



Ornis Svecica

Vol 9 No 3 1999

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

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

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

Redaktörer *Editors*

Staffan Bensch, Anders Brodin, Dennis Hasselquist, Anders Hedenström, Åke Lindström, Roland Sandberg, Ekologiska inst., Ekologihuset, 223 62 Lund

Tord Fransson, Ringmärkningscentralen, Naturhistoriska riksmuseet, Box 50007, 104 05 Stockholm

Noél Holmgren, Zoologiska Inst., Stockholms universitet, 106 91 Stockholm

Tomas Pärt, SLU, Inst. f. naturvårdsbiologi, Box 7002, 751 22 Uppsala

Redaktör för doktorsavhandlingar

Dissertations review editor

Jan-Åke Nilsson

Korrespondens *Correspondence*

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

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

Prenumeration *Subscription*

ORNIS SVECICA distribueras gratis till alla fullbetalande medlemmar, som också erhåller tidskriften Vår Fågelvärld. Medlemskap inom Sverige 1999 kostar 330:- (150:- för medlem under 21 år). Avgiften för person boende utanför Sverige är 420:- resp. 240:-. Separat prenumeration på ORNIS SVECICA kostar 260:- (utanför Sverige 350:-).

ORNIS SVECICA will be distributed free of charge to all full members, who will also receive the journal Vår Fågelvärld. Membership for 1999 is 420 SEK (240 SEK for persons younger than 21 years) to addresses abroad and 330 SEK (150 SEK) within Sweden. Separate subscription to ORNIS SVECICA is 350 SEK abroad, 260 SEK within Sweden.

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

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

Adresser *Addresses*

Föreningens kontor *Office of the Society*: Sveriges Ornitologiska Förening, Ekhagsvägen 3, 104 05 Stockholm.

Vår Fågelvärlds redaktion *Editor of Vår Fågelvärld*: Anders Wirdheim, Genvägen 4, S-302 40 Halmstad.

Ornis Svecicas redaktion *Editors of Ornis Svecica*: c/o Sören Svensson, Ekologihuset, S-223 62 Lund.

Häckningsmiljöns betydelse för häckningsframgången hos havsfiskande smålom *Gavia stellata* i Västerbotten

ULF SKYLLBERG, JOAKIM LESSMANN & PER HANSSON

Abstract

In Sweden sea-foraging Red-throated Divers are found only in the north-eastern part, along the Gulf of Bothnia and the Bothian Bay. The breeding biology of these possibly 100–200 pairs is virtually unknown. In this study, the breeding success of 15 pairs of these birds was related to lake and nesting site characteristics. During the years 1993–1998, a total of 53 initiated incubations were recorded in 14 different lakes within a 400 km² area. Out of a total of 43 well-grown young (28 incubations) all except 5 (3 incubations) were with certainty hatched in nests located on small islets or on floating *Spaghnum spp.* moss mats. The overall breeding success, expressed as non-fledged, half-grown chicks (large young) per incubation, was 0.81. The breeding success was significantly lower ($0.01 < p < 0.05$, Kruskal-Wallis followed by Dunn's test) in bog-type mire lakes (0.33 young per incubation) than in lakes with a mosaic character of open water, high-grown *Carex* vegetation and *Spaghnum* moss mats (0.94 young per incubation). Also in forest lakes, formed in depressions of glacial

till, the production was higher than in mire lakes (1.09 young per incubation). It was found that a dense cover of high vegetation close to the nest was the most important factor for the breeding success ($p < 0.01$, Spearman's r_s), whereas distance between the nest and the shore showed a weak statistical significance ($0.05 < p < 0.10$). On a lake level scale, it was found that breeding success increased with decreasing percentage open water (i.e. increasing mosaic character, $p < 0.01$, Spearman's r_s) whereas the absolute size of the lake (0.26 to 15.9 ha), maximum distance over open water and distance to the sea (0.3 to 4.0 km) did not seem to affect the breeding success. The influence of predation and yearly fluctuations in lake water level on breeding success are discussed.

*Ulf Skyllberg, Brännavägen 38, S-907 88 Täfteå, Sweden.
Joakim Lessmann, Fältgatan 10, S-903 36 Umeå, Sweden.
Per Hansson, Ferievägen 66, S-918 32 Sävar, Sweden.*

Received 11 April 1997, Withdrawn for addition of new data; resubmitted 9 August 1999, Accepted 16 August 1999,
Editors: M. Hake & S. Svensson

Inledning

En överväldigande majoritet av Sveriges 1200–1400 par smålom (Eriksson & Lindberg 1999) häckar i små myr- och skogstjärnar och fiskar i närbelägna större sötvatten. Detta är t.ex. fallet för de ca 15–20 par i sydvästra Sverige, som studerats ingående under 1980-talet (Eriksson 1994), och de drygt 50 par som årligen följts i Malungstrakten (Dahlén 1996). Beståndet i sydvästra Sverige visade indikationer på en vikande trend under perioden 1960–1985, men tycks därefter återhämtat sig något (Eriksson & Johansson 1997). Orsakerna till minskningen är oklara, men förändringar av häckningssjöarna efter dikningsingrepp och påverkan av luftföroreningar kan ha haft betydelse (Eriksson m.fl. 1988).

Kunskapen om långsiktiga beståndstrender och häckningsutfall för smålommar häckande i norra Sverige är liten. Projekt LOM, som sedan 1994 drivs gemensamt av Naturskyddsföreningen och Sveriges Ornitologiska Förening, kan delvis ge svar på dessa frågeställningar (Eriksson & Lindberg 1999), medan mer specifika studier krävs för att vi skall få bättre kunskap om vilka faktorer som styr smålommens häckningsframgång.

Betydande delar av världens smålommar häckar, i motsats till de svenska, i marin miljö. Havsfiskande populationer har t.ex. studerats på Shetlandsöarna (Gomersall 1986), Orkneyöarna (Booth 1982) och i Kanada (Douglas & Reimchen 1988, Eberl & Picman 1993). I Sverige finns havsfiskande smålom-

mar längs norrlandskusten. Av dessa hyser Holmöarkipelagen och angränsande fastlandsdel inom Umeå kommun ca 35–40 par smålom (Olsson 1992). Mycket lite är känt och dokumenterat om dessa lommars häckningsbiologi och häckningsframgång. Syftet med föreliggande studie är dels att dokumentera häckningsframgången hos ca 15 par av de kustfiskande smålommar, som häckar i Västerbottens södra kustland, dels att identifiera betydelsefulla faktorer bakom häckningsutfallet.

Studieområde och inventeringsmetodik

Studieområdets storskaliga topografi, geologi och vegetation

Våra studier bedrevs inom ett ca 400 km² stort område begränsat av Umeälven och väg E4 i väster, Västra Kvarken i öster och Dalkarlså i norr (Figur 1). Områdets topografi är flack och präglas av en nord-sydgående relief vilken i den mindre skalan består av olika typer av moränformationer (t.ex. drumlinier) och i den större skalan av mer markerade dalgångar.



Figur 1. Inventeringsområdet.
The study area.

Den flacka topografin resulterar i en generellt högt liggande grundvattenyta som ger gynnsamma förutsättningar för torvbildning. Sammanhängande myrområden dominerar alltmer landskapet med ökat avstånd från kusten. Landhöjningen är för närvarande omkring 0.9 m. per hundra år, vilket i kombination med den flacka terrängen kontinuerligt skapar nya kustnära sjöar samtidigt som äldre sjöar successivt växer igen.

Bergarterna i undersökningsområdet domineras av s.k. kustgnejser, som är fattiga på näringsämnen som kalcium, magnesium och kalium. Därför är de flesta myrmarker och sjöar i området tämligen näringsfattiga. Myrarna är uppbyggda av vitmossearter *Sphagnum spp.* och har övervägande karaktär av fattigkärr (Sjörs 1956). Även de minerogent påverkade sjöarnas strandzon är bitvis avgränsade mot fastmarken av en bård av fattigkärr, vilken ofta domineras av vitmossor. I många sjöar finns mer eller mindre fast förankrade eller flytande "mattor" av vitmossa på vilka högre vegetation efter en tid kan få fäste. Fältskiktet på myrarna domineras av arter som rosling *Andromeda polifolia*, tranbär *Vaccinium oxycoccus*, skvattram *Ledum palustre* och ljung *Calluna vulgaris*. Vegetationen i mer näringsfattiga strandzoner domineras av tuvull *Eriophorum vaginatum*, dystarr *Carex limosa*, gråstarr *C. curta*, kråklöver *Comarum palustre* och vattenklöver *Menyanthes trifoliata*, medan högvuxna arter som flaskstarr *C. rostrata*, trådstarr *C. lasiocarpa* och sjöfräken *Equisetum fluviatile* dominerar strandzonen i de något mer näringsrika sjöarna. Det skogsbildande trädslaget är huvudsakligen gran *Picea abies*. Tall *Pinus sylvestris* finns endast i form av glesa bestånd av martallar i gränzonen mellan myr- och fastmark. Vid några sjöar finns tallungskog som planterats på tidigare granskogsklädd mark. Lövträdsinslaget domineras av glasbjörk *Betula pubescens*, som tillsammans med rönn *Sorbus aucuparia* även dominerar på yngre hyggen. Gråal *Alnus incana* återfinns ofta som en bård längs strandkanten på yngre sjöar nära kusten.

Klassificering av häckningssjöar

I syfte att hitta ett samband mellan häckningsresultat och häckningsmiljö har vi klassificerat samtliga sjöar som hyst stationära par eller häckande lommor i tre olika typer: (typ 1) myrgöl, (typ 2) skogstjärn och (typ 3) sjöar bestående av en mosaik av öppen vattenyta, delvis gungflyartade vitmossemattor och ruggar av mer näringskrävande vegetation som t.ex. starr *Carex spp.* och säv *Scirpus spp.*



Figur 2. Myrgöl där vitmossemattan är beväxten med trådstarr *Carex lasiocarpa* i strandlinjen. Sjö nummer 10.
Mire lake with some *Carex lasiocarpa* on the shore. Lake no. 10.

Myrgölen (Sjörs, 1956) är det djupaste partiet i en tidigare större sjö som med tiden ackumulerat organiskt sediment och successivt vuxit igen. Den karakteriseras i sitt typfall av en sammanhängande klarvattenyta utan inslag av ruggar av högre vegetation och har en väldefinierad strandkontur bestående av vitmossemattor. Eventuellt inslag av mer högvuxen vegetation längs stränderna beror av näringsstillskott i tillrinnande vatten. Är inslaget av vatten från omkringliggande minerogen fastmark litet saknas i det närmaste högvuxna starrarter, medan betydande starrpartier kan förekomma där myrgölen tillförs näringsrikt vatten (Figur 2). Myrgölen i området är generellt näringsfattiga (dystrofa).

Skogstjärnar (Figur 3a) är bildade i sänkor i moräntäcket, ofta belägna mellan två moränryggar av drumlintyp. Dessa sjöar tillförs i hög grad minerogent markvatten från omkringliggande terräng, men den näringsfattiga berggrunden ger ändå sjöarna en oligotrof karaktär. Normalt är sjöarna omgivna av äldre barrskog och har en strandzon bestående av vitmossemattor blandade med starrpartier. Utanför stranden finns ofta en bård av starr- och sävbälten av varierande täthet och utsträckning (Figur 3b). I någ-

ra fall är sjöarna omgivna av hyggen eller ungskog, vilket har resulterat i ett tillskott av näring och ljus som tillfälligtvis förändrar vegetationsammansättningen såväl längs sjöns stränder som i själva sjön.

De sjöar som uppvisar en blandning av sjö, kärr- och mossepartier benämner vi mosaik (Figur 4). De utgör de mest näringsrika sjöarna i området och är i flera fall sannolikt en produkt av dikningsingrepp. I dessa sjöar finns ofta grupper av döda träd, vilket indikerar att vatten tillförts från ett uppströms beläget dikningsobjekt. Näring tillförs med dikningsvattnet, vilket medför att vegetationens sammansättning förändras till en rikare typ där både högstarr- och vitmossepartier blandas. Generellt kan en mer mosaikartad karaktär av högre vegetation och klarvattenytor förväntas då en näringsfattig sjö fått en förhöjd näringsstatus, medan en alltför hög näringsstillförsel (i kombination med dränering) resulterar i betydande igenväxning och en minskad grad av mosaik.

Sjöarnas totala yta, inklusive flytande och bottenförankrad vegetation, mättes på det ekonomiska kartbladet (upprättat efter flygfotografering 1982), medan öppen klarvattenyta och största avstånd över



Figur 3a. Typisk skogstjärn med boholme. Sjö nummer 6.
Typical forest lake and islet with nest. Lake no. 6.



Figur 3b. Vegetationsrik skogstjärn. Bobalen återfinns i det tätaste partiet av trådstarr *Carex lasiocarpa*. Sjö nummer 9.
Vegetation-rich forest lake. The nest is located in the dense Carex lasiocarpa vegetation. Lake no. 9.

öppet vatten mättes direkt från flygfotografier tagna 1990. Sjöns ungefärliga ålder beräknades utifrån höjd över havet, angivet på den topografiska kartan, och en likformig landhöjningshastighet om 0,9 m på 100 år. Sjöar med en beräknad ålder inom 20% hänfördes till en gemensam, genomsnittlig åldersklass. Minsta avstånd mellan häckningssjö och havet, samt mellan häckningssjö och sammanhängande 3 m. djupkurva i havet, mättes direkt på den topografiska kartan. I Tabell 1 återfinns geografiska data för de 17 sjöar som hade stationära smålommar eller häckande par minst ett av inventeringsåren.

Inventeringsmetodik

Utifrån tidigare erfarenheter av smålomhäckningar i området (t.ex. Olsson 1992), begränsades inventeringsinsatserna till ett 30-tal av inventeringsområdets totalt ca 135 sjöar. Sjöar med mindre sannolikhet att hysa smålom besöktes endast en till två gånger per säsong medan sjöar där häckning konstaterats, eller stationära par påträffats, besöktes i medeltal fem gånger under perioden maj till och med september. Besöken kan indelas i tre olika kategorier beroende på tidpunkten under häckningscykeln: i) ett till tre besök för att konstatera närvaro av stationära par och/eller påbörjad ruvning, ii) två till tre besök för att konstatera utkläckta ungar eller avbruten häckning och iii) ett till tre besök för att kontrollera stora, i det närmaste flygga ungar. Under säsongerna 1993 och 1994 visade sig besök under första till tredje veckan i juni vara mest optimalt i syfte att konstatera påbörjad häckning. Ingen ny häckning upptäcktes under juli eller augusti dessa år. Under 1995–1998, däremot, var synkroniseringen

av häckningar mellan sjöar betydligt sämre och besökskategorierna i), ii) och iii) kom att löpa parallellt över tiden. Under 1998 var inventeringsintensiteten sämre i sjöar som under 1993–1997 inte visat sig hysa häckande lommar, varför antalet stationära, ej häckande, par inte redovisas för säsongen 1998.

Sjöarna inventerades med handkikare från land. Närvaro av stationärt par vid minst två tillfällen antas indikera ett revir inom vilket häckningsförsök inte kan uteslutas. Häckning likställer vi med iakttagande av ruvande fågel. I sjö nummer 2 (Tabell 1) kunde bopplatsen inte lokaliseras p.g.a. kraftigt utvecklade vegetation och därför konstaterades häckning först i och med att ungar iaktogs. Eftersom vi i denna sjö kan ha missat ett okänt antal avbrutna häckningar är den ej medtagen i den statistiska analysen. Tidpunkten för äggläggning skattades utifrån besök före och efter första tillfället med iakttagande av ruvning, samt en kontroll av denna tidpunkt genom att subtrahera summan av ungaras skattade ålder och 30 dagars ruvningstid (Bundy 1976) från det datum då ungar visade sig för första gången. Avbruten häckning fastställdes då ett tidigare iakttaget ruvande par vid ett senare tillfälle visat sig ha övergivit boet och/eller lämnat häckningssjön. Att så var fallet kontrollerades vid ytterligare minst ett tillfälle. Predation av ägg eller av nykläckta ungar kunde inte särskiljas. I enlighet med metodiken inom Projekt LOM (Eriksson & Lindberg 1999) baseras häckningsresultatet på summan av antalet ungar med övervägande juvenil fjäderdräkt och en storlek uppgående till minst hälften av de vuxna fåglarnas (kallas hädanefter ”stora ungar”). I fall av konstaterad omläggning efter misslyckad häckning, är endast den omlagda kullen medtagen i statistiken



Figur 4. Mosaik av öppet vatten, gungflyn av vitmossemattor och ruggar av starr och säv. Sjö nummer 1.
Lake classified as a mosaik of open water, floating Sphagnum spp. mats and more nutrient demanding vegetations such as Carex spp. and Scirpus spp. Lake no. 1.

(d.v.s. det första misslyckade försöket bortses ifrån). Detta anser vi vara det mest korrekta tillvägagångssättet eftersom misslyckanden efter endast en mycket kort tids ruvning lätt förbises med den inventeringsintensitet vi använt oss av.

Efter det att ungarna lämnat häckningssjön (augusti–september) besöktes samtliga boplatser (i ett fall brukades kanot) och vegetationens medelhöjd och täckningsgrad mättes inom 0,5 m från bobalens ytterkanter. Med måttband mättes avståndet från boplatsens (bobale eller mindre boholme där sådan brukades) ytterkanter till den närmaste, med fastmark sammanhängande, gungfly eller annan tät, delvis bärande vegetation (hädanefter benämnd gungfly), samt mellan boplatsen och sammanhängande fastmark. Med fastmark menas mark som är stabil nog att bära en normalbyggd person (iklädd stövlar).

Resultat och diskussion

Vattenståndsfuktuationer och häcknings-säsongens tidsmässiga utsträckning

Smålommar observerades i häckningssjöarna från det att isen bröt upp, ofta första till andra veckan i maj, till och med slutet av september. Beräknad tidpunkt för äggläggning, avrundad till närmaste femdagarsperiod, varierade från omkring 20 maj till 10 juli. Sannolikt var det framförallt vattenståndets nivå i sjöarna som styrde denna tidpunkt. Baserat på en ungefärlig beräknad tidpunkt för kläckning och en genomsnittlig ungvårdnadstid om 45 dagar (Bundy 1976) kom häckningssäsongen, definierad som den tid då vuxna fåglar eller ungfåglar vistas i häcksjöarna, att sträcka sig från omkring 10 maj till omkring 30 augusti ett år med intermediärt vattenstånd (1994), medan den sista flygga ungen beräknades lämna häckningslokalen först omkring 25 september ett år med mycket högt vattenstånd (1995). Vi mätte inte vattenståndet i sjöarna, men genom att okulärt jämföra vattenytans läge med den högsta

punkten på exponerade boholmar i några av sjöarna, kunde vi göra en kvalitativ, relativ jämförelse mellan åren. I Tabell 2 anges vattenståndet i slutet av juni i en fyra-gradig skala. Den sena vårfloden i skogslandet i kombination med kall väderlek och ovanligt mycket regn i månadsskiftet maj/juni (SMHI 1995) gav ett betydligt högre vattenstånd i sjöarna 1995 jämfört med säsongerna 1993 och 1994. Under säsongerna 1997 och 1998 var vattenståndet lika högt eller t.o.m. högre än under 1995 i slutet av häckningssäsongen (p.g.a. mycken nederbörd under sommaren), men lägre under slutet av juni. Av de sju ruvningar som påbörjades före andra veckan i juni 1995 avbröts samtliga utom en. Utan att ha direkta bevis för dränkta boplatser sätter vi dessa avbrutna häckningar i samband med en kraftig höjning av vattennivån under andra halvan av juni. Under 1995 bytte två av paren initialt den boplatser som varit lyckosam under såväl 1993 som 1994 mot en torrare plats belägen på fastare mark. Dessa boplatser var troligen ett andrahandsval då båda paren återvände till den tidigare använda boplatser när vattnet dragit sig tillbaka i början eller mitten av juli. Vad som hände med äggen från den första kullen är okänt. I tre andra tjärnar väntade lommarna med att häcka tills i början av juli 1995, då vattenståndet sjunkit, medan ett par helt avstod häckning då den under 1993 och 1994 ianspråktaga boplatser var översvämmad under hela häckningssäsongen. Lommarna låg dock kvar i tjärnen under hela sommaren.

Häckningsresultat

Häckningsresultaten för åren 1993–1998 redovisas i Tabell 2. Den genomsnittliga ungprouduktionen per påbörjad häckning (ruvning) var 0,81 stora ungar (\pm SD 0,31 per par och år). Detta resultat kan jämföras med en genomsnittlig ungprouduktion om 0,67 och 0,88 stora ungar per påbörjad häckning och år för inlandsfiskande smålommor i sydvästra Sverige under perioden 1980–1996 (Eriksson & Johansson 1997), respektive under perioden 1991–95 i Malungstrakten, Dalarna (Dahlén, 1996). För södra Finland rapporterade Lokki & Eklöf (1984) 1,15 pulli och/eller juveniler per påbörjad häckning under perioden 1979–1982. För havsfiskande bestånd har Booth (1982) uppgivit en ungprouduktion om 0,70 på Orkneyöarna och Gomersall (1986) 0,45 ungar per häckning på Shetlandsöarna under perioden 1918–1982 ($n = 1104$). Med tanke på att 0,45 och 0,67 stora ungar per häckning på Shetlandsöarna respektive i sydvästra Sverige av författarna ovan ansågs vara tillräckligt för att bibehålla det häckande beståndets

storlek i dessa områden, finner vi ingen anledning att dra andra slutsatser än att lommarna i Västerbottens kustland för tillfället reproducerar sig tillräckligt för att vidmakthålla sin numerär.

Procentandelen kullar med två stora ungar var hög i vårt material i jämförelse med litteraturodata. I genomsnitt 54% av de lyckade häckningarna (15 av 28) resulterade i två stora ungar. Detta kan jämföras med 38% i studierna genomförda i sydvästra Sverige (Eriksson & Johansson 1997), 38% i Malungstrakten (Dahlén 1996) och 34% hos det havsfiskande beståndet på Shetlandsöarna (Okill & Wanless 1990). Detta indikerar att fisktillgången i Västerbottens kustland, och/eller andra egenskaper i häckningsmiljön, ger goda förutsättningar att föda upp två ungar.

Betydelsen av sjötyp för häckningsresultatet

Lyckade häckningar genomfördes i alla tre kategorier av sjöar: myrgöl, skogstjärn och mosaikartad sjö (Tabell 3). Av sjöarna i Tabell 1 gjordes inget bofynd i tjärn 10 och 13 under inventeringsperioden, trots närvaro av stationära par. I sjö 2 kunde vi inte, trots idoga försök, finna boet varför denna sjö inte tagits med i den statistiska analysen av häckningsutfallet.

Av 15 häckningsförsök i myrgöl (sjötyp 1) lyckades endast 3 (20%), medan 14 av 22 (64%) försök i skogstjärnar (sjötyp 2) och 11 av 16 (69%) häckningsförsök i mosaikartade sjöar (sjötyp 3) var lyckosamma. Uttryckt som stora ungar per ruvande par och sjötyp (Tabell 3), visade Kruskal-Wallis test att häckningsutfallet signifikant skilde sig åt mellan de tre sjötyperna ($\chi^2 = 6.72$, $0,01 < p < 0,05$). Dunn's icke-parametriska test för multipla jämförelser visade att häckningsresultatet i myrgöl (0,33 stora ungar per ruvande par och sjö) avvek mest signifikant från resultatet i mosaikartade sjöar (0,94 stora ungar, $Q = 2,36$, $0,05 < p < 0,10$), medan skillnaden gentemot resultatet i skogssjöar (1,09 stora ungar) hade en svagare signifikans ($Q = 2,06$, $0,10 < p < 0,20$). För att utröna vilka eventuella faktorer som ligger bakom skillnaderna i häckningsresultat mellan sjötyperna nyttjades Spearman's rank korrelation för att relatera häckningsresultatet till (A) häckningssjöarnas geografiska karakteristik och (B) karakteristik kopplad till boplatsernas närmiljö.

(A) Betydelsen av häckningssjöns geografi för häckningsresultatet

Korrelationen mellan var och en av faktorerna i Tabell 1 och antalet stora ungar per påbörjad ruvning och sjö (Tabell 4, kolumn 3) redovisas i Tabell 5. Av

Tabell 1. Fysiska data för 17 sjöar inom undersökningsområdet som uppvisade stationära par åtminstone en gång under perioden 1993–1998. Sjöarna är ordnade enligt fallande total sjöyta. Sjöarna indelas i tre typer: nr 1 dystrof myrgöl, nr 2 oligotrof skogstjärn och nr 3 näringsrik mosaik av sjö, kärr- och mosse-element.

Physical description of 17 lakes within the study area which at least once had a stationary pair during 1993–1998. Lakes are sorted by decreasing lake area. Lakes are divided into three groups: no. 1 a nutrient poor mire lake, no. 2 an oligotrophic forest lake and no. 3 a mosaic of open water, floating vegetation, nutrient demanding higher Scirpus and Carex vegetation and Sphagnum mats.

Sjö nr.	Total sjöyta, ha	Klarvattenyta, ha (% klarvatten av total yta)	Största avstånd över öppet vatten, m	Sjöns ungefärliga ålder, år	Avstånd till havsvik eller kust (avstånd till 3 m djupkurva), km	Typ av sjö
<i>Lake no.</i>	<i>Total lake area, ha</i>	<i>Open water area, ha (% open water of total area)</i>	<i>Maximum distance over open water, m</i>	<i>Estimated age of lake, years</i>	<i>Distance to sea (distance to 3 m sea depth), km</i>	<i>Lake type</i>
1	15,9	2,7 (17)	210	2500	4,0 (4,3)	3
2	7,7	7,4 (96)	830	250	0,5 (3,0)	2
3	1,7	1,4 (82)	230	250	0,3 (0,7)	2
4	1,6	1,6 (100)	300	1500	0,5 (2,0)	2
5	1,4	1,4 (100)	170	1500	0,7 (2,8)	1
6	1,1	0,99 (90)	180	350	0,6 (3,6)	2
7	1,0	0,95 (95)	230	800	0,8 (1,7)	2
8	0,98	0,18 (18)	100	1800	2,2 (4,7)	3
9	0,88	0,58 (66)	180	150	0,5 (1,5)	2
10	0,81	0,81 (100)	250	3500	5,4 (12,7)	1
11	0,78	0,51 (65)	60	3500	3,7 (11,5)	3
12	0,75	0,75 (100)	170	3500	5,5 (6,5)	1
13	0,61	0,61 (100)	170	1500	1,0 (3,9)	1
14	0,40	0,17 (42)	50	2500	2,6 (5,7)	3
15	0,39	0,39 (100)	70	2500	2,1 (2,4)	1
16	0,30	0,30 (100)	60	3500	3,3 (5,8)	1
17	0,26	0,26 (100)	100	1500	1,6 (3,3)	1

faktorerna i Tabell 1 visade sig endast procentandelen öppen vattenyta ge ett signifikant (negativt) samband med häckningsresultatet (Tabell 5, Spearman's $r_s = -0,64, p < 0,01$). Detta tolkar vi som att sjöar med relativt ymnig vattenvegetation i form av flytande växter, mer eller mindre flytande vitmossemattor och ruggar av starr och säv, d.v.s. sjöar med en mosaikartad karaktär, ger en för smålommen mer fördelaktig häckningsmiljö än sjöar dominerade av öppet vatten. Sambandet ger således en förklaring till varför de mosaikartade sjöarna uppvisade ett signifikant bättre häckningsutfall än myrtjärnarna under perioden. Av övriga faktorer i Tabell 1 gav även den absoluta arealen klarvattenyta en viss negativ korrelation med häckningsutfallet (Tabell 5). Detta är sannolikt ett uttryck för att sjöar med bety-

dande vattenvegetation, snarare än små sjöar med dominerande öppet vatten, är fördelaktiga för smålommen (se nedan).

Att total sjöyta och avstånd från häckningssjö till havet (eller dess 3 m djupkurva) inte visade någon korrelation med häckningsresultatet (Tabell 5) är inte förvånande i sken av resultat från tidigare studier. Eriksson & Johansson (1997), som undersökte sjöar av ungefär samma storlek som vi (0,4–33,1 ha), fann inget signifikant samband mellan medelantalet stora ungar per sjö och år och häckningssjöns areal. På Shetlandsöarna har både Okill & Wanless (1990) och Gomersall (1986) däremot funnit att lommar häckande i sjöar mindre än 0,3 ha respektive 1 ha hade en högre ungpåproduktion än lommar häckande i större sjöar. Gomersall angav en ökad störning från

Tabell 2. Vattenstånd i häckningssjöar samt häckningsresultat för åren 1993–1998.

Relative water levels in lakes and reproduction of young 1993–1998.

Säsong	Relativt vattenstånd	(1) Ruvande par	(2) Stationära par	(3) Par (1)+(2)	(4) Stora ungar	(5) Lyckade häckningar (% av (1))	(6) Ruvande par med 2 stora ungar (% av (1))	(4) / (1) Stora ungar / ruvning	(4) / (3) Stora ungar / par	(4) / (5) Stora ungar / lyckad häckning
Season	Relative water level	Incubating pairs	Stationary pairs	Pairs (1)+(2)	Large young	Successful breeding (% of (1))	Incubating pairs with 2 large young (% of (1))	Large young / incubating pairs	Large young / pairs	Large young / successful breeding
1993	lågt <i>low</i>	8	4	12	9	6 (75)	3 (38)	1,12	0,75	1,5
1994	medel <i>intermediate</i>	12	2	14	12	7 (58)	5 (41)	1,00	0,86	1,7
1995	mycket högt <i>very high</i>	11	4	15	6	4 (36)	2 (18)	0,55	0,40	1,5
1996	högt <i>high</i>	7	6	13	3	3 (43)	0 (0)	0,43	0,23	1,0
1997	högt <i>high</i>	8	5	13	5	3 (38)	2 (25)	0,62	0,33	1,7
1998	högt <i>high</i>	7	?	?	8	5 (71)	3 (43)	1,14	?	1,6
1993–98		53			43	28 (53)	15 (28)	0,81	0,48*	1,5

* 1993–1997

människan med ökad sjöyta som den troliga förklaringen. Vår bedömning är att det i dagsläget inte finns någon påtaglig mänsklig störning av häckande smålom inom vårt studieområde.

Beträffande närhet mellan häckningstjärn och fiskeplats, konstaterade Eberl & Picman (1993) att avståndet inte hade någon betydelse för uppfödningen av ungar men att sannolikheten för att kläcka två ägg var signifikant större för par med ett avstånd till fiskeplatsen understigande 9 km. För många studerade populationer har det maximala avståndet till

fiskeplatserna legat runt 7–8 km (Douglas & Reimchen 1988, Eriksson m.fl. 1990, denna studie), varför slutsatser angående effekter av längre flygvstånd inte låtit sig göras. Vi kan alltså anta att vårt material både beträffande sjöareal och avstånd till fiskeplats var för snävt för att ge några signifikanta skillnader mellan sjöar i detta avseende.

(B) Betydelsen av boplatsens närmiljö för häckningsresultatet
Boplatsen och dess närmiljö karakteriseras i Tabell

Tabell 3. Häckningsutfall för de tre olika sjötyperna uttryckt som medelantal stora ungar per ruvning, år och sjö

Reproductive success for Red-Throated Divers in three different types of lakes determined as large young per incubation, year and lake

Sjötyp	Antal sjöar (antal ruvningar)	Medelantal stora ungar per ruvning 1993–1998
Lake type	Number of lakes (numbers of incubations)	Mean number of large young per incubation 1993–1998
Myrgöl (sjötyp 1) <i>Mire lake (type 1)</i>	5 (15)	0,33
Skogstjärn (sjötyp 2) <i>Forest lake (type 2)</i>	5 (22)	1,09
Mosaik myr/sjö <i>Mosaic (type 3)</i>	4 (16)	0,94

4 som avståndet mellan boplatsen och sammanhängande gungfly, avståndet mellan boplatsen och fast mark, samt täckningsgraden av högvuxen vegetation 0,5 m från bobalen.

Av Tabell 4 framgår att 15 av 19 funna boplatser var öar i så måtto att de omgavs av en klarvattenyta under hela häckningssäsongen (avstånd mellan bobale och gungfly större än 0 m). Av dessa 15 öar var tre av fastmarkstyp medan 12 var uppbyggda av vitmossemattor och/eller starr och sävruddar. Övriga fyra boplatser var belägna på mer eller mindre

gungflyartade vitmossemattor i direkt anslutning till fastmark. Par utnyttjande dessa bon var inte i något enda fall lyckosamma. Inget bo återfanns på ren fastmark.

Betydelsen av bobalens närmiljö för häckningsutfallet utvärderades genom att korrelera var och en av faktorerna i Tabell 4 (kolumn 4–6) med antalet stora ungar producerade per boplats (Tabell 4, kolumn 3). Korrelationskoefficienterna (Spearman's r_s) och deras signifikanser presenteras i Tabell 5. Det framgår av tabellen att täckningsgraden av mer högvuxen

Tabell 4. Häckningsresultat 1993–1998 samt data för boplatsens fysiska tillgänglighet och vegetation i dess omedelbara närhet. Tjärnarna är ordnade i fallande storleksordning.

Reproductive success 1993–1998 and physical data for nesting sites.

Sjö nr. och bobalar (a,b...)	Antal ruvningar 1993–1998 (med lyckat resultat)	Medelantal stora ungar per ruvning, år och boplats	Avstånd från boplats till sammanhängande gungfly eller tät veg, m	Avstånd från boplats till fast mark, m	Täckningsgrad av vegetation högre än 3 dm inom 0.5 m från boet, %
<i>Lake no. and nests (a,b...)</i>	<i>Number of incubations 1993–1998 (successful)</i>	<i>Large young per incubation, year and nest</i>	<i>Distance between nest and floating vegetation, m</i>	<i>Distance between nest and solid ground, m</i>	<i>Coverage by vegetation above 3 dm high within 0.5 m from nest, %</i>
1a	3 (2)	0,67	> 10	> 30	50
1b	2 (0)	0,00	> 10	> 30	50
1c	1 (0)	0,00	> 10	> 30	50
	1a+1b+1c: 6 (2)	1a+1b+1c: 0,33			
2	? (2)	2,00	bobalen ej lokaliserad <i>nest not located</i>		
3a	2 (1)	0,50	45	45	20
3b	2 (1)	1,00	10	10	50
	3a+3b: 4(2)	3a+3b: 0,75			
4	2 (1)	0,50	1,0	3	20–30
5	2 (0)	0,00	0	3	< 20
6a	3 (2)	1,33	10	10	50
6b	2 (1)	1,00	0	20	60
	6a+6b: 5 (3)	6a+6b: 1,20			
7	4 (3)	1,00	2,5	10	10–30
8	3 (3)	1,67	> 10	> 30	50
9	5 (3)	1,00	8	8	50
11	4 (3)	1,00	> 10	> 30	50
12	1 (0)	0,00	0	3	< 10
14	3 (3)	1,33	0,5	25	70–80
15	3 (1)	0,67	1,0	3	< 10
16a	4 (2)	0,75	4	4	20–30
16b	2 (0)	0,00	0	3	10–30
	16a+16b: 6 (2)	16a+16b: 0,50			
17	3 (0)	0,00	0	1,0	< 10

(>3 dm) vegetation visade den starkaste samvariationen med häckningsresultatet, medan avståndet mellan boplats och sammanhängande gungfly, eller mellan boplats och fastmark, gav svagare samband. Resultatet indikerar, givet att boet är beläget på en ö av fastmarks- eller gungflykaraktär, att ett gott insynsskydd i form av tät högvuxen vegetation är viktigare för ett lyckat häckningsresultat än det absoluta avståndet till land eller gungflyvegetation.

Orsaken till att vegetationsrika sjöar ger ett bättre häckningsresultat än vegetationsfattiga sjöar är sannolikt att de förra sjöarna, i typfallet, medger fler och bättre skyddade boplatser. Det är känt från tidigare studier att nyttjandet av en mindre holme som boplats är mycket fördelaktigt i miljöer med landpre-

datorer (Lokki & Eklöf 1984, Eberl & Picman 1993, Eriksson & Johansson 1997). På Shetlandsöarna, vilka i huvudsak saknar landpredatorer, fann Gomersall (1986) inte någon signifikant skillnad i häckningsresultat mellan häckning på holme och på stranden. Betydelsen av en skyddande, högvuxen vegetation har däremot, enligt vår kännedom, inte visats eller poängterats i tidigare studier.

Predation och störningar

Intressant att notera är att antalet stora ungar per lyckad häckning inte skiljer sig mellan åren, medan antalet stora ungar per påbörjad häckning varierar kraftigt (Tabell 2). Detta tyder på att häckningsresul-

Tabell 5. Statistisk utvärdering av sjö- och boplatsegenskapers inverkan på häckningsutfallet

Statistical evaluation of the influence of lake and nesting site characteristics on breeding result

Sjö (I–VI) eller boplatsegenskap (1–3)	Antal sjöar (n=14) eller boplatser (n= 19)	Spearmans korrelationskoefficient r_s	Statistisk signifikans
<i>Lake (I–VII) and nesting place characteristics (1–3)</i>	<i>Number of lakes (n=14) or number of nesting sites (n=19)</i>	<i>Spearman's correlation coefficient r_s</i>	<i>Statistical significance</i>
I. Total sjöyta <i>Total lake area</i>	14	+0,04	NS
II. Klarvattenyta <i>Open water area</i>	14	-0,38	0,05 < p < 0,10
III. % klarvattenyta <i>% open water</i>	14	-0,64	p < 0,01
IV. Minsta avstånd över öppet vatten <i>Minimum distance over open water</i>	14	-0,16	NS
V. Sjöns ungefärliga ålder <i>Age of lake</i>	14	-0,22	0,10 < p < 0,25
VI. Avstånd häckningssjö – kustlinje <i>Distance between lake and sea</i>	14	-0,16	NS
VII. Avstånd häckningssjö – 3 m djup-kurva <i>Distance between lake and 3 m sea depth</i>	14	-0,05	NS
1. Avstånd boplats – gungfly / tät vegetation <i>Distance between nest and floating vegetation</i>	19	+0,36	0,05 < p < 0,10
2. Avstånd boplats – fast mark <i>Distance between nest and solid ground</i>	19	+0,36	0,05 < p < 0,10
3. Täckningsgrad av vegetation högre än 3 dm inom 0,5 m från boet <i>Coverage of vegetation higher than 3 dm within 0,5 m from nest</i>	19	+0,65	p < 0,01

tatet till största delen påverkas av faktorer som gör sig gällande innan ungar lämnar redet, d.v.s. under ruvningstid och just då ungar kläcks.

Vi gjorde inte någon direkt observation av boplundring eller rov av unge i vår studie. Om vi utgår från att alla ruvande fåglar lagt två ägg (Eberl & Picman 1993), så skulle 67 av totalt 110 lagda ägg (inklusive två omläggningar 1995) i vår studie ha resulterat i förluster. Eftersom endast en unge med säkerhet kunde konstateras försvinna, innebär det att 66 (98%) av förlusterna under 1993–1998 var i form av ägg eller i det närmaste nykläckta ungar.

Det har i tidigare studier visat sig vara mycket svårt att definitivt säkerställa orsaker bakom avbrutna häckningar, eftersom det i stort sett kräver ständig bevakning. Under studier av 73 smålomspår 1981 och 64 par 1982 på Shetlandsöarna (Gomersall 1986) kunde orsakerna till förluster av ägg eller ungar endast fastställas i 4 av 332 fall (1,2%) genom direkt observation av boplundring. Indirekt gavs indikationer om 15 fall (4%) av översvämning av boet under ruvning, 174 fall (52%) av plundrade ägg, 90 fall (27%) av rövade ungar och 53 fall (15%) av förluster i form av försvunna ägg eller ungar. Eberl & Picman (1989) fann under det första året i sin studie av kustfiskande smålommor i Alaska att avsaknad av förluster av ägg sammanföll med frånvaro av predatorer. Av nio förluster i form av ungar var åtta ungar mindre än en vecka gamla då de försvann. Det andra året var predationen betydligt högre och 43% av lommarna misslyckades med att få ut ungar. Hela 80% av förlusterna tillskrevs detta år försvunna ägg. Bundy (1976) anger att förluster av stora ungar är förhållandevis ovanligt.

Trots svårigheten att särskilja predation av ägg och nykläckta ungar så indikerar dessa resultat sammantaget att predation av ägg och/eller kraftiga störningar som leder till övergivande av boplatsen under ruvningstid sannolikt är den mest avgörande faktorn för häckningsresultatet under år med normalt vattenstånd. Betydelsen av översvämning för häckningsresultatet kan endast utvärderas med hjälp av längre tidsserier eftersom variationerna mellan åren är stora.

Vilka är då möjliga rövare av ägg eller ungar i vårt studieområde? Attack från duvhök *Accipiter gentilis* direkt mot ruvande fågel iaktogs vid två tillfällen och mot en store unge vid ett tillfälle. I båda fallen utan lycka för höken. Däremot sågs havsörn *Haliaeetus albicilla* skrämman den ruvande fågeln av boet i tjärn 4 nära den tidpunkt då boet övergavs. Övriga möjliga predatorer är framförallt räv *Vulpes vulpes* och mink *Mustela vison*. Av fåglar bör kråka *Corvus*

corone och korp *Corvus corax* utgöra potentiella predatorer, framförallt i samband med annan (människlig) störning. Vi noterade dock varken direkta eller indirekta störningar eller störningsrisker från människor. Gädda *Esox lusius* är en möjlig predator av små ungar i de större sjöarna.

Inverkan av dikning på häckningstjärnarna

Utan att närmare studier gjorts har några av häckningssjöarna i föreliggande studie sannolikt blivit mer gynnsamma för smålommen efter dikningsinsgrepp. I dessa fall har vattenståndet höjts genom en ökad tillrinning från dikade områden uppströms. Konsekvensen har varit en eutrofiering resulterande i en ökad mosaik av högstarrbälten och gungflymatör. Alternativa häckplatser har skapats samtidigt som det funnits tillräcklig yta av öppna vattenspeglar. Detta är intressant i perspektivet att en ökad eutrofiering och igenväxning p.g.a. dikning sannolikt varit en orsak tillbakagången av smålomsbeståndet i sydvästra Sverige under perioden 1935–1987 (Eriksson m.fl. 1988). I dessa fall har dikningen lett till en torrläggning av häckningssjöar. Huruvida torrlagda dikningsobjekt inom vårt studieområde tidigare hyst häckande smålom är för oss okänt.

Tack

Vi tackar Mats O. G. Eriksson för värdefulla synpunkter på manus. Medel för denna studie har medgivits av Alvins Fond förvaldat av Svenska Naturskyddsföreningen, Elis Wides Fond förvaldat av Sveriges Ornitologiska Förening samt av Västerbottens Ornitologiska Förenings fågelskyddsfond. Vi tackar för detta stöd.

Referenser

- Booth, C. J. 1982. Fledging success of some red-throated divers in Orkney. *Scottish Birds* 12: 33–38.
- Bundy, G. 1976. Breeding biology of the red-throated diver. *Bird study* 23: 249–256.
- Dahlén, B. 1996. Inventering av smålom i Malungs socken 1995. *Fåglar i Dalarna* 29: 3–11.
- Douglas, S. D. & Reimchen, T. E. 1988. Habitat characteristics and population estimate of breeding Red-Throated Loons, *Gavia stellata*, on the Queen Charlotte Islands, British Columbia. *Canadian Field-Naturalist* 102: 679–684.
- Eberl, C. & Picman, J. 1993. Effect of nest-site location on reproductive success of Red-Throated Loon (*Gavia stellata*). *Auk* 110(3): 436–444.
- Eriksson, M. O. G. 1987. Smålommens val av häckningstjär-

nar och fiskesjöar; några preliminära resultat från en undersökning i södra Älvsborgs län. *Gavia* 13: 50–59.

Eriksson, M. O. G. 1994. Susceptibility to freshwater acidification by two species of loon: Red-throated loon *Gavia stellata* and Arctic loon *Gavia arctica* in south-west Sweden. *Hydrobiologia* 279/280: 439–444.

Eriksson, M. O. G., Arvidsson, B. L. & Johansson, I. 1988. Habitatkaraktärer hos häckningssjöar för smålom *Gavia stellata* i sydvästra Sverige. *Vår Fågelvärld* 47: 122–132.

Eriksson, M.O.G. & Johansson, I. 1997. Smålommen *Gavia stellata* i sydvästra Sverige – beståndsutveckling och häckningsframgång. *Ornis Svecica* 7: 1–10.

Eriksson, M. O. G. & Lindberg, P. 1999. *Projekt lom – inventeringsrapport 1998*. Svenska naturskyddsförbundet, Stockholm.

Gomersall, C. H. 1986. Breeding performance of the red-throated diver *Gavia stellata* in Shetland. *Holarctic Ecology* 9: 277–284.

Lokki, J. & Eklöf, K. 1984. Breeding success of the Red-Throated Diver *Gavia stellata* in southern Finland. *Annales Zoologica Fennici* 21: 417–419.

Okill, J.D. & Wanless, S. 1990. Breeding success and chick growth of Red-Throated Diver *Gavia stellata* in Shetland 1979–1988. *Ringing & Migration* 10: 26–30.

Olsson, C. 1992. Inventering av Umeå kommuns sjöar. *Fåglar i Västerbotten* 17: 86–116.

Sjörs, H. 1956. *Nordisk växtgeografi*. Almqvist och Wiksell.

SMHI, 1995. *Väder och vatten – Juni 1995*. Sveriges meteorologiska och hydrologiska institut, Norrköping.

Summary

Importance of lake and nesting site characteristics for the breeding success of sea-foraging Red-throated Divers Gavia stellata in Västerbotten, Sweden

In contrast to the world population, the majority of the estimated 1200–1400 pairs of Red-Throated Divers breeding in Sweden (Eriksson & Lindberg 1999) forage in fresh water lakes. Only in north-eastern Sweden, along the Bothian Bay and Gulf of Bothnia, there is a small population of sea-foraging Red-Throated Divers. The biology and breeding success of these birds are basically unknown. Therefore, approximately 15 pairs were studied during the period 1993–1998 within an area of about 400 km² (Figure 1). In addition to determine the breeding success, the geography and vegetation of breeding lakes and the nesting site environment were characterised.

Material and methods

Topography, geology and vegetation

The study area is characterised by a north-south oriented relief formed by the deposition of glacial till

during the last ice age. Lakes close to the coast (0–2 km) are often found in the depressions between ridges, whereas mire lakes formed in the centres of more extensive peatlands are more common further inland. Seventeen of the 135 lakes within the 400 km² study area are presented in Table 1. Fourteen of these hosted breeding pairs and three hosted non-breeding, stationary pairs, at least once during the study period 1993–1998.

The geology is dominated by nutrient-poor gneiss, and therefore lakes and peatlands are of fairly nutrient-poor types. Plants such as *Andromeda polifolia*, *Vaccinium oxycoccus*, *Ledum palustre* and *Calluna vulgaris* predominates on mires, whereas the shore of nutrient-poor lakes are characterised by *Eriophorum vaginatum*, *Carex limosa*, *C. curta*, *Comarum palustre* and *Menyanthes trifoliata*. The more nutrient-rich lakes of the area show patches of high-grown *Carex rostrata*, *C. lasiocarpa* and *Equisetum fluviatile*. Norway spruce *Picea abies* forests cover most of the area and Scots pine *Pinus sylvestris* is found sparsely on mires and in the transition between mires and well-drained uplands. Young Scots pine plantations are found surrounding some lakes. The deciduous trees *Betula pubescens*, *Sorbus aucuparia* and *Alnus incana* locally dominate around breeding lakes.

Classification of lakes

The breeding lakes were categorised into three types: (1) Nutrient poor mire lakes have a water column which is more or less isolated from minerotrophic water by extensive *Sphagnum* peatland. In the typical case the shore have a rounded contour, shaped by *Sphagnum* mosses, only sparsely vegetated with low-growing *Carex* vegetation. In some cases a narrow zone of slightly higher vegetation is found close to the water edge (Figure 2). (2) Oligotrophic forest lakes (Figure 3a) are formed in depressions of the glacial till and its shoreline only partly is covered by *Sphagnum* peat. These lakes receive minerogenic groundwater and are more nutrient-rich than mire lakes. The extension of patches of higher *Carex* and *Scirpus* vegetation varies between lakes and is in the typical case much more pronounced than in mire lakes (Figure 3b). (3) Mesotrophic lakes have a mosaic character of open water mixed with extensive patches of nutrient demanding higher vegetation, floating vegetation and more or less floating *Sphagnum* mats. In several cases these lakes are products of up-stream forest ditching, leading to an input of water and nutrients to the lakes (Figure 4).

A number of physical parameters were measured for each breeding lake (Table 1). The lake area was measured from maps, whereas the area of open water was measured from photographs taken from aeroplane during summer 1990. The age of the lake was calculated from altitude above sea level and an estimated land rise of 0.9 m per 100 years within the area. The distance between breeding lake and the sea was measured on the topographic map.

Inventory methods

On average each lake was visited four or five times from the end of May to September each year. Pairs found in a lake at least twice during May – June, but not showing any signs of breeding, were designated stationary pairs. All lakes with stationary pairs, as well as lakes with single divers were checked at least twice for incubation until the end of July. The criterion for a breeding pair was observation of incubating birds. Incubating pairs were checked once or twice in July for newly hatched chicks and once or twice in August for a control of large young. Large young were defined as being at least half the size of the parents. Fledged youngsters were not checked specifically. After the young had left the lakes, the distance between the nest and the nearest solid ground (shore) and the distance between the nest and the nearest continuous floating vegetation mat were measured. The coverage of vegetation higher than 0.3 m within 0.5 m from the nest, was also measured.

Results and discussion

Breeding season and water levels in lakes

Red-Throated Divers were observed in breeding lakes between the second week of May to the end of September. The estimated date of egg laying varied between 20 May and 10 July. This variation was most likely caused by fluctuations of the water levels in the lakes.

The water level was determined in a relative scale by an ocular comparison of the water table and the surface of small islets used by the divers (Table 2). Based on the approximate date of hatching and a mean time of 45 days for the young to be fledged (Bundy 1976), the breeding season, defined as the time adults or young spent in the lakes, was from 10 May to 30 August a year with an intermediate water level (e.g. 1994), and from 10 May to 25 September a year with very high water level (1995).

Reproductive success

During the years 1993–1998, a total of 53 initiated incubations were recorded in 14 lakes. The average production was 0.81 (\pm SD 0.31) large young per incubating pair and year. This result can be compared with a production of 0.67 large young in south-west Sweden during 1980–1996 (Eriksson & Johansson 1997) and 0.88 for large young in central Sweden (Malung) during 1991–1995 (Dahlén 1996). In southern Finland, Lokki & Eklöf (1984) reported 1.15 young per incubating pairs 1979–1982. All these divers fish in inland waters. Sea-foraging divers in Shetland had a production of 0.45 fledged young in the period 1918–1982 (Gomersall 1986), which was enough to maintain the population size.

The percentage of broods with two large young was high in our material, as compared to literature data. On average, 54% of the successful breedings (15 of 28) resulted in two large young. This can be compared with 38% in south-western Sweden (Eriksson & Johansson 1997), 38% in central Sweden (Dahlén 1996) and 34% for a sea-foraging population in Shetland (Okill & Wanless 1990). This indicates that the conditions for raising chicks might be unusually beneficial in our study area.

Importance of lake type

Although Red-Throated Divers managed to raise young in all three types of lakes the production was lower in mire lakes (type 1) than in forest lakes (type 2) and lakes with a mosaic character (type 3). Out of 15 breeding attempts in mire lakes only three (20%) were successful, whereas 14 out of 22 (64%) and 11 out of 16 (69%) were successful in forest lakes and mosaic lakes, respectively. Kruskal-Wallis test ($\chi^2 = 6.72$, $0.01 < p < 0.05$) followed by Dunn's test for multiple comparisons showed that the breeding success in mire lakes of 0.33 young per initiated incubation was significantly lower than in mosaic lakes (0.94 young, $Q = 2.36$, $0.05 < p < 0.10$), whereas the significance was less for the comparison with forest lakes (1.09 young, $Q = 2.06$, $0.10 < p < 0.20$). In order to further investigate the factors behind differences in breeding success, the productivity was correlated to (A) lake characteristics and (B) nesting site characteristics.

A) Importance of physical characters of lakes
Spearman's rank correlations between each of the geographic characters listed in Table 1, and the

average of large young per incubation and lake (Table 4, column 3) are presented in Table 5. Only the percentage of open water showed a significant (negative) relation to the breeding result (Spearman's $r_s = -0.64$, $p < 0.01$). This indicates that lakes with patches of a relatively dense vegetation, such as high-grown *Carex* and *Scirpus*, floating vegetation and more or less floating *Sphagnum* spp. mats, are more favourable as breeding lakes than lakes with less vegetation and more of open water. The total lake area was not found to be important for the breeding success (Table 5).

The distance between the breeding lakes and the sea was not an important factor (Table 5), which can be explained by the generally very short distances in our material (0.3–5.4 km). According to Eberl & Picman (1993) a threshold is found at approximately 9 km, beyond which the possibility to hatch two chicks seemed to decrease.

B) Importance of nesting site characteristics

In Table 4 the distance between the nesting site and continuous, floating *Sphagnum* moss mats, the distance between the nesting site and more solid ground and the percentage coverage of high-grown (>0.3 m) vegetation within 0.5 m of the nest are given.

Fifteen of 19 nests were surrounded by water throughout the breeding season. Thus, they were situated on islands. Twelve of these 15 islands were built up by floating *Sphagnum* mats, more or less mixed with patches of *Carex* and *Scirpus* vegetation. The remaining four nests were placed on more or less floating *Sphagnum* mats in direct connection to the solid shore. None of the divers using these nests were successful. Not a single nest was found on the solid shore.

Spearman's rank correlations were used to relate

the influence of each of the factors in column 4–6 in Table 4 to the production of large young per nesting site and lake (Table 4, column 3). The results are shown in Table 5. The coverage of vegetation higher than 0.3 m within 0.5 m from the nest was the most important factor for a successful breeding result (Spearman's $r_s = 0.65$, $p < 0.01$). Given that the nest is situated on an islet, the result indicates that a dense, sheltering vegetation is more important than the absolute distance to the shore. According to our knowledge, this finding is something new.

Predators

A feasible explanation for the positive effect of dense vegetation close to the nest is a decrease in susceptibility to predation from both the air (birds) and land. Assuming that all incubations resulted in two eggs (cf. Eberl & Picman 1993), a total of 110 eggs were laid by the divers in our study (including two secondary clutches). Since only one chick was observed to be lost this means that 66 of 67 losses were losses of eggs. Even if it is assumed that we missed some losses of newly hatched chicks, this indicates that most failures took place during incubation. In 1995, undoubtedly flooding of nests resulted in losses of eggs, during the other years disturbances and predation most probably caused most losses. Non-successful attacks of adults on nests by raptors such as *Accipiter gentilis* and *Haliaeetus albicilla* were noted. Other possible predators from the air are *Corvus corone* and *Corvus corax*. The most probable land predators are *Vulpes vulpes* and *Mustela vison*. Also *Esox lusius* is a possible predator in the larger lakes.

Symmetrical location of White Stork *Ciconia ciconia* nests in high-tension poles

ANTONIO LIMA-DE-FARIA

Abstract

The white stork *Ciconia ciconia* was found to build 24 nests on high-tension poles located in marshy fields near the city of Coimbra, Portugal. The metal poles consist of a central frame with three platforms, which ramifies into two arms in nearly vertical position. These arms are connected by a large horizontal frame. The nests were only situated on the high-tension poles. The number of nests in a single pole was found to be: 1, 2, 5, 6 or 7. In most cases the nests were located at the extreme ends of the metal frames whether these had a horizontal or a nearly vertical position. When two or more nests were present, a symmetrical pattern emerged

in all cases observed, irrespective of the different nest locations. Four factors are considered when interpreting these findings: (1) The shape of the poles, (2) the size of the stork's wings, (3) the presence of a high magnetic field, and (4) the mental behaviour of the birds. The last aspect seems to be the most probable explanation but it demands further study.

A. Lima-de-Faria, Institute of Genetics, University of Lund, Sölvegatan 29, S-223 62 Lund, Sweden
E-mail: antonio.lima-de-faria@gen.lu.se

Received 4 February 1999, Accepted 5 May 1999, Editor: A. Hedenström

Introduction

The white stork *Ciconia ciconia* is common in southern Europe, migrating to the southern part of Africa during the winter. The species is absent from Britain, has nearly disappeared from Sweden, Denmark and Switzerland and is uncommon in Italy, France and Germany. However, it is still abundant in Portugal and Spain. According to Lack (1966) there were still about 93,000 pairs of white storks in Europe in 1958. These numbers have declined during the last decades.

Drainage of marshy meadows, where storks are foraging, has been considered one of the main causes of their decline. The construction of numerous high-tension poles and cables across the landscape, has also been pointed out as a potential cause to their decreased distribution, since birds can easily damage their body by flying against such cables.

The water system of the valley of the city of Coimbra, Portugal, has been improved in the last years. The irrigation of the river Mondego was changed to hydraulic regulation in the early 1990s.

Before this the river bed was nearly dry during the summer, but now it is full of water all the year-round. According to local authorities this has led to an increase in the white stork population in the wet lands in the vicinity of Coimbra.

The white stork usually nests solitarily in sites such as towers, chimneys and trees, but only occasionally on the ground or rocks. In some cases small colonies have been described, of up to 30 pairs, but the reason for colony nesting remains unknown (Harrison 1975).

Observations

During a visit to the Institute of Botany at the University of Coimbra, I noticed a series of nests of white storks having a peculiar pattern of distribution. The photographer of the Institute was called to document the finding.

The locality where the nests were observed is near the village of S. Joao de Campo, situated about 12 km W of Coimbra. The date of the observation was 23 April 1996.

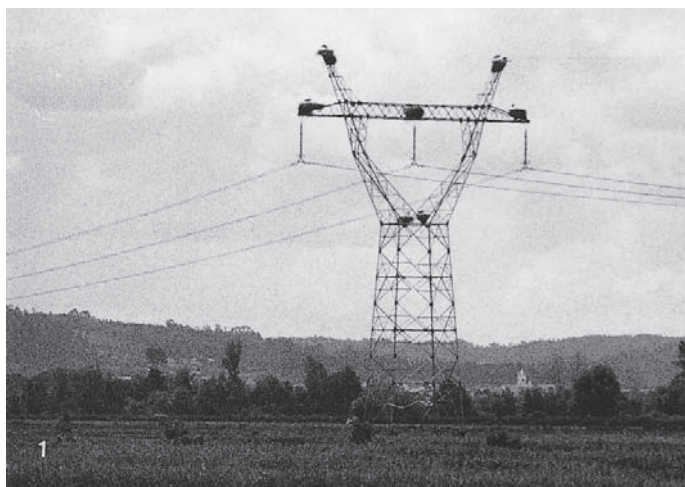


Figure 1. A pole with five nests located as in Figure 2 but having two more nests side by side on the third platform of the central frame.

En stolpe med fem storkbon med samma placering som i Figur 2, men som dessutom har två bon vid sidan av varandra på den tredje plattformen av den centrala strukturen.

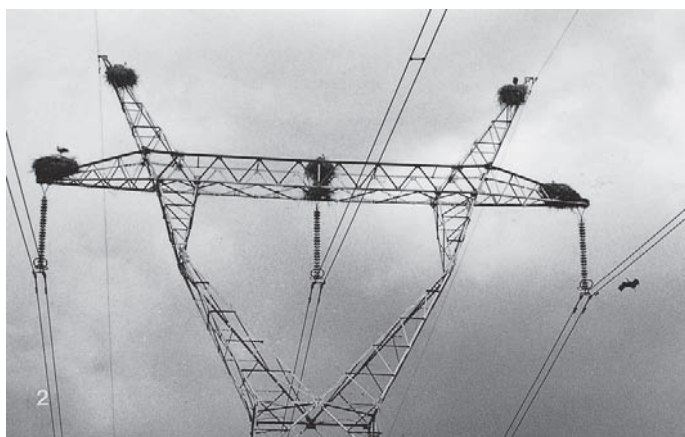


Figure 2. Pole with five nests. Two located at the extremes of the horizontal frame, two near the tips of the nearly vertical frames and one in the middle of the horizontal frame. Birds are seen in three of the nests and on the right side one is flying towards the nest.

En stolpe med fem bon av vit stork. Två är lokaliserade vid ändarna av den horisontella strukturen, två är nära ändarna av de metallgrenar som har en nästan vertikal position, och ett är beläget i mitten av den horisontella strukturen. Fåglarna syns i tre av dessa bon och på höger sida ser man en fågel som flyger mot sitt bo.



Figure 3. General view of four high-tension poles, all having white stork nests.

Översikt som visar fyra högspänningsstolpar, alla med storkbon.

Figure 4. The high-tension poles consist of a central frame with three platforms. This metal structure ramifies into two arms in nearly vertical position. These arms are united by a large horizontal frame. Two nests made by white storks are located at the extremes of the horizontal frame. A bird sticks its head out of the nest located on the right side.

Högspänningsstolpar består av en central struktur med tre plattformar. Denna metallstruktur förgrenar sig och bildar två armar som har en nästan lodrät position. Dessa armar är förenade med en lång horisontell struktur. Två storkbon är belägna vid ändarna av den horisontella delen. En stork syns i det bo som finns på höger sida.

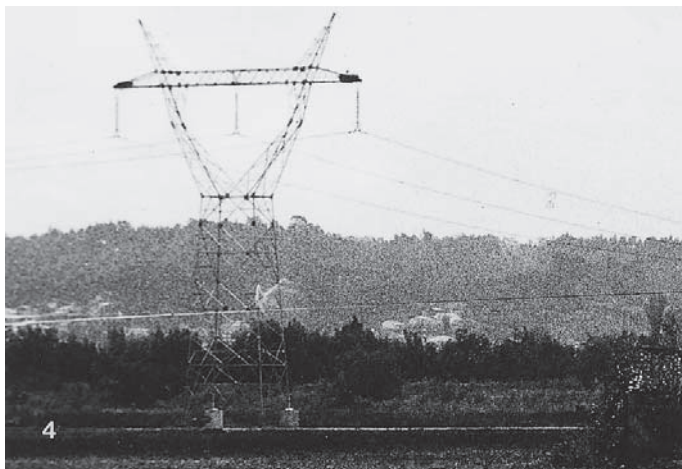
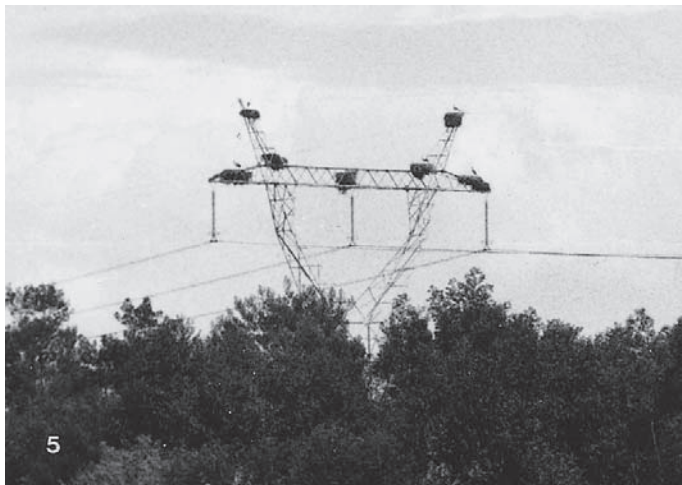


Figure 5. Seven nests are present in this high-tension pole. They follow the pattern of those shown in Figure 2. The two nests that were added to the case of five nests were built at the sites where the nearly vertical bars traverse the large horizontal frame. The white storks are seen on six of the nests. The symmetry of the nest pattern is most evident in this case.

Sju storkbon förekommer i denna högspänningsstolpe. De följer samma mönster som förekommer i Figur 2. De två bon som har tillkommit till de fem som fanns, blev båda byggda på det ställe där den nästan vertikala stången möter den långa horisontella strukturen. De vita storkarna syns i sex av dessa bon. Det symmetriska mönstret som boplaceringen följer är särskilt tydligt i detta fall.



The nests were located on high-tension poles. These consisted of a central frame with three platforms, which ramified into two arms in nearly vertical position. These arms were connected by a large horizontal frame (Figure 1).

The following features characterised the nests.

1) The nests were only situated on the high-tension poles that crossed the fields. No nests were found in trees, or nearby houses, although a search was made for such locations.

2) Most nests were occupied by white storks. In some of them the adults could be seen flying in and out feeding the young (Figure 2).

3) The adult birds were feeding on nearby fields, following tractors that ploughed the soil.

4) There were nests on all the high-tension poles that could be discerned as far as the horizon (Figure 3).

5) The total number of nests on all poles was 24.

6) Only one case with a single nest was observed. This was located at one of the extensions of the large horizontal bar.

7) As the number of nests increased a pattern of nest location emerged. A second nest appeared, far away from the first, and at the other extreme of the horizontal bar, hence forming a symmetric location (Figure 4).

8) When five nests were present: two occupied the positions just described, two were located at the tips of the vertical frames, and one was located in the middle of the horizontal bar (Figure 2). The nearly vertical frames finish in a sharp metal apex. The nests occurred a little below this tip (Figure 2). Yet, this position seems to be difficult and insecure for the establishment of a large nest. The symmetry of the nest distribution is evident.

9) When seven nests were present, the same five locations described for five nests were repeated. The two additional nests appeared at a most unexpected location, viz. the sites at which the vertical bars traverse the large horizontal frame. Again, the two additional nests were located symmetrically (Figure 5).

10) In another case in which seven nests were found a different, but still symmetrical pattern, was produced. This time, instead of building on the intersections of the vertical / horizontal bars, two nests appeared side by side on the third platform of the main structure (Figure 1). This place would seem the most natural one since it affords a stable and large area where to build a nest. No nests were found on the second and the first platforms which are larger still, and which are well above the ground.

11) The number of nests on a single metal pole was found to be 1, 2, 5, 6 or 7. When two or more nests were present, a symmetrical pattern emerged in all cases observed, irrespective of the variation in nest location.

12) The actual sequence followed in building of nests is not known, since no observer was present at the time the electrical poles were erected, some years ago. The sequence can only be inferred from the different numbers of nests found in single poles. The significant point is that whatever sequence has been followed, the result is a symmetric pattern.

Discussion

The interpretation of the symmetric pattern of white stork nests in electric high-tension poles can be accounted for by several factors.

1) The first aspect to be considered is the actual shape of the high-tension pole. It might seem that its symmetrical organization would favor the observed symmetry of nest location. However, the white storks could have disregarded its shape and instead adopted locations not related to it. For instance, they could have made their seven nests along the large horizontal bar which is a stable and easily accessible structure. It can be seen from the two nests present on the

third platform, that the storks can build them quite close to each other. Using such a distance, they could have used the whole horizontal frame for a large number of nests. This was not the case. Besides, the high-tension poles are so large, and so many, that quite different outcomes could have occurred on different poles. The fact that there is a pattern, supports the contention that physical and mental factors may be involved in the choice of nest location.

2) The next factor to be considered is a physical component such as the size of the bird's body and wings, which influence their flight. White storks are large birds that need ample space to manoeuvre as they approach a nest site. This might seem to be a sufficient explanation for the choice of the ends of both the horizontal and nearly vertical metal frames. However, such reasoning is not easily applicable to locations on just the middle of the large horizontal bar, on the middle of the third platform, or on the intersections between vertical and horizontal bars. Due to the large size of the metal structures several nearby locations, to all these sites, would have been equally satisfactory from the point of view of flying ability, but would have resulted in a disruption of the symmetry.

3) A third aspect is the existence of a strong magnetic field in high-tension poles. According to Dr. Lennart Grahm at the Institute of Electrical Measurements, University of Lund, the tension in the cables is of the order of 380 kV. It is well established that birds, during migration, orient by a series of clues, one of them being the Earth's magnetic field (Bramnell 1974, Perrins 1976, Wiltschko and Wiltschko 1995). Does the intensity of the magnetic field play a role in the choice of nest location? A figure in Creutz (1985) shows three white storks that stopped to rest on a high-tension pole. Despite the difference in shape of this pole, as compared to the ones described in this work, the storks chose to occupy a position at the extremes of the horizontal frame and also in a symmetrical fashion. There was much space along the horizontal bars that allowed other alternative locations, but the storks followed the same pattern observed in nest building. In another figure found in Creutz's book, seven white storks stand side by side, quite close to one another, on the roof of a house. Hence, it cannot be excluded that the magnetic field may have an influence on the choice of location, since birds are able to sense magnetic fields.

4) Is the mental behaviour of birds also involved? Some of the most complex dwellings known in the

animal world are built by tropical weaverbirds. Their highly sophisticated nests consist of an entrance tube, an entrance chamber and an egg chamber. Using their beaks, these birds weave a pattern which follows a well defined plan of organization from start to end (Collias and Collias 1984). This is a situation comparable to the nests and trapping devices built by spiders. They follow also a plan of organization that results in a web of silk building a regular spiral. They start like the birds, from a fixed point and weave successively producing a geometric configuration still more complex than that of a bird, yet their brain is extremely small by comparison. If a human is to draw a spiral on a piece of paper, or the specific shape of a building, he or she, has to possess a picture of a spiral or of a building in their minds, before they put it on paper, otherwise they cannot do so. The same is to be expected of a spider or of a bird, when they decide to build a web or a nest. At present, little is known, in molecular terms, of human mental behaviour. Still less is known of what happens in the minds of animals in this context. Only future research can elucidate this situation.

The author returned to the same site in Portugal in the Spring of 1997 and found a similar activity at the nests that were photographed the previous year. It is known that white storks use the same nest year after year. In some cases there are records of the same nest being used since the XVI century (Lack 1966).

The high-tension cables that in other regions may have been a hindrance to the distribution of the white stork, turned out, in this locality, to be a source of nest sites to this population, once suitable feeding sites as marshy fields became restored.

Acknowledgements

I would like to thank Professor Dr. Jose Mesquita, Head of the Department of Botany, Coimbra University, and the Institute's photographer, Mr. Jorge Mascarenhas, for their kind collaboration.

References

- Bramwell, M. 1974. *The World Atlas of Birds*. Mitchell Beazley Publishers Limited, London.
- Collias, N. E. & Collias, E. C. 1984. *Nest Building and Bird Behavior*. Princeton University Press, Princeton.
- Creutz, G. 1985. *Der Weisstorch*. Die Neue Brehm-Bücherei, A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt.
- Harrison, C. 1975. *A Field Guide to the Nests, Eggs and Nestlings of European Birds*. Collins, London.
- Lack, D. 1966. *Population Studies of Birds*. Clarendon Press, Oxford.
- Perrins, C. 1976. *Bird Life. An Introduction to the World of Birds*. Elsevier Publ. Projects, Lausanne.
- Wiltshcko, R. & Wiltshcko, W. 1995. *Magnetic Orientation in Animals*. Springer-Verlag, Berlin.

Sammanfattning

Symmetrisk boplacering i högspänningsstolpar hos vit stork Ciconia ciconia

Tjugofyra bon av vit stork *Ciconia ciconia* var placerade i högspänningsstolpar lokaliserade vid sumpiga fält nära staden Coimbra i Portugal. Metallstolparna består av en central struktur med tre plattformar, som förgrenar sig och bildar två armar som har en nästan vertikal position. Dessa armar är förenade med en lång horisontal struktur. Storkbon i området förekom enbart i dessa högspänningsstolpar. Antalet bon i en enda stolpe varierade från ett till sju. I de flesta fall var storkbona placerade vid ändarna av metallstrukturen oberoende av om dessa hade ett horisontellt eller nära vertikalt läge. När två eller flera bon förekom i samma stolpe bildade dessa ett symmetriskt mönster i alla de observerade fallen. Denna symmetri var oberoende av boets lokalisering. Fyra faktorer anses vara inblandade i uppkomsten av detta fenomen: 1) Stolparnas form, 2) storkarnas vinglängd, 3) förekomsten av ett starkt magnetiskt fält, och 4) djurens mentala beteende. Den sistnämnda anses vara den mest sannolika orsaken, men den frågan kräver en djupare undersökning.

Breeding birds of Rače ponds in NE Slovenia and their trends during 13 years

MILAN VOGRIN

Abstract

The breeding bird assemblage of the Rače fishpond complex in north-eastern Slovenia is described. There are three ponds (4.5 ha to 20 ha) which are managed for semi-intensive fish-farming. During 13 years (1986–1998), I estimated the number of breeding bird pairs on the bases of found nests and/or observed females with fledglings. Six species of non-Passeriformes, i.e. *Tachybaptus ruficollis*, *Podiceps cristatus*, *Anas platyrhynchos*, *Aythya fuligula*, *Fulica atra* and *Gallinula chloropus*, nested regularly. The total number of breeding pairs (excluding “possible” breeders) varied between 12 in 1994 and 45 in 1998. During the period only two species declined, i.e. *Anas platyrhynchos* and *Aythya fuligula*. The numbers of two species pairs were positively correlated, i.e. *Podiceps cristatus* vs. *Tach-*

ybaptus ruficollis, and *Fulica atra* vs. *Gallinula chloropus*. The densities among ponds were positively correlated in only one species pair, i.e. *Podiceps cristatus* and *Gallinula chloropus*. Although the total density was highest in the smallest pond, the difference among ponds was not significant.

Milan Vogrin, Hotinjska c. 108, SI-2312 Orehova vas, Slovenia

Present address

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

Received 4 April 1999, Accepted 1 July 1999, Editor: S. Svensson

Introduction

It is already well known that fishponds provide a suitable habitat for many waterbird species and that they are the most important breeding sites in some regions for some species (e.g. Musil et al. 1992, Bukacinska et al. 1996). Moreover, the presence of fishponds in some parts of Europe is one of the most important reasons for the richness and diversity of birds. In many areas fishponds play an important role as a substitute for natural habitats for many waterbirds.

The breeding bird assemblages of fishponds has been investigated in a number of recent studies, mostly in Central Europe (e.g. Hudec 1975, Cempulik 1985, Kot 1986, Musil et al. 1992, Musil & Šalek 1994, Pavelka et al. 1995, Trnka 1995 and references therein). But little quantitative information is available from southern Europe. The assemblages of birds breeding in the fishponds in Slovenia are poorly known, the only study being the one by Vogrin (1996).

In 1986, I began a comprehensive survey of the breeding birds occurring in the Rački ribniki (hereafter Rače ponds). My aims were to follow the population trends over the years, and to analyse the relationships among the breeding species.

Study area

The study was made at the Rače ponds in the Landscape Park Rački ribniki – Požeg, north-eastern Slovenia (approximately 46°27'N, 15°41'E). The Rače ponds (fishpond complex) consist of three ponds (covering from 4.5 ha to 20 ha) which are managed for semi-intensive fish-farming. This is the largest and oldest fishpond complex in Slovenia. The fish ponds were regularly emptied in early spring or in autumn for a few weeks for fish harvest. The belt of vegetation (mainly in the biggest pond), up to 30 m wide, is composed mainly of *Typha angustifolia* and runs mostly along the northern shore. The other dominant plant species are *Nym-*

phoides peltata in the largest pond, *Polygonum amphibium* in the middle pond and *Trapa natans* in the smallest pond. According to my own estimate, the average depth in the ponds is about 1.1 m. The ponds are eutrophic. In the northern part of the largest pond there is also an island (about 35 x 5 m), covered mainly with *Alnus glutinosa*, *Urtica* spp. and *Robus* spp. The culturing of carp has always been carried out there, and has lately been done with supplementary feeding and manuring. The surrounding landscape consists mainly of mixed forests and meadows with hedges.

Methods

This study presents the results for the 1986–1998 period, except for 1989 when only data for grebes were gathered. The number of pairs of *Podiceps cristatus*, *Tachybaptus ruficollis*, *Aythya fuligula*, *Fulica atra* and *Gallinula chloropus* were estimated only on the basis of found nests, and that of all other species on the basis of nests and/or observed females with fledglings. Only nest with eggs, egg shells or young were included in the count (see also e.g. Goc 1986). All nests, survived and robbed, were included.

Searching for nests was carried out two to five times in the breeding season (May–July), see also Vogrin (1999). Attempts were made to find all nests by making a systematic search of the vegetation. Additional censuses were carried out at least twenty times during each breeding season. Only non-Passeriformes were used for this study.

When comparing densities between ponds only densities of the four most common species (*Podiceps cristatus*, *Tachybaptus ruficollis*, *Fulica atra* and *Gallinula chloropus*) were used. The reasons for this is that other species did not breed in all ponds (*Aythya fuligula*), their densities were very low, or/and the number of pairs of certain species (e.g. *Anas platyrhynchos*) was not possible to determine for each pond separately.

Since the frequency distribution of several parameters did not appear to be normally distributed, I used non-parametric tests (Chi-square and Kruskal-Wallis 1-Way Anova tests) and Spearman correlation coefficient. A p-value < 0.05 was considered significant. All statistical tests were performed using a SPSS/PC 6.0 package and according to Sokal & Rohlf (1995).

Results

Six species of non-Passeriformes nested regularly at the Rače ponds. They were *Tachybaptus ruficollis*, *Podiceps cristatus*, *Anas platyrhynchos*, *Aythya fuligula*, *Fulica atra* and *Gallinula chloropus*. Two additional species, i.e. *Porzana parva* and *Charadrius dubius*, nested occasionally. The number of breeding pairs (without “possible” breeders) varied between 12 in 1994 and 45 in 1998 (Figure 1). The average densities of the four commonest species in all ponds together are given in Table 1.

Declines were observed in the number of *Anas platyrhynchos* ($r_s = -0.63$, $P < 0.05$, $n = 11$) and *Aythya fuligula* ($r_s = -0.75$, $P < 0.005$, $n = 13$); Figure 2. At the start of the study, *Aythya fuligula* was one of the most numerous breeding species. At that time, up to twelve nests were found. No other species showed any significant trend during the study.

The pooled data for all ponds show a positive relationship between the number of *Podiceps cristatus* and *Tachybaptus ruficollis* pairs ($r_s = 0.72$, $P < 0.05$, $n = 12$; Figure 3). I also calculated the relationships for the four most common breeders for each pond separately. In the largest pond I found two positive relationships, namely between *Podiceps cristatus* and *Tachybaptus ruficollis* ($r_s = 0.61$, $P < 0.05$, $n = 10$), and between *Fulica atra* and *Gallinula chloropus* ($r_s = 0.86$, $P < 0.01$, $n = 11$). In the smallest pond a positive relationship existed between *Podiceps cristatus* and *Gallinula chloropus* ($r_s = 0.62$, $P < 0.05$, $n = 12$). For the middle pond no significant relationships were found.

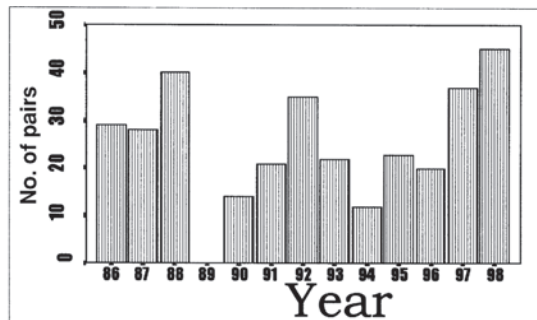


Figure 1. Numbers of pairs of breeding species at the Rače ponds between 1986–1998 (data for 1989 missing). *Antal häckande par vid Rače fiskdammar åren 1986–1998 (data för 1989 saknas)*

Table 1. Densities (pairs/10 ha) of the four most common birds at the Rače ponds between 1986–1998 (pooled data for all three ponds).

Tätheten (par/10 ha) för de fyra vanligaste arterna i Rače fiskdammar åren 1986–1998 (summerade siffror för alla tre dammarna)

Year År	<i>Podiceps cristatus</i>	<i>Tachybaptus ruficollis</i>	<i>Fulica atra</i>	<i>Gallinula chloropus</i>
1986	2.1	2.4	1.5	0.9
1987	3.3	1.5	1.2	0.6
1988	2.7	2.7	1.5	0.6
1989	–	–	–	–
1990	1.2	0.9	0.3	0.3
1991	1.5	1.5	0.9	0.6
1992	1.2	3.9	2.1	1.5
1993	1.8	2.7	0.6	0.6
1994	0.9	0.9	0.9	0.6
1995	1.5	2.4	0.9	0.6
1996	1.8	2.1	0.6	0.9
1997	4.5	4.5	0.6	0.6
1998	4.8	5.8	0.9	1.2
Average	2.3	2.6	1.0	0.8

The densities of *Podiceps cristatus* (Kruskal-Wallis test, Chi-square = 15.69, df = 2, $P < 0.001$, $n = 36$) and *Gallinula chloropus* (Kruskal-Wallis test, Chi-square = 6.11, df = 2, $P < 0.05$, $n = 36$) was significantly correlated between ponds, whereas the densities of *Tachybaptus ruficollis* (Kruskal-Wallis test, Chi-square = 3.77, df = 2) and *Fulica atra* (Kruskal-Wallis test, Chi-square = 3.72, df = 2) did not differ significantly between the ponds (in both cases: $P > 0.05$, $n = 36$).

In the pooled data, the bird densities were highest in the smallest pond; however, the differences among ponds were not significant (Kruskal-Wallis test = 5.3, df = 2, $P > 0.05$, $n = 144$).

Discussion

It is interesting to compare whether species numbers shift independently of one other, in parallel, or compensatorily. According to Mac Arthur (1972), changes in the number of individuals is determined mostly by inter-specific interactions within the community. One would then anticipate numerous negative correlations among species, principally among the ecologically most similar congeners (Lack 1971). If numbers change in a totally independent manner, no significant correlations should appear, except in a few cases, due to chance (Newton 1998).

In my cases no negative correlations were found. There are two nearly congeneric pairs of species in my data set (*Podiceps cristatus* and *Tachybaptus ruficollis*, and *Fulica atra* and *Gallinula chloropus*), co-occurring in the same pond and with feeding and breeding habits that more or less overlap (e.g. Cramp & Simmons 1977, Cramp & Simmons 1980, Glutz Von Blotzheim et al. 1987), but none of them was negatively correlated. Instead, the changes were mostly independent, or, in the cases of *Podiceps cristatus* vs. *Tachybaptus ruficollis*, and *Fulica atra* vs. *Gallinula chloropus*, even strongly positively correlated. This suggests that these species responded in a similar way to a common environmental factor (Newton 1998). On the other hand, *Podiceps cristatus* and *Gallinula chloropus* are so different morphologically and ecologically that the positive correlation between them probably was due to chance.

The reason for the decline of *Aythya fuligula* has already been discussed (Vogrin 1997). The main reason was high fish stocks and overgrowth of island. The reason for decline of *Anas platyrhynchos* is unknown. Decreasing numbers of these and other species were noted also in many other ponds in Central Europe (see e.g. Musil et al. 1992, Pavelka et al. 1992, Musil et al. 1995). Musil et al. (1992) explained this decline of ducks by a gradual growth of shrubs and trees on islets which formerly had been

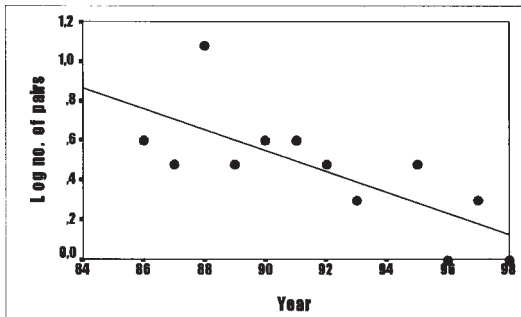


Figure 2. The relationship between number of pairs (log) of *Aythya fuligula* and year.

Sambandet mellan antalet par (log) av *Aythya fuligula* och år.

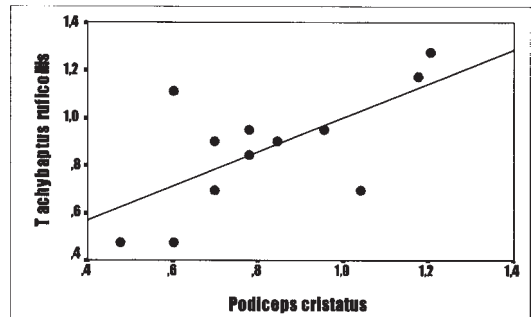


Figure 3. The relationship between number of pairs (log) of *Podiceps cristatus* and *Tachybaptus ruficollis*. Pooled data for all ponds during the study.

Sambandet mellan antalet par (log) av *Podiceps cristatus* och *Tachybaptus ruficollis*. Sammanslagna data för alla dammar under studien.

optimal breeding habitats for ducks. Nevertheless, the declines could also be due to high fish stocks in the ponds (see e.g. Pykal & Janda 1994, Pykal 1995), and to shortage of food (e.g. Gardarsson & Einarsson 1994). Dense fish stock causes high feeding pressure on available food (e.g. large zooplankton, benthos, littoral fauna), hence lack of feeding sources for waterfowl. Moreover, manuring with excrement of domestic animals which is added to the water for the purpose of producing bigger fish affects the chemical balance of the water. In order to reduce undesirable plant species more chemicals (e.g. lime) were used.

The number of breeding species in the Rače fishponds (possible breeders are not taken into account) is low compared to that of other ponds and water bodies in Central Europe. In the lake Ilgi (NE Poland) and in the ponds near Puste Ulany (Slovakia), which are comparable in size to the Rače fishponds, up to 16 (Mackowicz & Krajewski 1993) and 13 (Trnka 1995) species, respectively, were breeding. I suggest that human impact (e.g. supplementary feeding of fishes by fishermen from boats, intimidating the fish eating birds, e.g. *Phalacrocorax carbo* and *Ardea cinerea*, and emptying of the ponds in spring), and lack of suitable vegetation, e.g. *Phragmites australis*, are responsible for the scarcity of breeding species in my area.

Podiceps cristatus preferred the largest pond (see also Vogrin 1989), where it reached the highest density. The reason is probably the rich and dense emergent vegetation in that pond, the most important factor (beside food) for nest site selection (e.g. Salonen & Penttinen 1988). In contrast to *Podiceps*

cristatus, *Gallinula chloropus* reached the highest density in the smallest pond. This finding is in agreement with the result of e.g. Cempulik (1993). My results seem to show that *Podiceps cristatus* and *Gallinula chloropus* are specialists whereas *Tachybaptus ruficollis* and *Fulica atra* are more flexible when selecting their breeding sites.

In the course of the present study some rare species not yet reported from this region bred. One was *Porzana parva*, which is an extremely rare breeding species in Slovenia (Geister 1995). It bred in 1998 at the Rače pond complex, and this is the only known recent nesting site in north-eastern Slovenia. All other possible breeders, i.e. *Podiceps nigricollis*, *Anas querquedula*, *A. clypeata*, *A. crecca* and *Aythya ferina*, are also rare breeders in Slovenia (Geister 1995).

Acknowledgements

All field work on which this report is based was carried out by myself with assistance of my wife Nuša and my brother Marjan, to whom I am particularly grateful. All work was conducted without financial support. Additional literature was kindly provided by Bard Gunner Stokke (Jakobsli, Norway).

References

- Bukacinska, M., Bukacinski, D., Cygan, P. J., Dobrowolski, A. K. & Kaczmarek, W. 1996. The importance of fishponds to waterfowl in Poland. *Acta Hydrobiol.* 37 (Supplement 1): 57–73.
- Cempulik, P. 1985. Waterfowl breeding on the Wielikat fish-

- ponds (Upper Silesia, Poland). *Acta ornithologica* 21: 115–134. (In Polish with English summary).
- Cempulik, P. 1993. Breeding ecology of the Moorhen *Gallinula chloropus* in Upper Silesia (Poland). *Acta ornithologica* 28: 75–89.
- Cramp, S. & Simmons, K. E. L. (eds.) 1977. *The Birds of the Western Palearctic. Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa*. Vol. 1. Oxford University Press, New York.
- Cramp, S. & Simmons, K. E. L. (eds.) 1980. *The Birds of the Western Palearctic. Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa*. Vol. 2. Oxford University Press, New York.
- Gardarsson, A. & Einarsson, A. 1994. Responses of breeding duck populations to changes in food supply. *Hydrobiologia* 279/280: 15–27.
- Geister, I. 1995. *Ornithological Atlas of Slovenia*. DZS, Ljubljana. (In Slovene with English summary).
- Glutz von Blotzheim, U. N., Bauer, K. M. & Bezzel, E. 1987. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Band 1, Gaviformes – Phoenicopteriformes. Frankfurt am Main.
- Goc, M. 1986. Colonial versus territorial breeding of the great crested grebe *Podiceps cristatus* on Lake Druzno. *Acta ornithologica* 22: 95–145.
- Hill, D. A. 1984. Factors affecting nest success in the Mallard and Tufted Duck. *Ornis Scandinavica* 15: 115–122.
- Hudec, K. 1975. Density and breeding of birds in the reed swamps of southern Moravian ponds. *Acta Scientiarum Naturalium Academiae Scientiarum Bohemoslovaca* 9: 3–40.
- Kot, H. 1986. Breeding birds and spring migration on fishponds near Siedlce, eastern Poland. *Acta ornithologica* 22: 159–182. (In Polish with English summary).
- Lack, D. 1971. *Ecological isolation in birds*. Blackwell, Oxford.
- Mac Arthur, R. H. 1972. *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*. Harper Row, New York.
- Mackowicz, M. R. & Krajewski, P. 1993. Breeding birds of the Lake Ilgi Reserve (NE Poland) and changes in their composition in 1970–1988. *Acta zoologica cracoviensia* 36: 291–312.
- Musil, P. 1995. Changes in numbers of water and wetland birds on fishponds in the Trebon basin in 1988–1995. *Sbornik Vyznamna ptači uzemi v Česke republice*: 25–33. Praha. (In Czech with English summary).
- Musil, P. & Šalek, M. 1994. Changes in abundance of waterbirds in south Bohemia during the last decade: a summary review. In: Aubrecht G., Dick G., Prentice C. (eds.). *Monitoring of Ecological Change in Wetlands of Middle Europe*: 55–60. Proc. International Workshop, Linz, Austria, 1993.
- Stapfia, 31, Linz, Austria and IWRB Publication No. 30, Slimbridge, UK.
- Musil, P., Štastny, K. & Bejček V. 1993. Abundance of particular water and wetland bird species on fishponds in the Trebon basin and changes over the last decade. *Sbornik Vyznamna ptači uzemi v Česke a Slovenske republice*. Trebon, 1992: 35–46. (In Czech with English summary).
- Newton, I. 1998. *Population limitation in birds*. Academic Press.
- Pavelka, K., Kašinsky, J. & Foral M. 1993. Influence of agriculture and fishery on the avifauna in the Poodri protected landscape area. *Sbornik Vyznamna ptači uzemi v Česke a Slovenske republice*. Trebon, 1992: 86–90. (In Czech with English summary).
- Pavelka, K., Foral, M. & Košťal, J. 1995. Conservation and monitoring activities of the IBA Poodri patron group in 1992–1994. *Sbornik Vyznamna ptači uzemi v Česke republice*: 45–54. Praha. (In Czech with English summary).
- Pykal, J. 1995. Recommendations for management of fishpond IBAs. *Sbornik Vyznamna ptači uzemi v Česke republice*: 80–84. Praha. (In Czech with English summary).
- Pykal, J. & Janda, J. 1994. Relation between waterfowl numbers on South Bohemian fishponds and fishpond management. *Sylvia* 30: 3–11. (In Czech with English summary).
- Salonen, V. & Penttinen, A. 1988. Factors affecting nest predation in the Great Crested Grebe: field observations, experiments and their statistical analysis. *Ornis Fennica* 65: 13–20.
- Sokal, R. R. & Rohlf, F. J. 1995. *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research*. H. Freeman and Company, New York.
- Trnka, A. 1995. Nesting community of the birds on ponds near Puste Ulany (Podunajská nížina Lowland, Slovakia). *Zbor. Slov. nar. Muz., Prir. Vedy* 16: 87–92. (In Slovak with English summary).
- Vogrin, M. 1989. Colony breeding of the Great Crested Grebe *Podiceps cristatus* on ponds at Rače. *Acrocephalus* 10: 51–56. (In Slovene with English summary).
- Vogrin, M. 1996. Birds of Vrbje pond in the Lower Savinja valley, and a look at its conservationist complexity. *Acrocephalus* 17: 7–24. (In Slovene with English summary).
- Vogrin, M. 1997. Breeding Tufted Duck in the Dravsko polje, north-east Slovenia. *Duck Specialist Group Bulletin* 1: 10–12. IUCN, Wetlands International.
- Vogrin, M. 1999. Comparison between two different methods for estimating numbers of pairs of the breeding Little Grebe *Tachybaptus ruficollis*, Common Coot *Fulica atra*, and Common Moorhen *Gallinula chloropus*. *Acrocephalus* 20: 45–49. (In Slovene with English summary).

Sammanfattning

Häckande fåglar och deras trender i Race fiskdammar i nordöstra Slovenien under 13 år.

Det är välkänt att dammar för fiskodling utgör viktiga biotoper för vissa vattenfåglar i många områden. I sjöfattiga delar av Europa är fiskdammar en viktig orsak till artrikedomen eftersom de där är ett substitut för naturliga våtmarker. Kännedom om fågelfaunan i fiskdammar i Slovenien är dålig, och jag har därför inventerat ett litet komplex av fiskdammar inom ”landskapsparken” Race ribniki i nordöstra Slovenien under en trettonårsperiod (1986–1998, utom 1989). Det rör sig om tre dammar som har en areal mellan 4,5 och 20 ha. De sköts för halvtintensiv fiskodling och är det äldsta och största

dammkomplexet i Slovenien. Dammarna töms under våren och hösten för skörd av fisken. Dammarna har en del vegetation, främst längs den största dammens norra strand, mestadels kaveldun. Därtill finns sjögull i den största dammen, vattenpilört i den mellersta och sjönöt i den minsta. Vattendjupet i dammarna är ungefär en meter. I den största dammen finns en mindre ö med träd och buskar. Fiskarna matas och dammarna gödslas varför de är eutrofa.

Antalet häckande par uppskattades genom enbart boräkning för skäggdopping, smådopping, vigg, sothöna och rörhöna, alla övriga arter genom boräkning och antal honor med ungar. Boräkning skedde genom två till fem detaljerade genomsökningar av vegetationen under maj–juli. Övrig inventering bestod i minst tjugo besök varje säsong. Endast våtmarksarter exklusive tättingar inventerades.

Sex arter häckade regelbundet: smådopping, skäggdopping, gräsand, vigg, sothöna och rörhöna. Mindre sumphöna och mindre strandpipare häckade tillfälligt. Antalet par varierade mellan 12 och 45 (Figur 1). Endast två arter visade signifikant nedgång, nämligen gräsand och särskilt vigg (Figur 2). Den genomsnittliga tätheten för alla arter visas i Tabell 1. Mellan vissa arter fanns samvariation, nämligen mellan smådopping och skäggdopping och mellan sothöna och rörhöna i den största dammen samt mellan skäggdopping och rörhöna i den

minsta dammen. Mellan dammarna fanns korrelation för tätheten för skäggdopping och rörhöna men inte för smådopping och sothöna.

Analysen visade att det inte fanns några negativa samband som kunde tyda på konkurrens. Istället var sambanden positiva eller saknades, vilket närmast tyder på att det var gemensamma omvärldsfaktorer som styrde antalet fåglar. Beträffande nedgången för vigg så berodde den på ökande fiskbestånd och uppväxande vegetation på ön, medan orsaken till nedgången för gräsanden är okänd. Man har observerat liknande nedgångar hos flera arter i andra fiskdammar i Centraleuropa och orsakerna anses kunna vara flera: födokonkurrens från täta fiskbestånd, igenväxning av stränderna, gödning för att få större fiskar med ändrad vattenkemi som följd samt kemisk bekämpning av oönskad vegetation. Race-dammarna är fågelfattigare än många andra vattenområden i Centraleuropa. Detta beror sannolikt delvis på lokala omständigheter, såsom kraftiga störningar, tömningen av dammarna på våren och avsaknad av lämplig vegetation, särskilt bladvass.

Under inventeringarna hade jag också tillfälle att notera ett antal sällsynta fåglar i dammarna, t.ex. den ovan nämnda häckningen av mindre sumphöna, som är extremt sällsynt i regionen. Andra rariteter, som möjligen men ej bevisligen häckade, var svarthalsad dopping, årtå, skedand, kricka och brunand.

Bar-tailed Godwits *Limosa lapponica* on south Swedish shores in spring – emergency stopovers or a regular occurrence?

MARTIN GREEN

Abstract

The occurrence of spring staging Bar-tailed Godwits *Limosa lapponica* in two bays in Öresund, southwestern Sweden, was monitored in 1996–1998. Godwits were present in the area from early April to early June with a peak in the first half of May, when several hundred birds were present at one time. The timing of the occurrence indicates that the birds belong to the "European population". Total number of birds involved per season could maximally be a few thousand, constituting 1–3% of the total population in northern Europe. Numbers of birds present was not significantly correlated to weather variables as wind, cloud cover or precipitation. The birds foraged intensively but no

large scale accumulation of fuel stores was observed (i.e. by the use of abdominal profile scores), indicating a relatively rapid turnover of individuals in the area. More females than males were observed which indicate differences in migration strategies between the sexes. It is concluded that the two bays are a regular, but small-scale, stopover area for Bar-tailed Godwits during spring migration.

Martin Green, Department of Animal Ecology, Lund University, Ecology Building, S-223 62 Lund, Sweden. E-mail: martin.green@zoekol.lu.se

Received 12 February 1999, Accepted 20 July 1999, Editor: T. Pärt

Introduction

Bar-tailed Godwits *Limosa lapponica* flying along the East Atlantic flyway gather in large numbers in the Wadden Sea (the Netherlands, Germany and Denmark) during spring to build up nutrient stores for their final migration towards Arctic breeding areas (Glutz et al. 1977, Cramp & Simmons 1983). Two populations with separate wintering and breeding areas use this flyway. The "European population", about 115,000 birds, winter around the British Isles and in the Wadden Sea. These birds spring stage in the Wadden Sea during March to mid-May before an assumed non-stop flight to breeding areas mainly around the White Sea basin, north-west Russia (Prokosch 1988, Drent & Piersma 1990). The "Afro-Siberian population", about 700,000 birds in the early 1980s but now probably considerably fewer than that (T. Piersma pers. comm.), winter in west Africa and spring stage in the Wadden Sea during May before an assumed direct flight to western or central Arctic Siberia in late May or early June (Drent & Piersma 1990, Piersma & Jukema 1990).

Both populations probably pass over Sweden dur-

ing the flight from the Wadden Sea towards the Arctic, but observed numbers are normally relatively low and no large scale staging occurs (SOF 1990). The low numbers observed are probably due to the fact that wader migration mainly takes place at high altitude and during night time (Alerstam 1990, Gudmundsson 1994), making migrating flocks almost impossible to observe with conventional methods. The scarcity of suitable areas for foraging, i.e. mudflats and shallow sea shores rich in invertebrate prey, probably prevents any large scale spring staging. In some years, however, large numbers are observed during bad weather conditions (rain or strong headwinds) (Breife 1976, Hedgren 1988, Waldenström 1987, SOF 1990). During such occasions several thousands of Bar-tailed Godwits can be temporarily grounded on Swedish shores, but as soon as weather conditions allow they continue their flight (Breife 1976, Waldenström 1987). A regular spring stopover, with birds staying for some period, is known to occur at a few places along the west coast but numbers are low, usually below 75 birds at one time (Cederlund 1985).

During spring 1996, I became aware of the fact that, by Swedish standards, relatively large numbers of Bar-tailed Godwits were regularly present in two shallow bays of Öresund on the western coast of Skåne, southernmost Sweden. This finding made me follow these birds more closely, collecting a data set on the occurrence and behaviour of the species in the bays. Several interesting questions immediately arose regarding these birds. Was the occurrence a weather dependent phenomenon, the area functioning as an emergency stopover site, or were these bays used by Godwits on a more regular basis? Were individual birds staying for a long or a short time? How many Bar-tailed Godwits were using the area in spring? Which populations were involved? Did the Godwits forage and top up their nutrient stores? In this paper I present the data collected in 1996–1998 and analyse and evaluate the above mentioned questions.

Methods

Bar-tailed Godwits were counted in Lundåkrabukten (55° 47' N, 12° 55' E) and Salviken (55° 42' N, 12° 55' E), two shallow bays of Öresund on the western coast of Skåne, south Sweden (Figure 1). Both bays have a long sand bar at the outer part with a mixture of mudflats and shallow water (water depth ranging from a couple of centimeters to a couple of decimeters) between the sand bar and the shoreline. The

area of mudflat and shallow water is approximately 0.5–1 km² at Salviken and 1–5 km² at Lundåkrabukten. Tidal amplitude in the area is only about two to three decimeters. Outside the bays water depth increase rapidly to 1–3 m. Cattle-grazed dry meadows border both bays along the shorelines.

Countings were made at least once every five days during the periods 20 April–3 June 1996, 8 April–3 June 1997, 6 April–3 May 1998, and 19 May–1 June 1998. Mean time between counting occasions was 3.3 days in 1996, 2.8 days in 1997 and 3.1 days in 1998. During these countings all suitable areas for waders in the bays were scanned from fixed places along the shores. Distance between scanning sites did not exceed 2 km. In this way I could control for double countings as birds already counted were clearly visible from the next observation post. In total, 52 countings were made, 15 in 1996, 22 in 1997, and 15 in 1998.

During all countings I also made notes on the behaviour of each bird, categorizing them as feeding or resting. At 22 occasions, nine days 28 April–26 May 1996, ten days 29 April–30 May 1997 and three days 29 April–3 May 1998, I determined the sex of all birds present. Males were distinguished by bright copper-red summer plumage or traces of red summer plumage and/or smaller size (Cramp & Simmons 1983, Prokosch 1988). In 1998 abdominal profile scores of 223 birds at nine occasions were collected, following the five-stage scale of Wiersma & Piersma (1995), to establish variation in energy stores during the season. The scale was originally developed for Knots *Calidris canutus* but should be applicable to Bar-tailed Godwits as well since Godwits build up fat and protein stores in the same way as Knots do (T. Piersma pers.comm.). Abdominal profile score is a coarse method of assessing fat stores without having to catch the birds. By estimating the shape of the birds' abdomen one can classify the birds in categories ranging from lean (no energy stores) to very fat (large energy stores). The method is probably too coarse to estimate fat content of individual birds but should be sufficient for comparisons of the status of groups of birds between areas, during a season etc. (Wiersma & Piersma 1995).

To analyse the effect of wind and some other weather variables on numbers of Bar-tailed Godwits I used weather data from the European Meteorological Bulletin (EMB, Deutsches Wetterdienst) for the relevant periods. Weather data in EMB are given from 00 GMT and 12 GMT (= 02 and 14 local Swedish summer time) at different pressure levels corresponding to different altitudes. As Bar-tailed



Figure 1. Map showing the study sites Lundåkrabukten and Salviken.

Karta visande studieområdena Lundåkrabukten och Salviken.

Godwits probably mainly fly over south Sweden during night time I used the midnight data. Wind direction and speed were collected for ground level situations and for the 850 Mb level (approximately 1.5 km a.s.l.). Mean altitude of spring migrating wader flocks recorded by tracking radar in Lund (55° 42'N, 13° 12'E) in 1998 was 1.7 km a.s.l (Green unpubl.). Thus, an altitude of 1.5 km should correspond well with the altitudes actually used by waders passing south Sweden in spring. Weather data from Copenhagen, Denmark (25 km SW of study sites) was used as this was the closest weather station in the EMB to the study sites. For each night preceding an observation day, I calculated the wind effect ('tailwind vector', i.e. the expected wind assistance or resistance that the flying birds would get: positive in tailwinds and negative in headwinds,) for migrating Godwits passing the area (for calculations see Piersma & Jukema (1990) and Piersma & van de Sant (1992)) to analyse if number of staging Godwits was correlated to wind direction and speed. In the calculations it was assumed that Bar-tailed Godwits fly with an airspeed of 18 m s⁻¹ (65 km h⁻¹), similar to the airspeed measured with tracking radar

in Lund on four identified Bar-tailed Godwit flocks in spring 1998 (Green unpubl.). Furthermore it was assumed that the birds fly along a fixed migratory direction (track) towards ENE (67.5°), as Knots and Brent Geese *Branta bernicla* flying along the same route do (Gudmundsson 1994, Green 1998).

Results

Number of birds and timing of occurrence

Bar-tailed Godwits occurred very regularly in the bays in all three springs since they were observed at 51 of the 52 countings. Already in early April a couple of tens were present. Numbers then increased slowly during April, reaching 100–200 birds at the end of the month. A peak of 300–450 birds was reached in the first half of May in both years with observations during this period. Numbers then decreased during the rest of the month but over 100 birds were regularly present until around 25 May. During the last days of May and in early June usually only a few birds were still present (Figure 2). At only one occasion a larger flock was observed after 25

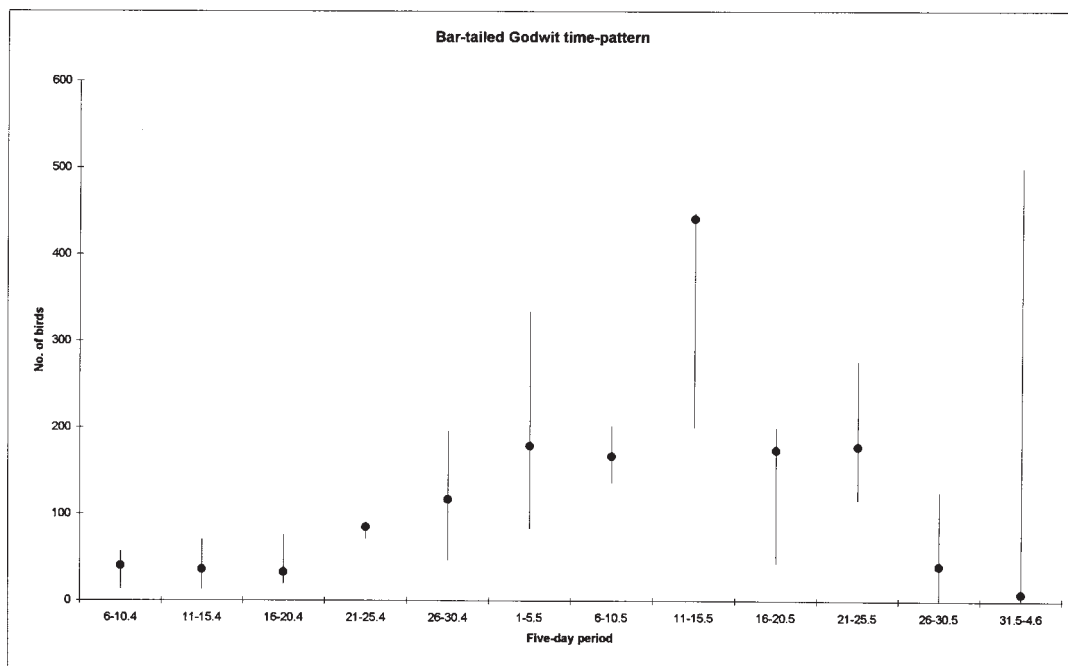


Figure 2. Time pattern of staging Bar-tailed Godwits in Lundåkrabukten and Salviken during spring 1996–1998. Dots show median number of birds present per five-day period, vertical bars show the range of numbers present per five-day period. *Tidsmönster i antalet rastande myrspövar i Lundåkrabukten och Salviken vårarna 1996–1998. Punkter visar medianantalet fåglar per femdagarsperiod, vertikala staplar visar spannet från högsta till lägsta noterade antal rastare per femdagarsperiod.*

May. In the early morning of 1 June 1997 a flock of 500 birds was resting in Lundåkrabukten. These birds apparently only made a short stop as they had left the area only a few hours later. Overall median date, all years combined, was 13 May.

As no birds were captured and marked, length of stay for individual birds and thus total number of Bar-tailed Godwits using the area per season is hard to evaluate accurately. Arrivals and departures could not be used either as these events were hardly observed at all. During all visits only one departing flock and no arriving ones were observed. In the early evening of 7 May 1997, a small flock of eleven birds suddenly left the rest of the feeding flock (167 birds) and climbed steeply towards ENE, apparently leaving the area. A "guesstimate" of the range of total number of birds can be achieved by calculating the minimum and maximum numbers of observed birds per season. In the first estimate a long length of stay is assumed and minimum number of birds is calculated as the sum of birds disappearing from the area, i.e. decreases in numbers between counting occasions. In the second estimate a short length of stay is assumed and all birds are considered to be new ones at each counting occasion. The maximum sum will then simply be the sum of all countings in a season. Using the first method, four counting occasions with 157, 203, 73 and 0 birds present would give the estimate of 203 birds having used the area. With the maximum method the estimate would be 433 birds. Using this approach numbers of birds observed in the area was 457–1768 in 1996, 1145–3565 in 1997 and 326–1062 in 1998. Note the differences in observation coverage between the seasons, with a late start in 1996 and no observations at all made between 4 May and 18 May in 1998.

Sex ratios

The distribution of numbers of males and females at different counting occasions during 1996 and 1997 are shown in Figure 3. Sex ratios (males/females) varied considerably between different days, ranging from 0.29 to 2.23. Generally, females were the more numerous sex. In total, also including data from three days in 1998, the number of females exceeded the number of males at 16 of 22 study days. Average sex ratio for all occasions was 0.84 (\pm s.d. 0.42), significantly lower than an equal ratio of 1.0 (one-tailed t-test, $t = -1.79$, $df = 21$, $p = 0.04$). No obvious time patterns in sex ratios over the season could be discovered.

Number of birds and weather

No significant correlations were found between tail-wind vectors during the night and the number of staging Godwits the next day, nor did cloud cover have any significant effect on numbers of Godwits (Table 1). I also tested if precipitation or fog affected numbers present in the bays but no significant difference was found between the number of Godwits on days after nights with rain and/or fog and days after nights with no rain and/or fog (Mann-Whitney U-test, $n_1 = 19$, $n_2 = 32$, $z = -0.34$, $p = 0.73$).

Behaviour

The majority of all observed birds were foraging (75% of 6589 bird observations). In two cases the behaviour of the same flock was noted at two different times during the same day. Typically, the Godwits were feeding in the shallow water between the outer sandbars and the shores, wading around in a few cm deep water probing their bills into the mud. No detailed studies on feeding habits, capture rates and preys taken were made but all feeding birds were foraging intensively and among observed prey items, polychaetes dominated. In addition, a few bivalves were also observed to be captured.

There was a typical time pattern in the activities of the Godwits. Birds observed in the early parts of the day (i.e. 05.00–12.00) were foraging to a smaller extent than birds observed after noon (12.00–21.00). In several cases flocks observed in the mornings were sleeping or just resting. The birds then started to feed during late morning-early midday and in the afternoon all birds were feeding.

Abdominal profile scores

The abdominal profile scores showed very little variation during spring 1998 (Figure 4). Almost all classified birds were fat or very fat, in total 136 (61%) in category 5, 84 (38%) in category 4 and 3 (1%) in category 3, on the five graded scale where 1 corresponds to a lean bird and 5 to a very fat bird. Dividing the material in ten day periods showed no large differences in profile scores over the season, only a weak tendency for increasing profile scores as the season progressed (Figure 4).

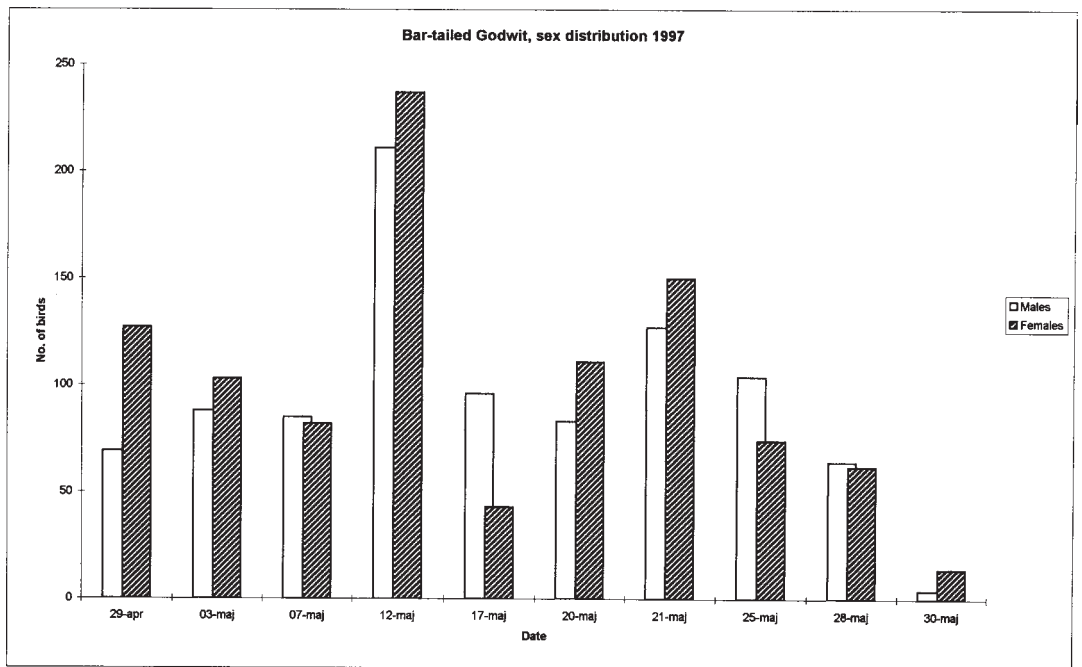
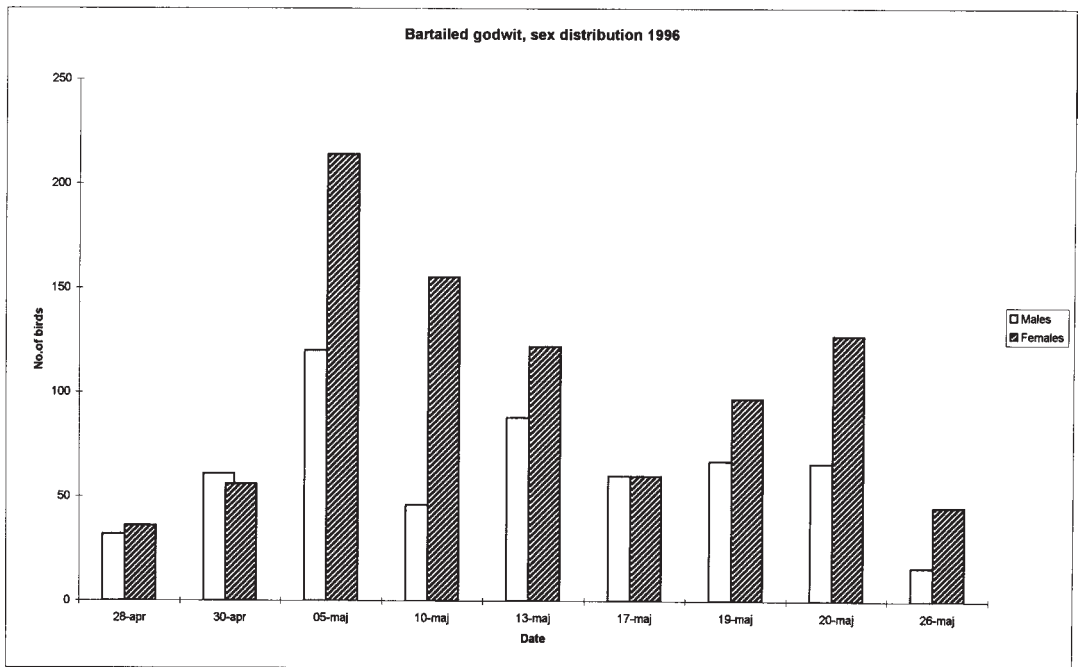


Figure 3. Distribution of males (open bars) and females (hatched bars) of staging Bar-tailed Godwits in Lundåkrabukten and Salviken at different counting occasions during spring 1996 (a) and 1997 (b).

Fördelningen av hanar (ofyllda staplar) och honor (streckade staplar) bland rastande myrspovar i Lundåkrabukten och Salviken vid olika räkningstillfällen vårarna 1996 (a) och 1997 (b).

Table 1. Correlations (Spearman's rank correlation) between number of Bar-tailed Godwits present in Lundåkrabukten and Salviken, south Sweden during spring 1996–1998 and some meteorological factors.

Korrelationer (Spearman's rang korrelation) mellan antalet rastande myrspovar i Lundåkrabukten och Salviken, Skåne vårarna 1996–1998 och några väderfaktorer.

	Correlation coefficient	Level of significance	N
Tail-/Headwindvector (ground level) <i>Med-/Motvindsvektor (marknivå)</i>	-0.20	p = 0.16	51
Tail-/Headwindvector (1500 m a.s.l.) <i>Med-/Motvindsvektor (1500 m.ö.h.)</i>	-0.13	p = 0.38	50
Cloud cover <i>Molnighet</i>	0.19	p = 0.17	51

Discussion

Numbers of birds

Peak numbers and the regularity of occurrence of Bar-tailed Godwits in Lundåkrabukten and Salviken were unusually high for Swedish standards, although published reference material is scarce. Compared to Getterön, about 250 km further north along the west coast, peak numbers were six to seven times higher (cf. Cederlund 1985). Apart from observations in association with bad weather, the numbers found in Lundåkrabukten-Salviken seems to be the highest found in Sweden during spring time (cf. SOF 1990). That large numbers of Godwits can occur at some occasions every spring in the Lundåkrabukten-Salviken area have been known for some decades (Ekberg & Nilsson 1994), but the early appearance in April and the regularity of the occurrence during the spring season have not been emphasized previously. Published bird reports show that during the years 1975 to 1995 flocks exceeding 100 birds have been reported to the regional report committee of the Swedish Ornithological Society from the bays in all springs except two (Regional bird reports, "Fåglar i Skåne 1975–1995"). Yearly maximums were 500–650 birds in the 1970s, 200–600 birds in the 1980s and 100–500 birds in the early 1990s (Regional bird reports, "Fåglar i Skåne 1975–1995").

Emergency stopover or a regular occurrence ?

The occurrence of Bar-tailed Godwits in Lundåkrabukten and Salviken during spring 1996–1998 could not be regarded as a weather induced phenomenon. Numbers in the bays followed a regular time pattern in each year with no significant correlations

between numbers present and weather variables. However, as shown by the correlation coefficients in Table 1, there was a tendency for more birds being present with increasing headwinds and cloud cover. The interpretation of this must be that weather might influence the numbers present to some degree, but at least in this material not significantly so. The behaviour of the birds in this study was different from the behaviour of birds observed during emergency stopovers in bad weather at the east coast of Sweden. At those occasions, no or very little foraging was observed and the birds appeared restless with flocks arriving and departing all the time (B. Breife pers. comm., Waldenström 1987), quite unlike the birds in Öresund.

Some wader species may use extra stopovers when they have departed with too small fuel deposits to cover the whole flight to their destinations, maybe because of tight time schedules dictating departure dates (Evans & Davidson 1990). The birds in this study, however, did not seem to have inadequate fuel reserves, as most birds had the highest abdominal profile scores. Note though that this must be a provisional statement as it is based on observed abdominal profile scores and not on body mass or any other more exact measurement. Thus, the Bar-tailed Godwits in Öresund did not seem to be forced to land in the area neither due to meteorological factors nor due to energetical shortcomings. The conclusion of all these observations must be that Öresund did not function as an emergency or extra stopover site during these years but as a regular, small to moderate scale (see above), stopover area for Bar-tailed Godwits during spring.

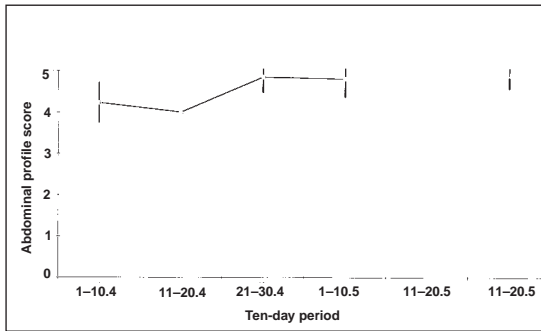


Figure 4. Average abdominal profile scores (dots) \pm SD (bars) in staging Bar-tailed Godwits in Lundåkrabukten and Salviken per ten-day period during spring 1998. N-values are shown above SD bars.

Medelvärden för "abdominal profile scores" (punkter) \pm SD (vertikala staplar) hos rastande myrspövar i Lundåkrabukten och Salviken per tiodagarsperiod våren 1998. Antal studerade fåglar visas ovanför SD staplarna.

Population belonging

The timing of the visits of the Bar-tailed Godwits in Lundåkrabukten and Salviken, with an early appearance in April and a peak in the first half of May, strongly suggests that these birds belong to the "European population". The majority of these birds leave the Wadden Sea in early to mid May, but already in April a decline in numbers at some Danish and German staging sites has been observed (Meltotte 1993, Prokosch 1988), indicating a movement further towards the breeding areas. The peak in this study also coincide with a peak in migrating birds in southern Finland around 10–15 May (Hario 1980 in Meltotte 1993) and with high or relatively high numbers of observed migrating birds in some years in other areas of south Sweden (Wirdheim 1985, SOF 1990). Arrival of this population in the White Sea area is reported to be between 8–22 May, with a median arrival date of 17 May, and in the Varanger peninsula, Norway, birds arrive 13–30 May, with a median arrival date on 20 May (Glutz et al. 1977) also fitting nicely with the Öresund data.

The observed timing of the majority of birds in this study does not correspond to the passage of "Afro-Siberian" birds as these leave the Wadden Sea staging areas in the last days of May and the first days of June (Drent & Piersma 1990, Piersma & Jukema 1990). An arrival in April, as observed in this study, could hypothetically include "Afro-Siberian" birds overflying the Wadden Sea and ending up in Sweden. This seems very unlikely though, as none

of the observed birds in 1998 were lean, like they would have been after a 4000 km flight from Africa (Piersma & Jukema 1990). "Afro-Siberian" birds were occasionally found in the bays however, as shown by the flock on 1 June 1997. Unlike most other observed flocks these birds were not foraging and they apparently stayed for only a very short time.

Which birds stopover on Swedish shores and why?

The skewed sex ratio found in this study, with females dominating in numbers, is in contrast to what has been reported for the total populations of the species. For both populations a male biased sex ratio has been reported, both at wintering areas and during spring staging (Cramp & Simmons 1983, Piersma & Jukema 1993, Atkinson 1996). There is of course a risk that males in non-breeding plumage might have been wrongly categorized as females, but as I used both plumage and size characters the risk is probably relatively small (at least smaller than if I had used only plumage characters). There is an overlap in size between males and females (Prokosch 1988) so that large males and small females might be mistaken for each other if no plumage characters are available, but still the questionable cases in the material were rather few so I do not think that they would affect the general pattern. If we accept that the majority of birds have been rightly sexed, which I believe is the case, it seems as if proportionally more females than males use the Swedish west coast for a final top up of nutrient stores, perhaps due to a slight difference between the sexes in migration strategies.

Studies on the "Afro-Siberian population" have shown that the males migrate towards the Arctic a few days before the females (Piersma & Jukema 1990). No such time-difference was evident in this material but the observed sex ratios may be another indication of the same phenomenon. If males are more time-stressed than females during spring, which seems likely as they are territorial and may benefit by reaching the breeding grounds early to get the best territories (Piersma & Jukema 1993), males should be less likely to take an extra stopover at the Swedish shores. Instead they should head for the Arctic as soon as climatological factors make it possible. For females on the other hand it might be more beneficial to take a more energy saving approach with, in some cases, an extra stopover in south Sweden. By doing so they both get the possibility of an extra top up of nutrient stores and higher probabilities of getting more reliable access to fa-

vourable winds as predictability of good winds over the Baltic Sea probably is higher from cues gathered at the Swedish west coast than at the Wadden Sea, some 300–500 km to the west and south-west (cf. Piersma et al. 1994). This might enable females to arrive at the breeding area in better condition and thus have better chances of a successful breeding.

The importance of Swedish parts of Öresund as a spring staging area

Stopover areas for waders are usually identified on the basis of maximum numbers present at one time. Normally, the criteria for being classified as an internationally important area is that more than 1% of the total population of birds should be observed in the area (Smart 1976, Prater 1981). Recently, it has been argued that a more reasonable criterion should be the total number of birds using an area in a season rather than the highest number present at one time (Desholm 1998). Trying to evaluate the importance of the Öresund area for Bar-tailed Godwits from the data in this study is hard as we do not have very accurate information on the total numbers of birds using the area. Calculated values of total number of birds using Lundåkrabukten and Salviken per season indicate that somewhere between a couple of hundred up to a few thousand individuals could be involved, but as actual length of stay is unknown this interval involves large uncertainties. There were signs that might indicate a relatively rapid turnover of birds and thus that the higher calculated values might be closer to the real total number of birds than the lower ones. The varying sex ratios between adjoining countings indicate that birds were replaced by other birds between countings. Furthermore the high abdominal profile scores during all spring in 1998 gave the impression that birds were fat already on arrival and probably had sufficient energy stores to leave the area again after a short stay. Note though that several detailed studies on staging waders of different species have failed to prove a consistent relationship between amount of energy stores and length of stay at stopovers (Holmgren et al. 1993, Skagen & Knopf 1994, Lyons & Haig 1995, Iversen et al. 1996, Warnock & Bishop 1998). The relatively stable and high abdominal profile scores, only a very weak tendency for increasing scores during the season was found, also indicate that no long-time, large scale accumulation of fuel stores took place, despite an intensive foraging by the birds, and thus that it was not the same birds that stayed in the area for a long period.

Otherwise fat deposition rates must have been very low which seems unlikely as the birds were often seen to capture prey. Several non-feeding flocks observed in the mornings also gave the impression of being newly arrived, just sleeping or stretching.

The maximum calculated number of observed birds in Lundåkrabukten-Salviken constitute 1–3 % of the "European population", indicating that the area might be important as a stopover area to this population. The absence of increasing abdominal profile scores indicate that the area is not used for any major fuel deposition but probably more for a final top up before the flight to the Arctic, and maybe to get access to more favourable winds. A more intensive study based on capture, individual marking and subsequent resightings will hopefully make it possible to elucidate the true importance of this area to the European Bar-tailed Godwit population.

Acknowledgements

My presence in the study area was financed by Gustaf Danielssons Foundation (Swedish Ornithological Society) albeit mainly for other purposes. Bo Söderström and Tomas Pärt gave valuable comments on the manuscript.

References

- Alerstam, T. 1990. *Bird migration*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Atkinson, P. W. 1996. The origins, moult, movements and changes in numbers of Bar-tailed Godwits *Limosa lapponica* on the Wash, England. *Bird Study* 43: 60–72.
- Breife, B. 1976. Arktiska vadare på Öland 27–30 Maj 1976. *Calidris* 5: 75–78.
- Cederlund, C-G. 1985. Rastande vadare vid Getterön under fem år, 1973–1977. *Vår Fågelvärld* 44: 61–77.
- Cramp, S. & Simmons, K. E. L. 1983. *The Birds of the Western Palearctic*, Vol. 3. Oxford University Press, Oxford.
- Desholm, M. 1998. Length of stay and volume of autumn staging Dunlins *Calidris alpina* at the Tipperne reserve, Denmark. *Ornis Svecica* 8: 1–10.
- Drent, R. & Piersma, T. 1990. An exploration of the energetics of leap-frog migration in arctic breeding waders. Pp. 399–412 in *Bird Migration: Physiology and ecophysiology* (Gwinner, E., ed.). Springer Verlag, Berlin.
- Ekberg, B. & Nilsson, L. 1994. *Skånes fåglar, idag och i gången tid*. Signum, Lund.
- Evans, P. R. & Davidson, N. C. 1990. Migration strategies and tactics of waders breeding in arctic and north temperate latitudes. Pp. 387–398 in *Bird Migration: Physiology and ecophysiology* (Gwinner, E., ed.). Springer Verlag, Berlin.
- Glutz von Blotzheim, U. N., Bauer, K. M. & Bezzel, E. 1977. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*, Band 7. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.
- Green, M. 1998. Spring migration of Barnacle Goose *Branta*

- leucopsis* and Dark-bellied Brent Goose *B. bernicla bernicla* over Sweden. *Ornis Svecica* 8: 103–123.
- Gudmundsson, G. A. 1994. Spring migration of the Knot *Calidris c. canutus* over southern Sweden as recorded by radar. *J. Avian Biol.* 25: 15–26.
- Hario, M. 1980. *Aspskär Sjöfågelstation (60°15'N 26°24'E). Årsrapport 1979*. Östra Nylands fågel- och naturskyddsför-
ening rf.
- Hedgren, S. 1988. Fåglar på Gotland 1987. *Bläcku* 14: 48–67.
- Holmgren, N., Ellegren, H. & Pettersson, J. 1993. Stopover length, body mass and fuel deposition rates in autumn migrating adult dunlins *Calidris alpina*: evaluating the effects of moulting status and age. *Ardea* 81: 9–20.
- Iversen, G. C., Warnock, S. E., Butler, R. W., Bishop, M. A. & Warnock, N. 1996. Spring migration of western sandpipers along the Pacific coast of North America: A telemetry study. *The Condor* 98: 10–21.
- Lyons, J. E. & Haig, S. M. 1995. Fat content and stopover ecology of spring migrant semipalmated sandpipers in south Carolina. *The Condor* 97: 427–437.
- Meltofte, H. 1993. Vadefugletraekket gennem Danmark. *Dansk Orn. Foren. Tidsskr.* 87: 3–180.
- Piersma, T. & Jukema, J. 1990. Budgeting the flight of a long distance migrant: Changes in nutrient reserve levels of Bar-tailed Godwits at successive spring staging sites. *Ardea* 78: 315–337.
- Piersma, T. & Jukema, J. 1993. Red breasts as honest signals of migratory quality in along distance migrant, the Bar-tailed Godwit. *The Condor* 95: 163–177.
- Piersma, T. & van de Sant, S. 1992. Pattern and predictability of potential wind assistance for waders and geese migrating from West Africa and the Wadden Sea to Siberia. *Ornis Svecica* 2: 55–66.
- Piersma, T., Verkuil, Y. & Tulp, I. 1994. Resources for long-distance migration of knots *Calidris canutus islandica* and *C. c. canutus*: how broad is the temporal exploitation window of benthic prey in the western and eastern Wadden Sea. *Oikos* 71: 393–407.
- Prater, A. J. 1981. *Estuary birds of Britain and Ireland*. British Trust for Ornithology. T. & A. D. Poyser, Calton.
- Prokosch, P. 1988. Das Schleswig-Holsteinische Wattenmeer als Frühjahrs-Aufenthaltsgebiet arktischer Watvogel-Populationen am Beispiel von Kiebitzregenpfeifer (*Pluvialis squatarola*), Knutt (*Calidris canutus*) und Pfühlschnepfe (*Limosa lapponica*). *Corax* 12: 274–442.
- Skagen, S. K. & Knopf, F. L. 1994. Residency patterns of migratory sandpipers at a midcontinental stopover. *The Condor* 96: 949–958.
- Smart, M. 1976. *International Conference on the conservation of wetlands and waterfowl, Heiligenhafen, Federal Republic of Germany, 2–6 December 1974*. Proceedings, IWRB, Slimbridge.
- SOF, 1990. *Sveriges fåglar*. 2:a upplagan. Stockholm
- Waldenström, A. 1987. Arktiska vadare på Öland 25 maj–1 juni 1987. *Calidris* 16: 199–201.
- Warnock, N & Bishop, M. A. 1998. Spring stopover ecology of migrant western sandpipers. *The Condor* 100: 456–467.
- Wiersma, P. & Piersma, T. 1995. Scoring abdominal profiles to characterize migratory cohorts of shorebirds: an example with Red Knots. *J. Field Ornithol.* 66: 88–98.
- Wirdheim, A. 1985. Vadarnas vårsträck i Påarp. *Fåglar i södra Halland* 24: 10–22.

Sammanfattning

Myrspovar *Limosa lapponica* på sydsvenska stränder under våren – nödstopp eller regelbunden företeelse?

Av de stora mängder med myrspovar som rimligtvis passerar Sverige varje vår på väg mellan Vadehavet och arktiskt belägna häckningsområden ses normalt inga större antal. Någon regelbunden vårrastning i stor skala förekommer ej (SOF 1990). I samband med kraftiga motvindar och allmänt dåligt väder kan dock stora antal tvingas ner för låghöjdsflyttning och/eller nödrastning (Breife 1976, Hedgren 1988, Waldenström 1987, SOF 1990). Regelbunden vårrastning i liten skala förekommer vid vissa lokaler på västkusten (Cederlund 1985).

Under åren 1996–1998 följde jag myrspovarnas vårrastning i Lundåkrabukten och Salviken, Öresund, Skåne lite närmare då jag noterat med svenska mått mätt relativt höga och regelbundna antal vid dessa lokaler. I denna artikel redovisas materialet från dessa år och jag analyserar om förekomsten i bukterna var väderbetingad eller följde ett regelbundet mönster, vilken population fåglarna tillhörde, vilka fåglar som uppträdde i bukterna, samt områdets betydelse som rastlokal för myrspovar.

Material och metod

Antalet rastande myrspovar i de båda bukterna (Figur 1) räknades minst en gång varje femdagarsperiod (i regel oftare än så) under april–början av juni 1996–1998. Ett uppehåll i verksamheten skedde dock 3–19 maj 1998. Totalt genomfördes 52 räkningar. I samband med dessa räkningar noterades även vad fåglarna gjorde (födosök/vila), samt vid 22 tillfällen könsbestämdes samtliga rastande fåglar. Våren 1998 insamlades data om undergumpens utseende (abdominal profile scores), ett visuellt mått på fåglarnas fettstatus (se Wiersma & Piersma 1995 för detaljer).

För att utröna om förekomsten i bukterna var väderberoende insamlades väderdata från Köpenhamn (25 km SW om studieområdet). Vindstyrka och vindriktning vid marknivå och på 1500 m höjd under natten före varje räkningsdag användes för att räkna ut medvindsvektorer dvs den vindassistans som spovarna kan ha haft, positiv i medvind och negativ i motvind (se Piersma & van de Sant 1992 för uträkningar).

Resultat

Förekomsten av myrspovar följde ett mycket regelbundet mönster under de tre säsongerna (Figur 2). Redan i början av april fanns några tiotal på plats. I slutet av månaden hade antalen ökat till omkring 100 fåglar. En topp nåddes under första halvan av maj med 300–450 fåglar varefter antalen sjönk även om upp mot 200 fåglar som regel fanns kvar till 25 maj. Sista dagarna i maj och i början av juni fanns i allmänhet endast ett fåtal fåglar i bukten med ett undantag: Den 1 juni 1997 sågs dock tillfälligt 500 myrspovar i Lundåkrabukten.

Det totala antalet myrspovar som rastade i bukten uppskattades till mellan några hundra och upp till maximalt 3500 per vår, siffror som har stora osäkerheter då inga fåglar individmärkts och då det var vissa skillnader i bevakningsgrad mellan åren. Bland de rastande spovarna var det en sned könsfördelning med fler honor än hanar (Figur 3). Det fanns inga signifikanta samband mellan antalet rastande myrspovar i bukten och väder under föregående natt, vare sig för vindar, molnighet eller nederbörd (Tabell 1). Huvuddelen (75%) av alla observerade myrspovar födosökte intensivt. Trots detta kunde ingen större fettuppläggnings i form av ökande "abdominal profile scores" noteras (Figur 4). Det föreföll som om fåglarna var feta redan vid ankomsten.

Diskussion

Att relativt stora antal med myrspovar förekommer på dessa lokaler vid enstaka tillfällen varje vår var känt redan tidigare (Ekberg & Nilsson 1994), men regelbundenheten i uppträdandet har tidigare ej påvisats. Antalen som noterats är ovanligt höga efter svenska förhållanden om man undantar de noteringar som gjorts i samband med dåligt väder. Förekomsten visade inga signifikanta tecken på att vara väderberoende även om en tendens till ökat antal rastare i samband med ökande motvind och molnighet noterades. Det rörde sig inte heller om fåglar i dålig kondition som tvingats avbryta sin flyttning då i princip samtliga fåglar var feta eller mycket feta. Istället måste uppträdandet klassas som regelbunden vårrastning om än i mindre skala. Av allt att döma är Öresundsområdet i allmänhet och dessa bukter i synnerhet de främsta regelbundet använda vårrastningslokalerna för myrspov i Sverige.

Huvuddelen av fåglarna bör ha tillhört den i Väst-europa övervintrande och i Nordeuropa häckande populationen då tidsmönstret i bukten sammanföll med dessa fåglars avfärd från Vadehavet (Prokosch

1988, Meltotte 1993) och överensstämde fint med rapporterade ankomstdatum från häckningsområdet (Glutz et al. 1977). Den i Afrika övervintrande och i Sibirien häckande populationen lämnar inte Vadehavet förrän i månadsskiftet maj–juni (Piersma & Jukema 1990) och uppträdde troligen i mindre omfattning i området.

Den sneda könsfördelningen i Öresund med fler honor än hanar skiljer sig från förhållandena i de totala populationerna (Piersma & Jukema 1993) och kan tyda på skilda flyttningsstrategier mellan könen. Det är sedan tidigare känt att hanar av den sibiriska populationen lämnar Vadehavet några dagar före honorna (Piersma & Jukema 1990) och det kan tänkas att även europeiskt häckande hanar är mer tidstressade än honorna och därmed mindre benägna att ta ett extra rastningsstopp. Honorna kanske tjänar mer på ett extra stopp med möjligheter till ytterligare påfyllning av näringsförråden. Dessutom kan detta stopp ge dem bättre möjligheter till att få goda vindar för resterande delen av flyttningen då vindförhållanden över Östersjön förmodligen kan förutsägas med större säkerhet från Sveriges västkust än från Vadehavet 300–500 km längre mot sydväst. Dessa faktorer skulle i så fall kunna ge honor en bättre möjlighet till att nå häckningsområdet med så stora näringsförråd som möjligt vilket kan öka chanserna för en lyckad häckning.

Öresundsområdet används uppenbarligen inte för någon större fettuppläggnings av myrspovarna under våarna. Förekomsten av korttidsrastlokaler med möjligheter till extra påfyllning av förråden ska dock inte underskattas. Rastlokaler för vidare brukar bedömas efter det maximala antalet rastare vid ett tillfälle och kriteriet för att vara en internationellt betydelsefull lokal är att den ska hysa minst 1% av totalpopulationen (Smart 1976, Prater 1981). Används detta mått kvalificerar sig inte Lundåkrabukten-Salviken som internationellt betydelsefull för myrspovar. Ett alternativt bedömnings sätt är att istället använda sig av det totala antalet fåglar som nyttjar lokalen under en säsong (Desholm 1998). Om vi applicerar detta på Öresundsbukterna finner vi att 1–3% av den europeiska myrspovpopulationen använder sig av dessa lokaler under våarna. Detta förutsatt att de högre beräknade siffrorna angående det totala antalet fåglar i området ligger närmare sanningen än de lägre. För att med större säkerhet utreda om området är betydelsefullt för europeiska myrspovar krävs dock noggrannare studier med individmärkta fåglar så att mått på rastningslängd mm kan insamlas.

Assessment of the zoobenthos biomass consumed yearly by diving ducks wintering in the Gulf of Gdańsk (southern Baltic Sea)

LECH STEMPNIEWICZ AND WŁODZIMIERZ MEISSNER

Abstract

Numbers, distribution and food contents of seven common diving ducks (*Clangula hyemalis*, *Melanitta fusca*, *Melanitta nigra*, *Aythya marila*, *Aythya fuligula*, *Bucephala clangula*, *Somateria mollissima*) and *Fulica atra* were studied in the Gulf of Gdańsk during September–April, 1987/88–1996/97. The number of animal food taxa consumed was at least 23. The birds fed mainly on bivalves (79.4% of the food volume), and fish (7.1%), gastropods (6.7%) and crustaceans (5.0%) constituted the remaining significant prey. *Mya arenaria*, *Cerastoderma glaucum* and *Hydrobia* sp. were preferred, while *Mytilus trossulus*, dominating in the shallow parts of the gulf, was taken in lower proportions. Small ducks (*Aythya*, *Clangula*) selected bivalves of shell length 7–14 mm regardless of their different average size in zoobenthos. The two biggest ducks (*Somateria mollissima* and *Melanitta fusca*) selected the largest (above 30 mm) of the available *Mya arenaria* specimens. Birds consumed proportionally more bivalves in December and January than later in the season. Fish

(mainly fish eggs) increased their share in spring. Diving ducks and Coot function generally as first to fourth-order carnivores in the food web. As a consequence of their high numbers and long period of stay, annual biomass consumption is considerable: 25,000 tonnes, including 20,000 tonnes bivalves, 1800 tonnes fish, 1700 tonnes gastropods and 1270 tonnes crustaceans. For bivalves this is ca 13 % of the total biomass in the Gulf. The strongest exploitation of bivalves takes place in December–February, when their proportion in the diet is highest and the birds are most numerous, and concerns the shallow water areas where ducks and coots concentrate. In such areas they can exert significant predatory pressure on preferred size classes of their most important prey.

Lech Stempniewicz and Włodzimierz Meissner, Department of Vertebrate Ecology and Zoology, University of Gdańsk, Legionów 9, 80–441 Gdańsk, Poland

Introduction

Marine birds constitute an important component of the ecosystem and have a significant impact on its functioning and energy flow, especially in coastal and surface waters (Ashmole 1971, Brown 1980, Powers 1983, Furness & Monaghan 1987, Mehlum & Gabrielsen 1995). The majority of them are predators on detritophages (e.g. such benthophages as diving ducks *Aythya* sp., *Bucephala* sp., *Clangula* sp., *Melanitta* sp., and *Somateria* sp.) and higher level predators (e.g. fish eating divers *Gavidae*, sawbills *Mergini*, grebes *Podicipedidae*, auks *Alcidae*, cormorants *Phalacrocoracidae*). Exceptions are partly or exclusively herbivorous ducks *Anas* sp., geese *Anser* sp., and *Branta* sp., and swans *Cygnus* sp. feeding in the most shallow, coastal zone (Stempniewicz 1991). Birds can remove as much as 30% of the annual production of fish and marine

invertebrates (Wiens & Scott 1975, Furness 1978, 1982, 1990, Ainley & Sanger 1979, Hunt et al. 1981). In the Antarctic they eat much more krill, cephalopods and fish than do the whales, i.e. about 30–40 million tonnes yearly (Croxall & Prince 1980, Croxall et al. 1984, Furness & Monaghan 1987). The excreta of the birds contain soluble inorganic fractions with mineral salts easily assimilated by phytoplankton. In that way areas of the sea where large numbers of marine birds concentrate (breeding, moulting and wintering grounds) are regularly fertilised and are characterised by higher primary productivity (Golovkin 1967, Zelickman & Golovkina 1972, Galkina 1974, 1977, Golovkin & Garkavaya 1975, Bedard et al. 1980, Jorde & Owen 1988).

The Baltic Sea is one of the most important wintering areas for boreal and arctic marine ducks in western Palearctic (Cramp & Simmons 1977, Laursen

1989). During winter, diving ducks usually occupy shallow (3–15 m deep) inshore waters with abundant food making bottom feeding efficient. Some of them (e.g. Long-tailed Ducks *Clangula hyemalis*) can reach depths of 60 m and spend as long as one minute under water (Mathiasson 1970, Nilsson 1972, Cramp & Simmons 1977). Their diets differ regionally and seasonally and consist mainly of marine invertebrates and fish (Madsen 1954, Olney 1963, Pethon 1967, Nilsson 1972, Petersson & Ellarson 1977, Ainley & Sanger 1979, Sanger & Jones 1984, Goudie & Ankney 1986, Durinck et al. 1993). The Gulf of Gdańsk has high biological productivity, and important commercial fisheries. Surveys of marine birds show high concentrations of diving birds in the area between October and May (Górski & Strawński 1986, Kochan 1993, Meissner 1993a,b, Meissner & Klawikowska 1993, Meissner & Maracewicz 1993, Meissner & Sikora 1993, Michno et al. 1993). Each season about 17,500 ducks drown in fishing nets set in the gulf (Stempniewicz 1994).

There are scarce data on feeding ecology of diving ducks from the Baltic Sea. Madsen (1954) collected data from the Kattegat region, Bagge et al. (1973) from the Gulf of Bothnia, Nilsson (1970, 1972) carried out extensive studies in Swedish coastal waters, and Meissner & Brager (1990) in the region of Schleswig-Holstein, Germany. Only scarce published information (Stempniewicz 1986, 1995) and several MSc Theses (Szukształt 1975, Mikulak 1989, Jastrzębska 1990, Skowron 1990, Maciejkowicz 1991) are available from southern Baltic including Polish coast. There is no paper considering the complex role of birds in the marine ecosystem of the Gulf of Gdańsk.

The objectives of this study were to determine numbers, phenology, distribution, and food composition of the most common benthophagic diving birds wintering in the area. On that basis the annual consumption of the main prey in the Gulf of Gdańsk has been estimated, and the role of marine birds in the trophic structure of the coastal ecosystem is discussed.

Material and methods

The study area covered the shallow (2–10 m) coastal waters of the whole Polish part of the Gulf of Gdańsk. In the western part of the Gulf, i.e. from Vistula Mouth to Cape Rozewie, birds present within a distance of 600 m were counted from the shore by the Waterfowl Research Group "Kuling" (Meissner 1993a). Six regions with different shore line

characteristics, depths, situation in relation to the open sea etc., were distinguished. They were: (1) Vistula Mouth, protected against wind, but periodically covered with abundant ice floes carried by the river (7 km); (2) mostly urbanised coast along Gdańsk, Sopot and Gdynia, with numerous hydrotechnical constructions (ports, piers, promenades; 45 km); (3) Puck Bay, shallow, isolated from the open sea (33.5 km); (4) inner part of the Hel Peninsula not exposed to the open sea (12 km); (5) outer part of the Hel Peninsula exposed to the open sea (31.5 km). The sea shore between Vistula Mouth and Piaski on the Vistula Spit (6) was covered by counts from an airplane. In total, 19 aerial counts were done in all months during the three seasons 1986/87 – 1988/89. Shoreline counting was done once a month (September–April) during 10 winter seasons (1987/88–1996/97). They took place at the same time in all sectors to avoid errors resulting from bird flock movements. In addition, bird distribution was studied from a ship (17 cruises along the same ca 50 km route during the three winter seasons 1985/86 – 1987/88; observers were Stefan Strawński and Jarmila Ulatowska) (Figure 1).

According to the recommendations given by Komendeur et al. (1992) and Durinck et al. (1994), the estimation of the total number of birds present in the

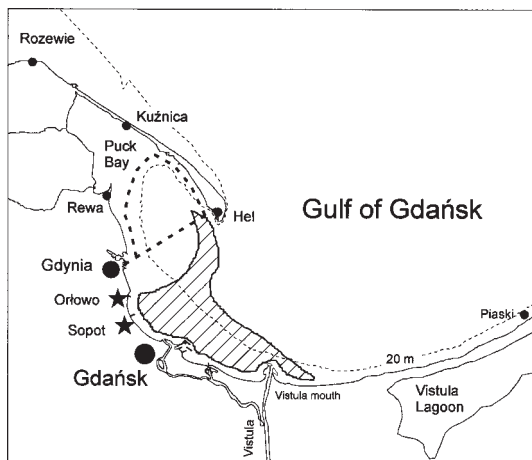


Figure 1. Area of the Gulf of Gdańsk, Southern Baltic (I–VI – sectors, dotted line – ship route, asterisks indicate the fishing ports, Orłowo and Sopot, where net catches were collected; shading indicates fishing grounds).

Gdanskbukten i södra Östersjön med undersökningssektorerna I–VI och räkningsrutt med båt (prickad linje). Asterisker anger fiskehamnarna Orłowo och Sopot, där nätfångade fåglar insamlades. Skuggning anger fiskeområden.

study area was based only on the results of the counts undertaken from the shore (regions 1–5) and from the air (region 6). The results of the boat counts were used only to establish bird distribution.

To estimate the true numbers of birds present in the whole study area, the data from the coastal counts were multiplied by a distribution index (DI) which was calculated on the basis of bird distribution in relation to distance from the shore as recorded from the ship and the airplane. Also, large-scale data on diving bird numbers and distribution in relation to water depth (Durinck et al. 1994) were taken into consideration, as well as results obtained by Sikora (1993) who studied bird distribution and density along the transect between Gdynia and Hel (September–April, four winter seasons, 1985/86 – 1988/89). The DI value differs between bird species and regions, in relation to bottom character, water depth, protection against wind, etc. The following average values of DI have been assumed: 1.0 for Coot *Fulica atra*, 1.1 for *Aythya sp.*, eider *Somateria mollissima* and goldeneye *Bucephala clangula*, 3.0 for scoters *Melanitta sp.*, and 5.0 for Long-tailed Duck.

Birds entangled and drowned in nets were collected from two fishing ports Orłowo and Sopot. Fishing nets are set all year around but the main fishing season (November–April) coincides with the wintering season of the marine birds in the Gulf of Gdańsk. The birds were collected 1–3 times a week over 5 seasons (November–May) from 1986 to 1990. In total 772 food samples including 275 Long-tailed Ducks, 241 Velvet Scoters, 94 Scaups, 52 Common Scoters, 67 Eiders, 18 Tufted Ducks, 13 Goldeneyes and 12 Coots were collected and analysed in detail.

The birds were thoroughly examined and dissected in the laboratory. The total contents of the oesophagus, proventriculus and gizzard were preserved in a 4% formaldehyde solution and analysed later in the laboratory. Each sample was washed on 0.5 mm mesh size screen and analysed under stereo microscope. The material was sorted and then identified to the lowest possible taxonomic level. The number, length and volume of all identifiable food items were noted. The number of fish and polychaetes ingested was estimated as half the number of otholits and jaws found in the samples. To present the results of the

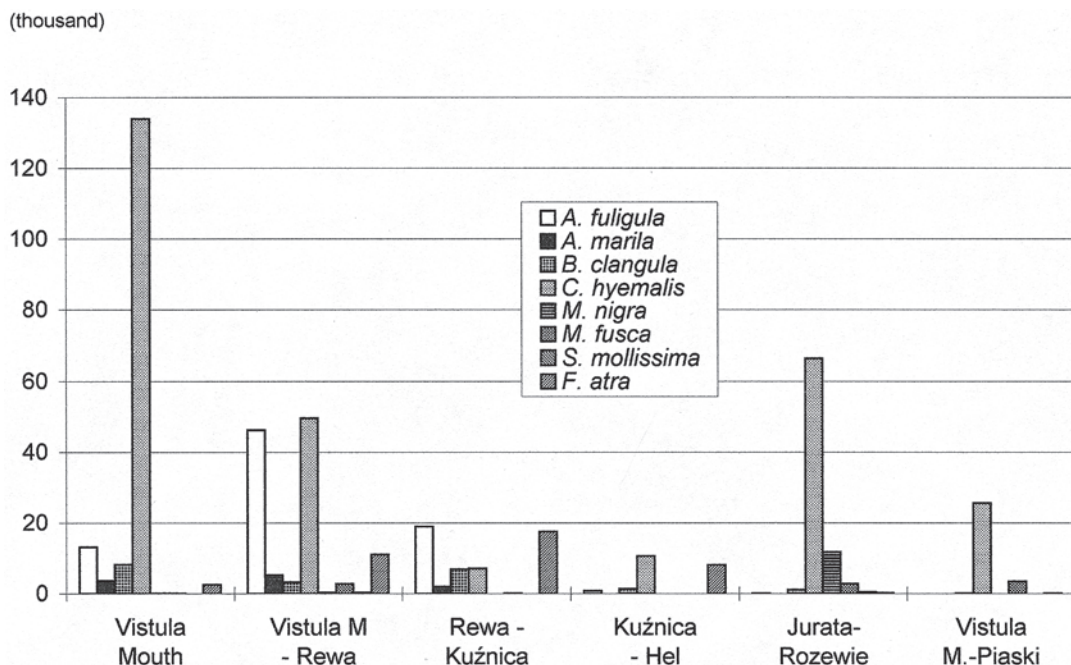


Figure 2. Mean number of diving birds observed in the particular sections of the study area during the whole season (DI taken into account).

Medeltalet dykänder i de olika sektorerna under hela säsongen (efter korrektion; se texten).

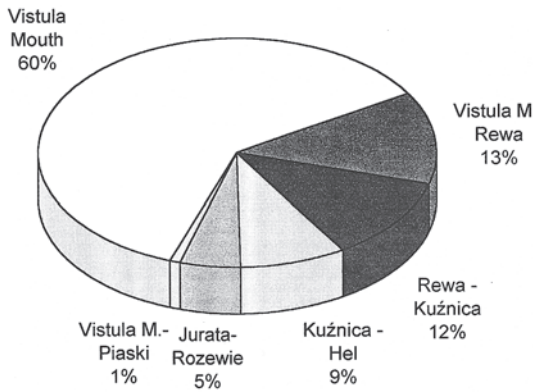


Figure 3. Distribution of the diving birds wintering in the Gulf of Gdańsk (mean number of birds observed during the whole season per 1 km of the sectors, expressed as % of the total number).

Utbredningen av dykande fåglar i Gdanskbukten vintertid (medeltalet fåglar under hela säsongen per kilometer kust, uttryckt som procent av totala antalet)

analyses of the food samples, frequency of occurrence (%FO) was determined as the percentage number of samples containing a given prey type. Also, percentage by volume (%V) of particular prey taxa was calculated from the samples containing more or less intact prey items.

The biomass of benthic animals consumed yearly by the wintering birds was estimated on the basis of bird numbers and period of their stay in the area (number of bird-days calculated as monthly means multiplied by 30 or 31), daily energy demands, food composition and assimilation rate of the main preys.

Results and discussion

Bird numbers and distribution

The most attractive regions for wintering diving birds appeared to be those protected against wind and waves, like Vistula Mouth (sector 1), where the number of birds (especially Long-tailed Ducks) was highest. Also the urbanised coast with numerous ports, piers and promenades (sector 2) and the shallow Puck Bay, isolated from the open sea (sector 3), were inhabited by large flocks of birds. The outer part of the Hel Peninsula and the Vistula Spit (sectors 4–6), exposed to the open sea, were least frequented by birds (Figure 2 and 3).

The highest number of wintering birds (75–90 thousand) was noted in the Gulf in December, January and February. Long-tailed Duck was most numerous, constituting 63–66% of the total number during that period and even exceeding 80% in April. Tufted Duck was the second most common (December–February: 12–22%; max.: November – ca 30%) and Eider was least numerous species (of 7 species taken into account; Table 1, Figure 4).

Food composition

Diving birds wintering in the Gulf of Gdańsk ingested at least 23 animal food taxa. The most important food component, found in almost every sample (%FO=98.5–100.0%), were bivalves. They constituted ca 80 % of the total food content volume (highest value, ca 95%, in Common Scoter and Coot, and lowest, ca 60 %, in Scaup and Goldeneye). *Mya arenaria*, *Mytilus trossulus* and *Cerastoderma glaucum* were taken most often, then *Macoma baltica*. Sand Gaper, the largest bivalve, was preferred

Table 1. Mean number (10 seasons) of common diving birds during each month of their stay in the Gulf of Gdańsk.

Medeltal individer för tio säsonger av vanliga dykande fåglar varje månad under deras vistelse i Gdanskbukten.

Species Art	September	October	November	December	January	February	March	April	in total
<i>A. fuligula</i>	258	10527	17915	17428	12128	11213	7565	3490	80524
<i>A. marila</i>	31	1541	1505	1949	2903	2237	1233	220	11620
<i>B. clangula</i>	168	463	1779	617	7065	7071	3288	309	20760
<i>C. hyemalis</i>	8	29185	29546	48945	56710	59216	37501	32707	293820
<i>M. nigra</i>	342	572	2180	2733	1836	2066	1243	1464	12437
<i>M. fusca</i>	12	83	267	1302	1686	2995	2076	511	8931
<i>S. mollissima</i>	157	182	83	138	106	101	74	100	942
<i>F. atra</i>	10890	8179	5247	3594	3364	4156	4065	1047	40542
in total	11864	50732	58523	76707	85799	89056	57046	39849	469576

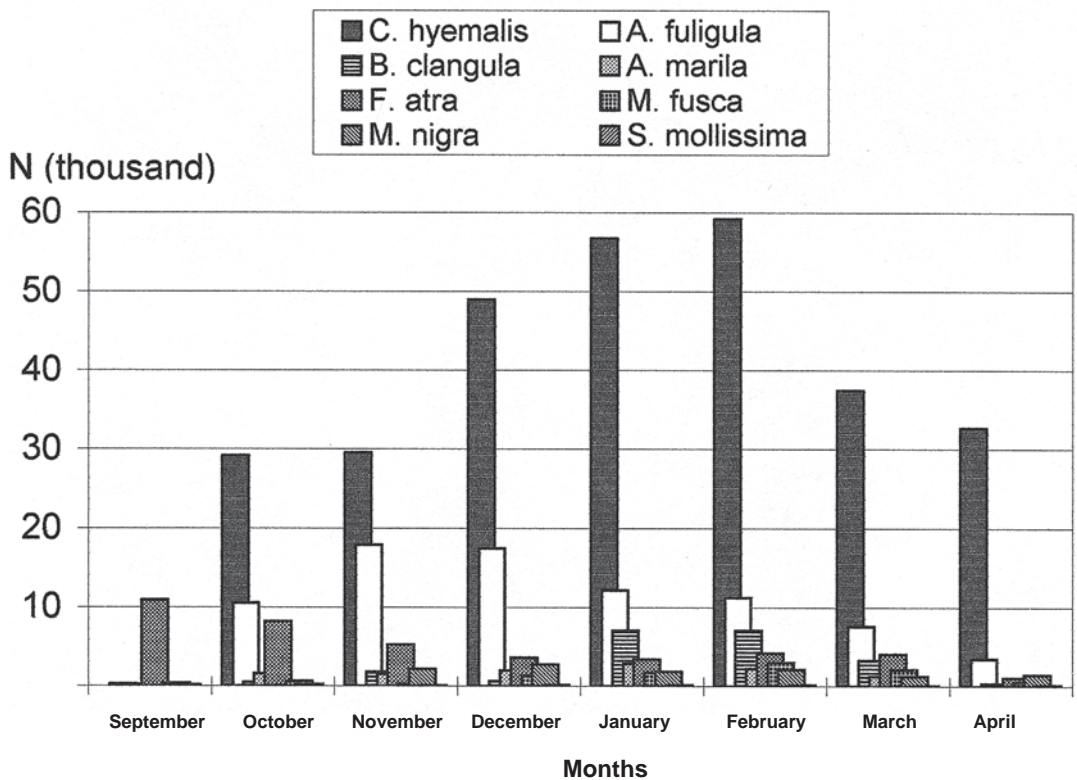


Figure 4. Seasonal changes in number of birds wintering in the Gulf.
Säsongsmässiga förändringar i antalet övervintrande fåglar i Gdanskbukten.

by the biggest ducks, Eider and Velvet Scoter (51 % V and 41 % V, respectively). Blue Mussel, the most abundant bivalve in the gulf was taken in highest proportions by Coot (ca 90 % V) and Goldeneye (ca 50 % V). Fish, mostly sandlances *Ammodytidae*, as well as fish eggs constituted 7.1% of total stomach contents. Their share was highest in Velvet Scoter (ca 23 % V) and Eider (ca 14 %). Gastropods (6.7% V in total) were taken in considerable amounts by *Aythya* ducks (Scaup – ca 40 % V and 98 % FO; Tufted Duck – 12 % V and 67 % FO). Crustaceans were ingested in smaller amounts (5.0 % V in total), mainly by Goldeneyes. Polychaetes and plants were found incidentally in food samples (Table 2, Figure 5). However, these quantitative results should be interpreted with caution. Proportions of particular food items found in the diet are almost certainly biased due to different digestion rates of hard-shelled and soft-bodied prey. Bivalves are usually over-represented in samples where gizzard contents predominate, and abundant small prey is overestimated

by the frequency of occurrence coefficient (Sanger & Jones 1984, Stempniewicz 1995).

In general, the food selection of the diving birds reflects roughly the food resources in the Gulf of Gdańsk. However, the Blue Mussel, being an absolute dominant in the Gulf, was taken by birds in less proportions. On the other hand, the Sand Gaper, constituting one of the most important food prey, belongs to the least numerous bivalves in the Gulf (Beil 1977, Gostkowska & Turas 1988). However, such comparisons are risky because data for zoobenthos are large scale and average for the whole Gulf. Diving birds feed in preferred areas which certainly differ very much from the general picture of numbers, distribution and proportions of benthic animals.

The proportion of bivalves in the diving birds' diet tended to decrease with the progress of the wintering season in the Gulf of Gdańsk. This is a result of a sharp decrease in the share of blue mussel and also cockle in the food samples towards the spring. Fish,

Table 2. Mean volume (%V) and frequency of occurrence (%FO) of the food taxa taken by diving birds wintering in the Gulf of Gdańsk.

Medelvolym (%V) och förekomstfrekvens (%FO) av olika födoslag tagna av övervintrande dykande fåglar i Gdanskbukten.

Taxon	<i>Clangula hyemalis</i>		<i>Melanitta fusca</i>		<i>Melanitta nigra</i>		<i>Aythya marila</i>		<i>Aythya fuligula</i>		<i>Somateria mollissima</i>		<i>Bucephala clangula</i>		<i>Fulica atra</i>		Mean %V
	%V	%FO	%V	%FO	%V	%FO	%V	%FO	%V	%FO	%V	%FO	%V	%FO	%V	%FO	
<i>Plantae</i> in total	x	17.8	x	4.3	-	-	2.2	51.0	-	-	0.8	10.4	-	-	4.6	38.4	0.9
<i>Polychaeta</i> in total	6.4	26.7	0.4	23.9	-	-	0.1	6.4	-	-	x	3.0	-	-	-	-	0.9
<i>Priapulida</i>	x	0.7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x
<i>Mya arenaria</i>	27.2	68.5	41.0	86.7	34.0	72.5	28.6	100	5.7	77.8	50.9	82.1	5.0	33.3	3.0	24.7	24.4
<i>Macoma baltica</i>	25.5	52.0	22.5	76.5	24.7	51.0	2.7	71.2	24.2	88.9	1.5	12.0	3.3	33.3	1.1	9.8	13.2
<i>Cerastoderma glaucum</i>	11.2	32.9	10.2	32.1	35.0	56.9	26.4	97.9	54.1	83.3	2.2	20.9	5.8	33.3	1.3	11.2	18.3
<i>Mytilus trossulus</i>	15.3	36.3	2.2	15.3	0.2	3.9	0.8	20.2	4.4	22.2	28.7	55.2	47.1	100	89.2	100	23.5
<i>Bivalvia</i> in total	79.2	99.3	75.9	98.5	93.8	100	58.5	100	88.4	100	83.3	100	61.2	100	94.6	100	79.4
<i>Hydrobia ventrosa</i>	1.8	24.0	0.1	10.9	x	2.0	39.3	97.9	11.6	66.7	0.2	11.9	-	-	-	-	6.6
<i>Gastropoda</i> in total	1.8	28.8	0.1	13.0	x	2.0	39.3	97.9	11.6	66.7	0.2	13.4	0.7	33.3	-	-	6.7
<i>Cirripedia</i>	0.1	4.1	x	3.8	-	-	-	-	x	11.1	1.2	29.9	2.3	33.3	0.8	28.1	0.5
<i>Amphipoda</i>	0.4	7.5	-	-	-	-	-	-	-	-	x	5.9	23.7	100	x	16.2	3.0
<i>Mysidacea</i>	0.6	9.6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	9.4	66.7	-	-	1.2
<i>Decapoda</i>	0.5	3.4	x	0.5	-	-	-	-	-	-	x	1.5	-	-	-	-	0.1
<i>Isopoda</i>	x	9.8	0.2	1.5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x
<i>Crustacea</i> in total	2.3	24.7	0.2	4.5	-	-	-	-	x	11.1	1.3	32.8	35.4	100	0.8	31.0	5.0
<i>Ammodytidae</i>	2.5	13.7	10.1	16.2	6.2	19.2	-	-	-	-	-	-	2.0	33.3	-	-	1.7
other	0.7	11.8	1.0	14.3	-	-	x	1.1	x	11.1	4.3	25.4	0.7	33.3	-	-	0.7
fish eggs	6.3	8.9	1.0	9.9	x	7.1	-	-	-	-	4.3	25.4	-	-	-	-	1.4
<i>Pisces</i> in total	10.2	19.2	23.4	44.0	6.2	19.2	x	1.1	x	11.1	14.4	34.3	2.7	33.3	-	-	7.1

x - traces.

and particularly fish eggs, generally increased their share during the wintering season constituting as much as ca 40% of food volume in the spring months (Figure 6).

Prey size

Mean size of the three most important food items, i.e. *Macoma baltica*, *Mya arenaria* and *Mytilus trossulus*, taken by diving birds was similar (7–14.1 mm) in spite of the fact that these bivalves differ largely in size (Frączkowska 1974, Beil 1977, Cuenca & Wołowicz 1981, Wołowicz 1984). It seems that the birds selected mainly one size class from a much wider spectrum of prey sizes. However, the mean size of Sand Gapers taken by Eiders and Velvet Scoters (36.1 and 32.1 mm, respectively) differ considerably from those of other bivalves, as well as from the average size of Sand Gapers found in zoobenthos (Beil 1977). This suggests that large ducks prefer large food items and actively select them from their available food (Figure 7).

The size of prey is limited by the size of the bill and throat of the birds. Bivalves of ca. 7–14 mm length appear to be optimal food for all small ducks (Long-

tailed Duck, Scaup, Tufted Duck). Specimens of that size class are common in all bivalve species occurring in the Gulf (Frączkowska 1974, Beil 1977, Cuenca & Wołowicz 1981, Wołowicz 1984). Feeding on smaller bivalves could be less efficient despite their higher numbers. Larger specimens, however, contributing more energy because of size and higher

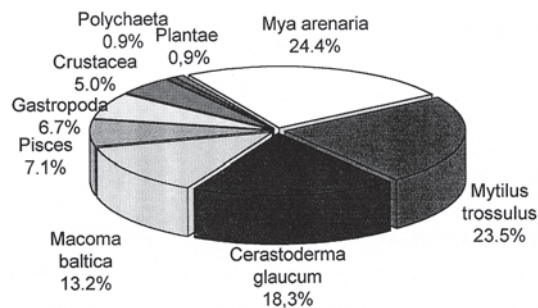


Figure 5. Mean food content (% volume) of 8 common benthophagic diving birds.

Medeltal för födoinnehållet (% volym) för 8 vanliga dykande fåglar som lever av bottenorganismer.

body to shell ratio, occur in much lower density, making feeding on them (time spent for searching) often less profitable. The largest bivalves found in the food samples were 55.0 mm Sand Gapers. According to optimal foraging theory (Krebs & Davies 1981, Draulans 1982, Ydenberg 1988) diving birds select as large available items (contributing much energy) as they are able to catch and swallow.

Assessment of annual food consumption

Body size, ambient temperature, type of flight, activity, etc. largely influence daily energy expenditure in birds (Kendeigh et al. 1977, Whittow & Rahn 1984). For diving seabirds with an active type of flight, staying in a cold water zone, the regression equation (derived using double labelled water) relating field metabolic rate and body weight has the form: $\log y = 3.24 + 0.727 \log x$; where y is field metabolic rate (FMR) in kJ/24h, and x is body weight in kg (Birt-Friesen et al. 1989). By substituting the mean body weight of the most common small ducks (Cramp & Simmons 1977, Stempniewicz, unpubl. data) the value of their FMR amounts to at least 1500 kJ/24h.

The average values of water content (57.8%), proportion of shell to body weight (85.9%) and thus energetic value (21 kJ/g dry weight) for the bivalves from the Gulf of Gdańsk were taken from Szaniawska et al. (1986) and Pazikowska & Szaniawska (1988). Based on these assumptions, an average value of energy content of wet mass of four bivalve

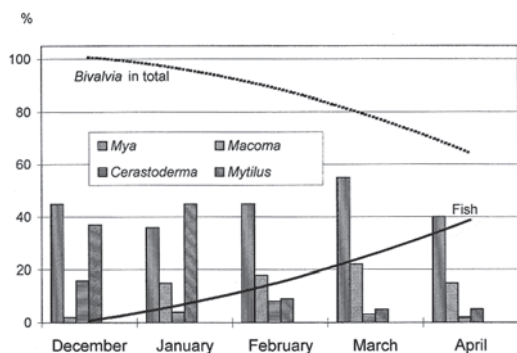


Figure 6. Seasonal changes in % volume of bivalves and fishes in diets of 3 common diving ducks (Long-tailed Duck, Velvet Scoter and Eider). Lines: multinomial trends (solid line – fish in total, dotted line – bivalves in total).

Säsongmässiga förändringar i % volym av musslor och fiskar i dieten för 3 vanliga dykänder (alfågel, svärta och ejder).

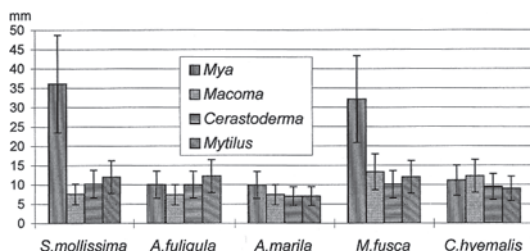


Figure 7. Mean size (\pm SE) of four bivalve species taken by 5 diving ducks in the Gulf of Gdańsk.

Medelstorleken (\pm SE) hos fyra musslor som tas av fem dykänder på botten av Gdanskbukten.

species was calculated to be 1.2 kJ/g. Assuming 70% assimilation rate (Wiens & Scott 1975, Furness 1978, Whittow & Rahn 1984), the diving birds wintering in the Gulf of Gdańsk assimilate ca. 0.84 kJ from 1 g of wet mass of bivalves (with shell) or 6.12 kJ from 1 g of wet body mass (without shell). Taking 1500 kJ as the daily energy demand, this equals the consumption of 1786 g and 245 g, respectively, of wet bivalve mass. On that basis, the equivalent bivalve biomass (food demand) was estimated. A similar procedure was used when estimating consumption of fish, gastropods and crustaceans. Their average energetic contents were taken from the literature (Brown & Nettleship 1984, Jorde & Owen 1988).

Assessment of annual consumption of the main preys taken by birds in the Gulf of Gdańsk based on mean number of birds in the study area, period of staying (birds x days) and their food composition. During one wintering season, the diving ducks and the Coot consume ca. 20,000 tonnes of bivalves, 1800 tonnes of fish, 1700 tonnes of gastropods and 1270 tonnes of crustaceans. Consumption of prey taxa constituting less than 1% of diet was not estimated (Table 3, Figure 8).

Benthic invertebrates may suffer higher mortality caused by feeding birds than estimated for some reasons. Not all common diving ducks were included in the estimate because of lack of food content data (e.g. Pochard *Aythya ferina*). As it was pointed in an earlier paper (Stempniewicz 1995), birds (especially Coots) often damage bivalves when pecking off a lump of blue mussels picked up from the bottom onto the surface (Stempniewicz 1974) or by cutting and eating only siphons of large Sand Gapers (e.g. Long-tailed Duck). As a result, the material removed (MR) by feeding birds may be considera-

Table 3. Estimated energy demand and biomass of main food taxa consumed by diving birds during one wintering season.

Uppskattad energibehov och biomassa för de huvudsakliga födoslag som konsumeras av dykande fåglar under en vinter.

Months <i>Månad</i>	September	October	November	December	January	February	March	April	In total
Total number of birds ¹									
<i>Totalt antal fåglar</i> ¹	11.9	50.7	58.5	76.7	85.8	89.1	57.0	39.9	469.6
N x days (D) ²									
<i>N x dagar</i> (D) ²	357.0	1571.7	1755.0	2377.7	2659.8	2494.8	1767.0	1197.0	14180.0
Energy demand ³									
<i>Energibehov</i> ³	5.36E+08	2.36E+09	2.63E+09	3.57E+09	3.99E+09	3.74E+09	2.65E+09	1.8E+09	2.13E+10
Biomass consumed ⁴									
<i>Konsumerad biomassa</i> ⁴	637.5	2806.6	3133.9	4245.9	4749.6	4455.0	3155.4	2137.5	25321.4
Bivalvia	527	2270	2490	3390	3780	3559	2510	1700	20105.2
<i>Mya arenaria</i>									6178.4
<i>Macoma baltica</i>									3342.4
<i>Cardium glaucum</i>									4633.8
<i>Mytilus edulis</i>									5950.5
Pisces									1797.8
Gastropoda									1696.5
Crustacea									1266.1

¹ Sum of mean monthly numbers of birds (N, thousands) *Summa av medeltalet fåglar varje månad (N, tusental)*

² N x days of staying (D, in thousands) *N x antalet vistelsedagar (D, tusental)*

³ Energy demand (D x 1500 kJ/24h) *Energibehov (D x 1500 kJ/24 timmar)*

⁴ Biomass (t) consumed per season (70% assimilation) *Biomassa (t) konsumerad under en säsong (70% assimilation)*

bly larger than that consumed. Moreover, the proportions of fine and soft animals (crustaceans, polychaetes, oligochaetes, insect larvae, etc.) are usually underestimated in water birds diets (Nilsson 1972, Sanger & Jones 1984, Goudie & Ankney 1986). This also concerns the results of the present paper. The reason is that soft-bodied animals are crumbled, digested and assimilated much easier and faster than those covered with shell or hard carapace. Bivalves, for instance, stay in the duck alimentary tract for 30–40 min. (Grandy 1972).

During winter, the stocks of epibenthic molluscs are depleted as a result of storms which destroy especially the Blue Mussel beds (Rees et al. 1977), and due to waterfowl and fish consumption. These two phenomena (consumption and hydrodynamic abrasion) most possibly reinforce each other (Bragger et al. 1995). The infauna (*Mya*, *Macoma*, *Cerastoderma*) may also be better exposed and more easily available to diving birds soon after storms (Leipe 1985).

By feeding on marine invertebrates birds remove part of the yearly production. Very rough estimation of total mussel biomass in the Polish part of the Gulf of Gdańsk, based on the average combined density

of the four bivalves in the 0–20 m. depth zone (200 g/m²; M. Wołowicz, personal information) and the area of that zone (765 km²; J. Cyberski, personal information), gives a value of ca 153,000 tonnes.

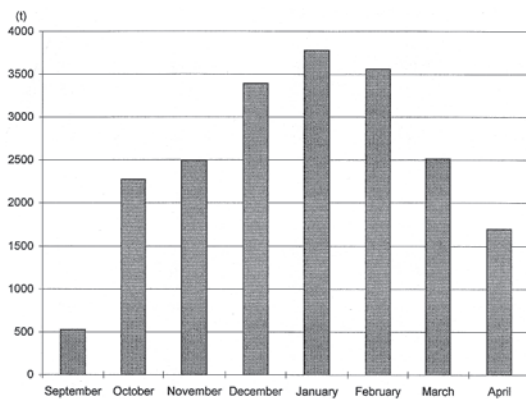


Figure 8. Estimated biomass of bivalves (t) consumed by birds during consecutive months of the wintering season in the Gulf of Gdańsk (70% assimilation).

Uppskattad biomassa av musslor (t) som konsumeras av fåglar olika månaderna av vintern i Gdanskbukten.

Then, yearly consumption of benthophagic birds would constitute as much as ca 13% of the total bivalve resources in the gulf. Most probably, these losses are easily supplemented by the high production of the mussels. However, the predatory pressure of diving birds is temporally and spatially unequal. During the winter months (December–February), with the highest numbers of marine birds in the shallow zone (0–20 m.) and particularly in areas with great aggregations of feeding birds (e.g. the regions of Vistula Mouth and Puck Bay), the diving birds exert a significant pressure on bivalves of preferred age and size classes. The carrying capacity of shallow waters is limited by the food resources which may be locally reduced below a level of profitable feeding.

Acknowledgements

We would like to offer our cordial thanks to Michał Goc, Lech Iliszko and Czesław Nitecki, our colleagues from the Department of Ecology and Zoology of Vertebrates at Gdańsk University, and to members of the Waterbird Research Group "Kuling" for their help in collecting the material, and laboratory work. Ewa Jastrzębska, Izabela Maciejkiewicz, Elżbieta Mikulak, Iwona Pawlina, Barbara Skowron and Maria Szuksztal analyzed part of the food sample collection while preparing their MSc theses. Jerzy Cyberski compiled data on bathymetry and study area. Maciej Wołowicz contributed unpublished data on zoobenthos and kindly commented on that part of the paper.

References

Ainley, D.G. & Sanger, G.A. 1979. Trophic relations of seabirds in the Northern Pacific Ocean and Bering Sea. Pp. 95–112 in *Conservation of Marine Birds of Northern North America* (Bartonek J.C., Nettleship D.N., eds.). US Dept. Int. Wildl. Res. Rep. 11.

Ashmole, N.P. 1971. Seabird ecology and the marine environment. Pp. 223–286 in *Avian Biology*, Vol. 1. (Farner, D.S., King, J.K. & Parkes, K.C. eds.). Academic Press, New York.

Bagge, P., Lemmetyinen, R. & Raitis, T. 1973. Spring food of some diving waterfowl in the southwestern Finnish Archipelago. *Oikos*, Suppl. 15: 146–150.

Bedard, J., Therriault, J.C. & Berube, J. 1980. Assessment of the importance of nutrient recycling by seabirds in the St. Lawrence estuary. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37: 583–588.

Beil, A. 1977. *Introductory studies on the population of Mya arenaria L. in coastal waters of the Gulf of Gdańsk.* (in Polish). MSc. Thesis, Institute of Oceanography, Gdańsk University.

Birt-Friesen, V.L., Montevecchi, W.A., Cairns, D.K. & Macko, S.A. 1989. Activity-specific metabolic rates of free-living Northern Gannets and other seabirds. *Ecology* 70: 357–367.

Brager, S., Meissner, J. & Thiel, M. 1995. Temporal and spatial abundance of wintering Common Eider *Somateria mollissima*, Long-tailed Duck *Clangula hyemalis*, and Common Scoter *Melanitta nigra* in shallow water areas of the southwestern Baltic Sea. *Ornis Fennica* 72: 19–28.

Brown, R.G.B. 1980. Seabirds as marine animals. Pp. 1–19 in *Behavior of Marine Animals*, Vol.4. (Burger, J., Olla, B.L. & Winn, H.E., eds.). Plenum Publ. Corp., New York.

Brown, R.G.B. & Nettleship, D.N. 1984. Capelin and seabirds in the northwest Atlantic. Pp. 184–194 in *Marine Birds, their feeding ecology and commercial fisheries relationships* (Nettleship, D.N., Sanger, G. & Springer, P.F., eds.). Proc. Pac. Seabird Group Symp., Seattle, Washington.

Cramp, S. & Simmons, K.E.L. (eds.) 1977. *Handbook of the birds of Europe the Middle East and North Africa*. Vol. 1. Oxford Univ. Press. Oxford – New York.

Croxall, J.P. & Prince, P.A. 1980. Food, feeding ecology and ecological segregation of seabirds at South Georgia. *Biol. J. Linn. Soc.* 814: 103–131.

Croxall, J.P., Ricketts, C. & Prince, P.A. 1984. *Impact of seabirds on marine resources, especially krill, of South Georgia waters*. W: Seabirds Energetics (Whittow, G.C. & Rahn, H., eds.). Plenum Press, New York, pp. 285–318.

Cuena, L. & Wołowicz, M. 1981. A preliminary outline of the *Mytilus edulis* population from Gdańsk Bay. *Zeszyty Nauk. Wdż. BiNoZ UG* 8: 127–139.

Draulans, D. 1982. Foraging and size selection of mussel by the Tufted Duck *Aythya fuligula*. *J. Anim. Ecol.* 51: 943–956.

Durinck, J., Christensen, K.D., Skov, H. & Danielsen, F. 1993. Diets of the Common Scoter *Melanitta nigra* and Velvet Scoter *Melanitta fusca* wintering in the North Sea. *Ornis Fennica* 70: 215–218.

Durinck, J., Skov, H., Jensen, F.P. & Pihl, S. 1994. *Important marine areas for wintering birds in the Baltic Sea*. Ornith Consult Report, Copenhagen, 110 pp.

Frączkowska, E. 1974. Bivalve population in the southern Baltic in the season 1967. (in Polish). *Zeszyty Naukowe Wdż. BiNoZ UG* 2: 73–90.

Furness, R.W. 1978. Energy requirements of seabird communities: a bioenergetics model. *J. Anim. Ecol.* 47: 39–53.

Furness, R.W. 1982. Competition between fisheries and seabird communities. *Adv. Mar. Biol.* 20: 225–307.

Furness, R.W. 1990. A preliminary assessment of the quantities of Shetland sandeels taken by seabirds, seals, predatory fish and the industrial fishery in 1981–1983. *Ibis* 132: 205–217.

Furness, R.W. & Monaghan, P. 1987. *Seabird ecology*. Chapman and Hall, New York.

Galkina, V.N. 1977. Effect of soluble organic compounds of excrements of marine colonial birds on phytoplankton photosynthesis. *Ekologiya* 8: 77–82.

Golovkin, A.N. 1967. The effect of colonial sea birds on the development of phytoplankton. *Okeanologiya* 7: 672–682.

Golovkin, A.N. & Garkavaya, G.P. 1975. Fertilization of waters of the Murmansk coast by bird excreta near various types of colonies. *Biol. Morya* 5: 49–57.

- Gostkowska, J. & Turas, D. 1988. *Composition and distribution of macrozoobenthos in coastal waters of the Gulf of Gdańsk*. (in Polish). MSc. Thesis, Institute of Oceanography, Gdańsk University.
- Goudie, R.I. & Ankney, C.P. 1986. Body size, activity budgets, and diets of sea ducks wintering in Newfoundland. *Ecology* 67: 1475–1482.
- Górski, W. & Strawński, S. 1986. Winter and early spring distribution and numbers of some diving ducks on the Polish Baltic coast. *Vår Fågelvärld*, Suppl. 11: 35–43.
- Grandy, J.W. 1972. Digestion and passage of blue mussels eaten by black ducks. *Auk* 89: 189–190.
- Hunt, G.L., Burgeson, B. & Sanger G.A. 1981. Pp. 629–647 in *Feeding ecology of the eastern Bering Sea. W: The Eastern Bering Sea shelf – Oceanography and Resources*, Vol. 2 (Hood, D.W. & Calder, J.A., eds.). Univ. Wash. Press, Seattle.
- Jastrzębska, E. 1990. *Food of the Scaup Aythya marila and Tufted Duck Aythya fuligula during the wintering season in the Gulf of Gdańsk*. (in Polish). MSc. Thesis, Dept. Vertebrate Ecology & Zoology, Gdańsk University.
- Jorde, D.G. & Owen, R.B. 1988. Efficiency of nutrient use by american Black Duck wintering in Maine. *J. Wildl. Mgmt.* 52: 209–214.
- Kendeigh, S.C., Dolnik, V.R. & Gavrilov, V.M. 1977. *Avian energetics. W: Granivorous Birds in Ecosystems* (Pinowski, J. & Kendeigh, S.C., eds.), IBP vol. 12, Cambridge Univ. Press, London.
- Kochan, Z. 1993. Wintering of the Coot *Fulica atra* on the Gulf of Gdańsk during the seasons of 1984/85–86/87. (in Polish). *Not. Orn.* 34: 125–129.
- Komendur, J., Bertelsen, J. & Cracknell, G. 1992. *Manual for aeroplane and ship surveys of waterfowl and seabirds*. IWRB Special Publication, no 19, Kalø, Denmark, 37 pp.
- Krebs, J.R. & Davies, N.B. 1981. *An introduction to behavioural ecology*. Blackwell Sci. Publ., Oxford.
- Laursen, K. 1989. Estimates of sea duck winter population of the Western Palearctic. *Dan. Rev. Game Biol.* 13: 1–22.
- Leipe, T. 1985. Zur Nahrungsökologie der Eisente (*Clangula hyemalis*) im Greifswalder Bodden. *Beitr. Vogelkd.* 31: 121–140.
- Maciejkowicz, I. 1991. *Food of the Long-tailed Ducks Clangula hyemalis L. wintering in the Gulf of Gdańsk*. (in Polish). MSc. Thesis, Dept. Vertebrate Ecology & Zoology, Gdańsk University.
- Madsen, F.J. 1954. On the food habits of the diving ducks in Denmark. *Danish Rev. Game Biol.* 2: 157–266.
- Mathiasson, S. 1970. Numbers and distribution of Long-tailed Ducks wintering in northern Europe. *Brit. Birds* 63: 414–424.
- Mehlum, F. & Gabrielsen, G.W. 1995. Energy expenditure and food consumption by seabird populations in the Barents Sea region. Pp. 457–470 in *Ecology of Fjords and Coastal Waters* (Skjoldal, H.R., Hopkins, C., Erikstad, K.E. & Leinaas, H.P., eds.). Elsevier Science B.V.
- Meissner, J. & Brager, S. 1990. The feeding ecology of wintering Eiders (*Somateria mollissima*) and Common Scoter (*Melanitta nigra*) on the Baltic Sea coast of Schleswig-Holstein. FRG. *Wader Study Group Bull.* 58: 10–12.
- Meissner, W. 1993a. Counts of the waterfowl wintering on the Gulf of Gdańsk during the seasons of 1984/85–1986/87; field work and data analysis. (in Polish). *Not. Orn.* 34: 23–30.
- Meissner, W. 1993b. Wintering of the Common Scoter *Melanitta nigra* and the Velvet Scoter *Melanitta fusca* on the Gulf of Gdańsk during the seasons of 1984/85–1986/87 (in Polish). *Not. Orn.* 34: 95–101.
- Meissner, W. & Klawikowska, M. 1993. Zimowanie gągoła *Bucephala clangula* na Zatoce Gdańskiej w sezonach 1984/85–1986/87 (Wintering of the Goldeneye *Bucephala clangula* on the Gulf of Gdańsk during the seasons of 1984/85–1986/87). (in Polish). *Not. Orn.* 34: 103–110.
- Meissner, W. & Sikora, A. 1993. Wintering of the Eider *Somateria mollissima* on the Gulf of Gdańsk during the seasons of 1984/85–1986/87. (in Polish). *Not. Orn.* 34: 81–85.
- Meissner, W. & Maracewicz, T. 1993. Wintering of the Long-tailed Duck *Clangula hyemalis* on the Gulf of Gdańsk during the seasons of 1984/85–1986/87 (in Polish). *Not. Orn.* 34: 87–94.
- Michno, B., Meissner, W., Musiał, K. & Kozakiewicz, M. 1993. Wintering of the Pochard *Aythya ferina*, the Tufted Duck *Aythya fuligula*, and the Scaup *Aythya marila* on the Gulf of Gdańsk during the seasons of 1984/85–1986/87. (in Polish). *Not. Orn.* 34: 63–80.
- Mikulak, E. 1989. *Food of the Long-tailed Ducks Clangula hyemalis L. during the wintering season in the Gulf of Gdańsk*. (in Polish). MSc. Thesis, Dept. Vertebrate Ecology & Zoology, Gdańsk University.
- Nilsson, L. 1970. Food seeking activity of south Swedish diving ducks in the non-breeding season. *Oikos* 21: 145–154.
- Nilsson, L. 1972. Habitat selection, food choice, and feeding habits of diving ducks in coastal waters of south Sweden during the non-breeding season. *Ornis Scand.* 3: 55–78.
- Olney, P.J. 1963. The food and feeding habits of Tufted Duck *Aythya fuligula*. *Ibis* 105: 55–62.
- Pazikowska, G. & Szaniawska, A. 1980. Changes of the energetic value and lipid content in *Mytilus edulis* in the Gulf of Gdańsk. (in Polish). *Oceanologia* 25: 99–107.
- Petersson, S.R. & Ellarson, R.S. 1977. Food habits of Oldsquaws wintering on lake Michigan. *Wilson Bull.* 88: 1–10.
- Pethon, P. 1967. Food and feeding habits of the Common Eider *Somateria mollissima*. *Medd. Zool. Mus., Oslo* 83: 97–111.
- Powers, K.D. 1983. How seabirds adapt to ocean processes. *Oceanus* 26: 11–17.
- Rees, E.I.S., Nicholaïdou, A. & Laskaridou, P. 1977. The effects of storms on the dynamics of shallow water benthic associations. Pp. 465–474 in *Biology of benthic organisms* (Keegan, B.F., O’Ceidigh, P. & Boaden, P.J.S., eds.). Pergamon Press, Oxford.
- Sanger, G.A. & Jones, R.D. 1984. Winter feeding ecology and trophic relationships of Oldsquaws and White-winged Scoters on Kachemak Bay, Alaska. Pp. 20–29 in *Marine Birds – their feeding ecology and commercial fisheries relationships* (Nettleship, D.N., Sanger, G.A. & Springer, P.F., eds.). Proc. Pac. Seabird Group Symp., Seattle, Wash.
- Sikora, A. 1993. Distribution and numbers of waterfowl wintering on the Baltic Sea between Gdynia and Hel. (in Polish). *Not. Orn.* 34: 131–140.
- Skowron, B. 1990. *Food of the Eider Somateria mollissima and Velvet Scoter Melanitta fusca wintering in the Gulf of Gdańsk*. (in Polish). MSc. Thesis, Dept. Vertebrate Ecology & Zoology, Gdańsk University.
- Stempniewicz, L. 1974. The effect of feeding of the Coot *Fulica atra* L. on the character of the shoals of *Dreissena*

- polymorpha* Pall. in the Lake Gopło. *Acta Univ. Nicolai Copernici, Pr. Limnol.* 8: 85–103.
- Stempniewicz, L. 1986. The food intake of two scoters *Melanitta fusca* and *M. nigra* wintering in the Gulf of Gdańsk, Polish Baltic coast. *Vår Fågelvärld, Suppl.* 11: 211–215.
- Stempniewicz, L. 1991. On seabird ecology (in Polish). *Kosmos* 40: 381–398.
- Stempniewicz, L. 1994. Marine birds drowning in fishing nets in the Gulf of Gdańsk (southern Baltic): numbers, species composition, age and sex structure. *Ornis Svecica* 4: 123–132.
- Stempniewicz, L. 1995. Feeding ecology of the Long-tailed Duck *Clangula hyemalis* wintering in the Gulf of Gdańsk (southern Baltic Sea). *Ornis Svecica* 5: 133–142.
- Szaniawska, A., Wenne, R. & Wolowicz, M. 1986. Energetic values of the body of *Macoma baltica* from the Gulf of Gdańsk. *Oceanologia* 24: 55–62.
- Szuzszul, M. 1975. *Food of the Velvet Scoter Melanitta fusca L. wintering in the Gulf of Gdańsk in the seasons 1973/74.* (in Polish). MSc. Thesis, Dept. Vertebrate Ecology & Zoology, Gdańsk University.
- Whittow, G.C. & Rahn, H. 1984. *Seabird energetics.* Plenum Press, New York-London.
- Wiens, J.A. & Scott, J.M. 1975. Model estimation of energy flow in Oregon coastal seabird population. *Condor* 77: 439–452.
- Wolowicz, M. 1984. *Cardium glaucum* population from Gdańsk Bay (Baltic Sea). *Pol. Arch. Hydrobiol.* 31: 33–44.
- Ydenberg, R.C. 1988. Foraging by diving ducks. *Acta XIX Congr. Intern. Ornith.* (H. Quillet, ed.), Ottawa, Canada 22–29 VI 1986, Univ. Ottawa Press., pp. 1832–1842.
- Zelickman, E.A. & Golovkin, A.N. 1972. Composition, structure, and productivity of neritic plankton communities near the bird colonies of the northern shores of Novaya Zemlya. *Mar. Biol.* 17: 265–274.

Sammanfattning

Beräkning av de övervintrande dykändernas årliga konsumtion av bottendjur i Gdanskbukten

Marina fåglar utgör en viktig del av ekosystemen och har stor inverkan på deras funktion och energiflöden, särskilt nära kusterna och i ytvattnen. De flesta är predatorer på detritusätare (flertalet dykänder) eller på predatorer högre upp i näringskedjorna (fiskätande lommar, skrakar, doppingar, alkor och skarvar). Undantag är växtätande simänder, gäss och svanar, som lever i de allra grundaste kustnära områdena. Fåglar kan konsumera så mycket som 30% av den årliga produktionen av fisk och marina evertebrater. I Antarktis konsumerar fåglarna mer krill, bläckfiskar och fiskar än valarna.

Östersjön är en av de viktigaste övervintringsområdena för boreala och arktiska dykänder i västra Palearktis. Med undantag för alfågeln, som kan dyka till 60 m djup, söker de flesta övriga arter sin föda på

3–15 m djup. Gdanskbukten har hög biologisk produktivitet och viktigt kommersiellt fiske. Inventeringar har visat att det finns stora koncentrationer av sjöfåglar i bukten mellan oktober och maj. En indikation på detta är också att omkring 17.500 änder drunknar i fisknät varje säsong.

Det finns förhållandevis litet information om födoconsumtionen bland dykänder från Östersjöområdet och ingen undersökning som behandlar deras komplexa roll i det marina ekosystemet i Gdanskbukten. I denna uppsats redogör jag för antal, säsongsuppträdande och födoval hos de vanligaste dykänder som hämtar sin föda från botten. På detta sätt kan deras roll i det marina ekosystemets trofiska struktur uppskattas.

Material och metodik

Undersökningen täcker vattnen med djup på 2–10 m längs hela den polska delen av Gdanskbukten. I västra delen, mellan Vistulas mynning och Kap Rozewie, räknades fåglarna ut till 600 m från land. Kusten indelades i sex regioner med olika egenskaper: (1) Vistulas mynning, vindskyddad men periodvis täckt av is, 7 km, (2) mestadels urbaniserad och industrialiserad kust vid Gdansk, Sopot och Gdynia, 45 km, (3) Puckbukten, grund och isolerad från öppna havet, 33,5 km, (4) inre delen av halvön Hel, skyddad från öppna havet, 12 km, (5) yttre delen av Hel, exponerad för öppna havet, 31,5 km samt (6) kusten mellan Vistulas mynning och Piaski. Områdena 1–5 räknades från land och område 6 från flygplan. Landräkningarna utfördes en gång i månaden (september – april) under tio vintrar (1987/88 – 1996/97). Flygräkningarna utfördes vid 19 tillfällen månatligen under tre säsonger, 1986/87 – 1988/89. Dessutom utfördes 17 räkningar från båt längs en 50 km lång fast rutt de tre säsongerna 1985/86 – 1987/88, vilka dock endast användes för att fastställa fåglarnas utbredning.

Den information om fåglarnas utbredning från kusten och utåt som erhöles från flyg och båt, tillsammans med annan information om fåglarnas val av vattendjup, användes för att korrigera räkningssiffrorna till mera korrekta värden. Siffrorna multiplicerades med följande faktorer: 1,0 för sothöna, 1,1 för *Aythya*-arterna, ejder och knipa, 3,0 för för svärta och sjöorre samt 5,0 för alfågel.

Vi samlade också in de fåglar som hade drunknat i fisknät i hamnarna Orlowo och Sopot under november – maj åren 1986 – 1990. Maginnehållet analyserades i detalj hos 275 alfåglar, 241 svärter, 94 bergänder, 52 sjöorrar, 67 ejdrar, 18 viggas, 13

knipor och 12 sothöns. Resultaten presenteras som andelen prov med förekomst av olika byten, men även volymsprocent ges för prover med mer eller mindre intakta bytesrester. Mängden konsumerade byten beräknades på grundval av antal fåglar, antal dagar de vistades i området, energibehovet, födasammansättning samt assimilationshastigheten för de viktigaste bytesslagen.

Resultat och diskussion

Det högsta antalet fåglar (75.000–90.000) registrerades i december, januari och februari. Alfågeln var vanligast och utgjorde 63–66% av alla individer och kunde nå upp till 80% i april, och vighen var näst vanligast med 12–22% i december – februari och maximalt 30% i november (Tabell 1, Figur 4). De attraktivaste områdena var de som var skyddade från vind och vågor, såsom Vistulas mynning (sektor 1). Andra viktiga områden var sektorerna 2 och 3, medan de exponerade sektorerna 4–6 hade färre fåglar (Figur 2 och 3).

Totalt registrerades byten från 23 olika djurgrupper. Viktigast var musslor, som förekom i nästan alla prover. Volymsmässigt utgjorde musslor 80% av födan, mest, 95%, hos sjöorre och sothöna och minst, 60%, hos bergand och knipa. Detaljerna framgår av Tabell 2 och Figur 5. Dessa resultat måste dock tolkas med försiktighet eftersom olika födoslag har olika nedbrytningshastighet. Exempelvis överskattas ofta små bytens betydelse med frekvensvärdena. Överlag speglar bytesvalet de olika bytesslagens förekomst i Gdanskbukten. Undantag är blåmusslan, som är den absolut dominerande arten, men vars förekomst i proverna var lägre än dess andel av bottenfaunan. Motsatsen gäller sandmusslan, som var ett av de viktigaste bytena, men som är en av de mindre vanliga arterna på botten. Även här måste tolkningen ske med reservationer eftersom kännedomen om bottenfaunan gäller hela Gdanskbukten medan fåglarna söker föda i utvalda områden som kan ha annan sammansättning. Säsongs-mässigt sjönk musslornas betydelse på sen-vintern medan betydelsen av fiskägg ökade och kunde uppgå till så mycket som 40% av volymen på våren (Figur 6).

De olika änderna valde musslor inom ett ganska snävt och likartat storleksintervall (7–14 mm) trots

att musslorna varierar mycket i storlek. Däremot var ejdrarnas och svärtornas val av storlek på sandmusslor annorlunda än för andra musslor (36 resp. 32 mm), och dessa mått var också andra än genomsnittet på bottnarna. De större änderna väljer således aktivt de största musselindividerna (Figur 7). Bytesstorleken begränsas av näbbens och matstrupens vidd, och för de mindre änderna verkar en storlek på 7–14 mm vara den optimala, en storlek som är vanlig bland alla musselarterna. Mindre exemplar, som är ännu mycket talrikare på botten, ger inte tillräckligt med energi i förhållande till tiden det tar att plocka upp dem.

För att beräkna ändernas årliga konsumtionen av bottendjur utgick vi från att de kan tillgodogöra sig 0,84 kJ per gram våtmassa av musslor med skal eller 6,12 kJ våtmassa per gram utan skal. Det dagliga energibehovet uppskattas till 1500 kJ, vilket motsvarar 1786 och 245 g musslor, med resp. utan skal. På motsvarande sätt gjordes uppskattningar för fisk, gastropoder och kräfdjur. Multiplikering med antalet fågeldagar var resulterade i att dykänderna och sothönsen i Gdanskbukten konsumerar 20.000 ton musslor, 1800 ton fisk, 1700 ton gastropoder och 1270 ton kräfdjur. Detaljer ges i Tabell 3 och Figur 8.

Den totala konsumtionen kan vara högre än den beräknade, bl.a. för att vi inte kunde inkludera alla fågelarter, t.ex. brunand, för vilken vi saknade födoanalyser. Därtill kommer att fåglarna, särskilt sothönsen, ofta skadar musslorna när de drar upp ett knippe musslor till havsytan, eller genom att de bara äter sifonerna på sandmusslorna, särskilt alfåglar. Därtill kommer också att mängden små och mjuka byten ofta blir underskattade vid denna typ av undersökningar.

Grova uppskattningar av den totala biomassan av fyra viktiga arter musslor inom den polska delen av Gdanskbukten (0–20 m djup, 765 kvadratkilometer, 200 g/kvadratmeter) ger en förekomst om 153.000 ton. Därmed skulle fåglarnas uttag vara så stort som 13%. Detta kompenseras dock lätt av den rikliga förnyringen. Men under slutet av vintern, i den grundaste zonen på 0–20 m och lokalt där dykänderna är talrikast, kan dock pressen på bestånden av de fördragna storleksklasserna bland bytena vara signifikant.

Nest-leaving in the Starling *Sturnus vulgaris*: an example of parent-offspring conflict?

ULF OTTOSSON

Abstract

It has been suggested that there will be a conflict not only between parent-offspring but also between siblings, about when to leave the nest. To investigate which part of the family initiates nest-leaving Starling nestboxes, with individually marked nestlings, were observed prior to, during and after nestlings had started to leave the nest. Parents may initiate nest-leaving by decreasing the provisioning rate. It is suggested that the time of fledging is determined

by sibling competition and the trade off between the possibility to be fed inside the nestbox or outside.

Ulf Ottosson, Department of Animal Ecology, Lund University, S-223 62 Lund, Sweden

Present address: 88, rue des Eglantiers, L-1457 Luxembourg

e-mail: ottosson@village.uunet.lu.se

Received 13 July 1999, Accepted 18 August 1999, Editor: S. Svensson

An early major decision for a juvenile bird to make is when to leave the nest. What makes them interested in leaving the comfort and security in a nest? Do nestlings initiate nest-leaving themselves or do parents try to force them out, e.g. by reducing feeding frequency (Trivers 1974, Davies 1976)? The timing of nest-leaving has been suggested to depend on the outcome of a conflict of interest between parents and their young about the time spent in the nest (Trivers 1985). But, since altricial bird nestlings will continue to be dependent on parental investment for at least another 10–12 days after they leave the nest, it may be logically wrong to suggest such a conflict. The time of nest-leaving may instead be a result of sibling competition over parental provisioning, which is an offspring-offspring conflict, that force nestlings to leave the nest to increase their possibility to be fed, despite a possibly higher risk of predation. Instead of waiting in the nest, a nestling can approach and follow the parents in an effort to increase its chances of monopolising delivered food. In this context the order of nest-leaving is of special interest, and this has been subject of discussion (Lemel 1989, Nilsson 1990, Nilsson & Svensson 1993). It has been argued that for birds breeding in nest-boxes it will be a subdominant nestling in less good condition that will leave first (Lemel 1989). In the nestbox

the largest nestling will monopolise the feedings in the entrance hole and the only way for the other nestlings to be fed is to leave the nestbox. Several studies have actually shown that dominant nestlings have succeeded in monopolising feedings (e.g. Bengtsson & Rydén 1983, Gottlander 1987, Forbes & Ankney 1987, Kacelnik et al. 1995).

By observing Starling nests before and during nest leaving, I obtained information about the nest leaving process to elucidate the factors that determine this process.

Material and methods

This study was conducted in the Revinge area, 20 km east of Lund, southern Sweden. In this area some 500 nest-boxes are erected in tree rows in colonies of 15 or 40 nest-boxes. In this particular study individual nest-boxes from several of these colonies were included. Nest-boxes were chosen so that prior activities did not conflict with the aim of this study.

When nestlings were 14 days old they were ringed, weighed to nearest 0.5 gram with a Pesola spring balance and had their right tarsus measured with a calliper to nearest 0.05 mm. Further, each nestling was individually colour marked on its forehead with a small spot of non-poisonous acrylic-paint. Nest-

lings were size-ranked within broods both on tarsus and mass. To overcome the problem with different clutch sizes these ranks were transformed to fractional ranks by dividing the absolute ranks with clutch size+1, and the same was made for the nest-leaving order.

From two to four days before the expected fledging day (day 20), a total of 33 nests were observed, 9 in 1992 and 24 in 1993, during a total of 124 hours. The provisioning procedure was studied and registered either from a blind or with help of camcorders between one and three hours per day until fledging. In this late stage of the nestling period, one nestling is more or less constantly occupying the nest entrance and almost all feedings occur in the hole with the parent sitting on the outside of the nestbox. With the help of the individual colour marks on their forehead it was easy to determine which nestling occupied the entrance hole and who was fed. During an observation period we registered at what time a nestling started to occupy the entrance hole, when it disappeared from the hole and if fed, when and by which parent. We included only feeding frequencies obtained during observation periods longer than 15 minutes and feeding frequencies were corrected to that expected at 07 00 hours using linear regression, according to data from Sandell et al. (1996).

Nest-leaving order was also obtained by repeated visits to these and about 15 other nestboxes during the nest-leaving period. During these visits the number and identity of nestlings left were registered. When visiting nestboxes the observer did not touch the nestling to avoid disturbance that could cause premature fledging. Jump order was transformed to fractional jump rank in same way as the size ranks (see above).

Statistical analysis was made in SYSTAT (Wilkinson 1992). A p-value of less than 0.05 was considered significant.

Result

Time in the nest

In most nests nestlings started to fledge 21 days from hatching of the first egg (range 18 to 23; Figure 1) and the nest-leaving generally spanned over two days (Ottosson in prep.). The time in the nest was related to the tarsus length of the largest nestling in a nest, on the day of ringing ($P=0.029$, $r=0.24$, $n=84$) but not to mass ($P=0.612$, $r=0.06$, $n=84$). Average tarsus length or average mass of the clutch showed no relation to the time in the nest, nor did brood size.

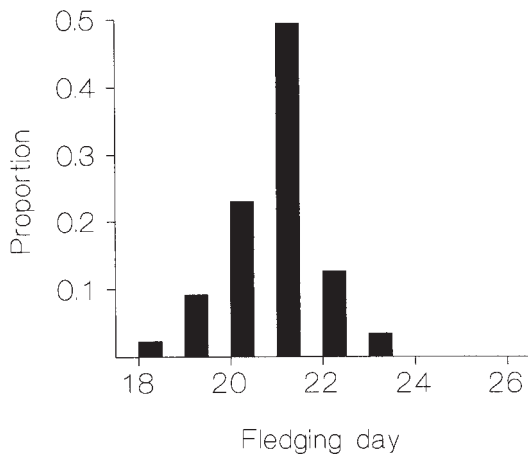


Figure 1. Time of nest-leaving: the number of days between the day the first nestling hatched and the day the first nestling left the nest-box. The bars show the proportion of recorded nests.

Tid för utflygningen: antal dagar i holken mellan den dag då den första ungen kläcktes och den dag den första ungen lämnade holken. Staplarna visar proportion av registrerade bon.

Feeding

During the first part of the nestling period parental feedings were delivered inside the nestbox. Later parents fed nestlings from the entrance hole but the nestlings were still sitting inside. When the nestlings reached 17–18 days of age they started to occupy the entrance hole, where they also were being fed. The average proportion of time when the entrance hole was occupied by a nestling increased as the fledging date was approached, from a very low proportion to about 70% of the time on the day before fledging (Figure 2). The size rank, both tarsus and mass rank, did not influence the proportion of time that the nestlings occupied the entrance hole.

Starling parents decreased their provisioning rate before the fledging of the first young (Figure 3a). The difference in provisioning rate between two days before fledging and on the day of fledging, before any young had fledged, was significant (Figure 3a; t -test $t_{23}=2.62$, $P=0.015$). When nestlings had started to leave the nest, those behind seemed to get the same amount of food as before any had left (Figure 3b). Nestling size, here tarsus rank and mass rank, did not influence the number of feedings a nestling received. In the three nests that we observed after more than two nestlings had left, only one of the parents continued to feed the remaining nestling(s).

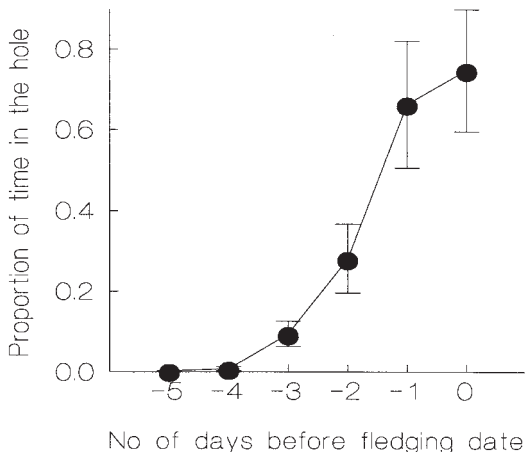


Figure 2. The average summed proportion, per nest, of observed time that nestlings spent in the hole versus the number of days before the day of fledging of the first nestling in a nest. *Den totala tid som ungarna i en holk vistades i holköppningen redovisad som proportion av observationstiden i relation till antal dagar till dess att den första ungen lämnade boet.*

Nest-leaving

During our observations we saw when 15 nestlings actually left the nest, eight (53%) of them left the nest directly after they had been fed. Further, 13 of the 15 nestlings (86.7%) had been fed at least once (average 1.4 feeds) during the last 15 minutes. Of the same 15 nestlings, five were the first to leave their respective nest, four of these five nestlings left in conjunction with a feeding, and all had been fed at least once the last 15 minutes.

Jump order

The order in which the nestlings left the nest was not correlated to their size, here fractional tarsus rank at ringing on day 14 ($P=0.14$, $r=0.19$, $n=59$) or with fractional mass rank ($P=0.88$, $r=0.02$, $n=59$). However, there was a tendency towards a correlation between a nestlings condition, here the residual of the regression of mass versus tarsus length and the fractional nest-leaving order ($P=0.088$, $r=0.23$, $n=56$; Figure 4). This tendency disappears, however, if the few nestlings in poorest condition are removed. Nestlings in better than average condition did not tend to leave earlier. Hence, there was no correlation over the whole range of residual conditions.

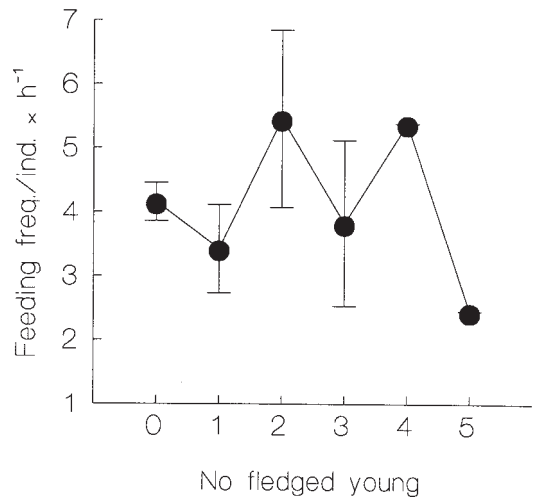
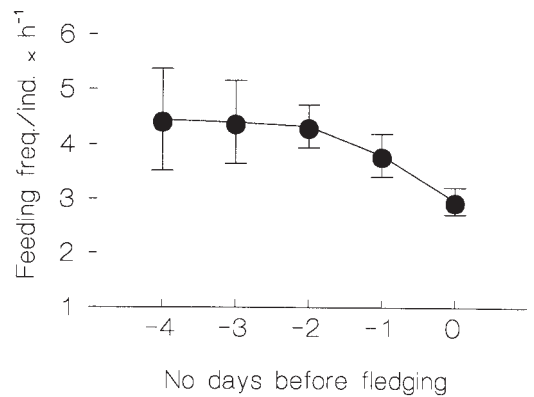


Figure 3. The average number of feedings per individual and hour versus (upper) the number of days before the day of fledging of the first nestling in a nest and (lower) the number of fledged nestlings, horizontal bars show standard error. *Det genomsnittliga antalet matningar per individ och timme i relation till (övre) antal dagar till dess att den första ungen lämnade boet och (undre) antal ungar som flugit ut.*

Discussion

The nest-leaving process in the Starling generally spans over more than one day (Ottooson, unpubl. data). This is what one would expect since the asynchronous start of incubation in the Starling produces a size hierarchy with one nestling almost one day younger than its nest-mates. This size hierarchy last at least until the nestlings are 14 days old (Ottooson 1997).

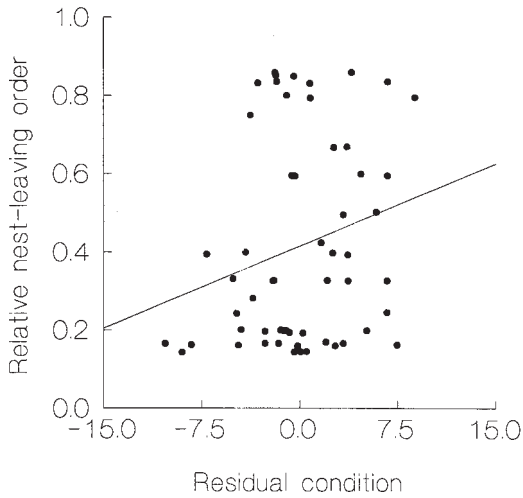


Figure 4. Individual nestlings' order of nest-leaving plotted against condition, here the residual for the regression between mass and tarsus length.

Individuella ungars relativa holklämningsordning i relation till kondition, här mätt som residualen för regressionen vikt mot tarslängd.

The parents seemed to initiate nest-leaving by decreasing the provisioning rate towards the end of the nestling period (Figure 3a). To reduce the amount of food brought to the nest is also the most obvious way in which parents could manipulate their young to leave (c.f. Davies 1976, 1978). The benefit for parents to have the nestlings outside the nest-box can be shorter foraging trips and a decreased risk of loss of the hole brood.

Alternatively, the decrease in provisioning rate may be an effect of a decrease in nestling demand after they have left the most intense period of growth (c.f. Ottosson & Smith, in prep.). This is supported both by the result that the provisioning rate per nestling was constant after nestlings had started to leave the nest (Figure 3b), and by the result that nestlings that actually were observed leaving the nest left shortly after a feeding. So it is not necessarily so that Starling parents decrease the provisioning rate in order to force the nestling out of the nest as have been shown in other studies (Lemel 1990, Nilsson & Svensson 1993).

One does observe parents flying around in front of the nestbox calling and with food in their beaks in a way that one, at least as a human, interprets as a way

of enticing the nestlings to leave. Unfortunately, it is hard to evaluate the importance of this behaviour, but it remains as an anecdotal fact.

There was no significant correlation between size rank, here both tarsus rank and mass rank, and the nest-leaving order. Further, the proportion of individuals which were known to have left first was more or less equal between tarsus rank categories one to four. This can be explained by a relatively low variation in size between the synchronous nestlings in the clutch (Ottosson 1997). However, there was a tendency for the condition of the nestlings on the day of ringing to correlate with the nest-leaving order.

Starling nestlings leave the nest in the later part, not at the end, of the period of parental investment (Trivers 1972) and the time of nest-leaving will not, therefore, be subject to the traditional parent-offspring conflict as proposed by Trivers (1985). However, one part of the parent-offspring conflict (Trivers 1974), the intra-generational conflict, includes sibling conflict/competition over current parental investment. Towards the end of the nestling period the proportion of time that the nestlings spend in the entrance hole increases and so does probably also the competition for this favoured position. It seems, however, that no single individual tried or were able to monopolise parental investment by occupying the entrance hole permanently. But as the competition in the nest increases an individual nestling has to trade the possibility of being fed inside against outside the nest-box, and this may be the factor that triggers the nestling to leave.

Acknowledgement

I thank Johan Bäckman, Måns Bruun, Mariano Cuadrado, Daniel Dzierzanowski, Thomas Ohlsson, Maria Sandell, Liv Wennerberg and Karl Wettermark for valuable help with the fieldwork. I also thank Henrik G. Smith, and Mikael Svensson for discussion and constructive criticism on the manuscript. The project was financed by a grant from the Swedish Natural Sciences Research Council to Henrik G. Smith.

References

- Bengtsson, H. & Rydén O. 1983. Parental feeding rate in relation to begging behavior in asynchronously hatched broods of the great tit (*Parus major*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 12: 243–251.
- Davies, N. B. 1976. Parental care and the transition to independent feeding in the young spotted flycatcher (*Muscicapa striata*). *Behaviour.* 59: 280–295.
- Davies, N. B. 1978. Parental meanness and offspring indepen-

- dence: an experiment with hand-reared great tits (*Parus major*). *Ibis*. 120: 509–514.
- Forbes, M. R. L. & Ankney, C. D. Hatching asynchrony and food allocation within broods of Pied-billed Grebes *Podilymbus podiceps*. *Can. J. Zool.* 65: 2872–2877.
- Gottlander, K. 1987. Parental feeding behaviour and sibling competition in the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*). *Ornis Scand.* 18: 269–276.
- Kacelnik, A., Cotton, P. A., Stirling L. & Wright J. 1995. Food allocation among Starlings: sibling competition and the scope of parental choice. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 259: 259–263.
- Lemel, J. 1989. Body-mass dependent fledging order in the great tit. *Auk*. 106: 490–492.
- Nilsson, J. & Svensson, M. 1993. Fledging in altricial birds: parental manipulation or sibling competition? *Anim. Behav.* 46: 379–386.
- Ottosson, U. 1997. *Parent-offspring Relations in Birds: Conflicts & Trade-offs*. Ph.D. Thesis, Dept of Ecology, Animal Ecology, Lund University, Sweden.
- Trivers, R. L. 1974. Parent-offspring conflict. *Am. Zool.* 14: 249–264.
- Trivers, R. L. 1985. *Social Evolution*. Menlo Park. Benjamin/Cummings
- Wilkinson, L. 1992. *SYSTAT for Windows, Version 5*, Evanston, IL. SYSTAT.

Sammanfattning

Utflygningen hos stare Sturnus vulgaris: exempel på en konflikt mellan föräldrar och ungar?

Ett av de första viktiga beslut en fågelunge skall ta, är när den skall lämna holken. Vad är det som får dem att lämna bekvämligheten och säkerheten i boet? Bestämmer ungarna själva när de skall lämna boet eller är det föräldrarna som på något sätt tvingar ut dem (Trivers 1974, Davies 1976)? Det har föreslagits att tiden i boet bestäms av en avvägning, där konkurrens om mat som får dem att lämna boet för att öka sina chanser att bli matade ställs mot en högre predationsrisk (Lemel 1989, Nilsson 1990, Nilsson & Svensson 1993). Det har då också antagits att det, bland framförallt hålhäckande fåglar, är en subdominant individ som ”sticker först” då det kan tänkas att en dominant individ monopoliserar föräldrarnas matningar (Lemel 1989). Genom att studera starholkar på Revingefältet, utanför Lund, före och under bolämnandet försökte jag få information om hur holklämningsprocessen styrs.

När starungarna var 14 dagar gamla ringmärktes de och biometrisk data togs. Dessutom märktes de individuellt, inom holken, genom att pannorna färgades med olika färger. För att komma runt problemet med olika stora kullar används vid storleksjämförelser och uthoppsordning, relativa ranker d.v.s.

en unges individuella rank divideras med kullstorlek+1. Totalt observerades 33 bon under 124 timmar från 2–4 dagar före förväntad uthoppsdag, dag 20, tills alla ungar hoppat ut. Under observationerna, som gjordes från gömsle eller med videokamera, registrerades vilka ungar som uppehöll sig i holköppningen och vilka som blev matade. Uthoppsordningen registrerades genom upprepade besök till dessa holkar och till ytterligare 15.

Botid

I de flesta holkar började ungarna hoppa ut när de var 21 dagar gamla och i allmänhet hoppade den sista ungen ur boet dagen efter den dag först ungen hade hoppat ut.

Matning

Under de första 16–17 dagarna efter kläckningen matar starföräldrarna ungarna inne i holken, men därefter börjar ungarna att tigga från holköppningen, i vilken matningen också sker. Att den tid som holköppningen är ockuperad av en unge ökar mot slutet av botiden illustreras i figur 2. Starföräldrarna minskade matningsfrekvensen mot slutet av botiden och skillnaden mellan matningsfrekvensen två dagar före uthoppsdagen och uthoppsdagen var signifikant (Figur 3a, t -test $t_{23}=2.62$, $P=0.015$). Ungarnas storlek, här tarslängd, påverkade inte antalet matningar som en unge fick och i de tre bon som vi observerade efter det att mer än två ungar hoppat ut matade bara ena föräldern.

Uthopp

Vi observerade direkt när 15 ungar lämnade boet, och 8 av dessa lämnade direkt efter det att de blivit matade och 13 hade blivit matade åtminstone en gång de senaste 15 minuterna.

Uthoppsordning

Ungarnas uthoppsordning var inte korrelerad till storlek, tarslängd, eller vikt vid ringmärkningstillfället, dag 14. Men det fanns en tendens till att en unges kondition, här residualen av regressionen vikt mot tarslängd, var relaterad till ungarnas relativa hoppordning. Då en unge med residualen noll ligger på regressionslinjen, här vikt mot tarslängd, innebär detta att ungar med förhållandevis låg vikt i förhållande till sin storlek, allmänt ansedda vara i sämre kondition, tenderar att lämna boet tidigare än ungar i bättre kondition.

Det verkar som om föräldrarna initierar uthoppsprocessen genom att sänka matningsfrekvensen mot slutet av boperioden (Figur 3a). Att dra ner på

matningen är ju också det mest naturliga sättet för föräldrarna att locka ut ungarna. Fördelen för föräldrarna att få ut ungarna ur holken kan antas vara de kan få kortare väg till födosökplatserna och att risken för att förlora hela kullen genom predation minskar.

Alternativt är det så att matningsfrekvensen minskar därför att ungnas efterfrågan på mat minskar när de passerat de mest intensiva tillväxtfasen. Detta bekräftas delvis av att matningsfrekvensen per unge var mer eller mindre konstant även efter det att ungar börjat lämna boet. Det är alltså inte säkert att det är för att tvinga ungnarna ut ur holken som starföräldrarna sänker matningsfrekvensen. Starföräldrar observerades också flyga framför holken med mat i näbben på ett sätt som åtminstone en mänsklig betraktare tolkar som om de försöker locka ungnarna ut ur boet. Tyvärr är det svårt att utvärdera betydelsen av detta beteende men det är åtminstone ett anekdotiskt faktum.

Det fanns ingen relation mellan storlek eller vikt och uthoppstid, vilket eventuellt kan förklaras av en relativt liten variation inom kullarna. Däremot fanns det en tendens till att fåglar med sämre kondition hoppade ut före de i något bättre kondition.

Starungar lämnar boet under den senare delen, inte vid slutet, av den tid som föräldrarna investerar i dem och uthoppstiden är därför inte ett resultat av en föräldrar-unge konflikt *sensu* Trivers (1985). Men i slutet av botiden ökade starungarnas tid i holköppningen och då troligen också konkurrensen inom kullen om denna position. Det verkar dock inte som om någon unge ville eller kunde monopolisera föräldrarnas matningar genom att ockupera holköppningen. Men då konkurrensen mellan syskonen ökar måste den enskilda ungen göra en avvägning mellan möjligheterna att få mat i holken mot möjligheten att bli matad utanför och det är ju inte osannolikt att detta beslut påverkas av ungens kondition.

Höksångare *Sylvia nisoria* våldsamt attackerad av törnskata *Lanius collurio*

ÅKE LINDSTRÖM & GÖSTA LINDSTRÖM

Höksångarens *Sylvia nisoria* och törnskatans *Lanius collurio* habitatval är så lika att de ofta häckar i närliggande buskar eller till och med i samma buske (Cramp 1992). Höksångaren är unik bland sångarna i Europa genom att ha ett tvärbandat bröst. Kanske är det fler än undertecknade som levt i tron att detta tvärbandade bröst ger den skydd mot törnskatans välkänt aggressiva revirförsvår. Kanske kommer denna uppfattning från början från Rosenberg (1953), som skriver: "Fråga är om icke denna fågel [höksångaren] har fått en skyddsfärg just mot törnskatans aggressivitet". I Cramp (1992) kan man läsa att de båda arterna normalt lever i god grannsamja, även om enstaka skärmytslingar rapporterats.

I juni och juli 1999 studerade vi ett häckande höksångarpar nära Stocken, på nordvästra Orust i Bohuslän. Ett törnskatepar häckade ett tiotal meter bort, i samma rad av buskar. De båda föräldrarna verkade oftast tämligen obekymrade om varandras närvaro och vid flera tillfällen sågs fåglar av de olika arterna sitta bara ett par meter ifrån varandra. Vid ett besök den 1 juli hade törnskateparet sina nyskvätta ungar i en buske bara 10 m från höksångarnas bo. Törnskatorna matade mycket intensivt, medan höksångarna, som hade nykläckta ungar, bara besökte sitt bo sporadiskt. Vid ett tillfälle satte sig höksångarhanen i just den buske där törnskateungarna satt. Törnskatehonan anföll då höksångaren så kraftigt att denne slogs bort från grenen där den satt. Törnskatan satte sig därefter på en närbelägen gren och hon hade då en rejäl tuss med grå dun i näbben!

Uppenbarligen kom dessa dun från höksångaren. Höksångarhanen var dock inte synbart påverkad av attacken. Den sågs mata sina ungar strax efter incidenten och även dagen därpå. Ett försök att fånga in höksångarhanen, bland annat för att undersöka eventuella skador från törnskateattacken, misslyckades. Detta var dock inte den enda observationen av aggressivt beteende mellan arterna. Vid flera tillfällen, med dagar emellan, sågs korta jakter med båda arterna inblandade.

Under flera års studier av höksångare vid Ottenby på Öland i mitten på 1980-talet (Hasselquist m.fl. 1988, Hedenström & Åkesson 1991), noterades åtskilliga gånger hur häckande törnskator var aggressiva mot höksångare (ÅL m.fl. pers. obs.). Dock aldrig så våldsamt som vid det ovan beskrivna tillfället. Det går naturligtvis inte att utesluta att höksångarens tvärvattring delvis kan ha en mildrande effekt på törnskator, men någon heltäckande försäkring är den uppenbarligen inte. Ryktet om de två arternas fredliga samlevnad är i vilket fall betydligt överdrivet.

Referenser

- Cramp, S. (ed.) 1992. *The birds of the western Palearctic*. Vol. VI. Oxford University Press, Oxford.
- Hasselquist, D., Hedenström, A., Lindström, Å. & Bensch, S. 1988. The seasonally divided flight feather moult in the Barred Warbler *Sylvia nisoria* – a new moult pattern for European passerines. *Ornis Scand.* 19:280–286.
- Hedenström, A. & Åkesson, S. 1991. Notes on the breeding biology of the Barred Warbler *Sylvia nisoria* at Ottenby, Sweden. *Ornis Svecica* 1:57–59.
- Rosenberg, E. 1953. *Fåglar i Sverige*. Almqvist & Wiksell, Stockholm.

Summary

Barred Warbler *Sylvia nisoria* violently attacked by *Red-backed Shrike* *Lanius collurio*

A female Red-backed Shrike was observed when it

attacked a male Barred Warbler. The Barred Warbler had perched in the bush where a pair of Red-backed Shrikes had their newly fledged young. After the attack the female shrike returned to her post with several grey downs in her beak. The warbler seemed unaffected by the attack and loss of feathers. Similar, but less violent, aggressions were also observed in another study. Contrary to anecdotal suggestions in the literature, the barring of the underparts of Barred Warblers does not prevent aggressiveness from Red-backed Shrike.

Åke Lindström, Zoologiska avd., Ekologihuset, 223 62 Lund

Gösta Lindström, Blåklintsvägen 5, 312 31 Laholm

Hörselns betydelse vid fågelinventeringar

TONY FOUCARD

Vid fågelinventeringar uppmärksammas och bestäms fåglar med både hörsel och syn. När man blir äldre försämras dessa sinnesfunktioner. Graden och hastigheten av försämringen uppvisar dock stora normala variationer. Synförsämringen märks lättare av den drabbade, hörselnedsättningen kommer smygande och drabbar i första hand diskantområdet. Första tecknen är ofta att man inte längre hör gräs-hoppor, vårtbitare och högfrekventa fågelläten. Att diskantljuden drabbas mest förklarar varför kvinnoröster blir mer svårhörbara än mansröster. Mellanliggande ljudkällor och högt bakgrundssorl försvårar ljuduppfattningen.

Enligt Svensson (1997) blir medelåldern för dem som fågelinventerar allt högre och man kan därför undra om en tilltagande hörsel försämring kan bidra till att en del arter synes minska. Eftersom jag tillhör dem vars hörsel successivt försämrats, så att nedsättningen nu vid 63 års ålder börjar bli socialt besvärande, har jag införskaffat hörapparat. Min hörselnedsättning är av normal ålderstyp och lika stor på båda öronen och jag har därför apparat till båda. Då jag deltagit i den riksomfattande häckfågelinventeringen sedan dess begynnelse och funnit ett med tiden minskande antal observerade fåglar har jag nu fått en möjlighet att studera hörselnedsättningens betydelse för inventeringsutfallet.

Förutsättningar och metod

De flesta fåglars ljudyttringar ligger i frekvensområdet 1–6 kHz (Ransey & Scott 1981). Min hörseltröskel utan hörapparat är vid frekvensen 2 kHz 30–35 dB och vid 4 kHz 50–55 dB. Med hörapparat har åtminstone hälften av defekten kunnat täckas.

Sedan 1975 har jag i min hemtrakt i Vänge, 12 km VNV Uppsala, varje vår inventerat fyra rutter enligt punktinventeringsmetoden, en till fots i skogsteräng (rutt 1), två per cykel på småvägar och stigar i blandad terräng (rutt 2 och 3) och en per bil i övervägande öppen terräng (rutt 4). Inventeringarna har 1999 gjorts mellan 15 maj och 3 juni. Skogsrutten inventerades två dagar i rad, den första utan och den andra med hörapparat. Övriga tre rutter har endast inventerats en dag vardera. Observationer har då gjorts från varje punkt i 2 x 5 minuter med respektive utan hörapparat och med omväxlande ordningsföljd från en punkt till nästa. Fåglarna har registrerats som sedda eller hörda beroende på hur de först gett sig till känna. Om t.ex. en grönsiska hörts och jag sedan sett att den hade ytterligare tre artfränder i sällskap har en redovisats som hörd, övriga tre som sedda. Har en fågel först hörts och sedan visat sig har den endast registrerats som hörd och en sedd fågel har på likartat sätt endast registrerats som sedd även om den senare gett ljud ifrån sig.

Småtättingar har definierats som tättingar utom kråkfåglar, svalor och stare beroende på att dessa fåglar under inventeringsperioden huvudsakligen upptäckts med synen.

Resultat

Tabell 1 redovisar resultat av inventering med och utan hörapparat för de fyra rutterna och andelen bestämda individer med hjälp av hörsel respektive syn. Den visar att med hörapparat noterades ca 30% fler fåglar. Kvoten noterade fåglar med respektive utan hörapparat varierade mellan 1,84 och 1,21 med den högsta kvoten för skogsrutten. Cirka 80% av fåglarna på denna rutt bestämdes med hörseln medan motsvarande siffra för de övriga rutterna ej översteg 50%.

Om man endast ser till småtättingar (Tabell 1) så blev skillnaden med och utan hörapparat än mer påtaglig med kvoter som varierade mellan 2,18 och 1,52. Antalet med hörsel bestämda fåglar inom denna grupp varierade mellan 80 och 92% med hörapparat och mellan 60 och 83% utan. Det i de fyra rutterna totala antalet noterade icke-småtättingar var lika stort med och utan hörapparat (571 respektive

Tabell 1. Inventeringsresultat från fyra rutter med och utan hörapparat (h-a). Inom parentes anges % hörda fåglar. *Results of inventory of four routes with and without hearing aid (h-a), percentage heard birds within parenthesis.*

Antal noterade fåglar <i>Number of recorded birds</i>	Rutt nr 1 <i>Route no 1</i>	Rutt nr 2 <i>Route no 2</i>	Rutt nr 3 <i>Route no 3</i>	Rutt nr 4 <i>Route no 4</i>	Totalt <i>Total</i>
Inventering med h-a <i>Inventory with h-a</i>	169 (84)	360 (43)	311 (50)	329 (45)	1169 (51)
Inventering utan h-a <i>Inventory without h-a</i>	92 (79)	298 (28)	242 (28)	261 (27)	893 (33)
Kvot med/utan h-a <i>Ratio with/without h-a</i>	1,84	1,21	1,29	1,26	1,31
Antal småtätningar <i>Number of small passerines</i>					
Inventering med h-a <i>Inventory with h-a</i>	126 (92)	165 (86)	155 (86)	152 (80)	598 (86)
Inventering utan h-a <i>Inventory without h-a</i>	61 (83)	91 (73)	71 (79)	100 (60)	323 (72)
Kvot med/utan h-a <i>Ratio with/without h-a</i>	2,07	1,81	2,18	1,52	1,85

570), vilket betyder att småtätningarna stod för hela skillnaden.

I Tabell 2 redovisas inventeringsresultatet av tre grupper fåglar. Den visar att lika många kråkfåglar noterades med och utan hörapparat beroende på att högst 15% bestämdes med hörseln medan skillnaden var störst för sångarna som till 100% bestämdes med hörseln.

Tabell 2. Antalet noterade fåglar med och utan hörapparat i fyra inventeringsrutter. Antalet hörda arter i % inom parentes.

Number of recorded birds with and without hearing aid in four inventory routes. Percentage heard birds within parenthesis.

	Med hörapparat <i>With hearing aid</i>	Utan hörapparat <i>Without hearing aid</i>
Sångare <i>Warblers</i>	87 (100)	46 (100)
Trastar <i>Thrushes</i>	98 (75)	65 (54)
Kråkfåglar <i>Crows</i>	209 (15)	208 (7)

När har hörselnedsättning börjat påverka resultaten?

Av Tabell 3 framgår att antalet individer per rutt minskat med tiden och att detsamma även i någon mån gäller antalet arter. Om medelvärdet för perioden 1975–79 sätts till 100 så blir motsvarande index för de fyra följande femårsperioderna för rutt 1 99–86–78–50, för rutt 2 101–96–91–84, för rutt 3 97–83–77–63 och för rutt 4 95–89–89–70. Beräknat på samma sätt blir index för det sammanlagda antalet arter i rutterna 101–96–91–84. Index för antalet individer har sjunkit mest för rutt 1, vilket torde bero på den högre andelen hörselbestämda fåglar i skogsterräng.

Att döma av dessa siffror skulle nedgången ha kunnat börja redan i början av 1980-talet men tillfälligheter kan ha gjort att index för 1975–79 låg ovanligt högt. Åtminstone i senare delen av 1980-talet verkar dock en minskning ha inträffat. Detta stöds av resultaten i Tabell 4 som visar att under 1975–99 har tre arter med högfrekventa läten nästan försvunnit under de senaste 15 åren trots att de i rikssammanställningen (Svensson 1999) inte visar någon säker nedgång.

En hörselnedsättning innebär att även arter med mindre högfrekvent sång synes minska i antal eftersom den area som kan avlyssnas minskar. Betydelser av ljudfrekvens och ljudstyrka framgår tydligt

Tabell 3. Medeltal fåglar i fyra rutter i femårsperioder 1975–99. Inom parentes anges index med resultatet 1975–79 som 100.

Mean number of birds in four census routes in five-year-periods 1975–99. Within parenthesis is shown the index with the result from 1975–79 as 100.

Period <i>Period</i>	Rutt 1 <i>Route 1</i>	Rutt 2 <i>Route 2</i>	Rutt 3 <i>Route 3</i>	Rutt 4 <i>Route 4</i>	Antal arter <i>Number of species</i>
1975–79	246 (100)	463 (100)	423 (100)	532 (100)	68 (100)
1980–84	244 (99)	469 (101)	412 (97)	508 (95)	69 (101)
1985–89	211 (86)	352 (76)	350 (83)	475 (89)	65 (96)
1990–94	193 (78)	390 (84)	324 (77)	472 (89)	62 (91)
1995–99	123 (50)	321 (69)	267 (63)	372 (70)	57 (84)

vid jämförelse av resultaten för de två vanligaste tättingarna bofink och lövsångare. Den föres hurtiga sång hörs längre än den senares vecka och mer högfrekventa sång. Om index för perioden 1975–79 var 100 (bofink: $n=526$, lövsångare: $n=352$) var den för de fyra följande femårsperioderna för bofink 118–120–123–78 och för lövsångare 123–116–79–44. Minskningen av antalet lövsångare börjar tidigare och är mer uttalad än den för bofink.

Diskussion

Enligt den nationella häckfågelinventeringen har många arter minskat under det senaste decenniet. Detta stöds också av andra typer av inventeringar. Mina egna resultat har i stort sett följt riksförändringen för flera av dessa arter. Men jag har också funnit att andra arter, som i rikssammanställningen ej minskat, i mina inventeringar visar en minskande tendens. Det är först de senaste åren som jag börjat

misstänka att en försämrad hörsel kan ha bidragit till de sjunkande siffrorna. Detta styrks av det betydligt förbättrade inventeringsresultatet med hörapparat samt att förbättringen är relativt störst i skogsterräng där hörseln betyder mer än synen vid inventering. Trots att mina hörapparater endast kompenserar för drygt halva bortfallet av diskanten har antalet individer per rutt ökat till siffror som liknar dem för cirka 10 år sedan. Det tyder på att en viss nedgång beroende på försämrad hörsel sannolikt förelåg redan i mitten av 1980-talet då jag uppfattade min hörsel som ganska normal. Eftersom medelåldern på landets inventerare blir allt högre beroende på liten avgång och dålig rekrytering bland unga ornitologer torde en med åldern försämrad hörsel kunna påverka inventeringsresultatet negativt för ett ökande antal inventerare. Denna felkälla har hittills inte beaktats eftersom den mig veterligen inte studerats närmare. Som indikatorarter på nedsatt hörsel kan tas några med särskilt högfrekventa läten, t.ex. kungsfågel,

Tabell 4. Antalet observerade kungsfåglar, svartmesar och järnsparvar i femårsperioder.

Number of observed Goldcrests, Coal Tits and Dunnocks in five-year periods.

	1975–79	1980–84	1985–89	1990–94	1995–99
Kungsfågel <i>Goldcrest</i>	34	26	6	2	1
Svartmes <i>Coal tit</i>	17	24	18	17	3
Järnsparv <i>Dunnock</i>	28	34	17	5	0
Summa <i>Sum</i>	79	84	41	26	4

svartmes och järnsparv. Minskar dessa arter och samma tendens finns för sångarna bör man misstänka en hörselnedsättning av betydelse.

Tack

Olof Sjöberg tackas för konstruktiva synpunkter på manuskriptet.

Referenser

- Ransley, F.L. & Scott, J.M. 1981. Tests of hearing ability. *Studies in Avian Biology* 6: 341–345.
- Svensson, S. 1997. Ornitologins död – Vart tar alla unga ornitologer vägen? *Ornis Svecica* 7: 175–179.
- Svensson, S. 1999. Övervakning av fåglarnas populationsutveckling. Årsrapport för 1998. Ekologiska institutionen, Lunds universitet.

Summary

The importance of a good hearing at bird inventories

Normal ageing is accompanied by a reduced sight and hearing ability, but the extent and speed of this impairment show great individual variations. The hearing impairment is more pronounced at higher frequencies. Bird songs and other sounds usually range from 1 to 6 kHz. Birds with high frequency sounds will therefore be more difficult to hear for older people, at least at distant range. I have at 63 years of age such hearing impairment that I have been provided with hearing aid for both ears. My hearing threshold without hearing aid is 30–35 dB at 2 KHz and 50–55 dB at 4 kHz. With the hearing aid about half of the defect is compensated for. As I have participated in the Swedish bird census studies from 1975 it has become possible to study the influence of my gradual hearing impairment on the result of the yearly inventories.

Method

In four routes inventories were made by the point count method, which means that all birds seen and heard during five minutes at 20 different stops were registered. The inventories were made at the same time of the year and the same time of the day every year, and during good weather conditions. The inventory in 1999 of route no. 1 was made during two consecutive days, the first without and the second with the hearing aid. Inventories of the other three routes were made on one day each, with five minutes

with and five minutes without the hearing aid, and in alternate turns. Small passerines were defined as all passerines except crows, swallows and Starling, which are mainly observed by sight at the time of the inventories.

Results

With the hearing aid 30% more birds were observed on an average (Table 1). The ratio between birds noted with and without hearing aid varied from 1.84 in woodland (route no. 1) to 1.21–1.29 in more open landscape (routes 2–4). The percentage heard birds was 84% in woodland and between 43% and 50% in the other routes. The number of birds not defined as small passerines was 571 with and 570 without hearing aid which means that the whole difference in number of birds noted with and without hearing aid could be ascribed to small passerines, of which 80 to 92% were recorded by hearing.

Table 2 shows the number of recorded crows to be the same with and without hearing aid depending on the fact that at least 85% were recorded by sight. In contrast, the number of recorded warblers was almost twice as high with as without hearing aid, and 100% were recorded by hearing. The results obtained with thrushes were half-way between crows and warblers.

Table 3 shows that the number of recorded birds decreased with time in all four routes. When the mean number of birds recorded during 1975–79 was given an index of 100, the indices for the following five-year periods were for route no. one 99–86–78–50, route no. two 101–96–91–84, route no. three 97–83–77–63 and for route no. four 95–89–89–70. Even the number of recorded species showed some decrease with indices 101–96–91–84. The decrease of the number of recorded birds was most pronounced in route no. one which could be explained by the higher percentage of birds recorded by hearing in this woodland route.

It is difficult to tell when the results started to become influenced by a slight hearing impairment but at least from 1985 such an influence seems obvious. This is also supported by the results from Table 4 which shows that during the last 15 years three species with high-pitched songs have almost disappeared from my inventory protocol, although they show no sign of reduction in the protocol from the whole of Sweden. Even species with less high-pitched songs are recorded at lower numbers, since the area which can be surveyed is reduced when the hearing is impaired. This is illustrated by the results

obtained with our most common passerines, the Chaffinch and the Willow Warbler. The Chaffinch with its dashing song is much better heard than the Willow Warbler with its more feeble and high-pitched song. With an index of 100 for the results obtained during 1975–79, the indices for the following five-year periods were 118–120–123–78 (Chaffinch, n=526) and 123–116–79–44 (Willow Warbler, n=352). The number of Chaffinches was less reduced and the decrease started later than that for the Willow Warbler.

Discussion

The reduction in the number of recorded birds started at a time when I thought my hearing was near to normal, and the decrease affected primarily birds with high-pitched songs and calls. Although I now

am aware of my hearing impairment and am using hearing aid in special situations such as bird watching, I was surprised to see the great improvement obtained with the hearing aid during this inventory study. Since the mean age of persons who make inventory studies in Sweden and in other countries has increased markedly during the last decades (Svensson 1997), hearing impairment may introduce a systematic error not sufficiently paid attention to.

A reduced number with time of recorded warblers and other birds with high-pitched songs and calls should give rise to a suspicion of hearing impairment of importance.

Tony Foucard, Svedbovägen 40, S-740 20 Vänge, Sweden

Forum

Dåligt svenskt deltagande vid Europeiska Ornitologiska Unionens konferens

SÖREN SVENSSON

Den Europeiska Ornitologiska Unionen (EOU) bildades 1997 och hade sin första konferens i Bologna. Då deltog ca 250 personer, huvudsakligen från Väst-europa. Den andra konferensen hölls i Gdansk 15–18 september 1999. Genom att förlägga konferensen till Polen ville man göra det lättare och billigare för ornitologer från östra Europa att kunna delta. EOU syftar till att öka samarbetet och kontakterna mellan Europas ornitologer, som tidigare inte haft något gemensamt forum av det slag som man länge haft i USA. Den europeiska marknaden är naturligtvis betydligt mera svårarbetad än den amerikanska med tanke på de starka nationalstaterna hos oss. I USA har federalismen kommit mycket längre och de olika staterna har inga egentliga nationella ambitioner, och grunden till att vi inte tidigare haft någon europeisk fågelförening är säkert den starka nationalismen. I USA betraktar sig en Virginabo helt självklart som amerikan medan en fransman inte i första hand känner sig som europé.

Ambitionen att locka ornitologer från Östeuropa lyckades man synnerligen bra med. Men tyvärr misslyckades man i stället med att locka västeuropéer. Totalt deltog 291 ornitologer. Självklart kom som vanligt de flesta från värdlandet; 32% av deltagarna var polacker. Från Östeuropa och forna Sovjetunionen kom 30%, varav de flesta från Ryssland, men många också från Vitryssland, Ukraina, Ungern, Tjeckien och Estland. Från norra, västra och södra Europa kom 35% av deltagarna, med de flesta från Tyskland, Storbritannien, Spanien och Nederländerna.

Var finns då Norden i listan? Detta var nog något av den största besvikelsen; bara nio ornitologer från de fyra nordiska länderna fanns på plats, 6 från Sverige, 2 från Norge, 1 från Danmark och ingen från Finland! Eftersom det är så lätt att resa till Gdansk måste orsaken vara ointresse. Brist på ornitologer är det ju inte eftersom de nordiska länderna tillhör de främsta i världen vad gäller både vetenskaplig ornitologi och storleken på de ornitologiska föreningarna. De svenska deltagarna var följande: Arne Lundberg och Pekka Tono från Uppsala universitet, Jonas Blom och Clas Lilja från Växjö universitet, Per-Arne Lemnell från företaget Televilt och undertecknad från Lunds universitet. Det var verkligen magert med tanke på ornitologins starka ställning vid flertalet av våra universitet.

Om ointresset för EOU bland nordbor hänger samman med den traditionella isolationismen, manifesterad bl.a. i tveksamheten inför EU, eller med att forskarna här i större utsträckning än annorstädes prioriterar andra slags konferenser låter jag vara osagt. Men antagligen är det senare i varje fall en bidragande orsak. Som Anders Enemar framhöll i ett Forum-inslag nyligen, publicerar svenska ornitologer det mesta av sin produktion i andra tidskrifter än de ornitologiska. Kanske är orsaken att svenska fågelforskare inte identifierar sig som ornitologer utan som ekologer, evolutionsbiologer, molekylärbioologer, beteendevetare, etc., vilka ämnen ju alla har sina specialkonferenser.

I alla händelser var det en intressant konferens i Gdansk. Särskilt positivt var att flertalet deltagare inte bara var ”lyssnare” utan aktiva i den meningen att de hade bidrag i form av föredrag eller skärmar. Att spankulera omkring bland de senare var mycket stimulerande och gav en bra bild av fågelforskningens bredd. Resultaten från konferensen är redan publicerade i form av sammanfattningar av bidragen i ett specialhäfte av *The Ring*, och fullständigare redovisningar kommer senare i *The Ring* och *Acta*

Ornithologica. Eftersom resultaten på det sättet snart kommer att bli allmänt tillgängliga, finns det ingen anledning här att gå in på några detaljer. Värt att nämna kan dock vara att en del av konferensen var ett specialsymposium om törnskator från hela världen, nämligen i form av det tredje internationella törnskatesymposiet. Att ha fler sådana specialsymposier i framtiden är säkert en modell som skulle locka fler deltagare.

Nästa EOU-konferens kommer att hållas i Nederländerna. Man får då hoppas att man kan få fram så mycket pengar till resebidrag för ornitologer från Östeuropa att det höga deltagandet därifrån kan vidmakthållas. Annars är det risk för att den europeiska ornitologin kommer att fortsätta att vara tudelad med alltför få kontakter. Betydelsen av alleuropeiska kontakter är naturligtvis olika inom olika delar av ornitologin. Inom vissa fält spelar det inte så stor roll var en undersökning görs, medan det inom andra fält är mycket viktigt med samarbete över nationsgränserna. Det sistnämnda gäller exempelvis populationsstudier, flyttning och fågelskydd. Det blev helt uppenbart när man gick igenom alla skärmarna att många studier görs i isolering och att resultaten och tolkningen av dem skulle bli mycket bättre om de gjorts med ett vidare geografiskt perspektiv.

Det är bara att hoppas på att den Europeiska Ornitologiska Union kan finna de former som gör den till en kraftfull och attraktiv organisation för alla fågelforskare i Europa. I annat fall är det väl risk att EOU röner samma dystra öde som den Skandinaviska Ornitologiska Unionen som dog för några år sedan i brist på intresse från ornitologernas sida. Mitt bestämda intryck av stämningarna var dock att det fanns en stor entusiasm för att gå vidare och utveckla unionen från de kontinentala och östeuropeiska ornitologerna sida. Det var väl egentligen bara de nordiska ornitologernas frånvaro som peka-

de åt annat håll. Men vi får väl som vanligt springa ikapp tåget när det redan fått upp farten.

För min personliga del var konferensen mycket givande eftersom en specialsession gällde skapandet av ett alleuropeiskt övervakningssystem för fåglarnas populationsutveckling, d.v.s. ett system liknande Svenska häckfågeltaxeringen eller Breeding Bird Survey i Storbritannien. Det är fortfarande relativt få länder som har bra fågelövervakning. I både Syd- och Östeuropa saknas övervakning helt inom stora områden. Eftersom jag var inbjuden att hålla en av de s.k. plenarföreläsningarna fick jag tillfälle att presentera det nya svenska programmet med fasta standardrutter. Det är något i den stilen som måste skapas över hela Europa, nämligen ett system av inventeringslokaler som är väl spridda över hela kontinenten och som på ett representativt sätt fångar upp fågelförändringarna i alla biotoper. I Storbritannien har man redan tidigare börjat bygga upp ett sådant system baserat på slumpvis utlagda linjetaxeringar. Nu kommer det europeiska "Bird Census Council" att ta fram en plan för ett "Pan-European Breeding Bird Monitoring System", och vi hoppas att det åtminstone inledningsvis skall bli möjligt att få hjälp från EU med finansieringen. Går det inte att bygga upp ett nytt, gemensamt system, får man i stället efter bästa förmåga försöka stimulera olika länder att bygga upp nationella program, vilkas resultat i efterhand får kombineras till ett all-europeiskt fågelindex. Förhoppningsvis kommer vi att inom några decennier att ha lika god kunskap om fågelpopulationernas förändringar i hela Europa som vi i dag har i några få länder i norr, särskilt Finland, Sverige, Danmark, Storbritannien och Nederländerna.

Sören Svensson, Ekologiska institutionen, Ekologihuset, 223 62 Lund.

Nya doktorsavhandlingar – *New dissertations*

Redaktör *Editor*: J.-Å. Nilsson

Anna Qvarnström, 1998: **Sexual selection in the collared flycatcher (*Ficedula albicollis*) – a life history perspective.** Doktorsavhandling, Zoologiska institutionen, Uppsala Universitet. ISBN 91-554-4280-3

År 1871 föreslog Darwin att "sekundära könskaraktärer" – ofta lätt bisarra vapen eller prydnader såsom hjortars horn och påfågeln stjärt – uppkommit genom sexuell selektion. Darwin tänkte sig två olika mekanismer för detta, dels hanlig konkurrens om honor, dels honligt val av ornamenterade hanar. Dessa idéer, speciellt teorin om honligt val, möttes till en början med stor skepsis bland andra biologer och det var inte förrän på 1970-talet som forskningen om sexuell selektion tog fart på allvar för att i dag utgöra ett av de mer livaktiga fälten inom evolutionär biologi.

Anna Qvarnström vid zoologiska institutionen i Uppsala har studerat sexuell selektion hos halsbandsflugsnappare på Gotland. Just denna population har studerats sedan början på 80-talet av hennes handledare Lars Gustafsson, framförallt vad gäller livshistorie-ekologi. Arten lämpar sig mycket väl för denna typ av studier; både adulta och juvenila fåglar uppvisar hög ortstrohet vilket gör att det går att mäta häckningsframgång och överlevnad med sällsynt stor säkerhet, samtidigt som hanarnas vita pannfläck utgör en sekundär könskaraktär som är förhållandevis lätt att mäta och manipulera (med Tipp-Ex!).

Avhandlingen utgörs av sex artiklar/manus som bygger både på egna experiment och på den databas som ackumulerats under 14 års studier. I den första artikeln undersöks huruvida pannfläcken fyller någon funktion i kommunikationen mellan hanar under parbildningsperioden, speciellt om den signalerar en hanes förmåga att slåss för att tillskansa sig eller behålla ett territorium. Territorier (läs holkar) är en starkt begränsad resurs och konkurrens mellan hanar om holkar är stor. Hanar som nyligen

etablerat sig vid en holk fångades och hölls några timmar så att en ny hane kunde ta holken i besittning, varefter den ursprungliga territorieinnehavaren släpptes igen. I en tredjedel av fallen lyckades den ursprungliga hanen återta holken, medan den nya hanen behöll holken i två tredjedelar av fallen. Intressant nog visade det sig att hanarnas kroppsstorlek inte hade någon betydelse för vem som vann kampen. Två olika jämförelser tyder däremot på att pannfläckens storlek hade en avgörande betydelse; hanar som inte lyckades återta sin gamla holk hade i genomsnitt mindre vitt i pannan än de som lyckades, och hanar som inte lyckades återta sin holk hade mindre fläck än de som övertog deras revir.

Om hanar med större fläck hade större sannolikhet att återta/behålla sitt revir, varför har då inte alla en stor fläck? Teoretiska modeller om statussignalering menar att en signal (som pannfläcken) måste vara kostsam på något sätt för att vara ärlig, i annat fall kan vem som helst utveckla en kraftig signal. Oftast tänker man sig att signalen är energimässigt kostsam att utveckla eller att bära omkring på; de extremt förlängda stjärtfjädrarna hos påfåglar är ett klassiskt exempel. Dock är det ju svårt att tänka sig att pannfläcken hos halsbandsflugsnappare skulle vara kostsam i form av energi eller någon annan materiell resurs såsom proteiner (speciellt som den vita fläckens beror på avsaknad av pigmentering). Ett alternativ är att signalen medför något slags "social kostnad". Detta testades genom att manipulera pannfläckens storlek: hanar fångades när de anlände till häckningsområdet och på hälften av dem förstörades den vita pannfläcken med hjälp av Tipp-Ex medan den andra halvan fick tjäna som kontroller. Effekten av denna manipulation skiljde sig mellan unga och gamla hanar. Unga hanar med förstörad pannfläck hade sämre framgång när det gällde att etablera ett territorium och de matade sina ungar mindre jämfört med unga hanar som fick behålla sin ursprungliga pannfläcksstorlek. Mönstret hos gam-

la hanar var mer svårtolkat; fåglar med förstorad fläck hade större framgång i kampen om holkarna men pannmålningen hade ingen effekt på deras insats under ungmattningen. Resultatet tyder på att åtminstone unga hanar med förstorad pannfläck var mer utsatta för aggressioner/konkurrens från andra hanar och fick betala dyrt för sitt försök att bluffa om sin status.

Resultaten från dessa två experiment tyder alltså på att pannfläckens storlek säger något om en individs status och kondition. Men vad är det då som påverkar en individs status och kondition, och därigenom pannfläckens storlek? Med kullstorleksmanipuleringar – ett klassiskt experiment inom evolutionär ekologi – kunde man undersöka vilka miljöfaktorer som påverkar pannfläckens storlek. Genom att öka eller minska kullstorleken hos ett antal halsbandsflugsnappare (en eller två ungar flyttades från ett bo till ett annat) kunde man experimentellt manipulera föräldrarnas arbetsbelastning (hur många ungar de behövde mata) och ungarnas uppväxtmiljö (hur många syskon att dela maten med). Tidigare sådana experiment har visat att föräldrarna jobbar hårdare ju större kullen är, dock inte tillräckligt för att fullt ut kompensera för det större antalet ungar. Resultatet blir att ungar från förstorade kullar väger mindre och har sämre överlevnadschanser, samt att honor med förstorade kullar lägger mindre kullar året efter. Tidigare har man dock inte kunna påvisa några kostnader för hanarna med att föda upp en förstorad kull. I den här presenterade analysen visade det sig emellertid att hanar som matade en förstorad kull fick mindre pannfläck nästa år, alltså en "trade-off" mellan ungmattning ett år och sexuell attraktionskraft nästa! Dessutom visade det sig att hanar som växt upp i förstorade kullar hade mindre pannfläck när de återvände för att häcka. Sammantaget visar detta att pannfläckens storlek påverkas starkt av miljöfaktorer.

Fyller pannfläcken någon funktion vid kommunikation mellan hane och hona, och vad är det i så fall hanen signalerar? De för tillfället mest populära teorierna om vad som signaleras med sekundära könskaraktärer är hanens genetiska kvalitet och/eller hans förmåga att bidra till matning av ungar. I det förstnämnda fallet skulle honan kunna utnyttja pannfläcken för att få s.k. indirekta fördelar, en hona som väljer en hane med stor fläck skulle få ungar med "bra gener". I det andra fallet skulle honan istället kunna få en hane som tar en stor del av föräldraansvaret och därigenom ger direkta effekter i form av välnärda ungar. Tidigare arbeten med halsbandsflugsnapparen har visat att det finns indi-

rekta fördelar. Här undersökte Qvarnström om det också fanns något samband mellan hanens pannfläckstorlek och matningsinsats. Något sådant samband fanns ej, men däremot (åtminstone under andra halvan av häckningssäsongen) ett positivt samband mellan *honans* matningsinsats och *hanens* pannfläckstorlek. Dessutom hade honor med storfläckade hanar större kullar och fick ut fler ungar. Detta tolkades som att honor trots allt fick direkta fördelar av att välja hanar med stora fläckar, dock inte i form av ökat föräldraansvar från hanens sida, utan genom ett bättre territorium (storfläckade hanar var ju starkare i kampen om territorier; se ovan).

Tidigare studier av halsbandsflugsnapparna har visat att honorna också kan få indirekta fördelar av att välja storfläckade hanar. Dessa indirekta fördelar skulle då bestå av "bra gener" som ger ungar med god kondition. Eftersom pannfläckens storlek är konditionsberoende så skulle alltså storleken på detta sexuella ornament också vara ärftlig. En mycket intressant fråga är då om dess ärftlighet (hur stor del av variationen som bestäms av gener) beror på vilken miljö ärftligheten mäts i. Genom att utnyttja data från hela 14 års mätningar av pannfläckar kunde Qvarnström uppskatta pannfläckens ärftlighet i olika miljöer. Under goda år (år med hög medelvikt hos ungarna) var ärftligheten i storleksordningen 50%, men under dåliga år halverades den (och var inte längre signifikant skild från noll). Detta antyder att t ex ofördelaktigt väder under häckningssäsongen kraftigt reducerar honans möjlighet att få indirekta fördelar ("bra gener" till sina ungar) av att välja storfläckade hanar.

I den sista uppsatsen studerades sambandet mellan en hanes pannfläck och hans fitness (livstida reproduktionsframgång). Ovan nämnda studier har ju visat att pannfläcken är konditionsberoende (dess storlek påverkades ju av bl.a. uppväxtmiljö). Man bör förvänta sig att kondition och fitness är starkt korrelerade och därför bör en karaktär som signalerar en individs kondition vara utsatt för riktad selektion; med andra ord, det ska finnas ett positivt samband mellan den konditionsberoende karaktären och fitness. Hos halsbandsflugsnapparen skulle man alltså förvänta sig att hanarna med störst pannfläck har högst fitness. Med antal överlevande ungar som mått på en individs fitness visade det sig förvånande nog att pannfläcken är utsatt för stabiliserande selektion (individer med medelstor pannfläck får mest avkomma). Ett antal förklaringar till detta oortodoxa resultat föreslås; den i mina ögon mest sannolika är att det fitnessmått Qvarnström använt inte inkluderar utomäktenskapliga ungar.

Tidigare studier har nämligen visat att hanar med stor fläck får fler utomäktenskapliga ungar och fitnessmättet i denna studie underskattar alltså troligen storfläckade hanars fitness.

Sammanfattningsvis har Anna Qvarnström producerat en mycket imponerande avhandling. Artikeln om effekter av kullstorleksmanipulering på hanens och hans söners pannfläck är redan en klassiker och flera av de andra – t.ex. den om hur pannfläckens ärftlighet påverkas av miljön – kommer säkert att röna berättigad uppmärksamhet.

LARS RÅBERG
*Ekologiska institutionen,
Lunds Universitet*

Robert Przybylo, 1998: **Causes and consequences of quantitative trait variation for reproductive performance in hole nesting birds.** Doktorsavhandling, Zoologiska institutionen, Uppsala Universitet. ISBN 91-554-4336-2

Studerar man en fågelpopulation slås man ganska snart av den variation som finns mellan olika individer. Vissa individer lägger fler ägg, har längre vingar eller är mer starkt färgade än andra individer. Vad är det då som vidmakthåller denna variation mellan individer? Generellt sett är denna fenotypiska variation summan av genetisk och miljömässig variation, alltså den gamla välkända skillnaden mellan arv och miljö. Vissa drag bestäms framförallt av generna och är alltså ärftliga medan andra drag i stor utsträckning bestäms av miljön, t.ex. födotillgången under bo-unge tiden om man är en fågelunge, men också av faktorer som dominans, ålder och kondition. Under lång tid antog man att karaktärer som var väldigt viktiga för en individs förmåga att sprida sina gener till kommande generationer (fitness), t.ex. kondition, hade låg ärftlighet. Detta betyder alltså att variation i kondition framförallt skulle bero på miljön. Detta är logiskt eftersom individer med gener som ger sämre kondition än genomsnittet i populationen snabbt skulle selekteras bort. På senare år har man dock funnit att även för karaktärer som står fitness nära finns en betydande grad av ärftlighet. Frågan är då vilken mekanism som ligger bakom en hög ärftlighet i fitnessrelaterade karaktärer som är under stark riktad selektion?

Detta är denna fråga som sysselsatt Robert Przybylo under hans doktorandtid. Som så många andra fågelforskare i Uppsala styrde han kosan till Gotland för att få svar på sina frågor. Till sin hjälp tog han en population holkhäckande tättingar, bestående av

halsbandsflugsnappare, talgoxe och framförallt blåmes.

I sin första studie i avhandlingen tog sig Robert an frågan ovan genom att studera upphovet till variation i kondition hos blåmes ungar. Eftersom det är lätt att tänka sig att ungar har en överlevnadsfördel av att vara i bra kondition, står troligen denna karaktär under riktad selektion. Som mått på kondition använde sig Robert av vikt korrigerad för storlek. Tarslängd användes som ett mått på storlek och kondition blev då avvikelser från förväntad vikt hos en fågelunge av en given tarslängd.

Först av allt måste man ta reda på hur stor del av variationen som härrör från genetiska och miljömässiga faktorer. Robert löste detta med ett sinnrikt experiment. Genom att byta ut halva ungvullen mot ungar från ett annat bo skapas en kull med två olika syskongrupper men med gemensam miljö. Eftersom två bon bytte ungar med varandra skapas samtidigt grupper av syskon som växer upp under olika miljöbetingelser, t.ex. i territorier av olika kvalitet. Om generna är viktigast för variationen i en karaktär kommer syskon alltid att likna varandra mest, även om de växt upp i olika kullar. Om å andra sidan miljön är viktigast, kommer ungar som växer upp tillsammans i samma bo att likna varandra mest, oberoende av om de är syskon eller ej. För att ytterligare spåda på den miljömässiga skillnaden mellan olika bon, la Robert till extra ungar respektive tog bort ungar ur olika bon. Detta ledde till bon med reducerat respektive förhöjt antal ungar men hela tiden var hälften av ungarna adoptivungar.

Med hjälp av detta kraftfulla experiment kunde Robert visa att både miljö och arv var viktiga eftersom båda förklarade ungefär lika stor del av variationen i kondition hos ungarna. Detta betyder att ungvulkan i hög grad är ärftlig och vi kan då fråga oss varför inte denna del av variationen försvinner till följd av naturlig selektion. En viktig orsak kan vara att samma genuppsättning ger upphov till olika väl rustade individer i olika miljöer. Tänk er två olika genuppsättningar, låt oss kalla dem A och B, som föder upp ungar i två olika miljöer. Om A ger upphov till ungar med högre kondition än B i bra miljöer men ungar med sämre kondition i dåliga miljöer finns en förutsättning att bibehålla både A och B i populationen om miljöer hela tiden varierar t. ex. till följd av väder. På detta sätt bibehålls variationen som genereras av arv också i karaktärer som står under riktad selektion. Det finns också andra mekanismer som kan bibehålla genetisk variation genom fluktuerande selektionstryck. Selektion kan gynna olika drag i olika miljöer, i olika åldersgrupper eller i de båda

könen. Alla dessa mekanismer diskuterar Robert på ett mycket insiktsfullt sätt i sin avhandling.

I nästa arbete tar sig Robert an just ett av dessa möjliga fluktuerande selektionstryck nämligen variation i selektionstryck beroende på om genuppsättningen råkar sitta i en hane eller hona. Eftersom hanar och honor har olika uppgifter under häckningsperioden kan man tänka sig att den mest ändamålsenliga morfologin skiljer sig åt mellan könen. Detta visade sig dock inte vara fallet i halsbandsflugsnapparpopulationen på Gotland. Istället uppvisade både hanar och honor selektion för längre vingar. Eftersom halsbandsflugsnapparen är en flyttfågel är det lätt att förstå att selektion verkar på just vinglängd.

Robert fortsatte att intressera sig för skillnader mellan könen nu i form av storleksskillnader hos mesar. Hos både talgoxe och blåmes är hanarna lite större än honorna. Robert testade en av hypoteserna som har föreslagits för att förklara detta tillstånd nämligen nisch-differentiering. Logiken bakom denna hypotes är att ett par som skiljer sig i storlek kan utnyttja sin födonisch bättre t.ex. genom att fånga olika storleksklasser av byten och därmed bredda födobasen för att mata ungar och samtidigt minska konkurrensen med varandra. Det visade sig dock att diversiteten i byten till ungarna inte var större när storleksdimorfismen var stor. En annan förväntning från hypotesen om nisch-differentiering är att ju större skillnad mellan könen desto mer välnärda ungar genom att sådana föräldrar transporterar mer mat till sina ungar. Inte heller denna förväntan gick att visa, varken antal ungar eller deras vikt berodde på föräldrarnas könsdimorfism i storlek. Med ledning av Roberts resultat kan vi dra slutsatsen att könsdimorfismen i storlek inte beror på selektion för en utökning av födonischen, åtminstone inte hos talgoxe och blåmes. Andra kandidater för att förklara detta fenomen kan vara att eftersom hanar slåss med varandra under reviretableringen gynnas stora hanar. Små honor, som inte kräver lika mycket energi för att hålla igång kroppsfunktionerna, kan gynnas i form av möjlighet till tidigare äggläggning under svala vårar.

I sin avhandling har Robert också intresserat sig för hur variation i reproduktionsframgång inom en population uppkommer. Sådan variation kan bero av två olika kvalitetsaspekter; variation i föräldrarnas kvalitet som t.ex. kan avspegla sig i erfarenhet, dominans och kondition eller variation i revirets kvalitet. För att avgöra vilken av dessa källor till variation i häckningsframgång som är viktigast måste man jämföra reproduktionsutfallet för enskilda individer på olika revir under flera år och reproduktions-

utfallet på samma revir med olika häckande individer under flera år. I en sådan jämförelse hos blåmes, fann Robert att revirets kvalitet var den viktigaste faktorn för att förklara tidpunkt för häckning och ungarernas kondition i boet. Just tidpunkt för häckning har i många studier visat sig vara oerhört viktig för reproduktionsframgången. Ju tidigare på våren ett par kan komma igång med häckningen desto fler av deras ungar överlever till nästa säsong.

Slutligen studerade Robert effekten av väder på mellanårsvariationen i några olika häckningsfaktorer. Robert tog fasta på studier som visar att fåglar i vissa studier har visat sig börja häcka tidigare under de senaste decennierna. Man har förklarat denna trend med stigande medeltemperaturer kanske till följd av människans aktiviteter. För att visa sådana långsiktiga trender krävs datainsamling från samma population under många år. Robert använde sig av en sådan långtidsstudie nämligen den på halsbandsflugsnappare på Gotland. Vidare använde han ett väder-index kallat NAO (North Atlantic Oscillation) som beskriver årlig temperatur och nederbörd i norra Europa. Detta index har visat sig öka under de senaste 25 åren, en ökning som betyder att vintrarna har blivit allt varmare och fuktigare under denna period. Robert undersökte hur viktiga häckningsresultat påverkades av dessa storskaliga väderförändringar. Av de steg i häckningen som Robert undersökte – tid för äggläggning, kullstorlek, antal flygga ungar och antal ungar som överlevde till nästa säsong – var det bara tidpunkten för äggproduktion som påverkades av vädret. Halsbandsflugsnapparna lämnade nämligen ägg tidigare under vårar som föregicks av varma och fuktiga vintrar.

Att förklara variation i viktiga karaktärer är inte lätt och kräver en mycket god förmåga att hitta på nya experimentella tester. Det är också de rigorösa och smarta testerna i Roberts avhandling som gör mig mest imponerad. Någon kanske undrar hur man kan skriva en hel avhandling om hur saker och ting varierar. Men visst är det just sådana saker som ibland får oss att fundera – varför har just den här individen överlevt vintern eller varför lägger den här honan så många fler ägg än honan i grannreviret? Det är bara att hoppas att Robert får möjlighet att ägna mer tid åt dessa centrala fågeleko-logiska frågor.

JAN-ÅKE NILSSON
*Ekologiska institutionen,
Lunds Universitet*

Anna Härlid, 1999: **A New Perspective on Avian Phylogeny – a study based on mitochondrial genomes**. Doktorsavhandling, Genetiska institutionen, Lunds universitet. 150 sid.

Dags att börja fågelböckerna med kråkorna igen? Äldre ornitologer minns nog att det förr var kråkorna som hade äran av att stå först. De var ju klokast och därmed, trodde man, de högst och senast utvecklade fåglarna. Sist kom de primitiva, ålderdomliga fåglarna, som stannat i utvecklingen på en lägre, primitivare nivå. Sedan ändrades ordningen så att denna, som man hoppades, i stället skulle spegla just utvecklingen, med de "primitiva" strutsarna, pingvinerna och lommarna först och de "avancerade" tättingarna sist. Men nu är det kanske dags att vända på ordningen igen, men nu med samma utvecklingsmotiv i botten.

Anna Härlids avhandling revolutionerar nämligen systematiken. Tättingarna är en uråldrig fågelgrupp som utvecklats vid sidan av alla andra fåglar åtminstone sedan början av krittiden för 120 miljoner år sedan. Och mest sensationellt av allt, kanske, är att ratiterna (strutsfåglarna) inte alls är någon uråldrig grupp vid sidan om alla andra fåglar utan i stället något udda höns, som blivit som de är genom hormonfel som gjort att de stannat på ett juvenilt dunstadium och aldrig blivit fullvuxna. Mycket spännande hormonexperiment förestår: Hur ser en verkligt fullvuxen struts ut?

Avhandlingens grund är de analyser av hela arvsmassan i mitokondrierna som nu börjar komma från allt fler fågelarter. Mitokondrierna är de små s.k. organeller som finns i cellerna och som svarar för energiomsättningen. Mitokondrier finns i alla kärnförsedda celler, d.v.s. i alla djur- och växtceller. För mer än en och en halv miljard år sedan var mitokondrierna frilevande bakterier som ingick symbios med kärnförsedda, då likaledes encelliga organismer. Detta samarbete blev så framgångsrikt att nästan allt liv på jorden som är större än det mikroskopiska härrör från denna symbios. Djuren och växterna är således en slags hybrider mellan encelliga primitiva arter av helt olika slag, och för övrigt inte bara av de nämnda två. Liknande symbioser har skett flera gånger och spåren av dem finns i olika grad kvar i såväl cellplasman som cellkärnan. En mera sentida symbios, där någon nämnvärd avidentifiering av parterna ännu inte skett, är lavarna, som består av en grönalga och en svamp i samarbete. Mitokondrierna tillhör de ursprungliga moderorganismer som lämnat de tydligaste identiteterna i cellen. De har nämligen kvar en inte obetydlig del av sin

egen arvs massa i form av en cirkulär DNA-tråd som är ungefär 17.000 baspar lång och som motsvarar 37 arvsanlag som kodar proteiner och ribonukleinsyror (RNA). Dessutom finns en s.k. kontrollregion som startar och styr dessa kodande anlags arbete och mitokondriens egen förökning.

Två egenskaper gör att DNA-tråden i mitokondrien blivit så användbar för studier av systematik och utvecklingshistoria. Den ena är att mitokondrien överförs enbart med ägget, d.v.s. med moderslinjen, mellan generationerna. Mitokondriens DNA blandar sig således inte med DNA från fadern, vilket innebär att förändringar i DNA-tråden enbart beror på mutationer. Den andra är att förändringarna gått extremt långsamt. Därmed kan man säga att mitokondriens DNA har ett bättre "minne" av årmiljonerna än kärnans DNA.

Anna Härlid har nu kartlagt mitokondriernas arvs massa hos struts, nandu och råka, den senare representant för tättingarna. Dessutom finns liknande kartläggningar för ett fåtal andra arter. Hon har gjort en fylogenetisk analys baserad på mitokondriernas arvs massa för tolv av proteingenerna. Jämförelserna leder tveklöst till slutsatsen att tättingarna är den grupp bland nu levande fåglar som har sin rot längst ner i utvecklingsträdet (reservation givetvis för fågelordningar som ännu inte undersökts). För ratiterna finner hon att de har sina närmaste släktingar bland höns- och andfåglarna. En utomordentligt viktig del i Anna Härlids analys är att hon kunnat inkludera däggdjur, reptil och fisk i analysen, d.v.s. s.k. "utgrupper" i förhållande till fåglarna, och därigenom kunnat "rota" utvecklingsträdet på rätt sätt. Om man inte tar med dylika utgrupper blir nämligen avgörandet om vilken "ingrupp" bland fåglarna som skall placera vid trädets rot subjektivt, såvida inte utvecklingshastigheten i de olika grenarna är konstant, vilket man i dag vet, ofta inte är fallet.

Om nu den ärevördiga indelningen av fåglarna i de två huvudgrupperna Palaeognathae (ratiter och tinamuer) och Neognathae (alla övriga) måste överges för en ny indelning i två andra huvudgrupper, tättingar resp. alla övriga, så är dock den del som rör ratiternas ställning inte absolut ny. Faktum är att den metod som bygger på s.k. hybridisering av kärn-DNA och som användes av Sibley och Ahlquist i deras stora revision av fågelsystematiken också antydde en relativt nära relation mellan ratiterna och hönsfåglar (däremot inget om tättingarnas unika ensamhet). De hade dock själva svårt att acceptera resultatet och behöll den äldre grupperingen.

Strutsfåglarnas förmodade neoteni är en synnerligen spännande historia. Neoteni innebär att en orga-

nism blir köns mogen på ett juvenilt stadium, ett fenomen som är välkänt hos en del groddjur. Det hela styrs av sköldkörtelhormonerna som påverkar kroppens men inte könsorganens åldrande. De senare kan alltså utvecklas normalt medan kroppen stannar på ett ungstadium. Motsatsen förekommer också, förtida åldrande utan köns mognad, vilket är en allvarlig sjukdom. Anna redovisar experiment med starar som argument för ratiternas neoteni. Starungar som fick sköldkörteln borttagen stannade i utvecklingen och visade en lång rad egenskaper som liknar de som finns hos strutsfåglarna, bl.a. nedsatt inlärningsförmåga. Och här finner Anna förklaringen till varför strutsarna är så dumma! De är helt enkelt nyfikna barn som exempelvis inte kan lära sig skilja på mat och annat; de sväljer i sin enfald lika gärna damskor och tändstift som kulinariska nyttigheter!

Om vi accepterar att tättingarna utvecklades under krita för minst 120 miljoner år sedan, måste vi förklara varför det inte finns några tättingfossil längre tillbaka än för knappt 30 miljoner år sedan, samtidigt som det finns rikligt med fossil från denna tid av andra små och lättförstörda arter som kungsfiskare och seglare. Tättingarna måste alltså ha saknats. Men lagren där dessa (och de flesta andra) fågelfossil påträffats ligger alla på norra halvklotet. Om tättingarna är så gamla som DNA-studierna visar, måste de därför ha utvecklats på södra halvklotet. Och nyligen har man också hittat tättingfossil i Australien från eocen, över 50 miljoner år gamla, d.v.s. mer än 20 miljoner år äldre än något tättingfossil från norra halvklotet. Till detta kommer en annan omständighet. Alla de tättinggrupper som betraktas som primitiva och ålderdomliga, t.ex. nyzeeländska smygar, australiska snårfåglar och lyrfåglar, sydamerikanska tapakuler och sydostasiatiska och afrikanska brednäbbar och pittor, finns bara på södra halvklotet. Så här har det gått till enligt Anna Härlid. Vid krittidens början för 135 miljoner år sedan var nordkontinenten skild från den sammanhängande sydkontinenten av Tetyshavet. Det var vid denna tid som tättingarna började utvecklas på sydkontinenten. Under oligocen för 40–30 miljoner år sedan kom den australiska landmassan i kontakt med den eurasiatiska, sedan den separerats från den antarktiska och drivit norrut. Nu spred sig tättingarna explosionsartad över hela den nordliga landmassan. Detta är förövrigt enda sättet att förklara den plötsliga och snabba "artbildningen" som de nordliga fossilen uppvisar. Det var alltså ingen snabb artbildning, utan en invasion av en redan artbildad tättingfauna, som nu snabbt konkurrerade ut de ekologiskt liknande arter

som fanns tidigare. I Sydamerika kunde de äldre tättingformerna däremot överleva med stor artrikedom, eftersom kontakten med nordkontinenten inte etablerades förrän med Panamanäsets uppkomst för 5–3 miljoner år sedan.

Denna avhandling är nog en av de "hetaste" som kommit på bra länge, och inte bara inom sitt fält. De flesta avhandlingar är ju vanligen inte särskilt kreativa eller upphetsande, utan mera resultat av träget förfinande av en etablerad kunskap. Men Anna Härlids avhandling kommer att bli utgångspunkt för mycket nytänkande och ny forskning. Anna Härlid definierar själv de mest aktuella frågorna. Finns det nu levande fågelordningar som har ännu tidigare rötter än tättingarna? Vilka ordningar är tättingarnas närmaste släktingar bland övriga ordningar? Hur ser de djupare släktskapsförhållandena ut inom tättingarna? Kommer analyser baserade på vanligt DNA från cellkärnorna att ge samma resultat som DNA från mitokondrierna? Men en avhandling med så revolutionerande resultat som Annas, är givetvis också provokativ och resultaten kommer att möta mycken kritik och granskning. Särskilt spännande blir det naturligtvis att följa resultaten från nya fossilfynd av tättingar på sydkontinenterna och dateringarna av dessa.

Diskussionsavsnittet avslutas med att Anna tar tillbaka funderingarna kring strutsfåglarnas dumhet och konstaterar att de faktiskt inte alls är några ynkliga, missanpassade, förvuxna kycklingar. Tvärtom har de framgångsrikt överlevt flertalet organismer som utvecklats på jorden. Men jag undrar ändå, ty generellt sett har neoteni inte framstått som någon mera framgångsrik strategi i utvecklingshistorien, i vart fall inte bland de högre djuren. Såvida inte, förstås, människan är en neoten varelse, vilket föreslagits, fast då med argumentet att den nakna apans nyfikenhet och kreativitet är ett neotent drag av positiv natur, som skiljer henne från de för tidigt seniliserade övriga aporna.

Avslutningsvis kan jag inte låta bli att ge en rejäl eloge för avhandlingens inledning. Den är egentligen inte någon nödvändig del av själva avhandlingen, men däremot en suverän sammanfattning av de viktigaste händelserna i utforskningen av fågelsystematiken, om inte ända från Aristoteles så dock från Linné och framåt, plus det elementäraste om mitokondriernas DNA och analysmetoderna. En högst njutbar och lärorik föreläsning för vem som helst!

SÖREN SVENSSON
*Ekologiska institutionen,
Lunds universitet*

Instruktioner till författarna

Instructions to authors

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

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

Författarna erhåller korrektur som skall granskas omgående och återsändas. Av uppsatser, men ej övrigt, erhåller författaren 50 särtryck gratis.

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

Contributions should be written in accordance with previous issues of the journal. The title should be short, informative and contain words useful in indexing and information retrieval. Full length papers, but not other contributions, should start with an Abstract in English not exceeding 170 words. The text should be divided by no more than two levels of subheadings. The following primary subheadings are recommended: Introduction, Methods/Study areas, Results, Discussion, Acknowledgements, and References. The text may be in English or Swedish and the paper should end with a comprehensive summary in the other language. Table and Figure legends should be in both languages. Tables and Figures must be on separate sheets of paper. Manuscripts should be submitted in

three copies with at least 4 cm margin to the left, printed with at least double line spacing. Text and figures should preferably be provided on a floppy disk.

Contributions other than full length papers should not exceed 2 000 words (correspondingly less if they contain Tables or Figures). There should be no Abstract but a brief summary in the other language.

Authors will receive proofs that must be corrected and returned promptly. Fifty reprints of full length papers, but not of other contributions, will be free of charge.

References in the text should be given using name and year, and if there is more than one reference to the same author and year also letters (a, b, etc). How to write the reference list, see below.

Referenser References

I texten *In the text*: Andersson (1985), Bond (1913a, 1913b), Carlsson & Dennis (1956), Eriksson et al. (1989), (Andersson 1985), etc.

I referenslistan *In the reference list*:

Andersson, B. 1985. Populationsförändringar hos tranan *Grus grus* under 100 år. *Vår Fågelvärld* 50:211–221.

Bond, A. P. 1913a. A new theory on competitive exclusion. *Journal of Evolutionary Biology* 67:12–16. (Om tidskriftens namn förkortas används internationell standard. *If name of journal is abbreviated international standard must be used.*) *J. Evol. Biol.* 67:12–16.

Bond, A. P. 1913b. Breeding biology of the Pied Flycatcher. Pp. 123–156 in *Ecology and Adaptions in Birds* (French, J. ed). Whinchat Publishers, Nairobi.

Carlsson, T. & Dennis, W.A. 1956. *Blåmesens liv*. Tower Univ. Press. Trosa.

Eriksson, S., Janke, V. von & Falk, J. 1999. *Remarkable events in the avian world*. Ph. D. Thesis, Dept of Ecology, Univ. of Lund, Sweden.

ORNIS SVECICA Vol 9, No 3, 1999

Innehåll – Contents

- 107 SKYLLBERG, U. Häckningsmiljöns betydelse för häckningsframgången hos havsfiskande smålom *Gavia stellata* i
LESSMANN, J. Västerbotten.
HANSSON, P. *Importance of lake and nesting site characteristics for the breeding success of seaforaging Red-throated
Divers Gavia stellata in Västerbotten, Sweden*
- 121 LIMA-DE-FARIA, A. Symmetrical location of White Stork *Ciconia ciconia* nests in high-tension poles
Symmetrisk boplacering i högspänningsstolpar hos vit stork Ciconia ciconia
- 127 VOGGRIN, M. Breeding birds of Rače ponds in NE Slovenia and their trends during 13 years
Häckande fåglar och deras trender i Rače fiskdammar i nordöstra Slovenien under 13 år
- 133 GREEN, M. Bar-tailed Godwits *Limosa lapponica* on south Swedish shores in spring - emergency stopovers
or a regular occurrence?
*Myrspovar Limosa lapponica på sydsvenska stränder under våren - nödstopp eller regelbunden
företeelse?*
- 143 STEMPIEWICZ, L. Assessment of the zoobenthos biomass consumed yearly by diving ducks wintering in the Gulf of
MEISSNER, W. Gdańsk (southern Baltic Sea)
Beräkning av de övervintrande dykandernas årliga konsumtion av bottenjur i Gdanskbukten
- 155 OTTOSSON, U. Nest-leaving in the Starling *Sturnus vulgaris*: an example of parent-offspring conflict?
Utflygningen hos stare Sturnus vulgaris: exempel på en konflikt mellan föräldrar och ungar?

Korta rapporter – Short communications

- 161 LINDSTRÖM, Å. Höksångare *Sylvia nisoria* våldsamt attackerad av törnskata *Lanius collurio*
LINDSTRÖM, G. *Barred Warbler Sylvia nisoria violently attacked by Red-backed Shrike Lanius collurio*
- 162 FOUCARD, T. Hörselns betydelse vid fågelinventeringar
The importance of a good hearing at bird inventories

Forum

- 167 SVENSSON, S. Dåligt svenskt deltagande vid Europeiska Ornitologiska Unionens konferens
- 169 **Nya doctorsavhandlingar - New dissertations**