extremely abundant in the Baltic Sea, and the spawning biomass in 1998 was roughly twice that of 1975 (Anon. 2000b). The total biomass of Herring has decreased by 70% during the same time period (Anon. 2000b). The main food fed to Common Guillemot chicks at Stora Karlsö in 1975 was Sprat (Hedgren 1976). Sprat has a higher calorific value than young herring and adult Common Guillemots appear to feed selectively on Sprat in the Baltic Sea (Lyngs & Durinck 1998). Thus, we assume that although we were not able to distinguish between Sprat and Herring in this study, it is likely that Sprat has continued to be the main prey fed to the chicks also in 1998 when our study was done.

Feeding rates

Common Guillemots almost always bring a single fish to their chick (Bradstreet & Brown 1985). The

feeding rate and size or quality of the prey determine the daily calorific intake of the chick, hence the only ways to increase the energy delivered to the chick is by increasing the feeding rate or by feeding the chick with larger or higher quality prey. The feeding rate in this study was almost twice as high as that obtained by Hedgren & Linnman (1979) in the same colony, but at similar level to rates observed elsewhere (Gaston et al. 1998).

The Common Guillemots breeding at the Shetland Islands fed their chicks almost exclusively on Lesser Sandeel *Ammodytes marinus*. The feeding rate increased in response to a greater abundance of prey (Uttley et al. 1994). However, in a bad year, the Common Guillemots tended to compensate the lower feeding rate by bringing larger prey to the chicks. At the Gannet Islands, Labrador, chicks were fed more frequently in a year when food was less abundant, but received poorer quality fish. The calorific intake was lower in the poor year despite the higher feeding rate (Birkhead & Nettleship 1987a).

Reproductive success and chick survival at Stora Karlsö was high between 1974–1977 (Hedgren 1980), indicating that the Common Guillemots feeding conditions were good during this period. However, in 1975, late hatched chicks had a lower growth rate than early hatched chicks despite a similar feeding rate (2.8 and 2.2 feeds/day for late and early chicks respectively). The reason for this was thought to be due to a seasonal deterioration in prey quality (Hedgren & Linnman 1979). The growth and fat content of Herring has decreased since the early 1980s in the Baltic proper (Ådjers et al. 2000). The condition (mean mass at age) of Sprat of all age classes of one year and older has decreased by 30% in the Baltic Sea from 1975 to 1998 (Anon. 2000b). The decrease was most evident during the 1990s (Anon. 2000b, Kaljuste 1999). Common Guillemot chick fledging body mass at Stora Karlsö has decreased significantly during the 1990s, indicating that feeding condition has deteriorated throughout this decade (Österblom et al. 2001). A reduction in the mass of Sprat and hence calorific content is the most likely explanation for the increased feeding rates observed for the Common Guillemots breeding in the Baltic Sea. Hence, we do not believe that the increased feeding rate is primarily a response to increased prey abundance, but rather a way to compensate for a low calorific intake in a single feed (see Österblom et al. 2001). Thus, when Common Guillemots are almost exclusively dependent on one prey type, large changes in the abundance or quality of this prey change their foraging behaviour.

Feeding rate in relation to chick-age varies with food availability. In the Shetland Islands, in a year when food was scarce, feeding rates increased to beyond 20 days chick age, but in a year when food was abundant, feeding rates peaked at 10 days (Uttley et al. 1994). There was no marked peak in feeding rate at any age in this study. Instead, the feeding rate in relation to chick-age showed a pattern more similar to that obtained during a poor food year by Uttley et al. (1994).

Trip duration and estimated foraging range

We observed several successful foraging trips where the birds returned to the colony after less than 20 min. A large proportion of all successful foraging trips were less than an hour, suggesting that food was easily accessible for the Common Guillemots. Uttley et al. (1994) found that successful foraging trips were shorter in a year when food abundance was high and several other studies have shown that Common Guillemots can make extremely short, yet successful foraging trips when food is abundant (Furness & Barrett 1985, Harris & Wanless 1985, Monaghan et al. 1994).

Studies by Cairns et al. (1987, 1990) and Monaghan et al. (1994) measured the activity budgets of Common Guillemots during foraging trips. A mean of 2.7–9.6% of the foraging trip was spent flying. There is some evidence that birds fly directly to the foraging area (Monaghan et al. 1994), enabling us to estimate the foraging range of the Common Guillemots breeding at Stora Karlsö. Using 2.7–9.6% of the mean trip duration (129 min) and a flight speed of 69 km/h (Pennycuik 1987), this represents a foraging range of 2.0–7.1 km during the chick-rearing period in still wind condition. These results are very similar to those obtained by Cairns et al. (1987, 1990) and Monaghan et al. (1994).

Adult time budgets

Adult Common Guillemots can compensate a low food supply by foraging more and thus spending less time together at the breeding site during the chick-rearing period. At two adjacent colonies in Alaska, where food varied 10-fold, breeding pairs of Common Guillemots spent 8% and 24% together at the site in the colony where food was scarce and abundant, respectively (Zador & Piatt 1999). Uttley et al. (1994) found that the adults spent 2.4% of the day together at the site in a poor year and 40% in a good year in the Shetland Islands. The mean duration of

periods when both members of a pair were together at the colony was about six times longer in a good year (50 minutes) than in a poor year (8 minutes, Uttley et al. 1994). In our study, both parents spent 22.6% of the day together at the site during the chick-rearing period and the mean duration of period that both members were together at the site was 53 minutes. This suggests that the birds were not under significant food stress. However, digestive constraints have been shown to affect the time budget of some birds (Diamond et al. 1986) and it has been suggested by Burger & Piatt (1990) that small Common Guillemot chicks eating large fish may influence their parents' time budgets.

Data in support of the hypothesis that breeding pairs of Common and Brünnich's Guillemots *Uria lomvia* spend relatively much time together at a site when food abundance is high and relatively little time when food abundance is low has been provided by Burger & Piatt (1990), Furness & Barrett (1985), Harris & Wanless (1985, 1988) and Falk et al. (2000).

Monaghan (1996) has suggested that this type of data also can be a useful and inexpensive tool in order to provide indirect information on fish abundance. The data we have provided in this study may thus be useful for future management purposes.

Reproductive success

Cairns (1987) suggested that changes in food availability from poor to moderate would rapidly increase reproductive success, but that reproductive success would only increase gradually when food availability changes from moderate to good. In the Baltic Sea, food availability most likely changed from moderate to good, or from good to extremely good from 1974–1977 to 1998 and 1999. However, instead of an increase, we observed a decrease in reproductive success.

It is unclear why the measured reproductive success was lower in 1998 and 1999 than it was in the period between 1974–1977. The measured reproductive success in 1998 and 1999 was low compared to several Atlantic Common Guillemot colonies (Birkhead & Hudson 1977, Hatchwell & Birkhead 1991, Harris & Wanless 1988, Birkhead & Nettleship 1987b, Bryant et al. 1999). However, there are several potential reasons. One possible explanation may be a result of a difference in the breeding ledges observed. However no differences in reproductive success within years when comparing different ledges were found in this study or by Hedgren (1980). However,

the same ledges were not used in the two studies (see below).

Hedgren (1980) found that late-laying pairs had significantly lower reproductive success compared to early and mid season laying pairs. There was, however, no difference in reproductive success in early and mid season pairs. The reason for the seasonal decline in breeding was mainly due to the fact that young and inexperienced birds laid their eggs later. The median fledging dates in this study were early compared to those obtained by Hedgren (1979, 1980), thus the observed pairs in this study should be regarded as early breeders (i.e. experienced birds with a relatively high reproductive success). Early laying pairs are more likely to re-lay if they lose their first egg (Harris & Birkhead 1985, Birkhead & Hudson 1977), but replacement eggs are less likely to hatch (Hedgren 1980).

There is a significant relationship between the timing of breeding and mean deviation from long term average air temperature in February–May, where two degrees warmer result in one week earlier breeding season at Stora Karlsö (Hedgren 1979). The mean deviation from the long term average temperature was +1.13 and +1.00 degrees in 1998 and 1999 respectively (Swedish Meteorological and Hydrological Institute) and between -0.5 and +1.5 degrees between 1974–1977 (Hedgren 1979). Hence the timing of all breeding seasons are sufficiently similar for a comparison and we conclude that differences in timing is not a likely reason for differences in reproductive success between the seventies and the nineties.

One possible explanation to the observed lower hatching success and higher number of replacement eggs laid in 1999 may be predation by Herring Gulls *Larus argentatus*. The Herring Gull population on Stora Karlsö has increased dramatically from an estimated 300 pairs in 1974–1977 (Hedgren 1980), via 414 breeding pairs in 1984–1985 to 826 breeding pairs in 1998 (Hedgren & Kolehmainen 2000). In 1974–1977, Hedgren (1980) observed only one out of 325 lost eggs to be taken by a Herring Gull, although the causes of all failed eggs were not known. We have on some occasions observed Herring Gulls taking eggs from breeding birds on the ledges but we have not been able to quantify the extent. Ravens *Corvus corax* predated on Brünnich's Guillemot eggs and chicks took almost exclusively eggs (Gaston & Elliot 1996) and all predation observed by Birkhead (1977) by Great Black-backed Gulls *Larus marinus* on Common Guillemots were on eggs rather than chicks. Thus gull predation at

Stora Karlsö is likely to be higher on eggs than on chicks, something that could explain the observed low egg survival in this study. We believe that increased predation on eggs is the most likely explanation for the observed lower reproductive success in 1998 and 1999 compared to 1974–1977.

The reason why chick survival was not higher in 1999 than in 1974–1977 despite the increased food abundance is not clear. At Skomer Island, Wales, Common Guillemot chick survival was not affected by an increased feeding rate (Hatchwell 1991). In the Shetland Islands, Common Guillemot chick survival was lower in a year when food abundance was low (Uttley et al. 1994). Also, fledging age was lower in a year when food was more abundant (Uttley et al. 1994). In this study, fledging age was not affected by the increased food abundance. The high abundance of Sprat in the Baltic Sea is a measure of biomass and not the availability of suitable prey fish to Common Guillemots. As the condition of the main prey Sprat has deteriorated, chicks at Stora Karlsö may not have received a higher daily calorific intake despite the higher feeding rate. A similar result, where parents traded off feeding rate and prey quality, was found at the Gannet Islands, Labrador. Chicks were fed at a higher rate, but with lower quality fish when preferred food appeared to be less abundant, resulting in a lower calorific intake despite a higher feeding rate (Birkhead & Nettleship 1987a).

No known environmental contaminants can explain the observed lower egg survival. The concentrations of sDDT and PCBs in eggs of Common Guillemots on Stora Karlsö have decreased significantly since the seventies (Bignert et al. 1995). The eggshell thickness has increased in response to this factor and is currently at a level similar to pre-1946 eggs (A. Bignert pers. comm.). These factors taken together would suggest that egg survival should be higher presently than during the period 1974–1977. However, this study provides the opposite result.

In summary, food was extremely abundant in the Baltic Sea, and feeding rates were almost twice as high in 1998 than in 1975. Both adults spent a large proportion of the day together at the site, indicating that food was easily accessible. The condition of Sprat in the Baltic Sea has deteriorated during the last decade and we suggest that the higher feeding rates may be a response to this fact. Calorific intake may thus not be higher despite the higher feeding rates, something that could explain why chick survival and age at fledging was unaffected. Reproductive success was, contrary to what we had expected, lower in 1998 and 1999 than in 1974–1977. This was

probably as a result of the lower egg survival observed in 1999. We speculate that predation by gulls is the most likely explanation for this observed lower reproductive success.

Acknowledgements

We would like to thank J. Arrendahl who performed the fieldwork in 1999 and L. Engström who assisted in the field in 1998. We also would like to thank T. Fransson for comments on the manuscript, Karlsö Jagt- och djurskyddsförening for logistical support and WWF Sweden for financing this study.

References

- Anon. 2000a. *Report of the Working Group on Ecosystem Effects of fishing activities*. ICES CM 2000/ACME: 02.
- Anon. 2000b. *Report of the Working Group on Baltic Fisheries Assessment*. ICES CM 2000/ACFM:14. Part 2, Pp. 362.
- Bignert, A., Litzén, K., Odsjö, T., Olsson, M., Persson, W. & Reutergårdh, L. 1995. Time-related factors influence the concentrations of sDDT, PCBs and shell parameters in eggs of Baltic Guillemot (*Uria aalge*), 1861–1989. *Environ. Pollut.* 89: 27–36.
- Birkhead, T.R. 1977. The effects of habitat and density on breeding success in the Common Guillemot (*Uria aalge*). *J. Anim. Ecol.* 46: 751–764.
- Birkhead, T.R. & Hudson, P.J. 1977. Population parameters for the Common Guillemot *Uria aalge*. *Ornis Scand.* 8: 145–154.
- Birkhead, T.R. & Nettleship, D.N. 1987a. Ecological relationship between Common Murres, *Uria aalge*, and Thick-Billed Murres, *Uria lomvia*, at the Gannet Islands, Labrador III. Feeding ecology of the young. *Can. J. Zool.* 65: 1638–49.
- Birkhead, T.R. & Nettleship, D.N. 1987b. Ecological relationship between Common Murres, *Uria aalge*, and Thick-Billed Murres, *Uria lomvia*, at the Gannet Islands, Labrador II. Breeding success and site characteristics. *Can. J. Zool.* 65: 1630–37.
- Bradstreet, M.S.W. & Brown, R.G.B. 1985. Feeding Ecology of the Atlantic Alcidae. Pp. 263–318 in *The Atlantic Alcidae, The Evolution, Distribution and Biology of the Auks Inhabiting the Atlantic Ocean and Adjacent Water Areas*. (Nettleship, D.N. & Birkhead, T.R. eds). Academic Press, London.
- Bryant, R., Jones, I.L. & Hipfner, M. 1999. Responses to changes in prey availability by Common Murres and Thick-billed Murres at the Gannet Islands, Labrador. *Can. J. Zool.* 77: 1278–1287.
- Burger, A.E. & Piatt, J.F. 1990. Flexible time budgets in breeding Common Murres: Buffers against variable prey abundance. *Stud. Avian Biol.* 14: 71–83.
- Cairns, D.K. 1987. Seabirds as Indicators of Marine Food Supplies. *Biol. Oceanogr.* 5: 261–271.
- Cairns, D.K., Bredin, K.A. & Montevecchi, W.A. 1987. Activity budgets and foraging ranges of breeding Common Murres. *Auk* 104: 218–224.

- Cairns, D.K., Montevecchi, W.A., Birt-Friesen, V.L. & Macko, S.A. 1990. Energy expenditures, activity budgets, and prey harvest of breeding Common Murres. *Stud. Avian Biol.* 14: 84–92.
- Diamond, J.M., Karasov, W.H., Phan, D. & Carpenter, F.L. 1986. Digestive physiology is a determinant of foraging bout frequency in hummingbirds. *Nature* 320: 62–63.
- Falk, K., Benvenuti, S., Dall'antonia, L., Kampp, K. & Ribolin, A. 2000. Time allocation and foraging behaviour of chick-rearing Brünnich's Guillemots *Uria lomvia* in high-arctic Greenland. *Ibis* 142: 82–92.
- Furness, R.W. 1984. Seabird-fisheries relationships in the northeast Atlantic and North Sea. Pp. 162–169 in: *Marine birds: their feeding ecology and commercial fisheries relationship* (Nettleship, D.N. Sanger, G.A. Springer, P.F. eds). Supply and Services, Ottawa.
- Furness, R.W. & Barrett, R.T. 1985. The food requirements and ecological relationships of a seabird community in North Norway. *Ornis Scand.* 16: 305–313.
- Gaston, A.J. & Elliot R.D. 1996. Predation by Ravens *Corvus corax* on Brünnich's Guillemot *Uria lomvia* eggs and chicks and its possible impact on breeding site selection. *Ibis* 138: 742–748.
- Gaston, A.J., Jones, I.L. & Lewington, I. 1998. *The Auks: Alcidae (Bird Families of the World, Vol. 5)*. Oxford University Press, Oxford.
- Hansson, S. 2000. Östersjöns fisk – i kläm mellan fiske och övergödning (Baltic fish – sandwiched between the fishery and eutrophication). *Fauna och Flora* 95: 169–176.
- Harris, M.P. & Birkhead, T.R. 1985. Breeding Ecology of the Atlantic Alcidae. Pp. 156–204 in *The Atlantic Alcidae, The Evolution, Distribution and Biology of the Auks Inhabiting the Atlantic Ocean and Adjacent Water Areas* (Nettleship, D.N. & Birkhead, T.R. eds). Academic Press, London.
- Harris, M.P. & Wanless, S. 1985. Fish fed to young Guillemots, *Uria aalge*, and used in display on the Isle of May, Scotland. *J. Zool., Lond.* 207: 441–458.
- Harris, M.P. & Wanless, S. 1988. The breeding biology of Guillemots *Uria aalge* on the Isle of May over a six year period. *Ibis* 130: 172–92.
- Hatchwell, B.J. 1991. The feeding ecology of young Guillemots *Uria aalge* on Skomer Island, Wales. *Ibis* 133: 153–161.
- Hatchwell, B.J. & Birkhead, T.R. 1991. Population dynamics of Common guillemots *Uria aalge* on Skomer Island, Whales. *Ornis Scand.* 22: 55–59.
- Hedgren, S. 1975. Det häckande beståndet av sillgrissla *Uria aalge* i Östersjön. (The breeding population of Guillemots *Uria aalge* in the Baltic Sea.) *Vår fågelvärld* 34: 43–52.
- Hedgren, S. 1976. Om sillgrisslans *Uria aalge* föda på Stora Karlsö. (On the food of the Guillemot *Uria aalge* at the island of Stora Karlsö, the Baltic Sea.) *Vår Fågelvärld* 35: 287–290.
- Hedgren, S. 1979. Seasonal variation in fledging weight of Guillemots *Uria aalge*. *Ibis* 121: 357–361.
- Hedgren, S. 1980. Reproductive success of Guillemots *Uria aalge* on the island of Stora Karlsö. *Ornis Fenn.* 57: 49–57.
- Hedgren, S. & Kolehmainen, T. 2000. *Häckande fåglar på Stora Karlsö 1998*. Länsstyrelsen i Gotlands län, livsmiljöenheten. Rapport nr 2, 2000.
- Hedgren, S. & Linnman, Å. 1979. Growth of Guillemot *Uria aalge* chicks in relation to time of hatching. *Ornis Scand.* 10: 29–36.
- Hjerne, O. 2000. *Fish and fisheries management in an ecological context, with emphasis to the Baltic Sea*. Lic. Thesis. Stockholm University, Department of Systems Ecology.
- Kaljuste, O. 1999. Changes in the growth and stock structure of Baltic Sprat (*Sprattus sprattus balticus*) in the Gulf of Finland in 1986–97. *Proc. Estonian Acad. Sci. Biol. Ecol.* 48: 296–309.
- Lyngs, P. 1993. Colony interchange in Baltic Guillemots *Uria aalge*. *Dansk. Orn. Foren. Tidsskr.* 87: 247–250.
- Lyngs, P. & Durinck, J. 1998. Diet of Guillemots *Uria aalge* in the central Baltic Sea. *Dansk. Orn. Foren. Tidsskr.* 92: 197–200.
- Monaghan, P. 1996. Relevance of the behaviour of seabirds to the conservation of marine environments. *Oikos* 77: 227–237.
- Monaghan, P., Walton, P., Wanless, S., Uttley, J.D. & Burns, M.D. 1994. Effects of prey abundance on the foraging behaviour, diving efficiency and time allocation of breeding Guillemots *Uria aalge*. *Ibis* 136: 214–222.
- Olsson, O., Nilsson, T. & Fransson, T. 2000. *Long-term study of mortality in the Common Guillemot in the Baltic Sea*. Swedish Environmental Protection Agency Report 5057.
- Pennycuik, C.J. 1987. Flights of auks (Alcidae) and northern seabirds compared with southern procellariiforms. *J. Exp. Biol.* 128: 335–347.
- Uttley, J.D., Walton, P., Monaghan, P. & Austin, G. 1994. The effects of food abundance on breeding performance and adult time budgets of Guillemots *Uria aalge*. *Ibis* 136: 205–213.
- Vader, W., Barrett, R.T., Erikstad, K.E. & Strann, K.-B. 1990. Differential responses of Common and Thick-Billed Murres to a crash in the Capelin Stock in the Southern Barents Sea. *Stud. Avian Biol.* 14: 175–180.
- Zador, S.G. & Piatt, J.F. 1999. Time-budgets of Common Murres at a declining and increasing colony in Alaska. *The Condor* 101: 149–152.
- Ådjers, K., Sandström, O. & Bignert, A. 2000. Fisk och fiske – fisketrycket för hårt (Fishery in trouble). Pp. 35–36 in *Östersjö '99 Årsrapport från miljöövervakningen i egentliga Östersjön (Swedish Marine Monitoring in the Baltic Proper)*. (Tidlund, A. & Brenner, U. eds). Stockholm Marine Research Center.
- Österblom, H., Bignert, A., Fransson, T. & Olsson, O. 2001. A decrease in fledging body mass in Common Guillemot *Uria aalge* chicks in the Baltic Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 224: 305–309.

Sammanfattning

Förändringar i matningsbeteende och häckningsframgång hos sillgrissla Uria aalge på Stora Karlsö

Ett flertal havsfågelpopulationer i norra Atlanten har ökat under det senaste århundradet, något som tros vara en effekt av det kommersiella fisket (Furness 1984). Ett hårt fisketryck på stora predatorer har ökat den tillgängliga mängden födo-fisk för fåglar. När

däremot de fiskarter som fåglarna föredrar fångas kommersiellt i stora mängder, har detta fått negativa konsekvenser för havsfåglar i exempelvis Norge och Barents hav (Vader et al. 1990).

Sillgrissla är en havsfågel som är relativt okänslig för förändringar i födotillgång, då de har en flexibel tidsbudget. Det innebär att de kan öka tiden som utnyttjas till att söka föda om mängden tillgänglig fisk är liten. Om andra fiskarter finns kan de utnyttjas som ett alternativ till den huvudsakliga födan (Burger & Piatt 1990, Zador & Piatt 1999). Då födotillgången däremot är mycket låg och inga alternativa arter finns att utnyttja, kan den flexibla tidsbudgeten i vissa fall inte kompensera för låga koncentrationer av föda (Monaghan et al. 1994, Uttley et al. 1994).

Sillgrisslor på Stora Karlsö matar sina ungar nästan uteslutande med skarpsill *Sprattus sprattus*, en art som har ökat dramatiskt sedan 70-talet (Hedgren 1976, Anon. 2000b). Kolonin på Stora Karlsö är den största i Sverige och har ökat under det senaste århundradet (Hedgren 1975, 1980, Hedgren & Kolhmainen 2000).

Syftet med den här studien var att undersöka om en ökad födotillgång har påverkat matningsbeteendet och häckningsframgång hos sillgrisslor på Stora Karlsö. Data från vår studie jämförs med liknande data från 70-talet (Hedgren 1976, 1979, Hedgren & Linnman 1979, Hedgren 1980).

Metoder

Matningsbeteendet studerades den 6, 7, 9, 14, 21 och 27 juni 1998 under sammanlagt 90 timmar. Tre dygns kontinuerlig observation (9, 14 och 21 juni) användes för att beräkna matningsfrekvens, tiden för födosök och fåglarnas tidsbudget. 25 par ingick i matningsstudien. Då en medlem i en av dessa par anlände till hyllan registrerade vi tidpunkt, position på hyllan, om fågeln bar en fisk och vilken fiskart. Vi kunde inte skilja mellan skarpsill och strömming *Clupea harengus* i fält, utan båda arter registrerades som clupeider. Vi noterade även så långt det var möjligt, tid och plats för fåglar som lämnade hyllan.

Häckningsframgången studerades 1998 och 1999 för 67 och 99 par respektive år. Under 1998 gjordes dagliga observationer under början och slutet på häckningssäsongen för att bestämma om paret hade ett ägg eller en unge. Under 1999 gjordes dessa observationer under hela häckningssäsongen. Vi antog att en unge lämnat boet med framgång då den var borta vid en ålder av 15 dagar.

Resultat

Matningsbeteende

Av 344 registrerade fiskar var 96.5% clupeider. De återstående 3.5% var antingen tobisfiskar *Ammodytes* sp. eller ej identifierade. Varje unge matades med 4.3 fiskar/ dag 1998 och 2.2 fiskar/ dag 1975 (Hedgren & Linnman 1979, Figur 1). Födan verkade vara lättillgänglig, då 9.6% av alla framgångsrika födosöksturer var kortare än 20 minuter (n = 178, Figur 3). Paren var i medeltal tillsammans på häckningsplatsen 22.6% av dagen.

Häckningsframgång

Häckningsframgången under 1998 och 1999 (0.671 ungar/par, SE = ±0.045, n = 2, Tabell 1) var lägre än under perioden 1974–1977 (0.803 ungar/ par, SE = ±0.010, n = 4). Skillnaden var signifikant (Chi² = 17.13, d.f. = 1, P < 0.001, med Yates korrektion). Under perioden 1974–1977 lade 6.4% av paren ett andra ägg då det första gått förlorat (Hedgren 1980). Motsvarande siffror 1999 var 13.1% (n = 99), vilket var signifikant fler (Chi² = 5.66, d.f. = 1, P < 0.05, med Yates korrektion). Äggöverlevnaden var lägre 1999 (0.607) än mellan 1974–1977 (0.793, se = 0.01, n = 4, Chi² = 19.8, d.f. = 1, P < 0.001, med Yates korrektion). Ungöverlevnaden mellan 1974–1977 var 0.953 flygga ungar/ kläckta ägg (SE = ±0.006, n = 4), vilket inte var skilt från 1999: 0.912, Chi² = 1.69, d.f. = 1, NS, med Yates korrektion). Ungarna lämnade boet vid en ålder av 19.6 dagar 1998 och 19.0 dagar 1975.

Diskussion

Vi antar att samtliga observerade clupeider var skarpsill, då: 1) skarpsillpopulationen har ökat dramatiskt och strömmingpopulationen minskat dramatiskt sedan 70-talet (Anon. 2000b) och 2) sillgrisslor föredrar skarpsill framför strömming (Hedgren 1976, Lyngs & Durinck 1998). Eftersom sillgrisslan nästan uteslutande matar ungen med en fisk åt gången (Bradstreet & Brown 1985) är det enda sättet att öka ungens dagliga kaloriintag att öka matningsfrekvensen eller storleken på fisken (då fiskar med ett högre näringsvärde inte finns som ett alternativ). Matningsfrekvensen 1998 var nästan dubbelt så hög som 1975. Häckningsframgången mellan 1974–1977 var hög, vilket tyder på att födotillgången var god. Ungar som kläcktes sent 1975 hade en långsammare tillväxt, trots att de matades med mer fisk (2.8 fiskar/

dag) än de ungar som kläcktes tidigt samma år (2.2 fiskar/ dag), något som antogs bero på en försämring i fiskens näringsinnehåll (Hedgren & Linnman 1979). Skarpsillens medelvikt i alla åldersklasser > 1 år har minskat mellan 1975 till 1998 och minskningen var mest dramatiskt under 90-talet (Anon 2000b). Under 90-talet minskade även vikten på ringmärkta sillgrissleungar (Österblom et al. 2001). En försämring i födans näringsinnehåll är den mest troliga förklaringen till den ökade matningsfrekvensen. De korta födosökstureorna pekar på att födotillgången var mycket god. Båda individerna i paret var tillsammans på häckningsplatsen en stor del av dagen, vilket visar att de inte var stressade för att söka föda (Burger & Piatt 1990, Bryant et al. 1999, Furness & Barrett 1985, Harris & Wanless 1985, 1988, Uttley et al. 1994, Zador & Piatt 1999).

Cairns et al. (1987) föreslog att en ökad födotillgång bör förbättra häckningsframgången. I Östersjön har tillgången på skarpsill troligtvis gått från god till mycket god mellan 1975 och 1998. Men trots detta har sillgrisslans häckningsframgången inte ökat, utan i stället minskat. Den mest troliga förklaringen till detta är en ökad predation från gråtrut. Populationen av gråtrut på Stora Karlsö har ökat från uppskatt-

ningsvis 300 par 1974–1977 (Hedgren 1989), 414 par 1984/85 till 828 par 1998 (Hedgren & Kolehmainen 2000). Under perioden 1974–1977 försvann 325 ägg, och endast ett kunde härledas till trutpredation, men orsaken till förlusten av samtliga ägg var inte känd (Hedgren 1980). Vi har vid ett flertal tillfällen observerat trutar med sillgrissleägg i munnen utan att kunna bestämma omfattningen av predationen. Havstrut *Larus marinus* tar i större utsträckning sillgrisslans ägg än dess ungar (Birkhead 1977) och korp *Corvus corax* tar en större andel ägg av spetsbergsgriSSLor *Uria lomvia* (Gaston & Elliot 1996). Om gråtrut jagar på ett liknande sätt kan det vara en del av förklaringen till att en större andel par lade ett andra ägg lades 1999 och att den observerade äggöverlevnaden var låg.

Anledningen till att äggöverlevnaden inte var högre 1999 än mellan 1974–1977 trots en ökad födotillgång är inte klar. Då konditionen hos skarpsill har försämrats är det tänkbart att ungarna på Stora Karlsö inte hade ett högre dagligt kaloriintag 1998 trots den ökade matningsfrekvensen. En observerad förändring i ungarernas hoppvikter tyder på att energimängden i skarpsill har minskat (Österblom et al. 2001)

Density fluctuations in an urban population of Tawny Owl *Strix aluco*: a long-term study in Rome, Italy

LAMBERTO RANAZZI, ALBERTO MANGANARO & LUCA SALVATI

Abstract

The population of Tawny Owls *Strix aluco* breeding in urban Rome, Italy, was studied from 1992 to 2001. Yearly density (range: 0.9–1.1 territories km⁻²) was rather stable compared with data from central Europe, likely due to mild weather conditions and abundant food supply. The rate of territory occupation, regarded as estimator of density fluctuations, was non-linearly correlated with density and proportion of wooded and farmland areas, and not correlated with the proportion of built-up areas. In plots with owl density ranging from 2–4 territories km⁻² all the breeding territories were stable over ten years. At decreasing density the lower rate of territory occupation was attributable to the large proportion of unsuitable habitat. Competition with

neighbours and the consequent reduction of mean territory size may account for the lower territory stability at high densities, where the proportion of wooded areas is high. The proportion of farmland areas, which is a poor habitat for breeding but represent a suitable hunting ground, explains additional variance of the density fluctuations.

Lamberto Ranazzi, Via Livorno 85, I-00162 Rome.

Alberto Manganaro, Via di Donna Olimpia 152, I-00152 Rome.

Luca Salvati, Piazza F. Morosini 12, I-00136 Rome; e-mail: picoidesmajor@yahoo.com

Received 8 November 2001, Accepted 6 January 2001, Editor: S. Svensson

Introduction

Raptors show some of the most stable densities known among birds, as can be documented from long-term studies. Breeding numbers generally do not fluctuate by more than 20 per cent of the mean over the period concerned (Wendland 1984, Newton 1991, Korpimäki & Norrdahl 1991). Population stability would be expected only in stable environments, not in habitats changing rapidly through vegetation succession or human action (e.g. Newton 1991).

Predators and prey are linked by mutual relationships that influence population dynamics of both guilds (Hanski & Korpimäki 1995). It is well known that fluctuations in prey abundance enhance responses of predators (e.g. Korpimäki & Norrdahl 1991). On the other hand, predators may play a critical role in dynamics of different prey species (e.g. Hanski & Korpimäki 1995). Based on their role in a predator/prey pattern, raptors may be splitted into two categories: resident, territorial generalists and nomadic specialists (Korpimäki & Norrdahl 1991). These

two raptor categories show different responses to prey fluctuations, namely that functional responses are expected to be stronger in nomadic specialists (Korpimäki & Norrdahl 1991, Hanski & Korpimäki 1995). Resident generalists show a great ability to maintain stable populations and reproductive rate through the ability to exploit alternative prey thus regulating the interspecific competition for food.

In territorial, generalist raptors, the idea that breeding density is stable and feedback regulated, rather than fluctuating at random, is supported by the following findings: (i) the occurrence of surplus adults, able to breed, that occupy a territory only when it is available through death or removal of a previous occupant (Village 1983, Newton 1991); (ii) the rapid re-establishment of populations, after their removal by man, to the same level as previously (see Newton 1991); and (iii) the regular spacing of breeding pairs in areas with high nest supply (Southern 1970, Hirons 1985, Newton 1991).

Nest and food supply, competition, and weather condition seem to play a key role in the limitation of breeding numbers (Southern 1970, Village 1983,

Korpimäki & Norrdahl 1991, Newton 1991, Salvati 2002). Therefore, when some of these conditions are negligible in affecting population stability, it seems possible to attribute to the remaining conditions a great part of the effect on the variable itself. In the Mediterranean region it is accepted that (i) some rodent-eating raptors switch their diet toward alternative prey thus reducing the effect of fluctuating food (i.e. rodents), (ii) alternative prey (e.g. insects, reptiles, birds) are largely available and quite stable among years compared to central Europe (Gil-Delgado et al. 1995, Salvati 2002), and (iii) weather is stable and mild (Ranazzi et al. 2000b, Salvati 2002). These conditions are further enhanced in urban areas where the cyclic fluctuations of rodent prey are scarce and alternative prey are abundant (e.g. Galeotti 1994), climate is milder than in neighbouring countryside, and competitors and predators are scarce due to fragmentation and loss of suitable habitats (e.g. Ranazzi et al. 2000b, Salvati 2002).

The Tawny Owl *Strix aluco* is a territorial raptor that inhabits wooded, farmland, and urban habitats. Changes in population size of this resident, generalist raptor is mainly attributable to food supply, nest availability, and habitat characteristics (Southern 1970, Delmée et al. 1978, Wendland 1984). Tawny Owl may thus represent a model to study density fluctuations, especially in urban areas (Hirons 1985, Galeotti 1994, Redpath 1995, Ranazzi et al. 2000a).

In this paper we assess over ten years the rate of territory occupation as a measure of population dynamics in an urban population of Tawny Owls breeding in natural cavities in Rome, Italy. We test if the Rome population is more stable among years than more northern populations in central Europe. We further check relationships between the rate of territory occupation and density or habitat characteristics.

Methods

The fieldwork was carried out in the city centre (≈ 70 km²) of Rome (41°53' N, 12°28' E) from 1992 to 2001. To assess territory occupation and breeding density we chose ten census plots including five strictly built-up areas and five urban parks (see Ranazzi et al. 2000a). All parks are mutually isolated by built-up areas. Vegetation of parks includes pines (*Pinus pinea*), cypresses (*Cupressus sempervirens*), cedars (*Cedrus* sp.), and isolated oaks (*Quercus* spp.) (Ranazzi et al. 2000a). Nests were usually located in natural cavities of old oaks and pines.

Territory size averaged 29.8 ± 10.6 ha ($n=20$) (Ranazzi et al. 2000a).

A preliminary census of all woodland patches (up to 0.2 hectares) and other potential breeding sites (e.g. ruderal areas, vegetable gardens, street trees) was made using aerial photographs. The field census was conducted by the male territorial 'hoot' playback stimulation performed in each potential site from November to August of each year (Redpath 1994), but different playback sessions were performed to obtain data on territory borders. Tawny Owls were contacted each year from the same playback spots. All individuals calling were located using 1:1000 and 1:10,000 maps. The "centre" of each territory (*sensu* Petty 1989) was determined as the nest site or, in a few cases, as the diurnal resting site. Diurnal visits in many territories searching for pellets, feathers, droppings, and other traces were performed monthly each year. During the post-fledging period (June–July in Rome) fledglings uttering the typical "begging call" often allowed us to locate the nest site (e.g. Wendland 1984, Redpath 1995). Non-breeding territories (e.g. no fledglings heard during breeding period and no other traces detected) with owls actively calling were however considered. Playbacks were not performed in autumn because the occurrence of fledglings able to hoot in the parent's territory may cause an overestimation of defended territories. All the neighbouring territorial pairs or single males were stimulated when an unknown Tawny Owl territory was located. According with Redpath (1995), the rapidity of male response to playbacks and the high number of visits regularly performed in each census plot may substantially reduce the likelihood that any territorial owls were missed.

For each census plot we collected each year the number of independent territories. All the territories defended by an adult male (irrespective of the presence of a female) were considered as independent (Ranazzi et al. 2000a). The rate of territory occupation over the entire study period, used as estimator of changes in population size, was obtained as the sum of total number of defended territories through the study period divided by the maximum number of independent territories multiplied by number of study years. In stable populations all territories are actively defended over long-time and maintain their original borders. Density was calculated for each census plot by the nearest neighbour distance (n.n.d.) method (Ranazzi et al. 2000a). Spacing among territories was computed using the "centre" of each territory (Petty 1989). We used this method to achieve comparable estimates of density and habitat

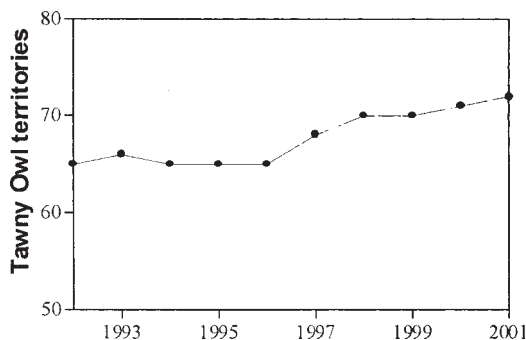


Figure 1. Density fluctuations of urban Tawny Owls over ten years (1992–2001) in Rome, Italy.

Täthetsfluktuationer hos urbana kattugglor under tio år (1992–2001) i Rom, Italien.

proportions in each census plot. Surfaces of built-up areas, farmlands, and wooded areas were measured across the whole ‘n.n.d. area’ using aerial photographs and VIDEOPLAN KONTRON PC package. Correlations between population or habitat variables and density fluctuations were performed using non-linear regressions. Curve fits were obtained using PRISM 2.0 (GraphPad Software, 1995) PC package.

Results

Based on a minimum of 65 territories continuously censused in inner Rome (1992–2001), population density ranged (Figure 1) from 0.9 to 1.1 territories

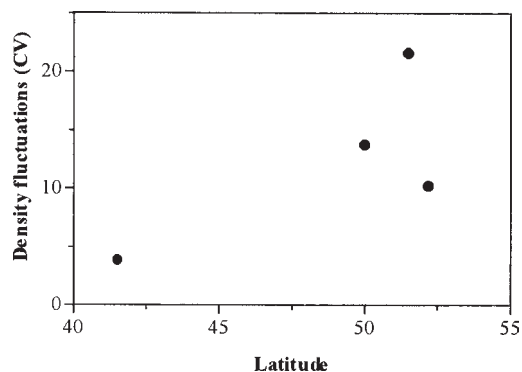


Figure 2. Coefficient of variation of territory density measured over long-term periods in four populations of Tawny Owls breeding at different latitude in Europe (sources: Southern 1970, Delmée et al. 1978, Wendland 1984, this paper).

Variationskoefficienten för revirtäthet under långa perioder i fyra populationer av häckande kattugglor på olika breddgrader i Europa (källor: Southern 1970, Delmée et al 1978, Wendland 1984, denna uppsats).

km² (CV = 3.8%). The coefficient of variation calculated on the mean value of yearly density was lower than those recorded in other long-term studies performed in central Europe (Figure 2).

Density fluctuations in different sub-areas (Table 1) reflects differences at the habitat-level. In strictly urban areas, a comparable increase of occupied territories was observed in three strictly built-up plots, while in urban parks owl territories were remarkably stable.

Table 1. Density fluctuations, expressed as rate of territory occupation, of Tawny Owls in different census plots in urban Rome, Italy.

Täthetsfluktuationer uttryckt som andelen ockuperade revir av kattuggla i olika inventeringsytor i urbana Rom.

Census plot <i>Inventeringsområde</i>	Density <i>Täthet</i> (territories km ²) ^a	Territory occupation <i>Ockuperade revir</i> (%)	Max no. independent territories censused <i>Högsta antal oberoende revir</i>
City-centre <i>centrum</i>	1.2	83.3	6
Flaminio district	2.1	95.0	10
Nomentano district	2.0	91.4	8
Monteverde district	2.2	100.0	7
Villa Pamphili	2.9	100.0	9
Archaeological park	3.2	100.0	10
Verano cemetery <i>gravplats</i>	3.1	100.0	4
Monte Mario wood <i>skog</i>	3.8	100.0	12
Villa Borghese	4.9	85.0	8
Villa Ada	5.9	87.5	12

^a Referring to spring 1999. *Avser våren 1999.*

Density fluctuations showed a non-linear dependence on population density (Figure 3) and on the proportion of wooded areas ($Y = 80.6 + 0.9x - 0.01x^2$, $r^2 = 0.57$, $p < 0.05$, $df = 7$). The population was stable in plots with density ranging from 2.5 and 4.0 territories km^{-2} . The density fluctuations positively correlated with the proportion of farmlands ($Y = 79.6 + 0.6x - 0.004x^2$, $r^2 = 0.61$, $p < 0.05$, $df = 7$) and were not affected by the proportion of built-up areas ($Y = 93.1 + 0.31x - 0.005x^2$, $r^2 = 0.37$, $p > 0.05$, $df = 7$).

Discussion

Although the obvious limits imposed by the descriptive nature of this study (e.g. difficulties to manipulate breeding density in populations of Tawny Owls nesting in natural cavities) prevented us to determine the intrinsic rate of territory turnover at the individual level, this work provides data on population stability and on the effect of habitat variables at different environmental conditions on density fluctuations.

We provided indirect evidences that the stability of Tawny Owl populations increases from north to south, likely as a consequence of milder climate conditions and reduction of small mammal fluctuations (Ranazzi 2000b, Salvati 2002). Interestingly, these factors also stabilise owl breeding success in the Mediterranean basin (Ranazzi et al. 2000b).

Density fluctuations increase at both low and high densities. At decreasing density the low territory stability is a consequence of the availability of

unoccupied, sub-optimal areas not defended by owls. Competition among neighbours reduces territory size and accounts for the low territory stability in plots at high density, confirming that territory size play a key role in regulating occupancy rate (Hirons 1985, Galeotti 1994, Redpath 1995).

Tawny Owl density strictly depends on the proportion of suitable habitats (Southern 1970, Hirons 1985, Petty 1989, Redpath 1995, Ranazzi et al. 2000a). High proportions of wooded areas increase competition among neighbouring owls and cause fluctuations in density. The proportion of farmland areas explains additional variance of density fluctuations. Farmland areas usually represent sub-optimal nesting habitats but are good hunting territories. These areas may be temporarily occupied by owl pairs at their first breeding attempt or by single males, and this leads to higher density fluctuations than those observed in closed woodlands (Redpath 1995).

References

- Delmée, E., Dachy, P. & Simon, P. 1978. Quinze années d'observations sur la reproduction d'une population forestière de Chouette hulotte (*Strix aluco*). *Le Gerfaut* 68: 590–650.
- Galeotti, P. 1994. Patterns of territory size and defence level in rural and urban Tawny Owl (*Strix aluco*) populations. *J. Zool., London* 234: 641–658.
- Gil-Delgado, J.A., Verdejo, J. & Barba, E. 1995. Nestling diet and fledgling production of Eurasian Kestrels *Falco tinnunculus* in Eastern Spain. *J. Raptor Res.* 29: 240–244.
- Hirons, G.J.M. 1985. The effects of territorial behaviour on the stability and dispersion of Tawny owl (*Strix aluco*) populations. *J. Zool., London (B)* 1: 21–48.
- Newton, I. 1991. Habitat variation and population regulation in Sparrowhawks. *Ibis* 133(S): 76–88.
- Petty, S.J. 1989. Productivity and density of Tawny Owls *Strix aluco* in relation to the structure of a spruce forest in Britain. *Ann. Zool. Fennici* 26: 227–233.
- Ranazzi, L., Manganaro, A., Ranazzi, R. & Salvati, L. 2000a. Distribution, population density and spacing of Tawny Owls (*Strix aluco*) in a Mediterranean urban area: the influence of urbanisation gradient, woodland cover and fragmentation. *Biota* 1: 83–92.
- Ranazzi, L., Manganaro, A. & Salvati, L. 2000b. The breeding success of Tawny Owls (*Strix aluco*) in a Mediterranean area: a long-term study in urban Rome (central Italy). *J. Raptor Res.* 34: 322–326.
- Redpath, S.M. 1994. Censusing Tawny Owls *Strix aluco* by the use of imitation calls. *Bird Study* 41: 192–198.
- Redpath, S.M. 1995. Habitat fragmentation and the individual: tawny owls *Strix aluco* in woodland patches. *J. Anim. Ecol.* 64: 652–661.
- Salvati, L. 2002. Spring weather and breeding success of the Eurasian Kestrel (*Falco tinnunculus*) in urban Rome (Italy). *J. Raptor Res.* 36, in press.

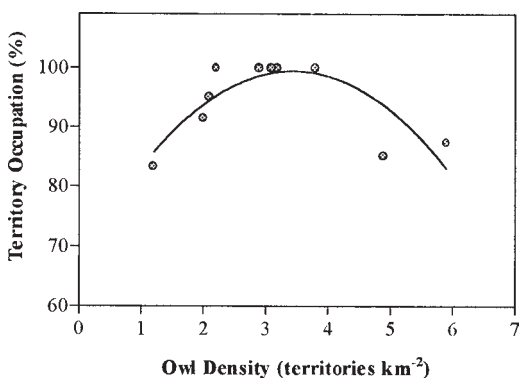


Figure 3. Relationship between the rate of territory occupation and owl density in ten census plots in urban Rome, Italy ($Y = 67.2 + 18.7x - 2.7x^2$, $r^2 = 0.68$, $p < 0.05$, $df = 7$).
Förhållandet mellan andelen ockuperade revir och uggletätheten i tio inventeringsstyr i urbana Rom.

Southern, H.N. 1970. The natural control of a population of Tawny Owls (*Strix aluco*). *J. Zool., London* 162: 197–285.
Wendland, V. 1984. The influence of prey fluctuations on the breeding success of the Tawny Owl *Strix aluco*. *Ibis* 126: 284–295.

Sammanfattning

Tätthetsfluktuationer i en urban population av kattuggla Strix aluco: en långtidsstudie i Rom, Italien

Rovfåglar uppvisar några av de mest stabila bestånd som är kända bland fåglar, vilket dokumenterats i långtidsstudier. Antalet häckade par varierar vanligen inte med mer än 20 procent kring medelvärdet. Stabilitet förväntas dock bara i stabila biotoper, inte i biotoper som förändras genom successioner eller mänskliga ingrepp.

Predatorer och deras byten påverkar varandra. Mängden byten påverkar antalet predatorer, men predatorerna påverkar också dynamiken i bestånden av bytesdjuren. Predatorerna är av två slag: bofasta, revirhåvdande generalister och nomadiska specialister. De bofasta generalisterna har stabila bestånd genom att de kan växla mellan alternativa byten, medan de nomadiska specialisterna fluktuerar kraftigt. De revirhållande generalisternas grundläggande stabilitet visas genom att det finns ett överskott av häckningsdugliga par som börjar häcka först när ett revir blir ledigt, att det sker en snabb återbesättning av reviren till tidigare nivå om fåglarna elimineras av människor samt att reviren är jämt spridda där tätheten är hög. Födottillgång, konkurrens och väderförhållanden begränsar antalet häckande par. I Medelhavsområdet kan predatorer som lever på smågnagare växla till insekter, reptiler och fåglar, som finns i riklig mängd, och dessutom är gnagarnas antalsväxlingar mindre och klimatet mildare än längre norrut.

Kattugglan är en revirhållande art som lever i skog, jordbruksmark och stadsmiljö. Tätheterna bestäms främst av tillgången på föda och boplatser samt biotopens övriga egenskaper. I denna uppsats studerar vi en population av kattugglor som häckar i naturliga håligheter i Rom, Italien. Vi undersöker populationens stabilitet under perioden 1992–2001 och jämför med populationer längre norrut i centrala Europa.

Undersökningsområdet ligger i centrala Rom (ca 70 kvadratkilometer) och består av fem bebyggda områden och fem parker, som är isolerade från varandra genom bebyggelse. Vegetationen i parkerna består av tallar, cypresser, cedrar och enstaka ekar. Ugglor lokaliserades och deras revir bestäm-

des genom att spela upp hoandet under månaderna november till augusti. Vi gjorde också talrika besök året runt för att leta efter spybollar, fjädrar, spillning och andra spår. I juni och juli (flyggperioden i Rom) lyssnade vi efter ungar na tigggläten. Närhelst vi lokaliserade en tidigare ökad uggla gick vi runt och spelade upp hoanden för grannugglorna så att vi blev säkra på att det verkligen var en ny uggla. Det intensiva arbetet under alla årets månader alla tio åren gjorde att vi kraftigt kunde reducera risken att några ugglor missades.

För varje område gjorde vi en biotopbeskrivning som omfattade arealen bebyggd yta, jordbruksmark och trädbevuxen mark. Arealerna beräknades från flygfoton med programmet VIDEOPLAN KONTROLN PC. Andelen ockuperade revir för hela perioden beräknade vi som summan av alla ockuperade revir dividerat med det maximala antalet revir som varit ockuperade något år multiplicerat med antalet inventeringsår. Sambanden mellan täthet och biotop gjordes med icke-linjära regressionser och kurvanpassning skedde med PRISM 2.0 PC.

Vi hade 65 revir som kontinuerligt följdes i undersökningsområdet alla tio åren. Tätheten varierade mellan 0,9 och 1,1 revir per kvadratkilometer (CV = 3,8%) (Figur 1). Denna variationskoefficient var lägre än vad man funnit i andra långtidsstudier i centrala Europa (Figur 2). Täthetsfluktuationerna i delområdena speglar biotopskillnader (Tabell 1). Täthetsvariationerna visade ett icke linjärt beroende av tätheten (Figur 3). Alla revir var alltid besatta vid tätheter från 2,5 till 4 revir per kvadratkilometer, medan den genomsnittliga beläggningen var lägre vid både lägre och högre tätheter. Det var ett icke linjärt samband med andelen skogsmark och ett positivt linjärt samband med andelen jordbruksmark men inte något samband med andelen bebyggd areal.

Genom att undersökningen är rent deskriptiv och fåglarna inte individuellt märkta kan vi inte fastställa något om individomsättningen i de enskilda reviren. Vi kunde dock mäta populationens stabilitet och olika biotopers inverkan. Vi kunde också visa att kattugglepopulationens stabilitet ökar från norr mot söder. Detta är sannolikt en följd av gynnsammare klimat och mindre fluktuationer i gnagarbestånden. Intressant var att finna att fluktuationerna (andelen obesatta revir) ökade både vid låg och hög täthet. Detta tror vi beror på att det i områden med låg täthet finns ogynnsamma revir som besätts bara vissa år. Att det också fanns obesatta revir vid hög täthet tror vi beror på hård konkurrens mellan närliggande par som då och då utesluter att vissa revir ockuperas alla år.

Breeding of the Water Rail *Rallus aquaticus* in *Cladium mariscus* vegetation

G.H.J. DE KROON & M.H.J. MOMMERS

Abstract

We have studied breeding habitats of the Water Rail *Rallus aquaticus* in *Cladium mariscus* (Galingale) vegetation at Botshol (Abcoude, 51°52'N;5°04'E) in The Netherlands and on Öland in Sweden. Water Rails were localised by day by provoking vocal responses with a cassette recorder, using three typical call types that indicate breeding status of the rails. We found 21 territories and five nests in *Cladium mariscus* vegetation. In the territories and around the nests we measured the degree of plant cover, frequency of different plant species, height of vegetation, and water depth. No rails were heard in pure reed (*Phragmites*

australis) vegetation. In all territories and around all nests *Cladium mariscus* was dominant. *Cladium mariscus* was also the most common nest material. The soil and the vegetation mat were inundated. The water depth was usually below 50 cm. This study seems to be the first one documenting Water Rails breeding in *Cladium mariscus* vegetation.

G.H.J. de Kroon and M.H.J. Mommers, Havendijk 56, 4201 XB 56, The Netherlands.
E-mail: ghjdkroon.rallus@wolmail.nl

Received 15 November 2001, Accepted 21 January 2002, Editor: S. Svensson

Introduction

In The Netherlands Water Rails *Rallus aquaticus* mainly breed in fluvial reed-mires (SOVON 1987), in which *Carex riparia* is dominant (De Kroon 2000). In Spain rails also breed amongst *Juncus maritimus* and *Sparganium erectum*, vegetations which completely deviate from reed-mires (De Kroon in preparation). De Kroon (1982) and Svensson et al. (2000) incidentally mentioned *Cladium mariscus* (Galingale) as breeding habitat of rails, but without any descriptions of nest sites or nests. In the standard handbooks (Dementiev et al. 1969, Glutz von Blotzheim 1973, Cramp & Simmons 1980, Hage-meijer & Blair 1997), *Cladium mariscus* is not specifically listed as a breeding habitat for the Water Rail. These were the reasons why we wanted to study whether rails breed in *Cladium mariscus* vegetation. (Below *Cladium mariscus* will be called only *Cladium*, since there is only one species of this genus in our areas). We did not carry out any search of rails in pure reed beds or reed marshes (*Phragmites australis*).

We found Water Rails breeding in *Cladium*

vegetation both at Botshol and on Öland, and the present study will describe their breeding habitats, the nests and nest sites, and the hydrological situation of the soil in the *Cladium* vegetation. This is, to our knowledge, the first detailed description of rails breeding in such vegetation.

Cladium has a virtually cosmopolitan distribution in moderately warm and warm regions and occurs locally in large parts of Europe (Hultén 1958, Anderberg 1997). It reaches its northern boundary in Sweden.

In The Netherlands *Cladium* is rather scarce (Mennema et al. 1985). In Sweden it is less scarce (Anderberg 1997). On Gotland it is common (S. Sundberg, Uppsala, pers. comm.). On Öland it is scattered (Sterner 1986) over small surfaces (16 m² – 0.5 ha) in the “Stora alvaret” and in larger areas (1 – 10 (?) ha) on the northern half of the island (E. G. Rosén, Uppsala, pers. comm.).

The *Cladium* vegetation belongs to the plant community Cladietum marisci and comprises two sub-communities occasionally including *Phragmites australis* or *Carex hudsonii*, *Dryopteris thelypteris*,



Figure 1. Water Rail habitats. Left photo: A wide expansion of *Cladium mariscus* at Köping Öj mosse, Öland. Right photo: A narrow zone of *Cladium* at Botshol, the Netherlands.

Biotope för vattenrall. Vänstra bilden: Vidsträckt fält av ag på Köping Öj mosse, Öland. Högra bilden: Smal zon av ag vid Botshol, Nederländerna.

Mentha aquatica, *Peucedanum palustre*, *Menyanthes trifoliata*, *Utricularia*- or *Chara*- species, *Solanum dulcamara* and *Myrica gale*. It is most characteristic of shallow, standing water in lowland topogenous mires fed by calcareous base-rich ground water. It occurs, often as narrow stands, in basin mires and along transitions between land and open water in larger hollows and flood plain mires (Rodwell 1995).

The Water Rail is a breeding bird both at Botshol and on Öland (Svensson et al. 2000).

Methods

Study areas

The field studies were carried out in the Botshol area (Abcoude, 51°52'N;5°04'E, The Netherlands) on 21 March, 25 April, 4 May and 13 June 2001, and in the northern part of Öland (Sweden) on 20, 23, 24, and 26–28 May 2001. Several potential sites were visited, and rails were found at five of them.

Botshol is a wetland landscape (originating from peat dredging till the beginning of the 20th century) with two ponds (Grote en Kleine Wije) and some very small islands. In this area *Cladium* grows in long narrow stands along open water, as margin overgrowth. This is in contrast with the *Cladium* vegetation on Öland, where the areas are much larger. Examples of Water Rail habitats are shown in Figure 1.

Localising the rails

For localising Water Rails by day we used a portable cassette recorder, and a sixty minutes tape with continuous recording of 33 seconds long sequences of the most common announcement call of an European Water Rail *R. a. aquaticus*. This call is like the squeal of a piglet. The call was copied from the gramophone-record (M 45) of Paul Feint, Hildesheim, Germany.

Along the borderline of the *Cladium* vegetation, either from the open water side (with a boat or wading) or from the land or forest side, we provoked the rails to betray their presence every 50 – 100 m with the broadcasting of the calls, followed by some minutes waiting for a reaction. If necessary we repeated the provocation. A second observer, 25 – 100 m behind the person with the cassette-recorder, was also listening for any possible calls of rails.

Call types

Vocal reactions of rails are important for finding out the status of the couple and the nest site. Important signals are three typical call types:

- (1) A soft drum or purring (Turner 1909; Glutz von Blotzheim 1973; Cramp & Simmons 1980), meaning territorial behaviour and commotion in connection with a nest with eggs or young;

Table 1. Number of breeding territories and nests of *Rallus aquaticus* found in *Cladium mariscus* vegetation at Botshol and in the five areas on Öland (location of sites A–E given in the text).

Antal revir och bon av vattenrall funna i agvegetation vid Botshol och i fem områden på Öland (lokalerna A–E ges i texten).

	Botshol	Öland				
		A–E	A	B	C	D E
<i>Territories</i>						
Revir	3	18	4	1	1	10 2
Nests Bon	4	1				1
<i>Egg clutches</i>						
Äggkullar	1					1
<i>No. of eggs</i>						
Antal ägg	6					9

- (2) A grumble or growl, meaning territorial behaviour in the nest habitat; and
- (3) Alarm or family call, “phith!”, “(p)pheeth!” or “(p)pheeh-eeht!” (Glutz von Blotzheim 1973), used in situations of alarm and excitement, like when rails are disturbed because they have got eggs or chickens. With this call it attracts the attention of a predator (human) and lure him/her away with itself. If there are chickens, it warns them too.

Habitat data

Where Water Rails were present as a couple we investigated plots of one square metre each (four plots at Botshol and 14 plots on Öland). We collected the following quantitative data: (1) *Degree of cover of plant species*. Five classes of cover degree were used: 1–5% = 1, 6–25% = 2, 26–50% = 3, 51–75% = 4 and 76–100% = 5. (2) *Frequency of plant species*. Frequency (over all plots) was calculated as number of plots with the species divided by the total number of plots (18). (3) *Height of vegetation*. This was measured from the soil surface or the vegetation mat suspended in the water up to and including the end of the stem. At least five measurements (minimum, maximum, and three most dominant lengths) were taken per m². (4) *Water depth*. This was measured from the soil surface or from the plant material suspended in the water, at least at five locations around the nest. (5) *Distance between nest site and*

Table 2. The average degree of cover per m² and frequency of plant species in breeding habitats of *Rallus aquaticus* in order of diminishing cover. M = mean degree of cover, N = number of plots, F = frequency in percent.

Genomsnittlig täckningsgrad per kvadratmeter och frekvensen av växtarter i häckningsbiotoperna för vattenrall i ordning efter minskande täckningsgrad. M = medeltäckning, N = antal lokaler, F = frekvens i procent.

Plant species	Botshol			Öland (A–E)		
	M	N	F	M	N	F
<i>Cladium mariscus</i>	5	4	100	5	14	100
<i>Carex hudsonii</i>				2	3	21
<i>Phragmites australis</i>	1	3	75	1	7	50
<i>Menyanthes trifoliata</i>				1	1	7
<i>Solanum dulcamara</i>				1	1	7
<i>Typha angustifolia</i>	1	1	25			

open water. (6) *Nest height* from the water surface to upper side of the nest. (7) *Nest size*. Outside diameter of the nest, maximum opening of nest bowl and depth of the nest bowl.

Results

Breeding vegetation

Twenty-one Water Rail territories were found in *Cladium* vegetation, three at Botshol and 18 at five different locations on Öland (Table 1). The locations

Table 3. Water depth in centimetres in the different *Cladium mariscus* vegetations where Water Rails were present.

Vattendjupet i centimeter i olika bestånd av Cladium mariscus där det fanns vattenrall.

Area Område	Water depth (cm) Vattendjup (cm)
Botshol	2–28 (30)
Öland	
A	1–30
B	10–50
C	1–25
D	2–50 (>100 = open water)
E	30–75
Average Öland	8–43 (N = 6)

on Öland were (the letters refer to Table 1): (A) north-east of Neptuni åkrar, (B) Knisa mosse south of Sandvik, (C) east of Föra, (D) Köping Öj mosse in the neighbourhood of Köpingsvik, and (E) along the road to Björkerum, between Åstad and Dyestad. All localised rails and the five nests we found were

Table 4. Nest and nest site properties. Four nests at Botshol (found 25 April and 4 May) and one nest on Öland (site E, found 28 May). All nests in *Cladietum marisci* vegetation type. For vegetation degree of cover classes, see Methods. All measurements in centimetres. For the Botshol nests the figures are mean values. Figures within parenthesis give the number of measurements.

Beskrivning av boplatser och bon. Fyra bon i Botshol (funna 25 april–4 maj) och ett bo på Öland (lokal E, funnet 28 maj). Alla bon i vegetationstypen Cladietum marisci. För täckningsgrad, se Metoder. Alla mått i cm. För Botshol är talen medelvärden. Siffrorna inom parentes avser antalet mätningar.

	Botshol	Öland
Degree of cover		
<i>Täckningsgrad</i>		
<i>Cladium mariscus</i>	5	5
<i>Carex hudsoni</i>		1
<i>Phragmites australis</i>	1	1*
<i>Typha angustifolia</i>	1	
Vegetation height <i>höjd</i>	174 (8)	175 (3)
Water depth <i>vattendjup</i>	10 (8)	30 (3)
Distance to open water		
<i>Avstånd till öppet vatten</i>	144	50
Upper rim to water surface		
<i>Övre bokant till vattenytan</i>	21	10
Outside diameter		
<i>Ytterdiameter</i>	20	18
Inside bowl diameter		
<i>Balens innerdiameter</i>	13	15
Bowl depth		
<i>Balens djup</i>	10	9
Nest material, dry weight, g.		
<i>Bomaterial, torrsvikt, g.</i>		
<i>Cladium mariscus</i>	118 (3)	–
<i>Phragmites australis</i>	7 (2)	–
Graminae species	5 (1)	–
Leaves <i>Blad</i>	2 (1)	–

* 25 dead shoots 25 döda skott

within *Cladium* vegetation that had not been mown or grazed. Striking was that we did not hear the rails in small reed (*Phragmites australis*) or *Carex hudsonii* clusters or zones inside *Cladium* vegetations. The different calls were typical for breeding birds (see Call types).

Apart from the locations where we found rails, we visited a number of other *Cladium* sites on Öland, where we did not hear any rails. They were near Norrböda, Hornsjön in the surroundings of Horn and Vedby, along road 36 before Högbj, along the same road on the east side near the turn-off for Persnäs, along the road in the direction of Persnäs, and in the nature reserves Djurstad and Petgårde träsk near Djurstad.

The vegetation properties of the 18 one square metre sample plots are given in Table 2. *Cladium* was dominant in all of them with an average cover of 5 and a frequency of 100%. *Carex hudsonii* occurred only on Öland, where its cover score was 2 and frequency 21%. *Phragmites australis* had a cover of only 1, but was present in 10 of the 18 plots (56%).

In contrast with Öland, the nest habitats at Botshol were on small islands with narrow *Cladium* borders. These borders were 25–30 m long and 0.5–3 m broad.

Hydrological situation

In all breeding habitats (both Botshol and Öland), the surface water was fresh and eutrophic. The acidity (pH) was 6–7. The soil and the vegetation mat were inundated. Water depth varied depending on both the thickness of the vegetation mat and the position of the surface of the soil (Table 3).

The nest sites

Five nests were found, two of them with 6 and 9 incubated eggs. Properties of the nests and nest sites are given in Table 4. The nests were placed between leaves and stems. They sometimes rested on a pile of dead plant material (primarily leaves), emerging from the water. Above the top of the nest the vegetation was dense and not transparent and it rose to a height of more than one metre. *Cladium* was the dominant species at all nest sites, and it was also the most common nest material.

Structure of *Cladium* vegetation

Judged by the submerged and dense mat of fleshy roots, the stands could be considered to be pure

Cladium stands. The gregarious stout stems with the characteristically bent over long tough leaves in all directions formed a dense cover, which was often virtually impenetrable. However, just above the water surface the structure was somewhat open, permitting the rails to move about here. The total vegetation layer had a height of more than 1.50 m.

Discussion and conclusion

In conclusion, we can now state that *Cladium* vegetation belongs to the breeding habitats of the Water Rail. All examined breeding sites were species-poor, almost pure stands of *Cladium*. All localised rails and their nests were found in such vegetation. We are certain that also the rails, whose nests we did not find, were breeding birds in view of their typical call types and behaviour, characteristic of a breeding bird. On some locations on Öland we were too late to search for the nests because chicks were present. Their parents must have begun nest building in the second half of April. In pure *Phragmites* stands within the *Cladium* vegetation, no rails were heard.

The dense structure of the tall *Cladium* vegetation gives the rails the important cover from view that they need, both from above and from the sides. Cover seems to be more important than the floristic composition of the vegetation. Apparently it does not matter which plant species occur if the rails can behave inconspicuously and unobserved during the pairing, the nest building and breeding period. This may be the reason why *Cladium* has not previously been specifically reported and studied as a breeding habitat. Ornithologist may simply have assumed, when they have heard a rail from *Cladium* stands, that it is a known, normal breeding habitat, although this has not been documented until now.

The Water Rail's slender ("rail") body is adapted for life amongst densely structured vegetation, and the birds can lift their legs high when running (Sigmund 1959) through such vegetation structure.

References

- Anderberg, A. 1997. *Vilda Växter i Sverige. Den virtuella floran 1996. Cladium mariscus 1997 (1998)*.
 Cramp, S. & Simmons, K.E.L. 1980. *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa*. Volume 2: 538,542. Oxford.
 De Kroon, G.H.J. 1982. De Waterral. *Kosmos monografie*. Pp. 23–28. Amsterdam.
 De Kroon, G.H.J. 2000. Over nesthabitat en nest van Waterral in actief laagveen. *Het Vogeljaar* 48(4):145–151.
 Dementiev, G.P., Gladkov, N.A. & Spangenberg, E.P. 1969.

- Birds of the Soviet-Union. Pritsy Sovjetskogo Soyuzu*. Part III. Moskva 1951. Jerusalem translation, pp. 713–714, 718–720.
 Glutz von Blotzheim, U.N. 1973. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Band 5:382,386,388.
 Hagemeijer, E.J.M. & Blair, M.J. 1997. *The EBCC atlas of European breeding birds: Their Distribution and Abundance*. London.
 Hultén, E. 1958. *The Amphi-Atlantic Plants and Their Phytogeographical Connections*. Stockholm.
 Mennema, J., Quené-Boterenbrood, A.J. & Plate, C.L. 1985. *Atlas van de Nederlandse Flora*. Deel 2:116. Utrecht.
 Rodwell, J.S. 1995. *British Plant Communities*. Volume 4: *Aquatic communities, swamps and tall-herb fens*. Cambridge.
 Sigmund, L. 1959. Mechanik und anatomische Grundlagen der Fortbewegung bei Wasserralle *Rallus aquaticus*, Teichhuhn *Gallinula chloropus* und Bläbhuhn *Fulica atra*. *Journal für Ornithologie* 100(1):4–11.
 SOVON, 1987. *Atlas van de Nederlandse vogels*. Arnhem.
 Sterner, R. 1986. *Ölands kärleväxtflora. Flora Öland*. 2nd ed., revised by Å. Lundqvist. Lund.
 Svensson, S., Svensson, M. & Tjernberg, M. 2000. *Svensk fågelatlas. Vår Fågelvärld* supp. 31:150. Stockholm.

Sammanfattning

Häckning av vattenrall Rallus aquaticus i ag Cladim mariscus

Vi har undersökt om vattenrallen häckar i agvegetation i Botshol i Holland och på flera lokaler på Öland, och beskriver vegetationen, vattendjupet och bottenförhållandena i reviren och runt bona. Vi beskriver också bona. Vattenrallarna lokaliserades med hjälp av uppspelning av en kassett med de vanligaste revirlätena. Tre olika läten, som indikerar ett häckande par, användes som indikation på häckning när rallarna svarade.

Vi bestämde vegetationens täckningsgrad, frekvensen av olika växter, vegetationens höjd och vattendjupet i arton kvadratmeterstora provytor i reviren och nära bona (fyra ytor i Botshol och 18 ytor på Öland). Täckningsgraden indelades i fem klasser 1 = 1–5%, 2 = 6–25%, 3 = 26–50%, 4 = 51–75% och 5 = 76–100%. Vegetationens höjd mättes från botten eller rotmattan till stammarnas topp. Vattendjupet mättes från botten eller mattan av flytande vegetation. Vi mätte också avståndet från boet till öppet vatten, avståndet från vattenytan till boets överkant samt boets storlek (yttre diameter, bobalens största vidd och dess djup).

Vattenrallar hördes på 21 platser med agvegetation, tre i Botshol och 18 (på fem olika lokaler) på Öland. Ölandslokaler (bokstäverna hänvisar till Tabell 1) var: (A) nordost om Neptuni åkrar, (B) Knisa mosse, (C) öster om Föra, (D) Köping Öj

mosse nära Köpingsvik, (E) längs vägen till Björkerum (mellan Åstad och Dyestad). Fem bon hittades och de låg också i ag. I samtliga fall rörde det sig om ren agvegetation. Intressant var att vi inte hörde några rallar i de små partier av *Phragmites*-vass eller *Carex hudsonii* som förekom på vissa ställen i agvegetationen. Vi är säkra på att även de rallar, vars bon vi inte hittade, också häckade eftersom deras läten var typiska för häckande rallar.

Förutom de lokaler där vi fann rallar, undersöktes också ett antal andra lokaler med agvegetation, där vi inte hörde några rallar: nära Norrböda, Hornsjön nära Horn och Vedby, längs väg 36 före Högby och öster om denna väg nära avtagsvägen till Persnäs, längs vägen till Persnäs samt i naturreservaten Djurstad och Petgårde träsk.

I alla arton provytorna var ag den helt dominerande växten. De olika växtarternas täckningsgrad och frekvens framgår av Tabell 2. På samtliga ställen stod vegetationsmattan och bottnen under vatten. Vattendjupet varierade men var i samtliga fall litet, vanligen grundare än 50 cm (Tabell 3).

Fem bon påträffades, två med ägg. Bona låg bland stammar och blad, vilande på uppstickande död vegetation. I bomaterialet dominerade ag. Bonas egenskaper beskrivs i Tabell 4.

Stammarna och de böjda bladen i agen bildade en tät, nästan ogenomtränglig vegetation med en höjd av upp till över 1,5 m. Den gav insynsskydd för rallarna både från ovan och från sidorna. Endast närmast vattenytan eller den flytande vegetationsmattan fanns öppnare förhållanden som gjorde att rallarna kunde röra sig där. Inget rallrevir låg i ag som hade slagits eller betats.

Denna studie är, så vitt vi vet, den första som dokumenterat häckning av vattenrall i agvegetation. Vi har granskat de större handböckerna, men inte funnit några beskrivningar av revir eller bon av rallar i ag. Biotopen har bara nämnts i förbigående i ett par arbeten. Det är möjligt att ornitologer som eventuellt hört rallar i ag helt enkelt antagit att ag är en känd häckningsbiotop för rall, trots att detta uppenbarligen inte dokumenterats tidigare.

Spillepens backsvalor *Riparia riparia* – studier vid en nyskapad skånsk koloni

KENNETH BENGTTSSON & ROLF OLSSON

Abstract

In 2001, we followed the burrow excavation phase, measured the length of the burrows, and analysed the nest content of invertebrates after breeding at a Sand Martin *Riparia riparia* colony near Malmö. After a spontaneous establishment of 50 pairs in 1999, the site was artificially improved, and about 250 pairs bred in 2000. Further improvement was made in 2001 to avoid predation which resulted in about 300 breeding pairs. The main excavation phase was between 7 May (a late spring) and early June. The mean burrow length was 79.9 ± 20.3 cm (202 burrows judged to have been completed). The longest burrows were 137, 138, and 138 cm, which are among the longest

ever recorded. The nest material contained an abundance of mites and fleas (probably *Ceratophyllus styx*), and also other invertebrates, among them *Acheta deestica* in different stages of development. After breeding was completed several burrows were occupied by *Apodemus* mice which built their own nests with *Chenopodium* leaves. The only predation we saw was two swallows taken by a Hobby *Falco subbuteo*.

Kenneth Bengtsson, Grönvägen 5B, S-232 32 Arlöv, email: larus.bengtsson@swipnet.se
Rolf Olsson, Östra Farmvägen 38D, 214 41 Malmö

Received 26 November 2001, Accepted 15 March 2002, Editor: S. Svensson

Inledning

Vi studerade en backsvalekoloni belägen på Spillepeng (55°38'N; 13°03'E) alldeles norr om Malmö. Spillepeng är en kustlokal bestående av strandängar, uppväxande rekreationsområde och aktiv avfallsdeponi. Kolonin ligger i utkanten av deponiområdet, helt nära både Öresund och strandängarna.

Sedan backsvalorna återetablerade sig på Spillepeng 1999 har vi haft goda möjligheter att kunna studera dem. 1999 slog de spontant till i en lämplig brant i en tillfällig upplagd grushög och vi räknade slutligen in omkring 50 häckande par. Inför säsongen 2000 skapade SYSAV (Sydvästra Skånes Avfallsaktiebolag) två nya branter, en mot väster och en mot söder. Båda branterna accepterades och vi räknade in 350 hål som mest. Av dessa bedömde vi 250 som bebodda. Första kullen blev mycket lyckosam medan den andra delvis prederades av en idog iller. Trots att branten låg högt var den åtkomlig för illern eftersom den blott var en meter hög och därefter brant sluttande. Detta, samt frodig vegetation på den sluttande delen, gjorde att illern kom åt hålen. Inför säsongen 2001 fick högen en helt ny utformning

med tre meter höga branter (Figur 1), vettande åt alla väderstreck, på toppen av den i övrigt sluttande högen. Illrar och andra presumtiva predatorer kunde ta sig upp till väggen men knappast uppför densamma. Allt föreföll serverat och vi inväntade med spänning svalornas återkomst.

Den sena våren 2001 innebar att det dröjde. Några enstaka backsvalor besiktigade högen runt månads-skiftet april/maj men försvann snart igen. Den 7 maj grävdes det första hålet och den 9:e var aktiviteten i full gång. Fredagen den 7 september sågs en unge i ett av bohålen och några få svalor var aktiva runt branten. De föreföll locka på ungen. Dagen efter var lokalen tom och säsongen till ända. Sommaren var slut. Men mellan dessa datum hade sannerligen mycket hänt. Vi beslöt tidigt att studera vad som studeras kunde och här följer vår redogörelse om livet i och vid en backsvalekoloni.

Studien utfördes spontant och utan genomtänkt metodik. Vi följde grävaktiviteten, om än inte dagligen så i varje fall under åtskilliga tillfällen under säsongen, samt noterade alla predationsförsök mot kolonin. I början av september, strax efter att sista



Figur 1. Backsvalekolonin vid Spillepeng. Övre bilden: västbranten före uppväxt av vegetation. Nedre bilden: nordostbranten. *The Sand Martin colony at Spillepeng. Upper photo: western face before growth of vegetation. Lower photo: north-eastern face.*

backsvalan lämnat kolonin, undersökte vi 221 hål. Djup och höjdläge noterades och eventuellt bomaterial rakades ut och examinerades.

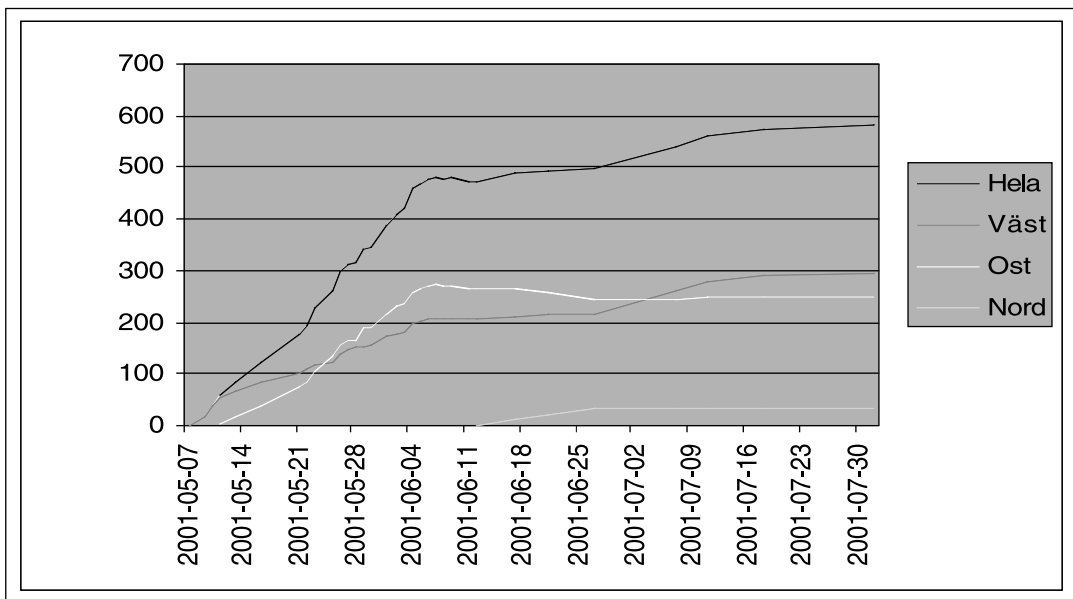
Kort om säsongen 2001 – grävaktivitet och antal par

Grushögen var formad i två våningar och totalt åtta meter hög. Basen var fem meter och svagt sluttande medan bobrakterna var lodräta och tre meter höga. Branterna löpte runt hela grushögen med dominans i antal löpmeter vettande mot ost- resp. västsektorn. Gruset består av s.k. tvättad betgrus och kan beskrivas som fin-/grov sand (0,06 – 2,0 mm) med oregelbundet förekommande sten på upp till 60 mm.

De första svalorna började gräva den 7 maj och de valde initialt västbranten. Från och med 11 maj grävde svalorna även i ostbranten. Antalet hål ökade

för varje dag – ibland med ett fåtal, ibland med åtskilliga. Maximalt antal påbörjade nya hål från en dag till en annan noterades till 43 och det skedde mellan morgnarna 30 och 31 maj. Ostbranten föreföll efterhand populärast och innehöll som mest 273 påbörjade hål (7 juni). Motsvarande siffra för västbranten samma datum var 207.

Den 11 juni skedde ett mindre ras i ostbranten och det följdes av ytterligare mindre ras under återstoden av säsongen. Detta innebar viss turbulens i kolonin och slutligen ett lyft för västbranten. En tidigare obebodd del (nordostbranten) togs nu i besittning och under loppet av två veckor i andra hälften av juni grävdes här 35 nya hål. Västbranten drabbades blott av marginella småras och var, tillsammans med nordostbranten, den absolut lyckosammaste branten. Antalet hål på västbranten kulminerade (trodde vi) den 9 juni med 208 hål. Härefter gjordes blott



Figur 2. Grävaktiviteten i backsvalekolonin och dess olika delbranter. Aktiviteten anges som antalet räknade bohål vid olika datum. Nord = nordostbranten.

Digging activity in the Sand Martin colony and its different faces. The activity is given as the number of counted burrows at different dates. Hela = whole colony, Väst = western face, Ost = eastern face, Nord = north-eastern face.

sporadiska räkningar, t.ex. den 27:e då vi fann 216 hål – en marginell ökning. Det var därför en aning överraskande att 260 hål kunde räknas den 7 juli och hela 297 den 18 juli. Orsak till denna plötsliga aktivitet på västbranten tillskriver vi till stor del smårasen på ostbranten. Grävaktivitet per datum och brant framgår av Figur 2.

Utifrån de erfarenheter vi vunnit under årets säsong menar vi att kolonin var slutgiltigt bemannad omkring den 10 juni. De hål som tillkom efter detta datum berodde sannolikt till mycket stor del på rasen i ostbranten samt på att operade hannar fortsatte att gräva flera hål. Dessa gräver enligt Kuhnen (1978) genomsnittligt 1–3 hål innan de lyckas binda en hona till ett av hålen.

Den 9 juni fanns i vår koloni 479 hål och något ras hade ännu ej skett. Maximalt antal hål inräknades den 1 augusti, nämligen 582 stycken. Här talar vi om samtliga bohål, det vill säga även mycket grunda, uppenbart övergivna eller icke slutförda hål. Det är fullt rimligt att antaga att 100 hål i ostbranten påverkades så svårt av ras att fåglarna valde att gräva nya i väst- och nordostbranten. Tillkomsten av de 103 nya hålen efter den 10 juni skedde alltså efter ras i ostbranten. Således räknar vi med 479 hål när antalet par ska beräknas.

I samband med ringmärkning den 30 juni gjorde Christer Persson en okulärbesiktning av bohålen och kom fram till 280 aktiva hål. Vi justerade senare upp den siffran till 300 par. Christer Persson har en formel för beräkning av antal par i backsvalekolonier (Persson i Ekberg & Nilsson 1996) och den anger att 65% av hålen är bebodda. 65% av 479 är 311! Vi känner oss därmed ganska säkra när vi slår fast att omkring 300 par backsvalar häckade på Spillepeng 2001. Dock nämns i befintlig litteratur andra beräkningssätt för att ange antalet par eller besatta bohål. Kuhnen (1975) räknar utifrån maximala antalet hål (mer än fem cm djupa (som vi räknat)) efter säsongens slut (augusti–september). En stor koloni med 500 bohål hade enligt hans metod ca 175 par (35% bebodda hål). Detta beräkningssätt ger ett procenttal som absolut är markant lägre än vad gällde kolonin på Spillepeng.

Stora ungar noterades framme i bohålen från och med sista junidekaden. I samband med ringmärkningen den 30 juni noterades de första flygga ungarerna – av totalt 203 märkta var 20 ungar. (Parentetiskt kan nämnas att en av dessa, en adult hanne, kontrollerades i Ungern den 11 september 2001). I början av augusti hade flertalet ungar lämnat området och aktiviteten runt kolonin sjönk högst märkbart. Andra

kullens ungar flög från och med den 15 augusti, men antalet var betydligt färre gentemot förstakullens. Under de allra första dagarna i september sågs ännu ett 50-tal backsvalor runt kolonin, men nu gick det snabbt utför. Senaste ungen noterades den 7 september och dagen efter stod grushögen tom.

Bohålens djup och läge

Backsvalorna hade möjlighet att bygga i alla väderstreck, även om branten huvudsakligen vetter mot väst, nord och ost. Sydbranten var blott 3,7 meter bred och negligerades helt. Vi fann att svalorna initialt föredrog västlig och ostsydostlig riktning. I takt med att branterna besattes togs även rakt ostliga samt, i samband med ras i ostbranten, nordostliga lägen i besittning. Inga bohål grävdes i branter vettande mot syd, nord eller nordväst.

Under arbetet med att mäta bohålens djup satte vi ”världsrekord” nio gånger, trodde vi först! Åtminstone om vi använder (Cramp 1988) som referens över tidigare kända mätningar. Där anges nämligen att backsvalans hål i genomsnitt är 65 cm djupa med extremerna 35–119 cm (dock blott baserat på 29 mätta hål). Vi fann 39 hål djupare än 99 cm varav nio djupare än 119 cm, med extremerna 137, 138 resp. 138 cm långa! Senare har vi dock funnit en uppgift om ett maximalt djup på 195 cm, fast tyvärr utan referens till exakt ursprungskälla (Glutz von Blotzheim 1985, sid. 344). I alla händelser var gångarna vid Spillepeng klart längre än vad Svensson (1969) fann i en koloni i Ammarnäs, den enda uppgift vi har hittat från Sverige. Där registrerades för 58 bon ett medeldjup på 58 cm och ett maximalt djup på 90 cm. Förmodligen är grushögen på Spillepeng optimalt grävvänlig. Detta stämmer med vad Petersen (1955)

Tabell 1. Översiktliga sifferuppgifter om kolonin. Alla mått i centimeter.
General properties of the colony. All measurements in centimetres.

	Ostbrant <i>East face</i>	Västbrant <i>West face</i>	Nordostbrant <i>North-east face</i>
Antal hål totalt <i>Total number of burrows</i>	273 (innan ras) <i>(before slide)</i>	297	35
Antal besiktigade hål <i>No. of inspected burrows</i>	0	186	35
Grävningsperiod <i>Excavation period</i>	11 maj –7 juni	7 maj –18 juli	12 juni – 27 juni
Bedömt bebodda <i>Estimated no. active</i>	–	135	27
Bogångarnas djup <i>Depth of burrows</i>	–	45–137 medel 82,8	65–138 medel 91,3
>99 cm djupa <i>>99 cm deep</i>	–	27	9
Höjdläge (till brantkrön) <i>Level (to mound top)</i>	–	15–115 medel 47,8	25–70 medel 48
Djup, höjdläge 15–45 <i>Depth, level 15–45</i>	–	85,5 (N=72)	90,8 (N=14)
Djup, höjdläge 50–70 <i>Depth, level 50–70</i>	–	79,3 (N=43)	91,9 (N=12)
Djup, höjdläge 75–115 <i>Depth, level 75–115</i>	–	80,65 (N=20)	– (N=0)
Bedömt obebodda <i>No. not active</i>	–	35	5
Bogångarnas djup <i>Depth of burrows</i>	–	30–104 medel 67	63–90 medel 76
Höjdläge (till brantkrön) <i>Level (to top)</i>	–	20–130 medel 53	35–55 medel 47
Hål <30 cm <i>Burrows <30 cm</i>	–	16 (5–26)	3 (10–15)

Tabell 2. Bogångarnas djup i cm. Gångar kortare än 30 cm uteslutna.
Length of the nest burrows. Burrows shorter than 30 cm excluded.

Intervall cm	Västbrant		<i>West face</i>	Nordostbrant		<i>NE face</i>
	F	%	K%	F	%	K%
30–40	3	1,8	1,8	0	0	0
40–50	7	4,1	5,9	0	0	0
50–60	20	11,8	17,7	0	0	0
60–70	28	16,5	34,2	5	15,6	15,6
70–80	45	26,5	60,7	7	21,9	37,5
80–90	24	14,1	74,8	8	25,0	62,5
90–100	17	10,0	84,8	3	9,4	71,9
100–110	13	7,6	92,4	6	18,7	90,6
110–120	6	3,5	95,9	1	3,1	93,7
120–130	6	6,5	99,4	0	0	93,7
130–140	1	0,6	100,0	2	6,3	100
	170	100		32	100,0	

visat, nämligen att det råder ett direkt samband mellan gångarnas längd och substratets grävnotstånd, från medeltal på 80–90 cm i fin sand till 50–65 cm i lerhaltig sand. Senare undersökningar har visat samma sak, t.ex. John (1991) och Heneberg (2001). Den senare fann från kolonier i Tjeckien, Tyskland och England att 70% av bona grävdes i sand med kornstorlek mindre än två mm och bara en procent i kornstorlek över 10 mm. Det är just denna föredragna kornstorlek som karakteriserar högen i Spillepeng.

För följande redovisning har vi använt oss av hål djupare än 30 cm. Grundare hål bedömdes som tidigt uppgivna. Som indikator på bebott hål har vi använt bomaterial (gräs, sjögräs och fjädrar) samt i vissa fall bohålets utseende (avlång öppning med tydlig nedförsbacke). Vi förstår att det i vissa av de hål med befintligt bomaterial inte har skett någon häckning men vi fann det ofta ogörligt att säkert avgöra huruvida häckning skett. Som indikatorer på obebodda hål användes trånga hål, hål som gick emot sten samt hål utan tillstymmelse till bomaterial.

186 (av totalt 297) bohål på västbranten samt samtliga 35 hål på nordostbranten kontrollerades, medan bohålen på ostbranten ignorerades. Frekventa ras under säsongen omöjliggjorde rättvisa mätningar på den senare. Däremot var de båda undersökta branterna befriade från nämnvärd yttre påverkan. I Tabell 1 redovisas översiktliga uppgifter om bohålen i de tre besatta branterna och i Tabell 2 bogångarnas djup i tiocentimeters intervall för de två oskadade branterna. Bogångar grundare än 30 cm

har uteslutits, men ingen hänsyn har tagits till huruvida häckning har konstaterats.

Medeldjupet för hela materialet var $79,9 \pm 20,3$ (s.d.) cm, det 95-procentiga konfidensintervallet 40,3–119,7 cm och hela intervallet 30–138 cm (202 bon). För enbart västbranten var motsvarande värden $78,1 \pm 19,6$ cm, 39,6–116,6 cm resp. 30–138 cm (170 bon). För enbart nordostbranten registrerades ett medelvärde på $88,4 \pm 19,6$ cm och intervallet 63–138 cm (32 bon; inget konfidensintervall beräknat). Av siffrorna i Tabell 2 framgår att fördelningen är något skev, varför de 95-procentiga konfidensintervallen även beräknades efter att intervallfrekvenserna logaritmerats för att erhålla en normalfördelning. Resultatet blev 46,2–129,5 cm för hela materialet och 44,8–127,9 cm för enbart nordostbranten.

Cramp (1988) redovisar ett spann av 35–119 cm ($n = 29$) och Glutz von Blotzheim (1985) 20–195 cm (okänt antal). I Svenssons (1969) material var bara ett bo kortare än 30 cm (det var 18 cm). Dessa uppgifter rättfärdigar en lägsta klass om 30–40 cm i vårt material.

Av de 202 bona har 40 bon med gångar 30–104 cm bedömts varit obebodda, varav i nordostbrant 5 (63–90 cm) och västbrant 35 (30–104 cm). Övriga 162 bon, med mer eller mindre rikligt med bomaterial, utgör 80,2% av samtliga och ligger i överkant i förhållande till av Kuhnen (1978) och Persson (i Ekberg & Nilsson 1996) redovisade procental. Dock påstår vi inte att häckning ägt rum i alla bebodda hål. Påbörjade bohål, 19 st. (5–26 cm.) varav i västbranten 16 (5–26 cm.) och nordostbranten 3 (10–15 cm.), ignoreras.

Tabell 3. Antal bohål på olika nivåer under bokullens krön för branter i olika väderstreck. Siffrorna inom parentes anger antalen av oss bedömda som bebodda, dvs. inredda med bomaterial. Bogångar kortare än 30 cm uteslutna.

Number of nest cavities at different levels below the top of the gravel mound in different quarters. Figures within parentheses give the estimated number of used cavities, i.e. cavities with nest material. Burrows shorter than 30 cm excluded.

Nivå (cm) Level (cm)	NO+V brant NE+W face	V-brant W face	NO-brant NE face
0–25	27 (12)	26 (11)	1 (1)
25–50	79 (74)	64 (61)	15 (13)
50–75	69 (55)	53 (43)	16 (12)
75–100	20 (16)	20 (16)	0
100–125	6 (4)	6 (4)	0
125–150	1 (1)	1 (1)	0
Totalt	202 (162)	170 (136)	32 (26)

I de cirka tre meter höga branterna, som i sin tur vilar på en undre, cirka fem meter hög, rikt bevuxen kulle, hade de översta bona grävts cirka 15 cm under kullens krön och de lägst belägna cirka 130 cm under krönet. Placeringen i höjddled fördelas enligt Tabell 3. Nivån 25–75 under krönet, alltså en sträcka av 0,5 m med nedre gräns ungefär två meter ovan brantens bas och med ca 80% av samtliga bebodda bon, synes vara den mest gynnsamma och som i det här fallet uppenbarligen skyddar optimalt mot åtminstone fyrbenta predatorer. Grävling, som via grävning uppifrån är en vanlig predator på backsvalornas ägg och ungar, finns veterligen inte på Spillepeng. I vilket fall vore det omöjligt för grävlingar att komma upp till brantkrönet.

Vad fann vi i hålen?

Majoriteten av undersökta bohål (221) innehöll bomaterial och diverse småkryp.

Bomaterialet bestod nästan uteslutande av torrt sjögräs, fjädrar – mest vita, samt grässtrån. I två bon hittade vi korta stumpar av blåfärgat snöre. Vi fann även rikligt med rottrådar i en del bon men kan ej avgöra om dessa ingår som del i bomaterial eller härrör från befintlig vegetation på grushögen. Mängden bomaterial varierade men var i flertalet bohål tämligen begränsat. De få rötägg vi fann, samt den enda döda ungen, fanns i bon innehållande rikligt med bomaterial. Vidare fann vi ofta marginellt med bomaterial i hål som uppenbart hyst lyckade kullar (väl använt ingångshål samt träckrester). Vi tolkar

bohål med mycket bomaterial som mindre framgångsrika än hål med lite bomaterial och förklarar detta antagande med att bomaterial försvinner under ungaras uppväxt.

När häckningen var genomförd och backsvalorna efter hand lämnat sina bon, intogs dessa av andra organismer. Så hoppade t.ex. möss – troligen mindre skogsmus *Apodemus sp.* – ut ur två av dem, rikligt fodrade med de gröna bladen av mållor *Chenopodium sp.* som förekommer rikligt i omgivningen. Fler av svalornas bohål var uppenbarligen tänkta som boller övervintringshål för dessa möss. Sammanlagt nio bohål (med djup 45 – 104 cm.) var fodrade med mer eller mindre friska blad av mållor.

Insamlat bomaterial från ett dussintal bohålor innehöll flera olika evertebrater, en del i stor mängd. Vi gjorde ingen fullständig inventering och kunde inte artbestämma djuren till lägsta taxonomiska nivå på grund av otillräckliga kunskaper, avsaknad av mikroskop och avsaknad av relevant bestämningsslitteratur. Vi listar därför djuren till den nivå vi kunde komma med hjälp av lupp med förstöringsgraden 20 gånger och handböckerna av Chinery (1976) och Gärdenfors m.fl. (1988).

Vi fann spindeldjur, kräftdjur och insekter. Av spindlar påträffades minst två arter, varav en kulspindel *Theridion sp.*, och av lockespindlar representanter för familjen Phalanginae. Dessutom fanns kvalster och fästingar, båda grupperna välkända och ofta noterade från allehanda fåglars bon och ungar. Kräftdjuren representerades av gråsuggor av familjen Trichoniscidae, som var rikligt förekommande i olika åldersstadier. Av insekter fanns hoppstjärtar, hussysror *Acheta deestica* med imagon och nymfer i olika stadier, rikligt med kortvingar av släktet *Tachyporus*, samt mycket rikligt med loppor, mest sannolikt den speciella backsvaleloppan *Ceratophyllus styx riparia*. Denna loppa är vida spridd bland backsvalor både i Nya och Gamla världen (Haas m.fl. 1980, Kaczmarek 1988, Kirstofik m.fl. 1994). I Finland och norra Sverige har man i backsvalebon förutom *C. styx* också hittat arten *Frontopsylla lapponica* (Ulmanen 1979). Det intressantaste fyndet är möjligen det av hussysror, eftersom denna art är klimatkänslig och därför sällsynt utomhus i Sverige.

Predatorer på Spillepengs backsvalor

Efter illerpredationen 2000 preparerades branterna för att försvåra attacker från däggdjur. Vi kan konstatera att detta lyckades. De klösmärken vi fann på bohålsbranterna visade sig komma från kaniners

Oryctolagus cuniculus sprinterlöp rakt upp för brante-
rna! Dessa imponerande rusher har vi observerat
flera gånger. Däremot har intet mårddjur (Musteli-
dae), eller spår ifrån, setts vid boplaten. Under
säsongens slutskede noterades vid flera tillfällen en
katt *Felis silvestris domesticus* på toppen av branten,
men om denna aktivt jagade svalor, och i så fall
lyckades, vet vi intet om.

Däremot noterade vi predation från flera olika
fågelarter och idogast var, som sig bör, lärkfalk
Falco subbuteo. Sannolikt häckade ett par i närheten
och dessa besökte ofta Spillepeng. Vi noterade ja-
gande lärkfalk vid sexton tillfällen mellan 18 juni
och 23 augusti och vid minst två tillfällen lyckades
den ta sig en svala. En gång till och med två gånger!

Av andra arter ska nämnas en adult sparvhöksho-
na *Accipiter nisus* på jaktflykt framför västbranten
den 13 juli och två fiskmåsar *Larus canus* som
hängde på vindarna över branten och faktiskt snap-
pade efter svalor den 15 juli. De lyckades inte men
deras idoghet kan tolkas som om de faktiskt gjort
det tidigare. Backsvalorna var mycket irriterade! Från
och med slutet av juli noterades även en tornfalk
Falco tinnunculus och flera skator *Pica pica* miss-
tänkt aktiva vid kolonin. I synnerhet tornfalken var
härefter ofta närvarande och närgången samt till stor
förtret för svalorna.

Tack

SYSAV:s positiva inställning har haft avgörande bety-
delse för kolonins tillkomst och välmåga. Vi är också
tack skyldiga till Christer Persson som basade för
huvudparten av årets ringmärkning. Slutligen också
tack till kolleger i Fågelskydd Spillepeng – Sven
Splittorff, Yvonne Lundqvist, Lennart Blomquist,
Magnus Wedelin och Ragnar Dyrland Kristensen.

Detta är meddelande 7 från Fågelskydd Spillepeng.

Referenser

- Cramp, S., Simmons, K.E.L. & Perrins, C.M. 1988. *The Bird
of the Western Palearctic*. Volym 5. London.
- Chinery, M. 1976. *Nordeuropas insekter*. Bonniers
- Ekberg, B. & Nilsson, L. 1996. *Skånes fåglar*. Signum, Lund
- Gårdenfors U., Hall, R., Hansson, C. & Wilander, P. 1988.
Svenska småkryp. Studentlitteratur.
- Glutz von Blotzheim, U. N. 1985. *Handbuch der Vögel Mittel-
europas*. Band 10/I.
- Haas, G. E., Rumpfelt, T. & Wilson, N. 1980. Fleas Siphonap-
tera from nest and burrows of the bank swallow *Riparia
riparia* in Alaska, USA. *Northwest Sci.* 54:210–215.
- Heneberg, P. 2001. Size of sand grains as a significant factor
affecting the nesting of bank swallows (*Riparia riparia*).

- Biologia (Bratislava)* 56:205–210.
- John, R. D. 1991. Observations on soil requirements for
nesting bank swallows *Riparia riparia*. *Can. Field Nat.*
105:252–254.
- Kaczmarek, S. 1988. Ectoparasites from the nests of the
swallow *Riparia riparia* L. *Wiad. Parazytol.* 34:347–352.
- Kirstofik, J., Sustek, Z. & Gajdos, P. 1994. Arthropods in nests
of the Sand Martin (*Riparia riparia* Linnaeus, 1758) in
South Slovakia. *Biologia (Bratislava)* 49:683–690.
- Kuhnen, K. 1975. Bestandsentwicklung, Verbreitung, Biotop
und Siedlungsdichte der Uferschwalbe (*Riparia riparia*)
1966 – 1973 am Niederrhein. *Charadrius* 1 – 24.
- Kuhnen, K. 1978. Zur Methodik der Erfassung von Ufer-
schwalben (*Riparia riparia*) – Populationen. *Vogelwelt* 99:
161 – 175.
- Petersen, A. J. 1955. The breeding cycle in the bank swallow.
Wilson Bulletin 67:235–286.
- Svensson, S. 1969. Häckningsbiologiska studier i en koloni av
backsvala, *Riparia riparia*, vid Ammanäs år 1988. *Vår
Fågelvärld* 28:236–240.
- Ulmanen, I. 1979. Fleas Siphonaptera in sand martin *Riparia
riparia* nests in Finland and northern Sweden. *Not. Ento-
mol.* 59:29–32.

Summary

The Sand Martins Riparia riparia at Spillepeng – studies of a newly created colony

We studied a colony located at Spillepeng north of
Malmö (55°38'N; 13°03'E). The locality is coastal
with shore meadows, a recreation area and a refuse
deposition site. The colony established with 50 pairs
in 1999 when a sand mound was tipped there. In
2000, two faces were artificially created to fit the
swallows and about 250 pairs bred. In 2001, further
improvements of the sand mound were made, mainly
to avoid predation, and the faces were now three
metres high (Figure 1). The swallows did not begin
to excavate their burrows until 7 May because the
spring was late. The main excavation phase lasted
until early June (Figure 2). The last birds were seen
on 7 September.

There were several sand slides which made
swallows move and excavate new burrows in other
faces of the sand mound which explains the long
period of excavation activity. On 9 June we counted
479 burrows, but new burrows were made even later,
so we counted a maximum of 582. Ringing took
place on 30 June when the number of active nests
was estimated at 280. However, the total number of
breeding pairs was somewhat higher, about 300.

The swallows were able to breed in all directions
around the mound, but initially they preferred the
west and east-southeast faces and also the face due
east. When slides occurred in the east face, also the

north-east face was occupied. No nests were excavated in the faces towards south, north or north-west. In Table 1 we give some general properties of the nests for two of the faces.

The length of the burrows was measured after the breeding season had ended, so only the nests of the undisturbed west and north-east faces could be measured. (Table 2). There was little difference between them, and the mean length of all measured burrows (202) was 79.8 ± 20.3 (s.d.) cm and the range was 30 – 138 cm. We measured only burrows that were judged to have been completed. We excluded all burrows shorter than 30 cm, since none of them appeared to have been used. The longest burrows are among the longest ever recorded. We first thought that we had set a world record, but we later found a measurement of 195 cm in *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*, but regrettably without reference to the original source.

Most nests were located between 25 and 75 cm below the upper edge of the three metre high faces of the mound (Table 3). This is likely to be an adaptation to avoid predation (e.g. Badgers).

After the breeding season we inspected the content of about twelve nests. Several invertebrates were found. Of spiders we found two, one of them a

Theridion sp. Some individuals of the family Phalangiinae were also found. Mites and ticks were abundant. Wood-lice of the family Trichoniscidae were common in different age stages. Among insects we found many *Tachyophorus*. Fleas, probably the specific form *riparia* of *Ceratophyllus styx*, which is known to be abundant in Sand Martin colonies all over the world, were very common. Of some interest is that we found many *Acheta deestica* in different stages of development, a species that is rare outdoors in Sweden.

When the Sand Martins had left the colony, *Apodemus* mice were seen to jump out of two of the burrows. On inspection, it was found that they had built their own nests in the cavities, richly provided with green leaves of *Chenopodium*. A total of nine burrows was found to contain such mouse nests.

No mammal predation was observed. Potential predators that showed interest in the colony were Sparrow Hawk *Accipiter nisus*, Kestrel *Falco tinnunculus*, Common Gull *Larus canus*, and Magpie *Pica pica*, but we could not confirm any case of predation by them. The most active predator was a Hobby *Falco subbuteo*, that was hunting at sixteen occasions, taking a Sand Martin at two of them.

Blowfly *Trypocalliphora braueri* (Diptera: Calliphoridae) larvae infestation in Willow Warblers *Phylloscopus trochilus* breeding in a hybrid zone

SUSANNE ÅKESSON, STAFFAN BENSCH, ANDERS HEDENSTRÖM & DARREN E. IRWIN

Abstract

We examined the occurrence of blowfly larvae *Trypocalliphora braueri* in Swedish willow warbler *Phylloscopus trochilus* nestlings at three nearby breeding sites in Central Sweden. The occurrence of parasites was examined in nestlings by visual inspection during ringing. Larvae were encapsulated in the wings, head, neck, or the sides of the body of the nestlings and caused large swellings. Some of the larvae had already left the site of burrowing by an opening in the skin that was visible as a dark crater surrounded by dry skin. Tissue near the encapsulated larvae was swollen and showed clear symptoms of inflammation, in some cases causing deformation of wings.

We observed parasites at two of the three sites in 5 out of a total of 36 nests (14%) in two years, corresponding to 20 (9.6%) out of 208 nestlings inspected. In nests with parasites 74.1% of the chicks were infested, each containing one to five parasites. No nestlings were found dead in the nests at the date of inspection.

Susanne Åkesson (corresponding author: Email: susanne.akesson@zoekol.lu.se), Staffan Bensch, Anders Hedenström and Darren E. Irwin, Department of Animal Ecology, Ecology Building, S-223 62 Lund, Sweden.

Received 29 January 2002, Accepted 28 February 2001, Editor: S. Svensson

Wild caught passerines normally appear healthy. Although ticks and other external parasites might heavily infest some individuals, they seem only rarely to affect the general performance of the bird. Perhaps because of such observations, the prevailing view was for long that parasites and diseases were relatively unimportant in terms of regulating bird populations (Lack 1954). In recent years, however, it has become increasingly clear that parasites and diseases can have profound effects on wild birds, both at the level of individuals (Møller 1990) and populations (Warner 1968). Important groups of parasites on birds are those that live in the plumage and feed on blood or feathers (ectoparasites) and those living inside the body (endoparasites) including blood dwelling haematozoans and various gastrointestinal living nematodes and trematodes (Loye & Zuk 1991). Whereas almost all endoparasites are microscopic and thus require specific methods or equipment to be studied, many ectoparasites are arthropods that can be studied by simple inspections of the plumage and skin. In this paper we report on a blowfly *Trypocalliphora braueri* that lives embedded in subcutaneous cavities (Rognes 1991).

Such an embedded life style is exceptional among parasitic *Diptera*. Most species of avian parasitic blowflies live as larvae in the nests of birds and intermittently suck blood from the nestlings (Gold & Dahlsten 1983). *T. braueri* may negatively affect the nestlings by taking resources when drinking blood, causing large malformations of infested body parts (Gaponov & Truphanova 1995), or causing secondary bacterial subcutaneous infections (Matsuoka et al. 1997). Though *T. braueri* is uncommon in Scandinavia (Rognes 1991), we here report that it is a common parasite in some populations of Willow Warblers *Phylloscopus trochilus* and thus could have strong negative effect on reproductive success at both the individual and population level.

Methods

The parasite

Parasite larvae of the genus *Trypocalliphora* Peus 1960, infest nestlings by burrowing under the skin, and one nestling may support between 1 and 57 larvae (Rognes 1991). The larvae of the blowfly *T.*

braueri develop inside encapsulations measuring up to 12 mm deep by 4.1 mm wide on various parts of the body, but usually at the wings of the nestling (Rognes 1991). Mature larvae leave the host at death or fledging stage, and pupate in or close to the nest on the ground (Gaponov & Truphanova 1995). In Fennoscandia only one species of blowfly, *T. braueri*, with this life cycle has been found. In this area more than ten passerine species of ground as well as hole nesters have been recorded as hosts for *T. braueri*, for instance Meadow Pipit *Anthus pratensis*, Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*, Bluethroat *Luscinia svecica*, White Wagtail *Motacilla alba*, Great Tit *Parus major*, Wood Warbler *Phylloscopus sibilatrix* and Willow Warbler. *T. braueri* is widespread in Norway and Finland, but there are only a few records in Sweden and none in Denmark (Rognes 1991). The species has also been reported from Austria, the Czech Republic and Slovakia, East Germany, Hungary, Poland and Russia. In addition, other species of *Trypocalliphora* have been recorded in Japan and in North America from Alaska to Quebec in the north and from New Mexico to Georgia in the south (Rognes 1991).

Study species and location

We located nests of breeding Willow Warblers on territories in June of 2000 and 2001 at three sites within the expected hybrid zone of the two subspecies of Willow Warblers *Phylloscopus t. trochilus* and *P. t. acredula* breeding in Central Sweden (Hedenström & Pettersson 1987, Bensch *et al.* 1999). The hybrid zone has been located on the basis of morphological measurements, plumage colour scores, and ratios of stable isotopes in feathers (Bensch *et al.* 1999, Chamberlain *et al.* 2000). Sites were situated near Klångstavallen (61°40'N, 16°51'E), near Tanna (61°48'N, 16°54'E), and at Mörtsjön (61°43'N, 17°25'E).

All nestlings were visually inspected for encapsulated blowfly larvae at ringing. In two of the nests where we encountered parasites in the nestlings in 2001 we collected a number of the emerging larvae for species identification. We counted the number of infested nestlings per nest and the number of larvae in each nestling during ringing (at nestling age of 7–14 days). We observed the nests for dead nestlings and non-hatched eggs.

Table 1. Number of Willow Warbler nests infested by *Trypocalliphora braueri* larvae at six locations in Sweden (SWE) and one in Norway (NOR).

Antal lövångarbon angripna med larver av Trypocalliphora braueri vid sex lokaler i Sverige (SWE) och en lokal i Norge (NOR).

Site, Coordinates Lokal, Koordinater	Year År	Infested Angripna	Inspected Undersökta	% infested parasiterade	Source Källa
Klångstavallen, SWE 61°40'N, 16°51'E	2000–2001	4	10	40	This study
Tanna, SWE 61°48'N, 16°54'E	2000–2001	1	12	18	This study
Mörtsjön, SWE 61°43'N, 17°25'E	2000–2001	0	14	0	This study
Ammarnäs, SWE 65°58'N, 16°07'E	1963–1996	0	130 (835 observations#)	0	A. Enemar, <i>et al.</i> , pers. comm.
Tovetorp, SWE 58°56'N, 17°08'E	1980–1992	0	105* (589 nestlings ungar)	0	Sven Jacobsson, pers. comm.
Gunnebo, SWE 57°39'N, 12°04' E	1984–1986, 1988, 1994	0	84 (425 nestlings ungar)	0	Björn Arvidsson, pers. comm.
Øvre Heimdalen, NOR 61°25'N, 08°52' E	1993–1997, 2001	0	60	0	Jan Lifjeld, pers. comm.

* Number of fledged clutches. *Antal flygga kullar*

Number of observations with nestling in nest.

Antal observationer med ungar i bo

Results

In total we recorded *T. braueri* larvae in one out of 17 nests in 2000 and in four of 19 nests in 2001 (Table 1). Parasites were recorded in 22 nestlings in two of the three sites, near Klångstavallen and Tanna, while we found no parasites in the 14 nests located at Mörtsjön. As many as 20 (9.6%) of 208 inspected nestlings carried parasite larvae (four out of 98 nestlings in year 2000; 15 out of 110 in 2001). In infested nests 74.1% of the nestlings were infested (range: 33.3%–100%). We observed between one and five larvae per infested nestling and the mean number of larvae per nestling was 2.6 (for four nests; Table 2). The majority of the infested nestlings carried parasites in the wings (Figure 1), but we observed burrowing blowfly larvae also in the head, neck, and on the sides of the body. Some of the larvae had already left the body of the nestlings at inspection, and in those cases the nestlings were close to fledging (ca 15 days old). The opening where the larvae had left the host was clearly visible as a dark crater surrounded by dry skin. All nestlings in which we observed larvae were alive at inspection, and we found no dead nestlings in these nests. However, in some of the nestlings the wings were deformed due to larvae located at the base of the primaries, and those nestlings most likely were never going to be able to fly.

We collected four *T. braueri* larvae that were almost ready to emerge from one clutch of the

nestlings in 2001. The mean mass of these larvae was 73.8 mg (Range: 61–101 mg, N=4).

Discussion

There are only a few previous observations of the parasite *Trypocalliphora braueri* in Sweden. All of them have been observed as larvae in nestlings, and no adults have been captured in the wild (Rognes 1991). During a period of three years in the mid 1950s, a Swedish ornithologist and ringer, Lennart Magni, reported five cases of larvae infestation in passerine nestlings in South Sweden (Småland), but he never observed any larvae again during the subsequent 25 years of ringing in the same area (Rognes 1991). We have observed five infested Willow Warbler nests during two years of study in Central Sweden. Four of these cases occurred in the same study area in both years.

In light of our findings, it is interesting that *T. braueri* was not observed in four other studies of large numbers of Willow Warbler nests in Sweden and Norway. Sven Jacobsson (pers. comm.), studying breeding Willow Warblers approximately 300 km south of our study site in east Central Sweden (Sörmland), has never observed any infestation of blowfly *T. braueri* larvae in his study population of more than hundred observed nests (Table 1). The same observation of no *T. braueri* larvae was reported by Anders Enemar and Björn Arvidsson (pers.

Table 2. Number of Willow Warbler nestlings infested with *Trypocalliphora braueri* larvae at two sites in Hälsingland, Sweden during 2000 and 2001. Total number of eggs and young in the nest, mean number of larvae counted per infested nestling, and the sites on body where larvae were burrowing are also given
Antalet boungar av lövsångare som observerats vara angripna av tvåvingelarver av parasiten Trypocalliphora braueri vid två häckningslokaler i Hälsingland 2000 och 2001. Angivet är även totalt antal ägg och ungar i boet, medelantal larver per bounge och plats på kroppen där larver fanns inbäddade

Location <i>Lokal</i>	Year <i>År</i>	Eggs <i>Ägg</i>	Nestlings <i>Boungar</i>	Infested <i>Angripna</i>	Larvae/nestling <i>Larver/unge</i>	Infestation site <i>Angreppsplats</i>
1. Klångstavallen	2000	2	4	4	3.2	Head, wings, body <i>Huvud, vingar, kropp</i>
2. Klångstavallen	2001	0	6	2	2.0	Head, wings, body <i>Huvud, vingar, kropp</i>
3. Klångstavallen	2001	0	6	3	2.0	Wings, body <i>Vingar, kropp</i>
4. Klångstavallen	2001	0	6	6	2.7	Head, throat, neck, wings <i>Huvud, strupe, nacke, vingar</i>
5. Tanna	2001	0	5	5	1–4	Neck, wings <i>Nacke, vingar</i>



Figure 1. Willow Warbler nestling (14 days old) infested in wing and neck with larvae of the blowfly *Trypocalliphora braueri*. Arrows denotes the openings in the skin where the parasites have left the wing and the neck. Parasites occurred in one or several of the following sites of the body: wings, head, neck, or sides of body. Photo by Susanne Åkesson.

*Boung*e av lövsångare (14 dagar) med larver av *Trypocalliphora braueri* i vingarna och nacken. Larverna har lämnat vingen eller nacken genom en öppning i huden (pilarna). Alla ungar som vi observerade bära på larver hade dem inpackslade i vingarna, huvudet, nacken, strupen eller på sidorna av kroppen. Foto av Susanne Åkesson.

comm.) who have been ringing Willow Warblers in North Sweden (Ammarnäs) for several years and near Göteborg in southwestern Sweden, as well as from Jan Lifjeld (pers. comm.) working in Norway (Table 1). These sites were located southwest (Norway, Bohuslän), south (Södermanland) and north (Lapland) of our study sites. However, in Russia Gaponov & Truphanova (1995) reported 25% infestation rate of *T. braueri* in Willow Warblers (2 out of 8 nests), and with high numbers of larvae per nestling (76 larvae in 9 nestlings; 4 nestlings with 1–5 larvae and 5 nestlings with 10–15 larvae). These observations suggest that the occurrence of blowfly larvae infestation in Willow Warblers is restricted to local geographical areas, but it is also possible that outbreaks occur only for short periods of time.

The infestations that we observed appeared to have had potentially important effects on the development of the birds. The larvae created large open wounds, some of which caused deformations of the wings. Other studies have shown that the parasites can cause other problems as well. Gaponov and Truphanova (1995) reported that nestlings of passerine birds in Russia that were infested with *T. braueri* had a lower growth rate, poor plumage development, and delayed fledging. At high levels of

infestation (11–15 larvae per nestling) 62% of nestlings died before fledging. In a few cases, the larvae of *T. braueri* emerged into the body cavity of the host, leading to death of the host. In other cases, important organs such as eyes were damaged (Gaponov & Truphanova 1995). Matsuoka et al. (1999) found that about 50% of nests of Townsend's Warbler *Dendroica townsendi* in Alaska were parasitised by *T. braueri*. They suggested secondary infections to be a potential cost for parasitized birds in addition to loss of resources (for discussion of costs associated with parasites see also, Sheldon & Verhulst 1996). Howe (1992) reported 26.5% mortality in Sage Thrasher *Oreoscoptes montanus* nestlings infected by *T. braueri*, compared to only 3.7% mortality in nonparasitized nestlings, but the high mortality was presumably a combined effect of parasites and cold weather (Howe 1992). Infestations with *T. braueri* larvae have also been shown to be pathogenic to Marsh Wren *Cistothorus palustris* nestlings (Warren 1994). However, infestations of passerine nests by other species of blowflies (*Protocalliphora sialia* and *Protocalliphora azurea*, both blood sucking but not embedded in subcutaneous cavities) have resulted in no or only minor effects on fledging success of nestlings, despite very high

infestation rates of 72% (e.g. Gold & Dahlsten 1983, Rogers et al. 1991, Gaponov & Truphanova 1995, Matsuoka et al. 1997).

The present study in which we found 14% of nests parasitised by *T. braueri* is located in the hybrid zone between two subspecies of Willow Warblers (Bensch et al. 1999). South of our study site is the subspecies *P.t. trochilus*, and to the north *P.t. acredula*. The two subspecies differ slightly in size, coloration and migratory behaviours (Hedenström & Pettersson 1987). The occurrence of *T. braueri* in the hybrid zone could of course be a mere coincidence but one can speculate that hybrid populations might be more vulnerable to parasites than either of the parental taxa.

We believe that the possibility that hybrid populations are more vulnerable to attacks of parasites will be interesting to study further in the future. It would also be interesting to investigate if burrowing blowfly larvae occur in other host species breeding in the same area of Central Sweden, where our study population is located, compared to other geographical areas. We would be very interested to hear if other ringers have found blowfly larvae in passerine nestlings from different regions of Sweden.

Acknowledgements

The study was supported by grants from the Swedish Research Council (to SÅ, SB and AH) and the National Science Foundation (to DI). Hugo Andersson at the Department of Zoology in Lund kindly helped with species identification of the parasite. We thank Jessica Irwin for fieldwork and Göran Andersson, Björn Arvidsson, Anders Enemar, Sven Jacobsson, Jan Lifjeld and Raimo Neergaard for kindly communicating their data on nest observations.

References

Bensch, S., Andersson, T. & Åkesson, S. 1999. Morphological and molecular variation across a migratory divide in willow warblers, *Phylloscopus trochilus*. *Evolution* 53: 1925–1935.

Chamberlain, C. P., Bensch, S., Xiahong Feng, Åkesson, S. & Andersson, T. 2000. Stable isotopes examined across a migratory divide in Scandinavian willow warblers reflect their African winter quarters. *Proc. R. Soc. Lond. B* 267: 43–48.

Gaponov, S. P. & Truphanova, E. I. 1995. *Protocalliphora azurea* and *Trypocalliphora braueri* (Diptera, Calliphoridae) in bird nests from the Central Black Earth region of Russia. *Zoologicheskij Zhurnal* 74: 77–82. (In Russian)

Gold, C. S. & Dahlsten, D. L. 1983. Effects of parasitic flies (*Protocalliphora* spp.) on nestlings of mountain and chestnut-backed chickadees. *Wilson Bull.* 95: 560–572.

Hedenström, A. & Pettersson, J. 1987. Migration routes and wintering areas of willow warblers (*Phylloscopus trochilus* L.) ringed in Fennoscandia. *Ornis. Fenn.* 45: 1–7.

Howe, F. P. 1992. Effects of *Protocalliphora braueri* (Diptera: Calliphoridae) parasitism and inclement weather on nestling Sage Thrashers. *J. Wildl. Diseases* 28: 141–143.

Lack, D. 1954. *The natural regulation of animal numbers*. Oxford University Press, London.

Loye, J.E. & Zuk, M. 1991. *Bird-Parasite Interactions*. Oxford University Press, Oxford.

Matsuoka, S. M., Handel C. M. & Roby, D. D. 1999. Nesting ecology of Townsend's warblers in relation to habitat characteristics in a mature boreal forest. *Condor* 99: 271–281.

Rogers, C. A., Robertson, R. J. & Stutchbury, B. J. 1991. Patterns and effects of parasitism by *Protocalliphora sialia* on tree swallow nestlings. Pp. 122–139 in *Bird-Parasite Interactions* (eds. J. E. Loye and M. Zuk). Oxford University Press, Oxford.

Rognes, K. 1991. Blowflies (Diptera, Calliphoridae) of Fennoscandia and Denmark. *Fauna Entomol. Scand.* 24: 1–272.

Sheldon, B. C. & Verhulst, S. 1996. Ecological immunology: costly parasite defences and trade-offs in evolutionary ecology. *Trends. Ecol. Evol.* 11: 317–321.

Warner, R. E. 1968. The role of introduced diseases and the extinction of the endemic Hawaiian avifauna. *Condor* 70: 101–120.

Warren, Y. 1994. *Protocalliphora braueri* (Diptera, Calliphoridae) induced pathogenesis in a brood of marsh wren (*Cistothorus palustris*) young. *J. Wildl. Diseases* 30: 107–109.

Sammanfattning

Infektion av larver av spyflugan Trypocalliphora braueri (Diptera: Calliphoridae) hos lövsångare Phylloscopus trochilus som häckar i en hybridzon

Vi har undersökt förekomsten av tvåvingelarver (spyflugor) av släktet *Trypocalliphora* i boungar av lövsångare, som häckar i hybridzonen mellan den nordliga *Phylloscopus t. acredula* respektive sydliga rasen *P. t. trochilus* i centrala Sverige (Hedenström & Pettersson 1987, Bensch et al. 1999), under åren 2000 och 2001. Flugornas larver borrar in sig under huden och lever i boungar av ett antal olika fågelarter, däribland, ängspiplärka, svartvit flugsnappare, blåhake, sädesärta, talgoxe, grönsångare och lövsångare (Rognes 1991). Där utvecklas de till dess att boungarna dör eller flyger ur boet. Förpuppningen sker i eller i närheten av boet. Flugorna övervintrar som adulta. *Trypocalliphora braueri* har konstaterats i ett flertal länder i Europa, såsom Sverige, Norge och Finland, dock inte i Danmark. Dessutom finns observationer i Österrike, Tjeckoslovakien, Tyskland, Ungern, Polen och Ryssland. De förekommer också från Alaska till Quebeck i Kanada och söderut till New Mexiko och Georgia, samt i Japan. För en nordamerikansk sångare, Townsend's warbler *Dendroica townsendi*, har 50% av bona

rapporterats vara angripna av *T. braueri* (Matsuoka m.fl. 1997).

Vi lokaliserade lövsångarbron med ungar i Häl-singland under juni i tre områden nära Klångstaval-len (61°40'N, 16°51'E), Tanna (61°48'N, 16°54'E) och Mörtsjön (61°43'N, 17°25'E). Vi fann *T. braueri* larver i 5 bon av 37 undersökta, och i dessa bar 20 ungar av 208 (4 av 98 år 2000; 15 av 110 år 2001) parasiter (Tabell 1). Av de angripna kullarna bar 74.1% av ungarna på larver. Ungar som hade larver inkapslade bar på mellan 1 och 5 larver var (Tabell 2). De flesta återfanns i vingarna vid vingknogarna, men också i huvudet, nacken, strupen och på sidorna av kroppen. I de flesta fall var området i närheten av de inkapslade larverna kraftigt inflammerat. I några fall hade larverna redan lämnat värden genom håll i huden, och dessa ungar var nära att flyga ur boet (ca 15 dagar). Vi fann inga döda ungar i de bon där ungar var parasiterade, men i de fall då parasiter satt vid vingknogen hade handpenneutvecklingen hämmats och de missbildade ungarna skulle med största san-

nolikheter aldrig bli flygförmögna. Medelvikten för fyra insamlade larver som stod i begrepp att lämna värden var 73.8 mg (Min: 61, Max: 101 mg).

Enligt uppgift från Sven Jacobsson (pers. komm.), som studerat över hundra lövsångarbron i Sörmland, Anders Enemar och Björn Arvidsson (pers. komm.) som studerat samma art i Ammarnäs och i närheten av Göteborg, samt Jan Lifjeld som arbetat i Norge, har aldrig observerat angrepp av larver från *T. braueri* i boungar av lövsångare från dessa områden (Tabell 1). Lennart Magni som ringmärkte fåglar i Småland, observerade fem fall av *T. braueri* larver under 1955–1957 hos mindre tättingar, men inga under de efterföljande 25 årens ringmärkning i området (Rognes 1991). Detta tyder på att angreppen av flugorna kan vara begränsade i geografisk utsträckning såväl som i tid. Det vore intressant att höra om fler ringmärkare noterat angrepp av larver i boungar hos lövsångare eller andra arter, från samma geografiska område såväl som från andra delar av Sverige.

Korta rapporter *Short communications*

Häckning av smalnäbbad simsnäppa *Phalaropus lobatus* på jordbruksmark

ADJAN DE JONG

I Västerbottens län pågår ett projekt med det något kryptiska namnet "Landskapsvård och köttproduktion i Vindelälvens närområde". Projektet syftar till något så ovanligt som att ta igenväxande jordbruksmarker åter i bruk. Betande köttdjur, får och nöt, skall hålla landskapet öppet. Från Ammarnäs ner till Umeå pågår fjorton delprojekt med restaurering och bete. Verksamheten har kommit igång ordentligt först under 2001 och flera markägare/brukare förväntas ansluta sig till projektet de kommande åren. Projektet finansieras av bl.a. EU och WWF. Det leds från Sorsele där Ingemar Johansson är projektledare. Länsstyrelsens miljövårdsenhet (Malin Karlsson) har ett stort finger med i spelet.

I motiveringen till projektet betonas de positiva effekterna för floran och faunan. För att dokumentera eventuella effekter på fågellivet inventerar jag sedan år 2000 de flesta områden som åtgärdats inom projektet, tillika ett antal referensområden (de Jong 2001). Detta sker genom en förenklad form av inventering av fåglar på jordbruksmark (Svensson & Svensson 1995, Svensson 2001). Den främsta skillnaden ligger i att jag besöker varje område vid två tillfällen istället för fyra. Detta beror naturligtvis på begränsade resurser, men även på att jag har valt att inventera ett urval av arter.

En art som jag definitivt inte hade valt som "nyckelart" var smalnäbbad simsnäppa. Vid mitt besök i Ammarnäsdeltat, Sorsele kommun, 26 juni 2001 fann jag dock ett bo med tre ägg av just denna art. Boet låg på udden norr om Vindelälven, just där denna och Tjulån mynnar ut i Gautsträsket (25G3d,

Rikets nät: 731795,151985). Vårfloden hade passerat och vattennivån var på "normal" sommarnivå, endast ett fåtal decimeter under markytan på udden. Udden brukar stå under vatten under vårfloden och de flesta markhäckande fåglar undviker att häcka här.

Vegetationen bestod av "vanligt" gräs, utan örter som stack upp ovanför gräset. Gräset var vid detta tillfälle fortfarande kort (mindre än 10 cm ovan mark) och jämlångt. Inga buskar eller träd fanns inom 100 meter från boet. Udden betas på sommaren av hästar och får, men inga betesdjur gick ännu på den delen av udden där boet låg. Just denna udde har varit i obruten hävd i långa tider.

Fågeln flög upp när jag var mindre än en meter från boet. Boet var cirka sju centimeter nersänkt under markytan och hade vertikala sidoväggar. Det var obetydligt större än ett bo av en sånglärka. Det var sparsamt klätt med torra grässtrån. Boet låg cirka femtio meter från Vindelälven, som här är knappt trettio meter bred. På älven fanns minst tre andra smalnäbbade simsnäppor som sökte föda. Tyvärr kunde varken fotografering eller återbesök ordnas.

Varken SOF (1990), Svensson m.fl. (1999), Gjershaug m.fl. (1994) eller Cramp (1983) nämner smalnäbbad simsnäppa som häckfågel på jordbruksmark. Inte heller i Holm (1970), Olsson & Wiklund (1999) eller Andersson & Sandberg (1996) finns någon indikation på att arten skulle kunna häcka på jordbruksmark i norra Norrland. Ullman (1995) anger att smalnäbbade simsnäppor häckar i "deltan med stil-lastående bakvatten och andra småvatten" men utan referens till platsen för själva boet. I den finska häckfågelatlasen (Väisänen m.fl. 1998) anges dock att arten häckar på (betade?) strandängar utmed södra Österbottens kust. Denna biotop kan anses ha viss likhet med den i Ammarnäsdeltat. Jag har själv stött på många smalnäbbade simsnäppor under mina myrfågelinventeringar, men aldrig under mina inventeringar i jordbrukslandskapet.

Stora flockar smalnäbbade simsnäppor brukar rasta

i Ammarnäsdeltat på våren (Andersson & Sandberg 1996) men dessa fåglar brukar försvinna upp mot fjället kring mitten av juni. Vädret i Ammarnästrakten hade inte varit extremt dåligt under juni 2001. Det är således en öppen fråga om de smalnäbbade simsnäppornas häckning på fjällnära jordbruksmark vid Gautsträsket 2001 var en ren tillfällighet eller en yttring av ett förbisett fenomen.

Referenser

- Andersson, T. & Sandberg, R. 1996. *LUVRE – Fåglar och fågelforskning i Vindelfjällen*. BTJ tryck AB, Lund.
- Cramp, S. 1983. *Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the western Palearctic*. Vol. 3. Oxford University Press. Oxford, London & New York.
- de Jong, A. 2001. *Fågelinventeringen 2001 inom projektet Naturvård och köttproduktion inom Vindelsälvens närområde*. Stencil. 16 pp. + bilagor.
- Gjershaug, J.O., Thingstad, P.G., Eldøy, S. & Byrkjeland, S. (red.) 1994. *Norsk fugleatlas*. Norsk Ornitologisk Forening. Klæbu.
- Holm, B. 1970. Fåglar i Norrbotten. Norrbottens läns Naturvårdsförbund. Småskrift 2. *Norrbottens Natur* årgång 26.
- Olsson, C. & Wiklund, J. 1999. *Västerbottens fåglar*. Umeå. SOF. 1990. *Sveriges fåglar*. 2:a upplaga. Stockholm.
- Svensson, S. & Svensson, M. 1995. *Ett långsiktigt övervakningsprogram för jordbrukslandskapets fåglar i Kristianstad och Malmöhus län. Metodstudien 1995*. Ekologiska institutionen, Lunds universitet.
- Svensson, S. 2001. *Övervakning av jordbrukslandskapets fåglar i Skåne. Manual för fältarbetet*. Ekologiska institutionen, Lunds universitet.
- Svensson, S., Svensson, M. & Tjernberg, M. 1999. *Svensk fågelatlas*. Vår Fågelvärld, supplement 31. Stockholm.
- Ullman, M. 1995. Smalnäbbad simsnäppa. *Vår Fågelvärld* 1/1995: s. 36–38.
- Väisänen, R., Lammi, E. & Koskimies, P. 1998. *Muuttuva pesimälinnusto*. Otavan Kirjapaino, Keuruu.

Summary

Red-necked Phalarope Phalaropus lobatus breeding on farmland

A nest with three eggs of Red-necked Phalarope was found on grazed farmland near the lake Gautsträsk, Ammarnäs, Sweden (65°57'45"N, 16°14'30"E) on 26 June 2001. The nest was an approximately 7 cm deep depression in the soil with steep walls and had a sparse lining of dry grass. The nest was situated 50 metres from the Vindel river in an open field with short grass. This field had been flooded during the yearly flood until a few weeks before the finding.

One bird flew off when I was less than one metre from the nest. Three more Red-necked Phalaropes

were feeding on the river nearby. Large numbers of Red-necked Phalaropes roost in the area until mid-June, waiting for their higher breeding grounds to become free of snow and ice. I have found no references reporting the breeding of Red-necked Phalaropes on farmland in Europe.

Adjan de Jong, Hössjö 115, 905 86 Umeå

Holkhäckande rödhake *Erithacus rubecula* – en slumpbetingad tillfällighet?

ANDERS ENEMAR

Rödhaken är en typisk markhäckare. De flesta bon jag hittat har varit placerade ”i en urgröning i en rotvälta eller en tuvkant”. Citatet är från Rosenbergs handbok (1953) och är en beskrivning mitt i prick för svenska förhållanden. Boet ligger oftast hel- eller halvskyddat under en rot intill en trädstam eller under någon annan form av överhäng. I städernas och samhällenas konstlade miljöer uppvisar boplaceringarna en närmast obegränsad variation, vilket är av mindre intresse i detta sammanhang (se t.ex. den detaljerade redovisningen i Glutz & Bauer (1988)). Generellt gäller dock att markhäckningen är den helt dominerande.

Rapporter om häckning i holk i Sverige har förekommit endast undantagsvis, vilket gäller även Norge (Haftorn 1971) och Finland (von Haartman 1969). Sådana fall har väl mest betraktats som tillfälligheter, bäst lämpade att förpassas till rödhakens häckningsbiologiska kuriosakabinett. Orsaken är att holkhäckningen, förutom att vara sällsynt, så bjärt avviker från det normala. Men strängt taget kan det inte uteslutas, att holkhäckningarna är en följd av mycket speciella eller tvingande omständigheter, även helt naturliga sådana. Följande observationer kan kanske visa på det berättigade i en sådan förmodan.

Jag har i markerna öster och sydost om Mölndal registrerat bosättningen i 100 mesholkar av triangeltyp under 20 säsonger (1979–1998). Dessutom har i samma område 300 holkar (häckningsfickor) för trädkrypare inspekterats under hittills 20 år (1982–2001). Sammanlagt har alltså 8000 ”årsholkplatser” för hålbbyggande småfågel kontrollerats. Trädkryparholkarna sitter alla i brösthöjd eller lägre medan mesholkarna suttit på 2–3 meters höjd under 10 sä-

songer, därefter i brösthöjd. Studieområdet täcker ca 9 km², varav 6 km² består av ädellövskog, resten öppen mark. I den täckta terrängen utgör rödhaken en av de årligen talrikt förekommande häckande småfågellarterna. Den genomsnittliga beläggningen för mesholkarna har varierat runt 75%, medan endast mellan 15 och 20% av trädkryparholkarna utnyttjats. Det har alltså alltid funnits gott om lediga holkar.

Endast tre gånger under den långa observationsperioden har bo av rödhake påträffats i mitt holksystem, därav två i mesholkar och ett i trädkryparholk. Det märkliga är, att detta inträffade under en och samma säsong, 1989, och därtill inom ett relativt begränsat område i den ekdominerade lövskogen öster om Gunnebo slott. Detta pekar på att någon faktor, speciell för denna enda säsong, påverkat rödhakens boplatsval. En möjlig sådan kunde konstateras: en enorm invasion av skogssork *Clethrionomys glareolus*. Beståndet av denna smågnagare varierar mellan åren med m. el. m. tydliga toppar ungefär vart fjärde år. Dessa brukar ge sig till känna genom att man under fältarbetet ser en sork då och då. Så var fallet 1988. Men tvärtemot vad man hade att vänta sig, fortsatte gnagartoppen över våren 1989 och nådde då ännu högre tätheter. Vid kända tillhåll behövde man inte vänta länge på att en sork skulle visa sig. På fågelsångsexkursionerna kunde ”långa” sorkobservationer utlovas med säkerhet. En skogssorksinvasion av denna storleksordning har inträffat endast denna enda gång under perioden 1966–2001 i Gunnebo-området.

Det faktum, att rödhakarnas holkhäckning och den extrema sorkförekomsten sammanföll i tid och rum, väcker misstanken, att det var sorkarna som fick vissa rödhakar att bygga sina bon ovan mark. Det är känt, att smågnagarna kan röva småfågelbon på marken och bortföra ägg och små ungar (se t.ex. Verbeek 1970, Maxson & Oring 1978), vilket också dokumenterats genom videofilmning (Bures 1997). Genom att häcka i holk kan rödhakarna minska risken för sådana förluster. Uppflyttningen ovan mark blir därmed ändamålsenlig, i synnerhet vid mycket höga smågnagartätheter, och framstår därför alls icke som ett slumpfall eller som resultatet av någon diffus tillfällighet. Rödhakarna torde med andra ord vara programmerade att kunna häcka ovan mark, men denna reaktion kräver för att utlösas en mycket stark retning, såsom i föreliggande fall en extremt hög sorktäthet, kanske i kombination med förluster av en första omgång ägg eller ungar. Alla rödhakar torde dock inte vara lika känsliga eller snara att reagera på gnagartopparna. Eftersom dessutom de verkligt höga topparna är mycket sällan

förekommande, och holkar eller andra håligheter ovan mark normalt är en bristvara, är det uppenbart att holkhäckningarna är dömda att förbli sällsynta. Men det är fel att därför utan vidare betrakta dem som intresselösa kuriositeter.

För de flesta markhäckare innebär det ett problem att bygga ovan mark, eftersom de i likhet med rödhaken inte förmår att konstruera en så stabil och fast boskål, att den kan fästas i grenverket i ett träd eller en buske och därtill hålla för påfrestningarna under en hel häckningscykel. Lösningen är då att bygga i en hålighet, t.ex. en holk. För rödhaken ligger det trots allt förhållandevis ”nära till hands” att ta detta dramatiska steg, eftersom den enligt ovan gärna bygger i urgröpningar och andra mer eller mindre täckta utrymmen i stubbar eller rotvältor. För andra arter är detta ”otänkbart”, t.ex. för lövsångaren, som vid högt smågnagartryck kan flytta upp och bygga i t.ex. gamla trastbon (Arheimer & Enemar 1974).

Man kan fråga sig, varför rödhaken inte mera allmänt börjat bygga bon i håligheter ovan mark för att därmed tillförsäkra sig effektivare skydd och högre häckningsframgång. Kanske är markläget trots allt i normalfallet av okänd orsak bäst för arten. Alerstam & Högstedt (1981) har annars föreslagit, starkt förkortat, att de småfågellarter, som är flyttare, blir markhäckare, därför att användbara håligheter ovan mark är relativt sällsynta och konkurrensen om dessa därför stark. Därtill kommer att hålen mestadels ockuperas av övervintrande arter, innan flyttarna kommer. De båda författarna påpekar också, att chansen att lyckas med markhäckningen är störst för arter, som i hög grad söker föda i det fördolda och därmed under matningsperioden inte så uppenbart visar vägen till boet för kråkfåglar och andra rövare. Rödhaken passar väl in i detta resonemang. (Annorlunda är läget för de arter som jagar öppet, t.ex. den svartvita flugsnappare, som följdriktigt utvecklats till en notorisk (och kämpastark) hålbbyggare, trots att den är en relativt sent anländande långflyttare.)

Götmark m.fl. (1995) har visat att småfågelnas bopläcering kan vara en kompromiss mellan kravet på att gömma boet väl och behovet av att från detta kunna ha utsikt över omgivningen. Det gäller för fågeln både att skydda boet mot att upptäckas av borövare och att tillförsäkra sig möjligheten att observera eventuellt uppdykande predatorer. Detta är viktigt för att boinnehavaren i tid skall kunna antingen hinna undan och rädda sig själv eller ge sig ut och angripa eller avleda en annalkande borövare. Men om rödhaken verkligen är programmerad att eftersträva viss utsikt från boet, blir detta problematiskt, då den flyttat in i en mesholk. Att behovet av

viss kringsyn troligen finns, framgår av att i de här rapporterade fallen holkarna fyllts med bomaterial upp till ingångshålet. Därmed ökas i någon mån den ruvande fågelns möjlighet att spana av omgivning- en. I samma riktning pekar det faktum, att de i litteraturen beskrivna holkhäckningarna ofta gällt holkar, som antingen anpassats för grå flugsnappare genom att halva framsidan är öppen, eller vars hål förstörats kraftigt av större hackspett.

Hur en fågel placerar sitt bo är naturligtvis av avgörande betydelse för möjligheten att genomföra en framgångsrik häckning. Beteendet är därför hård- bevakat av det naturliga urvalet. Avvikelser från det normala kan vara fatala misstag, men de kan också avslöja en fågels förmåga att finna bästa boplace- ringen i en, även tillfälligt, förändrad omvärld. Det är därför klokt att rapportera ovanliga boplacer- ingar, t.ex. i form av korta meddelanden i *Ornis Svecica*. De blir därmed arkiverade på ett tillgängligt sätt och en dag kanske värdefulla i sådana analyser, som syftar till att avslöja, vilka faktorer som styr en arts val av plats för bobygget.

Referenser

- Alerstam, T. & Högstedt, G. 1981. Evolution of hole-nesting in birds. *Ornis Scand.* 12:188–193.
- Arheimer, O. & Enemar, A. 1974. Några fågelarters boplat- sval under hög smågnagartäthet i fjällbjörkskog. *Fauna och Flora* 69: 153–164.
- Bures, S. 1997. High Common vole *Microtus arvalis* predation on ground-nesting bird eggs and nestlings. *Ibis* 139: 173–174.
- Götmark, F., Blomqvist, D., Johansson, O.C. & Bergkvist, J. 1995. Nest site selection: A trade-off between concealment and view of the surroundings? *J. Avian Biol.* 26: 305–312.
- Glutz von Blotzheim, U.N. & Bauer, K.M. 1988. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Bd 11/I, AULA-Verlag, Wiesbaden.
- Haartman, L. v. 1969. The nesting habits of Finnish birds. *Commentationes Biologicae*, vol. 32: 1–187.
- Haftorn, S. 1971. *Norges Fugler*. Universitetsforlaget, Oslo.
- Maxson, S.J. & Oring, L.W. 1978. Mice as a source of egg loss among ground-nesting birds. *Auk* 95: 582–584.
- Rosenberg, E. 1953. *Fåglar i Sverige*. Svensk Natur, Stockholm.
- Verbeek, N.A.M. 1970. Breeding biology of the Water Pipit. *Auk* 87: 425–451.

Summary

Robin Erithacus rubecula breeding in nest-boxes – an accidental event?

In a study area, situated about 10 km south-east of Göteborg in south-western Sweden, 100 nest-boxes

for Tits and 300 for Treecreepers have been erected in deciduous forests, covering an area of about 6 km². The occupation of the nest-boxes has been recorded over the course of 20 breeding seasons. The area holds a mostly migrating population of Robins. Their nests are almost exclusively placed on the ground. Nevertheless, Robins have nested in my boxes on three occasions, all of them in one and the same year, 1989, and in the same part of the study area. That particular season was characterised by an enormous increase of the Bank Vole *Clethrionomys glareolus*, by far outnumbering that of the other observed population peaks of this cyclical species during the study period. This coincidence between the moving up of some breeding Robins and the extremely high population peak of the voles suggests that the two events were causally connected in some way. A reasonable interpretation is that the Robins in question have responded to the crowds of voles by leaving the ground to breed in nest-boxes, thus avoiding the increased prevailing risk of nest predation. In fact, even small rodents may prey on eggs and young nestlings of ground-nesting passerines (e.g. Bures 1997). Thus, the cases of nest-box breeding by Robins, although a rare occurrence, should not be considered merely as accidental events. It may indicate the adaptive capacity of the bird to strongly modify its selection of the best possible nest-site to cope with seldom occurring events or circumstances.

Anders Enemar, Zoologiska institutionen, Box 463, 405 30 Göteborg

Breeding birds in hop fields

MILAN VOGRIN

Published information about birds living in agricultural habitats are extensive, though not exhaustive. Qualitative data are available for several geographic areas (e.g. O'Connor & Shrubbs 1986; Pain & Pienkowski 1997 and references therein). On the other hand, information about breeding birds in particular types of fields, e.g. hop fields, are scarce. Therefore the aim of this note is to present data on the breeding birds of hop fields.

Study area and methods

The study fields are situated in the lower Savinja



Hop field with wooden poles, nesting places for some bird species in Slovenia. Upper left: general overview. Upper right: Common Starling *Sturnus vulgaris* at the nest hole, 2 June 1998, Braslovce. Lower left: Male House Sparrow *Passer domesticus* near the nest hole, 5 July 1998, Trnava. Lower right: Great Spotted Woodpecker *Dendrocopus major* near nest hole, 3 May 1998, Trnava.

Humlefält med tråpölar, boplatser för vissa fåglar i Slovenien. Övre vänstra: allmän översikt. Övre högra: stare vid bohålet. Nedre vänstra: hane av gråsparv nära bohålet. Nedre högra: större hackspett nära bohålet.

valley (approximately 46°16'N 15°03'E) in central Slovenia. Only fields with wooden poles were taken into account. Altogether, 53 fields of various sizes (with a total surface area of approximately 400 ha) were surveyed in 1998 between April and July. The field type (i.e. crop) is representative of the agriculture in the region. On each field only qualitative data (presence or absence) about hole-nesting birds were collected. At each occupied hole I estimated the height above the ground. The height of holes were divided for further statistical analyses into four categories: 0–1.5 m, 1.5–3 m, 3–4.5m and 4.5–6 (maximum height of the poles) m. The average diameter of the poles were at breast height 45 cm (n = 35). Fields were selected without prior knowledge of breeding birds.

Results and discussion

A total of six bird species were found in hop fields during the study. All species that were recorded as

breeding in the hop fields nested in holes in the poles. The species are listed in Table 1, which also gives the frequency of their occurrence on hop fields. 41 hop fields (77%) were occupied with at least one species.

Table 1. Hole breeders in hop fields in central Slovenia and their frequency, per cent of 53 fields with the species.

Hålhäckare i humleodlingar i centrala Slovenien och deras frekvens, procent av 53 fält med häckning av arten.

Species Art	Frequency (%)
<i>Passer montanus</i>	41.5
<i>Sturnus vulgaris</i>	22.6
<i>Dendrocopus major</i>	5.7
<i>Passer domesticus</i>	5.7
<i>Muscicapa striata</i>	3.8
<i>Jynx torquilla</i>	1.9

The most common species was Tree Sparrow *Passer montanus*.

All species were breeding in old Great Spotted Woodpecker *Dendrocopos major* holes or in natural holes in the poles. Birds were not breeding at all in the lower quarter of poles. Most pairs bred in holes which were situated in the highest part (Chi-square = 21.1, df = 2, P < 0.0001).

In the literature I could not find any data about breeding birds in hop fields. However, Rutgers (1969) presents a picture of a pair of Black-headed Bunting *Emberiza melanocephala* sitting on the outer twig of hop.

The Great Spotted Woodpecker is very flexible in choice of habitats and nesting sites (e.g. Cramp 1985, Glue & Boswell 1994). However, Glue & Boswell (1994), who studied British woodpeckers, did not mention that this species breed also in hop fields. Only Vogrin (1996) mentioned that Great Spotted Woodpeckers probably breed in poles on hop fields. In 1998 I found three fresh holes, two still with young.

What could be the reason that birds nest in hop fields? A wide range of circumstantial and experimental evidence has shown that increase in the number of nesting holes is followed by increases in the abundance of cavity-nesting birds (e.g. Newton 1994 and references therein), implying that hole nesters are limited mainly by the availability of suitable nest sites (Newton 1994). This holds true also in my mainly intensive agriculture area. Furthermore, another reason for birds associating with hop might be the fact that it is the (main) food source for several species of caterpillars, e.g. Red Admiral *Vanessa atalanta*, Comma Butterfly *Polygonia c-album*, some Daggers e.g. *Orthosia incerta*, *Orthosia munda*, *Acronicta rumicis*, and *Abrostola trigemina* which are important food for birds.

Acknowledgements

For invaluable discussion I am grateful to Oscar van Rootselaar (Netherlands) for useful comments.

References

- Cramp, S. (ed.) 1985. *The Birds of the western Palearctic. Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa*. Vol. 4. Oxford University Press, New York.
- Glue, E. D. & Boswell, T. 1994. Comparative nesting ecology of the three British breeding woodpeckers. *British Birds* 87: 253–269.
- Newton, I. 1994. The role of nest sites in limiting the numbers

of hole-nesting birds: A review. *Biol. Conserv.* 70: 265–276.

- O'Connor, J. & Shrubbs, M. 1986. *Farming and birds*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Pain, D. & Pienkowski, M. 1997. *Farming and Birds in Europe. The Common Agricultural Policy and its implications for Bird Conservation*. Academic Press.
- Rutgers, A. 1969. *Birds of Asia*. Methuen & Co. Ltd., London.
- Vogrin, M. 1996. Birds of Vrbojce pond in the Lower Savinja valley, and a look at its conservationist complexity. *Acrocephalus* 17: 7–24. In Slovene with English summary.

Sammanfattning

Häckfåglar i humleodlingar

Det finns gott om information om fågellivet i olika jordbrukslandskap. Däremot finns det mindre med uppgifter från specifika grödor. Jag har inte hittat något om fågellivet i humleodlingar. Därför rapporterar jag här vad jag funnit under inventering av 53 humleodlingar om tillsammans ca. 400 ha.

Studien utfördes i nedre Savinjadalen i centrala Slovenien från april till juli 1998. Endast fält med träpålar (stödpålar för humlen) inventerades. Pålar- nas genomsnittliga diameter var 45 cm (35 stycken mätta) och deras höjd var upp till sex meter. Fälten valdes utan föregående kunskap om fågelfaunan. Endast kvalitativa data insamlades, d.v.s. vilka arter som häckade i respektive odling. Jag mätte också höjden för de bohål som påträffades.

Totalt registrerades sex arter. De påträffade arter- nas frekvens listas i Tabell 1. Minst en art påträffades i 41 av odlingarna (77%). Den vanligaste arten var pilfink. Alla registrerade häckningar skedde i hål av större hackspett. De flesta bebodda hålen låg i pålar- nas övre del, medan inga häckningar noterades i den lägsta fjärdedelen.

Större hackspetten är mycket flexibel i sitt val av häckningsplats, men något säkert bevis för häckning i humlepålar känner jag inte till tidigare. Jag påträffade tre fårska hål, varav det fortfarande fanns ungar i två. Anledningen till att så många fåglar häckade i humlefälten var säkerligen den förhöjda tillgången på bohål som hackspettarna orsakade. Det är välkänt att hålhäckande arter ofta begränsas av tillgången på bohål. Ett ytterligare skäl torde vara att det är gott om föda åt fåglarna i humleodlingarna. Det finns nämligen gott om larver av olika insekter, eftersom humle är en huvudföda för flera sådana arter.

Milan Vogrin, Zg. Hajdina 83c, SI-2288 Hajdina, Slovenia.

E-mail: milan.vogrin@guest.arnes.si

Autumnal singing and territoriality in Common Redstart *Phoenicurus phoenicurus*

MILAN VOGRIN

The most common functions attributed to bird song are territory defence against other males, and female attraction and stimulation during breeding (e.g. McGregor 1991). Some birds only sing for a short period of time, when attracting mates (Catchpole 1980) or they sing longer and more complex songs before they get mated (Hasselquist & Bensch 1991), suggesting that the function of song is mate attraction. Other birds sing through the entire breeding season (Järvi et al. 1980), suggesting that song is important in territory defence. These functions of song are not mutually exclusive, although one may be more important than the other, depending on the species' ecology, mating system and evolutionary forces acting on individuals through sexual selection. Moreover, some passerines sing also in the non-breeding season, e.g. during autumn. The autumnal song is likely to be a preparation for breeding in the subsequent year as was shown by Hegner & Wingfield (1986) for House Sparrows *Passer domesticus*. In this species the territorial activities in autumn could enhance next year's breeding success. The same explanation was recently suggested for autumn territorial song in the Black Redstart *Phoenicurus ochruros* (Andersson 2001).

In this note I describe observations of autumnal song in the Common Redstart *Phoenicurus phoenicurus*, which has, according to literature data, not been observed so far.

The observations took place on Dravsko polje near the village Race in northeastern Slovenia at an altitude from 240 to 270 m, where the Common Redstart is a regular but not so common breeder (pers. obs.). Dravsko polje belongs to the Pannonic phytogeographical area, the climate is modified continental with a mean annual rainfall of 1000 mm, and a mean temperature of 8°C. Detailed descriptions of Dravsko polje is given in Vogrin & Vogrin (1999).

Till now I have collected two observations of autumnal singing of Common Redstart. The breeding season of Common Redstart in my study area usually started in mid April and ended in the last days of July. The first observation of autumnal song was from 19 September 1995 when I observed a male Common Redstart perching on a branch of an old

Oak *Quercus robur*. On exactly this locality I had earlier in the same year observed a territorial male in April and May and a pair with young in July. After a few seconds the male started singing almost like it does during the breeding season, although its song was shorter. I checked the vicinity and I found another male perching on a dead branch of *Alnus glutinosa* about 30 m away. To my surprise, the first male flew to the second one and started chasing the rival, obviously out of his territory. When the first male returned to his post, he started to sing again.

A second observation of autumnal song comes from an old orchard close to the village where a pair of Common Redstart was breeding in 2000. I observed a singing male in the morning hours of 29 September. The situation was almost identical to the first observation. The male sang on an apple branch, perching on sentinel positions, and when detecting another male chasing the rival.

In both cases no females were detected in the vicinity of the singing male. Moreover, on both localities during next summer, territories were occupied. However, since the males were not ringed I do not know if the males were the same as during previous autumn.

Till now a period of singing in autumn has been reported in several West Palearctic passerines, e.g. Blackbird *Turdus merula*, Chiffchaff *Phylloscopus collybita*, and Nuthatch *Sitta europea* (Snow 1958, Hofmann & Gwinner 1963, Matthijsen & Dhondt 1983). Moreover, autumn singing was detected also in the closely related Black Redstart *Phoenicurus ochruros* as recently reported by e.g. Glutz & Bauer (1988), Schmidt (1992), Weggler (2000), and Andersson (2001). However, more interesting is that so far post-breeding territoriality in true migratory species has been described only in the Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* (see Lawn 1994). However, since autumn territoriality can be hard to detect (Lawn 1994), it is unclear how widespread this trait is among migratory passerines. According to my observations of Common Redstarts it is clear that some migratory species sing also during their migration and, moreover, hold also temporary territories.

References

- Andersson, R. 2001. Autumn biology and song activity in a population of Black Redstart *Phoenicurus ochruros* in south-western Sweden. *Ornis Svecica* 11: 135–146. In Swedish with English summary.
- Catchpole, C.K. 1980. Sexual selection and the evolution of complex songs among European warblers of the genus *Acrocephalus*. *Behaviour* 74: 149–166.

- Glutz, U.N. & Bauer, K. (eds.). *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Vol. 11. Aula Verlag, Wiesbaden.
- Hasselquist, D. & Bensch, S. 1991. Trade-offs between mate guarding and mate attraction in the polygynous great reed warbler. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 28: 187–193.
- Hegner, R.E. & Wingfield, J.C. 1986. Gonadal development during autumn and winter in House Sparrows. *Condor* 88: 269–278.
- Hofmann, P. & Gwinner, E. 1963. Zum Balzverhalten des Zilpzalps, *Phylloscopus collybita*, im Frühling und im Herbst. *Journal für Ornithologie* 104: 365–371.
- Järvi, T., Radesäter, T. & Jakobsen, S. 1980. The song of the willow warbler *Phylloscopus trochilus* with special reference to singing behaviour in agonistic situations. *Ornis Scandinavica* 11: 236–242.
- Matthijssen, E. & Dhondt, A.A. 1983. Die Ansiedlung junger Kleiber (*Sitta europaea*) im Spätsommer und Herbst. *Journal für Ornithologie* 124: 281–290.
- McGregor, P.K. 1991. The singer and the song: on the receiving end of bird song. *Biol. Rev.* 66: 57–81.
- Schmidt, E. 1992. Data on the singing period of Black Redstart (*Phoenicurus ochruros*) in Hungary. *Aquila* 99: 95–98.
- Vogrin M. & Vogrin N., (eds.) 1999. Landscape park Racki ribniki – Požeg. DPPVN – Society for bird research and nature conservation. Race. In Slovene with English summary.
- Weggler, M. 2000. Reproductive consequences of autumnal singing in Black Redstart (*Phoenicurus ochruros*). *The Auk* 117: 65–73.

Sammanfattning

Sång och revir under hösten hos rödstjärt Phoenicurus phoenicurus

Sångens funktion hos fåglar anses vara antingen revirförsvar gentemot andra hanar eller attraktion och stimulering av honor inför häckningen. Vissa arter sjunger bara en kort period innan de bildar par eller sjunger en mera komplicerad sång före än efter parbildningen, något som tyder på att sångens funktion är att attrahera en hona. Andra arter sjunger under hela häckningstiden, vilket tyder på att sången är viktig för revirförsvaret. Men en del fåglar sjunger även på hösten, vilket föreslagits ha samband med kommande års häckning. För gråsparv har man också visat att reviraktivitet under hösten kan förstärka nästa års häckningsframgång.

I denna rapport beskriver jag höstsång hos rödstjärt, något som hittills inte förefaller rapporterat i litteraturen. Observationerna gjordes i nordöstra Slovenien på en nivå mellan 240 och 270 m, där rödstjärten är en regelbunden men inte vanlig häckfågel. Klimatet här är modifierat kontinentalt med en årsnederbörd på 1000 mm och en medeltemperatur på åtta grader.

Hittills har jag två observationer. Den första ob-

servationen gjordes den 19 september 1995. Då fann jag en sjungande rödstjärthane. Sången liknade den på våren men var kortare. Jag kontrollerade omgivningen och fann en annan rödstjärthane ca 30 m bort. Till min överraskning flög den förste hanen iväg mot den senare och började jaga sin rival. Sedan återvände den till sin sångpost igen och fortsatte att sjunga. På exakt denna plats hade jag tidigare i april och maj noterat en revirhållande hane och sett ungar i juli. Den andra observationen gjordes den 29 september 2000. Situationen var närmast identisk med den vid den första observationen. Även denna gång upptäckte hanen en rival som den jagade. I ingendera fallet sågs någon hona.

Höstsång har noterats hos flera arter, t.ex. koltrast, gransångare och nötväcka. Höstsång har också registrerats hos den närbesläktade svarta rödstjärten. Hos arter som är strikt flyttande i mitt område har höstsång tidigare bara beskrivits för lövsångaren. Mina observationer visar nu att även rödstjärten tillhör denna kategori.

Milan Vogrin, Zg. Hajdina 83 c, SI-2288 Hajdina, Slovenia. E-mail: milan.vogrin@guest.arnes.si

Kullsammanlagning hos grågås *Anser anser*

HAKON PERSSON

Observationer av en grågåskull med 15 dunungar vid Angarnsjöängen 1999 ledde till att Svante Söderholm fann “det ytterst troligt att 15-kullen inte bestod av sammanslagna kullar utan att den var en sann kull i den bemärkelsen att äggen ruvats och framkläckts av ett grågåspar, men att äggen i kullen härstammade från två eller flera honor” (Söderholm 2000). Henning Jensen betvivlade denna slutsats och hävdade istället “at det ‘ekstremt’ store kuld skyldes adoptioner af unger fra andre par, hvilket i Utterslev Mose tilsyneladende er en helt normal strategi i grågåsens ynglebiologi” (Jensen 2000). I genmäle vidhöll Söderholm (2001) sin tidigare uppfattning, bland annat anförande: “Trots att enstaka fall av adoption finns beskrivet i litteraturen är jag tveksam till att det är ett vanligt och utbrett beteende hos grågås. Om så vore fallet borde detta vara välkänt och beskrivet i moderna handböcker som *The Birds of Western Palearctic* (Cramp & Simmons

1977) och *Handbuch der Vögel Mitteleuropas* (Bauer & Glutz von Blotzheim 1968) eller vara beskrivet i litteraturen rörande häckningsbiologi hos andra märkta grågåspopulationer, exempelvis i det digra materialet från en studie av märkta grågäss i Skåne (se t.ex. Nilsson & Persson 1994).” Oenighet råder följaktligen om 15-kullen uppstod genom kullsamslagning före eller efter kläckningen.

Problemet med att påvisa tidig sammanslagning av ungvullar är att det normalt krävs att honorna är individualmärkta samt att dessa studeras såväl under ruvning som då de efter kläckning anländer till betesplatserna. På grund av en uppenbar risk att besök vid boet kan påverka häckningen negativt (Witkowski 1983) har de flesta grågåsforskare helt avstått från besök på häckplatserna eller inskränkt antalet besök till något enstaka per säsong. Av denna anledning saknas den efterlysta uppgiften i handböckerna, vilket sannolikt också blir fallet i kommande *BWP-update* (Persson i manus). Det finns dock såväl publicerade som opublicerade uppgifter från ett flertal olika studier av grågäss, vilka sammantagna ger underlag för en säkrare bedömning av 15-kullens ursprung.

I Barycz-dalgången fann Józef Witkowski att 4,3% av äggkullarna (N=629) hade lagts av två honor (Witkowski 1983). Dubbelkullar av två slag registrerades: dels lade två honor två kompletta kullar i samma bo (30% av dubbelkullarna) och dels värpte en hona 1–3 ägg i en annan honas bo. Det förekom inga dubbelkullar i bon innehållande färre än 7 ägg, men sedan ökade frekvensen dubbelkullar från 16% i bon med 7 ägg till 80% i bon med >10 ägg. Av fem dubbelkullar innehållande >10 ägg kläcktes endast en, men tyvärr framgår det ej av texten om samtliga ägg kläcktes.

Från Kuhlraeder Moor och Röggeliner See har kläckningsframgången i enskilda bon rapporterats för en säsong (Hauff 1982). Kläckning skedde i endast 5 av de 20 bon som innehöll >9 ägg. I de framgångsrika bona kläcktes 6–10 ägg, medan 2–8 ägg förblev okläckta. Inget av äggen i de 7 bon som innehöll >14 ägg kläcktes.

I det material som presenterades av Nilsson & Persson (1994) saknas visserligen direkta bevis för tidiga kullsamslagningar, men det innehåller ett antal exempel på tidig adoption. Bland de honor som sågs såväl ruvande som med kull på betesplatserna var det 7,0% (N=43) som första gången de sågs efter kläckningen hade en unge mer än vad det fanns ägg i boet. I inget av dessa tre fall kunde någon ålderskillnad ses i fält.

Ett relativt mått på förekomsten av kullsamman-

slagning erhålls genom att utnyttja det faktum att en grågåshona lägger maximalt 12 ägg (Witkowski 1983). Samtliga kullar som innehåller minst 13 ungar då de ankommer till betesplatsen kan därmed antas vara sammanslagna. Andelen kullar med >12 ungar då de första gången setts efter kläckning varierar kraftigt mellan olika undersökningsområden; 0,5% (N=220) i Niedersachsen (Bruns 1991), 1,0% (N=102) vid Angarnsjöängen (Söderholm 2001), 1,1% (N=797) i Skåne (Leif Nilsson & Hakon Persson opubl. uppg.) och 3,3% (N=1.211) vid Utterslev Mose (Jensen 2000). I Skåne sågs fyra av >12-kullarna under 2000 och en under 2001, vilket gör att frekvensen av dylika kullar under åren 1986–1999 var endast 0,6%. Det är dock alldeles för tidigt att dra slutsatsen att fenomenet håller på att bli vanligare (5,6% av kullarna under 2000 och 2,0% under 2001), ty en hög frekvens noterades redan för 20 år sedan. I samband med en inventering av häckande grågås i södra Skåne 1982 fann jag i slutet av maj ett 70-tal kullar med halvvuxna ungar, av vilka två innehöll >12 ungar, nämligen en med 13 ungar i Krageholmssjön och en med 38 ungar i Snogeholmsjön (Karlsson m.fl. 1982). Ungarna i respektive kull var likstora. I Snogeholmsjön fanns ytterligare tio kullar, i vilka ungar var antingen klart yngre eller klart äldre än i den sammanslagna kullen. Det verkar sålunda som om ett par tagit hand om samtliga ungar som fötts i sjön under en viss vecka.

Resultaten ovan tyder på att såväl boparasitism som tidig sammanslagning av ungvullar är normala beteenden hos grågåsen i den västbaltiska populationen. Frekvensen varierar troligen avsevärt i såväl tid som rum, beroende på skillnader i populationstäthet. Sannolikt gäller att ju fler par som häckar på en lokal, desto frekventare är förekomsten. Detta skulle också kunna vara förklaringen till att uppgift saknas i de ovannämnda handböckerna. När uppgifterna i dessa en gång sammanställdes hade häckpopulationen ännu inte hunnit växa sig tillräckligt stor och tät för att kullsamslagning skulle noteras av forskarna. Som exempel på den kraftiga tillväxten hos denna art kan tas det svenska beståndet, vilket 100-faldigats under de senaste 50 åren, från 200–300 par 1953–1954 (Sveriges Ornitologiska Förening 1970) till dagens c. 25.000 par.

Artiklarna av Józef Witkowski och Peter Hauff antyder att kläckningsframgången i bon som innehåller >9 ägg normalt är låg eller mycket låg. Dessutom var det även i de framgångsrika bona högst 10 ägg som kläcktes, vilket stämmer med egna iagttagelser i Skåne. Två faktorer, verkan var för sig eller samtidigt, förmodas vara anledningen till det

dåliga resultatet. Starkt bidragande orsak till att så många stora äggkuller förblir okläckta tycks vara oförmåga hos honorna att värma samtliga ägg. I ett bo med 20 ägg i Fjällfotasjön lyste äggen som en vit kran runt den ruvande honan – inget ägg kläcktes. Anledningen till att så många ägg förblir okläckta även i de framgångsrika bona skulle kunna bero på att ägg lagts (av parasiterande honor) efter det att ruvningen påbörjats. Dessa ägg skulle därmed inte ha hunnit kläckas innan det var dags för honan att lämna boet med ungarna. Följaktligen måste två villkor ha varit uppfyllda om 15-kullen kom från ett bo. För det första måste två eller fler honor tillsammans ha lagt (minst) 15 ägg i ett och samma bo innan ruvningen inleddes, och för det andra måste honan ha varit kapabel att värma samtliga ägg. Frågan är dock om en hona verkligen är kapabel att ruva ut så många ägg. Personligen vill jag därför se ovedersägliga bevis innan jag godtar det. Av den anledningen ställer jag mig högst skeptisk till att 15-kullen uppkom på detta sätt. Min bestämda åsikt är att det finns en betydligt mer närliggande förklaring, nämligen tidig sammanslagning av ungvullar.

Att tidig sammanslagning av ungvullar förekommer regelbundet i såväl Utterslev Mose som Skåne är ovedersägligt, ty även om vissa honor är kapabla att ruva ut >10 ägg, så ses regelbundet kullar som ingen hona är mäktig. De fem största kullarna med halsringmärkta föräldrar i Skåne (t.o.m. 2001) innehöll då de första gången sågs 27, 22, 21, 17 respektive 16 ungar. Gemensamt för dessa familjer var att de sågs kort tid efter kläckningen (lokalerna besöktes flera gånger i veckan), samt att ungar var likstora inom respektive familj. Att ungar är likstora inom respektive familj är ganska självklart med tanke på att nästan all sammanslagning av ungvullar i (åtminstone) Skåne sker innan familjerna når betesplatserna, d.v.s. inom några dygn efter kläckningen. Under de följande två månaderna, fram tills det att ungar blir flygfärdiga, inträffar det regelbundet att enstaka ungar adopteras, men ytterst sällan att hela kullar slås ihop. I dagsläget går det inte att säga hur frekvent fenomenet är, ty även en kull som första gången den ses innehåller endast fyra ungar, kan ju teoretiskt sett vara sammanslagen. Nöjer vi oss däremot med att se på andelen >12-kullar bör noteras att andelen faktiskt var densamma vid Angarnsjöängen som i den märkta populationen i Skåne.

Därmed skulle jag vilja sammanfatta med att hävda att allt tyder på att 15-kullen vid Angarnsjöängen uppkom genom en tidig sammanslagning av ungvullar, och inte genom att två eller flera honor lagt ägg i ett och samma bo.

Referenser

- Bauer, K.M. & Glutz von Blotzheim, U.N. 1968. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Band 2. Akademische Verlagsgesellschaft, Frankfurt am Main.
- Bruns, H. A. 1991. Zur Brutbiologie der Graugans (*Anser anser*) in Niedersachsen. *Seevögel* 12: 9–13.
- Cramp, S. & Simmons, K.E.L. (red.) 1977. *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East, and North Africa: The Birds of the Western Palearctic*. Vol.1. Oxford University Press, Oxford.
- Hauff, P. 1982. Bestandsentwicklung und Brutbiologie der Graugans, *Anser anser*, im NSG Kuhlraeder Moor und Röggeleiner See. *Beitr. Vogelkd.* 28: 48–58.
- Jensen, H. 2000. Ekstremt stort grågäsekuld *Anser anser*: Adoption eller ægdumping af flere hunner? *Ornis Svecica* 10: 173–177.
- Karlsson, J., Nilsson, L. & Persson, H. 1982. Grågäsen som häckfågel i Skåne 1978–1982. *Anser* 21: 223–232.
- Nilsson, L. & Persson, H. 1994. Factors affecting the breeding performance of a marked Greylag Goose *Anser anser* population in south Sweden. *Wildfowl* 45: 33–48.
- Sveriges Ornitologiska Förening 1970. *Förteckning över Sveriges Fåglar*. Stockholm.
- Söderholm, S. 2000. En ekstremt stor grågäsekuld *Anser anser* vid Angarnsjöängen. *Ornis Svecica* 10: 52–55.
- Söderholm, S. 2001. Genmäle till Jensens kommentar rörande observationen av en ekstremt stor grågäsekuld vid Angarnsjöängen. *Ornis Svecica* 11: 101–103.
- Witkowski, J. 1983. Population studies of the grey-lag goose *Anser anser* breeding in the Barycz valley, Poland. *Acta orn.* 19: 179–216.

Summary

Brood amalgamation in the Greylag Goose Anser anser

The origin of a Greylag Goose brood with 15 young at Angarnsjöängen in 1999 was explained in two different ways. Söderholm (2000) found it most likely to be the result of a clutch that had been laid by more than one but incubated by only one female. Jensen (2000) doubted this conclusion, instead believing it to be a result of brood amalgamation. In a reply, Söderholm (2001) argued that “Even if there are a few described cases of adoption in the Greylag Goose (usually based on broods with young of different sizes), this cannot be a common phenomenon; if it were it should have been mentioned in the modern handbooks or in treatments of individually marked goose populations.”. However, data obtained since these handbooks were published give us a proper basis to discuss the origin of the brood of 15 young.

Based on data given by Hauff (1982) and Witkowski (1983), combined with my own experiences from a long-term study in Scania, I doubt a Greylag

Goose being able of successful incubation of as much as 15 eggs. Of that reason, I am highly sceptical to the brood of 15 being the result of nest parasitism. In my opinion, brood amalgamation is an explanation closer at hand.

Brood amalgamation is difficult to prove as one usually needs individually marked females, studied both during incubation and at the brood-rearing areas. A relative measure of its prevalence is obtained by using the fact that the maximal brood size in this species is 12 eggs. All broods numbering at least 13 young when first seen are then assumingly amalgamated. The proportion of broods numbering >12 young when first seen varies among study areas: 0.5% (N=220) in Niedersachsen, 1.0% (N=102) at Angarnsjöängen, 1.1% (N=797) in Scania, and 3.3% at Utterslev Mose. The five largest broods with neck-collared parents in Scania (up to 2001) numbered when first seen 27, 22, 21, 17 and 16 young, respectively, more young than one female is able to hatch.

All broods were seen shortly after hatching, and the young were of the same size within respective family. In Scania, almost all brood amalgamation occurs before the families reach the brood-rearing areas, i.e. within a few days after hatching. For the time being, it is unknown how common this phenomenon is, because a brood numbering only four young when first seen can theoretically be an amalgamated one. However, restricting the estimate to broods numbering >12 young when first seen, the frequency was in fact the same at Angarnsjöängen as in the marked population in Scania.

To conclude, I am of the opinion that the brood of 15 was the result of brood amalgamation, and not of nest parasitism.

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

Nya böcker *New books*

Noel & Helen Snyder, 2000: **The California Condor, A Saga of Natural History & Conservation**. Academic Press, London. 410 sidor. Pris \$ 29,95.

Den kaliforniska kondoren *Gymnogyps californianus* har under decennier stått som sinnebild för utrotningshotade fåglar och den var bara en hårsån från att försvinna från jordens yta och därmed sälla sig till dronten, garfågeln och vandringsduvan. Hur kritiskt det verkligen var förstår man av paret Noel och Helen Snyders bok om den karismatiska kaliforniska kondoren, en levande relik från pleistocen för mer än 12.000 år sedan. Räddningsprogrammet har blivit ett av de största och dyraste faunavårdsprojekten i världen med en årlig budget på över 10 miljoner kronor.

Noel Snyder var ansvarig för kondorprogrammet under det turbulenta 1980-talet och i boken ger författarna en ingående skildring av det politiska spelet och intrigerandet bakom de desperata försöken att rädda kondoren. Den 410 sidor tjocka boken återger inte bara maktspelen bakom kulisserna utan behandlar det mesta om kondoren – dess historia och häckningsbiologi, orsaker till populationsminskningen, infångandet av de sista kondorerna, avel och utsättning. Boken ger en god inblick även i andra gamarters biologi i Sydamerika och Afrika och en gedigen referenslista finns i slutet. Det har publicerats minst ett tiotal böcker i USA om kondoren men Snyders bok höjer sig över mängden som det mest genomarbetade och objektiva verket.

Redan 1949 presenterades för de kaliforniska myndigheterna möjligheterna att genom avel få fram fåglar för att spä på den vilda populationen. När man ser tillbaka på händelseutvecklingen har detta kommit att framstå som en ovanligt framsynt idé. San Diego Zoo hade under flera år lyckats få den sydamerikanska kondoren att häcka i fångenskap och begärde tillstånd att få samla in ett par vilda kalifor-

niska kondorer för försök med avel. Den statliga naturvårdsmyndigheten US Fish and Wildlife Service bedömde att insamlandet av två fåglar knappast kunde påverka överlevnaden för en population som uppgick till ca 150 individer och var beredda att ge tillstånd. De ideella naturvårdsorganisationerna med The Audubon Society i spetsen tyckte annorlunda och manade till strid. Man befarade att detta skulle bli droppen som fick populationen på fall samtidigt som man fruktade att en avel skulle bli ett substitut för att rädda arten i naturen. Därmed fanns det risk för att de stora naturreservat man lyckats skapa till skydd för bl.a. kondorens boplatser och viktigaste födosöksområden skulle kunna öppnas för exploatering. Efter mycket lobbyarbete från The Audubon Society stoppades försöken med fångst av kondorer. Ironiskt nog skulle det 30 år senare bli just San Diego Zoo som sågs som den sista möjligheten att rädda kondoren från total utplåning på jorden.

Under de följande decennierna utkämpades en bitter och oförsonlig strid mellan å ena sidan The Audubon Society och å andra sidan forskarna kring US Fish and Wildlife Service. Först när arten befann sig på gränsen till utplåning kunde den sistnämnda gruppen sätta sina planer i verket. 1986 fanns det fem kondorer kvar, fyra infångades och sattes på avelstationer i San Diego och i Los Angeles. En ensam sju år gammal hane flög ännu en tid omkring i Kalifornien innan han till slut infångades 1987. Därmed fanns det inte längre några vilda kondorer kvar i frihet. Den burhållna stammen uppgick nu till 27 individer, fjorton honor och tretton hanar. DNA-analys visade på hög släktskap mellan många av individerna och det är tveksamt om den genetiska basen är tillräckligt bred för att tillåta långsiktig överlevnad.

Avelsarbetet har därefter gått över förväntan bra. Snyders redogör ingående för detta och den därpå följande utsättningen av unga kondorer, inklusive alla problem med kraftledning och kondorer som

blyförgiftats när de ätit av djur som skadskjutits vid jakt med blyhagel. Det sistnämnda är det största problemet. Skall man kunna återskapa en vild, självbärande population måste antingen stora områden undantas från jakt, vilket är politiskt mer eller mindre omöjligt eller så måste man finna ett alternativ till blyammunition. Paret Snyders bok om kondoren är definitivt läsvärd för den som är intresserad av hotade arter. Den beskriver vikten av att förutsättningslöst sätta sig in artens biologi och att ta rätt på orsakerna till populationsminskningen. Först då kan man sätta in de rätta åtgärderna. *The California Condor* är en gedigen genomgång av kondorens biologi, och bildmaterialet (färgfoton, svartvita foton och teckningar) är mycket rikt.

Boken är trots sin faktamättade text bitvis spännande som en deckare. Noel måste vara en timid och tålmodig man – han förtalar inte eller dömer ut andra människors åsikter utan redovisar dem sakligt och utförligt. Men nog måste han ha känt en enorm frustration av att hela räddningsprojektet fördröjdes med förlust av viktigt genetiskt material medan föreningar, olika intressegrupper och myndigheter trätade med varandra.

Det historiska dokumentet finns här – som sådant kommer Snyders bok att leva länge.

PETER LINDBERG

Thord Fransson & Jan Pettersson, 2001: **Svensk ringmärkningsatlas. Volym 1: Lommar – rovfåglar**. Naturhistoriska Riksmuseet & Sveriges Ornitologiska Förening. ISBN 91-86510-50-9. 189 sidor. Erbjudandepreis i Naturbokhandeln: 298:–.

Så var den äntligen här, den första volymen av tre av Sveriges ringmärkningsatlas. Arbetet med atlasen startade redan 1995 och har pågått sedan dess. Urvalet gäller samtliga i Sverige ringmärkta fåglar sedan 1911 och fram till och med 1995. Tyvärr är inte de senaste fem årens resultat med, men det må man ha viss förståelse för, då den första volymen innehåller hela 62 arter och vittnar om ett omfattande sammanställnings- och skrivarbete som säkert spänt över flera år. Det hade dock givit boken en extra fräschör om så hade varit fallet och kanske kan man önska att författarna i de kommande volymerna tar med fåglar ringmärkta ytterligare några år. De storskaliga mönstren av fyndens fördelningar går dock på intet sätt om intet p.g.a. den begränsade tidsperioden.

En omfattande inledning behandlar ringmärkningsens historia i Sverige och visar bl.a. hur ringmärk-

arkåren (privatmärkare) vuxit fram och var de är verksamma, hur ringarna tillverkas, var fågelstationerna är belägna samt hur fynd och data kring de ringmärkta fåglarna bearbetas och lagras vid Ringmärkningscentralen. Denna inledning är mycket upplysande och rikt illustrerad och finns också sammanfattad på engelska. I den torde såväl den mest erfarne märkaren som den oinvidge finna något matnyttigt att läsa. Därefter följer artpresentationerna, efter inledande förklaringar på både svenska och engelska. Totalt visas fynden för 62 arter lommar, gäss, änder och rovfåglar. Det utrymme de olika arterna fått beror främst på mängden fynd. I de flesta fall presenteras en art per sida, men i flera fall, såsom storskarv, gråhäger, knölsvan och duvhök där ett mycket stort antal individer ringmärkts, upptar presentationerna flera uppslag. Andra arter med mycket små ringmärkningsiffror, exempelvis mindre sångsvan, prutgås och aftonfalk (6 ringmärkta individer), får hålla till godo med delar av sidor.

I början av artpresentationerna har författarna valt att ge sammanfattande data för fynden, såsom kartor över märkplatser, antal märkta individer uppdelade per år, cirkeldiagram över flyttningsriktning under första hösten tillsammans med en utbredningskarta från *Sveriges Fåglar*. Därefter följer kartor över återfynden, ofta uppdelade i olika tidsperioder och åldersgrupper. Fyndomständigheter rapporteras också i små diagram, där man kan konstatera att för dessa arter dominerar i många fall ”dödad vid jakt”. Dessa illustrationer är mycket överskådliga och gör att man snabbt får en god överblick över fynden. Bildmaterialet är verkligen väl genomarbetat och pedagogiskt upplagt. Författarna har även lagt in intresseskapande faktarutor om fynden, där exempelvis antal märkta och antal funna finns redovisade, tillsammans med data på högst uppnådda ålder och längsta förflyttning för arten. Vidare finns en hel del att läsa i huvudtexten om fynd och fyndomständigheter för olika arter. Här ges åtskilliga referenser till andra studier av arterna och detaljerade beskrivningar av flyttning och fyndfördelningar. Denna text är på svenska, men i slutet av varje artpresentation finns också en kortare engelsk sammanfattning. Figurtexterna finns översatta till engelska och efter som artpresentationerna är rikt illustrerade med grafik, borde en engelsktalande ha möjlighet att tillgodogöra sig merparten av bokens innehåll. Det är lovvärt att författarna bemödat sig att göra atlasen tillgänglig i en vidare krets utanför Sveriges gränser.

Till bildmaterialet hör även ett antal laveringar av Peter Larsson, vilka lättar upp bokens presentationer ytterligare. Kanske hade man dock kunnat önska sig

en bild för varje art. Ett annat önskemål kunde röra det faktum att boken inte behandlar fynd av i Sverige kontrollerade eller återfunna fåglar som ringmärkts i annat land. Även detta är att begära mycket, eftersom dataläggning av dessa fynd är och har varit ett stort och tidskrävande arbete. Kanske kommer en sådan bok i framtiden?

Sammanfattningsvis kan jag varmt rekommendera atlasen till alla intresserade av fåglar och fågelflyttning. Det är en fantastiskt spännande och lättillgänglig bok över vart de fåglar som passerar Sverige tar vägen. Den borde finnas i varje svensk ornitologs (inte minst alla ringmärkares) bokhyllor, men även på kommunala bibliotek (inte minst skolbibliotek) och hemma hos vetgiriga, naturintresserade svenskar. Nu ser vi fram emot nästa volym, som jag hoppas snart ligger på bokhandlarnas diskar!

SUSANNE ÅKESSON

Yngve Espmark, Trond Amundsen & Gunilla Rosenqvist (red.), 2000: **Animal Signals. Signaling and Signal Design in Animal Communication**. Tapir Academic Press, Trondheim. ISBN 82-519-1545-7. 496 sidor.

Signaler i form av läten och färger är en väsentlig del av fåglarnas liv då de skall kommunicera med varandra. En vecka i september 1998 samlades en grupp framstående forskare till ett symposium i Kongsvoll, Norge, och diskuterade olika aspekter på ämnet. Den aktuella boken, tryckt två år senare, är resultatet av de presenterade föredragen och de diskussioner som förekom. Boken innehåller 25 artiklar varav 20 behandlar fåglar, övriga däggdjur, reptiler, fiskar vid korallrev och spindlar. Tyngdpunkten ligger således på fåglarna.

Författarna ger perspektiv på sina ämnen och forskningar. Några auktorer är välkända och det är intressant att läsa deras framställningar. Vissa avsnitt i boken är ganska teoretiska men många gav mig en bättre förståelse. Innehållet täcker långtifrån allt som har med signaler bland djur att göra. Det sägs att avsikten med boken är att stimulera till nya sätt att studera djurens beteenden och deras signaler. Mycket är tankeväckande men de nya greppen att lägga upp studier för att vidga kunskaperna behåller säkert forskarna för egen räkning till dess resultaten publiceras.

En genomgående tanke är att en signal från en fågel till en annan är en komplicerad process. Tag ett läte eller en sång som exempel. Det börjar med ett beslut, en avsikt hos sändaren, fortsätter med nerv-

impulser till organen i kroppen, dessa skickar ut signalen, signalen sprider sig genom luften och kan förändras under tiden, signalen uppfattas av mottagarens sinnesorgan, nervsignaler skickas till hjärnan där de tolkas av mottagaren, d.v.s. mottagaren förstår signalen och slutligen fattar mottagaren ett beslut att göra något som svar eller bara lägga på minnet. Alla dessa delar är utsatta för anpassningar och därmed evolution. Signaler kan vara uppriktiga och säga något om sändaren eller de kan vara falska och till att lura mottagaren på något sätt. Uppriktiga signaler är kostsamma att producera och visar således att sändaren har kraft att producera dem. Signalerna kan gälla hane-hane, hane-hona, hona-hona eller en fågel-andra i en grupp. Detta är fundamentala och välkända begrepp inom beteendekologin.

Många studier har gått ut på att registrera signaler, t.ex. den sjungande hanens repertoarstorlek, kolla partnerval och avläsa fortplantningsframgången i form av ungaras överlevnad, d.v.s. hanens fitness. Här handlar det om sångens betydelse gentemot honan. Väststuderade arter är talgoxe, stare och flugsnappare. William A. Searcy och Stephen Nowicki menar att sångens funktion mellan två hanar som hävdar revir är betydligt mindre känd. Att använda bandspelare och playback i en fågels revir visar hur innehavaren upptäcker inkräktaren men säger inget om vilka delar som har betydelse i revirhävandet och därmed är utsatta för evolution.

John A. Endler och flera andra författare diskuterar signalens innehåll och effekt. Innehållet är det som skall förstås, d.v.s. budskapet. Effekten är hur kraftigt signalen påverkar mottagaren. Effekten beror dels på hur sändaren fungerar och dels på hur mottagaren reagerar. Om signalen har en påtaglig effekt på mottagaren så är det ett mått på sändarens fitness. Men även mottagarens bedömning av signalen är av betydelse och föremål för evolution men mycket svårare att studera.

Mats Grahn skriver under rubriken "MHC genotype and ornamentation". MHC betyder "major histocompatibility complex" och avser en uppsättning gener som har med immunförsvaret och identifieringen av kroppens egna celler att göra. Att ha ett bra immunförsvaret mot sjukdomar och parasiter ger en konkurrenskraftig individ. Ornament är karaktärer som exempelvis hörntänder hos primater, karotinfärger hos fåglar och kam hos höns. Grahn diskuterar förhållandet mellan yttre karaktärer och MHC-gener, ett komplicerat men intressant ämne. Finns det andra inre egenskaper som återspeglas i fågelns yttre?

Fåglarnas förmåga att uppfatta ljus i ultraviolett

området har uppmärksammats under senare år. Det gäller blåhakens bröst och blåmesens färg på huvudet som båda kan emittera ultraviolett ljus. Staffan Andersson samt Innes C. Cuthill och medarbetare skriver om detta. Fåglarna har fyra tappar för färgseende jämfört med människans tre och tapparnas maximala känslighet ligger på andra våglängder än våra. Staren har i tapparna olika oljedroppar med egenskaper som påverkar ljuset och färgseendet. Ögats funktion har alltså betydelse för färgseendet. Örat och hörseln kan mycket väl hos fåglar fungera annorlunda än hos oss men om det vet vi inte särskilt mycket. Hur hjärnan tolkar signaler av olika slag, d.v.s. hur fågeln upplever dem, kommer vi nog aldrig att få veta.

Animal signals ger inga kompletta sammanfattningar av kunskapsläget men där finns många små guldkorn att plocka.

INGVAR LENNERSTEDT

P. F. Donald & J. A. Vickery (redaktörer), 2001: **The ecology and conservation of skylarks *Alauda arvensis***. 220 sid. The Royal Society for the Protection of Birds (RSPB), Sandy. ISBN 1-901930-23-8. Pris: £ 17.

Sånglärkan har inte minst i England blivit symbol för de hot som finns mot fåglarna i det moderna jordbrukslandskapet. Arten är på kraftig tillbakagång i flera europeiska länder. I Sverige är tätheten av sånglärka enligt Svenska Häckfågeltaxeringen bara hälften av vad den var 1975. Uppmärksamheten i England över sånglärkans tillbakagång är stor. Framför allt beror detta på att de engelska ornitologerna lyckats få med de brittiska fåglarnas populationsutveckling som ett av brittiska regeringens femton index över tillståndet i landet ("Quality of Life indicators"). Fåglarnas antalsförändringar står alltså i regeringens rullor och på tidningarnas förstasidor tillsammans med gamla beprövade mått på välfärden såsom utbildningsnivå, boendekvalité och människors förväntade livslängd! Fågelindexet kallas i folkmun "the skylark index". Den brittiska regeringen har förbundit sig att antalet sånglärkor och andra jordbruksfåglar skall öka igen, till de nivåer som gällde 1970, och anslår stora pengar åt åtgärder som skall åstadkomma detta. Regeringens jordbrukspolitik bestäms alltså delvis av hänsynstagande till sånglärkorna! Nu är det upp till fågeleko-logerna att tala om hur restaureringen av fågelbestånden bäst skall gå till.

I denna samlingsvolym sammanfattas mycket av

vad som är känt om sånglärkans ekologi sett ur ett bevarandeperspektiv, såsom det presenterades vid ett möte i England 1999. Boken är producerad av de två största fågelskyddsorganisationerna i England, RSPB och BTO (British Thrust for Ornithology). Främst engelska, men också schweiziska, finska och nya zeeländska (!) forskare belyser i 18 uppsatser hur olika jordbruksmetoder påverkar sånglärkans häckningsframgång och vinteröverlevnad.

Några generella mönster utkristalliserar sig. Under häckningstid är stora enformiga fält till lärkornas nackdel, medan en mosaik av mindre fält med olika grödor är fördelaktiga. Precis som många andra arter behöver sånglärkan olika typer av miljöer, för boets placering och för att kunna födosöka framgångsrikt och i skydd för rovfåglar. Fält som lagts i träda har visat sig vara fördelaktiga för lärkorna. Där kan de finna skyddande växtlighet tidigt på våren samt frön att äta. Det som förvånade mig var dock att ingen av studierna kunde påvisa någon starkt negativ effekt av jordbruksmetoder på häckningsframgången hos lärkorna. Dock hade till exempel bon på fält i träda något högre genomsnittlig framgång än de på odlade fält.

Istället pekade flera studier på vinterperiodens betydelse för sånglärkans populationsutveckling och att födotillgången och fältens vegetationsstruktur starkt påverkade sånglärkans habitatval och födosöksframgång. Till exempel visade flera studier hur lärkorna föredrar stubbåkrar över höstsådda fält, samt att de undviker att vistas nära häckar och trädridåer. I en uppsats föreslås hur fält i träda skall designas för att på bästa sätt hjälpa lärkorna. Däremot nämns inget i boken om hur sånglärkor kan tänkas påverkas av faktorer under flyttningen, något som skulle kunna vara relevant åtminstone för finska och svenska sånglärkor.

Boken visar med stor tydlighet engelska ornitologers ledande position i Europa i att gå från övervakning ("sånglärkorna minskar"), via forskning ("varför då?"), till att föreslå riktade åtgärder ("låt fler fält med god frötillgång stå orörda över vintern"). Boken är ett slående och upplyftande exempel på att även relativt vanliga arters tillbakagång numera uppmärksammas och tas på allvar. Boken är tveklöst ett viktigt referensverk för den som intresserar sig för lärkors och andra fåglars välbefinnande i jordbrukslandskapet.

ÅKE LINDSTRÖM

Ross D. E. MacPhee (red.), 1999: **Extinctions in Near Time, Causes, Contexts and Consequences**. Kluwer Academic/Plenum Publishers. 394 s.

Den här boken behandlar utdöenden som ligger *in Near Time*, "nära i tiden" – definierat som de senaste 100.000 åren. Denna inskränkning innebär att boken väsentligen behandlar bara utdöenden där mänskligt inflytande säkert eller sannolikt har varit den avgörande faktorn. Detta är ändå ett stort – och inte okontroversiellt – forskningsfält, och bidragen berör många olika områden och organismgrupper. Flera kapitel gäller naturligtvis det omfattande utdöendet av stora djur – megafaunan – som drabbade alla kontinenter utom Afrika i slutet av Pleistocen. Det råder ju föga tvivel om att människan är ansvarig för i stort sett alla arter som dött ut de senaste årtusendena, men det är mera kontroversiellt om detsamma gäller även det senpleistocena utdöendet. Vissa forskare har fortfarande svårt att tro att några miljoner stenåldersjägare verkligen kunde utrota nästan alla stora djur på fem kontinenter, och för fram klimatförändringar eller sjukdomar som alternativa förklaringsmodeller. Allt eftersom kunskapsläget förbättrats har dock korrelationen mellan människans uppdykande i ett område och megafaunans utdöende tenderat att bli allt bättre. Några av kapitlen behandlar också just denna kontrovers. Hit hör bl.a. en förtjänstfull översikt av frågekomplexet om utdöende på öar (mindre eller större) och kontinenter av Paul S. Martin och David Steadman som båda hör till de främsta auktoriteterna inom området.

Som alltid i samlingsvolymerna med många olika författare är kvaliteten på bidragen ojämn. Bottennoteringen är sannolikt Donald MacFarlanes "A comparison of methods for the Probabilistic Determination of Vertebrate Extinction Chronologies", där tre olika statistiska metoder för utvärdering av C14-data används för att beräkna när det senpleistocena utdöendet av megafaunan inträffade i Nordamerika och Europa och där författaren drar långtgående slutsatser av sina resultat. Problemet är bara att vem som helst som känner till det europeiska pleistocena fossilmaterialet omedelbart ser att alla tre metoderna ger orimligt resultat, förmodligen p.g.a. att uppenbart felaktiga värden inte sällats bort före analysen. Artikeln demonstrerar därför egentligen bara "SISU-fenomenet" (skit in, skit ut).

Om man däremot särskilt skall framhäva något kapitel så skulle det väl vara R. N. Holdaways analys av hur den successiva introduktionen av predatorer på Nya Zeeland återspeglas i den fortlöpande utarmningen av den inhemska fågelfaunan, alltifrån den

polynesiska råttan *Rattus exulans* ankomst för nära tvåtusen år sedan fram till introduktionen av illrar och hermeliner i slutet av 1800-talet. En analys av detta slag är än så länge knappast möjlig någon annanstans än på Nya Zeeland vars subfossila fågelfauna studerats mycket noggrant.

Andra kapitel som är av speciellt intresse för en ornitolog gäller relationen mellan miljöförändringar och utdöende på Madagaskar och den holocena utarmningen av vertebratfaunorna på öarna i västra Medelhavet. Båda dessa områden hyste ju intressanta endemiska fågelfaunor som nu till stora delar är utdöda. På Ibiza t.ex. som helt saknade landdäggdjur fylldes "gräsätarnischen" av en liten endemisk gås medan en ovanligt storvuxen havsörnsras var toppredator. På de närbelägna Mallorca och Menorca var förhållandena helt annorlunda. Här fanns nämligen ett betande däggdjur, den lilla "grottgeten" *Myotragus*, och gräsätande fåglar kunde uppenbarligen inte konkurrera. Det behöver väl knappast påpekas att då människor nådde öarna försvann både gäss och getter snabbt.

TOMMY TYRBERG

P. M. Bennett & I. P. F. Owens, 2002: **Evolutionary Ecology of Birds. Life Histories, Mating Systems, and Extinction**. Oxford Series in Ecology and Evolution, Oxford University Press. 278 sid. Pris GBP 24.95 (på Amazon).

För ungefär 40 miljoner år sedan exploderade fågelklassen och utvecklades inom loppet av ett tiotal miljoner år, d.v.s. i ett rasande tempo som paleontologer ser på saken, i ett antal skilda riktningar. Dagens globala fågelvärld är splitter efter denna explosion. Arter och släkten som vi ser omkring oss idag är variationer på ett fåtal teman från den tiden för länge, länge sedan. Beviset för denna slutsats är att den helt övervägande delen av den grundläggande variationen inom dagens fågelklass finns mellan familjer och ordningar, d.v.s. högre och därmed äldre kategorier, än mellan släkten och arter, som fått sin form i mycket senare tid.

Med avseende på livshistoria finns det två huvudtyper eller extremer, som skiljer sig åt i alla tänkbara avseenden och som har sina rötter ända tillbaka till tidpunkten för den stora explosionen. Den ena strategin kännetecknas av säkra boplatser, låg investering i varje enskild häckning, långa häckningsintervaller, sen pubertet och lång livslängd. Den andra har diametralt motsatta drag. Man kan tänka på vandringsalbatross kontra koltrast. Bennett och Owens

argumenterar att den fundamentala skillnaden mellan dessa strategier består i att en albatross lever länge nog för att kunna reproducera sig ett flertal gånger och har stor häckningsframgång per försök, medan en koltrasts ungar nästan allihopa är döda innan de hunnit fortplanta sig. Emellertid förefaller åtminstone mig deras argument inte kunna förklara övertygande varför albatrossen så till den milda grad drar ner på sitt fortplantningsinvestering. Att överlevnadschansen för ungarna är god är inte ett bra skäl att producera färre ungar. Skulle albatrosserna öka sannolikheten för sin egen död genom att dubbla äggantalet i kullen?

Det är massor av principiellt viktiga problem som Bennett och Owens tar upp till tankeväckande diskussion i sin bok. Varför finns det så stor skillnad mellan olika fågelgrupper med avseende på fortplantningssystem? Varför har vissa grupper större benägenhet att komma i klammeri med människan och hamna på rödlistor över utrotningshotade arter? Vad spelar flyttningssvanorna för roll för livshistoria hos olika grupper?

Ett kännemärke för boken är att den använder en fullfjädrad "komparativ" metodik. Det betyder att författarna noggrant undersöker om likheterna mellan två arter (eller andra kategorier) kan tänkas bero på att de är nära besläktade med varandra. Kanske har de nyligen (för bara några miljoner år sedan eller så) kluvits ur en gemensam stamform, som redan haft det drag man är intresserad av, och i så fall är det ju inte så konstigt att de två dotterarterna har det. Ett simpelt exempel för den som är intresserad av den evolutionära uppkomsten av lekbetaende: Är det mer intressant att jämföra tjäder och dubbelbeckasin, som inte är närbesläktade, än tjäder och orre som är mycket närbesläktade? De två senare utgör strängt taget bara ett (1) exempel på lekbetaende, eftersom de (rimligtvis) uppstått ur en stamform som hade detta beteende, medan tjäder och dubbelbeckasin utgör två (2) separata exempel.

Ingen fågelforskare med evolutionärt perspektiv i sin forskning kan avstå från att grundligt studera Bennetts och Owens bok. Den består till en tredjedel av tabeller och referenser och är exemplarisk med avseende på sin dokumentation. Samma beröm kan inte utdelas för korrekturläsningen. Eller är skrivfe-len avsiktligt ditsatta för att hålla läsaren pigg och oppositionslysten?

STAFFAN ULFSTRAND

Val Nolan, Jr., Ellen D. Ketterson & Charles F. Thompson (red.), 1999: **Current Ornithology**. Vol. 15. Plenum Press, New York.

Kan fåglar förutsäga annalkande kyla och vinterstormar, och i så fall, vilka tecken använder de; hur är fåglar allmänt anpassade till kärvt klimat? Hur skiljer sig flyttningmönstren mellan olika kön, åldrar, färgfaser och individer med olika dominans inom samma artpopulation, en uppmärksam problematik bland flyttfågelforskare och fågelstationsfolk. Varför samlar fåglar grus i krävan, en fråga som inte ställs så ofta men som innehåller många spännande moment. Hur använder man kunskap om ungpoduktion, dödlighet och utbyten av individer mellan olika populationer för att vårda havsfågelbestånd, en fråga som har stor generalitet i hela fågelskyddet. Hur prospekterar och väljer fåglar framtida häckningsplatser, ett ganska nytt forskningsfält för idoga ornitologer med individmärkta fåglar. Vad betyder kanteffekten i övergångszonen mellan två biotoper, en allt viktigare fråga i fragmenterade landskap. Det är sex frågor som behandlas i lika många kapitel i boken.

Det är femtonde året i rad som denna årsbok om fåglar utkommit och där olika forskare sammanfattar aktuella frågeställningarna och den senaste kunskapen inom olika ämnesområden. Den som samlat på sig årsböckerna under några år har därmed ett fågelbibliotek med osedvanlig bredd. Visserligen finns det för många av de ämnesområden som behandlats under årens lopp betydligt utförligare översikter, men då vanligen i form av en hel tjock bok. I *Current Ornithology* är kapitlen en lagom kompromiss mellan fullständighet och tillgänglighet, d.v.s. kapitlen är tillräckligt korta för att man på några timmar och med bibehållet intresse skall kunna läsa även om ämnen som inte är ens egen specialitet. Och de utförliga referenslistorna gör att det är mycket lätt att gå vidare om man vill lära sig mera eller leta efter speciella uppgifter.

Current Ornithology är definitivt något för den seriöse ornitolog som har långt till ett välförsett bibliotek och som har så pass grundläggande kunskaper om fåglarnas biologi att en föga populariserad vetenskaplig text inte avskräcker. Jag känner faktiskt inte till någon annan skriftserie som på motsvarande sätt tillhandahåller såväl bredd och djup som aktualitet. Enda nackdelen för en europé är den stora amerikanska författardominansen. När det gäller generella resonemang och beskrivningar spelar det inte någon roll, men så snart exempel ges gäller de oftare arter, miljöer, observationer eller experiment

från Nordamerika än från Europa. Den europeiska forskningen och litteraturen är som ofta underrepresenterad i amerikanska sammanställningar.

Som vanligt är kapitlen ganska olika till sin karaktär. Exempelvis är kapitlet om kanteffekter utpräglat teoretiskt och smalt centrerat till kostaren som boparasit, vilket givetvis medför att referenslistan är tämligen kort och på intet sätt speglar den omfattande litteratur som totalt finns om kanteffekter. De övriga kapitlen är däremot i varierande grad av bredare redovisande slag och med fylliga referenslistor.

Ett kapitel som nog många kommer att tycka är intressant är det som har titeln "Informed Dispersal. Prospecting by Birds for Breeding Sites". När det gäller nomadiska fåglar, typ fjällugglor och bergfinkar, är prospektering inget märkligt. De måste söka för att finna rika områden med smågnagare för häckning respektive bokollon för övervintring. Det är också lätt att inse att exempelvis de icke häckande hägrarnas vidsträckt sommarströvanden kan ge dem kunskaper om geografin och biotoperna som de skulle kunna utnyttja för att välja framtida häckningsplats, och att resorna därför kanske lika gärna kan ha prospektering för framtiden som syfte som att vara resultat av sökande efter för stunden bra födoplatser. Samma sak gäller naturligtvis alla sådana icke häckande och kringströvande fåglar, d.v.s. det s.k. flytande beståndet. Men hur informerar sig en enskild fågel i detalj om vilken häckningsplats den skall välja första gången eller om den vill flytta efter en misslyckad häckning? Förutom den egna upplevelsen av födotillgång, rovdjurrisk, boplatser, konkurrenser, etc. är artfränders häckningsframgång en potentiellt viktig källa till information, särskilt om förhållandena är stabila från år till år. Att återvända till ett område (eller kanske till och med till ett enskilt revir) där häckningsframgången året innan var god skulle kunna vara mycket lönsamt. Men att prospektera kostar också. Inte minst om det måste ske på våren före häckningen, då det är bråttom att snabbt hitta en bra plats som inte redan är upptagen. "Spridning med kunskap" är en spännande öppning för nya och kreativa studier av fåglars kunskapssökande för att maximera sin framtida häckningsframgång. Riktigt goda förklaringar kommer man dock nog inte att komma till förrän man börjar arbeta i full skala med individmärkta fåglar så att man kan följa enskilda individer med känd status och historia och se vad de har för sig i sina omgivningar.

SÖREN SVENSSON

Rob G. Bijlsma, Fred Hustings & Kees Camphuysen, 2001: **Algemene en schaarse vogels van Nederland**. Vol. 2 av *Avifauna van Nederland*. KNNV Uitgeverij, Oudegracht 237, 3511 NK Utrecht. 496 sidor med talrika foton, kartor och diagram. ISBN 90-74345-21-2. Pris: 43,- plus porto.

Denna bok är en av de numera många föredömliga nationella och regionala fågelfaunor som sett dagens ljus under senare år. Första volymen av *Avifauna van Nederland* behandlade rariteternas uppträdande; i denna nya bok behandlas de vanligare arterna särskilt utförligt. Boken har nyligen anmälts i *Vår Fågelvärld* (nr 1, 2002) och det behövs därför inte någon närmare allmän presentation här. I stället skall jag referera några fakta som trots landets ringa areal är av intresse i ett europeiskt och därmed svenskt perspektiv.

Holland hade som jordbruksland ett tämligen stabilt förhållande mellan olika grödor fram till och med 1960-talet. Då skedde plötsligt, i stort sett under loppet av något decennium, radikala skiften. Råg och havre, som tidigare upptog en tredjedel av jordbruksarealen, försvann nästan helt. Vete ökade något, men en helt ny gröda kom in, nämligen majs, som nu upptar en fjärdedel av arealen. Liknande stora skiften, från en proportion mellan olika grödor till en annan, skedde under just sjuttioalet i flera europeiska länder inklusive Sverige. Till detta kommer den allmänna intensifieringen och storskaligheten. Det är lätt att förstå att en sådan förändring också påverkar fåglarna, både de som häckar och de som övervintrar. Det finns både skillnader och likheter med utvecklingen i Sverige. Sånglärkan visar inte överraskande liknande beståndsminskning i båda länderna, i Holland med åttio procent sedan 1965. En överraskande skillnad står skogsduvan för. Den har ökat som häckfågel i Holland, ungefär en fördubbling på 20 år. Men den har ökat ännu mer som övervintrare, från drygt 150.000 i början av 1980-talet till en halv miljon fåglar numera. Varför går det bra för skogsduvan i Holland men så dåligt i Sverige? Och varifrån kommer alla dessa skogsduvor? Man anför en kraftig nedgång i stammen av ringduva och därav vikande födokonkurrens som orsak till skogsduvans ökning, medan ringduvans nedgång skulle bero på de ökande arealerna grön fodermajs som ersatte stråsäd och därmed ringduvans föda.

En intressant art är blåhaken som är på våldsam frammarsch i Holland. Från att ha varit sparsam med runt 800 par 1970 räknar man numera med i det

närmaste 10.000 par! Skall kanske blåhaken liksom nyligen gråsiskan och gransångaren också invadera Sverige söderifrån. Vi har ju sedan gammalt flera arter som på detta sätt kommit från både norr och söder, t.ex. lövsångare, sävsångare och gulärla.

Arter som det går bra eller till och med riktigt bra för i Holland är rörsångare, törnsångare, trädgårds-sångare, svarthätta, gransångare och lövsångare, alltså i princip samma arter som är framgångsrika även i Sverige och som alla är tropiska flyttfåglar.

En nyhet för mig var att korpen är introducerad i Holland efter att ha utrotats redan i början av 1900-talet på samma sätt som i södra Sverige. Från 1960-talet och in på 1990-talet släppte man ut flera hundra korpar importerade från andra länder. Första häckningarna konstaterades 1976 och därefter har beståndet vuxit till numera ungefär hundra par.

Ortolansparven är i praktiken utrotad i Holland. Från uppemot 5000 par år 1900 gick beståndet ner till 1000 par 1960, 200 par 1975, 30 par 1990, 2 par 1995 och därefter ingen fast stam. Man skyller utvecklingen på jordbruket i Holland, d.v.s. på häckningsmiljön. Men ortolanens dystra historia måste rimligen vara mer komplicerad än så. Vet vi egentligen alls om det är i häcknings- eller övervintringsområdena som felet ligger? Har någon konstaterat om det är för få ungar som produceras eller för få fullvuxna som återvänder efter flyttningen? Dessa frågor gäller naturligtvis även det svenska ortolanbeståndet.

Förutom att det är intressant att på detta sätt sitta och läsa och jämföra med förhållandena här hemma och sålunda bredda sina perspektiv är boken en utmärkt guide till den nederländska fågelfaunan som sådan. Väl illustrerade med foton, kartor och diagram är den också.

SÖREN SVENSSON

Urs N. Glutz von Blotzheim (utgivare), 2001: **Handbuch der Vögel Mitteleuropas auf CD-rom**. Vogelzug Verlag im Humanitas Buchversand GmbH, Industriepark 3, 56291 Wiebelsheim. ISBN 3-923527-00-4. CD-utgåva av "Handbuch" vars bokutgåva kom 1966–1998 på AULA-Verlag. Pris \approx 299:–.

I Europa har vi haft två stora standardverk, till vilka man först vänt sig när man sökt kunskap. Det är *Handbuch* och *BWP* (*The Birds of the Western Palearctic*). Om uppgifterna saknats i dessa har man kunnat vara rätt säker på att det inte rört sig om vid tillfället allmänt kända fakta. Av både pris- och

språkskäl har *BWP* med sina nio band blivit den mest spridda i vårt land. *Handbuch* finns nog bara hos dem som en gång började prenumerera till det då rätt förmånliga priset. Fast det var nog ingen som trodde att det skulle dröja över 30 år, 23 volymer, nära 16.000 sidor och över 80 cm bokhylla innan man skulle ha verket komplett.

År 1998 utkom *BWP* på CD-rom (*The Complete Birds of the Western Palearctic on CD-rom*, Oxford Univ. Press). På tre skivor fick man hela verket med bilder, läten, videoklipp, foton, m.m. och ett välutvecklat sök- och förklaringsssystem. Inte minst prisvärt var detta ett klipp för dem som inte ännu hade köpt bokutgåvan. På köpet fick man dessutom den senare utkomna tvåbandsvolymen *Concise Edition*.

Trots *BWP*:s många kvaliteter så har *Handbuch* envist hållit stånd som – så har i varje fall jag alltid känt – den mest utförliga och mest pålitliga källan. Och nu föreligger även *Handbuch* i elektronisk form. Det första man noterar är att hela verket är komprimerat på en enda CD-skiva i PDF-format och med AcrobatReader som tolk. Det finns inga extra krusiduller utan bokverket är kopierat från början till slut. Det finns en innehållsförteckning som gör det lätt och snabbt att komma till vilken plats som helst i verket. Det är bara att klicka på en panel och bläddra. Illustrationerna är givetvis med i CD-versionen liksom litteraturlistorna. Och det finns separata index för tyska, engelska och latinska namn. Ett bra tillägg till den tryckta versionen är ett lexikon som förklarar de flesta termer.

Det finns ingen anledning att recensera innehållet. Det är identiskt med det i det tryckta bokverket. Det innebär givetvis att de äldre banden saknar uppgifter från senare utkommen litteratur även i CD-versionen. Men detta är inte mycket att göra åt. Verket står sig gott ändå med tanke på att det ofta är den äldre litteraturen som är svårhittad. De moderna databaserna och deras sökmotorer gör ju att man i regel lätt hittar det mesta från de senaste decennierna.

Jag tycker det är en verklig välgärning att *Handbuch* nu blivit tillgänglig i en både billig och lättjobbad version. En ännu större välgärning vore om de svenska stadsbiblioteken köpte in skivan. Då skulle *Handbuch* bli tillgänglig för alla svenska ornitologer. Varför inte föreslå detta, var och en på sin ort?

SÖREN SVENSSON

Jenni, L. (red.), 2001: **Bird ringing 100 Years**. Proceedings of the international conference on Helgoland, 29 September – 3 October 1999. *Ardea* 89 (1) Special Issue.

Ringmärkning som systematisk forskningsmetod med syfte att kartlägga fåglars flyttningsrörelser introducerades sommaren 1899 av den danske skolläraren Hans Christian Cornelius Mortensen. De små aluminiumringarna hade inskriptionen VIBORG # (där # är ett löpnummer) och efter det första året hade 165 starar försetts med denna märkning. Andra arter, såsom storkar, hägrar och måsar kunde också märkas på samma sätt och efter sex år hade 1550 fåglar märkts. Verksamheten byggdes successivt ut, bl.a. med ekonomiskt stöd från Carlsbergfonden, och den excentriske Mortensen ägnade i stort sett all sin fritid åt fågelmärkning under 15 års tid, innan sjukdom satte käppar i hjulet för verksamheten. Resultaten i form av återfynd lät inte vänta på sig och snart spreds ringmärkningen även till andra länder. Föreliggande specialhäfte av tidskriften *Ardea* är resultatet av en konferens som hölls på Helgoland hösten 1999 för att hedra hundraårsminnet av Mortensens introduktion av fågelringmärkning.

Ringmärkning infördes till att börja med som ett led i att kartlägga fåglars flyttningsvägar, övervintnings- och häckningsområden. Därtill har metoden i sig betydligt enormt mycket och vad vi vet idag bygger nästan uteslutande på återfynd av ringmärkta fåglar. Artiklarna i detta specialhäfte av *Ardea* faller inom sex olika ämnen: 1. Ringmärkningens historik, 2. Studiet av fågelflyttning, 3. Sociala system och beteendekologi, 4. Överlevnad och livshistorier, 5. Monitoring (Populationsövervakning), samt 6. Märkning av annat slag än ringar. I en mycket intressant artikel skriver Niels Otto Preuss om Mortensen och hur denne började ringmärka fåglar. Därefter följer övriga artiklar som mer eller mindre bygger på resultat som erhållits med hjälp av ringmärkning. Under åren har vi har lärt oss om spännande och oväntade flyttningsrutter hos många arter, som t.ex. förekomsten av flyttningsdelare, vilket är ett begränsat område där populationerna flyttar mot olika övervintningsområden. Kända exempel på flyttningsdelare finns hos vita storken i Europa, men även hos t ex svenska lövsångare där flyttningsdelaren löper genom södra Norrland. Frans Bairlein behandlar resultat om flyttningsvägar i sin artikel, som bland annat visar exempel på ögleflyttning och intressanta populationsspecifika flyttningsvägar hos bofink.

I Sverige började man i Göteborg 1911 och i Stockholm 1913 med ringmärkning. Resultatet av

Svensk ringmärkning presenterades nyligen i form av första volymen av "Svensk ringmärkningsatlas", som behandlar lommar-rovfåglar. Thord Fransson, en av författarna till den svenska atlasen, presenterar en artikel med resultat från svensk ringmärkning, bl.a. återfynden av bivräk som ligger fint samlade i Västafrika. För många arter är flyttningen ganska välkänd, men för de mindre talrika arterna krävs lång tid och idogt ringmärkande för att få några resultat. Som exempel kan nämnas att för att erhålla ett återfynd av finska lövsångare från någonstans i Afrika söder om Sahara måste man förse hela 16.000 fåglar med ring!

Återfynd kan ge information om fåglars orienteringsmekanismer, något som nyligen rönt visst intresse bland forskarna. Henrik Mouritsen analyserar svenska flugsnapparåterfynd och menar att en enkel "klocka och kompass"-modell är tillräcklig för att förklara den ofta ganska koncentrerade återfyndsbilden. Jean-Dominique Lebreton skriver om hur återfynd kan användas i statistiska modellberäkningar av fåglars överlevnad – en tillämpning som är av stort värde vid analyser av populationers demografi. En annan artikel, författad av Chris Perrins och Robin McCleery, behandlar hur talgoxeungars skvättvikt (= vikten då de lämnar boet) påverkar deras framtida liv baserat på det berömda materialet insamlat i Wytham wood utanför Oxford, medan Ian Newton redogör för sparvhökars ortstrohet.

Ett par artiklar behandlar andra sätt att märka fåglar än med den klassiska aluminiumringen. Det började som kanske bekant redan på 1930-talet då man införde färgade plastringar för att kunna känna igen fågelindivider i fält, vilket revolutionerade beteendekologin. Dagens ornitologer använder transpondrar, radiosändare, satellitsändare, "pop-up tags", stabila isotoper, etc. för att kartlägga fåglars rörelser. Användningen av satellitsändare är begränsad till stora fåglar på grund av batteriets vikt, men även dessa har reducerats och numer kan 18 g sändare användas på t.ex. medelstora vadare. Med dessa kan vi följa enskilda fågelindivider längs hela deras flyttning, och i vissa fall (om sändaren förses med solceller som kan ladda batteriet) kan fågeln följas ett helt år eller mer.

Det är omöjligt att här redogöra för alla artiklar som presenteras i denna specialvolym av *Ardea*. Det är emellertid klart att analyserna av återfynd utvecklats enormt under åren och att betydelsen av ringmärkningsmetoden för fågelforskningen inte kan underskattas. Nya tekniska innovationer kommer i framtiden säkerligen att medföra nya möjligheter att följa fåglars rörelser. Att följa små tättingar över

längre distanser är för närvarande mycket svårt och innebär en stor arbetsinsats eftersom man måste följa en radiosändarförsedd fågel med bil eller flygplan, och riskerar hela tiden att tappa kontakten. Satellitsändartekniken är ännu inte användbar på fåglar av lövsångarens storlek varför ringmärkningsmetoden fortfarande är ett av de bästa hjälpmedlen. Ardeavolymen innehåller mycket spännande och matnyttig information om ringmärkningsanknuten fågelforskning. Den utgör ett välkommet tillskott för forskaren såväl som den avancerade amatörforskaren.

ANDERS HEDENSTRÖM

Edward O. Wilson, 2002: **Livets framtid**. Brombergs. ISBN 91-7608-887-1. Cirkapris 249:–.

Redan samma år som originalet *The future of life* utkom finns boken nu på svenska. Den kan sägas vara Edward Wilsons naturvårdspolitiska testamentet och en uppföljare av hans förra bok *Livets mångfald*. Kapiteltitlarna är följande: Flaskhalsen, Naturens sista strid, Jordens gissel, Hur mycket är biosfären värd?, Kärleken till livet och, till sist, Lösningen. Därav framgår att boken är djupt pessimistisk men övergår, om människan ändrar sitt beteende gentemot naturen på rätt sätt, till optimism.

Så här skriver Wilson: "År 2100 lider naturen ohyggligt. Vildmarksskogarna i Amazonas och Kongo och Nya Guinea är borta, och med dem också de flesta av biodiversitetens hotspots. Korallrev, floder, och andra vattenbiotoper är starkt degenererade. Med dessa extremt rika ekosystem har också hälften eller mer av jordens växt- och djurarter försvunnit. Bara några få fragment av vilda biotoper finns kvar som relikter här och där, bevakade av regeringar och privata ägare som varit rika och kloka nog att hålla fast dem när befolkningsexplosionens flodvåg kom vräkande." Och fortsätter: "En åldrande och klokare mänsklig befolkning inser mycket väl – dessvärre för sent – att jorden är en mycket fattigare plats än den var år 2000, och kommer att så förbli."

Finns det någon grund för optimism, att det kommer att bli annorlunda? Minst 500 vargar skall det finnas i Sverige säger naturvårdarna, och det i ett land som gott kunde hysa ett bestånd med en nolla till. Men i ett färskt nummer av Svensk Jakt hävdas att vi tål högst 200. Det inger inte mycket hopp. Och om inte Sverige har råd eller lust att bevara en god vargstam, kan vi begära att fattiga länder som vill upp till vår levnadsstandard inte skall få utnyttja naturens resurser fullt ut? Utrotningen av fisken i haven pågår för fullt. De mänskliga behoven av arbete och utkomst går före. Först när bestånden blivit så små att det inte lönar sig att fiska längre minskar fisket. "Den ädle vilden har aldrig existerat. Det bebodda Eden var ett slakthus.", säger Wilson. Så var det naturligtvis. Den "primitiva" människan var inte någon naturvårdare. Hon gjorde vad hon kunde för att exploatera naturen, det var bara hennes förmåga som var mera begränsad än vår, och därför är det i vår tid som de stora skövlingarna sker; eljest hade de skett tidigare.

Kommer vi att bli bättre i framtiden? Knappast! Wilsons optimism är synnerligen villkorad. Otaliga "om vi gör så eller så" som måste uppfyllas. Kärnproblemet är att majoriteten av mänskligheten inte består av de wilsonska "biofiler" som många av oss naturskyddare känner oss vara. I förordet skriver Mattias Klum om vägvalet mellan kortsiktiga ekonomiska intressen och eoner av tid i en slösande rik värld med omtanke om allt liv: "Det slår mig när jag blickar ut över den hundra miljoner år gamla regnskogen att det är ett lätt val. Det är underbart att få vakna till naturens ljud. Det är ju ändå så det är tänkt." Det är naturligtvis inte tänkt alls, men kan tillräckligt många människor fås att tänka så? Är det gamarnas flykt under den tropiska solen du drömer om när dina barn dör av svält och torka? Eller är det vargylet du längtar efter en månklar natt när du hittar dina döda får i hagen? Å andra sidan, drömmar kan också bli sanna, en del av dem är faktiskt starkare än vi tror! Kanske vinner den naive idealisten till sist, ty "Saliga äro de saktmodiga, ty de skola besitta jorden" (Matt. 5).

SÖREN SVENSSON

Nya doktorsavhandlingar *New dissertations*

Karin Lindström, 2000: **Bird-parasite interactions, using Sindbis virus as a model system.** Doktorsavhandling, Avdelningen för Populationsbiologi, EvolutionsBiologiskt Centrum, Uppsala Universitet, ISBN 91-554-4773-2

Så har man då gått och fått en virusinfektion också. Sitter och tittar på foderbordet utanför fönstret med lätt febriga ögon. Några grönfinkar sitter mitt i maten och stoppar i sig frön. En av grönfinkarna ser lite ruggig ut och blir ideligen bortkörd av sina flockkamrater. Eftersom jag känner mig ungefär som den grönfinken ser ut att känna sig börjar jag fundera på hur den egentligen mår. Kan måhända även grönfinkar drabbas av virusinfektioner?

I en ny doktorsavhandling av Karin Lindström får jag svar på alla mina frågor. Visst kan också fåglar bli sjuka bl.a. av virusinfektioner. Karin har, tillsammans med sin handledare Jan Lundström, studerat ett speciellt virus, det s.k. Sindbis viruset. Det är ett virus som överförs av blodsugande myggor och som hittats hos många olika fågelarter. Också människor kan drabbas av detta virus. Den sjukdom man då utvecklar kallas Ockelbosjukan och leder till långvariga ledbesvär. Hur drabbas då fåglar t.ex. grönfinkarna där ute på foderbordet? Det är just denna fråga som Karin ägnat sig åt under sina doktorandstudier.

Flera faktorer gör att detta system, virus – värd-djur, lämpar sig väldigt bra för studier av hur sjukdomar drabbar olika aspekter av fåglars liv. För det första kan man göra experiment, d.v.s. själv infektera fåglar under kontrollerade former för att undersöka effekten av viruset på både beteenden, social status och dräktkaraktärer. För det andra kan man enkelt mäta hur bra olika individer är på att ta hand om främmande inkräktare i kroppen. Karin mätte detta genom att mäta hur snabbt Sindbis viruset försvann från olika individer.

Vilka fågelarter är det då som drabbas av detta

virus? Karin och hennes medförfattare fångade tättingar på fem olika platser i Sverige. För att ta reda på hur vanlig infektion av Sindbis virus är hos vilda fåglar tog man ett blodprov för att leta efter antikroppar mot viruset. Finns sådana antikroppar vet man att fågeln antingen har eller har haft sjukdomen. Det visade sig att virusinfektionen var spridd hos en lång rad tättingar. Värst drabbade var några av våra trastar. Hos björktrast och rödvingetrast hade över 35% av alla undersökta individer någon gång drabbats av viruset. Taltrast kom inte långt efter med 22% infekterade individer.

I resten av avhandlingen koncentrerar sig Karin på att ta reda på hur virusinfektionen påverkar fåglar. Hon väljer då just grönfinken som studieart. Grönfinken är förhållandevis lätt att hålla i fångenskap och dessutom är det inte alls ovanligt att vilda grönfinkar drabbas av infektionen. Bland de fångade grönfinkarna hade 13% någon gång varit infekterade med viruset.

Ett av de mest intressanta resultaten i Karins avhandling var att hon fann att infekterade grönfinkar reducerade sin aktivitet medan kroppens försvar tog hand om infektionen. Jag har full förståelse för denna respons – själv orkar jag inte göra mycket mer än sitta och titta på grönfinkarna på foderbordet. Antagligen fungerar immunförsvaret bättre om inte jag eller grönfinken gör av med energi på annat. En annan effekt som virusinfektionen hade på grönfinkarna var att de blev långsammare att flyga till skydd när de blev skrämde med en rovfågelsmodell. Det är ju lätt att räkna ut hur stor kostnaden är för detta om en infekterad grönfink skulle råka ut för en sparvhök där ute på foderbordet.

Påverkades utseendet hos grönfinkar som var infekterade? För att ta reda på detta mätte Karin bl.a. storleken på den gula fläcken på vinge och stjärt. För att få ett mått som inte var beroende av hur fjädrarna råkade ligga, räknade Karin hur många fjädrar som var gula i de två fläckarna. Storleken och lyster på

vingfläcken visade sig vara beroende av finkens ålder men inte av om den var infekterad med Sindbis virus eller inte. Stjärntfläcken däremot visade sig kunna ge information om individens sjukdomsstatus. De grönfinkar som hade en stor fläck blev av med viruset snabbare och hade lägre koncentration av viruset i blodet än finkar med en liten stjärntfläck. Det finns alltså en möjlighet för honor att välja en hane som har goda möjligheter att motstå infektioner – en förmåga som sedan kan ärvas av deras gemensamma barn.

Slutligen undersökte Karin om en infektion påverkade finkarnas dominans ställning. Utgången av ett dominantest mellan två individer beror ofta på t.ex. storlek och ålder. Genom att infektera vissa utvalda individer, kunde Karin testa finkar som skiljde sig åt i om de var infekterade eller inte men var av liknande storlek och ålder. I dessa test visade det sig att åtminstone detta virus infektion inte påverkade grönfinkarnas förmåga att tillskansa sig hög social rang.

Så den där underdåniga grönfinken där ute på

foderbordet har nog ingen virus infektion ändå. Kanske är den yngre eller mindre än de övriga flockmedlemmarna och får därför komma åt foderbordets godsaker först efter det att de mer dominanta individerna försett sig.

Karins avhandling ger en fascinerande inblick i hur virusinfektioner också drabbar våra fåglar. Kanske beror en del av sparvhökens jaktlycka på att några bytesdjur är sjuka och under denna period är sämre på att undvika jägaren? Hur påverkas en grönfink som håller på att föda upp ungar av att bli infekterad? Som all god forskning genererar Karins resultat nya frågor som hon har all möjlighet att lösa med sitt unika virus – grönfink system. I väntan på nya intressanta resultat från Karin Lindström och hennes kollegor har jag slutat tycka synd om mig själv. För inte skulle jag vilja byta till att vara en sjuk grönfink med de risker det skulle medföra.

JAN-ÅKE NILSSON

Zoekologiska avdelningen, Lunds Universitet

Instruktioner till författarna

Instructions to authors

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

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

Författarna erhåller korrektur som skall granskas omgående och återsändas. Av uppsatser, men ej övrigt, erhåller författaren 50 särtryck gratis.

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

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

three copies with at least 4 cm margin to the left, printed with at least double line spacing. Text and figures should preferably be provided on a floppy disk.

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

Authors will receive proofs that must be corrected and returned promptly. Fifty reprints of full length papers, but not of other contributions, will be free of charge.

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

Referenser References

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

I referenslistan *In the reference list*:

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

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

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

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

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

ORNIS SVECICA Vol 12, No 1–2, 2002

Innehåll – Contents

- 1 DAHLÉN, B. ERIKSSON, M.O.G. Smålommens *Gavia stellata* häckningsframgång i artens svenska kärnområde
Breeding biology of the Red-throated Diver Gavia stellata in the core area of the Swedish population
- 35 LITHNER, S. JÖNSSON, I. Abundance of owls and Bramblings *Fringilla montifringilla* in relation to mast seeding in south-eastern Sweden
Förekomsten av ugglor och bergfink i förhållande till ollonproduktionen i sydöstra Sverige
- 47 SALVATI, L. MANGANARO, A. RANAZZI, L. Wood quality and the Tawny Owl *Strix aluco* in different forest types of central Italy
Skogskvalitet och kattuggla i olika skogstyper i centrala Italien
- 53 ÖSTERBLOM, H. OLSSON, O. Changes in feeding behaviour and reproductive success in the Common Guillemot *Uria aalge* on the island of Stora Karlsö
Förändringar i matningsbeteende och häckningsframgång hos sillgrissla Uria aalge på Stora Karlsö
- 63 RANAZZI, L. MANGANARO, A. SALVATI, L. Density fluctuations in an urban population of Tawny Owl *Strix aluco*: a long-term study in Rome, Italy
Täthetsfluktuationer i en urban population av kattuggla Strix aluco: en långtidsstudie i Rom, Italien
- 69 DE KROON, G.H.J. MOMMERS, M.H.J. Breeding of the Water Rail *Rallus aquaticus* in *Cladium mariscus* vegetation
Häckning av vattenrall Rallus aquaticus i ag Cladium mariscus
- 75 BENGTTSSON, K. OLSSON, R. Spillepengs backsvalor *Riparia riparia* – studier vid en nyskapad skånsk koloni
The Sand Martins Riparia riparia at Spillepeng – studies of a newly created colony
- 83 ÅKESSON, S. BENSCH, S. HEDENSTRÖM, A. IRWIN, D.E. Blowfly *Trypocalliphora braueri* (Diptera: Calliphoridae) larvae infestation in Willow Warblers *Phylloscopus trochilus* breeding in a hybrid zone
Infektion av larver av spyflugan Trypocalliphora braueri (Diptera: Calliphoridae) hos lövsångare Phylloscopus trochilus som häckar i en hybridzon

Korta rapporter – Short communications

- 89 DE JONG, A. Häckning av smalnäbbad simsnäppa *Phalaropus lobatus* på jordbruksmark
Red-necked Phalarope Phalaropus lobatus breeding on farmland
- 90 ENEMAR, A. Holkhäckande rödhake *Erithacus rubecula* – en slumpbetingad tillfällighet?
Robin Erithacus rubecula breeding in nest-boxes – an accidental event?
- 92 VOGGRIN, M. Breeding birds in hop fields
Häckfåglar i humleodlingar
- 95 VOGGRIN, M. Autumnal singing and territoriality in Common Redstart *Phoenicurus phoenicurus*
Sång och revir under hösten hos rödstjärt Phoenicurus phoenicurus
- 96 PERSSON, H. Kullsammanlagning hos grågäss *Anser anser*
Brood amalgamation in the Greylag Goose Anser anser

100 **Nya böcker – New books**

110 **Nya doktorsavhandlingar – New dissertations**