



ORNIS SVECICA

Vol 8 No 3 1998

Swedish Ornithological Society



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, Dennis Hasselquist, Anders Hedenström, Åke Lindström, Jan-Åke Nilsson, Roland Sandberg, Susanne Åkesson, 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

Mikael Hake, Grimsö Forskningsstation, 770 31 Riddarhyttan
Tomas Pärt, SLU, Inst. f. naturvårdsbiologi, Box 7002, 751 22 Uppsala

Redaktör för doktorsavhandlingar

Dissertations review editor

Susanne Åkesson

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 1998 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 1998 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, Ekshagsvägen 3, 104 05 Stockholm.

*Vår Fågelvärld*s 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.

Kornknarrens *Crex crex* biotopval, revirstorlek och ortstrohet på Öland: en radiosändarstudie

RICHARD OTTVALL & JAN PETTERSSON

Abstract

A radio telemetry study of the Corncrake *Crex crex* was carried out on Öland, southeastern Sweden in 1992–1997. The aim was to study the breeding biology and habitat selection of this globally threatened species. 73 males were ringed and to 43 of these males we attached radio transmitters for more detailed monitoring. The number of singing males was counted regularly. Most frequented habitats were (1) wet meadows dominated by grass, (2) abandoned marginal zones with tall herb vegetation like *Anthriscus sylvestris* and *Urtica dioica* and (3) silage fields. Cereals were seldom used. The home range was about 5 ha at each calling site, but some males changed territories and moved up to 7 km the same season. The

majority, or 59 %, of captured birds were aged as second year birds. Site fidelity between years was 13 %. The apparent low site tenacity does not necessarily indicate low reproduction of young. A low return rate could instead be explained by the high annual mortality observed in this species. Several breedings were confirmed in the study area but the relative reproductive success was unknown. There are, however, indications of a 50 % decline on Öland since the 1970s. Keeping a habitat mosaic is important to prevent further declines.

Richard Ottvall & Jan Pettersson, Ottenby fågelstation, Pl. 1500, S-380 65 Degerhamn, Sweden

Received 25 September 1998, Accepted 14 October 1998, Editor: S. Svensson

Inledning

I den svenska förteckningen över akut hotade, sårbara, sällsynta eller hänsynskrävande arter, den s.k. ”rödlistan”, placeras kornknarren *Crex crex* i kategorin sårbara arter (Ahlén m.fl. 1996). Detta innebär att artens överlevnad inte anses säkrad på sikt, utan att det sannolikt krävs åtgärder för att bevara kornknarren som svensk häckfågel. Kornknarren är också en av de få europeiska fågelarter som anses vara globalt hotad och har nyligen inkluderats i listan över de mest hotade fåglarna inom EU.

Fram till och med 1800-talet var kornknarren en allmän häckfågel i södra och mellersta Sverige, med mer sporadisk förekomst längre norrut (Risberg 1988). Men redan i slutet av föregående sekel och början av 1900-talet rapporterades lokala minskningar på flera håll. Mellan 1910–1940 var tillbakagången närmast katastrofal, men därefter har beståndet varit mer eller mindre stabilt med 500–1000 spelande hanar per år. En uppskattning baserad på årliga rapporteringar under 1980-talet gav ca 1000 spelande fåglar i Sverige, fördelade på 600 på Got-

land, 250 på Öland och 150 i övriga Sverige (SOF 1990). Vid tre tillfällen har kornknarren varit föremål för riksinventeringar, nämligen 1957, 1968 och senast 1994 (Enemar 1957, Enemar 1969, Pettersson 1995). Riksinventeringen 1994 resulterade i knappt 400 spelande fåglar. Anmärkningsvärt var de låga antalen på Öland och Gotland, med endast drygt 100 individer på respektive ö. Det ska dock poängteras att 1994 sannolikt var ett dåligt år för kornknarren, medan det 1993, som istället var ett ”toppår”, noterades ca 500 spelande fåglar bara på fastlandet (Pettersson 1995). En kraftig minskning är också väldokumenterad i hela Västeuropa, medan det fortfarande finns starka bestånd i den östra delen av utbredningsområdet, framför allt i Ryssland (Green m.fl. 1997b). Det finns flera samverkande orsaker till den kraftiga minskningen. Utdikningen av våtmarker har gjort att lämpliga biotoper har minskat i areal. Ökat användande av gödsel och ökat ensilageuttag har tidigarelagt slåttern, så att kornknarren numera har svårt att hinna producera ungar. Effektiva slåttermaskiner förstör bon, dödar ungar och

ibland också adulta fåglar (Risberg 1988, Green 1995, Green m.fl. 1997b).

Kornknarrens dolda leverne gör den svårstuderad, och få undersökningar har gjorts på arten i Sverige. Alnås (1974) samlade med hjälp av fångst-återfångst-metoden in ett digert material om ortstroheten hos gotländska kornknarrar. Uppgifter om biotopval i det moderna jordbrukslandskapet är i stort sett begränsat till det material som erhöles i samband med riksinventeringen 1968 (Enemar 1969). Utvecklingen av radiosändarteknik har emellertid på senare år möjliggjort studier av kornknarrens förhållanden under häckningstiden. Den här artikeln presenterar resultat av en sådan radiosändarstudie som startades på södra Öland 1992 i Ottenby fågelstations regi och med ekonomiskt stöd från Världsnaturfonden. Tyngdpunkten i vår undersökning ligger på biotopval och revirstorlek, men vi diskuterar också ortstrohet och ålderstruktur i den studerade populationen.

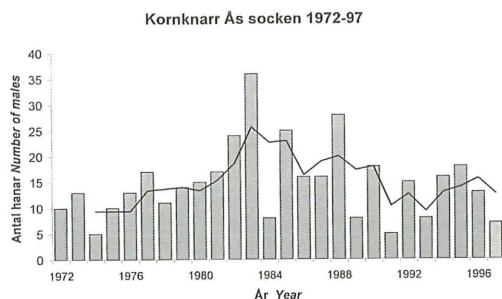
Studieområde och metodik

Studieområdet

Studien har genomförts i Ås och Gräsgårds socknar på södra Öland. Landskapet kan grovt delas in i alvarmark i de västra delarna, strandängar med olika grad av betetryck utmed kusterna och däremellan jordbruksmark. Åkerarealen var 1994 i Ås socken 574 ha och slåttervall för ensilage och höproduktion svarade för 46 % av den uppodlade ytan (SCB 1995). Spannmål, med korn som den dominerande grödan, stod för 33 % av det odlade området. Studieområdet omfattade endast den södra delen av Gräsgårds socken, men av totalt 1270 ha åkerareal i Gräsgård 1994 utgjorde spannmål 47 % och slåttervall 21 %. I Ottenby lund, som är den enda större sammanhängande skogen i studieområdet, spelade under 1960- och 1970-talet kornknarrar årligen i de öppna ängsmarkerna. Men under perioden som den här studien pågått är det endast några kantzoner till Ottenby lund som utnyttjats av ropande kornknarrar. Ås socken har sedan 1972 inventerats på spelande kornknarrar varje år mellan 1–22 juni och med jämförbar metodik (Rodebrand 1976, Pettersson 1994). Efter en ökning i början av 1980-talet kunde en svag minskning skönjas under 1990-talet (Figur 1). Medelvärde var 15 spelande hanar, med stora fluktuationer mellan åren.

Metodik

Hanarnas spelperiod är anpassad till att honorna lägger två kullar, vilket innebär en lång häcknings-säsongs (Green m.fl. 1997b). I medeltal har den första kornknarren på södra Öland hörts 16 maj (Pettersson 1992) och det är först i mitten av juli som spelintensiteten minskar. Hanarna hörs sporadiskt också under dagtid, men en effektiv täckning erhålles med nattliga inventeringar mellan 23.00–03.00 (Hudson m.fl. 1990, Pettersson 1995). Under studieåren 1992–97 har Ås socken inventerats nästintill varje natt med lämpligt väder under perioden 15 maj–15 juli. Enstaka nattinventeringar har genomförts utanför denna period, som tidigast 12 maj och som senast 30 juli. Sammanlagt har det gjorts 223 inventeringar med i genomsnitt 37 besök/år. Nattavlyssningen har följt en fixerad rutt och området har kunnats täckas in med hjälp av befintliga vägar. Nätter med frisk vind har undvikits, eftersom det då är svårt att höra ropande fåglar, speciellt om observatören har vinden i ryggen. Gräsgårds socken har avlyssnats mer sporadiskt och med olika intensitet mellan åren. Gräsgård blev bäst inventerad åren 1994–97. Varje spe-



Figur 1. Antal spelande kornknarrar 1–22 juni i Ås socken 1972–97 vid inventering med jämförbar metodik (Rodebrand 1976, Pettersson 1994). Trendlinjen visar glidande treårsmedelvärden.

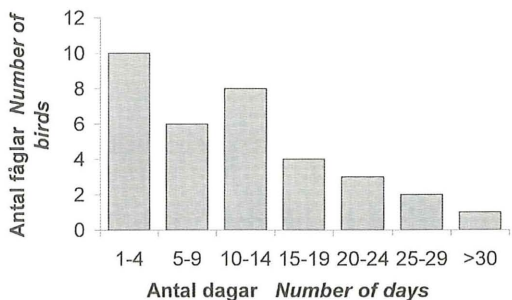
Number of singing Corncrakes from 1 to 22 June at Ås parish in 1972–97 counted with comparable methods (Rodebrand 1976, Pettersson 1994). The trend line shows moving averages of three years.

lande kornknarr har prickats in på en karta och en biotopbeskrivning har gjorts i efterhand under dagtid.

För att följa olika individers rörelser försågs 43 kornknarrshanar med radiosändare under åren 1992–1996. Följningarna varade i medeltal 15,6 dagar ($n=43$; spridning 1–35 dagar). Nio individer tappade av okänd anledning radiosändaren i ett tidigt stadium och tio kornknarrar försvann från området inom ett par dagar. Figur 2 visar hur lång tid 34 hanar spelade i det revir de fångades i, efter att de erhållit sin radiosändare. Av figuren framgår att drygt 50 % av fåglarna stannade kvar i reviret minst tio dagar. Hanarna attraherades med en uppspelning av revirlätet och fångades i slöjnet då de kom flygande för att driva bort ”inkräktaren”. Målsättningen har i första hand varit att fånga alla stationära fåglar i studieområdet. Radiosändaren (PD-2, Holohil System, Ontario, Canada) väger ca 3,8 g (mindre än 3 % av fågelns kroppsvikt) och har limmats fast på kortklippta ryggefjädrar. Räckvidden för dessa sändare är upp till 1 km och fåglarna pejlades in med en bärbar mottagare, oftast varje natt och minst en gång under dagtid fram till början av augusti. Pejlingar under dagtid har tidvis gjorts mer än en gång per dag, men det var då minst en timme mellan pejlingarna. Livslängden på radiosändarna är fem månader och samtliga fåglar som vi kunde följa fram till ruggningen i juli-augusti tappade då radiosändarna.

Vid varje fångstillfälle har åldersbestämning gjorts, baserad på irisfärg, näbbens grad av mörkhet och den grå färgen på huvud och bröst. Vi har dessvärre inget referensmaterial från fåglar ringmärkta som 1K och som senare återfångats vid känd ålder, men vår skala på irisfärgen har gått från olika nyanser av brungrått hos 2K-fåglar till rödororange hos äldre kornknarrar. Återfångster ger stöd för att äldre fåglar har rödaktig iris, mörkare näbb och är gråare på huvud och bröst (se också Salzer & Schäfer 1997). Ett problem är att enstaka 3 K-fåglar har en irisfärg som liknar den hos 2 K-fåglarna. Förutom att fåglarna ringmärkts har följande biometriska mått insamlats; maximal vinglängd (enligt Svensson 1992), näbblängd till fjäderfästet, näbblängd till skallbasen, samt tarslängd och vikt.

En hane har ansetts vara stationär på sin spelplats när den spelat minst tio dagar under perioden 25 maj–10 juli. Det senare datumet har valts för att de första hanarna då har inlett sin ruggning och därmed också tystnat. Tidigare radiosändarstudier har visat att hanarna är mycket trogna sin spelplats (Stowe & Hudson 1991a), men vi har bedömt en fågel som har flyttat sin spelplats upp till 100 m som kvar inom det



Figur 2. Antal dagar kornknarrar ($n=34$) spelade i det revir de fångades i efter att de fått radiosändare påsatt.

Number of days Corncrake males ($n=34$) were singing in the territory where they were trapped after fitted with radio transmitters.

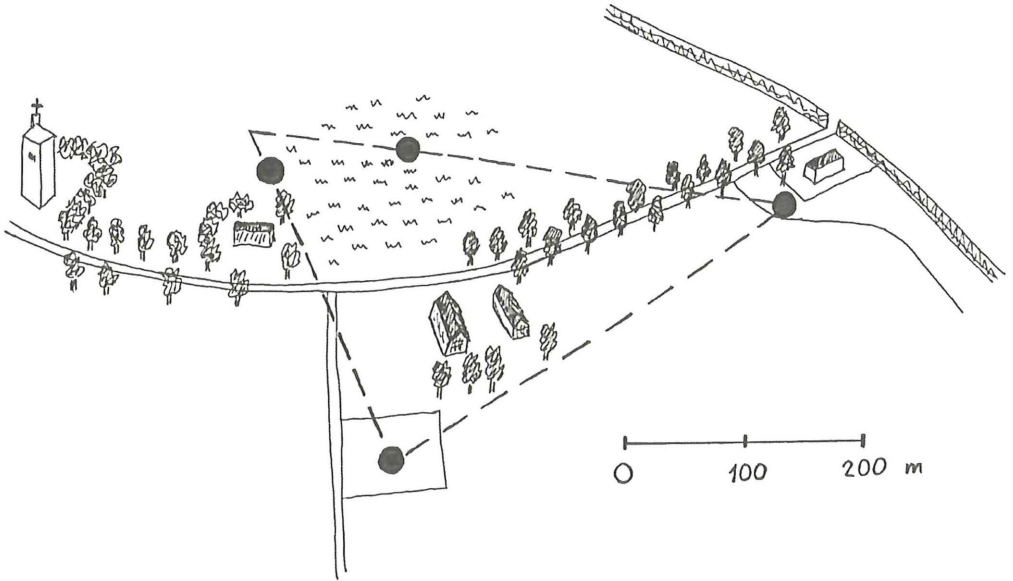
urprungliga reviret. Vi har vid bedömning av revirkvalitet kallat revir som hållit stationära fåglar under minst två studieår för ”stationära” revir och alla andra för ”tillfälliga” revir. Ytan i en hanes rörelseområde, hans hemområde, har beräknats utifrån extrempunkterna från pejlingarna. Där en hane har följts i mer än ett revir har medelvärdet av hemområdets storlek använts i den statistiska analysen. Två individer var stationära i flera revir samma säsong och en tredje hane var stationär i olika revir mellan två på varandra följande säsonger.

Resultat

Hemområdets storlek

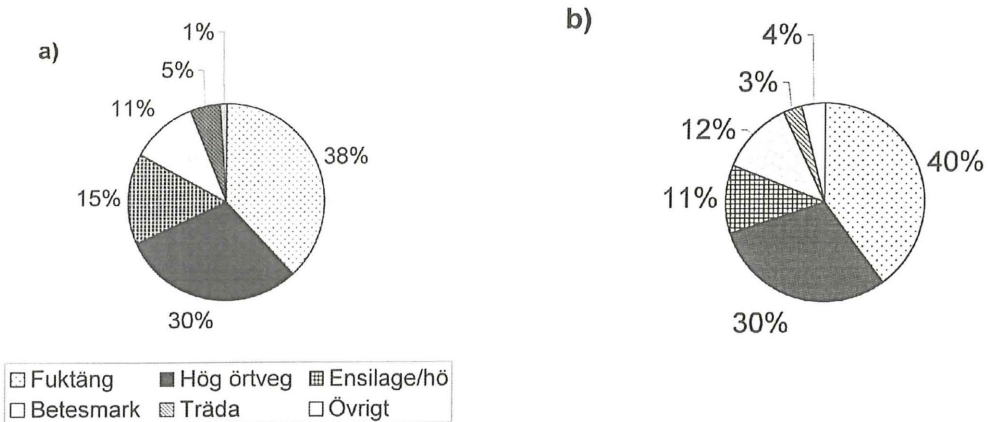
Av 34 radiosändarförsedda kornknarrar som kunnat följas mer än några dagar, var 24 stationära inom minst ett revir. För dessa hanar varierade hemområdenas storlek mellan 1,1 och 13,4 ha med ett medelvärde på 4,8 ha ($n=24$). Det fanns ingen skillnad vid ett t-test ($t_{22} = 0,25$; $p>0,05$) av områdets storlek mellan äldre (3K+) fåglar ($\bar{x}=4,5$ ha; spridning 1,2–7,5; $n=7$) och yngre (2K) fåglar ($\bar{x}=4,9$ ha; spridning 1,1–13,4; $n=17$).

Ett exempel på ett hemområde ges i Figur 3. En äldre fågel som fångades 23 maj 1994 utnyttjade fram till 17 juni ett område på 2,2 ha alldeles intill tältplatsen vid Ås vandrarhem. Efter slätter där flyttade han till starrfuktängen norr om vandrarhemmet, där han spelade fram till 20 juli men tystnade sedan för att starta ruggningen. Merparten av denna tid höll kornknarren till på fuktängen, men gjorde också kortare utflykter till två olika igenväxningsmarker



Figur 3. Hemområdet för en äldre (3K+) kornknarr 17 juni–20 juli 1994. Fyllda cirklar indikerar positioner erhållna från radiopejling.

The home range of an old (3K+) Corncrake from 17 June to 20 July in 1994. Filled circles indicate outermost positions obtained from radio transmitters.



Figur 4. a) Biotopval hos spelande kornknarrar försedda med radiosändare 1992–96 (n=24, 290 pejlingar). Hanar spelande mellan 23.00 och 03.00 har inkluderats. b) Biotopval under dagtid av radioförsändarsedda kornknarrshanor 1992–96 (n=24, 642 pejlingar).

a) Habitat selection of singing Corncrake males fitted with radio transmitters in 1992–96 (n=24, 290 radio tracking observations). Males singing between 23.00h and 03.00h are included. b) Habitat selection during daytime of Corncrake males fitted with radio transmitters in 1992–96 (n=24, 642 radio tracking observations). Fuktäng=wet meadow, hög örtveg=tall herb vegetation, ensilage/hö=silage/hay field, betesmark=pasture, träda=set-aside field, övrigt=other.

varav den ena låg i det föregående reviret. Triangeln som erhålls ger ett rörelseområde med en yta på 4,5 ha. Exemplet indikerar att spelplatsen och födosöksplatsen inte alltid är densamma. Vid flera tillfällen har icke-spelande hanar under dagtid uppehållit sig i områden som överlappat med andra individers områden.

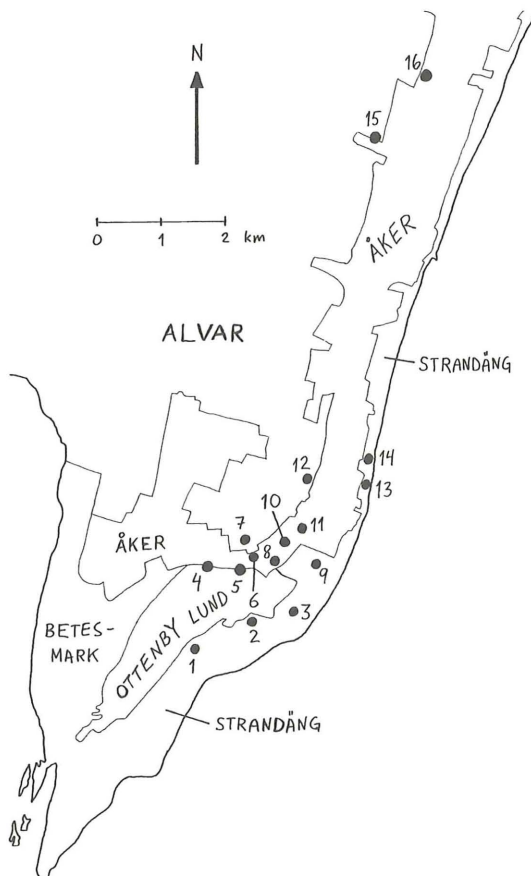
Spelplatser och biotopval

Dygnsföljningar av två individer visade att fåglarna spelade från samma plats under tiden 23.00–03.00. Den biotop i vilken kornknarrarna pejldes nattetid har därför antagits vara densamma under hela natten. Valet av spelbiotop 1992–1996 hos 24 hanar som kunde följas minst tio dagar presenteras i Figur 4a. En individ bar radiosändare mer än tio dagar både 1992 och 1993. Spelbiotopen varierade mellan åren och totalt var fuktängar (38 %) den mest frekventa, följt av hög örtvegetation (30 %) och ensilage/höåkrar (15 %). Vegetationstypen ”hög örtvegetation” dominerades av hundkex *Anthriscus sylvestris* och brännässla *Urtica dioica* och kategorin ”övrigt” inkluderar en spelplats i en kornåker och en annan i en smal kantzon mellan två ensilagefält. Betestrycket var lågt på samtliga spelplatser i biotopen ”betesmark” och dominerande växtarter där var oftast rörflen *Phalaris arundinacea*, brännässla och hundäxing *Dactylis glomerata*, men en fågel utnyttjade en torrbacke som spelplats. Slåttern i studieområdet startades mellan 31 maj och 14 juni under studieåren och merparten av åkervallarna var slagna före midsommar. Upp mot 50 % av de spelande fåglarna utnyttjade ensilageåkrar som spelplats strax före slåttern. Antalet ropande hanar i området minskade efter slåttern, och detta mönster är genomgående för i stort sett alla studieår.

Materialet av pejlingar dagtid redovisas i Figur 4b. Biotopvalet dagtid var mycket likt det som gällde för spelperioden på natten. Den viktigaste skillnaden var att kategorin ”övrigt” i större utsträckning var representerad dagtid. Detta kan förklaras med att kornknarrarna emellanåt utnyttjade andra biotoper, såsom diken och björkdungar, för födosök.

Revir med stationära fåglar minst två av åren

Totalt fanns 16 ”stationära revir” i studieområdet, varav 14 i Ås socken och två i Gräsgårds socken (Figur 5). Spelplatserna har varit näst intill identiska från år till år och en kort biotopbeskrivning är därför av intresse. Drastiska förändringar som ägt rum i de



Figur 5. Karta över studieområdet som sträcker sig från Ölands södra udde till strax söder om Gräsgårds kyrka. Fyllda cirklar med tillhörande nummer hänvisar till ”stationära” Corncrake revir, se text för detaljer. Alvarmarken är delvis en mosaik med inslag av betesmark, ängsmark, brukad åker och skogsdungar.

Map over the study area from the southern point of Öland to south of the church of Gräsgård. Numbers associated with filled circles refer to ”stationary” Corncrake territories, see text for further details. The alvar-ground is partly a mosaic with pasture, meadows, arable land and forest patches. Alvar=alvar-ground, åker=arable land, strandäng=shore meadow, betesmark=pasture, Ottenby lund=deciduous forest.

olika reviren under studieåren, säsongsförekomst och annan viktig information sammanfattas också nedan.

1. Fuktäng på Schäferiängarna

Fuktäng som domineras av gräs med stationära hanar från mitten av juni till slåttern i mitten eller slutet av juli. Förekomst av spelande hane endast

- noterad 1992 och 1993. Det senare året ruggade hanen i ett område med hög örtvegetation intill ett dike som inte slogs vid slåttern.
2. *Ljungbackasjön*
Gräsrisk friskäng med inslag av fuktigare partier med *Juncus* spp. som 1993 och 1994 höll stationära fåglar under hela säsongen. Efter det att området 1996 röjdes upp med avseende på hagtorn *Crataegus* spp., brändes och sattes under hårt betestryck har ingen kornknarr hörts på platsen.
 3. *Sydost om Klockarängen*
Fuktig naturbetesmark som hållit fåglar från början av juni och en bit in i juli under 1993 och 1996, då betestrycket var lågt. Vanliga växtarter är tuvåtäl *Deschampsia cespitosa*, älvväxing *Sesleria caerulea* och flera starrarter.
 4. *N. Lundkanten (Kyrkängen)*
I igenväxningszonen mellan åkermarken norr om N. Lunden och Kyrkängen höll fåglar revir under hela säsongen alla år med undantag av 1996. Åkern har odlats med vall alla åren utom ett, då det odlades stråsäd. Kyrkängen, med dess rikedom av slättergynnade växter, slås i mitten eller slutet av juli, men har för gles vegetation för kornknarr. Istället utnyttjades den högre vegetationen längre in i N. Lunden och igenväxningsmarken med bl.a. brännässla och hundkex. Spelplatsen har ofta varit i en hagtornsbuske.
 5. *N. Lundkanten (ostliga)*
Fyra hundra meter längre österut i samma kantzon fanns det stationära hanar alla sex studieåren, vilket gör reviret unikt. Dessutom har det i likhet med revir i Kyrkängen varit möjligt för hanarna att hålla sitt revir hela säsongen från mitten av maj till slutet av juli. Flera år har de stannat kvar för att rugga. Det som skiljer denna plats från ”grannreviret” är i första hand den högväxta gräsmarken söder om hjortstängslet, som till skillnad från Kyrkängen inte slåttras.
 6. *Ås vandrarhem*
Igenväxningsmarken (60x80 m) söder om Ås vandrarhem domineras av hundkex, brännässla och knylhavre *Arrhenatherum elatius*. Åren 1994–97 har det funnits stationära fåglar i ”rutan”, främst före slåttern. Fuktigare år har detta lilla område tjänstgjort som ruggningsplats, medan fåglarna övergivit platsen efter slåttern under torrare år.
 7. *Starrfuktängen norr om Ås vandrarhem*
Fuktängen som domineras av rävstarr *Carex vulpina* med stråk av älgört *Filipendula ulmaria* har hållit stationära hanar under tre år, 1994–96, efter slåttern vid mitten av juni och framåt. Två år har fåglar ruggat på platsen, häckning konstaterades 1996 och en trolig hona sågs i området 1995.
 8. *N. Lundparkeringen*
I ensilagefältet norr om N. Lundparkeringen har det 1994 och 1995 suttit fåglar fram till slåttern. Båda kornknarrarna bar radiosändare och rörde sig över stora ytor, bl.a. besöktes björkdungarna i N. Lunden.
 9. *Bondängen*
Fuktäng där hanar spelat 1992 och 1993, ända till slutet av juli. Förutom att platsen använts för ruggning båda åren hittades ett bo det första året. Vanliga växtarter är tuvåtäl, älgört och älvväxing. År 1996, som var ovanligt nederbördsrikt i maj, häckade fiskmåsar *Larus canus* och småfläckig sumphöna *Porzana parva* spelade. Övriga år har kreatur betat i området vilket delvis kan förklara frånvaron av kornknarr.
 10. *Karl X:s mur*
Igenväxningsmarken väster om Karl X:s mur har framför allt fungerat som tillflyktsort för kornknarrar efter slåttern. Hela fem av studieåren har fåglar blivit stationära här. Undantaget var 1993 då en hane spelade endast en kortare tid. Området domineras av hundkex, brännässla och björnloka *Heracleum sphondylium*, med mindre inslag av fuktigare stråk med olika starrarter. Ett övervuxet dike passerar mitt genom området.
 11. *Ensilagefält vid Karl X:s mur*
Vallen nordost om Karl X:s mur har hållit snärpande fåglar två år, 1996 och 1997, före slåttern.
 12. *Näsby*
Igenväxningsmarken väster om Näsby dominerar hundkex och brännässla. Reviret har främst varit besatt efter slåttern och fram till mitten av juli, alla år förutom 1995.
 13. *Söder om Näsbybadet*
Nära havsstranden har i den gräsrika friskängen kornknarrar spelat fyra år, 1993–96. Ängen har använts som betesmark för boskap från mitten av juni, vilket förklarar uppträdandet i slutet av maj-början av juni. En speltopp finns också i slutet av juni-början av juli, men de fåglarna har varit kortvariga gäster. Dominerande växtarter är rörflen, brännässla och olika gräs, t.ex. hundäxing.
 14. *Näsbybadet*
Längre norrut men fortfarande söder om Näsbybadet finns ett fuktigare parti på en liknande äng med dominans av brännässla, rörflen och hundkex som hållit spelande kornknarrar fyra år, 1992–93 och 1995–96. Platsen är känslig för betestryck torrare somrar och fåglarna har lämnat platsen senast i början av juli.

15. Eketorp

I tokmarken intill trädesåkern nära Eketorp har stationära fåglar suttit två år, 1992 och 1995, under slutet av maj-slutet av juni. Dessutom har tillfälliga besökare noterats i början av juni under två säsonger.

16. Råbäcken

Lokalen norr om Råbäcken omfattar en trädesåker och en igenväxningszon som domineras av hundkex och brännässla. Tre säsonger, åren 1995–97, har stationära kornknarrar hörts på platsen men 1997 ropade tre hanar samtidigt i åkern under en period i slutet av juni-början av juli. Ungar hittades i mitten av augusti i ett av grannreviren.

Åldersfördelning

I Tabell 1 redovisas antalet fångade hanar i studieområdet 1992–97. Av det uppskattade totala antalet spelande fåglar varje säsong har antalet infångade fåglar varierat mellan 29–52 %. De stationära individerna har fångats med olika effektivitet, som lägst 47 % (1993) och som högst 80 % (1992 och 1995). I totalantalet döljer sig troligen fåglar som flyttat mellan olika revir samma säsong. I de fall vi med säkerhet vet att detta inträffat har bara en spelplats räknats. Sannolikt har vi fångat en något större andel av fåglarna än vad uppskattningarna ovan antyder.

Förutom fördelningen mellan ringmärkta och kontrollerade fåglar kan åldersfördelningen mellan åren utläsas i Tabell 1. Få äldre fåglar (3K+) fångades 1993, 1994 och 1997, hälften var äldre 1992 och 1995 medan 60 % av de infångade kornknarrarna 1996 var gamla fåglar. Totalt har 73 individer ringmärkts och 8 kontrollerats; av dessa 81 fåglar utgjorde 2K-fåglar 59%. Noteras bör att 1994 och 1995, som var de år med flest kontroller, också var de år med högst andel äldre fåglar. Tabell 2 visar att i

genomsnitt något över hälften av de fångade fåglarna i de ”stationära” reviren var äldre, medan de yngre fåglarna dominerade kraftigt (69%) i de ”tillfälliga” reviren.

Ortstrohet

Av åtta mellanårskontroller under sexårsperioden kontrollerades endast en fågel två år efter ringmärkningen. En hane som ringmärktes 1994 återfanns i området 1996 utan att ha fångats året däremellan. Två hanar återvände till ringmärkningsplatsen, en slog sig ner mindre än 100 m från fjolårets revir och en återfångades på samma plats där den ruggade året innan. Fyra kornknarrar förflyttade sig mindre än 2 km från märkplatsen, medan en individ kontrollerades i Gräsgårds socken 12 km norr om fjolårets märkplats i Ås socken. Sex av de återfångade fåglarna har ringmärkts och kontrollerats i ”stationära” revir. En fågel som ringmärktes som 2 K-fågel i ett ”tillfälligt” revir påträffades ett senare år söder om Näsbybadet i ett ”stationärt” revir. Endast en hane har både ringmärkts och återfångats i revir där den varit ensam om att ha varit stationär. Som synes i Tabell 1 har andelen redan ringmärkta individer varierat mellan 0–25 %. Om man bortser från de fångade fåglarna 1997 har 13 % av de ringmärkta kornknarrarna återfunnits i området ett senare år.

Dödsorsaker

Tre av de radiosändarförsedda fåglarna har påträffats döda och alla hittades i början av juli 1993. Ingen av dessa tre återfunna fåglar hade omkommit i samband med slåttern. Dessutom hittades en ringmärkt kornknarr trafikdödad i Näsby. Fågeln hade låtit i dikeskanten flera nätter tidigare, men reviret omfattade också tomten på andra sidan vägen.

Tabell 1. Antal fångade kornknarrar och deras åldersfördelning på södra Öland.

Number of captured Corncrakes and their age distribution on southern Öland, Sweden.

	1992	1993	1994	1995	1996	1997	Totalt
Fångade <i>Captured</i>	12	9	13	14	20	13	81
Ringmärkta <i>Ringed</i>	12	8	13	12	15	13	73
Kontrollerade <i>Controls</i>	0	1	0	2	5	0	8
Äldre (3K+) <i>Old (3K+)</i>	6	2	3	7	12	3	33
Yngre (2K) <i>Young (2K)</i>	6	7	10	7	8	10	48

Tabell 2. Åldersfördelning i "stationära" resp. "tillfälliga" revir. Se text för definitioner på revir.

Age distribution in "permanent" and "temporary" territories. See text for territory definitions.

	Stationära revir <i>Permanent territories</i>		Tillfälliga revir <i>Temporary territories</i>	
	3K+	2K	3K+	2K
1992	4	3	2	3
1993	2	3	0	4
1994	2	5	1	5
1995	4	5	3	2
1996	4	1	8	7
1997	3	0	0	10
Totalt <i>Total</i>	19	17	13	32

Häckning

Det är förenat med svårigheter att påvisa kornknarrshäckningar. Att vi försåg hanar med radiosändare har inte inneburit någon hjälp då hanarna inte deltar i varken ruvning eller ungvårdnad. Honorna för en ytterst diskret tillvaro och avslöjar sig endast sällan med läten. Ungarna tigger visserligen den första veckan efter kläckningen, men blir snabbt självständiga och tystnar då. Två bon med äggskalsrester hittades 1992 och i början av augusti har tre ungfågelskullar setts. Dessutom hittades krossade ägg efter sen slätter i början av augusti 1993. Vid tre av de sex tillfällena har häckning konstaterats i revir som varit besatta av stationära fåglar under minst två år. Två ungfågelskullar påträffades i trädesåkrar med timotej *Phleum pratense* som dominerande växtart och en kull hittades i en starrfuktäng.

Diskussion

Biotoperna i de "stationära" reviren kännetecknas med några undantag av hög örtvegetation, fuktängar och annan mark som undanhållits från slätter. Den rika örtvegetationen är betydelsefull när kornknarrarna anländer i mitten av maj, då gräset på vallfälten ofta inte hunnit växa upp tillräckligt högt för att ge skydd. Områden med rik örtvegetation fungerar också som tillflyktsort efter slättern. De utnyttjade marginalområdena i studieområdet är dock starkt påverkade av kvävetillförsel, vilket tillsammans med en rik jordmån innebär en risk att vegetationen blir för tät. Det kan förklara varför kornknarrar har lämnat "stationära" revir under senare delen av säsongen. En annan förklaring är att födotillgången

där tryter vid längre perioder av värme och torra.

Att fuktängarna dominerar i biotoputnyttjandet beror främst på att merparten av pejlingarna i den biotopen härrör från ett enda år, nämligen 1993, då flertalet av kornknarrarna utnyttjade Schäferriängarna och den närliggande fuktängen Bondängen. Därefter har ökat betetryck och nederbördsrika vårar inneburit att spelande kornknarrar nästan helt saknats i de markerna. Här kommer kornknarren alltså i konflikt med en önskad god hävd till gagn för vadare och betesgynnade växter. Vegetationshöjden har stor betydelse och kornknarrarna är känsliga för bete och undviker oftast ängar som används som betesmark även vid ett tämligen lågt betetryck.

Andra radiosändarstudier har visat att kornknarrar föredrar biotoper där den årliga produktionen av växtmaterial elimineras via slätter, bete eller vinteröversvämningar (Green m.fl. 1997a). "Stationära" revir i igenväxningsmarker och trädesåkrar är därför kanske inte alltid "optimala", utan snarare alternativbiotoper till slättervallarna som oftast slås alltför tidigt för att tillåta lyckade häckningar. Vår studie visar också tydligt att kornknarren undviker sädesfält, som troligtvis är för torra och med ett alltför dåligt födounderlag.

Medelvärdet på hemområdets storlek, knappt 5 ha i vår studie, är lägre än i en studie gjord med radiosändare i Skottland. I den senare studien har ytan på det område där en fågel rört sig under en hel säsong räknats fram och medelvärdet på den ytan var 15,7 ha (Stowe & Hudson 1991a). Tittar man på månadsfördelningen i studien i Skottland erhöles månadsmedelvärden som inte översteg 8 ha. Förutom de fåglar som försvann från vårt studieområde fann vi flera exempel på längre förflyttningar samma säsong. Nästan en tredjedel av kornknarrarna som hade radiosändare lämnade sin första spelplats för en ny spelplats som låg minst en km bort. De längsta kända förflyttningarna var två individer som båda återupptäcktes 7 km från sin tidigare spelplats. Sannolikheten för längre förflyttningar ökar givetvis med tiden fågeln följts. Men det område som ska ligga till grund för åtgärdsförslag i en aktionsplan för kornknarrrens bevarande bör rimligtvis vara den areal som behövs för att kunna genomföra en häckning. Ett revir med god födotillgång och bra vegetationsstruktur som möjliggör häckning på Öland omfattar enligt vårt material 4–5 ha.

Det har föreslagits att kornknarren inte är särskilt ortstrogen sin födelseplats eller tidigare års spelplatser (Stowe & Hudson 1991b). Men kunskaperna om den årliga överlevnaden och spridningen mellan olika områden är bristfälliga (Green m.fl. 1997a). I

vår studie på Öland återfångades 13 % av de ringmärkta fåglarna och med stor variation mellan åren i andelen kontrollerade individer (0–25%). Andra studier har oftast givit lägre återfångstvärden men det är svårt att göra direkta jämförelser på grund av olika fångsteffektivitet. Alnås (1974) återfångade 13,7 % av 204 ringmärkta kornknarrar i en studie på Gotland 1965–73. Elva av hans återfångster (39 %) gjordes inom 500 m från märkplatsen och det längsta avståndet på en mellanårsfångst var 18 km. Alnås tolkade denna återfångstprocent på Gotland som låg och det föranledde honom att misstänka dålig reproduktionsframgång och att den gotländska populationen inte var självreproducerande.

Äldre litteratur, publicerad innan det förekom radiosändarstudier, hävdade att kornknarren skulle vara monogam och producera en kull om 8–12 ägg (Glutz m.fl. 1973, Cramp & Simmons 1980). Idag är det klarlagt att kornknarrshonorna (till skillnad från de flesta andra rallar) ofta parar sig med flera hanar och kan lägga två kullar med i medeltal 10 ägg (Green m.fl. 1997a, Green m.fl. 1997b). Observationer i Skottland indikerar att en mycket hög andel av lagda kullar överlever till kläckningen (Green m.fl. 1997a). Och eftersom ca 50 % av ungarna i Skottland överlevde fram till dess de blev självständiga, borde en hona teoretiskt sett kunna producera 6–8 ungar per häckningssäsong. Kornknarrrens livshistoria kännetecknas därför sannolikt av både hög ungpåproduktion och hög mortalitet hos adulta fåglar, det senare kan tyckas förvånande för en så pass stor fågel.

Trots en viss osäkerhet vid åldersbestämning av kornknarr bedömer vi att åldersfördelningen i vår studie ligger relativt nära sanningen. En del 3K-fåglar kan ha passerat som 2K-fåglar snarare än tvärtom. Det tydligt röda inslaget i iris hos några fångade individer tror vi är typiskt för fåglar med en ålder av minst tre år. Adulternas andel, utslaget på alla sex åren, var 41 %. Detta är ungefär som hos tättingar, t.ex. sävsångare *Acrocephalus schoenobaenus*, där en uppskattning av mortalitetsrisken för adulta sävsångare uppgår till ca 60 % (Bensch 1983). Eftersom kornknarrarna i regel producerar fler ungar/hona än sävsångaren är det kanske inte orimligt att uppskatta mortaliteten för en adult kornknarr till 70 %. Då blir vår åldersfördelning rimlig, kanske till och med i underkant vad beträffar andelen 2 K-fåglar. Om mortaliteten för kornknarrarna antas vara ca. 70 % kommer 100 ungfåglar att resultera i 30 ettåringar, 9 tvååringar, 3 treåringar, 1 fyraåring och 0,3 femåringar. Vid fångst av kornknarrar med en ålder av minst ett år och en fångsteffektivitet på 70

% bör ca. 15 % av de ringmärkta fåglarna kontrolleras ett senare år. Slutsatsen av detta resonemang är alltså att de få kontroller som gjorts på södra Öland faktiskt skulle kunna vara ”normalt” för en kornknarrspopulation med relativt hög ungfågelproduktion. Den höga andelen omärkta äldre fåglar i fångsten talar dock emot detta resonemang och indikerar snarare ett inflöde av individer utifrån. I så fall skulle Ölandspopulationen vara en population med för låg ungpåproduktion för att uppväga mortaliteten hos adulterna.

Det är odiskutabelt att kornknarren årligen häckar framgångsrikt på södra Öland, men det är utifrån vårt material svårt att uttala sig om hur stor den relativa häckningsframgången är. Vi kan dock för tillfället skönja en tendens till minskning av antalet spelande kornknarrar i Ås socken (se Figur 1) med fler ”bottenår” än under 1980-talet. Antalet spelande kornknarrar har också minskat kraftigt i socknarna på östra sidan av Öland norr om Gräsgård, vilket lett till isolering av fåglarna på södra Öland (Pettersson 1994). En liknande utveckling har ägt rum runt Löt på norra Öland. Vår studie bekräftar vikten av biotopvariation och ett mosaikartat jordbrukslandskap för att kornknarren ska kunna fortleva (Flade 1991, Stowe & Hudson 1991a, Schäffer & Münch 1993).

Tack

Stort tack till Thomas Håkansson som ansvarade för fältarbetet i juni 1993. A. Andersson, H. Andersson, D. Andersson, A. Bergman, A. Cassel, M. Hellström, N. Holmqvist, N. Jonzén, C. Karlsson, L. Karlsson, P. Mrose, O. Mörnerud, A. Nyttén, P. Rhönnsstad, M. Rundberg, T. Skoog och J. Waldenström tackas för hängivet arbete i fält vid fångst, radiopejling eller nattinventering. Christian Hjort bidrog med värdefulla synpunkter på manuskriptet och Birger Plagel på Länsstyrelsen i Kalmar var hjälpsam med uppgifter om jordbruksstatistik. Staffan Bensch var vänlig nog att diskutera frågor som i allra högsta grad berör kornknarrar. För ekonomiskt stöd tackas Världsnaturfonden WWF. Detta är meddelande nr 165 från Ottenby Fågelstation.

Referenser

- Ahlén, I. & Tjernberg, M. (red.) 1996. *Rödlistade ryggradsdjur i Sverige - Artfakta*. ArtDatabanken, SLU, Uppsala.
- Alnås, I. 1974. Die Ortstreue der gotländischen Wachtelkönige *Crex crex* (L.). *Ornis Scand.* 5:123–129.
- Bensch, S. 1983. Överlevnaden hos rör- och sävsångare vid Kvismaren. I: *Verksamheten vid Kvismare Fågelstation* 1982: 8–13. Örebro.

- Cramp, S. & Simmons, K. E. L. (eds.) 1980. *The Birds of the Western Palearctic. Vol 2.* Oxford University Press, Oxford.
- Enemar, A. 1957. Gräshoppsångare (*Locustella naevia*) och kornknarr (*Crex crex*) i Sverige år 1957. *Vår Fågelvärld* 16:269–287.
- Enemar, A. 1969. Om förekomsten av kornknarr *Crex crex* i Sverige år 1968. *Vår Fågelvärld* 28:194–198.
- Flade, M. 1991. Die Habitate des Wachtelkönigs während der Brutsaison in drei europäischen Stromtälern (Aller, Save, Biebrza). *Vogelwelt* 112:16–40.
- Glutz von Blotzheim, U. N., Bauer, K. M. & Bezzel, E. 1973. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Band 5.* Akadem. Verlagsges., Frankfurt am Main.
- Green, R. E. 1995. The decline of the Corncrake *Crex crex* in Britain continues. *Bird Study* 42:66–75.
- Green, R. E., Rocamora, G. & Schäffer, N. 1997a. Populations, ecology, threats to the Corncrake *Crex crex* in Europe. *Vogelwelt* 118:117–134.
- Green, R. E., Tyler, G. A., Stowe, T. J. and Newton, A. V. 1997b. A simulation model of the effect of mowing of agricultural grassland on the breeding success of the corncrake (*Crex crex*). *J. Zool., Lond.* 243: 81–115.
- Hudson, A. V., Stowe, T. J. and Aspinall, S. J. 1990. Status and distribution of Corncrakes in Britain in 1988. *British Birds* 83:173–187.
- Pettersson, J. 1993. En kornknarrs öde! *Calidris* 22: 140–144.
- Pettersson, J. 1994. Kornknarren på Öland 1994. *Calidris* 23: 123–127.
- Pettersson, J. 1995. Kornknarren – riksinventeringsart 1994. *Vår Fågelvärld* 54: 23–26.
- Risberg, L. 1988. Kornknarr *Crex crex* L. I: Andersson, S. (red.) Fåglar i jordbrukslandskapet. *Vår Fågelvärld*, Suppl. No.12:183–188.
- Rodebrand, S. 1976. Den öländska nattfågelinventeringen. *Calidris* 5:51–66.
- Salzer, U. & Schäffer, N. 1997. Altersbestimmung von Wachtelkönigen *Crex crex*. *Vogelwelt* 118:135–139.
- SCB. 1995. *Objektiva skördeuppskattningar.* Stockholm.
- Schäffer, N. & Münch, S. 1993. Untersuchungen zur Habitatwahl und Brutbiologie des Wachtelkönigs *Crex crex* im Murnauer Moos/Oberbayern. *Vogelwelt* 114:55–72.
- SOF. 1990. *Sveriges Fåglar.* 2:a uppl. Stockholm.
- Stowe, T. J. & Hudson, A. V. 1991a. Radio telemetry studies of Corncrake in Great Britain. *Vogelwelt* 112: 10–16.
- Stowe, T. J. & Hudson, A. V. 1991b. Corncrakes outside the breeding grounds, and ideas for a Conservation strategy. *Vogelwelt* 112: 103–107.
- Svensson, L. 1992. *Identification Guide to European Passerines.* Fourth edition. Stockholm.
- Tyler, G. A. & Green, R. E. 1996. The incidence of nocturnal song by male Corncrakes *Crex crex* is reduced during pairing. *Bird Study* 43:214–219.

Summary

Habitat choice, home range size and site fidelity of the Corncrake Crex crex on Öland, Sweden: a radio telemetry study

The long-term survival of the Corncrake is considered to be threatened in Sweden (Ahlén et al. 1996). As in other countries in western Europe, the species has suffered a strong decline in Sweden. At three occasions the Corncrake has been subject of nationwide surveys, in 1957, in 1968 and in 1994 (Enemar 1957, Enemar 1968, Pettersson 1995). The survey in 1994 resulted in c. 400 singing males. Noteworthy were the low numbers on Öland and Gotland, the strongholds of the species in Sweden. However, the previous year, in 1993, c. 500 singing males were reported from the Swedish mainland only, and the total sum was estimated at c. 800 males (Pettersson 1995). Loss of wetlands, mechanization of mowing and increased fertilization resulting in earlier mowing dates are important threats to Corncrake populations (Risberg 1988, Green 1995, Green et al. 1997a). In this article we present the results of a radio telemetry study carried out on southern Öland, south-eastern Sweden in 1992–97. Main topics are home range size, habitat selection, age structure and site fidelity.

Study area and methods

The study area consisted of Ås and Gräsgård parishes on southern Öland. The landscape is divided into alvar-ground (limestone-heaths mostly covered with grasses and bushes) in the western parts, shore meadows with different grazing pressures along the coast and agriculture in between. The agricultural area at Ås parish was 574 ha in 1994 and 46 % of the field area consisted of grassland for hay and silage production (SCB 1995). Cereals were grown in 33 % of the field area. At Gräsgård, 47 % of 1270 ha agricultural area was cereals and 21 % was hay/silage fields. The number of singing Corncrakes has been surveyed 1–22 June with the same method on a yearly basis at Ås parish since 1972 (Rodebrand 1976, Pettersson 1994). After a peak in mid 1980s there was a tendency of a decrease during 1990s (Figure 1). Average number was 15 singing males, with large annual fluctuations.

On average, the first singing Corncrake on southern Öland has been registered on 16 May (Pettersson 1992). In 1992–97, Ås parish was surveyed almost every night with suitable weather (no strong wind

force) from 15 May to 15 July. In total 223 surveys were carried out with on average 37 night visits/year. Night checks were done by car along a fixed route. At Gräsgård parish night checks were more occasional, best surveyed in 1994–97. Each singing Corncrake was located on a map and later a habitat description of the calling site was carried out in the field.

Forty-three males were fitted with radio transmitters (3.8g PD-2, Holohil System, Ontario, Canada) glued to the feathers on the birds' back. Birds were followed for on average 15.6 days ($n=43$; range 1–35 days). Nine birds lost their transmitters at an early stage. Figure 2 shows the number of days 34 males were singing in the territory where they were captured, after fitted with radio transmitters. Captured birds were aged on the basis of iris colour, the darkness of the bill and the grey tone on the head and breast. We have no references to studies of birds ringed as first year birds and later captured in their second year, third year and so forth. However, birds captured another year support that older birds (3K+) have a red iris colour, darker bill and more grey on head and breast (see also Salzer & Schäffer 1997). A male was considered stationary in a territory when singing for at least ten consecutive days and within a 100 m radius from the first recorded calling site during 25 May–10 July. The quality of the territories was assessed by the number of seasons it contained stationary birds. Territories with stationary males for at least two years are called "permanent" and the rest are called "temporary". The area of a home range was calculated from the outermost positions collected from radio-tracking.

Home range size

Twenty-four males with radio transmitters were considered to be stationary in their territories. The home range size varied between 1.1 and 13.4 ha ($\bar{x}=4.8$ ha, $n=24$). There was no difference in the home range between old (3K+) and young (2K) birds (t -test, $t_{22}=0.25$; $p>0.05$). An example of a 4.5 ha home range of an old Corncrake in 1994 is given in Figure 3.

Habitat selection

When singing at night, Corncrakes showed a preference for wet meadows dominated by grass (Figure 4a). They also favoured abandoned marginal zones with *Anthriscus sylvestris* and *Urtica dioica* and silage fields. The grazing pressure was low in all

calling sites located in "pastures" and the most frequented plants there were *Phalaris arundinacea*, *A. sylvestris* and *Dactylis glomerata*. Radio-tracking during daytime showed that the habitat preference was very similar the one at night (Figure 4b). However, habitats as ditches and small forests were utilized for foraging.

In Figure 5 the 16 "permanent" territories at Ås and Gräsgård parishes are presented on a map. The calling sites were almost identical between years. The only territory with stationary males all six years was number 5 in Figure 5. The calling site of that territory was most often in the marginal zone between the silage field to the north and the grass meadow to the south. In several of the study years males have been moulting in this territory, but no breedings have been confirmed.

Age distribution

Table 1 shows the number of captured Corncrake males in the study area in 1992–97. The stationary birds were captured by different efficiencies, ranging from 47 % (in 1993) to 80 % (in 1992 and 1995). Table 1 also shows the age distribution between years. Few of the captured birds in 1993, 1994 and 1997 were old (3K+), 50 % was old in 1992 and 1995, while in 1996 six out of ten males were old. Table 2 shows that on average just more than 50 % of the captured birds in the "stationary" territories were old (3K+), while young (2K) males dominated (69%) in the "occasional" territories.

Site fidelity and deaths

Of eight Corncrakes that returned to the study area, only one was captured again two years after it was ringed. Two males returned to the ringing site, one was captured less than 100 m from the calling site from the year before and one was captured in the previous year's moulting area. Four other males moved less than 2 km from previous year's ringing site and another bird was captured 12 km to the north the year after ringing. Six of the birds that returned were both ringed and captured again in "stationary" territories. Excluding the males captured in 1997, 13 % of the ringed Corncrakes has been found again in the area another year.

Three of the radio-tagged Corncrakes were found dead in early 1993. None of these tagged birds had been killed during mowing activities. Also, a ringed but untagged male was killed by road traffic.

Breeding

Unfortunately the male does not participate in the incubation of eggs or the feeding of young, hence radio-tagged males did not provide information on nest-site locations. Two nests with parts of eggshells were found in 1992, and three broods with chicks have been discovered, all located in early August. Furthermore, crushed eggs after late mowing were found in early August 1993. Three out of six confirmed breedings have been in "permanent" territories. Two broods with young were located in set-aside fields with *Phleum pratense* as dominating plant species, and one brood was found in a meadow dominated by *Carex* spp.

Discussion

The habitats in the "permanent" territories are characterized by tall vegetation that are excluded from hay mowing. This vegetation is important when Corncrakes establish territories at arrival in mid May. However, in 1993 Corncrakes mainly utilized wet grass meadows that in later years have been heavily grazed to benefit several wader species.

Other radio telemetry studies have shown that Corncrakes prefer habitats where the yearly production of plant material is eliminated by mowing, grazing or flooding (Green et al. 1997b). "Permanent" territories in marginal areas and set-aside fields are perhaps not always "optimal", but rather alternative habitats to hay fields that often are mown too early to allow any successful reproduction. The mowing in the study area started between 31 May to 14 June and the majority of silage and hay fields were cut before 25 June. The number of calling males decreased almost every year in the area after the mowing was accomplished.

Our data suggest a territory of 4–5 ha for the Corncrake to breed successfully on southern Öland. This is lower than in a study in Scotland, where the average area of the home range was 15.7 ha (Stowe & Hudson 1991a). However, a closer look at the monthly average home range size in Scotland gave values that did not exceed 8 ha. Almost a third of the

tagged Corncrake males on Öland moved to a new calling site more than 1 km away.

It has been suggested that the Corncrake is not faithful its birth place or previous year's breeding area (Stowe & Hudson 1991b). In our study, 13 % of ringed birds were found again in subsequent years. Most other studies have even lower retrap values, but comparisons are difficult due to different ringing efforts. We discuss our results in the perspective of high production of young and high adult mortality of Corncrakes (Green et al. 1997a, Green et al. 1997b).

Even considered the uncertainty involved in the method of age determination, we believe that the age distribution found in our study is near the real one. Some third year birds might have been identified as second year males rather than the other way round. The age distribution found on Öland is similar to several passerines, e.g. Sedge Warbler *Acrocephalus schoenobaenus* (Bensch 1983). If we assume an annual adult mortality of 70 %, 100 first-year Corncrakes will result in 30 second-year, 9 third-year, 3 fourth-year, 1 fifth-year and 0.3 sixth-year birds. If we capture birds at the age of one year and older, and with a capture efficiency of c. 70 %, about 15 % of ringed birds should be retrapped a subsequent year. In other words, the low retrap rate found on Öland could be "normal" for a Corncrake population with relative high reproduction of young. On the other hand, the high proportion of unringed old (3K+) birds indicates an influx of Corncrakes from other areas.

Without doubts, Corncrakes are still breeding successfully on southern Öland. However, our study can not provide information about the relative reproductive success. In Figure 1 there was a slight tendency of a decline in number of singing males at Ås during the last decade. The number of calling males has decreased along the east coast of Öland and the majority of Corncrakes on Öland is more or less restricted to two isolated "subpopulations" (Pettersson 1994). Our study confirms the importance of a habitat mosaic in the agricultural landscape for the Corncrake to thrive (Flade 1991, Stowe & Hudson 1991a, Schäffer & Munch 1993).

Habitat distribution during the post-breeding and post-fledging period in the Reed Warbler *Acrocephalus scirpaceus* and Sedge Warbler *A. schoenobaenus* depends on food abundance

NIKITA CHERNETSOV

Abstract

Habitat selection in Reed and Sedge Warblers in late summer and autumn was studied on the basis of trapping in several sites along the Courish Spit. The study revealed that during the period of post-breeding and post-fledging movements birds, especially juveniles, were strongly associated with patches where their preferred food, plum aphids, was most abundant. Both Reed and Sedge Warblers were much more abundant in wet reedbeds where more aphids were recorded, although many nests occurred in dry reed. The Reed Warbler re-distributed itself within reedbeds, whereas the Sedge Warbler moved into reed stands from breeding sites in nearby sedge and shrub, thus

making a more significant shift in habitat selection between the breeding and post-breeding periods. The association of birds with concentrations of their prey suggests that the purpose of post-breeding and especially post-juvenile movements is to find sites which are most suitable for completing moult and pre-migratory fattening.

Nikita Chernetsov, Biological Station Rybachy, Zoological Institute, Universitetskaya nab. 1, 199034 St. Petersburg, Russia

E-mail: Rybachy@bioryb.koenig.su

Received 15 July 1998, Accepted 26 October 1998, Editor: S. Bensch

Introduction

In the avian life cycle the period of post-fledging movement is usually defined as the time between parental independence and the onset of autumn migration. The post-breeding period in adults occurs between the end of parental care and autumn migration (Sokolov 1997). The pattern and scale of such movements may differ significantly even in taxonomically and ecologically similar species (Grüll & Zwicker 1981). Shifts in diet and habitat preference may also occur (Dolnik 1982, Ormerod 1990). The post-fledging period has previously been poorly studied, primarily due to methodological difficulties (Baker 1993, Vega Rivera et al. 1998). At this time birds are often inconspicuous, call infrequently, are more mobile and leave the study area quickly. The post-fledging period is of importance for survival of first-year birds and subsequent distribution during the following breeding season. Some passerines are believed to imprint future breeding areas during this period (Sokolov 1997).

The aim of the present study was to investigate the pattern of habitat selection in Reed *Acrocephalus*

scirpaceus and Sedge Warblers *A. schoenobaenus* during the period of post-breeding and post-fledging movements. The pattern was compared with the abundance of plum aphids *Hyalopterus pruni* which is an important prey species for Sedge and Reed Warblers (Bibby & Green 1981, Koskimies & Saurola 1985, the present paper). The hypothesis was tested that birds are more abundant at sites with higher aphid scores. The body mass of birds trapped at rich and poor sites were also compared.

Study area, material and methods

My study was conducted between July and September in 1997 on the Courish Spit in the Kaliningrad Region (Russia). Four study sites were chosen, located up to 26 km apart (Figure 1), where 'active trapping' of Reed and Sedge Warblers was done. During active trapping, mistnets are placed in the sample site, then several people walk towards the nets, flushing the birds into the nets. This method differs considerably from 'passive trapping' which is applied in standardised longterm trapping programs (Berthold & Schlenker 1975, Berthold et al.

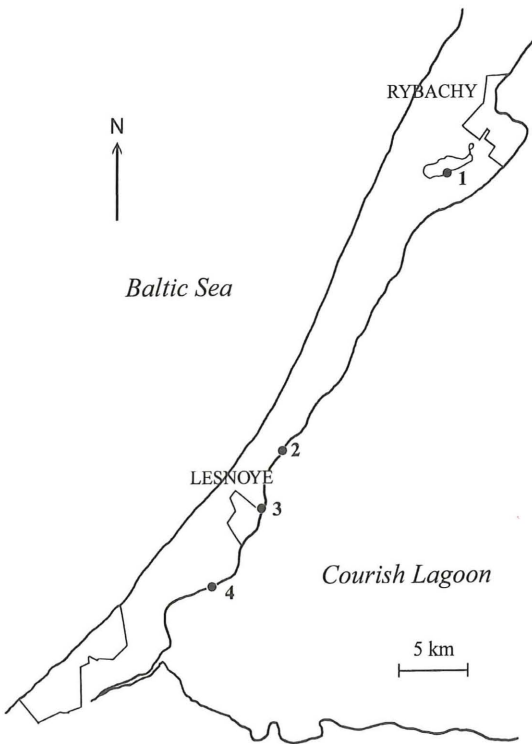


Figure 1. Map of the Courish Spit. Numbers 1–4 indicate the study sites.

Karta över Courish Spit. Stifforna 1–4 anger studielokalerna.

1991, Bairlein et al. 1995), where the flushing of birds is not allowed. Active trapping permits only broad comparisons among trapping data. On the other hand, it allows quick and efficient trapping of birds in the sample area. This method is especially efficient in the afternoon, when the activity of the birds decreases and foraging activity is often restricted to a very limited locality. Moreover, birds are handled immediately after capture. Although no quantitative estimate of capture efficiency is available, when several successive attempts are done it becomes obvious that this method results in a high capture rate of available birds. In isolated patches of suitable habitats, active trapping enables the capture of the majority of birds present, even on the first attempt.

The following study sites were chosen (Figure 1):

Site 1 is a lake 2 km from the village of Rybachy (reedbeds along the southern shore).

Site 2 is situated in a reed bed along the shore of the Courish Lagoon, about 50 m broad, near the Museum of Nature of the National Park, 'Courish

Spit'.

Site 3 is situated in a reed bed along the shore of a lagoon near the village of Lesnoye.

Site 4 is an extensive reedbed along the shore of a lagoon 7 km north of the start of the Courish Spit.

At site 4 birds were trapped both in the reedbed on the shore and in the water, up to 60–70 metres into the lagoon. The first session took place on 8 July, and the last on 22 September when numbers of *Acrocephalus* warblers dropped dramatically. A total of 11 sessions were conducted, three in July, five in August, and three in September. Although only a rough comparison was possible, every attempt was made to keep the effort similar across all sites, and greater than tenfold differences in counts were assumed to indicate distinct trends.

All trapped birds were ringed, aged and sexed. Wing-length was measured and fat and muscle scores were taken. Fat scoring followed Kaiser (1993). Moulting scoring followed the standard procedure of the ESF programme (Bairlein et al. 1995) which allows to distinguish between the beginning of moulting, active moulting, finishing moulting, and completed moulting.

Before and between trapping sessions the study areas were searched for nests of *Acrocephalus* warblers and young were later ringed in the located nests. A total of 378 ringed Reed Warblers and ten Sedge Warblers fledged.

In parallel with bird trapping, estimates of plum aphid abundances were done at each site. Plum aphids are believed to be the main prey of the Sedge Warbler in Europe in late summer and autumn (Bibby & Green 1981, Koskimies & Saurola 1985). In the diet of the Reed Warbler plum aphids are considered to be less important (Bibby & Green 1981). Methods of aphid collection and estimation of abundance followed Shaposhnikov (1952). In every sample site the number of colonies on 20 reed stems was counted, along with the number of plum aphids in 20 colonies. Average number of aphids in a colony was used as an estimate of aphid abundance.

Results

Aphids

Aphid abundance is presented in Table 1 and shows a clear distinction between sites with low or zero aphid counts (dry sites) and those with consistently high counts (wet sites). Study sites can thus be divided into two groups, those practically without aphids (sites 2 and 4 [dry]) and those with aphids

Table 1. Mean aphid scores (\pm SD) at each site between July and September in 1997.

Genomsnittligt bladlusindex (\pm SD) vid de olika lokalerna mellan juli och september 1997.

Dates <i>Datum</i>	Site <i>Lokal</i>				
	1 (wet)	2 (wet)	3 (dry)	4 (dry)	4 (wet)
18 July	–	–	–	14 \pm 8	–
22 July	–	–	–	23 \pm 22	–
3 August	50 \pm 41	–	0	0	–
9 August	61 \pm 41	–	0	0	–
18 August	57 \pm 41	110 \pm 16	0	17 \pm 5	108 \pm 31
22 August	55 \pm 35	80 \pm 50	0	0	152 \pm 42
31 August	106 \pm 74	130 \pm 52	0	0	175 \pm 70
4 September	95 \pm 26	135 \pm 46	0	0	102 \pm 54
12 September	61 \pm 22	53 \pm 24	0	0	77 \pm 18
20 September	48 \pm 12	70 \pm 39	0	0	72 \pm 47

present (sites 1, 2, and 4 [wet]). At site 4 (dry) the aphid colonies were recorded until mid August but subsequently disappeared, probably due to high temperatures in late July and August. No colonies were recorded at site 3. Humid conditions prevailed at the remaining sites, and high aphid counts were evident.

Reed Warbler

A total of 97 adults were trapped, and the totals for each site are shown in Table 2. In July and early August nearly all adults were caught near their nests and numbers were similar at dry and wet sites (46 and 43 birds respectively). After 10 August, when the majority of birds were in pre-migratory state,

only eight adults were trapped, of which seven were at wet sites where aphids were abundant. During this last period, adults remaining in the breeding area concentrated in places where aphids were abundant. The average body mass (\pm SD) of adults trapped after 10 August was 14.1 \pm 1.24 g (n=8).

Of the 85 juveniles, 13% were trapped in the vicinity of nests at an age when not able to fly properly and probably still dependent of their parents (eleven birds still having flight feathers growing and post-juvenile moult commencing). The remaining birds were caught after gaining independence. Of the juveniles trapped when in an advanced stage of moult, more than 90% were trapped at wet sites with aphids (69 out of 73). For example, at site 4 the reedbeds along the shore (where all nests were

Table 2. Total number of Reed and Sedge Warblers trapped at each site during 1997. The trapping effort was similar across sites (see text).

Totalt antal fångade rörsångare och sävsångare vid de olika lokalerna under 1997.

Site <i>Plats</i>	Soil type <i>Markförhållanden</i>	Reed Warbler <i>Rörsångare</i>		Sedge Warbler <i>Sävsångare</i>	
		adult	1st year	adult	1st year
1	wet / <i>blött</i>	31	33	6	38
2	wet / <i>blött</i>	17	22	0	7
3	dry / <i>torrt</i>	14	1	0	0
4 (dry)	dry / <i>torrt</i>	32	4	0	2
4 (wet)	wet / <i>torrt</i>	2	24	0	28

situated) and in the lagoon were about 30–80 metres apart. From late July and onwards, aphids occurred on the reed in the lagoon, but not on those along shore. Thus, immediately after gaining independence, juveniles moved to the lagoon reeds containing aphids (Table 1). Ten juvenile Reed Warblers ringed as nestlings were subsequently recaptured, eight of them at wet sites.

A total of 58 juveniles were caught at late stages of moult and the first one was trapped on 9 August. The first juvenile Reed Warbler showing completed moult was caught on 17 August and altogether 24 juveniles with completed post-juvenile moult was captured. All individuals that had completed moult were trapped at wet sites. The average body mass of these birds was 14.7 ± 1.42 g ($n=24$), i.e. slightly higher than the average body mass of adults. I compared body mass of juveniles at advanced stages of moult (medium moult, end of moult, moult finished) in different habitats. At the dry sites the average mass was 12.4 ± 0.57 g ($n=4$), and for wet sites 13.6 ± 1.58 g ($n=67$). The difference was not significant ($t=2.49$, $p>0.10$).

Sedge Warbler

A total of six adults and 75 juveniles were trapped, all but two (juveniles) at wet sites (Table 2). The average body mass of adults (13.8 ± 0.41 g) was only slightly greater than for juveniles (13.0 ± 1.38 g, $n=69$, wet sites). The body mass of the two juveniles caught at Lesnoye (dry site) were 12.6 g and 12.9 g, respectively. The abbreviated post-juvenile and post-nuptial moult has limited effect on the physiological status and fat index of Sedge Warblers (Chernetsov 1996), therefore moulting and non-moulting juveniles were combined in calculations. No Sedge Warblers ringed as nestlings were subsequently recaptured.

Discussion

The patterns of occurrence of Reed and Sedge Warblers within the reedbeds are similar during the post-breeding and post-fledging periods. Adults are mainly trapped in the vicinity of nests in breeding habitats. Once parental care ceases, it is likely that adult birds quickly put on fat and begin migration. Early onset of autumn migration in adult Reed and Sedge Warblers has been reported from many sites in Europe and Asia (Insley & Boswell 1978, Gavrillov 1980, Koskimies & Saurola 1985, Leivits & Vilbaste 1990, Chernetsov 1996). This paper suggests that a few

adult Reed Warblers after breeding move from the breeding sites to wet reedbeds with richer food supply. The summer of 1997 was unusually hot and dry at the Courish Spit, and breeding sites dried out and probably became unsuitable for foraging.

Post-fledging movements of juveniles are more pronounced than post-breeding movements in adults. Both Reed and Sedge Warblers were concentrated in places where food was abundant. In reedbeds near Peterhof (St. Petersburg region), juvenile Reed Warblers move from dry reedbeds where most nests are situated, into wet reedbeds, where aphids are much more numerous (V. A. Fedorov, pers. comm.). As food sources are variable and “spatially heterogeneous” (aphid abundance may differ by several orders of magnitude between sites only 50–100 metres apart), the distribution of birds within reedbeds is patchy.

Although the Reed Warbler re-distributes itself during the pre-migratory period within the species-specific habitat (reedbeds, pure or mixed stands), the Sedge Warbler exhibits a more significant shift in habitat selection, from breeding sites in sedge and scrub vegetation into reedbeds (Koskimies 1991, Cramp et al. 1992). Such a shift has been previously reported for this species (Ormerod 1990, Koskimies 1991).

In the absence of high aphid concentrations Sedge Warblers may utilise alternative prey species (Grosch 1995, Chernetsov 1998), although the exploitation of locally superabundant prey is the main foraging strategy of both Reed and Sedge Warblers (Chernetsov & Manukyan, in prep.). On the Courish Spit *Acrocephalus* warblers forage on aphids, their invertebrate predators and parasites. This corresponds to the report from Estonia where *Hyalopterus pruni* is an important prey for both Sedge and Reed Warblers (Mäll 1995).

Body mass of both Reed and Sedge Warblers was higher than reported from a number of Baltic and Scandinavian sites (Leivits & Vilbaste 1990, Celmins 1990, Hall 1996). Individuals that had completed moult may accumulate much fuel for migratory flights at sites with abundant prey. It should be noted however that differences in body mass of birds within the same habitat, at sites differing in prey abundance, suggest that considerable variation in the condition of individual birds occur within sites. Juveniles capable of tracking locally superabundant food sources have an advantage for performing energy-consuming moult (Reed Warbler) and pre-migratory fattening (both species). Within site variation in average body mass of birds complicate

comparisons of body mass of birds between geographically distant sites (Bibby & Green 1981, Bairlein 1991, Chernetsov 1996).

The association of birds with prey concentrations suggests an important role of food for the understanding of patterns in post-fledging movements of *Acrocephalus* warblers. The purpose of these movements is to locate sites most suitable for providing resources to complete moult and pre-migratory fattening. My study on the *Acrocephalus* warblers supports the suggestion that foraging optimisation plays a role in determining post-fledging movements (Mikhejev 1961, Vega Rivera et al. 1998).

Acknowledgements

I am most grateful to all people who participated in the trapping sessions, in particular to Nikolay Titov, Dmitry Revykin, and Konstantin Bulyuk. I am also grateful to Dr. Andranik Manukyan for aphid data and for entomological consultation. The advice of Dr. Casimir Bolshakov helped much to revise earlier drafts. Dr. Staffan Bensch, Dr. Bengt-Olov Stolt, and an anonymous reviewer made suggestions that were very useful to improve the paper. Rosemary Setchfield polished the English.

References

Bairlein, F. 1991. Body mass of Garden Warblers (*Sylvia borin*) on migration: a review of field data. *Vogelwarte* 36: 48–61.

Bairlein, F., et al. 1995. *European–African Songbird Migration Network. Manual of field methods*. Wilhelmshaven.

Baker, R.R. 1993. The function of post–fledging exploration: a pilot study of three species of passerines ringed in Britain. *Ornis Scand.* 24: 71–79.

Berthold, P., Fliege, G., Heine, G., Querner, U. & Schlenker, R. 1991. Wegzug, Rastverhalten, Biometrie, und Mauser von Kleinvögeln in Mitteleuropa. *Vogelwarte* 36 (Sonderheft): 1–221.

Berthold, P. & Schlenker, R. 1975. Das “Mettnau–Reit–Illmitz–Programm” – ein langfristiges Vogelfangprogramm der Vogelwarte Radolfzell mit vielfältiger Fragestellung. *Vogelwarte* 28: 97–123.

Bibby, C.J. & Green, R.E. 1981. Autumn migration strategies of Reed and Sedge Warblers. *Ornis Scand.* 12: 1–12.

Celmins, A. 1990. Preliminary results of “Acroproject” in Latvia. *Baltic Birds*, 5(1): 67–70.

Chernetsov, N. 1996. Preliminary hypotheses on migration of the Sedge Warbler (*Acrocephalus schoenobaenus*) in the Eastern Baltic. *Vogelwarte* 38: 201–210.

Chernetsov, N. 1998. Diet of Sedge Warblers *Acrocephalus schoenobaenus* during autumn migratory season. In: Adams, N. J. & Slotow, R. H. (eds) Proc. 22nd Int. Ornithol. Congr., Durbán. *Ostrich* 69:369.

Dolnik, T.V. 1982. Feeding behaviour and food utilization in the Chaffinch. In: *Population ecology of the Chaffinch. Proc. Zool. Inst.* 90: 18–40 (in Russian).

Fedorov, V.A. 1990. Sedge Warbler – *Acrocephalus schoenobaenus*. In: *Moult of passerines of north–western USSR*, pp. 85–88. Leningrad Univ. Press, Leningrad (in Russian).

Gavrilov, E.I. 1980. On autumn passage of warblers in lower Turgai River (Kazakhstan). In: *Bird migration in Asia*, pp. 227–238. Donish, Dushanbe (in Russian).

Grosch, K. 1995. *Die Nahrungszusammensetzung rastender Kleinvögel auf der Halbinsel Mettnau*. Diplomarbeit Univ. Bayreuth.

Grüll, A. & Zwicker, E. 1981. Nachbrutzeitliche Ortsveränderungen von Schilfrohrsänger (*Acrocephalus schoenobaenus*) und Teichrohrsänger (*A. scirpaceus*). *Egretta* 25: 23–26.

Insley, H. & Boswell, R.C. 1978. The timing of arrivals of Reed and Sedge Warblers at south coast ringing sites during autumn passage. *Ringling & Migration* 2: 1–9.

Hall, S. The timing of post–juvenile moult and fuel deposition in relation to the onset of autumn migration in Reed Warbler *Acrocephalus scirpaceus* and Sedge Warbler *Acrocephalus schoenobaenus*. *Ornis Svecica* 6: 89–96.

Kaiser, A. 1993. A new multi–category classification of subcutaneous fat deposits on song birds. *J. Field Ornithol.* 64: 246–255.

Koskimies, P. 1991. *Acrocephalus schoenobaenus* – Schilfrohrsänger. In: *Handbuch der Vögel Mitteleuropas* (eds. U.N. Glutz von Blotzheim & K.M. Bauer), pp. 291–340. Aula, Wiesbaden.

Koskimies, P., Saurola, P. 1985. Autumn migration strategies of the Sedge Warbler (*Acrocephalus schoenobaenus*) in Finland: a preliminary report. *Ornis Fennica* 62: 145–162.

Leivits, A. & Vilbaste, H. 1990. Ülevaade roolindude rändeurimisprogrammi «Acroproject» töötulemustest 1987. aasta sügelsel. *Loodesevaatlusi* 1988 I: 105–124.

Mäll, K. 1995. *Roolindude (Acrocephalus) rändstrateegiatest Eestis*. Diploma thesis, Univ. Tartu.

Mikhejev A.V. 1961. Roaming of birds after nesting and causes thereof. In: *Ecology and migrations of birds in the Baltic. Proc. 4th Baltic Ornithol. Conf.*: 263–266 (in Russian).

Ormerod, S. 1990. Time of passage, habitat use and weight changes of *Acrocephalus* warblers in a south Wales reedswamp. *Ringling & Migration* 11: 1–11.

Redfern, C.P.F. & Alker, P.J. 1996. Plumage development and post–juvenile moult in the Sedge Warbler *Acrocephalus schoenobaenus*. *J. Avian Biol.* 27: 157–163.

Shaposhnikov, G.H. 1952. *Instruction for collecting aphids*. Moscow (in Russian).

Sokolov, L.V. 1997. *Philopatry of migratory birds*. Hardwood Acad. Publishers, London.

Vega Rivera, J.H., Rappole, J.H., McShea, W.J. & Haas, C.A. 1998. Wood thrush postfledging movements and habitat use in northern Virginia. *Condor* 100: 69–78.

Sammanfattning

Habitatutnyttjande under efterhäckningstiden hos rörsångare Acrocephalus scirpaceus och sävsångare A. schoenobaenus i relation till riklig tillgång på föda.

Efterhäckningstiden är en dåligt studerad period i fåglarnas årscykel, framförallt beroende på metodologiska svårigheter (Baker 1993, Vega Rivera et al. 1998). Under efterhäckningstiden för fåglarna ett tillbakadraget liv, och är inte lika hårt knutna till ett visst område som under häckningstiden, vilket gör dem svårare att följa i fält. Efterhäckningsperioden är dock ingalunda en parentes i årscykeln – då utförs flera aktiviteter som är viktiga för den fortsatta överlevnaden (ruggning och fettpålagring inför flytningen) och förberedelser inför den kommande häckningssäsongen (sökande efter möjliga häckningsplatser).

Studien genomfördes mellan juli och september 1997 vid Courish Spit (Kaliningrad, Ryssland). Fyra studieområden valdes inom ett område som spänner 26 kilometer i nordsydlig riktning längs Östersjöns sydöstra strand (Figur 1). På dessa platser utfördes "aktiv" fångst av rörsångare och sävsångare. Med aktiv fångst avses här att nät sattes upp i vassmiljö, varefter de fåglar som gömde sig i vegetationen skrämdes in i näten. Denna metod har visat sig mycket effektiv vad gäller att fånga lokala fåglar som ofta har små födosöksområden. Parallellt med nätfångsten räknades förekomst av bladlöss (*Hyalopterus pruni*) vid de olika lokalerna. Tidigare under samma säsong hade de fyra lokalerna noggrant genomsökts efter bon av *Acrocephalus* sångare.

Av Tabell 1 framgår att tillgången på bladlöss var mycket högre bland vass som stod blött jämfört med vass på torrlagd botten. Totalt fångades 97 adulta rörsångare (Tabell 2). I juli och början av augusti

fångades adulta fåglar framförallt i närheten av sina bon, och antalet var jämnt fördelat mellan våta och torra lokaler (46 respektive 43 fåglar). Efter 10 augusti fångades endast åtta adulta rörsångare, av vilka sju fångades vid de våta lokalerna som också höll höga tätheter av bladlöss. Av de 85 juvenila rörsångarna, fångades 13% i närheten av bon medan de fortfarande var beroende av sina föräldrar. Av de juveniler som fångades vid högre ålder när ungfågelruggning var väl framskriden, fördelade sig 93% på de våta lokalerna. Kroppsvikten för fåglarna på de torra lokalerna var något lägre än vid de våta lokalerna ($12,4 \pm 0,57$, $n=4$ mot $13,6 \pm 1,58$, $n=67$) men skillnaden var inte signifikant ($t=2,49$, $P>0,1$). Totalt fångades sex adulta och 75 juvenila sävsångare, alla utom två (juvenila) vid de våta lokalerna (Tabell 2). Medelvikten för adulterna ($13,8 \pm 0,41$ g, $n=6$) var endast något högre än för juvenilerna ($13,0 \pm 1,38$, $n=69$).

Rörsångarna och sävsångarna visade på en likartad fördelning mellan vassområden under efterhäckningsperioden. Båda arterna visade de högsta tätheterna där födan var riklig. Även om rörsångaren ändrar sin fördelning inom vassområdena mellan häcknings- och efterhäckningstiden, visar sävsångaren en mer radikal habitatvalsförändring, eftersom den framförallt häckar i annan strandvegetation än vass.

I frånvaro av höga bladluskoncentrationer måste sävsångaren utnyttja andra byten, även om utnyttjandet av lokalt superabundanta byten är den vanliga födosöksstrategin får både rörsångare och sävsångare (Chernetsov och Manukyan opubl.). Associationen mellan dessa sångare och bladluskoncentrationer pekar på betydelsen av födan för förståelsen av t.ex. unfågelrörelser hos *Acrocephalus* sångare. Orsaken till dessa rörelser kan vara att finna platser med lämpliga resurser för att genomföra ruggningen och fettpålagring inför flytningen (Mikhejev 1961, Vega Rivera et al. 1998).

A dwarf Atlantic Puffin fledgling *Fratercula arctica* from Nólsoy, Faeroe Islands

LECH STEMPNIEWICZ

Abstract

An unusually small Atlantic Puffin fledgling *Fratercula arctica* was found on Nólsoy, Faeroe Islands, in August 1997. The bird was fully feathered with no down remnants and left the colony during the peak of the fledging period. Some of its measurements (those where feather length is crucial, such as wing and tail) fell within the range of minimal values found in young puffins fledging prematurely. Others, like bill and tarsus lengths with a prevailing skeletal component, were less than the lowest known values. Very small body size

seems to account for the very low body mass of the bird. However, proportionally developed pectoral muscles as well as the bird's overall good appearance (fully feathered with no down) and behaviour indicated that it apparently was not food stressed or starving.

*Lech Stempniewicz, Department of Vertebrate Ecology & Zoology, University of Gdańsk, Legionów 9, 80-441 Gdańsk, Poland.
e-mail: biols@univ.gda.pl*

Received 12 October 1998, Accepted 30 October 1998, Editor: Å. Lindström

Introduction

Lightweight and small Atlantic Puffin *Fratercula arctica* fledglings are uncommon, but do occur regularly. They tend to be related to late-hatched young and/or poor food conditions. Under either or both conditions, many young fledge prematurely still with considerable down present, especially on head, neck and rump, and with poorly grown primaries. Some others, however, remain in their burrows much longer, growing feathers and depart fully feathered albeit lightweight. Condition at fledging depends on prevailing conditions at sea during the chick-rearing period (Nettleship 1972, Gaston 1985, Birkhead & Harris 1985, Harris & Birkhead 1985). Long-lasting poor feeding conditions in Norwegian coastal waters, owing to the collapse of the herring stock, have adversely influenced the large puffin colonies on Røst and Bleik islands. Most young birds survived only for a short period and then died before fledging; the few that did fledge did so very late in the season and departed with a smaller than normal body size (Anker-Nielssen 1987, Barrett et al. 1985, Barrett & Rikardsen 1992). There is no information in the literature concerning very small, fully-feathered puffin fledglings leaving their natal burrow on time.

Study area and methods

Nólsoy (61° 59'N, 06° 38'W) is one of the 18 Faeroe Islands. A large puffin colony comprising 30–50 000 breeding pairs is situated on the SE part of the island, about 8 km from the village of Nólsoy. Traditionally, puffins are hunted during the chick-rearing period (July–August). Our study focused on timing and condition of puffin chicks at fledging. Eleven nights were spent in the colony from 6 to 16 August 1997. Puffin fledglings leaving the colony by flying were caught in mist nets and those walking to the seashore were collected by placing a net barrier across the route used to reach the sea.

Results and discussion

An apparently healthy and completely feathered puffin fledgling with an unusually small body size was caught on 14 August 1997 on Nólsoy (Faeroe Islands) as it flew towards the sea. The bird was fully feathered with no down remnants occurring, a condition that is normally attained by only early-hatched young (only c. 10% of fledglings caught in 1997 lacked down remnants). This means that its plumage development was well advanced, even though its wing and tail were relatively short but well within

the range of minimal values found in late-hatched young puffins that fledge prematurely. Measurements with a prevailing skeletal component, such as bill and tarsus lengths, fall below the lowest known values (Table 1). The first impression was that the bird was strikingly slender. Small body size certainly influenced its low body mass. However, proportionally developed pectoral muscles as well as its overall healthy appearance and vigorous behaviour indicated that it apparently was not starving or suffering from malnutrition. According to information from local ornithologist J-K. Jensen, food conditions at the Nólsoy colony were relatively good in the summer of 1997 and most birds fledged about 10 days earlier than normal. The bird left the colony during peak fledging (10–16 August 1997) and was therefore not a late-hatched chick. When released, the bird could fly very well and departed towards the open sea. Late-hatched fledglings which depart the colony prematurely can rarely fly for more than a few meters in distance.

Fledging mass of young puffins varies, largely depending on geographic location, year, time of hatching, and food availability during the chick-rearing period. Like adult puffins, fledglings tend to be, on average, smaller in southern populations (e.g. Faeroes) and larger in northern ones (e.g. NW Nor-

way). Mean fledging mass ranges from 228.1 g (SD=24.1, N= 193) in Faeroese puffins (L. Stempniewicz, unpubl. data) to 361.0 g (SD=31.6, N=33) in those from Funk Island, Newfoundland (Nettleship 1972). Feeding rate, however, is related to the actual availability of prey, parental effort and skill in food provisioning, the intensity of gull kleptoparasitism, etc., and apparently influences fledgling body weight in all populations (Nettleship 1972, Ashcroft 1979, Harris 1980, Brown & Nettleship 1984, Birkhead & Harris 1985, Nettleship 1991, Barrett & Rikardsen 1992, Barrett 1996).

Frequently, small young puffins leave their burrows prematurely because of insufficient food being delivered by parents, normally caused by a decrease in food availability. However, such birds are always covered with down and have undeveloped primaries and rectrices. It is theoretically possible that this particular nestling hatched very early but was reared by a single parent (another one could be lost to human predation) and therefore fed at low rate. Brood manipulation experiments in puffins (consisting in adding extra chick or removing one parent bird) show that some of such broods were successful (Nettleship 1972, Corkhill 1973, Harris 1978, Ashcroft 1979). Instead of leaving the nest prematurely the chick could take an extended time to fledge and

Table 1. Minimal values of certain measurements of Atlantic Puffin fledglings from different colony locations in the North Atlantic.

Minimivärden för vissa mått hos flygga ungfåglar av lunnefågel från olika kolonier i norra Atlanten.

Year	Colony	Mass (g)	Tarsus (mm)	Bill (mm)	Tail (mm)	Wing (mm)	Comments	Reference
År	Koloni	Massa	Tars	Näbb	Sijärt	Vinge	Kommentarer	Referens
1997	Nólsoy I.	125.0	21.0	24.0	32.0	122.0	fully feathered <i>fullt utfjädrad</i>	this study <i>denne studie</i>
1997	Nólsoy I.	115.0	26.0	27.5	28.0	115.0	premature fledging: very thin, starving, downy <i>utflugnen i förtid: mycket mager, svältande, dunig</i>	L. Stempniewicz, unpubl. <i>opublicerat</i>
1997	Nólsoy I.	172.0	25.0	27.0	35.0	122.0	premature fledging, downy <i>utflugnen i förtid, dunig</i>	L. Stempniewicz, unpubl. <i>opublicerat</i>
1996	Bleik I.	195.0	28.5	31.0	30.0	123.0	premature fledging, downy	L. Stempniewicz, unpubl. <i>opublicerat</i>
1996	Bleik I.	170.0	29.0	28.5	31.0	117.0	premature fledging, downy	L. Stempniewicz, unpubl.
1982	Bleik I.	255.0	–	–	–	–	Minimum	Barrett & Rikardsen 1992
1969	Great I.	137.0	–	–	–	130.0	minimum (1967-69)	Nettleship 1972

Note: “–”, no data available.

allocating energy to growth of certain body parts selectively. When food intake is reduced growth rate is depressed for all body parts but the wing grows preferentially (Øyan & Anker-Nilssen 1996, Rodway 1997). As a result the fledgling was very light and tiny but healthy and capable to fly, having relatively long wings. If true, this could be considered as an alternative fledging strategy of young puffins in the condition of extreme food shortage.

Measurements of this dwarf fledgling from Nólsoy and some other small-sized young puffins caught on Nólsoy and Bleik (NW Norway) are compared in Table 1. Data from the literature concerning minimal body size of puffin fledglings are also cited for comparison.

Small size (especially skeletal and mass) may indicate a genetic and/or embryonic abnormality, but that happens extremely rarely (based upon the absence of such records in the auk literature). All of this suggests that the small and fully feathered puffin fledgling caught at Nólsoy on 14 August 1997 was unusually tiny in body size and mass for the species.

Acknowledgements

Financial support for this study was provided by the University of Gdańsk grant no BW 1440-5-0247-7. I would like to extend thanks to my friends working in the field, L. Iiszko, M. Remisiewicz and S. Fryderyk, as well as to J-K. Jensen for hosting us on Nólsoy. David Nettleship has kindly commented on the record.

References

- Anker-Nielsen, T. 1987. The breeding performance of puffins *Fratercula arctica* on Rost, northern Norway in 1979–1985. *Fauna norv. Ser. C, Cinclus* 10: 21–38.
- Ashcroft, R.E. 1979. Survival rates and breeding biology of puffins on Skomer Island, Wales. *Ornis Scand.* 10: 100–110.
- Barrett, R.T. 1996. Prey harvest, chick growth and production of three seabird species on Bleiksoy, North Norway during years of variable food availability. *Can. Wildl. Serv. Occ. Paper* 91: 20–26.
- Barrett, R.T., Anker-Nielsen, T., Rikardsen, F., Valde, K., Rov, N. & Vader, W. 1985. The food, growth and fledging success of Norwegian puffin chicks *Fratercula arctica* in 1980–1983. *Ornis Scand.* 18: 73–83.
- Barrett, R.T. & Rikardsen, F. 1992. Chick growth, fledging periods and adult body mass loss of Atlantic Puffins *Fratercula arctica* during years of prolonged food stress. *Colon. Waterbirds* 15: 24–32.
- Birkhead, T.R. & Harris, M.P. 1985. Ecological adaptations for breeding in the Atlantic Alcidae. Pp. 205–232 in: Nettleship D.N. and T.R. Birkhead (eds.) *The Atlantic Alcidae*. Academic Press, London.
- Brown, R.G.B. & Nettleship, D.N. 1984. Capelin and seabirds in the northwest Atlantic. Pp. 184–194 in: Nettleship, D.N., G.A. Sanger and P.F. Springer (eds.) *Marine birds: their feeding ecology and commercial fisheries relationships*. Canadian Wildlife Service Special Publication, Environment Canada, Ottawa.
- Corkhill, P. 1973. Food and feeding ecology of puffins. *Bird Study* 20: 207–220.
- Gaston, A.J. 1985. Development of the young in the Atlantic Alcidae. Pp. 319–354 in: Nettleship, D.N. and T.R. Birkhead (eds.) *The Atlantic Alcidae*. Academic Press, London.
- Harris, M.P. 1978. Supplementary feeding of young puffins *Fratercula arctica*. *J. Anim. Ecol.* 47: 15–23.
- Harris, M.P. 1980. Breeding performance of puffins *Fratercula arctica* in relation to nest density, laying date and year. *Ibis* 122: 193–209.
- Harris, M.P. & Birkhead, T.R. 1985. Breeding ecology of the Atlantic Alcidae. Pp. 155–204 in: Nettleship, D.N. and T.R. Birkhead (eds.) *The Atlantic Alcidae*. Academic Press, London.
- Nettleship, D.N. 1972. Breeding success of the Common Puffin (*Fratercula arctica* L.) on different habitats at Great Island, Newfoundland. *Ecological Monographs* 42: 239–268.
- Nettleship, D.N. 1991. The diet of Atlantic Puffin chicks in Newfoundland before and after the initiation of an international capelin fishery, 1961–1984. Pp. 2263–2271 in: Furness, R.W. and D.N. Nettleship (eds.) *Seabirds as monitors of changing marine environments. Acta XX Congr. Int. Orn.*, 2563 pp.
- Øyan, H.S. & Anker-Nilssen 1996. Allocation of growth in food-stressed Atlantic Puffin chicks. *Auk* 113: 830–841.
- Rodway, M.S. 1997. Relation between wing length and body mass in Atlantic Puffin chicks. *J. Field Ornithol.* 68: 338–347.

Sammanfattning

En dvärgartad flygg ungfågel av lunnefågel Fratercula arctica från Nólsoy, Färöarna

Lätta och små flygga ungfåglar av lunnefågel är ovanliga men förekommer regelbundet. Vanligen kan de knytas till sena häckningar och/eller dåliga födobetingelser. Dessa ungfåglar lämnar boet i förtid fortfarande med mycket dun kvar på huvudet, halsen och övergumpen och med dåligt utvuxna vingpennor. En del andra stannar dock i bohålan längre, blir fullfjädrade trots låg vikt. Dålig födotillgång till havs har länge drabbat norska kustvatten beroende på en kollaps av sillbeståndet. På öarna Röst och Bleik har de flesta ungarna bara överlevt en kort tid. De som har blivit flygga har flugit ut mycket sent på säsongen. Det finns inga uppgifter i literatu-

ren om mycket små, helt fullfjädrade lunnefågels-
ungar som lämnat sina bohålor vid normal tid.

På Nólsoy på Färöarna finns en lunnekoloni med
30–50.000 par. Vi studerade denna koloni under
tiden 6 till 16 augusti 1997. Vi fångade ungarna när
de lämnade kolonin antingen med nät när de flög ut
eller på stranden när de gick ut till vattnet.

Den 14 augusti fångade vi en unge som var ovan-
ligt liten men fullt befjädrad och helt utan dunrester.
Vi mätte fågeln och fann de mått som ges i Tabell 1
i jämförelse med andra små individer från olika
kolonier. Det första intrycket var att fågeln var
påtagligt tunn. Men vi fann att flygmuskulaturen var
helt proportionerligt utvecklade och fågeln gav in-
tryck av full hälsa. Dess livliga beteende tydde på att
den inte svalt eller led av undernäring. Enligt lokala
uppgifter var födotillgången just 1997 förhållande-
vis god och ungen lämnade kolonin samtidigt med

övriga ungar ungefär tio dagar tidigare än normalt.
Det rörde sig alltså inte om någon sent kläckt unge.
När vi släppte ungen flög den mycket bra ut över
havet. Sent kläckta ungar som lämnar kolonin i
förtid kan sällan flyga mer än några meter.

Normalt lämnar ungarna bohålan i förtid på grund
av att föräldrarna inte förmår leverera tillräckligt
med mat. Det är teoretiskt möjligt att denna dvärg-
unge faktiskt kläckte tidigt men fick dåligt med föda,
kanske på grund av att den matades av bara en
förälder. Men i stället för att växa med avseende på
alla kroppsdelar kunde ungen låta främst vingarna
och flygmuskulaturen växa (den hade långa vingar i
förhållande till storleken i övrigt). Detta kan ses som
en alternativ strategi under en situation av extrem
födobrist. Observationerna antyder att denna fullt
utfjädrade dvärgunge från Nólsoy som färdigvuxen
hade ovanligt liten kroppstolk och vikt för arten.

Egg size of the Common Tern *Sterna hirundo* in Slovenia

MILAN VOGRIN

Abstract

Clutch size and egg size of the Common Tern *Sterna hirundo* was studied in Slovenia. The total number of eggs measured was 242 from 90 nests. Among 90 complete clutches, 53.7 % had three eggs. Density of breeding pairs had no effect on the clutch size. The largest eggs were found in clutches with two eggs. Egg length averaged 41.23 mm, egg breadth 30.07 mm, egg volume 19.52 cm³ and egg shape 0.73. No significant relationship was found

between egg size (volume, breadth, length) and latitude and longitude (this study and literature data) within Europe.

Milan Vogrin, Hotinjska c. 108, SI-2312 Orehova vas, Slovenia
E-mail: milan.vogrin@guest.arnes.si

Received 28 December 1997, Accepted 8 August 1998, Editor: S. Svensson

Introduction

The Common Tern *Sterna hirundo* has a wide range of distribution in the Holarctic region (Harrison 1982, Cramp 1985, Hume & Lemmetyinen 1997). Nevertheless, studies of Common Tern eggs are rather scarce (Glutz von Blotzheim & Bauer 1982, Cramp 1985, Burger & Gochfeld 1991, and references therein). In this paper I provide data on clutch size and egg size of the Common Tern in Slovenia. I also examine clutch and egg size between years and their geographic variation.

Study area

The data for this study were gathered in NE Slovenia, on Dravsko polje (46°25'N, 15°45'E) in Hoče gravel pit, where Common Terns breed in a colony with Black-headed Gulls *Larus ridibundus* (Vogrin 1991). Agricultural landscapes are dominant throughout, and there are numerous man-made water bodies (i.e. fish ponds, reservoirs, gravel pits) and small towns and villages. The area belongs to the sub-Pannonic phytogeographical area (Marinček 1987). The climate is modified continental (mean annual rainfall = 1000 mm, mean temperature = 8 °C; see Furlan 1990).

Methods

The present study was carried out in 1990 and 1991. I recorded clutch size and egg size of the nests initiated during the peak period of egg laying. All nests were marked individually, and the visits were distributed over a period of about ten days. The total number of eggs measured was 242 from 90 nests.

For describing the size and shape of eggs I used four parameters: EL = egg length (mm), EB = egg breadth (mm), EV = egg volume (cm³) and ES = egg shape index. The maximum length and breadth were measured to the nearest 0.1 mm using dial calipers. Egg volume was calculated according to e.g. Horak et al. (1995) = $p/6 \times EL \times EB^2$. When comparing data from the literature, I recalculated egg volumes according to the same formula. Egg shape index (ES) was calculated according to Horak et al. (1995): EB/EL . The larger the ES is, the rounder are the eggs.

For statistical comparison Chi-square, ANOVA and Mann-Whitney U tests were used (Sokal & Rohlf 1995). Effects of latitude and longitude on the egg parameters were tested with multiple regression. Because data on single eggs are difficult to analyze statistically, e.g. because the eggs within a clutch are not independent, egg dimensions in this study were based on clutch means. The data were analysed using the SPSS 6.0 statistical programs.

Table 1. Number of nests and egg volume (cm³) of the Common Tern *Sterna hirundo* in relation to clutch size in northeastern Slovenia.

Antal bon och äggvolym (cm³) i förhållande till kullstorlek hos fisktärna i nordöstra Slovenien

Clutch size <i>Kullstorlek</i>	No of nests <i>Antal bon</i>	Egg volume		Äggvolym Range <i>Variationsbredd</i>
		Mean <i>Medel</i>	s.d.	
1	10 (11.1%)	19.14	1.34	17.79 – 20.95
2	31 (34.4%)	20.01	1.27	17.42 – 22.01
3	48 (53.3%)	19.19	1.11	16.98 – 21.04
4	1 (1.1%)	–	–	–

Results and discussion

The clutch size distribution is given in Table 1. The most common clutch size was 2–3 eggs, although clutches of 1 and 4 eggs sometimes occurred. Among 90 complete clutches, 53.3% had three eggs. Four eggs occurred only once (1.1%). The mean clutch size of the 90 nests was 2.69 (SD = 0.71). The average clutch size was similar to that found in other areas (e.g. Cramp 1985, Burger & Gochfeld 1991 and references therein). Four-egg clutches are very rare and are not found at all in some years (Burger & Gochfeld 1991), and the same was true in my study area as well.

In some species density of breeding pairs is negatively correlated with clutch size (Klomp 1970). For the Common Tern, however, Burger & Gochfeld (1991) found that larger colonies generally had higher mean clutch size. This rule was not true in my case. In Hoče gravel pit the difference in number of pairs was highly significant (27 pairs in 1990, 63 pairs in 1991; Chi-square = 14.4, df = 1, P < 0.005) (see also Vogrin 1991, where there are mistakes with numbers of pairs), but clutch size did not differ

(Mann-Whitney U test, U = 141.3, P > 0.05).

In my study area it seems that the largest eggs (egg volume) of the Common Tern are in medium-sized clutches, i.e. clutches with two eggs (Table 1), but the differences between clutches were not significant (F = 2.59, P > 0.05). The same result was obtained also by Winkel (1970) for the Great Tit *Parus major* eggs.

According to e.g. Ojanen et al. (1981) and Järvinen (1996), in a variable environment, the correlation between egg size and clutch size varies from year to year depending on temperature. Buitron (1988), Järvinen & Pyl (1989), Goodburn (1991), and Horak et al. (1995) found that female body weight and warm weather during the egg laying period had positive effects on egg size. Opposite results were obtained by e.g. Kuitunen (1987) who points out that age, weight and size of the female did not correlate with clutch size. Anyway, Nisbet (1977) showed that female Common Terns with larger body reserves also lay larger clutches. The interpretation given to this has been that the laying of Common Terns is food-limited (the “pre-egg food limitation hypothesis” of Ankney & Macinnes 1978). The egg of the Common Tern weighs about 20 g (Glutz von Blotzheim & Bauer 1982, Cramp 1985, Brenninkmeijer et al. 1997), which is 15% of the weight of an adult bird (Cramp 1985). Thus, a clutch of two eggs weighs 30% and a clutch of three 45% of the female weight. One egg is therefore a significant cost for Common Tern (see also Nisbet 1977). Modal clutch size could thus be affected by a significant increase in food prior to egg laying.

According to this I think that clutch and egg size in the Common Tern, at least in my study area, depend mostly on food availability (see also Lack 1947) and maybe also on calcium resources (see Brenninkmeijer et al. 1997, Nisbet 1997) prior to and during egg laying.

Egg length averaged 41.23 mm, egg breadth 30.07

Table 2. Dimensions of eggs of the Common Tern *Sterna hirundo* in Slovenia in 1990 and 1991. Clutch used as sampling unit.

Äggdimensioner hos fisktärna i Slovenien 1990 och 1991. Kullen använd som stickprovsenhet.

Variable <i>Variabel</i>	Mean <i>Medel</i>	SD	Range <i>Variationsbredd</i>	n
Length <i>Längd</i> (mm)	41.23	1.31	38.30 – 43.70	90
Breadth <i>Bredd</i> (mm)	30.07	0.75	28.40 – 31.45	90
Volume <i>Volym</i> (cm ³)	19.52	1.25	16.98 – 22.01	90
Shape <i>Form</i>	0.73	0.03	0.66 – 0.78	90

Table 3. Dimensions of the Common Tern *Sterna hirundo* eggs in different parts of Europe.

Dimensioner för fisktärneägg i olika delar av Europa

EL (mm)	EB (mm)	EV (cm ³)	No. of eggs <i>Antal ägg</i>	Country (latitude, longitude) <i>Land (latitud, longitud)</i>	Source <i>Källa</i>
41.8	30.4	20.22	90	Switzerland, Bodensee (47°N 9°E)	Noll (1943)
41.84 (1982)	30.56	20.46	416	Germany, Oberrhein	Glutz von Blotzheim & Bauer
41.9 (1982)	30.3	20.14	59	Slovakia, Danub (48°N 18°E)	Glutz von Blotzheim & Bauer
41.03 (1982)	30.2	19.59	114	Austria, Inn (48°N 13°E)	Glutz von Blotzheim & Bauer
41.4	30.4	20.03	14	Bulgaria, Lake Atanasov (42°N 27°E)	(Konigstedt et al. 1991)
41.5	30.6	20.34		Poland, Lake Jeziorsko (51°N 18°E)	Becker et al. 1997
41.8	30.3	20.09		Germany, Wadden Sea (53°N 08°E)	Becker et al. 1997
–	–	19.72	199	Netherlands, Dutch Wadden Sea (53°N 5°E)	(Brenninkmeijer et al. 1997)
41.23	30.07	19.52	90*	Slovenia, Dravsko polje (46°N 16°E)	this work

* In this study: Number of clutches. *I denna studie: Antal kullar.*

mm, egg volume 19.52 cm³ and egg shape 0.73 (Table 2). Application of ANOVA to the 1990–1991 data showed no significant variation in egg length ($F = 2.36$, n.s.), in egg breadth ($F = 1.71$, n.s.) or in egg shape ($F = 1.07$, n.s.) between the two years. However egg volume differed significantly between the years ($F = 4.13$, $P < 0.05$).

Correlation between egg length and egg breadth was 0.08 ($P > 0.5$). Egg volume depended more on egg breadth ($r = 0.88$, $P < 0.001$) than on egg length ($r = 0.50$, $P < 0.005$), whereas egg shape depended more on egg length ($r = -0.75$, $P < 0.001$) than on egg breadth ($r = 0.48$, $P < 0.005$).

The mean egg volume and egg size were similar to those found in e.g. the Dutch Wadden Sea (Brenninkmeijer et al. 1997), Lake Atanasov (Konigstedt et al. 1991), Germany and Poland (Becker et al. 1997) and also similar to data given by Cramp (1985) and Glutz von Blotzheim & Bauer (1982) – Table 3. Latitude and longitude had no significant effects on egg size (volume, breadth, length). It seems that egg size does not change with latitude and longitude in the Common Tern in Europe.

Acknowledgements

Finomehanika Dobrajc (Mr. Dobrajc), Dikplast (Mr. Kregar) and Gedaco (Mr. Geratič) provided financial aid for which I am most grateful. I also thank Dr. Sören Svensson for comments on earlier version of the manuscript.

References

- Ankney, C.D. & Macinnes, C.D. 1978. Nutrient reserves and reproductive performance of female Lesser Snow Geese. *Auk* 95: 459–471.
- Becker, P.H., Frank, D. & Wagener, M. 1997. Luxury in freshwater and stress at sea? The foraging of the Common Tern *Sterna hirundo*. *Ibis* 139: 264–269.
- Brenninkmeijer, A., Klaassen, M. & Stienen, W.M. 1997. Sandwich Terns *Sterna sandvicensis* feeding on shell fractions. *Ibis* 139: 397–400.
- Buitron, D. 1988. Female and male specialization in parental care and its consequences in Black-billed Magpies. *Condor* 90: 29–39.
- Burger, J. & Gochfeld, M. 1991. *The Common Tern: its breeding biology and social behavior*. Columbia University Press. New York.
- Cramp, S. (ed.) 1985. *The Birds of the Western Palearctic*. Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. Vol. IV. Oxford: Oxford University Press.
- Furlan, D. 1990. Das klima der gegend zwischen dem Pohorje und dem Boč. Zbornik občine Slovenska Bistrica: 332–347. Slovenska Bistrica. (In Slovene with German summary).
- Glutz von Blotzheim, U.N. & Bauer, K.M. 1982. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Band 8/II. Charadriiformes, 3. Teil. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.
- Goodburn, S.F. 1991. Territory quality or bird quality? Factors determining reproductive success in the Magpie (*Pica pica*). *Ibis* 133: 85–90.
- Horak, P., Mänd, R., Ots, I. & Leivits, A. 1995. Egg size in the Great Tit *Parus major*: individual, habitat and geographic differences. *Ornis Fennica* 72: 97–114. Helsinki.
- Hume, R. & Lemmetyinen, R. 1997. Common Tern *Sterna hirundo*. Pp. 356–357 in *The EBCC Atlas of European Breeding Birds* (Hagemeijer, W.J. & Blair, M.J., eds). T & A D Poyser.

- Järvinen, A. 1996. Correlation between egg size and clutch size in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in cold and warm summers. *Ibis* 138: 620–623.
- Järvinen, A. & Pryl, M. 1989. Egg dimensions of the Great Tit *Parus major* in southern Finland. *Ornis Fennica* 66: 69–74.
- Klomp, H. 1970. The determination of clutch size in birds. A review. *Ardea* 58: 1–124.
- Konigstedt, D.G.W., Robel, D. & Gottschalk, W. 1991. Brutbiologische, ökologische und faunistische Untersuchungen zu einigen Vogelarten der Salinen von Burgas (Bulgarien). *Zool. Jb. Syst.* 118: 117–146.
- Kuitunen, M. 1987. Seasonal and geographical variation in the clutch size of the Common Treecreeper *Certhia familiaris*. *Ornis Fennica* 64: 125–136.
- Lack, D. 1947. The significance of clutch size. I–II. *Ibis* 89: 302–352.
- Marincek, L. 1987. *Bukovi gozdovi na slovenskem*. Delavska enotnost Ljubljana. 153 pp.
- Nisbet, I.T.C. 1977. Courtship-feeding and clutch size in Common Terns *Sterna hirundo*. Pp. 101–109 in *Evolutionary Ecology* (Stonehouse, B.M. & Perrins, C.M., eds). Univ. Park, Baltimore.
- Nisbet, I.T.C. 1997. Female Common Terns *Sterna hirundo* eating mollusc shells: evidence for calcium deficits during egg laying. *Ibis* 139: 400–401.
- Noll, H. 1943. Die Flusseeeschwalbe am Untersee. *Ornithologischer Beobachter* 40: 101–109.
- Ojanen, M., Orell, M. & Väisänen, A. 1981. Egg size variation within passerine clutches: effects of ambient temperature and laying sequence. *Ornis Fennica* 58: 93–108.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. 1995. *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research*. W.H. Freeman and Company, New York.
- Vogrin, M. 1991. A new colony of Black-headed Gull *Larus ridibundus* and Common Tern *Sterna hirundo* at Hoce near Maribor. *Acrocephalus* 12: 121–122. (In Slovene with English summary).
- Winkel, W. 1970. Experimentelle Untersuchungen zur Brutbiologie von Kohl- und Blaumeise (*Parus major* und *Parus caeruleus*). Über Legeperiode, Eigrösse, Brutdauer, Nestlingsentwicklung und Reaktion bei Veränderung der Eizahl. *J. Orn.* 111: 154–174.

Sammanfattning

Äggstorlek hos fisktärna *Sterna hirundo* i Slovenien

Trots att fisktärnan har ett vidsträckt utbredningsområde i Holarktis finns få studier av dess ägg. I denna artikel ger jag uppgifter om kull- och äggstorlek från en koloni i ett jordbruksområde i nordöstra Slovenien samt jämför dessa med uppgifter från andra regioner.

Bona i kolonin märktes individuellt och besöktes under en tiodagarsperiod under tiden för den mest intensiva läggningen. Sammanlagt samlades uppgifter från 242 ägg i 90 bon åren 1990 och 1991. Jag mätte äggens längd (EL) och bredd (EB) och beräknade sedan deras volym (EV) och form (ES). Volymen beräknades med formeln $EV = p/6 \times EL \times EB^2$. Formindex beräknades genom $ES = EB/EL$, vilket innebär rundare ägg ju högre värde för ES. När jag testade värdena statistiskt använde jag kullen som stickprovsenhet eftersom äggmätten inom en kull inte är oberoende.

Tabell 1 visar kullstorlek och volym. Två eller tre ägg var vanligaste kullstorleken och fyra ägg förekom bara en gång. Detta stämmer med vad man funnit i andra studier. Hos vissa arter har man funnit att kullstorleken minskar när populationstätheten ökar, medan en studie av fisktärna (Burger & Gochfeld 1991) har visat att större kolonier också hade större kullstorlekar. I min koloni gällde dock inte detta. Ena året fanns 27 par och andra året 63 par, men den genomsnittliga kullstorleken var inte olika. Det fanns en tendens i mitt material, dock inte signifikant, att kullar med två ägg hade de största äggen (Tabell 1).

En teori säger att korrelationen mellan kull- och äggstorlek hänger samman med temperaturen i en variabel miljö. Många olika faktorer påverkar dock, och hos fisktärna har man funnit att honans kondition (vikt och storlek) påverkar kullstorleken. Detta har man tolkat som att fisktärnan är födobegränsad under perioden före äggläggningen. Fisktärnan lägger också relativt sett mycket stora ägg. Ett ägg utgör 15% och en treäggskull därför 45% av kroppsvikten, vilket gör det rimligt att anta att födotillfången före äggläggningen kan påverka kullstorleken.

Tabell 2 visar äggens längd och bredd. Det fanns ingen skillnad mellan åren i dessa mått och inte heller i äggens form. Däremot var det skillnad i äggens volym. Det fanns ingen korrelation mellan längd och bredd. Volymen berodde mer på äggens bredd än på deras längd medan det var tvärtom för formindex.

Jämförelsen med uppgifter från andra områden (Tabell 3) visade att det inte fanns några skillnader i äggstorlek, vilket innebär att jag inte kan påvisa några effekter på grund av latitud eller longitud inom Europa.

Fat reserves in Dunlins *Calidris alpina* during autumn migration through Gulf of Gdańsk

WŁODZIMIERZ MEISSNER

Abstract

To describe fat reserves in adult and juvenile Dunlins during autumn migration in the Gulf of Gdańsk, multiple regression equations for estimating fat mass in Dunlins were derived. The average fat level in a particular wave of migrants depends on many factors. Low amount of accumulated fat suggests that this species migrates along the southern Baltic in small steps, similarly to the rest of Europe. The interpretation of the results is difficult because at least two distinct migration routes cross the Gulf of Gdańsk region. Dunlins starting their primary moult had lower fat index than birds in advanced stages of moult. The rate of fattening in Dunlins depends on the quality of the feeding place (higher in the sewage farm than in the river estuary). Birds which stayed longer in the feeding area had,

on average, lower fat mass increments than those leaving Gulf of Gdańsk after a short stay. Birds with low fat mass started putting on weight immediately, whereas "fat" birds lost weight at the beginning. Those results confirmed Mascher's (1966) hypothesis about differences in body mass change rate during the first day of stay in birds with low and high fat reserves. The level of free fatty acids in the blood appears to be a factor controlling this pattern. Differences in fat accumulation between Ottenby (southern Sweden) and Gulf of Gdańsk are discussed.

Włodzimierz Meissner, Department of Vertebrate Ecology and Zoology, University of Gdańsk, Al. Legionów 9, PL-80-441 Gdańsk, Poland

Received 18 December 1996, Accepted 21 July 1998, Editor: A. Hedenström

Introduction

Rapid changes in body mass have been known in migratory birds since the 19th century (for references see Mascher 1966). They put on weight before departure and lose weight during flight. It is often impossible for long distance migratory birds to cover the whole distance between the breeding and wintering grounds in one flight. They must use some refuelling sites along their route to replenish energy reserves to complete migration (Page & Middleton 1972, Davidson 1984a). Pre-migratory body mass increase is due to both fat and protein deposition (van der Meer & Piersma 1994). Fat is the main source of energy used during flight because its energetic yield is 7–8 times higher than the energetic value of wet protein (Schmidt-Nielsen 1975, Masman & Klaassen 1987).

Knowledge about fat reserves in birds is very important for migration studies. An analysis of migration phenology, biometric data, ringing recoveries and fat reserves are important for understanding the migration strategy and identifying migratory

pathways of a given species or population.

The Dunlin *Calidris alpina* is the most numerous coastal wader species migrating through the Baltic region. Most of the autumn migrants belong to the nominate subspecies (Gromadzka 1989). Birds ringed in the Gulf of Gdańsk migrate in autumn mainly in W and SW directions but some have also been found migrating to the Black Sea (SE direction) (Gromadzka 1981, 1987). This suggests that at least three different groups of migrants use stop-over sites in the Gulf of Gdańsk region.

The aim of this study is to describe relationships between fat accumulation, length of stay and stage of primary moult in adult and juvenile Dunlins migrating in autumn through the Gulf of Gdańsk region.

Methods

The study areas are situated in the western part of Gulf of Gdańsk, in the Jastarnia and Rewa regions (Figure 1). In Jastarnia, walk-in traps were placed on

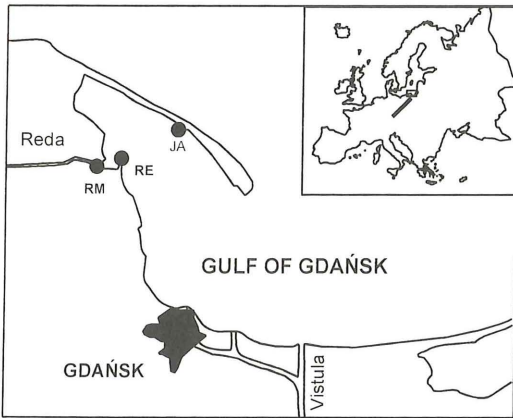


Figure 1. Western part of Gulf of Gdańsk. JA - Jastarnia, RM - Reda river mouth, RE - Rewa peninsula.

Västra delen av Gdanskbukten. JA - Jastarnia, RM - Reda flodmynning, RE - Rewahalvön.

sandy beaches, wet meadows and on the municipal sewage farm. In the Rewa region (Rewa peninsula and Reda river mouth) birds were caught in traps placed on sandy beaches, small sandy islands and on 1 km long, narrow sandy peninsula. The study areas have been described in earlier papers (WRG KULING 1985, Brewka et al. 1987, Meissner 1992, Meissner & Kozakiewicz 1992, Sikora & Meissner 1992). Each bird caught was aged in two categories: juveniles (birds in their first year of life) and adults (birds after their first year of life) (Prater et al. 1977).

Wing length (maximum chord, Evans 1986), total head length (Green 1980), bill length and nalespi length (Prater et al. 1977), and tarsus plus toe length (Piersma 1984) were measured. All measurements were taken to the nearest 1 mm using a stopped ruler. Birds were also weighed to the nearest 1 g with a Pesola spring balance and the stage of moult of the primaries was indicated (Ashmole 1962). Data from 15467 Dunlins ringed in the period 1983-1990 were used. In addition, weight data from some 4025 Dunlins caught at least twice in the same season and place (retraps) were used for calculation of fat mass changes.

In Jastarnia, birds were counted every day between 15 July and 30 September in 1994-1989. Results of the counts as well as daily numbers of trapped Dunlins were gathered in five-day periods (Berthold 1973) and used to determine particular waves of the migrants. Division of the migration period into waves was made separately for each year, because both the timing and duration of each wave were variable in different years (Figure 2). The pentad in which the number of Dunlins reached a distinct minimum between two migration peaks was considered as a border pentad between two subsequent migration waves. Separation of waves was more difficult and more subjective for juveniles than for adults, probably because the migration of juveniles is much slower than in adults (Mascher 1966, Brenning 1987, Gromadzka 1987).

The use of walk-in-traps makes estimation of the period of time spent in the trap by a particular bird,

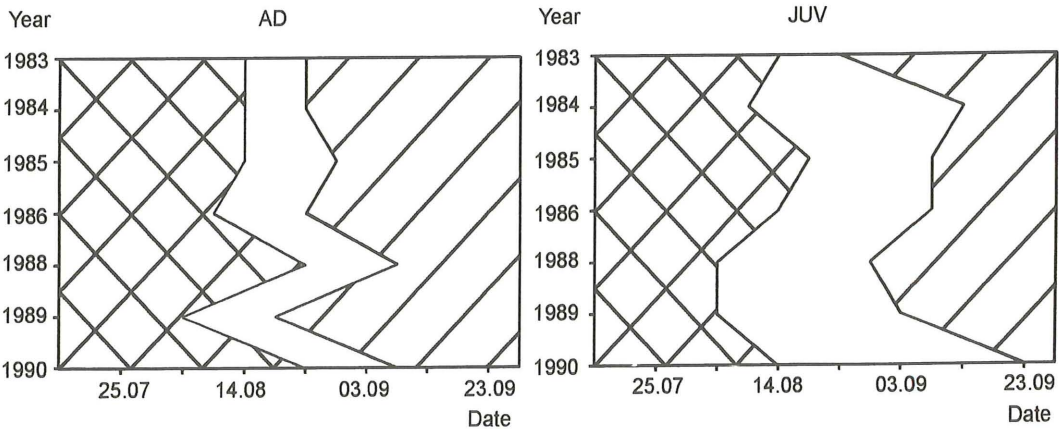


Figure 2. Variation of timing of appearance of subsequent waves of migrating Dunlins in different years. Crosshatched area - first wave, white - second wave, hatched area - third wave. No data available for 1987.

Variation av flyttningståg hos kärrensäppor mellan år. Kryssmarkerat - första vågen, omarkerat - andra vågen, streckat - tredje vågen. Inga data insamlades 1987.

and hence recalculation of its original body mass difficult or impossible. Birds can sleep, feed or search for the exit when trapped, each behaviour involving a different energy expenditure. Dunlins remained in captivity for 0.5 - 3 hours. Decreases of body mass during that time were calculated by Davidson (1984b) to 0.5-2.8 g. Average time between capture and release was estimated to be 1.5 hour and mass change in that time was 1.5% of body mass, according to OAG Münster (1976), Lloyd et al. (1979), Pienkowski et al. (1979), Goede & Nieboer (1983) and Davidson (1984b). Consequently, in this study the measured body mass of each bird was corrected by 1.5%.

In order to describe amount of fat reserves in relation to moult of primaries, birds were divided into 12 groups (class width = 5, except the class with moult scores 45-49) according to primary score, score 0 (all old primaries) and 50 (all new primaries) being treated as separate classes.

For laboratory analyses, 30 adult and 32 juvenile Dunlins were collected from different migration waves (permission from Ministry of Environment Protection and Natural Resources). Some of these birds were killed accidentally during catching. Carcasses were weighed, measured and frozen. After thawing they were cut into small portions and dried in an oven at 70-80°C to constant dry mass. In 10 accidentally killed birds time between the death and weighing was impossible to ascertain, but in any case it did not exceed 12 hours. The evaporative water loss during that time was probably the main

reason for large variation in water percentage among the analysed specimens. Thus, original body mass values were corrected assuming a mean water content of 70% (see Piersma & Brederode 1990 for further explanation). The fat extraction was carried out in a Soxhlet apparatus using petroleum ether as solvent. Fat mass was obtained by subtracting fat-free dry mass (dry mass without extracted fat) from dry mass.

To estimate fat mass (in grams) multiple regression equations were derived based on body mass and linear morphological measurements. Amount of fat is expressed as either a lipid index (percent of fat in relation to total body mass) or fat mass (in grams). Statistical analyses were carried out according to Sokal & Rohlf (1981). For estimating mean length of stay of Dunlins median value was used instead of average, because data revealed extremely skewed distribution. Median was calculated according to Zar (1996).

Results

Fat mass in live birds

Multiple regression equations for adults and juveniles are presented in Table 1. In both cases I did not use the models with the highest R² value (involving wing length) because the outermost primary in adults was often worn and wing length of many adults had not been measured in the field. For juveniles, the equation with the same independent variables was

Table 1. Multiple regression functions for estimating fat mass in the Dunlin. The models used for calculating fat mass in caught Dunlins are indicated by an asterisk.

Multipla regressionsfunktioner för uppskattning av fettvikt hos kärrensnäppa. Modellerna som användes för att beräkna fettmassan hos fångade kärrensnäppor har markerats med en asterisk.

	Models	R ²
Juveniles	FM = 0.51 BM - 0.15 WL - 0.20 TH + 17.13	0.957
<i>Ungfåglar</i>	FM = 0.49 BM - 0.27 TH - 4.94	0.946
N=32	FM = 0.48 BM - 0.28 BL - 10.80 *	0.936
	FM = 0.53 BM - 0.28 WL + 11.41	0.923
Adults	FM = 0.57 BM - 0.14 WL - 0.21 BI + 0.40	0.950
<i>Gamla fåglar</i>	FM = 0.56 BM - 0.32 BL - 12.13 *	0.931
N=30	FM = 0.56 BM - 0.22 WL + 3.98	0.930
	FM = 0.54 BM - 0.24 TH - 8.22	0.922

FM = Fat mass *Fettmassa*, BM = Total body mass *Total kroppsmassa*, WL = Wing length *Vinglängd*, BL = Bill length *Näbb längd*, TH = Total head length *Total huvudlängd*.

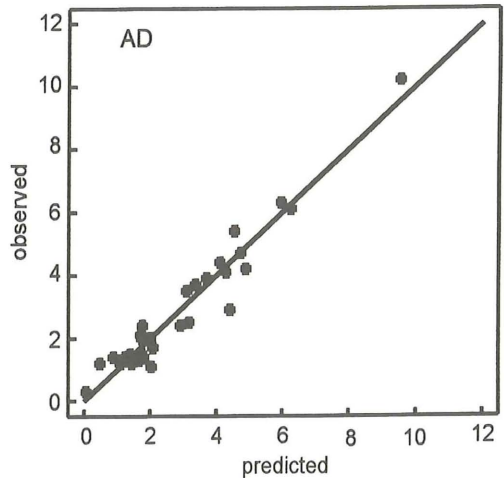
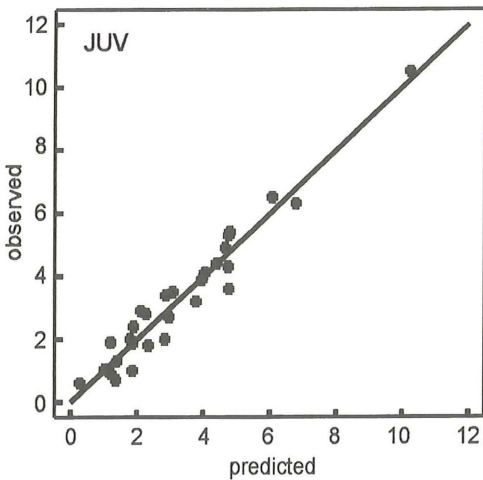


Figure 3. Correspondence between observed (measured) and estimated (based on regression equations) values of fat mass (in grams) in Dunlins. The straight line is $y=x$ line.

Sambandet mellan observera och uppskattad (från regressionsanalys) fettvikt (g) hos kärnsnäppor. Linjen visar sambandet $y=x$.

chosen as in adults. Observed and predicted values were within a band about 2.5 g wide running along the $y = x$ axis (Figure 3).

Application of the derived equations for Dunlins caught during the fieldwork, showed that in some birds the estimated fat mass was less than zero. Percentage of birds with negative fat index varied among the seasons from 0.2% to 7.7% in adults and from 3.4% to 14.4% in juveniles. The lowest value was -12.0%. The average value for birds from the Rewa region was -2.1% and from Jastarnia -1.8%.

Fat reserves in Dunlins from different migrating waves

Dunlins caught in Jastarnia had significantly more fat reserves than birds from the Rewa region (t-test, $p < 0.001$). In both areas adults carried more fat than juveniles (t-test, $p < 0.001$). These differences remain at the same significant level even in case of retraps at the first capture.

In both places, juveniles trapped during the second migration wave were the fattest (only few birds were caught in the first wave) (Figure 4). The only exception was noted in 1990 at Rewa, when juveniles migrating in the third wave had significantly higher fat index than in the second wave. On average adults had significantly higher mean fat indices in the third wave at Jastarnia and in the second and third waves in the Rewa region than in earlier waves.

However, in some years differences in average fat index between birds migrating in each wave could be quite different. For example in 1996 adults migrating in the third wave had lower fat index than those migrating earlier on, whereas in 1990 the lowest average fat index was found in the second wave and the fattest birds were caught in the third wave.

Fat reserves in adult Dunlins in different stages of the primaries moult

About 50% of adult birds trapped in the region of Gulf of Gdańsk moult their primaries during autumn migration (Gromadzka 1986). Data from birds re-trapped in the Rewa region show that many are in active moult (unpublished data), as occurs on the Swedish coast (Holmgren et al. 1993). Only 3.8% of all Dunlins moulting primaries caught in the study area showed suspended moult.

In the Rewa region, the group with moult score 26-30 had significantly higher fat index than birds from groups with moult scores from 0 to 25 and 46-49. Dunlins which had already finished primary moult carried more fat than individuals with moult scores 1-15 and 46-49. Moreover, the Dunlins which moult scores 41-45 had higher average fat index than birds with moult scores 1-5. At Jastarnia significant differences occurred between birds that had not started moult and birds that had finished primary

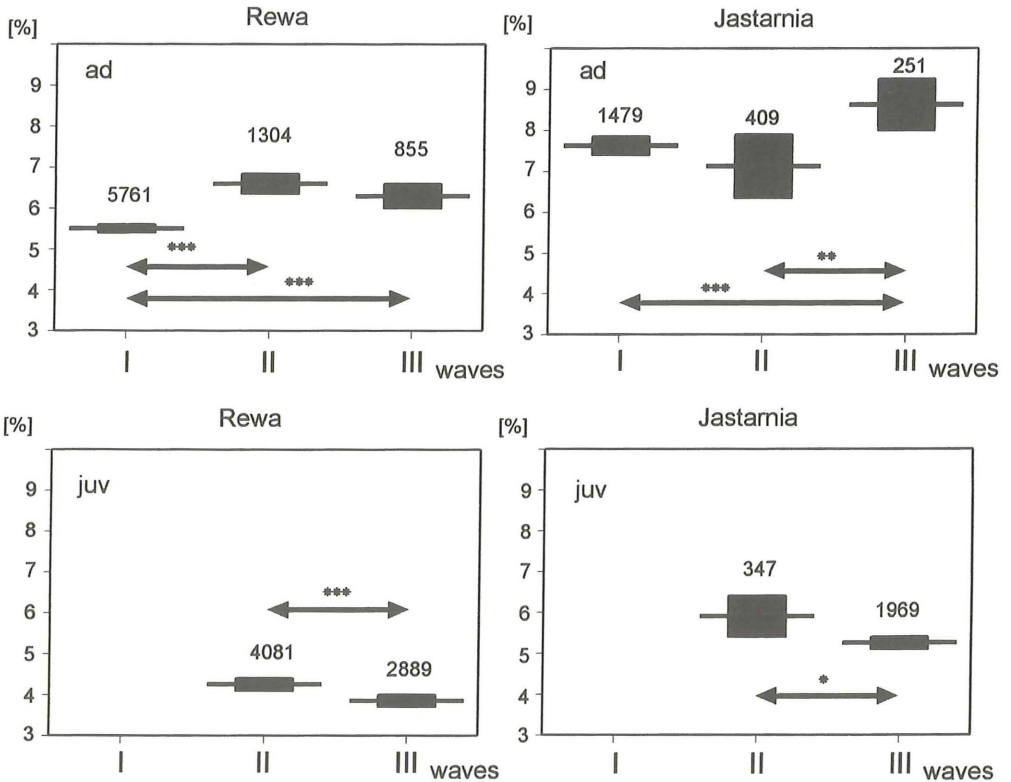


Figure 4. Mean fat index in adult and juvenile Dunlins migrating in subsequent waves in two study sites. Horizontal line - mean value, rectangle height - 95% confidence intervals for mean. Numbers indicate sample size. Horizontal arrows mark significant differences between migrating waves (ANOVA, Tukey test). *** $p < 0.001$, ** $p < 0.005$, * $p < 0.05$.

Genomsnittliga fettindex hos adulta och juvenila kärrsnäppor från olika flyttingsvägar vid två lokaler. Horisontell linje - medelvärden, rektangelns höjd - 95% konfidensintervall. Siffror markerar stickprovsstorlek. Pilar markerar signifikanta skillnader mellan flyttingsvägar. *** $p < 0.001$, ** $p < 0.005$, * $p < 0.05$.

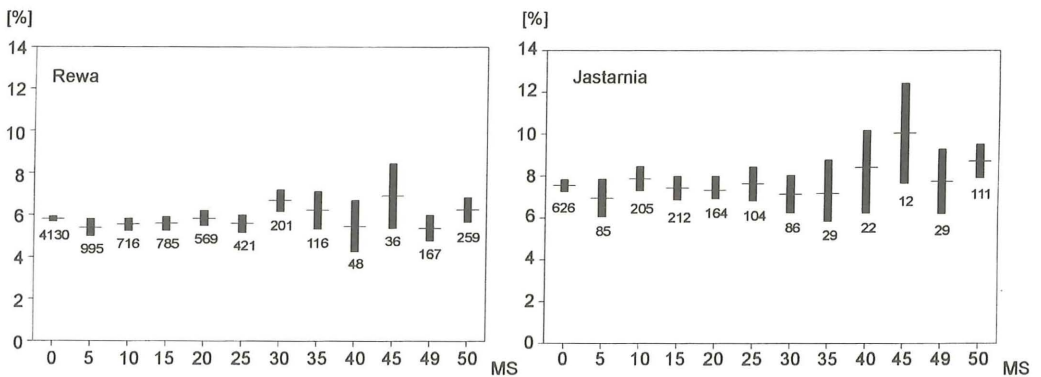


Figure 5. Mean fat index in adult Dunlins in different moult stages caught in the Rewa region and in Jastarnia. Horizontal line - mean value, rectangle height - 95% confidence intervals for mean. Numbers indicate sample size.

Genomsnittliga fettindex hos adulta kärrsnäppor i relation till ruggningsstadium vid Rewa och Jastarnia. Horisontell linje - medelvärde, rektangelhöjd - 95% konfidensintervall. Antal indikerar stickprovsstorlek.

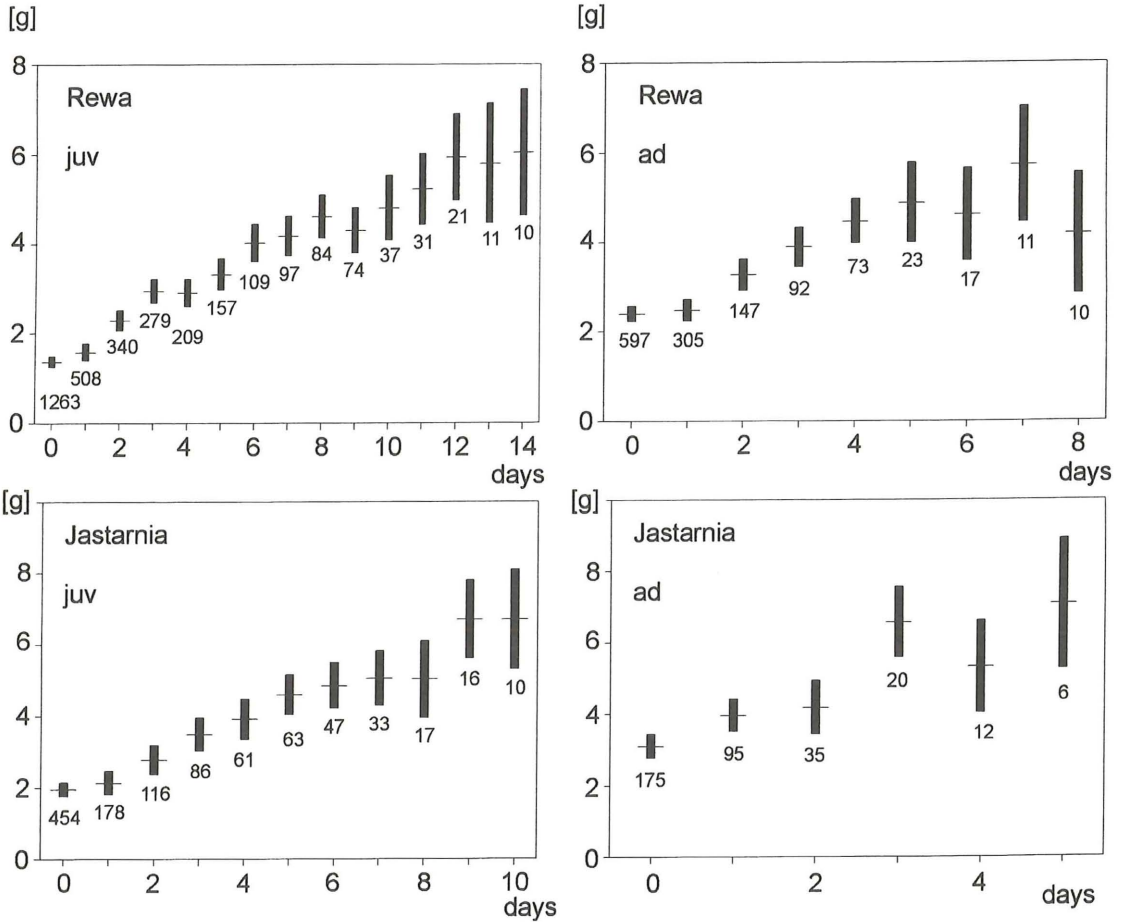


Figure 6. Mean fat mass in birds caught more than once. 0 - day of first capture. Horizontal line - mean value, rectangle height - 95% confidence intervals for mean. Numbers indicate sample size.

Genomsnittliga fetvikter hos fåglar som fångats mer än en gång. 0 - dag för förstafångst. Horisontell linje - medelvärde, rektangelhöjd - 95% konfidensintervall. Antal indikerar stickprovsstorlek

moult (Figure 5). Dunlins with moult score 50 carried more fat than those with moult score 0.

Fat mass changes in Dunlins

Mean fat mass increased only slightly in birds re-trapped after one day (Figure 6). Some birds even lost their weight during the first day, which affected the mean value of mass change. In the second and third day of staying increase of fat mass became more prominent.

Dunlins caught in the Rewa region at least twice were divided into subgroups according to their length of stay. In adults, two groups were distinguished: birds staying up to four days and those staying more

than four days. In juveniles there were three groups distinguished: birds staying up to four days, staying five to eight days and more than eight days. Figure 7 shows the estimated fat mass changes in those groups during their stay in Rewa. Birds stopping on the study area for a shorter time had more fat at arrival than those staying longer. In adults the difference was not significant, but in juveniles the differences between all groups were statistically significant (t-test, $p < 0.05$). In all groups of adults and juveniles the average fat mass increment during the first day after catching was small.

Dunlins caught in the Rewa region were divided into lean birds (less than 2 g of fat) and fat ones (more than 2 g of fat) for comparison of length of stay

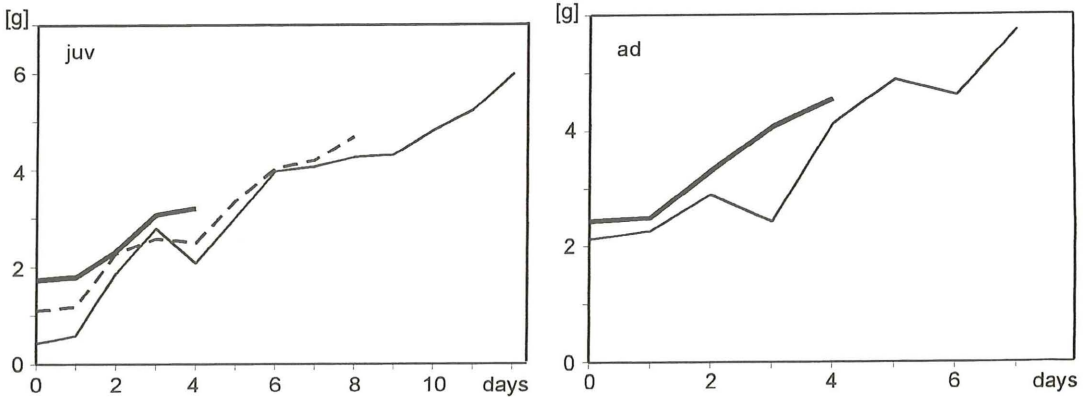


Figure 7. Comparison of fat mass changes in adult and juvenile Dunlins staying in Rewa region for different number of days. In adults: thick line - birds stayed up to 4 days, thin line birds stayed over 4 days. In juveniles: thick line - birds stayed up to 4 days, dashed line - birds stayed at least 5, but no more than 8 days, thin line - birds stayed over 8 days. All sample sizes more than 10 birds.

Jämförelse av fetviktsvariationer hos adulta och juvenila kärnsnäppor i relation till rasttid vid Rewa. Adulta fåglar: tjock linje - rasttid upp till 4 dagar; strekad linje - rasttid minst 5-8 dagar; tunn linje - rasttid längre än 8 dagar. Alla medelvärden baseras på minst 10 individer.

(Table 2). Generally, the leaner the bird, the longer it stayed in the study area, both in juveniles (t-test, $p < 0.001$) and in adults (t-test, $p < 0.05$).

In general, Dunlins with higher fat reserves stayed in the study area for shorter period (Table 2). It is possible that those birds reach adequate fat level faster because they start to store fat reserves from higher initial levels than lean birds. To examine this a rate of fat mass increment during the first three days after catching in groups of birds staying for different lengths of time on the staging grounds was calculated (Table 3). It occurred that birds which had lost fat mass during the first day after catching

showed higher fat mass at the first capture than the birds putting on the fat mass from the beginning (Table 4). The same conclusion was drawn by Mascher (1966). Birds with low fat reserves stay longer in the feeding area and they do not lose their weight during the first day after capture. Fatty Dunlins, on the other hand, lose weight at the beginning and stay shorter.

Certainly not all Dunlins were trapped just after their arrival and some of them could have been caught after initial weight loss had already occurred. Such specimens could be included in the group of birds that do not lose their weight. Nevertheless, the difference between both groups was significant (Table 4).

Table 2. Median time of stay of Dunlins with different fat mass at first capture. Sample sizes are given in brackets (see text for explanation).

Median av rasttid hos kärnsnäppor med olika vikt vid första fångställfallet. Stickprovsstorlek anges inom parentes (se text för förklaring)

Fat mass <i>Fetmassa</i>	Juveniles <i>Ungfåglar</i>	Adults <i>Gamla fåglar</i>
less than 2 g <i>mindre än 2 g</i>	4.2 (833)	1.7 (279)
over 2 g <i>över 2 g</i>	3.0 (413)	1.5 (297)

Discussion

Bill length in Dunlins is often found to be the best linear measurement correlated with lean body mass (Davidson 1983, Goede & Nieboer 1983, Piersma & Brederode 1990), and the same result was found in this study for adult birds. For juveniles, however, the total head length seems to be a better estimator of fat free weight. The bill, especially its horny part, is still growing in birds during their first autumn (Szulc-Olechowa 1964, Nitecki & Zamajska 1979, Holland & Yalden 1991), which may confound the relationship.

Table 3. Comparison of fat mass increase on the third day after first capture in Dunlins remaining different number of days in Rewa region. Sample sizes are given in brackets. Significance levels refer to t-test.

Jämförelser av fettviktsökningar på dag tre efter förstafångst hos kärrensäppor med olika långa rasttider vid Rewa. Stickprovsstorlek inom parentes. Signifikansnivåer avser t-test.

Number of days <i>Antal dagar</i>	up to 4 <i>upp till 4</i>	Juveniles		Adults	
		5 - 8	over 8	up to 4	over 4
Rate <i>Takt</i> (g/day) (<i>g/dag</i>)	1.74 (747)	1.09 (332)	0.42 (185)	1.76 (82)	0.71 (10)
Significance <i>Signifikans</i>	— p<0.001 —		— p<0.001 —		— p<0.05 —

The multiple regression equation for estimating fat mass from total body mass and wing length derived for juvenile Dunlins in this study (Table 1) had a similar slope, but higher intercept, as that given by Mascher & Marcström (1976). Mascher & Marcström however used a mixture of ethanol and ether as the solvent during carcass analysis. Presence of ethanol results in lipo-protein complexes being included in the extracts. Such components can not be used as fuel and normally remain in the organism even after starvation (Davidson & Evans 1982). This procedure results in higher fat values in Mascher & Marcström's study compared to this study.

A negative value of estimated fat mass means that the bird has a deficit of body mass in relation to its body dimensions, or the body size (bill length in this case) is larger than expected for its mass. Similar

results were found for Semipalmated Sandpipers *Calidris pusilla* (Page & Middleton 1972), for Knot *Calidris canutus* in autumn in the Gulf of Gdansk region (Meissner 1992) and during spring migration in central France (Piersma et al. 1992). Such a situation may occur when fat reserves have been exhausted and catabolism of other nutritional reserves such as proteins has started. This may happen after a long flight from breeding grounds or previous stop-over sites. Such a situation has been described by Davidson & Evans (1989) for the Knot and by Piersma & Jukema (1990) for the Bar-tailed Godwit *Limosa lapponica*. Some areas along a flyway could be important as "emergency feeding places", which are used by birds with insufficient fat reserves. Departing flocks may stimulate birds with insufficient fat levels to undertake migration (Dolnik &

Table 4. Mean fat mass at first capture in Dunlins losing and increasing their weight during the first day after first capture (t-test). Sample sizes (N) and standard deviations (SD) are given.

Fettvikter vid första fångstillfället hos kärrensäppor som förlorar respektive ökar i vikt den första dagen efter fångst. Stickprovsstorlek (N) och standardavvikelse (SD) anges.

	Juveniles <i>Ungfåglar</i>		Adults <i>Gamla fåglar</i>	
	Fat mass <i>Fettmassa</i>	Significance	Fat mass <i>Fettmassa</i>	Significance
Loosing weight <i>Förlorar i vikt</i>	2.36		3.05	
SD	1.80		2.12	
N	147		111	
		p<0.001		p<0.001
Increasing weight <i>Ökar i vikt</i>	0.92		1.94	
SD	0.11		1.02	
N	324		194	

Blyumenthal 1967, Dolnik 1975). Such birds may then be forced to interrupt their migration because they initiated migratory flight with inadequate reserves, or because poor weather conditions lead to exhaustion of reserves. The Gulf of Gdańsk appears to be such a place for the Knot (Gromadzka 1992, Meissner 1992, Piersma et al. 1992), and it is possible that a similar situation occurs (at least partly) also in the Dunlin. In this case the percentage of birds with negative fat indices would be expected to vary from year to year because it depends on several external factors such as weather conditions during flight and feeding conditions at previous stopovers, as observed in the present study.

On the other hand, the regression equations are based on samples of about 30 specimens only, and these have been used to calculate fat mass for samples of thousands of caught birds. The range of bill length in Dunlins caught in the Gulf of Gdańsk region reaches 24 mm (own unpublished data) and large variations in lean mass are known to occur at different times of the year, some being associated with physiological changes and temperature (Dolnik 1975, Davidson et al. 1986, Driedzic et al. 1993). Hence negative values of estimated fat mass could be to some extent a statistical artefact, because a much wider range of lean body mass is likely to be found in the larger samples of caught birds.

In the Gulf of Gdańsk region, adult Dunlins migrate in three waves. Females dominate in the first wave and males in the second one (Zajac 1980). In September only small numbers of adults occur and those birds were grouped in the third wave. Juveniles also migrate in three waves. In July only a few of them are caught. Those juveniles belong to local breeding population of *Calidris alpina schinzi*, and the majority of them leaves Gulf of Gdańsk in June or July (Król 1985). This group of juveniles was included in the first wave. The remaining juveniles migrate in two distinct waves with peak numbers in mid-September.

Similar to conditions in Sweden (Mascher 1966, Mascher & Marcström 1976), southern France (Fuchs 1973) and north-west Africa (Pienkowski & Dick 1975), Dunlins migrating in the Gulf of Gdańsk region in autumn put on only a moderate amount of fat. Low amount of accumulated fat and distribution of recoveries (Gromadzka 1983, 1989) suggest that this species migrates along the southern Baltic coast, as well as through the rest of Europe in small steps. In spring Dunlins appear to be preparing for longer flights (Pienkowski et al. 1979, Goede et al. 1990).

Both adults and juveniles from Jastarnia had sig-

nificantly larger fat depots than birds from the Rewa region even at the first capture. In addition, the average fat level in successive waves of migrants varied between the years. These facts are difficult to explain, but could result from a difference in the proportions of birds using different migration routes at the two sites. At least three distinct migration routes cross each other in the Gulf of Gdańsk region. One leads along the southern Baltic coast to western Europe. The second and the third lead over inland routes to the Black Sea and to the Mediterranean (Gromadzka 1981, 1987). Birds migrating along all those routes are present in the study area in each wave (own unpublished data). The average fat level in a particular wave may depend on the intensity of immigration from neighbouring feeding areas, length of stay and turnover rate (arrival of lean birds and departure of fat ones). The weather conditions along the migration route before the Dunlins' arrival in the Gulf of Gdańsk have also important influence on energy expenditure during the flight and could affect body condition of the birds.

Birds in active primary moult have a higher energy expenditure than non-moulters owing to the additional energy needed to build new feathers (Lindström et al. 1993). Moreover, the gap in the wing make flight less efficient. Dunlins starting their primary moult had lower fat index than birds in advanced stages of moult. This is in agreement with other findings (Owen & Krohn 1973, Goede & Nieboer 1983, Barter 1984). Birds have the largest gap in the wing when primary moult scores are 1-25, because a number of primaries are growing simultaneously. Rather small variation in lipid indices throughout moult indicates that moult has in overall only a small influence on fat content in migrating Dunlins. Similar results were obtained by Holmgren et al. (1993) in southern Sweden. It suggests that gaps in the wing are of low aerodynamic cost (cf. Hedenström & Sunada 1999).

Small increment, or even a slight decrease in body mass during the first day after capture has been described by Mascher (1966), Page & Middleton (1972), OAG Münster (1976, 1983), but different explanations have been given. Mascher (1966) suggests that this is a natural phenomenon which always takes place soon after arrival of the birds on new staging grounds. Birds which do not lose their weight during the first day after first capture could have been present in the study area for some days and had already passed the initial stage of weight loss. However, birds with very low weight could put on weight during the first day. Other authors suggest that a

body mass decrease soon after capture is caused by stress resulting from being caught and handled (Mueller & Berger 1966, Ens et al. 1990, Piersma & Jukema 1990). However, why does this stress take place only after the first capture and not after the second and third ones? Studies in the Gulf of Gdańsk confirmed Mascher's (1966) hypothesis about different mass change rate during the first day after arrival in birds with low and high fat reserves. Mascher (1966) wrote: birds which arrived with well preserved fat stores were still in a "migratory mood" which causes them to waste much more time and energy on "migratory unrest activities". Free fatty acid levels in blood could be a controlling mechanism of this phenomenon. According to Dolnik (1975), low levels of free fatty acids in the blood cause increasing food demand, whereas high levels stimulate migratory activities. Low levels of fatty acids occur in birds which have depleted their fat reserves and such birds start to feed intensively just after arrival. Birds with high free fatty acid levels feed less intensively and spend a lot of time on "migratory" restless activities and have a negative energetic budget, which causes body mass decrease during the first days after arrival on the feeding grounds (Mascher 1966).

It is worth noticing that Dunlins caught at Ottenby (220 km to the north of Gulf of Gdańsk) did not show a correlation between body mass at ringing and stopover length (Holmgren et al. 1993). Probably Dunlins which are ready to cross the Baltic (Ottenby), show a different departure strategy than those preparing to fly along the southern Baltic coast or over inland (Gulf of Gdańsk). Holmgren et al. (1993) suggest that unpredictable weather conditions may force migrants to wait at staging areas and that this is why the stopover length would appear to be random. Consequently, body mass at ringing would be a poor predictor of stopover length at places such as Ottenby. However, between 15 June and 30 September (main migration period of Dunlins) strong winds, which would make the flight along any of the three main migration routes impossible, rarely occur at the southern Baltic (Remisiewicz 1996). It is worth to notice that in central Sweden length of stay in Dunlins showed the same dependence on fat level as in the Gulf of Gdańsk (Mascher 1966). A similar situation was described by Dunn et al. (1988) for Semipalmated sandpipers during autumn migration in the North America. Fat level had an influence on length of stay in this species only at coastal staging areas, where birds stopped before long transoceanic flights. There was no such relationship at inland

resting places.

The fact that birds accumulate heavy fat loads before flight over ecological barriers is well known. It is considered as a risk insurance in case of unpredictable weather conditions during the flight or at the destination. The Baltic is not a vast barrier, but during the flight over it birds cannot land and rest. It could be a reason of higher average body mass in Dunlins at Ottenby (Holmgren et al. 1993) in comparison to birds at the Gulf of Gdańsk (this study) or to central Sweden (Mascher 1966).

Acknowledgements

I am especially grateful to all colleagues who worked at WRG KULING ringing sites. Special thanks to Roman Synak, for his help with laboratory work, Lech Stempniewicz, Michal Goc, Jeffrey S. Marks and two anonymous reviewers for comments on the manuscript. Jarka Ulatowska corrected the English.

References

- Barter, M. 1984. Weight variations and migration strategy of Curlew Sandpiper (*Calidris ferruginea*) wintering in Tasmania. *An Occasional Stilt* 3: 7-18.
- Berthold, P. 1973. Proposals for the standardization of the presentation of data of animal events, especially migratory data. *Auspitium*, Suppl.: 49-57.
- Brewka, B., Meissner W., Sikora A. & Skakuj, M. 1987. Four years of the activity of Waterbird Research Group "Kuling". *Ring* 11: 339-347.
- Brenning, U. 1987. Der herbstliche Durchzug des Alpenstrandläufers (*Calidris alpina*) im Naturschutzgebiet Langenwerder (Wismar-Bucht/Poel). *Ber. Vogelwarte Hiddensee* 8: 4-19.
- Davidson, N. C. 1983. Formulae for estimating the lean weight and fat reserves of live shorebirds. *Ringling & Migr.* 5: 49-64.
- Davidson, N. C. 1984a. How valid are flight range estimates for waders?. *Ringling & Migr.* 5: 49-64.
- Davidson, N. C. 1984b. Changes in the condition of dunlins and knots during short-term captivity. *Can. J. Zool.* 62: 1724-1731.
- Davidson, N. C. & Evans, P. R. 1982. Mortality of Redshanks and Oystercatchers from starvation during severe weather. *Bird Study* 29: 183-188.
- Davidson, N. C. & Evans, P. R. 1989. Prebreeding Accumulation of Fat and Muscle Protein by Arctic-breeding Shorebirds. *Proc. XIX International Ornithological Congress, Ottawa*: 342-352.
- Davidson, N. C., Uttley, J. D. & Evans, P. R. 1986. Geographic variation in the lean mass of dunlins wintering in Britain. *Ardea* 74: 191-198.
- Dolnik, V. R. 1975. *Migracionnoje sostojanie ptic*. Nauka, Moskwa.
- Dolnik, V. R. & Blyumental, T. I. 1967. *Autumnal premigrato-*

- ry and migratory periods in the chaffinch (*Fringilla coelebs coelebs*) and some other temperate-zone passerine birds. *Condor* 69: 435-468.
- Driedzic, W. R., Crowe, H. L., Hicklin, P. W. & Sephton, D. H. 1993. Adaptations in pectoralis muscle, heart mass, and energy metabolism during premigratory fattening in semipalmated sandpipers (*Calidris pusilla*). *Can. J. Zool.* 71: 1602-1608.
- Dunn, P. O., May T. A. & McCollough, M. A. 1988. Length of stay and fat content of migrant semipalmated sandpipers in Eastern Maine. *Condor* 90: 824-835.
- Ens, B. J., Duiven P., Smit C. J. & van Spanje, T. M. 1990. Spring migration of Turnstones from the Banc D'Arguin in Mauritania. *Ardea* 78: 301-314.
- Evans, P. R. 1986. Correct measurements of the wing length of waders. *Wader Study Group Bull.* 48: 11.
- Fuchs, E. 1973. Durchzug und Überwinterung des Alpenstrandläufers *Calidris alpina* in der Camargue. *Orn. Beobachter* 70: 113-134.
- Goede, A. A. & Nieboer, E. 1983. Weight variation of Dunlins *Calidris alpina* during post-nuptial moult, after application of weight data transformations. *Bird Study* 30: 157-163.
- Goede, A. A. & Nieboer, E. & Zegers, P. M. 1990. Body mass increase, migration pattern and breeding grounds of Dunlins, *Calidris a. alpina*, staging in the Dutch Wadden Sea in spring. *Ardea* 78: 135-144.
- Green, G. H. 1980. Total head length. *Wader Study Group Bull.* 29: 18.
- Gromadzka, J. 1981. South-eastern autumn migration of Dunlins *Calidris alpina* from the Baltic area. *Wader Study Group Bull.* 33: 23-24.
- Gromadzka, J. 1983. Results of bird ringing in Poland. Migration of dunlin *Calidris alpina*. *Acta orn.* 19: 113-136.
- Gromadzka, J. 1986. Primary moult of adult Dunlins *Calidris alpina* of different age during autumn migration. *Vår Fågelv.*, suppl. 11: 51-56.
- Gromadzka, J. 1987. Migration of waders in Central Europe. *Sitta* 1: 97-115.
- Gromadzka, J. 1989. Breeding and wintering areas of Dunlin migrating through southern Baltic. *Ornis Scand.* 20: 132-144.
- Gromadzka J. 1992. Knots on the Polish Baltic coast. *Wader Study Group Bull.* 64, Suppl: 161-166.
- Hedenström, A. & Sunada, S. 1999. On the aerodynamics of moult gaps in birds. *J. Exp. Biol.* (in press)
- Holland, P. K. & Yalden D. W., 1991. Growth of Common Sandpiper chicks. *Wader Study Group Bull.* 62: 13-15.
- Holmes, R. T. 1966. Breeding ecology and annual cycle adaptations of the Red-backed Sandpiper in northern Alaska. *Condor* 68: 3-46.
- Holmgren, N., Ellegren, H. & Pettersson, J. 1993. The adaptation of moult pattern in migratory Dunlins *Calidris alpina*. *Ornis Scand.* 24: 21-27.
- Król, E. 1985. Numbers, reproduction and breeding behaviour of dunlin *Calidris alpina schinzii* at the Reda mouth, Poland. *Acta orn.* 21: 69-94.
- Lindström, A. Visser, G. H. & Daan, S. 1993. The energetic cost of feather synthesis is proportional to basal metabolic rate. *Physiol. Zool.* 66: 490-510.
- Lloyd, C. S. Pienkowski, M. W. & Minton, C. D. T. 1979. Weight loss of Dunlins *Calidris alpina* while being kept after capture. *Wader Study Group Bull.* 26: 14.
- Mascher, J. W. 1966. Weight variations in resting Dunlin (*Calidris a. alpina*) on autumn migration in Sweden. *Bird Banding* 37: 1-34.
- Mascher, J. W. & Marcström, V. 1976. Measures, weights, and lipid levels in migrating Dunlins *Calidris a. alpina* L. at the Ottenby Bird Observatory, South Sweden. *Ornis Scand.* 7: 49-59.
- Masman, D. & Klaassen, M. 1987. Energy expenditure during free flight in trained and free-living Eurasian Kestrels (*Falco tinnunculus*). *Auk* 104: 603-616.
- Meissner, W. 1992. Knots' autumn migration in the western part of the Gulf of Gdansk, Poland: preliminary results. *Wader Study Group Bull* 64, Suppl.: 167-171.
- Meissner, W. & Kozakiewicz, M. 1992. Ten years of activity of Waterbird Research Group KULING in the Gulf of Gdansk region. *Ring* 14: 127-131.
- Mueller, H. C. & Berger, D. D. 1966. Analyses of weight and fat variations in transient Swainson's Thrushes. *Bird Banding* 43: 83-112.
- Nitecki, C. & Zamajska, J. 1979. The postembryonic development of the Black-headed Gull (*Larus ridibundus* L.) on lake Druzno. *Zesz. Nauk. Wydziału Biologii i Nauk o Ziemi Uniwersytetu Gdanskiego* 1: 51-82.
- OAG Münster. 1976. Zur Biometrie des Alpenstrandläufers (*Calidris alpina*) in den Rieselfeldern Münster. *Vogelwarte* 28: 278-293.
- OAG Münster. 1983. Zur Gewichtsentwicklung und Biometrie des Sichelstrandläufers (*Calidris ferruginea*) in den Rieselfeldern Münster. *Vogelwarte* 32: 23-32.
- Owen, R. B. & Krohn, W. B. 1973. Moulting patterns and weight changes of the American Woodcock. *Wilson Bull.* 85: 31-41.
- Page, G. & Middleton, A. L. A. 1972. Fat deposition during autumn migration in the Semipalmated Sandpiper. *Bird Banding* 43: 85-96.
- Payne, R. B. 1972. Mechanisms and control of molt. In: Farner, D. S., King, J. R. & Parkes, K. C. (eds.) *Avian Biology* 2: 103-155. Academic Press, New York.
- Pienkowski, M. W. & Dick, W. J. A. 1975. The migration and wintering of Dunlin *Calidris alpina* in north-west Africa. *Ornis Scand.* 6: 151-167.
- Pienkowski, M. W., Lloyd, C. S. & Minton, C. D. T. 1979. Seasonal and migrational weight changes in Dunlins. *Bird Study* 26: 134-148.
- Piersma, T. 1984. International wader migration studies along the East Atlantic Flyway during spring 1985. Final announcement of a Wader Study Group project. *Wader Study Group Bull.* 42: 5-9.
- Piersma, T. & van Brederode, N. E. 1990. The estimation of fat reserves in coastal waders before their departure from northwest Africa in spring. *Ardea* 78: 221-236.
- 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. Prokosh, P. & Bredin, D. 1992. The migration system of Afro-Siberian Knots *Calidris canutus canutus*. *Wader Study Group Bull.* 64, Suppl.: 52-63.
- Prater, A. J., Marchant, J. & Vuorinen, J. 1977. *Guide to the identification and ageing of Holarctic waders*. Tring.
- Remisiewicz, M. 1996. Influence of weather conditions on the autumn migration of Dunlin (*Calidris alpina*) at the south-

- ern Baltic coast. *Ring* 18: 73–88.
- Schmidt-Nielsen, K. 1975. *Animal physiology: adaptation and environment*. Cambridge Univ. Press, London.
- Sikora, A. & Meissner, W. 1992. The spring migration of waders in Jastarnia, Gulf of Gdansk, Poland. *Wader Study Group Bull.* 66: 63–65.
- Sokal, R. R. & Rohlf, F. J. 1981. *Biometry: the principles and practice of statistic in biological research*. 2nd ed., H. Freeman & Co., San Francisco.
- Szulc-Olechowa, B. 1964. Badania nad rozwojem postembryonalnym mewy smieszki (*L. ridibundus*) i rybitwy zwyczajnej (*S. hirundo*). *Acta orn.* 8: 415–437.
- Van der Meer, J. & Piersma, T. 1994. Physiologically Inspired Regression Models for Estimating and Predicting Nutrient Stores and Their Composition in Birds. *Physiol. Zool.* 67: 305–329.
- WRG KULING. 1985. *Wader studies in the Gulf of Puck, Poland, 1983–84*. Wader Study Group Bull. 45: 23–24.
- Zajac, R. 1980. Different autumn migration rates of sexes in the Dunlin *Calidris alpina* as determined by means of normal probability paper. *Acta orn.* 17: 107–118.
- Zar, J. H. 1996. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall, London.

Sammanfattning

Fettesreserver hos höstflyttande kärrsnäppor Calidris alpina vid Gdanskbukten, Polen

Under flyttningen förekommer stora viktvariationer hos fåglar genom att stora fettesreserver lagras som flygbränsle inför långa flygetapper. Under flygningen förbrukas fett (samt även en del protein) och fågeln är normalt lättare då den landar än då den startade. Genom att studera fåglars viktvariationer på rastplatser kan man nå en ökad förståelse om deras flyttningsstrategier. Kärrsnäppan *Calidris alpina* är den talrikaste småvadaren under flyttningen genom Östersjöområdet. I föreliggande uppsats analyseras data om fettupplagring, ruggning och rasttid hos kärrsnäppor i området kring Gdansk.

Kärrsnäppor fångades vid två lokaler, Jastarnia och Rewa (Figur 1). Fåglarna åldersbestämdes till juveniler (första kalenderår) eller aduler (andra kalenderår eller äldre). Följande biometriska uppgifter togs: vinglängd med 1 mm noggrannhet, avståndet från näbbspets till nacke togs med skjutmått ("total huvudlängd"), näbblängd, tars plus tållängd samt vikt (g). Dessutom togs uppgifter om ruggning av vingpennorna enligt gängse metod där gammal fjäder ges 0 poäng, just tappad eller "pigg" ges 1 poäng och ny fjäder ges 5 poäng. Totalt ringmärktes 15467 kärrsnäppor under perioden 1983–1990 och 4025 individer fångades minst två gånger samma

säsong. Vid Jastarnia räknades kärrsnäppor dagligen 15 juli–30 september åren 1994–1989. Fångstmaterialet delades upp i distinkta "flyttningsvågor" (Figur 2). I genomsnitt dröjde det ca 1 timma och 30 minuter från det att en fågel fångades tills det att den ringmärktes och mättes, varför vikterna korrigerades uppåt med 1.5%. För att analysera ruggningsstadiets eventuella inverkan på fettesreserverna delades fåglarna in i 12 ruggningsklasser m a p ruggningspoäng. För laboratorieanalyser av kroppssammansättning samlades 30 adulta och 32 juvenila kärrsnäppor in. Kropparna torkades till konstant vikt i ugn vid 70–80°C. Fett extraherades i en Soxhlet-apparat med petroleumeter som lösningsmedel. Dessa data användes för att beräkna samband mellan fettvikt, levande vikt och morfologi (Tabell 1), och dessa samband användes sedan för att uppskatta fettvikt hos de ringmärkta fåglarna.

Resultatet från regressionsanalyserna av fettvikt i relation till morfologi visas i Tabell 1 och Figur 3. Dessa ekvationer användes för att uppskatta fettvikter hos de fångade fåglarna. Kärrsnäppor vid Jastarnia hade signifikant mer fett än de vid Rewa. På båda lokalerna var juvenilerna fetast under den andra flyttningsvågen (Figur 4), med undantag av 1990 då fåglarna från den tredje flyttningsvågen var fetast. I genomsnitt hade adulta kärrsnäppor högre fettindex under andra och tredje flyttningsvågorna jämfört med den första, men avsteg från detta generella mönster förekom enstaka år.

Många fåglar var i aktiv ruggning då de fångades och endast 3,8% hade uppskjuten ruggning. Fettindex ökade något i relation till ruggningsstadium (Figur 5), men variationen var ganska liten vilket tyder på att kostnaden av att ha en lucka i vingen till följd av av ruggning är ganska blygsam. Återfångade fåglar ökade i fettindex i relation till rastningens längd (Figur 6), med låg ökning eller t o m en minskning det första dygnet. Detta stämmer med vad många andra rastningsstudier visat. Ju lägre fetthalt vid första fångstillfället desto längre tid rastade fåglarna (Figur 7, Tabell 2). Tabell 3 visar variationer i fettupplagringshastighet hos fåglar med olika långa rasttider. Kärrsnäppor som minskade i fettindex första dagen hade initialt högre fettindex än de som ökade i fettindex direkt efter första fångstillfället (Tabell 4), vilket överensstämde med tidigare studier i Sverige. Generellt hade kärrsnäpporna förhållandevis låga fetthalter, vilket antyder att de flyttar med korta etapper under höstflyttningen genom södra Östersjöområdet.

Spring migration of Barnacle Goose *Branta leucopsis* and Dark-bellied Brent Goose *B. bernicla bernicla* over Sweden

MARTIN GREEN

Abstract

Numbers of migrants, flock sizes, influence of winds, geographical pattern, and timing of spring migration of Barnacle Goose *Branta leucopsis* and Dark-bellied Brent Goose *Branta bernicla bernicla* over Sweden during 1981–1995 are reported. Both species showed a general increase in passing numbers during the period, in good agreement with overall population trends. Flock sizes of Brent Geese in Sweden were larger than those at departure from the Wadden Sea while flock sizes of Barnacle Geese were similar in Sweden and at the Wadden Sea. Flocks migrating overland were larger than flocks following the coast for both species. There was a preference for migrating in

tailwinds. Normally 70–90 % of all observed birds (both species) were recorded in the most southern provinces. Median dates of passage was 19 April for Barnacle Goose and 25 May for Brent Goose. The time pattern of Barnacle Goose changed during the period with a higher proportion passing in May during the later years of the study. Timing of Brent Goose passage did not change, although it was delayed in headwind years.

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

Received 24 April 1998, Accepted 21 October 1998, Editor: Å. Lindström

Introduction

Each spring large numbers of Barnacle Geese *Branta leucopsis* and Dark-bellied Brent Geese *Branta bernicla bernicla* pass Sweden on their way from winter and early spring staging areas in western Europe towards their breeding areas, situated mainly in arctic Russia. The general timing and the geographical pattern of this passage are well known (see below) but no detailed national compilation of migration data have previously been made, only some good regional or local analyses (Hjort 1976, 1977, Hasselquist 1981, Wirdheim 1981, 1988). I have collected data from the regional bird reporting system of the Swedish Ornithological Society, certain bird observatories, observers at migration sites and from a special study in south Sweden. I give a detailed description, analysis and comparison between the species of numbers of migrants, flock sizes, influence of winds, geographical pattern and timing of the spring passage in Sweden during the fifteen year period 1981 – 1995.

The Barnacle Geese that pass Sweden winter mainly in the Netherlands (Ebbinge et al. 1991). About half the population leave this area in late

winter for a short flight to north-west Germany, which is a major early spring staging area (Busche 1991, Ebbinge et al. 1991). From the Netherlands and Germany they then fly to the next major spring staging areas in the Baltic (Gotland and Estonia) and during this flight they pass south Sweden. Usually the whole population is found in the Baltic area from late April to mid May (Leito 1991). About 90–95 % of the birds then continue to Russian breeding areas, mainly Novaya Zemlya and Vaygach (Ebbinge et al. 1991). An increasing number remain and breed in the Baltic area, mainly at the Swedish islands of Gotland and Öland (Larsson et al. 1988, Waldenström 1995, SOF 1997).

Dark-bellied Brent Geese winter mainly in France and England (Bergmann et al. 1994). They leave the wintering areas in March for their first main spring staging sites in the Wadden Sea. Here they increase heavily in mass and in late May they pass south Sweden when conducting a (probably) direct flight of about 2 500 km to the White Sea and surrounding areas in Russia (Ebbinge & Spaans 1995). In mid June they continue to their breeding areas, mainly at the Taimyr peninsula (Bergmann et al. 1994).

Material

The data in this study come from the following sources: 1) replies to inquiries sent to the majority of the regional report committees of the Swedish Ornithological Society, 2) communication with bird observatories and field observers, 3) literature search in local and regional ornithological bulletins, and 4) migration studies made in Lund, Skåne (55° 42' N 13° 12' E). The time period covered by the overall analysis of timing and geographical patterns was restricted to 1981–1995, since data before 1981 were too heterogeneous to be included.

Most of the regional report committees (24 of 27) that got the inquiry replied. Inquiries were not sent to the regions in the mountainous north-west part of the country where migration of these species never have been observed (selection made based on SOF 1990). The report committees compile records of voluntarily reported bird observations from ornithologists. Most regions collect data on migrating Barnacle Geese and Brent Geese, but not all. In south-east Sweden, i.e. the regions of Blekinge, Öland and Gotland, where migration is intense, no data are collected routinely. This is because these species are considered to be too numerous, making it difficult to handle all the data each year. However, data from peak migration days are in many cases collected in these regions and are included in this analysis. My belief is that this lack of total coverage should not affect the conclusions of this study since yearly data have been included from Ottenby (56° 12' N 16° 24' E), a major migration site on Öland with daily observations throughout the migration seasons. From 1985 and onwards more or less yearly data from Utlängan (56° 01' N, 15° 48' E), a major migration site in Blekinge, have also been included. Furthermore, the report committees in Skåne and Halland, the two remaining provinces with high migration intensities, do collect all migration data on these species. From the provinces where the report committees did not respond to my inquiry and from the ones that did not get the inquiry, data have been collected from their regional bulletins.

All observations were summarized day by day. By comparing numbers of migrants, flight directions, passage times and localities a minimum daily number of passing geese was calculated. This was done under the assumptions that both species migrate over south Sweden in one uninterrupted flight and that the migratory direction is between north-east and south-east. Thus, if large number of geese were recorded at the south coast of Skåne and at Öland

(see Figure 1 for locations) during the same day the figures were not added to each other. Instead the highest number of geese at one of these places was used as the days minimum total of that particular day. If large numbers were seen in Skåne during the evening and high numbers had been recorded at Öland in the morning the same day, these numbers were summed since birds passing Skåne will pass Öland afterwards and not the other way around. Also, if large numbers were recorded in Skåne during the evening one day and at Öland the day after the figures have been treated as separate ones as flight time from Skåne to Öland makes it most likely that the birds seen in Skåne in the evening will pass Öland already during the night. The minimum daily sums were then used to calculate total numbers of birds observed per season, numbers passing different geographical zones, median dates and concentration of passage.

Data on flock sizes and flight directions were collected in Lund, Skåne, in the years 1995–1997, covering the complete migratory season each year. In addition, data on flock sizes were collected at Kåseberga, south-east Skåne (55° 21' N 14° 4' E) during 1995 and at Ottenby, Öland in 1996. At Ottenby, data on flock sizes were collected for Brent Goose only. At both localities the entire migration period was covered. Flight directions at Lund were measured by tracking migrating flocks with an optical range finder (WILD, 80 cm, 11.25X) with azimuth and elevation scales, or with a short-range tracking radar (X-band, 200 kW peak power, pulse duration 0.25 μ s, pulse repeat frequency 500 Hz, 1.5° pencil beam width) from the roof terrace of the Ecology Building, Lund University. For flocks passing relatively close to the observation site, that were observed by telescope or binoculars only, flight directions were estimated to the closest 22.5° (i.e. NE, ENE, E etc).

Data on annual population sizes and breeding success were obtained from the Goose Specialist Group Data Base, Wetlands International (J.Madsen & P. Clausen pers. comm.)

Wind data were obtained from the European Meteorological Bulletin (EMB, Deutsches Wetterdienst) for the relevant periods each year. Wind speed and direction are indicated by flags in the EMB, each full flag representing a wind speed of 10 knots (=5.1 m s⁻¹). This way wind speeds are given in classes approximately corresponding to 0; 1; 2.5; 5; 7.5 m s⁻¹ etc. Assuming that most geese passing Sweden start the flight from the northern part of the Wadden Sea, wind data from north-west Germany was used to

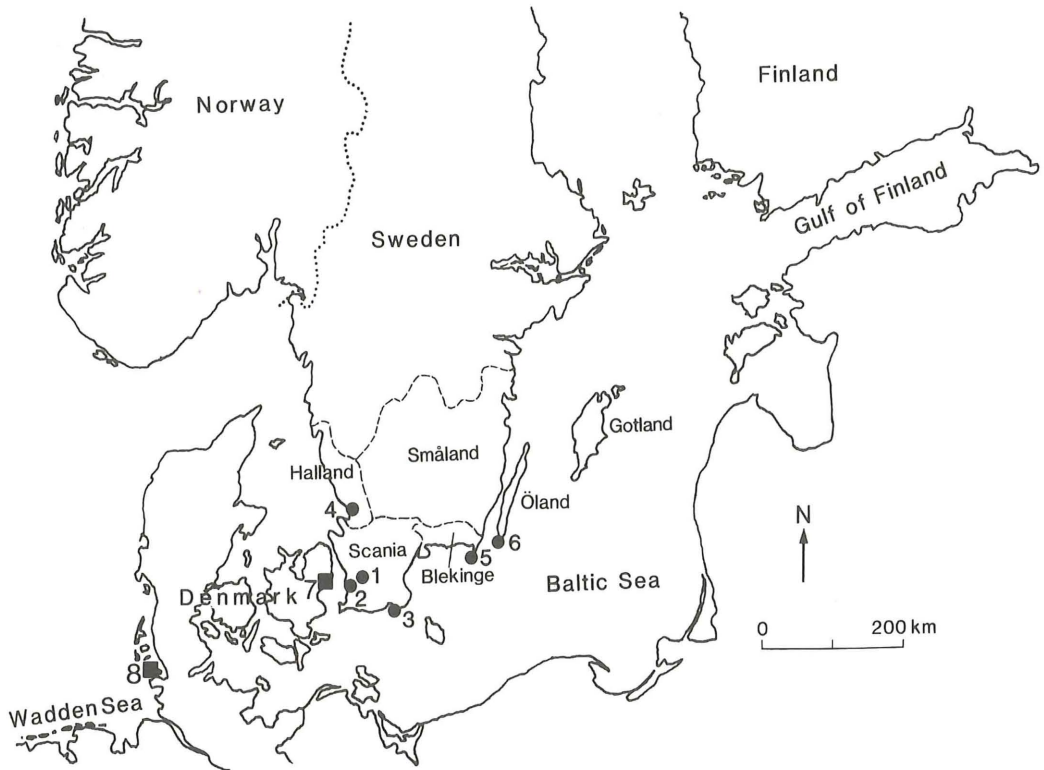


Figure 1. Map of south Sweden and the Baltic region. Main provinces mentioned in the text, main migration localities and wind measurement sites are shown. 1. Lund, 2. Lommabukten, 3. Kåseberga, 4. Laholmsbukten, 5. Utlängan, 6. Ottenby, 7. Copenhagen and 8. Wadden Sea.

Karta över södra Sverige och Östersjöregionen. Landskap och betydande sträcklokaler som omnämns i texten samt även vindmätningsslokaler visas. 1. Lund, 2. Lommabukten, 3. Kåseberga, 4. Laholmsbukten, 5. Utlängan, 6. Ottenby, 7. Köpenhamn och 8. Vadehavet.

analyze starting conditions. To analyze the passage over south Sweden, wind data from Copenhagen, Denmark were used since that was the closest weather station to south Sweden in the bulletin. Wind data in the EMB are given from 00 GMT and 11/12 GMT (= 02 and 13/14 local Swedish summer time). Depending on when during the day migration was observed over Sweden an assumed mean departure time was calculated based on flight speed measurements made in Lund (Green & Alerstam in prep.). Wind data closest in time to assumed departure or observed passage was used. For migration data with no exact time given, departure winds (Wadden Sea) from 00 GMT and passage winds (Copenhagen) from 11/12 GMT was used. All wind data in this report refer to ground level situations.

Migration data on Brent Geese from Finland and Denmark were taken from literature and personal correspondence with ornithologists. Finnish data

were only available from two years, 1987 (B. Ollberg and G. Nordenswan pers. comm. through N. Holmström) and 1993 (Leivo et al. 1995). Danish data were available for four years between 1988 and 1995 (Lindballe et al. 1993, 1994 and Preben Berg, pers. comm.).

Results

Number of migrants and flock sizes

For both species the number of reported migrants increased significantly during the period (Spearman rank correlation, Barnacle Goose: $r_s = 0.91$, $p = 0.0007$; Brent Goose: $r_s = 0.56$, $p = 0.03$, Figure 2). There were significant correlations between numbers observed in Sweden and overall population sizes in both cases (Kendall rank correlation, $\tau = 0.74$, $p = 0.0001$ for Barnacle Geese and $\tau = 0.39$, $p = 0.04$ for Brent Geese). The yearly numbers obser-

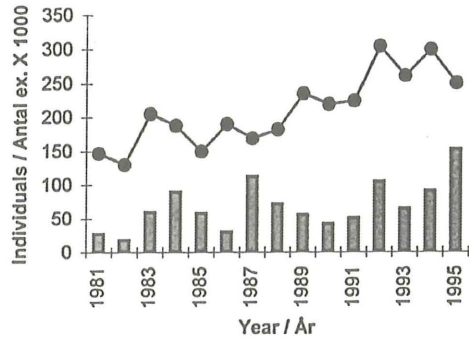
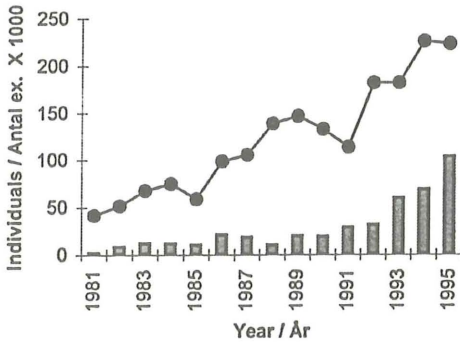


Figure 2. Seasonal totals of reported spring migrating Barnacle Geese (a) and Brent Geese (b) in Sweden 1981–1995 (bars) and overall population sizes (dots and line).

Säsongssummor av vårflyttande Vitkindade gäss (a) och Prutgäss (b) i Sverige 1981–1995 (staplar) och de totala populationernas storlek (punkter och linje).

ved in Sweden corresponded to between 6 and 47 % of the total population for Barnacle Goose, with a median of 18 %. For Brent Goose, between 14 and 67 % of the total population was seen every year, with a median of 29 %. Over the study period, significantly higher proportions of the Brent Goose population was reported (Mann-Whitney U-test, $n_1 = 15$, $n_2 = 15$, $z = -2.43$, $p = 0.02$) than for the Barnacle Goose. The proportion of the total population of Barnacle Goose seen in Sweden was relatively stable at about 15–20 % during the first twelve years of the period and then increased to 30–47 % in the last three years. The proportion of Brent Goose showed a much larger variation, with marked peaks in some years but no overall trend.

The distribution of flock sizes and individuals in different flock sizes at three main migration sites are shown in Table 1, whereas average flock sizes at the inland locality Lund and the coastal sites Kåseberga and Ottenby are presented in Table 2. Barnacle Goose flocks were significantly larger at Lund than at Kåseberga (Mann-Whitney U-test, $n_1 = 258$, $n_2 = 90$, $z = -4.28$, $p = 0.0001$). Also Brent Goose flocks passing Lund were significantly larger compared to those at the coastal sites Kåseberga and Ottenby (Mann-Whitney U-test, $n_1 = 310$, $n_2 = 111$, $z = -2.81$, $p = 0.005$ and $n_1 = 310$, $n_2 = 130$, $z = -2.81$, $p = 0.04$ respectively). Brent Goose flock sizes did not differ significantly between Kåseberga and Ottenby (Mann-Whitney U-test, $n_1 = 111$, $n_2 = 130$, $z = -0.84$, $p = 0.40$). Brent Goose flocks were significantly larger than Barnacle Goose flocks in Lund (Mann-Whitney U-test, $n_1 = 310$, $n_2 = 258$, $z = -2.15$, $p = 0.03$). At Kåseberga the tendency was in the same direction

(Mann-Whitney U-test, $n_1 = 111$, $n_2 = 90$, $z = -1.80$, $p = 0.07$) as can be seen from the mean and median values in Table 2.

Wind and migration intensity

Wind conditions (direction and strength) at Copenhagen during days with high migration intensity over Sweden are shown in Figure 3 a and b. A more detailed analysis of wind and weather patterns associated with the passage of arctic geese over Sweden will be presented elsewhere (Green in prep.).

A closer examination and categorization of the figures revealed some interesting patterns. I categorized winds from between SSW-WNW as true tailwinds, winds from between NNE-ESE as true headwinds, winds from ESE to SSW as sidewinds from the southern sector, winds from WNW-NNE as sidewinds from the northern sector and winds of not more than 1 m s^{-1} as neutral. Wind categories were chosen based on a generalized migratory direction towards ENE during the flight from the Wadden Sea over south Sweden. In Table 3 the number of days with high migration intensity in the different wind classes are shown together with the occurrences of winds during spring migration periods. The distributions of high migration intensity days were significantly different from the occurrences of winds for both species (Barnacle Goose: $\chi^2_{(4)} = 12.53$, $p = 0.01$; Brent Goose: $\chi^2_{(3)} = 8.30$, $p = 0.04$; in the statistical analyses for Brents both sidewind categories were pooled as the number of days with high migration intensity was too low during side winds from the north). During peak migration days, tailwinds were

Table 1. Distribution of number of flocks and individuals of spring migrating Barnacle Geese and Brent Geese at three localities in south Sweden in different flock size classes.

Fördelning av antalet flockar och individer av vårsträckande vitkindade gäss och prutgäss vid tre lokaler i södra Sverige fördelade på olika storleksklasser av flockar.

	Flock size <i>Flockstorlek</i>						N
	1-49	50-99	100-199	200-399	400-799	800-	
Barnacle Goose							
<i>Vitkindad gås</i>							
Flocks (%)							
<i>Flockar (%)</i>							
Lund	21.4	21.8	27.6	18.3	10.5	0.4	258
Kåseberga	40.0	27.8	13.3	16.7	1.1	1.1	90
Individuals (%)							
<i>Individer (%)</i>							
Lund	3.7	8.8	22.6	31.1	31.9	1.9	42 318
Kåseberga	11.0	18.3	16.8	40.6	4.5	8.9	8 986
Brent Goose							
<i>Prutgås</i>							
Flocks (%)							
<i>Flockar (%)</i>							
Lund	21.0	18.7	16.4	20.3	16.4	7.1	310
Kåseberga	32.4	18.9	19.8	14.4	12.6	1.8	111
Ottenby	32.3	15.4	16.2	20.0	11.5	4.6	130
Individuals (%)							
<i>Individer (%)</i>							
Lund	1.9	4.6	8.1	20.6	32.3	32.5	81 412
Kåseberga	2.7	7.6	14.8	22.7	39.2	12.9	20 365
Ottenby	3.6	5.0	9.7	26.3	26.7	28.6	27 265

used in a higher proportion than the occurrence of tailwinds. Winds from other directions (headwinds and sidewinds) were used in a smaller proportion than the occurrence of such winds. No difference between the species was found in this respect. High migration intensity days in headwinds were either in relatively low wind strength ($\leq 2.5 \text{ m s}^{-1}$); five of six occasions for Barnacle Geese, seven of nine occasions for Brent Geese; and/or late in the migratory season (after 20 April for Barnacle Goose, after 25 May for Brent Goose); three of six occasions for Barnacle Geese, six of nine occasions for Brent Geese; (Figure 3). Wind directions and strengths during peak days at the start of the flight from the Wadden Sea were very similar to the ones in Figure 3 and are therefore not presented.

Geographical pattern and flight directions

The passage of Barnacle Goose and Brent Goose over Sweden was mainly confined to the southern parts of the country. In Table 4 and Figure 4 I have divided Sweden in different geographical zones according to the amount of passing geese and arrows indicate the major migration corridors of both species.

The geographical pattern of Barnacle Goose passage was very stable between years with 70–97 % of all birds reported from the southernmost provinces (Skåne, Blekinge and Öland, zone 1) each year. Most birds were seen at Öland or in Skåne. Large numbers passed along the south coast of Skåne and then turned up towards the eastern part of Blekinge.

Table 2. Average flock sizes of Barnacle Goose and Brent Goose during spring migration at three sites of high migration intensity in south Sweden. Lund is an inland locality, Kåseberga and Ottenby are coastal sites.

Flockstorlekar hos vitkindad gås och prutgås under vårsträcket vid tre lokaler med hög sträckintensitet i södra Sverige. Lund är en inlandslokal, Kåseberga och Ottenby är kustlokaler.

Species <i>Art</i>	Locality <i>Lokal</i>	Mean <i>Medel</i>	Median <i>Median</i>	Range <i>Variation</i>	Year <i>År</i>	N <i>N</i>
Barnacle Goose <i>Vitkindad gås</i>	Lund	164	110	3-800	1995-97	258
	Kåseberga	100	60	4-800	1995	90
Brent Goose <i>Prutgås</i>	Lund	263	145	2-3000	1995-1997	310
	Kåseberga	183	97	2-1800	1995	111
	Ottenby	210	100	2-1700	1996	130

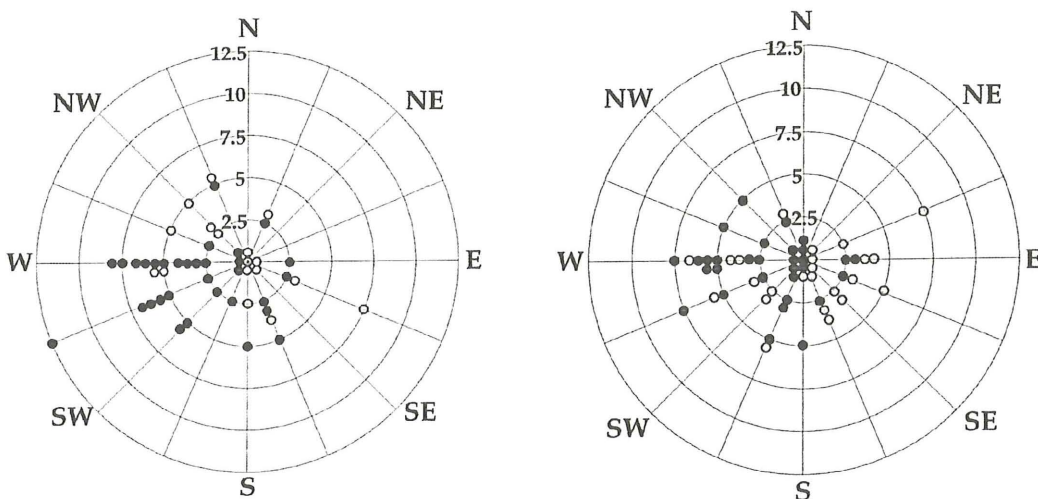


Figure 3. Wind conditions, direction (in 22.5° intervals, shown as a compass) and strength ($m s^{-1}$, increasing wind strength in outward going circles shown by numbers at the “North-axis”), at Copenhagen, Denmark during peak migration days of (left) Barnacle Geese (> 2 000 inds. observed) and (right) Brent Geese (> 5 000 inds. observed) in Sweden 1981–1995. The material has been divided in early (dots) and late (open circles) migration days. For Barnacle Geese, days up to 20 April was classified as early and days from 21 April onwards as late. For Brent Geese, days up to 25 May were regarded as early and days from 26 May onwards as late.

Vindförhållanden, riktning (i 22.5° intervall) och styrka ($m s^{-1}$, ökande vindstyrka enligt skala på “Nord-axeln”), uppmätta i Köpenhamn, Danmark under toppdagar av (vänster) Vitkindad gås (> 2 000 ex) och (höger) Prutgås (> 5 000 ex) i Sverige 1981–1995. Materialet är uppdelat i tidiga (punkter) och sena (öppna cirklar) sträckdagar: För vitkindad gås klassades dagar t.o.m. 20 april som tidiga och dagar fr.o.m. 21 april som sena. För prutgås klassades dagar t.o.m. 25 maj som tidiga och dagar fr.o.m. 26 maj som sena.

Table 3. Number of days with high migration intensity of Barnacle Geese (> 2 000 ind. observed) and Brent Geese (> 5 000 ind. observed), and the occurrence of winds (number of wind recordings, there are two measurements every 24 hours) during main migration periods (1 April - 5 May for Barnacle Geese, 11 May - 3 June for Brent Geese) in 1981–1995 in different wind classes (see also in text).

Antal dagar med hög sträckintensitet av vitkindad gås (> 2 000 ex observerade) och prutgås (> 5 000 ex observerade) och förekomsten (antal måttillfällen, två mätningar görs varje dygn) av vindar under vårflyttningssäsongerna (1 april – 5 maj för vitkindad gås, 11 maj – 3 juni för prutgås) 1981–1995 fördelat på olika vindkategorier (se texten).

Species Art	Tailwind Medvind	Headwind Motvind	Sidewind (left+right) Sidvind (vänster+höger)	Neutral winds Svag vind	N N
Barnacle Goose <i>Vitkindad gås</i>	24 (49.0%)	6 (12.2%)	5+6 (10.2+12.2%)	8 (16.3%)	49
Wind occurrence <i>Vindfördelning</i>	264 (26.3%)	190 (19.0%)	192+161 (19.2+16.1%)	195 (19.5%)	1002
Brent Goose <i>Prutgås</i>	24 (43.6%)	9 (16.4%)	3+6 (5.4+10.9%)	13 (23.6%)	55
Wind occurrence <i>Vindfördelning</i>	186 (26.3%)	144 (20.3%)	87+103 (12.3+14.5%)	188 (26.6%)	708

From there they passed Öland mainly on the eastern side of the island, heading for staging areas on Gotland or in Estonia. In some cases relatively large numbers crossed the southern parts of Öland but migration in Kalmarsund, between mainland Sweden and Öland, was usually less intensive. The numbers of Barnacle Geese crossing Skåne overland was similar to those following the south coast. Many of these birds flew in over land at Lommabukten, continued over Skåne and along the coast of Blekinge towards Öland where they took the same route as described above. Smaller numbers crossed mainland Sweden north of Skåne. A regular passage was observed in Halland, where the geese flew inland at Laholmsbukten, and over Småland (zone 2). Every year 2–30 % of the total numbers observed in Sweden were reported from these regions. Very small numbers were seen yearly north of Halland-Småland (zone 3 and 4), in many cases in association with the passage of *Anser sp.* geese.

Also the pattern of Brent Goose passage was fairly stable between years, although the variation was larger than for Barnacle Geese. Usually 72–94 % of all recorded birds were reported from the provinces of Skåne, Blekinge, Öland and Gotland (zone 1). Also here the main provinces were Skåne and Öland, but in some years equally large numbers were observed in Blekinge. The routes followed by Brent Geese

were similar to those described for Barnacle Geese. However, a higher proportion crossed Skåne overland. When reaching eastern Blekinge large numbers turned north and followed Kalmarsund. Normally 8–26 % of the birds each year were seen crossing mainland Sweden over the provinces of Halland and Småland (zone 2), mainly flying in overland at Laholmsbukten. Smaller numbers were seen annually in zone 3 (Figure 4 b). North of this, mostly single individuals were seen in flocks of other goose species, but in some years one or two flocks were seen as far north as the Gulf of Bothnia.

During two years, 1989 and 1992, the geographical pattern of Brent Goose migration was quite different from the pattern described above. In these years only 29 and 22 % of all birds were observed in the southernmost provinces (zone 1). Most birds were instead seen in Halland-Småland (zone 2) (51 and 67 %) and relatively large numbers were also seen in zone 3 (20 and 11 %). To analyse the variation in geographical pattern I plotted winds during the actual days when large numbers of Brent Geese (> 1 000 birds) were seen in zone 2–3 during 1989 and 1992. Almost all days with strong migration in zone 2–3 coincided with easterly winds, both at the start from the Wadden Sea and during passage of south Sweden (Figure 5).

Data on flight directions were collected for 192

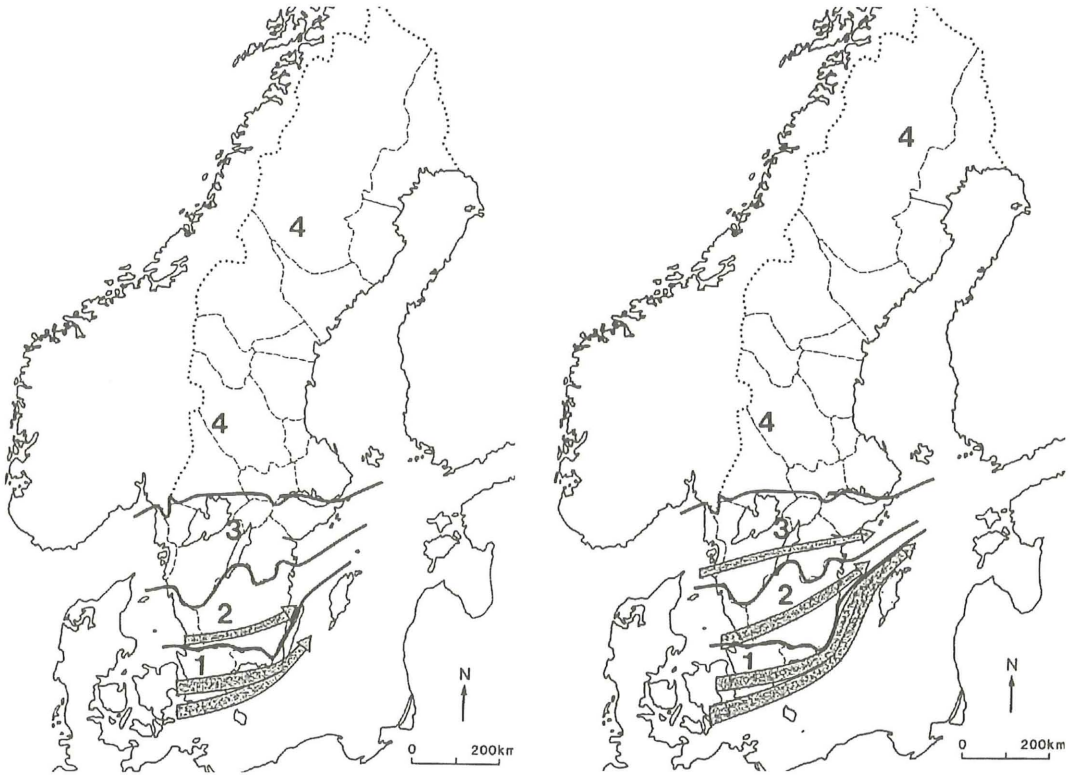


Figure 4. Main migration corridors and division in geographical zones according to observed migration intensity (see table 4 and text) of spring migrating Barnacle Geese (a) and Brent Geese (b) in Sweden 1981–1995.

Huvudsträckkorridorer och geografisk zonindelning efter observerad sträckintensitet (se tabell 4 och text) för vårflyttande Vitkindade gäss (a) och Prutgäss (b).

Table 4. Average percentages (\pm s.d.) of the total number of Barnacle Geese and Brent Geese passing different geographical zones of Sweden (see fig. 4 a and b) each spring during 1981–1995. A + sign means that the average percentage is below 0.5, but still the species is observed more or less annually. A – sign means that the species is not an annual migrant in the zone.

Procentuell fördelning (\pm s.d.) av antalet vitkindade gäss och prutgäss på olika geografiska zoner av Sverige (se figur 4 a och b) i medeltal per vårsäsong under 1981–1995. Ett +-tecken betyder att medelvärdet understiger 0.5 men att arten observerats i zonen mer eller mindre årligen. Ett - tecken betyder att arten inte är en årlig flyttare genom zonen.

Species	% in zone 1	% in zone 2	% in zone 3	% in zone 4
Art	% i zon 1	% i zon 2	% i zon 3	% i zon 4
Barnacle Goose Vitkindad gås	87.2 (\pm 7.5)	12.5 (\pm 7.2)	+	-
Brent Goose Prutgås	70.5 (\pm 22.4)	26.9 (\pm 18.6)	2.6 (\pm 5.5)	+

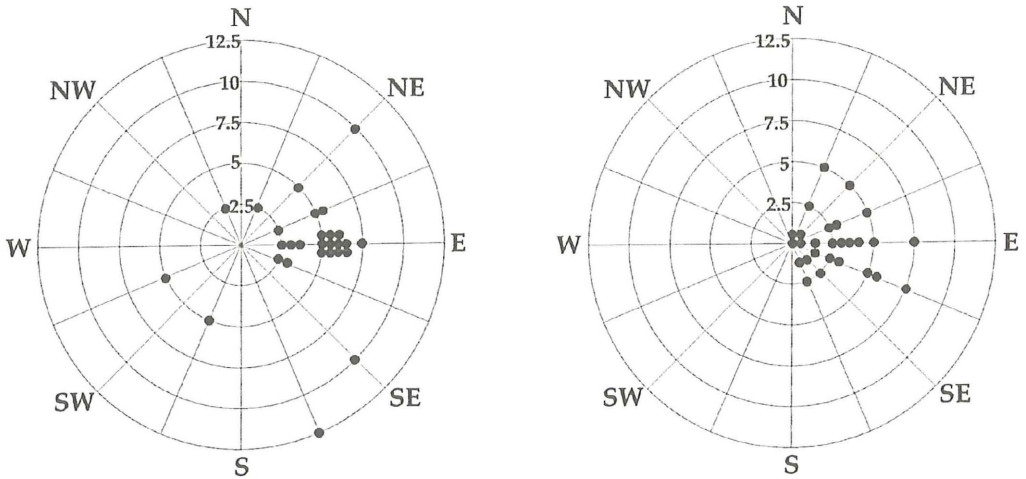


Figure 5. Wind conditions, direction and strength shown as in Figure 3, at the Wadden Sea (left) and Copenhagen, Denmark (right) during migration days of Brent Geese (> 1 000 inds. observed) in Sweden in 1989 and 1992.

Vindförhållanden, styrka och riktning, uppmätta vid Vadehavet (vänster) och Köpenhamn, Danmark (höger) under flyttmigrationsdagar för Prutgås (> 1 000 ex) i Sverige 1989 och 1992.

flocks of Barnacle Geese and 217 flocks of Brent Geese passing Lund. Of these flocks, 72 flocks of Barnacle Geese and 68 flocks of Brent Geese were tracked with optical range finder or tracking radar (exact migration directions measured). For the rest, flight directions were estimated visually. No significant differences were found between trackings and visual estimates or between years within the species so all data were pooled. Mean track direction of Barnacle Geese was 64° (\pm angular deviation 19°), more or less towards ENE (Figure 6a). For Brent Geese the mean track direction was 85° (\pm a.d. 21°), towards east (Figure 6b). The difference in mean flight directions between the species was highly significant (Watson-Williams test, $F_{1,407} = 99.8$, $p < 0.001$).

Flight directions from other localities or regions were reported to a varying extent but the data do not permit a detailed analysis. Within the main migration corridor over Skåne and Blekinge migratory directions were reported to be between NE and E for both species. In the region around Öland, Brent Geese shifted to more northerly directions while Barnacle Geese continued towards NE-E. At the northernmost point of Öland flight directions of Brent Geese were reported to be more or less towards

NE (about 50° according to the observer) during a peak migration day (27 May 1995). Around Gotland directions of Brent Geese were between N and NE. Deviations from this pattern occurred outside the main migration corridor. Along the west coast of Sweden, north of Skåne, about half of all observations of Barnacle and Brent Geese were of birds flying towards SSE along the coast. Ten to twenty percent of all reports referred to birds following the coast towards north. The remaining birds were heading inland with directions between NE and SE. In the south part of Halland more birds flew inland with flight directions between NE and SE than further north along the coast, but still around 40 % of all reports from this area referred to birds flying south along the coast. In inland areas of Småland and areas further north, almost all reported flight directions were between N and E.

Seasonal pattern

Migration of Barnacle Geese usually began in March when small numbers were observed. April was the main migration month, with an overall peak in the middle of the month. Numbers then decreased during May but passage occurred during most of the month.

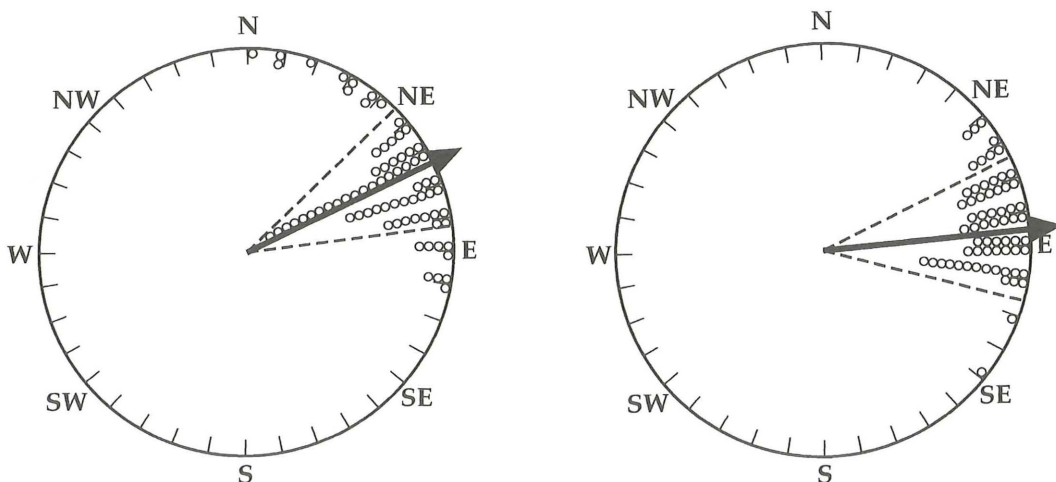


Figure 6. Measured flight directions (circles) of spring migrating Barnacle Geese (left) and Brent Geese (right) in Lund, Scania in spring 1995–1997. Arrow show mean flight directions of measured and observed flocks in Lund (see text). Stipled lines show angular deviations of mean directions. Barnacle Goose: mean 64° (\pm a.d. 19°), Brent Goose: mean 85° (\pm a.d. 21°).

Uppmätta flygriktningar (cirklar) hos vårflyttande Vitkindade gäms (vänster) och Prutgäss (höger) i Lund, Skåne 1995–1997. Pil visar medelflygriktning hos uppmätta och observerade flockar i Lund (se text). Streckade linjer visar vinkelavvikelsen hos medelriktningen. Vitkindad gås: medelriktning 64° (\pm 19°), Prutgås: medelriktning 85° (\pm 21°).

The last migrating Barnacle Geese every season were seen in the last days of May or the first days of June (Figure 7a).

Brent Goose passage was more or less exclusively a late May affair. Only small numbers were seen during March to early May. More numerous migration was observed from mid-May with an overall distinct peak in the last week. In some years high numbers were noted in early June but numbers decreased sharply during the progress of the month. The last migrating Brent Geese every season were seen in mid-or late June (Figure 7b).

Yearly median dates for Barnacle Geese varied between 4 April and 23 April. There was a tendency, although not significant, for median dates to be successively later during the period (Spearman rank correlation, $r_s = 0.50$, $p = 0.06$). Another sign of a successively later passage was that the proportion of birds seen in May increased (Spearman rank correlation, $r_s = 0.64$, $p = 0.02$). In 1981–1985, 0.1–3.2 % (yearly mean: 1.1 %) of the recorded birds were seen in May. During the later years, 1991–1995, the proportion of birds observed in May was 1.1–19.0 % (yearly mean: 10.0 %). The variation in median dates was compared to the proportion of time that headwinds or tailwinds occurred during the main migration periods for each year, but no significant relationships were found, neither for start winds at

the Wadden Sea nor for passage winds at Copenhagen (Kendall rank correlation, $t = -0.17$, $p = 0.37$ and $t = -0.09$, $p = 0.64$ for proportion of headwinds; $t = 0.06$, $p = 0.76$ and $t = 0.04$, $p = 0.83$ for proportion of tailwinds at the Wadden Sea and Copenhagen respectively).

For Brent Geese, yearly median dates were stable during the period. In ten years median dates were between 22 and 25 May. In four years passage was delayed and median dates were between 27 and 31 May. One year of early passage occurred with a median date of 19 May. No trend in median dates could be discovered (Spearman rank correlation, $r_s = -0.13$, $p = 0.63$). The variation was significantly associated with the proportion of time that headwinds occurred during the main migration period, passage being later in headwind years (Kendall rank correlation, $t = 0.61$, $p = 0.002$ and $t = 0.43$, $p = 0.03$ for winds at the Wadden Sea and Copenhagen). For start winds at the Wadden Sea, median dates were also significantly associated with the proportion of time that tailwinds occurred, being earlier in tailwind years (Kendall rank correlation, $t = -0.53$, $p = 0.006$), but only tending to be so for for passage winds at Copenhagen (Kendall rank correlation, $t = -0.35$, $p = 0.07$).

The passage of both species was usually concentrated to a few days of mass migration every year

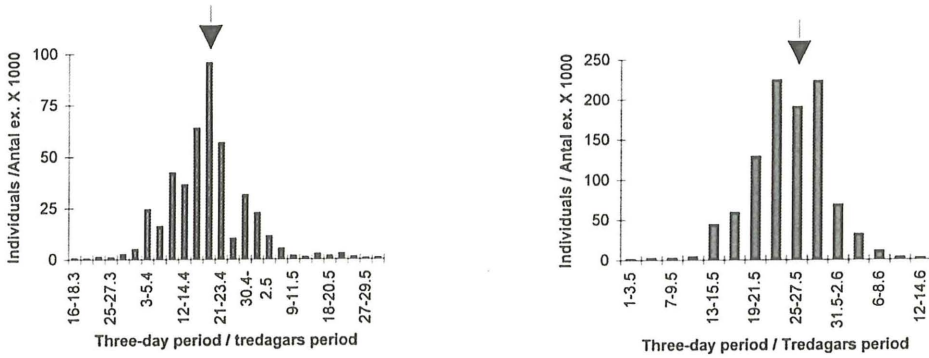


Figure 7. Overall seasonal pattern, in three-day periods, of spring migrating Barnacle Geese (left) and Brent Geese (right) in Sweden 1981–1995. Arrow show median dates.

Säsongsfördelning, i tredagarsperioder, av vårflyttande Vitkindade gäss (vänster) och Prutgäss (höger) i Sverige 1981–1995. Pilar visar mediandatum.

(Table 5). There was no difference between the species regarding the proportion of birds seen during the three best days every season (Mann-Whitney U-test, $n_1 = 15$, $n_2 = 15$, $z = -0.14$, $p = 0.88$) and no trends in this proportion could be detected during the period for any of the species (Spearman rank correlation, $r_s = -0.02$, $p = 0.95$ for Barnacle Geese; $r_s = 0.24$, $p = 0.37$ for Brent Geese).

There was a significant difference between the species in the time span during which 95 % of all birds were observed in any season (Table 5). Passage of Brent Geese was more concentrated in time than the passage of Barnacle geese (Mann-Whitney U-test, $n_1 = 15$, $n_2 = 15$, $z = -2.81$, $p = 0.005$). Furthermore the time period during which 95 % of all Barnacle Geese were recorded in each spring increased in length through the period (Spearman rank correlation, $r_s = 0.71$, $p = 0.008$) from 15–24 days in the early 1980s to 27–44 days in the early 1990s. No significant pattern could be detected for Brent Geese (Spearman rank correlation, $r_s = -0.35$, $p = 0.19$). Variation in the time period covering 95 % of the passage was not correlated to the proportion of time that tailwinds or headwinds occurred during main migration periods for any of the species (Kendall rank correlation, all $p = 0.20$ – 0.92).

International outlook

To analyze if Brent Geese fly over Denmark and the Baltic Sea in one go, numbers of migrating birds observed in Sweden were compared to observed numbers reported from Denmark and the Gulf of Finland. In Figure 8 a–f I have compiled data from

the years when numbers have been available from at least two of the three countries. Unfortunately no year was available with data from all three countries. Generally there was a good fit between Brent Goose numbers observed in Denmark and Sweden, and between numbers observed in Sweden and Finland. A peak in Denmark coincided with a peak in Sweden the same day and a peak in Sweden was followed by a peak in Finland the same day or the day after. In some cases a certain time delay in passage was observed between Denmark and Sweden and between Sweden and Finland, indicating that the birds do not fly the entire distance but sometimes stop to rest for shorter periods.

Discussion

Number of migrants and flock sizes

The significant increase in numbers of Barnacle and Brent Geese seen in Sweden during the study period coincide with the large increases in their overall population sizes in the last decades. The Russian-Baltic breeding Barnacle Goose population increased from around 40 000 birds in 1980 to 220 000 birds in 1994–1995 (Wetlands International, Goose Specialist Group database). During the same time period the population of Dark-bellied Brent Geese increased from 140 000 to 250 000–300 000 birds (Wetlands International, Goose Specialist Group database). The proportions of the total populations seen on migration in Sweden each year varied roughly between 20 and 50 %. The variation probably depends to a certain degree on the extent to which the migra-

Table 5. Median dates, proportion of the season total observed during the three best days and time-span during which 95 % of the season total was observed for Barnacle Goose and Brent Goose during spring migration 1981–1995.

Mediandatum, andel av totala säsongsumman observerade under de tre bästa dagarna samt tidsperiod under vilken 95 % av säsongsumman inräknats för vitkindad gås och prutgås under vårflyttningen 1981–1995.

Species Art	Median date (Range) Mediandatum	% during three best days % under de tre bästa dagarna	95 % within (days) 95 % inom (dagar)
Barnacle Goose Vitkindad gås	19.4 (4-23.4)	62 (± s.d. 14.6)	26 (± s.d. 9.3)
Brent Goose Prutgås	25.5 (19-31.5)	62 (± s.d. 11.9)	17 (± s.d. 4.1)

tory seasons were covered by ornithologists at strategic migration sites and to what degree observed migration was reported to the regional report committees. The increase in relative numbers of Barnacle Geese is for example most likely caused by increased ornithological activity at strategic sites, as in Lund, during the migration period in the later years of the study period. Another possible explanation of the variation might be differences between years in wind patterns since it is likely that winds affect the altitude of migration, geographical patterns and maybe also the distribution of birds that migrate during day and/or night. As this data set does not contain any information on the differences in observation coverage between years, this question cannot be analyzed in detail. A higher proportion of the total Brent Goose than of the total Barnacle Goose population was generally observed in Sweden. This can of course be a result of a better coverage of the Brent Goose passage, but it may also indicate differences in, for example, diel migration patterns and departure areas. Generally, Barnacle and Brent Geese initiate their migratory flights either in the early morning or in the evening (Leito 1991, P. Clausen pers. comm.) but we have poor knowledge of the exact preferences of departure times and if there are any differences between the species in this respect. There is though a clear difference in observed passage times in south Sweden with the majority of Barnacle Geese recorded between early morning and midday while Brent Geese are more spread out during the day with marked peaks in early morning and in the evening (Green, unpubl. data). This pattern might be caused by a difference in departure areas between the species. Barnacle Geese leave from a more concentrated area of the Wadden Sea in

Germany and the north part of the Netherlands (Ebbinge et al. 1991) while Brent Geese are spread out over the whole Wadden Sea (Bergmann et al. 1994). In addition a couple of relatively large staging areas of Brent Geese are also present around the Danish islands (Madsen et al. 1990). Thus, Barnacle Geese probably pass south Sweden in more concentrated waves while passage of Brents will be more spread out during the day making it likely that a higher proportion of all birds will be observed.

Flock sizes of Barnacle Geese in Sweden (Table 1) were relatively similar to flock sizes reported from departure at the Wadden Sea, where 66 % of the flocks observed during spring departure contained 1-100 birds and 24 % of the flocks were in the size class 100–250 birds (Busche 1991). General flock sizes of Brent Geese in Sweden were larger than flock sizes observed at departure from the Wadden Sea. There, only 3 % of 73 observed flocks were larger than 300 birds (Prokosch 1991), while in Sweden 14.4–20.3 % of all flocks were larger than 400 birds (Table 1). The difference between Wadden Sea and Sweden indicates that smaller Brent Goose flocks merge into bigger ones somewhere along the route. If flocks frequently stop and rest along the route, there is a possibility of accumulation of birds and the formation of larger flocks at these occasions. Whether this is what the Brent Geese do is unknown, but a recent satellite telemetry study on Light-bellied Brent Geese flying from Denmark towards Svalbard and Greenland indicate that these birds pause now and then to rest (Clausen & Bustnes in press). Furthermore observations along the west coast of Sweden show that Brent goose flocks frequently go down and rest before flying inland (A. Wirdheim pers. comm., own obs, and see below).

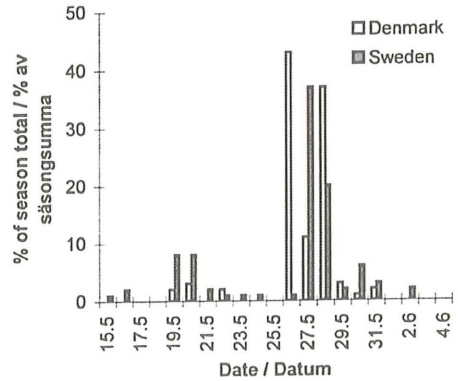
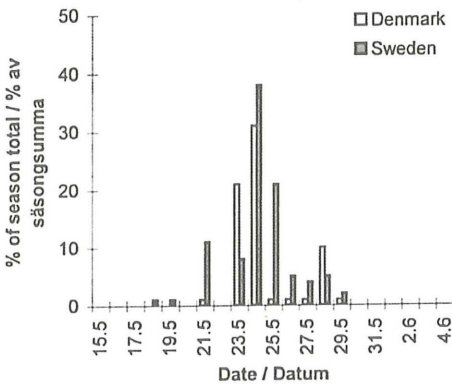
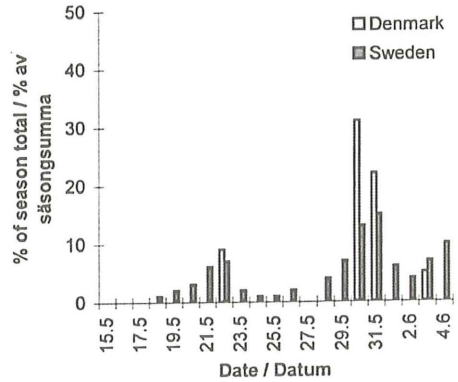
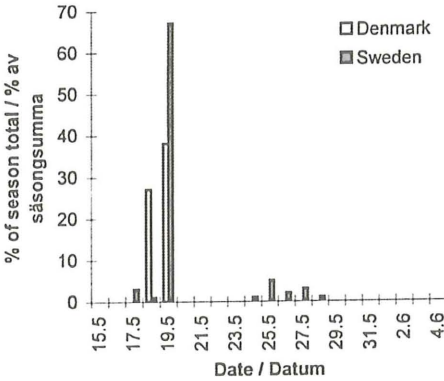
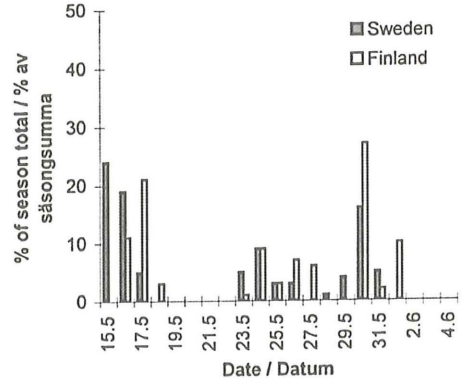
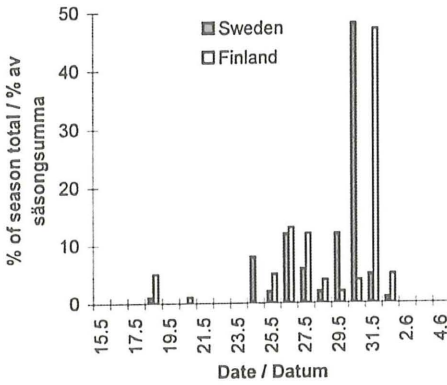


Figure 8. Comparison of observed migration intensities of Brent Geese between Sweden and Finland (a-b), and Denmark and Sweden (c-f). a) 1987, b) 1993, c) 1991, d) 1992, e) 1994 and f) 1995. See text.

Jämförelser av sträckintensiteter av prutgäss mellan Sverige och Finland (a-b) och mellan Danmark och Sverige (c-f). a) 1987, b) 1993, c) 1991, d) 1992, e) 1994 och f) 1995. Se text.

Flocks of Brent Geese were larger than those of Barnacle Geese at Lund and tended to be so also at Kåseberga. Both species depart from large staging concentrations in the Wadden Sea (Rösner 1993, Rösner & Stock 1995) so this difference is not likely to arise from differences in the size of staging concentrations (cf. Alerstam et al. 1990). A plausible explanation is that since migration of Brent Geese is more concentrated in time than Barnacle Goose migration, more Brent Geese are bound to migrate at the same time, thus making Brent Goose flocks larger.

Flock sizes of both species were higher during migration over land than along the coast. This has also been found for spring migrating Eiders *Somateria mollissima* in south Sweden (Alerstam et al. 1974). For the Eiders, Alerstam et al. suggested that the larger flock sizes of birds crossing land were due to the fact that when about to fly inland, Eiders generally circled above the shoreline for a quite a while. The circling behaviour led to the merging of several smaller flocks into larger ones that finally departed inland. The same argument may apply to Brent Geese which are frequently seen circling in the bays of west Sweden before flying inland (Wirdheim 1981, 1988, own obs.). Also, as mentioned above, Brent Geese relatively often land on the water for a while when reaching the west coast of Sweden before they depart inland. This behaviour may also lead to accumulation of birds into larger flocks than the ones that arrive at the coast. For Barnacle Geese circling behaviour at the coastline and the habit of going down and rest before continuing inland is not observed as frequently as for Eiders and Brent Geese (own obs.). The difference in flock sizes between overland flying birds and those following the coastline is thus more difficult to explain, but the same reasons as mentioned above might be responsible for the difference in Barnacle Geese as well. Another factor affecting the observed flock sizes may be associated with the fact that migration over land often takes place at higher altitude than migration along coasts. Small flocks might not be detected as easily over land by observers as along the coast, making the data set biased towards larger flock sizes at an inland locality.

Wind and migration intensity

High migration intensity was generally associated with favourable winds (49 % of peak days for Barnacle Geese, 44 % of peak days for Brent Geese). In addition several peak days occurred in winds from

the southern sector (S-SSE, Figure 3) which also could be categorized as relatively favourable from the birds point of view as these wind directions also hold a considerable tailwind component, at least during certain parts of the flight (see Figure 4). By including these days in the summary, 29 peak days (59%) of Barnacle Goose migration were in tailwinds and sidewinds from the southern sector. The corresponding figure for Brent Geese was 37 peak days (67 %). By choosing to fly in tailwinds the birds reach their destinations faster and with less energy expenditure than otherwise. Hence, there should be a high selection pressure towards choosing the right days with respect to wind (Alerstam 1979, 1990a). For both species several peak days were also recorded in weak winds. These days do obviously not give any wind assistance and energetic advantages compared to tailwinds but compared to a flight in headwinds a flight in no winds is clearly preferable both from an energy saving and time saving perspective. The importance of favourable winds, or at least to avoid unfavourable winds, during spring migration has been shown for Brent Geese. Ebbinge (1989) stated that "wind conditions during spring migration may have a marked impact on the eventual breeding condition of the birds" and showed that breeding success was low in years when headwinds prevailed during the spring migration period. Probably the birds these years arrived at their breeding areas in rather bad condition, having spent a lot of energy on flight in the headwinds. A majority of all studies on bird migration intensity and wind have shown a preference for migration in tailwinds or at least winds of low strength if they were opposing (Richardson 1978, 1990 and references therein). Studies of waterfowl migration in particular also show a positive correlation between following winds and migration intensity in most cases, both during spring and autumn, for short and for long flights (Alerstam et al. 1974, Blokpoel & Gauthier 1975, Blokpoel 1978, Wege & Raveling 1983, Owen & Gullestad 1984, Dau 1992).

Although both species predominantly migrated in tailwinds, some days with high migration intensity occurred in headwinds. These days were in several cases late in the season and/or with relatively low wind speeds ($\leq 2.5 \text{ m s}^{-1}$, see Figure 3). Probably, time gets increasingly important as the season progresses, especially for Brent Geese as these birds migrate over south Sweden only a couple of weeks before the onset of breeding. To be able to reach their staging areas to refuel for their next flight to the breeding grounds and still have the chance to breed

successfully in the short arctic summer, the geese can not afford to wait for favourable winds late in the season. At these occasions migration is commenced as soon as wind conditions get better (lower strength of headwind) but still not optimal.

Geographical pattern

The geographic pattern of migration shown in this analysis follow, in broad respects, general descriptions in the literature (Kumari 1971, Cramp 1977, Prokosch 1984, Madsen 1987, SOF 1990, Bergmann et al. 1994). Differing from the above mentioned descriptions are the number of geese flying over inland areas of south Sweden, especially for Barnacle geese. These numbers have previously been underestimated. I conclude that a substantial part of all Barnacle and Brent Geese in fact cross the southernmost part of Sweden overland.

Geographic pattern of Brent Goose passage showed a larger between-year variation than the one for Barnacle Goose. In some years the migration corridor was markedly shifted towards north, as in 1989 and 1992. In these years the geese migrated in winds mainly from the eastern sector as shown in Figure 5. The more northern migration corridor in 1989 was also observed in Denmark (Munk et al. 1991). Large scale wind drift might be responsible for this shift on some of the occasions. Birds migrating towards north-east from the Wadden Sea could have been drifted northwestwards by the wind. This seems likely in winds from east to south-east. Looking at Figure 5 one can see that not all migration days were in winds from these directions, so wind drift cannot be responsible for all occasions with migration further to the north than usual. In north-easterly winds the birds might instead have hesitated to fly in their preferred direction from the Wadden Sea, since this would have been straight into the headwinds. Maybe they set off in a more northerly direction, with less unfavourable winds, following the Wadden Sea coast and getting some shelter from the wind. When reaching the north part of the Wadden Sea the coast bends off towards north-west and west, more or less the opposite direction of the preferred migratory direction and the geese had to face the headwind if not to stray away from the normal route. Thereby the corridor would be shifted northwards. Why then was the migration corridor for Barnacle Geese more stable than the one for Brent Geese? This may be a consequence of the difference in destination areas and in time to onset of breeding between the two species. The majority of the Barnacle Geese are on

their way to spring staging at the Baltic islands with about two months to the start of breeding. Brent Geese head for the White Sea via the Gulf of Finland, just a few weeks before the start of breeding. For Brent Geese a general drift northwards is not totally unfavourable regarding the length of the flight and by letting themselves be wind-drifted instead of flying straight into the headwinds they also save energy which might be of crucial importance for the coming probability of a successful breeding since time for replenishing nutrient stores at the White Sea is limited (cf. Ebbinge 1989, Ebbinge & Spaans 1995). For Barnacle Geese on the other hand, the extra detour will make the flight substantially longer in distance, making the same behaviour unlikely to develop. They might also not be as pressured by time and thus by an energy conserving strategy, since they have about two months to go before the start of breeding and sufficient time to rebuild their stores at Baltic staging sites.

The difference in flight directions in Lund between the species is intriguing. Barnacle Geese flew more straight towards their destination (ENE) while Brent Geese were flying with directions towards the closest coast area on the east side of Skåne (E). Perhaps Brent Geese are more selected to maximize contact with marine habitats, where they can find suitable resting sites, than Barnacle Geese. The reluctance of Brent Geese to land on lakes in inland areas is illustrated by the fact that very few grounded flocks (only occasional single individuals) are reported from lakes in inland Sweden. In contrast, resting flocks of Barnacle Geese are sometimes reported (this study). Furthermore the relatively high numbers of Brent Geese seen following the Swedish west coast towards SSE, instead of flying straight on towards NE or E, indicates that they hesitate to fly inland when the coastline does not deviate completely from the preferred migratory direction. Another indication that Brent Geese try to maximize contact with the sea is the finding from Finland that almost all Brent Geese seem to take the shortest overland passage from the innermost Gulf of Finland to the White Sea. Barnacle Geese are more often seen inland, apparently taking the shortest way to the White Sea but not the shortest overland crossing (Saurola 1976).

General flight directions were in the sector between NE and E in Sweden with some deviations around coastlines, most pronounced for Brent geese. This is in good agreement with departure directions from the Wadden Sea (Busche 1991, Prokosch 1991). A constant compass route (rhumbline) from the

German part of the Wadden Sea towards staging areas for Barnacle geese at Gotland and in Estonia is about 65°, e.g. towards ENE. A rhumbline between the Wadden Sea and the White Sea is about 55°, e.g. towards NE-ENE. Flying along a great circle route, the shortest route between two places on the earth's surface, from the Wadden Sea to the White Sea would require a more northern initial flight direction, about 40°, continuously changing towards a more easterly direction of about 55° when approaching the White Sea (Figure 9). A great circle route between the Wadden Sea and the Baltic would not differ much from a rhumbline route, due to the short distance. If Brent Geese followed a great circle route large numbers should pass over zone 2 and 3 (Figure 4, Figure 9) and not as this study shows over zone 1. Instead it seems (Figure 4, Figure 9) that they follow a route similar to a rhumbline, but with substantial influences of topographical features, such as coastlines. The same behaviour have been observed for Knots *Calidris canutus* passing Sweden in late spring heading for breeding areas on Taimyr peninsula (Gudmundsson 1994) and might be a general behaviour of birds breeding in high arctic Russia during spring migration from western Europe. Even if a great circle route would be shorter than following a constant compass course there are certain advantages with the latter. By flying on a constant compass course during the flight from western Europe to the Russian tundra the birds increase the contact with

coastal areas compared to a great circle route (cf. Figure 9). Staying in contact with coastlines may increase security since it gives the birds both the possibility to use landmarks for orientation and a better choice of sites for emergency landings, for example if encountering bad weather, than flying over land or over open sea (Alerstam 1990 b).

Seasonal pattern

Seasonal timing of the passage of both species were in accordance with previously reported time patterns (Kumari 1971, Saurola 1976, Hasselquist 1981, Leito & Renno 1983, Wirdheim 1988, Ebginge 1989, SOF 1990, Busche 1991, Ebginge et al. 1991, Leito 1991, Prokosch 1991). Interestingly the time pattern of Barnacle Geese showed a certain change during the period, with a migratory period increasing in length (more birds seen in May) and a tendency for a successively later median date. The time pattern of Brent Goose passage on the other hand was very stable, just showing a delay in years when headwinds prevailed. No such association with wind was found for Barnacle geese. Migration of Barnacle geese during the 1970s took place mostly in early April (Hjort 1976). May migration was reported to be rare at that time. Peak migration in the 1980s was mainly in mid April and during the 1990s the peak has changed further towards late April. The change in time pattern might be connected with the increasing population size. Overall population size during the mid 1990s was four-five times larger than during the early 1970s. Furthermore the Barnacle Goose has established itself as a breeding bird of the Baltic with a present population of at least 10 000 birds (Larsson et al. 1988, Waldenström 1995). This heavy population increase has probably led to increased competition on Baltic staging and breeding grounds, which are of relatively limited size. It might thereby be more beneficial for some birds to stay longer in the Wadden Sea and build up reserves, with less competition than in the Baltic, for either a direct flight to the Arctic or to use the Baltic staging areas for a much shorter period. This scenario would also explain the longer migratory period of Barnacle Geese compared to Brent Geese. In the former case we probably have a mix of early migrating Baltic breeders (Forslund 1992), Russian breeders on their way to major spring staging in the Baltic, and Russian breeders flying directly towards the Arctic or just staging for a short time in the Baltic. In the Brent Goose case all birds are on their way to spring staging in the White Sea and the passage is very

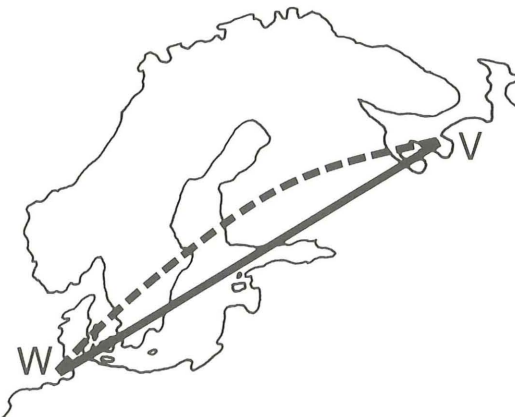


Figure 9. The great circle route (stippled) and constant compass route (straight line) between the Wadden Sea and the White Sea. Brent geese approximately fly along a constant compass route.

Storcirkelrutt (streckad kurva) och konstant kompassrutt (hel-dragen rak linje) mellan Vadehavet och Vita havet. Prutgäss följer ungefär en konstant kompassrutt.

concentrated. It is interesting to note that Barnacle Goose migration from the Baltic in mid to late May is very synchronized following very much the same pattern as Brent Goose migration from the Wadden Sea (Kumari 1971, Leito & Renno 1983, Leito 1991, Leivo et al. 1994, 1995).

International outlook

Brent Geese are assumed to fly from west European staging grounds to the White Sea, north-west Russia in one uninterrupted flight (Ebbinge & Spaans 1995). Based on flight speed measurements on Brent Geese in Lund (mean groundspeed = $71 \text{ km h}^{-1} \pm \text{s.d. } 14 \text{ km h}^{-1}$, Green & Alerstam in prep.) the flight between the Wadden Sea and the Gulf of Finland should normally take about 20 hours. From Denmark to Sweden the geese have to fly for between half an hour and four hours depending on where they were observed in respective country. The flight from south Sweden to the Gulf of Finland should be covered in 10–14 hours if the geese fly non-stop. Geese passing Denmark should thus be seen in Sweden later the same day. Geese observed in Sweden one day should be observed in Finland later the same day or the day after, depending on when during the day they pass Sweden. As seen in Figure 8 there was generally a good fit between numbers seen in the different countries. On some occasions there was a small time delay though. What probably happens is that, for one reason or the other, Brent Geese make short stops along the route. This has, as previously mentioned, been observed for Light-bellied Brent Geese (Clausen & Bustnes in press) and also for Dark-bellied Brent Geese along the Swedish west coast (own obs.). What the geese do at these occasions and why they do this is unknown. The short stops and the locations where they go down indicate that it is not to eat and replenish nutrient stores. A possible explanation is that they need to drink since they might run the risk of dehydration during long flights with high body masses (cf. Carmi et al. 1992).

Bearing in mind that many geese pass Sweden by night, the high proportions of the involved populations observed in Sweden and the findings that Barnacle and Brent Geese are only observed in small numbers along the south and southeast coast of the Baltic (Rutschke & Litzbarski 1976, Raudonikis & Shvazhas 1991) the conclusion must be that for both species the majority of all birds pass Sweden or the waters surrounding the country during spring. Migration is however not as concentrated over Sweden as in the Gulf of Finland.

Acknowledgements

Observation records were provided by the courtesy of Mats Alderus, Martin Amcoff (Ottenby Bird Observatory), Preben Berg (Kongelunden Bird Observatory), Anders Blomdahl, Erik Borgström, Stefan Clason, Göran Darefelt, Ola Elleström, Thomas Ewelid, Jonas Grahn, Olof Hjelm, Niclas Holmström, Kurt Holmquist, Joakim Johansson, Ingela Kristoffersson, Hans Larsson, Sören Linden, Alf Lindström, Reno Lottman, Jan Pettersson (Ottenby Bird Observatory), Thomas Pettersson, Stig Rosen, Daniel Steen, Staffan Swedberg, Martin Tjernberg, Gunnar Wikman. Jesper Madsen and Preben Clausen provided the figures on population sizes and breeding success. Anders Hedenström, Thomas Alerstam, Åke Lindström and two anonymous referees gave valuable comments on the manuscript. Steffi Douwes helped in creating the maps. The studies on arctic goose migration in Lund have been financially supported by Gustaf Danielssons Foundation (Swedish Ornithological Society).

References

- Alerstam, T. 1979. Wind as a selective agent in bird migration. *Ornis Scand.* 10:76–93.
- Alerstam, T. 1990 a. *Bird migration*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Alerstam, T. 1990 b. Ecological causes and consequences of bird orientation. *Experientia* 46: 405–415.
- Alerstam, T., Bauer, C.-A. & Roos, G. 1974. Spring migration of Eiders *Somateria mollissima* in southern Scandinavia. *Ibis* 116:194–210.
- Alerstam, T., Gudmundsson, G. A., Jönsson, P.-E., Karlsson, J. & Lindström, Å. 1990. Orientation, migration routes and flight behaviour of Knots, Turnstones and Brant geese departing from Iceland in spring. *Arctic* 43: 201–214
- Bergmann, H.-H., Stock, M. & ten Thoren, B. 1994. *Ringelgänse*. AULA-Verlag, Wiesbaden.
- Blokpoel, H. 1978. Weather and spring migration of Snow geese across southern Manitoba. *Oikos* 30: 393–397.
- Blokpoel, H. & Gauthier, M. C. 1975. Migration of Lesser Snow and Blue geese in spring across southern manitoba. Part 2: Influence of weather and predictions of major flights. *Can. Wildl. Serv. Rep.* Series 32.
- Busche, G. 1991. Nonnengans, Weisswangengans - Branta leucopsis. Pp. 89–100 in *Vogelwelt Schleswig-Holsteins. Bd 3: Entenvögel 1* (Berndt, R. K & Busche, G., eds). Wachholtz, Neumünster.
- Carmi, N., Pinshow, B., Porter, W. & Jaeger, J. 1992. Water and energy limitations on flight duration in small migrating birds. *Auk* 109: 268–276.
- Clausen, P. & Bustnes, J. O. 1998. Flyways of North Atlantic light-bellied brent geese *Branta bernicla hrota* reassessed by satellite telemetry. *Norsk Polarinst. Skr.* In press.
- Cramp, S. (ed) 1977. *Birds of the Western Palearctic*. Vol 1. Oxford University Press. Oxford.

- Dau, C. P. 1992. The fall migration of Pacific Flyway Brent Branta bernicla in relation to climatic conditions. *Wildfowl* 43: 80–95.
- Ebbinge, B. S. 1989. A multifactoral explanation for variation in breeding performance of Brent geese Branta bernicla. *Ibis* 131: 196–204.
- Ebbinge, B. S., van Biezen, J. B. & van der Voet, H. 1991. Estimation of adult survival rates of Barnacle geese Branta leucopsis using multiple resightings of marked individuals. *Ardea* 1979: 73–112.
- Ebbinge, B. S. & Spaans, B. 1995. The importance of body reserves accumulated in spring staging areas in the temperate zone for breeding in Dark-bellied Brent geese Branta b. bernicla in the high Arctic. *J. Avian Biol.* 26: 105–113.
- Forslund, P. 1992. *Effects of reproductive tactics and population density on breeding success in the Barnacle goose Branta leucopsis*. Ph. D. Thesis, Dept. of Ecology, Univ. of Uppsala, Sweden.
- 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.
- Hasselquist, D. 1981. Prutgåsens Branta bernicla förekomst på Öland. *Calidris* 10: 139–150.
- Hjort, C. 1976. The migration of Barnacle geese (Branta leucopsis) at Ottenby. Pp. 165–174 in *Bird migration* (Kumari, E., ed.). Tallin.
- Hjort, C. 1977. Den vitkindade gåsens Branta leucopsis förekomst på Öland. *Calidris* 6: 59–71.
- Kumari, E. 1971. Passage of Barnacle goose through the Baltic area. *Wildfowl* 22: 35–43.
- Larsson, K., Forslund, P., Gustafsson, L. & Ebbinge, B. S. 1988. From the high Arctic to the Baltic: the successful establishment of a Barnacle goose Branta leucopsis population on Gotland, Sweden. *Ornis. Scand.* 19: 182–189.
- Leito, A. 1991. A note on migration ecology, population status and interactions with agriculture of Barnacle geese in Estonia. *Ardea* 79: 347–348.
- Leito, A. & Renno, O. 1983. Über die Zugökologi der an der Barentssee heimischen Population der Weisswangengans (Branta leucopsis) in Estland. *Die Vogelwarte* 32: 89–102.
- Leivo, M., Kontiokorpi, J. & Rusanen, P. 1994. Migration of Arctic waterfowl on the northern Baltic Sea in spring 1993. *Linnut* 29 (2): 12–19. (In Finnish with English summary).
- Leivo, M., Kontiokorpi, J. & Rusanen, P. 1995. Migration of Arctic waterfowl on the northern Baltic Sea in spring 1994. *Linnut* 30 (3): 28–31. (In Finnish with English summary).
- Lindballe, P., Christensen, R., Munk, M., Skov, H., Smidt, J. & Söby, T. 1993. Fugle i Danmark 1991. Årsrapport over observationer. *Dansk Orn. Foren. Tidsskr.* 87: 191–230.
- Lindballe, P., Christensen, R., Friis-Munk, M., Skov, H., Smidt, J. & Söby, E. 1994. Fugle i Danmark 1992. Årsrapport over observationer. *Dansk Orn. Foren. Tidsskr.* 88: 111–150.
- Madsen, J. 1987. Dark-bellied Brent goose Branta bernicla. In: Status and management of goose populations in Europe. *Dan. Rev. Game* 12: 38–52.
- Madsen, J., Frikke, J. & Laursen, K. 1990. Forekomst og habitatvalg hos Mørkbuget Knortegås Branta bernicla bernicla i Danmark, og specielt Vadehavet. *Danske viltundersøgelser* 45.
- Munk, M., Christensen, R., Skov, H. & Smidt, J. 1991. Fugle i Danmark 1989. Årsrapport over observationer. *Dansk Orn. Foren. Tidsskr.* 85: 109–144.
- Owen, M. & Gullestad, N. 1984. Migration routes of Svalbard Barnacle geese. *Norsk Polarinst. Skri.* 181: 67–77.
- Prokosch, P. 1984. Population, Jahresrhythmus und traditionelle Nahrungsplatzbindungen der Dunkelbäuchigen Ringelgans (Branta b. bernicla) im Nordfriesischen Wattenmeer. *Ökol. Vögel.* 6: 1–99.
- Prokosch, P. 1991. Ringelgans – Branta bernicla. Pp. 101–108 in *Vogelwelt Schleswig-Holsteins. Bd 3: Entenvögel I.* (Berndt, R. K. & Busche, G., eds). Wachholtz, Neumünster.
- Raudonikis, L. & Shvazhas, S. 1991. A short note on geese migration in Lithuania. *Ardea* 79: 123–124.
- Richardson, W. J. 1978. Timing and amount of bird migration in relation to weather: a review. *Oikos* 30: 224–272.
- Richardson, W. J. 1990. Timing and amount of bird migration in relation to weather: updated review. Pp. 78–101 in *Bird Migration. Physiology and Ecophysiology.* (Gwinner, E., ed.). Springer-Verlag, Berlin.
- Rutschke, E. & Litzbarski, H. 1976. Passage and wintering of geese in the GDR. In *Bird migration* (Kumari, E., ed.). Tallin.
- Rösner, H-U. 1993. Monitoring von Nonnen- und Ringelgänsen (Branta leucopsis, Branta bernicla) im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer: Das Gänsejahr 1991/1992. *Corax* 15: 245–260.
- Rösner, H-U. & Stock, M. 1995. Anzahl, Phänologie und räumliche Verteilung der Dunkelbäuchigen Ringelgans (Branta b. bernicla) in Schleswig-Holstein. *Seevögel* 16 (3): 73–80.
- Saurola, P. 1976. The role of the Finnish archipelago in the passage of northern sea- and shorebirds. In *Bird migration* (Kumari, E., ed.) Tallin.
- SOF, 1990. *Sveriges fåglar. 2:a upplagan.* Stockholm.
- SOF, 1997. *Fågelåret 1996.* Stockholm.
- Waldenström, J. 1995. Fortsatt framåt för de vitkindade gässen på Öland. *Calidris* 24: 64.
- Wege, M. L. & Raveling, D. G. 1983. Factors influencing the timing, distance and path of migrations of Canada Geese. *Wilson Bulletin* 95: 209–221.
- Wirdheim, A. 1981. Prutgås och Vitkindad gås i södra Halland. *Halmstad Ornitologiska Klubbs årsskrift* 1980. pp 25–30.
- Wirdheim, A. 1988. Vårsträcket av sjöfåglar i Laholmsbukten. *Fåglar i södra Halland* 1987: 11–30

Sammanfattning

Vårsträcket av vitkindad gås Branta leucopsis och prutgås Branta bernicla bernicla över Sverige

Varje vår passerar stora antal vitkindade gäss och prutgäss Sverige under sin flyttning från Västeuropeiska övervintringsplatser och tidiga vårrastningslokaler på väg mot häckningsområden, huvudsakligen i arktiska Ryssland. I den här artikeln redovisar jag antalet observerade fåglar, flockstorlekar, geografiskt och tidsmässigt mönster i Sverige, samt vindens generella inverkan på sträckaktivitet

under tidsperioden 1981–1995. Jämförelser med sträckdata från Danmark och Finland görs även. Materialet till denna sammanställning kommer från följande källor: 1) svar på förfrågningar till SOF:s regionala rapportkomiteer om samtliga observerade vårsträckande fåglar av båda arterna, 2) förfrågningar till vissa fågelstationer och enskilda observatörer verksamma på strategiska platser, 3) litteratursökning i (främst) lokala och regionala ornitologiska tidskrifter, och 4) en specialstudie gjord i Lund, Skåne (55° 42' N 13° 12' E).

Observerade antal och flockstorlekar

Antalet observerade fåglar av båda arterna ökade signifikant under perioden (Figur 2) parallellt med kraftiga ökningsgrad av de totala populationsstorlekarna. En signifikant högre andel av totalpopulationen av prutgås (median: 29%, variation: 14–67%) sågs per vår i Sverige jämfört med vitkindade gås (median: 18%, variation: 6–47% av totalpopulationen). Det relativa antalet fåglar av båda arterna som observeras i Sverige beror troligen till viss del på bevakningsgrad på strategiska platser och huruvida observerade flockar rapporterats in till de regionala rapportkomiteerna. Andra tänkbara faktorer som påverkar andelen observerade fåglar är t.ex. vindmönster som kan påverka val av flyghöjd, benägenhet att följa kuster samt sträckets dygnsrytm. Då detta material inte ger någon möjlighet att skilja på bevakningsinsatser mellan olika år har jag inte analyserat frågan vidare. Den högre andelen prutgås jämfört med vitkindade gås kan bero på skillnader i t.ex. dygnsrytm och/ eller i startområdets läge. Båda arterna startar normalt en flyttningsetapp antingen under tidig morgon eller sen kväll. Fåglar som startar från Vadehavet under kvällen passerar sannolikt Sverige nattetid och är därmed normalt ej möjliga att observera, medan de som startar på morgonen kan ses passera Sverige några timmar senare. Det finns tyvärr inte mycket detaljerade uppgifter på exakt när på dygnet de olika arterna påbörjar sina flyttningsetapper eller om det finns någon skillnad mellan arterna i detta avseende. Åtminstone i Skåne är det dock en tydlig dygnsrytmskillnad där huvuddelen av de vitkindade gässen passerar under morgon och middag, medan prutgässen är mer utspridda under dagen med tydliga toppar morgon och kväll (Green opubl.). En möjlig förklaring till detta är troligtvis det faktum att medan de vitkindade gässen startar från ett relativt begränsat område i Tyskland och norra Nederländerna (Ebbing et al. 1991) så startar prutgässen från hela Vadehavet samt även en

del danska rastplatser på ännu närmare håll (Bergmann et al. 1994, Madsen et al. 1990). Därmed blir sträckvägen av vitkindade gäss mer koncentrerad i tid på dygnet och sträckvägen av prutgäss mer utspridd under dygnet vilket i sin tur ökar sannolikheten för att fler prutgäss blir observerade.

Fördelningen av flockar och individer på några olika lokaler i södra Sverige visas i Tabell 1. Prutgäss observerades i större flockar än vitkindade gäss och för båda arterna var flockar observerade över inlandet (Lund) större än kustföljande flockar (Kåseberga och Ottenby) (Tabell 2). Prutgåssträcket är mer koncentrerat i tid under säsongen så fler prutgäss är flyttningbenägna vid samma tillfälle än de vitkindade (se vidare under Säsongsmönster). När det gäller skillnaden mellan kust och inland så ligger förmodligen beteendemässiga faktorer bakom. Ofta sker en uppsamlingseffekt när sträckande vattenfåglar når en kustlinje på så vis att flera mindre flockar slås ihop till större i samband med insträcket över land (Alerstam et al. 1974). Dessutom går åtminstone prutgäss ofta ner och rastar en kort tid i bukterna längs västkusten innan de sträcker vidare in över land (A. Wirdheim muntl., egna obs.) vilket ger ytterligare tillfällen för flokksammanslagningar. Observerade flockstorlekar för vitkindade gäss i Sverige var i samma storleksordning som de som ses sträcka iväg från Vadehavet (Busche 1991). Flockstorlekarna för prutgås i Sverige var dock större än de som lämnade Vadehavet (Prokosch 1991), vilket pekar på att en sammanslagning av mindre flockar till större sker någonstans längs vägen. Troligen går prutgässen ner för korttidsrastning då och då längs flygrutten och bland annat vid dessa tillfällen kan flokksammanslagningar ske.

Vindförhållanden och sträckintensitet

Dagar med hög sträckintensitet inföll för båda arterna främst vid medvind (Figur 3, Tabell 3). Sträck i medvind ger energimässiga fördelar och ovanstående resultat ligger helt i linje med tidigare studier av både fågelflyttning i allmänhet och sjöfågelsesträck i synnerhet. För båda arterna förekom några dagar med hög sträckintensitet i motvind. Dessa dagar inföll i regel sent på säsongerna och/ eller vid låga vindstyrkor. Förmodligen blir tiden en allt viktigare faktor ju längre säsongen lider, särskilt för arktiska häckfåglar. För att överhuvudtaget ha en möjlighet att nå nästa rastområde, fylla på förråden och flyga den sista etappen till häckningsområdet i tid för ett häckningsförsök under den korta arktiska sommaren, kan gässen inte vänta på fördelaktiga

vindar hur länge som helst. Under år med ihållande motvindar nås troligen till slut en tidsmässig gräns då flyttningen påbörjas så snart vindförhållandena blir bättre (lägre motvindstyrka) om än inte optimala.

Geografiskt mönster och flygriktningar

Hos båda arterna passerade normalt den största andelen av fåglarna över de sydligaste delarna av Sverige (Figur 4, Tabell 4) med 70–97% av säsongsummorna observerade i Skåne, Blekinge, Öland och Gotland. Skåne och Öland var normalt de landskap där de högsta siffrorna inräknades. Det geografiska mönstret hos de vitkindade gässen var mycket stabilt under perioden. För prutgässen fanns dock två år, 1989 och 1992, som skiljde sig markant från övriga år. Dessa år var flyttningsskorridoren förskjutet norrut och 70–80% av säsongsummorna inräknades norr om de sydligaste landskapen. En analys av vindförhållanden under sträckdagarna dessa år visade att fåglarna huvudsakligen flyttade i vindar från E-sektorn (Figur 5), både vid starten från Vadehavet och under passagen av Sverige. Storskalig vinddrift kan ligga bakom det uppkomna mönstret framförallt vid vindar från E-SE. Då inte alla sträckdagar inföll vid vindar från denna sektor måste dock även andra faktorer ha spelat in. En möjlig förklaring kan vara att när fåglarna ger sig iväg från Vadehavet i NE-vindar undviker de att följa den normala ruten mot NE. Istället kanske de följer Vadehavskusten mot N så att de får ett visst skydd från vinden. När kusten sedan viker av mot NW och W i Vadehavets norra del måste de sträcka mot NE-E för att inte avvika alltför kraftigt från den önskade sträckkorridoren. På så vis skulle hela korridoren kunna förskjutas norrut. Skillnaden mellan arterna i flyttningsskorridorens stabilitet kan bero på att de vitkindade har ett betydligt sydligare beläget mål för sin etapp (Gotland och Estland) jämfört med prutgässen (Vita havet via Finska viken). En förskjutning av flyttningsskorridoren norrut för prutgässen innebär inte en helt ofördelaktig förändring. För de vitkindade däremot skulle en dylik förskjutning förlänga flygetappen ganska avsevärt och därmed är de kanske inte lika benägna att låta sig vinddrivas.

Flygriktningar uppmätta i Lund redovisas i Figur 6. Resultaten visar att medan de vitkindade flyger med direkt riktning mot rastlokaler på Gotland och i Estland (ENE) så flyger prutgässen snarare mot närmaste kustområde (E). Skillnaden antyder att prutgässen försöker maximera kontakten med kuster i större utsträckning än de vitkindade vilket även

stöds av iakttagelser på andra platser (Saurola 1976, se även nedan). Generella flygriktningar i övrigt låg mellan NE och E, i god överensstämmelse med uppgifter från Vadehavet. Vid ostkusten följde stora antal av prutgäss Kalmar sund mot norr medan de vitkindade i allmänhet fortsatte mot NE. Norr om Öland satte prutgässen mer eller mindre rak kurs mot Finska viken (NE). Avvikande flygriktningar från det generella mönstret observerades framförallt längs västkusten norr om Skåne där en relativt hög andel av fåglarna sågs sträcka mot SSE längs kusten innan de sträckte in över land i de södra delarna av Halland. Även här föreföll prutgässen mer påverkade av kustlinjer än de vitkindade. Det observerade storskaliga geografiska mönstret hos vårsträcket av prutgäss stämmer mer med en rak kompasskurs mellan Vadehavet och Vita havet än med en storcirkelrutt (den närmaste vägen mellan två platser på jordens yta), dock med stora influenser av kustlinjer. En storcirkelrutt skulle innebära att huvuddelen av prutgässen borde passera över zon 2 och 3 och inte över zon 1 (Figur 4, Figur 9) som observerats. För de vitkindade går det inte att skilja på en rak kompasskurs och en storcirkelrutt p.g.a. flygetappens ringa längd. Den observerade flygrutten stämmer in på båda varianterna.

Säsongsmönster

Övergripande säsongsmönster för observerat vårsträck av båda arterna visas i Figur 7 och Tabell 5. Det säsongsmässiga mönstret för prutgässen var mycket stabilt med mediandatum i regel mellan 22–25 maj. Under år med ihållande motvindar låg passagen senare med mediandatum under majs sista dagar. Mediandatum för passagen av vitkindade gäss tenderade att senareläggas och andelen fåglar sedda i maj ökade under perioden. Inget samband med rådande vindförhållanden kunde hittas i detta fall. Anledningen till senareläggningen av passagen kan finnas i den kraftiga populationsökningen under perioden och möjliga förändringar i flyttningstrategier relaterade till denna. I mitten av 1990-talet fanns fyra-fem gånger fler vitkindade gäss jämfört med i början 1980-talet. Vidare så har den vitkindade gässen etablerat sig som häckfågel på vårrastningsplatserna i Östersjöområdet, främst på Gotland, med en population på minst 10 000 fåglar (Waldenström 1995). Troligen har detta ökat konkurrensen på de relativt begränsade rastlokalerna och därmed kan det ha blivit fördelaktigare att stanna kvar i Vadehavet för att under mindre konkurrens bygga upp näringsförråden, antingen för en direktflygning

från Vadehavet till arktiska områden eller för att förkorta rastperioden i Östersjön. Detta scenario skulle även kunna förklara den längre sträckperioden som observerats för vitkindade gäss jämfört med prutgäss (Tabell 5). De vitkindade gäss som ses utgörs av en blandning av fåglar med olika häckningsområden och flyttningsstrategier. Tidigt flyttande Östersjöhäckare (Forslund 1992), ryska häckfåglar på väg till långtidsrastning i Östersjöområdet, och ryska häckfåglar som flyger direkt till arktiska områden eller enbart korttidsrastar i Östersjön. För prutgässens del är alla fåglar på väg till vårrastning kring Vita havet och passagen är mycket koncentrerad i tid. Intressant i sammanhanget är att när huvuddelen av de vitkindade lämnar Östersjön i mitten av maj är ivägsträcket synnerligen koncentrerat på samma sätt som när prutgässen lämnar Vadehavet (Kumari 1971, Leito & Renno 1983, Leito 1991, Leivo et al 1994, 1995).

Internationell utblick

I Figur 8 a-f har jag jämfört sträckförloppet hos prutgäss i Sverige med observerat sträckförlopp i Finland eller Danmark för att utreda om de flyger hela vägen genom Östersjöområdet i en obruten flygning. Tyvärr fanns inte uppgifter från samtliga länder tillgängliga från samma år. Baserat på flyghastighetsmätningar i Lund (Green & Alerstam, in prep.) bör flygningen från Sverige till Finska viken ta 10–14 timmar. Mellan Danmark och Sverige bör det ta gässen mellan en halvtimme och fyra timmar

att flyga beroende på vilka lokaler man utgår ifrån. Om flygningen sker i en obruten etapp bör gäss som passerar Danmark kunna observeras i Sverige senare samma dag. Gäss som ses i Sverige bör passera Finland senare samma dag eller dagen efter beroende på när på dygnet de observerades i Sverige. Figur 8 ger gott stöd för att prutgässen i många fall verkligen flyger igenom Östersjöområdet utan att stanna. I vissa fall finns dock en liten tidsförskjutning i passagerna mellan länderna som antyder att de ej har genomfört en direktflygning. Förmodligen går de stundtals ner och rastar kortvarigt längs ruttan. Detta beteende har även konstaterats för ljusbukiga prutgäss på väg mellan Danmark och Grönland/Spetsbergen (Clausen & Bustnes in press) samt längs den svenska västkusten. Varför de gör detta är än så länge relativt okänt men de korta stoppen och platserna de går ner på antyder att det inte är för att bygga på näringsförråden. Möjligen kan det vara så att de behöver dricka då stora fåglar med tunga fettförråd löper risk att uttorkas vid långa flygningar.

Med tanke på att många prutgäss och vitkindade gäss passerar Sverige nattetid och det faktum att ytterst få fåglar av båda arterna ses längs den södra och sydöstra Östersjökusten (Rutschke & Litzbarski 1976, Raudonikis & Shvazhas 1991) visar de relativt höga antalen observerade i Sverige att huvuddelen av de inblandade populationerna passerar över Sverige och närliggande havsområden under vårsträcket. Sträcket är dock inte lika koncentrerat som i t.ex. Finska viken.

Korta rapporter *Short communications*

Polygyny, hybridisation, double-brooding, a case of site fidelity and time of laying of the Chiffchaff *Phylloscopus collybita* in southern Sweden

ROLANDASTELING & ANNE STRANDBERG

We are conducting a study of a breeding Chiffchaff *Phylloscopus collybita* population on the Swedish west coast near the town of Varberg. The main purpose is to study the breeding biology in general and to collect biometrical data and plumage details to try to confirm that we are dealing with the nominate subspecies and not *abietinus*. The two subspecies overlap in many respects and we don't have sufficient sample size yet to establish which subspecies that breeds in our study area (Svensson 1992). Some interesting spin-off effects have already come up. Below we describe polygyny, hybridisation, double-brooding, a case of site-fidelity and time of laying.

Polygyny

Polygyny in Chiffchaffs is in the light of the males emancipated lifestyle apparently strangely rare; see Cramp et. al (1992) and Glutz & Bauer (1991) and references therein, but see also a study from Poland (Wesolowski 1988).

In one part of the study area, which in 1998 held five territorial males (all of them bred successfully and no unpaired territorial males were detected), a female got her first clutch depredated. On the following day the female did not do anything that could suggest that she had started to build a new nest. Usually they start very quickly to build a new nest

after clutch loss. On the second day the female behaved in the same manner, but then another female was discovered in the same territory, and a new nest was found with a full clutch which was already incubated. The second nest was situated only about 20 meters from the depredated one. The first female apparently left the area a few days later.

The area was searched on a nearly daily basis for possible changes in the population. Of the four other breeding pairs in the area, all of them (especially the females) had their own nest duties at the time described above. The most reasonable explanation is that the male holding the territory in question must have been polygynous. The possibility that an undetected male was responsible seems highly unlikely. The close proximity of the two nests is also a strong argument for polygyny since the territories are fairly large. Thus, five first broods were raised in the area. Three of the males were ringed but not colour ringed and none of the females.

Hybridisation

Proven cases of hybridisation between Chiffchaff and Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* are few if any. For more details of "proven" or suspected cases, see Cramp et. al (1992) and Glutz & Bauer (1991) for references.

On 26 April an aberrantly singing *Phylloscopus* warbler was discovered in one of the green areas in the town of Varberg. The first impression of the song did not give any clue to which species it was but suddenly the bird sang like a regular Chiffchaff. The aberrant song variant did not sound like a Willow Warbler or any other species that can be found in Sweden. The bird was identified as a Chiffchaff on plumage details and bare parts colouration besides the song. During the bird's stay it used normal and aberrant song with no apparent consistency. Sometimes it used normal song for hours and vice versa.

It also shifted between the two types as if the combination was the normal song.

This particular individual was territorial but unpaired until about 12 May. On this day the bird was seen to follow a nest building Willow Warbler in the same tight manner that is typical for the genus (and many other small passerines), guarding every move the female made. The pair was seen behaving in this manner for several days and copulation was observed on at least two occasions. The female looked heavily abraded as if she had missed her winter moult (Svensson 1992). If this had anything to do with her selection of male is hard to tell.

The female laid six eggs in a typical Willow Warbler nest (the lining was white instead of greyish as in the case of the Chiffchaff, and it was not so compact either). The eggs looked like what is typical for Willow Warbler. They were white with red and dark red instead of dark brown or blackish markings. The first egg was laid on 21 May. The male did not participate in any nest duties whatsoever. The only thing the male did during the incubation and when the young were fed by the female was to sing near the nest and call frequently in alarm when danger was imminent. The brood fledged on 11 June. The young were ringed two days before. The emarginations of the primaries and bare parts colouration was consistent with Willow Warbler fledglings.

Double-brooding and a case of site fidelity

One of the reasons for the ongoing study is to show that the population belongs to the nominate subspecies which lays two broods compared to *abietinus* which apparently only lays one. During the 1997 season there were at least two pairs that raised two broods but since none of the females was ringed we cannot be absolutely certain that it was the same females that raised both broods. But during the 1998 season there were at least four pairs (this figure means two different fledged broods and does not take into account pairs with depredated first broods). In one of the pairs the female was ringed. Her first nest produced six and the second four young.

This particular female from 1998 is the only bird, so far, that has been recovered from the 32 nestlings ringed in the area 1997. It was raised in a first brood nest containing six nestlings. The distance between her birthplace and breeding area is approximately 900 meters. This shows that a female which is in her second calendar year can raise two broods and that females may show strong site fidelity.

Time of laying

To take breeding details into account, in a question of subspecies, may seem wrong but we think that in the Swedish case it might be justified.

The dates given below for the laying of the first egg in the first brood seem too early for birds belonging to the *abietinus* subspecies. So implicitly our birds ought to belong to the nominate subspecies *collybita*.

So far we have data only for 1997 and 1998. The season of 1997 was the first year of the study. The coverage was not as good as in 1998 and we have the exact date for the first egg from only one nest. This was laid on 8 May. At least two other nests produced fledglings a few days earlier than this one so laying must have started before 8 May.

From the 1998 season more data exist. The dates for the first six nests were as follows: one nest on 1 May, one nest on 2 May, two nests on 4 May and two nests on 5 May. The median date is 4 May. At this date the northbound migration of *abietinus*, especially of small birds (probably females), are in full swing. Since data seem to be lacking from the *abietinus* in the northern part of Sweden this figures have to be compared to the condition in Finland where *abietinus* is the only subspecies that breeds. According to Cramp et. al (1992) the egg laying begins in the second half of May in Finland, and Glutz & Bauer (1991) gives the dates 21–24 May.

Cramp et. al (1992) also gives other dates for comparison. In central Europe the laying begins in early May. Glutz & Bauer (1991) give information for Poland. In the primaeval forest of the Bialowieza Natural Park (E Poland) laying starts in the beginning of May. The last two references refer to *collybita*. This information seems to fit very well with the assumption that the population in our study area in southern Sweden is of the nominate subspecies.

Acknowledgements

We would like to express our gratitude especially to Sören Svensson for constructive comments on an early draft and help with references. We also thank Gert Andersson, Lars-Johan Boberg, Christer Carlsson, Bengt Hillefors and his wife, Anders Hultfeldt, Lasse Olsson and Morgan Svensson who have helped us in one way or another. This is contribution number 1 from Breareds Ringing Group.

References

- Cramp, S. (ed.) 1992. *The birds of the Western Palearctic*. Vol. VI. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Glutz von Blotzheim, U. N. & Bauer, K. M. 1991. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Band 11/II. AULA Verlag, Wiesbaden.
- Svensson, L. 1992. *Identification Guide to European Passerines*. Svensson, Stockholm
- Wesolowski, T. 1988. Polygyny in three temperate forest Passerines (with a critical reevaluation of hypotheses for the evolution of polygyny). *Acta Orn.* 23:273–302

Sammanfattning

Polygyni, hybridisering, andrakullar; ett fall av ortstrohet och äggläggningstid hos gransångaren Phylloscopus collybita i södra Sverige

Vi utför en studie av häckande gransångare nära Varberg. Huvudsyftet är att studera häckningsbiologin generellt och att samla in biometriska data och dräktkaraktärer för att försöka bekräfta att det är nominatrasen och inte *abietinus*. Vi har inte ett tillräckligt stort material än, för att fastställa vilken ras som häckar i vårt studieområde (Svensson 1992).

Polygyni

Polygyni hos gransångare är tydligen mycket ovanligt; se Cramp et al (1992 och Glutz & Bauer (1991) för referenser, men se även Wesolowski (1988).

I en del av det studerade området, som 1998 innehöll fem revirhävdande hannar, fick en hona sin första kull prederad. Två dagar senare upptäcktes i reviret ytterligare en hona som ruvade en egen äggkull. Detta bo låg bara ca. 20 meter från det prederade boet. Den första honan försvann.

Området besöktes nästan dagligen. Den mest sannolika förklaringen är att den revirhävdande hannen ifråga måste ha varit polygyn. Möjligheten att en "flytande" hane skulle vara ansvarig är högst osannolik. Avståndet mellan bona är också en mycket stark indikation.

Hybridisering

Konstaterade fall av hybridisering mellan gransångare och lövsångare *Phylloscopus trochilus* är få om ens några. För detaljer om "bevis" eller misstänkta fall, se Cramp et. al (1992) och Glutz & Bauer (1991) för referenser.

Den 26 April upptäcktes en underligt sjungande

Phylloscopus. Första intrycket av sången gav ingen ledning till vilken art det kunde röra sig om men plötsligt sjöng fågeln som en normal gransångare. Den underliga sångvarianten lät inte som någon art man kan finna i Sverige. Fågeln bestämdes på dräkt och mjukdelskaraktärer förutom sången. Fågeln använde den normala och avvikande sången utan några speciella sammanhang. Ibland använde den normal sång i timmar eller vice versa. Den skiftade också mellan typerna som om det skulle vara den normala sången.

Den här individen var revirhävdande men operad till omkring 12 Maj. Då sågs den följa en bobyggande lövsångare på ett sätt som är typiskt för "småfåglar", vaktande varje rörelse honan gjorde. Paret hade samma beteende i flera dagar och parning sågs vid minst två tillfällen.

Honan lade sex ägg i ett typiskt lövsångarbo (innerfodret var vitt istället för gråaktigt som hos gransångare, och inte så kompakt). Äggen såg ut som lövsångare. De var vita med rödaktiga istället för svartaktiga fläckar. Det första ägget lades den 21 Maj. Hannen var inte delaktig i några bogöromål. Det enda hannen gjorde under ruvningen och matningen var att sjunga nära boet och varna intensivt vid fara. Kullen blev flygg den 11 Juni. Ungarna ringmärktes två dagar innan. Inskärningarna på handpennorna och färgerna på mjukdelarna stämde med lövsångare.

Andrakullar och ett fall av ortstrohet

Ett syfte med studien är att försöka visa att populationen tillhör nominatrasen, som lägger två kullar i jämförelse med *abietinus* som tydligen bara lägger en. Under 1997 års säsong var det två par som fick ut två kullar men ingen av honorna var ringmärkta så vi kan inte vara absolut säkra att det var samma honor som fick ut kullarna. Men under 1998 års säsong var det åtminstone fyra par. I ett av paren var honan ringmärkt. Hennes första kull innehöll sex och hennes andra fyra ungar.

Den här honan från 1998 är den enda fågeln som återfunnits av de 32 ungar som märktes 1997. Avståndet mellan hennes födelseplats och hennes häckningsområde är ca 900 meter. Det här visar att en 2K hona kan få två kullar och att honor kan visa stark ortstrohet.

Äggläggningstid

Att använda häckningsdata för att avgöra rasfrågan i södra Sverige kan tyckas fel men vi anser att

förhållandena är så speciella att det rättfärdigar det hela.

Datum givna nedan för det första ägget i första kullen tycks vara för tidiga för fåglar tillhörande rasen *abietinus*. Så implicit bör våra fåglar tillhöra nominatrasen *collybita*.

Än så länge har vi bara data för 1997 och 1998. För 1997 var täckningen inte så bra som år 1998 och vi har bara exakt datum för ett bo. I det lades första ägget den 8 Maj. Minst två andra bon producerade flygga ungar några dagar tidigare än det här, så äggläggningen startade före den 8 Maj.

Från 1998 finns det mer data. Mediandatum för de sex första bona är den 4 Maj. Vid det här datumet pågår *abietinus*' nordflyttning. Data tycks saknas från norra Sverige så siffrorna jämföres med Finland. Enligt Cramp et. al (1992) börjar äggläggningen i Finland under andra hälften av Maj och Glutz & Bauer (1991) anger 21–24 Maj.

Cramp et. al (1992) ger också andra datum för jämförelse, t.ex. Centraleuropa: i början på Maj. I urskogarna av Bialowieza Nationalpark (Ö Poland) börjar äggläggningen också i början på Maj enligt Wesolowski (1988). Den här informationen stämmer bra med antagandet att populationen i vårt studieområde i södra Sverige tillhör nominatrasen.

Som dödsorsak hos dessa tjädrrar och orrar påvisades sjukdomar av olika slag samt även en betydande del som omkommit genom mekaniska skador, påflygningar mot kraftledningar eller bilar och inte minst genom angrepp av predatorer, såväl rovdäggdjur som rovfåglar.

Med viss sannolikhet har det inte sällan varit möjligt att genom skadorna på fåglarna eller spår och spårstämplor på platsen för anfallet avslöja ifrågavarande predator (Figur 1 och 2, sida 130). Söndertuggade fjäderpennor har kunnat tyda på angrepp av rovdäggdjur, utdragna fjädrrar och rikligt med kringspridda dun har tytt på rovfågelsangrepp. Dekapitering av offren har med stor sannolikhet kunnat härledas till någon ugglä.

Stor skillnad i frekvensen rovdjursdödade fåglar har emellertid förelegat, i det att ungefär 15% av tjädrrarna och inte mindre än 30% av orrarna råkat ut för predatorer. Orsaken till denna skillnad torde utan tvivel vara, att orren har betydligt fler "kompetenta" predatorer än tjädern, eller med andra ord många av orrens predatorer klarar inte av en tjäder.

Summary

Capercaillie Tetrao urogallus and Black Grouse Tetrao tetrix killed by predators

During the period 1947–1982, Statens veterinärmedicinska anstalt received 1800 Capercaillie and 550 Black Grouse that had been found dead in the field. Most of the birds were males, 65% of the Capercaillie and 54% of the Black Grouse. This skew sex ratio probably depended on the cocks being easier to discover when the ground was not covered with snow. The causes of death were diseases and collisions with power lines and cars but not least predators, both mammals and birds. It was often possible to determine what kind of predator that had killed the birds (Figure 1 and 2, page 130). There was a big difference between the two species. Among the Capercaillie, 15% had been killed by predators, but among the Black Grouse no less than 30% had been killed by predators. Without doubt, this difference depend on the fact that many of the predators of the Black Grouse are not able to kill the much larger Capercaillie.

Karl Borg, Mörbydalen 1 V, S-182 52 Danderyd, Sweden

Roland Asteling & Anne Strandberg, Morängatan
28, S-432 38 Varberg, Sweden
E-mail: roland.asteling@telia.com

Rovdjursdödade tjädrrar och orrar

KARL BORG

Under åren 1947–1982 inkom till Statens veterinärmedicinska anstalt för undersökning omkring 1800 tjädrrar och 550 orrar, vilka påträffats döda ute i markerna. Bland dessa fåglar dominerade hankönet ganska starkt. Av tjädrrarna var 65% hanar och av orrarna var 54% hanar. Orsaken till denna sneda könsfördelning torde i varje fall delvis bero på att tupparna genom sin mera iögonfallande fjäderdräkt varit lättare att finna under den tid, då marken inte varit snötäckt.

Two storks laid eggs in the same nest?

ADJAN DE JONG & LINDA SANDSTRÖM

Att hitta ett storspovsbo som ruvas är inte alldeles lätt. Att hitta boet innan äggen ens är lagda är mycket svårt. Det är dock just vad Linda Sandström lyckades med. Därmed erbjöds utomordentliga möjligheter att studera äggläggningen och utvecklingen fram till kläckningen och dessutom upptäcktes att det kan ha varit två honor som lade ägg i samma bo.

Boet låg i Djäkneböle, Umeå kommun (170987 E, 708056 N enligt rikets nät). På eftermiddagen tisdagen den 12 maj 1998 hittades boet som en liten tom grop i ett fält med vall. På fredag eftermiddag 15 maj (15-tiden) fanns tre ägg i boet. Samtliga ägg hade ungefär samma färgteckning. Sent samma fredagskväll fanns fyra ägg i boet. Det sista ägget hade en tydlig avvikande färgteckning (Figur 1).

Om även de första tre äggen har lagts under sen eftermiddag eller kväll lades ett ägg per dag fyra dagar i rad (tisdag, onsdag, torsdag och fredag). Skulle det första ägget ha lagts först på onsdagen blir lägningsintervallet mindre än en dag. Enligt Cramp et al. (1983) är ägglägningsintervallet 1–2 dagar, i sällsynta fall mer.

Det sista äggets avvikande färgteckning tyder dock på att det kan ha lagts av en annan hona. I så fall blir prestationen en smula (men bara en smula!) mindre imponerande. Det är tidigare känt att två honor kan lägga ägg i samma bo, men då har det gällt kullar som varit större än normalkullen på fyra ägg, ända upp till sju ägg. De tre första äggen tillsammans vägde 256 gram. Detta motsvarar 32 % av kroppsvikten hos en fågel som väger cirka 800 gram. De fyra äggen tillsammans skulle ha utgjort 42 %.

Denna häckning var framgångsrik och på morgonen den 12 juni fanns tre (torra) kycklingar i boet medan ägget som värptes den 15 maj höll på att kläckas. Ägget hade endast ett litet hål i skalet vilket tyder på att det var ungefär ett dygn kvar till kläckning. Ruvningstiden blev således 27–28 dagar. Förmodligen lämnade ungarna boet den 13 juni.

I skrivande stund (29 juni) promenerar åtminstone tre av dessa ungar på ett fält några hundra meter från boet. Klarar de predatorerna och den stundande slåttern kan de flyga om tre veckor och börja fundera på avfärden från Västerbotten. Vi håller tummarna!

Referens

Cramp, S. (ed.) 1983. *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa: the Birds of the Western Palearctic*. Vol. 3. Oxford Univ. Press, Oxford.

Summary

Two Curlews Numenius arquatus laid eggs in the same nest?

Although it is very difficult to find a nest of the Curlew before laying, one of us (LS) found such a nest at Djäkneböle near Umeå in northern Sweden. The nest was found as a small depression in a hay field on 12 May 1998. In the afternoon of 15 May the nest contained three eggs. All eggs had about the same colour and pattern. Late in the same evening, there were four eggs in the nest, and this fourth egg had a clearly different colour (Figure 1). If all eggs had been laid in the afternoon or evening, the female must have laid one egg per day. This is unusual and quite impressive since these four eggs weighed 42% of a female's estimated body mass. However, the deviating colour indicates that the fourth egg may have been laid by another female. This has been assumed to have occurred before when more than four eggs, up to seven, have been found in the same nest. The first three eggs hatched on 12 June, and the egg laid in the evening of 15 May had only a small opening, which means that it hatched the next day, 27–28 days after laying. At least three of the young survived; they were seen about one hundred meters from the nest on 29 June.

*Adjan de Jong, Hössjö 115, 905 86 Umeå
Linda Sandström, Djäkneböle 344, 905 87 Umeå*

Figur till rapporten på föregående sida.

Figure to the communication on previous page



Figur 1. Storspovboet där två honor kan ha lagt ägg. Tre av äggen är lika färgade, medan det fjärde ägget (upp till vänster) avviker från de övriga.

The Curlew nest where two females may have laid eggs. Three of the eggs have the same colour but the fourth (upper left) deviates from the others.

Figurer till rapporten på sid. 128

Figure to the communication on page 128.



Figur 1. En dekapiterad kaja, sannolikt dödad av uggla. Foto: Karl Borg, 25 juni 1992.

*A decapitated Jackdaw *Corvus monedula*, probably killed by an owl.*



Figur 2. En gräsand med rikligt av utspridda dun, dödad av en rovfågel. Foto: Karl Borg, 5 april 1991.

*A Mallard *Anas platyrhynchos* with a lot of down teared from the body, killed by a bird of prey.*

Nya böcker *New books*

Barbara & Richard Mearns, 1998: **The Bird Collectors**. Academic Press, London. 472 sid. ISBN 0-12-487440-1. Medlemspris i Naturbokhandeln 488:–.

När ornitologin lämnade antikens och medeltidens mytologiska kunskap var det samlandet av fågel-skinn och beskrivningen av alla de nya arter och raser som hämtades in från alla världens hörn som länge dominerade vår vetenskap. Museerna stod naturligtvis för en stor del av insamlandet, men det fanns också gigantiska privata samlingar. Störst av alla var W. Rothschilds samling i Tring i England, vilken omfattade 280.000 fåglar, varav 3000 typer, d.v.s. exemplar från vilka en originalbeskrivning publicerats. Denna samling finns numera i American Museum of Natural History. Av världens museér har British Museum den största samlingen med en miljon skinn och lika många ägg. American Museum i New York är näst störst med över 800.000 skinn. Zoologiska museet i Köpenhamn kommer på sjuttonde plats med 120.000 skinn och Naturhistoriska Riksmuseet i Stockholm på tjugonde plats med 105.000 skinn. Allt enligt statistik som lämnas i denna bok.

Samlandet hade sin höjdpunkt under artonhundratalet och tidiga nittonhundratalet och följde i spåren på den europeiska expansionen och erövringen av världen. Samlandet skedde både genom organiserade expeditioner specifikt inriktade på detta uppdrag och av enskilda personer som samlade vid sidan av ett annat uppdrag, ofta av militär eller administrativ natur i imperiernas olika kolonier.

Denna bok ger en både en bred historisk exposé över fågelsamlandet och en mängd korta beskrivningar av olika expeditioner och monografier över ett stort antal personer. Beskrivningarna är ofta livfullt kryddade med alla de äventyr och strapatser som mötte samlarna. Många dog i fält med stövlarna på, i olyckor, mördade, dödade av vilda djur eller av strapatser och sjukdomar. Det är en fascinerande

läsning av en verksamhet som kontrasterar starkt mot dagens bekväma skådarresor till samma platser.
SÖREN SVENSSON

Christopher Lever, 1994: **Naturalized Animals: The Ecology of Successfully Introduced Species**. T. & A. D. Poyser, London.

Denna bok är inte helt ny, eftersom den publicerades redan för tre år sedan. Men det finns alla skäl att göra litet reklam för den med tanke på den debatt som kommit fram i *Vår Fågelvärld* om minken och kopparänderna. Minken är ju ett introducerat djur som haft stor framgång och som är en fara för fågellivet bl.a. på skärgårdsöar, och den amerikanska kopparanden har etablerat en fast stam på denna sida Atlanten och hotar nu att eliminera den europeiska kopparanden. Annat är på gång i Sverige: bisamrättan fortsätter sin marsch söderut med biotopförändringar som följd och mårdhund och tvättbjörn är potentiella invadörer med ännu okänd potential och konsekvens. På fågelsidan har vi fortfarande kanadagåsen på expansion. Vi har den vitkindade gåsens eget(?) initiativ att återerövra Östersjön från vilken den förpassades av hungriga människor förmodligen redan kort efter istiden. Skulle vitkindadgåsens expansion vara en naturligt återetablering så vore snögåsens eventuella ankomst inte det. Än så länge klappar den dock bara på porten utan riktigt fotfäste. Vi har avsiktliga och önskade återinplanteringar av pilgrimsfalk och berggub, vilkas spridning och spridningsekologi kan studeras som paralleller till det som gäller för främmande faunaelement.

Minken och kanadagåsen visar hur svårt och känsligt det är att i efterhand rätta till sakerna när fast etablering redan kommit till stånd. Men diskussionen kring de amerikanska kopparändernas utrotning visar hur känsligt det också kan vara redan på ett

tidigt stadium av en främmande arts intrång. Debatten visar att varken kunskapen eller de etiska övervägandena alltid är så grundliga eller välbalanserade.

Det har skrivits mycket om introducerade arter under årens lopp. Över 800 referenser i boken borgar för att ett gediget urval kommit med. Kända klassiker som Eltons *Animal Ecology* från 1927 och särskilt *The Ecology of Invasions by Animals and Plants* är självklart citerade, även om de inte är speciellt inriktade på invasioner av främmande faunaelement. Framåt sträcker sig citeringarna till 1992 och inkluderar naturligtvis sådana nyckelarbeiten som Torbjörn Ebenhards stora översikt i *Viltrevy* (vol. 13, 1988).

Boken är i allt väsentligt en ganska neutral faktsammansättning. Några mera djupgående eller klarläggande analyser och slutsatser av principiell eller generell karaktär när det gäller för och emot i debatten om introduktioner finner man knappast. Men boken innehåller en riklig mängd information som man bör ha en del av med sig i bagaget om man skall ge sig in i debatten om introduktion av främmande faunaelement.

SÖREN SVENSSON

Classics in Environmental Studies. An Overview of Classic Texts in Environmental Studies. (Redaktion: N. Nelissen, J. van der Straaten och L. Klinkers). 422 sid. International Books, Utrecht 1997.

I *Nature* av den 6 februari 1997 rapporterade två forskare, Simon Friedman och Jens Karlsson, att de vid en genomgång av de senaste 25 årens vetenskapliga uppsatser funnit att ordet "ny" ökat sin relativa förekomst exponentiellt i titlarna, med inte mindre än 2900 procent, en fördubbling ungefär vart femte år. De beräknar att om de artiklar som har ordet "ny" i sin titel verkligen är ny vetenskap, kommer all producerad vetenskap att med den pågående ökningstakten vara ny år 2020, närmare bestämt den 7 februari. Och nog har många noterat denna tendens: ny metod, ny teori, ny hypotes, ny paradigm, etc., och nog är detta märkligt, ty allt som skrivs i originaltidsskrifterna borde ju automatiskt vara nytt och inte särskilt behöva markeras som sådant. Men det är ju så att ett allt större utbud av forskningsrapporter gör att allt som inte är riktigt bra och verkligt banbrytande nytt försvinner i mängden. I frustrationen över att inte bli uppmärksammas ökar författar-

nas behov av att själva göra reklam för sin vara genom att markera den som "ny". Det verkligt nya klarar sig naturligtvis bra ändå. Och blir så småningom klassiker, som citeras av alla för att slutligen cementeras i läroböckerna.

Föreliggande bok innehåller trettiofyra klassiker ur miljölitteraturen och ordet ny förekommer inte i en enda av titlarna. Författarna var givetvis inte säkra på att deras verk skulle bli klassiker, även om tveklöst några själva var säkra på det. Det ligger i sakens natur att sådana inte kan skrivas på beställning. Klassiker uppstår bara efter historiens granskning. Och för en bok som denna, naturligtvis också efter redaktörens subjektiva urval. Men det får var och en bedöma.

Speciellt gott om fåglar finns inte i dessa klassiska texter, men en miljöbok har blivit förbunden med fåglar mer än någon annan, och den finns med: Rachel Carsons *Tyst Vår*. Och den boken avslutar första avdelningen i *Classics* som börjar med Malthus följd av Darwin.

I andra avdelningen finner vi bl.a. utdrag ur *The Population Bomb* (A. och P. Erlich) och E. P. Odums uppsats om ekosystemens utveckling i *Science* 1969. Chr. D. Stones bidrag från 1972 är högaktuellt i dag: Har träd och andra organismer några lagliga rättigheter på samma sätt som människor har mänskliga rättigheter? Tredje avdelningen, som kallas "Best-sellers" omfattar publikt välkända skrifter som B. Commoners *The Closing Circle*, D. Meadows *The Limits to Growth*, E. Goldsmiths *A Blueprint for Survival* och J. E. Lovelocks *Gaia*. Här hittar vi också rapporten från FN:s konferens om människans miljö i Stockholm 1972. Det är glädjande och välförtjänt att resultatet från denna konferens får status av klassiker. För många länder var denna konferens det första tillfälle då de på ett seriöst sätt tvingades analysera sin egen miljösituation, nämligen genom de statusrapporter som de hade att lämna in före konferensen. Det var också en konferens i ur naturskyddssynpunkt mycket positiv framtidsanda, till skillnad från Riokonferensen tjugo år senare. Denna kom att handla betydligt mer om exploatering av naturen, inte minst på grund av att utvecklingsländerna ansåg att de hade samma rätt som de rika industriländerna att förvandla naturmiljöerna till odlingar. Men även denna konferens får med sin rapport i boken under titeln *Agenda 21*. Historien får visa om denna agenda blir en plan för exploatering eller skydd av naturen. Nyckelfrasen i dag är i alla fall "uthålligt nyttjande", vilken också ingår i bokens slutkapitel *The Environment; Towards a Sustainable Future*. Det är en rapport från en holländsk

kommitté om långsiktig miljöpolitik, den gröna strategin.

Vad man än tycker om miljö- och naturskyddspolitikens innehåll och framstegstakt, så är det ändå så att miljön och naturen i dag är en del av tankevärlden på högsta politiska nivå. Och bara det är ett stort framsteg. Denna bok är en högst läsvärd påminnelse om hur dagens miljöpolitik vuxit fram, både ur den ekologiska grundforskningen och ur dess tillämpningar inom samhällsbygge och ekonomi. En del kapitel blir snabbrepetitioner av böcker och uppsatser som man läst men glömt, annat är helt nytt.

SÖREN SVENSSON

Ingvar Byrkjedal & Des Thompson, 1998: **Tundra Plovers: The Eurasian, Pacific and American Golden Plovers and Grey Plover**. T. & A. D. Poyser, London. 422 sid. ISBN 0-85661-109-3. Medlemspris i Naturbokhandeln 488:--.

När jag började titta på fåglar runt 1950 fanns inte den uppsjö på fågelböcker som vi har i dag, varken böcker om bestämning eller om fåglarnas ekologi. De första böcker av det senare slaget som jag läste var *Rödstarten* av John Buxton, utkommen på svenska 1953, och *The Greenshank* av Desmond Nethersole-Thompson från 1951. Den senare gjorde ett särskilt starkt intryck på grund av den charmerande personliga stilen och särskilt miljön där händelserna utspelades, de skotska högländerna. På myrarna där, som liknade de lappländska häckningsområdena, bodde gluttsnäppan som då för mig fortfarande var en tillfällig höstupplevelse.

När författarna sätter scenen för denna bok om tundrans pipare, hamnar vi juldagen 1984 hemma hos just Desmond Nethersole-Thompson, far till den ene av författarna. Med utgångspunkt från ett då 45 år gammalt handskrivet manuskript om ljungpiparen får Des Thompson tillsammans med en brittisk kollega "uppdraget" att skriva en monografi om arten. Det blev dock i stället Ingvar Byrkjedal, som börjat studera ljungpiparen på 1970-talet i södra Norge, som några år senare kom att bli den som tillsammans med Des Thompson fullföljde projektet. Som framgår av titeln växte det ut till en monografi över samtliga fyra arter inom släktet *Pluvialis*.

Författarna använder namnet "tundra plovers", d.v.s. tundrapipare, för att sammanfatta de fyra arterna. På svenska heter arterna ljungpipare (*P. apricaria*), sibirisk tundrapipare (*P. fulva*), amerikansk tundrapipare (*P. dominica*) samt kustpipare (*P. squa-*

tarola). På svenska har arterna inget väletablerat gruppnamn. Tundrapipare är inte särskilt bra eftersom det refererar till två av arterna och dessutom tidigare var namnet på den enda art som dessa två var raser av innan sentida studier visade att de borde separeras. Det är möjligt att inget gruppnamn behövs, men det är dock fråga om en mycket väldefinierad, monofyletisk grupp, som separerat för ganska länge sedan från urfäder med anknytning till de små piparna eller viporna; detaljerna är inte utredda ännu. Namnet *Charadrius* har tidigare använts för *Pluvialis*-arterna, och dessutom har ibland kustpiparen varit separerad från de övriga tre med eget släktnamn, *Squatarola*, främst på grund av att den har en liten baktå, något som övriga helt saknar. Namngivningen, både på engelska och latin, och fylogenin, grundad på både traditionella mått- och dräktkaraktärer och sentida molekylära metoder, går igenom i detalj i boken. Även frågan om geografiska raser diskuteras och författarna underkänner alla utom två, nämligen den sydliga och nordliga rasen av ljungpiparen.

Separeringen av amerikansk och sibirisk tundrapipare som genuina arter är av sent datum. Misstanken om att det var två olika arter har funnits länge och fältornitologer har kunnat skilja på dem både på detaljer i utseendet och på lätet. Lyckligtvis häckar de i samma områden i västra Alaska, och man har därför kunnat använda det traditionella biologiska artkriteriet för att avgöra saken. Studier på museer visade att det inte förekom några exemplar som kunde vara hybrider. I fält fann man inte några blandpar i häckningsområdet trots att revir av de två formerna ofta låg intill varandra, och flyktspelen var helt olika.

Bokens allmänna uppläggning liknar den som vi vant oss vid hos Poysers fågelmonografier: först huvudkapitlen och sedan appendix med tekniska detaljer och sifferfakta. Förutom kapitel om de nyssnämnda namn- och släktskapsfrågorna är kapitlen följande: fjäderdräkt och ruggning, utbredning och tätheter, häckning och häckningsbeteende, köns- och föräldraroller, flyttning och övervintring, vanorna utanför häckningstiden, föda och födosök, förhållanden till andra arter samt hot och skyddsbehov. Det är således en bred och god täckning av arterna ur de flesta aspekter utom de fysiologiska. Men detta, d.v.s. endokrinologin, ämnesomsättningen, energitiken, etc. är styvmoderligt eller knappast alls behandlat i de flesta liknande böcker.

När det gäller populationsutvecklingen så är mycket litet känt från häckningsområdena förutom för ljungpiparen i Västeuropa. De flesta uppgifter är

hämtade från flytträknningar eller övervintringslokaler och därför svåränvändbara. Exempelvis har kustpiparen ökat kraftigt som övervintrare på de brittiska öarna, men inget annat tyder på verklig beståndsökning. Möjligen är det fråga om förändrade övervintringsområden på grund av ändringar i jakttrycket. Jakt har för övrigt spelat stor roll för dessa större pipare, som varit och är omtyckta byten. Således verkar den amerikanska tundrapiparen vara på ökning sedan jakten minskat, och möjligen som en konsekvens av detta håller den åtminstone inom något område på att tränga tillbaka kustpiparen. I Västeuropa spelar biotopen den helt avgörande rollen för ljungpiparen. En omtyckt kulturbiotop är hedmarker, d.v.s. skogsområden som människan ödelagt genom kalhuggning, bränning och hård betesdrift. Sådana finns fortfarande en hel del i England, fanns för i stor omfattning i västra Sverige (med 10.000 ljungpiparpar!) och finns fortfarande på Öland. På det öländska alvaret, där årtusendenas ohämmade exploateringen varit så intensiv att till och med jordlagret förintats och lämnat berggrunden kal, verkar det dock som om naturen i dag håller på att åtehämta och självrestaurera sig med minskande bestånd av ljungpipare som följd. I Sydsverige kommer därför ljungpiparen sannolikt bara att finnas kvar på mossarna. I norra Skandinavien barrskogs- och myrland och Baltikum verkar det ha skett en kraftig ökning och spridning av arten under senare decennier.

Hot mot och skydd av de fyra piparna behandlas bara kortfattat, men det verkar inte finnas några större och mera vidsträckt hot på kort sikt. Ett visst bortfall av övervintringsarealer kan ha skett, t.ex. estuarier för kustpipare och gräsmarker för ljung- och tundrapipare. Det är tveksamt om jakt längre är av betydelse för någon annan art än vår ljungpipare, och vad gäller häckningsmiljöerna verkar det som om de nyssnämnda arealminskningarna av gräsmarker i Västeuropa är det enda negativa. På lång sikt kan däremot klimatförändringar få betydelse eftersom de arktiska områdena anses reagera snabbast på sådana.

Jag har naturligtvis bara kunnat ge några korta stickprov av det rika innehållet. Bland annat häckningsbiologin och beteendet under häckningstiden upptar en stor och viktig del av boken. Boken ger en fullständig översikt av de fyra stora piparna ur de flesta vinklar. Den tävlar väl bland de bästa böckerna i Poysers förnämliga och numera mycket omfattande fågelbokssvit. Boken är både vackert och pedagogiskt illustrerad av den ene av författarna, Byrkjedal.

SÖREN SVENSSON

Risto A. Väisänen, Esa Lammi & Pertti Koskimies, 1998: **Muuttuva pesimälinnusto**. Med svensk sammanfattning: "Finlands häckfågelfauna i förändring". 567 sid. Otava, Helsinki. ISBN 951-1-12663-6. Boken kan beställas från Suomen Lintuvaruste, Byäldstevägen 22 B 3, FIN-00640 Helsingfors. Pris: 440 FIM plus porto 95 FIM.

Många atlasböcker har kommit ut under årens lopp, både nationella, regionala och lokala. De flesta har följt mallen en sida karta och en sida översiktligt förklarande text. Få har gått mera på djupet. Denna nya bok om Finlands fågelfauna är mer än en atlas. Visserligen dominerar kartorna och man har den utmärkta utgångspunkten med en tidigare atlas att jämföra med. Således presenterar man för de flesta arter två kartor, en för 1974–79 och en för 1986–89 eller för båda perioderna sammanslagna. Det gör att det är enkelt att se vilka förändringar i utbredningen som skett under de drygt tio åren mellan kartläggningarna. Den nya atlasen har något bättre täckning än den gamla, men skillnaden är inte större än att fåglarnas utbredning väl kan jämföras. Den nya atlasen är liksom den gamla kvalitativ, d.v.s. man har bara registrerat förekomst eller icke förekomst i varje atlasruta om 10x10 km, alltså inte gjort några antalsuppskattningar.

Men i Finland har man liksom i Sverige ett långsiktigt kvantitativt övervakningsprogram baserat både på punkt- och linjetaxeringar och många andra specialinventeringar, t.ex. nattfågelräkningar, rovfågelsnätet och sjöinventeringar. Detta innebär att man förutom kartorna kan presentera såväl kurvor över hur bestånden har förändrats numerärt som kartor över arternas beståndstäheter i olika delar av Finland. Även om utbredningskartorna självfallet är basen i boken, ger dessa tillskott en ny dimension som definitivt för upp denna atlas till absolut toppplats bland alla världens atlaser.

För många arter har man dessutom samlat in uppgifter från långsiktiga kvantitativa inventeringar från grannländerna, främst Sverige och Danmark, men för enstaka arter även Estland. På det sättet får man ett vidare perspektiv över likheter och olikheter i fågelfaunans förändringar inom ett större område. Exempelvis är utvecklingen för trädgårdssångare sedan 1975 närmast identisk i Danmark och Sverige, men annorlunda i Finland. I Sverige har vi som bekant en svag övervakning i Norrland men en mycket god i Svealand och Götaland. Det som händer i Finland kan ge goda anvisningar om vad som kan ha hänt i norra Sverige också. Svarthättan är ett exempel på en fortgående populationsökning

och staren ett exempel på kraftig nedgång i alla tre länderna. Ett suveränt exempel på nyttan av de finska uppgifterna för svenskt vidkommande är gransångaren. De svenska uppgifterna från Norrland (där den nordliga gransångarrasen finns) är magra samtidigt som vi känner till den enorma invasionen av sydliga gransångare i Götaland under senare decennier. Den danska kurvan pekar på minst fyrdubbling av beståndet under de senaste två decennierna. Men den finska (och estniska) pekar åt rakt motsatt håll, en nedgång med ca 75%. Det är därför mycket möjligt att gransångaren också i Norrland minskat kraftigt fastän vi ännu inte säkert kunnat dokumentera detta.

Man har utnyttjat det totala materialet för att granska olika fågelgruppers utveckling. Även om bilden är splittrad och många artskillnader finns inom respektive grupp, kommer man fram till följande sammanfattning: svag ökning för skogsgeneralister, stora fluktuationer utan långtidstrend för barrskogens frätare, kraftig nedgång för gammelskogens arter, ökning för lövskogens arter, kraftig ökning för buskmarkernas fåglar, först ökning sedan minskning för jordbruksarterna (täckdikning från 60-talet och ensilering från 80-talet anges som huvudsaker), oförändrade nivåer för myrfågeln, många förändringar men ingen gemensam trend hos fjällfågeln, ökning för skärgårdsfågeln, svag ökning för de karga sjöarnas fåglar och likaledes svag ökning för våtmarksarterna.

Eftersom boken är helt skriven på finska med bara tre sidors kortfattade förklaringar på svenska (och engelska) kan jag betygsätta boken bara utifrån den information som figurerna och tabellerna ger. Och detta intryck ger ett absolut toppbetyg, det är fråga om ett riktigt praktverk, vetenskapligt lika väl som i utförande. De tre författarnas gedigna kunskaper om Finlands fågelfauna, som de visat i många tidigare publikationer, i kombination med den massiva litteraturgenomgången (1126 referenser, även äldre litteratur), borgar för att denna bok kommer att vara den finska fågelfaunistikens bibel under överskådlig tid. Trots språksvårigheterna för en icke finsktalande ornitolog kan jag tveklöst rekommendera inköp. Kartorna och diagrammen ger mer än väl valuta för pengarna. Bokens värde går långt utanför finskans språkområde.

SÖREN SVENSSON

Jürgen Haffer, 1997: **Ornithologen-Briefe des 20. Jahrhunderts**. 980 sid. Inbunden bok utgiven som volym 19 av tidskriften *Ökologie der Vögel – Ecology of Birds*. Ludwigsburg. ISSN 0173-0711.

Detta är en bok för en ganska liten krets av ornitologer, men för dessa en verklig julklapp. Den beskriver forskningen och personligheterna under den viktiga period då det ålderdomliga typologiska artbegreppet, med ett stort antal morfologiska arter, ersattes av ett modernare biologiskt artbegrepp baserat på en bredare, mera holistisk grund med evolutionen genom naturligt urval i centrum och med färre arter men med geografiska underarter i stället. Boken behandlar främst den forskning som utförts av Ernst Hartert, Erwin Stresemann och Ernst Mayr samt deras korrespondens mellan sig och med andra samtida nyckelpersoner. Utgångspunkten är det man kallar Hartert-Seebohm-skolan, som kontrasteras mot den typologiska Pallas-Schlegel-skolan med Tschusi och Kleinschmidt som sina sista företrädare. Sekvensen namn inom den nya skolan är i tidsordning Seebohm, Berlepsch, Hartert, Hellmayr, Rensch och Mayr, där utvecklingen successivt gick mot en alltmer selektionistisk syn. Parallellt med denna utveckling lämnade selktionisterna också lamarckismen när den nya darwinismen slog igenom på trettioalet.

Boken är upplagd så att de första drygt hundra sidorna ger en historisk analys och exposé med talrika korta biografiska inslag. Detta är den del av boken som alla med intresse för ornitologins historia kan läsa som löpande text och med stor behållning. Därefter följer korrespondensen på 650 sidor och mera utförliga biografier på nästan 100 sidor. Sist följer en del ytterligare korrespondens, bl.a. en resepport av Stresemann från en expedition till Mouluckerna 1910–1912, ej tidigare publicerad. Att sträckläsa de 650 sidorna brev är naturligtvis inte rimligt, och knappast heller njutbart. De får ses som en historisk dokumentation av en nyckelperiod i ornitologins utveckling och en uppslagskälla för den som vill forska vidare.

Men att bläddra och läsa ett brev här och där ger ändå något som biografier och historiska synteser sällan ger, nämligen en inblick i de mera personliga omständigheter under vilka de olika personerna arbetade och i funderingar som inte lämnat några spår i deras vetenskapliga arbeten. Exempel är små personliga inslag som när Hartert den 25 augusti 1923 skrev till Stresemann från sin arbetsplats i Tring och började brevet med "Lieber Strese ♂". När Hartert åtgäldade brevet den 29 september undertecknade

han det sammalunda! Kanske en antydning om att det mellan den 30 år äldre Hartert och Stresemann fanns personliga band som inte framgår av den i övrigt mycket formella brevväxlingen om huvudsakligen vetenskapliga frågor. Såvitt framgår av breven blev de aldrig Du med varandra, utan använde hela livet det formella Sie. Men Stresemanns beundran för Hartert framgår tveklöst av att han på egen önskan fick sin aska nergrävd i Harterts grav i Waldfriedhof i Berlin, där båda nu vilar under en sten med sina namn under en inristad rovfågel. Kanske var det så, som Haffer antyder, att Hartert, som blev brittisk medborgare och som förlorade sin son i kriget, i Stresemann såg något av en son också. Även i Stresemanns korrespondens med andra finns en del skämtsamheter, som när han i tre brev till en av sina tidigaste elever, Wilhelm Meise (Meise betyder mes) titulerar honom omväxlande ”Mein lieber Parus”, ”My dear Titmouse” och ”Mein lieber Parus maximus”!

I det ovan nämnda brevet från Stresemann till Hartert finner vi för övrigt en passande referens till Sverige som ger en inblick i de oerhörda svåra förhållanden som vid denna tid alldeles efter första världskriget rådde i Tyskland: ”Sedan tre dagar är jag hemkommen från Sverige. Det var storslaget, underbart, fabulöst vackert – 14 dagars befrielse från rättfällan! Det som glädde mig så oerhört var saker som ju för Er hör till livets dagliga självklarheter – för mig var allt, som vi saknar på grund av vår nöd, en upplevelse, och jag förundrades över tandpetarna och tändstickorna på restaurangborden lika mycket som en alfur inför en spegel eller ett flygplan. I Sverige fanns underbara människor fulla av varm medkänsla med vårt öde – det gjorde en gott – en oas mitt i en värld av hat. Granviks familj tog på ett förtjusande sätt upp mig som vore jag deras egen son, och överallt behandlades jag som en gammal kär bekant. Det är en fulländad gästfrihet. Kunde man bara återgälda det på något sätt. Det tynger mitt hjärta att man allt mer sätts ur stånd att göra det.” (Hugo Granvik var ornitolog som disputerade i Lund och senare blev lektor i Landskrona och som hade sin forskning förlagd till Östafrika. Förutom vetenskapliga arbeten skrev han 1927 boken *Strövtag och upplevelser i Centralafrika*.)

Det kan väl också vara värt att uppmärksamma att den sedan länge slutsålda ornitologihistorien från 1951 (F. W. Peters, Berlin) av Erwin Stresemann 1996 utkom i en nytryckt upplaga på ALULA-Verlag Wiesbaden (*Die Entwicklung der Ornithologie: von Aristoteles bis zur Gegenwart*; i serien ”Klassiker der Ornithologie”, ISBN 3-89104-588-3). Där

kan man läsa om hur Stresemann själv såg ornitologins historia, dock ur ett längre och världsvidare perspektiv än i Haffers bok. Där finns ett särskilt kapitel om Hartert som inleds mycket dramatiskt: ”1884 hade en gnista flugit över havets barriär och tänt en eld; och genast larmades alla i Europa för att släcka denna brandhärd som hotade det linnéanska namnsystemets ärevärdiga byggnad.” Det var Elliott Coues från American Ornithologists’ Union som kommit till Natural History Museum i South Kensington med en revolutionerande föreläsning om tanken på ett nytt trinärt namnsystem. Bortsett från Seebohm mötte de flesta förslaget med intensivt och bittert motstånd. Det blev en lång strid där begreppet geografisk ras som en definierad underavdelning av arten bara stegvis vann mark. Och egentligen var det inte förrän 1922, då Ernst Hartert kom ut med sista volymen av sitt livsverk, *Vögel der palaearktischen Fauna*, som den moderna nomenklaturen kan sägas ha fått sin så gott som totala acceptans bland alla ornitologer.

Denna både evolutionära och nomenklatoriska revolution har en intressant parallell i vår tid, striden mellan de biologiska arterna och raserna och de nya DNA-arterna. DNA-arterna har inte så litet gemensamt med formerna i den gamla typologin, fastän de också vilar på en modernare evolutionär grund. Det kommer att bli mycket intressant att följa denna nya kamp.

SÖREN SVENSSON

Nanako Shigesada & Kohkichi Kawasaki, 1997: **Biological Invasions: Theory and Practice**. 205 sid. Oxford Univ. Press, Oxford. ISBN 0 19 854851. Ingår i serien ”Oxford Series in Ecology and Evolution”.

Boken är en omarbetning och utvidgning av en tidigare bok på japanska, använd som kursbok på universitetsnivå. Den japanska titeln var ”Mathematical modeling for biological invasions” och denna titel karakteriserar även den nya engelska versionen. Den försöker täcka fenomenet invasioner, d.v.s. arters spridning till nya områden, med exempel från organismernas hela värld, från infektionssjukdomar som rabies, mässling och Svarta Döden via olika skadeinsekter till fåglar (t.ex. staren i Nordamerika) och däggdjur (t.ex. bisam i Europa). Av detta framgår att boken på intet sätt är någon ”fågelbok”. Till skillnad från en del böcker som behandlar invasioner av främmande element är denna inte specifikt

inriktad på naturvårdsfrågor även om konkurrens mellan invaderande inhemska arter behandlas, med den nordamerikanska grå ekorrens förtryck av den vanliga ekorren i England som huvudexempel. Man diskuterar också hur tomta nischer på en ny kontinent relateras till en arts invasionsförlopp och hur det går när en predator släpps loss, t.ex. för biologisk bekämpning. Analyserna grundar sig främst på olika s.k. diffusionsmodeller. Man behandlar två olika situationer, dels spridning i homogena miljöer, där spridningen i princip kan fortgå som en expanderande vandrande våg, dels spridning i heterogena miljöer, där organismerna då och då måste hoppa över zoner med olämplig miljö, varvid spridningen kan ta formen av en periodiskt avancerande frontvåg. I modellerna ingår två huvudkomponenter, artens reproduktionsförmåga och spridningsförmåga, såväl den egna aktiva spridningen som den som förmedlas av vindar, strömmar och annat. Boken är utpräglad teoretisk och inget för den som inte är väl bevandrad i matematik och matematisk modellering. Men för dem som är det är boken en hyfsad lärobok och referensskälla.

SÖREN SVENSSON

Meinte Engelmoer & Cees S. Roselaar, 1998: **Geographical Variation in Waders**. 331 sid. Kluwer Academic Publishers, P. O. Box 17, 3300 AA Dordrecht, Nederland. ISBN 0-7923-5020-0.

Bland annat vadare som häckar i arktiska eller subarktiska delar av världen övervintrar i regel inom koncentrerade områden i tempererade eller tropiska områden. I häckningsområdena lever få människor och det är ofta svårt eller dyrt att bedriva forskning där. Övervintringsområdena ligger däremot ofta på platser där det finns gott om forskare. De uppskattningar av populationerna och deras förändringar, som man gärna vill ha för fågelskyddsarbetet görs därför i regel med hjälp av räkningar där fåglarna är koncentrerade till ett mindre antal lokaler under vinterhalvåret. Men dessa koncentrationer består av blandningar av fåglar från flera olika häckningsområden och det är därför svårt att skilja på vad som händer i olika häckande bestånd. Resultaten från många andra typer av studier, t.ex. av ruggning och fettupplagring eller av skillnader i övervintringsområden mellan olika häckpopulationer, kan ofta inte hänföras till en homogen population med känt ursprung. De återfynd som ringmärkningen ger bidrar heller inte till kunskapen i den utsträckning man

skulle önska eftersom den mesta ringmärkningen sker på fågelstationer under flyttningen eller i vinterkvarteren då häckbestånden redan är blandade. Senare återfynd i häckningsområdena är få.

För att få facit måste man på något sätt karaktärisera de olika häckande bestånden så att man under flyttning eller övervintring kan identifiera de enskilda individerna till rätt häckningsområde. Det finns i dag två vägar för att nå detta mål. Det ena är att försöka få fram olika morfologiska egenskaper, främst mått och dräktkaraktärer, som är unika för de olika häckande bestånden. Det andra är att med hjälp av DNA-analyser göra samma sak. I båda fallen måste facit införskaffas genom studier av fåglar under häckningstid i respektive häckningsområden. DNA-studierna är fortfarande fragmentariska och kräver dessutom laboratoriemetoder som sällan är tillgängliga på till exempel fågelstationer eller för enskilda fältforskare. Författarna till denna bok tog i stället en annan utgångspunkt, nämligen de stora samlingar av skinn som finns i olika länders museer. Skinnen är nästan alltid försedda med uppgift om plats och tid för insamling och man kan därför avgöra om en fågel är insamlad under häckningstid varvid man erhåller uppgift om dess häckningsplats.

Med början under 1980-talet har författarna successivt samlat in olika mått på vadare som finns i olika museisamlingar och 1995 hade man mått 4950 vadare. I boken presenterar man resultaten för femton arter. De flesta skinnen (600) kommer från museet i St. Petersburg. Runt 400 skinn kommer från vardera Ottawa, Köpenhamn, New York och Tring. Stockholm bidrar med en rejäl pott, nämligen 300 skinn. Man har tagit ett tjugotal mått, bl.a. vinglängd, näbbens längd och höjd, tarslängd, längden på vissa pennor, stjärtlängd och mellantåns längd samt flera mått som beskriver band- eller fläckmönstret på vissa pennor.

Det komplicerade materialet har utsatts för flera olika statistiska analyser, bl.a. med ett program POSCOM, som bifogas boken på en diskett. Varje art presenteras sedan med ett stort antal tabeller och diagram. På en karta har man markerat insamlingslokalen för varje fågel och ringat in olika geografiska bestånd. Analyserna visar att för vissa arter kan de olika bestånden skiljas från varandra medan så inte är fallet för andra arter. Ett exempel på det senare är spovsnäppan, för vilken man hade mätningar dels från Taimyr, dels från området kring Indigirka och Kolyma. Könen kunde lätt skiljas på ett fåtal mått, men de två bestånden var oskiljbara och spovsnäppan följaktligen monotypisk. Inget hopp alltså om att man skall kunna avgöra om en fångad fågel under

flyttningen kommer från västra eller östra Sibirien. För flertalet arter var det dock möjligt att urskilja olika populationer med de multivariata analyser och klusterberäkningar som användes. I regel stämde grupperingarna överens med tidigare identifierade geografiska raser. Eftersom honor och hanar ofta skiljer sig åt i storlek hos vadare, var det nödvändigt att göra skilda analyser för könen; könsskillnaderna var ofta större än populationsskillnaderna inom könen. Detta kan bli en komplicerande faktor när man skall analysera fångstmaterial. De skinnlagda fåglarna är ju könsbestämda på könsorganen, medan man i fält oftast använder olika mått, varvid man lätt kan hamna i svårigheter av typ cirkelresonemang kring köns- resp. populationsskillnader. För att kunna använda måtten som populationskaraktärer, måste man först ha könsbestämt fåglarna.

Jag har inte tillräckliga kunskaper i ämnet för att verkligen bedöma om det enorma arbete som ligger bakom de omfattande måttsammanställningarna i boken kommer att få ett rimligt värde i framtiden. Att sammanställningen i sig är värdefull, är det ingen tvekan om. Det blir lättare att slå upp olika mått från källor som tidigare i princip varit mer eller mindre otillgängliga. Men om måtten i kombination med de tillämpade analysmetoderna verkligen räcker för att

i ett material av okända fåglar identifiera deras geografiska ursprung på ett sätt som gör att forskare litar på resultaten återstår nog att se. Det finns dock nästan oändliga mätserier från våra fågelstationer om man vill testa det hela. Man kan också fråga sig om det i framtiden går att förbättra underlaget genom att infoga mer material. Det är väl dock knappast troligt att detta låter sig göras inom överskådlig tid. Några större samlingar som ännu inte studerats finns knappast. Och ett diagram i boken över antalet skinn som insamlats olika år pekar på att museernas insamlingsverksamhet är på kraftigt nedgång. Från en toppnivå mellan 1900 och 1960 har antalet nya skinn minskat oerhört kraftigt; planlagd insamling av skinn i större skala är något som museerna knappast sysslar med längre. Denna bok kan därför vara en informationskälla som för lång tid framåt är det bästa som går att få. Stora nya material kommer vi nog främst att få från fältfångster av vadare i de arktiska regionerna, ev. i samband med provtagningar för DNA-analyser. Och i det sammanhanget är det viktigt att slutligen framhålla att mycket fundamentala populationsskiljande karaktärer kan finnas på denna osynliga genetiska nivå fastän populationerna morfologiskt är oskiljbara.

SÖREN SVENSSON

Nya doktorsavhandlingar *New dissertations*

Redaktör *Editor*: S. Åkesson

Olof C. Johansson, 1998: **Habitat Selection, Reproductive Success and Population Dynamics in Lapwings (*Vanellus vanellus*) and Dunlins (*Calidris alpina*)**. Filosofie doktorsavhandling. Zoologiska Institutionen, Göteborgs Universitet. ISBN 91-628-2974-2.

Traditionellt har många studier av vadare behandlat habitatval hos vuxna fåglar, t.ex. har ett stort antal studier genomförts av födosökande vadare under flyttning och övervintring. Under senare år har emellertid ekologiska studier av vadare under häcknings-tid blivit vanligare. I sådana undersökningar är de vuxna fåglarnas krav intressanta, men ungpullarnas habitatval och överlevnad är också viktiga. Olof Johanssons avhandling är ett utmärkt arbete inom detta fält, med undersökningar i gränslandet mellan grundforskning och tillämpad forskning. I avhandlingen ingår studier av betydelsen av föräldrakvalité och äggstorlek för ungarnas överlevnad (av generell intresse), liksom mer tillämpade studier, t.ex. vikten av förekomsten av både lämpliga födosöksområden för vuxna fåglar (åkermark) och lämpliga födosöksområden för ungpullar (yttre delarna av strandängar). De studerade arterna (tofsvipa och sydlig kärrsnäppa) har sin huvudsakliga förekomst i jordbrukslandskapet och tillhör den långa rad av arter i jordbrukslandskapet som minskat i antal. Därför är det av stort intresse att finna de mekanismer som gör att så många av dessa arter minskat i antal de senaste decennierna. Sen går det inte "att sticka under stol med" att tofsvipan är en synnerligen intressant art; vipan häckar i kolonier och jagar effektivt bort de flesta predatorer, vilket även är gynnsamt för andra arter. Tofsvipan är i vissa fall polygam och vissa hanar har noterats med upp till fem samtidigt häckande honor. Artens sociala system tycks vara tämligen komplicerat och mer detaljerade studier av detta skulle vara välkomna!

Olof Johanssons avhandling består av sex uppsat-

ser, varav fem behandlar undersökningar av tofsvipans ekologi och, samtliga välskrivna och sammanhållna av ett tema – boplatsval, reproduktionsframgång och ungoöverlevnad hos tofsvipor. Sen finns ytterligare en, i mitt tycke mer perifer uppsats, som behandlar utbredning, populationstrend och häckningsframgång hos den sydliga rasen av kärrsnäppa. Samtliga undersökningar har genomförts i områden längs den svenska västkusten. En av uppsatserna (V) har Olof Johansson författat själv, tre av uppsatserna är skrivna tillsammans med Donald Blomqvist (I–II, VI) och de resterande två (III, IV) har Olof, Donald och Frank Götmark genomfört tillsammans.

I den första uppsatsen behandlas framgången vid olika boplatsval hos tofsvipan. Uppsatsen jämför födosöksframgång, äggstorlek och ungoöverlevnad (till flygg ålder) hos tofsvipeskullar på åkermark, betesmark och stränder. Fördelen med att häcka på åkermark var att de honor som främst födosöker på åkermark fångade en större andel stora byten (främst dagmask), vilket ledde till att dessa honor lade större ägg. Stora ägg anses generellt ge upphov till större ungar (t.ex. uppsats III), med stora chanser att överleva fram till flygg ålder. Emellertid hade många av dessa kullar inga lämpliga födosöksområden inom reviret och förflyttningen (i medeltal ca 200 m) till lämpliga områden (betesmarker, stränder) medförde en lägre överlevnad hos dessa ungpullar än hos de som kläcktes på betesmarker. Slutresultatet blev att häckningsframgången (antalet flygga ungar) ej skiljde sig signifikant mellan par som häckade på åker och betesmarker, d.v.s. det fanns balanserande för- och nackdelar mellan att häcka på åker och betesmarker. Uppsatsen är mycket välskriven och resultatet intressanta och direkt tillämpbara i naturvårdsarbetet. Många skyddade områden omfattar t.ex. enbart strandängar, som är viktiga för ungpullar. Intilliggande åkrar brukas ofta intensivt, men som påvisats här är de viktiga födosöksområden för vuxna fåglar och även viktiga som boplatser, eftersom

många par placerar boet på obrukade åkrar. Troligen skulle en mindre intensiv skötsel av vissa åkrar kombinerat med bete av strandängar ge ökande populationer av tofsvipor i många områden.

I uppsats II behandlas habitatval och diet hos tofsvipekycklingar på kustnära jordbruksmark. Avståndet mellan boplatser och de områden där kullarna födosökte varierade mellan 10 och 300 m. Kullreviren innehöll en större andel av de yttre strandängarna, en mindre av de inre strandängarna och åkermark än vad som fanns i landskapet i sin helhet. Inom födosöksreviren var också de yttre strandängarna den miljö där den största andelen av födosöket skedde. Möjligheten att födosöka på själva stranden var beroende av vattenståndet. Födan utgjordes av en mängd olika evertebrater och antal och bi massa av lämpliga byten var större på den yttre strandängen än på de intilliggande inre strandängarna. I slutsatsen föreslår Olof att förlusten av födosöksområden för ungvullar, samt isolering av boplatser och ungvullsbiotoper har bidragit till nedgången i tofsvipepopulationerna i Europa. Även denna undersökning är grundligt genomförd och presenteras på ett övertänt och bra sätt. Resultaten knyter an till uppsats I, där det påvisades att närhet till födosöksområden för ungvullar var viktig. Här i uppsats II diskuteras mer i detalj vilka dessa födosöksbiotoper är och varför de är prefererade. Resultaten är ytterligare ett argument för vikten av att tillgodose såväl behovet av lämpliga boplatser och födosöksområden för vuxna fåglar (åkermark) som lämpliga födosöksområden för ungvullar (blöta strandängar).

Uppsats III, som är den mest allmänekologiskt inriktade, diskuterar effekten av äggstorlek och föräldrakvalité på ungvullarnas överlevnad fram till flygg ålder. Här påvisas att ungvullar kläckta från stora ägg var större vid kläckning och överlevde i större omfattning än ungvullar kläckta från mindre ägg. Tidigare har det påvisats att stora föräldrar ofta lägger stora ägg. Stora föräldrar skulle därför kunna förväntas ha andra egenskaper som var gynnsamma för ungvullarna, t.ex. vid konkurrens om bra revir. För att kunna särskilja effekterna av stora ägg och föräldrakvalité i sig så genomförde Olof ett experiment, där små och stora äggkullar skiftades mellan olika bon. Det visade sig att antalet flygga ungvullar var högre hos större och äldre (mer erfarna?) honor. Resultaten tydde på att det inte fanns någon effekt av äggstorlek som inte var beroende av föräldrarnas kvalité i övrigt. Författarna tolkar detta som att både äggstorlek och föräldrakvalité påverkar överlevnaden av ungvullarna, men i mina ögon verkar det som om endast föräldrakvalité har en direkt effekt på ungvullarnas överlevnad.

Det är bra att en experimentell studie inkluderats i avhandlingen, eftersom resultaten från sådana studier ofta är lättare att tolka än de från mer beskrivande eller korrelativa studier.

I uppsats IV undersöks tillväxt och överlevnad hos tofsvipekycklingar i relation till väder och tid på häckningssäsongen. För förstakullarna som kläcktes i maj fanns en positiv korrelation mellan temperatur och ungvullarnas överlevnad, medan nederbörden inte påverkade överlevnaden negativt. Hos omläggningarna, som kläcktes ca en månad senare och hade en signifikant lägre produktion av ungvullar än förstahäckningarna, fanns inget samband mellan olika väderfaktorer och ungvullarnas överlevnad. Ungvullar i förstakullar tillväxte snabbare än de från omläggningar och tillväxttakten påvisades vara positivt korrelerad med antalet flygga ungvullar som producerades per kull. Författarna föreslår att detta visar på ett negativt samband mellan ungvullarnas överlevnad och tid på säsongen, som troligen beror på försämrade födosökmöjligheter, ökad predationsrisk och minskad ungvullvårdnad från föräldrarna. Detta kan vara viktigt eftersom många bon blir förstörda under vårbuket och omläggningar sker i stor omfattning i många områden. Trots att många ungvullar kläcks, kan produktionen av flygga ungvullar vara liten på grund av låg överlevnad sent på säsongen.

Uppsats V behandlar ortstrohet och häckningsframgång i en minskande population av tofsvipor. Under perioden 1988–1994 minskade antalet häckande fåglar med i genomsnitt 11% per år. Överlevnaden hos adulta uppskattades till 68%. En ganska liten andel (46%) häckade i samma område under påföljande år. Par som kläckte fram ungvullar återkom oftare till samma område påföljande år än de som helt misslyckades med häckningen. Endast 25% av de flygga ungvullarna återsågs inom undersökningsområdet och endast 25% dessa häckade (oftast vid två års ålder) i det område som de föddes i. Resultaten tyder på att detta inte är en självbärande population, utan att den är beroende av immigration för att inte minska ytterligare i storlek. En intressant aspekt på denna studie är att ortstroheten (både för gamla och ungvullar) är mycket mindre än i t.ex. England. Det kan vara viktigt att ha i åtanke att sociala system och populationsdynamik kan skilja sig väsentligt inom samma art, mellan länder och olika häckningsmiljöer. Därför är det kanske inte lämpligt att tillämpa resultat från undersökningar i andra länder och på andra platser i naturvårdsarbete här i Sverige.

I den sista uppsatsen (VI) behandlas utbredning, häckningsframgång och populationsutveckling för den sydliga kärnsnäppan på västkusten. År 1989

uppskattades antalet häckande par till maximalt 44. Populationen minskade under 1980-talet och över hälften av populationen fanns på endast två lokaler. Häckningsframgången var låg (0.8–1 flygg unge per par), vilket uppskattades vara för litet för att bibehålla en stabil population. Inga korrelationer kunde påvisas mellan minskad betesintensitet och populationsstorlek eller mellan vegetationshöjd och predationsrisk. Troligen har andra faktorer än biotopförändringar också påverkat populationen negativt, t.ex. tillfälligt ökande predationstryck, och små isolerade populationer kan påverkas av slumpmässiga processer och enstaka händelser.

Sammanfattningsvis skall sägas att detta är en mycket välskriven avhandling. Personligen tilltalas jag speciellt av att både tillämpade aspekter och mer allmänekologiska frågor ingår i avhandlingen. Tofsvipan är en väldigt intressant art och den miljö den lever i är av stort intresse ur naturvårdssynpunkt, främst på grund av minskande populationer av ett flertal arter i jordbrukslandskapet. Olofs avhandling har väsentligt bidragit till ökade kunskaper om tofsvipan och jordbrukslandskapets fågelfauna. Av speciellt intresse är studierna av ungfågarna.

ÅKE BERG

*Inst. för naturvårdsbiologi,
Sveriges lantbruksuniversitet, Uppsala*

Christer Hemborg, 1998: **Reproduction and Moulting in Pied and Collared Flycatchers (*Ficedula hypoleuca* and *F. albicollis*)**. Doktorsavhandling, Zoologiska institutionen, Uppsala Universitet. ISBN 91-554-4267-6.

En speciellt livfull inriktning inom ekologin, inte minst inom fågelekolgi, behandlar vad som kallas livshistorie-strategier. Utgångspunkten är att resurser som t.ex. energi eller näringsämnen finns i begränsad mängd ute i naturen, alltså ett inte alltför djärvt antagande. Olika livshistorie-strategier beskriver då hur sådana begränsade resurser ska fördelas mellan olika behov under en individs livstid. Av central betydelse är hur individer ska göra avvägningar mellan t. ex. reproduktion och överlevnad eller mellan reproduktion nu och reproduktion i framtiden. Satsar man mycket på överlevnad blir det mindre över till reproduktion. Den livshistorie-strategi som ger flest avkommor som når reproduktiv ålder kommer att öka i frekvens allteftersom generationerna går.

Tidigare har forskare som sysslat med detta äm-

nesområde främst undersökt hur överlevnad och framtida reproduktion påverkats av t.ex. häcknings-tid, kullstorlek, ruvningsbeteende och arbetsinsats under matningsperioden. I en färsk avhandling tar nu Christer Hemborg upp ytterligare en aspekt, tidigare mer eller mindre negligerad, som påverkar individens avvägningar under häckningen, nämligen ruggningen. Det är faktiskt så, skriver Christer, att ruggningen är en av de mest krävande aktiviteterna under en fågels årscykel, både vad det gäller tid och energiåtgång. Det är inte bara så att själva fjädersyntesen är kostsam; ruggning medför också försämrade förmåga att hålla värmen och att flyga. Det senare viktigt både när det gäller att leta efter och fånga byten och när det gäller att själv undgå att bli ett byte! Dessutom är den årliga förnyelsen av fjäderdräkten av fundamental betydelse för en individs överlevnad. Antingen behöver fåglar en fräsch fjäderdräkt för att klara av en ansträngande flyttning eller för att klara av en likaledes ansträngande vinter på våra nordliga breddgrader.

Christer har studerat häckning och ruggning hos svartvit flugsnappare (*Ficedula hypoleuca*) och hos halsbandsflugsnappare (*F. albicollis*). Han har inte bara studerat den svartvita flugsnapparen i trakterna kring Uppsala utan också gjort jämförelser med populationer dels i sjödistriktet i England och dels i Abisko. Halsbandsflugsnapparen studerades på södra Gotland. Båda arterna utför i princip en komplett ruggning i häckningsområdena innan de ger sig ut på sin höstflyttning. Ruggningen infaller direkt efter häckningsbestyren, eller till och med överlappande med dessa. Detta överlapp mellan ruggning och häckning går som en röd tråd genom hela avhandlingen och utgör den fundamentala avvägning mellan att reproducera sig och att överleva (det senare genom att skaffa sig en högkvalitativ fjäderdräkt) som är huvudtemat för avhandlingen. Ruggningen, som startar med att de innersta handpennorna släpps, tar sju till åtta veckor i anspråk för de båda arterna.

Christer börjar med att fråga sig hur fåglar som häckar på nordliga breddgrader hinner med att både häcka och rugga under den korta sommaren i dessa områden. Eftersom häckningen är svår att komprimera, tänkte sig Christer att fåglarna skulle kunna vinna tid genom att öka överlappet mellan häckning och ruggning. Men även logiska förutsägelser visar sig slå fel ibland. Häckande fåglar i Uppsala och Abisko skiljde sig inte åt när det gällde överlapp mellan häckning och ruggning. Christer menar att det antagligen är så att ett stort häcknings-ruggnings överlapp är alltför kostsamt, t.ex. genom att ruggande föräldrar har svårt att hinna med att mata sina

ungar ordentligt, ett antagande som undersöks närmare senare i avhandlingen. Om inte våra nordliga häckare kan vinna tid genom att flytta fram starten för ruggningen kan de kanske vinna tid i andra ändan av ruggningsperioden? Det är just vad de verkar göra. Det visar sig nämligen att nordliga häckare avbryter ruggningen på häckningsområdena, flyttar med en del gamla fjädrar kvar och istället försätter ruggningen när de kommit fram till övervintringsområdena. Denna strategi har säkert också kostnader men kanske inte så stora som skulle bli följden av ett stort överlapp mellan häckning och ruggning.

För att ytterligare undersöka överlappet mellan häckning och ruggning, manipulerade Christer tidpunkten för kläckning genom att flytta hela äggkullar mellan två holkar med olika beräknad kläckningsdag. På detta sätt kläckte en del kullar tidigare än vad föräldrarna beräknat och andra senare än beräknat. Här skulle man kunna tänka sig att föräldrar som får sin häckning försenad skulle starta sin ruggning tidigare under häckningen än andra föräldrar. Detta visade sig vara sant men bara för honor. Hanar, som generellt har ett mycket större överlapp mellan häckning och ruggning, verkade påbörja sin ruggning vid ett visst stadium i häckningen oavsett när på säsongen detta inträffade. Honorerna däremot uppvisade ett större överlapp ju senare på säsongen de häckade. Proportionen ägg som gav upphov till flygga ungar visade sig också vara lägre för försenade kullar. Ett rimligt antagande är då att det större ruggnings-häcknings överlappet från honoras sida i sådana kullar påverkade matningsintensiteten negativt med färre överlevande ungar som följd.

Antaganden som det här ovan måste naturligtvis testas. Detta gjorde Christer genom att själv manipulera överlappet mellan ruggning och häckning genom att rycka bort de två innersta handpennorna på båda vingarna några dagar efter kläckningen. På detta sätt efterliknade Christer en tidig igångsättning av ruggning och kunde följa konsekvenserna av detta. Manipulerade föräldrar var i sämre kondition efter häckningen än omanipulerade kontrollföräldrar. Troligtvis påverkades föräldrarnas förmåga att mata sina ungar eftersom nästan flygga boungar också hade sämre kondition om de matats av "ruggande" föräldrar. Kondition har i tidigare studier visat sig vara viktig för ungaras chans att överleva till nästa häckningssäsong, så också i denna studie. Båda dessa senare studier tyder alltså på att det är kostsamt, i form av färre överlevande ungar, att rugga under häckningsperioden. Denna kostnad sätter troligen också gränserna för hur stort ruggnings-

häckningsöverlappet kan vara även om man råkar häcka på nordliga breddgrader.

Christer avslutar avhandlingen med att ge sig i kast med problematiken runt könsskillnaden i ruggnings-häcknings överlappet. Till exempel uppvisade i genomsnitt 41 % av alla häckande svartvita flugsnappare i Abisko ett ruggnings-häcknings överlapp medan så var fallet för endast 25 % av honorerna. Inte nog med att hanarna börjar rugga tidigare än honorerna, ca 25 % övergav sina honor innan häckningen var slutförd. Även i kullar där hanarna övergav sina matningsbestyr påverkades inte reproduktionsframgången. Detta antyder att honorerna kompenserar för bortfallet av hanarnas matningsinsats och därmed tvingas dra ett tyngre lass i sådana kullar. Det visade sig också att dessa hård-jobbade honor påbörjade sin ruggning senare än honor som hade hjälp av sina hanar, alltså en avvägning mellan häckning och ruggning som i detta fall tippas över mot en större insats under häckningen. Enligt "teorin" ska detta betyda att honorerna tvingas investera mindre i ruggningen med reducerad överlevnad som följd. Detta visar sig också vara fallet. Hanar har generellt den högsta överlevnaden, följt av honor som har hjälp av en oruggande hane, följt av honor som har hjälp av en ruggande hane och värst av allt honor som inte har någon hanlig hjälp alls där ingen av de 23 honorerna i denna grupp överlevde till nästa säsong. Detta visar att en tidig tippning av avvägningen från häckningsinsats mot egen överlevnad och alltså tidig ruggning från det ena könet, i det här fallet hanen, kan få svåra konsekvenser för överlevnaden hos det andra könet. Troligen beror sambandet mellan ruggning och överlevnad på att en låg ruggningsinvestering i tid och energi inte räcker till för att producera högkvalitativa fjädrar.

Christer Hemborg har på ett enkelt och elegant sätt lyckats belysa en viktig del av fåglars livscykel och hur olika avväganden, både egna och andras, påverkar reproduktionsframgång och överlevnad. Det sägs att god forskning, vid sidan av att besvara gamla frågor, ska generera nya frågor. Jag kan bara konstatera att Christer lyckats utomordentligt med båda dessa uppgifter. Det är bara och hoppas att Christer kommer att fortsätta sin forkarbana och då ge sig i kast med fler områden inom detta intressanta ämnesområde. Till exempel varför hanar och inte honor börjar rugga först och varför honor är villiga att arbeta hårdare om de har en hane som mer tänker på sitt eget välbefinnande än familjens framtid.

JAN-ÅKE NILSSON

Ekologiska institutionen, Lunds universitet

Forum

Forum är en ny avdelning i Ornis Svecica som välkomnar inlägg av de mest skilda slag, som inte passar som uppsatser eller korta rapporter av forskningskaraktär. Var inte rädd för att ta upp något ämne som är relevant för den undersökande ornitologin eller ornitologernas förutsättningar för att bedriva sin verksamhet! Debattera gärna också resultat som presenterats tidigare i tidskriftens forskningssektioner. Går du in i en redan pågående debatt så måste ditt inlägg vara konstruktivt, d.v.s. tillföra något nytt och inte bara vara med- eller mothåll i debatten. Gör "Forum" till en intressant, levande och spännande avdelning!

Måste allt vara lätt och gå snabbt?

PÄR SANDBERG

Jag har tagit del av Peter Feuerbachs inlägg i *Ornis Svecica* 8(1998):53 och vill göra en del kommentarer.

Jag är inte biolog, men kanske kan kalla mig amatörforskare inom ornitologi, trots att jag inte är särskilt begestrad i varken tabeller eller statistik. *Ornis Svecica* tar jag med ett visst intresse del av (även om jag inte begriper allt som står där).

Troligen är det många fler än Peter Feuerbach som hamnat "mitt emellan" när det gäller tillhörigheten inom fågelskådandet. Har man intresse utöver samlandet av olika fågelarter/raser på olika ställen vid vissa tider o.s.v., och samtidigt inte attraheras av *Ornis Svecicas* innehåll kan det bli så. För, vem inom SOF är OS till? (för det är ju en SOF-tidning). Troligen är den för svår och "träig" för att locka den redan fascinerade amatören till djupare studier av fåglar på fritiden. (Vad var det för övrigt för fel på gamla VF? Jag tyckte den höll en god klass med fin variation, och ett format som var betydligt mer läsvänligt än nuvarande.)

Är det då allvaret och seriositeten som skrämmer bort fågelskådare till undersökningar på fritiden samt den "tråkiga" redovisningsform som *Ornis Svecica* består av, med avsaknaden av amatörforskningsresultat på svenska?

Ja, kanske det. Men jag vill peka på några andra saker också.

Inom utbildningsväsendet, där jag verkat i ca 20

år, kräver fler och fler att allt man skall lära sig skall vara roligt. Det skall också vara lätt och gå snabbt. Kunskapsinhämtande och träning får inte ta emot, momenten skall vara korta och glättiga och stökas undan snabbt (om det inte gäller klubbidrotten, där övning och återövning accepteras av utövarna för att nå resultat!).

Idag gäller alltså att uppnå hastighet i det man gör, inte begrunda långsamt så att beslut man tar blir vettiga. Tempot i kontakten mellan människor ökar oavbrutet med teknikens hjälp och vi bryter mer och mer och allt oftare mot takten i allt biologiskt liv. Det liv som obönhörligen kräver en viss tid för olika moment. Men det är ju inte speciellt opportunt att exempelvis sitta och bevaka/studera en häckplats för pilgrimsfalk, "där händer ju inget speciellt" – eller att gnetta en inventeringsrunda i Ammarnäs eller i Fågelsångsdalen i Skåne där resultaten skall tolkas och analyseras och sålunda låter vänta på sig. Den tidigare töntighetsstämpeln på fågelskådare tror jag till stor del bottnar i detta, att vi "naturintresserade" stannade upp, tittade på och fascinerades av det "långsamma" biologiska livet, medan vår omgivning skyndade vidare in i den som dom uppfattade, modernare världen.

Det gäller sålunda att vara igång hela tiden, förnya och förflytta sig – och där har fågelskådningen till stor del också hamnat. Fenomenet känns för övrigt igen på flera andra områden i samhället.

Problemet med att rekvirera deltagare till våra ideella fågelföreningar (gäller även fotboll, segling m.m.) tror jag delvis bottnar i samma sak. 1960–70-talens generositet är till stor del borta. Nu gäller det

istället att satsa på sig själv, hålla sig informerad i det snabbinlärande samhället.

Amatörforskning, att i lugn och ro njuta, ta del och lära av djur- och växtlivet passar inte in här. Och varje gång jag läser en ledare i någon av fågeltid-skrifterna så betonas om och om igen behovet av engagerade *föreningar* inom fågelskydd, grundat på kunskap som vi erhållit genom trägna inventeringar, forskning på olika plan m.m. (se senaste *VF*:s ledare 6-7/98). Detta går inte ihop, med tanke på den utveckling/inriktning som det s.k. skådandet har tagit.

Ornis Svecica eller ”det snabba” och rörliga skådandet? Måste det bli det ena eller det andra Peter Feuerbach? Återigen, jag förstår inte vad det var för fel på gamla *VF*.

Jag tror alltså att både fågelskådarens och *Ornis Svecicas* problem bottnar i något mer komplext än bara fåglar.

Pär Sandberg, Bokstigen 14, 432 32 Varberg

Instruktioner till författarna

Instructions to authors

Allmänt gäller att bidrag skall vara avfattade enligt den modell som finns i tidigare häften av tidskriften. Titeln skall vara kort, beskrivande och innehålla ord som kan användas vid indexering och informationssökning. Uppsatser, men ej andra bidrag, skall inledas med en Abstract på engelska om högst 175 ord. Texten bör uppdelas med underrubriker på högst två nivåer. Huvudindelningen bör lämpligen vara inledning, metoder/studieområde, resultat, diskussion, tack och litteratur. Texten får vara på svenska eller engelska och uppsatsen skall avslutas med en fyllig sammanfattning på det andra språket. Tabell- och figurtexter skall förses med översättning till det andra språket. Tabeller, figurer och figurtexter skall finnas på separata blad. Det skall finnas minst 4 cm marginal till vänster om texten som skall vara utskrivnen 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 8, No 3, 1998

Contents – Innehåll

- 65 OTTVALL, R. Kornknarrens *Crex crex* biotopval, revirstorlek och ortstrohet på Öland: en radiosändarstudie
PETTERSSON, J. *Habitat choice, home range size and site fidelity of the Corncrake Crex crex on Öland, Sweden: a radio telemetry study*
- 77 CHERNETSOV, N. Habitat distribution during the post-breeding and post-fledging period in the Reed Warbler *Acrocephalus scirpaceus* and Sedge Warbler *A. schoenobaenus* depends on food abundance
Habitatutnyttjande under efterhäckningstiden hos rörsångare Acrocephalus scirpaceus och sävsångare A. schoenobaenus i relation till förekomsten av bladlöss
- 83 STEMPIEWICZ, L. A dwarf Atlantic Puffin fledging *Fratercula arctica* from Nólsoy, Faeroe Islands
En dvärgartad flygg ungfågel av lunnefågel Fratercula arctica från Nólsoy, Färöarna
- 87 VOGRIN, M. Egg size of the Common Tern *Sterna hirundo* in Slovenia
Äggstorlek hos fisktärna Sterna hirundo i Slovenien
- 91 MEISSNER, W. Fat reserves in Dunlins *Calidris alpina* during autumn migration through Gulf of Gdańsk
Fettreserver hos flyttande kärrsnäppor Calidris alpina vid Gdanskbukten, Polen
- 103 GREEN, M. Spring migration of Barnacle Goose *Branta leucopsis* and Dark-bellied Brent Goose *B. bernicla bernicla* over Sweden
Vårsträcket av vitkindad gås Branta leucopsis och prutgås Branta bernicla bernicla över Sverige

Korta rapporter – Short communications

- 125 ASTELING, R. Polygyny, hybridisation, double-brooding, a case of site fidelity and time of laying of the Chiffchaff
STRANDBERG, A. *Phylloscopus collybita* in southern Sweden
Polygyni, hybridisering, andrakullar, ett fall av ortstrohet och äggläggningstid hos gransångaren Phylloscopus collybita i södra Sverige
- 128 BORG, K. Rovdjursdödade tjädrar och orrar
Capercaillie Tetrao urogallus and Black Grouse Tetrao tetrix killed by predators
- 129 DE JONG, A. Två storspövar lade ägg i samma bo?
SANDSTRÖM, L. *Two Curlews Numenius arquatus laid eggs in the same nest?*
- 131 Nya böcker – *New books*
- 139 Nya doktorsavhandlingar – *New dissertations*
- 143 Forum