



# ORNIS SVECICA

**Vol 7 No 3-4 1997**  
Swedish Ornithological Society



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

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

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

#### **Redaktörer** *Editors*

Staffan Bensch, Dennis Hasselquist, Anders Hedenström, Åke Lindström, Jan-Åke Nilsson, Roland Sandberg, Henrik Smith, 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 bokanmälningar** *Book review editor*  
Anders Hedenström

**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 1997 kostar 330:- (150:- för medlem under 21 år). Avgiften för person boende utanför Sverige är 410:- resp. 230:-. Separat prenumeration på ORNIS SVECICA kostar 260:- (utanför Sverige 340:-).

*ORNIS SVECICA will be distributed free of charge to all full members, who will also receive the journal *Vår Fågelvärld*. Membership for 1997 is 410 SEK (230 SEK for persons younger than 21 years) to addresses abroad and 330 SEK (150 SEK) within Sweden. Separate subscription to ORNIS SVECICA is 340 SEK abroad, 260 SEK within Sweden.*

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

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

#### **Adresser** *Addresses*

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

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

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

## Revirtäthet och artdiversitet bland fåglar häckande i Ångermanländsk skogsmark

BIRGER RISBERG

---

### Abstract

The aim of this study was to estimate density and diversity of breeding birds in ordinary managed forests in the northern Swedish province of Ångermanland. The field work was performed during four breeding seasons within the period of 1989 to 1994. A territorial survey method, with fixed study areas, was used. 41 survey areas with a total area of 623.8 ha were censused representing 0.4 per mille of the woodland in Ångermanland. The mean density was 139 breeding pairs/km<sup>2</sup> (median 124 pairs/km<sup>2</sup>). 53 different bird species were considered breeding in the 41 survey areas. Chaffinch, Willow Warbler and Robin were the most abundant species. These three species accounted

for 36% of the total amount of territories. The lowest density and diversity was found in clear cuts and plant stands (90 pairs/km<sup>2</sup>; 21 different species) while the highest was recorded in middle aged stands (165 pairs/km<sup>2</sup>; 34 species). Game birds and birds of prey were found breeding only in mature and middle aged stands. The abundance of most tits and woodpeckers were highest in mature stands.

*Birger Risberg, Rödstarngen 43, S-881 33 Sollefteå, Sweden.*

---

Received 12 May 1997, Accepted 15 September 1997, Editor: N. Holmgren

### Inledning

Under de senaste två decennierna har systematiskt orienterad ornitologisk inventeringsverksamhet i Ångermanland varit mer omfattande än någonsin tidigare. Under åren 1974–1985 pågick här, liksom i övriga landet, ATLAS-inventering med syfte att kartlägga de häckande arternas geografiska utbredning. 1973 och 1987 genomfördes kustfågelinventeringar i Ångermanland (ÅOF 1974, Grenmyr & Holmqvist 1994). Åren 1983–1985 inventerades fågelfaunan på myrar i landskapet (Dahlén 1985). Smärre riktade inventeringar har även gjorts av storspov och tofsvipa i åkermark (Risberg 1990) och av ugglor i skogsmark (Risberg 1991).

Under hösten 1987 föddes tanken inom Ångermanlands Ornitologiska Förening att försöka förfärdiga en fågelfauna över landskapet. Befintlig kunskap skulle sammanställas och dokumenteras och kompletteras med riktade inventeringar inom områden där kunskaperna ansågs alltför bristfälliga. Huvuddelen (79%; Anonym 1988) av Ångermanland består av skogsmark. Kunskaperna om såväl artdiversitet som revirtäthet i denna miljö var 1987 i högsta grad begränsad. Ganska snart fokuserades

därför inventeringsarbetet mot denna naturtyp. Ambitionen var att inventera Ångermanländsk ”normalskogsmark”, det vill säga utan särskild inriktning mot exempelvis ornitologiskt intressanta områden. Detta gjordes för att generera så allmängiltiga populationsuppskattningar som möjligt. Således valdes inventeringsobjekt utan förutvarande vetenskap om fågelfaunan på detsamma. Resultatet av detta arbete redovisas nedan.

### Studieområde samt metodik

Ångermanland, som omfattar en total landyta om 19.880 km<sup>2</sup>, tillhör norra barrskogsregionen. Huvuddelen (79%) av landytan utgörs av skogsmark. Mascher (1990) beskriver skogslandskapet i området enligt följande: ”Grannen dominerar 39,5% av skogsmarken i länet medan 12,7% täcks av tallskog. Sammanhängande tallskogar finns främst på hällmarker, på terrasser och åsar i älvdalarna samt forna randdeltan och dödisområden som utformades under inlandsisens avsmältning. Barrblandskogar med större eller mindre inslag av lövträd täcker 44,7% av skogsarealen. Rena lövskogar är ovanliga och be-

gränsade till ytvidden. De utgör tillsammans endast 3,1%. Landskapets lövskogsbestånd är koncentrerade till brantberg och raviner, strandbårder vid havet samt stränder av sjöar och vattendrag.”

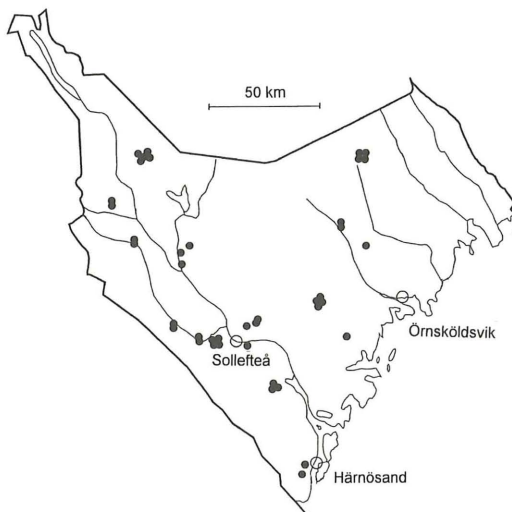
Inventeringsmetodikerna har i huvudsak följt den revirkarteringsmetod med fasta provvytor som förekommer inom Svensk häckfågeltaxering (Svensson 1975). Följande förenklingar har dock gjorts:

- Antalet besök per ruta har reducerats till 2–8. Svensson (1975) rekommenderar minst 10 besökstillfällen i sluten skog och minst 8 i öppen terräng.
- Endast ett fåtal besök har gjorts utanför tidsperioden 15 maj–25 juni.
- Flertalet rutor hade i fält lättidentifierbara yttergränser, typ vägar, kraftledningar, tydliga skogsbeståndsskillnader (till exempel avvikande ålder).
- Ingen nedre storleksgräns sattes för rutorna. (Svensson anger här provvytans minimiareal till ca 10 ha i sluten skog och ca 30 ha i öppen terräng). Ingen ruta mindre än 3,5 ha har dock inventerats.

Orsaken till dessa avvikelser från den gängse revirkarteringsmetoden var främst brist på tid. Det fanns helt enkelt inte personella resurser att genomföra det antal besök per ruta som Svensson (1975) anger som önskvärt eller att i förväg mäta upp rutor utan naturliga yttergränser belägna helt inom större skogsbestånd. Anledningen till att endast få fältbesök gjorts före den 15 maj var dels en medveten styrning till att koncentrera inventeringsarbetet till den tid då huvuddelen av fågelarterna förväntades vara revirhävdande (maj–juni i Ångermanland) samt dels på att snön och vägnätets framkomlighet lokalt försvårar inventeringsarbetet tidigare under året.

För att effektivisera arbetet och möjliggöra efterföljande skattningar av totalpopulationer inom Ångermanland så delades skogsmarken in i fyra olika så kallade huggningsklasser enligt normerna för Svensk riksskogstaxering:

- Klass A+B1: Kalmark+plantskog med medelhöjd under 1,3 m.
- Klass B2+B3: Ungskogar med medelhöjd över 1,3 m och med medelstammar klenare än 10 cm vid 1,3 m höjd.
- Klass C: Medelålders skog. Skogens ålder under övre gräns för ”gallringsbar ålder”.
- Klass D: Äldre skog. Skog som är äldre än medelålders skog.



Figur 1. Karta över Ångermanland med häckfågeltaxeringsytorna markerade (svarta punkter).

*Map of Ångermanland with major towns and the survey areas (black dots) marked.*

Med hjälp av uppgifter från Svensk riksskogstaxering (Anonym 1988), om andelen skogsmark per huggningsklass inom Ångermanlandsdelen av Västernorrlands län, kunde sedan erhållna populations-tätheter extrapoleras till att gälla landskapet som helhet. Härvid har antagits att dessa andelar även är representativa för hela landskapet Ångermanland som också har förgreningar in i Jämtlands och Västerbottens län. Skogstillståndet vad gäller huggningsklassernas fördelning är för övrigt snarlikt mellan dessa tre län enligt samma källa.

Varje enskild inventeringsruta innehöll endast beståndsbildande skog från en huggningsklass. Rutornas areal bestämdes genom mätning med planimeter i skogligt, ortonormerat kartmaterial där beståndsgränser fanns utritade. Arealen mättes i hektar med en decimals noggrannhet. Inventeringarna har undantagslöst genomförts under morgon- och förmiddagstimmarna. Det har varit en strävan att sprida ytorna någorlunda geografiskt jämnt över landskapet. Detta har dock endast lyckats till viss del. Landskapet är stort och till de mest avlägsna delarna var det mer än 15 mil enkel väg för närmast boende ornitolog som deltog i inventeringen.

Inriktningen var också att försöka anpassa antalet ytor och inventerad areal per huggningsklass efter den faktiska fördelningen av huggningsklasser i Ångermanland enligt Svensk riksskogstaxering (Anonym 1988). Trots ovanstående begränsningar vad

Tabell 1. Antalet inventerade häckfågeltaxeringsytor (N) och deras totala storlek (ha) fördelade på huggningsklasser och år.

*Number of surveyed plots (N) and their total area (ha) divided into different cutting classes and years.*

Huggningsklass <i>Cutting class</i>	1989		1990		1993		1994		Alla år <i>All years</i>		Total areal skog (ha) i Ångermanland <i>Total forest area (ha) in Ångermanland</i>
	N	area	N	area	N	area	N	area	N	area	
<b>A+B1</b> kalmarmark+plantskog <i>clear cuts+plant stands</i>	4	88,2	-	-	1	23,5	2	32,1	7	143,8	187.000
<b>B2+B3</b> ungskog>1,3 m <i>young stands&gt;1.3 m</i>	2	30,4	-	-	1	15,5	7	109,4	10	155,3	281.000
<b>C</b> medelålders skog <i>middle aged stands</i>	1	4,6	2	32,2	1	13,3	8	99,1	12	148,2	520.000
<b>D</b> äldre skog <i>older stands</i>	3	35,2	6	88,2	2	35,8	1	17,3	12	176,5	581.000
Samtliga huggnings- klasser <i>All cutting classes</i>	10	158,4	8	119,4	5	88,1	18	257,9	41	623,8	1.570.000

gäller provytornas rumsliga fördelning är det de deltagande inventerarnas uppfattning att provytorna utgör ett representativt urval av Ångermanländsk normalskogsmark. I flertalet fall har valet av provyta gjorts slumpmässigt från respektive markägares skogsindelingsregister utan föregående kännedom om provytans utseende.

## Resultat

Totalt inventerades 41 olika ytor med en sammanlagd areal av 623,8 ha under de fyra åren 1989, 1990, 1993 och 1994. Detta utgör 0,4 promille av Ångermanlands totala skogsmarksareal. Sett till huggningsklasser inventerades 0,8 promille av kalmarker + plantskog, 0,6 promille av ungskogarna och 0,3 promille av såväl medelålders skogar som äldre skogar. Fördelningen mellan år och huggningsklasser framgår av Tabell 1.

Taxeringsytorna var spridda över större delen av landskapet (Figur 1), men ”vita fläckar” fanns framförallt inom den nordvästra delen (Tåsjöområdet), de centrala delarna (Anundsjö/Bredbyn) samt inom den nordöstra delen (Nordmalingsstrakten). Antalet besök per ruta varierade mellan 2 och 8 med ett medeltal av 3,8. Lägst antal besök gjordes i huggningsklass kalmarmark + plantskog (medel = 2,9 besök

per yta). I övriga huggningsklasser gjordes följande medelantal besök per yta: 4,0 i ungskog, 4,2 i medelålders skogar samt 3,7 i äldre skogar.

På kalmarmark och i plantskog under 1,3 m medelhöjd (huggningsklass A + B1) var gulärta, trädpiplärka och buskskvätta de tre vanligaste arterna (Tabell 2). Dessa utgjorde 62% av de registrerade reviren i denna huggningsklass (gulärta 25%, trädpiplärka 19% och buskskvätta 18%). Buskskvätta påträffades för övrigt endast i denna beståndstyp. Revirtätheten för trädpiplärka var tre gånger högre här än i någon annan huggningsklass. Vadare som enkelbeckasin och gluttsnäppa registrerades på några ytor där skogen avverkats i det som dessförinnan varit sumpskog. Totalt påträffades 21 arter i denna miljö. Täthetsvariationen var stor mellan olika provytor (standardavvikelse 59,8 revir/km<sup>2</sup>). Lägsta registrerade täthet var 32,6 revir/km<sup>2</sup>. Denna yta låg på ett nyavverkat men oplanterat hygge som saknade kvarlämnade träd eller trädgrupper. Högsta registrerade täthet var 230,0 revir/km<sup>2</sup>. Detta objekt var också nyavverkat men där hade flera trädgrupper och enstaka träd lämnats vid avverkningen. I medeltal registrerades 90,4 revir/km<sup>2</sup>. Medianvärdet var 97,0 revir/km<sup>2</sup>.

I ungskog (huggningsklass B2 + B3) var lövsångare, bofink och rödhake de tre vanligaste arterna

vilka tillsammans svarade för 48% av antalet revir här (lövsångare 28%, bofink 12% och rödhake 9%). Lövsångaren uppvisade högre medelrevirtäthet i ungskogar än i någon annan beståndstyp. Totalt påträffades 27 arter i denna miljö. Standardavvikelsen vad gäller revirtäthet mellan provytor var 46,4 revir/km<sup>2</sup>. I medeltal registrerades 112,0 revir/km<sup>2</sup>. Medianvärdet var 112,4 revir/km<sup>2</sup>, minimivärdet 72,7 revir/km<sup>2</sup> och maximivärdet 228,6 revir/km<sup>2</sup>.

Även i de medelålders skogarna (huggningsklass C) var bofink, lövsångare och rödhake de mest frekventa, dock i annan inbördes ordning. Tillsammans svarade de för 43% av registrerade revir i huggningsklassen (bofink 18%, lövsångare 15% och rödhake 10%). Här noterades totalt 34 arter. Standardavvikelsen mellan provytor var 65,4 revir/km<sup>2</sup>. I medeltal noterades 165,3 revir/km<sup>2</sup>. Medianvärdet var 160,2 revir/km<sup>2</sup>, minimivärdet 99,6 revir/km<sup>2</sup> och maximivärdet 311,5 revir/km<sup>2</sup>.

De äldre skogarna (huggningsklass D) dominerades av bofink, rödhake och kungsfågel (39% av registrerade revir med bofink 20%, rödhake 10% och kungsfågel 9%). Här noterades 29 arter. Standardavvikelsen mellan provytor var 55,9 revir/km<sup>2</sup>. I medeltal registrerades 143,9 revir/km<sup>2</sup>. Medianvärdet var 118,9 revir/km<sup>2</sup>, minimivärdet 97,7 revir/km<sup>2</sup> och maximivärdet 272,1 revir/km<sup>2</sup>. Hönsfåglar och rovfåglar registrerades endast i äldre och medelålders skog. Den största tätheten av flertalet mesar och hackspettar återfanns i de äldre skogsbestånden.

Vägt mot den areella fördelningen av olika huggningsklasser i Ångermanland så var bofink, lövsångare och rödhake de tre vanligaste arterna i nu nämnd ordning. Dessa tre svarade för 38% av samtliga revir (bofink 17%, lövsångare 12% och rödhake 9%). De tio mest frekventa arterna svarade för 67% av revirantalet. Genomsnittlig revirtäthet var 138,9 revir/km<sup>2</sup> (median = 124,4 revir/km<sup>2</sup>) vilket extrapolerat till Ångermanlands skogsmark ger ca 2,2 miljoner revir. Totalt noterades 53 arter. Av de 53 arterna antecknades huvuddelen (33 arter) med färre än 10 revir totalt inom samtliga inventerade ytor. Av dessa noterades tio arter för blott ett revir. Endast lövsångare (106 revir) och bofink (121 revir) registrerades med över 100 revir.

## Diskussion

En medeltäthet på 139 par/km<sup>2</sup> kan tyckas låg i jämförelse med bl.a. Svensk häckfågeltaxering där huvuddelen av ytorna höll tätheter mellan 250 och 500 par/km<sup>2</sup> (Svensson 1974). Majoriteten av ytorna

Tabell 2. Revirtäthet i inventerade provytor samt uppskattat antal par i all Ångermanländsk skogsmark 1989–1994.

Art	Species
Duvhök	<i>Accipiter gentilis</i>
Sparvhök	<i>A. nisus</i>
Järpe	<i>Bonasa bonasia</i>
Tjäder	<i>Tetrao urogallus</i>
Enkelbeckasin	<i>Gallinago gallinago</i>
Morkulla	<i>Scolopax rusticola</i>
Skogssnäppa	<i>Tringa ochropus</i>
Gluttsnäppa	<i>T. nebularia</i>
Ringduva	<i>Columba palumbus</i>
Tornseglare	<i>Apus apus</i>
Göktyta	<i>Jynx torquilla</i>
Spillkråka	<i>Dryocopus martius</i>
Större hackspett	<i>Dendrocopos major</i>
Tretåig hackspett	<i>Picooides tridactylus</i>
Trädpiplärka	<i>Anthus trivialis</i>
Ängspiplärka	<i>A. pratensis</i>
Gärdsmyg	<i>Troglodytes troglodytes</i>
Gulärla	<i>Motacilla flava</i>
Sädesärla	<i>M. alba</i>
Järnsparv	<i>Prunella modularis</i>
Rödhake	<i>Erithacus rubecula</i>
Rödstjärt	<i>Phoenicurus phoenicurus</i>
Buskskvätta	<i>Saxicola rubetra</i>
Stenskvätta	<i>Oenanthe oenanthe</i>
Koltrast	<i>Turdus merula</i>
Björktrast	<i>T. pilaris</i>
Taltrast	<i>T. philomelos</i>
Rödvingetrast	<i>T. iliacus</i>
Dubbeltrast	<i>T. viscovirus</i>
Ärtsångare	<i>Sylvia curruca</i>

*Territorial density in censused plots and estimated number of pairs in all woodlands of Ångermanland in 1989–1994.*

Par/km <sup>2</sup> Pairs/km <sup>2</sup> Huggningsklass Cutting class							Antal revir No. of territories	
A+B1	B2+B3	C	D	Alla All	i alla ytor in all areas	i hela Ångermanland # in all Ångermanland#		
-	-	-	0,6	0,2	1	(3 000)		
-	-	-	0,6	0,2	1	(3 000)		
-	-	2,7	2,3	1,7	8	(27 000)		
-	-	0,7	-	0,2	1	(3 000)		
2,1	-	-	-	0,2	3	(4 000)		
-	-	0,7	-	0,2	1	(3 000)		
0,7	-	0,7	2,3	1,1	6	(18 000)		
0,7	-	-	-	0,1	1	(1 000)		
-	-	2,0	1,7	1,3	6	(20 000)		
-	-	1,3	-	0,4	2	(7 000)		
-	-	0,7	-	0,2	1	(3 000)		
-	0,6	-	-	0,1	1	(2 000)		
1,4	-	2,0	2,3	1,7	9	(26 000)		
-	-	-	1,1	0,4	2	(7 000)		
17,4	3,2	6,1	5,1	6,5	48	100 000		
1,4	1,3	-	-	0,4	4	(6 000)		
-	-	2,0	-	0,7	3	(11 000)		
22,9	5,2	-	-	3,7	41	57 000		
7,6	1,9	-	-	1,3	14	20 000		
-	6,4	4,7	2,8	3,8	22	59 000		
-	9,7	16,2	14,7	12,6	65	200 000		
0,7	0,6	2,0	3,4	2,1	11	33 000		
16,0	-	-	-	1,9	23	30 000		
0,7	-	-	-	0,1	1	(1 000)		
-	-	1,3	-	0,4	2	(7 000)		
-	1,9	1,3	1,7	1,4	8	(22 000)		
0,7	4,5	4,7	5,1	4,3	24	68 000		
0,7	7,1	8,1	4,0	5,5	31	86 000		
-	-	0,7	-	0,2	1	(3 000)		
-	3,9	-	-	0,7	6	(11 000)		

*fortsättning tabell nästa sida*

fortsättning från föregående sida

Art	Species	Par/km <sup>2</sup> Pairs/km <sup>2</sup> Huggningsklass Cutting class		
		A+B1	B2+B3	C
Trädgårdssångare	<i>S. borin</i>	-	3,9	2,0
Grönsångare	<i>Phylloscopus sibilatrix</i>	-	-	1,3
Gransångare	<i>Ph. collybita</i>	-	1,3	4,7
Lövsångare	<i>Ph. trochilus</i>	7,0	30,9	25,0
Kungsfågel	<i>Regulus regulus</i>	-	-	13,5
Grå flugsnappare	<i>Muscicapa striata</i>	-	1,3	4,0
Svartvid flugsnappare	<i>Ficedula hypoleuca</i>	0,7	0,6	2,7
Talltita	<i>Parus montanus</i>	-	2,6	4,0
Tofsmes	<i>P. cristatus</i>	-	-	-
Svartmes	<i>P. ater</i>	-	-	0,7
Talgoxe	<i>P. major</i>	0,7	-	3,4
Trädkräpare	<i>Certhia familiaris</i>	-	-	-
Törnskata	<i>Lanius collurio</i>	0,7	0,6	-
Bofink	<i>Fringilla coelebs</i>	4,9	12,9	29,7
Bergfink	<i>F. montifringilla</i>	-	3,2	2,0
Grönfink	<i>Carduelis chloris</i>	-	0,6	-
Grönsiska	<i>C. spinus</i>	-	0,6	9,4
Gråsiska	<i>C. flammea</i>	-	0,6	0,7
Rosenfink	<i>Carpodacus erythrinus</i>	0,7	3,2	-
Domherre	<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	-	1,3	2,7
Gulspurv	<i>Emberiza citrinella</i>	0,7	1,9	-
Ortolanspa.	<i>E. hortulana</i>	2,1	-	-
Videsparv	<i>E. rustica</i>	-	-	1,3
Totalt, samtliga arter		90,4	112,0	165,3
<i>Total, all species</i>				

\* Huggningsklass A+B1=kalmark+plantskog, B2+B3=ungskog, C=medelålders gallringsbar skog och D=äldre skog.  
Cutting class A+B1 = clear cuts + plant stands, B2+B3 = young stands, C = middle aged stands and D = mature stands.

# Totalt antal revir inom landskapet Ångermanlands skogsmark extrapolerat från medeltätheter i denna studie.  
Arter inom parentes ( ) noterades med färre än tio revir totalt inom samtliga provytor i studien.

*Total number of territories in all forest land of the province of Ångermanland extrapolated from mean densities in this study. Species within brackets ( ) was found in less than ten territories totally in all survey areas of this study.*



D	Alla <i>All</i>	Antal revir <i>No. no. of territories</i>	
		i alla ytor <i>in all areas</i>	i hela Ångermanland # <i>in all Ångermanland#</i>
-	1,4	9	(21 000)
-	0,4	2	(7 000)
5,1	3,7	18	58 000
6,2	16,9	106	270 000
12,5	9,1	42	140 000
5,1	3,5	17	54 000
5,1	3,0	15	47 000
5,7	3,9	20	61 000
2,8	1,0	5	(16 000)
2,8	1,3	6	(20 000)
2,3	2,0	10	32 000
1,7	0,6	3	(10 000)
-	0,2	2	(3 000)
28,3	23,2	121	360 000
4,5	2,9	16	46 000
-	0,1	1	(2 000)
9,1	6,6	31	100 000
0,6	0,5	3	(9 000)
-	0,7	6	(10 000)
4,5	2,8	14	44 000
-	0,4	4	(7 000)
-	0,2	3	(4 000)
-	0,4	2	(7 000)
143,9	138,9	803	2 180 000

i Svensk häckfågeltaxering var dock förlagda till Göta- och Svealand och där med en dragning mot särskilt fågelrika biotoper. Sådana fågelrika miljöer är t.ex. skogsdungar i åkerlandskapet där revirtätheter på 4140 revir/km<sup>2</sup> registrerats (Sjöberg 1994). De ytor som ingår i föreliggande studie har däremot ingen dylik styrning. Tvärtom var målsättningen att ytorna skulle vara så representativa som möjligt för Ångermanländsk skogsmark. Därför ingick även ytor med för- eller hyggesrensade kalavverknings utan nämnvärd naturhänsyn, nyröjda ungskogar av tall, underväxtröjda och nygallrade medelålders barrblandbestånd och underväxtröjda äldre skogar. Med i studien fanns dock också hyggen med god naturhänsyn med väl tilltagna kvarlämnade trädriddår och trädgrupper, lövrika och oröjda ungskogar samt flerskiktade medelålders och äldre skogar.

Artdiversiteten visar en tendens till att öka med stigande ålder på skogen. Detta visas bland annat av att de tre vanligaste arternas andel av den totala revirtätheten i respektive huggningsklass minskar med ökande ålder på skogen. Dock uppvisar de medelålders skogarna (huggningsklass C) det största antalet registrerade arter. En förklaring till detta kan vara att de medelålders skogarna ofta hade fler beståndsskikt än de äldre. De äldre skogarna hade i regel gallrats och i flera fall även underväxtröjts. Således dominerades ofta dessa skogar av ett beståndsskikt bestående av 15–25 m höga träd. Vissa av de medelålders skogarna hade också gallrats och underväxtröjts men det var trots allt vanligare att dessa skogar hade en större andel träd och buskar i höjder understigande 15 m. En del av dem var helt ogallrade och underväxtröjda.

Resultaten i föreliggande studie visar bättre överensstämmelse med andra studier av norrländsk skogsmark. Således fann exempelvis Ericson (1980) tätheter varierande mellan 76–151 par/km<sup>2</sup> i en studie av sex olika skogsmiljöer i Reivoområdet norr om Arvidsjaur. I studien ingick bl a hyggen, ungskogar och äldre barrskogar. I fem av sex miljöer registrerades 76–87 par/km<sup>2</sup>. Endast i barrnaturskog noterades en avsevärt högre revirtäthet – 151 par/km<sup>2</sup>.

För de tio vanligaste arterna registrerades i de flesta fall klart lägre tätheter jämfört med andra svenska populationsuppskattningar. Detta förhållande är inte förvånande mot bakgrund av att huvuddelen av andra studier bedrivits i Göta- och Svealand. Kunskapen om revirtätheter i Norrländsk normalskogsmark har följdaktligen varit mycket begränsad med ett minimalt underlag från faktiska undersökningar. Baserat på dittillsvarande populationsstudier räknade exempelvis Ulfstrand & Hög-

stedt (1976) med följande medeltätheter per km<sup>2</sup> för bl.a. motsvarande geografiska område som det som omfattas av föreliggande studie: bofink 40, lövsångare <50, rödhake 30, kungsfågel 15, grönsiska 5, trärdiplärka 10, rödvingetrast 3, taltrast 15, talltita 8 samt järnsparv 8. I Uppland har följande tätheter uppskattats för de ovan nämnda arterna: bofink 120 par/km<sup>2</sup> i granskog och 50 par/km<sup>2</sup> i tallskog, lövsångare < 30 par/km<sup>2</sup> i barrblandskog, rödhake 60 par/km<sup>2</sup> i löv-, löv/barr- och granskogar samt 30 par/km<sup>2</sup> i barrblandskogar, kungsfågel 60 par/km<sup>2</sup> i granskog och 25 par/km<sup>2</sup> i barrbland- och lövblandad granskog, grönsiska 6 par/km<sup>2</sup>, trärdiplärka drygt 20 par/km<sup>2</sup>, rödvingetrast 2 par/km<sup>2</sup> i barrskog och 15 par/km<sup>2</sup> i löv- och lövblandad barrskog, taltrast 13 par/km<sup>2</sup>, talltita 6 par/km<sup>2</sup> samt järnsparv 15 par/km<sup>2</sup> i gran-, barrbland- och blandskog (Fredriksson & Tjernberg 1996). Norr om Arvidsjaur i Pite lappmark noterades Ericsson (1980) följande tätheter för de fem vanligaste arterna på ett kalhygge: gulärta 44,1 par/km<sup>2</sup>, ängsdiplärka 14,2 par/km<sup>2</sup>, buskskvätta 6,6 par/km<sup>2</sup>, rödvingetrast 2,6 par/km<sup>2</sup> och gråsiska 2,0 par/km<sup>2</sup>.

För mindre vanliga arter i den Ångermanländska skogsmarken är det mer tillfälligheter om de påträffas eller ej av ett så pass glest provytenät som det i denna studie. Exempelvis noterades ett par duvhök i en av ytorna i den äldre skogen. Uppräknat till att representera landskapet Ångermanland genererar detta enda duvhökpar 3300 par duvhökar. Sådana extrapoleringar leder lätt till orimligheter. Detta skulle motsvara halva svenska totalpopulationen (SOF 1990). Stor försiktighet bör därför användas vid tolkningen av populationsuppgifterna för mindre allmänt förekommande arter. Likaväl som att ett revir av duvhök påträffades i en av ytorna kunde ett par av fjällvråk, ormvråk eller gråspett ha "träffats av" en provyta och på motsvarande sätt blivit uppräknat. Hela 62% av artantalet påträffades med färre än 10 revir totalt sett. Dessa 62% av de påträffade arterna svarar dock bara för 14% av det totala antalet revir. Populationsuppskattningar av dessa arter har satts inom parentes i Tabell 2 då de bedöms som mer osäkra än andra och i flera fall torde ha orsakats av rena tillfälligheter.

En central fråga vid bedömningen av resultaten är inventeringseffektiviteten. Inte minst med tanke på de förenklingar jämfört med metodiken i Svensk häckfågeltaxering, som vi av tidsbrist tvangs göra. Färre besök per inventeringsyta medför större risk för att revir förblir oupptäckta. Denna effekt borde dock vara mindre i norra Sverige än i södra eftersom häckningssäsongen i norr är mer koncentrerad i

tiden. Vissa artgrupper, med tidigt häckande arter som mesar, trastar och korsnäbbar torde vara underrepresenterade i resultaten eftersom få besök gjordes före den 15 maj. Att vi i huvudsak valde naturliga avgränsningar av ytorna kan misstänkas ge en dragning åt förhöjda tätheter tack vare kanteffekter. Denna påverkan tros dock vara liten. Detta beroende på att de flesta naturliga gränser var av typen skogsbilväg, annat skogsbestånd, rågång mot annan markägare och dylikt. Inte i något fall gränsade någon yta mot jordbruksmark, där kanteffekten kan förväntas vara större. Att provytorna i de flesta fall är mindre än vad Svensson rekommenderar bedöms inte ha påverkat resultaten i någon nämnvärd omfattning eftersom alla ytor låg i skogsmark. Vi ansåg det dessutom viktigare att ytorna endast bestod av en beståndsbildande huggningsklass. Att då tillämpa rekommendationerna i Svensk häckfågeltaxering blir ytterst svårt i och med att få skogsbestånd, trots Norrlandsförhållanden, är av den storleken Svensson rekommenderar. Därtill kommer att skogsbestånd, enligt dagens skogsindelingsrutiner där de biologiska produktionsförutsättningarna ges stor vikt, ytterst sällan är större än 30 ha. Med tanke på studiens huvudsyfte ansåg vi det därför viktigare att anpassa storleken på inventeringsrutorna till dagens skogsbruk än till riktlinjerna för Svensk häckfågeltaxering.

En viss risk föreligger också för att någon provyta förts till fel huggningsklass. Gränsdragningen i fält mellan de olika huggningsklasserna kalmark + yngre ungskog (A+B1), äldre ungskog (B2+B3) samt medelålders skog (C) är för det mesta lätt att göra då definitionerna är distinkta och tydliga. Däremot är gränsdragningen mellan medelålders skog (C) och äldre skog (D) svårare. Vi har i vår studie inte åldersbestämt skogsbestånden, utan har litat till de skogliga uppgifter som respektive markägare angivit från sina indelingsregister. I enstaka fall har provytor klassats om i fält vad beträffar huggningsklass då markägarens uppgifter varit uppenbart felaktiga.

Sammanfattningsvis bedöms de förenklingar vi gjort vid häckfågeltaxeringen i Ångermanland ha inneburit en viss underskattning av revirtätheten. Framst orsakat av det begränsade antalet fältbesök, avsaknaden av fältbesök under vissa artgruppers mest intensiva revirhävdningstid samt att revirkarteringsmetoden inte lämpar sig för vissa arter i skogslandskapet.

Syftet med föreliggande studie var att undersöka revirtätheten för de mest frekventa arterna inom Ångermanländsk normalskogsmark. Under inven-

teringens gång gjordes dock vissa intressanta observationer vad beträffar skogliga åtgärders effekt på fågelfaunan. Dessa observationer är av subjektiv karaktär och saknar mätbara resultat. Några observationer som gjorts kan trots allt vara värda att nämnas då frågan är av stort intresse för såväl fågelskyddet som skogsbruket samtidigt som det råder stor brist på vetenskapliga studier inom området. Således tyckte vi oss konstatera att även begränsad form av naturhänsyn vid skogsskötselåtgärder, såsom t.ex. att kvarlämna enstaka träd eller trädgrupper vid slutavverkning eller att låta fuktiga och lövrikare partier i ungskogar förbli oröjda gav såväl större artrikedom som större revirtäthet. En grupp kvarlämnade äldre träd på ett hygge kunde innebära att större hackspett, rödstjört och svartvit flugsnappare förekom. Oröjda, lövrika fuktstråk i bardominerade ungskogar, kunde hysa exempelvis trädgårdssångare och årtsångare. Arter som normalt saknades i välröjda tall- eller granungskogar. Om underväxten kvarlämnats inom delar av ett gallrat medelålders eller äldre skogsbestånd så var lövsångare och rödvingetrast talrikare.

### Erkännanden

Ekonomiska bidrag för genomförande av studien har erhållits från Alvens fond samt från Graninge Skog & Trä AB. Skogsindelningssuppgifter har välvilligt ställts till förfogande av bl a Graninge Skog & Trä AB, MoDo Skog AB och Skogsvårdsstyrelsen i Y-län. Följande personer har på ett förtjänstfullt sätt bidragit vid inventeringsarbetet: Tomas Birkö, Lars Bengtsson, Leif Johansson, Urban Grenmyr, Håkan Lindblom, Kurt Holmqvist, Bengt Sundberg, Börje Nilsson, Torbjörn Johansson samt artikelförfattaren.

### Referenser

- Anonym. 1988. *Aktuella uppgifter om de svenska skogarna från riksskogstaxeringen*. Sveriges Lantbruksuniversitet. Inst. för skogstaxering. Umeå.
- Dahlén, B. 1985. Fågelmynrar i nordvästra Ångermanland. *Gråspetten* 5:68–76.
- Ericson, L. 1980. *En kvantitativ undersökning av häckfågelfaunan i några biotoper/successionsstadier i den boreala barrskogen*. Exemensarbete vid Skoghögskolan, Sveriges Lantbruksuniversitet. Umeå.
- Fredriksson, R. & Tjernberg, M. (eds) 1996. *Upplands fåglar – fåglar, människor och landskap genom 300 år*. Fåglar i Uppland. Suppl 2. Uppsala.
- Grenmyr, U. & Holmqvist, K. 1994. Kustfågelinventering i Ångermanland 1987. *Gråspetten* 14:4–46.

- Mascher, J. 1990. *Ångermanlands flora*. SBT-redaktionen. Lund.
- Risberg, B. 1990. Hur många fåglar häckar i Ångermanland? *Gråspetten* 10:52–60.
- Risberg, B. 1991. Ångermanlands häckfåglar – ugglor. *Gråspetten* 11:39–41.
- Sjöberg, L. 1994. Häckfågelinventering i en åkerholme åren 1989–1993. *Skogsstyrelsen rapport 8/1994*. Jönköping.
- SOF. 1990. *Sveriges fåglar*. 2:a uppl. Stockholm.
- Svensson, S. 1974. *Redogörelse för svenska häckfågeltaxeringen 1973*. Informationsblad nr 4, juni 1974.
- Svensson, S. 1975. *Handledning för svenska häckfågeltaxeringen med beskrivning av revirkarteringsmetoden och punkttaxeringsmetoden*. Zoologiska inst. Lunds Univ. Lund.
- Ulfstrand, S. & Högstedt, G. 1976. Hur många fåglar häckar i Sverige? *Anser* 15: 1–32

### Summary

#### *Density and diversity of breeding birds in forests in the province of Ångermanland*

The aim of this study was to estimate the density and diversity of breeding bird populations in ordinary forests in the province of Ångermanland in northern Sweden (62° 29'–64° 32' N). Since the main part of the wooded area in the region has been influenced by forestry for more than one century, less than 0.5% is old growth forests. It was therefore natural to direct the efforts towards woodlands affected of forestry. No old growth forests is thus included in this study.

The field work was done during the four breeding seasons of 1989, 1990, 1993 and 1994. A territorial survey method, with fixed study areas, was used. The method is a modified version of the one used for national bird population monitoring in Sweden (Svensson 1975). Due to shortage of personnel, the number of visits in each survey area was limited to 2–8 (mean 3,8) whereas Svensson recommends at least 8–10 visits/area. Furthermore, the visits were concentrated in time mainly to the period 15 May to 25 June. This coincides with the main territorial display period for most breeding woodland birds in the region. Natural boundaries in the terrain were used as boundaries for the survey areas when possible. No downward limitation in the size of survey areas was used. The smallest survey area was 3,5 ha. (Svensson recommends at least 10 ha in grown forests and at least 30 ha in open country).

The woodland was stratified into the four cutting-classes of the Swedish National Forest Survey: clear cuts and plant stands with mean height less than 1.3 m, young stands (height > 1.3 m and < 10 cm in diameter in breast height), middle aged stands (> 10 cm in diameter in breast height but younger than

upper limits for commercial thinning operations) and mature (older) stands (Anonym 1988). Every study area consisted of only one dominating cutting class and was censused for only one breeding season.

In all, 41 survey areas with a total area of 623.8 ha were censused. The mean density was 139 breeding pairs/km<sup>2</sup>. Extrapolated to the whole forest area in the province of Ångermanland, this indicates a total population of 2.2 million breeding pairs. 53 different bird species were considered breeding in the 41 survey areas. 33 (62%) of these species were registered with less than 10 territories. The more abundant 20 species (38%) accounted for 86% of the total number of territories. Taking the actual proportions of different cutting classes into consideration, Chaffinch, Willow Warbler and Robin were the most abundant species. These three species accounted for 36% of the total amount of territories (Chaffinch 17%, Willow Warbler 12% and Robin 9%). With respect to abundance these species were followed by Goldcrest, Siskin, Tree Pipit, Redwing, Song Thrush, Willow Tit and Dunnock.

In clear cuts and plant stands a total of 21 species were recorded. The most common species were Yellow Wagtail, Tree Pipit and Whinchat. These three species amounted to 62% of the recorded territories in this cutting class (Yellow Wagtail 25%, Tree Pipit 19% and Whinchat 18%). The mean density was 90.4 pairs/km<sup>2</sup> (median = 97.0 pairs/km<sup>2</sup>) although the variation was big between different areas (min. = 32.6 pairs/km<sup>2</sup> and max. = 230 pairs/km<sup>2</sup>).

In young stands, 27 species were registered as breeding. Willow Warbler, Chaffinch and Robin were most frequent and accounted for 48% of the total amount of territories (Willow Warbler 28%,

Chaffinch 12% and Robin 9%). The mean density was 112.0 pairs/km<sup>2</sup> (median = 112.4 pairs/km<sup>2</sup>, min. = 72.7 pairs/km<sup>2</sup> and max. = 228.6 pairs/km<sup>2</sup>).

In middle aged stands 34 species were recorded breeding. Chaffinch, Willow Warbler and Robin were most common and accounted for 43% of the territories (Chaffinch 18%, Willow Warbler 15% and Robin 10%). The mean density was 164.6 pairs/km<sup>2</sup> (median = 160.2 pairs/km<sup>2</sup>, min. = 99.6 pairs/km<sup>2</sup> and max. = 311.5 pairs/km<sup>2</sup>).

The survey areas in mature stands held totally 29 breeding bird species. Chaffinch, Robin and Goldcrest were most abundant (39% of the territories with chaffinch 20%, Robin 10% and Goldcrest 9%). The mean density was 143.9 pairs/km<sup>2</sup> (median = 118.9 pairs/km<sup>2</sup>, min. = 97.7 pairs/km<sup>2</sup> and max. = 272.1 pairs/km<sup>2</sup>). Game birds and birds of prey were found breeding only in mature and middle aged stands. The abundance of most tits and woodpeckers were highest in mature stands.

The recorded density is low in comparison to similar studies in southern Sweden (Svensson 1974, Ulfstrand & Högstedt 1976, Fredriksson & Tjernberg 1996) but shows better accordance to earlier studies in northern Sweden (Ericsson 1980). The breeding bird density in this study is considered to be somewhat underestimated due to the methodological simplifications mentioned above. This applies particularly to species among thrushes, tits, woodpeckers and crossbills as their main territorial display period, when they are easier to detect, occurs earlier in spring. 33 out of 53 species were recorded with less than ten territories totally. Ten species were recorded with only one single pair. The total population figures of these less abundant species must be dealt with with a big portion of caution as they reflect a great deal of accidental effects.

## The egg size variation of the Treecreeper *Certhia familiaris* in south-western Sweden

ANDERS ENEMAR

---

### Abstract

---

Egg measurements were in 1994–1996 collected on a Treecreeper population nesting in artificial nest sites erected in deciduous forests in south-western Sweden. The mean egg volume was  $1.21 \pm 0.091$  (SD)  $\text{cm}^3$  ( $n=533$ ) and the mean weight was  $1.26 \pm 0.100$  g ( $n=133$ ). The mean volume decreased as the clutch size increased from  $1.26 \pm 0.091$   $\text{cm}^3$  (4-egg clutch) to  $1.16 \pm 0.079$   $\text{cm}^3$  (7-egg clutch). Within clutches, the volume showed on average an 8% increase from first to last laid egg, and the size and laying order coincided for about 50% of the eggs on each separate day in the laying sequence. The egg sizes of neighbouring clutches with laying start on the same day tended to vary in parallel from first to last egg, indicating

a constraining influence of environmental origin on egg formation. The size of an egg was positively correlated with the ambient temperature of the first two or three days before laying. This relation was less clear during periods of falling temperature, probably because the temperature influence was counteracted by the tendency of the female to successively increase egg investments in the laying sequence. The consequences and adaptive value of this trait are discussed.

*Anders Enemar, Department of Zoology, University of Göteborg, Medicinaregatan 18, S-413 90 Göteborg, Sweden.*

---

Received 26 May 1997, Accepted 8 August 1997, Editor: Jan-Åke Nilsson

### Introduction

The problems related to egg-size variation have been observed since long (Lack 1968) and its functional significance is still only partly understood, especially in passerine birds. Both proximate (Slagsvold et al. 1984) and ultimate (Järvinen & Ylimaunu 1986) factors have been used to explain the size variations. Many findings, such as the positive relationship between egg size and offspring fitness within clutches, are still controversial (Williams 1994). This applies also to the observation that the egg size sometimes increases towards the end of laying, as well as to the interpretation that the larger last-layed eggs reduce the competition between the siblings when hatching is asynchronous (references, see below). Of course there are many factors causing egg size variation (cf. e.g. Nilsson & Svensson 1993a), one of which is the often mentioned constraints of environmental origin (e.g. temperature, food availability) (e.g. Slagsvold & Lifjeld 1989, Järvinen 1991). However, feeding experiments have so far given varying information regarding the importance of food availability for the size of the eggs (Arcese

& Smith 1988, Carlson 1989, Arnold 1992, Magrath 1992a, Nilsson & Svensson 1993a, Föger & Pegoraro 1996). No doubt, more research is needed before we can establish to what extent known proximate and ultimate factors govern the egg formation process. The egg size variation still remains a rich area for investigation (Perrins 1996).

The aim of this study was to establish the size and size variation of the eggs in a Treecreeper *Certhia familiaris* population, with special regard to (1) the possible occurrence of general trends in the intra-clutch variation patterns and (2) the relation between the ambient temperature and egg sizes.

### Study area and methods

The field work was carried out in the deciduous woods of the Gunnebo recreation grounds near Göteborg, in the south-western part of Sweden ( $57^{\circ}39'N$ ;  $12^{\circ}4'E$ ). The qualities of the study area have been described by Enemar (1992). The investigated population breeds in artificial nest pockets. The occupied pockets were in 1994–1996 inspected

daily during the laying period to mark the eggs according to their laying order. The clutches were transilluminated and photographed the day after the appearance of the last egg (Enemar & Arheimer 1989, cf. also Mänd et al. 1986). The measurements were taken on slightly enlarged prints of the eggs to the nearest 0.05 mm using a sliding caliper. The volumes were calculated according to Hoyt (1979) and scaled down to their actual values. The correction factor was derived from 23 eggs which were measured before photographing.

The eggs laid in 1996 were also weighed with a 5-g Pesola balance, sheltered from the wind in a transparent acrylic cylinder. The egg weights were estimated with a precision of about 0.01 g within the marked 0.05-g intervals. The readings were made with the aid of a magnifying glass and adjusted in relation to the sometimes wide variations in the ambient temperature. Special tests revealed that the balance showed an average weight decrease of 0.03 g at about +3°C compared to at about +18°C. The weight of the egg-holder (tare), always read before the introduction of the egg, indicated the magnitude of the necessary adjustment.

The daily mean temperatures of the breeding season were obtained from the meteorological station at Säve airport, about 15 km to the north of the study area (SMHI 1994–1996). These values were in 1996 compared with the temperature means in the study area, calculated from day-time measurements made from 07h a.m. to 07h p.m. The two temperature means were closely correlated ( $r=0.98$ ,  $n=62$ ,  $p<<0.001$ ).

The statistical tests used are Student's t-test and Pearson correlation following Bonnier & Tedin (1940).

## Results

The shape of the Treecreeper eggs may show some observable deviations from the normal oval appearance (cf. Harrison 1975). Most conspicuous are those approaching an elliptical shape with nearby equally-rounded ends. No less than 31 such eggs were identified, distributed in 24 of 95 examined clutches. The laying order was known for 21 of these eggs and 11 of them were the first-layed ones in the clutch (Figure 1). The volume of these eggs will be somewhat underestimated when Hoyt's formula is used and will, therefore, bias the pattern of the intra-clutch egg size variation. On the contrary, the calculated volumes of the eggs with the narrow ends more pointed than normal (pyriform eggs, Figure 1) will

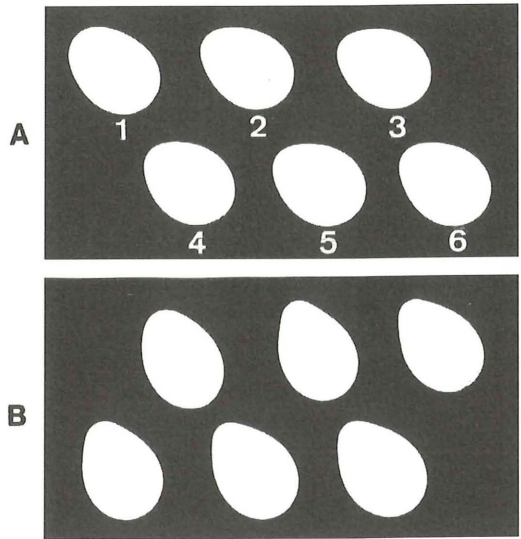


Figure 1. Photographs of two transilluminated clutches, showing the profiles of the eggs. Numbers indicate laying order. A. Clutch with first-layed egg with the pointed end broad and rounded compared to the other ones of normal appearance. B. Clutch with most eggs showing a narrow end more pointed (pyriform) than normal.

*Foto av genomlysta kullar som visar äggens profil. Siffrorna anger värföljden. A. Kull med det först lagda ägget tydligt trubbigt jämfört med de övriga normala äggen. B. Kull med ägg spetsigare än normalt, med antydning till päronform.*

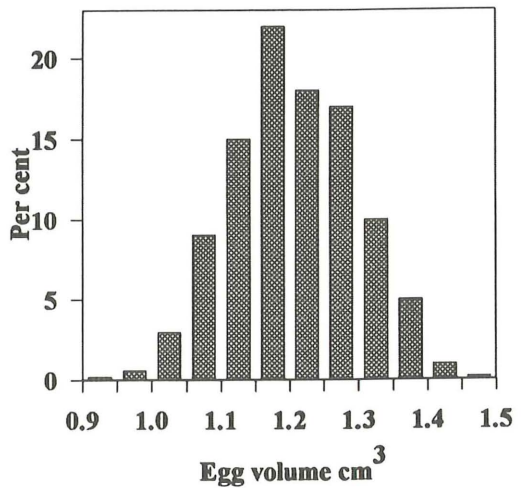


Figure 2. Percentage distribution of 533 Treecreeper eggs across size classes. Class breadth = 0.05 cm<sup>3</sup>.

*Den procentuella fördelningen av 533 trädkryparägg på storleksklasser. Klassbredd = 0,05 cm<sup>3</sup>.*

Table 1. Egg measurements (mm, mean of clutches) from the seasons of 1995 and 1996. n = number of clutches. Äggmåttén från säsongerna 1995 och 1996 (mm, medelvärden för kullarna). n = antal kullar. C.V. = variationskoefficienten.

Year År	n	Length <i>Längd</i>			Breadth <i>Bredd</i>		
		Mean $\pm$ S.D. <i>Medelvärde</i>	C.V. %	Range <i>Utbredning</i>	Mean $\pm$ S.D. <i>Medelvärde</i>	C.V. %	Range <i>Utbredning</i>
1995	45	16.0 $\pm$ 0.56	3.5	15.0–17.0	12.2 $\pm$ 0.32	2.6	11.5–12.7
1996	30	15.9 $\pm$ 0.49	3.1	14.7–16.6	12.2 $\pm$ 0.28	2.3	11.7–12.7

Table 2. Egg sizes (cm<sup>3</sup>, mean  $\pm$  S.D.) of the Treecreeper for different clutch sizes and years. Number of eggs within parentheses.

*Trädkryparens äggstorlekar, medelvärden för olika kullstorlekar och år. Antal ägg inom parentes.*

Clutch size <i>Kullstorlek</i>	1994	1995	1996	1994–1996
4	1.19 $\pm$ 0.068 (4)	1.27 $\pm$ 0.097 (20)	1.26 $\pm$ 0.057 (4)	1.26 $\pm$ 0.091 (28)
5	1.25 $\pm$ 0.067 (45)	1.21 $\pm$ 0.103 (70)	1.24 $\pm$ 0.084 (30)	1.23 $\pm$ 0.091 (145)
6	1.18 $\pm$ 0.071 (72)	1.21 $\pm$ 0.092 (137)	1.20 $\pm$ 0.090 (124)	1.20 $\pm$ 0.087 (333)
7	–	1.15 $\pm$ 0.086 (13)	1.16 $\pm$ 0.075 (14)	1.16 $\pm$ 0.079 (27)

be overestimated. No measures were taken to compensate for the effect of these rather few extreme variants.

The measurements of the eggs are presented in Table 1. The sample from 1994 has been excluded because the clutches from the last half of that season were not investigated. According to the CV-values, the mean egg length of the clutches is more variable than the breadth. The two parameters are, however, significantly correlated ( $r=0.24$ ,  $n=75$ ,  $p<0.05$ ).

A sample of 133 eggs were weighed in 1996. As expected, the weights are strongly correlated with the calculated volumes of the same eggs ( $r=0.90$ ,  $p<<0.001$ ). The mean egg weight  $\pm$ SD of the sample is  $1.26 \pm 0.100$  g, and the mean density  $1.05 \pm 0.040$  g/cm<sup>3</sup>. The density variation is considerable, partly due to errors following the calculation of the volumes of eggs with deviating shape, ranging from 0.87 g/cm<sup>3</sup> (a pyriform egg) to 1.20 g/cm<sup>3</sup> (egg with both ends broad and rounded).

The distribution across size classes of the calculated volumes of 533 eggs is presented in Figure 2, resulting in a mean egg volume of  $1.21 \pm 0.091$  (SD) cm<sup>3</sup>. The egg volumes of the total sample, divided on clutch sizes and years, are given in Table 2. Obviously, the mean volume decreases as the clutch size increases ( $r = -0.28$ ,  $n=96$ ,  $p<0.01$ ). This reduction amounts, on average, to about three per cent following each addition of one egg to the clutch size.

The mean egg volumes, expressed as percentages of the clutch means for the purpose of eliminating the female-related variation, increase with the laying order of the egg within the clutch (Table 3). Exceptions from this "rule" are regularly found when examining the clutches one by one (Table 4). The laying order and size order nevertheless coincide for around 50% of the eggs on each day in the laying sequence. The b-values of the linear regressions of egg size upon laying sequence are 2.2 and 1.6% for the 5- and 6-clutches of Table 3, with

Table 3. The mean egg volume (as a percentage of the clutch mean) in the laying sequence of the investigated 5- and 6-egg clutches.

*Äggets medelstorlek i procent av medelvärdet för kullen i värpföljden för undersökta 5- och 6-kullar. n = antal ägg.*

Clutch-size Kullstorlek		Laying order Värpordning					
		1	2	3	4	5	6
5	%	96	97	99	104	104	
	SD	4.4	2.1	3.1	2.7	3.0	
	n	16	16	14	13	21	
6	%	96	98	99	102	103	104
	SD	3.8	2.7	2.3	2.9	3.1	3.7
	n	28	27	32	37	43	48

Table 4. Percentage distribution of the eggs of the different laying orders according to their size position in the clutch, where the smallest egg is indicated by the figure 1.

*Den procentuella fördelning av de olika äggen i värpföljden enligt deras storleksposition i kullen, där 1 betyder det minsta ägget osv.*

Laying order Värpordning	Size order within the clutch Storleksordning inom kullen						Number of eggs Äggantal
	1	2	3	4	5	6	
5-clutches 5-kullar:							
1	<b>57</b>	31	6	0	6		16
2	22	<b>57</b>	14	7	0		16
3	22	8	<b>62</b>	0	8		14
4	0	8	0	<b>54</b>	38		13
5	0	0	19	33	<b>48</b>		21
6-clutches 6-kullar:							
1	<b>50</b>	20	13	7	7	3	28
2	14	<b>48</b>	10	14	4	10	27
3	12	12	<b>43</b>	18	15	0	32
4	9	6	9	<b>51</b>	14	11	37
5	5	7	10	10	<b>46</b>	22	43
6	4	4	2	20	15	<b>55</b>	48

$r=0.72$  ( $p<0.001$ ,  $n=80$ ) and  $0.64$  ( $p<0.001$ ,  $n=215$ ), respectively. Accordingly, the calculated volumes of the first laid eggs are, on average, the smallest ones in the clutch. This might be a consequence of the tendency of the first egg to appear with the narrow ends rounded, leading to underestimated volumes, as mentioned above. The weights of the 133 eggs from 1996 were used to test this, because weight as

a size parameter is estimated independently of the egg shape. In this sample the mean weight of the first egg is significantly smaller than the mean of each of the three last laid eggs in 5-clutches ( $n=7$ ) as well as in the 6-clutches ( $n=13$ ) ( $p$  varying from  $<0.02$  to  $<0.001$ ,  $t$ -tests). The  $b$ -values of the regression equations are 2.3 and 1.1 %, respectively, with  $r$ -values of 0.79 ( $p<0.001$ ,  $n=35$ ) and 0.43 ( $p<0.001$ ,  $n=78$ ).



## Analyses and discussions

### *The egg measurements*

Rosenius (1926) presented the measurements of 117 Treecreeper eggs from Sweden with a mean length of 16.19 (range 15 – 18) mm and a mean breadth of 12.11 (11.5 – 13.2) mm. These often cited measurements agree fairly well with those of my sample (412 eggs, Table 1) even if the eggs he has studied tend to be a little longer. This difference, whether statistically significant or not, is not very enlightening since the two samples may not be comparable concerning i.a. environmental conditions and frequency of different clutch sizes. Egg measurements of the same subspecies from populations outside Sweden are given by Jourdain in Witherby (1943), Makatsch (1976) and Schönwetter (1984). They are based on samples too small to admit reliable comparisons between regionally separated populations.

Information on the weight of fresh Treecreeper eggs is scanty. Makatsch (1976) reports 1.27 g (sample size unknown) which is close to the mean weight of the eggs of this study. Weight and volume are strongly correlated also in other small passerines, as in *Ficedula hypoleuca* (Järvinen & Väisänen 1983, Potti 1993), *Parus major* (Järvinen & Pyl 1989), *Sturnus vulgaris* (Ricklefs 1984) and *Xanthocephalus xanthocephalus* (Arnold 1992), with *r*-values varying from 0.84 to 0.95, i.e. of the same magnitude as in the Treecreeper.

The density of the egg is not expected to vary much between the small passerines. The value of the Treecreeper egg ( $1.05 \pm 0.040$  (SD) g/cm<sup>3</sup>) is close to the slightly larger eggs of *Troglodytes aedon* (first egg  $1.05 \pm 0.068$ , last egg  $1.03 \pm 0.025$ ) (Kendeigh et al. 1956), *Hirundo rustica* ( $1.0518 \pm 0.0025$ ) and *Sayornis phoebe* ( $1.0505 \pm 0.0026$ ) (Manning 1979). According to the formula, derived by Paganelli et al. (1974), the weight of the Treecreeper egg should correspond to a density of 1.04 g/cm<sup>3</sup>. These comparisons indicate that my weighings in the field and the standardised calculations of the egg volumes have not introduced a systematic deviation from the true values.

The positive correlation between the egg length and breadth in the Treecreeper is shared with the eggs of other passerine species, including the fact that breadth varies less than length (Ojanen et al. 1978 with references, Bancroft 1984, Järvinen & Pyl 1989, Järvinen & Väisänen 1983, Potti 1993). The egg breadth is limited by the diameter of the oviduct whereas the length is more free to vary, e.g. to increase when the egg volume enlarges as a

response to environmental or other stimuli (Järvinen & Väisänen 1983).

### *The egg-size/clutch-size relation*

According to Table 2, there is a small but significant tendency of the size of the Treecreeper eggs to decrease when the clutch size increases. This relation is clear as far as the most common clutch sizes of 5 and 6 are concerned whereas the number of 4- and 7-clutches is still too small to provide useful information. It is, however, difficult to find corresponding examples from other passerine species. Briskie & Sealy (1990) report a significant negative relationship in *Empidonax minimus*. Potti (1993) found a weaker one in *Ficedula hypoleuca*, and Cichon (1997) had heavier eggs in 6-egg than in 7-egg clutches in *Ficedula albicollis* in one of two investigated seasons. Jones (1973) established the same trend in a British *Parus major* population, as did Horak et al. (1995) in two of the populations they investigated. However, other authors have reported no consistent trend at all in this species (Winkel 1970, Järvinen & Pyl 1989, Järvinen 1991). On the other hand, a positive correlation has been found in *Parus major* (Ojanen et al. 1978) as well as in *Sturnus vulgaris* (Ojanen et al. 1978, Margis 1992) although Greig-Smith et al. (1988) reported a negative correlation in the latter species. Moreover, no consistent, or only minor, correlation between egg size and clutch size has been observed, as in e.g. *Parus caeruleus* (Winkel 1970, Nilsson & Svensson 1993a), *Turdus philomelos* (Pikula 1971), *Ficedula hypoleuca* (Ojanen et al. 1978, Järvinen 1991), *Parus cinctus* (Järvinen 1991), *Phoenicurus phoenicurus* (Ojanen et al. 1978, Järvinen 1991), *Delichon urbica* (Bryant 1975), *Spinus tristis* (Holcomb 1969), *Quiscalus quiscula* (Howe 1976), *Corvus corone cornix* (Rofstad & Sandvik 1985), *Tachycineta bicolor* (Zack 1982, Wiggins 1990) and *Tyrannus tyrannus* (Murphy 1983). Obviously the observations sometimes vary between authors investigating the same species.

The general impression is that an adjustment (trade-off) between clutch size and egg size is not an important mechanism in the reproductive biology of passerine birds, not even in the Treecreeper. In this species, each addition of one egg to the clutch size is followed by a decrease in mean egg volume of only about 3%. This corresponds to about 15% of an egg, when a clutch of 5 eggs is compared with a 6-egg one, or slightly more than half an egg when the 4- and 7-egg clutches are compared. The eco-physiological

significance of these savings are not immediately apparent. Perhaps it is negligible, which is indicated by the fact that the difference in mean egg size may sometimes fail to occur, which holds true for the clutches of 5 and 6 eggs of the Treecreeper in 1995 (Table 2). On the other hand, according to Ekman & Johansson-Allende (1990), a trade-off between egg size and number is possible especially when the laying female produces the eggs mainly from a daily energy surplus and not from endogenous reserves. However, we do not know much about to what extent the small passerines are building up such reserves before the laying period (cf. e.g. Drent & Daan 1980, Ojanen 1983b, Krentz & Ankney 1995, Houston et al. 1995).

#### *The intra-clutch egg size variation*

The Treecreeper belongs to the passerine species, showing an increase in egg size in the laying sequence (Tables 3 and 4). This is true for at least the two most common clutch sizes. The difference is fairly small, amounting to an increase of about 8% from the first to the last laid egg. Eggs of each laying order are distributed on most size orders although the laying and size orders coincide for about half the number of the eggs. There are no doubt many reasons for these deviations, i.a. the variation in ambient conditions (cf. below).

The pattern of the intra-clutch variation in egg size among passerine birds is far from uniform. Contradictory reports relating to the same species are also found. An average size increase from the first to the last egg, as shown in the Treecreeper, has been established in rather few passerines. An outstanding example is *Regulus regulus* with an almost continuous weight increase totalling about 20% in four clutches of ten to twelve eggs (Haftorn 1986), followed by *Troglodytes aedon* with a corresponding increase of 10 to 13% in clutches of 5 and 6 eggs (Kendeigh et al. 1956) and *Empidonax minimus* with 6.5% in 4-egg clutches (Briskie & Sealy 1990). Among other investigated resident species, only *Parus montanus* shows a moderate increase (Ekman & Johansson-Allende 1990) whereas no clear trends are found in other tits such as *Parus major* (Winkel 1970, Ojanen et al. 1981) and *P. caeruleus* (Nilsson & Svensson 1993a). Moreover, a more or less continuous egg size increase in the laying sequence has been established in *Ficedula hypoleuca* (Ojanen et al. 1981, Ojanen 1983a, Slagsvold et al. 1984, Yli-maunu & Järvinen 1987, Slagsvold & Lifjeld 1989), *Ficedula albicollis* (Chicon 1997), *Quiscalus quis-*

*cula* (Howe 1976), *Turdus merula* (early clutches, Rydén 1978; Magrath 1992a,b), *Luscinia luscinia* (Pryl 1980), *Tachycineta bicolor* (Wiggins 1990), *Tyrannus tyrannus* (Murphy 1983) and *Sturnus vulgaris* (Margis 1992, in contradiction to Ricklefs (1984)). Earlier information on other species, including those with the size increase mainly confined to the last-laid egg, is found in the reviews by Ojanen et al. (1981) and Slagsvold et al. (1984).

The fact that the egg size often increases with laying order in many passerines calls for a search for its ultimate adaptive value. A common interpretation is that the larger last eggs prolong the survival of the last hatched young when hatching is asynchronous (e.g. Howe 1976, Rydén 1978, Slagsvold et al. 1984, Wiggins 1990). This justifies the hypothesis of a brood-survival strategy, especially when food is scarce (Schifferli 1973). As asynchronous hatching is common in the Treecreeper (Enemar 1995), this interpretation seems to fit.

Other researchers regard the trend as simply a direct effect of the environmentally-induced proximate constraints on the female during the egg-laying period, in combination with the increasing trend, on average, of the ambient temperature (and food availability) during the breeding period (Järvinen & Yli-maunu 1986, Slagsvold & Lifjeld 1989, Ekman & Johansson-Allende 1990, Magrath 1992b, Nilsson & Svensson 1993a) (but see the feeding experiments referred to in the Introduction). In compliance with this view, the successive increase in egg size should be less clear or disappear in the Treecreeper when harsh weather and low ambient temperatures prevail during breeding. As will be demonstrated below, this is in fact the case (Table 5). Moreover, the hatching pattern turns synchronous under such harsh conditions (Enemar 1995).

The conclusion is that it is necessary to consider both the ultimate and proximate causes when interpreting possible adaptive values of the intraclutch variation pattern in the Treecreeper. This requires a close analysis of the relation between egg size and environmental conditions, as presented in the following.

#### *General environmental influence on egg size*

The Treecreeper is a resident bird which normally spends the winter within its breeding area. It starts nesting early and therefore sometimes meets harsh weather with low environmental temperature and periods of heavy rain (or snow). Such conditions may force the bird to postpone the incubation start

Table 5. Correlations (*r*-values) between the egg volumes, actual and corrected (corrected = the intra-clutch sequence-dependent increase in egg size eliminated, see text!), and the mean temperature of different days before laying. Day<sub>e</sub> = day before the appearance of an egg; b<sub>e</sub> = volume change (slope of regression, cm<sup>3</sup>/egg) from first to last egg, mean of clutches; b<sub>t</sub> = temperature change (°C/day) of different Day<sub>e</sub>s, mean of the laying period of clutches.

*Sambandet (r-värden) mellan äggvolymerna (verkliga och korrigerade) och medeltemperaturen olika dagar före äggets värpning. Day<sub>e</sub> = dag före ett äggs värpning; b<sub>e</sub> = volymändringen (cm<sup>3</sup>/ägg) från första till sista ägg, medelvärde för kullarna; b<sub>t</sub> = temperaturändringen (°C/dag) för olika Day<sub>e</sub>, medelvärde för kullarnas värpperioder.*

Clutch size <i>Kullstorlek</i>		6		5		
No. of clutches <i>Antal kullar</i>		9		5		
Number of eggs <i>Antal ägg</i>		53		25		
First egg <i>Första ägg</i>		22–28 April		27 May–4 June		
Egg volume <i>Äggvolym</i>		Actual <i>Verklig</i>	Corrected <i>Korrigerad</i>	Actual <i>Verklig</i>	Corrected <i>Korrigerad</i>	
b <sub>e</sub>		0.008	-0.013	0.034	0.006	
Day <sub>e</sub>	b <sub>t</sub>	r	r	b <sub>t</sub>	r	r
1	-0.29	0.30*	0.49***	0.47	0.53**	0.49*
2	-0.60	0.11	0.38**	0.60	0.56**	0.62***
3	-0.70	-0.04	0.23	0.11	0.49*	0.50*
5	-0.76	-0.33*	-0.05	0.41	0.11	0.04
7	0.30	-0.14	-0.26	0.72	0.68***	0.46*
9	1.20	-0.10	-0.51***	0.45	0.68***	0.63***

\*, \*\*, \*\*\* =  $p < 0.05, 0.01, 0.001$ , respectively.

after laying, to prolong the incubation period (Enemar 1995), and even to desert eggs or young nestlings (Davis 1979, Kuitunen & Aleknonis 1992, Enemar 1995). A case in point is the cold and rainy season prevailing in my study area in 1996, when all 19 first nests with eggs or small young were abandoned in the middle of May.

The sensitivity of the Treecreeper to the varying ambient temperature presumably affects the formation of its eggs, being reflected in the variation of the egg sizes. If so, the eggs of females who start laying simultaneously are expected to show a variation pattern in parallel from the first to the last egg. There are six such female pairs, with eggs of known laying order, where the pair members have nested in the same part of the study area. The changes in egg sizes in the laying sequence are shown in Figure 3. Out of the 29 possible comparisons, the direction of the change in egg size within pairs conforms in no less than 25 cases. This indicates that the environmental

conditions have a considerable influence on the egg formation in the Treecreeper.

The co-ordinating environmental factor that first comes to mind is the temperature. Decreasing temperature may constrain the egg formation partly directly, as proportionally more energy is spent on the body maintenance of the female and partly indirectly, as the prey may become less available. The last-mentioned effect might, however, be of minor importance in the Treecreeper because its hunting efficiency is probably less dependent on the mobility of the prey selected by this species (Kuitunen 1989).

#### *Correlations between egg size and ambient temperature*

The influence of the ambient temperature on the egg size has not been easily established in the Treecreeper. Even if the temperature increases during the long

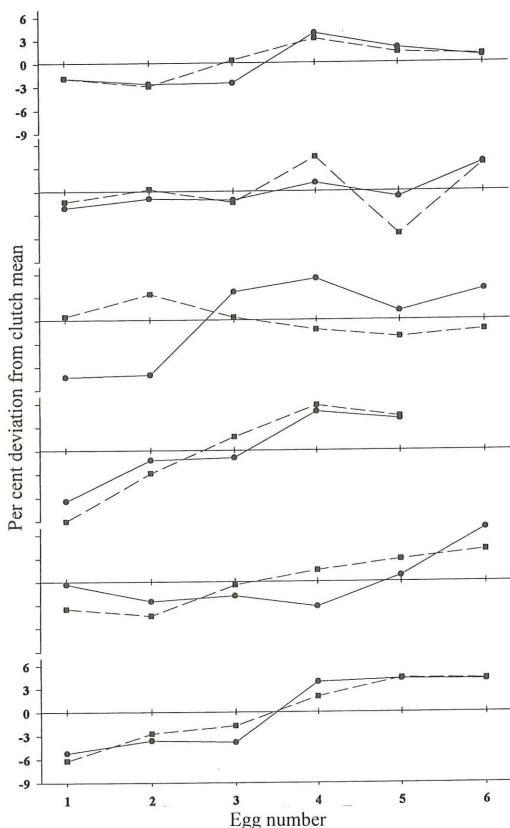


Figure 3. The size of the eggs, expressed as percentage deviation from the clutch mean, in the laying sequence of six pairs of neighbouring females. The paired females started laying simultaneously.

Äggens storlek, angiven som procentuell avvikelse från medelstorleken för kullen, i värpordning för sex par honor, som inom paret häckade nära varandra och lade första ägget samma dag.

laying season, only a weak though statistically insignificant seasonal enlargement of egg size appeared in the three investigated years. The result is the same when the calculations are based on the mean egg size of the clutches (which means that the intra-clutch variation is eliminated). Moreover, the mean egg size of clutches laid in April in 1995 and 1996 ( $1.20 \pm 0.076$  (SD)  $\text{cm}^3$ ,  $n=29$ ) does not differ from that of clutches produced in May and early June ( $1.22 \pm 0.077$   $\text{cm}^3$ ,  $n=29$ ) ( $t=1.07$ ,  $p<0.3$ ).

On the other hand, the correlation between the clutch means of the 5- and 6-clutches from April (with 1994 included) and the mean temperature of

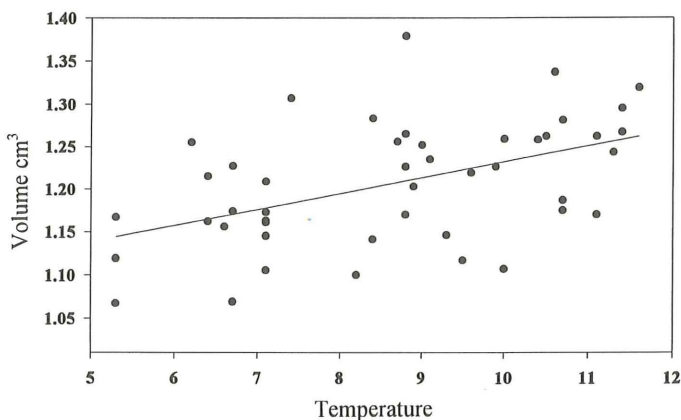
the corresponding laying periods (counted from the day before the appearance of the first egg to the day before the last one) is highly significant ( $n=46$ ,  $r=0.49$ ,  $p<0.001$ , Figure 4). The result is the same when the two clutch sizes are tested separately, although significant only for the 6-clutches (5-clutches:  $b=0.018$ ,  $r=0.41$ ,  $n=16$ ,  $p<0.2$ ; 6-clutches:  $b=0.015$ ,  $r=0.42$ ,  $n=30$ ,  $p<0.02$ ). There is, however, no corresponding relation between the means of the late clutches laid in the last half of May or early June and the ambient temperature ( $n=33$ ,  $r=0.22$ ,  $p<0.3$ ). The reason could be that the temperature is more critical or constraining during the investigated laying periods in April ( $8.7 \pm 1.86^\circ\text{C}$ , range  $5.3\text{--}11.6^\circ\text{C}$ ) than during those in May or June ( $11.2 \pm 2.17^\circ\text{C}$ ,  $7.9\text{--}15.1^\circ\text{C}$ ).

Many factors other than the ambient temperature may influence the variation in egg size, such as age, quality and size of the female, laying time, habitat quality, food abundance, clutch size and position in the laying sequence, to mention the most important ones. Ekman & Johansson-Allende (1990) demonstrated a positive correlation between egg weight (first clutches) and temperature in two early breeding species, *Parus cristatus* and *P. atricapillus*. They used variables normalized for variation between clutches in egg mass and laying date (ambient temperature) by expressing the weight as the deviation from the clutch mean, and the temperature as the deviation of the mean of the four days of egg formation from the mean of all egg formation periods. They received  $r$ -values of 0.53 and 0.37 ( $p<0.05$ ), respectively.

The same analysis using the Treecreeper eggs laid in April 1996 (first clutches) unveils a highly significant *negative* correlation ( $n=78$ ,  $r=-0.47$ ,  $p<0.001$ ), i.e. a decreasing temperature is followed by the formation of larger eggs. This result seems absurd, indeed, and arouses the suspicion that the tendency of the eggs to increase in size in the laying sequence (Table 3) is upheld to some degree even in periods of falling temperature. To test this, the effect of the size increasing trend of the eggs within clutches was arbitrarily eliminated by using the information in Table 3, i.e. the volume of egg Nos. 1 to 5 is divided in turn by the factors 0.96, 0.97, 0.99, 1.04, and 1.04 in the 5-egg clutches, and by the factors 0.96, 0.98, 0.99, 1.02, 1.03, and 1.04 in the 6-egg clutches. The corrected egg sizes appeared positively, although still insignificantly, correlated with the temperature ( $n=66$ ,  $r=0.02$ ,  $p<0.2$ ). (The eggs from 7-egg clutches were excluded due to lack of adequate correction factors.)

Figure 4. The relation between the mean egg volumes of 46 5- and 6-egg clutches with first egg laid in April (1994–1996) and mean temperature of the egg formation period, counted from the day before the first egg to the day before the last egg. The equation of the regression line is  $y=1.05+0.019x$ ,  $r=0.485$ ,  $n=46$ ,  $p<0.001$ .

Sambandet mellan äggets medelvolum i 46 5- och 6-kullar, med första ägg lagt i april (1994–1996), och medeltemperaturen för äggens tillväxtperiod, räknad från dagen före första ägg till dagen före sista ägg.



The final correlation tests were made in order to identify the period before laying which is most important for egg formation. The results are presented in Table 5. To reduce the influence by other factors than the ambient temperature on egg size, the two clutch sizes were analysed separately, sampled from two restricted and separated periods (6-egg clutches from April, 5-egg clutches from late May/early June), in the same year (1996) and in the same deciduous forest area. The absolute values were used, which means that the interclutch female-dependent variations were included since they may partly reflect also the temperature fluctuations. Moreover, the direction of change in egg size in the laying sequence has been calculated for each clutch and the mean values of  $b_c$  (the inclinations of the regression equations) is presented in Table 5. The corresponding mean values ( $b_i$ ) are given for the temperature change during each clutch production period as measured and calculated for each sequence of first days, second days and so on before the laying. Table 5 shows that the 6-egg clutches were laid during periods of falling temperature. The variation in the egg volumes of the actual (uncorrected) clutches with an insignificant increasing egg size trend is correlated with the temperature of only the first day before laying ( $p<0.05$ ), whereas the corrected volumes covary highly significantly with the temperature of the first two days before laying ( $p<0.01-0.001$ ). This indicates that the impact of the ambient temperature on egg formation will be counteracted during periods of falling temperature due to the female's tendency to increase her investments successively. The 5-clutches were laid during periods of increasing temperature when both the actual and

corrected egg sizes increase in the laying sequence. As expected, both volume parameters are positively correlated with the ambient temperature. This covariation is significant during the first three days before the appearance of the egg, i.e. within the period of about four days when the preovulatory egg cell grows rapidly, as established in other investigated passerines (Ojanen 1983a,b, Kremetz & Ankeny 1986, Perrins 1996). The significant covariation seven and nine days before laying, i.e. before the follicle growth period, might be mere coincidental. This assumption is supported by the 6-egg clutches, which do not show a corresponding positive covariation. After all, the information in Table 5 strongly indicates that the formation of the Treecreeper egg is somehow affected by the daily mean ambient temperature and that this influence is restricted to the last two to three days preceding laying. This relation between the variation of temperature and egg size has been documented also in some other mainly resident passerine species. In *Parus major* a slight correlation exists mainly during day 5 and day 6 before laying (Ojanen et al. 1981, Järvinen & Pyl 1989) and there seems to be a difference between eggs in the laying sequence concerning the prelaying day of best correlation. Noordwijk (1984) demonstrated an effect during the last three days of the prelaying period restricted to temperatures below  $+10^{\circ}\text{C}$  (but see Nager (1990)). The ambient temperature affects the egg size in a similar way in *Parus cristatus* and *P. montanus* (Ekman & Johansson-Allende 1990), *Regulus regulus* (Haftorn 1986) as well as in *Turdus merula*, where the correlation increases with the successive eggs in the laying sequence (Magrath 1992a). A slight correlation has

been observed also in the tropical migrant *Ficedula hypoleuca* (Järvinen & Ylimaunu 1986, Järvinen 1991) whereas no relation was found in *Hirundo rustica* (Möller 1994, Banbura & Zielinski 1995). Quite exceptional is *Empidonax minimus* with eggs that correlate negatively with the mean temperature from four to six days prior to laying (Briskie & Sealy 1990).

Although the information on the correlation between egg size and ambient temperature in passerines is still rather scanty and partly contradictory, perhaps some trends could be discerned. The temperature impact seems to be best manifested at low temperatures, as indicated by Noordwijk (1984) and by the fact that the information emanates mainly from early breeding resident species. The covariation is most often obvious during the last two to three days of the egg formation period, which seems reasonable because the growth rate is always at its peak during the last day before laying. The Treecreeper eggs are in accord with this description.

As shown in this study, the increasing trend of the intra-clutch egg size may interfere with, if not completely hide, the relation between egg size and ambient temperature. In fact, the correlation tests could be quite misleading without taking this tendency into consideration. The increasing trend might in some cases explain the fact that the proportion of egg size variation ascribed to temperature change is very small (Ojanen et al. 1981). Anyhow, the “interplay” between the variation patterns of egg size and ambient temperature offers some cues to be used when looking for the ultimate value of the intraclutch variation of egg size in the Treecreeper.

#### *Is the intra-clutch egg size increasing trend adaptive?*

The ultimate value of the increasing egg size within a clutch has been analysed mainly in relation to different breeding “strategies”, most often with focus on the size of the last laid egg. Opinions differ, to say the least. The variations around the clutch mean are small and they might be explained solely by the proximate constraints on the female (references above). Stoleson & Beissinger (1995) conclude, based on their recent review of the hatching asynchrony problem and referring to Pierotti & Bellrose (1986), that “there is little evidence to support or refute the idea of an adaptive role for increasing egg size within a clutch”.

It has been documented that the larger eggs in a clutch are more advantageous, giving rise to heavier and more fit chicks (e.g. Schifferli 1973, Howe

1976, Bryant 1978, Briskie & Sealy 1990, Perrins 1996). There are, however, conflicting information on the corresponding quality differences between eggs of different sizes. Even if the energy content is strongly correlated to egg weight in some species (Ojanen 1983a,b, Muma & Ankney 1987), no or only poor correlation has been found between the sizes of yolk and egg (Bryant 1978, Ricklefs 1984). The weight “surplus” of the larger eggs is mainly due to inclusion of more water (Bryant 1978, Ojanen 1983a) or more albumen and water (Ricklefs 1984). Moreover, the intra-clutch size variation is limited, as shown above, and Williams (1994), in his critical review, emphasized the paucity of data which unequivocally support the view that egg size and offspring fitness are positively related, particularly in altricial species. With all this in view, it seems well-advised to look for possible ultimate values, not only in the size-related variation in the different qualities of the egg as such, but also in the habit and capacity of the Treecreeper female to successively increase her egg investments in the laying sequence.

The Treecreeper is an early breeder, which supports the widely held view that it is adaptive for an insectivorous passerine to start egg production early (Perrins 1970). Moreover, starting as early as possible means for the Treecreeper i.a. securing time to rear a genuine second brood; however, it is also a riskful undertaking. Harsh weather with low temperatures often appears in early spring constraining the egg formation process, as shown above. The point is that, once the female has started to lay, in order to be maximally successful she has to continue 1) to produce eggs of the size and quality required to give rise to viable hatchlings and 2) to do this without gaps in the laying sequence (cf. also von Haartman (1990)). Table 5 shows that, despite the fact that the 6-egg clutches in April 1996 were produced during a period of declining temperature (mean daily decrease 1.3°C), the volumes of the eggs were, on average, kept at a constant level. Moreover, there were no gaps in the laying sequences. Gaps should be avoided because they prolong the nesting period leading to increased risk of egg predation (Clark & Wilson 1981). (Laying gaps are on the whole comparatively rare in my Treecreeper population. Out of 57 clutches, where the laying day was known for all eggs, only two had a one-day gap between the first two eggs, a low value (4%) compared with 16 to 37% as established in other hole-nesting species (Schmidt & Hamann 1983, Nilsson & Svensson 1993b).)

In other words, the Treecreeper female is assumed

to have escaped the detrimental effect of the low and falling temperature (too small eggs, frequent laying gaps) thanks to the fact that she is programmed to increase her egg investments successively during the laying period, i.e. the very trait which under normal and favourable conditions results in increasing egg size. This interpretation is in accordance with the "environmental variance" hypothesis, proposed by Magrath (1992a), namely that "species-specific patterns of egg-mass variation within clutches could have evolved to minimize the effect of energetic constraints on egg viability". Magrath also argues that "the tendency to lay relatively large eggs later in the clutch might be selected for in order to counter the effects of an increasing risk of unfavourable conditions". This is obviously a prime adaptation for the Treecreeper which starts breeding very early in the spring (Enemar 1992), i.e. when the weather development is more unpredictable than later on.

It is important to note that the energetic surplus available under favourable conditions is by the female invested not only in successive egg enlargement but also in an earlier incubation start with subsequent asynchronous hatching, as shown in the Treecreeper (Enemar 1995). This habit affects the brood rearing conditions considerably and, if disadvantageous, should be selected against, thus undermining the capacity of successful egg formation under harsh conditions. There are, however, no indications of such opposing selection pressures. The increased risk of brood reduction due to competition between the different-sized siblings in the newly hatched brood is probably counteracted by the enlarged size of the last laid eggs (Clark & Wilson 1981). Other consequences of the asynchronous hatching have been considered adaptive according to a plethora of interpretations of varying quality (cf. reviews by Slagsvold & Lifjeld 1989, Magrath 1990, Stoleson & Beissinger 1995). The mere fact that asynchronous hatching is so common among passerines indicates that it is adaptive. In any case, according to the analyses by Stoleson & Beissinger (1995), based on modelling, an onset of incubation around the middle of laying a 5-egg clutch produced the greatest fledging success. Therefore, and to sum up, I propose the hypothesis that the capacity of the Treecreeper female to increase her egg investments in the laying sequence is a hereditary character which is selected for not only under constraining (Magrath 1992a) but also under favourable breeding conditions.

## Acknowledgements

I thank Björn Arvidsson for his help in retrieving the diagrams from the computer, and Jan-Åke Nilsson for good advice. Financial support was received from Margareta Sparre's Foundation (Margareta Sparres fond för bevarande av Gunnebos natur och kultur), Wilhelm och Martina Lundgrens vetenskapsfond, Adlerbertska forskningsfonden, and The Royal Society of Arts and Sciences in Göteborg.

## References

- Arcese, P. & Smith, J.N.M. 1988. Effects of population density and supplemental food on reproduction in Song Sparrows. *J.Anim.Ecol.* 57:119–136.
- Arnold, T.W. 1992. Variation in laying date, clutch size, and egg composition of Yellow-headed blackbirds (*Xanthocephalus xanthocephalus*): a supplemental feeding experiment. *Can.J.Zool.* 70:1904–1911.
- Banbura, J. & Zielinski, P. 1995. The influence of laying sequence and ambient temperature on egg size variation in the Swallow *Hirundo rustica*. *J.Orn.* 136:453–460.
- Bancroft, G.T. 1984. Patterns of variation in size of Boat-tailed Grackle *Quiscalus major* eggs. *Ibis* 126:496–509.
- Bonnier, G. & Tedin, O. 1940. *Biologisk variationsanalys*. Stockholm.
- Briskie, J.V. & Sealy, S.G. 1990. Variation in size and shape of Least Flycatcher eggs. *J.Field Ornithol.* 61:180–191.
- Bryant, D.M. 1975. Breeding biology of House Martins *Delichon urbica* in relation to aerial insect abundance. *Ibis* 117:180–216.
- Carlson, A. 1989. Courtship feeding and clutch size in the Red-backed Shrikes (*Lanius collurio*). *Am.Nat.* 133:454–457.
- Chicon, M. 1997. Egg weight variation in Collared Flycatchers *Ficedula albicollis*. *Ornis Fennica* 74: 141–147.
- Clark, A.B. & Wilson, D.S. 1981. Avian breeding adaptations: hatching asynchrony, brood reduction, and nesting failure. *Q. Rev. Biol.* 56:253–277.
- Davis, C.M. 1979. A nesting study of the Brown Creeper. *Living Bird* 17:237–263.
- Drent, R.H. & Daan, S. 1980. The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* 68:225–252.
- Ekman, J. & Johansson-Allende, A. 1990. Egg size investments of tits; does number conflict with size? Pp. 247–255 in *Population Biology of Passerine Birds* (Blondel, J. et al. eds.). Springer-Verlag, Berlin.
- Enemar, A. 1992. Laying and clutch size of the Treecreeper *Certhia familiaris* in south-western Sweden. *Ornis Svecica* 2:93–102.
- Enemar, A. 1995. Incubation, hatching, and clutch desertion of the Treecreeper *Certhia familiaris* in south-western Sweden. *Ornis Svecica* 5:11–124.
- Enemar, A. & Arheimer, O. 1989. Developmental asynchrony and onset of incubation among passerine birds in a mountain birch forest of Swedish Lapland. *Ornis Fenn.* 66:32–40.
- Föger, M. & Pegoraro, K. 1996. Über den Einfluss der Nahrung auf die Eigrösse der Kohlmeise *Parus major*. *J.Orn.* 137:329–335.

- Greig-Smith, P.W., Feare, C.J., Freeman, E.M. & Spencer, P.L. 1988. Causes and consequences of egg-size variation in the European Starling *Sturnus vulgaris*. *Ibis* 130:1–10.
- Haartman, L.von 1990. Breeding time of the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. Pp 1–16 in *Population Biology of Passerine Birds* (Blondel, J. et al. eds). Springer-Verlag, Berlin.
- Haftorn, S. 1986. Clutch size, intraclutch egg size variation, and breeding strategy in the Goldcrest *Regulus regulus*. *J.Orn.* 127:291–301.
- Harrison, C. 1975. *A Field Guide to the Nests, Eggs, and Nestlings of European Birds*. Collins.
- Holcomb, L.C. 1969. Breeding biology of the American Goldfinch in Ohio. *Bird-Banding* 40:26–44.
- Horak, P., Mänd, R., Ots, I. & Leivits, A. 1995. Egg size in Great Tit *Parus major*: individual, habitat and geographic differences. *Ornis Fennica* 72:97–114.
- Houston, D.C., Donnan, D., Jones, P., Hamilton, I & Osborne, D. 1995. Changes in the muscle condition of female Zebra Finches *Poephila guttata* during egg laying and the role of protein storage in bird skeletal muscle. *Ibis* 137:322–328.
- Howe, H.F. 1976. Egg size, hatching asynchrony, sex, and brood reduction in the Common Grackle. *Ecology* 57:1195–1207.
- Hoyt, D.F. 1979. Practical methods of estimating volume and fresh weight of bird eggs. *Auk* 96:73–77.
- Järvinen, A. 1991. Proximate factors affecting egg volume in subarctic hole-nesting passerines. *Ornis Fennica* 68:99–104.
- Järvinen, A. & Väisänen, R.A. 1983. Egg size and related reproductive traits in a southern passerine *Ficedula hypoleuca* breeding in an extreme northern environment. *Ornis.Scand.* 14:253–262.
- Järvinen, A. & Ylimaunu, J. 1986. Intraclutch egg-size variation in birds: physiological responses of individuals to fluctuations in environmental conditions. *Auk* 103: 235–237.
- Järvinen, A. & Pyl. M. 1989. Egg dimensions of the Great Tit *Parus major* in southern Finland. *Ornis Fennica* 66:69–74.
- Jones, P.J. 1973. Some aspects of the feeding ecology of the Great Tit *Parus major* L. 84 pp. Unpubl. thesis. Dept. of Zoology, University of Oxford. (Cited after Ojanen et al. 1978.)
- Kendeigh, S.C., Kramer, T.C. & Hamerstrom, F. 1956. Variations in egg characteristics of the House Wren. *Auk* 73:42–65.
- Krementz, D.G. & Ankney, C.D. 1986. Bioenergetics of egg production by female House Sparrows. *Auk* 103:299–305.
- Krementz, D.G. & Ankney, C.D. 1995. Changes in total calcium and diet of breeding House Sparrows. *J. Avian Biol.* 26:162–167.
- Kuitunen, M. 1989. Food supply and reproduction in the Common Treecreeper (*Certhia familiaris*). *Ann. Zool. Fennici* 26:25–53.
- Kuitunen, M. & Aleknonis, A. 1992. Nest predation and breeding success in Common Treecreepers nesting in boxes and natural cavities. *Ornis Fennica* 69:7–12.
- Lack, D. 1968. *Ecological Adaptations for Breeding in Birds*. Methuen, London.
- Magrath, R.D. 1990. Hatching asynchrony in altricial birds. *Biol. Rev.* 65:587–622.
- Magrath, R.D. 1992a. Seasonal changes in egg-mass within and among clutches of birds: general explanations and a field study of the Blackbird *Turdus merula*. *Ibis* 134:171–179.
- Magrath, R.D. 1992b. Roles of egg mass and incubation pattern in establishment of hatching hierarchies in the Blackbird (*Turdus merula*). *Auk* 109:474–487.
- Makatsch, W. 1976. *Die Eier der Vögel Europas*. Bd 2. J. Neumann-Neudamm, Berlin.
- Mänd, R., Nigul, A. & Sein, E. 1986. Oomorphology: A new method. *Auk* 103:613–617.
- Manning, T.H. 1979. Density and volume corrections of eggs of seven passerine birds. *Auk* 96:207–211.
- Margis, G. 1992. Variation of egg weight in the European Starling in relation to clutch size, laying sequence, year and habitat. *Acta Ornithologica Lituanica* 5–6:85–88.
- Möller, A.P. 1994. *Sexual selection and the Barn Swallow*. Oxford University Press.
- Muma, K.E. & Ankney, C.D. 1987. Variation in weight and composition of Red-winged Blackbird eggs. *Can. J. Zool.* 65:605–607.
- Murphy, M.T. 1983. Ecological aspects of the reproductive biology of Eastern Kingbirds: geographic comparisons. *Ecology* 64:914–928.
- Nager, R. 1990. On the effects of small scale variation in temperature and food availability on laying date and egg size in Great Tits (*Parus major*). Pp. 187–197 in *Population Biology of Passerine Birds* (Blondel, J. et al., eds.). Springer-Verlag, Berlin.
- Nilsson, J.-Å. & Svensson, E. 1993a. Causes and consequences of egg mass variation between and within Blue Tit clutches. *J. Zool. Lond.* 230:469–481.
- Nilsson, J.-Å. & Svensson, E. 1993b. The frequency and timing of laying gaps. *Ornis Scand.* 24:122–126.
- Noordwijk, A.J. van 1984. Quantitative genetics in natural populations of birds illustrated with examples from the Great Tit (*Parus major*). Pp. 67–79 in *Population biology and evolution* (Woermahn, K. & Loeschke, V. eds.). Springer-Verlag, Berlin.
- Ojanen, M. 1983a. Effects of laying sequence and ambient temperature on the composition of eggs of the Great Tit *Parus major* and the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ann. Zool. Fennici* 20:65–71.
- Ojanen, M. 1983b. Egg development and related nutrient reserve depletion in the Pied Flycatcher, *Ficedula hypoleuca*. *Ann. Zool. Fennici* 20:293–300.
- Ojanen, M., Orell, M., & Väisänen, R.A. 1978. Egg and clutch size in four passerine species in northern Finland. *Ornis Fennica* 55:60–68.
- Ojanen, M., Orell, M. & Väisänen, R.A. 1981. Egg size variation within passerine clutches: effects of ambient temperature and laying sequence. *Ornis Fennica* 58:93–108.
- Perrins, C.M. 1970. The timing of birds' breeding season. *Ibis* 112:242–255.
- Perrins, C.M. 1996. Eggs, egg formation and the timing of breeding. *Ibis* 138:2–15.
- Paganelli, C.V., Olszowka, A. & Ar, A. 1974. The avian egg: surface area, volume, and density. *Condor* 76:319–325.
- Pierotti, O.S.Jr. & Bellrose, C.A. 1986. Proximate and ultimate causation of the egg size and the "third-chick-disadvantage" in the Western Gull. *Auk* 103:401–407.



- Pikula, J. 1971. Die Variabilität der Eier der Population *Turdus philomelos*, Brehm 1831 in der CSSR. *Zool. Listy* 20:69–83.
- Potti, J. 1993. Environmental, ontogenetic, and genetic variation in egg size of Pied Flycatcher. *Can. J. Zool.* 71:1534–1542.
- Pryl, M. 1980. Breeding biology of the Thrush Nightingale *Luscinia luscinia* in southern Finland. *Ornis Fennica* 57:33–39. (In Finnish with summary in English.)
- Ricklefs, R.E. 1984. Variation in the size and composition of eggs of the European Starling. *Condor* 86:1–6.
- Rofstad, G. & Sandvik, J. 1985. Variation in egg size of the Hooded Crow *Corvus corone cornix*. *Ornis Scand.* 16:38–44.
- Rosenius, P. 1926. *Sveriges Fåglar och Fågelbon*. CWK Gleerup, Lund.
- Rydén, O. 1978. Egg weight in relation to laying sequence in a South Swedish urban population of the Blackbird *Turdus merula*. *Ornis Scand.* 9:172–177.
- Schiffnerli, L. 1973. The effect of egg weight on the subsequent growth of nestling Great Tits *Parus major*. *Ibis* 115:549–558.
- Schmidt, K.-H. & Hamann, H.-J. 1983. Unterbrechung der Legefolge bei Höhlenbrütern. *J. Orn.* 124:163–176.
- Schönwetter, M. 1984. *Handbuch der Oologie*. Bd 3. Berlin.
- Slagsvold, T., Sandvik, J., Rofstad, G., Lorentsen, Ö. & Husby, M. 1984. On the adaptive value of intraclutch egg-size variation in birds. *Auk* 101:685–697.
- Slagsvold, T. & Lifjeld, J.T. 1989. Constraints on hatching asynchrony and egg size in Pied Flycatchers. *J. Anim. Ecol.* 58:837–849.
- SMHI 1994–1996. *Väder och Vatten*.
- Stoleson, S.H. & Beissinger, S.R. 1995. Hatching asynchrony and the onset of incubation in birds, revisited. When is the critical period? *Current Ornithology* 12:191–270.
- Wiggins, D.A. 1990. Sources of variation in egg mass of Tree Swallows *Tachycineta bicolor*. *Ornis Scand.* 12:157–160.
- Williams, T.D. 1994. Intraspecific variation in egg size and egg composition in birds: effects on offspring fitness. *Biol. Rev.* 68:35–59.
- Winkel, W. 1970. Experimentelle Untersuchungen zur Brutbiologie von Kohl- und Blaumeise (*Parus major* und *P. caeruleus*). *J. Orn.* 111:154–174.
- Witherby, H.F., Jourdain, F.C.R., Ticehurst, N.F. & Tucker, B.W. 1948. *The Handbook of British Birds*. H.F. & G. Witherby Ltd, London.
- Ylimaunu, J. & Järvinen, A. 1987. Do Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca* have a brood-survival or brood-reduction strategy? *Ornis Fennica* 64:10–15.
- Zack, R. 1982. Hatching asynchrony, egg size, growth, and fledging in the Tree Swallows. *Auk* 99:695–700.

## Sammanfattning

Äggens storlek och storleksvariation hos trädkryparen *Certhia familiaris* i sydvästra Sverige

Det förhållandet att fågeläggen varierar i storlek mellan likstora arter och ofta även inom en och samma kull har ägnats en betydande uppmärksam-

het i den ornitologiska forskningen under senare decennier. Resultaten har varit delvis motstridiga, vilket gäller t.ex. variationsmönstret inom kullen eller storlekens beroende av omgivningens temperatur och tillgången på föda. Detta har i sin tur givit upphov till mångskiftande tolkningar rörande orsakerna till och anpassningsvärdet ("nyttan") av storleksvariationen hos äggen.

Av denna anledning har variationen i äggens storlek beaktats i den forskning över trädkryparens biologi, som bedrivs i Gunnebo fritidsområde med angränsade terräng, ca 10 km sydöst om Göteborg. Arbetet med trädkryparna påbörjades 1982 och härmed presenteras den tredje rapporten. Studieområdets natur och fältarbetets rutiner liksom de konstgjorda, för trädkryparen särskilt anpassade boplatserna har presenterats tidigare (Enemar 1992). Först utreddes värptider och kullstorlekar (Enemar 1992) varpå studierna under ett par säsonger ägnades åt ruvningen (Enemar 1995). Säsongen 1994 lades mätning av äggen in i fältarbetsprogrammet.

## Metoder

De färdiga bona besöktes dagligen för märkning av äggen enligt värpordningen med en liten siffra på äggets tjockända. De fullvärpta kullarna fotograferades under genomlysning. Äggens längd och bredd mättes med skjutmått på de framkallade fotografierna (Figur 1) och volymerna räknades ut med hjälp av en formel. Våren 1996 vägdes de nyvärpta äggen i samband med märkningen. Då användes en fjädervåg, monterad i en plastcylinder som skydd mot störande vind. Vid jämförelse visade det sig att äggens variation i volym och vikt följde varandra mycket väl, vilket är att vänta om mätningarna i fält genomförs med tillräcklig precision.

## Resultat

Trädkryparäggen uppvisar viss variation i formen. Det förekommer att något av äggen är trubbigt i båda ändarna, vilket är något vanligare för det först värpta ägget än för de övriga (Figur 1A). Enstaka kullar uppvisar ägg som är spetsigare än normalt, ibland med antydning till päronform (Figur 1B).

Äggens längd och bredd redovisas för två säsonger i Tabell 1. Den uträknade medelvolymen för alla 533 ägg är 1,21 cm<sup>3</sup>. Hur äggen är fördelade på olika storleksklasser visas i Figur 2. Medelvikten för 133 ägg är 1,26 g. När kullstorleken ökar minskar äggen i storlek från ett medelvärde av 1,26 cm<sup>3</sup> i kullar med 4 ägg till 1,16 cm<sup>3</sup> i kullar med 7 ägg (Tabell 2).

Inom kullen ökar storleken med i medeltal 8% från första till sista ägg (Tabell 3). Ökningen är alltså ganska obetydlig och endast för ungefär halva antalet ägg stämmer nummerordningen i värpföljden med platsen i den ordningsföljd som baseras på storleken (Tabell 4).

### *Analys och diskussion*

De ovannämnda resultaten rörande variationen i äggstorleken mellan kullar med olika äggantal och inom kullarna var inte lätta att fastställa. Det beror självfallet på att äggstorleken påverkas av en lång rad faktorer, såsom honans egenskaper (storlek m m), revirets kvalitet, vädrets växlingar, tidpunkt på säsongen, osv. Om omgivningen med dess variationer i temperatur, nederbörd och födotillgänglighet har betydelse för honans förmåga att producera sina ägg, borde de honor, som häckar nära varandra och börjar värpa samma dag, uppvisa viss samstämmighet i äggens storleksändring från dag till dag. Detta kunde undersökas för sex par honor och resultatet visas i Figur 3. Som synes överensstämmer ändringen (ökning eller minskning) i 25 av de möjliga 29 jämförelserna. Detta talar starkt för att produktionen av äggen påverkas av växlingarna i olika tillstånd i omgivningen.

Det omgivningstillstånd som först faller i tanken är temperaturen. Då det är kallt går mer energi (föda) åt för att hålla honan vid liv, och då blir det mindre "över" till äggen, som alltså borde minska i storlek. Vidare kan låg temperatur tänkas försvåra födosöket vilket skulle ha samma effekt. Om detta stämmer skulle alltså ett samband råda mellan ändringarna i dygnsmedeltemperaturen och äggens storlek. Detta visade sig också vara fallet för de 46 kullar som började värpas i april under förutsättning att äggets medelstorlek i kullen jämförs med medeltemperaturen för kullens värpperiod (Figur 4). Medelägget ökar från ca 1,15 cm<sup>3</sup> vid +5°C till ca 1,25 cm<sup>3</sup> vid +12°C. För de 33 kullar som värptes i slutet av maj

och början av juni gäller ej detta samband. Förmodligen beror denna skillnad på att den lägre temperaturen i april oftare ligger i ett område, som verkar hämmande på äggproduktionen, än vad fallet är senare under säsongen.

Det faktum att äggets medelstorlek i kullarna samvarierar med omgivningstemperaturen borde betyda att också det enskilda äggets storlek uppvisar samma temperaturberoende. Detta var dock knepigare att avslöja, bl a beroende på den störning som orsakas av honans ovan nämnda böjelse att öka äggstorleken under värpperioden, vilket alltså motverkar att äggen minskar då temperaturen faller. Om denna effekt "räknas bort", får man ett positivt samband mellan äggstorlek och temperatur, vilket visas i Tabell 5. Den analys som ligger bakom tabellens tillkomst ger också till resultat att det är temperaturen de två till tre dagarna före äggets värpning, som har störst inverkan. Detta är väntat eftersom det är just under den perioden, som ägget tillväxer snabbast.

Avslutningsvis diskuteras problemet vilket anpassningsvärde eller "nytta", som ligger i att äggen blir större under värpningens gång. Det görs sannolikt att denna tendens är av värde för häckningens framgång både under kyliga och normalt varma förhållanden. Detta borde gälla inte minst för träd-kryparen, som tillhör våra mycket tidiga häckare på våren (äggläggningen börjar två till tre veckor före talgoxen och blåmesen i samma område). Det innebär en risk för att vädret kärvar till sig under äggläggningen, som då kan hållas igång med livsdugligt stora ägg tack vare att honan är programmerad att fortlöpande öka insatsen i ägg. Under normala förhållanden, då denna "reserv" inte behövs för att hålla äggstorleken över den funktionsdugliga miniminivån, blir alltså äggen successivt större, vilket också anses vara en fördel för häckningsframgången – men hur detta i detalj skall förstås, därom tvistar ännu de lärde.

## Population size, migration routes and breeding origin of Purple Sandpipers *Calidris maritima* wintering in Sweden

MIKAEL HAKE, DONALD BLOMQVIST, ELIN P. PIERCE, TOMMY JÄRÅS  
& OLOF C. JOHANSSON

---

### Abstract

We analysed the occurrence and breeding origin of Purple Sandpipers *Calidris maritima* wintering in Sweden, using data from long-term surveys along the Swedish west coast, sightings in other parts of the country, and ringing data from Sweden, Svalbard and the Baltic Sea coasts. About 2000 Purple Sandpipers were estimated to winter in Sweden. Most of them (75%) occurred in the outer archipelago off the west coast, where birds arrived in October and November. This arrival coincided with the migration of birds along the east coast and across Sweden. Sightings and ringing recoveries confirmed that some wintering birds followed a migration route along the Swedish east coast and across northern Finland, but the data also showed that some wintering birds originated from Svalbard and migrated along the Norwegian coast. Accordingly, bill-length distribution of birds captured at the Swedish west coast indicated that at least two populations regularly occur here. Most birds had bill-lengths similar to Svalbard

breeders, but several had bills longer than the maximum measurement recorded at Svalbard. Bill-lengths of migrating Purple Sandpipers captured at the Baltic Sea coasts, as well as sightings and recoveries of birds ringed in Sweden, suggested that the long-billed Purple Sandpipers use the migration route along the Swedish east coast. Probably, these birds originate from breeding grounds on the Taymyr Peninsula.

*Mikael Hake, Grimsö Wildlife Research Station, Department of Conservation Biology, SLU, S-730 91 Riddarhyttan, Sweden.*

*Donald Blomqvist & Olof C. Johansson, Department of Zoology, Section of Animal Ecology, University of Göteborg, Medicinaregatan 18, S-413 90 Göteborg, Sweden.*

*Elin P. Pierce, Zoological Museum, University of Oslo, Sars gate 1, N-0562 Oslo, Norway.*

*Tommy Järås, Tullare Hög, S-442 90 Kungälv, Sweden.*

---

Received 18 April 1997, Accepted 3 June 1997, Editor: Å. Lindström

### Introduction

The Purple Sandpiper *Calidris maritima* breeds on tundra and high-altitude plateaux from northeastern Canada in west, to the Taymyr Peninsula in east. It is an exceptional species among Palearctic waders, as it winters on small islands and rocky sea shores in the northern, temperate parts of western Palearctic and eastern Nearctic (Cramp & Simmons 1983). In Europe, most wintering birds are found in northern Norway, Great Britain and Iceland (Timmerman 1938–39, Folkestad 1975, Atkinson et al. 1978, Wilson 1982, Alerstam 1982, Nicoll et al. 1988, Summers et al. 1990), and only a few migrate further south (Meininger 1977, Boere et al. 1984). In Sweden, Purple Sandpipers are regular winter visitors to small islands and rocky shores, mainly along the west coast (SOF 1990). However, the distribution and size of the Swedish wintering population have not been analysed.

The migration system of the Purple Sandpiper is complex and not yet well understood (Summers 1994). Icelandic breeding birds are resident (Summers et al. 1988), and the main part of the population wintering in NE Great Britain breeds in southern Norway (Atkinson et al. 1981, Rae et al. 1986). The origin of birds wintering in other parts of Europe is poorly known. Based on ringing recoveries and differences in biometrics between populations (particularly bill-lengths; see Prater et al. 1977, Cramp & Simmons 1983, Boere et al. 1984 for details), birds wintering in The Netherlands and Great Britain (except those mentioned previously) may breed in Canada, Greenland or Russia (Boere et al. 1984, Nicoll et al. 1988, Summers et al. 1988), whereas those wintering in northern Norway are considered to be Russian breeders (Summers et al. 1990, Summers 1994). If Russian birds occur in the North Sea area, it is likely that at least some of them migrate

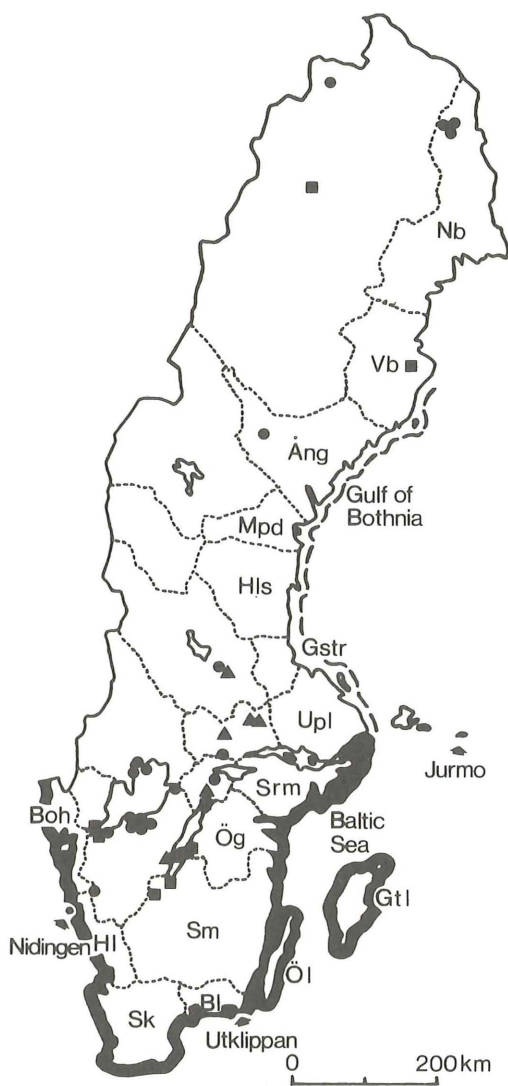


Figure 1. Map of Sweden showing: i) the provinces, ii) the bird observatories at Nidingen, Utklippan and Jurmo, iii) the winter distribution of Purple Sandpipers (thick line: regular wintering site, dashed line: wintering may occur during warm winters; SOF 1990, this study), and iv) all reported inland observations of Purple Sandpipers outside the breeding area between 1965 and 1992 ( $n = 35$ , single birds, except three observations of two birds and one observation of three birds). Circles: sighting made in autumn (9 September–27 November), squares: winter (2 December–14 March), triangles: spring (19 April–15 May).

*Karta som visar: i) Sveriges landskap, ii) fågelstationerna vid Nidingen, Utklippan och Jurmo, iii) vinterutbredningen av skärnsnäppa (kraftig linje: regelbunden övervintring, streckad linje: övervintring kan förekomma under milda vintrar; SOF 1990, denna studie) och iv) alla rapporterade inlandsobservationer av skärnsnäppa utanför häckningsområdet 1965–1992 ( $n=35$ , enstaka fåglar förutom fyra fynd av 2–3 ex.). Cirklar: observationer under hösten (9 september–27 november), kvadrater: vinterfynd (2 december–14 mars), trianglar: vårfynd (19 april–15 maj).*

ringing data, we here examine population size, migration and origin of Purple Sandpipers wintering in Sweden. We also discuss possible migration routes and origins of birds wintering in other parts of NW Europe.

## Material and methods

All reported observations of Purple Sandpipers outside the breeding areas between 1965 and 1992 were obtained from the regional ornithological societies in the 25 provinces of Sweden (see Figure 1). Also, Purple Sandpipers were regularly counted in 1967–1991 during surveys of seabirds and waterfowl on the Swedish west coast (i.e. in the provinces of Bohuslän [Boh] and Halland [HI]; Figure 1). These surveys were performed three times each year (mid January, March and November, respectively) along five standardized boat-routes in the outer archipelago (mean route length=109 km, s.d.=11 km; see Pehrsson 1990, Pehrsson et al. 1990, Johansson et al. 1997 for further details). Survey data and reported observations of wintering birds were used to estimate the size of the Swedish wintering population (based on maximum numbers recorded at each site).

Timing of migration was only investigated in provinces where local movements of wintering birds do not occur, i.e. outside the regular wintering areas (SOF 1990, see also Figure 1). To obtain comparable data, observations of migrating birds in adjacent provinces with few records were pooled.

through Sweden and along the Gulf of Bothnia and the Baltic Sea during autumn, as this route is used by many other species of the genus *Calidris* (Wilson et al. 1980, Cramp & Simmons 1983, Morrison 1984). Should such a migration route exist, it is important for the understanding of the migration and breeding origin of Purple Sandpipers wintering in different parts of western Europe. Furthermore, it may shed light on the migration system of the species in general.

Based on long-term counts along the Swedish west coast, sightings in other parts of the country and

Table 1. Estimated maximum numbers of wintering Purple Sandpipers in the Swedish provinces based on observations between 1965 and 1992.

*Maximalt antal övervintrande skärsnäppor i de svenska landskapen beräknat på observationer under åren 1965–1992.*

Province <i>Landskap</i>	No. of birds <i>Antal fåglar</i>
Skåne (Sk)*	120
Blekinge (Bl)	75
Öland (Öl)	30
Gotland (Gtl)	150
Halland/Bohuslän (Hl/Boh)	1500
Uppland (Upl)	25
Södermanland (Srm)	100
Total <i>Totalt</i>	2000

\* Abbreviations as in Figure 1.

\* *Förkortningar som i Figur 1.*

A local population was studied in detail at Nidingen, a small island (1000 m x 300 m) about 10 km off the Swedish west coast (Figure 1). The Nidingen Bird Observatory was usually occupied from mid March until early November each year, and the staff almost daily counted the number of Purple Sandpipers present on the island. Mean maximum number of birds between 1980 and 1996 was 195 (s.d.=73, n=17 years). Most birds remained at Nidingen and on nearby skerries during the entire winter (Hake 1996). From April 1980 to November 1996, 883 birds were caught in walk-in traps placed on seaweed banks. Birds were ringed and aged according to the colouration of the inner median coverts (Prater et al. 1977). From 1986, almost all captured birds were also ringed with individual colour-combinations (n=470).

Between 1988 and 1996, several birds ringed at Swedish wintering grounds were recorded in Svalbard during the breeding season, and birds ringed on Svalbard were also sighted along the Swedish west coast (see below). Ringing data from Svalbard, collected during the breeding seasons of 1986–1988 and 1993, were therefore included in the analyses. In total, 92 birds were captured at Ny Ålesund (78°55'N/11°56'E) and Longyearbyen (78°13'N/15°38'E) during June–August. Birds were caught with mist-nets and a clap-net trap when foraging in estuaries, or when tending nests or young. Most captured birds were ringed with individual colour-combinations (n=55). Only breeding birds were sexed (n=41),

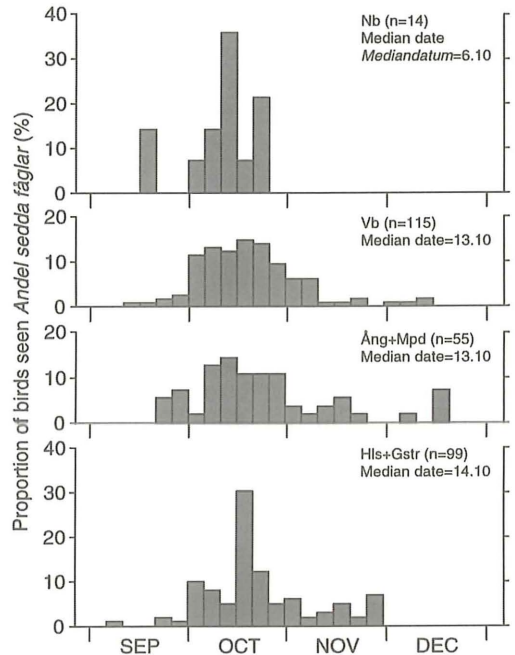


Figure 2. Timing of migration of Purple Sandpipers along the Gulf of Bothnia during autumn. Observations are grouped into five-days periods. Number of birds in each province within parenthesis (abbreviations as in Figure 1, pooled data from 1965–1992).

*Observationer av sträckande skärsnäppor utmed Bottenhavet under hösten. Observationerna är grupperade i femdagersperioder. Antalet fåglar i varje landskap inom parantes (förkortningar som i Figur 1, sammanslagna data från 1965–1992).*

assuming that the female was the larger and longer-billed bird in each pair (e.g. Prater et al. 1977, Cramp & Simmons 1983). Since females usually desert the brood soon after hatching (Bengtson 1970, Pierce 1997), a single parent tending chicks was assumed to be the male.

Data on birds captured at the Baltic Sea were obtained from the local bird observatories Utklippan, SE Sweden, and Jurmo, SW Finland, respectively (Figure 1). At all sites, bill-length was measured with vernier callipers to the nearest 0.1 mm. Since Purple Sandpiper populations differ in biometrics (e.g. Prater et al. 1977, Boere et al. 1984), we used differences in bill-lengths to examine whether different populations winter in Sweden. The analysis was done on bill-length data only, as other size measurements (e.g. wing-length) were not recorded at all sites.

Table 2. Data on all sightings and recoveries of Purple Sandpipers ringed on Nidingen between April 1980 and November 1996. Age classes (EURING codes): 2 = age unknown, 3 = first autumn, 4 = second autumn or older, 5 = first spring, 6 = second spring or older. Bill-lengths are given in mm (total number of birds ringed = 883, also see Figure 3).

Ringling date <i>Ringmärkt</i>	Age <i>Ålder</i>	Bill <i>Näbb</i>	Date and site of recovery <i>Datum och plats för återfyndet</i>
18.04.80	6	36.0	20.05.86 Eckerö, Archipelago of Åland, Finland (60.17N/19.12E)
07.05.80	2	29.0	12.04.82 Oostende, West-Vlaanderen, Belgium (51.13N/02.55E)
20.04.81	5	29.9	24.02.96 Hendon, Sunderland, England
29.04.81	5	34.0	18.02.82 Haviksanden, Farsund, Vest-Agder, Norway (58.04N/06.44E)
18.05.81	6	31.0	00.02.82 Oldeog, Ostfriesische Inseln, Germany (53.46N/08.00E)
06.11.81	4	28.5	07.01.82 Leeuwarden, Friesland, The Netherlands (53.12N/05.49E)
11.11.81	3	28.5	25.12.81 Horseklint, Tornen, Fynshoved, Fyn, Denmark (55.37N/10.37E)
10.05.82	6	33.5	17.02–15.03.85 Zuidpier, Ijmuiden, The Netherlands (52.28N/04.38E)
14.05.82	6	29.0	15.03.85, 18.03.86 and 22–25.01.87 Zuidpier, Ijmuiden, The Netherlands
12.05.83	6	27.0	28.02–06.04.85 Zuidpier, Ijmuiden, The Netherlands
02.05.84	5	33.0	17–21.03.85 Landguard Point, Felixstowe, Suffolk, England (51.56N/01.20E)
06.04.85	5	33.1	16–17.09.88 Longyearbyen, Svalbard (78.13N/15.38E)
03.11.85	3	29.5	07.04.86 Bottsand, Schleswig-Holstein, Germany (54.25N/10.16E)
28.12.85	3	30.5	12–16.02.91 Lossiemouth, Grampian Region, Scotland (57.44N/03.18W)
31.12.85	3	29.0	11.04.86 Ness Point, Lowestoft, Suffolk, England (52.29N/01.46E)
13.04.86	5	31.5	29.07–08.08.88 Russehamna, Bear Island (74.25N/19.15E)
13.04.86	6	30.0	01–08.03.87 The Wash, Heacham, Norfolk, England (52.54N/00.27E)
19.04.86	5	30.8	13.12.86 Archipelago of Hartsö*, Sweden (58.40N/17.35E)
20.04.87	5	29.7	21.07.92 Bjørndalen, Svalbard (78.12N/15.17E)
01.05.87	5	31.4	11.12.88 Siurunmaa, Sodankylä, Finland (67.27N/26.51E)
08.05.89	5	32.1	31.07.89 Gipsvika, Svalbard (78.26N/16.27E)
24.03.90	5	33.0	13.07.91 Bockfjorden, Svalbard (79.30N/14.30E)
22.03.91	6	33.2	23–24.04.94 and 16–22.04.95** Archipelago of Hartsö*, Sweden
03.05.91	5	29.0	06–09.06.93 Longyearbyen, Svalbard
16.03.93	5	27.6	27.08.94 Flinholmen, Ekmanfjorden, Svalbard
17.03.93	5	31.9	06.06.93 Longyearbyen, Svalbard
17.03.93	6	31.9	13.03.94 Tynemouth, Newcastle, England
20.03.93	6	30.0	13.06.93 Longyearbyen, Svalbard
09.05.94	2	32.0	23.09.94 Longyearbyen, Svalbard
09.05.94	2	31.0	20.07.95 Longyearbyen, Svalbard
–***	2	–	17.11–01.12.96 Archipelago of Hartsö*, Sweden

\* Situated in province "Srm" (see Fig. 1).

\* *Beläget i Södermanland.*

\*\* This bird was seen wintering in Nidingen area 1993/94, 1994/95 and 1995/96.

\*\* *Denna individ övervintrade vid Nidingen 1993/94, 1994/95 och 1995/96.*

\*\*\* One of six possible birds, ringed between 20.04.81 and 22.03.96.

\*\*\* *En av sex möjliga fåglar som ringmärktes mellan 20.04.81 och 22.03.96.*

## Results

Based on maximum numbers of birds seen at each regular winter site in the different Swedish provinces between December and mid April 1965–1992, the size of the wintering population was estimated at 2000 birds (Table 1). About 75% were found on skerries and small islands in the outer archipelago off the west coast, and the remaining birds were

found at similar sites and at rocky shores along the south and east coast (Table 1, Figure 1).

Observations of Purple Sandpipers in non-wintering areas confirmed a migration route along the Swedish east coast, both during autumn and spring. In autumn, migration along the Gulf of Bothnia mainly took place in October, although some movements also seemed to occur in late November and December (Figure 2). Observations in the northern

Samtliga observationer och kontroller av skärsnäppor som ringmärkts på Nidingen mellan april 1980 och november 1996. Åldersklasser enligt EURING standard: 2 = obestämd ålder, 3 = första höst (10), 4 = andra höst eller äldre (2+), 5 = första vår (20), 6 = andra vår eller äldre (3+). Näbblängder är angivna i mm (antalet ringmärkta fåglar totalt = 883, se även Figur 3).

---

Details of recovery  
Återfyndsdetaljer

---

Colour-rings read through telescope *Färgringar avlästa med tubkikare*  
Controlled by ringer *Kontrollerad av ringmärkare*  
Colour-rings read through telescope *Färgringar avlästa med tubkikare*  
Dead, leg and ring found *Död, benet och ringen hittade*  
Dead for at least a week *Död i minst en vecka*  
Found dying *Hittad döende*  
Dead, no details *Död, inga detaljer*  
Ringnumber read through telescope *Ringnumret avläst med tubkikare*  
Ringnumber read through telescope *Ringnumret avläst med tubkikare*  
Ringnumber read through telescope *Ringnumret avläst med tubkikare*  
Ringnumber read through telescope *Ringnumret avläst med tubkikare*  
Colour-rings read through telescope *Färgringar avlästa med tubkikare*  
Controlled by ringer *Kontrollerad av ringmärkare*  
Controlled by ringer *Kontrollerad av ringmärkare*  
Colour-rings read through telescope *Färgringar avlästa med tubkikare*  
Colour-rings read through telescope *Färgringar avlästa med tubkikare*  
Colour-rings read through telescope *Färgringar avlästa med tubkikare*  
Colour-rings read through telescope *Färgringar avlästa med tubkikare*  
Colour-rings read through telescope *Färgringar avlästa med tubkikare*  
Killed by car in the middle of the night *Påkörd av bil mitt i natten*  
Colour-rings read through telescope *Färgringar avlästa med tubkikare*  
Colour-rings read through telescope *Färgringar avlästa med tubkikare*  
Colour-rings read through telescope *Färgringar avlästa med tubkikare*  
Ringnumber read through telescope *Ringnumret avläst med tubkikare*  
Colour-rings read through telescope *Färgringar avlästa med tubkikare*  
Colour-rings read through telescope *Färgringar avlästa med tubkikare*  
Colour-rings read through telescope *Färgringar avlästa med tubkikare*  
Colour-rings read through telescope *Färgringar avlästa med tubkikare*  
Colour-rings read through binoculars *Färgringar avlästa med handkikare*  
Colour-rings read through telescope *Färgringar avlästa med tubkikare*  
Colour-rings read through telescope *Färgringar avlästa med tubkikare*

---

parts of the Gulf of Bothnia in May (n=5 birds), spring sightings in the Baltic Sea of birds ringed at Nidingen (Table 2), and one recovery at Nidingen of a bird previously ringed at Utklippan in May (Table 3), showed that Purple Sandpipers migrate along this route also during spring (Figure 3). Furthermore, several inland observations, mainly in May (15% of all records) and October (32%), but also during December-March (26%), showed that Purple Sand-

pipers fly across Sweden during migration as well as in winter (Figure 1).

The autumn migration along the east coast coincided with the arrival of birds to Nidingen, where numbers increased in October and November (Figure 4). In spring, most birds left Nidingen in May, but some were still present in early June. The pattern of occurrence also indicated that some birds used the island as a stopover-site in spring (see Figure 4).

Table 3. Data on sightings and recoveries in Nidingen area 1980–1996 of birds ringed elsewhere. Age classes (EURING codes): 3 = first autumn, 4 = second autumn or older, 5 = first spring.

Ringling date and site <i>Datum och plats för ringmärkningen</i>	Age <i>Ålder</i>	Bill <i>Näbb</i>
24.10.83 Donna Nook, Lincolnshire, England (53.28N/00.10E)	4	37.0
24.10.83 Donna Nook, Lincolnshire, England*	4	
02.11.90 Langenwerder, Wismar, Germany (54.02N/11.30E)	3	26.7
02.11.90 Langenwerder, Wismar, Germany*	3	
14.05.92 Utklippan, Blekinge, Sweden (see Fig.1)	5	30.0

\* Same bird as above.

\* *Samma fågel som föregående.*

Recoveries and sightings of Purple Sandpipers ringed at Nidingen suggested that these birds used at least two different migration routes. Some birds migrated along the Swedish east coast and across northern Finland, and others used a route along the Norwegian and Swedish west coast (Table 2, Figure 3). Several records along the coasts of the southern parts of the North Sea (Denmark, Germany, The Netherlands, Belgium and England) showed that their wintering range, at least in some years, also included this area (Table 2, Figure 3). Also, four birds ringed in Germany or England were later sighted at Nidingen (Table 3).

Eleven sightings of birds ringed at Nidingen supported that at least a part of this population breeds in the Svalbard area (Table 2, Figure 3). Sightings of birds ringed at Svalbard confirmed the connection to the Swedish west coast, as well as the migration route along the Norwegian coast. Furthermore, they implied a wide wintering range of Svalbard breeders, covering a large part of the Swedish and Norwegian west coasts, and also the coasts of northern Norway and Scotland (Table 4, Figure 3).

The bill-length distribution of birds caught at Nidingen suggested two peaks at about 29.0 mm and 33.0 mm, but the distribution had extended tails in both ends (Figure 5). Due to the complexity of the frequency distribution, it was not possible to estimate mean and standard deviation of the different modes with the graphical method used by some other workers (e.g. Atkinson et al. 1981, Nicoll et al. 1988). At the Baltic Sea, captures were made in October (2), November (5), December (21) and May (6), and bill-length varied considerably among these birds (Figure 5). For birds caught on Svalbard, the distribution seemed to consist of two distinct peaks (Figure 5). Mean bill-lengths were 28.2 mm (s.d.=1.0, range: 26.6–30.4 mm, n=26) and 32.5 mm (s.d.=1.0, range: 30.8–34.4 mm, n=15) for males and females,

respectively, which is close to the values of Nicoll et al. (1991), who reported 28.1 mm (s.d.=1.0) for males and 32.9 mm (s.d.=1.0) for females.

We found that bills of individuals ringed at Nidingen during their first autumn (October–November) and recaptured the following spring (March–June) or later, had grown significantly (mean difference=0.24 mm, s.d.=0.36, n=29, t=3.57, p<0.002, paired t-test). There was, however, no age-dependent bill-length difference in birds caught during their first spring and later recaptured as adults (mean difference=0.05 mm, s.d.=0.72, n=70, t=0.56, n.s.). When comparing bill-length distribution between Nidingen and Svalbard, we therefore excluded birds caught during their first autumn at Nidingen, as only birds with full-grown bills were present at Svalbard. Birds were, however, not aged at Jurmo and Utklippan, and bill-lengths of all Purple Sandpipers ringed at Nidingen were therefore compared with those from the Baltic Sea.

A comparison of the bill-length distribution at the different sites showed no significant difference between Nidingen and Baltic Sea birds (Kolmogorov-Smirnov test: D=0.17, n=650 and 34, respectively, n.s.), whereas the distribution at Svalbard was different from the two other sites (Nidingen–Svalbard: D=0.17, n=596 and 92, respectively, p<0.05; Svalbard–Baltic Sea: D=0.28, n=92 and 34, respectively, p<0.05).

## Discussion

Although the estimate of 2000 wintering Purple Sandpipers is based on maximum numbers, it is likely that this figure is too low. Most birds inhabited small islands and skerries in outer archipelagos, and there are several such sites in Sweden which are rarely visited by ornithologists. There is, however, no doubt that the Swedish wintering population is



Samtliga observationer och kontroller gjorda på Nidingen 1980–1996 av skärnsnäppor ringmärkta på andra platser. Åldersklasser enligt EURING standard: 3 = första höst (10), 4 = andra höst eller äldre (2+), 5 = första vår (20).

Date and details of recovery

Datum och detaljer för återfynd

02.05.84 Controlled by ringer *Kontrollerad av ringmärkare*

09.03–19.04.87 Ringnumber read through telescope *Ringnumret avläst med tubkikare*

20.03.91 Controlled by ringer *Kontrollerad av ringmärkare*

20.03–03.04.91 and 06.01.94 Colour-rings read through telescope *Färgringar avlästa med tubkikare*

09.04.96 Controlled by ringer *Kontrollerad av ringmärkare*

small compared to some other populations in NW Europe. For example, Summers et al. (1990) estimated that 18000 birds winter within a relatively limited area in northern Norway, supporting Alerstam's (1982) suggestion that several hundred thousand birds winter along the Norwegian coasts.

At least two populations of Purple Sandpipers seem to occur at the Swedish wintering grounds. Several sightings and recoveries of birds ringed at Nidingen showed that part of the wintering population originates from Svalbard. We found, however, that the bill-length distribution differed significantly between Nidingen and Svalbard birds. Thus, even if most Nidingen birds had bill-lengths similar to Svalbard breeders, several had bills longer than the maximum measurement recorded at Svalbard (Løvenskiold 1954, Bengtson 1975, Nicoll et al. 1991, this study). Since females have longer bills than males (e.g. Prater et al. 1977, Cramp & Simmons 1983), such birds should be females of a more long-billed population. Consequently, as the overlap in bill-length between males and females from Svalbard is small (Nicoll et al. 1991, this study), birds in the overlap zone of the Nidingen distribution (about 31.0 mm) may be long-billed males (see Figure 5).

There were also a few birds with bills shorter than the minimum measurement recorded for birds captured at Svalbard, possibly males from a population with very short bills. The only birds with bills shorter than 25 mm are males of the population breeding in southern Norway (Atkinson et al. 1981, Nicoll et al. 1988). These birds normally winter within a limited area in eastern Scotland and NE England (Atkinson et al. 1981, Rae et al. 1986) but sometimes occur elsewhere, particularly during autumn migration (Boere et al. 1984, Dierschke 1995). Thus, they probably do not winter regularly in Sweden.

We also found that Purple Sandpipers wintering in Sweden seem to use at least two different migration

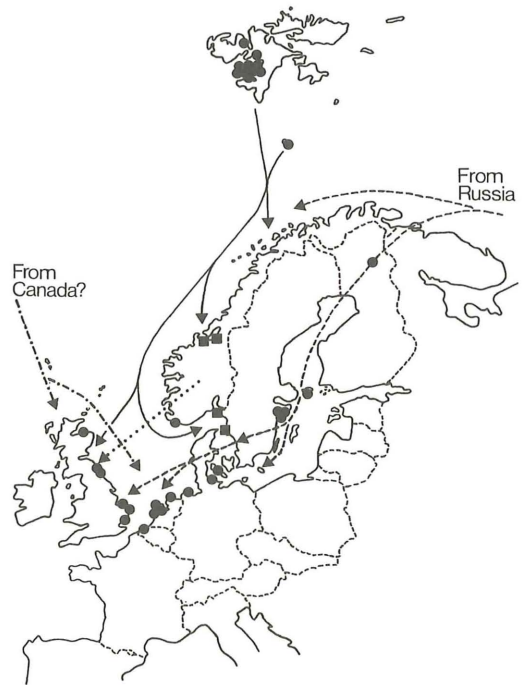


Figure 3. Map of north-western Europe showing all sightings and recoveries of Purple Sandpipers ringed at Nidingen (circles) and Svalbard (squares, see Tables 2 and 4). Possible migration routes are indicated by lines of different types for the different populations (additional data from Atkinson et al. 1981, Boere et al. 1984, Nicoll et al. 1988, Summers et al. 1990).

Karta över nordvästra Europa som visar alla observationer och kontroller av skärnsnäppor ringmärkta på Nidingen (cirklar) och Svalbard (kvadrater, se Tabell 2 och 4). Tänkbara flyttningvägar indikeras med olika linjer för de olika populationerna (data även från Atkinson m.fl. 1981, Boere m.fl. 1984, Nicoll m.fl. 1988, Summers m.fl. 1990).

Table 4. Data on sightings of Purple Sandpipers ringed on Svalbard, and sightings and recoveries made on Svalbard of birds ringed elsewhere (also see Fig. 3). Age classes (EURING codes): 1 = nestling, 2 = age unknown, 3 = second spring or older. All sighted birds could not be identified, as some had seasonal colour combinations only.

Ringed <i>Ringmärkt</i>	Age <i>Ålder</i>	Date and site of recovery <i>Datum och plats för återfyndet</i>
1987 Ny Ålesund	-	18.12.88 Bolleskären, Hönö, Archipelago of Göteborg (54.31N/11.39E)
1988 Adventdalen	1	12.03.89 Malvik beach, Trondheim, Norway (63.26N/10.41E)
1988 Longyearbyen	-	22–23.03.89 Vinge, Skatval, Trøndelag, Norway (63.30N/10.47E)
1988 Longyearbyen	-	18.03.90 Vinge, Skatval, Trøndelag, Norway*
1988 Longyearbyen	6	06.11.93 Segelskären, Archipelago of Koster, Sweden (58.47N/10.59E)
1993 Gypsdalen**	6	Spring <i>vår</i> 1994-spring <i>vår</i> 1996 Nidingen area <i>Nidingeområdet</i>

\* Possibly the individual seen at this site 22–23.03.89

\* *Möjligan samma individ som sågs här 22–23.03.89*

\*\* (Ron Summers in litt.).

\*\* (*Ron Summers i brev*).

\*\*\* Controlled at the same site 17.10.92 and also seen here during the winter 1993/94 (Karl-Birger Strann in litt.).

\*\*\* *Kontrollerad på samma plats 17.10.92 och även sedd här under vintern 1993/94 (Karl-Birger Strann i brev)*.

routes. Observations of ringed birds showed that Svalbard breeders mainly migrate along the west coast of Norway and Sweden. In addition, the autumn migration along the Gulf of Bothnia and across Sweden, coinciding with the arrival of birds at the Swedish west coast, suggested an eastern origin of other wintering birds. This was also supported by recoveries and sightings of birds ringed at Nidingen

(see Table 2), as well as the difference in bill-length distribution between birds caught in the Baltic Sea and those breeding at Svalbard, with more long-billed birds occurring along the coasts of the Baltic Sea. For example, the bird ringed at Nidingen, seen on migration in the archipelago of Åland (Table 2, Figure 3), had a bill-length (36.0 mm) that was well outside the range recorded for birds breeding at Svalbard.

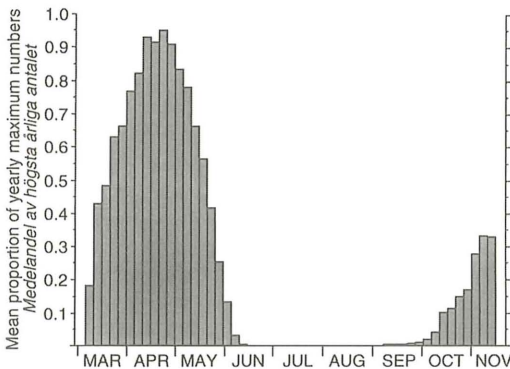


Figure 4. Relative occurrence of Purple Sandpipers at Nidingen between March and November 1980–1996, expressed as mean proportions of yearly maximum numbers, observed within five-days periods (number of years ranging from 3 to 17, depending on if the bird observatory was occupied or not).

*Relativ förekomst av skärsnäppa vid Nidingen mellan mars och november 1980–1996, beräknad som medelandel av det högsta årliga antalet. Observationerna är grupperade i femdagarsperioder (3–17 år, beroende på om fågelstationen var bemannad eller inte).*

Long-billed populations of Purple Sandpipers are known from three breeding areas: Canada, Iceland and the Taymyr Peninsula (Atkinson et al. 1981, Boere et al. 1984, Morrison 1984). Ringing recoveries suggest that Canadian birds, which may winter in Germany, The Netherlands and northern Britain, migrate through Iceland (Boere et al. 1984, Nicoll et al. 1988, Dierschke 1995), whereas Icelandic breeders are resident (Summers et al. 1988). Thus, the long-billed birds wintering in Sweden should originate either from Canadian breeding grounds or from the Taymyr area. Since they seem to migrate across northern Finland and along the Swedish east coast, it is likely that they originate from Taymyr. The study of Tatarinkova (1977), who caught birds with very long bills (some  $\geq 37$  mm) on migration through the Murmansk area, seems consistent with this conclusion. However, the possibility of Canadian birds occurring at the Swedish wintering grounds cannot be ruled out (cf. Gudmundsson & Lindström 1992 for Sanderling *C. alba*).

Some Purple Sandpipers wintering in SE England, Germany and The Netherlands have bill-lengths

Samtliga observationer av skärsnäppor som ringmärkts på Svalbard, samt observationer och återfynd gjorda på Svalbard av fåglar som ringmärkts på andra platser (se även Fig. 3). Åldersklasser enligt EURLING standard: 1 = bounge (00), 2 = obestäm d ålder, 3 = första höst (10), 6 = andra vår eller äldre (3+). Alla fåglar kunde inte bestämmas till individ, eftersom några av de observerade endast var försedda med säsongsfärger.

Details of recovery  
Återfyndsdetaljer

Colour-rings read through binoculars *Färgringar avlästa med handkikare*  
Leg flag seen through telescope *Benflagga sedd med tubkikare*  
Leg flag seen through telescope *Benflagga sedd med tubkikare*  
Leg flag seen through telescope *Benflagga sedd med tubkikare*  
Colour-rings read through telescope *Färgringar avlästa med tubkikare*  
Ringnumber read through telescope *Ringnumret avläst med tubkikare*

similar to the long-billed birds captured at Nidingen. As mentioned above, others workers (Boere et al. 1984, Nicoll et al. 1988, Dierschke 1995) have suggested that these birds originate from Canadian or Russian breeding grounds. The spring peak in numbers at Nidingen (see Figure 4) and the many sightings and recoveries of birds in the North Sea area, could imply that Purple Sandpipers use the Swedish west coast as a stopover-site on migration in late April and May. Local movements and resumed migration may, however, account for most of these patterns. Between autumn arrival and early spring, birds wintering in the Nidingen area usually forage on skerries and small islands close to Nidingen. In late March and early April, they move to Nidingen, where they utilize the rich food production of the seaweed banks before northbound migration in May-June (Hake 1996). Moreover, Nidingen birds were only found along the coasts of the southern North Sea in cold winters (M. Hake et al. in prep.). Several of these birds returned to Nidingen within the same wintering season, suggesting that such movements were temporary and probably due to severe weather conditions at the Swedish wintering grounds. Anyhow, it seems likely that birds from eastern breeding grounds (Russia) occur in the North Sea area at least during some winters (cf. Boere et al. 1984, Nicoll et al. 1988).

Resumed migration may also explain the occurrence of late migration in November-December along the Gulf of Bothnia (see Figure 2). These birds might have failed in wintering further north, trying to

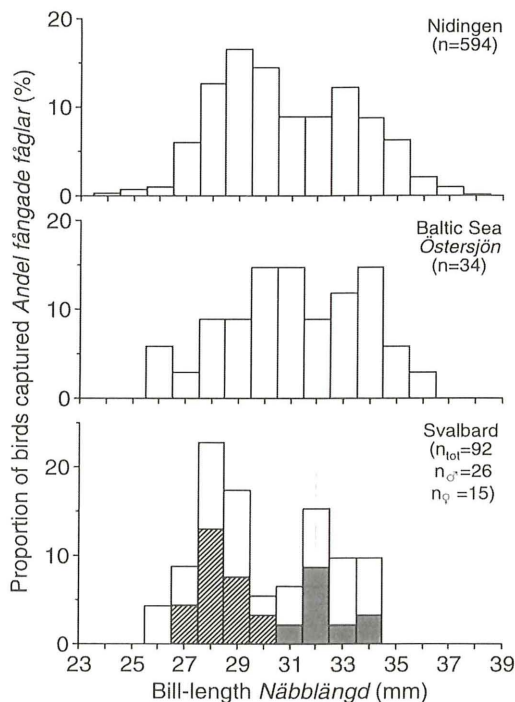


Figure 5. Bill-length distribution of Purple Sandpipers captured at Nidingen, Svalbard and the Baltic Sea (Jurmo and Utklippan). For Svalbard, the numbers of sexed birds are indicated by hatched (males) and shaded (females) areas.

*Näbblängdsfördelning hos hos skärsnäppor fångade vid Nidingen, Svalbard och Östersjön (Utklippan och Jurmo). För Svalbard anges antalet könsbestämda fåglar med streckning (hannar) respektive skuggning (honor).*

escape deteriorating foraging conditions along the Arctic Sea coast. The bird ringed at Nidingen, recovered in northern Finland in December (Table 2, Figure 3), supports the occurrence of late migration, as well as an eastern origin of birds using this route.

For birds breeding at Svalbard, several sightings at the Swedish west coast and in the Trondheim area, and observations of birds ringed in Scotland and in the Tromsø area, northern Norway (Table 4), suggest that the wintering range of these birds may cover the entire Norwegian and Swedish west coasts, as well as parts of northern Great Britain (see Figure 3). Summers et al. (1990) concluded that Purple Sandpipers wintering in the Tromsø area almost exclusively originate from breeding grounds in NW Russia, but obviously Svalbard birds also winter there. Different populations may thus overlap in their wintering ranges, as found in this and other studies (Atkinson et al. 1981, Boere et al. 1984, Nicoll et al. 1988, Dierschke 1995).

To summarize, the Swedish wintering population of Purple Sandpipers originates from breeding grounds at Svalbard and probably also from the Taymyr Peninsula. Conclusions regarding the eastern origin of long-billed birds are, however, based on bill-lengths and sightings of few individuals. Moreover, data on biometrics of Purple Sandpipers breeding in some areas, e.g. in Canada and Russia, are still scarce (Prater et al. 1977, Cramp & Simmons 1983, Boere et al. 1984). Further studies of the seasonal occurrence and distribution of individuals with different measurements should therefore be useful in determining the true winter distribution and origin of the long-billed population.

### Acknowledgements

We are indebted to Olof Pehrsson for providing census data on wintering Purple Sandpipers. We also thank the regional ornithological societies in Sweden for observational data, and the staff at Nidingen Bird Observatory for their enthusiastic work in ringing and observing Purple Sandpipers on the island. Veijo Venskä and Rolf Larsson kindly provided bill-length data on birds ringed at Jurmo and Utklippan, respectively. Åke Lindström, Paul-Eric Jönsson, Ron Summers and an anonymous referee suggested improvements to the manuscript. Raimo Neergaard and Jon Swenson commented on an earlier version of this paper. The study was supported by Stiftelsen YMER-80 for Swedish Polar Research (grants to M. Hake).

### References

- Alerstam, T. 1982. *Fågelflyttning*. Signum, Lund.
- Atkinson, N. K., Davies, M. & Prater, A. J. 1978. The winter distribution of Purple Sandpipers in Britain. *Bird Study* 25:223–228.
- Atkinson, N. K., Summers, R. W., Nicoll, M. & Greenwood, J. J. D. 1981. Population, movements and biometrics of the Purple Sandpiper *Calidris maritima* in eastern Scotland. *Ornis Scand.* 12:18–27.
- Bengtson, S.-A. 1970. Breeding behaviour of the Purple Sandpiper *Calidris maritima* in West Spitsbergen. *Ornis Scand.* 1:17–25.
- Bengtson, S.-A. 1975. Observasjoner av hekkebiologien hos fjæreplytt *Calidris maritima* på Svalbard. *Fauna* 28:81–86.
- Boere, G., Roselaar, K. & Engelmoer, M. 1984. The breeding origins of Purple Sandpipers *Calidris maritima* present in the Netherlands. *Ardea* 72:101–109.
- Clark, N. & Clark, J. 1984. Recent recoveries of waders ringed in Britain and Ireland. *Wader Study Group Bull.* 41:28–31.
- Cramp, S. & Simmons, K. E. L. (eds). 1983. *The Birds of the Western Palearctic*. Vol. 3. Oxford University Press, Oxford.
- Dierschke, V. 1995. Die Brutheimat der auf Helgoland überwinternden Meerstrandläufer (*Calidris maritima*). *Die Vogelwarte* 38:46–51.
- Folkestad, A. D. 1975. Wetland bird migration in central Norway. *Ornis Fennica* 52:40–56.
- Gudmundsson, G. A. & Lindström, Å. 1992. Spring migration of Sanderlings *Calidris alba* through SW Iceland: Wherefrom and where to? *Ardea* 80:315–326.
- Hake, M. 1996. Skärsnäppans *Calidris maritima* flyttning och övervintring. *Meddelande från Getteröns fågelstation* 35:12–21.
- Johansson, O. C., Blomqvist, D. & Pehrsson, O. 1997. *Värdefulla rast- och övervintringsområden för sjöfåglar på Västkusten*. Länsstyrelsen i Göteborgs och Bohus län, miljöavdelningen, publikation 1997:4.
- Løvenskiöld, H. L. 1954. *Studies on the avifauna of Spitsbergen*. Norsk Polarinstitutt Skrifter 103, Oslo.
- Meininger, P. L. 1977. Resultaten van een vogeltelling langs de Nederlandse en Belgische Noorzeekust in januari 1977. *Watervogels* 2:79–84.
- Morrison, R.I.G. 1984. Migration systems of some new world shorebirds. Pp. 125–202 in *Behavior of Marine Animals*. Vol. 6 (Burger, J. & Olla, B.L. eds). Plenum Press, New York.
- Nicoll, M., Rae, R., Summers, R. W., Strann, K.-B. & Brockie, K. 1991. The biometrics of Norwegian and Svalbard Purple Sandpipers *Calidris maritima*. *Ring. Migr.* 12:67–71.
- Nicoll, M., Summers, R. W., Underhill, L. G., Brockie, K. & Rae, R. 1988. Regional, seasonal and annual variations in the structure of Purple Sandpiper *Calidris maritima* populations in Britain. *Ibis* 130:221–233.
- Pehrsson, O. 1990. Vilka miljöförändringar indikerar sjöfåglarna utmed västkusten? *Fauna och flora* 85:166–174.
- Pehrsson, O., Blomqvist, D. & Johansson, O. C. 1990. Ökad förekomst och förändrade rörelsemönster hos alkfåglar på svenska västkusten. *Fauna och flora* 85:175–177.
- Pierce, E. P. 1997. Sex roles in the monogamous Purple Sandpiper *Calidris maritima* in Svalbard. *Ibis* 139:159–170.

- Prater, A. J., Marchant, J. H. & Vourinen, J. 1977. *Guide to the Identification and Ageing of Holarctic Waders*. B.T.O. Guide 17. British Trust for Ornithology, Tring.
- Rae, R., Nicoll, M. & Summers, R. W. 1986. The distribution of Hardangervidda Purple Sandpipers outwith the breeding season. *Scot. Birds* 14:68–73.
- SOF. 1990. *Sveriges Fåglar*. 2:a uppl. Sveriges Ornitologiska Förening, Stockholm.
- Summers, R. W. 1994. The migration patterns of the Purple Sandpiper *Calidris maritima*. *Ostrich* 65:167–173.
- Summers, R. W., Corse, C. J., Nicoll, M., Smith, R. & Whitfield, D. P. 1988. The biometrics and wintering area of Icelandic Purple Sandpipers. *Ring. Migr.* 9:133–138.
- Summers, R. W., Strann, K.-B., Rae, R. & Heggås, J. 1990. Wintering Purple Sandpipers *Calidris maritima* in Troms county, northern Norway. *Ornis Scand.* 21:248–254.
- Tatarinkova, I. P. 1977. Sex-related, age-related and seasonal differences in the size and weights of *Calidris maritima maritima* Charadriiformes, Charadriidae. *Zool. Zh.* 56:1735–1736.
- Timmerman, G. 1938–39. *Die Vögel Islands* (3 vols). Isafoldarprentsmidja and Leiftur, Reykjavik.
- Wilson, J. R. 1982. The wintering of shorebirds in Iceland. *Wader Study Group Bull.* 36:16–19.
- Wilson, J. R., Czajkowski, M. A. & Pienkowski, M. W. 1980. The migration through Europe and wintering in West Africa of Curlew Sandpipers. *Wildfowl* 31:107–122.

## Sammanfattning

*Populationsstorlek, flyttningvägar och ursprung hos skärnsnåppor Calidris maritima övervintrande i Sverige*

Skärnsnäppan är unik bland Palearktiska vadare eftersom den övervintrar på kala skär och utmed klippiga havsstränder i de nordliga, tempererade delarna av västra Palearktis och östra Nearktis. I Europa förekommer de flesta övervintrande fåglarna i norra Norge, Storbritannien och på Island (t.ex. Alerstam 1982, Cramp & Simmons 1983). I Sverige påträffas skärnsnåppor främst på Västkusten under vintern (SOF 1990), men den övervintrande populationens utbredning och storlek i landet har inte blivit analyserad i detalj.

Skärnsnäppans flyttning är komplex och ofullständigt känd (Summers 1994). Fåglarna som häckar på Island tycks vara stannfåglar (Summers m.fl. 1988), och huvuddelen av populationen som övervintrar i nordöstra Storbritannien häckar i södra Norge (Atkinson m.fl. 1981, Rae m.fl. 1986). Ringmärkningsåterfynd och biometriska data (främst skillnader i näbb längd; se Prater m.fl. 1977) indikerar att skärnsnäpporna som övervintrar i övriga delar av Storbritannien och i Nederländerna härstammar från Kanada, Grönland eller Ryssland (Boere m.fl. 1984, Ni-

coll m.fl. 1988, Summers m.fl. 1988), medan de som förekommer vintertid i Nordnorge anses häcka i Ryssland (Summers m.fl. 1990, Summers 1994). Om skärnsnåppor från ryska häckningsområden övervintrar i länderna runt Nordsjön, är det troligt att åtminstone en del av dessa fåglar flyttar genom Sverige och utmed Bottenhavet och Östersjön under hösten (eftersom denna flyttning väg utnyttjas av flera andra *Calidris*-vadare; Wilson m.fl. 1980, Cramp & Simmons 1983, Morrison 1984). Information om en sådan flyttning väg är viktig för förståelsen av artens flyttning- och övervintringsstrategier.

I denna uppsats försöker vi klarlägga populationsstorlek, flyttning och troliga häckningsområden för de skärnsnåppor som övervintrar i Sverige. Vi diskuterar även tänkbara flyttning vägar och häckningsområden för de fåglar som övervintrar i andra delar av Nordvästeuropa.

## Material och metoder

Alla rapporterade observationer av skärnsnåppor utanför häckningsområdena 1965–1992 insamlades från de regionala rapportkommittéerna. Dessutom räknades övervintrande skärnsnåppor i samband med inventeringar av sjöfåglar på Västkusten under perioden 1967–1991. Inventeringarna gjordes längs standardiserade båtrutter i ytterskärgården i Bohuslän och Halland vid tre tillfällen varje år (januari, mars och november; se Pehrsson 1990, Pehrsson m.fl. 1990, Johansson m.fl. 1997 för ytterligare detaljer). Dessa data utgjorde underlag för skattningen av den totala svenska vinterpopulationen (baserat på högsta antalet sedda fåglar vid varje lokal).

De rapporterade observationerna användes även till att undersöka artens flyttning genom landet. Flyttning rörelser analyserades dock endast i de landskap som ligger utanför artens normala övervintringsområde (se Figur 1).

En lokal övervintrande population studerades i detalj på ön Nidingen, belägen ca 10 km utanför kusten i norra Halland (se Figur 1). Nidingens Fågelstation var som regel bemannad från mitten av mars till början av november varje år, och stationspersonalen räknade nästan dagligen antalet skärnsnåppor på ön. Totalt ringmärktes 883 fåglar (470 även med individuella färgningskombinationer) på Nidingen under perioden 1980–1996. De flesta av de ringmärkta fåglarna åldersbestämdes med hjälp av dräktkaraktärer (se Prater m.fl. 1977).

Mellan 1988 och 1996 påträffades flera Nidingenmärkta fåglar på Svalbard under häckningssäsongen, och flera individer observerades även vid Öster-

sjön (se nedan). Därför har vi även inkluderat ringmärkningsdata från dessa två områden i analyserna. På Svalbard märktes totalt 92 skärnsnäppor (55 med färgringar) 1986–1988 och 1993. Endast häckande fåglar könsbestämdes (med hjälp av biometriska data och/eller beteende; se t.ex. Prater m.fl. 1977, Pierce 1997). Data på skärnsnäppor fångade vid Östersjön erhöles från fågelstationerna vid Utklippan (Blekinge) och Jurmo (sydvästra Finland; Figur 1).

På samtliga fyra platser mättes näbblängden hos de fångade fåglarna med skjutmått, och vi har använt skillnader i näbblängd för att undersöka om olika populationer av skärnsnäppor övervintrar i Sverige (se t.ex. Prater m.fl. 1977, Boere m.fl. 1984).

## Resultat och diskussion

Totalt beräknades ca 2000 skärnsnäppor övervintra i Sverige; de flesta (75%) förekom på kala skär och mindre öar i ytterskärgården på Västkusten (Tabell 1, Figur 1). Även om den beräknade populationsstorleken kan vara en underskattning (det finns mängder av till synes lämpliga områden i de svenska skärgårdarna som aldrig besöks av ornitologer), är det övervintrande beståndet i Sverige litet i jämförelse med populationer i andra delar av nordvästra Europa (se t.ex. Summers m.fl. 1990).

Observationer utanför häckningsområdena visade att skärnsnäppan flyttar utmed Bottenhavet och Östersjön under både vår och höst (Tabell 2 och 3, Figur 2). Flera observationer visade dessutom att arten sträcker över inlandet i Sverige (Figur 1). Flyttningen längs Bottenhavet (Figur 2) sammanföll med ankomsten av fåglar till Nidingen (Figur 4). Återfynd och observationer av skärnsnäppor ringmärkta på Nidingen indikerade att dessa fåglar utnyttjar åtminstone två olika flyttningvägar: dels över norra Finland och längs svenska östkusten, dels längs norska och svenska västkusten (Figur 3, Tabell 2). Flera fynd visade att övervintringsområdet för dessa fåglar vissa år även omfattar kusterna längs södra Nordsjön (Tabell 2 och 3, Figur 3). Fåglar från Nidingen påträffades vid södra Nordsjön dock endast under kalla vintrar, och flera av dem återvände senare samma vintersäsong till Nidingen (M. Hake opubl.). Detta antyder att sådana flyttningsrörelser var tillfälliga och förmodligen orsakade av försämrade väderförhållanden i det svenska övervintringsområdet. Återupptagen flyttning skulle även kunna förklara det sena sträcket av skärnsnäppor vid Botten-

havet under november–december (Figur 2). Detta sträck kan ha utgjorts av fåglar som tvingats överge mer nordligt belägna övervintringsområden (t.ex. vid Ishavskusten).

Elva avläsningar av skärnsnäppor ringmärkta på Nidingen visade att åtminstone en del av den svenska övervintrande populationen häckar på Svalbard (Tabell 2, Figur 3). Observationer av fåglar som märkts under häckningstid på Svalbard bekräftade sambandet med svenska västkusten, liksom att dessa fåglar följer en flyttningväg längs norska kusten. Återfyndsdata visar även på ett vidsträckt övervintringsområde för den häckande populationen på Svalbard (Tabell 4, Figur 3).

Vi fann även att frekvensfördelningen av näbblängder skiljde sig signifikant mellan fåglar fångade på Nidingen och Svalbard ( $p < 0.05$ , Kolmogorov-Smirnov test; Figur 5). Även om de flesta av Nidingens skärnsnäppor hade en näbblängd motsvarande den hos fåglar från Svalbardpopulationen, hade ett flertal individer en längre näbb än vad som har uppmätts på Svalbard (jmf. t.ex. Nicoll m.fl. 1991). Eftersom honor i genomsnitt har längre näbb än hanner (t.ex. Prater m.fl. 1977, Cramp & Simmons 1983), bör sådana fåglar vara honor från en mer långnäbbad population. Fåglar i överlapps-zonen i fördelningen från Nidingen (ca 31 mm) kan följaktligen vara långnäbbade hanner (se Figur 5).

Det fanns också en signifikant skillnad i näbblängdsfördelning mellan fåglar från Östersjön och Svalbard ( $p < 0.05$ ; Figur 5). Materialet från Östersjön var mer begränsat, men data antydde att även här förekom mer långnäbbade fåglar jämfört med på Svalbard. Som exempel kan nämnas fågeln som ringmärktes på Nidingen, och som senare observerades i Ålands skärgård (näbblängd 36 mm; se Tabell 2).

Långnäbbade populationer av skärnsnäppa är kända från Kanada, Island och Taymyr-halvön (Atkinson m.fl. 1981, Boere m.fl. 1984, Morrison 1984). Skärnsnäpporna på Island är stannfåglar (Summers m.fl. 1988), vilket innebär att de långnäbbade fåglar som övervintrar i Sverige bör härstamma från endera Kanada eller Taymyr. Eftersom de tycks flytta över Finland och längs svenska östkusten, förefaller det troligt att de häckar på Taymyr (jmf. Tatarinkova 1977). Ytterligare studier krävs dock för att fastställa ursprunget för de långnäbbade skärnsnäppor som övervintrar i Sverige och på andra platser i nordvästra Europa.

## Changes in numbers and habitat utilization of wintering Whooper Swans *Cygnus cygnus* in Sweden 1964–1997

LEIF NILSSON

---

### Abstract

A country-wide survey of wintering Whooper Swans *Cygnus cygnus* was undertaken in south Sweden in January 1995 as part of an international census of the species. The paper reports on this census and analyses Whooper Swan counts from earlier International Waterfowl Census data to elucidate changes in numbers and habitat utilization of the swans. A marked increase in the number of Whooper Swans was found between the first country-wide surveys in the early 1970s and 1995, when the winter population was estimated to be at least 8,000. The increase is not reflected in the midwinter indices, calculated from the International Waterfowl Census data, due to an increasing

tendency of the Whooper Swans to feed on land in the southernmost part of the country. In January 1995, nearly 60% of the Whooper Swans in Scania were found on fields, mainly rape and winter wheat, whereas in the other parts of the country the majority of swans still utilised water areas. Earlier in the season the Whooper Swans in Scania also used sugar beet spill for feeding. The field-feeding habit started in the 1970s.

*Leif Nilsson, Department of Animal Ecology, Ecology Building, S-223 62 Lund, Sweden*

---

Received 6 August 1997, Accepted 12 September 1997, Editor: S. Svensson

### Introduction

The Whooper Swan *Cygnus cygnus* is a regular winter visitor in south Sweden and is covered by the International Waterfowl Census (IWC), coordinated by Wetlands International (formerly IWRB), in mid-January. Information from the breeding grounds in Fennoscandia has shown marked changes in recent years with a substantial increase in numbers and a spread to new breeding areas, the distribution now covering the major part of Sweden and Finland (Haapanen & Nilsson 1979, Arvidsson 1987, Ohtonen 1992). The indices for continental Northwest Europe, based on the IWC, do suggest an increasing trend (Rose 1995, cf. also Nilsson 1975, 1991, 1996a for national indices) but the counts are not thought to be an adequate reflection of population changes due to Whooper Swans being widely dispersed in the winter quarters (Rose 1995).

To overcome these problems and to obtain an adequate population estimate for the Northwest European winter population of the species, a special survey was organised in January 1995 (Laubek et al. in prep), made at the same time as a census of the Icelandic-British population, which had already been

surveyed in this way in 1986 and 1991 (Salmon & Black 1986, Kirby et al. 1992).

This paper presents the Swedish results from the special Whooper Swan census, compares them with former country-wide midwinter counts and considers the population development as illustrated by the midwinter indices. Moreover, data on the habitat selection of swans are analysed to elucidate the change to a higher degree of field feeding that was noted in south Sweden.

### Material and methods

The methods used in the IWC have been described in several earlier reports (cf. Nilsson 1975, 1991). In the early years, following the development of the IWC in January 1967, country-wide surveys were attempted (Nilsson 1975) and more or less complete coverage of the swan sites was obtained in 1971–1973. In subsequent years, coverage was not complete for Whooper Swans (only for the main duck species), but from 1987 to 1989 country-wide coverage was once again attempted. For coastal areas a complete coverage in the Baltic was also

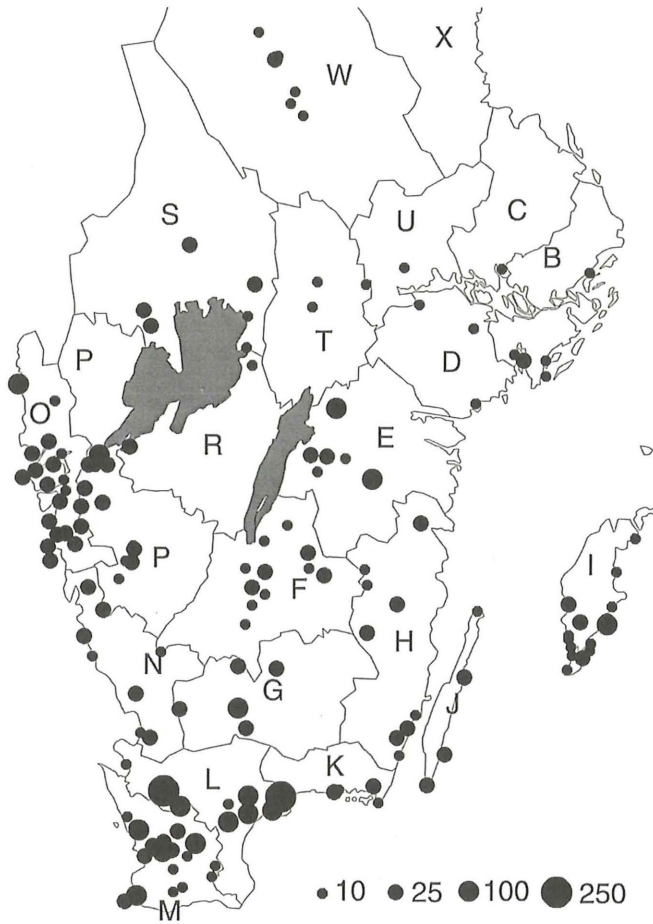


Figure 1. Map of south Sweden showing the distribution of Whooper Swans *Cygnus cygnus* in January 1995. Letters in brackets refer to the different Swedish counties in Table 1.

*Karta över södra Sverige utvisande sångsuvanens *Cygnus cygnus* utbredning i januari 1995. Länsbokstäver (jfr Tabell 1) anges inom parentes.*

obtained in 1993 in connection with a special survey of waterfowl in the entire Baltic (Durinck et al 1994).

Indices presented here have been calculated according to the standard method of the IWC, i.e. by pair-wise comparisons of the totals for sites counted in two consecutive years (Rüger et al 1986, see also Nilsson 1975). The primary indices so obtained have then been recalculated in relation to the index of the base-year (1973) being set to 100. To avoid the influence of extreme years indices have then been recalculated once more so that the mean index for the years 1969–78 = 100. Separate indices for inland and coastal sites have also been calculated.

In the 1995 survey the aim was to obtain complete coverage of Whooper Swans in Sweden, as part of the International Whooper Swan Census. To achieve

this goal, all former counters from the midwinter counts were contacted as were a large number of other ornithologists, bird clubs, report committees etc. Contacts with observers were established in all areas where swans had been found over the years of duck and goose counts. For each flock observed data on numbers, ages, habitat choice, etc. were registered. The counts were undertaken at the same time as the IWC in mid January.

Besides the field choice data obtained in January 1995, observations on habitat selection by Whooper Swans in Scania had been collected mainly by the author during more or less monthly goose surveys over a number of years covering the entire winter period, mostly in the south-western and central parts of the province. The counts were made during mid-day and thus covers feeding areas.



Table 1. Regional totals of Whooper Swans *Cygnus cygnus* in Sweden in January 1995. Letters in brackets denote the different counties and refer to the map in Figur 1.

*Antalet inräknade sångsvanar Cygnus cygnus i olika län i Sverige i januari 1995. Länsbokstäver inom parentes hänvisar till kartan i Figur 1.*

County <i>Län</i>	Total <i>Antal</i>
Skåne (L,M)	2303
Blekinge (K)	341
Öland (J)	131
Gotland (I)	513
Kalmar län (mainland, H)	224
Kronoberg (G)	316
Jönköping (F)	288
Halland (N)	338
Göteborg & Bohuslän (O)	877
Älvsborg (P)	793
Skaraborg (R)	79
Östergötland (E)	333
Södermanland (d)	131
Stockholm (B)	150
Uppsala (C)	9
Västmanland (U)	20
Örebro (T)	73
Värmland (S)	198
Kopparberg (W)	199
Jämtland (Z)	123
Total <i>Summa</i>	7439

## Results

### *Numbers and distribution in 1995*

In all, 7439 Whooper Swans were counted during the 1995 survey in Sweden, 2240 of which in the southernmost province of Scania. The species was well spread over the southern part of the country but with a concentration to the west coast and Scania (Figure 1, Table 1).

The coverage in most provinces was good, especially around the coasts, where all areas of importance for the species were covered with the exception of small parts on Öland and in Bohuslän. The missing parts on Öland are not known to be of any great importance for the Whooper Swan, but the areas in Bohuslän can be more important. For instance, two weeks before the count, 1000 swans were present around the island of Orust (also covered at the count) compared to 877 reported from the entire province at the time of the census. As some areas could not be covered (others were frozen in

Table 2. Total number of Whooper Swans *Cygnus cygnus* in Sweden at country-wide midwinter surveys. *Antalet sångsvanar Cygnus cygnus i Sverige vid landsomfattande midvinterinventeringar.*

Year <i>År</i>	Inland <i>Inland</i>	Coast <i>Kust</i>	Total <i>Summa</i>
1971	620	1330	1950
1972	730	1070	1800
1973	970	970	1940
1987	840	1735	2575
1988	2360	1070	3430
1989	1550	820	2370
1995	5420	2020	7440

between), it is uncertain how many left the province and how many were redistributed. It is possible that up to 300–400 were present in uncounted parts of Bohuslän. Smaller numbers also may have been overlooked elsewhere, so it is highly probable that the total number of Whooper Swans in the country in January 1995 exceeded 8000 but it is unlikely that there were more than 9000 Whooper Swans in the country.

### *Population changes*

Annual indices, based on the IWC mid-winter counts in Sweden 1967–1997 (Figure 2), did not show any clear trend but only fluctuations between different years (Regression Index vs. Year for the whole series:  $R=0.32$ ,  $P=0.07$ ). A regression analysis indicates an increasing trend from 1979 or 1980 onwards, which reaches significance if starting with 1979 (a low during a cold winter,  $R=0.57$ ,  $P=0.011$ ) but not if starting with 1980 ( $R=0.45$ ,  $P=0.061$ ).

The information from country-wide midwinter counts made during the more comprehensive surveys in Sweden in January 1971–1973, 1987–1989 and the special survey in 1995 (Table 2), on the other hand, does show a recent increase. Comparing 1995 with the two earlier periods, there was probably a slight increase in coverage for the 1995 census since special surveys for swans feeding in fields were undertaken. The two earlier periods in which country-wide midwinter counts were undertaken had similar coverage. During 1971–1973 the habit of field feeding was not so wide-spread and the totals in Table 2 are probably fairly close to the real numbers present. In 1988 and 1989 the coverage of water areas was adequate and similar to 1995 but field

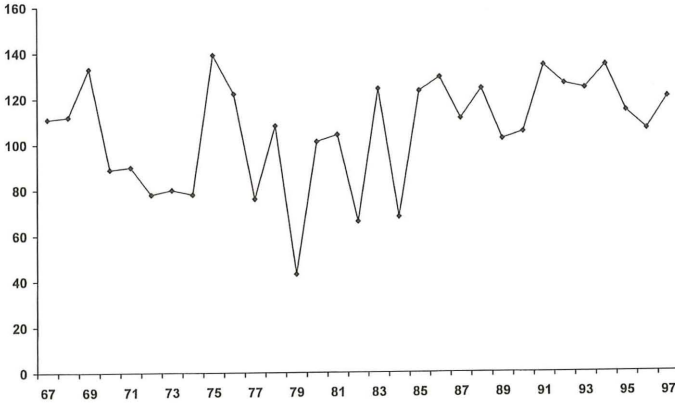


Figure 2. National midwinter indices for the Whooper Swan *Cygnus cygnus* in Sweden 1967–1997. The mean index for 1969–1978 is set to 100.

*Midvinterindex för sångsvan Cygnus cygnus i Sverige 1967–1997. Medelindex för 1969–1978 = 100.*

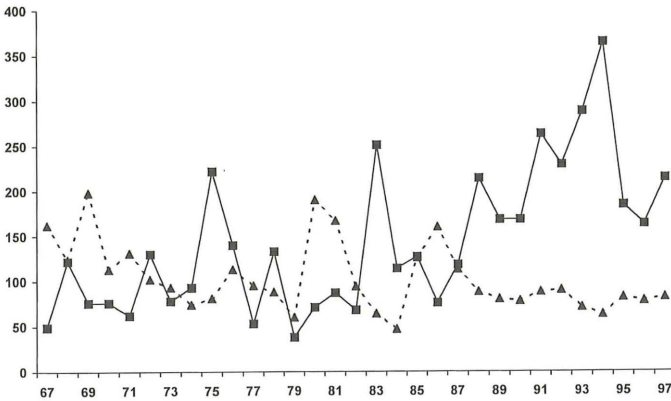


Figure 3. Separate midwinter indices for Whooper Swans *Cygnus cygnus* on coastal (triangles and broken line) and inland (squares and whole line) sites in Sweden 1967–1997.

*Separata midvinterindex för sångsvan Cygnus cygnus på kust (trianglar och streckad linje) och inland (fyrkanter och heldragen linje) lokaler i Sverige 1967–1997.*

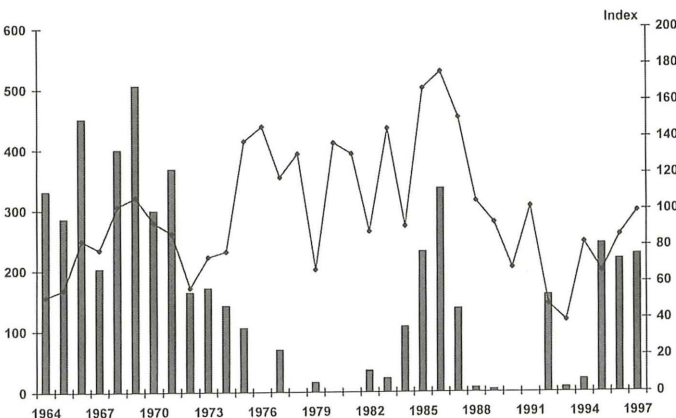


Figure 4. Regional indices for Scania (curve) and actual numbers counted (bars) of Whooper Swans *Cygnus cygnus* in the southern part of the Öresund in Scania (coastal area) at mid-January counts in 1964–1997.

*Regionala index för Skåne (kurva) och antalet inräknade (staplar) sångsvanar Cygnus cygnus i södra delen av Öresund (kust) vid inventeringar i mitten av januari 1964–1997.*

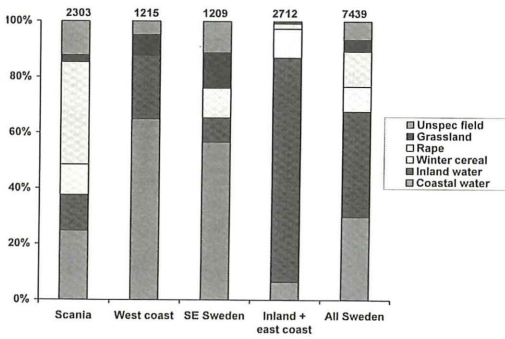


Figure 5. Habitat selection of Whooper Swans *Cygnus cygnus* in different parts of Sweden in the January 1995 census. Sample sizes shown over the bars. Division into regions according to the map in Figure 1. Scania = L,M, West coast = N,O, SE Sweden = H,I,J,K, Inland + east coast = other counties.

*Habitatval för sångsvan Cygnus cygnus i olika delar av Sverige vid inventeringen i januari 1995. Stickprovets storlek anges över staplarna. Regionindelningen framgår av kartan i Figur 1. Scania = L,M, West coast = N,O, SE Sweden = H,I,J,K, Inland + east coast = övriga län.*

checks were missing in many regions. Even if no organized censuses of field feeding Whooper Swans were undertaken in 1988 and 1989, most suitable feeding sites were actually covered during the goose counts in January. It is clear from this restricted sample that the number of field feeding Whooper Swans away from the IWC sites was much smaller in 1988 and 1989 than in 1995. The overall field feeding frequency in 1995 was 30% for all Sweden. With the same field feeding frequency in 1988 the January population this year can be estimated to be about 5000 Whooper Swans for this winter compared to more than 8,000 1995. Probably it was somewhat lower, as the field feeding frequency was lower.

Separation of coastal and inland sites gives a different picture (Figure 3), with a significantly decreasing ( $R=-0.45$ ,  $P=0.10$ ) trend for coastal sites and a significantly increasing ( $R=0.64$ ,  $P<0.001$ ) trend for the inland sites. There are, however, still quite marked fluctuations between different years, especially inland. When the total time period was split into two, there was no clear trend for either coastal or inland sites for the period 1967–1980 ( $R=0.36$ ,  $P=0.21$  and  $R=0.07$ ,  $P=0.80$ , respectively). For the period 1981–1997, the increase was significant inland ( $R=0.60$ ,  $P=0.013$ ), but not for coastal sites ( $R=0.42$ ,  $P=0.09$ ).

The decrease in numbers on coastal sites is also

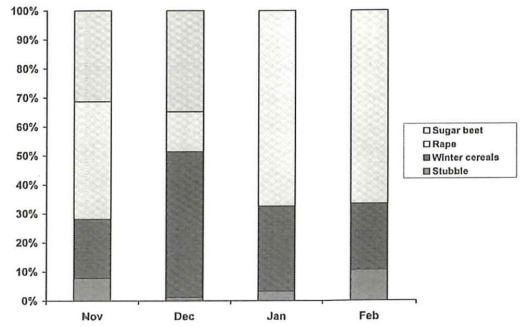


Figure 6. Choice of field types for field-feeding Whooper Swans *Cygnus cygnus* in SW Scania in different months 1987–1997.

*Val av fältyrtyper bland sångsvanar Cygnus cygnus i SW Skåne, som söker föda på land, under olika månader 1987–1997.*

clear from the counts along the coasts of SW Öresund during 1964–1997, where the numbers in coastal flocks is much lower in the eighties and nineties than in the sixties and early seventies (Figure 4). The regional midwinter indices for Scania (inland and coastal sites together) show an increase to 1986 followed by markedly lower indices in later years (relating to the spread of the field feeding habit, see below).

#### Field feeding

Traditionally, Whooper Swans used areas of open water for both resting and feeding. Even though many Whooper Swans now feed on land, about 70% of all Whooper Swans counted in January 1995 were still found on water-bodies, many on quite small streams. Overall, 30% of the 7440 Whooper Swans recorded in January 1995 were counted on coastal waters, 40% on fresh water and 30% on land (Figure 5).

There are marked regional differences in the distribution of swans across different habitats. In Scania, 63% ( $n=2414$ ) of the swans seen in January 1995 were feeding on arable fields and grassland, whereas this proportion was about 35% ( $n=1172$ ) in the south-eastern part of the country and 12–13% ( $n=1215$ ,  $2665$ , respectively) in the two other regions (Figure 5). The frequency of field feeding is related to the availability of fields without too much snow and is thus restricted to the southernmost part of the country. Aquatic vegetation is available at least in streaming water all over the part of Sweden covered in the census.

In Scania, more than one third of the swans were

seen on fields of winter rape, with winter wheat used by more swans than grasslands. In the other parts of the country, swans using fields were seen mainly on winter wheat and grasslands, but most were recorded on inland or coastal waters (Figure 5).

Seasonal variation in the swan's use of different field types in SW Scania is shown in Figure 6. Fields of winter rape and winter wheat attracted the largest numbers of swans throughout the winter. Few were seen on grassland, but this habitat is restricted in this part of Scania compared to arable land. During January and February the predominant use of rape was very marked with about 70% of the swans seen on this crop and most of the other swans being seen on winter wheat. During November and December about 30% of the swans seen feeding on fields in Scania were on harvested sugar beet fields feeding on spill. From late December practically all sugar beet fields were ploughed, however, or otherwise unavailable to the swans due to freezing conditions, which changed to other crops as the sugar beets were not possible to dig out.

As the waterfowl counts over the years have concentrated on sites with open water there are no clear data to show when the tradition of field feeding started among the Whooper Swans wintering in southern Sweden. Some ideas can be obtained, however, by comparing the graph showing the annual national indices (Figure 2) with the changes in numbers in the Öresund study area (Figure 4).

Figure 4 shows marked fluctuations in the number of Whooper Swans in the southern part of Öresund during the sixties, the fluctuations following changes in the indices covering the entire province (both inland and coastal sites). Some field feeding by Whooper Swan flocks were seen in the sixties, but the observations were few and mostly restricted to special occasions, such as the very cold winter of 1963 when almost no open water was available.

During the mild winters of the seventies, Whooper Swans decreased in the coastal Öresund area at the same time as they increased inland, as illustrated by the overall indices for Scania in Figure 4. Between the seventies and the country-wide survey in 1987, the increase in the Scanian index agreed with expectations, given the change in the national totals (Table 2, Figure 4). After the cold winter of 1987 indices for Scania showed a marked decrease, perhaps related to a movement of feeding Whooper Swans to feeding areas away from the sites included in the waterfowl counts. The indices may then show a decrease when the population actually is increasing. Indices were somewhat higher again during the

recent colder winters. Regional totals for Scania increased from 1987–1989 to 1995 as in the rest of the country. The total counts in 1987–1989 were 1088, 875 and 767 Whooper Swans in Scania compared to 2414 in January 1995.

## Discussion

The country wide surveys in Sweden clearly show that the population of Whooper Swans wintering in the country has risen in line with the general increase in the breeding population. The increase in the winter population is not as marked as the increase in the Swedish breeding population (Arvidsson 1987), where the estimated population in the two northernmost provinces Västerbotten and Norrbotten (130,000 square kilometres or about one third of the country) increased from about 310 pairs (120 nests) in 1973–1975 to about 2800 pairs (1800 nests) in 1997 (Haapanen & Nilsson 1979, Nilsson et al., in prep.). However, a large proportion of the Whooper Swans of northernmost Sweden probably winter at the Norwegian coast, whereas the winter population in southern Sweden includes swans both from Sweden and from more easterly breeding areas (Mathiasson 1991, Preuss 1981). Indices from the midwinter counts (IWC) did not show a significant change in the wintering population between 1967 and 1994, although there were some indications of an increasing trend from 1979 onwards. Differing trends were found for coastal and inland sites, however, with indices increasing inland and decreasing for coastal waters. This lack of agreement between the country-wide surveys and the midwinter indices may be related to a change in habitat selection in part of the winter area, with Whooper Swans in South Sweden, especially in Scania, to a large extent feeding in fields far away from the wetlands covered by the IWC.

The indices from the IWC presented by Rose (1995) indicate a doubling of the Continental West European wintering population since 1974. Even if the breeding population of northern Sweden (and also other parts of Fennoscandia) has increased at a higher rate since then (Nilsson et al., in prep., Ohtonen 1992), there are no census data from more easterly breeding areas. Addressing the situation on the European level would be premature, in advance of an analysis of the 1995 survey (Laubek et al., in prep.), but separate reports indicate that Whooper Swans to a large extent feed in fields (Cranswick et al. 1996, Laubek 1995, Rees et al. 1997).

Field feeding by Whooper Swans now seems to be

a regular habit in different parts of the wintering range. In Denmark, some 80% of Whooper Swans fed on submerged vegetation such as *Zostera*, *Ruppia* etc. upon arrival in October (Laubek 1995). By December, about 30% of Danish swans were found on water, however, with less than 15% of the swans seen on water later in the winter. As in Scania, the Whooper Swans wintering in Denmark used both winter cereals and oil-seed rape, but Laubek (1995) did not mention sugar beet spill, which was an important food source in Scania in November and December. A much higher proportion of the Whooper Swans in Scania were seen feeding on rape compared to Denmark, where a higher proportion than in Scania were seen on winter cereals. This difference might be due to differences in snow cover, rape being easier to reach than cereals with some snow on the fields.

Laubek (1995) also studied the habitat choice of Bewick's Swans *Cygnus bewickii* in Denmark and found marked differences between the two species, although about 80% of both Bewick's and Whooper Swans were feeding on land. Among Whooper Swans, no less than 75% of the birds feeding in fields were found on arable crops, compared to 25% of the Bewick's Swans, which fed on grassland and stubble fields to a much greater extent. Bewick's Swans arriving in the Netherlands in autumn also fed first in water, especially on *Potamogeton* tubers, and later changed to field feeding (Dirksen et al. 1991). Besides winter cereals and rape they were also seen feeding on root crops.

In Britain, the habitat choice for wintering Whooper and Bewick Swans is somewhat different from the situation in Scania and Denmark, the majority of the Whoopers were found on water habitats, whereas the majority of the Bewicks were found on arable land (Rees et al. 1997). Overall less than 15% of the Whooper Swans were found on arable land in the UK during the 1990 - 1991 winter (Rees et al. 1997) and less than 7% in January 1995 (Cranswick et al. 1996). For those feeding on arable land, root crops were most important during November - January, cereals and stubble also being used. Brazil (1981, 1984) reported similar field use from Scotland.

The field feeding of swans is a relatively recent habit and, in Sweden, mainly restricted to the southernmost provinces where the lighter snow coverage allows the swans to reach the crops. Data on the start of the field feeding habit are scarce. The first observations recorded in Sweden were made during the hard winter of 1963, when some flocks were seen feeding on winter cereals close to their normal

aquatic feeding areas during icy periods. Brazil (1984) mention that the first field-feeding Whooper Swans in Scotland were seen in relation to the hard winters of the 1940s, when a proportion of the swans took up the habit of flying inland to feed returning to roost at night on the water. The change in feeding habits may have been triggered by food shortage in periods when aquatic vegetation could not be reached due to freezing conditions, but when snow free fields were available, leading to the swans detecting new feeding opportunities.

Similarly marked changes in feeding habits have been noticed for Bewick's Swans wintering in the Netherlands, which up to the late sixties fed mainly on aquatic vegetation before switching to arable land and grassland (Dirksen et al. 1991). The Bewick's still prefer *Potamogeton* tubers, but since 1975 this food source is depleted by the birds in just one or two months, after which the swans change to other habitats.

Whereas there are clear indications that the shift from feeding in aquatic areas to field feeding in the Bewick's Swans in the Netherlands (Dirksen et al. 1991) is associated with food depletion, the situation is less clear for the Whooper Swan in mild winters. Even though there are no data to show that the same applies to them, it is quite possible that the change to field feeding is due to food depletion in the aquatic habitats in southernmost Sweden, which in turn is due to the increasing population. The eutrophication of many lakes has also led to a shift from macrophytes to planctonic production, leading to a decrease in the available food resources for swans in some lakes. There are, however, no indications of such influences for the shallow coastal areas in Scania, where extensive meadows of submerged vegetation of extensive *Zostera* beds and *Ruppia* are available for Whooper Swans and Mute Swans during all but the very coldest winters (Nilsson 1996).

The most important factor behind the field feeding of Whooper Swans in recent years is probably also changes in agriculture. Sugar beet were hardly ever available for swans and geese feeding in south Sweden in the 1950s, being an important food item in the autumn from the 1960s onwards, after the introduction of mechanical harvesting methods (Nilsson & Persson 1991). The larger acreage of autumn sown cereals is probably also important as is the introduction of new varieties of some crops, such as the new more tasty variety of oilseed rape used in recent years.

## References

- Arvidsson, B. 1987. Sångsvanens *Cygnus cygnus* utbredning och populationsstorlek i Sverige. *Vår Fågelvärld* 46:248–255.
- Brazil, A. 1981. The behavioural ecology of *Cygnus cygnus* in central Scotland. *Proc. Second Int. Swan Symposium, Sapporo, Japan, 21–22 February 1980*. Pp. 273–291.
- Brazil, A. 1984. Winter Feeding Methods of the Whooper Swan (*Cygnus cygnus*). *J. Yamashina Inst. Ornith.* 16:83–86.
- Cranswick, P. A., Bowler, J. M., Delany, A. N., Einarsson, O., Gardarsson, A., McElwaine, J. G., Merne, O. J., Rees, E. C. & Wells, J. H. 1996. Numbers of Whooper Swans *Cygnus cygnus* in Iceland, Ireland and Britain in January 1995: results of the international Whooper Swan Census. *Wildfowl* 47:17–30.
- Dirksen, S., Beekman, J. H. & Slagboom, T. H. 1991. Bewick's Swans *Cygnus columbianus bewickii* in the Netherlands: numbers, distribution and food choice during the winter season. *Wildfowl*, Suppl. 1: 228–237.
- Durinck, J., Skov, H., Jensen, F. P. & Pihl, S. 1994. *Important Marine Areas for Wintering Birds in the Baltic Sea*. Ornis Consult Report 1994, 110 pp.
- Haapanen, A. & Nilsson, L. 1979. Breeding waterfowl populations in northern Fennoscandia. *Ornis Scandinavica* 10:145–219.
- Kirby, J. S., Rees, E. C., Merne, O. J. & Gardarsson, A. 1992. International census of Whooper Swans *Cygnus cygnus* in Britain, Ireland and Iceland: January 1991. *Wildfowl* 43:20–26.
- Laubek, B. 1995. Habitat use by Whooper Swans *Cygnus cygnus* and Bewick's Swans *Cygnus columbianus bewickii* wintering in Denmark: Increasing agricultural conflicts. *Wildfowl* 46:8–15.
- Mathiasson, S. 1991. Eurasian Whooper Swan *Cygnus cygnus* migration with particular reference to birds wintering in southern Sweden. *Wildfowl*, Suppl. 1:201–208.
- Nilsson, L. 1975. Midwinter distribution and numbers of Swedish Anatidae. *Ornis Scandinavica* 6:83–107.
- Nilsson, L. 1991. Utbredning, beståndsstorlek samt långtidsförändringar i beståndens storlek hos övervintrande sjöfåglar i Sverige. *Ornis Svecica* 1:11–28.
- Nilsson, L. 1994. Trettio års midvinterinventeringar av sjöfåglar utmed Skånes kuster, 1964–1993. *Anser* 33:245–256.
- Nilsson, L. 1996a. Internationella sjöfågelräkningar i Sverige. Pp. 41–47 in *Fågelåret 1995*. Sveriges Ornitologiska Förening, Stockholm.
- Nilsson, L. 1996b. *Monitoring of resting and wintering waterfowl along the Swedish coast of southern Öresund July 1995–June 1996 in relation to the fixed-link across the Öresund*. Report. Department of Ecology, Animal Ecology, University of Lund, Lund Sweden.
- Nilsson, L. & Persson, H. 1991. Selection and exploitation of feeding areas by staging and wintering geese in southernmost Sweden. *Ornis Svecica* 1:81–92.
- Ohtonen, A. 1992. Laulujoutsenkantojen elpymisestä. (Summary: Increasing trend in the whooper swan population). *Suomen Riista* 38:34–44.
- Preuss, N. O. 1981. Preliminary results of neck-collared *Cygnus cygnus cygnus*. *Proc. 2nd Int. Swan Symp. Sapporo, Japan, 21–22 February 1980*. Pp. 141–144.
- Rees, E. C., Kirby, J. S. & Gilburn, A. 1997. Site selection by swans wintering in Britain and Ireland; the importance of habitat and geographic location. *Ibis* 119:337–352.
- Rose, P. M. (Ed.). 1995. *Western Palearctic and South-West Asia Waterfowl Census 1994*. IWRB Publication 35.
- Rose, P. M. & Scott, D. A. *Waterfowl Population Estimates*. IWRB Publication No 29.
- Rüger, A., Prentice, C. & Owen, M. 1986. *Results of the International Waterfowl Census 1967–1983. Population estimates and trends in selected species of ducks, swans and coot from the January counts in the western Palearctic*. IWRB Special Publication No 6.
- Salmon, D. G. & Black, J. M. 1986. The January 1986 Whooper Swan census in Britain, Ireland and Iceland. *Wildfowl* 37:172–174.

## Sammanfattning

*Förändringar i antal och biotoputnyttjande hos övervintrande sångsvanar Cygnus cygnus i Sverige 1964–1997.*

Sångsvanen tillhör de regelbundna vintergästerna i södra Sverige och ingår bland de arter som täcks av de Internationella Sjöfågelinventeringarna. Under senare år har sångsvanarna i Europa visat en mycket markant ökning och spridning i Sverige och annorstädes (Arvidsson 1987, Haapanen & Nilsson 1979). Denna ökning återspeglas emellertid inte tydligt i de index som beräknas på basis av midvinterinventeringarna vare sig i Sverige eller internationellt. En anledning till detta är den ökande tendens till att söka föda på olika fält ofta långt från våtmarker svanarna visat på senare år.

Mot denna bakgrund organiserade Wetlands International en speciell inventering i januari 1995 avsedd att täcka alla sångsvanlokaler av betydelse i de länder som utnyttjas av den Fennoskandisk-Ryska häckpopulationen. I denna uppsats analyseras data från den internationella inventeringen och jämförs med resultaten från sjöfågelinventeringarna för att belysa långtidsförändringar i det övervintrande sångsvanbeståndet.

## Material och metoder

Metoderna som används i de internationella sjöfågelinventeringarna har beskrivits i ett flertal tidigare arbeten (Nilsson 1975, 1991), där också metoderna för indexberäkning behandlas ingående. Vid inventeringen 1995 eftersträvades så fullständig täckning som möjligt, varför alla gamla inventerare samt ett stort antal andra ornitologer kontaktades. Förutom uppgifter om antalet sångsvanar på de olika lokalerna insamlades också uppgifter om valet av fälttyp.

## Antal och utbredning 1995

Vid inventeringen 1995 inräknades 7439 sångsvanar i Sverige, varav 2240 i Skåne (Tabell 1). Som framgår av Figur 1, var arten väl spridd över södra Sverige men med en tydlig koncentration till Skåne och västkusten. I de flesta områden var täckningen god, men vissa kustavsnitt på Öland (normalt med få svanar) samt i Bohuslän kunde inte inventeras. Det uppskattas att antalet sångsvanar i Sverige i januari 1995 uppgick till minst 8000 men ej över 9000.

## Beståndsförändringar

Index baserade på midvinterinventeringarna i Sverige 1967–1997 (Figur 2) visar ingen klar trend ( $R=0,32$ ,  $P=0,07$ ) utan endast fluktuationer mellan olika år. Baseras beräkningarna på den senare delen av inventeringsperioden, noteras en signifikant trend uppåt från 1979 och framåt. De landsomfattande inventeringar som företagits 1971–1973, 1987–1989 samt 1995 visar dock en klar ökning i det övervinterande beståndet (Tabell 2).

Analyseras index för kust och inlandslokaler separat finner man en signifikant uppåtgående trend för inlandslokalerna ( $R=0,64$ ,  $P<0,001$ ), medan en nedgång antyds för kustlokalerna (Figur 3). Förändringarna kan tydas som en minskad tendens att vistas vid kustlokalerna i sydligaste Sverige under senare år, vilket framgår av inventeringsresultaten från Skåne, där antalet övervintrare i Öresund minskat kraftigt sedan 1960-talet, medan totalindex för Skåne visat en ökning fram till senare delen av 1980-talet följt av minskande Skåneindex för den senaste perioden med milda vintrar (Figur 4).

## Fältval

Vid inventeringen i januari 1995 återfanns 70% av sångsvanarna på vattenbiotoper, medan 30% noterades på olika fält, ibland långt från vatten. Markanta skillnader föreligger mellan olika delar av landet, så noterades t.ex. 63% av sångsvanarna i Skåne på olika fält, medan motsvarande andel i SE Sverige var 35% och i övriga Sverige 12–13% (Figur 5). Under vintern var raps den dominerande fälttypen för de födosökande sångsvanarna i Skåne följt av höstsäd.

Under hela säsongen är raps och höstsäd de dominerande fälttyperna för de födosökande sångsvanarna i SV Skåne, men under november och december återfinns också många av sångsvanarna på resterna efter sockerbetskörderna. Under hösten utnyttjas ock-

så, om än i mindre grad, skördade fält med andra grödor, t.ex. potatis.

Förändringarna i antalet övervintrande sångsvanar i Öresundsregionen jämfört med index för Skåne totalt antyder att sångsvanarna började utnyttja fält mer regelbundet under 1970-talet, men de första observationerna av födosökande sångsvanar på fält gjordes i samband med isvintern 1963. Vanan blev sedan mer spridd, men index för Skåne följer beståndsutvecklingen ganska väl fram till vintern 1987. Under de därpå följande vintrarna minskar index kraftigt trots att ett stort antal svanar finns i landskapet under vintern, men nu på sådana lokaler att de ej täcks in av sjöfågelinventeringarna.

## Diskussion

De landsomfattande inventeringarna i Sverige visar tydligt en ökning i vinterbeståndet parallellt med den ökning som noterats för det häckande beståndet, även om den inte är lika stor. Ökningen återfinns emellertid inte i det nationella sångsvanindex även om en viss ökning antyds och de internationella inventeringarna visar en ökande trend. Bristen på överensstämmelse mellan de landsomfattande inventeringarna och de årliga index förklaras av sångsvanarnas ändrade furageringsvanor med fler och fler sångsvanar sökande föda på fält långt från vatten jämfört med tidigare.

Födosök på land är en regelbunden vana bland övervintrande sångsvanar i olika länder. I Danmark söker de flesta svanarna under ankomstperioden i oktober föda på vattenbiotoper, men skiftar sedan till olika typer av åkermark (Laubeck 1995). Höstsäd och raps är viktiga både i Skåne och Danmark, men rapsen dominerar starkt över höstsäden i Sverige, förmodligen beroende på att rapsen är lättare att komma åt under snöperioder. Laubeck (1995) studerade också mindre sångsvanen. Betydande skillnader i fältval förekom mellan arterna även om ungefär 80% av vardera arten återfanns på fälten. Bland sångsvanarna sågs de flesta på åkrar, medan de mindre sångsvanarna huvudsakligen sågs på gräsmarker. Samma födotyper återfanns i Skottland, men en betydligt lägre andel av båda arterna sökte föda på land (Rees et al 1997). Mindre sångsvanen i Nederländerna startade också med en födosöksperiod på vattenlokaler under hösten för att sedan övergå till åkrar.

Sångsvanarnas födosök på land är en relativt sen vana och i Sverige begränsad till de sydligaste delarna där snödjupet inte är för högt. Första iakttagelserna gjordes i samband med en hård isvinter 1963,

medan Brazil (1984) anger att det första födosöket på land i Skottland observerades i samband med en serie kalla vintrar på 1940-talet. Liknande förändringar i de mindre sångsvanarnas uppträdande i Nederländerna noterades i slutet av 1960-talet (Dirksen et al. 1991). Här kunde man konstatera att den prefererade födan, rhizom av nate, räckte för ungefär två månader, varefter de mindre sångsvanarna tvingades söka föda på jordbruksmarken. Det är fullt möjligt även om belägg saknas att ett ökat tryck på

de akvatiska födoresurserna ligger bakom sångsvanarnas sentida furagering på land. En annan viktig faktor torde vara förändringar i jordbruket, bl.a. ändrade skördemetoder. Under 1950-talet utnyttjades sockerbeter inte alls av gäss och svanar, men med senare tidens mekaniska skörd finns mer och mer spill som utnyttjas av fåglarna (Nilsson & Persson 1991). Övergången till nya sorter, såsom en för fåglarna mer smaklig rapssort, är förmodligen också av betydelse i sammanhanget.



## The Nuthatch *Sitta europaea* population of Dalby Söderskog during 15 years: trend and fluctuations

HANS KÄLLANDER

---

### Abstract

Nuthatches *Sitta europaea* were censused each spring 1977–91 in the 36 ha Dalby Söderskog national park, an old, mixed deciduous wood of oak *Quercus robur*, elm *Ulmus glabra* and beech *Fagus sylvatica*, situated less than 10 km ESE of Lund, southernmost Sweden. The number of territories varied between four and 21, that of pairs between four and 20, with one to three unpaired males defending territories in five of the years. The population size in spring co-varied positively with winter temperatures. Over the 15-year period, the population showed

a statistically significant positive trend, increasing by c. 0.7 pairs or territories per year. Similar increases in Nuthatch populations have been reported from Poland, Denmark, Great Britain and Sweden during the same period, and in other Fennoscandian passerines during the last three or four decades, and may be associated with increasing mean winter temperatures.

*Hans Källander, Department of Ecology, Lund University, Ecology Building, S-223 62 Lund, Sweden.*

---

Received 9 January 1997, Accepted 20 October 1997, Editor: T. Pärt

### Introduction

The European Nuthatch *Sitta europaea* lives year-round in permanent pair territories (Enoksson & Nilsson 1983, Matthysen 1985) in which large quantities of seeds, especially nuts of beech *Fagus sylvatica* and hazel *Corylus avellana* are stored in autumn and used throughout winter (Källander 1993). Both factors, territoriality and food storing, might be expected to lead to smaller population fluctuations in the Nuthatch than in co-existing, non-storing small passerines that do not defend territories in winter, such as Great Tit *Parus major* and Blue Tit *P. caeruleus*. To test this idea and to obtain data on the density of Nuthatches in a mature, largely unmanaged, mixed deciduous wood, in 1977 I started yearly censuses of the spring population of Nuthatches in Dalby Söderskog national park. The study was discontinued after 1991 partly because felling operations (the removal of elm *Ulmus glabra* trees with Dutch elm disease) were altering the habitat and partly because the wood has become part of the Swedish bird monitoring programme (S. Svensson pers.comm.); consequently its bird fauna is censused anyway.

### Study area and Methods

Dalby Söderskog is a 36.2 ha mixed deciduous wood dominated by oak *Quercus robur*, elm and beech, situated c. 10 km ESE of Lund, southernmost Sweden (55°40'N, 13°20'E). Drier parts, dominated by elm and beech, are fairly open, with a scarce to moderate scrub layer mainly consisting of regenerating elm. Wetter areas have either a large proportion of old oak trees or are dominated by oak with an understorey of hazel. The wood was declared a national park in 1918 "to protect a remnant of the mixed deciduous forest typical of the region". Although its management has remained a matter of controversy, the wood has largely been allowed to develop naturally and is characterized by old trees, much dead wood and many fallen trees in various stages of decay (for a detailed history and description of the wood, see Lindquist 1938).

Nuthatches were censused by the mapping method (Anon. 1970) during 5 to 11 visits each spring from mid- or late March until the end of April, sometimes also in early May. Great care was taken to record simultaneously singing males, and the location of all aggressive encounters between neigh-

bouring pairs were plotted on field maps. Nuthatches are easy to census, especially at the time of nest-building (usually about mid-April) when the male follows the female closely and often sings close to the nest cavity. In different years between a tenth and two thirds of the nest holes were found and marked on the map. As no other species were censused, I followed individual birds as they moved around their territory and recorded interactions with surrounding Nuthatches. Each day's observations were immediately transferred to a summary map; thereby more time and effort could be directed to areas where uncertainties about the number and location of birds or pairs remained. In the evaluation of the summary maps, in addition to the number of plottings in each cluster, emphasis was laid on the presence of nests, simultaneous singing by males and aggressive encounters between pairs.

To analyse the possible influence of the severity of the winter on the size of the subsequent spring population of Nuthatches, I used two simple temperature indices: the summed mean temperatures of December to February and December to March, measured at the meteorological station in Lund. In addition, I also tested whether the number of days with temperatures below zero had any influence on Nuthatch numbers.

## Results

### *The size of the Nuthatch population*

The number of Nuthatch territories in Dalby Söderskog varied from four to 21 during 1977–91, and the number of pairs from four to 20 (Figure 1). Both the number of territories and pairs showed a statistically significant positive trend over the 15-year period, increasing by about 0.7 per year (linear regression,  $t=3.451$ ,  $P=0.004$  and  $t=2.970$ ,  $P=0.011$ , respectively). Unpaired territorial males were present in five of the fifteen years; in 1985, three of the territorial males were lacking a mate. In addition, in three other years, single non-territorial males were observed on several occasions. Taken together, these observations indicate that mortality is higher in females than males.

Not even in the years when their densities were highest did the Nuthatches use all parts of the wood during the census period in spring. The map positions are too few to calculate reliable home ranges, but the smallest mean territory size, at least in March and April, was considerably less than the 1.7 ha (for 1990) obtained by dividing the wood's area by the number of territories. In 1979, when there were only

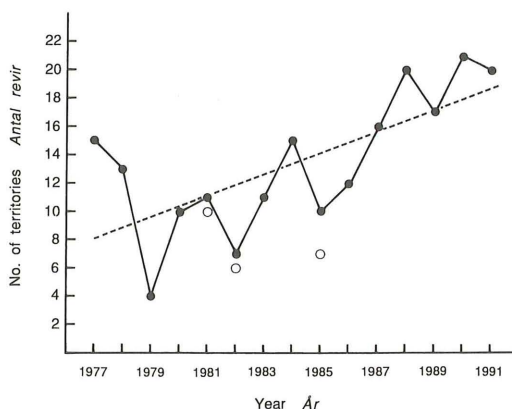


Figure 1. The number of Nuthatch territories and pairs in Dalby Söderskog during 1977–91. For those years when the numbers of territories and pairs differ, the latter are shown as open symbols. The regression line (for territories),  $Y=0.757x+0.741$ , is statistically different from zero ( $P=0.004$ ).

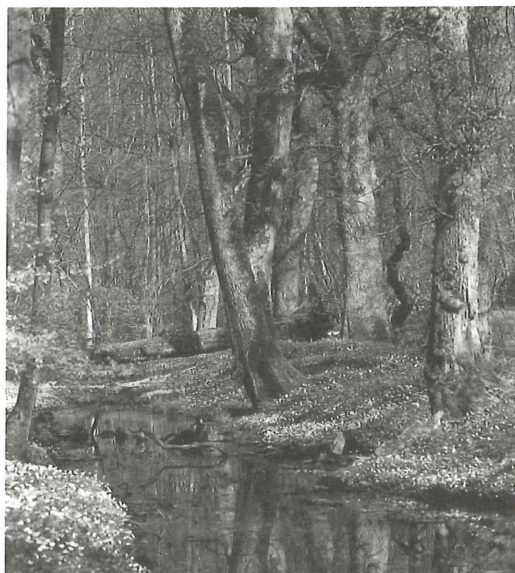
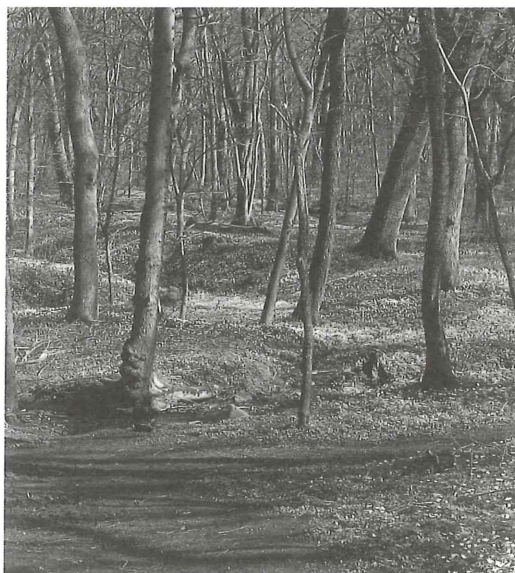
*Antal revir respektive par av nötväcka i Dalby Söderskog 1977–1991. För de år då antalet revir och par skiljer sig åt, anges det senare med öppna symboler. Regressionslinjen,  $Y=0.757x+0.741$ , är statistisk skild från noll ( $P=0.004$ ).*

four pairs, these moved over roughly three to four times larger areas than did pairs in the high density years (based on the plotted positions). Still, in that year, much of the wood remained devoid of Nuthatches and no aggressive encounters were recorded during the censuses.

### *Population fluctuations in relation to winter temperatures*

The number of Nuthatch territories in spring was positively correlated with temperatures during the preceding winter (Figure 2; Spearman rank correlation,  $r_s=0.756$  for Dec-Feb temperatures and  $r_s=0.568$  for Dec-Mar temperatures,  $n=15$ ,  $P<0.01$  in both cases). The strongest population declines occurred after the three coldest winters, 1978–79, 1981–82 and 1984–85, when the number of territories was reduced by 69, 40 and 53%, respectively. However, the winter of 1986–87 was also cold, but Nuthatch numbers nonetheless increased by a third from 1986 to 1987.

Another measure of the severity of the winter is the number of days with sub-zero temperatures; also this measure showed a statistically significant relationship with the number of Nuthatches in spring



Dalby Söderskog National Park is a mixed deciduous wood dominated by oak, elm and beech. Drier parts usually have a scarce bush layer; a dense bush layer is found in some wetter parts, along a small stream and along the margins of the wood. The wood was formerly more open with scattered old trees. Over the last century it has regenerated naturally. The only recent management has been removal of elms afflicted by the Dutch elm disease. There is an abundance of both natural cavities and woodpecker nests suitable for all kinds of hole-nesting birds: Tawny Owls, Jackdaws, Starlings, Redstarts, tits and Nuthatches. Photos: Hans Källander.

*Dalby Söderskogs nationalpark är en blandlövskog med främst ek, alm och bok. Torrare delar har ett glest buskskikt, medan täta buskpartier finns i fuktigare partier, längs en liten bäck och längs ytterkanterna. Skogen var förr mera öppen med spridda gamla träd. Under det senaste seklet har den fått växa igen naturligt. Den enda sentida påverkan har varit nerhuggning av almar som drabbats av almsjuka. Det finns gott om både naturliga hål och hackspettbon för alla slag av hålbyggare: kattugglor, kajor, starar, rödstjärtar, mesar och növäckor.*

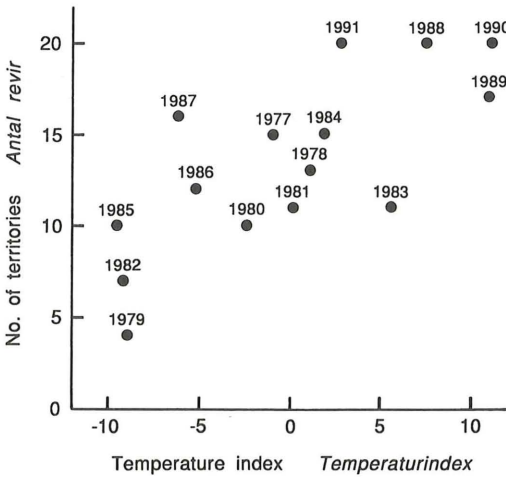


Figure 2. The relationship between the number of Nuthatch territories and temperatures during the preceding winter. Temperatures are represented by an index for the months December–February, inclusive. The correlation is statistically significant ( $r_s=0.756$ ,  $P<0.01$ ).

*Sambandet mellan antalet nötväckerevir och temperaturen den föregående vintern. Temperaturerna är ett index för månaderna december–februari. Korrelationen är statistiskt signifikant ( $r_s=0.756$ ,  $P<0.01$ ).*

(days Dec–Feb, territories:  $r_s=-0.806$ , pairs:  $r_s=-0.813$ ; days Dec–Mar, territories:  $r_s=-0.765$ , pairs:  $r_s=-0.768$ ;  $n=15$ ,  $P<0.01$  in all cases).

#### *The fluctuations in relation to population density*

To investigate if the fluctuations in Nuthatch numbers showed any relationship with population density, multiple regressions were carried out with the relative change in numbers of territories or pairs as the dependent variable and with the population size in the preceding year and the different temperature measures as independent variables. These analyses revealed that population fluctuations were associated with both winter temperatures and the size of the previous year's Nuthatch population ( $R^2=0.656$ , ANOVA,  $F_{2,11}=10.506$ ,  $P=0.003$  for the relative change in number of territories; effect of number of territories in previous year,  $t=4.387$ ,  $P=0.001$ , effect of Dec–Feb temperatures,  $t=2.947$ ,  $P=0.013$ ; the results were similar, but with slightly weaker associations, for the relative change in number of pairs and when the other measures of winter severity were used).

## Discussion

### *Population fluctuations*

Despite the species' year-round territoriality, the Nuthatch population in Dalby Söderskog varied as much as (nestbox-breeding) Great Tit populations in the same region ( $C.V._{\text{territories}}=36.4$ ,  $C.V._{\text{pairs}}=38.3$  vs  $C.V.=26.3$  and  $C.V.=38.7$ , respectively, for two Great Tit populations over 9 and 10 years; own unpubl. data). The range of variation in my study was similar to that found for Nuthatches by Nilsson (1978).

As the present study was carried out in a relatively small (36 ha) and isolated wood, one might expect chance effects to have a strong influence on the population fluctuations. Even so, however, the results agree well with previous findings (Källander & Karlsson 1981, Svensson 1981, Nilsson 1987) of a positive relationship between winter temperatures and the size of the Nuthatch population in the subsequent spring. A similar relationship has been documented for a number of passerines in Fennoscandia (e.g. Källander & Karlsson 1981, Svensson 1981, Hildén 1982) and for the whole community of residents and short-distance migrants (Enemar et al. 1994). In his detailed analysis of population fluctuations and mortality in a Nuthatch population c.110 km to the northeast of Dalby Söderskog, Nilsson (1987) found a much stronger correlation ( $R^2=0.77$ ) between mean winter temperatures (December–March) and spring population size than found in the present study ( $R^2=0.35$ ). This may be explained by differences in the size of their Nuthatch populations; Nilsson worked in two different plots together three times as large as Dalby Söderskog and with 50% more Nuthatches, probably making his population less susceptible to random events.

Nilsson (1987) found that much of the variation in Nuthatch numbers that remained after winter temperatures had been taken into account was explained by the size of the beech mast crop in the preceding autumn. Unfortunately, beech mast was not measured in the present study, but bumper crops were produced in the autumns of 1976, 1983 and 1989. However, none of these years was followed by exceptionally large Nuthatch populations. Two possible explanations for this are that either there is an interaction between beech mast and the severity of the winter, such that beech mast has its strongest positive effects in cold winters, or that population density limits the influence of beech mast when Nuthatch populations are large. The absence of any effect of beech mast on winter survival reported by Nilsson (1987; also see Matthysen 1989) or of sup-

plemental feeding in autumn (Enoksson 1990) argues against the former explanation. However, more data on winter survival would be desirable, especially in light of demonstrated positive effects of stored food on the nutritional status of Nuthatches in late winter (Nilsson et al. 1993).

The results of the multiple regression analysis suggest that the effects of population density on relative population change were stronger than those of winter temperature. As the Nuthatches were censused only in spring, density-dependent effects could have acted during any period of the year, for instance through territorial behaviour in autumn, as argued by Enoksson (1990).

### *The positive population trend*

The Nuthatch population in Dalby Söderskog showed a positive trend during the study period, increasing by on average 0.7 territories or pairs per year. Similar, statistically significant increases have been recorded also in other populations during the same period: the British Common Bird Census (Wilson & Marchant 1997), Białowiecza, Poland (1977–90; Wesołowski & Stawarczyk 1991), the Swedish Breeding and Winter Bird Censuses (Svensson 1994) and the Danish Winter (but not Breeding) Bird Census (Jacobsen 1994, 1994a). In the Danish data, the winter populations were not significantly correlated with those in the following spring, perhaps suggesting that the breeding time census produces less reliable data for the Nuthatch.

Also several other passerines have shown steady increases in recent decades, in many cases since the late 1950s, although the causes may not necessarily always be the same (e.g. Hildén 1988). Enemar et al. (1994) found that residents and short-distance migrants had increased by, on average, 0.76 territories per year between 1953 and 1992 in Fågelsångsdalen ("Bird Song Valley") to the east of Lund. During the same period, mean temperatures in January–March, as measured at the meteorological station in Lund, increased by 3°C.

### **Acknowledgements**

I thank Henrik Smith and Åke Berg for valuable comments on the manuscript.

### **References**

- Anon. 1970. Recommendations for an international standard for a mapping method in bird census work. In: Svensson, S. (ed.) Bird census work and environmental monitoring. *Bull. Ecol. Res. Committee*, No.9, Lund, pp. 49–52.
- Enemar, A., Cavallin, B., Nyholm, E., Rudebeck, I. & Thorner, A.M. 1994. Dynamics of a passerine bird community in a small deciduous wood, S Sweden, during 40 years. *Ornis Svecica* 4: 65–104.
- Enoksson, B. 1990. Autumn territories and population regulation in the nuthatch *Sitta europaea*: An experimental study. *J. Anim. Ecol.* 59: 1047–1062.
- Enoksson, B. & Nilsson, S.G. 1983. Territory size and population density in relation to food supply in the nuthatch *Sitta europaea* (Aves). *J. Anim. Ecol.* 52: 927–935.
- Hildén, O. 1982. Winter ecology and partial migration of the Goldcrest *Regulus regulus* in Finland. *Ornis Fennica* 59: 99–122.
- Hildén, O. 1988. Thirty years of Finnish winter bird censuses. *Sitta* 2: 21–57.
- Jacobsen, E.M. 1994. *Ynglefuglerapport 1993*. Dansk Ornithol. Foren., København.
- Jacobsen, E.M. 1994a. *Vinterfugletaelling 1993/94*. Dansk Ornithol. Foren., København.
- Källander, H. 1993. Food caching in the European Nuthatch *Sitta europaea*. *Ornis Svecica* 3: 49–58.
- Källander, H. & Karlsson, J. 1981. Population fluctuations of some North European bird species in relation to winter temperatures. *Proc. 2nd Nordic Congr. Ornithol.*, 1979: 111–117.
- Lindquist, B. 1938. *Dalby Söderskog. En skånsk lövskog i forntid och nutid*. Svenska Skogsvårdsföreningens Förlag, Stockholm. (In Swedish with German summary.)
- Matthysen, E. 1985. Year-round territorial behaviour of the nuthatch *Sitta europaea*. *Wielewaal* 51: 269–276.
- Matthysen, E. 1989. Nuthatch *Sitta europaea* demography, beech mast, and territoriality. *Ornis Scand.* 20: 278–282.
- Nilsson, J.-Å., Källander, H. & Persson, O. 1993. A prudent hoarder: effects of long-term hoarding in the European nuthatch, *Sitta europaea*. *Behav. Ecol.* 4: 369–379.
- Nilsson, S.G. 1987. Limitation and regulation of population density in the nuthatch *Sitta europaea* (Aves) breeding in natural cavities. *J. Anim. Ecol.* 56: 921–937.
- Svensson, S. 1981. Population fluctuations in tits *Parus*, Nuthatch *Sitta europaea*, and Treecreeper *Certhia familiaris* in South Sweden. *Proc. 2nd Nordic Congr. Ornithol.*, 1979: 9–18. (In Swedish with English summary.)
- Svensson, S. 1994. *Övervakning av fåglarnas populationsutveckling. Årsrapport för 1992 och 1993*. Ekologiska institutionen, Lunds universitet. (In Swedish.)
- Wesołowski, T. & Stawarczyk, T. 1991. Survival and population dynamics of Nuthatches *Sitta europaea* breeding in natural cavities in a primeval temperate forest. *Ornis Scand.* 22: 143–154.
- Wilson, A. & Marchant, J. 1997. Common Bird Census and Waterways Bird Survey: 1995–96 index report. *BTO News* 210/211: 16–21.

## Sammanfattning

### *Nötväckepopulationen i Dalby Söderskog under 15 år – trend och beståndsvariationer*

Under åren 1977–91 inventerade jag varje vår populationen av nötväcka *Sitta europaea* i den 36,2 ha stora Dalby Söderskog nationalpark, belägen cirka 10 km ostsydost om Lund. Denna skog har i stort sett fått utvecklas fritt under relativt lång tid och karakteriseras därför av gamla träd, hög andel död ved och talrika liggande stammar i olika stadier av nedbrytning. Skogens torrare delar domineras av bok och alm medan fuktigare partier domineras av ek, inom vissa områden med ett buskskikt av hassel.

Nötväckorna inventerades huvudsakligen under mars-april med en modifierad revirkarteringsmetod, där särskild vikt lades vid samtidig sång, lokaliseringen av bohål samt aggressiva interaktioner mellan paren. Partier av skogen, där oklarhet om antalet fåglar rådde, ägnades extra tid. Nötväckor är relativt lättinventerade, i synnerhet under bobyggnadstiden då hanen följer honan och ofta sjunger nära bohålet.

Antalet nötväckerevir varierade mellan fyra och 21, antalet par mellan fyra och 20. Populationssvängningarna hos den året runt revirhållande och hamstrande nötväckan var därför lika stora som hos den icke-hamstrande talgoxen *Parus major* (se även Nilsson 1978). Under fem av åren fanns en till tre operade, men revirhållande hanar, vilket antyder att dödligheten är högre hos honorna. Inte ens under toppåret 1990 utnyttjade nötväckorna alla delar av skogen, varför den faktiska revirstorleken understeg de 1,7 ha som erhålls genom att dividera skogens yta med antalet par. Under bottenåret 1979 rörde sig de fyra paren över större områden än så, men en stor del av skogen förblev outnyttjad.

Dalby Söderskogs nötväckepopulation uppvisade en positiv trend under inventeringsperioden, med en genomsnittlig ökning med 0,7 revir eller par per år (Figur 1). En liknande positiv trend har registrerats för nötväckepopulationer i Storbritannien, Polen och Danmark och f.ö. bland ett flertal stannfåglar och kortdistansflyttare (Hildén 1988, Wesolowski & Stawarczyk 1991, Jacobsen 1994, 1994a, Enemar m.fl. 1994, Wilson & Marchant 1997).

Storleken på nötväckornas vårpopulation i Dalby Söderskog samvarierade med den föregående vinterns stränghet, mätt antingen som ett temperaturindex för månaderna december-februari eller december-mars, eller som antalet dygn med frost under samma perioder: Ju mildare vinter, desto större vårpopulation av nötväcka (Figur 2). De kraftigaste minskningarna (40–69%) skedde efter de tre strängaste vintrarna, men trots att vintern 1986–87 också var hård, ökade i stället beståndet mellan 1986 och 1987. De relativa beståndsförändringarna visade också ett signifikant samband med antalet par föregående vår. I själva verket var denna täthetsberoende effekt starkare än effekten av vintertemperaturen, men eftersom nötväckebeståndet endast taxerades under våren kan den ha haft sin verkan när som helst under året, t.ex. via revirbeteende under hösten (Enoksson 1990).

Produktionen av bokollon, vilka nötväckorna hamstrar i stor mängd, mättes inte, men tre toppår förekom (1976, 1983 och 1989). Efter dessa höstar var emellertid vårpopulationen inte tydligt högre än förväntat utifrån vintertemperaturen (se Figur 2). Detta är något förvånande med tanke på att hamstrad föda visat sig ha en positiv effekt på nötväckors näringsstatus (Nilsson m.fl. 1993) men stämmer överens med tidigare studier som funnit att vinteröverlevnaden inte tycks påverkas av höstens bokollonskörd (Nilsson 1978, Matthysen 1989).

## Autumn migration of Blue Tit *Parus caeruleus* at Falsterbo, Sweden 1980–94: population changes, migration patterns and recovery analysis

HENNING HELDBJERG & LENNART KARLSSON

---

### Abstract

Extensive ringing data from Falsterbo, South Sweden, were used to analyse numbers, migration patterns and recoveries in the Blue Tit *Parus caeruleus* during 15 years (1980–94). The ringing totals as well as the totals from the migration counts at Falsterbo showed an overall increase of Blue Tits during this period. This corresponded with the trends from other monitoring projects in Sweden as well as the number of annually ringed nestlings. Analyses of the daily and seasonal migration patterns and the age and sex composition were carried out. The majority of the migrating Blue Tits were females, but with an increasing proportion of males with increasing numbers of migrating Blue Tits. The majority of the migrating Blue Tits were first-year birds and this proportion increased with the strength of migration. The results indicated that the same individuals may show repeated migration during several seasons, more like regular migrants than true irruptive species. The recovery analysis shows breeding area, migration routes and wintering areas for Blue Tits ringed or recaptured at

Falsterbo. Obviously the major part of the birds originate from southern Sweden. They are short-distance migrants wintering in Denmark and northern Germany. Many Blue Tits also return inland when confronted with the sea at Falsterbo. The intensity of migration varied a lot from year to year. Strong migratory movements occurred more often towards the end of the study period and with increasing numbers of Blue Tits involved. It appeared that the key factors for the occurrence of strong migratory movements were a high population density, caused by high winter survival and good breeding results, in combination with a low amount of Beech mast or other food resources during the following autumn.

*Henning Heldbjerg, Egilsgade 9, 5 tv., DK-2300 København S, Denmark.*

*Lennart Karlsson, Falsterbo Bird Observatory, Fyren, S-239 40 Falsterbo, Sweden.*

---

Received 17 February 1997, Accepted 25 August 1997, Editor: R. Sandberg

### Introduction

The Blue Tit *Parus caeruleus* is a widespread and abundant species in deciduous and mixed forests in southern Sweden. Since the 1960s the Blue Tit has increased its geographic range to the north as far as northern Sweden (Risberg 1990). Ulfstrand & Högstedt (1976) estimated the Swedish population at 200,000 pairs based on information from 1955, whereas the latest estimate (Koskimies 1993) is 400,000–1 million pairs. The same positive trend has been observed in the rest of Scandinavia. In Norway the population has increased since the 1970s (Gjershaug et al. 1994), and in Finland, it has increased considerably since the mid-1950s (Hyytiä et al. 1983, Hildén 1986). In Denmark the population is considered to have increased since the end of the 1970s (Asbirk & Braae 1988; Koskimies 1993). The

population in Skåne (the southernmost province of Sweden), was estimated at 60,000 pairs at the beginning of the 1980s (Andell & Nilsson 1988, Risberg 1990).

The Blue Tits in Sweden are mainly sedentary, but parts of the population make migratory movements. In some years the migration is quite strong, reminding of an irruption. The direction of migration is mainly towards southwest (Rudebeck 1950, Risberg 1990). Being a typical forest bird and not a regular migrant, the open sea acts as a migration barrier to the Blue Tits. They will therefore rather follow coastlines than cross the sea. As a consequence, in autumn they will be concentrated on the Falsterbo peninsula (Rudebeck 1950, Ulfstrand 1962, Ulfstrand et al. 1974), which is the southwestern-most point of Sweden.

The high numbers of migrating Blue Tits at Falsterbo in some years have led to several analyses (Ulfstrand 1962, Persson 1972a, 1972b, Lindskog & Roos 1979, 1980). Its migration in single years is also described in some of the annual reports on ringing and migration at Falsterbo, regularly published in the journal *Anser* (e.g. Karlsson et al. 1986, 1991, 1995, Roos 1993).

During the last 15 years the annual numbers of migrating Blue Tits have increased considerably. As a consequence of this, the number of Blue Tits ringed at Falsterbo, as well as the number of recoveries, have increased rapidly. Although ringing at Falsterbo started in 1947, there were only 53 recoveries of Blue Tits up to 1980 (Roos 1984), which should be compared to 322 at the end of 1994. The number of recaptures (controls) at Falsterbo of Blue Tits ringed elsewhere has increased from 6 to 154 during the same period. The recoveries at Falsterbo 1947–80 were analysed by Roos (1984). There are also two analyses of all Swedish recoveries of Blue Tits (Rendahl 1959, Källander 1983a).

This paper describes the migration of Blue Tits at Falsterbo during 1980–94, analysing numbers, seasonal and daily patterns of migration and variations in age and sex distribution. The numerous recoveries made it possible to map the breeding range, migration routes and wintering areas of Blue Tits passing at Falsterbo.

## Material and methods

Observations of the bird migration in autumn at Falsterbo (55°23'N, 12°49'E) were done regularly during 1942–44 (Rudebeck 1950) and 1949–60 (Ulfstrand et al. 1974). Since 1973, strictly standardized migration counts are carried out every autumn from 11 August to 20 November (Roos 1974).

Ringing activities started already in 1947. Since the middle of the 1960s, regular ringing, mainly of passerines, has taken place in the garden surrounding the Falsterbo lighthouse (Roos 1984). Since 1980, the ringing scheme has been standardized (Roos & Karlsson 1981). The autumn ringing period at Falsterbo starts on 21 July and continues until 10 November. The daily trapping time is a minimum of six hours from dawn (though always starting at a full or half hour) and thereafter as long as at least 10 birds irrespective of species are caught per hour.

Depending on the weather, up to 21 mistnets are used at permanent sites in the lighthouse garden and

at some shrubs just outside it. The lighthouse garden is about 100 x 100 m and situated in the middle of an open area (golf course). The vegetation of the lighthouse garden consists of 6–10 m tall trees, mainly Birch *Betula* sp. and Pines *Pinus* sp. with a dense undergrowth of different shrubs. Just outside the garden, there are some low plantations of Mountain Pine *Pinus mugo*, Common Alder *Alnus glutinosa* and Elder *Sambucus nigra*.

The nets are checked every 30 minutes. At ringing, the birds are always aged and, when possible, sexed. Biometric data (wing-length, fat score, weight and moult status) are collected from as many birds as time allows.

All Blue Tits included in this material were aged, primarily as first year birds (1K, Euring code 3) or older (2K+, Euring code 4) by moult characters (Svensson 1975). From 1984 and onwards iris colour was used to classify adult Blue Tits into two groups: birds from last year (2K, Euring code 5) or older (3K+, Euring code 6) (Karlsson et al. 1985). In 1985–94, 98.6% of the adult Blue Tits were aged according to this method. Sexing of the Blue Tits by colour differences in plumage (Drost 1951, own observations) started in 1981 and 99.7% of the Blue Tits were sexed in 1983–94 (Table 1).

The analysis of ringing numbers includes the autumns of 1980–94. During this period a total of 49,173 Blue Tits were ringed, all of which were caught at the lighthouse garden. A few Blue Tits ringed in July, August and up to 11 September, i.e. before the true migration started (Figure 1), were judged as local birds and therefore excluded from the analyses ( $n=152$ , 0.3% of the total). Thus, 49,021 Blue Tits were included in this study. Blue Tits ringed in spring were also excluded, since numbers were very small (range: 2–26 per season).

Spearman's Rank Correlation Coefficient (Fowler & Cohen 1994) was used to test the correlations between various variables, and circular statistics follow Batschelet (1981). The coefficient of variation ( $CV = \text{standard deviation}/\text{mean value} * 100$ ) was used to express the distribution of observations around their mean value. The numbers of migrating Blue Tits were taken from the standardized migration counts at Falsterbo (Roos 1981–95).

The analysis of ringing recoveries includes all recoveries of Blue Tits ringed at Falsterbo and recoveries at Falsterbo of Blue Tits ringed elsewhere (controls) during 1947–94, but only when the distance between the ringing and the recovery sites was more than 10 km. In total, 322 recoveries and 154 controls were included.



Table 1. Number of ringed (RM) Blue Tits at Falsterbo during autumn 1980–94 (11 September–10 November) and the distribution of age and sex groups. For comparison, the number of migrating Blue Tits registered within the standardized migration counts at Falsterbo (Roos 1974–95) were added (MC). N.B. "All adults (2K+)" include 2K, 3K+ and some birds which were not aged as 2K or 3K+. M = male. F = female. M/F = not sexed.

*Antal ringmærkede (RM, fordelt på alder og køn) respektivt udtrækkende (MC) blåmejsler ved Falsterbo i perioden 11 september–10 november 1980–94. Bemærk, at "All adults (2K+)" inkluderer 2K, 3K+ samt nogle fugle, der ikke var bestemt til hverken 2K eller 3K+. M = han. F = hun. M/F = ikke kønsbestemt.*

	First-year 1K				All adults (not first-year) 2K+				Second-year 2K				Older than second-year 3K+				Grand Total	
	M	F	M/F	Total	M	F	M/F	Total	M	F	M/F	Total	M	F	M/F	Total	RM	MC
80	-	-	2250	2250	-	-	31	31	-	-	-	-	-	-	-	2281	3868	
81	6	169	1371	1546	6	74	101	181	-	-	-	-	-	-	-	1727	4208	
82	21	63	11	95	2	29	5	36	-	-	-	-	-	-	-	131	35	
83	36	162	4	202	1	7	-	8	-	-	-	-	-	-	-	210	180	
84	1224	4271	23	5518	7	184	-	191	4	115	-	119	-	14	-	5709	22315	
85	747	2974	1	3722	17	310	-	327	13	261	-	274	1	23	-	4049	11679	
86	642	3081	-	3723	28	269	-	297	24	194	-	218	4	57	-	4020	15014	
87	61	242	-	303	8	228	-	236	6	156	-	162	2	70	-	539	386	
88	1475	4213	7	5695	8	157	-	165	5	87	-	92	3	68	-	5860	20258	
89	133	658	10	801	22	316	1	339	19	260	1	280	3	56	-	1140	2301	
90	1550	5124	9	6683	30	283	-	313	17	122	-	139	13	159	-	6996	49606	
91	711	2400	9	3120	79	853	-	932	61	682	-	743	18	171	-	4052	10918	
92	35	182	4	221	9	185	-	194	3	107	-	110	6	78	-	415	304	
93	942	3922	25	4889	17	242	-	259	11	139	-	150	6	103	-	5148	43121	
94	1262	4796	33	6091	49	603	1	653	41	428	1	470	8	175	-	6744	52483	

## Results

### Number of ringed and migrating Blue Tits

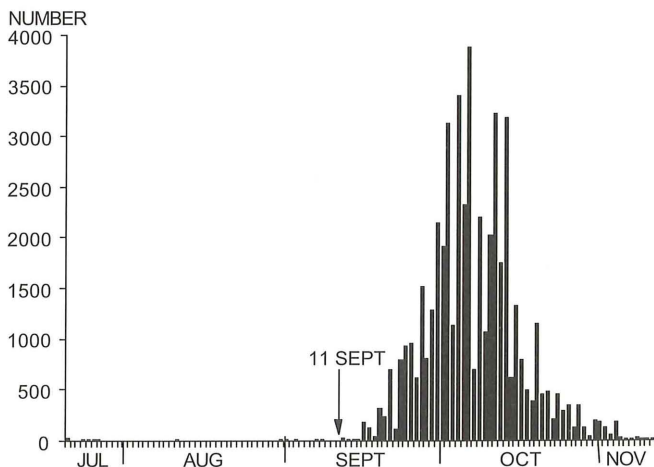
During the autumns of 1980–94, a total number of 49,021 Blue Tits were ringed at Falsterbo with a large variation in seasonal numbers (mean: 3268, range: 131–6996, CV=74, Table 1). The corresponding numbers of Blue Tits recorded during migration counts varied to an even higher extent (mean: 15,778, range: 35–52,483, CV=113, Table 1). The totals of

both ringed and migrating Blue Tits tended to increase over the years, but not statistically significantly ( $n=15$ ; ringing:  $r_s=0.454$ ,  $p>0.10$ ; migration counts:  $r_s=0.481$ ,  $p<0.10$ ), due to the great variation in numbers from one year to the next.

There was a strong correlation ( $n=15$ ,  $r_s=0.964$ ,  $p<0.01$ ) between seasonal numbers of Blue Tits counted on migration and Blue Tits ringed. This indicates that these methods reflect the variation in

Figure 1. Seasonal distribution of Blue Tit captures at Falsterbo in autumn (21 July–10 November). Pooled data for 1980–94. Birds trapped before 11 September (152 individuals, left of arrow) were considered as local birds and were excluded from all analyses.

*Dagsfordelingen af totalfangsten af blåmejsle i Falsterbo i efterårene (21 juli–10 november) 1980–94. Blåmejsler fanget før den 11 september (152 fugle, til venstre for pilen) betragtes som værende lokale fugle og er derfor ikke inkluderet i denne analyse.*



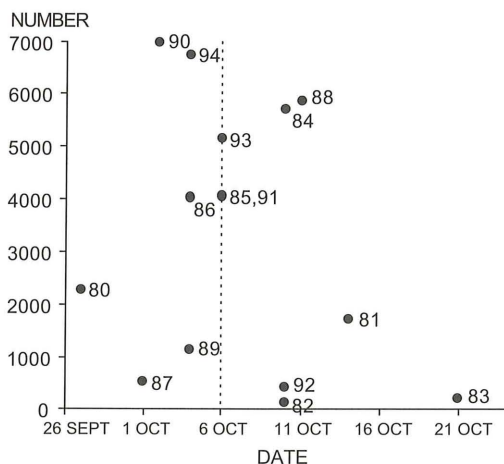


Figure 2. Median dates of captures of Blue Tits at Falsterbo. The dotted line indicates the median date for all seasons (1980–94).

*Mediandatoer for fangst af blåmejse i Falsterbo. Den stiplede linie indikerer mediandatoen for alle årene 1980–94.*

the true number of migrating Blue Tits in a similar way.

The ratio of counted to ringed Blue Tits (Table 1: MC/RM) increased significantly with increasing numbers ( $n=15$ ,  $r_s=0.900$ ,  $p<0.01$ ). These changes may express the urge to migrate, especially since the number of counted Blue Tits was even lower than the number of ringed ones in some years with weak migratory movements (1982, 1983, 1987, 1992; see Table 1).

### Seasonal timing of migration

The timing of migration was very similar in almost every autumn. The middle 90% (5–95%) of the Blue Tits were ringed during the period 23 September to 23 October (Figure 1) and the median date for all birds ringed in 1980–94 was 6 October (Figure 2). However, there were some differences between years, depending on the intensity of migration. The middle 90% were reached within a shorter period when the migratory movements were strong, though the correlation was not significant ( $n=15$ ,  $r_s=-0.518$ ,  $0.05<p<0.10$ ). The median dates occurred within eight days at the beginning of October in the eight years with the highest numbers of ringed Blue Tits. In the seven remaining years (with lower numbers), median dates varied much more (27 September–21 October, Figure 2). These differences were mainly

Table 2. The three highest daily ringing totals for Blue Tits expressed as percentages of the seasonal totals in the autumns of 1980–94 compared to those of some of the most numerous ringed species belonging to different migratory categories. CV = coefficient of variation. D/N = Diurnal or Nocturnal migrant.

*De tre største dagstotalers procentuelle andel af sæsonstotalerne for efterårene 1980–94, samt variationskoefficient, CV, for blåmejse sammenlignet med andre talrigt ringmærkede arter, der tilhører forskellige træk-kategorier. D/N = dagtrækkende henholdsvis nattrækkende arter.*

	D/N	%	CV
Blue Tit <i>Parus caeruleus</i>	D	44	12
Partial migrants/Irruptive species:			
Coal Tit <i>Parus ater</i>	D	46	24
Great Tit <i>Parus major</i>	D	42	19
Siskin <i>Carduelis spinus</i>	D	65	25
Bullfinch <i>Pyrrhula pyrrhula</i>	D	55	30
Medium distance migrants:			
Wren <i>Troglodytes troglodytes</i>	N	43	25
Robin <i>Erithacus rubecula</i>	N	41	22
Goldcrest <i>Regulus regulus</i>	N	43	32
Chaffinch <i>Fringilla coelebs</i>	D	37	25
Long distance migrants:			
Redstart <i>Phoenicurus phoenicurus</i>	N	33	21
Garden Warbler <i>Sylvia borin</i>	N	33	24
Willow Warbler <i>Phylloscopus trochilus</i>	N	32	27

an effect of single days with relatively high numbers of birds ringed. In years with only little migration, weather conditions are relatively more important for whether Blue Tits will occur at the trapping site at all and this may influence the median date.

In 1980–94 Blue Tits were trapped on 529 (57.8%) of all days 11 September–10 November. On 112 days (12.2%) the daily ringing total was higher than 100, on 25 days (2.7%) higher than 500 and on six days (0.7%) higher than 1000. The highest daily total, 1716, occurred on 6 October 1993.

The three highest daily totals together accounted for 44% (range: 36–53%) of the autumn total. This is a typical pattern in irruptive species and short distance migrants at Falsterbo (Lindskog & Roos 1979, Karlsson et al. 1995), while corresponding figures for nocturnal long distance migrants are distinctly lower (Table 2).

Table 3. Summary of age and sex distribution (%) in Blue Tits ringed at Falsterbo. Different periods were chosen according to accuracy of ageing and sexing (cf. Table 1): (1) 1980–94: All Blue Tits were aged as either first-year (1K) or adults (2K+). (2) 1983–94: As (1) but most of the Blue Tits (99.7%) were also sexed. (3) 1985–94: As (1)+(2) but most of the adult (2K+) Blue Tits (98.6%) were aged as either second-year (2K) or older (3K+). Read row/column, i.e. 2K were 71.0% of all adults and 6.8% of the total in 1985–94.

*Oversigt over alders- og kønsfordeling (læs: række/kolonne) for blåmejsler ringmærket ved Falsterbo. Der er angivet forskellige tidsperioder, da de forskellige metoder til alders- og kønsbestemmelse er taget i anvendelse til forskellige tidspunkter (jvf. Tabel 1).*

	% of 1K	% of 2K+	% of 2K	% of 3K+	% of Total
<i>(1) 1980–94:</i>					
1K					91.5
2+					8.5
<i>(2) 1983–94:</i>					
1K M	21.5				19.6
1K F	78.2				71.4
2K+M		7.0			0.6
2K+F		93.0			8.1
Not sexed	0.3				0.3
<i>(3) 1985–94:</i>					
2K		71.0			6.8
2K M			7.6		0.5
2K F			92.4		6.3
3K+		27.6			2.6
3K+M				6.3	0.1
3K+F				93.7	2.6
Not aged		1.4			1.4

### Diurnal timing of migration

The daily pattern of migration was difficult to analyse because the starting time of the ringing activities change stepwise during autumn, and neither clock hour nor elapsed time since sunrise were adequate ways to express this pattern. However, even though Blue Tits were mostly caught in flocks and the mistnets were emptied every 30 min, it was possible, by use of interpolation, to calculate a theoretical median time (TMT), i.e. the time of the day when 50% of the daily total were captured (Figure 3). Only the first six hours were included, since this is the minimum trapping effort per day. Blue Tits were sometimes also caught later, but the

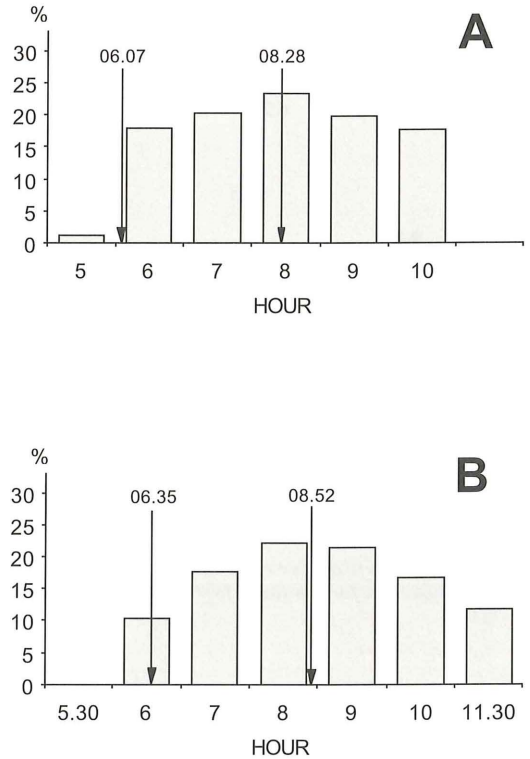


Figure 3. Daily distribution of captures of Blue Tits at Falsterbo as percentages per hour. Only the six first hours (minimum standard trapping time) included. A: 21 September–5 October. Ringing starts at 05.00 hrs. Average sunrise: 06.07 hrs. B: 6–20 October. Ringing starts at 05.30 hrs. Average sunrise: 06.35 hrs. The left arrow shows average sunrise and the right one shows the "theoretical median time" (TMT) during period A and B respectively. Hours according to Swedish Normal Time (UTC + 1 hour).

*Fangstfordelingen af blåmejsler i Falsterbo i procent per time. Kun de seks første timer er inkluderet i "minimumfangst tid". A: 21 september–5 oktober; ringmærkningen starter kl 05.00; B: 6–20 oktober; ringmærkningen starter kl. 05.30. Pilene til venstre viser tidspunktet for solopgang og pilene til højre viser det "teoretiske median tidspunkt" (TMT) for henholdsvis periode A og B. Tidsangivelsen relaterer til svensk normaltid (UTC + 1 time).*

number of days with prolonged ringing differed much from year to year, making relevant comparisons impossible. However, the majority of the birds were caught during the first six hours in all years (see below).

The period around the median date (21 September–20 October) was selected for comparison. In this period, the ringing started at 05.00 hrs. (Swedish

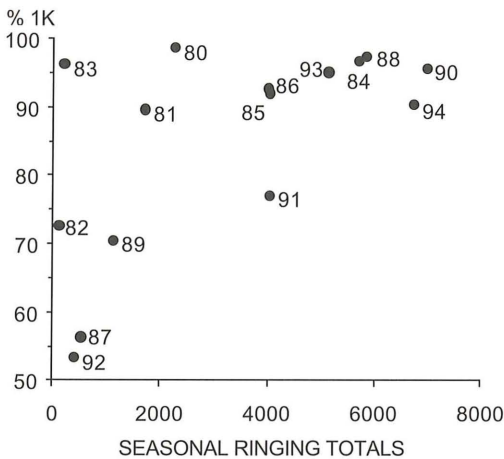


Figure 4. Percentage first-year (1K) of all ringed Blue Tits in relation to the seasonal totals in the autumns 1980–94 ( $n=15$ ,  $r_s=0.500$ ,  $p<0.10$ ).

Andelen 1K i procent af alle ringmærkede blåmejsjer i forhold til sæsonstotalerne for efterårene 1980–94 ( $n=15$ ,  $r_s=0.500$ ,  $p<0.10$ ).

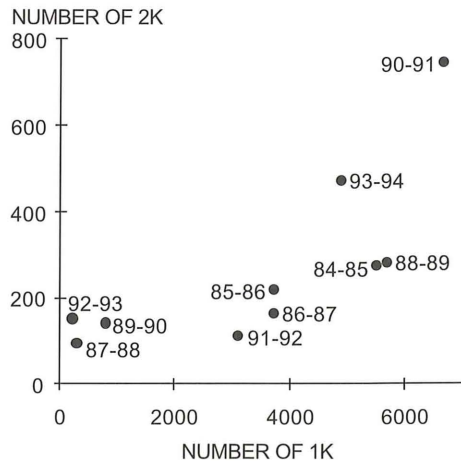


Figure 5. Number of ringed first-year (1K) Blue Tits 1984–93 in relation to the number of second-year birds (2K) during succeeding autumns 1985–94 ( $n=10$ ,  $r_s=0.867$ ,  $p<0.01$ ).

Antallet af ringmærkede 1K blåmejsjer efterårene 1984–93 i relation til antallet af 2K blåmejsjer i det efterfølgende efterår 1985–94 ( $n=10$ ,  $r_s=0.867$ ,  $p<0.01$ ).

Normal Time) from 21 September to 5 October (period A, Figure 3) and at 05.30 hrs. from 6 October to 20 October (period B, Figure 3). Compared to the total daily captures, 75% of the Blue Tits were caught within the first six hours in period A and 81% in period B, respectively.

The distribution resembles a normal distribution in both periods (Figure 3). The difference of 24 minutes between the median for period A and the median for B indicates that the TMT depends on the sunrise, which is on average 28 minutes later in period B than in period A. The peak hour was between 08.00 and 09.00 in both periods, i.e. 2–3 hours after sunrise, which is similar to the pattern in some other regular or partial diurnal migrants like Dunnock *Prunella modularis*, Chaffinch *Fringilla coelebs*, Yellowhammer *Emberiza citrinella* and Great Tit *Parus major* trapped at Falsterbo (Roos et al 1983, own observations).

#### Age and sex distribution

A very high percentage of the Blue Tits (91.5%), were first-year birds (1K, Table 3), which corresponds well with the age distribution in many other species trapped at Falsterbo in autumn. There was a strong significant correlation (1980–94:  $n=15$ ,  $r_s=0.986$ ,  $p<0.01$ ) between the number of first-year

Blue Tits and the total number, whereas the correlation between the number of adults (2K+) and the total number was weak (1980–94:  $n=15$ ,  $r_s=0.461$ ,  $0.05<p<0.10$ ). The proportion of 1K birds was larger (90% or more) in years with many Blue Tits trapped. Thus, the four years with the lowest totals were also the years with the lowest proportions of 1K birds (Figure 4). The correlation was not quite statistically significant ( $n=15$ ,  $r_s=0.500$ ,  $0.05<p<0.10$ ), mainly due to two years, 1983 and 1991, which fell outside the general pattern.

In 1985–94, 98.6% of the adult (2K+) Blue Tits were aged as either second-year birds (2K) or older (3K+). On average 71% of all adults were aged as 2K birds (range: 44.4–82.6%;  $CV=18$ ). Only in one year (1990) was the number of 3K+ birds higher than the number of 2K birds. There was an increasing trend in the number of 3K+ birds (1985–94:  $n=10$ ,  $r_s=0.782$ ,  $p<0.02$ ). This may be a consequence of a general increase of the population, but it may also indicate that an increasing number of Blue Tits make regular (annual) movements, especially since the number of 2K birds was not significantly increasing over the years ( $n=10$ ,  $r_s=0.067$ ,  $p>0.10$ ). However, ten years may be too short a timescale for any far-reaching conclusions.

There was a significant correlation between the number of 1K birds in one year and the number of 2K

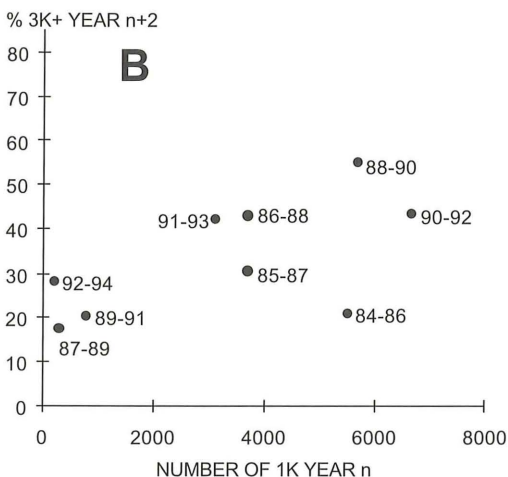
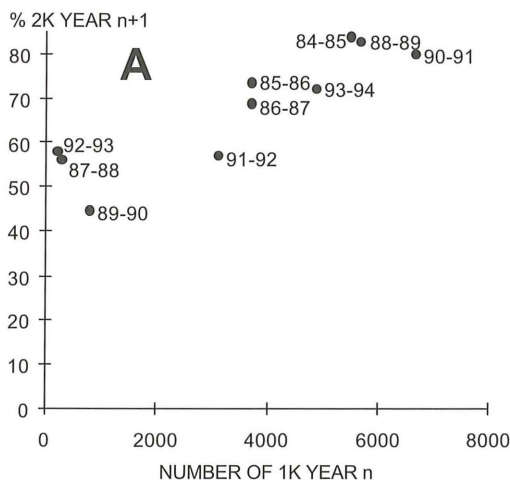


Figure 6. Percentages of second-year (2K) birds during year  $n+1$  (A), and older (3K+) during year  $n+2$  (B) of the total number of adults (2K+) during year  $n+1$  and year  $n+2$  respectively, related to the number of first-year (1K) Blue Tits ringed during year  $n$  ( $n(2K)=10$ ,  $r_s=0.830$ ,  $p<0.01$ ;  $n(3K+)=9$ ,  $r_s=0.683$ ,  $p<0.05$ ).

*Andelen i procent af 2K blåmejser i år  $n+1$  (A) og 3K+ i år  $n+2$  (B) af det totale antal 2K+ i år  $n+1$  henholdsvis  $n+2$  relateret til antallet af 1K blåmejser ringmærket i år  $n$  ( $n(2K)=10$ ,  $r_s=0.830$ ,  $p<0.01$ ;  $n(3K+)=9$ ,  $r_s=0.683$ ,  $p<0.05$ ).*

birds in the following year (1984/85–93/94:  $n=10$ ,  $r_s=0.867$ ,  $p<0.01$ , Figure 5). The proportion was on average 14:1. However, the proportions differed so much from year to year (range 1.5:1–28:1), that it was not possible to calculate survival rates from these data as it rather expressed the size of the annual cohort.

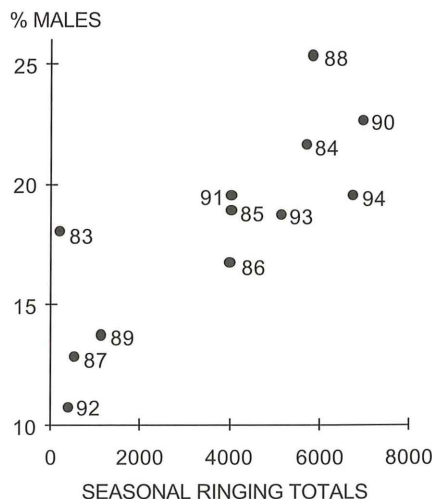


Figure 7. Percentage of males in relation to seasonal totals of Blue Tits ringed 1983–94 ( $n=12$ ,  $r_s=0.862$ ,  $p<0.01$ ).

*Andelen i procent af hanner i relation til antallet blåmejser ringmærket per efterårssæson 1983–94 ( $n=12$ ,  $r_s=0.862$ ,  $p<0.01$ ).*

The correlations between the number of 1K birds and the proportions of 2K and 3K+ birds among adults (2K+), one and two years later respectively, were both significant (Figure 6). This suggests that birds which have migrated successfully as 1K also tend to migrate as adults. Further evidence for this is the increasing number of 3K+ birds and some recoveries (see below).

In all age classes, females were significantly more numerous than males (Table 3). The proportion of males was 21.5% (1983–94) of the 1K birds, but only 7.0% of the adults. The proportion of males in one autumn, which ranged from 10.7% to 25.3% over the years, correlated significantly ( $n=12$ ,  $r_s=0.862$ ,  $p<0.01$ , Figure 7) with total numbers during the same season. This was because the proportion of males among first-year birds was significantly correlated with total numbers ( $n=12$ ,  $r_s=0.790$ ,  $p<0.01$ ), whereas that for adults was not ( $n=12$ ,  $r_s=0.259$ ,  $p>0.10$ ).

### Recoveries

Until the end of 1994, there were 322 recoveries of Blue Tits ringed at Falsterbo (Table 4A), (0.5% recovery rate), and 154 controls of Blue Tits ringed elsewhere (Table 4B). Among the 322 recoveries, 232 (72%) were from abroad, mainly from Denmark (213).

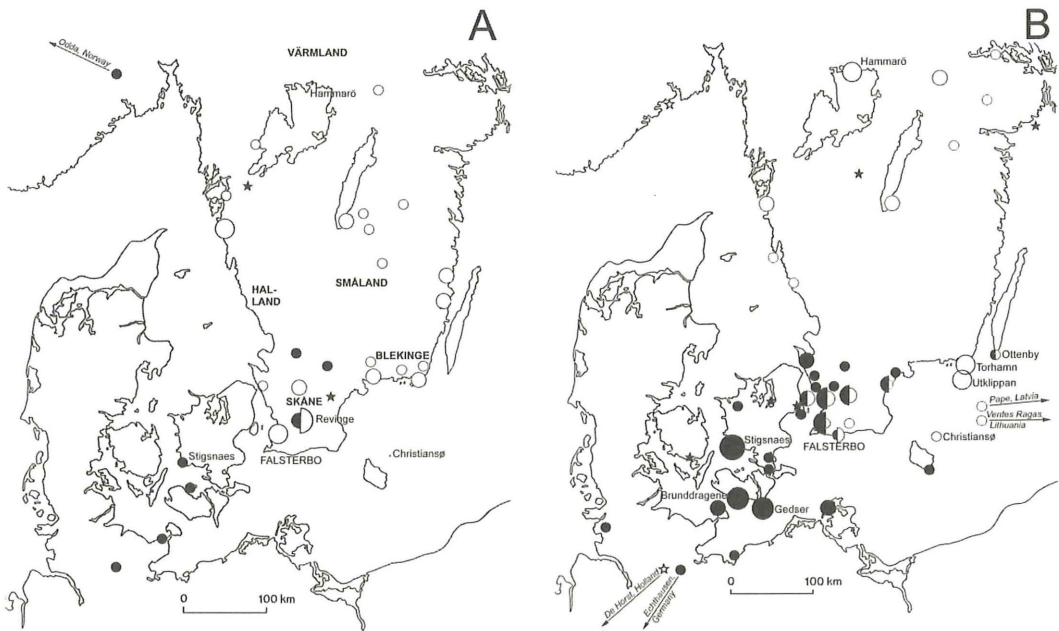


Figure 8. Recoveries of Blue Tits ringed at Falsterbo (filled symbols) and ringing sites for Blue Tits controlled at Falsterbo (open symbols). Circles = less than 1 year between ringing and recovery (no breeding season in between). Stars = 1 year or more between ringing and recovery (at least one breeding season in between). (A) Breeding season (May–July). (B) Autumn (August–November). (C) Winter (December–15 March). (D) Spring (16 March–April).

*Genfund af blåmejser ringmærket andetsteds og kontrolleret i Falsterbo (lukkede symboler) og ringmærkningslokaliteter for blåmejser kontrolleret i Falsterbo (åbne symboler). Cirkler = mindre end 1 år mellem ringmærkning og genfund (ingen ynglesæsoner imellem). Stjerner = 1 år eller mere mellem ringmærkning og genfund (1 eller flere ynglesæsoner imellem). (A) Ynglesæson (maj–juli). (B) Efterår (august–november). (C) Vinter (december–15 marts). (D) Forår (16 marts–april).*

### Breeding area

There were 63 recoveries at Falsterbo of Blue Tits ringed elsewhere as nestlings, all in the southern third of Sweden, mainly Skåne and Blekinge, but a few as far north as Lake Vänern (Figure 8A). The average distance from the breeding grounds was 147 km, and the average direction was 223°, i.e. south-west.

There were 11 recoveries during the breeding season (May–July) of Blue Tits ringed at Falsterbo. Six were from southern Sweden, one from Norway, two from eastern Denmark and two from northern-



Teckenförklaring till Fig. 8 A–D.

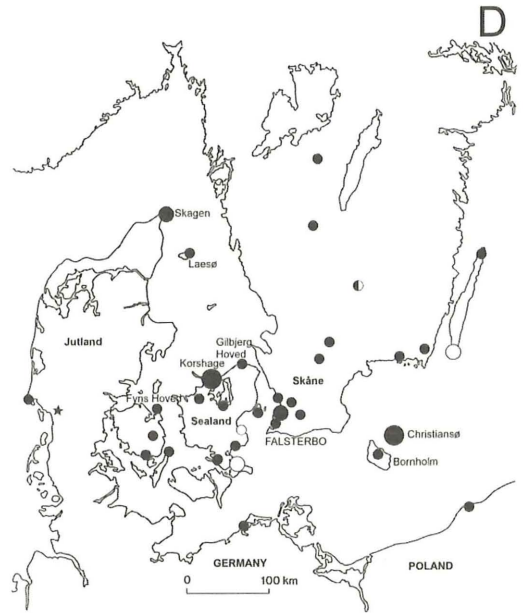
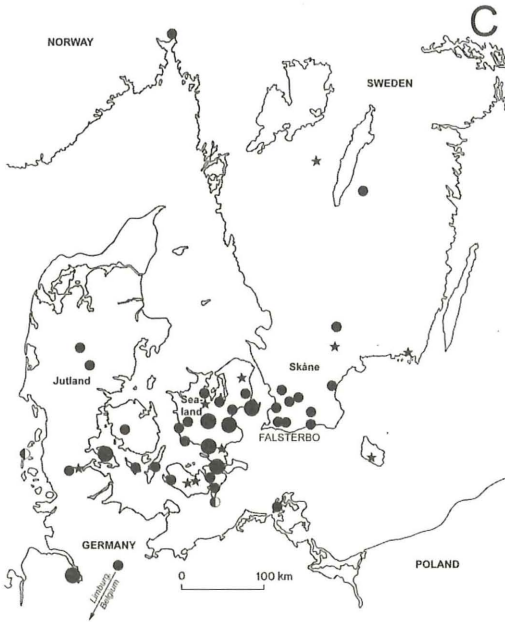
most Germany (Figure 8A). One Danish and one German bird were reported in early May, and they might still have been on migration.

There was evidence that Blue Tits may breed considerably more to the south than they were hatched. A first-year female ringed at Falsterbo on 13 October 1985 was recaptured after six days at Stignæs, Denmark, and on 25 May the next year at the same place, breeding in a nestbox. Maybe the Blue Tit recovered in Kröss, Germany on 1 July 1989 was a breeding bird as well.

### Autumn migration

For Blue Tits ringed elsewhere as 1K (n=63) and recovered at Falsterbo the same autumn (Figure 8B), the mean direction was 223° (SW), and the average distance from the ringing sites was 198 km (cf. nestlings above).

There were 100 recoveries at Stignæs Bird Observatory (100 km W of Falsterbo, Figure 8B) of



Blue Tits ringed at Falsterbo earlier during the same autumn (September–November). Of these, 91% were within 19 days. The average time between ringing and recovery was 12 days, corresponding well with the average time before recapture at two other ringing sites in southeastern Denmark, at nearly the same distance from Falsterbo; 14 days to Brunddrage on Lolland (122 km SW,  $n=13$ ) and 16 days to Gedser on Falster (105 km SSW,  $n=13$ ). The minimum time between ringing at Falsterbo and recapture at Stignæs was three days, indicating a migration speed of 36 km/day. Some Blue Tits migrated further, from the Danish islands to the northern parts of Germany. The minimum time between ringing at Falsterbo and recovery in northern Germany was six days (appr. 200 km SSW) also indicating a migration speed of c. 35 km/day. This is similar to results on Blue Tit migration in the Alps (29 km/day, Frelin 1979).

Of the recoveries (>10 km) during the first week after ringing, 32% were from southern Skåne, but during the second week this figure decreased to 8%. Concurrently, the proportion of recoveries in eastern Denmark increased from 66% during the first week to 87% during the second week.

The recoveries show that some of the Blue Tits ringed at Falsterbo obviously never cross the Strait of Öresund but return inland (Figure 8B). Most of

these birds stay in the southernmost part of Sweden, but there were a few examples of Blue Tits moving longer distances, like the one recaptured at Ottenby, Öland, only 10 days after ringing at Falsterbo.

There was no significant difference in the age/sex distribution between the Blue Tits ringed at Falsterbo and those recovered during the first autumn and winter, neither in Sweden (>10 km) ( $\chi^2=0.25$ ,  $df=3$ ,  $p>0.10$ ) nor abroad ( $\chi^2=3.68$ ,  $df=3$ ,  $p>0.10$ ).

Evidently some adults migrate, since there were 17 controls at Falsterbo of Blue Tits ringed in Denmark in a previous autumn and three ringed in a previous spring. In addition there were four recoveries from eastern Denmark, one year or more after ringing, but like the Blue Tit at Stignæs mentioned above, these could be 1K migrants that never returned to the area where they were hatched.

#### Wintering areas and spring migration

There were 64 recoveries during winter (1 December–15 March, Figure 8C), of which 15 were from north of Falsterbo. Two recoveries from Oslo, Norway, and Tranås, east of Lake Vättern, respectively, indicate that Blue Tits ringed at Falsterbo in autumn sometimes winter considerably further north. However, three of the six northernmost recoveries were not from the first winter after ringing, indicating that

Table 4. Temporal and spatial distribution of (A) recoveries of Blue Tits ringed at Falsterbo and (B) recaptures at Falsterbo of Blue Tits ringed elsewhere 1947-94. The tables show month of recovery (A) and ringing (B) respectively. Only records with a distance of more than 10 km between ringing and recovery sites were included.

*Tidsmæssig og geografisk oversigt over (A) genfund af blåmejsler ringmærket ved Falsterbo respektivt (B) kontroller i Falsterbo af blåmejsler ringmærket andetsteds 1947-94. Kun fund hvor afstanden mellem mærknings- og genfundlokalitet er større end 10 km er inkluderet.*

**A**

	Jan	Feb	Mar	Apr	May	Jun	Jul	Aug	Sep	Oct	Nov	Dec	Total
Skåne	5	-	6	4	2	2	-	-	6	27	15	3	70
Rest of Sweden	2	-	3	5	2	-	-	1	1	3	2	1	20
E. Denmark	12	7	13	6	2	-	-	-	2	124	10	9	185
W. Denmark	1	4	6	5	-	-	-	-	-	1	-	-	17
Bornholm	-	-	3	7	-	-	-	-	-	1	-	-	11
Germany	-	4	1	1	1	-	1	-	-	5	2	-	15
Belgium	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
Poland	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Norway	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1	2
Total	20	15	32	29	8	2	1	1	9	161	29	15	322

**B**

	Jan	Feb	Mar	Apr	May	Jun	Jul	Aug	Sep	Oct	Nov	Dec	Total
Skåne	-	-	-	-	9	28	2	-	8	11	-	-	58
Rest of Sweden	-	-	2	1	10	18	1	4	19	8	-	-	63
Denmark	-	-	3	-	-	-	-	-	2	19	2	1	27
Germany	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1	-	-	2
Latvia	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
Lithuania	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1
Holland	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
Norway	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1
Total	-	-	6	1	19	46	3	4	31	41	2	1	154

these birds probably did not migrate in the autumn preceding the winter they were recovered.

There were 52 recoveries from the first winter after ringing. The geographical distribution (Figure 8C) shows that Blue Tits passing Falsterbo are short-distance migrants. After November they move only a little, mainly to the west, and the recoveries from the western part of Denmark were all from late autumn or winter. The southernmost recovery was from Belgium in December 1965, but this seems to be an exception to the rule, since the rest of the recoveries showed that Scandinavian Blue Tits rarely move further south than northern Germany.

In spring, the Blue Tits head north again, but now the route is a little more to the west than during autumn, as indicated by recoveries mainly from northeasterly directed points such as Skagen, Læsø, Fyns Hoved, Korshage and Gilbjergoved (Figure 8D).

One recovery from eastern Germany, one from Poland and five from the island of Christiansø in the middle of the Baltic Sea, shows that some of the Blue Tits choose a more easterly route during spring migration.

## Discussion

### *Do the ringing numbers reflect long-term population changes?*

Several bird-monitoring projects in Sweden show that the Swedish Blue Tit population has increased considerably since the early 1980s (Svensson 1996, Report on Swedish Bird Ringing 1980-93). The number of Blue Tits ringed at Falsterbo (Figure 9), also shows a long-term increasing trend, although not significant due to some years with very weak migratory movements. The strong increase in num-



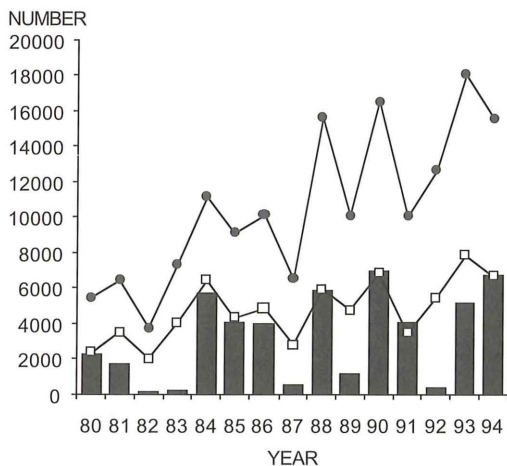


Figure 9. Seasonal totals of Blue Tits ringed at Falsterbo in the autumns of 1980–94 (columns), compared to annual totals of Blue Tit nestlings (squares) and all Blue Tits (dots) respectively, ringed in Sweden except Falsterbo, during the same period.

*Sæsonstotaler af blåmejsler ringmærket i Falsterbo efterårene 1980–94 (søjler) i relation til antallet af unger (firkanter) henholdsvis alle blåmejsler (prikker) ringmærket i Sverige (exklusiv Falsterbo) i samme periode.*

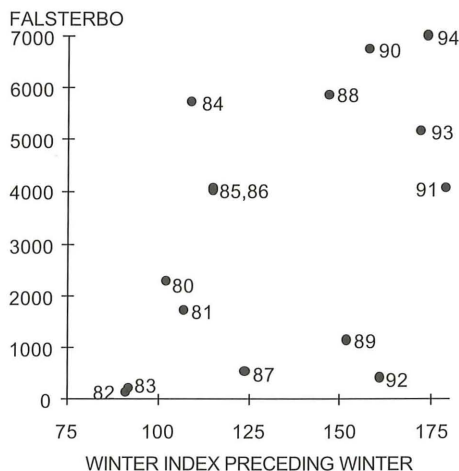


Figure 11. Seasonal totals of Blue Tits ringed at Falsterbo in the autumns of 1980–94 correlated to average winter indices 1979/80–1993/94 from the Swedish Winter Bird Census (Svensson 1996;  $n=15$ ,  $r_s=0.546$ ,  $p<0.05$ ).

*Sæsonstotaler af blåmejsler ringmærket i Falsterbo efterårene 1980–94 korreleret til gennemsnitlige vinterindex 1979/80–1993/94 fra Vinterfågelrækningen (Svensson 1996;  $n=15$ ,  $r_s=0,546$ ,  $p<0,05$ ).*

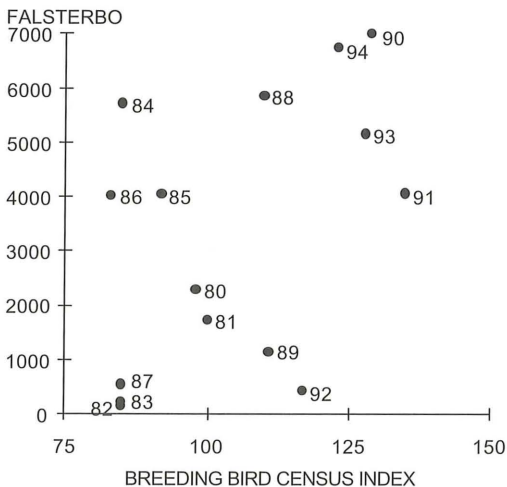


Figure 10. Seasonal totals of Blue Tits ringed at Falsterbo in the autumns of 1980–94 correlated to indices from the Swedish Breeding Bird Census (point counts) 1980–94 (Svensson 1996;  $n=15$ ,  $r_s=0.464$ ,  $p<0.10$ ).

*Sæsonstotaler af blåmejsler ringmærket i Falsterbo efterårene 1980–94 korreleret til index fra Svenska Häckfågeltaxeringen (punkttaxering) 1980–94 (Svensson 1996;  $n=15$ ,  $r_s=0,464$ ,  $p<0,10$ ).*

bers most likely reflects an increase of the Blue Tit population, but maybe also that the triggering factor for migration has changed.

The number of nestling Blue Tits (1980–94;  $n=15$ ,  $r_s=0.743$ ,  $p<0.01$ ) ringed annually in Sweden, as well as the annual totals for all ringed Blue Tits (1980–94;  $n=15$ ,  $r_s=0.646$ ,  $p<0.02$ ), have increased significantly during the study period. Since the early 1980s, the annual total was doubled to its present level at about 20,000 birds ringed (Report on Swedish Bird Ringing 1980–93, Figure 9). The annual number of ringed nestlings probably reflects fledgling production, provided that ringing efforts were fairly constant between years.

There was a significant positive correlation between the seasonal number of Blue Tits ringed at Falsterbo and the number of nestling Blue Tits ringed in Sweden in the same year ( $n=15$ ,  $r_s=0.702$ ,  $p<0.01$ , Figure 9). Thus, autumns with high numbers of Blue Tits at Falsterbo were preceded by a successful breeding season. Exceptions, such as 1983 and 1992, when relatively high numbers of nestlings were ringed, but only very weak migratory movements were registered at Falsterbo (Figure 9), show that other factors besides the abundance of Blue Tits

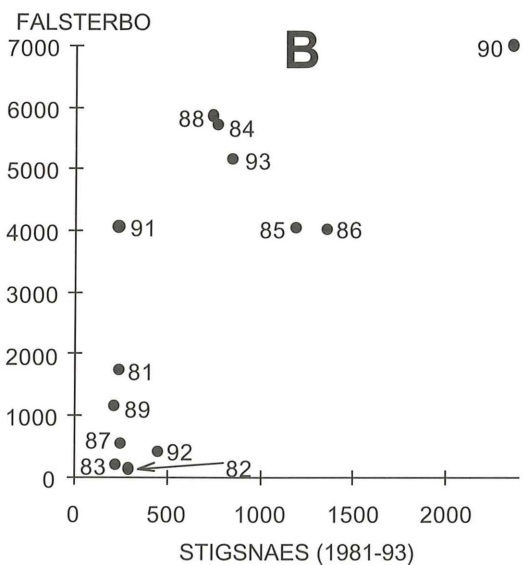
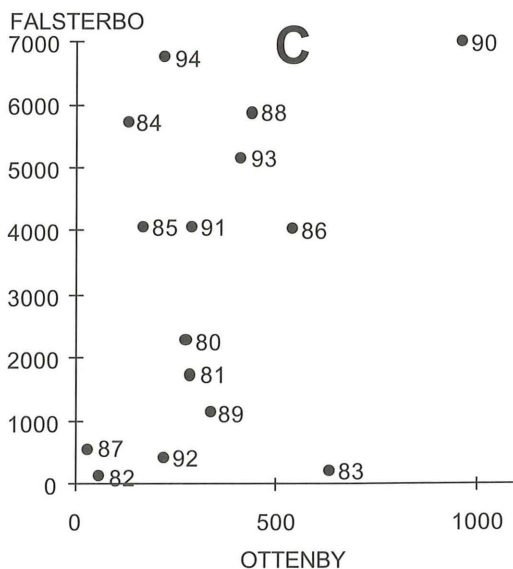
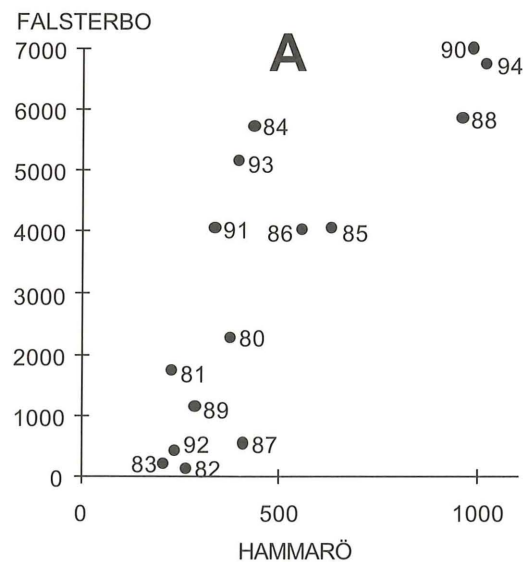


Figure 12. Seasonal totals of Blue Tits ringed at Falsterbo in the autumns of 1980–94 correlated to corresponding figures at (A) Hammarö Bird Observatory, Värmland (430 km N of Falsterbo):  $n=15$ ,  $r_s=0.821$ ,  $p<0.01$ , (B) Stignsnaes Bird Observatory, Sealand (100 km W):  $n=13$ ,  $r_s=0.582$ ,  $p<0.05$  and (C) Ottenby Bird Observatory, Öland (240 km ENE):  $n=15$ ,  $r_s=0.314$ ,  $p>0.10$ .

*Sæsonstotaler af blåmejser ringmærket i Falsterbo efter årene 1980–94 korreleret til ringmærkningscifrene fra (A) Hammarö, Värmland (430 km N for Falsterbo):  $n=15$ ,  $r_s=0,821$ ,  $p<0,01$ , (B) Stignsnaes, Sjælland (100 km W):  $n=13$ ,  $r_s=0,582$ ,  $p<0,05$ , and (C) Ottenby, Öland (240 km ENE):  $n=15$ ,  $r_s=0,314$ ,  $p>0,10$ .*

in the breeding areas, influence the strength of migration (see below).

The correlation between the ringing totals at Falsterbo and the population indices for Blue Tits from the annual censuses of breeding birds in Sweden (Svensson 1996) was not significant ( $n=15$ ,  $r_s=0.464$ ,  $0.05<p<0.10$ , Figure 10), although the indices from the breeding bird censuses themselves were significantly increasing over the years, indicating a population increase. In this context, it is interesting to

note the stronger correlation between ringing totals at Falsterbo and the number of ringed nestlings (Figure 9). However, the indices from the breeding bird censuses are based on observations of singing males. Consequently, the correlation between these indices and the number of adults only, ringed at Falsterbo the following autumn, was somewhat stronger ( $n=15$ ,  $r_s=0.530$ ,  $p<0.05$ ).

Another way of monitoring a breeding population is to record all breeding pairs in a limited area. A positive correlation was found between ringing totals at Falsterbo and the number of pairs recorded within a nestbox project at Revinge, c. 60 km northeast of Falsterbo (1984–94,  $n=11$ ,  $r_s=0.670$ ,  $p<0.05$ , J.Å. Nilsson pers. comm.).

Also, according to the indices from the Swedish Winter Bird Census (Svensson 1993, 1996), the Blue Tit population has increased since 1985 (Svens-

son 1996). These indices are averages of five counts during winter (October, November, New Year, February and March) for the whole of Sweden, although most of the routes are concentrated in the southern part (Svensson 1993). Mean winter indices (all five counts) for the Blue Tit were significantly positively correlated with the ringing total at Falsterbo in the succeeding autumn ( $n=15$ ,  $r_s=0.546$ ,  $p<0.05$ , Figure 11).

In conclusion, the ringing totals and migration counts of Blue Tits at Falsterbo are useful tools for monitoring population changes, provided that factors that triggers the seasonal migration strength are considered.

#### Comparisons with other ringing stations

The correlations between the annual number of Blue Tits ringed at Falsterbo and the corresponding figures from some other ringing stations with regular trapping differed depending on location and distance (Figure 12 A–C). A strong positive correlation ( $n=15$ ,  $r_s=0.821$ ,  $p<0.01$ ) was found between totals from Falsterbo and Hammarö, Värmland, some 430 km north of Falsterbo (Figure 12A). This can be interpreted as if the same birds were involved at the two places. However, there were only four recaptures at Falsterbo of Blue Tits ringed at Hammarö in the same autumn, but such a low number could be an effect of the distance and direction between the sites. The Blue Tit populations a bit further north in Sweden (north of and around lake Vänern) make migratory movements not only to the south or southwest but also towards northwest to wintering grounds in Norway (Ehrenroth 1976, Källander 1983a), which is analogous to the migration pattern in the Great Tit *Parus major* (Alerstam 1982, Källander 1983a). Such movements to milder climatic conditions in coastal areas were also observed in Blue Tits in Belgium (Thielemans & Eyckerman 1975).

As expected, totals at Falsterbo and Stignæs, Denmark (100 km W of Falsterbo) were well correlated ( $n=13$ ,  $r_s=0.582$ ,  $p<0.05$ , Figure 12B). In this case the same populations are definitely registered at the two sites, a statement strongly supported by the 100 recaptures at Stignæs of Blue Tits ringed at Falsterbo in the same autumn.

By contrast, there was no correlation ( $n=15$ ,  $r_s=0.314$ ,  $p>0.10$ ) between the totals from Falsterbo and Ottenby, Öland, 240 km ENE of Falsterbo (Figure 12C). Maybe Blue Tits ringed at Ottenby have a different origin e.g. local birds or more easterly breeding populations and therefore other

Table 5. Coefficient of variation (CV) in seasonal ringing totals for Blue Tits in the autumns of 1980–94 compared to those of some of the most numerous ringed species belonging to different migratory categories. Only seasonal totals higher than 30 were included, restricting the basic data in Coal Tit and Bullfinch to 7 years only. D/N = diurnal respective nocturnal migrant.

Variationskoefficienten (CV) for sæsonstotalerne efterår 1980–94 for blåmejse sammenlignet med CV for udvalgte arter: D/N = dagtrækkende henholdsvis nattrækkende arter. Sæsonstotaler med færre end 30 er ikke inkluderet, hvilket indebærer at beregningsgrundlaget for sortmejsle og dompap kun udgør 7 sæsoner.

	D/N	CV
Blue Tit <i>Parus caeruleus</i>	D	76
Partial migrants / Irruptive species:		
Coal Tit <i>Parus ater</i>	D	182
Great Tit <i>Parus major</i>	D	71
Siskin <i>Carduelis spinus</i>	D	139
Bullfinch <i>Pyrrhula pyrrhula</i>	D	125
Medium distance migrants:		
Wren <i>Troglodytes troglodytes</i>	N	83
Robin <i>Erithacus rubecula</i>	N	43
Golderest <i>Regulus regulus</i>	N	59
Chaffinch <i>Fringilla coelebs</i>	D	62
Long distance migrants:		
Tree Pipit <i>Anthus trivialis</i>	D	66
Redstart <i>Phoenicurus phoenicurus</i>	N	72
Garden Warbler <i>Sylvia borin</i>	N	65
Willow Warbler <i>Phylloscopus trochilus</i>	N	69

factors may influence their migration. Only one Blue Tit ringed at Ottenby was recaptured at Falsterbo in the same autumn.

The comparisons show that the migratory movements of Blue Tits at Hammarö, Falsterbo and Stignæs seem to vary synchronously, while those at Ottenby do not.

#### Migration patterns

As shown in Figures 1 & 2, the timing of the migration was very similar in almost every autumn. The rather "fixed" migration period is more similar to that of regular migrants than to true irruptive species. Roos (1993) showed, on basis of migration counts at Falsterbo, that the coefficient of variation (CV) in the annual number of migrating Blue Tits

was higher than the CVs of true migrants and lower than true irruptive species. Ringing totals showed the same result (Table 5), and correspond well with Roos' (1993) characterization of the Blue Tit as "a partial migrant with irruptive tendencies". A study of migrating Blue Tits in the Alps showed that the birds were physiologically adapted to migration (Frelin 1979), which is another argument for classifying Blue Tits as partial migrants.

The daily migration intensity depends to a considerable extent on the weather conditions (Lindskog & Roos 1980). Sometimes, when weather conditions are not good enough for migration, the Blue Tits return when confronted with the sea and flocks of hundreds of birds land in the lighthouse garden. On such occasions, many Blue Tits are trapped for ringing while relatively few are migrating. A good example was 6 October 1993, when 1716 Blue Tits were ringed (highest number ever), but only around 1100 were actually seen migrating (Nils Kjellén, pers. comm.).

The hesitation to cross the sea may lead Blue Tits to stay a week or more around Falsterbo before continuing migration. Although retraps were not registered, the general experience was that relatively few birds were retrapped. More likely, the birds returned further inland, and once they did so, they did not come back. Return migration was well documented by Persson (1972a) on the basis of trapping figures from Ljunghusen, c. 10 km E of Falsterbo. Recently, a study on the same subject, based on ringing recoveries, showed that the mean direction of recoveries ten days or less after ringing was significantly different from the mean direction after more than ten days (Åkesson et al. 1996). This pattern was valid in a wide spectrum of passerine migrants, including Blue Tit, and the general conclusion was, that birds return inland in search of favourable resting sites before continuing migration. In Blue Tits, the body mass was also significantly lower in return migrants than in forward migrating individuals (Åkesson et al. 1996). The average time, 12 days, between ringing at Falsterbo and retrapping at Stignæs, Denmark, only 100 km away, also indicates that the birds obviously rested on some of these days, but they may very well have done so on either side of the Strait of Öresund.

#### *Age and sex distribution*

The significant correlation between the number of first-year (1K) Blue Tits in one autumn and the number of second-year (2K) Blue Tits the next year

(Figure 5) indicates that if a bird has migrated once, there is a higher probability that it will migrate again. The number of 1K birds in one year will, of course, to a certain degree influence the number of 2K birds next year, but if expected lack of food is one of the main reasons for migration, then mortality among 1K birds should be relatively higher in years with strong migration.

The overrepresentation of 1K birds and females (Table 3) is known from other studies of Blue Tits (Ehrenroth 1976, Smith & Nilsson 1987) and irruptive species (Hildén 1974). The ratio between 1K birds and adults was 8.8:1 among females and 31.9:1 among males.

The biased age/sex distribution may be explained by the "hypothesis of dominance", which means that the strongest and dominant individuals (here: adult males) maintain their territories and the weakest (here: 1K females) migrate (Smith & Nilsson 1987). This was also supported by the increasing proportion of males with increasing numbers of migrating tits (Figure 7), caused by high population density in combination with low food accessibility. The worse the conditions, the more males migrated, as they could no longer successfully compete for food.

#### *Recoveries*

Blue Tits ringed as nestlings or as 1K birds and retrapped at Falsterbo in autumn showed the same average migratory direction (SW), while the mean distance between ringing sites and Falsterbo was somewhat longer in 1Ks. As to direction, one must have in mind, that Swedish Blue Tits can only originate from areas to the north and east of Falsterbo, because of its geographical location, i.e. the direction from a Swedish ringing site to Falsterbo will always be between 180 (south) and 270 degrees (west).

The difference in distances probably only shows the different locations of ringing sites during breeding time and migration time, respectively. The nestlings were ringed in forest areas, mainly in the southernmost part of Sweden, whereas the 1K birds were ringed at ringing sites mainly along the coasts.

Not only the abundance of birds, but also of ringers, may influence the recovery patterns. The number of Blue Tit nestlings ringed in each Swedish county (län) were checked and the recovery rates from recaptures at Falsterbo were calculated. As expected, the chance of recapture at Falsterbo decreased with the distance to the breeding area. However, there were no recaptures at all from two of the

southern counties (Hallands and Kronobergs län). In these counties very few Blue Tit nestlings were ringed, rather a consequence of low ringing activity than of sparse occurrence of Blue Tits. However, there should be little doubt that most Blue Tits migrating at Falsterbo originate from the southern third of Sweden (Figure 8A).

There were no recaptures at Falsterbo of Blue Tits ringed in northern Sweden. It is not yet fully known if and where Blue Tits from northern Sweden migrate. Since they are distributed over a vast area and are relatively few in number, not many have been ringed and, of course, even fewer have been recovered so far.

There were very few recoveries during breeding season of Blue Tits ringed at Falsterbo. Again, this is partly depending on ringing efforts, but also on the statistical probability of catching a bird that is already ringed. Naturally, this will happen more often where many birds are caught, i.e. at migration sites, and not when the birds are spread out on the breeding grounds. Another reason is the annual mortality in Blue Tits of 70–75%, (Thielemans & Eyckerman 1975, Perrins 1979), which strongly reduces the number of birds "available for retrapping" from autumn to the following summer.

The recovery patterns through the year show that Blue Tits from southern Sweden migrate to Denmark and northern Germany in autumn. In winter they move a little further to the west and spring migration is following either a more westerly route than in autumn or, though less frequented, a route along the southern coast of the Baltic Sea - Bornholm. Thus the recovery patterns form two loops, but these may very well be the consequences of the location of points where the birds concentrate on autumn and spring migration respectively and where ringing activities are carried out.

#### *What triggers the migration and what makes the birds stop?*

As shown in Figure 9, the numbers of migrating and ringed Blue Tits depend on the fledgeling production during the previous breeding season. This is in turn dependent on the population size during the previous winter (Figure 11). There was an even stronger correlation between the winter indices for March and the ringing total in the succeeding autumn ( $n=15$ ,  $r_s=0.678$ ,  $p<0.02$ , Figure 13A). Consequently, the number of migrating Blue Tits especially depends on the population size at the end of the previous winter (see also Källander 1983b). A high

number of breeding pairs with a moderate number of fledged nestlings will probably influence the total fledgeling production to a higher degree than a lower number of breeding pairs with a large number of fledged nestlings.

This is well illustrated by the two aberrant autumns of 1983 and 1991 (cf. Figure 4). In 1983 only 210 Blue Tits were ringed with an unexpectedly high proportion of 1K birds (96%). Very likely, this was a consequence of a low number of adults, especially second-year birds (2K), caused by bad breeding results in 1982 (Figures 9, 10). In 1991, 4252 Blue Tits were ringed with an unexpectedly low proportion of 1Ks (77%). Accordingly, this was probably a consequence of a high number of 2Ks, caused by very good breeding results in 1990 (Figures 9, 10), but also, since there were quite many 3K+s, an effect of the very mild winters around 1990. In addition, 1991 was a bad breeding season for many passerine birds, reflected by the exceptionally low autumn ringing totals (Karlsson et al. 1992). Even if the Blue Tits also had a bad breeding season, there were so many pairs making breeding attempts (cf. Figure 10) that a relatively high total number of fledged nestlings was produced.

The winter indices for October were also significantly positively correlated with the ringing total for the same autumn ( $n=15$ ,  $r_s=0.629$ ,  $p<0.02$ , Figure 13B), showing that simultaneously, there were many Blue Tits all over southern Sweden. However, the correlation with the mean winter indices for the succeeding winter was not significant ( $n=15$ ,  $r_s=0.363$ ,  $p>0.10$ ). Since only a relatively small proportion of the population migrates, there will be a high mortality among the sedentary specimens, if the food accessibility is low, even in years with strong migration.

Ulfstrand (1962) pointed out, that irruptive-like migration of Blue Tits in certain years was related to poor Beech *Fagus sylvatica* mast crops. In this study indices on beech mast crops from Grib Skov, Denmark, 1980–94 were used. They express only the beech mast crop in the Danish National Forestry's particularly selected stands and not in hedges, edges of forests etc., where the crops often are better (Flemming Knudsen, pers. comm.). However, they should be useful as an index also for beech mast crops in South Sweden, as crops are of similar size in large areas (Flemming Knudsen, pers. comm.).

There was a significantly negative correlation between the annual numbers of Blue Tits ringed at Falsterbo and the size of Beech mast crops ( $n=15$ ,  $r_s=-0.635$ ,  $p<0.02$ , Figure 14). However, many Blue

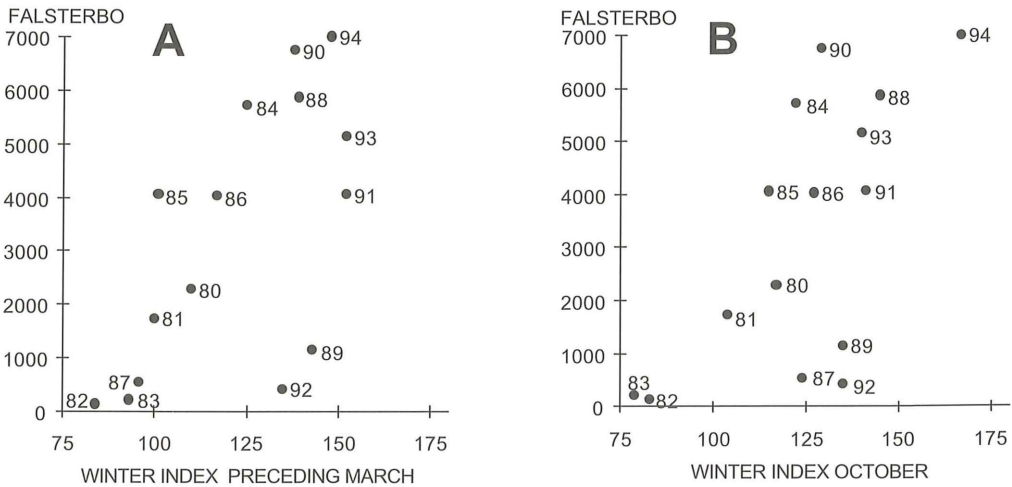


Figure 13. Seasonal totals of Blue Tits ringed at Falsterbo in the autumns of 1980–94 correlated to indices from the Swedish Winter Bird Census (Svensson 1996). (A) indices from March 1980–94,  $n=15$ ,  $r_s=0.678$ ,  $p<0.02$ , (B) indices from October 1980–94,  $n=15$ ,  $r_s=0.629$ ,  $p<0.02$ .

*Sæsontotaler af blåmejser ringmærket i Falsterbo efterårene 1980–94 korreleret til index fra Vinterfågelrækningen (Svensson 1996). (A) indeks fra marts 1980–94,  $n=15$ ,  $r_s=0,678$ ,  $p<0,02$ , (B) index fra oktober 1980–94,  $n=15$ ,  $r_s=0,629$ ,  $p<0,02$ .*

Tits originate from areas where the Beech is sparse. Unfortunately, we have no data on other crops like for example in the Birch. Nevertheless, low food accessibility seems to be an important factor for the onset of strong migratory movements in the Blue Tit. In large parts of Europe, migration of Blue Tits depend on the size of beech mast crops. When the Beech mast crops differed between areas, corresponding differences were noticed in the strength of migration (Perrins 1979).

Figures 11 and 13A–B show, that high winter indices mainly occurred in the late 1980s and in the 1990s, which was a period with extremely mild winters. However, a high winter index was not necessarily followed by an autumn with a high ringing total. In some years, like 1989 and 1992, there were extremely rich Beech mast crops (Figure 14), so even though there were many Blue Tits, they did not migrate.

Another interesting year was 1987, with a very low index for March and the previous winter, but a considerably higher index for October and the succeeding winter. The amount of Beech mast was almost the same in 1986 and 1987 (Figure 14), but there was a considerable difference in the numbers of Blue Tits ringed: more than 4000 in 1986 and only a little more than 500 in 1987 (Table 1). A reasonable

explanation could be that breeding success was far better in 1986 than 1987 (Figure 9), which was very rainy during the breeding season (H. Källander, pers. comm.). Another reason could be, that there was a higher mortality in the winter of 1986/87 which was very cold, in contrast to the winter of 1987/88 which was very mild.

Blue Tits may estimate the Beech mast crop, or some other food resource, already in autumn and the amount of food in autumn may covary with the amount of food in winter (Perrins 1979). The Blue Tits may also know from population density the anticipated degree of competition for food in winter.

However, since Beech mast crops often are synchronous over large areas, there is an obvious risk that migration does not bring the Blue Tits to an area where there is more food (Perrins 1979). This must be true, at least for the Blue Tits passing Falsterbo on migration, since they stop in Denmark, where for instance the Beech mast crop should be similar to the one in southern Sweden and where they must compete with the local Danish populations. The most probable explanation, why the migration stops already on the Danish islands, is that the somewhat milder winters in Denmark make the food more easily accessible to the Blue Tits and there might of course be other food sources, of which we know

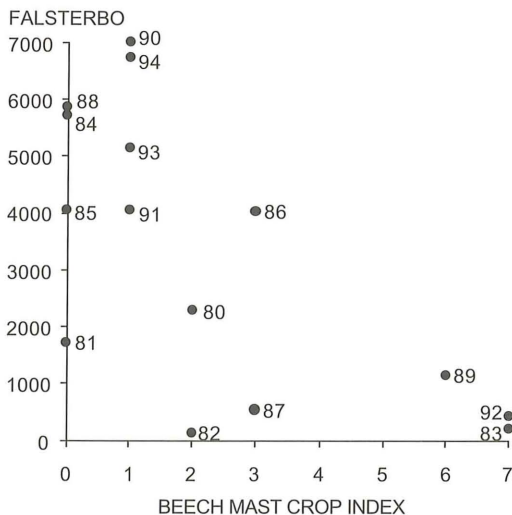


Figure 14. Seasonal totals of Blue Tits ringed at Falsterbo in the autumns of 1980–94 correlated to Beech mast crop (index 0–7;  $n=15$ ,  $r_s=-0.635$ ,  $p<0.02$ ).

Sæsonstotaler af blåmejer ringmærket i Falsterbo efterårene 1980–94 korreleret til frøsaetningen hos bøg (index 0–7;  $n=15$ ,  $r_s=-0,635$ ,  $p<0,02$ ).

nothing. Finally, it will also be a bit less energy-demanding to spend the winter in a milder climate, but since the average differences in temperature between western Denmark and southern Sweden are quite small, the energy saved should be of little importance.

## Acknowledgements

We like to thank Thomas Alerstam, Peter Arctander, Per-Göran Bentz, Sophie Ehnbo, Hans Källander, Jan-Åke Nilsson, Erik Svensson and Göran Walinder for valuable comments and help. Björn Ehrenroth, Flemming Knudsen, Bent Møller Sørensen and the Swedish Ringing Centre (Thord Fransson, Bo Sällström) kindly provided us with data. Financial support was granted from Nils-Olof Berggrens Foundation, Lund. Last but not least, we like to thank all enthusiastic ringers through the years at Falsterbo Bird Observatory. This is Report no. 185 from Falsterbo Bird Observatory.

## References

Alerstam, T. 1982. *Fågel flytning*. Signum. Lund.  
 Andell, P. & Nilsson, L. 1988. Svensk fågelatlas i Skåne. Slutrapport. Del 7. *Anser* 27: 165–180.  
 Asbirk, S. & Braae, L. 1988. Status og udviklingstendenser for

fugle. Pp. 64–70 in *Naturen i Danmark – status og udviklingstendenser* (Asbirk, S. ed). Skov- og Naturstyrelsen, Miljøministeriet. Arnold Thomsen A/S, Esbjerg.  
 Batschelet, E. 1981. *Circular Statistics in Biology*. Academic Press. New York.  
 Drost, R. 1951. *Kennzeichen für Alter und Geschlecht bei Sperlingsvögeln. Ornithologische Merkblätter Nr.1*. Vogelwarte Helgoland, Wilhelmshaven.  
 Ehrenroth, B. 1976. Vandringsrörelser hos mesar *Paridae* vid Hammarön, norra Väneren. *Vår Fågelvärld* 35: 261–278.  
 Frelin, C. 1979. Physiological Adaptation of Blue Tits (*Parus caeruleus*) to Migration. *Die Vogelwarte* 30: 33–41.  
 Fowler, J. & Cohen, L. 1994. *Practical statistics for field biology*. Redwood Books, Trowbridge.  
 Gjershaug, J.O., Thingstad, P.G., Eldøy, S. & Byrkjeland, S. (eds.) 1994. *Norsk fugleatlas*. Norsk Ornitologisk Forening, Klæbu.  
 Hildén, O. 1974. Finnish bird stations, their activities and aims. *Ornis Fennica* 51: 10–35.  
 Hildén, O. 1986. Long-term trends in the Finnish bird fauna: methods of monitoring and some results. In: *Baltic Birds IV* (Hjort, C., Karlsson, J. & Svensson, S. eds.). *Vår Fågelvärld*, Suppl. 11: 61–70. SOF, Stockholm.  
 Hyytiä, K., Koistinen, J. & Kellomäki, E. (eds.) 1983. *Suomen LintuAtlas*. SLY:n Lintutieto Oy. Helsinki.  
 Karlsson, L., Persson, K. & Walinder, G. 1985. Fotografisk dokumentation av ålders- och könsskillnader hos fåglar – målsättning, arbetsätt och exempel på resultat. *Vår Fågelvärld* 44: 405–478.  
 Karlsson, L., Persson, K. & Walinder, G. 1986. Ringmärkningen vid Falsterbo fågelstation 1985. *Anser* 25: 93–112.  
 Karlsson, L., Ehnbo, S. & Walinder, G. 1991. Ringmärkningen vid Falsterbo fågelstation 1990. *Anser* 30: 141–166.  
 Karlsson, L., Ehnbo, S. & Walinder, G. 1992. Ringmärkningen vid Falsterbo fågelstation 1991. *Anser* 31: 109–120.  
 Karlsson, L., Ehnbo, S. & Walinder, G. 1995. Ringmärkningen vid Falsterbo fågelstation 1994. *Anser* 34: 173–194.  
 Koskimies, P. 1993. *Population sizes and recent trends of breeding birds in the nordic countries*. Publications of Water and Environment Administration – series A 144. Helsinki.  
 Källander, H. 1983a. Återfynd av talgoxar och blåmesar ringmärkta i Sverige. *Vår Fågelvärld* 42: 413–424.  
 Källander, H. 1983b. Density dependent migration of Great and Blue Tits. In: *Aspects of the breeding biology, migratory movements, winter survival and population fluctuations in the Great Tit *Parus major* and the Blue Tit *P. caeruleus**. Lund.  
 Lindskog, H. & Roos, G. 1979. Höststräckets förlopp hos blåmes *Parus caeruleus* och talgoxe *Parus major* vid Falsterbo 1973–1978. *Anser* 18: 171–188.  
 Lindskog, H. & Roos, G. 1980. Vädrets inflytande på mesarnas, särskilt blåmesens *Parus caeruleus*, uppträdande vid Falsterbo under höststräcket. *Anser* 19: 1–10.  
 Perrins, C.M. 1979. *British tits*. William Collins Sons & Co Ltd., Glasgow.  
 Persson, C. 1972a. Mesarnas årsrytm och vandringsrörelser på Falsterbohalvön. *Vår Fågelvärld* 31:167–177.  
 Persson, C. 1972b. Återfynd av talgoxe *Parus major* och blåmes *Parus caeruleus* från märkningarna på Falsterbohalvön. *Vår Fågelvärld* 31:178–182.  
 Rendahl, H. 1959. Die Wanderungen der schwedischen Mei-

- sen. Mit Berücksichtigung des gesamten fennoskandischen Gebiets. *Bonner Zoologische Beiträge* 10:351–386.
- Report on Swedish Bird Ringing 1980–93*. Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm.
- Risberg, L. 1990. *Sveriges Fåglar*. Vår Fågelvärld, supplement nr 14.
- Roos, G. 1974. Sträckräkningar vid Falsterbo hösten 1973. *Vår Fågelvärld* 33: 270–285.
- Roos, G. 1981–95. *Fågelsträckräkning vid Falsterbo*. Årsrapporter i Anser 1981–94 samt från Statens Naturvårdsverk 1986–95.
- Roos, G. 1984. *Flyttning, övervintring och livslängd hos fåglar ringmärkta vid Falsterbo (1947–1980)*. Anser, supplement 13, Lund.
- Roos, G. 1993. Sträckräkningar vid Falsterbo hösten 1990, särskilt förekomsten av fyra invasionsarter: mindre korsnäbb, svartmes, blåmes och sidensvans. *Anser* 32:1–28.
- Roos, G. & Karlsson, L. 1981. Ringmärkningsverksamheten vid Falsterbo fågelstation 1980. *Anser* 20: 99–108.
- Roos, G., Karlsson, L., Persson, K. & Walinder, G. 1983. Ringmärkningsverksamheten vid Falsterbo fågelstation 1982. *Anser* 22: 77–88.
- Rudebeck, G. 1950. *Studies on Bird Migration*. Vår Fågelvärld, Suppl. 1.
- Smith, H.G. & Nilsson, J-Å. 1987. Intraspecific variation in migratory pattern of a partial migrant, the blue tit (*Parus caeruleus*): An evaluation of different hypotheses. *The Auk* 104: 109–115.
- Svensson, L. 1975. *Identification Guide to European Passerines*. 2nd revised edition. Stockholm.
- Svensson, S. 1993. Vinterfågelräkningen. In: *Fågelåret 1992*. SOF, Stockholm.
- Svensson, S. 1996. *Övervakning av fåglarnas populationsutveckling. Årsrapport för 1995*. Ekologiska institutionen, Lunds universitet, Lund.
- Thielemans, L. & Eyckerman, R. 1975. Migration and mortality in the blue tit (*Parus c. caeruleus* L.). *Biologisch Jaarboek Dodona* 43:252–265.
- Ulfstrand, S. 1962. *On the nonbreeding ecology and migratory movements of the Great Tit (Parus major) and the Blue Tit (Parus caeruleus) in southern Sweden*. Vår Fågelvärld, Suppl. 3.
- Ulfstrand, S. & Högstedt, G. 1976. Hur många fåglar häckar i Sverige? *Anser* 15: 1–32.
- Ulfstrand, S., Roos, G., Alerstam, T. & Österdahl, L. 1974. *Visible bird migration at Falsterbo, Sweden*. Vår Fågelvärld, Suppl. 8.
- Åkesson, S., Karlsson, L., Walinder, G. & Alerstam, T. 1996. Bimodal orientation and the occurrence of temporary reverse bird migration during autumn in south Scandinavia. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 38: 293–302.

## Resumé

*Efterårstrækket af blåmejse Parus caeruleus ved Falsterbo, Sverige 1980–94: populationsforandringer, træk mønstre og genfundsanalyse.*

Blåmejsen er en art, der har øget betydeligt i Skandinavien i løbet af de seneste årtier. Om efteråret

trækker et stort, omend stærkt varierende, antal blåmejsere ud ved Falsterbo og arten optræder formentligt mere talrigt ved Falsterbo end noget andetsteds inden for udbredelsesområdet. I årene 1980–1994 er der i forbindelse med den standardiserede ringmærkning i Falsterbo (55.23N, 12.49E), blevet ringmærket 49.021 blåmejsere om efteråret (11. september–10. november; Tabel 1).

Både antallet per år og frekvensen af år med mange trækkende blåmejsere i Falsterbo er øget i løbet af perioden (Figur 9). Dette har bevirket, at det totale antal blåmejsere ringmærket i Falsterbo er seksdoblet, samt at antallet af genfund og fremmede kontroller er forøget betydeligt. Dette har muliggjort denne analyse, der omfatter antal, sæson- og døgnmønstre og -variationer samt alders- og kønsfordeling foruden en genfundsanalyse, der beskriver rekruteringsområde, trækruiter og overvintringsvarter for de blåmejsere, der passerer Falsterbo om efteråret.

Både ringmærkningscifrene og cifrene fra træktællingerne i Falsterbo er stigende (Tabel 1) og afspejler utvivlsomt, at arten øger i antal i den del af populationen, der passerer Falsterbo på efterårstrækket. Dette bekræftes også af, at antallet af ungemærkninger er stigende i Sverige (Figur 9). Ud fra sammenligninger af materialet med indeks fra de svenske tællinger af ynglefugle (Figur 10) og vinterfugle (Figur 11, 13) ses det, at antallet af trækkende og ringmærkede blåmejsere afhænger af antallet udflyjende unger, der igen er afhængig af populationsstørrelsen i den forudgående vinter. Antallet af trækkende blåmejsere om efteråret er således afhængigt af antallet af fugle, der overlever vinteren og danner ynglefugle.

Antallet af trækkende blåmejsere er stærkt varierende fra år til år, men signifikant korreleret til efterårets ringmærkningscifre i Hammarö, Sverige og Stignæs, Danmark (Figur 12). Antallet af trækkende blåmejsere er signifikant korreleret med antallet af ungemærkninger i Sverige og signifikant negativt korreleret med størrelsen af frøsaetningen hos bøg *Fagus sylvatica* (Figur 14). Forudsætningen for et stort antal trækkende blåmejsere i Falsterbo er således en god ynglesæson i et år, hvor der er ringe frøsaetning hos bøg.

Trækket af blåmejse følger stort set samme tidsmæssige mønster hver sæson. De midterste 90% (5%–95%) af fuglene ringmærkes i perioden 23 september–23 oktober (Figur 1) og mediandatoen for alle blåmejsere ringmærket i årene 1980–94 er 6. oktober (Figur 2).

Trækkets forløb over døgnnet er kendetegnet ved,



at arten kan trække langt op ad dagen og det gennemsnitlige træktidspunkt afhænger af tidspunktet for solopgang (Figur 3).

Summen af de tre største dages total udgør 44% af årstotalen. Dette procenttal er højere end hos langdistancetrækkere, men lavere end hos typiske invasionsarter (Tabel 2). Variationskoefficienten (CV) på de årlige ringmærkningscifre for blåmejse er ligeledes intermedieært langdistancetrækkere (lave) og de typiske invasionsarter (høje) (Tabel 5).

Samtlige blåmejsere, der indgår i dette materiale, er aldersbestemt til årsunger (1K) eller ældre (2K+) ud fra fældningskarakterer. I 1984 påbegyndtes aldersbestemmelse af de adulte blåmejsere til toårige (2K) eller endnu ældre (3K+), ud fra irisfarve, og i perioden 1985–94 er 98,6% af de adulte blåmejsere aldersbestemt på denne måde (Tabel 3).

Af det totale antal blåmejsere er 91,5% juvenile. Andelen af juvenile er stigende med antallet af ringmærkede (Figur 4). Af de adulte fugle er 71,0% toårige (2K), mens 27,6% er treårige eller ældre (3K+) (Tabel 3). Antallet af 3K+ fugle per år viser desuden en signifikant stigende tendens. Der er ligeledes en signifikant korrelation mellem antallet af 1K fugle et år og antallet af 2K-fugle det efterfølgende år (Figur 5).

Korrelationerne mellem antallet af 1K-fugle og andelen af 2K henholdsvis 3K+ af de adulte (2K+) henholdsvis et år og to år efter, er begge signifikante (Figur 6), hvilket indikerer, at ungfugle med succesfuldt træk også senere foretager trækbevægelser. Dette indikerer, at arten er en partiel trækfugl snarere end en typisk invasionsart.

Allerede i 1981 påbegyndtes kønsbestemmelse ved hjælp af dragtkarakterer og i perioden 1983–94 er 99,7% af de ringmærkede blåmejsere blevet kønsbestemt. Hunnerne udgør majoriteten af fuglene i alle alderskategorier. Andelen af hanner af de juvenile fugle udgør 21,6% (1983–94), mens det hos de adulte fugle blot er 7,0% (Tabel 3).

Der ses en signifikant positiv korrelation mellem andelen af hanner, der udgør 10,7–25,3% af fuglene fra år til år, og efterårets totalfangst (Figur 7). Den delvise migration kan forklares af ”dominanshypotesen”, hvilket vil sige, at det er de stærkeste individer, der kan opretholde territorie og følgelig de

svageste der trækker; der skal således være ringere forhold til stede før hannerne, der er dominerende i konkurrencen om føde, tager del i trækket.

Frem til og med 1994 er der genmeldt 322 blåmejsere mærket i Falsterbo, hvilket svarer til en genmeldingsprocent på 0,5% og der er kontrolleret 154 blåmejsere mærket på andre lokaliteter (Tabel 4).

Genfundene har vist, at de fugle der er ringmærket som redeunger og kontrolleret i Falsterbo er opvokset i den sydligste trediedel af Sverige (Figur 8A), hovedsageligt i Skåne og Blekinge. Fra Falsterbo trækker blåmejserne mod sydvest hovedsageligt til Danmark og sjældent længere end til Nordtyskland (Figur 8B). Genfund fra tre ringmærkningslokaliteter i det sydøstligste Danmark har vist, at den gennemsnitlige træktid fra Falsterbo til de tre lokaliteter, der alle er beliggende godt 100 km mod sydvest, er henholdsvis 12, 14 og 16 dage, men kan foregå på tre dage, hvilket svarer til en gennemsnitlig trækshastighed på cirka 36 km/dag.

I løbet af vinteren trækker blåmejserne mod vest til Jylland (Figur 8C), hvilket muligvis kan tilskrives de dér mildere klimatiske forhold. I løbet af forårs-månederne viser en række genmeldinger fra nord- og østvendte spidser i Danmark (Figur 8D), at det nordgående forårstræk sker ad en vestligere rute end efterårstrækket, hvorfor hele trækforløbet får en sløjfeform. Der ses desuden en spejlvendt sløjfe, idet genfund fra Østersøområdet viser, at et fåtal af blåmejserne vælger en østligere rute om foråret end om efteråret.

Det er givet, at størrelsen af frøsætningen hos bøg er en væsentlig faktor for antallet af trækkende blåmejsere. Med tanke på, at frøsætningen som oftest er synkron over store områder kan det undre, at blåmejserne ikke trækker videre mod syd, idet så relativt korte trækbevægelser som de sydsvenske blåmejsere foretager, ikke fører dem til områder med mere føde og ydermere overvintrer de i et område, hvor de lokale ynglefugle er standfugle, hvilket må bevirke yderligere konkurrence. Da blåmejserne ikke fortsætter længere mod syd, må det dog formodes, at fødegrundlaget er tilstrækkeligt stort til begge delpopulationer og en plausibel forklaring kan være, at vintrene er mildere og den givne fødemængde lettere tilgængelig i disse egne.

# Stöd SOF:s fågelforskning!

Många av de undersökningar som du kan läsa om i *Ornis Svecica* eller *Vår Fågelvärld* har fått ekonomiskt stöd från Sveriges Ornitologiska Förening. Dessa pengar kommer nästan uteslutande från donationer och gåvor.

Vi har nyligen beslutat att själva bli mer aktiva på fågelforskningens område. En ny forskningskommitté har bildats. Den har fått i uppgift att inte bara stödja befintliga projekt ekonomiskt utan också starta nya undersökningar.

För att kunna förverkliga dessa planer behöver vi medlemmarnas helhjärtade stöd. Du kan stödja SOF med donationer på flera olika sätt:

Med hjälp av större belopp kan vi inrätta särskilda minnesfonder. Exempel på sådana fonder som redan finns är Elis Wides fond och Gustaf Danielssons fond. Tag kontakt med ordföranden, kassören eller generalsekreteraren.

I samband med dödsfall väljer många att hylla den avlidne med gåvor till SOF.

Gåvor till SOF:s forskningsfond. Denna fond är föreningens verktyg för att kunna ge bidrag till omedelbara insatser för att lösa olika frågor.

Hjälp oss i vårt arbete genom att donera pengar till forskningsfonden.

**Sätt in gåvan på SOF:s postgiro 19 94 99-5 eller bankgiro 311-1994. Skriv "Forskningsfonden" på talongen.**

*Hjärtligt tack på förhand!*

## The wintering area of Shorelarks *Eremophila alpestris* breeding in Swedish Lapland

SÖREN SVENSSON

---

### Abstract

---

Although it is known that considerable numbers of Shorelarks winter in the North Sea region, it has also been suggested that Scandinavian Shorelarks winter in a south-easterly direction. There are only three previous recoveries of ringed birds, only one of them of a bird ringed in the breeding area which gave a doubtful recovery in Spain. Birds that were colour-ringed on the breeding grounds at Ammarnäs in southern Lapland have now given eight winter recoveries: one in southern Norway, six along the

Swedish west coast, one in Jutland, and one on Jersey. A ninth recovery was made on the Varanger peninsula in August. This clearly shows for the first time that the Scandinavian Shorelarks winter in the North Sea region and not in any unknown area to the south-east.

*Sören Svensson, Department of Ecology, Ecology Building, S-223 62 Lund, Sweden.*

---

Received 15 October 1997, Accepted 21 October 1997, Editor: R. Sandberg

Eight recoveries of colour-ringed Shorelarks breeding in southern Lapland confirm for the first time that the wintering area is, as most often assumed, located in the North Sea region, and not in a south-easterly direction as has also been suggested.

The Shorelark has declined as a breeding bird in Scandinavia during the latter half of this century. The decline has been observed both in Finland (Hildén 1987) and Sweden (Svensson 1990), and seems to have occurred also in northern Norway (the Finnmark and Troms population), whereas the isolated population in southern Norway seems not to have been affected yet (Stueflotten 1994). The Shorelark is now listed among the "vulnerable" species in the most recent Swedish "Red list" (Ahlén & Tjernberg 1996). A decline has also been observed from the mid-seventies among wintering birds in Britain (Lambert 1986).

A study of the species, supported by WWF Sweden, was started at Ammarnäs in southern Lapland in 1990 in order to determine possible factors causing the decline (Svensson et al. 1992, Svensson & Berglund 1994), but so far no conclusive evidence of impaired breeding performance has been obtained. It has been observed, however, that in this particular area, where the decline of the Swedish population

was first observed in the seventies (Svensson et al. 1984), the decline has continued.

As a part of the study both adults and nestlings were colour-ringed. The main purpose was to reveal breeding site fidelity and survival between breeding seasons, but the ringing also contributed a number of recoveries in the wintering area. As far as I know, no other project has been colour-ringing Shorelarks before December 1996, when R. Cosgrove started ringing in Lincolnshire, England (in litt.). Hence all birds recovered before December 1996 must come from my project. Recovery no. 9 below, made in 1997, must also be a bird from Ammarnäs since its colour combination has not been used in England. The study area is located on the mountain Björkfjället 8–20 km northeast to north of Ammarnäs (roughly within 66°06'N, 16°10'E – 66°09'N, 16°20'E – 66°06'N, 16°30'E – 66°01'N, 16°20'E).

Regrettably we did not use a consistent system of colour combinations from the very beginning of the project. We always put a metal ring on the right leg, most often but not always also a colour ring on that leg. On the left leg we usually put two colour rings, but sometimes only one. The majority of birds were ringed with one metal and three colour rings, but some have only one metal and one or two colour

rings. In a few cases we ringed a whole brood with the same ring combination, one metal and one colour ring of the same colour. This means that we cannot uniquely identify all recovered birds. But for the purpose of this paper, mapping of the wintering area, this does not matter.

*The recoveries and identification of the birds*

Since it is notoriously difficult for observers to read colour rings correctly in the field, details of the recoveries must be provided. They are all described below and also shown in Figure 1.

1. *Råberg kirke, near Skagen, Jutland (57°44'N, 10°35'E)*. One bird with a red ring on its left leg was observed on 27 April 1991. It was one of a flock with 30 Shorelarks. A flock had been observed near the church since October 1990, but it is not known whether the colour ringed bird had been a member of the flock earlier. Reported by Henrik Møller Thomsen, Aalborg, letter 8 January 1992.

This bird is one of four young ringed in a nest on Mieskat on 22 June 1990 (hatched on 15 June). All four young were ringed with one red ring on the left leg and a metal ring on the right leg. The ring number is one of 2961138-41.

2. *Komagvær on the Varanger peninsula in Finnmark (70°15'N, 30°31'E)*. This recovery was first reported by Sverre Asmar Nilsen, Vadsø (letter

25 February 1992). The bird was observed on 17 August 1991, but the colour combination as reported (green ring on right leg, metal and red ring on left leg) did not exactly correspond with any combination that had been used at Ammannäs. We have always put the metal ring on the right leg. If a mistake about the legs had been made, two birds were possible candidates: one with yellow and green and one with red and green on the left leg, both from the same brood. The most likely candidate was the first mentioned one, since it would be more easy to misread the yellow/green combination than the red/green one for only green. It was a very surprising recovery, since it was made 760 km to the north-east only one and a half month after fledging. However, in a letter from the Norwegian ringing center at Stavanger Museum of 12 December 1996, the recovery was confirmed. The reported colour combination (yellow over green on left leg, red over metal on right leg) was one of the five young ringed in a nest on Dåratjåkko on 27 June 1991 (ring no. 2801468). The two recoveries were made on the same day very close to each other (70°15'N, 30°31'E and 70°15'N, 30°32'E, respectively), hence there is little doubt about them referring to the same bird.

3. *Balgö, island northwest of Varberg (57°10'N, 12°10'E)*. This bird was seen on 22-24 October 1991 (letter from Mikael Nord, Varberg). It had a red ring on its left leg and was observed together with 26

Figure 1. Recoveries of Shorelarks ringed as nestlings or breeding adults at Ammannäs in southern Lapland. Star = the ringing site. Dots = recoveries in the non-breeding season (October–April). Square = late summer recovery.

Återfynd av berglärkor märkta som boungrar eller häckande adulta i Ammannäs i södra Lappland. Stjärna = märkplats. Prickar = återfynd utanför häckningssäsongen (oktober–april). Kvadrat = återfynd på sensommaren.



other Shorelarks. This must be one of the birds from the same brood as recovery no. 1 above. No other birds have been ringed with only a red ring on the left leg. There is a slight possibility to misread two red rings on the same leg for only one: there is one bird with two red rings, but this bird also had a red ring over the metal ring on the right leg, which should have been observed.

4. *Björkäng, 12 km south of Varberg (57°00'N, 12°21'E)*. The observation was made on 16 November 1993, and the ringed bird was one in a flock of 36 Shorelarks. It had a red ring on its left and a metal ring on its right leg. Also this bird must be one of the brood of four since no other birds have been ringed with only one red ring.

5. *Noirmont Point, Jersey (49°10'N, 2°10'W)*. This was one of three birds seen together on 30 and 31 October 1992, reported by the Ornithology Section, Société Jersiaise (letter of 5 December 1992). The ring combination was blue over red on the left and blue over metal on the right leg. This bird was no. 2801479, ringed as nestling on 19 July 1992 on Dåratjåkko.

6. *Nabben, Falsterbo (55°23'N, 12°49'E)*. This Shorelark was observed by John Larsen (also photographed) together with four other birds on 30 October 1992. It had blue over metal on the right and red over blue on the left leg. It was ringed as nestling on Båsatjåkko on 21 July 1992 (ring no. 2801485).

7. *Nordhasselbukta, Farsund, Vest-Agder (58°05'N, 6°37'E)*. This bird was reported to Stavanger Museum, and the recovery was advanced to me by Olav J. Runde. The recovery date was 23 October 1992. The ringed bird was a yearling, one of two yearlings together with one adult bird. The reported colour combination was light blue over metal on the right and red over metal on the left leg. The presumed metal ring on the left leg was a white plastic ring since we never put a metal ring on that leg. The bird was ringed on Båsatjåkko on 23 July 1992, being one of five young in a second brood. The ring no. was 2801488.

8. *Galtabäck, 10 km south of Varberg (57°02'N, 12°19'E)*. This bird had an orange ring over a metal ring on its right leg. The left leg could not be seen. The observation was made on 8 April 1996 and the ringed bird was one in a flock of four. The observation was made by Reino Andersson, Varberg. We have not ringed any bird with an orange ring on the right leg. It must have been a red ring with somewhat faded colour. Then it must be one of eight birds, either one of three young ringed on 18 July 1991 or one of five young ringed on 1 July 1991, both broods

on Dåratjåkko. This bird was almost five years old which explains the faded ring colour.

9. *Morups Tånge, c. 8 km west-north-west of Falkenberg (56°55'N, 12°22'E)*. On 19 October 1997, Pär Sandberg and Christer Andersson, Varberg, saw five Shorelarks at this traditional locality for the species (letter, 19 October 1997). One of them had colour rings. The recorded color combination was white over red on left leg, and a metal ring on the right leg. Since no colour ring was observed on the right leg (all birds now have three colour rings), there are two possible individuals, having the same combination on the left leg. However, one of them, ringed in 1992, also had a blue ring on the right leg, and this should have been observed. The other bird was ringed on 25 June 1997 near Båsatjåkko, an adult female with four young in the nest. It had a black ring above the metal ring on the right leg, a colour that is difficult to distinguish on the dark leg of the bird. It is almost certain that the recovery was of this individual which had metal ring no. 2961217.

## Discussion

Only three European long-distance recoveries of Shorelarks were published in Zink (1975), and there are no further recoveries mentioned in the standard handbooks (Glutz von Blotzheim 1985, Cramp 1988). Details about two of them are given in Rendahl (1964). One bird was ringed at Kuivakangas, Övertorneå, northern Sweden on 18 November 1940 and recovered north of Kalmar on the eastern coast of southern Sweden on 27 December in the same year. The origin of this bird is unknown since it was ringed in late autumn, during the migration period. The other bird was ringed on Marsfjället, 80 km north-west of Vilhelmina in southern Lapland on 7 July 1949. It was reported to have been found at Almonte, Huelva in southern Spain on 15 October in the same year. Zink (1975) doubted that this recovery was correct since it was far south of the normal wintering range of the species. The date of the recovery is also very early to be so far south which was also observed by Rendahl (1964). The third European recovery comes from the southern part of the Komi republic (61°41'N, 53°40'E) in May, being a bird ringed at Halle in Germany in January in the same year. The recovery is mapped in Zink (1975), with reference to a then yet unpublished paper by Stiefel & Tauchnitz, which I have not been able to retrieve. This bird was obviously on its way to arctic breeding grounds in northern Russia.

The birds from Ammarnäs belong to the northern

population, being continuous with the one breeding in the rest of the mountains northwards and the lowlands in northern Norway, northern Finland, the Kola peninsula and further east. The new recoveries all lie in the sector between south-southwest and southwest. This general direction is probably valid for the whole population of western Palearctic which is indicated by the single bird between Germany and northern Russia. It has been stated that Scandinavian birds migrate southeastwards and that only a small proportion reaches Britain (e.g. Lambert 1986). The second part of the statement may be true since a majority of birds may winter along the western coast of Sweden, and in Denmark, northwestern Germany, and the Netherlands. But the first part of the statement is almost certainly not true. There is to my knowledge no substantiation of migration routes to the southeast. The autumn and winter records in Sweden are clearly concentrated along the western coast; very few birds winter along the much longer eastern coast. Hence it is likely that the whole Fenno-Scandian population winters in the North Sea, Channel, Skagerrak and Kattegat region.

The Varanger recovery is special. The direction is roughly opposite to the other ones. It is also the only recovery made before the ordinary appearance of Shorelarks during the normal wintering period. In southern Sweden Shorelarks are very rare before October, and usually any appreciable numbers never occur until about 10 October (Svensson 1990).

I have spent several periods on the breeding grounds at Ammarnäs in late August, September and early October searching for Shorelarks, but never observed a single one. This does not necessarily mean that they are absent. They moult during this period and may be very difficult to observe since they may be almost flightless for some time. But the Varanger recovery indicates another possible explanation for their absence. They may leave the mountains for coastal haunts during late summer and early autumn before they move to their final wintering areas in the North Sea region.

The decline of the Shorelark in the westernmost part of its northern range is difficult to explain. It still remains to be determined if any negative factor operates on the breeding grounds. If such a factor cannot be found, one must turn to the wintering areas in the search of an explanation. There is very little information about possible long-term population trends east of Scandinavia. In 1994 the Shorelark was fairly common at most sites visited by the Swedish-Russian tundra ecology expedition (Rogacheva et al. 1995). It was absent only at a few sites,

such as the Arctic Institute and Wrangel islands. It was rare on northern Taymyr, but otherwise typical densities ranged between ten and twenty birds per ten hours of line transect (Svensson 1995). They appeared to be present wherever there were suitable habitats in the form of well-drained, sandy soils, for example along river banks. In spite of the paucity of earlier counts to compare these figures with, it seems that the populations of these areas have not suffered any drastic declines.

The recoveries reported here clearly show that the wintering area of the Shorelarks from Lapland is located in the North Sea region. This means that the wintering area of these birds is the same as the area assumed to be the wintering area of birds from southern Norway. That in turn means that the northern, declining population winters in the same area as the presumably stable population from southern Norway. This may indicate that the factors causing the decline in the north must be looked for in the breeding grounds in spite of the fact that the studies have not revealed any conclusive evidence for that explanation so far.

### Reporting colour-ringed Shorelarks

Shorelarks are now colour-ringed at Ammarnäs in Lapland in the breeding period and in England during their winter stay (start in the winter 1996/97). From the winter 1997/98, Shorelarks will also be ringed in north-western Germany. It is essential that ornithologists carefully examine all observed Shorelarks to see if they are colour-ringed. It is necessary to be very careful about recording the precise colour and position on the leg of the different rings; all birds have now one metal and three colour rings. Colour-ringed Shorelarks should be reported to the author or to a national Ringing center.

### References

- Ahlén, I. & Tjernberg, M. (eds.) 1996. *Rödlistade ryggrads-djur i Sverige - Artfakta*. Artdatabanken, SLU, Uppsala.
- Cramp, S. (ed.) 1988. *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa: the Birds of the Western Palearctic*. Vol. 5. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Glutz von Blotzheim, U. N. 1985. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Band 10/I. Alula-Verlag, Wiesbaden.
- Lambert, R. 1986. Shorelark *Eremophila alpestris*. P. 292 in *The Atlas of Wintering Birds in Britain and Ireland* (Lack, P., ed.). T. & A. D. Poyser, Calton.
- Rendahl, H. 1964. Die Zugverhältnisse der schwedischen Lerchen. Mit Berücksichtigung der Ergebnisse von den finnischen Beringungen. *Arkiv för Zoologi* 16:279-313.
- Rogacheva, E. V., Lappo, E. G., Volkov, A. E., Syroechkovski

- Jr., E. E. & Kjellén, N. 1995. Fauna and Zoogeography of Eurasian Arctic Birds. Pp. 156-164 in *Swedish-Russian Tundra Ecology Expedition 1994. A cruise Report*. (Grönlund, E. & Melander, O., eds.). Swedish Polar Secretariat, Stockholm.
- Stueflotten, S. 1994. Fjellerke *Eremophila alpestris*. P. 318 in *Norsk Fugleatlas* (Gjershaug, J. O., Thingstad, P. G., Eldøy, S. & Byrkjeland, S., eds.). Norsk Ornitologisk Forening, Klæbu.
- Svensson, S. & Berglund, O. 1994. Monitoring of small and endangered bird populations, with special regard to the Shorelark *Eremophila alpestris*. Pp. 153-162 in *Bird Numbers 1992. Proceedings of the 12th International Conference of IBCC and EOAC, Noordwijkerhout, The Netherlands*. (Hagemeijer, E. J. M. & Verstraal, T. J., eds.). Statistics Netherlands & Beek-Ubbergen: SOVON, Vorkburg/Heerlen.
- Svensson, S., Carlsson, U. T. & Liljedahl, G. 1984. Structure and dynamics of an alpine bird community, a 20-year study. *Ann. Zool. Fennici* 21: 339-350.
- Svensson, S. 1990. An alarming decline of the Shorelark *Eremophila alpestris* in Sweden. Pp. 5-11 in *Proceedings of the Sixth Nordic Congress of Ornithology 1987* (Haftorn, S., ed.). Norsk Ornitologisk Forening, Trondheim.
- Svensson, S. 1995. A Quantitative Census of Bird Communities between Kola and Taymyr. Pp. 165-174 in *Swedish-Russian Tundra Ecology Expedition 1994. A cruise Report*. (Grönlund, E. & Melander, O., eds.). Swedish Polar Secretariat, Stockholm.
- Svensson, S., Berglund, O., Tisell, J. Bodenmalm, Å., Erlandsson, Å., Hällgren, M., Jonsson, T. & Nilsson, P. 1992. Reproductive success of the Shorelark *Eremophila alpestris* in southern Lapland. *Ornis Svecica* 2: 37-40.
- Zink, G. 1975. *Der Zug europäischer Singvögel: ein Atlas der Wiederfunde beringter Vögel*. Band I, 2. Lieferung. Alula-Verlag, Wiesbaden (1985 edition).

## Sammanfattning

*Övervintringsområdet för berglärkor Eremophila alpestris som häckar i svenska Lappland*

Det har länge rått tveksamhet om var de skandinaviska berglärkorna övervintrar. Det är väl känt att berglärkor normalt övervintrar i södra Norge, längs Sveriges västkust, på Jylland samt i nordvästra Tyskland, Holland och England, d.v.s. i Nordsjöområdet. Trots detta har det flera gånger förmodats att åtminstone norra Skandinavien berglärkor flyttar mot sydost. Orsaken till tveksamheten har varit bristen på ringåterfynd. Det har endast funnits tre stycken. En fågel märktes i Övertorneå den 18 november 1940 och återfanns i Kalmar den 17 december samma år. Dess häkningsplats är givetvis okänd. En annan fågel märktes som unge på Marsfjället den 7 juli 1949 och återfanns i södra Spanien den 15 oktober samma år. Detta återfynd kan knappast vara korrekt,

och betvivlas också av flera författare. Ett tredje återfynd är av en fågel vintermärkt i Halle i Tyskland, vilken återfanns under flyttningen i maj i Komi i Ryssland, sannolikt på väg till sitt arktiska häkningsområde.

Under åren 1990-1997 har ett större antal berglärkor, både adulta fåglar och boungar färgmärkts i Ammarnäs. De har nu givit nio återfynd i form av fältavläsningar. Eftersom det inte skett några andra färgmärkning för december 1996 (då en del berglärkor färgmärktes i England, dock med andra färgkombinationer) måste samtliga återfynd gälla fåglar som märkts i Ammarnäs. Åtta av återfynden har gjorts i vinterområdet: Råberg kirke vid Skagen på Jylland, Balgö vid Varberg, Björkäng söder om Varberg, Noirmont Point på Jersey, Nabben vid Falsterbo, Nordhasselbukta vid Farsund i Vest-Agder, Galtabäck söder om Varberg och Morups Tånge nordväst om Falkenberg. Fynden visar entydigt att de lappländska berglärkornas övervintringsområde ligger i Nordsjöregionen och att alltså deras sträckriktning är åt sydväst och inte åt sydost.

Det nionde återfyndet är märkligare. Det gjordes den 17 augusti 1991 och gällde en unge som märktes i Ammarnäs den 27 juni samma år. Den återfanns således 760 km åt nordost bara någon månad efter det att den blivit självständig. Detta återfynd antyder en förklaring till att jag aldrig sett någon berglärka i Ammarnäs under hösten trots att jag gått mycket i häkningsfjällen i augusti, september och början av oktober. Kanske lämnar åtminstone en del berglärkor häkningsterrängen för att bege sig till norska kusten innan de definitivt flyttar söderut. De brukar sällan uppträda i större mängder i övervintringsområdet eller på flyttning förrän i början av oktober. Ett ytterligare stöd för att berglärkorna inte flyttar åt sydost är att arten är mycket sällsynt längs Sveriges ostkust. De få fynd som görs där kan gälla de få finska fåglar som finns kvar och som i så fall också skulle flytta åt sydväst. Att arten var talrikare längs ostkusten förr stämmer då med att den förr också var vanligare i Finland men senare minskat drastiskt.

Förutom i Ammarnäs färgmärks som sagt fåglar sedan vintern 1996/97 också i England. Från vintern 1997/98 kommer berglärkor också att färgmärkas i Tyskland. Alla får en metallring och tre färgringar i individuella färgkombinationer. Det är därför ytterst viktigt att alla observerade berglärkor granskas för att se om de är ringmärkta och att ringarnas färger och position på benen avläses med största noggrannhet. Rapportering kan ske till författaren eller till Ringmärkningscentralen.

# Fågelövervakningen

Den svenska fågelfaunan förändras ständigt. Nya arter kommer in i landet och sprider sig. Andra arter minskar i antal och försvinner. Endast ett fåtal av dessa förändringar är naturliga. De flesta beror i stället på människans olika sätt att exploatera naturen, främst genom jord- och skogsbruk. För fågelskyddets del är vi mest intresserade av negativa förändringar. Tyvärr sker de ofta så långsamt att de uppmärksammas ordentligt först när en art börjar bli hotad. Det är därför viktigt att upptäcka alla förändringar i god tid. Det kan vi göra genom ordentliga riksomfattande inventeringar. Sådana inventeringar är **Vinterfågelräkningen** och **Häckfågeltaxeringen**.

Dessa inventeringar har pågått sedan 1975 och resultaten kan du ta del av i SOF:s årsbok *Fågelåret*.

Båda inventeringarna är lätta att bidra till. Det enda som krävs av dig är att du känner igen alla fåglar på både utseende och läten och kan avsätta en halv dag då och då. Vinterfågelräkningen kan du delta i under fem olika perioder från oktober till mars, t.ex. under jul/nyårshelgen, första halvan av februari och två veckor i mars. Du kan börja utan att ha varit med tidigare under vintern. Det enda du behöver göra är att välja en rutt, som du färdas till fots eller med bil, och längs vilken du har 20 punkter eller stopp på sådant avstånd från varandra att du inte dubbelräknar samma fåglar från olika punkter. Från varje punkt räknar du alla sedda och hörda fåglar under fem minuter.

När sedan våren och sommaren kommer kan du delta i Häckfågeltaxeringen. Du kan välja mellan två olika typer av rutter. Den ena typen är punkttaxering av samma slag som vintertid (samma rutt och du vill), d.v.s. du väljer själv din rutt.

Den andra typen är en kombinerad punkt- och linjetaxering längs en åtta kilometer lång fast, förutbestämd rutt som du får dig tilldelad (förutsatt att det finns någon ledig kvar i din trakt).

Börja det nya året med att gå med i Vinterfågelräkningen! Fortsätt sedan med Häckfågeltaxeringen i vår och sommar! På så sätt kan också du bidra till att stärka övervakningen av fågelfaunan. Anmäl sig genast så får du anvisningar och protokoll.

**Skriv till**  
***Sören Svensson, Ekologihuset, 223 62 Lund.***



## Forum

*I första häftet av Ornis Svecica 1991 gavs en programförklaring som angav att tidskriften inte bara skulle innehålla vetenskapliga uppsatser och korta forskningsrapporter utan också diskussion och debatt. Programförklaringen har hängt med på omslagets andra sida i alla häften genom åren: "Tidskriftens mål och inriktning är att skapa ett forum för primära forskningsrapporter, idéutbyte, debatt och brev rörande Sveriges fågelfauna och svensk ornitologi." Vi har inte sett mycket av det senare. Därför startar vi här en ny rubrik, Forum, som är tänkt att locka till sig bidrag av mera allmän karaktär, d.v.s. bidrag som inte är uppsatser eller korta rapporter om fågelundersökningar. Bidragen får handla om snart sagt vad som helst som har med fåglar, fågelskydd och ornitologi att göra, inklusive kritiska synpunkter på och diskussion om sådant som tidigare publicerats i tidskriften, både i Forum och på annan plats, t.ex. resultat och slutsatser i uppsatserna. Välkomna!*

From the start of *Ornis Svecica* we have read on the second page of the cover: "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." Nothing of the latter has appeared so far. Hence we now start this new section. *Forum* is intended to attract contributions with a more general content. They may deal with almost anything relevant for ornithology, including critical opinions and discussions of matters previously published in *Forum* or elsewhere in the journal, such as results and conclusions of the research papers. Welcome!

## Ornitologins död – Vart har alla unga ornitologer tagit vägen?

SÖREN SVENSSON

Under de senaste åren har jag allt oftare från regionalföreningarna hört att det blivit svårare att rekrytera yngre ornitologer till fågelskydd och inventeringar. Ofta har arbetet fortsatt att vila på en kärntrupp av litet äldre personer.

Nyligen berättade Staffan Rodebrand för mig om oroande signaler från USA. Han hade i höstas deltagit i en stor konferens i Kalifornien med ornitologer från de västliga staterna. På ett arbetsmöte hade man behandlat "ornitologins död" eftersom man var allvarligt bekymrad över vad som skulle hända med fågelskyddet på litet längre sikt. Den allmänna uppfattningen var mycket entydig. Man upplevde ett minskande intresse för fågelskådning och ornitologi bland de yngre generationerna och ställde därför frågan: Vad kommer att hända inom en inte alltför avlägsen framtid när de nu aktiva årskullarna börjar

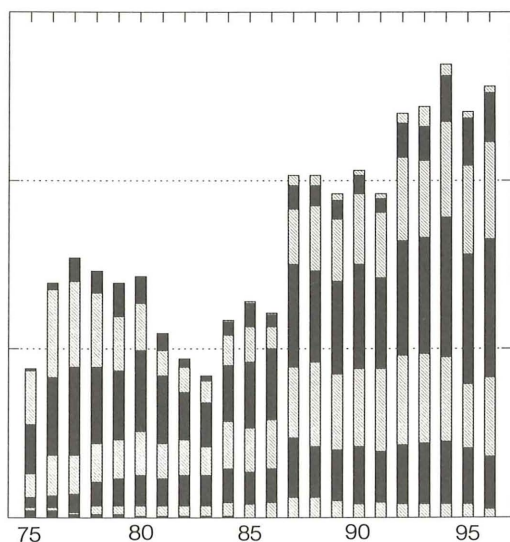
trappa ner sitt arbete? Man beförde mycket allvarliga konsekvenser för fågelskyddet och fågelövervakningen.

Frågan är nu om detta är en internationell företeelse. Är situationen i Sverige likartad? Vandrar fågelskådandet mot en ättestupa, som kan visa sig om något decennium eller så, med drastiskt minskande antal fågelskyddare och fågelövervakare? Även om vi inte uppmärksammat detta ännu, kan det vara en utveckling som dolts av de fortfarande stora och aktiva årgångarna av lite äldre fågelskådare. Som ett rent faktum har det varit känt sedan länge att SOFs medlemskader varit förhållandevis åldersstigen. VFs läsarundersökning 1992 (*Vår Fågelvärld* nr 3, 1993, s. 40-41) visade att de 1800 medlemmar som svarade hade en medelålder på ca 42 år och att pensionärerna var fler än tonåringarna. Bekymret med ungdomsrekryteringen har varit ett återkommande tema på ombudsmötena och i styrelsen. Men kärnfrågan här är om det börjar gå utför ordentligt.

Själv sysslar jag som bekant i mycket stor omfattning med inventeringar som kräver deltagande av stora mängder fågelskådare, bl.a. Häckfågeltaxe-

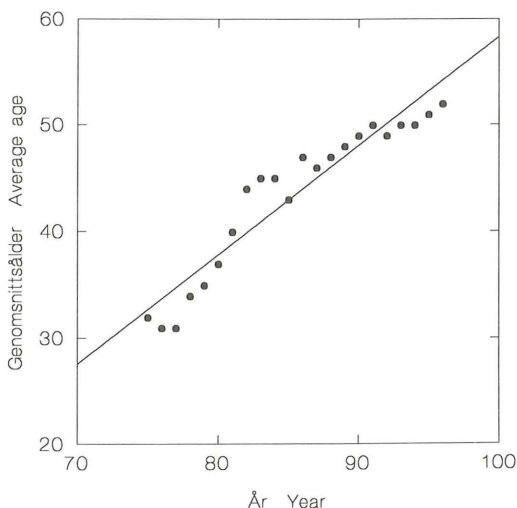
ringen och Vinterfågelräkningen. Hundratals ornitologer bidrar årligen till dessa fågelräkningar. Visst har jag ibland känt att det varit svårt att rekrytera nya, yngre deltagare; jag har haft intrycket att det varit de något äldre som utgjort basen i verksamheten och att det också varit bland dem som den huvudsakliga nyrekryteringen skett. Men jag har aldrig undersökt om denna känsla haft något verklighetsunderlag. Orsaken har varit att verksamheten hittills fungerat bra och jag har fått god respons bland ornitologerna. Antalet deltagare har ökat om man ser över hela den period som punkttaxeringarna pågått, d.v.s. sedan 1975 (Figur 1), och när jag 1996 startade en ny typ av inventering, s.k. fasta standardrutter, rekryterades omedelbart ett antal nya deltagare vilket resulterade i att det 1997 inventerades nästan hundra standardrutter utöver ungefär samma antal vanliga punkt-rutter som tidigare.

Tack vare att inventerarens födelseår ingår i inventeringsrutternas identifikationsbeteckning är det möjligt att kartlägga inventerarnas ålderssammansättning år för år. Jag har gjort denna analys och redovisar resultatet i Figur 2 och 3. Inventerarnas genomsnittsålder har ökat från ca 30 år 1975 till ca 50 år 1996 (Figur 2). Stapeldiagrammen i Figur 3



Figur 1. Antalet deltagare i fågelövervakningen 1975-1996. De olika delarna av respektive stapel anger antalet deltagare födda olika decennier med decenniet 00-09 nederst och 70-79 överst.

*Number of participants in bird monitoring from 1975 through 1996. The different bars show the number of participants born during different decades, with decade 00-09 at the bottom and 70-79 at the top.*



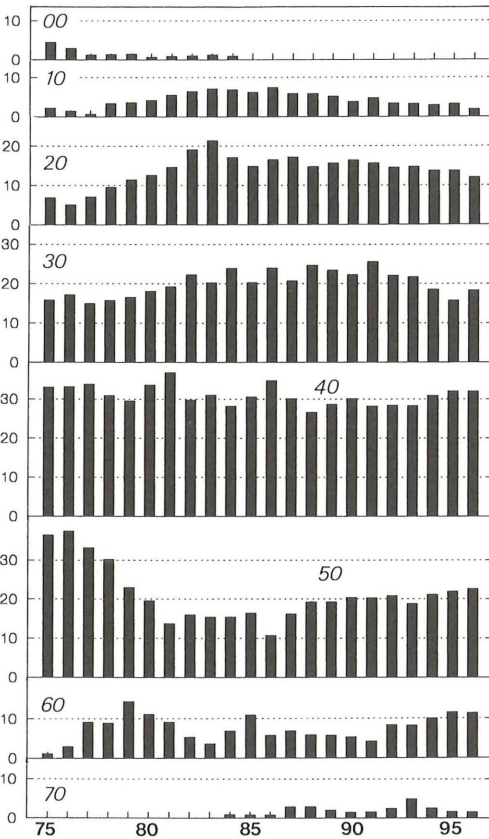
Figur 2. Inventerarnas medelålder olika år under perioden 1975-1996.

*Average age of participants in the census work in 1975-1996.*

visar hur stor procentuell andel av inventerarna som varje år från 1975 till 1996 var födda under olika decennier av nittonhundratalet.

Andelen inventerare födda före 1910, och som alltså var mellan 65 och 75 år gamla när inventeringen startade 1975, minskade naturligtvis och upphörde 1985. Andelen födda mellan 1910 och 1919 ökade fram till ungefär 1985 för att sedan stadigt minska, och ungefär samma bild ger de som hade födelsår mellan 1920 och 1929. De som är födda mellan 1930 och 1939 ökade också för att börja minska i andel ungefär 1990, d.v.s. när de var mellan 50 och 60 år gamla. Åldersgruppen födda under perioden 1940-49 har legat på ungefär samma höga nivå alla åren. Gruppen födda 1950-59 visar en märklig utveckling med hög andel i början av perioden och sedan en snabb nedgång för att sedan öka stadigt om än långsamt. Gruppen födda mellan 1960 och 1969 ökade snabbt de allra första åren, d.v.s. då de kom upp i de övre tonåren 1975-1976, men har sedan inte fortsatt att öka. Samma sak gäller de som är födda efter 1970. De började uppträda som inventerare runt 1985, också i övre tonåren, men har sedan inte ökat sin andel av inventerarkadern. Den sjunkande andelen inventerare födda före 1940 kompenseras alltså inte av de allra yngsta ornitologerna utan främst av de som är födda under femtioalet.

Sammanfattningsvis är det alltså helt klart att yngre ornitologer, födda efter 1969 och alltså i dag



Figur 3. Andelen deltagare olika år mellan 1975 och 1996 (i procent) födda under olika decennier. Decennierna har markerats med 00 till 70 för födelseår mellan 1900-09 till 1970-79. *Proportion (%) participants in 1975-1996 born during different decades. The decades are marked from 00 through 70 for years of birth between 1900-09 through 1970-79.*

yngre än trettio år, inte rekryteras till inventeringsarbetet i nämnvärd omfattning. Det gäller också de som är födda 1960-69 och som alltså är i trettioårsåldern eller något däröver. För de senare finns dock en tendens till ökat deltagande de allra senaste åren, vilket kanske är ett tecken på att utvecklingen kommer att följa bilden för femtiotalisterna. Vi konstaterar att det alltså är fyrtiotalister och årsklasserna däromkring som bär upp hela den svenska inventeringsverksamheten! Är det också de som bär upp hela den svenska ornitologin?

Jag frågar mig därför om den ökande medelåldern bland inventerarna speglar ett motsvarande åldrande bland SOFs samtliga medlemmar. Tyvärr är det inte möjligt att få fram säkra uppgifter om detta. Visser-

ligen efterfrågas födelseår på inbetalningskortet för medlemsavgiften, men tyvärr har mindre än hälften av medlemmarna meddelat födelseår. Eva Nordin på SOFs kansli har ställt samman uppgifterna för de 4858 medlemmar som uppgivit födelseår. Resultatet framgår av Tabell 1.

Den största skillnaden gäller gruppen 1920-49 med 40% bland medlemmarna mot 62% bland inventerarna och gruppen 1970-79 med 10% bland medlemmarna mot bara knappt 2% bland inventerarna. Tendensen till lägre andel inventerare än medlemmar finns också i gruppen 1950-69. Det finns alltså en klar tendens i siffrorna att en högre andel av de äldre medlemmarna och en lägre andel av de yngre är aktiva inventerare. Detta skulle kunna tolkas så att de yngre i mindre grad än de äldre är intresserade av inventeringar. Men denna tolkning är inte på något sätt säker. I de senare åldersgrupperna ingår nämligen en större andel medlemmar som rapporterat ålder eftersom vi länge haft lägre medlemsavgift för ungdomar. Det måste rimligtvis vara så att siffrorna i verkligheten är mer överensstämmande än i tabellen. Om detta är riktigt, d.v.s. att procenttalen för inventerarnas åldersfördelning visar ålderssammansättningen i SOF i dag, kan det mycket väl vara så att de också gör det för hela perioden och att SOF-medlemmarnas medelålder också ökat med ungefär tjugo år under den senaste tjugoårsperioden! Den oundvikliga slutsatsen är då att SOF inte förmår rekrytera de yngre fågel-skådarna. I så fall är en ytterligare slutsats, eftersom SOFs medlemsantal inte minskat, att det skett en kompensatorisk rekrytering av äldre ornitologer parallellt med att andelen yngre gått ner.

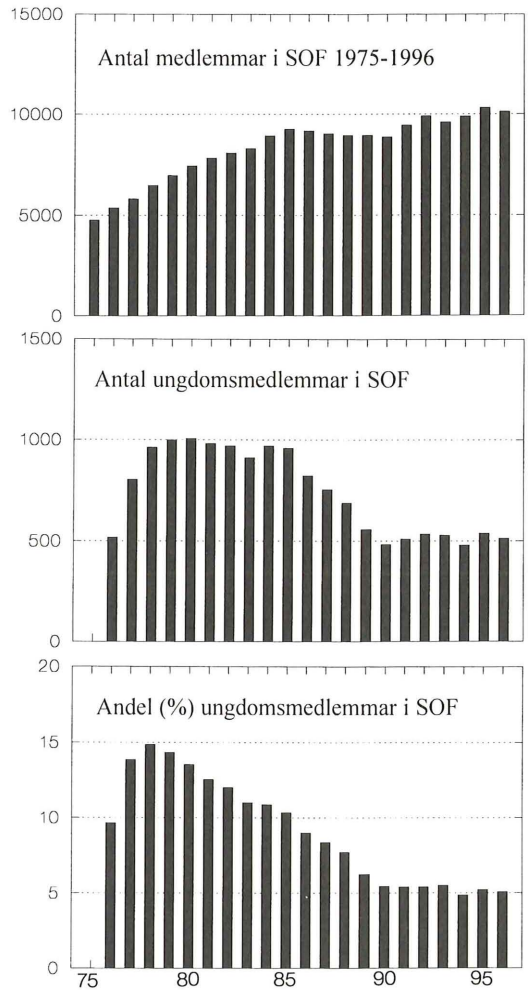
Tabell 1. Fördelningen på födelseår för SOFs medlemmar och deltagarna i fågelövervakningen 1996. För SOF-medlemmarna fanns födelseår för 4858 personer.

*Per cent members of the Swedish Ornithological Society and participants in Swedish bird counts with different year of birth. For SOF, year of birth was available for 4858 members.*

Födelseår Year of birth	% medlemmar % counters	% inventerare % members
1910-1919	2,4	2,0
1920-1929	5,4	12,1
1930-1939	10,0	18,4
1940-1949	25,2	32,0
1950-1959	27,3	22,7
1960-1969	13,3	11,3
1970-1979	10,3	1,6
1980-1989	5,9	0
1990-1997	0,2	0

Även om den historiska utvecklingen av medlemmarnas ålder i SOF inte kan kartläggas i detalj finns god statistik för en grupp, nämligen just ungdomarna. 1976 infördes nämligen en kraftigt rabatterad medlemsavgift för personer som var 21 år eller yngre. Antalet sådana har därefter redovisats i årsberättelserna. I Figur 4 redovisar jag utvecklingen av såväl det totala antalet medlemmar (exklusive ständiga medlemmar och familjemedlemmar) som antalet ungdomsmedlemmar. Totala antalet årsbetalande medlemmar ökade kraftigt mellan 1975 och 1985. Därefter började en långsam nedgång, som bröts 1991, sannolikt som en följd av Vår Fågelvärlds drastiska förändring detta år. Sedan har en svag återhämtning skett. Utvecklingen för antalet ungdomsmedlemmar har varit helt annorlunda. Införandet av den lägre ungdomsavgiften medförde en kraftig ökning så att vi hade 1000 ungdomsmedlemmar 1979. Nivån höll sig någorlunda konstant till 1985 (dock samtidigt som det totala medlemsantalet fortsatte att öka) för att sedan minska snabbt till bara 500 år 1990, och på den nivån har antalet sedan stannat. Detta innebär att andelen ungdomsmedlemmar minskat från ett maximum på 15% 1978 till bara 5% 1990-1996, en synnerligen dystert utveckling.

Skulle det resonemang jag nu fört vara riktigt måste det nästan vara så att vi börjat skönja ett minskat fågelintresse bland de yngre generationerna. Om så inte är fallet är det enda förklaringsalternativ som finns att de yngre ornitologerna varken är intresserade av inventeringar eller av medlemskap i SOF. I så fall skulle kanske det rena skådandet, artjagandet och artbestämningsfrågor utan engagemang i SOF eller inventeringar vara det som sysselsätter yngre ornitologer. Att intresset för denna form av ornitologi är stort framgår tydligt av bl.a. VF:s innehåll och av att fågelrapporterna, inklusive raritetsrapporterna, numera i årsboken, vuxit kraftigt i omfång. Club300 har också vuxit och ger numera ut en fin tidskrift, Roadrunner, i just detta ämne. Men inte heller detta kan vara någon huvudförklaring eftersom antalet medlemmar i Club300 bara är ca. 500 stycken och nästan alla också är medlemmar i SOF. Och man måste också ställa frågan om rekryteringen till denna form av ornitologi verkligen kommer ur ungdomarnas led. Vi var några som resonerade om detta vid Ottenby under vecka 42 i höstas. Vi kunde konstatera att det definitivt inte var någon dominans av ungdomar bland de skådare som tränade efter de just denna vecka frånvarande rariteterna. Snarare syntes ålderssammansättningen rätt väl stämma med den som redovisats i tabellen.



Figur 4. Utvecklingen av medlemsantalet i Sveriges Ornitologiska Förening 1975-1996. Det övre diagrammet visar antalet årsbetalande medlemmar (ständiga medlemmar och familjemedlemmar ej medtagna). Det mellersta diagrammet visar antal medlemmar som är yngre än 22 år. Det undre diagrammet visar ungdomsmedlemmarnas procentuella andel av antalet årsbetalande medlemmar.

*Development of membership of the Swedish Ornithological Society 1975-1996. Upper: annually paying members (life and family members excluded). Middle: Members younger than 22 years. Lower: Proportion (%) members younger than 22 years.*

Samma bild har jag fått vid besök i Falsterbo under de stora skådarveckorna på hösten.

Alltså: Var finns de yngre ornitologerna och vad sysslar de med? Min preliminära gissning är att de

håller på att ta slut! Det skulle vara mycket intressant om någon förenings- eller hobbsociologisk forskare tog sig an denna fråga. Hur är åldersfördelningen och fågelintressets profilering i riksföreningen, i regionalföreningarna och bland fågelskådare i allmänhet? Och hur utvecklas rekryteringsbasen bland ungdomarna i allmänhet ute i skolorna och under de första åren i yrkeslivet eller den fortsatta utbildningen? Oroväckande är att även Fältbiologerna har drabbats av en rejäl krasch. Och jägarna är oroad över en pågående förgubbning inom sina led. Vad är det som händer med naturintresset? Om det finns någon substans i den oro som jag refererar i inledningen, är det utomordentligt viktigt att vi tar den på allvar om vi inte om något decennium skall behöva uppleva ett katastrofalt ras för fågelskådan och fågelskyddet.

Detta inlägg är avsett att vara en lägesbeskrivning och ett underlag för debatt, inte ett recept för åtgärder. Att vända trenden, om den verkligen finns och är så allvarlig som signalerna tyder på, är en svår och komplicerad uppgift. Det görs inte i en handvändning. Men kunskap om bakgrund och nuläge är nödvändig för de visioner som måste skapas och förverkligas.

Hjärtlig tack till Nils Kjellén och Mikael Rosén, som läst och givit synpunkter på manuskriptet, samt till flera av mina kolleger för diskussioner i ämnet.

## Summary

*The death of ornithology – Where have all the young ornithologists gone?*

Some disturbing information has been received from the United States: rapidly declining interest in ornithology and bird protection among the younger generations. Is this an international trend? I have analysed the age composition of the participants in the Swedish bird monitoring projects and found that the average age has increased from about 30 years in 1975 to over 50 years in 1996. The vast majority of participants belong to the cohorts born in 1930–

1959. In spite of an increase of the number of participants and a considerable turnover, the new participants come from the same cohorts and not from the younger ones. I also analysed the age composition of the members of the Swedish Ornithological Society (based on a partial sample) and found that it was about the same. I also analysed the proportion of members younger than 22 years, which could be done from 1976 onwards, since a lower fee for young people was introduced in 1976. Although the total membership has increased, the number of young members has declined from 1000 to 500 and from 15% to only 5%.

A still larger decline of membership has been observed in the organisation *Fältbiologerna* (the "Field Biologists"), the youth organisation of the Swedish Nature Protection Society, formerly an important source for recruiting members to the ornithological society and other nature protection organisations. The Swedish Hunters' Association has complained repeatedly in their journal about the difficulty they have in recruiting young people.

Although it is not possible to be completely certain that the interest in ornithology or birding is declining among young people in general (they may go birding without engagement in any organisation or taking part in bird counts), I doubt that this can explain the trend that I have found. It is likely that it rather reflects a widespread decline of interest in birds and nature among young people. If this is the case we may have to face great difficulties for bird and nature protection and monitoring within the next few decades when the generations of the thirties, forties and fifties successively leave the scene of activity.

Is this an international trend that has not yet been fully appreciated by the ornithological and nature protection societies? Are we facing a severe loss among the people that we will need in the future for the vital recruitment of volunteers for nature protection and monitoring? And perhaps more important: Are we facing a loss of the population base for moulding the public opinion in favour of nature protection?

---

Sören Svensson, *Ekologihuset*, 223 62 Lund.

## Nya böcker *New books*

**Linnut-vuosikirja 1996.** (Tidningen Linnuts årsbok; redaktörer Tapio Solonen och Esa Lammi.) BirdLife Finland och Zoologiska Museet, Helsingfors universitet. 102 sidor. Pris: FIM 100:–. Beställes från BirdLife Finland, Box 1285, 00101 Helsingfors.

Sveriges ornitologiska förening har ju haft enorm framgång med sin årsbok *Fågelåret*. Mer än två tredjedelar av SOF-medlemmarna håller sig med den och får därmed ett förnämligt samlat bibliotek över svensk fågelfaunistik och summeringar av många långsiktiga projekt. SOF:s finska motsvarighet, BirdLife Finland, som utger den förnämliga tidskriften *Linnut*, motsvarigheten till *Vår Fågelvärld*, kommer nu också med en årsbok. Där sammanfattas en rad av de finska storprojekt som engagerar hundratals ornitologer över hela landet.

I Finland liksom i Sverige har man ett fjällgåsprojekt som bygger på utplantering. Men situationen är mycket kritisk. I hela Fennoskandien finns högst ett femtiotal par. I Finland fanns tidigare flera rastplatser, men numera finns bara en kvar, vid Oulu. Och där har nedgången fortsatt från nästan hundra fåglar 1986 till bara 40 1996. Det stora hotet är jakt, men andra hot nämns också, bl.a. den starka överbetningen av ren.

Även i Finland har man projekt för vitryggig hackspett och skräntärna. Endast ett trettioal par av hackspetten finns kvar. Man har lyckats få till stånd skydd för nästan hälften av häckningsplatserna, men om detta skydd är tillräckligt arealmässigt är oklart för en så utglesad stam. Skräntärnan har efter sin magnifika populationsökning i Östersjöområdet under större delen av detta sekel sedan 1970 minskat ungefär i samma takt i både Sverige och Finland. Den parallella utvecklingen är inte att undra över eftersom det rör sig om en enda population inom vilken fåglar och kolonier flyttar runt. När det finska materialet, som är mycket detaljerat från 1984, då

skräntärneprojektet startade, delas upp på olika områden blir bilden splittrad, med ökning i vissa och minskningar i andra. Totalt sett är det dock fråga om en fortsatt nedgång sedan 1984 (ca 20%), något mindre än i Sverige (ca 30%).

Havsörn och kungsörn följs noga i Finland. Finland har liksom Sverige numera en framgångsrik och snabbt växande havsörnstam. Antalet par har vuxit från runt 40 i början av sjuttioalet till över 120 1996. Lika uppmuntrande är att bakom ökningen ligger en ökande häckningsframgång. För en så stor fågel som havsörnen är det fenomenala siffror som redovisas. Den årliga ökningstakten för parantalet steg från 3,6% i början av åttiotalet till numera 8,5%. Där ökningstakten är som allra bäst, i Åbo och Björneborgs län, ligger den i dag på fantastiska 17% per år! Kungsörnen övervakas inte på samma totala sätt som havsörnen, av naturliga skäl, eftersom den är så mycket vanligare. Däremot övervakas häckningsframgången i nära 300 revir. Ungefär 60% av paren brukar häcka varje år, och de häckande paren får i snitt en unge per år, inklusive de icke häckande paren en halv unge per år. Häckningsframgången anses bero på antalet harar. Man registrerar också eventuell förföljelse. Lokalt förekommer sådan, men den har så liten omfattning att den inte spelar någon roll.

Fiskgjusen är en annan framgångsrik rovfågel som har positiv trend åtminstone i hela Västeuropa, där den är väl skyddad. Utanför Ryssland är det Sverige (3500 par) och Finland (minst 1200 par) som har de ojämförligt största bestånden. Utvecklingen synes vara positiv över så gott som hela Finland, i genomsnitt är ökningen drygt en procent per år. Sedan 1970 har det också skett en svag ökning i antalet ungar per par.

I Finland har man också en imponerande övervakning av alla vanliga rovfåglar och ugglor i form av vad man kallar "Rovfågelnätet", ett system av hundra stycken rutor om vardera 10x10 km, inom

vilka amtörornitologer och ringmärkare kontrollerar alla rovfågelsrevir. År 1996 kontrollerades mer än 47.000 tänkbara boplatser, varav 9.800 bebodda revir med 5.400 bon med häckning! De flesta rovfåglar och ugglor i Finland har långsiktigt stabila bestånd, smågnagarspecialisterna förstås med stora variationer. Av påtagliga trender kan man skönja ökning för tornfalk med rekordantal 1996 och nedgång för stenfalk med bottennotering 1996. En del arter har olika trender i olika delar av landet, t.ex. duvhöken som ökar i norr men minskar i söder. På en bild visas ett bo av lärkfalk i en ”holk”, en plattform med kanter och risbotten uppsatt i ett träd. Detta är kanske något att tänka på även för stenfalk, särskilt om kråka och fjällvråk skulle falla som bobyggare åt denna falk, som inte kan bygga sina risbon själv. Arten anses ju vara på nedgång även i vårt land, och med tanke på den miljö i vilken den häckar och på att bytestillgången knappast kan ha minskat, kan det kanske vara tillgången på bon som minskat.

Skogshönsen har följts i Finland under lång tid med hjälp av vad man kallar viltriangler, nämligen 1450 stycken 12 km långa triangelformade linjetaxeringar. Nu presenteras täthetskartor för tjäder, orre, järpe och dalripa. Skillnaderna mellan olika delar av Finland är mycket stora. De högsta tätheterna för de olika arterna är över 7 fåglar per kvadratkilometer för tjäder, över 15 för orre och järpe och över 8 för dalripa. Den senare har retirerat markant och numera nästan försvunnit från södra Finland, troligen på grund av biotopförändringar.

I Sverige har Ringmärkningscentralen nyligen startat ett projekt med små standardiserade ringmärkningsstationer som drivs av bl.a. privatpersoner. De har till uppgift att under hela häckningssäsongen med ett fast antal nät på fasta platser och med ett bestämt antal fångsttimmar bestämda dagar fånga och ringmärka samt köns- och åldersbestämma fåglar. Idén kommer från England och syftet är att bestämma den årliga ungpåproduktionen (andel ungfåglar i relation till gamla) och dödligheten (andelen återfångade nästa år). Syftet är alltså att förfinna den information man kan ha nytta av i övervakningen och därmed kunna förklara varför vissa populationsförändringar sker. Sådan verksamhet har pågått i Finland sedan 1986, och man hade 1994 nått upp till 40 stationer. Tyvärr har antalet stationer sedan minskat två år i följd så att det bara var 30 kvar 1996. Kanske är det ett för tungt program i längden att fullfölja för enskilda ringmärkare, vilket bådär illa för det svenska programmet, eftersom svensk ihärdighet i långtidsprojekt erfarenhetsmässigt är mar-

kant lägre än finsk. Detta vore beklagligt eftersom den typ av data som man eftersträvar är mycket värdefull. Man redovisar siffror för ungfågelandelen för sju allmänna arter. De pekar entydigt på liten variation mellan åren trots ganska varierande väderlek.

Det största antalet sidor och den noggrannaste bearbetningen svarar Risto A. Väisänen och Tapio Solonen för i sin redovisning av den finska vinterfågelräkningen, som nu firar fyrtioårsjubileum! Den startade alltså 1957, nästan två decennier före den svenska. Många av de förändringar som vi sett i den svenska fågelfaunan har paralleller i den finska för de gemensamma åren. Det innebär att man för många arter torde kunna dra slutsatser om den svenska fågelfaunan ur det finska materialet för tiden före den svenska övervakningens start. Mycket i det finska materialet har säkert också stor relevans för norra Sverige, där vår övervakning är ganska svag. De finska vinterräkningarna skiljer sig obetydligt från de svenska. Man räknar från linjer i stället för från punkter och man har tre perioder i stället för fem. Man har årligen haft 300–500 linjer om vardera ca 10 km, vilka räknats under perioderna 1–14 november, 25 december–7 januari och 21 februari–6 mars. I redovisningen ingår 100 arter, för flera kompletterade med data från häckfågeltaxeringarna. Totalt sett har ungefär hälften av de hundra arterna ökat i antal, ungefär en tredjedel minskat och resten förblivit mer eller mindre oförändrade. Bland de snabbt ökande arterna återfinner vi naturligtvis blåmes och grönfink, precis som i Sverige. Gråsparv och pilfink visar i Finland mycket olika trender, kraftig uppgång för pilfink (300-faldig ökning!) men för gråsparv först en ökning och sedan en minskning (halvering sedan 1974). Pilfinken visar ökning även i Sverige, fast mycket svagare, medan gråsparven haft ett stabilt vinterbestånd sedan 1975 (diagram finns i *Fågelåret 1994*). En annan notering är att stenfalken minskat både som övervintrare och häckare enligt dessa räkningar, vilket stämmer med det ovannämnda resultatet från Rovfågelsnätets ytor. Arten har ju även visat vikande trend i Falsterbo. Det är nog dags att starta mera ingående studier av stenfalken eftersom denna art tycks vara en av de få rovfåglar som inte visar positiv utveckling i dag. Denna uppsats innehåller en mycket stor rikedom på värdefull information som har relevans långt utanför Finlands gränser. Kunde jag bara läsa litet mer än siffror på finska!

Det är bara att gratulera de finska ornitologerna till en ypperlig årsbok.

SÖREN SVENSSON

Jochen Dierschke, 1997: **Vorkommen, Habitatwahl und Habitatnutzung von Ohrenlerchen *Eremophila alpestris*, Berghänfling *Carduelis flavirostris* und Schneeammer *Plectrophenax nivalis* im Wattenmeer**. Diplomarbeit angefertigt im II. Zoologischen Institut der Georg-August-Universität zu Göttingen. 69 sid.

Wattenmeer, som delas mellan Danmark, Tyskland och Nederländerna, utgör ett av Europas viktigaste fågelområden, speciellt som rast-, ruggnings- och övervintringsområde. Stora delar är nationpark eller naturskyddsområde. Områdets betydelse för gäss, änder och vadare är välstuderat. Däremot är områdets betydelse för tättingar dåligt känd. Här övervintrar eller rastar bl.a. berglärka, snösparv, vinterhämling och skärpiplärka i större antal. Även lappsparrv förekommer om än i mindre antal.

Denna avhandling ger en detaljerad sammanställning av de tre förstnämnda arternas förekomst och villkor, särskilt i förhållande till biotopval, biotopförändringar och födotillgång. Eftersom de tre arterna häckar i Skandinavien är området ur vår synpunkt av vital betydelse för arternas framtid.

Det område som behandlas sträcker sig från Blåvands Huk söderut nästan till Hamburg vid Elbemynningen och sedan västerut till Den Helder. För biotopvalsstudierna användes ett stort antal mindre provytor.

Eftersom jag själv särskilt intresserar mig för berglärka är det om denna art jag läst avhandlingen mest detaljerat. Det visade sig att berglärkan till allra största delen uppehåller sig på fastlandsstränderna, den är sällsynt innanför vallarna men även på öarna förekommer den ofta bara i mindre antal. På rena sträcklokaler, såsom Blåvands Huk och Helgoland, förekommer berglärkan bara under en kort tid, från slutet av september till början av november med en utpräglad sträcktopp i mitten av oktober. På övervintringslokaler växer antalen under hösten och når ett maximum under december-januari. Redan i februari börjar berglärkorna röra sig norrut från de sydligaste lokalerna och i mars är avflyttningen i full gång.

Dierschke uppskattar berglärkebeståndet i hela Wattenmeer till 4300–6500 individer, varav 1000–2000 i Danmark, 1500–2000 i Schleswig-Holstein, 1500–2000 i Niedersachsen och 300–500 i Nederländerna. Om man räknar med att varje berglärkepar har två till högst tre ungar med sig i övervintringsområdet, skulle antalet fåglar motsvara ett häckande bestånd på 1000–1600 par för två ungar och 900–1300 par för tre ungar. Eftersom antalet övervintran-

de berglärkor i Danmark i övrigt, Storbritannien, Norge och Sverige säkerligen är betydligt lägre än det i Wattenmeer, skulle hela det fennoskandiska beståndet inte uppgå till mer än högst två tusen par, långt under de flesta tidigare uppskattningar.

En intressant fråga är om studien visar något som kan förklara berglärkans nedgång. Ett mycket smalt biotopval är tydligt. Fåglarna uppträdde nästan enbart på färberade saltängar (ej sötvattensängar) och i den vågpåverkade strandzonen. De ägnade nästan all tid åt födosök, under midvintern nästan 90% av tiden. Även om inga detaljerade födestudier gjordes, verkade frön av *Salicornia* vara en nyckelföda, vilket stämmer väl med tidigare uppgifter. Dierschke lutar åt att nedgången orsakats av krympande arealer saltstrandängar, särskilt sedan 1960-talet då berglärkorna minskade kraftigt. Mellan 1966 och 1990 har inte mindre än 43.000 ha, tidigare huvudsakligen saltstrandängar, vallats in och blivit obrukliga för berglärkor.

Jochen Dierschke kommer att fortsätta studierna av berglärka, bl.a. genom färgmärkning. Studier i övervintringsområdet är mycket viktiga eftersom hittills utförda studier i häckningsområdena inte kunnat visa på något som kan förklara artens nedgång. Kanske kommer vi så småningom att kunna föra i bevis att övervintringsmöjligheterna i Wattenmeer är vad som avgör om vi i framtiden kommer att få behålla berglärkan som häckfågel i Skandinavien.

SÖREN SVENSSON

Glutz von Blotzheim, U. N & Bauer, K. M. 1997. **Handbuch der Vögel Mitteleuropas**. Band 14/I-III. Passeriformes (5:e delen). AULA-Verlag, Wiesbaden. Pris: DM 684:–.

I och med publiceringen av det fjortonde bandet av "Handbuch der Vögel Mitteleuropas" ("Handbuch" i det följande) så har ytterligare en handboksserie nått komplett utgivning. Hela 31 år har förflutit sedan det första bandet, som behandlade lommarflamingo, publicerades. Artmonografierna i de senaste volymerna kan därför inte jämföras med dem i de första volymerna. Trenden har gått mot allt omfattningsrikare sammanställningar av kunskapen om de olika arterna. Som exempel kan nämnas att bofinken behandlas på 99 sidor i det sista bandet medan ormråken erhöill 55 sidor i det fjärde bandet och storlommen 10 sidor i första bandet.

På handbokssidan finns även ett engelskspråkigt alternativ – Birds of the Western Palearctic (BWP),



Oxford University Press - som utkommit med 9 band 1977–1994 och likaså är komplett. Vid en recension av sista bandet av Handbuch är det således oundvikligt att jämföra med BWP. Dessutom kommer jag inte att i detalj granska det sista bandet utan sanarare betrakta verket som helhet. BWP behandlar fågelarter över ett större geografiskt område (Västpalearktis) än det tyska verket (I stort sett Kontinentaleuropa) och BWP innehåller således fler arter än Handbuch. När det gäller mängden information per art råder emellertid det omvända förhållandet. Som jämförelse till siduppgifterna ovan kan nämnas att BWP behandlar storlommen på 6 sidor, ormråken på 14 sidor och bofinken på 26 sidor. Nu är sidorna större i BWP än i Handbuch, men kontrollerat för detta kvarstår faktum att Handbuch innehåller mer information per art än BWP. För den trångbodde kan nämnas att i bokhyllan upptar BWP 43 cm, medan Handbuch kräver 91 cm hyllutrymme.

Ytterligare en viktig skillnad mellan de två bokverken är att BWP innehåller färplanscher på i stort sett alla arter som behandlas i texten (några få sällsynta gäster undantagna) och planscherna visar olika kön, åldrar och raser. Färplanscherna i Handbuch är mycket sparsamt förekommande, ja rent av sällsynta. BWP fungerar därför bättre som "fältguide" än Handbuch. I band 14 av Handbuch finns endast 6 färgplanscher som illustrerar utfällda vingar hos bo- och bergfink och domherre med köns- och ålderskaraktärer, två planscher över raser av grå- och snösiska, samt två planscher över framförallt juvenila fältsparvar. Planscherna i Handbuch är sparsmakade, men korrekta och utmärkta som handboksillustrationer. Färgplanscherna i BWP håller en mycket ojämn standard beroende på att ett stort antal konstnärer anlitats, medan planscherna i Handbuch utförts endast av två illustratörer. Handbuch innehåller även ett stort antal tuschteckningar (betydligt fler än i BWP) som illustrerar beteenden av olika slag, såsom aggressiva interaktioner, spel och parning. Dessa teckningar är av mycket stort värde och kan ofta användas direkt vid etologiska studier för att klassificera beteenden. BWP innehåller även färgfotoplayers på ägg, vilket utgör ett viktigt referensmaterial.

En typisk artmonografi i Handbuch behandlar artens utbredning, geografiska variation, fältkännetecken (med dräktbeskrivningar), morfologi (med måttuppgifter), ruggning, läten (med originalsonogram), häckningsbiotop, bestånd och beståndsutveckling, flyttning (ofta med återfyndskartor), övervintringsbiotop, populationstäthet, fortplantning,

häckningsframgång, överlevnad och livslängd, beteenden, samt födoval. En ganska fyllig beskrivning om varje art alltså. Informationen som medtagits har vuxit till den grad under åren som verket utgivits (se ovan) att de senare banden i serien av praktiska skäl delats upp i tre delar (böcker). I det sista bandet (no. 14) har man även inkluderat en specialartikel om finkars energetik. Det 13:e bandet inleddes med en ganska lång artikel om skogsdöden i centraleuropa och hur den påverkat fågelfaunan. Dessa utvecklingar ter sig en smula malplacerade i Handbuch och hade passat bättre som artiklar i reguljära tidskrifter. De är förmodligen ett utslag av den tysk-schweiziska sammanställarnas som drivkraft med målet av total fullständighet. Med det sista bandet följer även ett litet häfte med korrigeringar (mest tryckfel) till banden 11–13, samt korrigeringstillägg till tidigare volymer.

Band 14 innehåller dessutom en sammanställning av annan ornitologisk litteratur när det gäller handböcker och uppslagsverk, fältbestämning, fotoguides, ruggning, ljudkassetter, flyttning, beteenden och näringsval. Här saknar jag dock flera viktiga verk som borde tagits med. Bland uppslagböckerna saknas t.ex. den engelska "Dictionary of Birds". Dessutom ges en litteraturlista när det gäller utbredning och populationsstorlek land för land.

Vad skall man då ha handböcker som Handbuch och BWP till? Som bestämmingslitteratur har nog den här typen av böcker spelat ut sin roll. Den av fältbestämning intresserade ornitologen kan hitta vad han/hon behöver bland den strida ström av speciallitteratur över geografiska områden eller artgrupper som publiceras, böcker som normalt är bättre uppdaterade än handböckerna när det gäller de senast upptäckta subtila bestämningsknepen. Handböckerna har dock sin styrka när det gäller systematisk beskrivning av geografisk variation och raser. Nej, styrkan hos handböckerna ligger i den stora mängden information när det gäller fåglarnas biologi och beteenden. För forskaren utgör de en guldgruva och erbjuder stora möjligheter att snabbt testa idéer och hypoteser, även om man i ett senare skede självfallet måste uppsöka originalkällorna. Jag lovar, har något av minsta intresse publicerats om fåglar i t.ex. en svensk regionaltidsskrift så finns det med i Handbuch. Detta gäller inte BWP.

Vilken handbok skall man då köpa om valet står mellan Handbuch och BWP? Problemet är väl att man redan valt, när man en gång började köpa böckerna. Själv valde jag BWP en gång i tiden, mest p.g.a. att den var ny i slutet av sjuttioalet och att man annonserade flitigt för den i Vår Fågelvärld. En

faktor att väga in är ju språket, som i de flesta fall troligen talar emot Handbuch. Hade jag börjat köpa en handbok nu, hade jag dock ändå valt Handbuch, mest därför att jag som forskare fått förändrade behov nu jämfört med för 20 år sedan. Det är bara att

gratulera redaktörerna Urs Glutz von Blotzheim och Kurt Bauer, som efter mer än 30 år gått iland med ett magnifikt arbete. Man undrar dock i sitt stilla sinne vad de nu skall syssla med.

ANDERS HEDENSTRÖM

### **Rättelse *Correction***

Grenmyr, U. 1997. Sex differences in recovery pattern and migratory direction of Goldcrests *Regulus regulus* ringed in northern Europe during autumn migration. *Ornis Svecica* 7:81–90

In the Figure 5 caption on page 86 the two P-values were inversed (the same error is found in the Swedish translation of the caption, in the Result section on the same page, and in the Swedish summary). The error does not affect any conclusions. The correct figure caption is as follows: Short time recoveries in the British Isles of Goldcrests, 30 males and 5 females, ringed in Denmark, Sweden and Finland during autumn migration (P=0.0002, Binomial test, expected ratio of 55% males respectively P=0.0000, Binomial test 2-tailed, expected ratio of 50% males).

## Nya doktorsavhandlingar *New dissertations*

Redaktör *Editor*: S. Åkesson

Klas Allander 1995. **Parasite Impact on Reproductive Success in the Great Tit, *Parus major***. Filosofie doktorsavhandling, Zoologiska Institutionen, Uppsala Universitet. ISBN 91-554-3610-2

Det är ingen tvekan om att parasiter spelar en stor roll i fåglars liv. En nyligen utkommen bok använde över 100 sidor bara till en ytlig beskrivning av förekomsten av parasiter hos fåglar (Clayton och Moore 1997, *Host-parasite evolution*). Trots detta har parasiter spelat en underordnad roll inom ekologisk forskning på fågel. En orsak till detta kan ha varit föreställningen att samevolution mellan parasit och värd ofta medförde en minskning av parasitens virulens, så att den enbart har en begränsad effekt på världens överlevnad. Detta ledde t.ex. den berömda ornitologen David Lack (1954, *The natural regulation of animal numbers*) att dra slutsatsen att "While further evidence is needed, it seems unlikely that disease is an important factor regulating the numbers of most wild birds".

Nyligen har antalet ekologiska studier av parasiter på fåglar genomgått en explosionsartad utveckling. Orsaken till detta kan vara flera. Det kan ha berott på insikten att även (och kanske framförallt) parasiter med låg virulens kan ha betydelse för populationsreglering, att parasiter kan vara en avgörande selektionsfaktor som skapar fåglars livshistorie-strategier eller att parasiter är själva kvintessensen i sexuell selektion genom honligt val. I vilket fall som helst har det medfört en rad studier där parasiter visats ha avgörande betydelse för fåglars reproduktion och överlevnad (Clayton och Moore 1997). Allanders avhandling är ett värdefullt bidrag till denna utveckling.

Allanders avhandling handlar huvudsakligen om parasiter hos talgoxe. Valet av studieobjekt har inte varit slumpmässigt. Var och en som har rensat en fågelholk efter häckningen har lagt märke till de

enorma mängder parasiter som kan finnas i en gammal bobale (och som tenderar att sprida sig även till ornitologen och dess familjemedlemmar!). Detta faktum att hålhäckande fåglar tvingas återanvända tidigare använda bohål ger en ökad möjlighet för parasiter att spridas. Det har därför antagits att hålhäckande, liksom kolonihäckande fåglar, skulle vara mer utsatta för parasiter. Møller (1989, *Oikos* 56) gick till och med så långt att han menade att många av de resultat som erhållits i studier där holkar rensats varje år kunde vara missvisande. Detta är en av alla frågeställningar Allander ägnat sig åt under en mångårig studie av talgoxar och deras parasiter på Gotland.

Avhandlingen består av fem uppsatser, varav fyra är empiriska studier av parasiter på talgoxe. Den första uppsatsen är dock en översikt som behandlar parasiters effekt på fåglars reproduktion och utgör en utgångspunkt för de vidare empiriska studierna. En intressant iakttagelse är att parasiter ofta har en negativ effekt på fåglars reproduktion. Tyvärr behandlas inte problemet med att negativa iakttagelser (dvs avsaknad av signifikanta samband) tenderar att inte rapporteras i den vetenskapliga litteraturen. Författarna föreslår också att ökad parasitism kan vara det pris hålhäckande fåglar får betala för minskad predation under häckningen. Uppsatsen avslutas med att författarna formulerar ett ambitiöst forskningsprogram:

"We suggest that any progress in the study of passerine reproduction and its relation to parasitism relies on adoption of the following research program: (1) the effect of parasites on reproduction and interactions between parasitism and nest-site choice, reproductive success and nestling growth should be examined in experimental studies, (2) the interaction between parasitism and nest-predation should be addressed, (3) reaction norms of the life history traits of passerine birds to parasite infections should be studied by recording reproductive parameters at

natural, but experimentally manipulated levels of parasitism, (4) effects of parasites on fitness components of hosts among frequently and less frequently infected species should be studied in experiments, and (5) defence mechanisms applied by hosts against their parasites should be studied both in frequently infected species (i.e. colonially-breeding and hole-nesting species) as well as in less frequently infected species of birds (i.e. solitarily breeding and open-nesting species).”

Den andra uppsatsen är en studie av förekomsten av blodparasiter hos talgoxar som häckar på Gotland. Haematozoer, dvs parasiter som lever i blodet, är mycket vanliga hos fåglar. Till stor del handlar det om protozoer. Blodparasiter är beroende av vektorer, olika former av blodsugande insekter eller kvalster, för att spridas mellan fåglar. Allander visar att blodparasiter förekommer hos en mycket stor andel av de vuxna talgoxarna: 70–95% av alla individer beroende på år. Intressant nog ökade förekomsten av parasiter när fåglarna blev äldre medan den genomsnittliga infektionen hos varje fågel avtog. Detta tyder på att en ökad andel av fåglarna utsätts för parasiterna, men att fåglarna med ökande ålder antagligen bygger upp en immunitet. Det förs också ett intressant resonemang i uppsatsen om att den skillnad som finns i parasitförekomst mellan år och mellan olika geografiska områden (jämförelse med andra studier) beror av skillnader i förekomst av de olika parasiternas vektorer. Exempelvis saknas i stort sett *Leucocytozoon majoris* helt i Allanders undersökningsområde (0.9% av individer) medan 70% av talgoxarna i en norsk studie var infekterade (Eide m.fl. 1969, *Acta Univ. Bergensis*). Denna parasit är beroende av en vektor som i sin tur är beroende av rinnande vatten, något som i stort sett saknas inom Allanders studieområde.

Uppsats nummer tre tar upp den logiska frågan om blodparasiter har någon negativ inverkan på häckningsframgången hos gotländska talgoxar. Studien bygger på samma material som den förra uppsatsen, men nu relateras förekomsten av blodparasiter till olika mått på reproduktionsframgång. Ett av dessa mått visade sig vara svagt negativt relaterad till förekomsten av blodparasiter; infekterade talgoxar häckar senare på säsongen. Eftersom många undersökningar visat att sen häckning innebär sämre överlevnadsmöjligheter för ungar och sämre möjlighet för de vuxna att producera ytterligare kullar samma år eller att rugga, innebär detta att parasiterna har en negativ effekt på häckningen. Ett potentiellt problem med uppsatsen är att förekomsten av parasiter mättes efter häckningens igångsättande, när ungar-

na var ungefär två veckor gamla. Eftersom Allander i en senare uppsats visar att förekomsten av blodparasiter kan vara ett resultat av reproduktionsansträngning (se nedan), innebär detta att orsakssambandet kan ifrågasättas. Uppsatsens resonemang stärks dock kraftigt av att läggingsdatum enbart samvarierade med parasitförekomsten hos honor (som står för äggläggningen) och inte den hos hanar (som liksom honor bör påverkas av reproduktionsansträngning). Som Allander själv påpekar, kan en sådan här icke-experimentell studie alltid bero på skenbara samband, att fåglar i dålig kondition *både* häckar sent *och* är drabbade av parasiter.

I den fjärde uppsatsen har Allander studerat effekten av ektoparasiter på talgoxars reproduktion. Ektoparasiten är i det här fallet hönsloppan *Ceratomyxus gallinae* som kan förekomma i stort antal i talgoxars bon. I motsats till den förra studien är detta en experimentell studie. För att manipulera mängden ektoparasiter använder sig Allander av två tekniker. Dels minskar han mängden parasiter genom kemisk behandling av befintliga bobalar. Dels försöker han öka mängden parasiter genom att antingen lämna kvar gamla bobalar i holkarna, eller tillsätta sparade sådana under det nya boet efter häckningens påbörjande. Det visade sig dock att förekomsten av gamla bobalar *inte* hade någon effekt på förekomsten av hönsloppor. Däremot hade den kemiska behandlingen en stor effekt på hönslopporna, men sammantaget hade behandlingen en mycket begränsad effekt på fåglarnas reproduktion. Kullstorlek, kläckningsframgång och ungarernas överlevnad i boet påverkades inte. Under enbart ett av tre år påverkade behandlingen ungarernas kondition positivt. I uppsatsen tar Allander upp en intressant diskussion varför hans resultat skiljer sig från andra studier som visat mer påtagliga effekter. Eftersom Allander baserar sig på naturlig mängd ektoparasiter, är antagligen variationen i förekomst av parasiter mellan olika bon stor. Andra studier har istället kontrollerat detta med artificiell infestation, dvs olika mängder parasiter har tillsatts. Märkligt nog tar han i sammanhanget dock inte upp sin egen uppsats tillsammans med Reija Dufva (i Dufva 1995 *Parasites, reproductive success and health status in birds*), där de visade att hönsloppor hade en mer negativ effekt på ungarers tillväxt när väderförhållandena under häckningen var sämre. Allander visar också att det finns ett svagt samband att ungar från behandlade bon överlever bättre efter bolämnandet trots att konditionen knappt påverkades och spekulerar i att detta kan bero på en ökad risk att drabbas av blodparasiter när förekomsten av blodsugande parasiter är hög.

Den sista uppsatsen är ett lysande bidrag. Uppsatsen handlar om sambandet mellan parasiter och reproduktion, men vänder på orsakssammanhanget och frågar sig om en stor reproduktions-ansträngning kan medföra en ökad belastning av parasiter, i det här fallet blodparasiter. Logiken är att eftersom både reproduktion och försvar mot parasiter är kostsamma aktiviteter måste det finnas en avvägning mellan dessa. Allander visar att fåglar som föder upp många ungar drabbas av både ökad frekvens och ökad intensitet av blodparasiter. Resultaten är entydiga. En något oklar engelsk studie (Norris m.fl. 1994, *J. Anim. Ecol.* 63) och en elegant Schweizisk studie (Richner m.fl. 1995, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 92) visar samma sak, men rimligen har Allanders studie genomförts oberoende av dessa. Resultatet är intressant därför att det antyder en mekanism för reproduktionskostnad. Det faktum att en stor reproduktionsansträngning, dvs att föda upp många ungar, kan leda till försämrad överlevnad eller häckning påföljande år har länge vållat visst huvudbry. Små tätningar som får försämrad kondition förväntas kunna bygga upp denna väldigt snabbt och långtidseffekter borde därför inte finnas. Försämrat immunförsvar och därmed ökad parasitbelastning är en möjlig mekanism för långtids-kostnader av häckning.

Allanders avhandling är ett värdefullt bidrag till den ökade forskningen om parasiters ekologiska betydelse hos fåglar. Vi kan säkert förvänta oss många nya spännande studier av Allander. De flesta tidigare studier av parasiter hos fåglar har handlat om antingen ektoparasiter eller blodparasiter. Förklaringen till detta är enkel, förekomsten av både ekto- och blodparasiter är relativt lätt att kvantifiera. Många studier, inklusive två i denna avhandling, har också visat på negativa effekter på fåglars fitness eller karaktärer som antas vara relaterade till fitness av blod- och ektoparasiter. Detta innebär dock inte på något sätt att fåglar inte skulle påverkas negativt av andra parasiter. Det vore spännande om forskningen på fåglars parasiter fick en ökad bredd i framtiden. Dessutom har Allander många spännande studier kvar innan det forskningsprogram han själv föreslog är genomfört.

HENRIK SMITH

Ulf Ottosson, 1997: **Parent-offspring relations in birds: conflicts and trade-offs.** Doktorsavhandling, Ekologiska institutionen, Zoologiska avdelningen, Lunds Universitet. 130 sid. ISBN 91-7105-086-8.

At first sight a pair of breeding birds seems to provide a handy metaphor for co-operation. Anyone that has watched a pair of Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca* hurriedly ferrying insects into a nest box to feed their rapidly growing offspring would have no difficulties in thinking that they were watching different individuals co-operating to achieve a common end. To some extent this would be a reasonable conclusion: without the effort of both members of the pair the nestlings might well starve, and there is in fact good experimental evidence from such species that two parents are more productive than one. However, all is not harmony within the nestbox, and an increasing amount of effort by theoretical and empirical biologists in the last 30 years has been devoted to studying the departures from harmony, or conflicts of interest, in such situations. It is to this research tradition that Ulf Ottosson's thesis belongs.

The framework for the study of evolutionary conflicts of interests was built by the English biologist W.D. Hamilton, and the American R.L. Trivers. Hamilton first pointed out, in 1964, that one should expect the evolution of social behaviour to be affected by the relatedness (the likelihood of sharing alleles inherited from the same ancestor) of pairs of interacting individuals. One of the main messages is simple: unless two individuals are genetically identical their interests are not identical. Trivers took these ideas and (as a graduate student) combined them with others to produce two very important papers, published in 1972 and 1974, which describe the conditions under which one can expect to find conflicts within reproduction. That a male and female should have different interests in a reproductive attempt is perhaps not surprising: it is not hard to imagine how a male might be selected to exploit the care that a female provides for the young, and vice versa. The most provocative of Trivers' ideas was contained in his second paper, which dealt with the idea of conflicts between parents and offspring. Since, as Trivers pointed out, on average, parents and offspring share only half of their genes, they will 'disagree' over how much care the parents should provide for the young. The young will be selected to obtain a greater share of parental care than the parents are selected to provide, even if by doing so they would lower the fitness of their parents or their

siblings. Similarly the parents will be selected to resist the demands of their offspring, because by behaving in a way which is best for the offspring of the current brood they may lower their reproductive success in the future. These considerations apply to all organisms in which parents invest some resources in offspring, but the conflicts are likely to be most apparent, most liable to evolutionary change, and easiest to study, in organisms where parents provide extensive care to their young for a long period. This is one of the outstanding features of birds as a class, and hence justifies Ottosson's decision to study conflicts of interest between parents and offspring in Starlings *Sturnus vulgaris* and Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca*.

This thesis can be divided into two parts, based upon the party from whose perspective the conflict between parents and offspring is considered. The first part consists of three papers which deal with the extent to which variation in egg size and hatching asynchrony within and between Starling clutches reflect parental strategies (presumably on the part of the female) to maximise the fitness of the brood while allowing the possibility of brood reduction (often meaning that the smallest and last hatched nestling dies). An alternative possibility that such patterns simply reflect nutritional constraints for the female is also considered.

In the first paper, sources of variation in mean egg-size laid by different females, and the effects of egg-size on nestling growth are investigated. Mean egg mass varied considerably between clutches (range 5.93-8.38 g), and much of the variation was a characteristic of individual females, since individuals laid similarly sized eggs in different years. However, the only variable which explained any variation in egg size was the weight of the female during incubation: females that were heavier had laid heavier eggs, and clutches of smaller eggs were more likely to be deserted before hatching. Although egg mass was related to the mass of hatching starlings, effects of egg mass on nestling size and weight at fledging were inconsistent; one potential explanation for this is that clutches of small eggs were more likely to experience one or more nestlings dying after hatching, with the result that the selective effects of variation in egg size had already largely occurred.

Paper II describes experimental manipulations which investigated whether the smaller size of last laid eggs (as found in Starlings) represents an adaptation to facilitate brood reduction (i.e. increasing the chance that the last hatched nestling will be

unable to compete with its brood mates), or results from a simple nutritional constraint. The problem with distinguishing between the two ideas in the past has been that smaller size of the last egg, and later hatching of that egg have been confounded: this study varied both independently, in order to allow an investigation of the effects of each in isolation. This was done by swapping eggs between nests in order to create last laid eggs that would be larger or smaller than the others in the clutch, and keeping eggs in empty nestboxes (while females tended dummy eggs) in order to manipulate hatching asynchrony. Both factors were found to affect the growth of the last-hatched chick in relation to its nestmates; although the effect of hatching asynchrony was largest soon after hatching, its relative importance declined until, at 14 days of age (close to fledging) the effect of both was equal. Ottosson (and co-author Henrik Smith) argue that this pattern supports the idea that a relatively smaller last egg is an adaptation to facilitate brood reduction, partly because the effect of small egg size on nestling growth persisted independently of the effect of hatching asynchrony, but also because supplementary feeding of starlings from this breeding population (carried out by Hans Källander and Johnny Karlsson) had no effect on relative size of the last egg, suggesting that nutritional constraints are unimportant. Thus the reduced growth of the last-hatched nestling may result from a behaviour by the parents which is adaptive on a larger scale.

In paper III, Ottosson & Smith perform further experiments to assess the plausibility of one of the many alternative explanations that have been proposed for hatching asynchrony. This hypothesis, the 'egg-viability' hypothesis, holds that females are forced to start incubating before they lay their last egg because otherwise a decline in the viability of the first laid eggs (due to being 'stored' without incubation)

will reduce their likelihood of hatching. While there is evidence for such a 'storage effect' in several species including starlings, as this study demonstrates, this may arise simply because the experimental manipulations in which a storage effect is demonstrated do not allow the female to make brief visits to the nest box to warm the eggs. By measuring the temperature of the eggs it is shown that even from the second egg, the female makes brief visits which increase the temperature of the eggs, and work with chickens has apparently shown that such brief increases in temperature abolish the storage effect. Therefore, Ottosson & Smith suggest that the

storage effect is an experimental artefact, and not likely to explain hatching asynchrony in nature.

Papers I-III have thus dealt with the question of how much the female manipulates egg size and hatching pattern in order to increase the reproductive value of the entire clutch. There is a clear conflict between parents and offspring here, at least from the perspective of the offspring that hatches from the last laid egg. Yet, these three papers demonstrate that there may be arenas of conflict where one of the parties is powerless to influence the outcome of the conflict: an unborn nestling presumably cannot influence the time at which its mother starts incubating the clutch. The final three papers deal with an area where the ability of the two parties to influence the outcome of the conflict may be much more equal: conflict over parental care and its moulding by nestling begging behaviour.

Paper IV investigates the relationships between nestling need and begging behaviour, and parental responses to begging behaviour. By videoing nests within specially constructed nest-boxes Ottosson & Smith show that the begging behaviour of a nestling starling affects the probability that it will be fed - those nestlings that begged most vigorously were most likely to be fed, and vigorously begging nestlings tended to position themselves in front of the entrance hole of the nestbox. By temporarily removing pairs of nestlings and feeding one while depriving the other of food for a short period, the authors are also able to show that begging intensity reflects hunger of chicks. Thus these results suggest that begging behaviour is both an effective means for chicks to compete among themselves for food, and obtain food from parents, but also a means of communication which is, at least to some extent, honest.

Paper V is one of the highlights of the thesis. In this paper an elegant experimental manipulation is conducted which allows Ottosson et al. to investigate the extent to which parents can be manipulated by nestlings increasing their rate of begging. By attaching individual-specific transponders to males and females, and performing some electronic wizardry, they were able to arrange so that when one member of the pair entered the nest-box it always heard a recording of begging chicks, thus increasing the

intensity of begging experienced by just that parent. Using the transponders they were also able to record the rate of visiting the nest box by each parent. The results show clearly that hearing a higher frequency of begging causes the parent to feed the young at a higher rate, and that this effect persists throughout the whole of the nestling period. Because of the expected effect of higher parental effort on future survival of the parents, Ottosson et al. argue that their experiment provides evidence that by begging vigorously, the nestlings are competing with the siblings that their parents might produce in future breeding attempts. Unfortunately sample sizes are insufficient to provide evidence for this argument, but the experimental technique is ingenious, and one that could be exploited in many future studies.

Finally, in paper VI, Ottosson explores the little-studied question of what it is that causes a nestling to decide to leave the safety of its nestbox when it has reached fledging age. One possibility has been that because of a conflict of interest between the parents and offspring over how long the offspring stay in the nest, that parents force the young to leave by reducing the rate at which they feed them inside the box. Alternatively, nestlings may leave the box in order to obtain a greater share of parental feedings than their siblings. Observations of feeding behaviour by parents in relation to the timing of nest-leaving by young Starlings did not provide evidence for either suggestion: in fact nestlings often left just after the parents had fed them. As Ottosson suggests, it is still possible that conflicts between parents and offspring, perhaps modified by variation in energy requirements by nestlings at different stages, are important in determining the timing of nest-leaving, but more work is required on this difficult subject.

In summary, this thesis attacks the problem of conflicts between parents and offspring from two directions, using a combination of experiments and observations, and this breadth of approach is to be applauded. The studies described here provide a valuable platform for further work, which can potentially investigate the likely evolutionary trajectories of differing parental and offspring strategies by attempting to measure their fitness consequences.

BEN SHELDON





## ORNIS SVECICA

Innehåll i årgång 7, 1997 *Contents of volume 7, 1997*

AXELSSON, C., NÖMM, M., CARLSSON, H. & CARLSSON, L. <b>Projekt göktyta <i>Jynx torquilla</i>: biotopval och häckningsframgång.</b> [ <i>Project Wryneck Jynx torquilla: habitat selection and breeding success.</i> ] .....	35
BENSCH, S. & KÄLLANDER, H. <b>Överlevnad och produktion hos skrattnås <i>Larus ridibundus</i>.</b> [ <i>Survival and fledgling production in Black-headed Gulls Larus ridibundus.</i> ] .....	37
ENEMAR, A. <b>The egg size variation of the Treetreeper <i>Certhia familiaris</i> in south-western Sweden.</b> [ <i>Äggens storlek och storleksvariation hos trädskräparen Certhia familiaris i sydvästra Sverige.</i> ] .....	107
ERIKSSON, M. O. G. & JOHANSSON, I. <b>Smålommen <i>Gavia stellata</i> i sydvästra Sverige – beståndsutveckling och häckningsframgång.</b> [ <i>The Red-throated Diver Gavia stellata in southwest Sweden: population trend and breeding success.</i> ] .....	1
GRENMYR, U. <b>Sex differences in recovery pattern and migratory direction of Goldcrests <i>Regulus regulus</i> ringed in northern Europe during autumn migration.</b> [ <i>Könsskillnader i återfyndsmönster och flyttningsriktning hos kungsfåglar Regulus regulus ringmärkta i Nordeuropa under höstflytningen.</i> ] .....	81
HAKE, M., BLOMQUIST, D., PIERCE, E. P., JÄRÅS, T. & JOHANSSON, O. C. <b>Population size, migration routes and breeding origin of Purple Sandpipers <i>Calidris maritima</i> wintering in Sweden.</b> [ <i>Populationsstorlek, flyttningsvägar och ursprung hos skärnappar Calidris maritima övervintrande i Sverige.</i> ] .....	121
HANSSON, B. <b>The influence of weather and food supply on condition and behaviour of juvenile Bluethroats <i>Luscinia svecica</i> in northern Sweden.</b> [ <i>Vädrets och födotillgångens inverkan på kondition och beteende hos unga blåhakar Luscinia svecica i norra Sverige.</i> ] .....	11
HELDBJERG, H. & KARLSSON, L. <b>Autumn migration of Blue Tit <i>Parus caeruleus</i> at Falsterbo, Sweden 1980–94: population changes, migration patterns and recovery analysis.</b> [ <i>Efterårstrækket af blåmejse Parus caeruleus ved Falsterbo, Sverige 1980–94: populationsforandringer, trækmønstre og genfundsanalyse.</i> ] .....	149
JOHANSSON, B. & JAKOBSSON, G. <b>Höststrækket av fisktärna <i>Sterna hirundo</i> och silvertärna <i>S. paradisaea</i> över södra Sverige.</b> [ <i>Autumn migration of Common Tern Sterna hirundo and Arctic Tern S. paradisaea in southern Sweden.</i> ] .....	61
KJELLÉN, N. <b>Importance of a bird migration hot spot: proportion of the Swedish population of various raptors observed on autumn migration at Falsterbo 1986–1995 and population changes reflected by the migration figures.</b> [ <i>Betydelsen av en koncentrationspunkt för fågelflytning: andel av den svenska populationen av olika rovfåglar som inräknades i Falsterbo 1986–1995 samt sträckräkningarnas värde som mått på populationsförändringar.</i> ] .....	21
KÄLLANDER, H. <b>En dominant svartmes <i>Parus ater</i>.</b> [ <i>A dominant Coal Tit Parus ater</i> ] .....	37
KÄLLANDER, H. <b>The Nuthatch <i>Sitta europaea</i> population of Dalby Söderskog during 15 years: trend and fluctuations.</b> [ <i>Nötväcke populationen i Dalby Söderskog under 15 år – trend och beståndsvariationer.</i> ] .....	143
NILSSON, L. <b>Changes in numbers and habitat utilization of wintering Whooper Swans <i>Cygnus cygnus</i> in Sweden 1964–1997.</b> [ <i>Förändringar i antal och biotoputnyttjande hos övervintrande sångsvanar Cygnus cygnus i Sverige 1964–1997.</i> ] .....	133

OLSSON, V. <b>Breeding success, dispersal, and long-term changes in a population of Eagle Owls <i>Bubo bubo</i> in southeastern Sweden 1952–1996.</b> [ <i>Häckningsresultat, spridning och antalsförändringar inom en population av berguv <i>Bubo bubo</i> i sydöstra Sverige 1952–1996.</i> ] .....	49
RISBERG, B. <b>Revirtäthet och artdiversitet bland fåglar häckande i Ångermanländsk skogsmark.</b> [ <i>Density and diversity of breeding birds in forests in the province of Ångermanland.</i> ] .....	97
SVENSSON, S. <b>The wintering area of Shorelarks <i>Eremophila alpestris</i> breeding in Swedish Lapland.</b> [Övervintringsområdet för berglärkor <i>Eremophila alpestris</i> som häckar i svenska Lappland.] .....	169

## Forum

SVENSSON, S. <b>Ornitologins död – Vart har alla unga ornitologer tagit vägen?</b> [ <i>The death of ornithology – Where have all the young ornithologists gone?</i> ] .....	175
--	-----

## Bokanmälningar *Book reviews*

Glutz von Blotzheim, U. N. & Bauer, K. M. 1997. <b>Handbuch der Vögel Mitteleuropas.</b> (A. HEDENSTRÖM) .....	182
Dierschke, J. 1997. <b>Vorkommen, Habitatwahl und Habitatnutzung von Ohrenlerchen <i>Eremophila alpestris</i>, Berghänfling <i>Carduelis flavirostris</i> und Schneeammer <i>Plectrophenax nivalis</i> im Wattenmeer.</b> (S. SVENSSON) .....	182
Eerden, M. R. van, Koffijberg, K. & Platteuw, M. (red.) <b>Riding on the Crest of the Wave.</b> (H. KÄLLANDER) .....	91
Lundgren, L. (red.) 1996. <b>Att veta och att göra. Om kunskap och handling inom miljövården.</b> (S. SVENSSON) .....	43
Martin, T. E. & Finch, D. M. (red.) 1995. <b>Ecology and Management of Neotropical Migratory Birds.</b> (S. SVENSSON) .....	42
Searcy, W. A. & Yasukawa, K. 1995. <b>Polygyny and sexual selection in red-winged blackbirds.</b> (D. HASSELQUIST) .....	41
Solonen, T. & Lammi, E. (red.) <b>Linnut-vuosikirja 1996.</b> (Tidningen Linnuts årsbok.) (S. SVENSSON) .....	180

## Avhandlingsanmälningar *Dissertation reviews*

Allander, K. 1995. <b>Parasite Impact on Reproductive Success in the Great Tit, <i>Parus major</i>.</b> (H. SMITH) .....	185
Jönsson, K. I. 1996. <b>Costs and tactics in the evolution of reproductive effort.</b> (O. OLSSON) .....	45
Olsson, O. 1995. <b>Timing and Body-reserve Adjustments in King Penguin Reproduction.</b> (H. KÄLLANDER) .....	93
Ottosson, U. 1997. <b>Parent-offspring relations in birds: conflicts and trade-offs.</b> (B. SHELDON) .....	187

## Instruktioner till författarna

### *Instructions to authors*

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

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

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

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

*Contributions should be written in accordance with previous issues of the journal. The title should be short, informative and contain words useful in indexing and information retrieval. Full length papers, but not other contributions, should start with an Abstract in English not exceeding 170 words. The text should be divided by no more than two levels of subheadings. The following primary subheadings are recommended: Introduction, Methods/Study areas, Results, Discussion, Acknowledgements, and References. The text may be in English or Swedish and the paper should end with a comprehensive summary in the other language. Table and Figure legends should be in both languages. Table and Figure legends 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 7, No 3–4, 1997

### Contents – Innehåll

- 97 RISBERG, B.            Revirtäthet och artdiversitet bland fåglar häckande i Ångermanländsk skogsmark  
*Density and diversity of breeding birds in forests in the province of Ångermanland*
- 107 ENEMAR, A.            The egg size variation of the Treecreeper *Certhia familiaris* in south-western  
Sweden  
*Äggens storlek och storleksvariation hos trädkryparen Certhia familiaris i  
sydvästra Sverige*
- 121 HAKE, M.            Population size, migration routes and breeding origin of Purple Sandpipers  
BLOMQVIST, D.        *Calidris maritima* wintering in Sweden  
PIERCE, E. P.            *Populationsstorlek, flyttningsvägar och ursprung hos skärsnäppor Calidris  
JÄRÅS, T.                maritima övervintrande i Sverige*  
JOHANSSON, O. C.
- 133 NILSSON, L.            Changes in numbers and habitat utilization of wintering Whooper Swans *Cygnus  
cygnus* in Sweden 1964–1997  
*Förändringar i antal och biotoputnyttjande hos övervintrande sångsvanar Cygnus  
cygnus i Sverige 1964–1997*
- 143 KÄLLANDER, H.        The Nuthatch *Sitta europaea* population of Dalby Söderskog during 15 years:  
trend and fluctuations  
*Nötväckepopulationen i Dalby Söderskog under 15 år – trend och bestånds-  
variationer*
- 149 HELDBJERG, H.        Autumn migration of Blue Tit *Parus caeruleus* at Falsterbo, Sweden 1980–94:  
KARLSSON, L.            population changes, migration patterns and recovery analysis  
*Efterårsträcket af blåmejse Parus caeruleus ved Falsterbo, Sverige 1980–94:  
populationsförändringar; trækmonstre og genfundsanalyse*
- 169 SVENSSON, S.        The wintering area of Shorelarks *Eremophila alpestris* breeding in Swedish  
Lapland  
*Övervintringsområdet för berglärkor Eremophila alpestris som häckar i svenska  
Lapland*

### Forum

- 175 SVENSSON, S.        Ornitologins död – Vart har alla unga ornitologer tagit vägen?  
*The death of ornithology – Where have all the young ornithologists gone?*
- 180 **Nya böcker – New books**
- 185 **Nya doktorsavhandlingar – New dissertations**