

Ornis Svecica

Vol 11 No 4 2001



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.

Sträckvägar och sträckbeteende hos labbar *Stercorarius*

GUNNAR JAKOBSSON & BJÖRN JOHANSSON

Abstract

Observations of migrating skuas *Stercorarius* in Sweden 1982–1995 have been analysed with respect to numbers observed, as well as their seasonal and regional occurrence during spring and autumn migration. Numbers of observed skuas have risen during this period. Increased knowledge of identification of younger birds, increased field activity at optimal weather conditions and for Arctic Skua *S. parasiticus* probably also a larger breeding population in Northern Scandinavia are the supposed reasons for this.

Food shortage along the traditional migration routes for Pomarine *S. pomarinus* and Long-tailed *S. longicaudus* Skua may have caused them to change their routes in early 1980's. All three species showed a peak in numbers every third year, coinciding with the lemming cycle on the tundra of Arctic Russia.

Gunnar Jakobsson, Stora Veka, Sätuna, 521 94 Falköping
Björn Johansson, Tors väg 3, 468 30 Vargön, Sweden.

Received 3 January 2001, Accepted 23 October 2001, Editor: Å. Lindström

Inledning

Labbarnas uppträdande har ökat markant i Sverige sedan i början av 1980-talet. En del av ökningen får tillskrivas ökad ornitologisk aktivitet, inte minst under hösten. En annan viktig komponent är förbättrad kunskap om artbestämning, vilket medfört att även unga labbar kunnat bestämmas till art.

Både bredstjärtad labb *Stercorarius pomarinus* och fjälllabb *S. longicaudus* var fram till i början av 1980-talet relativt ovanliga utmed de svenska kusterna. Vid vår litteraturgenomgång har vi funnit att det åren 1837–1980 observerats 178 bredstjärtade labbar (om man undantar de ca 200 exemplar som sågs i Kalmarsund 1903) och 124 fjälllabbar. Under denna period var dessutom merparten av de observerade labbarna adulta fåglar. Det stora trendbrottet kom 1982, då det noterades 106 bredstjärtad labbar och 15 fjälllabbar. Dessutom sågs åtskilliga obestämda labbar, varav merparten sannolikt tillhörde den bredstjärtade arten. Det året får närmast betraktas som genombrottet för intresset kring labbskådning i Sverige.

Sedan dess har labbarnas uppträdande varit föremål för intensiva studier på flera håll i landet. Förutom tidigare vetskap om att labbar uppträder i större antal utmed kusterna, upptäcktes också ett regelbun-

det sträck genom inlandet i en storleksordning som ej varit känd (litteraturstudier och författarnas observationer). Denna artikel är ett försök att sammanfatta den aktuella kunskapen kring de tre mindre labbarternas (vanlig labb *S. parasiticus*, fjälllabb och bredstjärtad labb) uppträdande i landet samt att sätta in detta i ett globalt perspektiv.

Material och metoder

Materialet har samlats in via rapportkommittéer i Sverige och Europa, genom brevväxling med enskilda ornitologer över hela världen samt genom litteraturstudier. Inga standardiserade räkningar har bedrivits, utan merparten av materialet härrör från enskilda sträckobservationer. Resultatredovisningen inbegriper åren 1982–1995. Dessutom refereras till enstaka äldre labbobservationer i ett jämförande syfte. Analyserna har skett separat för perioderna vår och höst, där våren omfattar 1 mars till 10 juni och hösten 1 augusti till 31 december.

Vi har valt att använda namnet "vanlig labb" för arten *Stercorarius parasiticus*. Begreppet "labb" betecknar samlingsnamnet för de tre mindre arterna (vanlig labb, fjälllabb och bredstjärtad labb).

Resultat

Observationer av sträckande labbar har delats in geografiskt i följande områden: västkusten (från norska gränsen till Falsterbo), ostkusten (öster om Falsterbo till Finska gränsen) och inlandet. Merparten av observationerna utmed västkusten är från Hönö, Gubbanäsan, Laholmsbukten, Kullen och Falsterbo. Viktiga observationsplatser på ostkusten är Umeåtrakten, Björns fyr, Kalmarsund (Revsuden och Stora Rör) samt Brantevik. Från inlandet är merparten av observationerna gjorda i Vänern (Vänernsviken och Kinnevik) och i Vättern (Bankeryd och Jönköping). De tre labbarernas uppträdande i respektive län framgår av Tabell 1. Dubbelrapportering av enskilda individer förekommer säkert i materialet. Vi har inte tagit hänsyn till detta, eftersom vi bedömt att mönstret i arternas uppträdande inte nämnvärt påverkat resultatet.

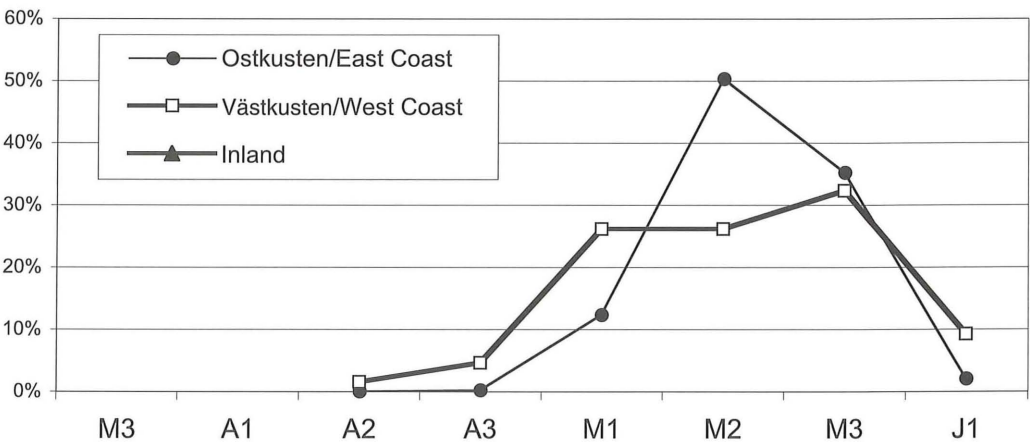
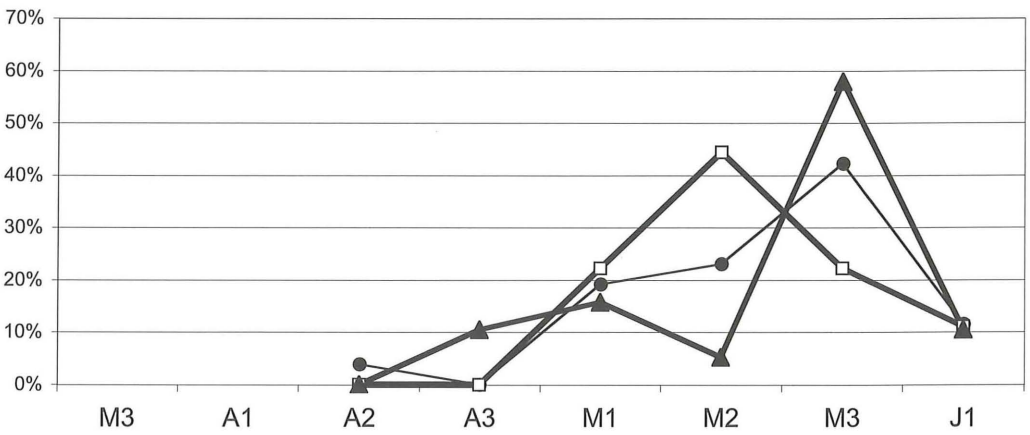
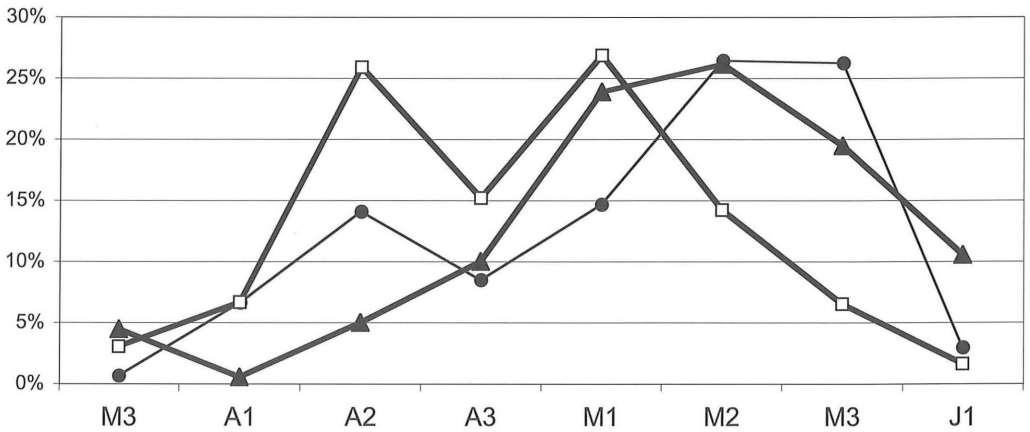
Vårsträcket

Vanlig labb. Åren 1982–1995 observerades 1697 exemplar under vårsträcket (Tabell 2). Det årliga antalet vårsträckande vanliga labbar ökade under perioden, mest markant längs ostkusten. De tidigaste rapporterade vårfynden i hela fyndmaterialet var från Öland med en adult den 18 februari 1980 och en adult den 8 mars 1992. De första labbarna noterades normalt i slutet av mars. I början av april ökade sedan antalet observationer och den första sträcktoppen inträffade både vid väst- och ostkusten under den andra tiodagarsperioden i april (Figur 1). Den andra sträcktoppen inträffade vid västkusten under de första tio dagarna i maj, medan den utmed ostkusten inträffade under den andra halvan av månaden. Observationerna i inlandet skiljde sig från uppträdandet vid kusterna genom att aprilsträcket berörde området i liten omfattning, där sträcktoppen istället inföll

Tabell 1. Samtliga observationer av labbar fördelade länsvis för respektive art under vår (21 mars – 10 juni) respektive höst (1 augusti – 31 december) åren 1982–1995.

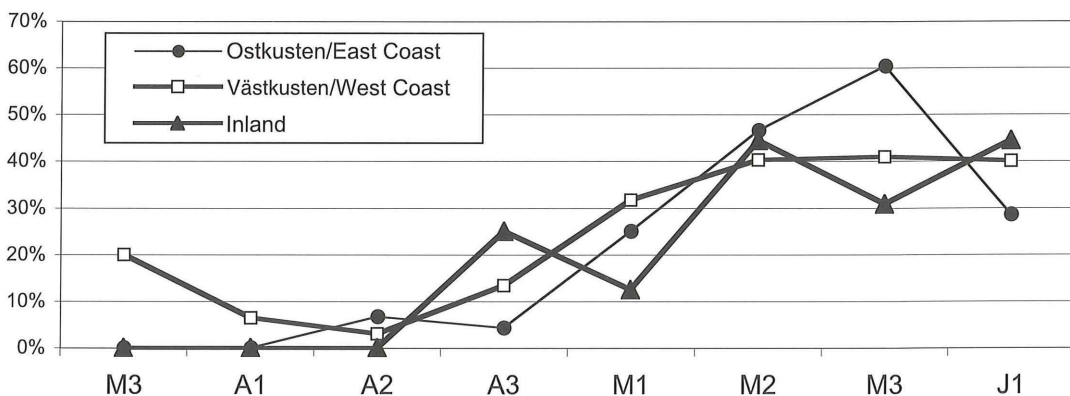
All observations of skuas per region during spring (21 March – 10 June) and autumn (1 August – 31 December) in 1982–1995.

	Vanlig labb <i>Arctic Skua</i>		Fjälllabb <i>Long-tailed Skua</i>		Bredstjärtad labb <i>Pomarine Skua</i>	
	vår <i>spring</i>	höst <i>autumn</i>	vår <i>spring</i>	höst <i>autumn</i>	vår <i>spring</i>	höst <i>autumn</i>
Skåne	160	3 246	4	208	8	748
Blekinge	145	572	0	9	71	70
Halland	641	901	5	261	71	489
Öland	249	1 403	3	52	23	156
Gotland	47	186	5	26	15	82
Kronoberg	1	11	0	1	0	0
Kalmar	145	2 874	0	134	10	374
Jönköping	8	537	0	107	0	163
Östergötland	16	18	1	2	0	7
Bohuslän	31	215	1	68	3	220
Skaraborg	41	577	0	30	0	90
Älvsborg	3	600	0	123	0	258
Värmland	18	99	0	10	0	17
Närke	9	22	0	3	0	1
Södermanland	3	2	1	8	4	3
Stockholm	0	0	0	3	29	25
Uppland	5	842	1	16	0	121
Västmanland	16	3	1	0	0	1
Gästrikland	0	0	0	0	0	13
Dalarna	0	3	0	1	0	0
Medelpad	13	37	1	1	2	29
Ångermanland	61	105	1	4	22	8
Jämtland	0	1	1	0	0	3
Västerbotten	176	111	9	7	303	55
Norrbotten	3	2	0	1	14	1



Figur 1. Vårsträckets förlopp i tiodagsperioder för vanlig labb (överst), fjälllabb (mitten) och bredstjärtad labb (underst) åren 1982–1995. M3 betyder tredje perioden i mars, A1 betyder första perioden i april, osv.

Pattern of spring migration of Arctic Skua (top), Long-tailed Skua (middle) and Pomarine Skua (bottom) in 1982–1995. M3 is the third ten-day period of March, A1 is the first period of April, and so on.



Figur 2. Andelen ljus fas av vanlig labb under vårsträcket.
Proportion of light phase Arctic Skuas during spring migration.

i mitten av maj. Mediandatum för samtliga individer av vanlig labb inföll 12 dagar tidigare vid västkusten jämfört med ostkusten (Tabell 3).

Vanlig labb uppträder i olika färgfaser, en ljus och en mörk. Observationerna av den ljusa fasen kulminerade i maj inom de tre områdena och andelen var högst utmed ostkusten, där andelen uppgick till 60% under de sista 10 dagarna i maj (Figur 2).

De högsta dagssiffrorna från en lokal var 44 adulta

den 9 april 1991 och 26 adulta den 18 april 1988, båda från Revsudden i Kalmarsund, samt 26 adulta den 10 maj 1981 vid Holmsund i Västerbotten och 25 adulta den 25 maj 1987 vid Ottenby, Öland. Från västkusten var den högsta dagssiffran 23 adulta av mörk fas den 19 april 1992 vid Mellbystrand i Laholmsbukten.

Fjälllabb. Fjälllabben är den ovanligaste av de tre labbarterna under våren. Under åren 1982–1995

Tabell 2. Antal observerade labbar under vårsträcket 21 mars–10 juni åren 1982–1995.
Number of skuas observed in spring (21 March–10 June) in 1982–1995.

	1982	1983	1984	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	Total
Vanlig labb															
<i>Arctic Skua</i>															
Västkusten West Coast	30	36	31	20	40	55	53	31	68	69	106	62	75	49	725
Ostkusten East Coast	44	6	35	53	20	34	53	61	46	87	54	78	101	168	840
Inlandet Inland	3	7	16	11	9	11	10	3	2	7	7	13	12	21	132
Total	77	49	82	84	69	100	116	95	116	163	167	153	188	238	1 697
Fjälllabb															
<i>Long-tailed Skua</i>															
Västkusten West Coast	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	2	1	1	7
Ostkusten East Coast	2	1	0	0	0	3	3	1	0	0	0	4	2	0	16
Inlandet Inland	0	0	2	0	2	1	0	0	0	0	2	2	1	0	10
Total	2	1	2	1	3	4	4	1	0	0	2	8	4	1	33
Bredstjärtad labb															
<i>Pomarine Skua</i>															
Västkusten West Coast	1	1	2	1	23	4	1	0	3	2	2	4	13	8	65
Ostkusten East Coast	11	4	1	20	16	40	65	68	42	33	29	37	62	61	489
Inlandet Inland	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	13	0	0	14
Total	12	5	3	21	39	44	66	68	45	36	31	54	75	69	568

Tabell 3. Mediandatum för de olika labbarternas våruppträdande åren 1982–1995.
Median dates of observation in spring for the three skua species in 1982–1995.

	Samtliga <i>Total</i>	Mörk fas <i>Dark phase</i>	Ljus fas <i>Light phase</i>
Vanlig labb			
<i>Arctic Skua</i>			
Ostkusten <i>East Coast</i>	12 maj (n=955)	5 maj (n=150)	18 maj (n=90)
Västkusten <i>West Coast</i>	30 april (n=812)	26 april (n=322)	9 maj (n=97)
Inlandet <i>Inland</i>	14 maj (n=193)	9 maj (n=42)	18 maj (n=21)
Fjällabb			
<i>Long-tailed Skua</i>			
Ostkusten <i>East Coast</i>	23 maj (n=16)		
Västkusten <i>West Coast</i>	15 maj (n=7)		
Inlandet <i>Inland</i>	22 maj (n=10)		
Bredstjärtad labb			
<i>Pomarine Skua</i>			
Ostkusten <i>East Coast</i>	18 maj (n=489)		
Västkusten <i>West Coast</i>	17 maj (n=65)		
Inlandet <i>Inland</i>	22 maj (n=1)		

sågs det totalt 33 exemplar, fördelat på 16 exemplar vid ostkusten, 10 exemplar i inlandet och 7 exemplar utmed västkusten (Tabell 2). Sträckmönstret var väl korrelerat mellan de tre områdena och sträcktoppen inföll under de sista tio dagarna i maj (Figur 1).

Den tidigaste observationerna av fjällabb var en adult den 13 april 1967 vid Torö i Södermanland, en adult 13 april 1986 vid Tavelsjön i Västerbotten och två adulta 27 april 1993 vid Krankesjön i Skåne. De båda observationerna utmed ostkusten får betraktas som exceptionellt tidiga, med tanke på att mediandatum inföll den 23 maj. Mediandatum för västkusten inföll 8 dagar tidigare än för ostkusten och inlandet (Tabell 3).

Bredstjärtad labb. Arten sågs nästan uteslutande i maj, med en tyngdpunkt i mitten av månaden. Totalt noterades 568 exemplar, varav 489 utmed ostkusten, 65 på västkusten och 14 i inlandet (Tabell 2). Den tidigaste observationen var en adult mörk fas vid Busör i Halland den 16 april 1987. De högsta dags-siffrorna från en lokal var 16 adulta den 14 maj 1988 och 14 adulta den 23 maj 1988 vid Holmsund respektive Sönerstgrundet i Västerbotten. Utmed västkusten noterades som mest 13 adulta den 23 maj 1986 vid Nidingen och från inlandet 13 adulta vid Luspebryggan i Norrbotten den 13 juni 1993.

Mediandatum utmed västkusten inföll en dag tidigare jämfört med ostkusten och fem dagar tidigare än det enda fyndet i inlandets södra del (Tabell 3). Sträcktoppen under våren återfanns i mitten av maj (Figur 1). Den ljusa fasen av bredstjärtad labb ut-

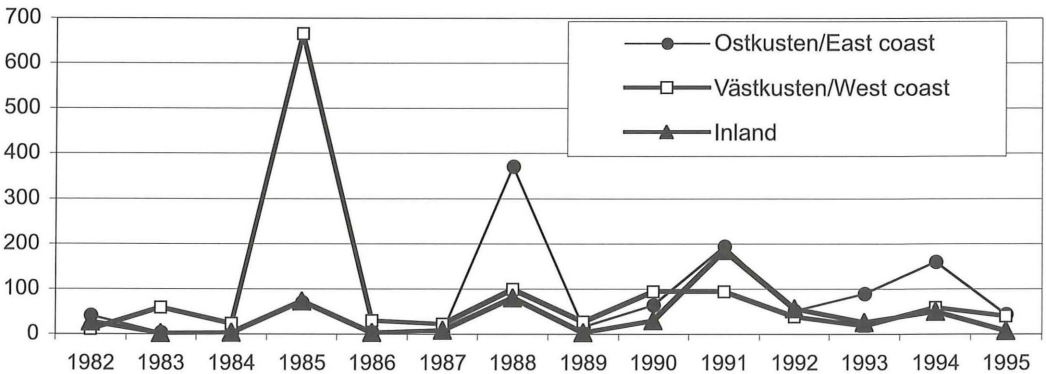
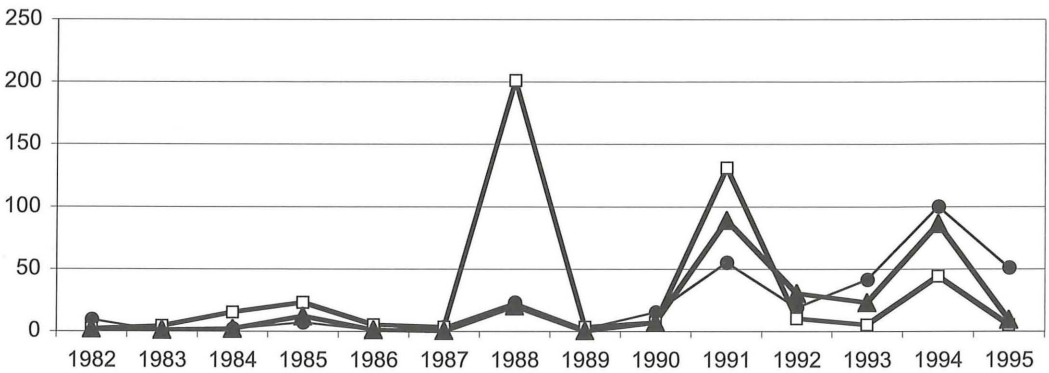
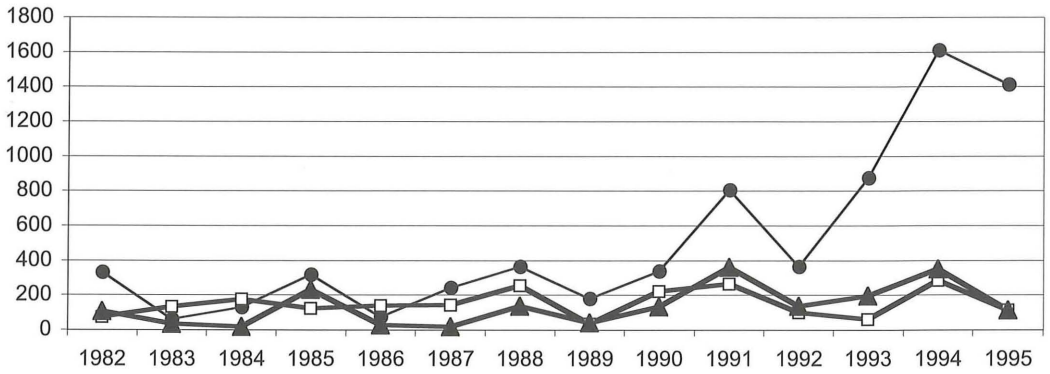
gjorde merparten av de observerade labbarna. Av totalt 568 exemplar var endast 18 exemplar av mörk fas, vilket motsvarar 3,2% av antalet individer.

Höststräcket

Vanlig labb. Höststräcket påbörjades i början av augusti och åren 1982–1995 noterades det 11.083 individer på sträck under perioden 1 augusti – 31 december (Figur 3). Det högsta antalet observerade labbar ett enskilt år var 2243 exemplar år 1994. Antalet sträckande labbar per år ökade under tidsperioden. Ökningen var mest markant utmed ostkusten. Antalet observerade individer varierade cyklistiskt med ett toppår vart tredje år, nämligen 1982, 1985, 1988, 1991 och 1994. Under de mellanliggande åren ("mellanåren") observerades ett lägre antal.

Mediandatum för höststräcket inföll något olika i landet (Tabell 4). Tidpunkten för ostkusten och inlandet var väl korrelerade, medan sträcket vid västkusten kulminerade 6–8 dagar senare. Intressant att notera är skillnaden i det tidsmässiga uppträdandet under toppår respektive mellanår. Vid ostkusten och inlandet inföll mediandatum 10 dagar tidigare under mellanåren än under toppåren. Vid västkusten låg dock mediandatum fyra dagar senare under mellanåren.

Höststräckets förlopp visade en god överensstämmelse mellan ostkusten och inlandet, med maximum under den första tiodagarsperioden i september (Figur 4). Utmed ostkusten hade 66% av höststräcket passerat t.o.m. den 10 september, att jämföra med



Figur 3. Antal vanlig labb (överst), fjälllabb (mitten) och bredstjärtad labb (underst) observerade under höststräcket åren 1982–1995.

Number of Arctic Skua (top), Long-tailed Skua (middle) and Pomarine Skua (bottom) on autumn migration in 1982–1995.

59% i inlandet och 48% utmed västkusten. I oktober noterades få vanliga labbar. Av det totala antalet sträckande individer hade det t.o.m. den 10 oktober

passerat 97% utmed ostkusten, 96% i inlandet samt 90% utmed västkusten.

Andelen adulta av de åldersbestämda labbarna,

var lägst i inlandet med 31%, följt av ostkusten 49% och västkusten 60%. Samtidigt var dock andelen åldersbestämda högst i inlandet med 73% jämfört med 53% vid västkusten och 25% vid ostkusten. Andelen adulta vanliga labbar var som högst i början av sträckperioden för att sedan minska successivt under hösten (Figur 5).

Fjällabb. Under åren 1982–1995 noterades 722 exemplar på sträck under perioden 1 augusti – 31 december, med som mest hela 275 exemplar 1991 (Figur 3). Antalet sträckande fjällabbar ökade under perioden. Liksom för den vanliga labben fanns en tydlig treårscykel i uppträdandet. Höststräckets inleddes i början av augusti och mediandatum inföll samtidigt som för vanlig labb (Tabell 4). Sträckförloppet utmed ostkusten och i inlandet var väl korrelerat. Vid västkusten inföll mediandatumet 16–17 dagar senare än vid ostkusten och i inlandet. En bidragande orsak till detta senare mediandatum var att det under 1988 noterades ett stort antal fjällabbar utmed västkusten i slutet av september och i början av oktober i samband med västliga stormar.

Höststräckets maximum utmed ostkusten och i inlandet inträffade under den första tiodagarsperioden i september (Figur 4). Utmed ostkusten hade 59% av höststräckets passerat t.o.m. den 10 september, att jämföra med 73% i inlandet och 19% utmed västkusten. Den låga siffran för västkusten berodde

på det onormalt sena inflödet av fjällabb 1988, då det noterades hela 191 fjällabbar under perioden 21 september–10 oktober (jmf. ovan). Normalt ses få fjällabbar i oktober. Utmed ostkusten hade 95% passerat t.o.m. den 10 oktober. Motsvarande siffror var 98% för inlandet och 97% för västkusten.

Av de åldersbestämda labbarna, utgjorde andelen adulta 26% utmed västkusten, 22% vid ostkusten och 19% i inlandet. Andelen åldersbestämda fåglar var 99% utmed västkusten, 92% i inlandet och 81% utmed ostkusten. Andelen adulta fjällabbar var högst i början av sträckperioden för att sedan minska successivt under hösten (Figur 5).

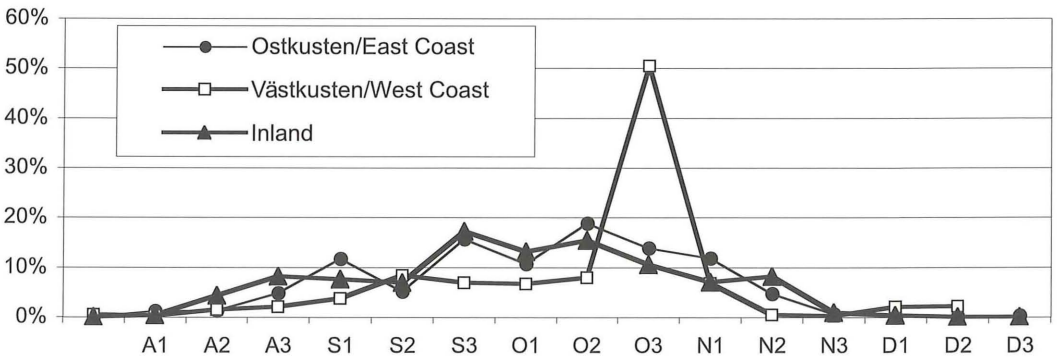
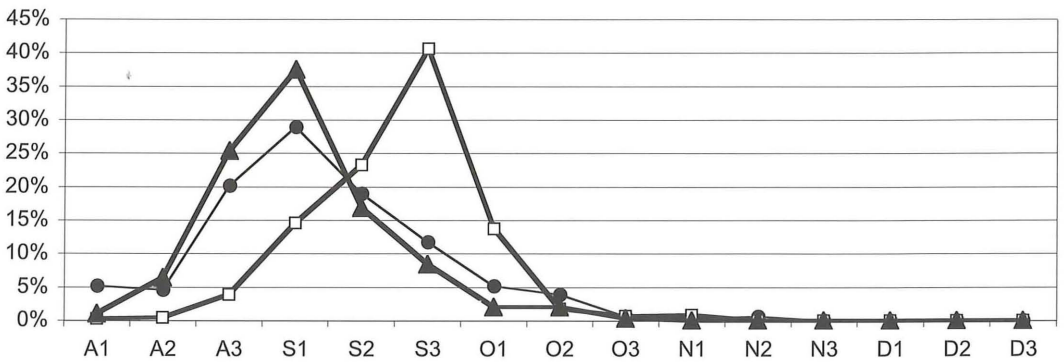
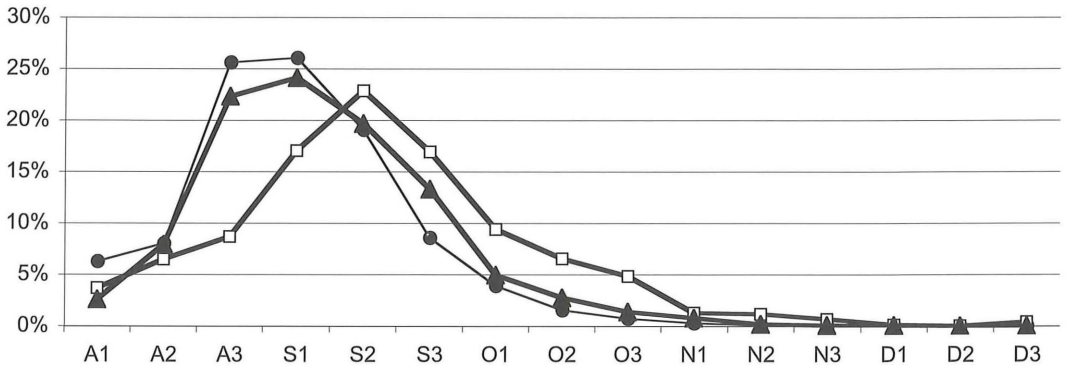
Bredstjärtad labb. Under åren 1982–1995 noterades 1755 exemplar på sträck under perioden 1 augusti – 31 december (Figur 3). Det högsta antalet observerade bredstjärtade labbar ett enskilt år var 807 stycken 1985. Det året sågs speciellt många på västkusten, med tyngdpunkt i november månad. Jämfört med vanlig labb och fjällabb fanns ingen tydlig trend i ökande antal bredstjärtade labbar under den studerade perioden. Dock uppträdde den bredstjärtade i samma tydliga mönster med ett större antal vart tredje år, nämligen 1982, 1985, 1988, 1991 och 1994.

De första bredstjärtade labbarna för hösten noterades i början av augusti. Mediandatum för höststräckets skiljde sig åt i de olika delarna av landet

Tabell 4. Mediandatum för de olika labbarternas höstuppträdande åren 1982–1995. Toppåren är 1982, 1985, 1988, 1991 och 1994. Som mellanår räknas resterande år under perioden.

Median date of observation in autumn for the three skua species in 1982–1995. The peak years were 1982, 1985, 1988, 1991 and 1994.

	Samtliga år <i>All years</i>	Toppår <i>Peak years</i>	Mellanår <i>Other years</i>
Vanlig labb			
<i>Arctic Skua</i>			
Ostkusten <i>East Coast</i>	4 september (n=7291)	9 september (n=3564)	30 augusti (n=3727)
Västkusten <i>West Coast</i>	12 september (n=3185)	11 september (n=1447)	15 september (n=1737)
Inlandet <i>Inland</i>	6 september (n=1898)	9 september (n=1183)	31 augusti (n=708)
Fjällabb			
<i>Long-tailed Skua</i>			
Ostkusten <i>East Coast</i>	6 september (n=328)	12 september (n=197)	29 augusti (n=131)
Västkusten <i>West Coast</i>	22 september (n=458)	23 september (n=401)	8 september (n=57)
Inlandet <i>Inland</i>	5 september (n=284)	7 september (n=209)	27 augusti (n=75)
Bredstjärtad labb			
<i>Pomarine Skua</i>			
Ostkusten <i>East Coast</i>	9 oktober (n=1098)	12 oktober (n=827)	25 september (n=271)
Västkusten <i>West Coast</i>	2 november (n=1286)	5 november (n=939)	14 oktober (n=347)
Inlandet <i>Inland</i>	5 oktober (n=542)	10 oktober (n=413)	15 september (n=129)



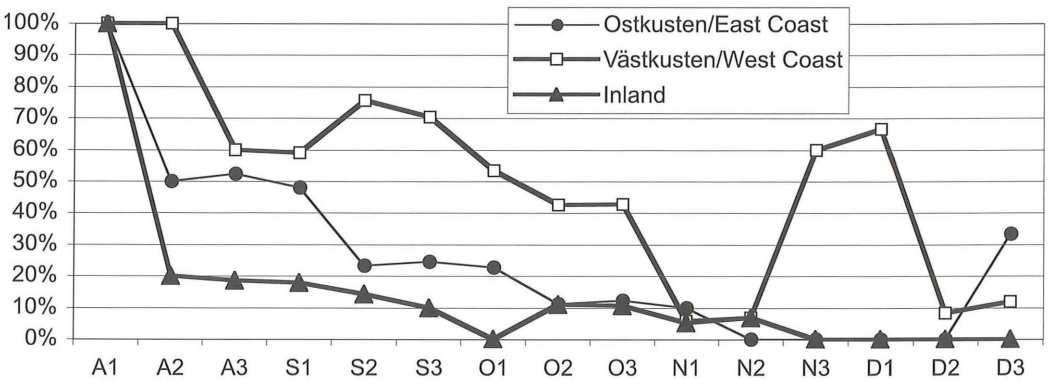
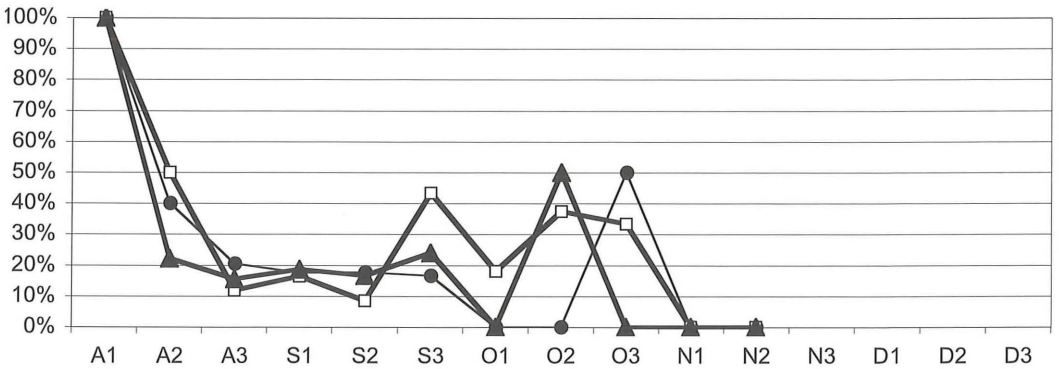
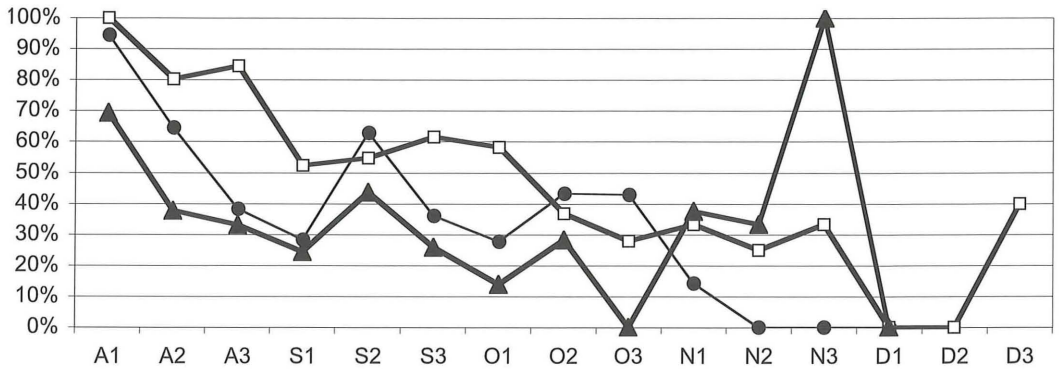
Figur 4. Höststräckets förlopp i tiodagarsperioder för vanlig labb (överst), fjälllabb (mitten) och bredstjärtad labb (underst) åren 1982–1995. A1 betyder första perioden av augusti, S1 betyder första perioden i september, osv.

Pattern of autumn migration of Arctic Skua (top), Long-tailed Skua (middle) and Pomarine Skua (bottom) in 1982–1995. A1 is the first ten-day period August, S1 is the first period of September, and so on.

(Tabell 4). Uppträdandet utmed ostkusten och i inlandet sammanföll väl, medan mediandatum vid västkusten (om man undantar det exceptionella året 1985) inföll 6–8 dagar senare. Inkluderas år 1985 faller mediandatum 23–27 dagar senare utmed väst-

kusten jämfört med ostkusten och inlandet. Mediandatum för mellanåren inföll 17–25 dagar tidigare på säsongen än under toppåren.

Höststräcket vid ostkusten och i inlandet kulminerade under den första tiodagarsperioden i oktober



Figur 5. Andelen adulta fåglar under hösten av de vanliga labbar (överst), fjälllabbar (mitten) och bredstjärtad labbar (underst) som åldersbestäms under åren 1982–1995.

Proportion of adults of aged Arctic Skuas (top), Long-tailed Skuas (middle) and Pomarine Skuas (bottom) in the autumns of 1982–1995.

(Figur 4). Utmed ostkusten hade 19% av hösträcket passerat t.o.m. 10 september, att jämföra med 21% i inlandet och 5% längs västkusten. Motsvarande siffror för 10 oktober var 50% vid ostkusten, 58% i inlandet och 25% utmed västkusten.

Andelen adulta bredstjärtade labbar var som högst i början av sträckperioden för att sedan minska successivt under perioden (Figur 5). Av de åldersbestämda labbarerna var andelen adulta lägst i inlandet med 10%, följt av ostkusten 22% och västkusten

25%. Samtidigt var dock andelen åldersbestämda högst i inlandet med 98%, jämfört med 95% vid västkusten och 70% vid ostkusten.

De första observationerna av juvenila fåglar var från inlandet med 1 juvenil i Kinnevik, Vänern den 12 augusti 1991. Övriga observationer under den andra tiodagarsperioden i augusti utgjordes av 15 juvenila i inlandet, 2 juvenila utmed ostkusten och 1 juvenil utmed västkusten.

Den högsta noterade dagssumman från en lokal var 94 exemplar vid Hönö den 10 november 1985. Samtliga höga dagssiffror utmed västkusten härrörde från november 1985. Utmed ostkusten och i inlandet var det istället 1988 och 1991 som bjöd på de högsta siffrorna med 39 exemplar vid Revsudden den 21 oktober 1988 och 24 exemplar vid Vänersborg den 20 oktober 1988.

Dygnsrytm

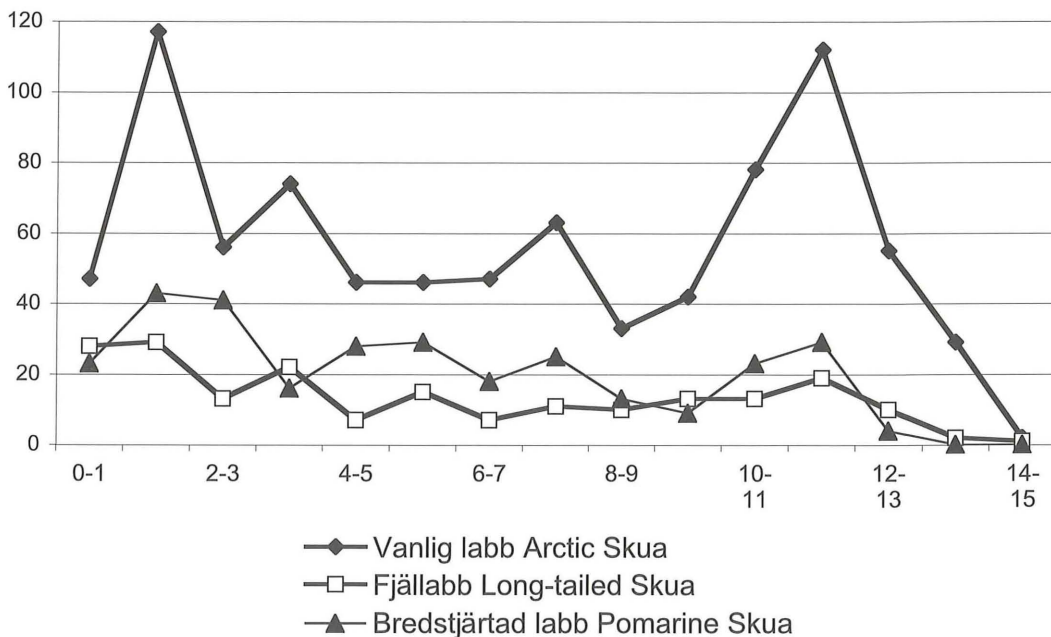
De tre labbarterna noterades på sträck från gryning till skymning. Det mest heltäckande materialet avseende dygnsrytmen finns från Vänern och Vättern under åren 1982–1995, varifrån analysen härrör. Där hade hälften av de bredstjärtade labbarna och fjälllabbarna passerat fem timmar efter solens uppgång,

medan motsvarande för den vanliga labben inträffade efter sju timmar (Figur 6). Sett till klocktiden, utan hänsyn till soluppgången, innebär det att 50% av de bredstjärtade labbarna och fjälllabbarna hade passerat kl. 11.15, medan motsvarande andel för vanlig labb hade passerat kl. 12.30. För samtliga arter fanns en markerad topp 10–12 timmar efter soluppgången, då andelen av det totala antalet noterade individer varierade från 16% för fjälllabb till 23% för vanlig labb.

Sträckriktning och väder

Möjligheten att utmed kusterna upptäcka labbar från land ökar markant i samband med pålandsvind, vilket påverkar bilden av arternas sträckvägar och uppträdande i olika vädersituationer.

Våren. Under vårsträcket noterades, från Halmstadtrakten och norrut längs västkusten, merparten av samtliga labbarter sträcka mot söder. I området mellan Halmstad och Falsterbo sågs dessutom en stor del av labbarna sträcka in över land med en östlig sträckriktning. Framförallt påtagligt var detta i Laholmsbukten där 90% av de observerade labbar sträckte in över land i en sträckriktning mellan nordost och sydost. Utmed ostkusten och i inlandet



Figur 6. Antalet sträckande labbar per timme efter soluppgången i inlandet 1990–1995.
Number of migrating skuas per hour after sunrise at inland localities 1990–1995.

sträckte de tre labbarterna i en riktning mellan nord och ost.

Hösten. Under hösten passerade merparten av labbarna utmed västkusten söderut i samband med västliga vindar. Vid några dagars ihållande blåsande hände det dock att labbar som varit långt söderut i Skagerack/Kattegatt återigen noterades sträcka i retur mot norr. Enstaka observationer finns av labbar som kommit från land och sträckt ut över havet. Utmed ostkusten försiggick sträcket i en sydlig till västlig sträckriktning. I Gävlebukten fanns en tydlig sträckdelare där labbarna antingen valde en sydlig sträckriktning, vilket innebar att de då följde kusten, alternativt sträckte mot sydväst in över land (Pärt samt Söderlund i brev). Av ca 400 labbar som observerades vid Björns Fyr i Uppland under hösten 1991 sträckte 55% mot sydväst (in över land) och 45% mot sydost (Söderlund i brev). På flera andra platser utmed ostkusten noterades labbar sträcka in över land. Bland annat vid Furön i norra Kalmarsund med som mest ca 40–50 exemplar den 4 september 1991 (Eriksen i brev) och Skäggenäs, Kalmarsund (Klevemark i brev). I inlandet passerade labbarna i en sydlig till västlig sträckriktning. Sträcket ut ur Vätern och Vättern skedde i sydvästlig riktning. En mindre andel av sträcket försiggick i en västlig sträckriktning. Observationer gjordes i norra Vättern av labbar som sträckte in i sjön från öster och passerade målmedvetet rakt västerut iväg från sjön (Allvin muntl.).

Diskussion

Sträckvägar

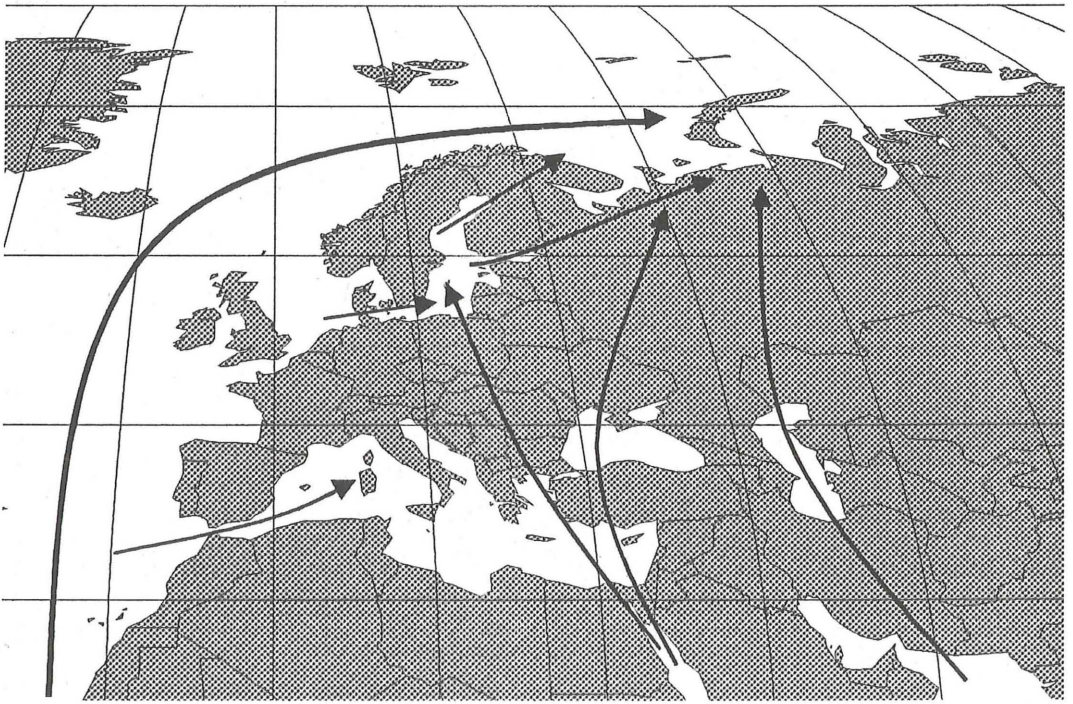
Under sina flygningar till och från häckplatserna passerar de tre avhandlade labbarterna Sverige. Senare års sträckstudier har även påvisat ett talrikt sträck i inlandet. Sträckande labbar över land är inget unikt, utan vanligt förekommande även i andra delar av världen. I Storbritannien och Irland har på flera platser samtliga arter noterats sträcka över land (Davenport i brev). Observationer av sträckande labbar i inlandet under våren har även gjorts i Alaska (Dean et al. 1976). Vid de stora sjöarna i Nordamerika har det noterats ett sträck om höstarna (Rose 1996, Sherony & Brock 1997), med ett årsgenomsnitt på upp till 47 exemplar på en lokal. Det finns flera återfynd av ringmärkta brittiska vanliga labbar från inlandet i Afrika (Furness 1987). Att labbar även sträcker över de stora landmassorna visas av att vanlig labb har noterats i maj utanför Astana i Kazakstan (Alström muntl.) vilket torde vara så

långt från havet man kan komma, samt en adult i maj i Sichuan, Kina på 3000 m höjd på tibetanska högplatån (egen observation).

De labbar som passerar över Sverige häckar i Sverige, Finland, norra Norge och Ryssland. Den vanliga labben häckar i Sverige med ca 550 par (Andersson 2000), i Finland med 400–450 par (Koskimies 1993) samt utmed ryska tundran från Kolahalvön och österut. Fjälllabben häckar som närmast i de svenska fjällen med starkt varierande antal par mellan olika år (SOF 1990), i norra Finland med 100–2000 par (Koskimies 1993), samt utmed den ryska tundran från Kolahalvön och österut. Tätheterna varierar beroende på lämmeltillgången. Den bredstjärtade labben häckar från Kaninhalvön och österut på den ryska tundran (Cramp & Simmons 1982).

Övervintringsområdena för den vanliga labben är främst utmed södra Afrikas, Sydamerikas och Australiens kuster (Barton 1982, Brown 1975, Lambert 1980, Löfgren i brev). Arten observeras framförallt i kustnära områden. Fjälllabbens övervintringsområden är förlagda i pelagiska områden där näringsrika kalla vattenströmmar medför god födotillgång. Beroende på artens pelagiska leverne är vintertillhållen mindre kända. De viktigaste platserna verkar vara utmed den södra delen av Sydamerikas ostkust och Afrikas sydvästkust (Lambert 1980, Veit 1985, Löfgren i brev). Den bredstjärtade labben övervintrar i en zon mellan vanlig labb och fjälllabb (Furness 1987, Löfgren i brev). De viktigaste områdena är utanför mellersta Afrika och Mellanamerika, samt i Indiska oceanen (Barton 1982, Brown 1979, Lambert 1980, Löfgren i brev). Den bredstjärtade labben övervintrar generellt nordligare än vanlig labb och ses regelbundet upp till Västeuropa.

Vilka sträckvägar använder sig labbar av mellan häckplatser och övervintringsområden? Under vårsträcket inföll mediandatum 12 dagar tidigare för vanlig labb utmed västkusten jämfört med ostkusten och inlandet. Mediandatum utmed ostkusten överensstämmer väl med finska observationer. I Finska viken var de tre labbarternas mediandatum följande: vanlig labb 19 maj, fjälllabb 21 maj och bredstjärtad labb 19 maj (Pettay 1994, Pöyhönen i brev). Det innebar att labbarna utmed svenska västkusten passerade 5–12 dagar och utmed ostkusten endast 1–3 dagar tidigare än motsvarande i Finland. I Sverige inträffade motsvarande, för de tre studerade arterna under höststräcket, då mediandatum inföll 6–25 dagar tidigare vid inlandet/ostkusten jämfört med västkusten. Det förefaller inte troligt att fåglarna skulle rasta/födosöka under så lång tid innan de når



Figur 7. Förmodade huvudsakliga sträckrutter för de tre labbarterna under våren.
Suggested main migration routes for the three skua species during spring

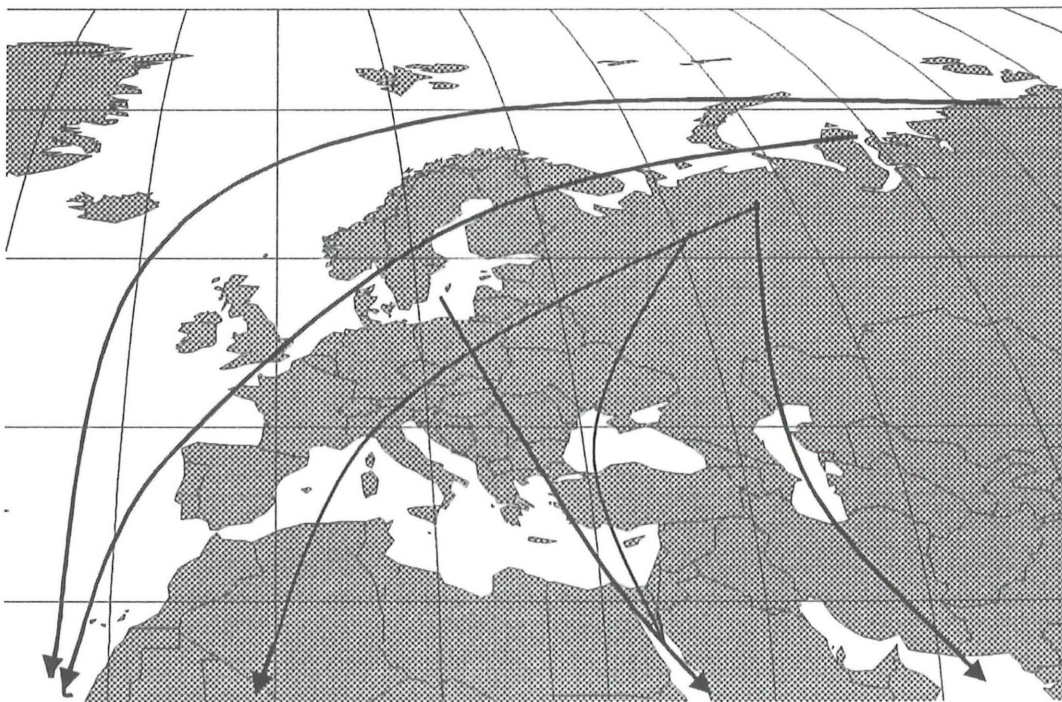
ostkusten under våren respektive västkusten under hösten, utan det är mera sannolikt att sträckmönstret istället representerar olika sträckvägar eller populationer. De som ses utmed svenska och danska västkusten noteras framförallt i samband med friska och hårda västliga vindar, vilket innebär att uppträdandet blir avhängigt väderförhållandena (Meltofte 1979, Rasmussen 1985). En genomgång av sträckmaterial från Danmark visar att relativt få labbar noterades under våren, medan ett större antal sågs under hösten (Meltofte 1979, Pedersen i brev).

Vårsträcket av vanlig labb över Sverige visade tydliga geografiska skillnader genom att sträcktoppen utmed västkusten inföll en till tre veckor tidigare, jämfört med ostkusten och inlandet. En annan skillnad i uppträdandet under våren var att det noterades en större andel vanlig labb utav den ljusa färgfasen utmed ostkusten. Sannolikt berodde detta på att västkusten respektive ostkusten/inlandet berördes av labbar med skilda sträckvägar. De labbar som sågs utmed västkusten kom in via Nordsjön, medan troligen merparten av de som sågs utmed ostkusten och Finland sannolikt kom sträckande via Mellaneuropa.

Med utgångspunkt från diskussionen ovan utkristalliserar sig följande sträckvägar (Figureerna 7 och 8):

1. "Sträckrutt Atlanten". De tre labbarterna noteras i stora antal utmed de engelska kusterna under såväl vår som höst (Davenport 1981, 1997). Runt Island ses bredstjärtad labb och fjälllabb på sträck, med mediandatum under våren som inföll den 13 maj respektive 25 maj, medan vanlig labb ej noterades som sträckande. Merparten av fjälllabbarna sågs söder om ön och de bredstjärtade labbarna norr om (Pétursson 1993, Gudmundsson i brev). I Norge noterades merparten av labbarna i norra delen av landet. Bevakning av sträcket under en vecka i slutet av augusti och en vecka i mitten av september 1997 vid Berlevåg i Nordnorge, visade att ett relativt sparsamt sträck passerade (egna observationer). Under vårsträcket kan dock större antal av fjälllabb och bredstjärtad labb noteras i Nordnorge (Holmgren i brev).

I samband med den svensk-ryska tundraexpeditionen 1994 räknade Bakken & Gavrilov (1994) sjöfåglar från ett fartyg. De noterade stora antal av bredstjärtad labb i Laptev- och Karahaven, medan få



Figur 8. Förmodade huvudsakliga sträckrutter för de tre labbarterna under hösten.
Suggested main migration routes for the three skua species during autumn

noterades i Barents hav. Vanlig labb och fjälllabb var betydligt fåtaligare än bredstjärtad labb. De stora antalen av bredstjärtad labb höll till över istäckta områden. Vid iskanterna förekom polartorsk i riklig mängd, vilken sannolikt var viktig föda för de bredstjärtade labbarerna.

Den "atlantiska sträckrutten" passerar således Brittiska öarna, såväl norr som söder om Island och norr om Norge. Troligen är detta sträckvägen för merparten av de labbar som häckar på Tajmyrhalvön. Dessa labbar använder således storcirkeln när de sträcker mellan häcknings- och övervintringsplatserna. En del av dessa kan sannolikt även noteras utmed svenska farvatten då de emellanåt blåser in till svenska västkusten i samband med västliga stormar.

2. "Sträckrutt Norden". De labbar som passerar Danmark och svenska västkusten på våren är troligen fåglar som kommit sträckande via Nordsjön. För den vanlig labben tillhör sannolikt merparten av de observerade fåglarna den svenska och finska populationen, medan en mindre andel härrör från den ryska tundran. Av de observerade fjälllabbarerna är det rimligt att antaga att en stor del av dessa häckar i norra Finland, samt en mindre del längs den ryska

ishavskusten i ett område till Jamalhalvön. De bredstjärtade labbarerna härrör troligen från området mellan Kaninhalvön och Jamalhalvön. Under hösten sker flyttningen omvänt. De labbpopulationer som väljer den beskrivna sträckvägen observerades utmed mellersta och norra delarna av Sveriges ostkust. En del av dessa fåglar uppträder även utmed den södra delen av ostkusten.

3. "Sträckrutt Mellaneuropa". Ett regelbundet sträck av de olika labbarterna observeras under såväl vår som höst över Mellaneuropa. Det finns observationer under perioden april–juni från Schweiz (Volet i brev), Österrike (Ranner i brev), Italien (Genero i brev), Tjeckien (Vavrik i brev), Polen (Stawarczyk i brev), Vitryssland (Cherkas 1993) och Estland (Laidna i brev). I Medelhavet noterades de största antalen utmed spanska ostkusten där den högsta dagsciffran var 108 vanliga labbar på sträck den 13 maj 1988 (Paterson i brev). Under hösten förekommer ett regelbundet sträck över Mellaneuropa av både adulta och juvenila fåglar. Bland annat ses de tre arterna regelbundet vid Genevesjön i Schweiz (Volet i brev). I Österrike kan vanlig labb anses vara en årlig sträckare vid Bodensjön (Ranner i brev). I västra

alperna vid Piemonte i Italien har det noterats mer än tio fynd av bredstjärtad labb och fjälllabb är den art som setts flest gånger (Genero i brev). Merparten av labbarna i Mellaneuropa har observerats i samband med lågtryck och regn. Det är därför rimligt att antaga att det pågår ett omfattande sträck över dessa områden såväl vår som höst, men att fåglarna bara ses då de tvingas ner på låg höjd av dåligt väder. Därmed kan det antas att delar av de labbpopulationer som under vår och höst passerar utmed svenska ostkusten och som sträcker över Finland sannolikt använder passagen över Mellaneuropa som flyttväg. De labbar som använder den här sträckvägen härrör sannolikt från området kring Jamalhalvön.

4. *"Sträckrutt Svarta havet och Kaspiska havet"*. Fynd finns i Moskvas skinnsamlingar av de tre arterna från Aralsjön, Kaspiska och Svarta havet (de Korte i brev). Sträckande bredstjärtade labbar har observerats i den Rumänska delen av Svarta havskusten (van Impe 1969). De tre labbarterna är årliga vid Eilat under vårsträcket (Krabbe 1980, egna observationer). Vid Dubai har nordoststräckande labbar observerats, vilket innebär att de sannolikt genade över Arabiska halvön på väg mot Kaspiska havet och så småningom den ryska ishavskusten (Bannon 1994). I Oman ses merparten av vanlig labb under juli–augusti och november, fjälllabb i maj och juli samt bredstjärtad labb i augusti (opublicerade data från Oman Bird Records). Labbar som använder den här sträckvägen under vår och höst är sannolikt fåglar som häckar i ett område mellan Jamalhalvön och Tajmyrhalvön.

Olika sträckvägar för unga respektive gamla under höststräcket?

Majoriteten av de labbar som sågs på höststräcket i Sverige var ungfåglar, med fördelningen 52% för vanlig labb, 79% för fjälllabb och 81% för bredstjärtad labb. Motsvarande fördelning gäller i övriga Europa för fjälllabb och bredstjärtad labb. Den vanliga labben skiljer sig dock genom att det i de östra delarna av Europa noterats en högre andel adulta. I Finland utgjorde den adulta andelen av vanlig labb 81% (Pöyhönen 1998, Pietiläinen i brev) och i Polen 89% (Stawarczyk i brev).

Den klart högre andelen ungfåglar i den västra delen av Europa kan möjligen förklaras av att huvuddelen av flyttningen sker på hög höjd över land. Vid väderförändringar är de juvenila sannolikt sämre på att både förutse och hantera dessa, vilket medför att de söker sig ned på lägre höjder och blir därmed observerbara från marken. Alternativt väljer ungfåg-

larna i större utsträckning en sträckväg som kan erbjuda kontinuerliga furageringsmöjligheter (Bottenviken, Östersjön, Kattegatt, Skagerack samt de västeuropeiska kusterna).

En större andel adulta vanliga labbar i de östra delarna av Europa pekar på att arten har en östligare sträckrutt. Det skulle i så fall innebära att huvudsträcket för vanliga labbar från den ryska tundran går i en bana från den ryska ishavskusten ned över Finland och Ryssland för att nå Medelhavet och därefter Atlanten.

Fluktuationer i antalet sträckande labbar

Det var sedan tidigare känt att bredstjärtad labb kan uppträda i stora antal vissa år. I Sverige har den i äldre tider uppträtt i större omfattning åren 1868, 1879 och 1903 (Jägerskiöld & Kolthoff 1926). Utmed Norges kuster uppträdde arten i större antal åren 1834, 1837, 1874, 1876–1877, 1879, 1912 (Lövenskiöld 1963), samt 1985 (Störkersen 1986).

Det totala antalet sträckande labbar på hösten är starkt avhängigt av häckningsresultatet, företrädesvis av hur de populationer som finns på den ryska tundran lyckas producera flygga ungar. Deras resultat beror i sin tur på tillgången av gnagare. Den bredstjärtade labben är helt beroende av lämlar som föda under häckningen och häckar överhuvudtaget inte om tillgången är dålig, utan lämlar tundran relativt omgående om lämlar saknas (Andersson 1973, Maher 1974, Ryabitsev 1995, i brev). Fjälllabben väljer huvudsakligen lämmel som föda om tillgången är god (Maher 1974), men kan i kustnära områden även livnära sig på föda som den själv fångar i havet (Kolthoff 1901). Vanlig labb är den av arterna som är minst beroende av gnagare och kan på tundran livnära sig på fågel (Maher 1974). Fjälllabben stannar ofta kvar till mitten eller slutet av juli även när lämlar saknas, medan den vanliga labben finns kvar i området oavsett häckningsframgången (Ryabitsev i brev). Vid en begränsad gnagartillgång ökar dock predationstrycket på labbarnas ungar från övriga predatorer, vilket leder till få eller inga flygga ungar (Ryabitsev i brev).

I det svenska materialet från åren 1982–1995 kunde för vanlig labb och fjälllabb samtliga arter konstateras ett ökat antal sträckande individer. Vart tredje år noterades dessutom ett betydligt större antal för samtliga arter, nämligen 1982, 1985, 1988, 1991 och 1994. Dessa toppår och treårscykler överensstämde väl med lämmelåren på ryska tundran (Kondratyev 1992, Ryabitsev 1993, Summers & Underhill 1987, Tomkovich 1994a, b, Tomkovich &

Lebedova 1996). Dessa år gick också den bredstjärtade labb till häckning på Jamalhalvön i större antal än andra år (Ryabitsev 1995, i brev). Ryabitsev inventerade en yta på 25 km² belägen på mellersta Jamalhalvön åren 1988–1995. Inom ytan häckade under vissa år alla tre labbarterna. Vanlig labb häckade under sju av de åtta åren och då med som mest 4 par. Fjälllabben häckade fem år, med som mest 4 par. För den bredstjärtade labben noterades Ryabitsev en tydlig ”treårscykel” med 20 par 1988, hela 59 par 1991 och 17 par 1994. Dessutom häckade 2–3 par år 1993, medan inga häckningar kunde konstateras de övriga åren. Antalet häckande par på Jamal av de båda mindre arterna låg på en relativt konstant nivå över åren (Ryabitsev 1995, i brev). Att dessa arter ändå uppvisade en tydlig topp vart tredje år berodde sannolikt på ett lägre predationstryck från fjällräv och rovfåglar under lämmelåren, vilket ledde till en bättre häckningsframgång dessa år (jmf. Summers & Underhill 1987). Om man jämför häckningar av bredstjärtad labb på tundran 1991 och 1994 kan det konstateras att förutsättningarna var optimala 1991 (Ryabitsev 1993). År 1994 kraschade emellertid lämlarna i slutet av juni på Jamalhalvön, varvid fjällrävar och labbar började predera på vadarbon (Tomkovich & Lebedova 1996). Det är känt från Alaska att om lämlarna försvinner en bit fram på sommaren blir ungproduktionen låg (Custer & Pitelka 1987). År 1994 gick inte den bredstjärtade labben till häckning väster om Jamalhalvön, vilket de gjorde 1991 (Ryabitsev 1993, Tomkovich & Lebedova 1996). Sommaren 1997 var på Jamalhalvön ovanligt kall och toppen av gnagare uteblev (Ryabitsev i brev) vilket avspeglades väl på hösten i Sverige med få unga bredstjärtade labbar observerade (egna observationer). Under år då lämmel saknas håller den bredstjärtade labben inte revir. I Ryabitsevs studieområde besökte de tundran och drog omkring över stora områden under sin jakt på föda, för att redan i början av juli lämna området och dra ut över havet (Ryabitsev i brev). Möjligen håller nuvarande 3-års intervall på att brytas i vissa delar av den ryska tundran då det var en god lämmeltillgång under sommaren år 1996 (de Korte i brev).

I Sverige var treårscyklerna inte lika tydliga utmed västkusten som i inlandet och utmed ostkusten. Det berodde sannolikt på att uppträdandet av labbar under hösten utmed västkusten var starkare korrelerat med västliga vindar, vilket innebär att flyttande labbar förs in med vindarna till kusten.

Sammantaget innebär detta att år då lämmeltillgången på den ryska tundran är god kan stora antal av de tre labbarterna noteras i Sverige och de svenska

farvattnen. Sträcket av labb försiggår regelbundet på bred front över Norden. Uppträdandet kan dessutom förstärkas och koncentreras i vissa vädersituationer

Tid för första uppträdande av ungfåglar av bredstjärtad labb

I Sverige noterades de första ungfågglarna av bredstjärtad labb i mitten av augusti. En intressant fråga är huruvida det är årsungar som ses eller om det är 2K fåglar som kan vara svårbestämda avseende åldern.

Den bredstjärtade labben anländer till häckningsplatsen under senare delen av maj till i början av juli, med tyngdpunkt under första halvan av juni (Schaning 1916, Maher 1974, Frodin m. fl. 1994, Ryabitsev 1995, i brev). Vid Point Barrow år 1960 flög de flesta ungfågglarna bra den 10 augusti och den 18 augusti noterades ungfåglar flyga självständigt ut över havet (Maher 1974). Under säsonger med tidig vår var ungfågglarna flygfärdiga på Jamalhalvön från i slutet av juli eller i början av augusti (Ryabitsev i brev). Efter det att de blivit flygga var de beroende av föräldrarna ytterligare två veckor (Maher 1974). Det innebär att ungfågglar borde kunna uppträda i Sverige redan från mitten av augusti. Analysen av det svenska materialet under åren 1982–1995 visar att det under perioden 11–20 augusti noterades 16 juvenila och 3 adulta bredstjärtade labbar. De adulta sträckte tillsammans med juvenila fåglar. Den tidigaste ungfåglobservationen från Island var den 24 augusti 1989 då 1 juvenil sågs tillsammans med 2 adulta (Pétursson m.fl. 1992). Det här innebär således att årsungar kan ses av bredstjärtad labb från mitten av augusti utmed den svenska kusterna. Sannolikt uppträder det dock även en del 2K fåglar under den här perioden, varför man bör vara speciellt noggrann med åldersbestämningen.

Vad är orsaken till att antalet observationer ökat?

För vanlig labb visar det svenska materialet på en rejäl ökning av observationerna utmed ostkusten sedan 1990. Även för fjälllabben fanns en ökande trend, medan det för bredstjärtad labb inte var en lika tydlig trend. På Island har fynden av fjälllabb ökat markant sedan 1988 och bredstjärtad labb sedan 1978 (Pétursson 1993). I Finland har antalet sträckare på våren i Finska viken stadigt ökat sedan 1991 (Tolvanen m.fl. 1996). Även fynden i Finlands inland har ökat (Lammi 1982). Motsvarande noteringar gjordes i Danmark, där det vid Blåvandshuk

noterats en uppgång i antalet observerade individer sedan 1963 (Blåvand Fuglestation, Meltofte 1979). Användandet där av likartade observationsmetoder genom åren visar att det rör sig om en reell ökning av antalet individer. Ökande antal har också noterats i Nordjylland framför allt sedan 1982 (Nyrup 1992). Den sistnämnda ökningen av antalet individer var sannolikt en kombination av ”upptäckten” av ett regelbundet sträck, ökade kunskaper om fältbestämning av ungfåglar och inte minst ökade observationssatsar. Frågan är också om det skett en reell ökning av populationernas storlek?

I de närliggande områdena visar det sig att den häckande populationen av vanlig labb i Kvarken har ökat kraftigt jämfört med slutet av 1950-talet (Ulfvins m.fl. 1988, Hildén m.fl. 1995). I mitten av 1980-talet ökade den häckande populationen av vanlig labb fem gånger i ett reservat vid Murmansk (Golovkin i brev). På de sydöstra delarna av Jamalhalvön har dock antalet häckande par varit stabilt sedan 1988 (Ryabitsev 1995 och i brev). Det mesta talar alltså för att de mer närliggande populationerna av vanlig labb har ökat i antal.

Vad gäller fjälllabben har den vid Brittiska öarna varit sparsam om höstarna fram till 1988, då den uppträdde i antal som aldrig noterats tidigare (Dunn & Hirschfeld 1991, Davenport i brev). Denna ”invasion” märktes även av i Skandinavien. Sedan dess har fjälllabben uppträtt i samma treårscykler som bredstjärtad labb i Storbritannien (Davenport i brev). Vad kommer det sig av, detta ändrade uppträdande? Det finns inget som tyder på att en populationsökning skulle ha ägt rum. Enligt Ryabitsev (1995, i brev) har antalet häckande par på Jamalhalvön hållit sig på en jämn och låg nivå 1988–1995. Vi har redan tidigare nämnt att fjälllabb var den av arterna som praktiserar födopiratisering i minst omfattning. Med detta som bakgrund är det mera sannolikt att förändringar i födotillgången längs sträckvägarna kan ligga bakom artens förändrade uppträdande. Dunn & Hirschfeld (1991) pekade på lägre bestånd av tobis *Ammodytes sp.* runt Shetland 1988 som en trolig orsak. Runt 1985 sjönk beståndet av lodda *Mallotus villosus* drastiskt i Barents hav (Sakshaug 1994). Innehållet i spybollar från vanlig labb vid Murmansk var 1986 övervägande fisk (lodda, tobis och sill *Clupea sp.*), medan kräftdjur *Crustacean sp.* utgjorde en betydande del 1988 (Golovkin i brev). Beståndet av lodda flyttar sig även geografiskt i Barents hav beroende på om det varit ett varmt eller kallt år och efter polarfrontens rörelser (Sakshaug 1994). Antalet fiskätande fåglar som storskarv *Phalacrocorax carbo* och alkor *Alcidae* på hösten har ökat i ytter-

skärgården på svenska västkusten från slutet av 1980-talet (Blomqvist & Johansson 1994, Pehrsson et al. 1990). Detta kan förutom brist på föda längre norrut även bero på en ökning av födotillgången i dessa vatten. Vi menar att dessa ändrade förutsättningar i födotillgången längs fjälllabbens normala sträckväg gör att den numera drar sig ned i Nordsjön. Det kan också vara fallet med bredstjärtad labb. En annan förklaring kan vara variationer i gnagarcyklerna på den ryska tundran, som inte alltid är synkroniserade längs hela ishavs-kusten, t.ex. var 1996 ett bra gnagarår på tundran endast inom vissa områden (de Korte i brev). Det ökade antalet observationer, även mellan toppåren, kan alltså antas bero på en generell ökad ornitologisk aktivitet under perioden, bättre sträckbevakning vid speciella vädersituationer och eventuella förändringar av födotillgången i havet som kan ha förändrat sträckvägarna. För den vanliga labben finns även en dokumenterad populationsökning inom vissa områden.

Tack!

Främst tack till de regionala rapportkommittéerna som ställt sitt material till förfogande. Tack också till alla som på ett eller annat sätt hjälpt oss: Thomas Alerstam, Ulf Allvin, Per Alström, Malte Andersson, Vidar Bakken, Marc Bélisle, Arnaud B. van den Berg, Giovanni Boano, C. J. Camphuysen, Helder Costa, Göran Darefelt, David Davenport, Hugues Dufourny, Jens Eriksen, Asbjörn Folvik, Fulvio Genero, Alexander Golovkin, Igor Gorban, Gudmundur Gudmundsson, Björn Gulliksen, Jörn R Gustad, Jukka Haapala, Samuel Hansson, Anders Hedenström, Fred Hustings, Hans Hästbacka, Bent Jacobsen, Nils Kjellén, Björn Klevemark, J. de Korte, Aime Laidua, Henrik Lindholm, Lars-Erik Löfgren, Gabor Magyar, Klaus Malling Olsen, Dan Muntreanu, Mikhail Nikiforov, Leif Nilsson, Tunkka Pahtamaa, Andrew M. Paterson, Knud Pedersen, Bo Peterson, Olli-Pekka Pietiläinen, Edmund Potok, Thomas Pärt, Mikko Pöyhönen, Colin Richardson, Vadim K. Ryabitsev, A. E. Sadler, Andrej Sovinc, Gunter DeSmet, Joe Sultana, Tadultaesusz Stawarczyk, Bengt Olov Stolt, Sören Svensson, Lenart Söderlund, Alexemplarey Tischechkin, Pavel Tomkovitch, Declan M. Troy, Alfred Trnka, Russel Utych, Martin Vavrík, Bernard Volet och Andrei Volokov.

Summary

Migration routes and behaviour of skuas *Stercorarius*

This paper describes the migration of three skua species *Stercorarius parasiticus*, *S. longicaudus* and *S. pomarinus* in Sweden 1982–1995 as far as numbers observed and their seasonal and regional occurrence during spring and autumn migration are concerned.

Methods

We have gathered observations from regional report committees and ornithologists in Sweden and Europe. A large part of the material is from our own observations at Lake Vättern and Lake Vänern. We have also researched older Swedish ornithological literature. The results presented are for the years 1982–1995. The observations we have compiled do in most cases not origin from any standardised counts.

Results

The observations have mainly been treated separately for three geographical regions of Sweden: “West Coast” – from the Norwegian border to Falsterbo (the south westernmost tip of Sweden), “East Coast” – from east of Falsterbo to the Finnish border and “Inland” – which are all non-coastal observations (mainly from Lake Vänern and Vättern). Table 1 shows the occurrence of the species in each province (“län”) of Sweden.

Spring migration

Arctic Skua. During 1982–1995, 1967 birds were seen in spring (Table 2). There was an increase in numbers during the end of this period, especially along the East Coast. The earliest observations are from March. The first peak of migration was within the second ten-day period of April, along both coasts (Figure 1). The second peak was on the West Coast in the first ten days of May, but on the East Coast in the second half of May. The Inland observations differ in that hardly any birds were seen in April. The peak in Inland occurred in the middle of May. Median date on the West Coast was 12 days earlier than on the East Coast and 14 days earlier than Inland (Table 3). Dark phase birds were 13 days earlier than light phase on both coasts. The difference in Inland median date between dark and light phase was 9 days. The proportion of light phase birds

increased successively over the period in all areas, being highest on the East coast (Figure 2). The highest daily number observed was 44 on 9 April 1991.

Long-tailed Skua. This was the least numerous of the species in spring, and only 46 birds were observed (Table 2). The pattern was identical for all areas with a peak during the last ten days of May (Figure 1, Table 3). Median date was 23 May, with two exceptional early sightings on 13 April 1967 and 1986. Only single birds were noted.

Pomarine Skua. This species was almost exclusively seen in May, with a peak in the end of the month. In total of 586 birds were seen, mainly along the West Coast (Table 2). The earliest bird was recorded 16 April 1987. Highest daily total was 16 on 14 May 1988. Median date on the West Coast was one day earlier than on the East Coast, and five days before Inland birds (Table 3). Only 18 dark phase birds were observed (3.2% of the total number).

Autumn migration

Arctic Skua. In total, 11,083 Arctic Skuas were recorded (Table 1). The highest yearly total was 2243 in 1994. The number of birds seen increased over the years (Figure 3), the pattern being more pronounced on the East Coast and Inland than on the West Coast. There was also a clear pattern with peak years every third year: in 1982, 1985, 1988, 1991 and 1994. The first year after a peak-year had the lowest totals of each “cycle”.

The seasonal occurrence on the East Coast and Inland was very similar during autumn, but differed from the West Coast (Figure 4, Table 4). The peak in the first areas was within the first 10 days of September. On the East Coast 66% of the migration had passed by 11 September, as compared to 59% in the Inland and 48% on the West Coast. Very few birds were seen after 10 October. In total, the proportion of birds that were aged were 73% Inland, 53% on the West Coast and 25% on the East Coast. The proportion of adult birds was higher early in the autumn and decreases successively (Figure 5). The overall proportion of adults was 31% in the Inland, 49% on the East Coast and 60% on the West Coast.

Long-tailed Skua. In total 722 birds were observed 1982–1995 (Table 4), with 275 in 1991 as the highest yearly total. The numbers increased over the years. As with Arctic Skua there was a three-year cycle in the number of birds. The pattern of migration was similar for the East Coast and Inland, with a median date in early September, but the median date was 16

days later at the West Coast (Figure 4, Table 4). This difference was mainly caused by observations during westerly gales in late September and early October 1988, when unprecedented numbers were present in the North Sea. Normally very few Long-tailed Skuas are seen after 15 September. Adult birds were observed mainly in early autumn. About 26% of the age-determined birds were adults on the West Coast, 22% on the East Coast and 19% Inland. On the West coast 99% were aged, compared to 92 % Inland and 81% on the East Coast.

Pomarine Skua. In total 1755 Pomarine Skuas were reported in autumn, with the highest numbers, 807, seen in 1985. This pattern was more significant on the East Coast and Inland than on the West Coast. For Pomarine Skua there was also a clear three-year cycle. The peak of migration occurred within the first ten days of October (Figure 4, Table 4), that is, generally later than for the two smaller species. On the East Coast 19% of the migration had passed by 10 September, compared to 21% inland and 5% on the West coast. A month later, on 10 October, the corresponding values were 50% for the East Coast, 58% inland and 25% for the West Coast. The proportion of adults was 10% Inland (98% of the birds were aged), 22% on the East Coast (70% aged) and 25% on the West Coast (95% aged). The highest daily total was 94 on the West Coast, 10 November 1985.

Daily timing of migration

Migrating skuas have been noted from dawn till dusk. In Lakes Vänern and Vättern half of the Pomarine and Long-tailed skuas passed within five hours of sunrise, but for Arctic Skua first after 7 hours (Figure 6). During the first two hours, 19% of the Arctic Skuas were noted and 29% of Long-tailed Skua. The Pomarine Skua is more evenly distributed during the day. All species show a peak 10–12 hours after sunrise.

Direction and routes of migration

Spring. Along the northern half of the West Coast, all skuas were heading south. In the southern half, a major part of the birds have been observed flying eastward, in over land. Inland and along the East Coast, all skuas migrated in northerly directions.

Autumn. Along the West Coast, most skuas are noted in westerly winds, with numbers increasing in strong winds. The flight direction was south along the coastline. After the winds have subsided, many birds are seen turning north again. Along the East

Coast the skuas mainly head south, but some also head west and southwest and make an inland crossing. Inland skuas headed in directions between south and west. The migration out of Lake Vänern and Lake Vättern is directed towards southwest.

Discussion

Migration routes

The inland crossing of Sweden by skuas that was discovered in the early 1980's is apparently not unique. Inland observations have been noted in many other parts of the world, for example in Great Britain (Davenport in lit.), Alaska (Dean et al. 1976) and further south in the USA (Rose 1996, Sherony & Brock 1997).

The skuas passing through Sweden breed in Sweden, northern Norway, Finland and Russia. On spring migration the median date for Arctic Skua is 12 days earlier on the West Coast compared to the East Coast. The median date on the East Coast is 1–3 days before what has been noted in Finland (Pöyhönen in lit.). It does not seem likely that the birds along the West Coast would be foraging such a long time between leaving the West coast and reaching the East coast. We therefore believe that the birds reach the West Coast from the North Sea, and that the birds along the East Coast and in Finland migrate via Central Europe.

We suggest the following main migration routes for the skuas observed in Sweden (Figures 7–8):

1. *The Atlantic route.* All three species are seen in large numbers around the British Isles both in spring and autumn (Davenport 1981, 1997). Around Iceland, Pomarine and Long-tailed Skua are seen on migration, but Arctic Skua is not noted. Most Long-tailed Skuas are seen south of the island and the Pomarine Skuas north of it (Pétursson 1993, Gudmundsson in lit.). In Norway most birds are seen in the north and in spring good numbers of Pomarine Skuas can be seen (Holmgren in lit.). Very large numbers of this species have been recorded off the Murmansk coast in May (Glutz, von Blotheim & Bauer 1972).

2. *Scandinavia.* The birds seen in spring in Denmark and along the West Coast of Sweden migrate through the North Sea. The Arctic Skuas are predominantly Swedish and Finnish breeders, a smaller portion are from the Russian tundra. The Long-tailed Skuas on the other hand are presumably mostly Siberian birds like all Pomarine Skuas.

3. *Central Europe.* All three skua species are

regularly seen in inland Central Europe both in spring and autumn. Most of these birds are found during bad weather, and it seems reasonable that most migrants pass undetected on higher altitudes in good conditions.

4. *Black Sea and Caspian Sea.* Observations from the Romanian coast (Van Impe 1969), and data from Oman (unpubl. Oman Bird Records) and Dubai (Bannon 1994), all indicate that skuas use this route to and from breeding grounds situated between the Yamal and Taimyr peninsulas.

Separate routes for juveniles?

The majority of skuas observed in autumn in Sweden were juvenile birds, 52% of Arctic Skua, 79% of Long-tailed Skua and 81% of Pomarine Skua. The proportions in the rest of Europe are similar for Long-tailed and Pomarine Skua. For Arctic Skua there is a higher portion of adults in the eastern parts of Europe. In Finland adults made up 81% (Pöyhönen 1998, Pietiläinen in lit.) and in Poland 89% (Stawarczyk in lit.).

The higher proportion of juveniles in western Europe might be explained by the juveniles inability to anticipate drastic weather changes when migrating overland on high altitude, and thus more frequently being observed than adult birds. Alternatively the juveniles choose a route with better foraging possibilities (Gulf of Bothnia, the Baltic Sea and the coastal parts of Western Europe).

The high proportion of adult Arctic Skuas in Eastern Europe indicates a more easterly route for this species. The main route might be from the Russian arctic coast down through Russia and Finland towards the Mediterranean and from there to the Atlantic.

Fluctuations in numbers of migrating skuas.

Since most birds seen are juveniles, numbers vary greatly according to the breeding success, which is correlated to the abundance of lemmings on the arctic tundra. Pomarine Skuas depend solely on rodents for food and leave the tundra if lemmings are scarce (Andersson 1973, Maher 1974, Ryabitsev 1995, in lit.). Long-tailed Skuas chose lemmings if available but can also feed on smaller birds (Maher 1974). Arctic Skuas are least dependent on rodents. However, when rodent numbers are low the pressure from other predators on the chicks are higher, leading to few or no fledglings (Ryabitsev in lit.).

The peak years in autumn in Sweden 1982, 1985,

1991 matches the peaks in lemming abundance on tundra (Summer & Underhill 1987, Kondratyev 1992, Ryabitsev 1993, Tomkovitch 1994a & b, Tomkovitch & Lebedova 1996).

Timing of occurrence of juvenile Pomarine Skuas

According to Maher (1974) juvenile Pomarine Skuas fledged at an age of 28–34 days. Years with an early spring the skuas were fledged at the end of July to early August (Ryabitsev in lit.). After fledging they are dependent on the adults for another two weeks (Maher 1974). The very earliest juveniles should then be able to reach Sweden in mid August. During 1982–1995 16 juveniles were reported between 11 and 20 August.

Reasons for increasing numbers

The numbers of observed skuas in general increased during the study period. For the Pomarine and Long-tailed Skua this is mainly explained by the "discovery" of regular passage in autumn, more widespread knowledge of identification of juveniles and increased field observations. Increasing numbers have also been noted in Iceland (Pétursson 1993), Denmark (Meltofte 1979, Blåvand Fuglestation, Nyrup 1992), Finland (Lammi 1982, Tolvanen et al. 1995) and Great Britain (Davenport in lit.).

The breeding population of Arctic Skua in the Gulf of Bothnia has increased since the 1950s (Ulfvén et al. 1988, Hildén et al. 1995, as well as on the Kola Peninsula (Golovkin in lit.). On the Yamal peninsula the breeding numbers have been on a low and even level 1988–1995 (Ryabitsev 1995, in lit.). Hence we believe that a rise in numbers of the population from the Baltic Sea to the Kola peninsula has been the main reason for the larger numbers of observed Arctic Skuas. In Long-tailed Skua there does not seem to be a change in breeding numbers on Yamal (Ryabitsev 1995, in lit.). There was a rather drastic change in its occurrence both in Scandinavia and Great Britain from 1998 and onwards (Dunn & Hirschfeld 1991, Davenport in lit.). Possibly changes in food availability along the migration routes could be a reason for this. Dunn & Hirschfeld (1991) pointed to the absence of sandeel *Ammodytes sp.* around Shetland in 1988. Large fluctuations in the capelin *Mallotus villosus* in the Barents Sea (Sakshaug 1994) might also play a part in this.

References

- Andersson, A. 2000. Inventering av labb *Stercorarius parasiticus* i Södermanlands läns skärgård samt ett försök till utvärdering av framtida förekomst i Sverige. *Ornis Svecica* 10:1-6.
- Andersson, M. 1973. Behaviour of the Pomarine Skua *Stercorarius pomarinus* Temm. with comparative remarks on Stercorariinae. *Ornis Scand.* 4:1-16.
- Bakken, V. & Gavrilov, M. 1994. Registration of Seabirds in the Laptev, Kara and Barents Seas. Pp. 264-270 in *Swedish-Russian Tundra Ecology-Expedition -94. A cruise report.* (Grönlund, E. & Melander, O., eds). Swedish Polar Research Secretariat, Stockholm.
- Bannon, J. K. 1994. Do Skuas overfly the Rub Al Khali on spring passage to the Arabian Gulf? *Emirates Bird Report no. 17.*
- Barton, D. 1982. Notes on Skuas and Jaegers in the Western Tasman Sea. *Emu* 82:56-59.
- Blomqvist, D. & Johansson, O. C. 1993. *HavsUtsikt 2:93*, Göteborg
- Brown, R. G. B. 1979. Seabirds of the Senegal upwelling and adjacent waters. *Ibis* 121:283-292.
- Brown, R. G. B., Cooke, F., Kinnear, P. K. & Mills, E. L. 1975. Summer seabird distribution in Drake Passage, the Chilean Fjords and off Southern South America. *Ibis* 117:339-356.
- Cramp, S. & Simmons, K. E. L. (eds) 1982. *The Birds of the Western Palearctic*, vol. III. Oxford University Press, Oxford.
- Critchley, G. 1972. A large movement of Skuas in the Outer Hebrides. *Scot. Birds* 4:205-206.
- Custer, T. W., & Pitelka, F. A. 1987. Nesting by Pomarine Jaegers near Barrow, Alaska 1971. *J. Field Ornithol.* 58:225-230.
- Davenport, D. L. 1981. The spring passage of Pomarine and Long-tailed Skuas off the South and West coasts of Britain and Ireland. *Irish Birds* 2:73-79.
- Dean, F. C., Valkenburg, P. & Magoun, A. J. 1976. Inland migration of Jaegers in northeastern Alaska. *Condor* 78:271-273.
- Dunn, P. J. & Hirschfeld, E. 1991. Long-tailed Skuas in Britain and Ireland in autumn 1988. *Br. Birds* 84:121-136.
- Frodin, P., Haas, F. & Lindström, Å. 1994. *Bird migration at Sibiryakov Island, Taimyr, Siberia in early summer 1992.* Report Lund University, Lund.
- Furness, R. W. 1987. *The Skuas.* T & AD Poyser, Calton.
- Jägerskiöld, L.A. & Kolthoff, G. *Nordens Fåglar.* Stockholm 1926.
- Hildén, O. Ulfvens, J., Pantamaa, T. & Hästbacka, H. 1995. Changes in the archipelago bird population of the Finnish Quark, Gulf of Bothnia, from 1957-60 to 1990-91. *Ornis Fennica* 72:115-126.
- Kolthoff, G. 1901. *Till Spetsbergen och nordöstra Grönland år 1900.* Stockholm 1901.
- Kondratyev, A. Y. 1992. Breeding conditions for waders in tundras of USSR in 1989. *Wader Study Group Bull.* 64:5-4.
- Lambert, K. 1980. Ein Überwinterungsgebiet der Falkenraubmöwe *Stercorarius longicaudus* Veill. 1819, von Südwest- und Südafrika entdeckt. *Beitr. Vogelkd.* 26:199-212.
- Lammi, E. 1982. Kihujen esiintyminen Päijät-Hämeessä ja muualla sisämaassa. *Päijät-Häme* 13:51-60.
- Løvenskiöld, H. L. 1963. *Avifauna Svalbardensis.* Norsk Polarinstitutt, Oslo.
- Mahe, W. J. 1974. Ecology of Pomarine, Parasitic and Long-tailed Jaegers in Northern Alaska. *Pacific Coast Avifauna* 37:1-148.
- Meltofte, H. 1979. Forekomsten af kjoever *Stercorariinae* ved Blåvandshuk 1963-1977. *Dansk Orn. Foren. Tidsskr.* 73:297-304.
- Nyrup, H. 1992. Forekomsten af kjoever i Nordjylland, 1975-1989. *Dansk Orn. Foren. Tidsskr.* 86:257-261
- Pehrsson, O., Blomqvist, D. & Johansson, O. C. 1990. Ökad förekomst och förändrade rörelsemönster hos alkfåglar på svenska västkusten. *Fauna och Flora* 85:175-179.
- Pettay, T. 1994. Näin kihut Kummelskärillä. *Corvus* 17:40-44.
- Pétursson, G. 1993. Flækingsfuglar á Íslandi. *Kjóar. Náttúrufræðingurinn* 63:253-273.
- Pöyhönen, M. 1998. Kihujen syysmuutto (osa 1), *Siiprikko* 3:7-15.
- Pöyhönen, M. 1998. Kihujen syysmuutto (osa 2), *Siiprikko* 4:3-9.
- Rasmussen, J. 1985. Blåvand 1978-83. En 5-års rapport over fugleobservationer ved Blåvands huk. *Rapport fra Blåvand Fuglestation.*
- Rose, J. 1996. *Eighth annual waterbird migration study Whitefish Point, Michigan. Fall 1996.* Unpublished rep., Paradise, MI. Whitefish Point Bird Observatory.
- Ryabitsev, V. K. 1993. Breeding conditions for waders in the tundras of Russia in 1991. *Wader Study Group Bull.* 71:20-25.
- Ryabitsev, V. K. 1995. Patterns and result of interspecific territorial relations in tundra skuas. *Russian J. Ornithol.* 4:3-12.
- Sakshaug, E. M.fl. Eds. 1994. *Økosystem Barents havet.* Norges Forskningsråd, Universitetsforlaget, Oslo.
- Schaaning, H.T.L. 1916. Bidrag till Novaja Semljas Fauna. *Dansk Orn. For. Tidsskr.* 10:145-190.
- Sherony, D. F. & Brock, K. J. 1997. Jaeger Migration on the Great Lakes. *Birding* 23:372-385
- Störkersen, Ö. 1986. Masseopptreden av polarjo Stercorarius pomarinus i Sör-Tröndelag hösten 1985. *Vår Fugelfauna* 4:227-232.
- Summers, R. W. & Underhill, L. G. 1987. Factors related to breeding production of Brent Geese *Branta b. bernicla* and waders (*Charadrii*) on the Taimyr Peninsula. *Bird Study* 34:161-171.
- Tolvänen, P., Nordenswan, G., Oesch, T., Punnönen, J. & Pöyhönen, M. 1996. Arktinen muutto Suomenlandella keväällä 1995. *Tringa* 23:73-82.
- Tomkovich, P. S. & Lebedova, E. A. 1996. Breeding conditions for waders in Russian tundras in 1994. *Wader Study Group Bull.* 79:71-81.
- Tomkovich, P. S. (ed.) 1994a. Breeding conditions for waders in Russian tundras in 1992. *Wader Study Group Bull.* 75:20-26.
- Tomkovich, P. S. (ed.) 1994b. Breeding conditions for waders in Russian tundras in 1993. *Waders Study Group Bull.* 75:27-34.
- Van Impe, J. 1969. Passage régulière de *Puffinus p. yelkouan* (Acerbi) et de *Stercorarius pomarinus* (Temm.) le long de la côte roumaine. *Alauda* 37:163-164.
- Veit, R. R. 1985. Long-tailed Jaegers wintering along the Falkland current. *Am. Birds* 39:873-878.

Häckfågelfaunan i östra Smålands ytterskärgård 1990–2000

THOMAS JOHANSSON & TOMMY LARSSON

Abstract

The numbers of breeding birds were surveyed in the Baltic archipelago of Småland, southeastern Sweden, during 1984 and 1990–2000. The species included in the survey were *Podiceps cristatus*, *Phalacrocorax carbo*, *Ardea cinerea*, swans, ducks and geese (Anatidae), waders (*Haematopus ostralegus* and Charadriidae), skuas, gulls and terns (Laridae), auks (Alcidae) and the passerine *Anthus petrosus*. The surveyed area is a narrow belt in the outer archipelago. It is 90 km long and ranges from Mönsterås in the south to Västervik in the north. Breeding birds were recorded from 54 islands or groups of islands. On average, 7572 pairs were recorded each year from a total of 39 breeding species. The species population trends were

analysed for the period 1990–2000. Three species showed a significant increase in number of pairs: *Mergus serrator*, *Larus marinus*, and *Sterna caspia*. Ten species showed a significant decrease in number of pairs: *Tadorna tadorna*, *Melanitta fusca*, *Haematopus ostralegus*, *Arenaria interpres*, *Larus canus*, *Larus fuscus*, *Sterna paradisaea*, *Cephus grylle*, *Alca torda* and *Anthus petrosus*.

Thomas Johansson, Miljöenheten, Länsstyrelsen i Kalmar län, S-391 86 Kalmar, Sweden.

Email: thomas.johansson@h.lst.se

Tommy Larsson, Granholmsgatan 8, S-572 40 Oskarshamn, Sweden. Email: tommylarsson51@hotmail.com

Received 26 February 2001, Accepted 10 April 2001, Editor: S. Bensch

Inledning

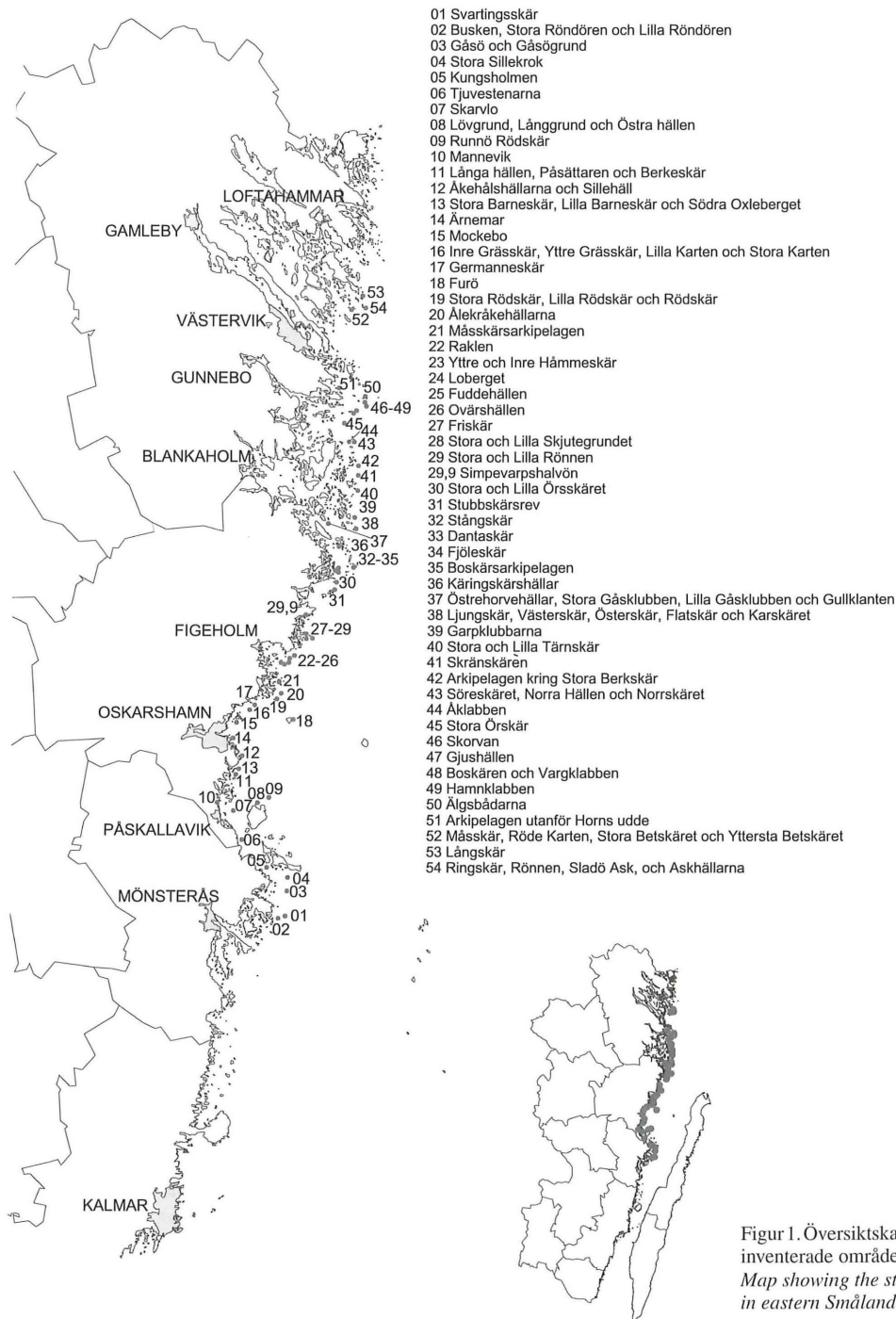
Fågellivet i Östersjöns skärgård påverkas bland annat av oljeutsläpp, miljögifter, övergödning och friluftsliv. Fågelpopulationernas storlek och utveckling kan därför sägas utgöra ett mått på miljöpåverkan i skärgården. I denna studie beskrivs utvecklingen av häckfågelfaunan i östra Smålands ytterskärgård 1984 och åren 1990–2000. Inventeringen omfattade följande arter och fågelgrupper: skäggdopping, mellanskarv, häger, grågås, kanadagås, knölsvan, simänder, dykänder, vadare, labb, måsar, trutar, tärnor, alkor samt skärpiplärka. Det har genomförts flera inventeringar i skärgårdsområden längs den svenska ostkusten under senare år. Här kan bl.a. nämnas en omfattande inventering i Östergötlands skärgård 1981 och 1997 (Gezelius 1999), ett projekt i Stockholms skärgård under benämningen "Levande skärgård" (Andersson 1998, Ahlbom 1999), en kustfågelinventering i Gävleborgs län 1997–98 (Aspenberg & Axbrink 1998) samt en inventering av häckande ejder på Utklippan i Blekinge 1984–1999 (Larsson & Möllersten 1999). Studierna redovisar

bl.a. ökning av grågås och storskarv samt minskningar av svärta, drillsnäppa, roskarl, silltrut, fiskmås, skratmås och tobisgrissla. Strandskata och skräntärna visar en mer blandad bild med både ökning och minskningar. Fågellivet inom det aktuella skärgårdsområdet har beskrivits av Regnell (1967), Rodebrand (1976), Lindell (1989) och Larsson (1984, 1994 & 1995). Syftet med denna studie är att inventera vilka fåglar som häckar inom området och följa fågelpopulationernas utveckling.

Metoder

Det är häckfågelfaunan i ytterskärgården i norra delen av Kalmar län som inventerats. Området utgörs av ett smalt bälte i den yttre skärgården. Det sträcker cirka 90 km från Svartingskår i Mönsterås kommun i söder till Långskär utanför Sladö i Västerviks kommun i norr (Figur 1). Urvalet av öar är gjort för att omfatta samtliga öar i ytterskärgården som hyser häckfåglar av skäggdopping, mellanskarv, häger, grågås, kanadagås, knölsvan, simänder, dyk-

Inventerade öar i Kalmar läns norra skärgård



Figur 1. Översiktskarta över det inventerade området.
 Map showing the studied area in eastern Småland.

änder, vadare, labb, måsar, trutar, tärnor, alkor samt skärpiplärka. Ett undantag är häcklokaler för häger och mellanskarv vars kolonier har sökts upp även i inner- och mellanskärgården. Några få mindre skärgårdsområden har inte tagits med i beräkningarna eftersom det inte funnits inventeringsunderlag för varje häckfågelsäsong.

Inventeringen har utförts mellan 15 maj – 5 juli under 1984 samt 1990–2000. För att kunna inventera fågelskyddsområden har tillträde beviljats av Länsstyrelsen i Kalmar Län. Strävan har varit att besöka varje skärgårdsområde vid minst två tillfällen varje säsong för att även kunna inventera tidiga häckfåglar. Vissa områden, främst i Oskarshamns kommun, har besökts vid ytterligare tillfällen. Inventeringen har utförts enligt Biologiska inventeringsnormer för fåglar – BIN Fåglar (Statens Naturvårdsverk 1978). Då kustfåglar uppträder på olika sätt under häckningen, har olika metoder använts för att utvärdera antalet par av de olika arterna:

- *Simfåglar* – Par observerade under häckningstid och i lämplig häckningsmiljö har bedömts som par.
- *Vadare* samt *skärpiplärka* – Revirmarkerande och varnande fåglar har bedömts som par.
- *Måsfåglar* och *tärnor* – Observerade bon eller ruvande fåglar. För kolonier har halva antalet av samtliga observerade vuxna fåglar på häckningslokalen bedömts som par.

Ejder inventeras ibland utifrån räkning av antalet hanar. En utvärdering i Stockholms skärgård visar att detta är en svår inventeringsmetod i ytterskärgården och att hannarna lyfter på avstånd eftersom de är skyggare än de som häckar längre in i skärgården (Andersson 1998). Därför har denna metod inte använts här.

I de fall där skären varit små och fågellivet inte så omfattande har antalet par och individer obörläts från båt. I de flesta fall har landstigningar gjorts och då har parräkningen kompletterats med boräkning och revirkartering. Samtidigt har boungaring märkts. Vid flera tillfällen har kolonihäckande fåglar uppskattats till jämna par med en skattning på ± 5 par. Antalet häckande par för respektive art har summerats årsvis för perioden 1990–2000. Eventuella populationsförändringar över tiden och förändringar av antalet häckningslokaler har analyserats med linjär regression.

Resultat

Under de tolv åren som inventeringen utförts finns uppgifter om häckande fåglar från 54 enskilda öar

och grupper av öar. Totalt har 39 fågelarter inom de fågelgrupper som ingår i inventeringen noterats som häckande. I genomsnitt har 7572 häckande par registrerats per år (Appendix 1). Av de 39 arterna visar tre arter en signifikant ökning: småskrake, havstrut och skräntärna (Figur 2a–c och Appendix 1). Tio arter visar en signifikant minskning: gravand, svärta, strandskata, ros Karl, fiskmå, silltrut, silvertärna, tobisgrissla, tordmule och skärpiplärka (Figur 2d–l och Appendix 1). Under tioårsperioden har antalet häcklokaler minskat signifikant för 11 av de 39 arterna (Tabell 1). Arter med minskat antal häcklokaler är skäggdopping, grågås, gräsand, svärta, strandskata, rödbena, drillsnäppa, ros Karl, fiskmå, gråtrut samt skärpiplärka. Antalet häcklokaler har inte ökat signifikant för någon art.

Diskussion

Fågelarter med en signifikant trend i populationsutvecklingen

Skäggdoppingens häcklokaler har minskat med 6% per år sedan 1990 (Tabell 1). Antalet par minskade också men minskningen är inte signifikant (Appendix 1). I Svenska häckfågeltaxeringen finns en ökande trend under samma tidsperiod (Svensson m.fl. 1999). Antalet par som omfattas i den här redovisade studien är litet och därmed finns en betydande osäkerhet i den beräknade förändringen.

Grågåsstammen har ökat starkt i Sverige sedan början av 1960-talet (Svensson m.fl. 1999). Inom ett avgränsat skärgårdsområde i norra delen av Oskarshamns kommun och södra delen av Västerviks kommun noterades endast ett par i början av 1960-talet, medan en inventering 1984 visade på 31 par inom samma område (Lindell 1989). Denna trend har även noterats i andra områden längs Sveriges ostkust, exempelvis i Östergötland (Gezelius 1999, SOF 1990). Inom det undersökta området verkar nu ökningen ha avtagit och grågåspopulationen visar snarare på en svag minskning (ej signifikant). Antalet häckningslokaler har minskat signifikant under perioden med 2% per år sedan 1990 (Tabell 1). Grågåsen är en art som häckar tidigt, något som kan göra det svårt att skatta beståndets storlek. En alltför tidig inventering innebär svårigheter att skilja ut rastande individer, som under flyttning kan dröja sig kvar, från häckande. Vid kusten är grågåsen knuten till ytterskärgården eftersom den är känslig för predation och störning (Svensson m.fl. 1999). Kan det vara så att störningar från friluftslivet ökat?

Antalet par av gravand har minskat starkt med en

Tabell 1. Antalet häcklokaler per år för de arter som visade signifikanta trender ($p < 0,05$) i det studerade området i östra Småland 1984 och 1990–2000. Förändringen per år anges i procent och har beräknats med linjär regression för åren 1990–2000.

The annual number of breeding localities within the studied area in 1984 and 1990–2000 for species that showed significant population trends. The annual change is given in percent and was calculated with linear regression from data collected between 1990–2000.

Art <i>Species</i>	År <i>Year</i>												Ändring/år Change/year (%)
	1984	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	
Skäggdopping													
<i>Podiceps cristatus</i>	5	8	9	7	9	8	9	8	5	4	2	3	-6
Grågås													
<i>Anser anser</i>	26	35	40	32	37	36	36	34	33	31	31	27	-2
Gräsand													
<i>Anas platyrhynchos</i>	20	24	23	21	25	24	24	24	21	19	18	21	-2
Svärta													
<i>Melanitta fusca</i>	19	23	23	19	24	20	17	15	17	13	12	11	-5
Strandskata													
<i>Haematopus ostralegus</i>	33	42	43	39	46	42	44	43	40	40	36	30	-2
Rödbena													
<i>Tringa totanus</i>	20	19	20	16	24	20	18	18	22	14	13	9	-3
Drillsnäppa													
<i>Actitis hypoleucos</i>	6	16	18	16	16	18	17	15	14	13	13	10	-3
Roskarl													
<i>Arenaria interpres</i>	20	34	34	30	34	33	32	29	21	22	19	10	-5
Fiskmås													
<i>Larus canus</i>	34	33	33	32	33	32	30	31	28	25	25	27	-2
Gråtrut													
<i>Larus argentatus</i>	37	43	43	41	41	40	39	40	38	38	38	35	-1
Skärpiplärka													
<i>Anthus petrosus</i>	26	34	35	29	30	22	20	20	14	14	15	15	-6

storleksordning på 5% per år sedan 1990. Den generella bilden i Sverige är däremot att gravanden skulle ha en stabil eller t.o.m. en ökande trend (Gezelius 1999, Svensson m.fl. 1999).

Gräsandens numerär visar en svag minskning men minskningen är inte signifikant. Däremot har antalet häcklokaler minskat med 2% per år sedan 1990. Den generella trenden i Sverige är ökande men med regionala minskningar (Svensson m.fl. 1999).

Svärtan är den andfågel som står för den största nedgången med i genomsnitt 5% per år sedan 1990 (Figur 2e och Appendix 1). En så stor minskning sätter även sina spår i antalet häckningslokaler som minskat med 5% per år under samma tidsperiod (Tabell 1). Minskningen märktes redan innan denna studie genomfördes. I början av 1960-talet fram till och med 1984 undersöktes ett avgränsat skärgårdsområde i östra Småland där svärtan minskade från 75 till 26 par (Lindell 1989). Under flera års tid har skärgårdsbefolkningen noterat att svärtorna miss-

lyckats att hålla ungarna vid liv över sommaren. (Mats Ohlsson i brev). Låg ungförellevnad har också observerats hos ejder och knölsvan vilka inte visade någon minskning i denna studie. I Östergötland har svärtorna visat en liknande nedåtgående trend med en minskning med 71% från 1981 till 1997 (Gezelius 1999). Även i Gävleborgs län har en minskning noterats med 32% (Aspenberg & Axbrink 1998). I Bottniska viken har svärtan däremot ökat kraftigt under motsvarande tidsperiod (Svensson m.fl. 1999).

Småskrake är en av skärgårdens karaktärsarter. Antalet par av småskrake har ökat med 3% per år. En ökning har också noterats i Östergötland mellan åren 1981 och 1997 (Gezelius 1999). Tvärt emot dessa resultat redovisas en minskande trend i Sverige som helhet (Svensson m.fl. 1999). Den påträffade ökningen i vår studie är svag och skulle kunna ligga inom artens naturliga variation.

Strandskatan är väl spridd inom området men har minskat kraftigt (Figur 2f). Från 1990 till 2000 har

antalet par minskat med 3% per år och antalet häckningsplatser med 2% per år (Appendix 1 och Tabell 1). I övriga delar av landet visar denna vadare en blandad bild med både ökning och minskningar. På Öland har strandskatan minskat med 45% (Pettersson 2001). På Västkusten och i grannlandet Östergötland har de häckande bestånden däremot ökat (Åhlund 1996, Gezelius 1999). Det är mycket svårt att avgöra vad som kan ligga bakom nedgångarna. I övervintringsområden i England har strandskatan minskat något under senare tid, och detta har förklarats av att ett intensivt kommersiellt musselfiske orsakat födobrist (Atkinson 2000). Den information som finns om övervintringsområden för strandskatan i Östersjöregionen tyder på att de flesta av dessa övervintrar i Vadehavet och vidare ner mot Biscayabukten (Cramp 1990). Hur musselfisket ser ut där känner vi inte till men vi tror inte det är av samma omfattning som rapporterats från England.

Rödbenan har haft en svagt neråtående trend men med ett varierande antal par och minskningen är inte signifikant (Appendix 1). Antalet häcklokaler har minskat med drygt 3% per år sedan 1990 (Tabell 1).

Inom undersökningsområdet i östra Småland har drillsnäppan minskat svagt i antalet par (Appendix 1). När det gäller antalet häckningslokaler är minskningen signifikant och ligger på 3% per år sedan 1990 (Tabell 1.) Arten har även minskat markant i ett angränsande område, nämligen Östergötland (Gezelius 1999). I Uppland har tillbakagångar på 25% skett mellan åren 1975 och 1995 (Fredriksson & Tjernberg 1996).

En annan vadare som minskat är roskarlen. Tillbakagången i området är kraftig och mycket tydlig (Figur 2g). Antalet par och häckningslokaler har minskat med 6% respektive 5% per år sedan 1990 (Appendix 1 och Tabell 2). Mönstret är detsamma även på andra håll och på Öland skattas minskningen till 60% (Pettersson 2001). Minskningar har även noterats i Östergötland (Gezelius 1999) och i Gävleborgs län (Aspenberg & Axbrink 1998).

En av de största populationsförändringarna står silltruten för som minskat med 11% per år sedan 1990 (Figur 2i och Appendix 1). Även om arten inte har varit vanlig under de tre senaste decennierna, så är den numera sällsynt som häckfågel i östra Småland och inte längre årlig (Appendix 1). En likartad utveckling har skett i bl.a. Östergötland där beståndet har minskat med 90% (Gezelius 1999). Det är nominatrasen av silltrut, *Larus f. fuscus*, som häckar i Östersjön (Ahlén & Tjernberg 1996). Den har minskat mycket markant och är idag klassad som

starkt hotad på den svenska rödlistan (Gärdenfors 2000). Den ras av silltrut som finns på västkusten (*Larus f. intermedius*) anses inte minska (Ahlén & Tjernberg 1996). Orsakerna till silltrutens tillbakagång antas vara en kombination av någon av följande orsaker: födobrist, mellanartskonkurrens, minkpredation (lokalt) samt störningar från friluftsliv (Ahlén & Tjernberg 1996).

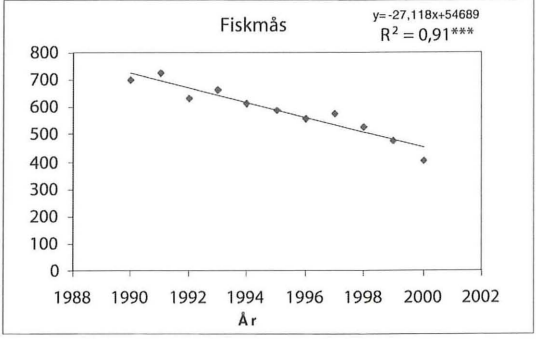
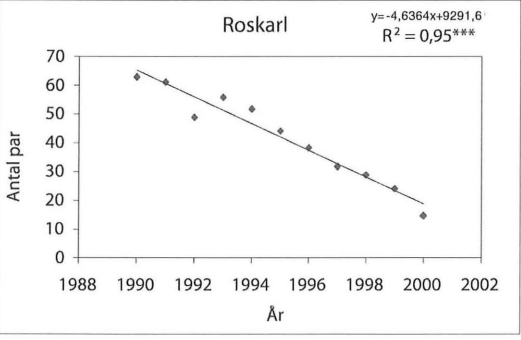
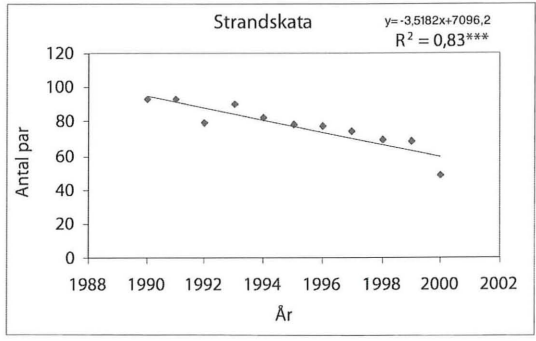
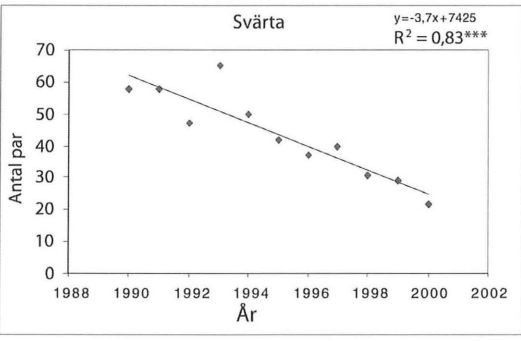
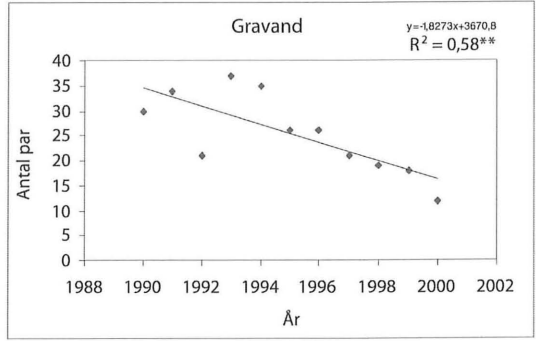
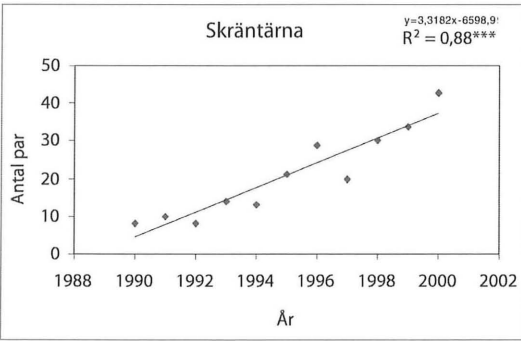
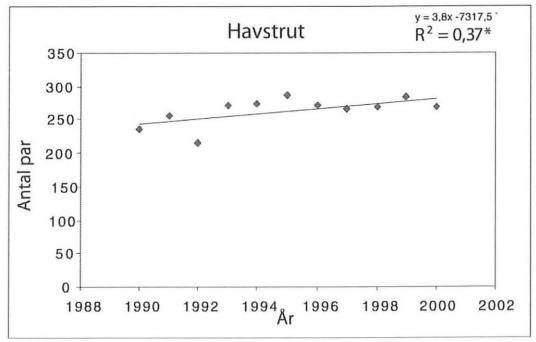
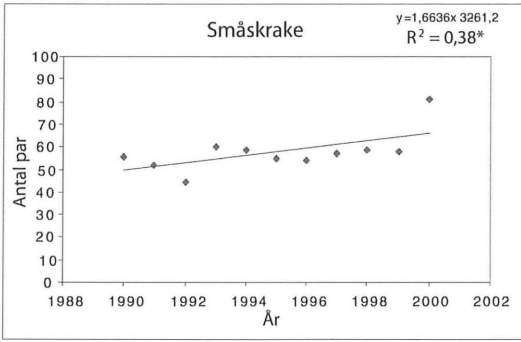
Gråtrutens numerär i det undersökta området är i stort oförändrad men antalet häcklokaler har minskat med 1% per år sedan 1990 (Appendix 1 och Tabell 1). Gråtruten häckar både solitär och i kolonier (Svensson m.fl. 1999). Dessa uppgifter antyder att det är de solitära paren som försvunnit eller anslutit sig till kolonierna.

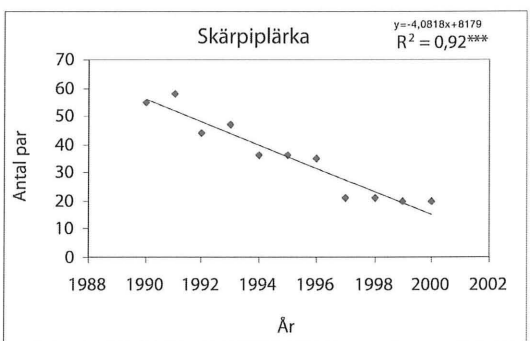
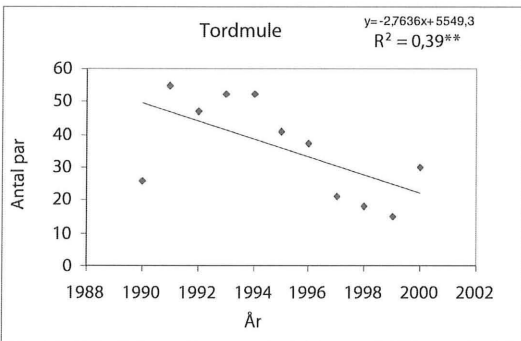
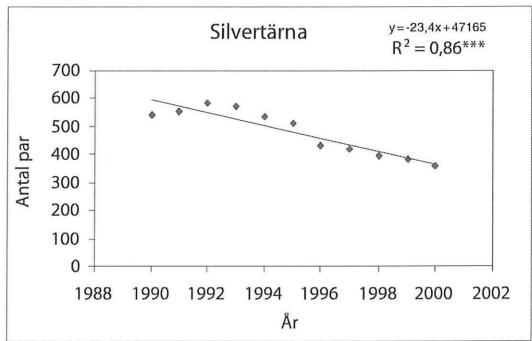
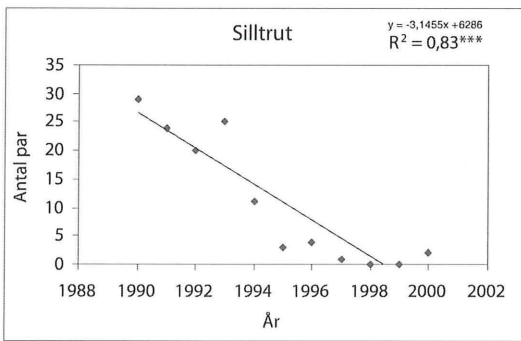
I undersökningsområdet har fiskmåsens numerär minskat med 3% per år och antalet häckplatser med 2% per år sedan 1990 (Figur 2h, Appendix 1 och Tabell 1). Detta skiljer sig från Östergötland där fiskmåsen ökat (Gezelius 1999). Hela det svenska beståndet anses ha minskat de senaste 20 åren (Svensson m.fl. 1999).

Havstrut visar en svagt ökande trend och antalet par har ökat med 1% per år sedan 1990 och stämmer överens med den allmänna ökning som gjorts under 1980- och 1990-talen (Svensson m.fl. 1999).

Östersjöpopulationen av skräntärna har minskat kraftigt under de senaste decennierna och arten är numera klassad som starkt hotad och upptagen på svenska rödlistan (Gärdenfors 2000). I Sverige häckade 850–950 par 1971, medan en inventering 1999 resulterade i ca. 500 par (Staaiv i brev). I östra Småland hade skräntärnan sin tyngdpunkt under 1960- och 1970-talen i skärgården utanför Västervik (Larsson 1995). Utanför Händelöps fanns en koloni med ca. 125 par i slutet av 1960-talet (Larsson 1995), men idag finns endast ett solitärt par inom området. Sedan början av 1990-talet har trenden inom vårt studieområde vänt och skräntärnan har ökat med 70% per år sedan 1990 (Figur 2c, Appendix 1). Det är kolonin på Furö utanför Oskarshamn som ensam står för ökningen. Skräntärnor har vidsträckt rörelseområden och det är kanske fåglar från andra delar av Östersjön som etablerat sig just där? Skräntärnans tillbakagång antas bero på en kombination av någon av följande orsaker: föroreningar, minkpredation (lokalt) samt störningar från friluftsliv. En stor beskattning av Östersjöpopulationen sker under flyttningen då skräntärnor skjuts i Mellan- och Syd-europa samt Afrika (Ahlén & Tjernberg 1996).

Silvertärnan är spridd och en allmän häckfågel inom hela undersökningsområdet. Den har minskat med 4% per år under den senaste elvaårsperioden





Figur 2a-l. Populationstrender för de fågelarter som visar signifikanta förändringar över tiden i det studerade området under 1990–2000. Diagrammen presenteras i följande ordning: småskrake, havstrut, skräntärna, gravand, svärta, strandskata, ros Karl, fiskmås, silltrut, silvertärna, tordmule och skärpiplärka.

Population trends for species with significant trends in the study area during 1990–2000. The figures are presented in the following order: Red-breasted Merganser *Mergus serrator*, Great Black-backed Gull *Larus marinus*, Caspian Tern *Sterna caspia*, Shelduck *Tadorna tadorna*, Velvet Scoter *Melanitta fusca*, Oystercatcher *Haematopus ostralegus*, Turnstone *Arenaria interpres*, Common Gull *Larus canus*, Lesser Black-backed Gull *Larus fuscus fuscus*, Arctic Tern *Sterna paradisaea*, Razorbill *Alca torda* and Rock Pipit *Anthus petrosus*.

(Figur 2j och Appendix 1). Denna trend skiljer sig från den allmänna uppfattningen att silvertärnan generellt har ökat i Sverige (Svensson m.fl. 1999). Egna iakttagelser i fält visar att bopredation från mink förekommer i stor omfattning i en del kolonier.

Tobisgrisslan har minskat starkt inom vårt studieområde och saknas numera som häckfågel (Appendix 1). Minskningen inleddes redan innan 1990 och inom ett begränsat skärgårdsområde i norra delen av Oskarshamns kommun och södra delen av Västerviks kommun minskade tobisgrisslan från 81 par i början på 1960-talet till endast 2 par 1984 (Lindell 1989). Samma negativa populationsutveckling har även noterats i Östergötland (Gezelius 1999). I Gävleborgs län har ökningsregisterats samtidigt som en förflyttning av häckande bestånd har skett från de inre delarna av den steniga och blockiga skärgården till områden i ytter-skärgården (Aspenberg & Axbrink 1998). Omflyttningar kan ligga bakom popu-

lationsförändringen hos tobisgrisslan, men även predation från mink kan vara en tänkbar orsak till tillbakagången (Andersson 1992).

Tordmulen har gått tillbaka i östra Småland (Figur 2k). Denna bild stämmer inte överens med andra regioner, som exempelvis i Östergötland där beståndet ökat något under senare år (Gezelius 1999). Undersökningar i Stockholms skärgård visar att tordmulen minskat i de inre skärgårdarna, men ökat i ytter-skärgården (Ahlblom m.fl. 1998). Tordmulen anses vara en av de fågelarter som är ytterligt känslig för minkpredation och detta är något som lokalt kan påverka populationen (Andersson 1992).

Skärpiplärkan har minskat starkt (figur 2l). Antalet par har minskat med 7% per år sedan 1990 och antalet häckningsplatser har mer än halverats (Appendix 1 och 2). Populationsutvecklingen i undersökningsområdet stämmer väl överens med utvecklingen i andra regioner. Från Upplandskusten rap-

teras en 70% minskning (Fredriksson & Tjernberg 1996). I Gästrikland och Hälsingland är skår som tidigare hyst häckande skärpiplärkor tomma (Aspenberg & Axbrink 1998). En undersökning i norra Halland åren 1967–83 redovisar också en minskning (Elfström 1988), liksom sträckesiffror från Falsterbo (Roos 1982, 1990 och 1996). En förklaring till skärpiplärkans tillbakagång kan vara förändringar på själva häckningsplatsen i form av ökat friluftsliv och igenväxning av gräsbevuxna öar efter upphört bete (Larsson 1994).

Fågelarter utan en signifikant trend i populationsutvecklingen

Mellanskarven anses vara en av de mest expansiva fågelarterna i Sverige idag (Svensson m.fl. 1999). Mellanskarvens visar en tydlig ökning i undersökningsområdet men då mellanårsvariationen är stor är trenden inte signifikant (Appendix 1). Att variationen är stor kan bero på förföljelser på häckplatser vilket bl.a. gjorts på Gåsö, i Mönsterås skärgård, 1993. Ökningar rapporteras även från andra håll längs ostkusten. I Östergötland noterades inga häckande par vid en inventering 1981, men här häckade ca 800 par 1997 (Gezelius 1999). Även i nordligaste Uppland har skarven ökat under senare år, bl.a. räknades 950 bon 1998 (Aspenberg & Axbrink 1998).

Det häckande beståndet av ejder har ökat inom undersökningsområdet med 2% per år mellan 1990 och 2000 (Appendix 1). Jämfört med flera andra områden i Östersjöområdet är ökningen måttlig. En likartad utveckling har även skett i Uppland, där beståndet ökat med 34% mellan åren 1975 och 1984 och därefter en trolig fortsatt ökning (Fredriksson & Tjernberg 1996). En kraftigare expansion tycks ha skett i Gävleborgs län. Här noteras en tiodubbling av den häckande ejderstammen från 33 par 1971–1972 till 300 par 1998 (Aspenberg & Axbrink 1998). På Utklippan i Blekinge har ejderstammen noga följts sedan 1984. Här häckade 52 par 1984 och beståndet har sedan ökat till 217 par 1999 (Larsson & Möllersten i brev). Ejdern är en art som häckar tidigt, något som kan göra det svårt att skatta beståndets storlek. En alltför tidig inventering innebär svårigheter att skilja ut individer på flyttning från häckande.

Skrattmåsen visar totalt sett en minskning inom undersökningsområdet men med tydliga variationer mellan olika häckningsår (Appendix 1). Stora mellanårsvariationer har också konstaterats i ett skärgårdsområde i Väneren (Landgren 1996). Skrattmåsbeståndet har även minskat i östra Smålands inland såväl som i Sverige i allmänhet (Sieurin 1992, Käl-

lander 1996). Orsakerna kan bl.a. vara försämrade häckningslokaler (igenväxning och mänsklig påverkan), ökad predation samt födobrist under häckningstid med försämrad ungrproduktion som följd (Källander 1996).

Slutsatser

Det är svårt att få en heltäckande och säker bild av det häckande fågelbeståndet i skärgårdsområden. Bland skärgårdsfågeln finns flera mycket rörliga arter som t.ex. skrattmåsen och silvertärnan, som från år till år kan flytta mellan olika häckningsskär. Det innebär att vissa kolonier kan hamna utanför själva inventeringsområdet och således inte komma med i statistiken vissa år. En annan svårighet är att kunna urskilja en populationsförändring orsakad av en yttre påverkan skild från artens normala variation. Flera av de trender som fallit ut som signifikanta kan mycket väl röra sig inom arternas naturliga variation t.ex. småskrake och havstrut. När beståndsskattningarna ligger nära trendlinjen och dessutom visar kraftiga förändringar är det mer sannolikt att det rör sig om en förändring skild från den naturliga variationen.

Studien omfattar hittills elva säsonger vilket för analyser av populationsförändringar är en relativt kort period. Icke desto mindre är vår studie en av de längre som genomförts årligen i skärgårdsmiljö. Under den tid som vår studie pågått har flera arter visat mycket tydliga och kraftiga minskningar. För gravand, svärta, strandskata, roskarl, silltrut och skärpiplärka ser framtiden dyster ut. Det finns en rad olika faktorer som kan tänkas ligga bakom nedgångarna, t. ex. konkurrens, predation, miljögifter, störningar. Det är mycket svårt och spekulativt att peka på orsaker till förändringarna särskilt som gemensamma trender återfinns hos arter inom olika ekologiska nischer. De senaste åren har det kommit larmrapporter från Kalmarsund om förändringar i fiskpopulationer hos gädda och abborre samt minskning av blåstångens utbredning (Johansson 1999). Det område som omfattas av dessa förändringar är så stort att det indikerar en storskalig förändring av kustekosystemet. Minskningen av vissa fågelarter kan vara ytterligare en indikation på denna förändring.

Tack

Tack riktas till Tommy Hammar för hjälp med statistisk bearbetning av materialet och Helena Lager samt Anders Johansson för synpunkter på texten, samtliga baserade på Länsstyrelsen i Kalmar Län.

Referenser

- Ahlblom, J. m.fl. 1999. Årsrapport för projektet "Levande skärgårdsnatur" 1998. Länsstyrelsen i Stockholms län.
- Ahlén, I. & Tjernberg, M. (red.) 1996. *Rödlistade ryggradsdjur i Sverige – Artfakta*. ArtDatabanken, SLU, Uppsala.
- Andersson, Å. 1992. Sjöfågelbeståndets utveckling i Bullerö skärgård efter invandring av mink. *Ornis Svecica* 2:107–118.
- Atkinson, P. 2000. Wash Waders and Shellfish. British Trust for Ornithology. *BTO News* 229:8–9.
- Andersson, Å. 1998. *Kustfågelinventering i AB län – resultat, utvärdering och förslag till framtida verksamhet. Projekt "Levande skärgårdsnatur"*. Länsstyrelsen i Stockholms län.
- Aspenberg, P. & Axbrink, M. 1998. Kustfågelinventering i Gävleborgs län 1997–98. *Fåglar i X-län* 29:132–174.
- Cramp, S. (Ed.) 1990. Handbook of the Birds of Europe the Middle East and North Africa. *The Birds of the Western Palearctic. Volume III. Waders to Gulls*. pp 17–35. Oxford University Press.
- Elfström, T. 1988. Ängsplomlärka *Anthus pratensis* L. och skärplomlärka *A. spinoletta littoralis* Brehm. Sid. 265–275 i *Fåglar i jordbrukslandskapet* (Andersson, S., red.). Vår fågelvärld. Suppl. 12.
- Fredriksson, S. & Tjernberg, M. 1996. *Upplands fåglar – fåglar, människor och landskap genom 300 år*.
- Gezelius, L. 1999. Inventering av kustfåglar i Östergötlands skärgård. *Information från Länsstyrelsen i Östergötlands län* 1998:6.
- Gärdenfors, U. (ed.) 2000. *Rödlistade arter i Sverige 2000 – The 2000 Red List of Swedish Species*. ArtDatabanken, SLU, Uppsala.
- Johansson, A. 1999. Tidigt uppmärksammade problem. *Östersjö 98. Årsrapport från miljöövervakningen i egentliga Österjön* 1999.
- Källander, H. 1996. Skrattmåsens *Larus ridibundus* populationsutveckling under de senaste 25 åren. *Ornis Svecica* 6:5–16.
- Landgren, T. 1996. Omfördelning av de skärgårdshäckande skrattmåsarna *Larus ridibundus* i Vänerens nordöstra del under perioden 1985–1996. *Ornis Svecica* 6:45–56.
- Larsson, T. 1984. *Inventeringsrapport och ornitologisk värdering av häckfågelfaunan på öar och skär i Västerviks kommun, Oskarshamns kommun samt norra delen av Mönsterås kommun. Häckningssäsongen 1984*. PM Länsstyrelsen i Kalmar Län.
- Larsson, T. 1994. Biotopval, populationsutveckling och häckningsbiologi hos skärplomlärka *Anthus spinoletta littoralis* i ett småländskt skärgårdsområde. *Ornis Svecica* 4:173–182.
- Larsson, T. 1995. Skräntörnarnas utbredning och status i östra Småland. *Fåglar i östra Småland* 7:23–29.
- Larsson, R. & Möllersten, L. 1999. *Projekt ejder 1999. Rapport till Länsstyrelsen i Blekinge* 1999.
- Lindell, L. 1989. Förändringar i antalet sjöfåglar, vadare och mäsåglar i norra Smålands skärgård. *Vår Fågelvärld* 48:203–204.
- Pettersson, J. 2001. Fåglar på Ölands sjömarker 1988 och 1998. *Rapport nr 2001:12. Länsstyrelsen i Kalmar läns meddelandeserie*. (under tryckning.)
- Regnell, S: 1967. Faunan i de nordsmåländska skärgårdsreservaten. *Sveriges Natur; årsboken 1967*, sid. 152–181.
- Rodebrand, S: 1976. *Fågelskyddsområden i Kalmar läns övärld*. Länsstyrelsen i Kalmar län.
- Roos, G. 1982. Sträckräkningar vid Falsterbo hösten 1981. *Anser* 21:1–24.
- Roos, G. 1990. Sträckräkningar vid Falsterbo höstarna 1985, 1986 och 1987. *Anser* 29:3–52.
- Roos, G. 1996. Sträckräkningar vid Falsterbo hösten 1992 med en sammanfattning av långsiktiga förändringen i sträckets numerär under tjugo år. *Anser* 35:163–188.
- SOF. 1990. *Sveriges fåglar*. 2:a upplagan. Stockholm.
- Svensson, S., Svensson, M. & Tjernberg, M. 1999. Svensk fågelatlas. *Vår Fågelvärld, supplement 31*, Stockholm.
- Åhlund, M. 1996. *Kustfågelfaunan i Göteborgs och Bohus län – beståndsutveckling och effekter av fågelskyddsområden*. Länsstyrelsen i Göteborgs och Bohus län.

Summary

The breeding birds in the outer archipelago of eastern Småland 1990–2000

The numbers of breeding birds were surveyed in the Baltic archipelago of Småland in south-eastern Sweden during 1984 and 1990–2000. The species included in the survey were Great Crested Grebe, Cormorant, Grey Heron, swans, ducks, geese, skuas, gulls, terns, auks and the Rock Pipit. The surveyed area is a narrow belt in the outer archipelago. It is 90 km long and ranges from Mönsterås in the south to Västervik in the north.

The survey was carried out between 15 May and 5 July. The objective was to visit every breeding locality at least two times every season. Some areas, especially near Oskarshamn, have been visited more than two times. In order to evaluate the number of breeding pairs the census methods (BIN Fåglar Statens Naturvårdsverk 1978) are different for different groups of birds and can shortly be described:

- *Swan, geese, ducks* by counting the number of pairs in suitable habitats.
- *Waders and rock pipit* by counting the number of displaying males, alarmed birds or stationary pairs.
- *Gulls and terns* by counting the number of nests and incubating and brooding birds. For breeding colonies, the number of pairs was assumed to approximate half of the number of counted adult birds.

In large colonies, the number of pairs was estimated with an accuracy of ± 5 pair. The number of breeding pairs was summarised for the period 1990–2000. Possible population changes and changes in the number of breeding localities were analysed by linear regression.

Breeding birds were recorded from 54 islands or

groups of islands. A total of 39 breeding species were recorded. On average, 7572 pairs were recorded each year. The population trends from 1990–2000 were analysed. Three species showed a significant increase in the number of pairs. The increase are given in percent per year since 1990: Red-breasted Merganser (3%), Great Black-backed Gull (1%) and Caspian Tern (70%), (Figures 2a–c and Table 1). Ten species showed a significant decrease in the number of pairs. The decreases are given in percent per year since 1990: Shelduck (-5%), Velvet Scoter (-5%), Oystercatcher (-3%), Turnstone (-6%), Common Gull (-4%), Lesser Black-backed Gull (-11%), Arctic Tern (-4%), Black Guillemot (-9%), Razorbill (-5%) and Rock Pipit (-7%), (Figures 2d–l and Appendix 1). The cormorant, *Phalacrocorax carbo ssp. sinensis*, is one of the most expansive birds in Sweden (Svensson et al. 1999) and it is also increasing in the studied area. However, the increase is not significant which could be due to the persecutions of one of the largest colonies, Gåsö, in 1993. The number of breeding localities show a significant decrease for 11 species during the eleven years period. The decrease are given in percent per year since 1990. Species with decreased number of breeding localities are Great Crested Grebe (-6%), Grey-lag Goose (-2%), Mallard (-2%), Velvet Scoter (-5%), Oystercatcher (-2%), Redshank (-3%), Common Sandpiper (-3%), Turnstone (-5%), Common Gull (-2%), Herring Gull (-1%) and Rock Pipit (-6%). The number of breeding localities has not increased significantly for any species.

It is difficult to estimate the number of breeding birds in an archipelago. There are several mobile

species e.g. Black-headed Gulls and Arctic Terns who can move between different breeding localities different years. This means that some colonies may not be included in the data some years. Another difficulty is to distinguish a change in the population which differ the normal fluctuations. Several trends in the present study, which turned out to be significant may as well be within the range of normal variation, e.g. for the Red-breasted Merganser and Great Black-backed Gull. When the estimated number of breeding pairs is close to the regression line and also show significant changes, is it likely that the observed change differs from the natural variation.

Some species shows very clear and strong population decreases. For species such as Shelduck, Velvet Scoter, Oystercatcher, Lesser Black-backed Gull and Rock Pipit, the future seems to be dark. There are several factors that may cause the decline in the populations: competition, predation, pollution and disturbance from outdoor recreation. It is difficult and speculative to point out the causes for the population changes, especially as similar declines appear for species with different ecological niches. During the last years alarm reports have come from Kalmarsund (a part of the studied area) were populations of fish as Pike *Esox lucius* and Perch *Perca fluviatilis* have decreased dramatically. The same has been shown for the key-species Bladder Wrack *Fucus vesiculosus*. The area affected by this change is so large that it indicates a large-scale change of the ecosystem (Johansson 1999). The population decrease of some of the bird species in this study may be an additional sign of this large-scale change.

Appendix 1.

Antalet häckande par för respektive art i det studerade området i östra Småland under 1984 och 1990–2000. Förändringen per år anges i procent och har beräknats med linjär regression för åren 1990–2000.

The number of breeding pairs in the studied area in eastern Småland in 1984 and 1990–2000. The population change per year is given in percent and is calculated with linear regression from data collected 1990–2000.

Art Species	1984	1990	1991	1992	1993	1994	År Years		1997	1998	1999	2000	%år %/yr
							1995	1996					
Skäggdopping													
<i>Podiceps cristatus</i>	7	11	10	10	17	10	13	14	8	8	6	8	-3
Mellanskarv													
<i>Phalacrocorax carbo sinensis</i>	155	818	1325	2758	1061	1373	1821	2125	2098	2379	1959	1750	5
Häger													
<i>Ardea cinerea</i>	236	257	320	350	370	165	124	175	255	225	395	316	
Knölsvan													
<i>Cygnus olor</i>	27	44	53	54	56	58	55	48	49	50	45	34	-2
Grågås													
<i>Anser anser</i>	85	130	126	93	116	120	119	113	105	109	112	111	-1
Kanadagås													
<i>Branta canadensis</i>	3	2	7	4	5	6	7	6	5	3	3	5	-1
Gravand													
<i>Tadorna tadorna</i>	25	30	34	21	37	35	26	26	21	19	18	12	-5
Bläsand													
<i>Anas penelope</i>		2		1		2							
Snatterand													
<i>Anas strepera</i>										1		1	
Stjärtand													
<i>Anas acuta</i>		2											
Gräsand													
<i>Anas platyrhynchos</i>	73	74	74	59	72	70	60	71	63	51	56	68	-2
Skedand													
<i>Anas clypeata</i>	8	9	16	7	14	16	16	12	11	8	9	12	
Vigg													
<i>Aythya fuligula</i>	286	253	231	186	230	237	226	219	222	193	204	235	-1
Ejder													
<i>Somateria mollissima</i>	703	815	815	560	781	864	882	712	804	817	813	987	2
Svärta													
<i>Melanitta fusca</i>	68	58	58	47	65	50	42	37	40	31	29	22	-5
Knipa													
<i>Bucephala clangula</i>					1	1			1				
Storskrake													
<i>Mergus merganser</i>	4	12	15	13	13	17	15	17	15	17	16	8	
Småskrake													
<i>Mergus serrator</i>	41	56	52	44	60	59	55	54	57	59	58	81	3
Strandskata													
<i>Haematopus ostralegus</i>	80	93	93	79	90	82	78	77	74	69	68	49	-3
Större strandpipare													
<i>Charadrius hiaticula</i>	12	19	20	15	22	23	23	20	19	21	20	14	-1
Tofsvipa													
<i>Vanellus vanellus</i>	2	5	3	4	7	9	3	2	5	3	3	5	-2
Rödbena													
<i>Tringa totanus</i>	34	28	32	21	37	33	27	27	31	21	29	12	-3
Storspov													
<i>Numenius arquata</i>	1	2	1	1	1			1			1	1	
Drillsnäppa													
<i>Actitis hypoleucos</i>	6	22	27	23	23	27	30	26	23	23	22	13	-2
Roskarl													

Appendix 1, forts.

Art Species	1984	1990	1991	1992	1993	1994	År Years		1997	1998	1999	2000	%/år %/yr
							1995	1996					
<i>Arenaria interpres</i>	44	63	61	49	56	52	44	38	32	29	24	15	-6
Labb													
<i>Stercorarius stercorarius</i>	3	3	2	3	3	3	5	2	4	4	3	4	4
Skrattmåås													
<i>Larus ridibundus</i>	258	541	871	827	955	703	710	690	710	755	623	296	-3
Fiskmåås													
<i>Larus canus</i>	906	698	726	631	664	614	591	556	578	528	480	406	-3
Silltrut													
<i>Larus fuscus fuscus</i>	24	29	24	20	25	11	3	4	1			2	-11
Gråtrut	1000	1703	1793	1918	2086	2181	2387	2230	2114	1932	1953	1642	
<i>Larus argentatus</i>													
Havstrut	147	235	257	216	272	273	286	272	267	268	284	268	1
<i>Larus marinus</i>													
Småtärna													
<i>Sterna albifrons</i>	5	1	3	3	1						1		
Kentsk tärna													
<i>Sterna sandvicensis</i>		18	25	40	75	1							
Fisktärna													
<i>Sterna hirundo</i>	13	14	22	12	16	22	25	18	16	12	9	8	-4
Silvertärna													
<i>Sterna paradisaea</i>	415	544	554	586	575	534	513	430	423	398	381	362	-4
Skräntärna													
<i>Sterna caspia</i>	47	8	10	8	14	13	21	29	20	30	35	43	70
Tobisgrissla													
<i>Cephus grylle</i>	21	4	4	1	1	2	2	1	2			1	-9
Tordmule													
<i>Alca torda</i>	27	26	55	47	52	52	41	37	21	18	15	30	-5
Skärpiplärka													
<i>Anthus petrosus</i>	48	55	58	44	47	36	36	35	21	21	20	20	-7
Summa Total	4814	6684	7777	8755	7920	7754	8286	8124	8115	8102	7694	6841	

The adrenocortical responses to stress in breeding male Chaffinches *Fringilla coelebs* and Bramblings *F. montifringilla* in Sweden

BENGT SILVERIN & JOHN WINGFIELD

Abstract

There is growing evidence that birds, and possibly other vertebrates, modulate the adrenocortical response to acute stress as measured by increases in plasma levels of corticosterone following capture and handling. Field-endocrine investigations of these adrenocortical responses to capture stress have begun to indicate ecological bases for such endocrine phenomena. One hypothesis states that populations of birds breeding under extreme conditions such as in Arctic and subarctic habitats, where the breeding season also is short, should suppress the adrenocortical response to acute stress so as to allow onset of breeding under potentially severe conditions. To test this we measured increases in circulating levels of corticosterone following capture and handling in a population of male Chaffinches *Fringilla coelebs* breeding in southern Sweden. The dynamics of changes in corticosterone levels during this capture stress protocol were compared with those collected from male Brambling *F. montifringilla* breeding in a subalpine habitat in northern Sweden where conditions are more severe and the breeding season short. Contrary to the predictions, male Bramblings showed a greater adrenocortical response to stress as indicated by

the pattern of corticosterone levels in blood. Both male Bramblings and Chaffinches show marked individual variations in the pattern of corticosterone changes following capture. In Chaffinches the initial corticosterone were negatively correlated with body mass and body size expressed as ratio of body mass to wing length cubed. The percent increase in corticosterone and maximum levels were also correlated with fat score. Male Bramblings showed no relationship of corticosterone dynamics with body condition. Furthermore, there was no relationship to plumage variability (i.e. from black plumage on the head and upper thorax to grey, streaked, female-like males). Although several avian species have been shown to reduce their adrenocortical responsiveness to acute stress in severe environments, these data suggest that other factors may regulate the hypothalamo-pituitary-adrenal cortex axis as well.

Bengt Silverin, Department of Zoology, University of Göteborg, Box 463, S 405 30 Göteborg, Sweden.

John C. Wingfield, Department of Zoology, University of Washington, Box 351800, Seattle, Washington 98195, USA.

Received 3 April 2001, Accepted 20 November 2001, Editor: D. Hasselquist

It has been known for decades that stressful stimuli elicit a marked increase in corticosterone secretion in birds as in other vertebrates (e.g. Holmes & Phillips 1976, Greenberg & Wingfield 1987). Sustained high levels of glucocorticosteroids can inhibit reproduction and in the long term lead to severe debilitation and even death (e.g. Harvey et al. 1984, Greenberg & Wingfield 1987, Moore & Miller 1984, Sapolsky 1992). However, it is becoming clear that the initial rise in glucocorticosteroid secretion may actually trigger beneficial physiological and behavioral changes that redirect the individual away from non-essential activities (such as reproduction, territorial behavior) to emergency activities that directly potentiate survival and avoid the deleterious effects

of chronic stress (Sapolsky 1992, Wingfield 1988, 1994). In birds, these short-term responses have been called “facultative physiological and behavioral patterns” that make up the emergency life history stage (ELHS), and appear to be driven by corticosterone secretion. Extensive evidence from the laboratory shows that corticosterone can suppress reproductive and territorial behaviors; potentiate foraging and irruptive “escape“-like behavior, mobilize glucose, and save energy by increasing night restfulness (see Astheimer et al. 1992, Wingfield 1994, Wingfield et al. 1995, 1998 for details). Additionally, there is also extensive evidence that avian populations in an ELHS in response to a potentially stressful stimulus such as severe weather show elevated

circulating levels of corticosterone (e.g. Wingfield 1988, 1994).

Recent field studies have indicated, however, that some avian populations may modulate their adrenocortical responsiveness to stress either seasonally (i.e. as a function of reproductive status), or within a population, i.e. individual variation (e.g. Wingfield 1994). Originally it was proposed that avian populations that breed in severe environments, especially when the breeding season is very short, should have a suppression of the adrenocortical response to stress. This would be adaptive as it would allow reproduction to proceed despite potentially stressful conditions. Any detrimental influences of a reduced capacity to respond to stress would be greatly outweighed by increased potential reproductive success and thus fitness (Wingfield 1988, 1994). Modulation of the adrenocortical response to acute stress appears to be widespread, at least in birds (Wingfield 1994, Wingfield et al. 1992, 1994a, b, 1995, Silverin 1996, Silverin et al. 1996).

Before designing experiments to determine the mechanisms underlying such modulation of the hypothalamo-pituitary-adrenal cortex axis, it is first necessary to gain some insight into the ecological bases of these phenomena. Why do vertebrates modulate their responsiveness to stress, and is there a single base for this, or has the ability evolved several times for different environmental contingencies. Such knowledge would help greatly in designing appropriate experiments in the laboratory. Field endocrinology techniques allow us to sample free-living individuals in different localities and seasons. In this way we are able to compare adrenocortical responsiveness to stress in many species and populations in relation to their ecological bases. Additionally we can compare different groups for phylogenetic differences.

In this communication we test the hypothesis that avian species nesting in a sub-Arctic region where spring weather is severe and the breeding season very short, have a reduced adrenocortical response to stress that allows nesting to continue despite potentially stressful conditions (e.g. Wingfield 1988, 1994). To obtain an insight into selection pressures during the nesting period we compared the elevation of corticosterone levels in blood of breeding male Chaffinches *Fringilla coelebs* at a temperate zone breeding site in southern Sweden with those of a closely related species, the Brambling *F. montifringilla*, nesting at a subarctic site in Swedish Lapland.

Methods

Study sites

Breeding male Chaffinches were trapped in Japanese mist nets in forest areas near Göteborg (57°42'N), southwest Sweden. These site areas were at Gunnebo, an area with mixed forest and a lake, the Botanical Garden, with rock outcrops and extensive mixed forest including European species as well as trees and plants from the Holarctic region, and Hyssna, a field station of the University of Göteborg, consisting of coniferous boreal forest with scattered broad leaf trees and extensive bogs. Breeding male Bramblings were also trapped in Japanese mist nets but in the vicinity of Ammarnäs in northern Sweden (63°58'N). These sites were in an elfin birch forest near Ammarnäs, and hilly boreal forests with scattered bogs and broad leaf trees at Kraddsele, Bissan and Hübäcken. Both studies were performed in 1994.

Sampling procedures

All birds were removed from the mist net as soon as possible after capture and an initial blood sample collected from a wing vein into a heparinized capillary tube. Each sample (see below) was 30–40 µl in volume. Capillary tubes were sealed at one end with molding clay and stored on ice until return to a field station (within 1–5 hours). Here blood was centrifuged, plasma harvested and stored frozen at -20°C. After blood samples were collected, all birds were banded with a numbered aluminum ring, body mass measured to the nearest 0.1 g, and wing length measured to the nearest 0.5 mm. A further estimate of body size was determined by calculating the ratio of body mass to wing length cubed (see Smith et al. 1994). This ratio adjusts body mass for differences in size. Fat depots in the furculum and abdomen were assessed using an arbitrary scale (see Wingfield & Farner 1978) of 0–5 where 0 = no fat, and 5 = gross bulging fat bodies. For each bird the average of furcular and abdominal fat scores were recorded. Length of the cloacal protuberance measures 8–12 mm in length (e.g. Wingfield & Farner 1993). All birds captured in this study had fully developed cloacal protuberances and were clearly territorial suggesting that they were all in a fully reproductive state.

Plumage rank in male Bramblings

Male Bramblings sampled in the vicinity of Ammanäs showed variation in nuptial plumage from males with solid black feathering on the head, nape and upper back, through males with white, gray and brown specks on black in these regions, to males with heavily streaked gray and brown plumage (i.e. female-like, see Cramp 1992). The most-black males also had brighter brick red plumage on the throat, upper breast and wings. Female-like males had paler and browner red pigment in these regions, often suffused with grey and dark brown streaks. Males were ranked according to plumage type with rank 1 being the most uniformly black and brick red to rank 15, the most female-like and thus with least black and brick red plumage.

Capture stress protocol

When comparing the intensity of adrenocortical responses to stress between breeding male Chaffinches and Bramblings, it was critical that all individuals be stressed in as close to identical manner as possible. In wild birds capture, handling and restraint is known to elicit a marked increase in circulating corticosterone (e.g. Holmes & Phillips 1976, Harvey et al. 1984, Wingfield et al. 1982). We assumed that elevation of circulating corticosterone following capture was comparable across species. This protocol has been applied to a wide spectrum of species (see Schwabl et al. 1991, Wingfield et al. 1992, Wingfield 1994 for details). Approximately 30–40 μ l of whole blood was collected from a wing vein as soon as possible after capture (see above). Time was noted as soon as the bird hit the net and again when the first sample was collected. Most samples were collected within 1–2 minutes and this time group was designated Min 1 for convenience in the figures. Additional samples were then collected at 5, 10, 30 and 60 minutes following capture (i.e. Min 5, Min 10, Min 30 and Min 60 in the figures). Plasma levels of corticosterone in these samples indicated the degree and time course of the response to capture, handling and restraint.

Corticosterone assay

After extraction in dichlorometane, plasma levels of corticosterone were measured by a direct radioimmunoassay method identical to that described by Wingfield et al. (1992). All samples were measured in duplicates, and all were run in one assay to avoid interassay variations. Included in the assay were 3

solvent blanks, and 3 samples from a plasma pool as a check on reliability criteria. Based on these plasma pool samples the accuracy of measurements were 96.3%.

Statistical analysis

Changes in corticosterone levels with time after capture were compared by two-way analysis of variance (ANOVA) between species, and for repeated measures (i.e. time after capture). Within a species, changes in corticosterone were compared by Fisher's Least Significant Difference test (PLSD). Comparisons between species, where appropriate, were made by Student's t-test, unpaired and two tailed.

Comparisons between species of body mass, body size, fat score, initial and maximum corticosterone levels generated during the capture stress protocol, were made. Dynamics of the response included percent increase (i.e. percent increase of plasma corticosterone level from the initial value to its highest level during the capture stress protocol) and rate of increase (i.e. the rate of increase from the initial value to the highest concentration during the capture stress protocol – ng/ml/min) of corticosterone following capture were all compared by Student's t-test or non-parametric Mann-Whitney U-test where appropriate.

To further analyze the dynamics of changes in plasma corticosterone levels during the capture stress protocol, we correlated mensural characters with the dynamics of corticosterone changes. Past investigations have revealed major differences in adrenocortical responsiveness to stress with body condition (see Wingfield 1994, and Wingfield et al. 1995 for full discussion). Spearman Rank Correlation Coefficients were calculated to indicate significant relationships after Bonferroni corrections of Rho.

Since male Bramblings show marked plumage variability, possibly related to age (Cramp et al. 1994), we also correlated plumage rank with mensural characters and measures of corticosterone dynamics described above. Again, Spearman Rank Correlation Coefficients were used to identify significant relationships. Additionally, we grouped male Bramblings into three categories in relation to plumage. One group, "black males" had the most extensive black plumage and bright brick red color. The second group, "intermediate males" had extensive gray and brown specks and streaks on a black and brick red background. The third group, "female-like males" had mostly gray and brown streaks with little

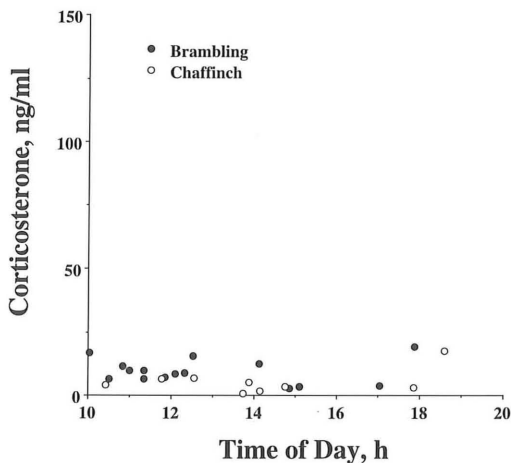
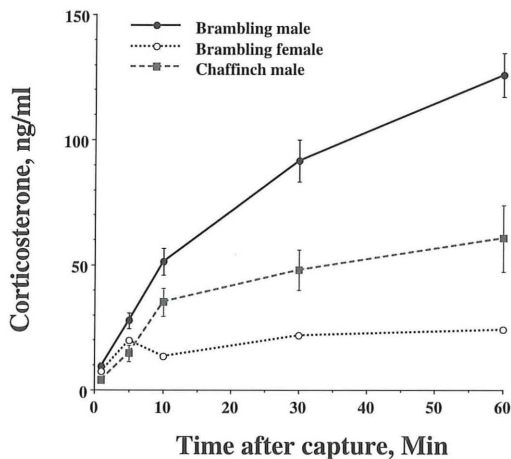


Figure 1. Changes in corticosterone following capture and handling (upper panel) in breeding male Chaffinches and Bramblings, and a single female Brambling. Points are means and vertical lines the standard errors. $N=9$ for Chaffinches and 15 for male Bramblings. The lower panel shows individual corticosterone levels at time Min 1 for both species as a function of time of day.

Förändringar i plasma corticosteron efter fångst och handhavande (time after capture) av häckande hanar av bofink (Chaffinch) och bergfink (Brambling) samt en bergfink-hona (övre figuren). Punkter är medelvärden och vertikala linjer SE. $N=9$ för bofink och $N=15$ för bergfink (hanar). Den undre figuren visar individernas plasma corticosteron nivåer vid tiden Min 1 i relation till tid på dagen för respektive art.

black background, and dull brick red or even brown on the throat and upper breast. Body mass and size, fat score and corticosterone dynamics described above were compared by one-way ANOVA. Significant differences were assessed by Fisher's PLSD

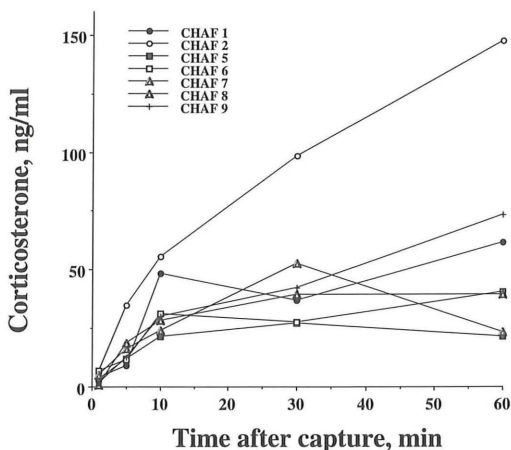
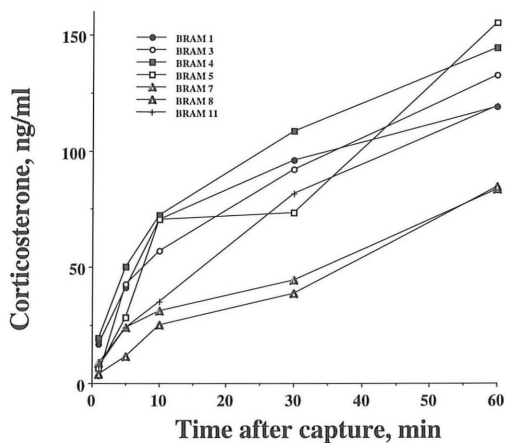


Figure 2. Individual variation in changes of plasma corticosterone levels after capture and handling. Each point is identified as an individual bird. Upper panel refers to Brambling (BRAM) and lower panel to chaffinch (CHAF). Figures after the abbreviations refer to bird number from the data books. Individuell variation i hur plasma corticosteron förändras efter fångst och handhavandet. Varje punkt avser en individ. Övre figuren visar bergfink (BRAM). Nedre figuren visar bofink (CHAF). Siffror efter förkortningarna avser varje fågels identifikationskod (från ringmärkningsprotokollen).

tests for equal sample size and Scheffe's F-test for unequal sample sizes.

Results

Adrenocortical responses to capture stress

Both male Chaffinches and Bramblings showed a marked elevation of corticosterone following capture and handling (Figure 1, upper panel; $F=80.682$,

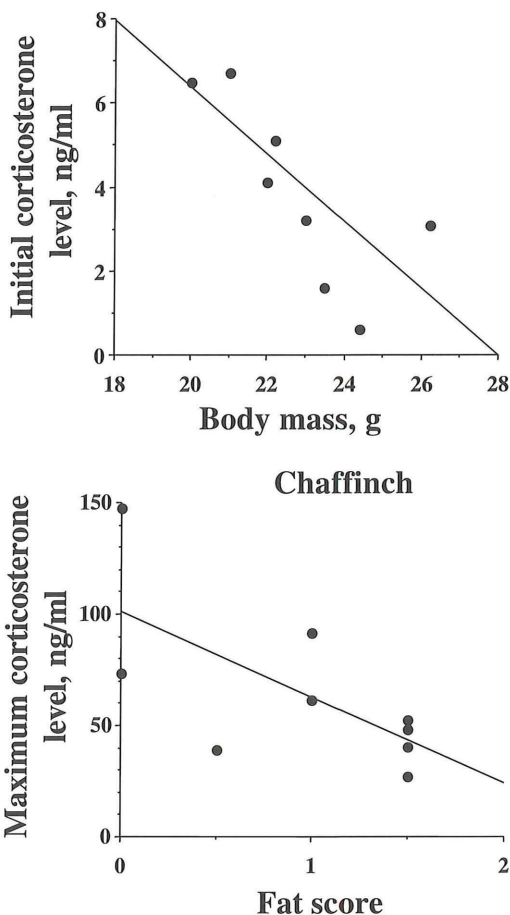
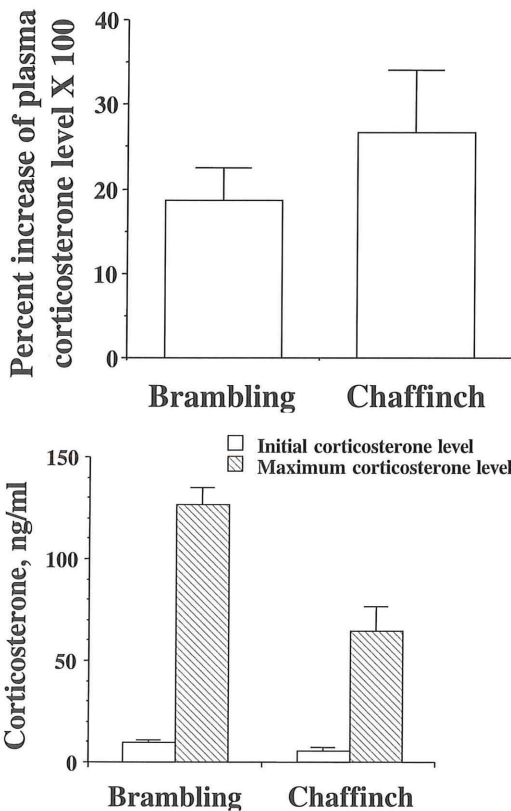


Figure 3. Comparisons between breeding male Bramblings and Chaffinches of corticosterone dynamics following capture and handling. Bars are means and vertical lines SE. N = 9 for Chaffinches and 15 for Bramblings.

Jämförelse av förändringar i plasma corticosteron (% ökning) efter fångst och handhavande av hanar av bergfink och bofink. Staplarna avser medelvärde och vertikala linjer SE. N = 9 för bofink och N = 15 för bergfink.

Figure 4. Correlation of initial corticosterone level (i.e. Min 1) and body mass (upper panel), and percent increase in corticosterone during the capture stress protocol and fat score (lower panel) in breeding male Chaffinches. Line represents best fit regression.

Korrelation mellan initial corticosteron nivå (d.v.s. vid tiden Min 1) och kroppsvikt (body mass; övre figuren), och procent ökning i corticosteron under fångst och handhavande i relation till fettreserver (maximum corticosteron level; undre figuren) hos häckande bofinkshanar. Linjen är den som passar bäst till regressionen.

DF = 4, $p < 0.0004$), although in Bramblings this response was greater ($F = 18.198$, DF = 1, $p < 0.0001$). There was also a significant interaction of species and time after capture ($F = 9.332$, DF = 4, $p < 0.0001$). Initial corticosterone levels (i.e. at Min 1 after capture) showed no obvious variation with time of day (Figure 1, lower panel) in either species suggesting that diel rhythms of corticosterone did not explain the difference in response to capture stress. A single female Brambling was also captured and sampled. Her profile of corticosterone following capture is presented in Figure 1 also (upper panel). The female's profile did not show any considerable increase with handling time, which is in sharp con-

trast to the pattern in male Bramblings, and also different from the pattern in male Chaffinches.

Individual variations in the adrenocortical responses to the capture stress protocol are revealed in Figure 2. In Bramblings all males showed a marked elevation of corticosterone during 60 min of handling but some more than others (see birds BRAM 7 and 8 versus BRAM 4 and 5, Figure 2). In Chaffinches, many males showed a rather muted response (e.g.

Table 1. Spearman Rank correlations of body mass, fat score, and corticosterone dynamics during the capture stress protocol in breeding male Chaffinches *Fringilla coelebs*.

Spearman rank korrelationer mellan kroppsvikt, fettreserver och corticosteron förändringar under fångststress hos häckande hanar av bofink Fringilla coelebs.

Parameter	Initial B level <i>Initial B nivå</i>	Maximum B level <i>Maximal B nivå</i>	% increase in B <i>% ökning av B</i>	Rate of B increase* <i>B ökningstakt</i>
Body mass (n=8) <i>Kroppsvikt (n=8)</i>	Rho = -0.88 z = -2.331 p = 0.02	Rho = -0.62 z = -1.6378 p = 0.102	Rho = 0.19 z = 0.507 p = 0.612	Rho = -0.14 z = -0.378 p = 0.612
Fat score (n=9) <i>Fettreserver (n=9)</i>	Rho = 0.211 z = 0.600 p = 0.551	Rho = -0.61 z = -1.714 p = 0.0865	Rho = -0.77 z = -2.171 p = 0.03	Rho = -0.580 z = -1.640 p = 0.101
Body size** <i>Kroppstorlek</i>	Rho = -0.88 z = -2.331 p = 0.02	Rho = -0.57 z = -1.151 p = 0.131	Rho = 0.37 z = 0.982 p = 0.326	Rho = -0.24 z = -0.63 p = 0.529

* Measured in ng/ml/min. *Mätt i ng/ml/min.*

** Ratio of mass/wing length cubed $\times 10^{-5}$. *Kroppsvikt/vinglängden³ $\times 10^{-5}$.*

After Bonferroni correction applied, $\alpha = 0.02$. *Efter Bonferroni korrektion, $\alpha = 0.02$.*

CHAF 5 and 6) whereas others underwent a marked increase in corticosterone (e.g. CHAF 2, Figure 2).

Comparisons between Bramblings and Chaffinches

Body masses were not different between the two species (Brambling = 22.29 ± 0.33 g, $n = 15$; Chaffinch = 22.79 ± 0.69 g, $n = 8$; $t = -0.747$, $p = 0.464$) and neither was fat score (Brambling = 0.60 ± 0.15 , $n = 15$; Chaffinch = 0.94 ± 0.21 , $n = 9$; $t = -1.37$, $p = 0.18$). Indeed on a scale of 0–5, both species were lean. If body mass was adjusted for body size (i.e. the ratio of body mass to wing length cubed), there was still no difference between species (Brambling = $3.20 \pm 0.04 \times 10^{-5}$; Chaffinch = $3.26 \pm 0.11 \times 10^{-5}$). Initial levels of corticosterone (i.e. Min 1) were also not different (Figure 3 upper panel, $t = 1.937$, $p = 0.066$, $DF = 22$), but maximum corticosterone levels generated during the capture stress protocol were highly significantly greater in breeding male Bramblings (Figure 3 upper panel, $t = 4.272$, $p = 0.0003$, $DF = 22$). This difference appeared to be due to the rate of corticosterone increase in ng/ml/min (Figure 3 lower right panel, $t = 3.833$, $p = 0.0009$, $DF = 22$) and not the percent increase in corticosterone levels (Figure 3 lower left panel, $t = -1.088$, $p = 0.289$, $DF = 22$).

There was no relationship between initial corti-

costerone level, percent increase, rate of increase or maximum level generated during the stress protocol with body mass, body size or fat score in male Bramblings (data not shown). However, in the Chaffinch, there was a significant negative relationship between initial (i.e. Min 1) corticosterone level with body mass and body size (Figure 4, Table 1), but a similar relationship with maximum corticosterone levels was not significant (Table 1). Percent increase in corticosterone level during the capture stress protocol also showed an almost significant negative relationship with fat score. Maximum corticosterone levels and fat score were not quite significantly correlated (Table 1). All other relationships were not significant (Table 1).

Plumage variability in male Bramblings

There were no significant relationships between rank with body mass, body size, fat score or any of the dynamics of changes in corticosterone levels following the capture stress protocol (Table 2). If the ranks were divided up into three groups (black males, intermediate and female-like males), ANOVA revealed no significant differences in any of the above parameters (Table 3). These tests, however, are based on rather small sample sizes for each

Table 2. Spearman rank coefficients of plumage rank with body mass, fat score and corticosterone (B) dynamics in breeding male Bramblings *Fringilla montifringilla*.

Resultat av Spearman rank korrelationer mellan dräkt-ranking (en 15-gradig skala från honligt gråvatrad till helsvart dräkt) och kroppsvikt, fettreserver och corticosteron (B) förändringar under fångststress hos häckande hanar av bergfink *Fringilla montifringilla*.

Parameter	Rho	z	p
Body mass <i>Kroppsvikt</i>	0.18	0.676	0.50
Body size [†] <i>Kroppstorlek</i>	0.20	0.735	0.46
Fat score <i>Fettreserver</i>	-0.13	-0.501	0.62
Initial B level <i>Basnivå för B</i>	-0.23	-0.869	0.38
Maximum B <i>Maximal B nivå</i>	-0.28	-1.069	0.28
% increase in B <i>% ökning i B</i>	0.05	0.200	0.84
Rate of B increase* <i>B ökningstakt</i>	-0.30	-1.109	0.27

[†]Ratio of mass/wing length cubed $\times 10^{-5}$. *Kroppsvikt/vinglängden³ $\times 10^{-5}$* .

*Measured in ng/ml/min. *Mätt i ng/ml/min.*

group, and it is worth to note that black males had 20–30% higher levels of initial and maximum corticosterone levels as compared with intermediate and female-like males.

Discussion

The initial hypothesis was that bird species breeding in an unpredictable sub-arctic habitat should have a reduced adrenocortical response to stress as compared to those breeding in a more stable temperate habitat. Although the hypothesis has gained support from a study on the Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* (Silverin et al. 1996) breeding in exactly the same areas as Chaffinches and Bramblings in-

cluded in the present study, the results from the latter two species did not support the hypothesis. Although there were marked individual variations in the adrenocortical response to stress, male Bramblings, breeding at Ammarnäs in northern Sweden, showed a greater response than did male Chaffinches breeding at Göteborg in southwest Sweden. These contradictory results indicate that other factors than an unpredictable environment and a short breeding season also must be involved in the evolution of the avian stress response. Similar results have been found for the Arctic breeding Gambel's White-crowned Sparrow *Zonotrichia leucophrys gambelii* in northern Alaska (Romero et al. 1997).

The stress response pattern observed among male Chaffinches agrees with the expected pattern, and also with that observed in male Willow Warblers breeding in the same areas in southwest Sweden (Silverin et al. 1996). That is, exposing Chaffinches and Willow Warblers from southern Sweden to stress causes plasma levels of corticosterone to increase rapidly. Such an increase may redirect the behaviour of the breeding bird away from reproduction toward "survival" by affecting behaviours such as dispersal, territoriality and food searching (Dolink & Blyumental 1967, Wingfield & Silverin 1986, Silverin 1986, Astheimer et al. 1992, Silverin 1996). Chaffinches may start egg clutches from late April to mid-June, but up to 90% of the nests within a population may be taken by different predators (Svensson 1978, Hanski & Laurila 1993). Although two successful broods are unusual for Chaffinches, they may lay up to three replacement clutches following clutch loss, and the building of a new nest may begin already within a couple of days after nest desertion (Newton 1964). Obviously, nest-losses must be an important factor in the selection of the reproduction strategy of the Chaffinch. However, temporarily elevated levels of corticosterone are not likely to result in dramatic effects on the reproductive success of Chaffinches as they obviously return to egg-laying rapidly after nest desertion and as they can produce eggs during a rather long period of time. A rapid increase in plasma levels of corticosterone might be adaptive since it may initiate short-lasting dispersal behaviour, and give the Chaffinch a possibility to lay the new clutch in an area with a lower predation pressure.

Despite the fact that the Brambling is one of the most common bird species in the Fennoscandian subalpine forests, its winter behaviour is better known than its behaviour during the breeding season. Although Chaffinches and Bramblings are two closely

Table 3. Comparison of body mass, fat score and corticosterone dynamics in male Bramblings *Fringilla montifringilla* grouped as to plumage type.

Kroppsvikt, fettreserver och corticosteron (B) förändring under fångststress för bergfinkhanar *Fringilla montifringilla med olika dräktfärg (svarta, intermediära resp. honlika hanar).*

Parameter	Male plumage <i>Handräkt</i>			ANOVA
	Black <i>Svart</i>	Intermediate <i>Intermediär</i>	Female-like <i>Honlik</i>	F (p)
Body mass <i>Kroppsvikt</i>	21.9 ± 0.35	22.7 ± 0.82	22.3 ± 0.51	0.41 (0.67)
Body size [§] <i>Kroppsstorlek</i>	3.1 ± 0.08	3.2 ± 0.07	3.2 ± 0.07	1.11 (0.36)
Fat score <i>Fettreserver</i>	0.9 ± 0.29	0.3 ± 0.20	0.6 ± 0.24	1.46 (0.27)
Initial B level <i>Basnivå för B</i>	11.3 ± 2.22	8.6 ± 2.40	8.4 ± 2.28	0.47 (0.64)
Maximum B <i>Maximal B nivå</i>	144.7 ± 17.7	116.3 ± 17.1	117.6 ± 4.66	1.23 (0.32)
% increase in B <i>% ökning i B</i>	14.4 ± 2.89	22.43 ± 10.48	18.84 ± 5.80	0.32 (0.73)
Rate of B increase* <i>B ökningstakt</i>	2.2 ± 0.29	2.0 ± 0.26	1.8 ± 0.09	0.79 (0.48)

[§]Ratio of mass/wing length cubed x 10⁻⁵. *Kroppsvikt/vinglängden*³ x 10⁻⁵.

*Measured in ng/ml/min. *Mätt i ng/ml/min.*

related species their breeding strategies differ markedly. For example, in their choice of breeding grounds Chaffinches are highly site-tenacious, while Bramblings change their breeding areas each year. Bramblings arrive later on the breeding grounds in the north than do Chaffinches. In a study in northern Finland (same latitude, but lower altitude, as Ammannäs) Chaffinches started to establish territories around 20 April, and the last territory established, with a successful nesting, occurred 12 June. The corresponding dates for Bramblings were 9 May and 28 June (Mikkonen 1985). Female Bramblings appear on the breeding grounds before males have established territories. This situation is in contrast to that in Chaffinches where the first females arrive about one week after males have started to establish their territories. Bramblings nest in loose aggregations of 2–8 pairs, and the male defends a small unstable song-territory centered around the female and the vicinity of the nest, whereas male Chaffinches spread out singly and defend their own large territories (Mikkonen 1985). As a result of their nomadic tendency during the breeding season, the

density of the breeding population of Bramblings varies enormously between years at Ammannäs (Cederholm et al. 1974, Enemar et al. 1984, Lindström 1987). In certain years more than half of the Brambling population may abandon their nests and the breeding area as a result of reduced insect abundance. In such years production of fledglings in the population can be almost nil, whereas the fledgling production of other insectivorous species such as the Willow Warbler is unaffected (Hogstad 1982). Hogstad concluded that Bramblings are poorly adapted to a variable food situation, and that they are more vulnerable to decreasing food availability during the breeding season than other insect feeders in the subalpine birch forest. He assumes that the availability of insects in some way affects the physiological mechanisms regulating the breeding behaviour of the Bramblings.

Bramblings are also known to frequently abandon their territories in bad weather, and aggregate in flocks to feed for several days. Eventually they leave the breeding area permanently (Mikkonen 1981, 1984). It is to be noted that new nests are not found

in an area where large numbers of Brambling nests have been abandoned (Enemar, pers. comm.). Despite a catastrophic reproductive outcome in one year, breeding density the next year can be higher. Some internal factor must initiate this dispersal behaviour of the bramblings, and corticosterone is a prime suspect. Bad weather situations are known to increase adrenal secretion of corticosterone in more southerly breeding species (e.g. Wingfield 1984, 1988). That reduced food availability also may elevate corticosterone levels in free-living birds have been shown in several studies (Rohwer & Wingfield 1981, Schwabl et al. 1985, Wingfield 1988). The intensity with which Bramblings responded to handling stress makes it most likely that they also respond to a bad weather situation and to food restrictions with a rapid increase in plasma levels of corticosterone. Especially since it is known that a lean male brambling may lose up to 6% of its body weight during one day of bad weather (Hogstad 1982). However, not only will elevated corticosterone levels make territorial birds abandon their territories, but also increase their foraging activity (Silverin 1986, Astheimer et al. 1992). As elevated plasma levels of corticosterone can induce dispersal behaviour in birds (Wingfield & Silverin 1986, Silverin 1996), the observed stress response can explain why Bramblings abandon their nests more easily than other species. This conclusion is supported by the observation that there does not seem to exist a population of floating Willow Warblers at Ammarnäs (a species with a reduced stress response), whereas there is a large population of floating Bramblings, dominated by males, in the same area (Cederholm et al. 1974).

How come that the adrenocortical response to stress in male Bramblings does not show the same pattern as that seen in male Willow Warblers breeding in the same northern sub-arctic habitat, i.e. a reduced stress response (Silverin et al. 1996), but that the stress response is even more pronounced than that observed in Chaffinches breeding in south-west Sweden? Perhaps this difference has evolved as a result of differences in lifetime expectancies. A breeding Willow Warbler has a very small chance to survive till the following breeding season. Consequently, a willow warbler breeding in a northern unpredictable climate should make every effort possible to produce offspring from its first clutch during its first year of breeding, even at the cost of eventually reducing its survival rate till the coming year. Bramblings, on the other hand, have significantly longer lifetime expectancy than willow warblers, 2–

3 years. In response to detrimental changes in the environment a long-lived species like the Brambling can make a decision between increasing its investments in current reproduction or instead invest in future reproduction. Several field studies on birds have shown that increasing the parental investments in raising the current brood reduces the winter survival rate or future fecundity of the parents (Krebs & Davies 1991). Furthermore, stress can have adverse effects on parasite load and immunocompetence and this may be mediating the reduction in survival and future reproduction (Wingfield & Silverin 2001). Thus Bramblings may, contrary to the Willow Warbler, eventually increase their lifetime reproductive success by abandoning their nests with eggs or nestlings in years with low insect availability. Instead they increase their own foraging activity and invest in a new clutch somewhere else the following year. Increasing corticosterone levels, as a result of some environmental stressor, would most likely induce the necessary dispersal behaviour. Wingfield et al. (1995) found no effect of longevity on the adrenocortical stress response across many avian taxa. However, this result may have been confounded by broad phylogenetic differences. Further comparisons of adrenocortical responses to stress in closely related taxa with different longevity are essential to clarify this issue.

Acknowledgement

This study was supported by grants from the Swedish National Science Research Council, the "Schwartz foundation" and "Kungl. Vetenskaps- och Vitterhetssamhället" to BS, and a grant from the Office of Polar Programs, National Science Foundation U.S.A. to JCW. We acknowledge Barbro Löfnertz for the technical assistance with the corticosterone assay, and Björn Arvidsson for the time consuming assistance with the field work.

References

- Astheimer, L.B., Buttemer, W.A. & Wingfield, J.C. 1992. Interactions of corticosterone with feeding, activity and metabolism in passerine birds. *Ornis Scand.* 23: 355–365.
- Cederholm, G., Flodin, L.Å., Fredriksson, S., Gustafsson, S., Jacobsson, S. & Petersson, L. 1974. Ett försök att med nätfångst och ringmärkning bestämma andelen icke häckande fåglar i en småfågelpopulation. *Fauna och Flora* 4: 134–145.
- Cramp, S. 1992. *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa: The Birds of Western Palearctic*. Vol. VI. Oxford University Press, Oxford.
- Dolnik, V.R. & Blymental, T.I. 1967. Autumnal premigratory

- and migratory periods in chaffinches (*Fringilla coelebs*) and some other temperate zone passerine birds. *Condor* 69: 435–468.
- Enemar, A., Nilsson, L. & Sjöstrand, B. 1984. The composition and dynamics of the passerine bird community in a subalpine birch forest, Swedish Lapland. A 20-year study. *Ann. Zool. Fennici* 21: 321–338.
- Greenberg, N. & Wingfield, J.C. 1987. Stress and reproduction: reciprocal relationships, Pp. 389–426 in *Reproductive Endocrinology of Fishes, Amphibians and Reptiles* (D.O. Norris & R.E. Jones, eds.). Wiley, New York.
- Hahn, T.P., Wingfield, J.C., Mullen, R. & Deviche, P. 1995. Endocrine bases of spatial and temporal opportunism in Arctic-breeding birds. *Am. Zool.* 35: 259–273.
- Hanski, I.K. & Laurila, A. 1993. High nest predation rate in the Chaffinch. *Ornis Fenn.* 70: 65–70.
- Harvey, S., Phillips, J.G., Rees, A. & Hall, T.R. 1984. Stress and adrenal function. *J. Exp. Zool.* 232: 633–645.
- Hogstad, O. 1982. Seasonal and daily weight variation of adult Bramblings *Fringilla montifringilla* during the breeding season. *Fauna norv. Ser. C, Cinclus* 5: 59–64.
- Holmes, W.N. & Phillips, J.G. 1976. The adrenal cortex of birds. Pp. 293–420 in *General and Comparative Endocrinology of the Adrenal Cortex* (Chester-Jones & I. Henderson eds.). Academic Press, New York.
- Krebs, J.R. & Davies, N.B. 1991. *Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach*. Blackwell, Oxford.
- Lindström, Å. 1987. Breeding nomadism and site tenacity in the brambling *Fringilla montifringilla*. *Ornis Fenn.* 64: 50–56.
- Mikkonen, A.V. 1981. The time of spring migration of the chaffinch *Fringilla coelebs* and the brambling *F. montifringilla* in northern Finland. *Ornis Scand.* 12: 194–206.
- Mikkonen, A.V. 1984. Spring flocking of the *Fringilla coelebs* and the brambling *F. montifringilla* in northern Finland. *Ornis Fenn.* 61: 33–53.
- Mikkonen, A.V. 1985. Establishment of breeding territory by the chaffinch *Fringilla coelebs*, and the brambling, *F. montifringilla*, in northern Finland. *Ann. Zool. Fennici* 22: 137–156.
- Moore, F.L. & Miller, L.J. 1984. Stress-induced inhibition of sexual behavior: corticosterone inhibits courtship behaviors of a male amphibian (*Taricha granulosa*). *Horm. Behav.* 18: 400–410.
- Newton, I. 1964. The breeding biology of the chaffinch. *Bird Study* 11: 47–89.
- Rohwer, S.A. & Wingfield, J.C. 1981. A field study of social dominance, plasma levels of luteinizing hormone and steroid hormones in wintering Harris' sparrows. *Z. Tierpsychol.* 57, 173–183.
- Romero, L.M., Ramenofsky, M. & Wingfield, J.C. 1997. Season and migration alters the corticosterone response to capture and handling in an arctic migrant, the white-crowned sparrow (*Zonotrichia leucophrys gambelii*). *Comp. Biochem. Physiol.* 116C: 171–177.
- Sapolsky, R.M. 1992. Neuroendocrinology of the stress-response. Pp. 287–324 in *Behavioral Endocrinology* (J.B. Becker, S.M. Breedlove & D. Crews, eds.). MIT Press, Cambridge.
- Schwabl, H., Wingfield, J.C. & Farner, D.S. 1985. Influence of winter on endocrine state and behaviour in European blackbirds (*Turdus merula*). *Z. Tierphysiol.* 68: 244–252.
- Schwabl, H., Bairlein, F. & Gwinner, E. 1991. Basal and stress-induced corticosterone levels of garden warblers, *Sylvia borin*, during migration. *J. Comp. Physiol.* 161: 576–580.
- Silverin, B. 1986. Corticosterone-binding proteins and behavioral effects of high plasma levels of corticosterone during the breeding period in the pied flycatcher. *Gen. Comp. Endocrinol.* 64: 67–74.
- Silverin, B. 1997. The stress response and autumn dispersal behaviour in willow tits. *Anim. Behav.* 53: 67–74.
- Silverin, B., Arvidsson, B. & Wingfield, J.C. 1997. The adrenocortical response to stress in breeding willow warblers *Phylloscopus trochilus* in Sweden: effects of latitude and gender. *Functional Ecol.* 11: 376–384.
- Smith, G.T., Wingfield, J.C. & Veit, R.R. 1994. Adrenocortical response to stress in the common diving-petrel, *Pelecanoides urinatrix*. *Physiol. Zool.* 67: 526–537.
- Svensson, B.W. 1978. Clutch dimensions and aspects of the breeding strategy of the chaffinch *Fringilla coelebs* in northern Europe: a study based on egg collections. *Ornis Scand.* 9: 66–83.
- Wingfield, J.C. (1984). Effects of weather on reproduction. *J. Exp. Zool.* 232, 589–594.
- Wingfield, J.C. (1988). Changes in reproductive function of free-living birds in direct response to environmental perturbations. Pp. 121–148 in *Processing of Environmental Information in Vertebrates* (M.H. Stetson, ed.). Springer-Verlag, Berlin.
- Wingfield, J.C. (1994). Modulation of the adrenocortical response to stress in birds. Pp. 520–528 in *Perspectives in Comparative Endocrinology* (K.G. Davey, R.E. Peter & S.S. Tobe, eds.). National Research Council of Canada, Ottawa.
- Wingfield, J.C. & Farner, D.S. 1978. The endocrinology of a naturally breeding population of the white-crowned sparrow (*Zonotrichia leucophrys pugetensis*). *Physiol. Zool.* 51: 188–205.
- Wingfield, J.C. & Silverin, B. 2001. *Ecophysiological studies of hormone-behavior relations in birds*. In *Hormones Brain and Behavior* (A.P. Arnold, A.M. Etgen, S.E. Fahrbach & R.T. Rubin, eds.) Academic Press, New York. In press.
- Wingfield, J.C., Smith, J.P. & Farner, D.S. 1982. Endocrine responses of white-crowned sparrows to environmental stress. *Condor* 84: 399–409.
- Wingfield, J.C., and Silverin, B. (1986). Effects of corticosterone on territorial behavior of free-living male song sparrows, *Melospiza melodia*. *Horm. Behav.* 20: 405–417.
- Wingfield, J.C., Vleck, C.M. & Moore, M.C. 1992. Seasonal changes in the adrenocortical response to stress in birds of the Sonoran desert. *J. Exp. Zool.* 264: 419–428.
- Wingfield, J.C. & Farner, D.S. 1993. The endocrinology of wild species. Pp. 163–327 in *Avian Biology*, vol. 9 (D.S. Farner, J.R. King & K.C. Parkes, eds.). Academic Press, New York.
- Wingfield, J.C., Deviche, P., Sharbaugh, S., Astheimer, L.B., Holberton, R., Suydam, R. & Hunt, K. 1994a. Seasonal changes of the adrenocortical responses to stress in redpolls, *Acanthis flammea*, in Alaska. *J. Exp. Zool.* 270: 372–380.
- Wingfield, J.C., Suydam, R. & Hunt, K. 1994b. The adrenocortical responses to stress in snow buntings (*Plectrophenax nivalis*) and lapland longspurs (*Calcarius lapponi-*

cus) at Barrow, Alaska. *Comp. Biochem. Physiol.* 108: 299–306.

Wingfield, J.C., Kubokawa, K., Ishida, K., Ishii, S. & Wada, M. 1994c. The adrenocortical response to stress in male bush warblers, *Cettia diphone*: a comparison of breeding populations in Honshu and Hokkaido, Japan. *Zool. Sci.* 12: 615–621.

Wingfield, J.C., O'Reilly, K.M. & Astheimer, L.B. 1995. Ecological bases of the modulation of adrenocortical responses to stress in Arctic birds. *Am. Zool.* 35: 285–294

Wingfield, J.C., Breuner, C., Jacobs, J., Lynn, S., Maney, D., Ramenofsky, M. & Richardson, R. 1998. Ecological bases of hormone-behavior interactions: the "Emergency Life History Stage". *Am. Zool.* 38: 191–206.

Sammanfattning

Stresskänslighet hos häckande hanar av bofink och bergfink i Sverige

Väl känt är att ett brett spektrum av miljöstimuli ökar binjurens corticosteronsekretion hos frilevande fåglar, d.v.s. fåglarna blir stressade. Om stressen blir långvarig (dagar eller längre) kan effekterna bli dramatiska och ofta leda till individens död. Det finns få exempel på att frilevande djur utsätts för en kronisk stress (något som däremot är vanligt hos burhållna djur). Dock utsätts frilevande djur regelbundet – dock med oförutsägbara tidsintervaller – för kortvarig (akut) stress av olika slag. Senare års forskning har klart visat att den stressinducerade ökningen av corticosteronsekretionen inducerar fakultativa fysiologiska och beteendemässiga förändringar som anpassar individen till de rådande miljöbetingelserna. Det snabbaste svaret på en akut stressituation är oftast att individen försätts i ett "slåss eller fly" tillstånd. Detta svar regleras av det s.k. SAMS-systemet. Förenklat uttryckt innebär detta att binjuremärgen sekundsnabbt svarar på miljöstimuli i form av ett omedelbart avgivandet av adrenalin och noradrenalin. Mer långsiktiga förändringar regleras av ett annat system – det s.k. HPA-systemet (hypothalamus-hypofys-binjure axeln). Även detta system aktiveras av en akut stressituation, men svaret kommer först 2–3 minuter efter det att individen börjat utsättas för stressen. När HPA-systemet aktiveras ökar binjurebarkens produktion och sekretion av hormonet corticosteron. Djuret är normalt maximalt stressat efter 30–60 minuter exponering. Den ökade corticosteronsekretionen inducerar förändringar (andra än vad SAMS-systemet gör) i beteende och fysiologi så att fortplantnings- och revirbetenande reduceras (eller t.o.m. försvinner helt). Hormonet ökar individens födosöksaktivitet, ökar dess flyttningssoro, mobiliserar glukosreserver i kroppen mm.

Allt för att undvika att hamna i en kronisk stressituation.

Fåglarnas stresskänslighet modifieras emellertid av en mängd faktorer, t.ex. tid på säsongen och häckningsfas, engagemang i föräldraskap, populationstäthet, ålder, social status och näringsstatus. En ökad stresskänslighet innebär en snabbare och kraftigare ökning av corticosteronsekretionen och därmed en förändring av fågelns beteende från fortplantning till överlevnad. Man har därför antagit att fåglar (arter eller populationer) som häckar i karga, hårda miljöer (t.ex. i arktiska eller alpina miljöer) med snabba, oförutsägbara miljöförändringar (t.ex. dåligt väder) och kort häckningsäsong, bör vara ganska okänsliga för stresspåverkan. Att så är fallet har också visats i ett antal undersökningar. Detta gäller även fåglar i subalpina miljöer i Sverige. Exempelvis är lövsångare som häckar i den svenska fjällvärlden relativt okänsliga för stress, medan lövsångare i södra Sverige är mycket stresskänsliga. Detta medför bland annat att en lövsångare i Lappland som under några dagar utsätts på dagstemperaturer under +5C[∞] inte överger sitt bo (stressfaktorn, d.v.s. den låga temperaturen, är inte tillräckligt stark för att inducera en ökad stresshormonsekretion), medan häckande lövsångare i södra Sverige som utsätts för dagstemperaturer under +10C[∞] normalt överger sina bon därför att det "kalla" vädret stressar fåglarna (ökar corticosteronsekretionen). Den därmed ökade corticosteronsekretionen omdirigerar beteendet från t.ex. ruvning till födosök och övergivande av boet. Att det verkligen är hormonet som åstadkommer dessa beteendeförändringar kan experimentellt relativt lätt visas genom så kallade "replacement studies". Den här förelagda studien testar hypotesen om att bergfinkar som häckar i subalpina regioner i norra Sverige har en lägre stresskänslighet än systerarten bofink som häckar i södra Sverige.

Fåglarnas stresskänslighet testades med en standardiserad, internationellt använd, metod. Omedelbart efter att fågeln fastnat i ett slöjnat (d.v.s. inom 2 minuter) tas ett första blodprov (20–30 µl) från vingvenen. Därefter stoppas fågeln i en tygpåse och förvaras där under en timme. Med vissa bestämda intervall (5, 10, 30, 60 minuter) tas fågeln fram och ett nytt blodprov tas. Härmed kan vi få fram *hur snabbt* fågeln reagerar på stressen och *hur mycket* den stressas. Efter sista blodprovet släpps fågeln åter fri. Om fågeln ej utsätts för ytterligare stressorer kommer stresshormonhalterna normalt att vara tillbaka vid utgångsläget (d.v.s. nivån för en ostressad individ) efter 3–4 timmar. Påsen fungerar således som stressfaktor. Blodproverna centrifugeras, plas-

man fryses och analyseras vid ett senare tillfälle på sitt hormoninnehåll.

Studierna genomfördes 1994 på häckande bergfinkhanar i fjällbjörkskog i Ammarnäs (Lycksele lappmark), samt på häckande bofinkhanar lövskogsområden i Göteborg.

Resultaten var entydiga och *stödde ej* den uppsatta hypotesen. Både bofink och bergfinkshanarna visade sig vara extremt stresskänsliga. Detta innebär att bofinken följde det förväntade mönstret, men ej bergfinken. En enda bergfinkshona fångades. Denna enda individ visade, tvärt emot hanarna, en låg stresskänslighet. Där fanns inga skillnader i kroppsmassa eller fettindex mellan bofink och bergfinkshanarna. Detta även om kroppsmassan justerades för kroppsstorlek. De basala corticosteronnivåerna skiljde sig inte åt mellan arterna. Däremot ökade hormonnivåerna till signifikant högre koncentrationer i bergfinkshanarna än i bofinkshanarna – alltså tvärt mot vad hypotesen förutsade. Några samband mellan corticosteronhalterna eller hur snabbt hormonnivåerna ökade och kroppsstorlek eller fettupplagring kunde inte hittas. Resultaten antyder att även andra faktorer än miljöns oförutsägbarhet och tiden tillgänglig för fortplantning är av betydelse för selektion av fåglars stresskänslighet. Bergfinkar är väl kända för sitt nomadiska beteende, något som gör att populationstätheten i en fjälldal kan variera kraftigt mellan åren. Välkänt är också att bergfinkarna vissa år med låg insektstillgång helt kan överge sina bon, med ett mycket lågt antal utflugna ungar som resultat. Detta samtidigt som

ungfågelproduktionen hos andra insektsätande arter i samma fjällbjörkskog, t.ex. lövsångare, påverkas mycket lite. Bergfinken tycks dåligt anpassad till en varierad näringstillgång och därmed mer sårbar än andra arter om av någon anledning insektstillgången sjunker under häckningssäsongen. Likaså är det känt att bergfinkar lätt överger sina bon vid dåligt väder och kan samla ihop sig, även under häckningstiden, i stora flockar. Huruvida de återupptar häckningen någon annan stans är inte känt. Dessa beteenden måste initieras av någon inre fysiologisk mekanism och den troliga faktorn är ökad corticosteronsekretion. Den höga stresskänslighet som bergfinken uppvisar mot fångst och hanterande gör det högst sannolikt att de är lika känsliga för perioder med liten matförekomst och perioder med dåligt väder. Båda tillstånden är välkända stressfaktorer som kan öka corticosteronsekretionen hos djur. De här framtagna resultaten kan således förklara de beteendekologiska skillnader som t.ex. lövsångare och bergfink uppvisar vid extrema närings- och vädersituationer i fjällen. Varför har dessa skillnader utselekerats? Kanske beror det på att bergfinken har en längre förväntad livslängd än lövsångaren och att den därigenom har råd att vänta ett år med fortplantningen om miljöbetingelserna är dåliga. Något som lövsångaren, med en kortare förväntad livslängd, ej har. Troligen ökar bergfinken sin livslånga fortplantningsframgång om den struntar i att häcka under år då möjligheterna att föda upp optimalt antal ungar är små, och då istället koncentrerar sig på att själv äta den mat den hittar.

Effects of restoration and management regime on the avifaunal composition on Swedish wet meadows

MAGNUS HELLSTRÖM & ÅKE BERG

Abstract

The present study is an attempt to evaluate the effects of restorations and management regimes on the breeding bird fauna on wet meadows in southern Sweden. A significant population change following a restoration was noted for nine of the 34 studied species and, additionally, several species showed non-significant trends. Species positively affected by restorations generally show a declining national trend. Furthermore, a species was more likely to increase if a breeding population was present before the restoration was initiated. The effects of management regimes were somewhat ambiguous, probably due to the fact that the defined management regimes were based on relatively coarse classifications (grazing, mowing or mowing combined with grazing). A subsequent test showed that associ-

ations with area and type of surrounding habitat were of equal importance for the breeding bird fauna as the choice of management regime. Information was obtained for only 15 meadow areas, and in order to attain a larger database concerning the effects of wet meadow restorations and management regimes, a simple standard protocol is suggested.

Magnus Hellström, Department of Conservation Biology (SLU), Box 7002, 750 07 Uppsala (also Larmgatan 10, 392 32 Kalmar, Sweden)

Åke Berg, Department of Conservation Biology (SLU), Box 7002, 750 07 Uppsala, Sweden (also Swedish Biodiversity Centre (SLU), Box 7007, 750 07 Uppsala, Sweden)

Received 5 April 2001, Accepted 22 October 2001, Editor: A. Brodin

Introduction

The agricultural landscape is the dominating habitat in Europe, covering more than half of the land-surface of the European Union (Pain et al. 1997). Long-term reductions of bird populations in farmlands have attracted attention all over Western Europe, e.g. in Britain, Germany, Finland and Sweden (Busche 1994, Pain et al. 1997, Robertson & Berg 1992, Soikkeli & Salo 1979), and similar trends are also known from North America (Herkert 1994). For most species, the cause of the observed population declines is not known, but modernisation of farming has been viewed as the probable cause (Marchant et al. 1990, Robertson & Berg 1992, Tucker & Heath 1994, Fuller et al. 1995).

The present Swedish agricultural landscape is very different from the one a few generations ago. An increasing human population in the 19th century required larger and more efficient food-production and significant areas of wetlands were drained for the purpose of gaining arable land and cultivated pastures. This resulted in the disappearance of large

areas of breeding habitat for wetland birds (Gerell 1988). In the provinces of Skåne and Mälardalen more than 90% of the total wetland area has disappeared (SNV 1998).

The modernisation of farming after World War II changed the farmland landscape to a great extent. Fewer, but considerably larger, farming units were required to increase the efficiency. This resulted in the disappearance of edge-habitats, e.g. gravel pits, stonewalls, ditches and hedges, all of which are important habitats for the bird fauna (Gerell 1988, O'Connor & Shrubbs 1986). Tractors and industrial fertilisers improved the efficiency of farming significantly and the use of chemicals in agriculture increased dramatically during the same period. Pesticides like DDT, which causes sub-lethal damage in the reproduction organs of many organisms, were used extensively (Odsjö 1988).

Consequently, many of the smaller farms disappeared in the middle of the 20th century due to rationalisation (Gerell 1988). This resulted in a reduction of the total farmland area in Sweden, e.g.

large areas of pastures turned into forests. By the end of the 1960s this transformation of the landscape was proceeding at a rate of about 50,000 ha per year (Larsson 1969).

In addition, the number of dairy cattle in Sweden decreased from 1.7 million in 1900 to 0.44 million in 1999 (SDA 2000). The high-yielding dairy cattle of today have higher nutritional demands and many farmers have ceased to graze semi-natural pastures and meadows in favour of the more productive cultivated grasslands (SNV 1998). During recent decades the number of beef cattle in Sweden has increased, but the numbers are far too small to compensate for the loss of dairy cattle in semi-natural pastures and meadows (SNV 1994).

In 1870, the total area of semi-natural pastures and meadows in Sweden covered an area of 2,000,000 ha and by 1990 the area was reduced to less than 400,000 ha. A large part of this decrease was caused by the disappearance of mowed meadows, which were reduced from 1,200,000 ha to only 2,400 ha during the same period (SNV 1994).

The severe and rapid decline of wet grasslands in Sweden led to a dramatic change in the bird community composition in the agricultural landscape, and species that once were considered as characteristic of this habitat are now regionally close to extinction (Gärdenfors 2000, SNV 1998). The Swedish Red list data book includes a total number of 88 threatened bird species (Gärdenfors 2000). As many as 57 species (65%) are classified as depending on the agricultural landscape and many of these species are decreasing in numbers (Robertson & Berg 1992, Svensson 1995). Estimated population sizes and trends in Sweden for the species considered in this study are presented in Appendix 1.

During the 1990s there have been an increasing number of attempts to restore grasslands, especially in riparian habitats (see e.g. Berg & Ström 1998, Larsson & Welander in prep., Amcoff & Pettersson 1994, Amcoff 1994). Governmental subsidies have financed several restorations in order to increase the area of this important habitat (SNV 1997). Most of these restorations are considered successful and it is a common opinion that restoration projects are necessary to increase the area of suitable habitats for breeding meadow birds, especially waders (e.g. Svensson & Glimskär 1993, Svensson et al. 1992).

In recent years there has been a shortage of grazing animals in Sweden and consequently the importance of mowing as a management regime has increased (Emanuelsson et al. 2000). Major management regimes on Swedish wet meadows are at present

mowing, grazing, and mowing combined with late season grazing. However, detailed evaluations of the effects of different management regimes on wet meadow birds are scarce (see, however, Cronert & Lindblad 1994, for a brief discussion).

The present study is an attempt to evaluate the effects on the avifauna of wet-meadow restorations. Specific goals are:

- Evaluate the effects of wet meadow restoration on meadow birds.
- Evaluate the effects of different management regimes on meadow birds.
- Evaluate the effects of meadow size and type of adjacent habitats on meadow birds.

This was achieved by compiling and analysing data from breeding bird surveys performed before and after wet meadow restorations. In addition, a suggestion of a suitable standard protocol for future surveys of the breeding bird fauna and management intensity on restored wet meadows is proposed.

Study area and methods

Data collection

A request for survey data on breeding birds in restored wet meadows was sent to all the 21 county administration boards (*länsstyrelser*) in Sweden. The request was also sent to all regional ornithological societies and to organisations and persons, known to be involved in wet meadow restoration programmes.

The request specifically asked for data from wet meadow areas that had been surveyed for breeding birds both before and after the restoration. Moreover, information regarding restoration measures and management regimes was collected for the different sites. If not included in the information, the area (in hectares) and the length of borders to different adjacent habitats for each site were estimated from maps.

The number of positive responses (23 objects) was much lower than expected and, furthermore, eight of these objects had to be excluded due to, e.g. lack of data concerning management, habitat descriptions or restoration measures (see Discussion below).

Study area and meadow sites

The meadow areas selected for the present study are all located in southern Sweden (see Figure 1). The northernmost (Ledskär) is situated at approximately 60°30'N 17°40'E and the southernmost (Hovby än-

gar) at 55°40'N 14°12'E. Altogether 15 meadow areas were included, but four of these (Vrenninge, Nötmyran, Hjälstaviken and Hovby ängar) were split into 16 sub-areas (see Appendix 2). Some of the areas were either adjacent to each other or situated in the same water system. We are aware of the fact that the sample is not completely independent, but their vast size, differences in management regimes, restoration time and restoration measures (and hence, large differences in habitat composition) left us with no option but to split them into sub-areas.

Each separate meadow-unit, regardless whether it is a single isolated meadow area or a sub-area in a larger meadow system, will be referred to in the present study as a 'site'. A total of 27 sites are included in the statistical analyses.

Most of the meadow areas are situated in open agricultural landscapes. All are located in the inland except for Ledskär and Bråborg which are both situated at coastal bays. Ten of the 13 inland meadow areas are located along lakeshores and three (Nötmyran, Vrenninge and Kungsängen) are situated along the rivers Svartån and Fyrisån. The size of the meadow areas varies to a great extent. The smallest (Sjötuna äng) is only about 11 ha whereas the largest (Nötmyran) covers an area of almost 340 ha.

Breeding bird surveys

Three types of breeding bird surveys have been used for the meadow areas included in this study. The most commonly used method (13 areas) was territory mapping (e.g. Svensson 1975, Bibby et al. 1992). In several meadow areas territory mapping was combined with counts of duck broods (Bibby et al. 1992, SNV 1978), since ducks are not territorial. Two meadow areas (Hjälstaviken and Sjötuna äng) have been surveyed with thorough field counts. Since both field counts and territory mapping are methods resulting in estimates of the total number of breeding pairs in the census area (and not just samples), we have chosen to treat these methods as equivalents. A few sites were excluded since these have been surveyed with different methods before and after the restoration.

Species selection

The selection of 'meadow birds' is based upon a subjective classification of habitat preferences of the species. Many bird species use the wet meadow for foraging or breeding, but few are restricted to meadow habitats only. In this study, species typical of

different Swedish meadow habitats (from well-managed to overgrown) were included. Two of the extremes in this respect are Dunlin *Calidris alpina schinzii* (preferring a high grazing-pressure in open areas with no or few shrubs) and Scarlet Rosefinch *Carpodacus erythrinus* (preferring *Salix*-dominated shrubs or even deciduous forests). Altogether 34 bird species were included in the study (see Appendix 1).

Statistical analyses

To avoid effects of the large differences in site-area, the density (pairs ha⁻¹) for the different species was used in the statistical calculations. The selection of species in the surveys differed between the sites. Complete data for, e.g. Reed Bunting *Emberiza schoeniclus*, were only obtained from eight sites, and only 12 species (c. 35%) were surveyed at all 27 sites (see Appendix 1).

In order to evaluate the effects of restorations on the avifauna the breeding density, before and after the restoration, was compared and analysed with a paired t-test. For species that increased we used a G-test to investigate whether pre restoration occurrence had an effect on subsequent population densities.

A stepwise multiple regression with forward selection (SPSS 1994) was used to analyse associations between density and site management (i.e. proportions of the area managed by mowing, grazing, mowing combined with grazing, and unmanaged). All proportions were arcsine-squareroot transformed (Legendre & Legendre 1998). Species that were present in less than five sites were excluded.

Residuals of the stepwise multiple regression analyses were used as dependent variables in a second set of regression models that tested for associations between breeding bird density (when effects of management regimes were controlled for) and site characteristics. The latter included area of the site, area of the total meadow system and proportion of site-borders to different adjacent habitats (including arable field, forest, wetland and meadow).

Results

Effects of restoration

Eleven of the 34 bird species were found in too few sites (<5) to allow statistical analyses (see Appendix 1). Nine species displayed significant population changes ($p < 0.05$) between the surveys (see Table 1)

Table 1. Mean \pm SE density of breeding meadow birds before and after restorations and results from a paired t-test regarding population changes between surveys conducted before and after wet meadow restoration. N = number of surveyed sites for each species. Level of significance is given by ++, +, -, --, and (-), the latter meaning close to significance.

Medeltätheter \pm SE av häckande fåglar före och efter restaureringar samt resultat från parat t-test med avseende på populationsförändringar mellan inventeringar utförda före och efter våtängsrestaurering. N = antal inventeringsområden för varje art. Signifikansnivåerna ges med ++, +, -, -- och (-); det sista avser nära signifikant.

Species Art	N	Mean \pm SE densities, pairs ha ⁻¹		Difference Skillnad	t-value t-värde	P-value P-värde	
		Before restoration Före restaurering	After restoration Efter restaurering				
Greylag Goose <i>Anser anser</i>	23	0.0025 \pm 0.002	0.0933 \pm 0.038	0.0908	-2.35	0.028	+
Teal <i>Anas crecca</i>	19	0.0024 \pm 0.002	0.0041 \pm 0.002	0.0017	-1.56	0.137	
Mallard <i>Anas platyrhynchos</i>	15	0.0395 \pm 0.012	0.2261 \pm 0.089	0.1866	-2.30	0.037	+
Garganey <i>Anas querquedula</i>	27	0.0037 \pm 0.001	0.0282 \pm 0.019	0.0245	-1.30	0.206	
Shoveler <i>Anas clypeata</i>	27	0.0083 \pm 0.002	0.0389 \pm 0.018	0.0306	-1.68	0.106	
Spotted Crane <i>Porzana porzana</i>	21	0.0015 \pm 0.001	0.0088 \pm 0.005	0.0073	-1.44	0.165	
Corncrake <i>Crex crex</i>	22	0.0085 \pm 0.005	0.0187 \pm 0.006	0.0102	-1.16	0.258	
Lapwing <i>Vanellus vanellus</i>	26	0.0729 \pm 0.024	0.2156 \pm 0.051	0.1427	-3.38	0.002	++
Ruff <i>Philomachus pugnax</i>	27	0.0108 \pm 0.005	0.0204 \pm 0.009	0.0096	-1.11	0.276	
Snipe <i>Gallinago gallinago</i>	13	0.1214 \pm 0.037	0.1125 \pm 0.025	-0.0089	0.44	0.670	
Black-tailed Godwit <i>Limosa limosa</i>	27	0.0141 \pm 0.006	0.0121 \pm 0.005	-0.002	0.68	0.501	
Curlew <i>Numenius arquata</i>	27	0.0141 \pm 0.004	0.0182 \pm 0.004	0.0041	-2.23	0.034	+
Redshank <i>Tringa totanus</i>	27	0.0148 \pm 0.006	0.0449 \pm 0.012	0.0301	-2.41	0.023	+
Black-headed Gull <i>Larus ridibundus</i>	22	0.6005 \pm 0.437	0.2302 \pm 0.125	-0.3703	0.98	0.340	
Skylark <i>Alauda arvensis</i>	18	0.0401 \pm 0.015	0.0970 \pm 0.018	0.0569	-3.44	0.004	++
Meadow Pipit <i>Anthus pratensis</i>	22	0.1922 \pm 0.044	0.2301 \pm 0.037	0.0379	-0.83	0.416	
Yellow Wagtail <i>Motacilla flava</i>	23	0.1936 \pm 0.046	0.3237 \pm 0.056	0.1301	-2.50	0.021	+
Whinchat <i>Saxicola rubetra</i>	22	0.2126 \pm 0.055	0.0924 \pm 0.026	-0.1202	2.85	0.010	--
Grasshopper Warbler <i>Locustella naevia</i>	22	0.1055 \pm 0.018	0.0621 \pm 0.015	-0.0434	1.99	0.060	(-)
Sedge Warbler <i>Acroceph. schoenobaenus</i>	17	0.2180 \pm 0.048	0.1275 \pm 0.038	-0.0905	1.67	0.115	
Whitethroat <i>Sylvia communis</i>	21	0.0401 \pm 0.014	0.0250 \pm 0.008	-0.0151	1.99	0.065	(-)
Scarlet Rosefinch <i>Carpodacus erythrinus</i>	20	0.0253 \pm 0.008	0.0103 \pm 0.005	-0.015	2.36	0.029	-
Reed Bunting <i>Emberiza schoeniclus</i>	8	0.3585 \pm 0.084	0.1625 \pm 0.060	-0.196	2.24	0.060	(-)

and, additionally, three species showed non-significant population trends ($p < 0.10$).

A density increase between the surveys was obtained for seven species (Greylag Goose *Anser anser*, Mallard *Anas platyrhynchos*, Lapwing *Vanellus vanellus*, Curlew *Numenius arquata*, Redshank *Tringa totanus*, Skylark *Alauda arvensis* and Yellow Wagtail *Motacilla flava*), while two species showed a significant decrease (Whinchat *Saxicola rubetra* and Scarlet Rosefinch). Additionally three species (Grasshopper Warbler *Locustella naevia*, Whitethroat *Sylvia communis* and Reed Bunting) showed a non-significant tendency to decrease between the surveys. For the remaining 11 species, no population change (or trend) occurred at all. Results are presented in Table 1.

The effect of pre-restoration occurrence was tested on the seven species with significant population increases (see Table 1). This analysis showed that a

population was more probable to increase if the species was present at the site before the restoration was initiated ($G=25.2$, $df=1$, $p < 0.001$). Curlew (2.8 times more likely to increase when occurring before restoration than if not occurring), Greylag Goose (2.2 times) and Skylark (1.8 times) seemed to be strongly dependent on pre-restoration presence in order to display a population increase.

Effects of management and site characteristics

Ten of the 23 analysed species showed significant associations to the four management variables (see Table 2). Two to four species showed association with each of the different management regimes, thus no single management regime seems to be preferred by a large number of species. Furthermore, the proportion of the variation in breeding bird density explained by these models was relatively low (mean

Table 2. Associations between bird species and management regimes (Beta values). Results from multiple regression models with forward selection. * = $p < 0.05$, ** = $p < 0.01$, *** = $p < 0.001$
Samband mellan arter och skötselmetoder (Beta-värden). Resultat från multipla regressionsmodeller med "forward selection".

Species Art	Management regime Skötselåtgärder				r^2	F	p
	Mowing Slåtter	Grazing Bete	Mowing/grazing Slåtter/bete	Unmanaged Obehandlat			
Greylag Goose <i>Anser anser</i>		0.43*			0.15	4.7807	0.0402
Teal <i>Anas crecca</i>		-0.58**			0.30	8.7608	0.0088
Mallard <i>Anas platyrhynchos</i>							
Garganey <i>Anas querquedula</i>							
Shoveler <i>Anas clypeata</i>		0.39*			0.12	4.5615	0.0427
Spotted Crake <i>Porzana porzana</i>							
Corncrake <i>Crex crex</i>							
Lapwing <i>Vanellus vanellus</i>	-0.39*				0.12	4.3533	0.0477
Ruff <i>Philomachus pugnax</i>							
Snipe <i>Gallinago gallinago</i>	-0.64*				0.36	7.6058	0.0186
Black-tailed Godwit <i>Limosa limosa</i>			0.79***		0.60	40.186	0.0000
Curlew <i>Numenius arquata</i>			0.60***		0.34	14.294	0.0009
Redshank <i>Tringa totanus</i>							
Black-headed gull <i>Larus ridibundus</i>							
Skylark <i>Alauda arvensis</i>				0.54*	0.25	5.9614	0.0285
Meadow Pipit <i>Anthus pratensis</i>							
Yellow Wagtail <i>Motacilla flava</i>		0.42*			0.14	4.6424	0.0430
Whinchat <i>Saxicola rubetra</i>							
Grasshopper Warbler <i>Locustella naevia</i>							
Sedge Warbler <i>Acrocephalus schoenobaenus</i>							
Whitethroat <i>Sylvia communis</i>	0.53*			0.43*	0.41	6.2649	0.0124
Scarlet Rosefinch <i>Carpodacus erythrinus</i>							
Reed Bunting <i>Emberiza schoeniclus</i>							

$r^2=28\%$), suggesting that other factors largely influenced the density of different bird species.

Of the 23 species, 11 showed significant association with at least one of the site characteristics (Table 3). Seven species were associated with either of the two area measurements, although most of them negatively. Seven species were also associated with the type of surrounding habitat, the most important being the proportion of meadow bordering onto forest, which was associated with the density of five species.

Discussion

Data collection

There are a large number of restored wet meadows in Sweden today, but collection of data for a comparative study concerning the effects on breeding birds

was difficult. Many sites, originally thought to be useful, had to be excluded because of various reasons:

- No breeding bird survey had been conducted on the restored site.
- The breeding bird survey was initiated the same year as the restoration.
- The breeding bird survey technique was changed without intersecting seasons, thus the survey results could not be compared.
- The restoration was not properly documented.
- Lack of information on type and intensity of management regime.

Finally, a couple of restored and surveyed meadow sites were not included in the study because we did not receive existing information.

In order to improve future evaluations of wet meadow restorations and management regimes we suggest that a standard protocol of breeding bird surveys,

Table 3. Associations between bird species and site characteristics (Beta values). Results from multiple regression models with forward selection. * = $p < 0.05$, ** = $p < 0.01$, *** = $p < 0.001$.

Samband mellan arter och landskapets sammansättning (Beta-värden). Resultat från multipla regressionsmodeller med "forward selection".

Species Art	Area and surrounding habitat <i>Areal och omgivande biotop</i>						r^2	F	p
	Site area <i>Areal</i>	Meadow area <i>Ängsareal</i>	Arable land <i>Åker</i>	Meadow <i>Äng</i>	Forest <i>Skog</i>	Wetland <i>Våtmark</i>			
Greylag Goose <i>Anser anser</i>	-0.50*				-0.42*		0.32	6.1203	0.0084
Teal <i>Anas crecca</i>									
Mallard <i>Anas platyrhynchos</i>	-0.59*						0.30	6.9400	0.0206
Garganey <i>Anas querquedula</i>	-0.56**				-0.41*		0.30	6.4865	0.0056
Shoveler <i>Anas clypeata</i>									
Spotted Crake <i>Porzana porzana</i>									
Corncrake <i>Crex crex</i>									
Lapwing <i>Vanellus vanellus</i>		-0.54**					0.27	10.099	0.0041
Ruff <i>Philomachus pugnax</i>		-0.49**					0.21	8.0952	0.0087
Snipe <i>Gallinago gallinago</i>					0.81***		0.62	20.841	0.0008
Back-tailed Godwit <i>Limosa limosa</i>									
Curlew <i>Numenius arquata</i>									
Redshank <i>Tringa totanus</i>						-0.40*	0.12	4.7094	0.0397
Black-headed Gull <i>Larus ridibundus</i>									
Skylark <i>Alauda arvensis</i>						-0.69**	0.44	12.873	0.0030
Meadow Pipit <i>Anthus pratensis</i>									
Yellow Wagtail <i>Motacilla flava</i>					-0.44*		0.15	5.0190	0.0360
Whinchat <i>Saxicola rubetra</i>									
Grasshopper Warbler <i>Locustella naevia</i>		0.44*					0.16	4.9188	0.0383
Sedge Warbler <i>Acrocephalus schoenobaenus</i>									
Whitethroat <i>Sylvia communis</i>									
Scarlet Rosefinch <i>Carpodacus erythrinus</i>		0.62**			0.46*		0.35	6.2135	0.0094
Reed Bunting <i>Emberiza schoeniclus</i>									

habitat mapping and management intensity estimates should be used (see below and Appendix 3).

One confounding factor when evaluating effects of wet meadow restorations is differences in spring flooding levels between years. Berg & Ström (1998) presented population changes between years with different spring flooding levels for 12 species from Nötmyran in south-central Sweden (Site 9, Figure 1 in this study). The population changes were associated with the spring flooding levels and for six species the flooding had a positive effect on the numbers of breeding pairs (see also Jonsson 2000). For example the population size of Lapwings was positively associated with the amount of spring flooding and the population size varied between 152 and 297 pairs. For Yellow Wagtail the flooding-dependent fluctuations between years were even larger (Jonsson 2000, Berg & Ström 1998). In order to reduce the effects of this, and other temporally varying factors, it is important that studies are conducted during several years. This fact might be a

problem for the present study, since data were collected from only two survey years for each site, a single year before and a single year after the restoration (except for Nötmyran, where mean values for several years were used). However, the survey data were compiled from 11 different years before restorations and nine different years after restorations (see Appendix 2), regardless of the amount of flooding, and consequently could in this respect be viewed as a random sample. Still, a breeding bird survey from a specific site and year might be biased due to low or high spring flooding levels.

Population changes in restored wet meadows

The common object for a wet meadow restoration is an area, once mowed or grazed by cattle and dominated by short-cropped grasses, but abandoned for a number of decades and today overgrown with shrubs or invaded by reeds *Phragmites communis*. The avifauna in the former habitat is often dominated by

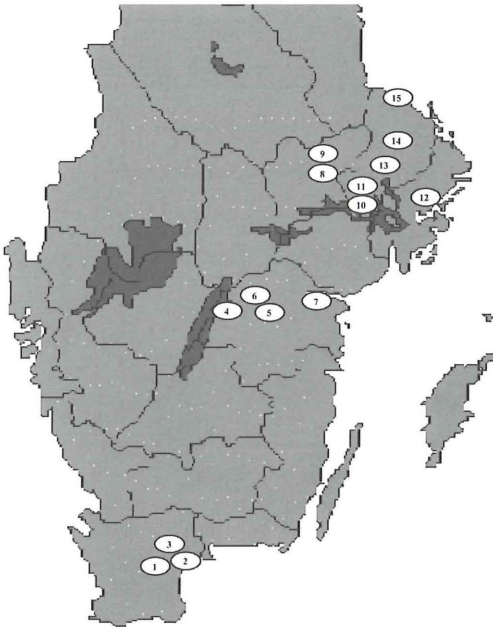


Figure 1. Meadow areas used in the present study. *Ängsområdet inkluderade i undersökningen*. 1 Hovby ängar, 2 Rinkaby ängar, 3 Håslövs ängar, 4 Sjötuna äng, 5 Härnaviken/Sättuna, 6 Kungsbro, 7 Bråborg, 8 Vrenninge, 9 Nötmyran, 10 Hjälstaviken, 11 Lärstaviken, 12 Angarnsjöängen, 13 Övre föret, 14 Vendelsjön, 15 Fladen/Ledskär

shorebirds and ducks, while the latter mainly consists of passerines (see e.g. Soikkeli & Salo 1979). This development has occurred nation-wide and has resulted in decreases of many bird populations, and the aim for wet meadow restorations is generally to change this negative trend.

In the present study, the restorations resulted in significantly higher densities for seven species and significantly lower densities for two species. Additionally, some non-significant tendencies were discernible and general trends are discussed below (see Figure 2).

Restorations had a positive effect on the densities of Greylag Goose and Mallard. For the other dabbling ducks *Anas sp.* there was a non-significant tendency to increase (see Table 1). The positive effect is probably due to a combination of factors, such as the creation of open shores when reeds are cut and the creation of a 'blue-border', i.e. areas of shallow water that flood the meadow.

Spotted Crake *Porzana porzana* and Corncrake *Crex crex* also showed non-significant increasing trends. Since these species require intermediate successions of the meadow, with grass tall enough to provide sufficient cover (Cramp et al. 1980, Green 1996), it seems reasonable that they do not respond instantly to a restoration. In addition, the Corncrakes in southern Sweden are often found on arable fields (Ahlén & Tjernberg 1996) and consequently would be less affected by wet meadow restorations.

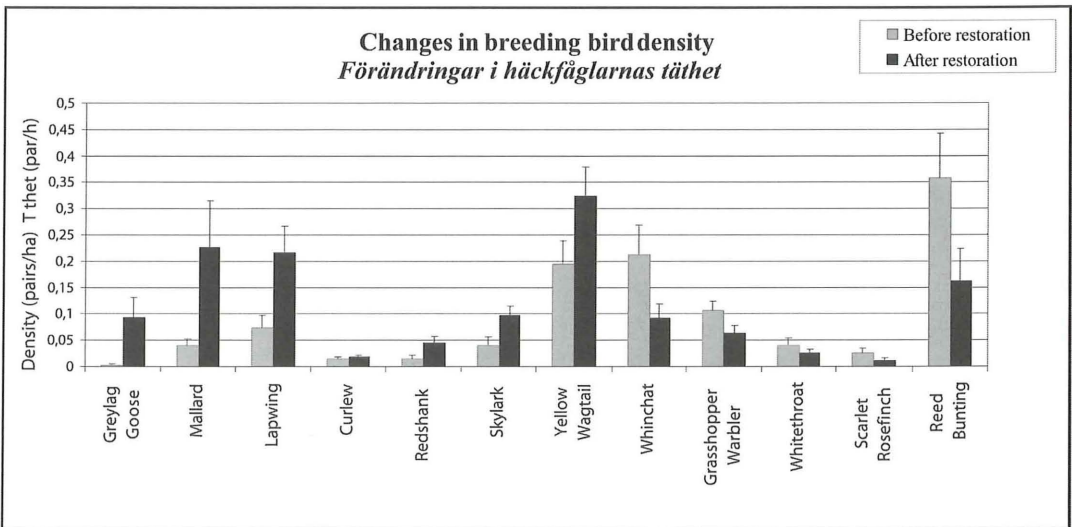


Figure 2. Breeding bird density on wet meadows before and after restoration. *Tätheter för häckande fåglar på våtängar före och efter restaurering.*

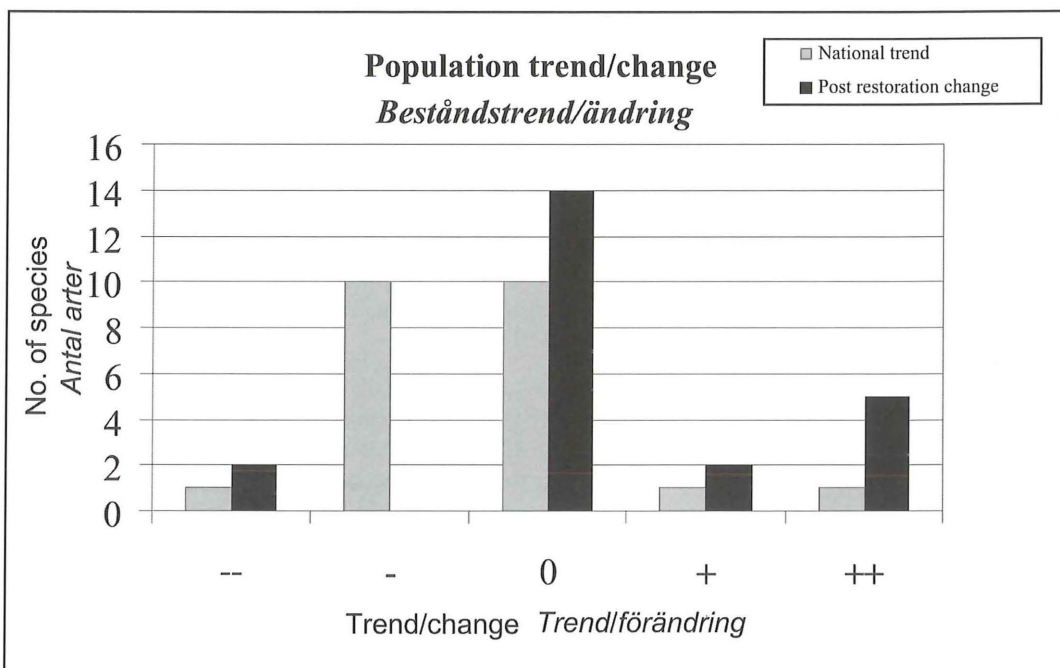


Figure 3. Population changes after wet meadow restoration (filled bars) and national trends in the 23 species presented in Table 1 (-- strong decrease, - slight decrease, 0 unchanged, + slight increase, ++ strong increase). See Appendix 1 for more specific information.

Populationsförändringar efter restaurering av våtängar (fyllda staplar) samt nationella trender hos de 23 arterna i Tabell 1 (- kraftig minskning, - svag minskning, 0 oförändrad, + svag ökning, ++ kraftig ökning). Se Appendix 1 för mer detaljerad information.

Among the shorebirds, only Lapwing, Curlew and Redshank increased significantly. However, the sample sizes for Ruff *Philomachus pugnax* and Black-tailed Godwit *Limosa limosa* were probably too small and the populations were mainly concentrated to the meadows around Lake Hammarsjön in southernmost Sweden. Restorations in some parts of this area mainly consisted of modified management regimes and the meadow sites were rather well-managed also before the restorations. With larger sample sizes density changes may have occurred also for these species.

For Black-headed Gull *Larus ridibundus* no significant change in density occurred. The colonies of gulls are often situated in the lakes, outside the boundaries of the surveyed areas, and consequently are not properly comprised by meadow surveys.

Among the passerines, Skylark and Yellow Wagtail both showed significantly higher densities after the restorations than before. This is probably due to decreased amounts of shrubs and trees, resulting in a more open habitat preferred by these species (e.g. Wilson et al. 1997). Meadow Pipit *Anthus pratensis*

did not show any significant trend, which seems reasonable since this species occurs in a broad spectrum of meadow habitats (Cramp et al. 1988). Remaining passerines all tended to decrease, although this was significant only for Whinchat and Scarlet Rosefinch. For Grasshopper Warbler, Sedge warbler, Whitethroat and Reed Bunting we expected a rather strong negative population trend, but no such were found. This is probably due to the fact that a few remaining shrubs (e.g. in a ditch) might be enough to hold a territory of any of these species. Additionally, these species have broad habitat preferences and occur in residual habitats such as ditches, on set-asides and in short rotation coppice (Berg & Pärt 1994, Berg in press).

Two species, Greylag Goose and Scarlet Rosefinch, showed population changes that seem to be analogous with the nation-wide population trend, and should therefore be regarded with care. In the remaining 10 species the results differ from the national trend (see Figure 3), suggesting that population changes for these species in fact were due to the performed restorations.

In general, a species was more likely to increase at a restored site if a breeding population was present before the restoration was initiated. There are several possible explanations of this. First, the occurrence of a species before the restoration indicates that the site characteristics and the landscape composition in general are suitable for the species (e.g. long distance to forest edges for edge-avoiding species). This is a probable explanation of the different population changes in areas with and without Skylarks, since this species is abundant in most agricultural landscapes (Robertson & Berg 1992). Second, philopatric species are more likely to settle in the area where they were hatched and might increase in number when the habitat is improved (due to higher reproduction success after restoration). This is a possible explanation of the strong increase in number of Curlews in sites where the species occurred before restorations, since curlews are rare in many farmland landscapes in southern Sweden (de Jong & Berg in prep.). Third, species may judge the suitability and quality of a breeding habitat by the presence of conspecifics, i.e. conspecific attraction (Reed & Dobson 1993). In a newly created habitat, such as after a wet meadow restoration, breeding habitat availability should be high and presence of old tenacious conspecifics suggest its high suitability for a successful breeding. Thus, conspecific attraction may be a potential additional explanation of why increases in population numbers mainly were observed at sites with pre-restoration occurrence.

The breeding bird fauna in a restored meadow system is not necessarily more species-rich than the one in over-grown, abandoned meadows (Larsson 1969). On the contrary, the situation is often the reverse, since numerous passerine species prefer successional habitats with higher grasses and patches of trees and shrubs (see e.g. Soikkeli & Salo 1979). Additionally, in a newly restored wet meadow it may take several seasons for new immigrating species to establish and thereby contribute to the species-richness. However, as stated earlier, those bird species that are positively affected by restorations generally show a declining national trend (see Table 1 and Appendix 1) because of decreasing areas of managed wet meadows. Thus, changes in the breeding bird fauna following a restoration should be seen as a qualitative improvement rather than a quantitative. From a conservation point of view, restoration is a good way to create and preserve rare wetland habitats that are important to several declining bird species.

Effects of management regime and site characteristics

The results concerning the effects of management regimes are somewhat ambiguous (see Table 2). This is probably due to the fact that the defined management regimes are coarse classifications and do not include measurements of different degrees of management, i.e. grazing intensity, repeated mowing, timing of mowing etc. Detailed data of this kind were only obtained for a small number of the sites, and were consequently omitted.

Mowing is a management regime of moderate intensity that creates a homogeneous grassland habitat of intermediate height already in spring (Berg & Ström 1998). The grass is usually not cut until July, when the vegetation is rather tall and dense. This habitat is not favoured by some species, e.g. Lapwings, which prefer areas with short or no vegetation and, as a consequence, often choose to breed in nearby arable fields (Tucker et al. 1994). This fact may explain this species' negative association with mowing (see Table 2) and may also be the cause of the similar result for Snipe, which usually prefers more heterogeneous habitats with patches of bare and wet soil (Cramp et al. 1983).

In general, plant species composition could be expected to differ between sites managed by mowing and sites managed by grazing. Mowing probably favours plants that are tasty to grazing animals, early flowering species or species that are sensitive to damage early in the season (Lennartsson 1997). However, effects of plant species composition on the breeding bird fauna need further evaluation.

Grazing produces a mosaic grassland with areas of short, intermediate and tall grasses, often combined with patches of bare soil and numerous tussocks created by selective grazing and trampling of the cattle. Ground-nesting species in grazed coastal marshlands in Britain have been shown to be positively associated with complexity of the grass sward and surface topography (Milsom et al. 2000). However, vegetation structure largely depends on grazing intensity, which is an important factor to consider when suggesting management to promote a certain breeding bird composition. In some species, e.g. Yellow Wagtail, the association with grazing is probably due to the creation of tussocks providing sufficient habitat for nesting (Thorssell 1992), whilst in other species the most important factor is that the grass-height is low enough to enable foraging of insects (Pärt & Söderström 1999). Additionally, a moderate grazing pressure enhances the growth of herbage- and seed-producing plants, which are of

major importance for dabbling ducks and Greylag Goose, among others (Pehrsson 1988).

At some sites, mowing and grazing were combined, most often with late season grazing following the mowing. This seems to create a habitat favourable for shorebirds, although significant associations were found only for Black-tailed Godwit and Curlew. According to Pehrsson (1988), both overgrazing and overgrowth reduce the important seed production of *Scirpus*-species. In this respect, the combined mowing and late season grazing in a rotation scheme may be a suitable management regime when optimising the wet meadows for ducks and shorebirds.

When we started this analysis, well defined grouping of species associated to the different management regimes was expected. However, no such pattern occurred but, as mentioned earlier, the average proportion of the variation (r^2) in breeding bird density explained by meadow management type was only 0.28. Hence, roughly compared to the density analysis, it seems that the restoration itself has a large influence on breeding bird fauna, whereas the choice of main management regime (in terms of the coarse classification used here) has a smaller effect.

The breeding bird fauna in meadow habitats is, however, not only dependent on management. Therefore, the importance of other site characteristics (area and type of adjacent habitats) was analysed as well (see Table 3). Seven species were significantly associated to the two main variable groups respectively. Of the seven species showing associations with type of adjacent habitat, five were associated with the proportion of border to forest. In line with this, Pärt & Söderström (1999) found that the proportion of forest along the borders of semi-natural dry pastures is a main factor affecting the species composition in this habitat. In the present study, only Greylag Goose, Garganey and Yellow Wagtail showed negative associations with the proportion of border to forest. This is rather surprising since species with open nests often avoid forest edges (see e.g. Møller 1989), but is probably explained by the fact that many meadows were relatively large, and substantial parts of these meadows were situated far from forest edges (i.e. suitable areas for edge-avoiding species).

The ambiguous results may partly be due to the low number of well-documented wet meadow restorations in Sweden. With a simplified and more uniform way of recording and collecting data, the effects of different management regimes would be easier to analyse.

Standardised documentation of wet meadow restorations

In order to facilitate future analyses of wet meadow restorations, management regimes and breeding bird surveys, a suggestion for a standard protocol is presented in Appendix 3. A widespread use of one common survey technique would generate a large and uniform database, allowing more precise studies in the matter. The major contents of the protocol are discussed below.

Breeding bird surveys

When performing a documentation of changes in breeding bird fauna following a wet meadow restoration it is imperative that surveys are initialised one season (or preferably several) before the commencing of the restoration. This may appear as a rather obvious statement, but yet a number of sites had to be excluded from the present study due to lack of data prior to the restoration.

The choice of survey technique should be based on the fact that the essential task is to discern changes in breeding bird populations in response to restoration and management of wet meadows. Territory mapping (see e.g. Bibby et al. 1992) usually comprises the whole site, but is a very time-consuming technique and may, additionally, be very hard to conduct during years with high level of flooding.

A suitable survey technique (at least for large meadows) in this respect is point counts, which exhibit a couple of relevant advantages:

- A rather efficient technique, i.e. a relatively large number of birds are registered with a small effort. Thus, many points can be counted by the same person during a single morning.
- The method can be used in restricted parts of meadows with similar management and restoration history.

The suggested technique is similar to the one proposed by the MISTRA research programme 'Management of semi-natural grasslands – Economy and biodiversity' (Emanuelsson et al. 2001). Technical instructions for point counts are found in, e.g. Bibby et al. (1992), but in order to generate a survey technique suitable for restored wet meadows some adjustments will be proposed (for detailed instructions, see Appendix 3). In short, the point should consist of an area with a radius of 100 meters. The point should be visited three times per season, and the count should last for five minutes only. With this method a large number of points can be covered by a single observer,

and combined with a simple way of recording the management data, this will probably contribute to create a useful database within a few years.

Documentation of restorations and management regimes

A documentation of the restoration was lacking for a small number of the originally included sites in the present study. In order to create a useful database it is, however, important that all restoration measurements performed within and around the survey point are documented, at least to some extent.

Documentation of meadow management may be done in several ways, but in order to create a simple technique the standard protocol only contains measurements that can be visually estimated. Habitat mapping includes the proportion of different major habitats within, and bordering, the point. Furthermore, occurrence of linear habitats (e.g. ditches, minor roads, etc.) and other characteristic elements (e.g. trees, shrubs, barns, etc.) are noted. Documentation of management includes the proportion of the survey area managed by grazing or mowing (or combined), and vegetation height in areas with different management regimes. Finally, the amount of flooding should be estimated and recently performed restoration measures should be noted. Most of the measurements are recorded once annually, but the amount of flooding and grass height should be recorded at all three visits.

Conclusions

In conclusion, performed meadow restorations have resulted in population increases for several species depending on grazing or mowing. However, differences between broad categories of management regimes were smaller than expected. More detailed data on habitat composition and management are needed and a standard protocol for breeding bird surveys and habitat mapping is suggested in order to facilitate future analyses of meadow bird habitat preferences and effects of wet meadow restorations.

Acknowledgements

We would like to thank Martin Tjernberg, Tomas Pärt and Bo Söderström for important discussions and valuable comments on the manuscript. We would also like to thank the persons who contributed with the breeding bird survey results, management data and habitat information for the meadow areas in the

study: Martin Amcoff, Mikael Molin, Svante Söderholm, Kjell Eriksson, Torsten Larsson, Björn Weiland, Hans Cronert, Lars Gezelius, Dan Nilsson, Pekka Westin, Peder Hedberg Fält and Anders Eriksson. We know it took a lot of hard work to find and reconstruct the data.

References

- Ahlén, I. & Tjernberg, M. (ed.) 1996. *Rödlistade ryggradsdjur i Sverige – Artfakta*. ArtDatabanken, SLU, Uppsala.
- Alexandersson, H. & Eriksson, M. O. G. 1998. Hävdade mader och fuktängar som fågelmiljö. Pp 21–34 in *Fåglar i jordbrukslandskapet* (Andersson, S., ed.) *Vår fågelvärld*, Suppl. No. 12.
- Amcoff, M. 1994. *Strandängar vid Lärstaviken och Sissshammarsviken. Häckfågel-inventeringar samt förslag till restaurering och skötsel*. Stencil nr 6, Upplandsstiftelsen, Uppsala.
- Amcoff, M. & Pettersson, T. 1994. *Vendelsjön. Häckfågelinventering, kärlväxtinventering samt restaureringsförslag*. Stencil nr 5, Upplandsstiftelsen, Uppsala.
- Berg, Å. In press. Breeding birds in short-rotation coppices on farmland in central Sweden – the importance of *Salix* height and adjacent habitats. *Agriculture, Ecosystems and Environment*.
- Berg, Å. & Pärt, T. 1994. Abundance of breeding farmland birds on arable and set-aside fields at forest edges. *Ecography* 17: 147–152.
- Berg, Å. & Ström, R. 1998. *Svartåområdet inför 2000-talet – en faktasammansättning*. Länsstyrelsen i Västmanlands län, Miljöenheten, nr 2.
- Bernes, C. (ed.) 1994. *Biologisk mångfald i Sverige*. Monitor 14, Naturvårdsverket, Stockholm.
- Bibby, C. J., Burgess, D. & Hill, D. A. 1992. *Bird census techniques*. Academic Press, London.
- Busche, G. 1994. Zum Niedergang von “wiesenvögeln” in Schleswig-Holstein 1950 bis 1992. *Journal für Ornithologie* 135: 167–177.
- Cramp, S. (ed.) 1980. *The Birds of the Western Palearctic*. Volume II, Oxford University Press.
- Cramp, S. (ed.) 1983. *The Birds of the Western Palearctic*. Volume III, Oxford University Press.
- Cramp, S. (ed.) 1988. *The Birds of the Western Palearctic*. Volume V, Oxford University Press.
- Cronert, H. & Lindblad, T. 1994. Hovby ängar 1993 – häckande strandfåglar och markhävd. *Anser* 33: 183–200.
- de Jong, A. & Berg, Å. 2001. Storspoven i Sverige 1999. *Vår fågelvärld* 60:6–16.
- Emanuelsson, U., Kumm, K.I., Pehrson, I., Svensson, R. & Berg, Å. 2000. *Management of seminatural grasslands – economy and biodiversity*. Complete MISTRA Research application, January 2000.
- Emanuelsson, U., Berg, Å., Pehrson, I. & Svensson, R. 2001. *Management of seminatural grasslands – economy and biodiversity*. MISTRA programme plan, January 2001.
- Fuller, R. J., Gregory, R. D., Gibbons, D. W., Marchant, J. H., Wilson, J. D., Baillie, S. R. & Carter, N. 1995. Population declines and range contradictions among lowland farmland birds in Britain. *Conservation Biology* 9: 1425–1441.

- Gerell, R. 1988. Jordbrukslandskapets fågelfauna i historiskt perspektiv. Pp. 1–20 in *Fåglar i jordbrukslandskapet* (Andersson, S., ed.). Vår fågelvärld, Suppl. No. 12.
- Green, R.E. 1996. Factors affecting the population density of the corncrake *Crex crex* in Britain and Ireland. *Journal of Applied Ecology* 33: 237–248.
- Gärdenfors, U. (ed.). 2000. *The 2000 Red List of Swedish Species*. ArtDatabanken, SLU, Uppsala.
- Herkert, J.R. 1994. The effects of habitat fragmentation on midwestern grassland bird communities. *Ecological Applications* 4(3): 461–471.
- Jonsson, M. 2000. *Population dynamics, habitat preferences and hatching success of Lapwings (Vanellus vanellus) on mixed farmland in central Sweden*. Exam-work no. 44. Dept. of Conservation Biology, SLU, Uppsala.
- Larsson, T. 1969. Land use and bird fauna on shores in southern Sweden. *Oikos* 20: 136–155.
- Larsson, T. & Welander, B. in prep. *Lake Angarn – a Lesson in Wetland Management*.
- Legendre, P. & Legendre, L. 1998. *Numerical Ecology*. Elsevier, Amsterdam.
- Lennartsson, T. & Oostermeijer, T.G.B. 1997. *Demographic variation and population viability in Gentianella campestris: effects of grassland management and environmental stochasticity*. Doctoral thesis, Agria 46, SLU, Uppsala.
- Marchant, J. H., Hudson, R., Carter, S. P. & Whittington, P. 1990. *Population trends in British breeding birds*. BTO, Tring.
- Milsom, T.P., Langton, S.D., Parkin, W.K., Peel, S., Bishop, J.D., Hart, J.D. & Moore, N.P. 2000. Habitat models of bird species' distribution: an aid to the management of coastal grazing marshes. *Journal of Applied Ecology* 37: 706–727.
- Møller, A. P. 1989. Nest site selection across field-woodland ecotones: the effect of nest predation. *Oikos* 56: 240–246.
- O'Connor, R.J. & Shrubbs, M. 1986. *Farming and birds*. Cambridge University Press.
- Odsjö, T. 1988. Gift- och kemikalieanvändningen i jordbruket. Pp. 63–84 in *Fåglar i jordbrukslandskapet* (Andersson, S., ed.). Vår fågelvärld, Suppl. No. 12.
- Pain, D. J., Hill, D. & McCracken. 1997. Impact of agricultural intensification of pastoral systems on bird distribution in Britain 1970–1990. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 64: 19–32.
- Pehrsson, O. 1988. Effects of grazing and inundation on pasture quality and seed production in a salt marsh. *Vegetatio* 74: 113–124.
- Pärt, T. & Söderström, B. 1999. The effects of management regimes and location in landscape on the conservation of farmland birds breeding in semi-natural pastures. *Biological Conservation* 90: 113–123.
- Reed, J.M. & Dobson, A.P. 1993. Behavioural Constraints and Conservation Biology: Conspecific Attraction and Recruitment. *Trends in Ecology & Evolution* 8: 253–256.
- Robertson, J. & Berg, Å. 1992. Status and population changes of farmland birds in southern Sweden. *Ornis Svecica* 2: 119–130.
- SDA. 2000. *Statistics*. Swedish Dairy Association.
- SNV, 1978. *Biologiska inventeringsnormer, BIN fåglar*. Naturvårdsverket, Stockholm.
- SNV, 1997. *Sveriges finaste odlingslandskap. Nationell bevarandeplan för odlingslandskapet. Etapp 1*. Rapport 4815. Naturvårdsverket, Stockholm.
- SNV, 1998. *Biologisk mångfald i kulturlandskapet*. Rapport 4835. Naturvårdsverket, Stockholm.
- Soikkeli, M. & Salo, J. 1979. The bird fauna on abandoned shore pastures. *Ornis Fennica* 56: 124–132.
- SPSS. 1994. *SPSS Advanced Statistics 6.1*. SPSS, Chicago
- Svensson, R. & Glimskär, A. 1993. *Våtmarkernas värde för flora och fauna – skötsel, restaurering och nyskapande*. Rapport 4175. Naturvårdsverket, Stockholm.
- Svensson, S. 1975. [Manual for the Swedish Breeding Bird Survey with descriptions of the territory mapping method and the point count method]. University of Lund, Sweden (in Swedish).
- Svensson, S. 1995. [Monitoring Population Trends of Birds. Annual report 1995]. University of Lund (in Swedish).
- Svensson, S., Olsson, O. & Svensson, M. 1992. *Förändringar i fågelfaunan. Beståndsprognoser och forskningsbehov för vissa arter – en litteraturstudie*. Rapport 4095. Naturvårdsverket, Stockholm.
- Svensson, S., Svensson, M. & Tjernberg, M. 1999. *Svensk fågelatlas. Vår Fågelvärld*, supplement 31. Stockholm.
- Thorsell, S. 1992. *Faktatblat: Motacilla flava flava – Sydlig gulärta*. ArtDatabanken, SLU, Uppsala.
- Tucker, G. M., Davies, S. M. & Fuller, R. J. 1994. *The ecology and conservation of lapwings Vanellus vanellus*. UK Nature Conservation. No 9. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough.
- Tucker, G. M. & Heath, M. F. 1994. *Birds in Europe: their conservation status*. BirdLife International, Cambridge.
- Wilson, J.D., Evans, J., Browne, S.J. & King, J.R. 1997. Territory distribution and breeding success of skylarks *Alauda arvensis* on organic and intensive farmland in southern England. *Journal of Applied Ecology* 34: 1462–1478.

Sammanfattning

Effekter av restaurering och skötselmetod på fågelfaunans sammansättning på svenska våtängar

Den minskade arealen av hävdade våtängar i Sverige har medfört drastiska populationsminskningar av många hävdberoende fågelarter. I syfte att bryta denna negativa trend har restaureringsprojekt genomförts på många håll i landet. Denna undersökning utvärderar effekterna av restaureringar och olika skötselmetoder på fågelfaunan. Dessutom analyseras betydelsen av ängsmarkernas areal samt typ av angränsande habitat.

Vi skickade förfrågningar rörande restaureringsobjekt där häckfågelinventeringar utförts både före och efter restaureringen till samtliga länsstyrelser och regionala ornitologiska föreningar i landet samt till enskilda personer som vi visste var engagerade i sådana projekt. Antalet svar var avsevärt lägre än väntat och flera områden kunde ej användas i analyserna (se vidare under Diskussion). Totalt ingår 15 ängsområden i undersökningen (se Figur 1) men fyra av dessa delades upp i 16 delområden (se

Appendix 2). Några av dessa delområden ligger i omedelbar anslutning till varandra eller ingår i samma vattensystem. Vi är medvetna om att dessa delområden inte är oberoende av varandra, men på grund av stora variationer i areal, restaureringstidpunkter, restaureringsåtgärder och skötselmetoder var vi tvungna att göra denna uppdelning.

Fågelbestånden i våtängsområden påverkas i hög grad av vårsvämningens omfattning. Inventeringsresultaten från ett specifikt område och år (se Appendix 2) kan därför vara missvisande för området, men inventeringarna genomfördes med stor spridning i tiden (totalt är 20 inventeringsår representerade).

Totalt inkluderades 34 fågelarter i studien (se Appendix 1, där även nationella populationsuppskattningar och trender presenteras). Inventeringsresultaten före respektive efter restaureringarna omvandlades till tätheter (par ha⁻¹) och analyserades med ett parat t-test. För arter som uppvisade en ökning undersökte vi med ett G-test om förekomst på lokalen innan restaurering hade någon effekt på populations utvecklingen.

För att utröna om olika arters förekomst påverkades av skötselmetoder (bete, slåtter, bete kombinerat med slåtter samt ohävdad) analyserades materialet med multipla regressionsmodeller. Residualerna från dessa modeller användes i en kompletterande analys där vi testade huruvida landskapets sammansättning (arealer samt andel av inventeringsområdet angränsande till åker, äng, skog och våtmark) påverkade olika arters förekomster.

Resultat

Elva av de 34 arterna fanns i för få (<5) delområden för att en statistisk analys skulle vara möjlig. Av de resterande 23 arterna uppvisade nio signifikanta ($p < 0,05$) populationsförändringar mellan inventeringsåren (se Tabell 1) och ytterligare tre arter visade icke-signifikanta trender ($p < 0,10$). Sju arter (grågås, gräsand, tofsvipa, storspov, rödbena, sånglärka och gulärta) ökade i täthet medan två arter (buskskvätta och rosenfink) minskade (se Tabell 1). Dessutom erhöles icke-signifikanta minskande trender för gräs-hoppssångare, törnsångare och sävsparv.

En ökning av tätheten för en art efter en restaurering var mer sannolik om en häckande population av arten fanns inom området redan innan restaureringen påbörjades ($G=25,2$, $df=1$, $p < 0,001$). Storspov (2,8 gånger högre sannolikhet att öka om den fanns häckande före restaureringen, än om den inte fanns), grågås (2,2 gånger högre sannolikhet) och sånglärka (1,8 gånger högre sannolikhet) verkade vara relativt

starkt beroende av befintliga populationer.

Tio av de 23 analyserade arterna påverkades av typ av skötselmetod (se Tabell 2). Samband erhöles för två-fyra arter med vardera skötselmetod och följaktligen verkade ingen enskild metod vara gynnsam för ett större antal arter. Elva av de 23 analyserade arterna uppvisade signifikanta samband med ängsmarkernas storlek eller typ av angränsande habitat (se Tabell 3). Den viktigaste enskilda faktorn var andelen ängsmark angränsande till skog.

Diskussion

Det finns idag ett stort antal restaurerade våtängar i Sverige, men insamlandet av data till en jämförande studie rörande effekter på häckfågelfaunan var problematisk. Åtskilliga områden som inledningsvis antogs vara användbara exkluderades p.g.a. olika orsaker:

- inga inventeringar hade utförts
- inventeringarna påbörjades samma år som restaureringen inleddes
- inventeringsmetoder skiftades utan överlappande säsonger
- restaureringen dokumenterades bristfälligt
- brist på information rörande skötselmetoder

I syfte att förenkla och förbättra framtida studier i ämnet föreslås ett standardiserat inventeringsprotokoll där skötselmetoder och habitatkartering ges betydande utrymme (se nedan samt Appendix 3).

Två arter, grågås och rosenfink, uppvisade populationsförändringar i överensstämmelse med dess utveckling i hela landet och det kan därför vara svårt att avgöra hur stor del av dessa förändringar som beror på lokala restaureringar. För övriga 10 arter skiljer sig resultaten i studien från respektive arts nationella trend, vilket tyder på att de observerade förändringarna har orsakats av restaureringarna (se Figur 3 samt Appendix 1).

Sannolikheten för att en art skulle uppvisa ökande tätheter efter en restaurering ökade generellt om en häckande population av arten fanns i området redan innan restaureringen inleddes. Det finns flera möjliga förklaringar till detta. Närvaron av en art innan en restaurering påbörjas tyder på att landskapets sammansättning är passande för arten i fråga. Detta kan vara förklaringen till de olika populationsförändringarna i områden med eller utan sånglärkor, då denna art är både talrik och väl spridd i de flesta jordbrukslandskap. Vidare är ortstroga arter mer benägna att återvända till de områden där de ursprungligen kläcktes. Om habitatet förändras till det bättre är det troligt att dessa arter ökar i antal till följd

av förbättrad reproduktionsframgång. Då t.ex. storspoven är ovanlig i stora delar av södra Sverige kan detta vara en möjlig förklaring till den kraftiga ökningen av antalet i områden där arten förekom innan restaureringarna. Eventuellt kan vissa arter bedöma ett habitats kvalitet genom närvaron av artfränder (s.k. conspecific attraction) och detta kan vara ett snabbt och effektivt sätt att bedöma sannolikheten för en lyckad häckning.

En våtängsrestaurering medför inte nödvändigtvis en mer artrik fågelfauna än föregående igenväxta habitat. Förhållandet är ofta det motsatta då åtskilliga tättingarter föredrar senare successioner med högre gräs och bestånd av buskar och träd. De arter som gynnas av restaureringar visar emellertid ofta minskande populationer nationellt och restaureringar ger därför upphov till kvalitativa förbättringar, snarare än kvantitativa.

Resultaten från utvärderingen av skötselmetoder (se Tabell 2) är något svårtolkade, troligen till följd av den grova kategoriindelningen (bete, slätter, bete kombinerat med slätter samt ohävdad). Ett tydligare resultat hade troligen erhållits om hänsyn hade tagits till t.ex. betestryck, förekomst av upprepad slätter, tidpunkter för slätter etc., men detaljerade uppgifter

likt detta fanns endast tillgängligt för ett fåtal områden. Följaktligen var förklaringsgraden relativt låg ($r^2=0,28$) och betydelsen av landskapets sammansättning verkar vara av jämförbar storlek med val av skötselmetod (se Tabell 3).

Standardiserad dokumentation av våtängsrestaurering

I syfte att göra framtida studier i ämnet enklare och bättre föreslår vi att ett standardiserat inventeringsprotokoll används (se Appendix 3). Med en omfattande användning av en enkel och gemensam inventeringsmetodik bör en användbar databas finnas tillgänglig inom några år.

I korta ordalag föreslår vi en punkttaxering (radie 100m) med tre besök á fem minuter per säsong. En gång per år noteras (1) fördelning av huvudhabitat inom och kring inventeringsområdet, (2) klassificering av olika skötselmetoder, (3) markanvändning på odlad mark, (4) avstånd till olika huvudhabitat, (5) förekomst av småbiotoper samt (6) eventuella restaureringsåtgärder. Vid varje besök noteras (7) vårsvämningens omfattning samt (8) gräshöjder inom inventeringsområdet.

Appendix 1

Population sizes, recent trends and abundances before and after wet meadow restoration for the 34 bird species in the study.

Swedish population is the estimated number of pairs according to Svensson et al. (1999) and Martin Tjernberg, ArtDatabanken, SLU (pers. comm.). Trend is given as ++ (strong increase), + moderate increase, 0 no change, – moderate decrease, -- strong decrease. N = number of censused sites. With spec. = number of sites with the species before and after restoration. Proportion = proportion of sites with the species before and after restoration. Pairs = Number of pairs before and after restoration.

Populationsstorlekar, aktuella trender samt förekomster före och efter våtängsrestaurering för de 34 fågelarterna i studien.

Svenska beståndet är uppskattat antal par enligt Svensson m. fl. 1999 och Martin Tjernberg, ArtDatabanken, SLU (personlig uppgift). Trend ges med ++ (kraftig ökning), + måttlig ökning, 0 ingen förändring, – svag nedgång, – stark nedgång. N = antal inventerade områden. Med arten = antal områden med arten före och efter restaurering. Andel = andel områden med arten före och efter restaurering. Par = Antal par före och efter restaurering.

Species Art	Swedish population Svenska beståndet	Trend Trend	N	With spec. Med arten	Proportion Andel	Pairs Par	Pairs/site Par/område
Greylag Goose <i>Anser anser</i>	6.000–10.000	++	23	3–9	0.13–0.39	8–46	0.35–2.00
Wigeon <i>Anas penelope</i>	20.000–30.000	0	27	0–1	0.00–0.04	0–1	0.00–0.04
Gadwal <i>A. strepera</i>	400–800	+	27	1–1	0.04–0.04	1–4	0.04–0.15
Teal <i>A. crecca</i>	40.000–60.000	0	19	3–6	0.16–0.32	7–11	0.37–0.58
Mallard <i>A. platyrhynchos</i>	100.000–150.000	0	15	9–13	0.60–0.87	33–78	2.20–5.20
Pintail <i>A. acuta</i>	1.000–2.000	–	27	0–0	0.00–0.00	0–0	0.00–0.00
Garganey <i>A. querquedula</i>	<400	–	27	9–12	0.33–0.44	8–19	0.30–0.70
Shoveler <i>A. clypeata</i>	1.000–1.500	–	27	11–11	0.41–0.41	22–25	0.81–0.93
Spotted Crane <i>Porzana porzana</i>	c.200	0	21	3–5	0.14–0.24	3–7	0.14–0.33
Corncrake <i>Crex crex</i>	150–250	–	22	5–9	0.23–0.41	5–14	0.23–0.64
Oystercatcher <i>Haematopus ostralegus</i>	c.15.000	0	27	5–3	0.19–0.11	9–10	0.33–0.37
Pied Avocet <i>Recurvirostra avosetta</i>	1.000–1.200	0	24	0–0	0.00–0.00	0–0	0.00–0.00
Ringed Plover <i>Charadrius hiaticula</i>	10.000–20.000	0	24	0–0	0.00–0.00	0–0	0.00–0.00
Lapwing <i>Vanellus vanellus</i>	50.000–125.000	–	26	12–23	0.46–0.88	136–236	5.23–9.08
Dunlin <i>Calidris alpina</i>	300–400 ¹	–	27	3–3	0.11–0.11	9–9	0.33–0.33
Ruff <i>Philomachus pugnax</i>	500–1.000 ²	–	27	7–9	0.26–0.33	34–40	1.26–1.48
Snipe <i>Gallinago gallinago</i>	c.150.000	—	13	11–12	0.85–0.92	68–64	5.23–4.92
Black-tailed Godwit <i>Limosa imosa</i>	<275	–	27	6–6	0.22–0.22	42–40	1.56–1.48
Curlew <i>Numenius arquata</i>	15.000–20.000	–	27	10–13	0.37–0.48	34–40	1.26–1.48
Redshank <i>Tringa totanus</i>	10.000–20.000	0	27	6–15	0.22–0.56	45–70	1.67–2.59
Wood Sandpiper <i>T. glareola</i>	50.000–100.000	0	27	2–1	0.07–0.04	1–0	0.04–0.00
Little Gull <i>Larus minutus</i>	>500	+	22	0–1	0.00–0.05	0–1	0.00–0.05
Black-headed Gull <i>L. ridibundus</i>	100.000–150.000	0	22	4–4	0.18–0.18	1607–277	73.05–12.59
Black Tern <i>Chlidonia niger</i>	c.200	0	22	3–0	0.14–0.00	7–0	0.32–0.00
Skylark <i>Alauda arvensis</i>	c.1.000.000	–	18	10–13	0.56–0.72	36–73	2.00–4.06
Meadow Pipit <i>Anthus spratensis</i>	500.000–1.000.000	0	22	21–19	0.95–0.86	113–174	5.14–7.91
Yellow Wagtail <i>Motacilla flava</i>	c.10.000 ³	–	23	21–22	0.91–0.96	141–313	6.13–13.61
Whinchat <i>Saxicola rubetra</i>	200.000–500.000	0	22	21–17	0.95–0.77	125–71	5.68–3.23
Grasshopper Warbler <i>Locustella naevia</i>	3.000–6.000	0	22	20–13	0.91–0.59	86–52	3.91–2.36
Marsh Warbler <i>Acrocephalus palustris</i>	15.000–20.000	0	22	1–1	0.05–0.05	1–1	0.05–0.05
Sedge Warbler <i>A. schoenobaenus</i>	50.000–200.000	0	17	15–12	0.88–0.71	169–119	9.94–7.00
Whitethroat <i>Sylvia communis</i>	500.000–1.000.000	+	21	9–8	0.43–0.38	22–14	1.05–0.67
Scarlet Rosefinch <i>Carpodacus erythrinus</i>	10.000–30.000	–	20	9–6	0.45–0.30	18–7	0.90–0.35
Reed Bunting <i>Emberiza choeniclus</i>	500.000–1.000.000	0	8	7–6	0.88–0.75	98–62	12.25–7.75

¹ *C. a. schinzii*

² In southern Sweden

³ *M. f. flava*

Appendix 2.

Location of the meadow sites in this study, survey years before and after restoration, and number of years between surveys.

Geografisk placering av delområdena i studien, inventeringsår före och efter restaurering samt antal år mellan inventeringarna.

County <i>Landskap</i>	Site and water system <i>Lokal och vattensystem</i>	Survey years before <i>Inventeringsår före</i>	Survey years after <i>Inventeringsår efter</i>	Between <i>Mellan</i>
Skåne	Hovby ängar 1, Hammarsjön	1990	1993	3
Skåne	Hovby ängar 2, Hammarsjön	1990	1993	3
Skåne	Hovby ängar 3, Hammarsjön	1990	1993	3
Skåne	Rinkaby ängar, Hammarsjön	1986	1991	5
Skåne	Håslövs ängar, Hammarsjön	1986	1990	4
Östergötland	Sjötuna äng, Tåkern	1993	1998	5
Östergötland	Kungsbro N, Roxen	1981	1996	15
Östergötland	Sättuna V, Roxen	1980	1996	16
Östergötland	Härnaviken, Roxen	1980	1996	16
Östergötland	Bråborg, Svensksundsviken	1987	1998	11
Västmanland	Vrenninge S, Svartån	1989	1993	4
Västmanland	Vrenninge N, Svartån	1989	1993	4
Västmanland	Nötmyran 1, Svartån	1985, 1988	1989, 1993, 1994	
Västmanland	Nötmyran 2, Svartån	1985, 1988	1989, 1993, 1994	
Västmanland	Nötmyran 3, Svartån	1985, 1988, 1989	1993, 1994	
Västmanland	Nötmyran 4, Svartån	1985, 1988, 1989	1993, 1994	
Västmanland	Nötmyran 6, Svartån	1985, 1988, 1989	1993, 1994	
Västmanland	Nötmyran 7, Svartån	1985, 1988, 1989, 1993	1994	
Uppland	Hjälstaviken A, Mälaren	1988	1997	9
Uppland	Hjälstaviken B, Mälaren	1988	1997	9
Uppland	Hjälstaviken C, Mälaren	1988	1997	9
Uppland	Hjälstaviken D, Mälaren	1988	1997	9
Uppland	Lärstaviken, Mälaren	1993	1997	4
Uppland	Angarnsjöängen	1985	1998	13
Uppland	Övre föret, Fyrisån	1996	1998	2
Uppland	Vendelsjön	1993	1997	4
Uppland	Fladen, Ledskär	1997	2000	3
No. of years represented <i>Antal representerade år</i>		11	9	
Represented period <i>Representerad period</i>		1980-1997	1989-2000	

Appendix 3. Standardised protocol – survey instructions

General remarks

Choosing points

A point should comprise the area of a circle with a radius of 100 meters. When choosing a point it may be wise to consider whether the point shall include an area with a single uniform management regime, or a mix of such. Preferably the chosen census area should be representative for the meadow area concerning both the habitat composition and management regime. The boundaries of a point should not be closer than 100 m from the boundaries of another point.

Counting birds

Every point should be visited three times per season. The first visit should take place between May 5-20; the second visit between May 21- June 5; and the third visit between June 6-20. To avoid that a single point is visited during the same hour at all three visits, remember to alter the sequence of the points between the censuses. Counting of birds should be conducted from sunrise to c. 10 a.m., and most importantly, every point shall be counted during exactly five minutes (use timer). The counting must be performed from the centre of the point, and make sure that the boundaries are well understood from suitable maps (take notice of ditches, fences, tracks etc.). Larger birds, such as e.g. curlews and lapwings, often leave the area when the surveyor approaches. Birds taking off from the survey area should be included as well, although the true counting has not been started. The essential task is to document breeding pairs, thus 1 male and 1 female should be noted as 1 (one), while two males should be noted as 2 (two). Make a fair estimate! Flocks of feeding or migrating birds (e.g. swallows, starlings etc.) should be excluded from the count.

Protocol instructions

- 1. Point description.** Noted once per year. This measurement is performed by estimating the % of different habitats in the survey area, and by estimating the % of length to different habitats bordering the survey area.
- 2. Management.** Noted once per year. The management regime(-s) used inside the point should be estimated as % (5% intervals) of the total survey area. To be able to detect late season grazing (option Grazed and Mowed), it is advisable to contact the farmer/authority responsible for the management.
- 3. Land-use on arable field.** Noted once per year. This measurement is estimated as % (5% intervals) of the total *cultivated* area/border of the survey area. Thus, both columns should always summarize to 100 (or 0 if no arable field is noted in box 1).
- 4. Distance to major habitat.** Noted once per year. Mark with X. Only habitats outside survey area (>100m from counting point) are included here.
- 5. Additional habitat description.** Noted once per year. Mark with X. Intended to give a more complete description of the point.
- 6. Restoration measures since last breeding season.** Noted once per year. Estimated as % (5% intervals) of total survey area. Documentation of restorations by means of shifted management regime does not have to be noted, since this is recorded by information in box 2 and 8.
- 7. Amount of flooding.** Noted at all three visits. The amount of flooding in wet meadows is a rather difficult factor to record, but since it is one of the main sources for population fluctuations in meadow birds it is important to make rough estimates. The surveyor chooses the alternative that best describes the current situation inside the survey area.
- 8. Grass height.** Noted at all three visits. Note that estimates should *not* be recorded as percentage of total *point* area, but necessarily as a % of the total area with that particular management regime! In other words, a note under the heading *Grazed* saying that 10% is <5 cm, should be read as: 10% of the total *grazed* area have a grass height of less than five cm. Thus, this gives a description of the grass height in the areas that are managed with the regimes noted as present in box no 2. Consequently, all columns will summarize to 100 (unless a specific management regime is not used in the point, which will result in blanks, hence summarizing to 0). Use 5% intervals.

Name of meadow: _____ **Point no:** _____

Date/time 1: _____ **Date/time 2:** _____ **Date/time 3:** _____

Name of surveyor: _____

<p>1. Point description:</p> <table style="width: 100%; border-collapse: collapse;"> <thead> <tr> <th style="width: 60%;"></th> <th style="width: 20%; text-align: center;">% of survey area</th> <th style="width: 20%; text-align: center;">% of bordering habitat</th> </tr> </thead> <tbody> <tr> <td>Meadow:</td> <td style="text-align: center;"><input type="checkbox"/></td> <td style="text-align: center;"><input type="checkbox"/></td> </tr> <tr> <td>Arable field:</td> <td style="text-align: center;"><input type="checkbox"/></td> <td style="text-align: center;"><input type="checkbox"/></td> </tr> <tr> <td>Shrub land:</td> <td style="text-align: center;"><input type="checkbox"/></td> <td style="text-align: center;"><input type="checkbox"/></td> </tr> <tr> <td>Forest:</td> <td style="text-align: center;"><input type="checkbox"/></td> <td style="text-align: center;"><input type="checkbox"/></td> </tr> <tr> <td>Wetland:</td> <td style="text-align: center;"><input type="checkbox"/></td> <td style="text-align: center;"><input type="checkbox"/></td> </tr> <tr> <td>Other:.....</td> <td style="text-align: center;"><input type="checkbox"/></td> <td style="text-align: center;"><input type="checkbox"/></td> </tr> </tbody> </table>		% of survey area	% of bordering habitat	Meadow:	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	Arable field:	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	Shrub land:	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	Forest:	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	Wetland:	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	Other:.....	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<p>2. Management:</p> <table style="width: 100%; border-collapse: collapse;"> <thead> <tr> <th style="width: 80%;"></th> <th style="width: 20%; text-align: center;">% of survey area</th> </tr> </thead> <tbody> <tr> <td>Grazed:</td> <td style="text-align: center;"><input type="checkbox"/></td> </tr> <tr> <td>Mowed:</td> <td style="text-align: center;"><input type="checkbox"/></td> </tr> <tr> <td>Grazed and Mowed:</td> <td style="text-align: center;"><input type="checkbox"/></td> </tr> <tr> <td>Unmanaged:</td> <td style="text-align: center;"><input type="checkbox"/></td> </tr> <tr> <td>Other:.....</td> <td style="text-align: center;"><input type="checkbox"/></td> </tr> </tbody> </table>		% of survey area	Grazed:	<input type="checkbox"/>	Mowed:	<input type="checkbox"/>	Grazed and Mowed:	<input type="checkbox"/>	Unmanaged:	<input type="checkbox"/>	Other:.....	<input type="checkbox"/>
	% of survey area	% of bordering habitat																																
Meadow:	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>																																
Arable field:	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>																																
Shrub land:	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>																																
Forest:	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>																																
Wetland:	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>																																
Other:.....	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>																																
	% of survey area																																	
Grazed:	<input type="checkbox"/>																																	
Mowed:	<input type="checkbox"/>																																	
Grazed and Mowed:	<input type="checkbox"/>																																	
Unmanaged:	<input type="checkbox"/>																																	
Other:.....	<input type="checkbox"/>																																	

<p>3. Land-use on arable fields:</p> <table style="width: 100%; border-collapse: collapse;"> <thead> <tr> <th style="width: 60%;"></th> <th style="width: 20%; text-align: center;">% of arable area</th> <th style="width: 20%; text-align: center;">% of bordering arable habitat</th> </tr> </thead> <tbody> <tr> <td>Spring sown:</td> <td style="text-align: center;"><input type="checkbox"/></td> <td style="text-align: center;"><input type="checkbox"/></td> </tr> <tr> <td>Autumn sown:</td> <td style="text-align: center;"><input type="checkbox"/></td> <td style="text-align: center;"><input type="checkbox"/></td> </tr> <tr> <td>Ley (>1 year):</td> <td style="text-align: center;"><input type="checkbox"/></td> <td style="text-align: center;"><input type="checkbox"/></td> </tr> <tr> <td>Set aside:</td> <td style="text-align: center;"><input type="checkbox"/></td> <td style="text-align: center;"><input type="checkbox"/></td> </tr> </tbody> </table>		% of arable area	% of bordering arable habitat	Spring sown:	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	Autumn sown:	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	Ley (>1 year):	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	Set aside:	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<p>4. Distance to major habitats (>100m):</p> <table style="width: 100%; border-collapse: collapse;"> <thead> <tr> <th style="width: 60%;"></th> <th style="width: 16.6%; text-align: center;"><250m</th> <th style="width: 16.6%; text-align: center;"><500m</th> <th style="width: 16.6%; text-align: center;"><1km</th> </tr> </thead> <tbody> <tr> <td>Forest:</td> <td style="text-align: center;"><input type="checkbox"/></td> <td style="text-align: center;"><input type="checkbox"/></td> <td style="text-align: center;"><input type="checkbox"/></td> </tr> <tr> <td>Wetland:</td> <td style="text-align: center;"><input type="checkbox"/></td> <td style="text-align: center;"><input type="checkbox"/></td> <td style="text-align: center;"><input type="checkbox"/></td> </tr> <tr> <td>Arable field:</td> <td style="text-align: center;"><input type="checkbox"/></td> <td style="text-align: center;"><input type="checkbox"/></td> <td style="text-align: center;"><input type="checkbox"/></td> </tr> <tr> <td>Farm/village:</td> <td style="text-align: center;"><input type="checkbox"/></td> <td style="text-align: center;"><input type="checkbox"/></td> <td style="text-align: center;"><input type="checkbox"/></td> </tr> </tbody> </table>		<250m	<500m	<1km	Forest:	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	Wetland:	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	Arable field:	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	Farm/village:	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
	% of arable area	% of bordering arable habitat																																		
Spring sown:	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>																																		
Autumn sown:	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>																																		
Ley (>1 year):	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>																																		
Set aside:	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>																																		
	<250m	<500m	<1km																																	
Forest:	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>																																	
Wetland:	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>																																	
Arable field:	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>																																	
Farm/village:	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>																																	

5. Are there any... within the survey area:

	Buildings	Trees/shrubs		Ditches	Tracks/roads	Electr. wires	Fences
Single:	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	Length 1-30 m:	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
Several:	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	Length >30 m:	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>

6. Restoration since last breeding season:

	% of survey area
Cultivation:	<input type="checkbox"/>
Clearing of trees/scrubs:	<input type="checkbox"/>
Burning:	<input type="checkbox"/>
Other:.....	<input type="checkbox"/>

7. Amount of flooding within survey area:

	Visit 1	Visit 2	Visit 3
Dry:	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
Damp:	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
Areas of standing water:	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
More or less completely flooded:	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>

8. Grass height:

	Grazed			Mowed			Grazed and mowed			Unmanaged		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Visit:												
<5 cm:	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
5-15 cm:	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
15-30 cm:	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
>30 cm:	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>

Fuel deposition and speed of early autumn migration of juvenile Bluethroats *Luscinia s. svecica* leaving their natal area in Swedish Lapland

ÅKE LINDSTRÖM & JOHAN LIND

Abstract

The period between independence and the early phase of autumn migration is a difficult period for juvenile birds and a relatively poorly known part of the annual cycle. We present data on post-juvenile moult, fuel deposition and speed of early autumn migration of "red-spotted" Bluethroats *Luscinia s. svecica*, studied during 14 years (1984–1997) in Ammarnäs, Swedish Lapland. The juvenile Bluethroats leave their natal site from early August onwards, while still being in active post-juvenile moult. They do not put on any noticeable

fuel stores, probably because foraging conditions are generally poor. This is reflected in a very slow initial speed of migration (11–21 km/d) between the natal area and stop-over sites in eastern Sweden.

Department of Animal Ecology, Lund University, Ecology Building, S-22362 Lund, Sweden.

E-mail: Ake.Lindstrom@Zooekol.lu.se

Department of Zoology, Stockholm University, S-10691 Stockholm, Sweden.

Received 28 October 2001, Accepted 23 November 2001, Editor: S. Svensson

Introduction

For many migrants it may be important to start the autumn migration as early as possible. There are several reasons for this. Some birds, especially those breeding at high latitudes, must depart before conditions at the summer quarters become too harsh. Migrants may also need to hurry to be able to make use of superabundant food sources along the route (Bibby & Green 1981), or to arrive relatively early at the wintering grounds (Price 1981, Alerstam & Lindström 1990).

However, migratory departure can not take place without preparations. Before they leave, juvenile birds must moult the rather poor body plumage they grew in the nest (Jenni & Winkler 1994). The juveniles also need to put on some fuel for the first migratory flight. Especially at high latitudes and altitudes, moult and fuel deposition must take place when energy expenditure rates are further elevated by low ambient temperatures making thermoregulatory costs high. Thus, the time between independence and migratory departure is a risky and costly period for inexperienced juveniles (Perrins & Geer

1980, Weathers & Sullivan 1989, Lindström et al. 1990, Hansson 1997).

There is large variation in the pattern of fuel deposition prior to leaving the natal site. Juveniles of some species seem to commence migration without, or with very small fuel stores, as found previously in a pilot study on Bluethroats *Luscinia s. svecica* (Lindström et al. 1985, and see Rhyzanovsky 1988b). The same pattern holds for Willow Warblers *Phylloscopus trochilus*, as shown in a Swedish nation-wide study (Lindström et al. 1996). In contrast, juveniles of some species put on substantial amounts of fuel before leaving their natal sites, such as Sedge Warblers *Acrocephalus schoenobaenus* and Reed Warblers *A. scirpaceus* (Gladwin 1963, Bibby & Green 1981, Hall 1996).

Here we present data from a 14-year study of post-juvenile moult and fuel deposition of juvenile Bluethroats in their natal area in Swedish Lapland. We show that juvenile Bluethroats leave well before post-juvenile moult is finished and that they do this without putting on any sizeable fuel stores. We discuss the causes and consequences of this behaviour.

The study species

The nominate race of the Bluethroat *L. s. svecica* ('Red-spotted') breeds in Scandinavia and throughout northern Asia, eastward to Alaska (Cramp 1988, Franz 1998). In Scandinavia, Bluethroats breed primarily in sub-alpine birch forest (Arheimer 1982) along the Fennoscandian mountain ridge, from southern Norway to northernmost Scandinavia and migrate east-southeast in autumn to yet unknown wintering grounds in southern Asia (Ellegren & Staav 1990a). In July and August, juveniles make a partial post-juvenile moult (including body feathers and the lesser and middle wing coverts). The adults make a complete post-breeding moult (Svensson 1984). Most of the moult takes place on the breeding grounds, although a large proportion of the juveniles trapped at early migration stopover sites 200 km away from the nearest breeding grounds have been found to still be in post-juvenile moult (Lindström *et al.* 1985, Lindström & Hasselquist 1989).

Whereas much attention has been paid to the early stages of Bluethroat autumn migration (e.g., Stolt & Mascher 1962, Lindström *et al.* 1985, 1990, Ryzhanovsky 1988a,b, Lindström & Alerstam 1992, Ellegren 1990a,b, 1991, Ellegren & Staav 1990a,b), comparatively little is known about the details of post-juvenile moult and early migratory fuelling at departure from the breeding areas (Lindström *et al.* 1985, Ryzhanovsky 1988a,b).

Methods

Daily trapping of birds was carried out each summer 1984–1997 in sub-alpine birch forest near Lake Tjulträsk, Ammarnäs, in Swedish Lapland (65°58'N, 16°07'E), as a part of the LUVRE project (Enemar *et al.* 1984). Trapping seasons started on average 16 July (range 15–18 July) and ended on average 19 August (range 13–21 August, once 31 August), with an average length of the trapping season of 34 days (range 27–37 days, but 45 days in 1988). Catching was totally cancelled on average on 3 days per year (range 0–8 days). Twenty-two mist-nets were erected between 0700 and 1300 local time, in the same positions throughout the study. On some days each year, trapping was carried out in the afternoon, normally because rain had prevented trapping in the morning.

After ringing the bird, wing length was measured to the nearest full mm according to Method 3 of Svensson (1984) and body mass was measured to the nearest 0.1 g using a 50-g Pesola spring balance. Visible fat was scored according to the scale of

Pettersson & Hasselquist (1985). A bird with fat score 0 has no visible fat, and in fat score 6 the belly and inter-clavicular region (but not the chest) is completely covered with fat. From frequent calibrations between the ringers of our study it is clear that stages 0 and 1 are very difficult to separate, whereas there is a large agreement concerning fat scores 2 and higher. The stage of post-juvenile moult was also recorded (see below). All individuals recaptured one or more days after ringing were examined again.

In late summer, juvenile Bluethroats can be easily separated from adults on their spotted juvenile plumage. Also, the adults almost always have some growing flight feathers. When post-juvenile moult is completed in late August/early September juveniles can still be separated on the buff fringes or dots of the unmoulted greater coverts (Svensson 1984). Body moult of juveniles was scored according to a seven-grade scale (Lindström *et al.* 1985), where a bird in stage 0 (MS0) has not yet started body moult (and outer primaries are not yet fully grown). A bird in MS5 has dropped all the spotted nestling feathers, but some feathers are still growing on the flanks. In MS6 no more feathers are growing. In MS3 most males can be recognised on the emerging blue and orange feathers on their throat and chest. Females can not be safely recognised until they are in MS4.

Statistics were carried out using SYSTAT 6.0.1 (SPSS Inc.) and the Analysis Tools package of Microsoft Excel 7.0a. Parametric tests were used throughout, except when testing fat score data.

Results

A total of 2549 juvenile Bluethroats were trapped and ringed (average 182 birds/year, range 88–395). Of these individuals, 1103 (43%) were re-trapped at least once the same season, resulting in a total of 2489 controls. N-values differ between analyses due to missing measurements for some individuals.

Post-juvenile moult

Most birds, 90%, were trapped in MS1–MS4 (Table 1). Partly because few Bluethroats were caught after 10 August, only 6.1% of the birds were in MS5. Just a single bird in MS6 (moult completed) was recorded (20 August 1986).

Fuel deposition

Average body mass differed significantly between birds in different moult stages (one-way ANOVA,

Table 1. The number of juvenile Bluethroats in different moult stages when ringed in Ammannäs, Swedish Lapland, in 1984–1997.

Antalet unga blåhakar i olika juvenila ruggningsstadier vid ringmärkningsstillfället i Ammannäs åren 1984–1997.

Year År	Moult stage <i>Ruggningsstadium</i>							Total
	0	1	2	3	4	5	6	
1984	9	110	38	44	103	33	0	337
1985	4	49	34	29	28	6	0	150
1986	2	78	141	68	56	48	1	394
1987	5	72	67	34	16	5	0	199
1988	19	99	44	29	22	18	0	231
1989	31	114	50	35	15	3	0	248
1990	6	24	37	25	22	2	0	116
1991	4	26	22	22	15	8	0	97
1992	6	38	40	22	35	6	0	147
1993	6	24	36	14	7	1	0	88
1994	2	34	73	32	37	3	0	181
1995	3	17	29	31	20	6	0	106
1996	6	39	21	16	18	4	0	104
1997	1	34	25	25	47	13	0	145
Total	104	758	657	426	441	156	1	2543

$F_{[6, 2509]} = 13.64$, $p < 0.001$), but absolute differences were small (Figure 1). Body mass was on average highest at the intermediate moult stages. Also fat score varied significantly between moult stages (Kruskal-Wallis test, $[n = 2526]$: $H = 143.62$, $p < 0.001$, $df = 6$), but as for body mass, the absolute variation was small (Figure 1).

Among the sexed birds trapped in MS4-5, where departure is likely to be imminent, there was a significant yearly variation in both fat score (Kruskal-Wallis test, males $[n = 313]$: $H = 91.03$, $p < 0.001$, $df = 13$; females $[n = 246]$: $H = 74.61$, $p < 0.001$, $df = 13$) and body mass (one-way ANOVA, males: $F_{[13, 297]} = 1.88$, $p = 0.032$; females: $F_{[13, 231]} = 2.13$, $p = 0.013$). However, the absolute variation in both fat scores and body mass was small (Table 2). Yearly median fat scores were always either 0 or 1 in both sexes, and yearly averages of body mass varied between 17.0 and 18.1 g in males, and between 16.2 and 17.3 g in females.

There was no significant correlation between the yearly averages of body mass in the two sexes ($r = 0.03$, $p = 0.91$), whereas the average fat scores correlated to a high degree ($r = 0.83$, $p < 0.001$). Given the small absolute variation in fat scores, and the problems of accurately separating fat scores 0 and 1, it is likely that the correlation in fat scores is the result of different ringers being active in different

years. Clearly, juvenile Bluethroats do not put on any significant amounts of fat at any stage between independence and departure from their natal area.

Ringing recoveries

The ringing in Ammannäs has resulted in six recoveries and one control that give information about the early phase of autumn migration in the Bluethroats (Figure 2). Clearly, the birds are heading mainly southeast. Four recoveries are from late August/early September along the east coast. Three of these were trapped by ringers at known stopover sites. The fourth bird (12 Sep) was found dead, probably killed by cat. Two inland recoveries (4 and 28 Aug, both killed by cat) give indications of what the birds may do after leaving the Ammannäs area (see further below).

Departure from the natal area

The actual departure of individual Bluethroats from our study site is never seen, but departure is apparent from the gradual decrease in numbers present in August (Figure 3). Trapping numbers peak in the last days of July and some birds may start to depart already then. Support for such early movements come from a bird ringed by us on 20 July when in

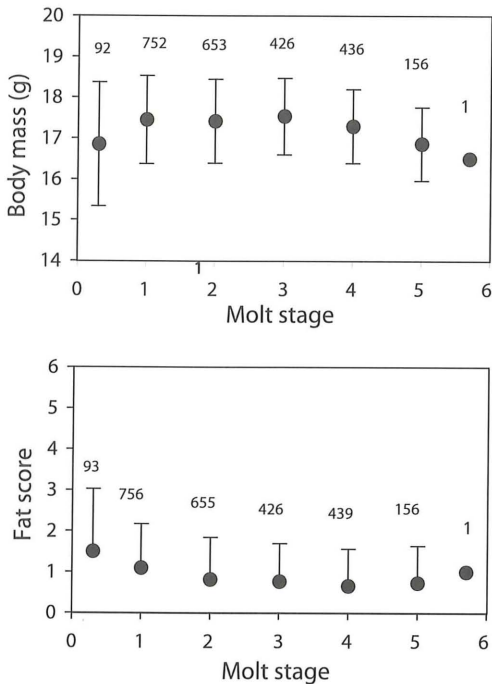


Figure 1. Average body mass and fat score (\pm standard deviation) of juvenile Bluethroats in relation to moult stage. Data for both sexes and all years have been pooled. The symbols for moult stage 0 and 6 have been moved slightly sideways for sake of clarity. Figures above symbols are n-values.

Genomsnittlig vikt och fettklass (\pm standardavvikelse) hos unga blåhakar i olika ruggningsstadier. Data för båda könen och alla år är inkluderade. Symbolerna för ruggningsstadium 0 och 6 har flyttats något i sidled för öka figurens läsbarhet. Antalet fåglar i varje ruggningsstadium anges också.

MS1, which was recovered 4 August the same year, 59 km away from the ringing site in a southerly direction (Figure 2). This bird moved a considerable distance despite being in the early post-juvenile moult. There is probably a continuous departure of birds from early August onwards. At 18 August, the average number of birds trapped was only half of that in late July (Figure 3). Further information of what the birds may do after leaving Ammarnäs come from a second recovery. A young bird ringed 8 August in MS2 was recovered 28 August outside Arvidsjaur, 140 km eastsoutheast of Ammarnäs, but still more than 100 km from the coast. Thus, there are two recoveries showing that after leaving Ammarnäs some birds stop at sites between their natal area and known stopover sites near the coast.

Discussion

Moult and migration

Most birds probably leave Ammarnäs when in moult stages MS3–MS5. As shown by one recovery, some may leave even earlier. The fact that birds in MS5 are recorded frequently on stopover along the Swedish east coast in late August (Lindström & Hasselquist 1989) shows that Bluethroats indeed migrate while in post-juvenile moult. Although a moult-migration overlap put high energetic demands on the birds (both fuel deposition and moult cost energy), the phenomenon has been reported for several passerine species (Lindström *et al.* 1985, 1996, Ryzhanovsky 1988a, Norman 1990, Jenni & Winkler 1994, Merilä 1997).

Fuel deposition and departure

Juvenile Bluethroats were heaviest in mid-moult, although the fat scores were the lowest. This seems contra-intuitive, since fat scores normally are highly correlated with body mass (e.g. Pettersson & Hasselquist 1985, Ellegren 1989). The explanation is most likely that during moult the birds have an increased amount of water (blood) in their bodies (Chilgren 1977). Thus, significant changes in body mass during moult may have little to do with changes in fat stores (Lindström *et al.* 1994, 1996).

As far as fuel deposition for migration is concerned, juvenile Bluethroats do not put on fuel stores of any significance before departure from their natal area. Almost all birds had fat scores 0–2 and the average body mass was around 17–18 g in males and 16–17 g in females in the last stages of moult (close to departure). Possibly, Bluethroats do not put on any significant fuel stores until reaching stopover sites along the Swedish east coast, 200–300 outside the breeding range (Lindström *et al.* 1985, Ekholm 1988, Ellegren 1991). There, average body masses of arriving birds are around 17 g in males and 16 g in females, but close to departure many birds reach 19–20 g and some birds are found weighing 20–24 g (Stolt & Mascher 1962, Lindström *et al.* 1985, Ekholm 1988, Ellegren 1991, Kvist *et al.* 1993). Even higher values have been found: up to 26 g in birds during supplemental feeding in the field, and 33 g in captive Bluethroats (reviewed by Kvist *et al.* 1993). Clearly, Bluethroats start out on migration more or less without fuel stores. Lindström *et al.* (1996) found that also in juvenile Willow Warblers, the first part of autumn migration is carried out with small fuel stores.

Table 2. Average fat score and body mass (mean, standard deviation and n-values) of male and female juvenile Bluethroats in moult stages 4 and 5. At these late moult stages the birds are likely to be very close to departure. For fat score also the median (md) is given.

Genomsnittlig fettklass och vikt (medelvärde, standardavvikelse och antal) hos hanar och honor av unga blåhakar i ruggningsstadium 4 och 5. För fåglar i denna sena fas av ruggningen är troligen bortflyttningen nära förestående. För fettklass presenteras även medianvärdet (md).

Year År	Males Hanar Fat score Fettklass		Body mass Vikt (g)		Females Honor Fat score Fettklass		Body mass Vikt (g)	
	Mean Medel (s.d., n)	Range (md)	Mean Medel (s.d., n)	Range	Mean Medel (s.d., n)	Range (md.)	Mean Medel (s.d., n)	Range
1984	0.88 (0.52, 76)	0–2 (1)	17.7 (0.8, 75)	15.4–20.0	1.03 (0.55, 60)	0–3 (1)	17.1 (0.9, 60)	15.0–19.0
1985	0.06 (0.25, 16)	0–1 (0)	17.7 (0.6, 16)	16.2–18.5	0.53 (0.64, 15)	0–2 (0)	17.1 (0.7, 15)	16.0–18.3
1986	0.82 (0.69, 56)	0–2 (1)	17.3 (0.9, 56)	14.5–19.1	0.96 (0.70, 46)	0–3 (1)	16.5 (0.8, 45)	15.0–18.0
1987	1.29 (1.07, 14)	0–4 (1)	17.7 (1.2, 14)	15.5–19.9	0.86 (0.69, 7)	0–2 (1)	17.2 (0.9, 7)	15.9–18.5
1988	0.70 (0.63, 23)	0–2 (1)	17.0 (1.1, 23)	15.1–19.2	1.00 (0.89, 16)	0–3 (1)	16.7 (0.5, 16)	15.9–17.9
1989	1.25 (0.46, 8)	1–2 (1)	17.9 (0.6, 8)	17.3–18.8	1.00 (0.94, 10)	0–3 (1)	16.7 (1.1, 10)	15.6–18.7
1990	0.93 (0.70, 15)	0–2 (1)	17.5 (1.0, 15)	15.5–19.1	1.00 (0.00, 6)	1 (1)	16.2 (0.7, 6)	15.2–17.3
1991	0.75 (0.45, 12)	0–1 (1)	17.6 (0.7, 12)	16.0–18.6	0.70 (0.48, 10)	0–1 (1)	16.7 (0.9, 10)	15.4–18.7
1992	0.59 (0.50, 22)	0–1 (1)	17.2 (0.8, 22)	15.6–19.3	0.82 (0.60, 11)	0–2 (1)	17.3 (0.8, 11)	15.6–18.3
1993	0.80 (0.44, 5)	0–1 (1)	17.1 (1.3, 5)	15.8–18.8	1.00 (0.00, 2)	1 (1)	16.8 (0.8, 2)	16.2–17.4
1994	0.38 (0.62, 16)	0–2 (0)	17.5 (0.9, 16)	15.5–18.9	0.48 (0.60, 21)	0–2 (0)	16.6 (0.5, 21)	15.4–17.3
1995	0.20 (0.45, 5)	0–1 (0)	18.1 (0.9, 5)	16.9–19.5	0.12 (0.33, 17)	0–1 (0)	16.7 (0.9, 17)	15.0–18.6
1996	0.15 (0.38, 13)	0–1 (0)	17.8 (0.8, 13)	16.4–19.2	0.29 (0.49, 7)	0–1 (0)	16.9 (0.6, 7)	16.1–17.9
1997	0.09 (0.30, 32)	0–1 (0)	17.5 (0.7, 31)	16.2–18.9	0.00 (0.00, 18)	0 (0)	16.6 (0.7, 18)	15.6–18.0
Total	0.67 (0.66, 313)	0–4 (1)	17.5 (0.9, 311)	14.5–20.0	0.75 (0.68, 246)	0–3 (1)	16.8 (0.8, 245)	15.0–19.0

But why do they not put on any fuel? We can exclude that there are basic physiological mechanisms making fuel deposition and moult incompatible, since juvenile Bluethroats during moult do put on substantial fuel stores when offered food *ad libitum* in the field (Lindström et al. 1990). The question is then whether juveniles 1) choose not to become fatter (to avoid potential costs of being heavy, such as increased predation risk and higher

cost of locomotion, Witter & Cuthill 1993), or 2) whether generally poor conditions in combination of poor feeding capacity (Weathers & Sullivan 1989) simply preclude more substantial fuel deposition, especially since the birds also must spend energy on moult and thermoregulation.

We believe that juvenile Bluethroats have small fuel stores because they do have a difficult time in the post-juvenile moult period. Night temperatures in



Figure 2. Recoveries (circles) of juvenile Bluethroats ringed in Ammarnäs (star) and recovered during their first autumn migration (recovery date is shown for each recovery). The bird recovered in Finland was ringed as a juvenile, but recovered as an adult two years later. One bird was ringed as a juvenile near the coast (30 Aug) and recovered in Ammarnäs as a breeding bird the following year.

Återfynd (cirklar) av unga blåhakar ringmärkta i Ammarnäs (stjärnan) och återfunna samma höst (återfyndsdatum visas för respektive fynd). Fågeln i Finland återfanns dock som adult, två år efter märkningen som ungfågel, och en fågel (30 Aug) ringmärktes som ungfågel vid kusten och återfanns som häckande fågel i Ammarnäs påföljande år.

Ammarnäs in mid August are normally below +5°C and regularly below 0°C (Hansson 1997, pers. obs.). In a one-year study in Ammarnäs, Hansson (1997) found that poor weather, specifically strong winds and heavy rain, had considerable negative effects on the (already small) fuel stores of juvenile Bluethroats. In addition, a series of feeding experiments in Ammarnäs have all resulted in birds putting on considerable fuel stores when presented with large amounts of food (Lindström *et al.* 1990, Hansson 1997). It is therefore reasonable to believe that the energetic conditions for juvenile Bluethroats at their

natal sites are normally very poor, precluding substantial fuel deposition before departure.

If the energetic conditions in general are poor at their natal site, juvenile Bluethroats probably do best in leaving as soon as possible. The departure at even early stages of moult may be the result of such a selection pressure. Hansson (1997), who also studied Bluethroats in Ammarnäs, found that at a given date, birds that had come further in moult were less likely to be re-trapped the same season. This indicates that the Bluethroats may still rather depart at a certain moult stage than at a certain date. It is

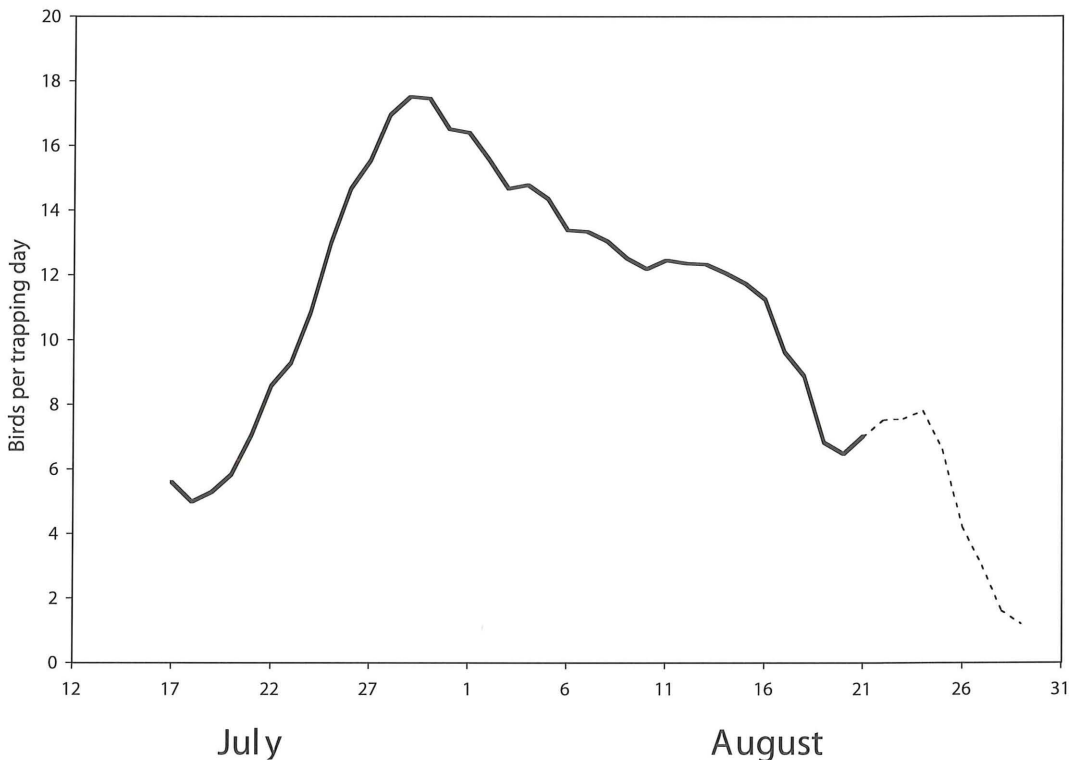


Figure 3. Average daily number of juvenile Bluethroats trapped (ringed birds as well as all retraps) during standardised trapping in Ammarnäs during July and August in 1984–1997. The line shows running five-day averages. The data has been corrected for the number of years trapping was carried out any given day and hence indicate the average number of birds trapped in the study area at any given date. Between 17 July and 17 August, data is based on 10–14 years of trapping for each day. The period 18–21 August is based on 4–6 years of trapping. From 22 August onwards data is based on only one year (as indicated by the stippled line).

Genomsnittligt antal unga blåhakar fångade i den standardiserade nätfångsten i Ammarnäs i juli och augusti 1984–1997. Linjen visar rullande femdagarsmedelvärde. I analysen har tagits hänsyn till att fångsten en given dag ställts in under vissa år (på grund av regn). Perioden 17 juli–17 augusti baseras kurvan på 10–14 års fångst för varje datum. Perioden 18–21 augusti har fångst bedrivits endast under ett år (indikeras av den streckade kurvan).

noteworthy, however, that of the birds that were supplementary fed in Ammarnäs and became very fat (Lindström et al. 1990, unpubl. data, Hansson 1997), many were still present at the feeding sites when most other birds had left Ammarnäs. This indicates that both physiological (moult) and environmental variables (food availability) influence when Bluethroats depart from their natal area.

Speed of migration

Speed of migration is the speed at which a bird moves between two sites, including the time spent on fuel deposition before and between migratory flights (Alerstam & Lindström 1990). The speed of

migration is to a large degree dependent on the rate of fuel deposition (Lindström 1991). In juvenile Bluethroats, the speed of migration the first part of the trip is very slow. The birds start departing from Ammarnäs already in late July and most likely the main departure is 10–20 August. However, the first Bluethroats do not start to appear at the nearby stopover sites (200–300 km away) until 20 August, with median trapping dates at most sites around 1 September (Douhan 1986, Ellegren 1990b, 1991). If we assume a median departure from Ammarnäs on either 10 or 20 August, and an average migration distance of 250 km, the average speed of migration to the stopover sites is only 11–21 km/d. This is considerably slower than the migration speed of

Bluethroats further away along the migration route. Based on ringing recoveries, Ellegren (1990b) estimated the speed of migration of juvenile Bluethroats to be 30–40 km/d between stopover sites in eastern Sweden, 40–65 km/d from Sweden to Finland, and around 100 km/d during migration in Asia.

The reason for the initially very slow speed of migration seems clear. Poor feeding conditions in combination with foraging inexperience (cf. Weathers & Sullivan 1989), and the cost of moult and thermoregulation in addition, preclude fast fuel deposition and result in very slow migration. It is not clear whether the gradual increase in migration speed of Bluethroats along the route depends on improving foraging skills, or richer resources, or a combination of these factors (Ellegren 1990b, Lindström & Alerstam 1992).

What do the Bluethroats do after leaving Ammarnäs?

There are on average about 10–20 days between departure from Ammarnäs and the appearance at stopover sites along the Swedish east coast. What do the Bluethroats do then? It is not easy to determine whether the birds leaving Ammarnäs are involved in some kind of exploratory post-natal dispersal or whether they actually commence migration. Apart from the single short-distance (<100 km) recovery described, we do not know in which direction birds move if they first make short-distance movements. Southeasterly directions are the most likely, however, since in westerly directions the birds mainly meet large areas of seemingly unsuitable alpine terrain. However, in southeasterly directions, the birds mainly meet spruce forest and bogs, both probably being poor habitats for migrating Bluethroats.

The most plausible scenario is that the Bluethroats cross the inland of northern Sweden in short flights. First, the fuel stores they have when leaving Ammarnäs simply do not allow any longer flights. A young male Bluethroat with fat score 1 weighs on average 17.5g (Table 2). Assuming a wing span of 22 cm and an aspect ratio of 4.5 (A. Hedenström, pers. comm.), a fuel store of 0.4g (Ellegren 1989) and that 70% of this is fat (the rest is protein, Klaassen et al. 2000), the bird would only be able to fly about 90 km, if it exhausted all its fuel (Pennycuick 1989). Hence, it simply would not make it to the coast in one flight. In addition, it is not likely that the bird would like to use all its fuel, leaving no spare energy to be used at arrival to stopover sites of unknown quality. Second, there are at least two recoveries showing that some Bluethroats land at sites between Amma-

rnäs and the coast. The likelihood of recovering birds from the inland of northern Sweden must be considered small given the low number of people living there and the lack of trapping activities of birds on passage. Therefore, short-distance hopping through the forested inland may be the common strategy, but there is a strong need for studies from the inland of northern Sweden to confirm, or reject, this hypothesis.

Acknowledgements

This paper is the result of the dedicated and persistent efforts of the numerous people taking part in Post-LUVRE. We are most grateful to all of them. Anders Hedenström kindly made unpublished information on Bluethroat wing morphology available to us. Staffan Bensch, Thomas Holmberg and Sören Svensson gave valuable comments on an earlier draft of the manuscript. Financial support was received from the Swedish Natural Science Research Council, Crafoordska Stiftelsen in Lund, Danielsson Foundation and Elis Wide Foundation.

References

- Alerstam, T. & Lindström, Å. 1990. Optimal bird migration: the relative importance of time, energy and safety. Pp. 331–351 in *Bird Migration: The Physiology and ecophysiology*. Gwinner, E. (ed) Springer-Verlag, Berlin.
- Arheimer, O. 1982. Blåhakens (*Luscinia svecica*) häckningsbiologi i fjällbjörkskog vid Ammarnäs. *Vår Fågelvärld* 41:249–260.
- Bibby, C. J. & Green, R. E. 1981. Autumn migration strategies of reed and sedge warblers. *Ornis Scand.* 12:1–12.
- Chilgren, J. D. 1977. Body composition of captive White-crowned Sparrows during post-nuptial molt. *Auk* 94:677–688.
- Cramp, S. (ed.) 1988. *Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa*. Vol. V. Oxford University Press, Oxford.
- Douhan, B. 1986. Ringmärkning av blåhake i Roslagen. *Roskarlen* 8:19–29. (In Swedish)
- Ekholm, A. 1988. Viktutveckling hos rastande blåhakar. *Fåglar i X-län* 19:14–26. (In Swedish)
- Ellegren, H. 1989. Weight and wing length as indicator parameters for accumulated fat levels in migrating birds – a methodological study of autumn migrating Bluethroats. *Vår Fågelvärld* 48:75–85. (In Swedish with English summary)
- Ellegren, H. 1990a. Timing of autumn migration in Bluethroats *Luscinia s. svecica* depends of timing of breeding. *Ornis Fennica* 67:1–5.
- Ellegren, H. 1990b. Autumn migration speed in Scandinavian Bluethroats *Luscinia s. svecica*. *Ring. & Migr.* 11:121–131.
- Ellegren, H. 1991. Stopover ecology of autumn migrating Bluethroats *Luscinia s. svecica* in relation to age and sex. *Ornis Scand.* 22:340–348.

- Ellegren, H. & Staav, R. 1990a. The migration of the Bluethroat, *Luscinia s. svecica* – a recovery analysis based on birds ringed in Finland and Sweden. *Vår Fågelvärld* 49:323–336. (In Swedish with English summary)
- Ellegren, H. & Staav, R. 1990b. Moulting migration in the Bluethroat. *Vår Fågelvärld* 49:279–292. (In Swedish with English summary)
- Enemar, A., Nilsson, L. & Sjöstrand, B. 1984. The composition and dynamics of the passerine bird community in a subalpine birch forest, Swedish Lapland. A 20-year study. *Ann. Zool. Fennici* 21:321–338.
- Franz, D. 1998. *Das Blaukehlchen: von der Rarität zum Allerweltsvogel?* AULA, Wiesbaden.
- Gladwin, T. W. 1963. Increases in weight of Acrocephali. *Bird Migration* 2:319–324.
- Hall, S. 1996. The timing of post-juvenile moult and fuel deposition in relation to the onset of autumn migration in Reed Warblers *Acrocephalus scirpaceus* and Sedge Warblers *Acrocephalus schoenobaenus*. *Ornis Svecica* 6:89–96.
- Hansson, B. 1997. The influence of weather and food supply on condition and behaviour of juvenile Bluethroats *Luscinia svecica* in northern Sweden. *Ornis Svecica* 7:11–20.
- Jenni, L. & Winkler, R. 1994. *Moult and ageing of European passerines*. Academic Press, London.
- Klaassen, M., Kvist, A. & Lindström, Å. 2000. Flight costs and fuel composition of a bird migrating in a wind tunnel. *Condor* 102:445–452.
- Kvist, A., Lindström, Å. & Tulp, I. 1993. Excessive migratory fattening in a captive Bluethroat *Luscinia s. svecica*. *Ornis Svecica* 3:161–164.
- Lindström, Å. 1991. Maximum fat deposition rates in migrating birds. *Ornis Scand.* 22:12–19.
- Lindström, Å. & Alerstam, T. 1992. Optimal fat loads in migrating birds: a test of the time-minimization hypothesis. *Am. Nat.* 140:477–491.
- Lindström, Å., Bensch, S. & Hasselquist, D. 1985. Autumn migration strategy of young Bluethroats, *Luscinia svecica*. *Vår Fågelvärld* 44:197–206. (In Swedish with English summary)
- Lindström, Å., Daan, S. & Visser, G. H. 1994. The conflict between moult and migratory fat deposition: a photoperiodic experiment with bluethroats. *Anim. Behav.* 48:1173–1181.
- Lindström, Å. & Hasselquist, D. 1989. Varför mata blåhakar med mjölmask? *Roskarlen* 11:8–16. (In Swedish)
- Lindström, Å., Hasselquist, D., Bensch, S. & Grahn, M. 1990. Asymmetric contests over resources for survival and migration: a field experiment with bluethroats. *Anim. Behav.* 40:453–461.
- Lindström, Å., Hedenström, A. & Pettersson, J. 1996. The autumn migration of Willow Warblers *Phylloscopus trochilus* in Sweden: results from a nation-wide co-operative project. *Ornis Svecica* 6:145–172.
- Merilä, J. 1997. Fat reserves and moult-migration overlap in goldcrests, *Regulus regulus* – A trade-off? *Ann. Zool. Fennici* 34:229–234.
- Norman, S. C. 1990. A comparative study of post-juvenile moult in four species of *Sylvia* warblers. *Ring. & Migr.* 11:11–22.
- Pennycuik, C. J. 1989. *Bird Flight Performance*. Oxford University Press, Oxford.
- Perrins, C. M. & Geer, T. A. 1980. The effect of sparrowhawks on tit populations. *Ardea* 68:133–142.
- Pettersson, J. & Hasselquist, D. 1985. Fat deposition and migration capacity of Robins *Erithacus rubecula* and Goldcrests *Regulus regulus* at Ottenby, Sweden. *Ring. & Migr.* 6:66–76.
- Price, T. 1981. The ecology of the Greenish Warbler *Phylloscopus trochiloides* in its winter quarters. *Ibis* 123:131–144.
- Ryzhanovsky, V. N. 1988a. Postnesting period in life of *Luscinia svecica*. 1. Disintegration of broods and postjuvenile molting. *Zool. Zhurnal* 67:68–78.
- Ryzhanovsky, V. N. 1988b. Postnesting period in life of *Luscinia svecica*. 2. Postnesting migrations, development of migration state and autumn migration. *Zool. Zhurnal* 67:417–425.
- Stolt, B.-O. & Mascher, J. W. 1962. Untersuchungen an rastenden Blaukehlchen (*Luscinia s. svecica*) in Uppland, Mittelschweden, unter besonderer Berücksichtigung der Körpermasse und Gewichtsv Variationen. *Vogelwarte* 21:319–326.
- Svensson, L. 1984. *Identification Guide to European Passerines*. 3rd edition, Stockholm.
- Weathers, W. W. & Sullivan, K. A. 1989. Juvenile foraging proficiency, parental effort, and avian reproductive success. *Ecol. Monogr.* 59:223–246.
- Witter, M. S. & Cuthill, I. C. 1993. The ecological cost of avian fat storage. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 340:73–92.

Sammanfattning

Fettupplagring och inledande höstflyttningshastighet hos juvenila blåhakar Luscinia s. svecica i Lappland

Att starta flyttningen mot övervintringskvarteren så tidigt som möjligt kan vara viktigt av flera anledningar. Förhållandena i häckningsområdet försämrars snabbt ju närmare hösten kommer, fåglarna vill kunna utnyttja goda rastplaster på vägen (Bibby & Green 1981) och det kan vara viktigt att snabbt nå övervintringsområdet (Alerstam & Lindström 1990). Men att flytta iväg kräver förberedelser. Ungfågglarna hos många småfåglar byter ut sin första fjäderdräkt innan flyttningen och de behöver ackumulera energi i form av fett att använda som bränsle under flyttningen. Det är känt att tidsperioden mellan att ungfågglarna blir oberoende av sina föräldrar och att flyttningen påbörjas är en riskfylld och kostsam tid.

Variationen är stor i hur ungfågglar löser detta problem. Hos vissa arter, såsom lövsångare, lämnar ungfågglarna födelseplatsen med mycket små fettreserver (Lindström et al. 1996), medan hos till exempel sävsångare och rörsångare lämnar ungfågglarna sina födelseplatser med relativt stora fettreserver (Bibby & Green 1981, Hall 1996). Här presenteras en långtidsstudie av unga blåhakars ruggning och fettupplagring inför den första höstflyttningen bort från Lappland.

Blåhaken

Nominatrasen av blåhake, *Luscinia s. svecica* häckar i norra Skandinavien, österut genom Asien ända till Alaska (Cramp 1988). Blåhakar i Skandinavien häckar uteslutande i fjällbjörkskog (Arheimer 1982) och flyttar på hösten till, ännu okända, övervintringsområden i södra Asien (Ellegren & Staav 1990a). Unga blåhakar ruggar sina kroppsfjädrar och en del vingtäckare under juli och augusti, framför allt i häckningsområdet. Blåhakens höstflyttning genom östra Sverige är relativt välkänd men tiden för bortflyttningen från uppväxtplatsen vet vi avsevärt mindre om.

Metoder

Ringmärkning utfördes dagligen varje sommar mellan 1984–1997 i fjällbjörkskog nära Tjulträsk, Ammarnäs, Lappland, som en del av LUVRE-projektet (Enemar et al. 1984). Fångstperioden startade i medel den 16 juli och pågick i genomsnitt till den 19 augusti. Vi använde 22 slöjnet dagligen mellan 0700 och 1300 och näten stod på samma plats varje år. Vid märkningen noterades vinglängd (metod 3, Svensson 1984), kroppsvikt och synligt fett enligt skalan från Pettersson & Hasselquist (1985). Ungfågelruggningen noterades efter en sju-gradig skala (Lindström et al. 1985). En fågel i stadie 0 har ännu inte påbörjat ruggningen, i stadie 5 har alla juvenila prickiga fjädrar bytts ut men en del fjädrar växer fortfarande på flankerna och i stadie 6 är ruggningen klar. Hanar kan kännas igen redan i stadie 3, men honor kan inte säkert könsbestämmas förrän i stadie 4.

Resultat

Totalt fångades och ringmärktes 2549 juvenila blåhakar och 1103 (43%) av dessa återfångades minst en gång samma säsong. Nästan alla (90%) av de fångade fåglarna befann sig i ruggningsstadierna 1–4 (Tabell 1), men några hade kommit längre i ruggningen (6,1% i stadie 5, men endast en individ i stadie 6). Unga blåhakars vikt skiljde sig signifikant mellan olika ruggningsstadier, med de högsta vikterna i mitten av ruggningen (Figur 1). De absoluta skillnaderna var däremot små. Även synligt fett skiljde sig signifikant mellan olika stadier av ruggningen, men även här var de absoluta skillnaderna mycket små. Årliga medelvärden i kroppsvikt (g) vid det förmodade bortflyttningstillfället varierade mellan 16,2 och 17,3 hos honor och mellan 17,0 och 18,1 hos hannar (Tabell 2). Den genomsnittliga fettklassen var antingen 0 eller 1 hos båda könen alla

år. Det är alltså tydligt att juvenila blåhakar inte lägger på sig någon fettreserv i tidsperioden mellan separationen från föräldrarna och bortflyttningen.

När lämnar då blåhakarna den plats där de föds upp av sina föräldrar? Det är näst intill omöjligt att se enskilda fåglars bortflyttning, men fångstantalet är tydligt högst de sista dagarna av juli och det är möjligt att en del individer börjar lämna platsen redan strax därefter. Detta antagande styrks också av ett återfynd från en blåhake som ringmärktes den 20 juli, i ruggningsstadie 1, och återfångades 59 km söderut från Tjulträsk den 4 augusti samma år (Figur 2). Denna fågel rörde sig alltså över ett avsevärt avstånd redan i tidig ruggning. Förmodligen försvinner det blåhakar kontinuerligt under augusti. Antalet fångade blåhakar per dag var bara hälften så stort den 18 augusti som i slutet av juli (Figur 3).

Diskussion

Ruggning och flyttning

Juvenila blåhakar lämnar häckningsplatserna mitt under pågående ruggning, förmodligen främst när de är i ruggningsstadierna 3–5. Några individer kan lämna ännu tidigare, vilket ett av återfynden visar. Att blåhakarna ruggar under flyttningen stämmer väl med observationer vid rastplatser längs den svenska ostkusten, då juvenila fåglar vid dessa platser ofta ses i ruggningsstadie 5 i slutet av augusti (Lindström & Hasselquist 1989). Att överlapp finns mellan ruggning och flyttning har tidigare setts hos flera arter.

Energireserver och flyttning

Trots att blåhakarna hade högst kroppsvikt i mitten av ruggningen hade de under samma period lägst fettreserv. Detta verkar märkligt eftersom högre kroppsvikter generellt är förknippade med större fettreserver. Men då de absoluta skillnaderna var små, förklaras detta troligast av att fåglarna under ruggningen har en ökad vattenhalt i kroppen eftersom fjädertillväxten kräver en ökad blodtillförsel (Chilgren 1977). Denna kroppsviktsvariation har förmodligen väldigt lite att göra med fettreserver.

Vad gäller fettupplagring inför flyttningen, lämnar de juvenila blåhakarna fjällen utan några substansiella fettreserver. Nästan alla fåglar hade fettreserver kring 0–2 enligt fettskalan och kroppsvikterna låg mellan 17–18 g hos hannar och 16–17 hos honor. Det verkar alltså som att blåhakar inte lägger på sig nämnvärda fettreserver förrän de når rastplat-

ser vid den svenska ostkusten 200–300 km från häckningsområdena. Kroppsvikter hos fåglar som anländer vid dessa rastplatser är i medel 17 g hos hannar och 16 g hos honor, men i takt med att fettreserver ackumuleras når en del fåglar 20–24 g innan de lämnar dessa rastplatser (Stolt & Macher 1962, Lindström et al. 1985, Ekholm 1988, Ellegren 1991, Kvist et al. 1993).

Blåhakarna startar alltså flyttningen med mycket små reserver. Frågan är huruvida blåhakarna väljer att inte lägga på sig stora fettreserver, eller om svåra förhållanden gör att de *inte kan* lägga på sig en stor fettreserv. Höga fettreserver är förknippade med höga kostnader (Witter & Cuthill 1993), och blåhakarna kanske undviker att lägga på sig fett för att undvika ökade flygkostnader, ökade energetiska kostnader och ökad predationsrisk. Alternativt så gör kombinationen av dålig födotillgång och höga energikostnader förknippade med ruggning och kallt väder att knappt någon energi blir över till fettupplagring. Vi vet att de rent fysiskt kan lägga på fett och rugga samtidigt, eftersom blåhakare som givits extra mat (i samband med mjölmaskmatning under andra studier av blåhakare i Ammarnäs) lägger på sig rejäla fettlager (Lindström m.fl. 1990). Den troligaste anledning är faktiskt att fåglarna inte klarar att lägga på sig en fettreserv samtidigt som de ruggar. Att fåglarna påverkas av omvärldsbetingelserna visade Hansson (1997), som i Ammarnäs fann att dåligt väder ledde till en minskning i de juvenila blåhakarnas redan små fettreserver.

Flyttningshastighet

Flyttningshastigheten är den hastighet med vilken en fågel flyttar mellan två lokaler och inkluderar den tid som läggs på den nödvändiga bränslepålagringen innan flygningen kan påbörjas. Flyttningshastigheten hos juvenila blåhakare är till en början mycket långsam. Vissa blåhakare lämnar troligen Ammarnäs redan i slutet av juli, men majoriteten av blåhakarna flyttar förmodligen från fjällen mellan den 10 och 20 augusti. Men de första blåhakarna kommer inte till rastplatserna vid ostkusten förrän omkring den 20

augusti och i genomsnitt först runt 1 september (Douhan 1986, Ellegren 1990b, 1991). Om man antar att mediandatum för blåhakare som lämnar Ammarnäs ligger mellan den 10 till 20 augusti och att medelavståndet till dessa rastplatser vid kusten är omkring 250 km, blir medelflyttshastigheten bara 11–21 km per dag. Detta är avsevärt långsammare än för blåhakare senare under flyttningen. Med hjälp av ringmärkningsåterfynd uppskattade Ellegren (1990b) blåhakarnas flyttningshastighet till 30–40 km per dag mellan rastplatser i östra Sverige, 40–65 km per dag från Sverige till Finland och cirka 100 km per dag under flyttningen genom Asien.

Förklaringen till ökningen i flyttningshastighet under höstflyttningen kan vi bara spekulera kring. Juvenila blåhakare kanske blir effektivare på att lägga upp reserver under flyttningen, de kanske kommer till rastplatser med rikare resurser, eller så beror det på en kombination av dessa och kanske andra faktorer.

Vad gör blåhakarna efter att de lämnat Ammarnäs?

Det är i genomsnitt troligen 10–20 dagar mellan det att blåhakarna lämnar Ammarnäs och att de når rastplatserna vid Norrlandskusten. Vad gör dom under den tiden? Det troligaste är att många (de flesta?) förflyttar sig små sträckor åt gången ner genom Norrlands inland för att först vid kusten förbereda sig för längre flygetapper. Det finns i alla fall två stöd för denna hypotes. Först och främst så räcker de mycket små bränslereserver som fåglarna bär strax innan avfärd i genomsnitt bara till c. 90 km flygning (enligt flygteoretiska beräkningar, Penny-cuick 1989), och det är 200–300 km till kusten. Dessutom visar två återfynd (Figur 2) att unga blåhakare påträffas i området emellan häckningsområdena och kusten. Sannolikheten att överhuvudtaget återfinna en ringmärkt fågel i Norrlands inland är rimligen jämförelsevis liten, varför det inte är omöjligt att den ovan föreslagna strategin faktiskt är den vanligaste. Fångst och ringmärkning på potentiella rastplatser i Norrlands inland är av största vikt för att ge stöd åt, eller förkasta, denna hypotes.

Korta rapporter *Short communications*

Robin *Erithacus rubecula* found in juvenile plumage on spring migration

JONAS WALDENSTRÖM & DANIEL BENGTS-
SON

On the 25 April 2001 a peculiar Robin *Erithacus rubecula* was trapped at Ottenby Bird Observatory (56°12 N, 16°24 E). The normal plumage of Robins after partial post-juvenile moult is characteristic – the breast and throat has a bright orange-red colour, sides of neck has a varying amount of grey lingering

the red throat and breast to the forehead (Pettersson *et al.* 1990), and there is usually an obvious difference between new and juvenile greater coverts (Svensson 1992). The bird trapped at Ottenby seemed to exhibit an entirely juvenile plumage, except for a few red feathers scattered on the breast (Figure 1). No greater coverts were moulted and the upper mandible was yellowish-grey, not slaty-grey as in adult individuals (third calendar year birds or older; see Karlsson *et al.* 1986). All remiges and retricies were fresh, showing only faint signs of wear.

There are two plausible explanations to the observed plumage. Firstly, the bird could have failed to start the post-juvenile moult after hatching either because of belonging to a late brood or due to poor



physiological state, e.g. deprivation of food resources. Or, secondly, the bird could in fact belong to an extremely early brood from southern or western breeding areas in 2001. This implies, assuming a rearing period from nest building to maturity of 38–46 days (Cramp 1988) and 3–7 days of migration to reach Ottenby, that the brood must have been initiated in early or mid February. In Scandinavia breeding normally starts from the end of April in the south but not before mid- or late May in the north, while breeding in southern Europe typically starts in April (Cramp 1988). In Britain and Ireland breeding starts earlier (March, but normally in April), but nests can be found in all months (Cramp 1988).

Considering the very fresh remiges and retrices in this bird, perhaps the latter scenario is the most likely one. If the bird belonged to a late brood, it should have shown some signs of wear in these feathers. One can only speculate on the origin of such a brood, but it seems likely to have been somewhere with a warm microclimate – perhaps within a city?

This is the first documented case of a Robin in full juvenile plumage at Ottenby during spring migration, even though it is the most frequently trapped species during that period (mean 1182 individuals/spring 1972–1999). We could not find any reports of Robins exhibiting this phenomenon in the reference literature (Ginn & Melville 1983, Cramp 1988, Glutz von Blotzheim 1988, Jenni & Winkler 1994), but it may be an overlooked issue. There are passerine species that normally omit post-juvenile moult before autumn migration, e.g. the Lanceolated Warbler *Locustella lanceolata* where some individuals have been found in juvenile plumage during autumn migration (Cramp 1992). However, these individuals renew feathers during a pre-breeding moult in the wintering quarters and are thus not found in juvenile plumage in spring (Svensson 1992).

This is contribution no. 176 from Ottenby Bird Observatory.

References

- Cramp, S. (ed). 1988. *The Birds of the Western Palearctic*. Vol V. Oxford University Press, Oxford.
- Cramp, S. (ed). 1992. *The Birds of the Western Palearctic*. Vol VII. Oxford University Press, Oxford.
- Ginn, H. B. & Melville, D. S. 1983. *Moult in Birds*. BTO Guide 19. British Trust for Ornithology, Tring.
- Glutz von Blotzheim, U. (ed). 1988. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Vol. 11(1). AULA-Verlag, Wiesbaden.
- Jenni, L. & Winkler, R. 1994. *Moult and Ageing of European Passerines*. Academic Press, London.

Karlsson, L., Persson, K. & Walinder, G. 1986. Åldersbestämning av rödhake *Erithacus r. rubecula* – en analys. *Anser* 25:15–28.

Pettersson, J., Hjort, C., Lindström, Å. & Hedenström, A. 1990. Övervintrande rödhakar *Erithacus rubecula* kring Medelhavet och flyttande rödhakar vid Ottenby – en morfologisk jämförelse och analys av sträckbilderna. *Vår fågelvärld* 49:267–278.

Svensson, L. 1992. *Identification Guide to European Passerines*. 4th Ed. Stockholm, private publisher.

Sammanfattning

Rödhake Erithacus rubecula påträffad i juvenil dräkt under vårflyttning

Den 25 april 2001 fångades en rödhake i närmast helt juvenil dräkt vid Ottenby fågelstation (56°12 N, 16°24 E). Fågeln hade endast ruggat in några enstaka röda bröstfjädrar. Antingen kan denna individ ha varit i dålig fysisk kondition under hösten, eller komma från en mycket sen kull, och därför inte kunnat påbörja den postjuvenila ruggningen innan höstflyttningen. Alternativt så är den ett resultat av en extremt tidig häckning på sydligare breddgrader under våren 2001. Rödhakens häckning beräknas ta 38–46 dagar i anspråk från bobygge till självständiga ungar, vilket innebär att föräldrarna till ”vår” individ i så fall måste ha påbörjat bobygge i början av februari. Skandinaviska rödhakar häckar från slutet av april, medan sydligare populationer börjar några veckor tidigare. På Brittiska öarna kan vissa par börja häcka i mars, men i undantagsfall kan bobygge förekomma under hela året (Cramp 1988).

Detta är det första dokumenterade värfyndet av en rödhake i juvenil dräkt vid Ottenby, trots att det är den talrikaste ringmärkningsarten under vårsträcket (medelvärde 1182 individer/vår 1972–1999). Vi har heller inte kunnat finna någon rapport om detta fenomen i referenslitteraturen (Ginn & Melville 1983, Cramp 1988, Glutz von Blotzheim 1988, Jenni & Winkler 1994). Träskångaren *Locustella lanceolata* är en art som ibland genomför höstflyttningen i juvenil dräkt (Cramp 1992). Dessa individer genomför dock en komplett vinterruggning innan vårflyttningen (Svensson 1992).

Jonas Waldenström, Zooekologiska avd., Lunds Universitet, 223 62 Lund
Daniel Bengtsson, Ottenby fågelstation, Pl. 1500, 380 65 Degerhamn

Nya böcker *New books*

Robert S. Ridgely & Paul J. Greenfield, 2001: **The Birds of Ecuador**. Volume I: **Status, Distribution and Taxonomy**. I samarbete med Mark Robbins & Paul Coopmans. Christopher Helm, London. ISBN 0-7136-6116-X. 848 sid. Pris: GBP 55. Volume II: **A Field Guide**. I samarbete med Paul Coopmans. Helm Field Guides. ISBN 0-7136-6117-8. 740 sid. Pris: GBP 40.

Ecuador torde hysa fler fågelarter per kvadratkilometer än något annat land. På en yta stor som halva Sverige finns närmare 1600 arter, tio av dem endemiska och åtskilliga sårbara. Det är en förvirrande och svårgreppbar mångfald, som det tar tid att lära känna. Ornitologisk forskning i tropiska Sydamerika har därför de senaste decennierna först och främst rört sig om inventeringsarbete under besvärliga fältförhållanden: insamling av skinn, inspelning av sång och läten, tidskrävande letande efter arter som tidigare varit belagda med något enstaka, ofta gammalt fynd, ibland upptäckter av nya arter eller underarter.

I drygt två decennier har Robert Ridgely från Academy of Natural Sciences i Philadelphia bedrivit denna typ av forskning i Ecuador. Under lika lång tid har han samarbetat med fågelkonstnären Paul Greenfield. Tidigt bestämde de sig för att åstadkomma en fågelguide för Ecuador, något som visade sig mycket svårare och mera tidskrävande än de någonsin kunde föreställa sig. Man måste reservationslöst beundra både dem och förlaget för arbetsinsatsen, när resultatet nu föreligger i två mastiga volymer på sammanlagt 2,5 kilo och nästan 1600 sidor.

Inventering och kartläggning är självfallet basen för fortsatt forskning och för naturskydd. Som den kände amerikanske ornitologen Frank Gill skriver i sitt förord: "Conservation is born first of discovery and wonder, then of understanding, and finally of action." Just den utvecklingsgången framgår tydligt i författarnas redogörelse för sitt arbete: De inledde med att tjasas och förundras över rikedomerna på arter.

Därefter började de inventera, vilket ledde till insikter och till engagemang i naturskydd och arbete för att bevara så mycket som möjligt av landets rika fågelvärld.

I sin introduktion ironiserar de över omöjligheten i sitt projekt. Varje skådare vill ha en fågelguide som avbildar alla arter och behandlar alla aspekter: fältidentifikation, läten samt uppgifter om förekomst och status. Samtidigt ska formatet helst vara avpassat för jackfickan. Självfallet är detta absurda krav för ett land med 1600 arter. Man försökte åstadkomma en lösning genom att publicera två volymer, men med sina 740 sidor och 1,4 kg är Volym II, fältguiden, inte särskilt hanterlig, särskilt inte vid klättring i bergsskogar.

Volym II behandlades i Vår Fågelvärld (7/2001) i en mycket positiv recension. Jag nöjer mig därför med att presentera verkets uppläggning. Volym II är fältguiden, och i den finns planscher, utbredningskartor samt en utförlig text, som tar upp fältidentifikation, förväxlingsarter samt uppträdande. Författarna riktar sig även till nybörjare i Sydamerikas rika fågelvärld. De ger tips om hur man orienterar sig i detta myller och lär sig urskilja olika artgrupper: Ovenbirds, Woodcreepers, Antbirds, Antpittas, Tyrant Flycatchers, Cotingas, Vireos m.fl.

Om Volym II skulle kunna sägas vara Ecuador's motsvarighet till Erik Rosenbergs *Fåglar i Sverige*, så motsvaras Volym I av SOF:s *Sveriges fåglar* plus *Sällsynta fåglar i Sverige*. Författarna inleder med en 90-sidig genomgång, av geografi och klimat, tidigare ornitologisk forskning i Ecuador, förändringar i avifaunan, viktiga lokaler och naturskyddade områden, lagstiftning m.m. Därefter följer drygt 700 sidor arttexter, i vilka de diskuterar status, utbredning och taxonomi. Tidigare fynd och inventeringar redovisas med datum, uppgiftslämnare och litteraturhänvisningar. Det är svårt att tillgodogöra sig del I utan att ha tillgång till kartor och planscher i del II, men även den tillfällige besökaren har en hel

del att hämta i del I, inte minst då genomgången av biotoper samt viktiga lokaler (26 sidor tätpackad information).

Det bestående intrycket vid läsningen av Volym I är av en utomordentligt rik fågelfauna, som hotas av en växande befolknings behov av mark samt inte minst en expanderade oljeutvinning (Se Tomas Carlbergs utmärkta reportage i VF 7/2001.) Ett annat hot är människans monomana lust att omge sig med husdjur, främst då fåglar i bur. I frustration skriver Ridgeley att det verkar som om varje ecuadorian vill ha en stor, färggrann papegoja i sitt hem. Papegojor saluförs legalt överallt, samtidigt som nästan ingen uppfödning sker i fångenskap. Konsekvensen är drastisk åderlätning av de vilda populationerna. Icke desto mindre andas författarna en viss optimism. Flera ideella organisationer köper in viktiga områden och myndigheterna har insett de ekonomiska fördelarna med ekoturism, i det här fallet aviturism.

Sammanfattningsvis är detta ett oerhört imponerande bokverk, resultatet av många års engagerat inventerings- och forskningsarbete.

LENNART NILSSON

Achim Kostrzewa & Gero Speer (red.), 2001: **Greifvögel in Deutschland, Bestand, Situation, Schutz.** AULA-Verlag, Tyskland. 141 sidor. Pris: 39:80 DM.

Den första upplagan av Tysklands rovfåglar gavs ut 1995 och nu följer en helt omarbetad och aktuell upplagan. Boken med mjuka pärmar ger en utmärkt överblick över häckningsbiologi, populationsförändringar, hotbilder och status för de 16 dagrovfågelsarter som regelbundet häckar i Tyskland. Tre tidigare hotade arter, havsörn, fiskgjuse och pilgrimsfalk, har ökat under de sista årtionena främst beroende på att halterna av välkända pesticider som DDT, dieldrin och aldrin har minskat i näringskedjan. Kapitlet om miljögifter och rovfåglar ger en bra historisk överblick och visar på skillnaden i attityder och användning av gifter mellan det forna DDR och Västtyskland. Så sent som i slutet av 1980-talet användes metylkvicksilver och DDT i det östtyska jordbruket. Det var samtidigt förbjudet att t.ex analysera gifthalter i havsörnsägg.

Trenden för havsörn har varit remarkabel med nästan en fördubbling av antalet häckande par från ca 200 år 1990 till närmare 400 år 2000. De flesta av dessa par häckar i norra Tyskland. Ökningstakten har inte varit lika hög för pilgrimsfalken. Tidigare fanns det en mycket stor trädhäckande population

från Luneburger Heide österut till polska gränsen men denna försvann helt på 1960-talet. Man försöker nu återskapa denna population med hjälp av avel och utsättning. Den första lyckade trädhäckningen noterades 1996 men återetableringen går mycket långsamt.

Till de arter som minskat eller befinner sig på den röda listan hör blå kärnhök, ängshök och mindre skrikörn. Andra arter, som idag har livskraftiga populationer men uppvisar en negativ trend, är lärkfalken med en beräknad maximal population på 3600 par. Gladan (ca 10 000 par) och bruna kärnhöken (>5000 par) hör också dit. Ungefär hälften av världspopulationen av glada häckar i Tyskland och minskningen beror främst på försämrat bytesunderlag. Uppodlingar, dikningar av våtmarker och förändrat skogsbruk leder till minskande populationer av kärnhökar och skrikörnar. En annan hotbild som nämns är den ökande illegala jakten som underblåses av rovfågelshatare inom brevduveförbund och jägarkretsar.

Boken innehåller också data om beståndstätteter, beräknade med olika karteringsmetoder, samt en omfattande litteraturlista. Åtskilliga tabeller och diagram och 13 teckningar av Friedhelm Weick lättar upp den kompakta textmassan.. Det jag saknar i boken är utbredningskartor, vilket enligt författarna beror på platsbrist och att aktuellt underlag inte fanns. Men i gengäld kan man i tabellerna finna beståndsuppskattningar för varje delstat.

PETER LINDBERG

G. C. Whittow, 2000: **Sturkie's Avian Physiology.** 5th Edition. Academic Press, London. ISBN 0-12-747605-9. Pris: £62.95

För 2600 år sedan använde sig grekerna av termen fysiologi när de filosofiskt frågande ville beskriva tingens natur. Fysiologin som ämne har förändrats enormt under åren och idag studerar fysiologer orsaker och mekanismer som styr levande organismer. Hur kan fåglars hjärta och lungor förse kroppen med syre till och med när de flyger på höjder där vi människor inte ens kan överleva? Hur fungerar lukt-sinnet hos den svartfotade albatrossen, som kan känna doften av "bacon drippings" på flera mils avstånd? Kan kejsarpingviner minimera värme- och energiförluster genom att sova på "hälarna" och därmed undvika att värmen leds bort från fötterna ut på den kalla antarktiska isen? Även oaktat de underhållande exempel och förvånande studier som citeras är Sturkie's Avian Physiology ett imponerande verk om just fåglarnas fysiologi. Boken handlar om

både vilda och domesticerade fåglar – en stor del av fysiologisk forskning utförs just på tamarter som duvor och höns – och enormt mycket information ryms inom detta envolymsverk.

I 26 kapitel behandlas olika aspekter av fåglarnas fysiologi, skrivna av 35 olika forskare. Kapitlen är väl avgränsade och behandlar så diversa ämnen som sinnessens funktion, hur fåglarnas rörelser genereras och försörjs med energi, funktionen och anatomin hos mage-tarmkanalen, hormonreglering, fåglars flykt, fysiologiska förändringar under häckningen samt embryots utveckling i ägget. Varje kapitel är späckat med detaljer och innehållet är väldigt specialiserat.

Fåglar anses vara mest beroende av synen av alla ryggradsdjur, och just synen avhandlas i kapitel ett. Dess kritiska roll för fåglar är uppenbar då dessa har utvecklat de största, både relativt och absolut, ögonen bland landlevande djur. Ett strutsöga mäter cirka 50 mm i ögats längdaxel, vilket är dubbelt så stort som hos ett visst däggdjur där synen också är viktig, nämligen människan. En annan intressant anpassning hos en del arter är att fokuseringen av objekt inte bara sker genom linsens och hornhinnans förändring. Vissa fåglars, t.ex. tranors, ögon kan fokusera på olika saker samtidigt! Detta resulterar i att en fågel som flyger kan fokusera på ett objekt i den övre delen av synfältet samtidigt som objekt på olika avstånd på marken är skarpa. En annan ofta omtalad förmåga är att fåglar ser objekt med större skärpa än många andra djurgrupper. Den amerikanska tornfalken skall enligt beräkningar klara att urskilja en 2 mm lång insekt från en trädtopp på 18 (!) meters höjd. Men givet det faktum att inget organ kan vara extremt bra på alla funktioner blir denna skarpa syn mindre effektiv under dåliga ljusförhållanden. Dagrovfåglarna förtjänar verkligen sitt namn sett ur deras ögons synvinkel. Ett spännande ämne som saknas i kapitlet är fåglars förmåga att se även ultraviolett ljus. Detta är ett forskningsområde som expanderat enormt det sista decenniet men som tyvärr inte blivit behandlat i denna upplaga.

Andra sinnen än syn är förstas också behandlade. Fåglars hörsel (kapitel 2), kemiska sinnen (kapitel 3) och känsel (kapitel 4) genomgås detaljerat och noggrant, med tyngdpunkt på anatomi och morfologi. Avsnitten innehåller också funktionella aspekter och exempel på hur sinnesfysiologin påverkar och styr beteenden. Fåglar har exempelvis mekaniska receptorer (nervceller som reagerar på tryck, rörelse eller annan fysisk påverkan) i den befjädrade huden. Dessa receptorer känner bland annat luften som strömmar förbi fjäderdräkten under flykten och med

hjälp av dem kan fågeln justera sin flyghastighet.

Efter kapitlen om sinnena går boken djupare in i fågelkroppen och behandlar olika delar av nervsystemet och de inre organen (kapitel 5–12). Som läsare är det lätt att tjusas av de delar av fågelkroppen som helt skiljer sig åt från övriga ryggradsdjur och i kapitel 10 kan man fördjupa sig i hur fåglarna andas. Den största volymen av fåglarnas lungor utgörs av luftsäckarna, tunna membran som likt bälgar drar in och blåser ut luft via lungorna där själva gasutbytet sker. Systemet av luftsäckar gör att det ständigt passerar luft genom lungorna, både under in- och utandning, alltid i en och samma riktning. Så trots att fåglarna har avsevärt mindre lungor relativt kroppsstorlek än till exempel däggdjur blir gasutbytet mycket effektivt. (Det effektiva gasutbytet orsakas så klart av flera faktorer där det ovan beskrivna bara utgör en del.)

De följande delarna som handlar om energibalans (kapitel 13), reglering av kroppstemperatur (kapitel 14) och flykt (kapitel 15) är mer fokuserade på interaktionen mellan fysiologi och beteenden än de kapitel som behandlar olika organ. Mellanartsvariation beskrivs i ljuset av ekologiska skillnader och det tydliggörs hur olika arter utvecklats i och anpassats till vitt skilda miljöer och habitat. Dessa avsnitt ger en förståelse för hur fåglar överlever under drastiskt olika förhållanden.

Härnäst följer avsnitt om de endokrina organen och de hormoner som dessa utsöndrar (kap 16–20). Fåglarnas inre klocka och hur den regleras av dygnsljuset tas upp i kapitel 21, och reproduktionsfysiologi beskrivs i tre kapitel, med ett helt nytt kapitel som handlar om ruvning. Även här finns fascinerande exempel på hur flexibla fåglar är. Att könsorganens storlek och utveckling varierar med årstid är inget nytt, men vidden av variationen är fantasieggande. Starhonors äggstockar kan variera från 8 mg under vintern till 1400 mg vid häckning. En ökning på 175 gånger! Nytt är också kapitlet om tillväxt och utvecklingsbiologi och avslutningsvis följer ett kapitel som handlar om immunofysiologi.

Genomgående i boken varvas experimentella studier, ibland väldigt kliniska, med studier utförda i fält. Många kapitel är mycket deskriptiva med klar tyngdpunkt på anatomi och morfologi. Eftersom det är en bok om just fåglarnas fysiologi är övervikten för experimentella studier i laboratorium påtaglig. Vem skulle drömma om att genom fältobservationer studera elektriska egenskaper hos muskelfibrer, blodets transport av gaser eller hur det autonoma nervsystemet fungerar.

För den allmänintresserade ornitologen är ”Sturkie’s Avian Physiology” både dyr och med sin

enorma detaljrikedom förmodligen ganska torr. De 35 författarnas bakgrund ger en tydlig bild av bokens perspektiv. Tjugo av 35 kapitelförfattare kommer från traditionella biologiska institutioner och åtta från institutioner med en klar inriktning mot tillämpad forskning där höns ofta är det primära studieobjektet. Den sista stora kategorin utgörs av sex författare som arbetar vid olika medicinska institutioner. Lite otippat är en elektroingenjör från en teknisk högskola i Japan medförfattare till ett av de två kapitel som redaktören själv, G. C. Whittow, skrivit. Bredden är alltså mycket stor i detta verk, och är man intresserad av eller rent av arbetar med fåglars fysiologi är detta förmodligen det bästa referensverk på endast en volym som kommit ut. Jämför man med tidigare upplagor är denna, den femte, väl uppdaterad och utökad inom flera områden. Behöver man slå upp något om hur fåglar påverkas av höga koldioxidhalter eller om man undrar över hur temperaturen påverkar fågelebryns utveckling så finns informationen tillgänglig i "Sturkie's". En sak som blir uppenbar när man läser i denna bok är att mycket spännande återstår att upptäcka och förstå. Vem vet, i nästa upplaga kanske vi finner ett avsnitt om sökandet efter och upptäckten av de processer som styr fåglarnas magnetsinne!

JOHAN LIND

B. J. M. Stutchbury & E. S. Morton, 2001: **Behavioral Ecology of Tropical Birds**. Academic Press, London & San Diego, CA. 165 sid. ISBN 0-12-675556-6. Paperback. Pris: GBP 26.95.

Har fåglar i tropikerna en fundamental annorlunda livsstil än arter i tempererade trakter? Är de ekologiska betingelserna så olika i de två zonerna att resultatet blir generellt sett olika levnadssätt? På dessa frågor är författarna till denna lilla bok benägna att svara ett rungande ja. Sina argument bygger de på egen, ofta opublicerad forskning plus en måttlig genomgång av den litteratur (ganska liten, enligt deras egen åsikt) som berör fåglarnas ekologi i Nya världens tropiska delar. Beteendekologisk litteratur från andra tropiker tillgrips däremot endast undantagsvis. Detta är en allvarlig brist: det har faktiskt gjorts åtskillig utmärkt forskning inte minst i Australien och södra Afrika.

Som underbyggnad för sitt argument anför Stutchbury & Morton först ett antal oavvisliga sanningar, som att fåglarnas häckningssäsong är mycket längre i tropikerna där dessutom fasligheter som de höga breddgradernas vinter saknas. Detta förefaller

leda till att den årliga dödligheten i allmänhet är lägre i tropiska än i tempererade fågelpopulationer.

Men den verkligt avgörande skillnaden mellan tropikerna och de tempererade zonerna ligger enligt dessa författare i revirhållandet och inte minst frekvensen av utomparspanning. Tyvärr är emellertid deras belägg för att det finns genomgående skillnader mellan olika områden i dessa hänseenden milt uttryckt svaga. En stor del av bokens argumentation svävar därför fritt i luften.

Resultatet blir att boken framför allt är en intressant exempelsamling från de neotropiska fåglarnas liv och leverne. Dessutom är den en varningssignal att inte generalisera okritiskt från de relativt välstuderade tempererade till de långt mindre undersökta tropiska zonerna. Kanske inte minst genom sina brister pekar den också eftertryckligt på behovet av mer god beteendekologisk forskning, framför allt i regnskogarna – medan de ännu finns kvar, åtminstone styckevis och delt.

STAFFAN ULFSTRAND

W. Gatter, 2000: **Vogelzug und Vogelbestände in Mitteleuropa**. Aula Verlag, Wiebelsheim. 656 sidor. ISBN 3-89104-645-6.

Randecker Maar är en fågelstation som ligger på nordsidan av Schwäbische Alb i sydvästra Tyskland. Här koncentreras flyttande fåglar p.g.a. topografien – en lång dal sträcker sig söderut i mot allt högre plåteer och fångar upp höstens sydvästriktade fågelsträck, som här snabbt tvingas stiga från cirka 400 till 800 m.ö.h. Vid Randecker Maar har flyttfågelstudier bedrivits enligt fasta rutiner i 30 år och Wulf Gatter sammanfattar i *Vogelzug und Vogelbestände in Mitteleuropa* dessa omfattande undersökningar.

Omfattande, ja det kan man verkligen säga. Ett av flera inledningsavsnitt behandlar fältkännetecken hos sträckande tättingar – ett intressant kapitel, som kanske kommer att röna större uppmärksamhet i framtida fältbestämningsguider. Ganska bra teckningar illustrerar ganska bra kommentarer. Även om det finns utrymme för förbättringar – t.ex. stämmer det knappast att "flygande rödstrupig piplärka skiljer sig inte från trädpiplärka" (däremot kanske svårigen från ängspiplärka) – utgör detta kapitel en intressant början!

De 30 årens studier har verkligen inte bara handlat om att "räkna fågel" utan många intresseväckande aspekter har varit på tapeten. En intressant fråga är hur högt sträcket går och var majoriteten av fåglarna flyger. Vid Randecker Maar går 58 % av det synliga

sträcket på en höjd av under 50 meter över marken – och då hör det naturligtvis till bilden att här tvingas de uppåt p.g.a. att de är på väg in över Alperna. De olika arternas flyttningsbenägenhet studerades flitigt. Gulärta var en av de arter vars flyttning mest påtagligt var förknippad med stabilt högttrycksväder. En annan långflyttare med likartad tidtabell men aktiv senare på dagen – bivräken – var å andra sidan en av de arter som oftast sågs flytta i samband med lågtrycksväder. Situationen vid inlandslokalen Randecker Maar skiljer sig alltså inte på denna punkt direkt från kustlokalen Falsterbo.

När det gäller frågan om sikten påverkan på flyttningsintensiteten menar författaren att detta är en komplexare fråga än vad som ofta förutsätts (och ofta innefattas den inte alls i resonemang kring flyttfågelstudier). Sikten tycks hur som helst ha betydelse för många av de arter som sträcker i Centraleuropas inland – även om det i många fall är oklart om det är bättre sikt som sätter igång sträcket eller om den sträckutlösande faktorn i själva verket är någon annan väderfaktor, som i sin tur också lett till bättre sikt. Vid Randecker Maar kompliceras frågan dessutom av att god visibilitet möjliggör för en fågel på t.ex. 500 meters höjd över marken att se Alperna torna upp sig 15 mil åt söder och 30 mil åt sydväst. Hur påverkar det sträcket?

Vid Randecker Maar, såväl som på andra håll, har man noterat att kortflyttare sträcker senare på hösten än förr. Den vanliga – och troligtvis delvis riktiga – förklaringen är ändrat klimat. Men frågan är mer komplicerad än så och andra faktorer som Gatter nämner är bl.a. förändringar i en fågelpopulations ålderspyramid samt förändringar i relationen mellan populationer från olika upptagningsområden. Omställningar i jordbruket med nya grödor, ökad grad av höstsådd etc. spelar också in.

Ännu en fråga tyskarna givetvis ägnat uppmärksamhet är flyghastigheten. Man har bl.a. funnit att nära marken är flyghastigheten hos kortflyttare konstant i förhållande till vindhastigheten, medan farten (i förhållande till vinden) ökar i motvind och minskar i medvind hos långflyttare – i enlighet med Pennycuicks teori om lämplig hastighet för att kunna nå så långt som möjligt. Ett avsnitt behandlar flockstorlek och flokksammansättning. Här påpekar Gatter bl.a. att glesa flockar, som t.ex. bofink, passar bättre för andra arter (med delvis avvikande flygmönster) att ansluta sig till, än exempelvis täta flockar av stenkäck, stare eller grönsiska. Sådana flockar kräver homogent flyktsätt. Någoting att fundera över när blandflockarna passerar! Ett antal diagram illustrerar f.ö. denna fråga, t.ex. i vilken

omfattning andra arter blandar sig med bo- respektive bergfink.

Ett intressant kapitel diskuterar relationen mellan populationsförändringar och flyttningsrender. Men trots att *Vogelzug und Vogelbestände in Mitteleuropa* innehåller det mesta och lite till av vad man kan önska av flyttfågelstudier, finns just i detta sammanhang kanske det enda jag saknar. Hur många exemplar av olika arter sträcker egentligen förbi Randecker Maar? Medeltal per år, högsta årsiffra, högsta dagsnotering? Det får vi tyvärr inte veta.

För den som inte läser tyska obehindrat (och vi är många) finns relativt utförliga sammanfattningar på engelska. Dessa, tillsammans med ett antal färgfoton, flera svartvita teckningar (av bra kvalitet) och åtskilliga diagram och tabeller underlättar läsningen.

MAGNUS ULLMAN

Hadoram Shirihai, Gabriel Gargallo, Andreas Helbig, Alan Harris & David Cottridge, 2001: **Sylvia Warblers. Identification, taxonomy and phylogeny of the genus Sylvia.** Helm Identification Guides, Christopher Helm, A & C Black, London. 576 sid. Pris: GBP 60.

Vi tycks befinna oss i en skördetid för fågelböcker. Eleganta, gedigna referensverk inom ornitologi publiceras i en jämn ström, resultatet av några decenniers intensiv ornitologisk forskning och dito förfining av en rad olika tekniker inom genetik, ruggningsstudier och fältidentifikation. Det senaste numret i serien Helm Identification Guides slår dock det mesta och sätter en ny svårslagen standard inom sin genre. *Sylvia Warblers* är en fantastisk kombination av elegant layout och en fullkomligt bedövande mängd information.

Redan författarteamet bakom boken ger en antydan om den höga kvalitén: israelen Hadoram Shirihai och katalanen Gabriel Gargallo inledde redan tidigt på 80-talet, i var sin ände av Medelhavsområdet, sina dräktstudier av *Sylvia*-sångare. Shirihai kläckte idén om en bok om Sylviorna och bildade ett arbetslag tillsammans med två britter, fågelkonstnären Alan Harris och fotografen David Cottridge, även de sedan länge *Sylvia*-entusiaster. Samtidigt hade Gabriel Gargallo på egen hand bedrivit studier av samma släkte i Spanien, och han drogs in i projektet 1991. Likaså samtidigt studerade tysken Andreas Helbig orientering och flyttning hos svarthättan för sin doktorsavhandling och blev även en av pionjärerna inom molekylär genetisk analys av fåglar för att försöka rekonstruera de fylogenetiska

sambanden. Han drogs in i bokprojektet 1994. Lars Svensson har varit involverad, dels genom sitt arbete med *curruca*-taxa, dels som en av dem som slutredigerat boken. Slutligen ansvarar holländaren C. S. Roselaar för utbredningskartorna.

Resultatet är en fantastisk monografi över ett fågelsläkte. Det finns inte mindre än 546 färgfotografier av alla taxa inom släktet *Sylvia*. Och det finns 20 utsökta planscher med omsorgsfullt granskade och bearbetade illustrationer av en uppsjö dräktvariationer: olika underarter, fåglar som ruggar till sin första vinterdräkt, 2 K-fåglar etc. Redan de två förorden av Alan Harris, respektive David Cottridge är små miniessäer, värda att läsas för sin egen skull, inte minst Cottridges lyriska skildring av samspelet mellan Mahler-symfonier och det veckolånga slitet för att äntligen få bra bilder av en individuell glasögonsångare.

Avsnittet för varje art (t.ex. 29 täta sidor om svarthättan) omfattar självfallet en grundlig genomgång av fältkaraktärer, av sång och läten, inklusive sonagram, av i-handen-identifikation, av underartstaxonomi, av ruggningsmönster samt köns- och åldersbestämning, av artens allmänna biologi och ekologi, inklusive föda, flyttning, utbredning och beståndsutveckling samt slutningen ett par sidor med biometriska data samt utbredningskartor (häckning, respektive övervintring).

Självfallet är boken en guldgruva för alla som fångslats av Sylviorna. Inte minst intressant är genomgången av den taxonomiska forskningen och dess resultat för släktet *Sylvia*. Det släktråd författarlaget ritat upp baseras på tre oberoende undersökningar: Blondels DNA-DNA-hybridisering från 1996, den mitokondriella DNA-sekvensering som utförts av Helbigs team samt en kladistisk analys (fjäderdräkt och nakna kroppsdelar, ruggningsmönster, könsdimorfism, läten m.m.) av Shihirai och hans medarbetare.

Deras slutsatser kan summeras som följer. Släktet *Sylvia* står uppenbarligen närmare timaliorna (de s.k. Babblers, familjen Timaliidae) än andra sångarsläkten som *Phylloscopus* och *Acrocephalus*. Om dessa slutsatser är korrekta, skulle familjen Sylviidae även omfatta underfamiljen Timaliinae, dvs timaliorna. Släktet *Sylvia* och dess syskonart i Nordamerika, den förbryllande och unika messmygen (Wrentit, *Chamaeafasciata*) hör uppenbarligen hem-

ma i timaliornas underfamilj, medan *Phylloscopus*, *Acrocephalus*, *Hippolais* och en rad andra släkten bildar en annan underfamilj, Acrocephalinae.

En rad undersökningar, från Sibley & Ahlquist och framöver, har även visat att de afrikanska s.k. messångarna i släktet *Parisoma* (s.k. Tit-warblers eller Tid-babblers) härstammar från någon *Sylvia*-förfader. Helbig, Shihirai & Co. placerar dem följaktligen inom släktet *Sylvia*.

I sin taxonomiska genomgång använder de även begreppen "subgenus", "superspecies" och "allospecies". Den senare termen syftar då på de taxa som ingår i en "superspecies" och som via en rad kriterier uppfattas som arter och inte underarter. Sålunda uppfattar de sardinsk sångare *S. sarda* (Marmora's Warbler) som en superspecies, som består av de två närstående arterna *Sylvia /sarda/ sarda* på Korsika, Sardinien m.m. samt *Sylvia /sarda/ balearica* på ögruppen Balearerna. (Jag har använt snedstreck där Shihirai & Co. använder hakparentes för att beteckna superspecies.)

Inte minst intressant är att både svarthätta och trädgårdssångare är mycket gamla grenar på *Sylvia*-trädet, som skildes från övriga Sylvior för mycket länge sedan, samtidigt som de även genetiskt står lika långt från varandra som från övriga Sylvior. Årtsångaren *S. curruca* ingår i subgenus **CURRUCA** tillsammans med bl.a. mästarsångare *S. hortensis* och arabisk sångare *S. leucomelaena*. I sin tur uppfattas *curruca* som en superspecies omfattande fyra allospecies: *curruca*, *minula*, *althaea* och *margelanica*. Törnsångaren *S. communis* å andra sidan ingår i ett annat subgenus, **MELIZOPHILUS**, tillsammans med bl.a. glasögonsångare *conspicillata*, provence-sångaren *undata*, svarthakad sångare *rueppelli* och sammethätta *melanocephala*.

Denna exemplifiering är självfallet bara ett ytligt skummande på en ytterst detaljerad och fångslande framställning. *Sylvia Warblers* må vara en dyr bok, men det är också en mycket påkostad bok, resultatet av närmare två decenniers möda från en rad hängivna specialister. Den är värd ett ingående studium, inte bara av *Sylvia*-älskare utan av en rad olika kategorier av ornitologer: ringmärkare, taxonomer, kryssare, Medelhavsentusiaster och inte minst av dem som älskar förstklassiga färgfoton och dito fågelmålningar.

LENNART NILSSON

ORNIS SVECICA

Innehåll i årgång 11, 2001 Contents of volume 11, 2001

ANDERSSON, R. Höstbiologi och sångaktivitet hos svart rödstjärt <i>Phoenicurus ochruros</i> i sydvästra Sverige. <i>Autumn biology and song activity in a population of Black Redstart Phoenicurus ochruros in south-western Sweden</i>	135
ANDERSSON, Å., FOLLESTAD, A., NILSSON, L. & PERSSON, H. Migration patterns of Nordic Greylag Geese <i>Anser anser</i> . <i>Flyttningmönster hos nordiska grågäss Anser anser</i>	19
BENGTSSON, D. & JONZÉN, N. Höstflyttning av ängshök <i>Circus pygargus</i> och brun kärrhök <i>C. aeruginosus</i> på Ölands södra udde. <i>Autumn migration of Montagu's Harrier Circus pygargus and Marsh Harrier C. aeruginosus at the southern tip of Öland</i>	1
BENGTSSON, K. Vilka ringduvekuellar <i>Columba palumbus</i> genererar ungar? <i>Which Wood Pigeon Columba palumbus clutches generate young?</i>	99
BENGTSSON, K. & BLOMQUIST, L. Ursprung, rörelser och ortstrohet för skrattnåsar <i>Larus ridibundus</i> märkta i Malmö. <i>Origin, migration, and site fidelity of Black-headed Gulls Larus ridibundus ringed at Malmö</i>	59
BENSCH, S. A., NILSSON, L.G.R., NOTHAGEN, P., OLSSON, P. & ÅKESSON, M. Chiffchaff <i>Phylloscopus c. collybita</i> with mixed Chiffchaff and Willow Warbler <i>Ph. trochilus</i> song – genetic evidence. <i>En gransångare sjunger blandad gran- och lövsångarsång – genetiskt bevis</i>	108
BRODIN, A. Konsten att publicera sig vetenskapligt – del 1: att skriva uppsatsen. <i>How to publish scientific work – part 1: writing the paper</i>	83
DIERSCHKE, V. Large gulls as predators of passerine landbirds migrating across the southeastern North Sea. <i>Trutar som predatorer på flyttfåglar i sydöstra Nordsjön</i>	171
ENEMAR, A. Dubbla kullar hos törnsångaren <i>Sylvia communis</i> i sydvästra Sverige. <i>Double-brooded White-throats Sylvia communis in south-western Sweden</i>	93
ENEMAR, A. Weights of yolk body and hatchling in relation to the egg weight in the Treecreeper <i>Certhia familiaris</i> . <i>Sambandet mellan äggets, äggulans och den nykläckta ungens vikt hos trädkryparen Certhia familiaris</i>	147
ENGSTRÖM, H. The occurrence of the Great Cormorant <i>Phalacrocorax carbo</i> in Sweden, with special emphasis on the recent population growth. <i>Förekomsten av storskarv Phalacrocorax carbo i Sverige med särskild tonvikt på den sentida populationsökningen</i>	155
HELLSTRÖM, M. & BERG, Å. Effects of restoration and management regime on the avifaunal composition on Swedish wet meadows. <i>Effekter av restaurering och skötselmetod på fågelfaunans sammansättning på svenska våtängar</i>	235
JAKOBSSON, G. & JOHANSSON, B. Sträckvägar och sträckbeteende hos labbar <i>Stercorarius</i> . <i>Migration routes and behaviour of skuas Stercorarius</i>	191
JOHANSSON, T. & LARSSON, T. Häckfågelfaunan i östra Smålands ytterskärgård 1990 – 2000. <i>The breeding birds in the outer archipelago of eastern Småland 1990–2000</i>	211
KARLSSON, S. Selection of habitat and perches by the Great Grey Shrike <i>Lanius excubitor</i> and the effects of snow layer and prey type. <i>Valet av jaktbiotop och utsiktsplatser hos varfågeln Lanius excubitor samt effekten av snötäcke och bytestyp</i>	7
LINDSTRÖM, Å. & LIND, J. Fuel deposition and speed of early autumn migration of juvenile Bluethroats <i>Luscinia s. svecica</i> leaving their natal area in Swedish Lapland. <i>Fettupplagring och inledande höstflyttningshastighet hos juvenila blåhakar Luscinia s. svecica i Lappland</i>	253
LUNDBERG, D. Ett fall av polyandri hos sädesärla <i>Motacilla alba</i> . <i>A case of polyandry in Pied Wagtail Motacilla alba</i>	95
MEISSNER, W. & KOZIRÓG, L. Biometrics of Turnstone <i>Arenaria interpres</i> migrating in autumn through the Gulf of Gdansk region. <i>En analys av biometrisk data insamlade från ros Karl Arenaria interpres under höstflyttning i Gdanskbukten</i>	181
OLSSON, V. Polygyny in the Red-backed Shrike <i>Lanius collurio</i> . <i>Polygyni hos törnskatan Lanius collurio</i>	97
RYTTMAN, H. Offspring sex ration, and male quality in Goshawk <i>Accipiter gentilis</i> . <i>Könskvoter i kullar och hanars kvalitet hos duvhök Accipiter gentilis</i>	79
SILVERIN, B. & WINGFIELD, J. The adrenocortical responses to stress in breeding male Chaffinches <i>Fringilla coelebs</i> and Bramblings <i>F. montifringilla</i> In Sweden. <i>Stresskänslighet hos häckande hanar av bofink och bergfink i Sverige</i>	223
SÖDERHOLM, S. Genmäle till Jensens kommentarer rörande observationen av en extremt stor grågäskull vid Angarnsjöängen. <i>Reply to comments by Jensen on observation of an unusually large brood of Greylag Goose</i>	101

SÖDERHOLM, S. Flygande rördrommar <i>Botaurus stellaris</i> uppvisande ovanliga beteenden <i>Flying Bitterns Botaurus stellaris with unusual behaviour</i>	103
WALDENSTRÖM, J. & BENGTSOON, D. Robin <i>Erithacus rubecula</i> found in juvenile plumage on spring migration. <i>Rödthake Erithacus rubecula påträffad i juvenil dräkt under vårflyttning</i>	265

Bokanmälningar – Book reviews

Aebischer, N.J., Evans, A.D., Price, P.V. & Vickery, J.A. (eds.) 2000. Ecology and Conservation of Lowland Farmland Birds. (SÖREN SVENSSON)	128
Bibby, C.J., Burgess, N.D., Hill, D.A. & Mustoe, S. 2000. Bird Census Techniques. (SÖREN SVENSSON)	130
Bradley, P.E. 2000. The Birds of the Cayman Islands. (CARL-AXEL BAUER)	117
Chancellor, R.D. & Meyburg, B.-U. 2000. Raptors at risk. Proceedings fo the V World Conference on Birds of Prey and Owls. (NILS KJELLÉN)	124
Dean, W.R.J. 2000. The Birds of Angola. An annotated checklist. (PER ERICSON)	114
Dennet, D.C. 2000. Att förstå medvetandet hos människor och andra djur. (BO EKBERG)	190
Dixelius, O. 2000. Linnétraditionen i svensk litteratur. En kritisk granskning. (BO EKBERG)	189
Engler, H. 2000. Die Teichralle. (LEIF NILSSON)	125
Fry, C.H., Keith, S. & Urban, E.K. 2000. The Birds of Africa. Vol. 6. (ANDERS HEDENSTRÖM)	116
Gatter, W. 2000. Vogelzug und Vogelbestände in Mitteleuropa. (MAGNUS ULLMAN)	270
Kostrzewa, A. & Speer, G. (eds.) 2001. Greifvögel in Deutschland, Bestand, Situation, Schutz. (PETER LINDBERG)	268
Kroodtsma, D.E. & Miller, E.H. 1996. Ecology and evolution of acoustic communication in birds. (DENNIS HASSELQUIST)	119
Kushland, J.A. & Hafner, H. 2000. Heron Conservation. (LARS LINDELL)	122
Moore, F.R. (ed.) 2000. Stopover ecology of Nearctic-Neotropical landbird migrants: habitat relations and conservation implications. (ANDERS HEDENSTRÖM)	126
Ridgley, R.S. & Greenfield, P.J. 2001. The birds of Ecuador. Vol. 1: Status, Distribution and Taxonomy. (LENNART NILSSON)	267
Rouxel, R. 2000. Snipes of the Western Palearctic. (SÖREN SVENSSON)	128
Shirihai, H., Gargallo, G. Helbig, A. Harris, A. & Cottridge, D. 2001. Sylvia Warblers. Identification, taxonomy and phylogeny of the genus Sylvia. (LENNART NILSSON)	271
Stutchbury, B.J.M. & Morton, E.S. 2001. Behavioral Ecology of Tropical Birds. (STAFFAN ULFSTRAND) ..	270
Tickell, W.L.N. 2000. Albatrosses. (SUSANNE ÅKESSON)	113
Ulfstrand, S. 2000. Flugsnapparens vita fläckar – forskningsnytt från djurens liv i svensk natur. (SUSANNE ÅKESSON)	127
Waldbauer, G. 1998. The Birders's Bug Book. (OLOF PERSSON)	118
Whittow, G.C. 2000. Sturkie's Avian Physiology. (JOHAN LIND)	268
Zalles, J.I. & Bildstein, K.L. 2000. Raptor Watch – a global directory of raptor migration sites. (NILS KJELLÉN)	123

Avhandlingsanmälningar – Dissertation reviews

Fridolfsson, A.-K. 1999. Evolutionary studies of sex chromosome linked genes and male-biased mutations in birds. (STAFFAN BENSCH)	131
Van der Jeugd, H. 1999. Life history decisions in a changing environment – a long-term study of a temperate Barnacle Goose population. (MARTIN GREEN)	133

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 utskrivet 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 11, No 4, 2001

Innehåll – Contents

- 191 JAKOBSSON, G. Sträckvägar och sträckbeteende hos labbar *Stercorarius*
JOHANSSON, B. *Migration routes and behaviour of skuas Stercorarius*
- 211 JOHANSSON, T. Häckfågelfaunan i östra Smålands ytterskärgård 1990–2000
LARSSON, T. *The breeding birds in the outer archipelago of eastern Småland 1990–2000*
- 223 SILVERIN, B. The adrenocortical responses to stress in breeding male
WINGFIELD, J. Chaffinches *Fringilla coelebs* and Bramblings *F. montifringilla* in Sweden
Stresskänslighet hos häckande hanar av bofink och bergfink i Sverige
- 235 HELLSTRÖM, M. Effects of restoration and management regime on the avifaunal
BERG, Å. composition on Swedish wet meadows
Effekter av restaurering och skötselmetod på fågelfaunans sammansättning på svenska våtängar
- 253 LINDSTRÖM, Å. Fuel deposition and speed of early autumn migration of juvenile Bluethroats
LIND, J. *Luscinia s. svecica* leaving their natal area in Swedish Lapland
Fettupplagring och inledande höstflyttningshastighet hos juvenila blåhakar
Luscinia s. svecica i Lappland

Korta rapporter – Short communications

- 265 WALDENSTRÖM, J. Robin *Erithacus rubecula* found in juvenile plumage on spring migration
BENGTTSSON, D. *Rödhake Erithacus rubecula påträffad i juvenil dräkt under vårflyttning*
- 267 **Nya böcker – New books**
- 273 **Innehåll i årgång 11 – Contents of volume 11**

