

OTTENBY
Gunnar Svärdson, 80 years



ORNIS SVECICA

Vol 5 No 2 1995
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 uppmantra icke professionella ornitologer att sända in sina resultat och idéer men välkomnar givetvis bidrag från professionella forskare. Språket är svenska eller engelska med en utförlig sammanfattning på det andra språket.

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

Redaktion Editorial office

Samordnande redaktör Co-ordinating editor

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

Redaktörer Editors

Staffan Bensch, Mats Grahn, Dennis Hasselquist, Anders Hedenström, Noël Holmgren, Åke Lindström, Jan-Åke Nilsson, Roland Sandberg, Henrik Smith, Susanne Åkesson, Ekologiska inst., Ekologihuset, 223 62 Lund

Tord Fransson, Zoologiska Inst., Stockholms universitet, 106 91 Stockholm

Mikael Hake, Grimsö Forskningsstation, 770 31 Ridderhyttan
Tomas Pärt, SLU, Inst. f. viltekologi, 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 den samordnande redaktören. 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 coordinating editor. 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 1995 kostar 295:- (150:- för medlem under 21 år). Avgiften för person boende utanför Sverige är 375:- resp. 225:-. Separat prenumeration på ORNIS SVECICA kostar 230:- (utanför Sverige 310:-).

ORNIS SVECICA will be distributed free of charge to all full members, who will also receive the journal Vår Fågelvärld. Membership for 1995 is 375 SEK (225 SEK for persons younger than 21 years) to addresses abroad and 295 SEK (150 SEK) within Sweden. Separate subscription to ORNIS SVECICA is 310 SEK abroad, 230 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, Box 14219, S-104 40 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.

Gunnar Svårdson and the foundation of Ottenby Bird Observatory

CHRISTIAN HJORT

The late 1930's were early stimulating years in a bird observatory context. In Germany Gätke's old establishment on Helgoland was still going strong and work at its younger eastern counterpart, Rositten in Ostpreussen, was at its top. In Britain, R. M. Lockley and friends were busy on Skokholm, off the Pembrokeshire coast, but Sweden had no bird observatory yet. However, among some younger zoologists there was an interest in such a venture and so it came that on the 14th of August 1937 Gunnar Svårdson

(born 19th September 1914) and Ulf Bergström arrived at Ottenby, on the southernmost tip of the 120 km long island of Öland, off the southeastern coast of Sweden, intent on ringing migrants.

This was the place where in the late 1800's the naturalist and taxidermist Gustaf Kolthoff had, with the help of his shotgun, pioneered wader migration research and, for example, been the first one to describe the sequential southward passage of different age-groups within the arctic waders (Kolthoff



Fig. 1. The southernmost point of Öland, with the lighthouse, gardens and buildings surrounded by extensive meadowlands. The bird observatory buildings, extended since this picture was taken in the mid-1970's, lie to the left in the inhabited area. Photo Leif Ingvarsson.

Ölands södra udde med Långe Jan och bebyggelsen, omgivna av de vidsträckta ängsmarkerna. Fågelstationen, renoverad och utbyggd sedan detta foto togs i mitten av 1970-talet, ligger till vänster. Foto Leif Ingvarsson.

1897). Svårdson and Bergström stayed with the lighthouse people and trapped birds along the beaches and in the lighthouse garden, using primitive trapping devices: the modified fish-trap used for waders, later to be known as the Ottenby-trap, some German bird-nets and a small Helgoland trap built at the end of a hedge. During one month they managed to ring 1405 birds (Bergström & Svårdson 1938). This was a great success and they returned next autumn, now staying on until mid-October and ringing 1910 birds (Bergström & Svårdson 1939). Of these no less than 302 were Dunlins *Calidris alpina* (as many as 425 Dunlins were taken in 1937), supporting Kolthoff's conclusion that the southernmost tip of this long island was an ideal place for studying autumn migration of waders – and other birds too!

Then came the war when, even if Sweden mana-

ged to stay out of the fighting, people had other things than birds in mind. So it was not until 1945 that the issue of establishing a permanent bird observatory at Ottenby was seriously considered. By then there also existed a Swedish Ornithological Society, founded in January 1945 with Svårdson as vice chairman, and things now went swiftly ahead. Money were secured from various donors. One was the famous Axel Munthe (dead 1949), on whose former premises at Villa San Michele on Capri in Italy another Swedish bird observatory – now run by the Ottenby group together with Italian ornithologists – was established in 1956. The building of the Ottenby observatory started in September 1945 and was completed by March 1946, and on the 14th of July that same year the field work started (Danielsson *et al.* 1947). Trapping for ringing was carried out



Fig. 2. Gunnar Svårdson during the pioneer season at Ottenby, in September 1937. Photo Carl Fries.

Gunnar Svårdson vid Ottenby under den allra första säsongen där, i september 1937. Foto Carl Fries.

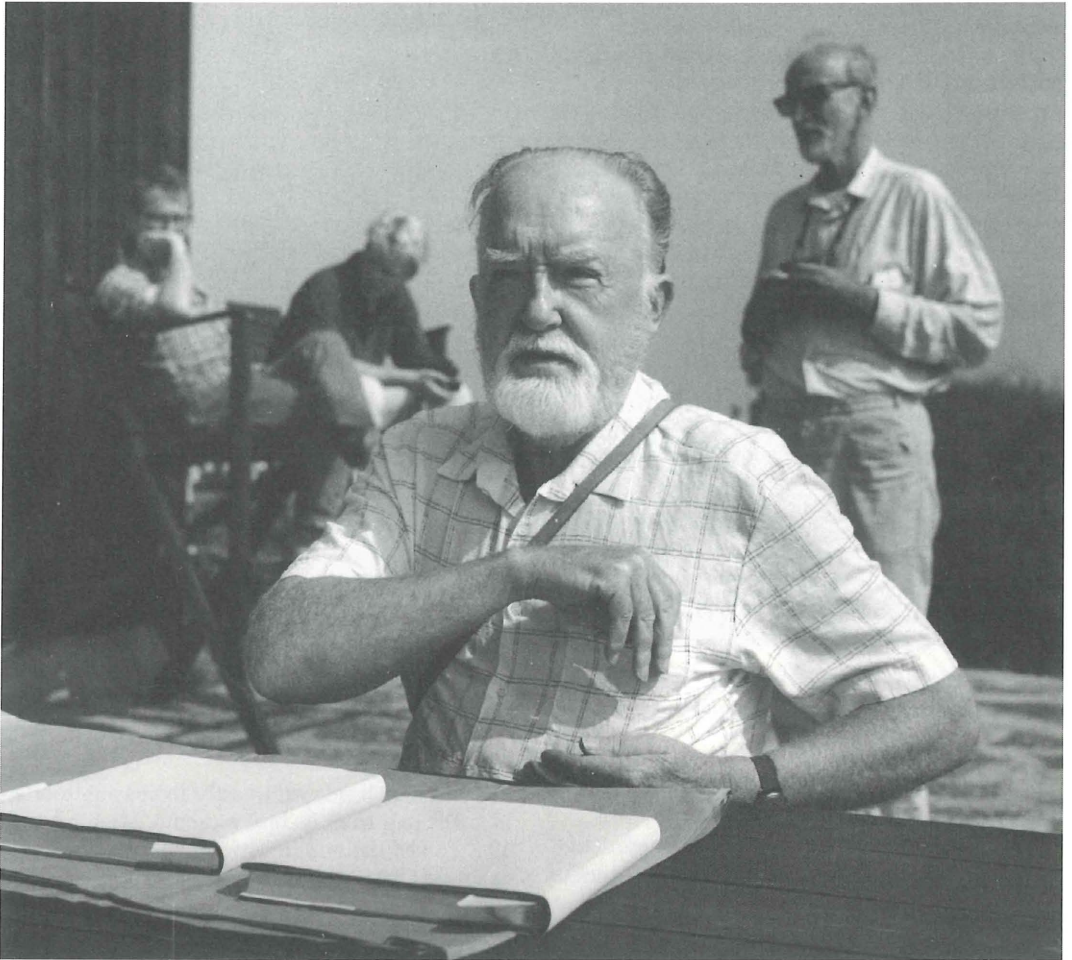


Fig. 3. Gunnar Svärdsön at Ottenby in July 1988, signing copies of a book on the natural history and ornithology of the area. Standing in the background is Carl Edelstam, another of the observatory's founding fathers. Photo Boris Engström.

Gunnar Svärdsön på Ottenby Fågelstation i juli 1988, signerande boken "Ölands södra udde – klassisk fågelmark". I bakgrunden står Carl Edelstam, en annan av stationens grundare. Foto Boris Engström.

parallell with visual observations of the migration (e.g. Svärdsön 1948, Edelstam 1972). Gunnar Svärdsön was the de-facto leader of the project during these first years, but his founding crew consisted of several talented people who would later, scientifically or administratively, become of great importance for the development of Swedish ornithology. Besides Ulf Bergström, the co-pioneer from 1937 and 1938, there were, for example, Gustav Danielson, Carl Edelstam, Gunnar Otterlind and Claes Ramel. A large amount of new information, on bird migration in general and on Fennoscandian bird

migration in particular, came out of the early work at Ottenby. For Svärdsöns part, besides a number of annual reports from Ottenby containing a wealth of primary observations, we may especially mention his classical studies on Wood Warbler *Phylloscopus sibilatrix* migration in Scandinavia (Svärdsön 1947), his overview paper on visible migration within Fennoscandia (Svärdsön 1953) and his review of the invasion-type of bird migration (Svärdsön 1957). Another paper of those days, not directly related to his work at Ottenby but by many still regarded as his central publication in ornithology, was the pionee-



Fig 4. Fifty years later: Ottenby Bird Observatory after enlargement and renovation. Photo: Tommie Skoog, 1995.

Femtio år senare: Ottenby fågelstation efter utbyggnad och renovering. Foto: Tommie Skoog, 1995.

ring analysis of competition and habitat selection in birds (Svärdson 1949).

Strange, many of us may think, Svärdson's doctoral thesis in 1945 was a study of fish genetics ("Chromosome studies on Salmonidae") rather than on birds! Fishes were, we may say, his second leg, and as it proved difficult to earn a living on ornithology in Sweden in those days (and remained so for many years to come) he gradually shifted his weight onto that second leg. His input into and influence on research on the evolution and ecology of freshwater fishes, especially on genetic separation and niche-selection, has been immense and his standing in those circles is even greater than it was (and to a large extent still is) in ornithology. However, fishes are not the scope of the present introduction, so let us just note that Svärdson became head of the National Board of Fisheries Institute of Freshwater Research in 1963 and remained so until his retirement in 1980.

After Gunnar Svärdson had left Ottenby, work at the observatory had its ups and downs, as things often go with research institutes, especially if – as was the case with Ottenby for many years – they have to rely entirely on project grants and the work of volunteers. But since the mid 1970's the situa-

tion has stabilized, with vastly increasing tourist-incomes (e.g from its bird museum, established in 1961) since the bridge between the mainland and beautiful Öland was opened in 1972, with long- and short-term research contracts for different agencies and organisations and, not least, because some administrative positions at Ottenby are paid by the government's Labour Market Board. The observatory also recently got two large donations to expand and modernize the facilities; it also has a full-time director (Jan Pettersson), research affiliations with different universities, notably that in Lund, and is involved in several international bird migration projects, not least through its "satellite" observatory on Capri.

The present issue of "Ornis Svecica" is intended to mirror Ottenby's ongoing activities within research and nature conservation and is dedicated to Gunnar Svärdson, the founder of the observatory, in connection with his 80th birthday 19th September 1994.

Further reading on the history of Ottenby Bird Observatory is found in Danielsson *et al.* (1947), Edberg (1971), Hjort & Pettersson (1986) and Eng-

ström (1988). For an overview of the life and writings of Gunnar Svärdson, see Sötvattenslaboratoriet (1984).

Acknowledgements: Carl Edelstam and Åke Lindström read a draft of this paper and suggested improvements.

This is report no. 148 from Ottenby Bird Observatory.

References

- Bergström, U. & Svärdson, G. 1938. Ringmärkningar och fågeliakttagelser vid Ölands södra udde under höststräcket 1937. *Fauna och Flora* 33: 1–16.
- Bergström, U. & Svärdson, G. 1939. Ringmärkningar och fågeliakttagelser vid Ölands södra udde under höststräcket 1938. *Fauna och Flora* 34: 97–110, 145–156.
- Danielsson, G., Edelstam, C. & Svärdson, G. 1947. Ottenby fågelstation, dess tillkomst och verksamhet 1946. *Vår Fågelvärld* 6: 38–51.
- Edberg, R. 1971. Ottenby fågelstation 25 år. *Vår Fågelvärld* 30: 133–140.
- Edelstam, C. 1972. The Visible Migration of Birds at Ottenby. *Vår Fågelvärld, Suppl. 7*: 1–360.
- Engström, B. (ed.) 1988. *Ölands södra udde – klassisk fågelmark*. Ottenby Fågelstation, Degerhamn.
- Hjort, C. & Petterson, J. 1986. Ottenby fågelstation – 40 år på södra udden. *Vår Fågelvärld* 45: 189–200.
- Kolthoff, G. 1897. Zur Herbstwanderung nordischer Sumpfvögel über der Insel Öland. *Festschrift Wilhelm Lilljeborg*. Uppsala.
- Svärdson, G. 1947. Grönsångarens *Phylloscopus sibilatrix* vårflyttning över Danmark och Skandinavien. *Vår Fågelvärld* 6: 1–28.
- Svärdson, G. 1948. Verksamheten vid Ottenby fågelstation 1947. *Vår Fågelvärld* 7: 25–44.
- Svärdson, G. 1949. Competition and habitat selection in birds. *Oikos* 1: 157–174.
- Svärdson, G. 1953. Visible migration within Fennoscandia. *Ibis* 95: 181–211.
- Svärdson, G. 1957. The “invasion” type of bird migration. *British Birds* 50: 314–343.
- Sötvattenslaboratoriet 1984. En allmän ekolog, ornitolog, viltvårdare och evolutionsforskare med fiskeribiologisk framttoning – Gunnar Svärdson. *Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm* 8/1984: 1–30.

Sammanfattning

Gunnar Svärdson och grundandet av Ottenby fågelstation

Även om det i slutet av 1930-talet fanns fågelstationer i såväl vårt närområde (Helgoland, och Rossitten

i Ostpreussen) som i Storbritannien (Skokholm), så hade vi då ännu ingen i Sverige. Men intresset fanns – och så kom det sig att Gunnar Svärdson och Ulf Bergström den 14 augusti 1937 anlände till Ölands södra udde för att studera fågelsträcket och ringmärka fåglar.

Södra udden var platsen där Gustav Kolthoff i slutet av 1800-talet påvisat vadarsträckets åldersrelaterade tågordning. Svärdson och Bergström bodde, som Kolthoff hade gjort, hos fyrfolket och fångade vidare med den modifierade fiskmjärde som sedermera blev känd som Ottenbyfällan, och andra fåglar med några tyska fångstnät och med en liten Helgolandfälla som byggts över änden på en häck i fyrträdgården. På en månad fångade de hela 1405 fåglar! Nästa år stannade de ända in i oktober och fångade då 1910 fåglar. Av fångsten var 425 kärrensäppor 1937 och 302 1938, så visst hade Kolthoff rätt i sin bedömning av Ölands sydspets som en idealisk plats att studera fågelsträck, och då särskilt vadarsträck på!

Efter kriget, när SOF bildats 1945 med Gunnar Svärdson som viceordförande, tog fågelstationsplanerna fart på allvar. Redan i mars 1946 stod bygget klart, bl.a finansierat av Axel Munthe, ägaren till Villa San Michele på Capri, där sedan 1956 en fågelstation drivs uppe i Castello Barbarossa, högt över Neapelgolven.

Arbetet på Ottenby fågelstation startade formellt den 14.7 1946, med Svärdson som stationsledare de första åren – omgiven av en stab vari ingick många av våra sedermera mest kända ornitologer. Mängder av ny information om fågelsträcket genererades härnere! För Svärdsons egen del bör vi nämna hans klassiska studie av grönsångarens *Phylloscopus sibilatrix* vårsträck i Skandinavien (1947), hans översikt av det synliga sträcket i Fennoscandia (1953) och av invasionsrörelsernas dynamik och funktion (1957), samt den briljanta analysen av konkurrens och biotopval hos fåglar (1949).

Disputerade gjorde Gunnar Svärdson emellertid på fisk, på en avhandling om laxfiskarnas genetik. Detta med fiskarna var s.a.s hans andra ben och då det visade sig svårt att försörja sig på ornitologi i Sverige (och så förblev det i princip ända fram till förundersökelsema kring flygplatsbygget vid Sturup) flyttade han efterhand över tyngden på detta ben. Han blev så småningom chef för Sötvattenslaboratoriet i Drottningholm och en ytterst framgångsrik och internationellt erkänd fiskforskare, specialiserad på evolution och ekologi, kanske särskilt på olika fiskarters genetiska uppsplittring och utnyttjande av speciella ekologiska nischer.

Efter att Svärdson lämnat Ottenby bakom sig gick utvecklingen där lite upp och ned, men har sedan mitten av 1970-talet stabiliserats och succesivt expanderat. Detta särskilt sedan inkomsterna i och med Ölandsbrons tillkomst 1972 och den följande ansvällningen av turistströmmen drastiskt ökade. Stationen har numera flera fast anställda och byggnaderna kunde nyligen, tack vare två stora donationer, renoveras och utvidgas. Man är idag involverad i många nationella och internationella samarbetspro-

jekt, t.ex inom Naturvårdsverkets monitoringprogram PMK, med Lunds Universitet vad gäller bl.a orienteringsforskning och med European Science Foundation i Strasbourg inom ett stort nätverk som detaljstuderar de Afrikaflyttande tättingarnas sträck från vinterkvarter till häckningsområden.

Litteraturlistan innehåller Gunnar Svärdsons viktigaste ornitologiska arbeten, samt en del i sammanhanget relevanta Ottenby-arbeten av andra författare.

The spring migration of Sanderling *Calidris alba*, Little Stint *C. minuta* and Curlew Sandpiper *C. ferruginea* in Sweden

SVEN BLOMQVIST & ÅKE LINDSTRÖM

Abstract

The timing and regional distribution of the spring migration of Sanderling *Calidris alba*, Little Stint *C. minuta* and Curlew Sandpiper *C. ferruginea* in Sweden are reported. Few birds were observed before May. The migration period was unimodal in all three species, with a median date of 29 May for Sanderling (n=1939), 24 May for Little Stint (n=1851) and 25 May for Curlew Sandpiper (n=674). Curlew Sandpipers appeared significantly earlier in the north of Sweden than in the south. In all three species, the majority of birds were observed in southern Sweden. However, a considerable proportion (almost one third) of the Little Stints were recorded in northern Sweden. In the Sanderling, 28 % of the birds were sightings of single individuals or parties of 2–5 birds. A sizable proportion (40%) of the Sanderlings occurred in flocks of 20 birds or more. The large flocks were mainly seen in early June.

Most records of Little Stints and Curlew Sandpipers referred to 1–5 birds (61% and 74%, respectively). The majority of the birds observed in southern Sweden were most likely *en route* for breeding areas on the Taimyr peninsula. Little Stints recorded in northern Sweden were, however, more likely bound for northern Norway and northwestern Russia. The movements through Sweden are discussed in relation to the overall migration patterns of these species through the western Palaearctic.

Sven Blomqvist, Department of Systems Ecology, Section Marine Ecology, Stockholm University, S-106 91 Stockholm, Sweden.

Åke Lindström, Department of Ecology, Animal Ecology, Lund University, Ecology Building, S-223 62 Lund, Sweden.

Received 15 August 1994, Accepted 15 January 1995, Editor: S. Svensson

Introduction

Many waders breeding in the Arctic follow certain flyways on their yearly migration between breeding grounds and winter quarters (see papers in Davidson & Pienkowski 1987, Boyd & Pirot 1989). Sweden is situated on one of the main routes of the East Atlantic Flyway, which is frequented by large number of birds (reviewed by Piersma et al. 1987, Smit & Piersma 1989). By its size and geographic position on the Scandinavian Peninsula, extending from 55° N to 69° N, Sweden offers good opportunities for studies of latitudinally related migration patterns in Northwest Europe. Also, a well developed report system, covering the whole country, based on local ornithological recording, favours studies of large-scale geographical patterns.

When migrating south, arctic waders are commonly seen staging at suitable sites in Sweden (SOF 1990). However, the migration in spring is far less

apparent, and has also received less attention. So far, only one species, the Knot *Calidris canutus*, has been subject to a national analysis of the spring occurrence (Blomqvist & Lindström 1992). This gap in information has led us to compile observations from Sweden on three other tundra breeding species, the Sanderling *Calidris alba*, Little Stint *C. minuta* and Curlew Sandpiper *C. ferruginea*. In this paper, we present the seasonal timing and regional occurrence of these three species during spring in Sweden, and compare the migration records with those from other areas in the western Palaearctic.

Material

Distribution and migration of the species

The breeding area of the Sanderling is disjunct, with

Nearctic breeders in the Northwest Territories of Canada and in North and Northeast Greenland, and Palearctic breeders on Svalbard, at the Taimyr peninsula, on Severnaya Zemlya and a few areas farther east (Cramp & Simmons 1983). The wintering area of Sanderlings extends along the east coasts of the Atlantic (Smit & Piersma 1989), from southern Africa to the shores bordering the North Sea (Meininger & Becuwe 1979, Evans 1986, SOVON 1987, Meltofte 1993, Meltofte et al. 1994). Sanderlings are only rarely observed in winter in the westernmost Baltic Sea (Schlenker 1970, SOF 1990).

The migration routes and wintering quarters of Palearctic and Nearctic Sanderlings are vaguely known. Sanderlings ringed (or recovered) in South Africa, presumed to be of Siberian origin, have been recovered (or ringed) in spring around the North, Mediterranean and Caspian seas (Summers et al. 1987a), suggesting a spring migration on a broad front, alternatively along several routes. A recent evaluation shows that ringed Sanderlings recovered in Iceland, assumed to be Nearctic birds, were found in winter from the British Isles south to Ghana, in western Africa (Gudmundsson & Lindström 1992). Thus, it is likely that the Palearctic and Nearctic populations sometimes overlap during migration. In the New World, a considerable heterogeneity in the migration routes taken by Sanderlings has been reported (Myers et al. 1990).

The Little Stint breeds solely in the Palearctic Region, from northern Norway in the west to New Siberian Islands in the east. The wintering area is extensive, stretching from the Mediterranean and the Middle East down to South Africa (Cramp & Simmons 1983). Ringing recoveries in spring show that Little Stints wintering in southern Africa migrate along the Rift Valley in East Africa, and then continue over the Caspian Sea area (Summers & Waltner 1979). Stints wintering in western Africa and around the Mediterranean Sea have been suggested to migrate northeastwards on a broad front over the Sahara, and the Mediterranean, Black and Caspian seas (Cramp & Simmons 1983).

The main breeding area of the Curlew Sandpiper extends from the Taimyr peninsula in the west to the Indigirka River in the east (Cramp & Simmons 1983). The chief wintering areas are situated in western and southern Africa, respectively (Smit & Piersma 1989). In spring, Curlew Sandpipers wintering in southern and eastern Africa migrate mainly over the Caspian or Black Sea regions, whereas birds wintering in western Africa are known to migrate over the Sahara, and cross the Mediterrane-

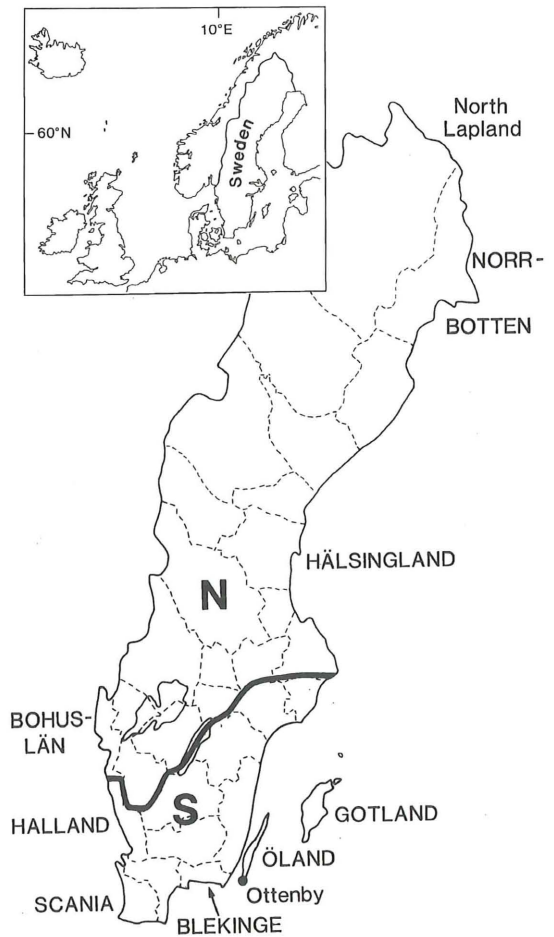


Fig. 1. Regional report areas of Sweden and geographical names mentioned in the text. Provinces and report regions are written in upper-case letters. The solid line stretching from northern Halland eastward, via Lake Vättern, to the Lake Mälaren Region divides Sweden into a southern (S) and a northern (N) part. This division stems from revealed differences in flyway patterns of Nearctic and Siberian Knots (Blomqvist & Lindström 1992). Inset map shows the position of Sweden in northwestern Europe.

Regionala rapportområden i Sverige samt geografiska namn nämnda i texten. Landskap och rapportområden som omnämns är skrivna med versaler. Den heldragna linjen från norra Halland i väster till Mälaren i öster delar Sverige i en sydlig (S) och en nordlig del (N). Denna uppdelning härrör från funna skillnader i flygrutterna hos nearktiska och sibiriska kustsnäppor (Blomqvist & Lindström 1992).

an basin, reaching their breeding grounds via a stopover in the Black Sea area (Elliott et al. 1976, Wilson et al. 1980, Gromadzka 1985).

Data collection

The data sets of the present study cover the whole of Sweden, and originate chiefly from three sources: (1) replies to inquires sent to the regional report committees of the Swedish Ornithological Society, (2) direct communication with certain observers or observatories, and (3) literature search in mainly local bulletins. Observations include reports up to 1991 (for some areas also 1992).

We received replies from all 30 regional report committees of the country (Fig. 1). These committees compile records voluntarily reported by ornithologists. Since the Sanderling, Little Stint and Curlew Sandpiper are not commonly found during spring in Sweden, they have been on the reporting lists of all the regional committees, with the exception of a few years for Öland, and for Little Stint in northern Halland and Bohuslän in 1987–1988. As far as Öland is concerned, reports from Ottenby (a major observation site for waders) are available for all years. Hence, we believe that a large proportion of all observations made until the beginning of the 1990s are included in the data set. Observations through 20 June were included. Doubtful records were scrutinized, but very few were finally excluded. Birds staying for several days were entered with mid-date. When presenting the regional distribution of observations, the extensive report region of Norrbotten was split into Norrbotten and North Lapland (Fig. 1), in order to separate coastal and inland observations. It should be noted, that the number of ornithologists active in northern Sweden is lower, particularly inland, than in southern Sweden.

Results

Almost all records referred to birds observed in coastal marine areas. In winter, only three records of Sanderling (3 birds) were reported, all from the province of Scania (January and February). From March to April, there were 13 records of Sanderling (23 birds) in Scania, Halland and Öland. The first Little Stints (single birds) were seen on 10 March (Halland) and 15 March (Scania). From April, a total of 11 stints were reported from Scania, Halland and Öland, plus one bird on 29 April in Hälsingland. The first Curlew Sandpiper was recorded on 14 April

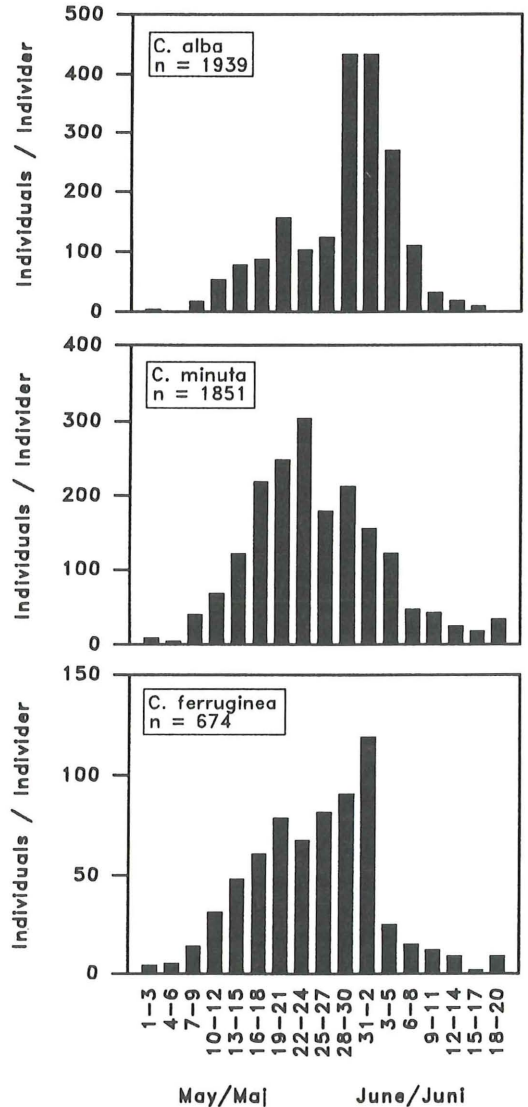


Fig. 2. Number of Sanderlings *Calidris alba*, Little Stints *C. minuta* and Curlew Sandpipers *C. ferruginea* per three-day period, observed 1 May–20 June, in Sweden.

Antalet sandlöpore Calidris alba, småsnäppor C. minuta och spovsnäppor C. ferruginea observerade per tredagersperiod, under tiden 1 maj–20 juni, i Sverige.

(Öland), and only 5 birds were seen before 1 May (Scania, Blekinge, Öland and Gotland).

In May and June, more Sanderlings (n=1939) and Little Stints (n=1851) than Curlew Sandpipers (n=674) were observed. The pattern of spring records was unimodal for all three species (Fig. 2). The

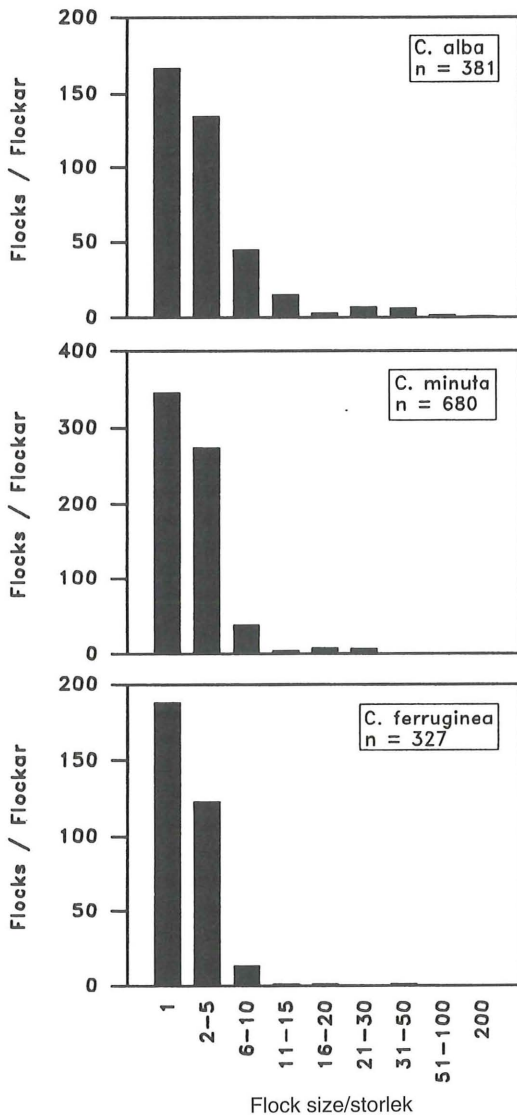


Fig. 3. Number of flocks of different sizes of Sanderling *Calidris alba*, Little Stint *C. minuta* and Curlew Sandpiper *C. ferruginea*, recorded 1 May–20 June, in Sweden.

Antalet flockar av olika storlek hos sandlöpare *Calidris alba*, småsnäppa *C. minuta* och spovsnäppa *C. ferruginea* observerade under perioden 1 maj–20 juni i Sverige.

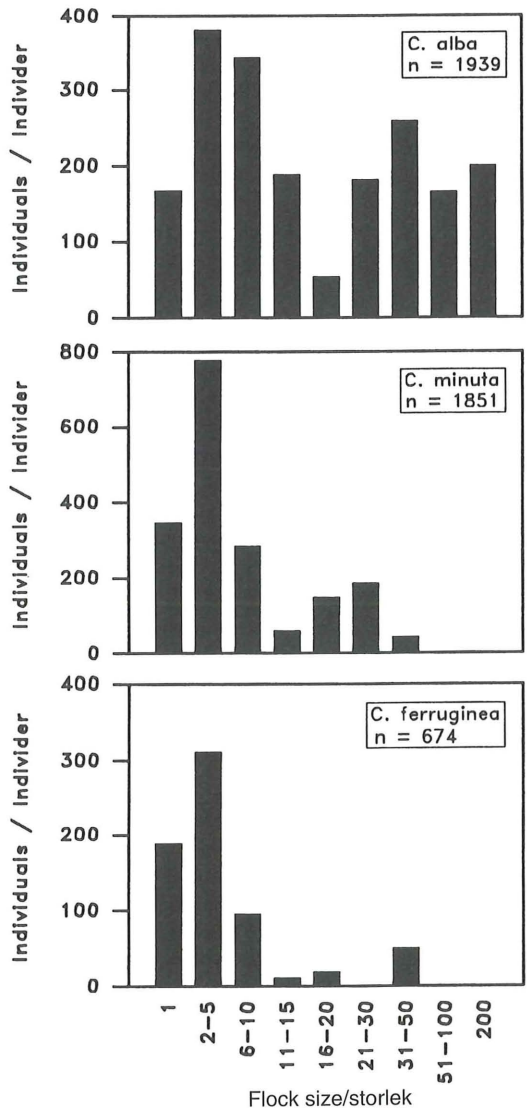


Fig. 4. Number of individuals appearing in different flock sizes of Sanderling *Calidris alba*, Little Stint *C. minuta* and Curlew Sandpiper *C. ferruginea*, recorded 1 May–20 June, in Sweden.

Sammanlagda antalet individer i flockar av olika storlekar hos sandlöpare *Calidris alba*, småsnäppa *C. minuta* och spovsnäppa *C. ferruginea* observerade under perioden 1 maj–20 juni i Sverige.

Sanderlings showed a distinct peak between 29 May and 3 June (53 % of all individuals in these six days), implying a concentrated passage over Sweden. The overall distribution was skewed to the early dates, with the median date on 29 May. Little

Stints occurred rather normally distributed around a median date of 24 May. The migration of Curlew Sandpipers culminated in the period of 31 May–2 June. As in the Sanderling, the overall distribution was skewed to early dates, resulting in a median

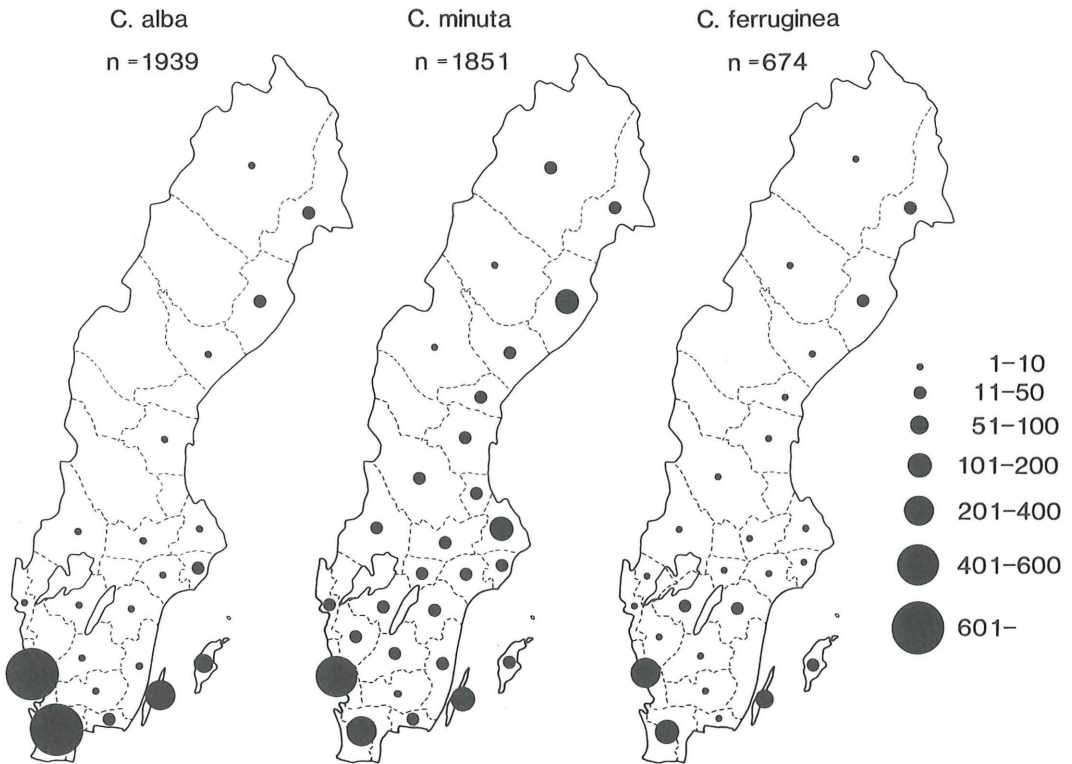


Fig. 5. Geographical distribution of Sanderling *Calidris alba*, Little Stint *C. minuta* and Curlew Sandpiper *C. ferruginea*, observed 1 May–20 June, in Sweden.

Den geografiska fördelningen av observerade sandlöpore Calidris alba, småsnäppa C. minuta och spovsnäppa C. ferruginea under perioden 1 maj–20 juni i Sverige.

passage of 25 May. In all species, few birds were seen after 5 June.

In all three species, most records were observations of single birds (Fig. 3). However, in the Sanderling only 28% of the total number referred to observations of 1–5 individuals, whereas flocks of 20 birds or more made up a considerable proportion (40%) of all birds seen (Fig. 4). The six largest flocks of Sanderling (200, 90, 75, 50, 50 and 45 birds) were observed in the provinces of Scania, Halland and Öland (Roos 1976, Wirdheim 1985, Gustavsson et al. 1990). Of all Sanderlings, 73% were recorded in Scania and Halland, and 17% on Öland.

The main proportion of Little Stints and Curlew Sandpipers recorded (61% and 74%, respectively) were single birds or flocks of 2–5 individuals (Fig. 4). Flocks of 25 Little Stints or more were reported only six times (25, 26, 29, 30, 30 and 44 birds), all at

the west coast. Of the Little Stints, 53% were observed in Halland and Scania, and 5% on Öland. In the Curlew Sandpiper, only three flocks had more than 10 birds. These flocks (50, 19 and 11 individuals) were from the west coast. The two biggest flocks referred to roosting birds in northern Halland (S. Swedberg pers. comm.). Of the Curlew Sandpipers, 64% were observed in Halland and Scania, and 10% on Öland.

There were differences in the geographical distribution of Sanderling, Little Stint and Curlew Sandpiper. Of the Sanderlings (Fig. 5) recorded in May and June, 96% were observed south of a line stretching from northern Halland eastward, via Lake Vättern, to the Lake Mälaren Region (Fig. 1). In the Little Stint (Fig. 5), the proportion was 68%, and in the Curlew Sandpiper 83% (Fig. 5). These interspecific differences were statistically significant

($\chi^2_{(2)}=537, p<0.001$). For Sanderling and Little Stint there were no significant differences between the time of migration in the southern and northern region (Fig. 1); median dates for Sanderling were 30 and 29 May (Mann-Whitney U-test, $U=63,764.5, p=0.719$), and for Little Stint they coincide on 24 May. However, the Curlew Sandpipers occurred significantly earlier in northern than in southern Sweden; median dates being 22 and 26 May, respectively ($U=37,511.5, p=0.003$).

Discussion

The Sanderling, Little Stint and Curlew Sandpiper are all relatively easy to identify in spring. Since they are of similar size, the probability that they are recorded should be comparable, especially since most birds reported were seen on the ground. Hence, we feel confident that the observed differences in temporal and spatial distribution between the species in Sweden reflect true differences.

Occurrence in general

The observed numbers and flock sizes of the Sanderling, Little Stint and Curlew Sandpiper (Figs. 2–4) were much lower than those reported for the Knot in Sweden. More than 55,000 Knots and single flocks of up to 5000 individuals were recorded (Blomqvist & Lindström 1992). This difference may be due to the Knot being a more conspicuous bird, but may also be the result of smaller numbers of Sanderlings, Little Stints and Curlew Sandpipers passing Sweden in spring. The latter explanation appears to be the most likely one.

The 1.2 millions Knots estimated to winter along the East Atlantic greatly exceeds the numbers of Sanderlings (123,000 birds), Little Stints (175,000 birds) and Curlew Sandpipers (421,000 birds) in the same area (Smit & Piersma 1989). However, there is no positive relationship between the winter population size of the Sanderling, Little Stint and Curlew Sandpiper and the number of birds observed in Sweden during spring. Indeed, the Sanderling, with the smallest population and the largest latitudinal extension in winter, was recorded most frequently (Fig. 2). This suggests that the different occurrence of the three species in Sweden is primarily related to other factors, for instance, that they breed or winter in different areas, or that they follow different migration routes.

That the median dates of passage were similar in northern and southern Sweden for Sanderling and

Little Stint implies that the birds pass from staging sites farther to the south or west and make no regular stopovers within the country for further feeding and fattening. If the latter is true, a later median date of passage would have been found in northern Sweden, at least for the Little Stint (see below). In contrast, Curlew Sandpipers appeared on average earlier in northern than in southern Sweden (for further discussion, see section about Curlew Sandpiper).

When compared to the Knot, an interesting difference emerges in the geographical occurrence of Sanderling, Little Stint and Curlew Sandpiper in Sweden. A high percentage of the Sanderlings (73%), Little Stints (53%) and Curlew Sandpipers (64%), were seen in the provinces of Scania and Halland (southwestern Sweden), but fairly few (only 5–17%) on Öland (in the southeast), whereas 71% of the Knots were observed on Öland (Blomqvist & Lindström 1992). The reason for these geographical differences is not clear.

Sanderling

The geographical distribution of Sanderlings resembles that of the Siberian Knots (Blomqvist & Lindström 1992). The predominance of Sanderling observations (96%) in the southern part of Sweden suggests that few birds migrate up along the country. Spring staging sites of Sanderling similar to those of Nearctic Knot (Strann 1990, 1991, Blomqvist 1991) are not known in northern Norway (K.-B. Strann pers. comm.).

Our data suggest that the great majority of Sanderlings observed in spring in Sweden are bound northeastward, following a constant compass (rhumb line) course from the North Sea area towards their breeding areas in Siberia, as do Knots (Gudmundsson 1994). At least two flocks of 50 and 40 Sanderlings (3 June 1979) have, indeed, been observed flying eastward in Halland (Wirdheim 1985). The seasonal timing, with a pronounced peak between 29 May and 3 June (Fig. 2), matches peak occurrences of Sanderling in the Wadden Sea, as reported from the Netherlands (Camphuysen & van Dijk 1983, Smit 1984, Meltofte et al. 1994), Germany and Denmark (Meltofte 1993, Meltofte et al. 1994), suggesting a Siberian destination for all these birds.

In addition to the concentration of sightings to southern Sweden (Fig. 5), there are other parallels between Sanderling and Siberian Knot. In both species, the main passage is concentrated in a short period (Fig. 2), and sometimes involves relatively large flocks (Fig. 4). However, despite heading for

the same general breeding areas, the median date of passage for Sanderling, 29 May, is about 10 days earlier than for the Knot, 8 June (Blomqvist & Lindström 1992).

Nearctic Sanderlings staging in Iceland in spring have been reported to pass northward between 24 May and 4 June, with the 25 and 30 May being the peak days of departure (Gudmundsson & Lindström 1992). This is earlier than the peak migration between 29 May and 3 June of Palaearctic Sanderlings over Sweden. Such a difference in the timing of migration between Nearctic and Palaearctic Sanderlings is in agreement with what is previously noted, based on reports from breeding areas (Ferdinand 1953). Also, among Knots the Nearctic population departs earlier on their final flight to the breeding grounds, viz. 25 May – 1 June from Iceland (Wilson 1981, Alerstam et al. 1990), than the Siberian population, which departs in the beginning of June from staging sites at the Wadden Sea (Dick et al. 1987, Prokosch et al. 1988). Also, large numbers of passing Knots have been reported from Sweden (Blomqvist & Lindström 1992, Gudmundsson 1994) and Finland (Dick et al. 1987, Pettay 1995) in the first and second weeks of June.

Little Stint

In contrast to the Sanderling and Knot, no major staging sites of the Little Stint are known in the North Sea area, and sightings are sparse (Busche 1980, Prater 1981, SOVON 1987, Meltofte 1993, Meltofte et al. 1994). This may explain the lack of a prominent peak (cf. Sanderling) and why very few large flocks were observed in Sweden.

The Little Stint deviates from the other species reported here by also breeding in northern Norway (Hildén 1978, Schmidt 1988, Summers et al. 1989, Frantzen et al. 1991) and northwestern Russia (Underhill et al. 1995). These stints can be expected to migrate through western Europe and pass over northern Sweden in spring (Fig. 5), unless they take a long detour over eastern Europe or belong to those birds wintering (cf. Smit 1986, Summers et al. 1987b) along the Mediterranean and East African flyways (*sensu* Smit & Piersma 1989). Three independent data sets, (1) recent records from Mauritania (Zwarts & Piersma 1990), (2) observations of more than 15 birds in a single day in spring at Pori in western Finland (Lilja 1964, Kaukola & Lilja 1972), and (3) the present Swedish data set, demonstrate the existence of a small, but regular, northward spring migration of Little Stints up along the East Atlantic Fly-

way. However, an unknown proportion of the stints in Sweden, chiefly those found in the southern part of the country (Fig. 5), were probably bound for breeding areas farther east in Siberia, in parallel with Sanderling, Knot (mentioned above) and Curlew Sandpiper (see below).

Curlew Sandpiper

The spring migration pattern of Curlew Sandpiper over Sweden appears intermediate between those of Sanderling and Little Stint, although lower numbers are seen. The geographical distribution pattern, with most birds seen in southern Sweden, resembles that of Sanderling (Fig. 5), whereas the numerical occurrence, with a dominance of single birds or small parties, is more like that of the Little Stint (Fig. 3). No major spring staging sites for Curlew Sandpiper are known from the North Sea area, and few birds are recorded (Busche 1980, Prater 1981, SOVON 1987, Meltofte 1993, Meltofte et al. 1994). Since the Curlew Sandpiper is not known to breed regularly west of Taimyr (Rogacheva 1992), and the main migration route in spring passes over the Middle East and east Europe (Elliott et al. 1976, Wilson et al. 1980), the few Curlew Sandpipers seen in Sweden (Fig. 2) and Finland (Lilja 1964, Kaukola & Lilja 1972, Solonen 1985) probably belong to the northwesternmost fringe of a heavy migration taking place farther east.

Curlew Sandpipers differed in one aspect from the other two species treated here: They appeared on average earlier in northern than in southern Sweden. This is similar to the pattern found in Knots (Blomqvist & Lindström 1992). However, the difference was as much as 23 days in Knots, but only 4 days in Curlew Sandpipers. In the Knots, the difference could be related to the presence of two different populations, with the Nearctic subspecies *islandica* passing northern Sweden in mid-May on their way to stopover sites in northern Norway. No such sites are known for Curlew Sandpipers (K.-B. Strann pers. comm.). At present, we do not have a good explanation for the different timing of migration in northern and southern Sweden.

Outlook

The Sanderling deviates from the Little Stint and Curlew Sandpiper by also wintering in coastal marine areas of Northwest Europe (Cramp & Simmons 1983, Smit & Piersma 1989). Hitherto, it is vaguely known how the Nearctic and Palaearctic Sanderling

populations are distributed in winter and during migration along the East Atlantic Flyway (Summers et al. 1987a, Smit & Piersma 1989, Gudmundsson & Lindström 1992). Today, we cannot say from which winter areas the Sanderlings that pass Sweden in spring come. A recent compilation of data from the Wadden Sea suggests that a large proportion of the Siberian Sanderlings found along the East Atlantic Flyway migrate northward up the Continental seaboard of Northwest Europe, before departing for the breeding grounds in the east (Meltofte et al. 1994).

Counts of the Little Stint and Curlew Sandpiper in the central and eastern Mediterranean region, i.e. in Tunisia (Spiekman et al. 1993), Malta (Berk & Have 1990), northeastern Greece (Nobel et al. 1990), southern and central Turkey (Cronau 1988, Have et al. 1989, Schekkerman & Roomen 1993) and Israel (Keijl et al. 1992), suggest a culmination of the spring passages in the first or second week of May. This is roughly two to three weeks earlier than what is recorded in Sweden (Fig. 2). Reasonably, the more northern geographical position of Sweden, and a longer transit route for Little Stints and Curlew Sandpipers following the East Atlantic Flyway, are two factors which might cause a later passage.

If Little Stints and Curlew Sandpipers depart from stopover areas around the western Mediterranean already in the first half of May, for a direct flight to the breeding haunts in Siberia, this would be too early, however, since then the breeding grounds are still covered by much snow (Uspenskii 1984, Chernov 1985, see also Portenko 1959, Dijk & Venema 1993). Presumably, these birds are heading for closer stopover areas, for instance, in Hungary (Beretz et al. 1967, 1973) and particularly in the region of the Black, Azov and Caspian seas (Cramp & Simmons 1983, see also Poslawski 1968, Gromadzka 1985, Berk & Have 1990, Chernichko et al. 1991, Hustings et al. 1993, Winden et al. 1993). Further search for stopover areas up along the Mediterranean Flyway may shed new light on the final stages of their spring migration. In the Little Stint and Curlew Sandpiper, it is previously known that trans-African flights *en route* mainly for Siberia predominate (Elliott et al. 1976, Wilson et al. 1980, Cramp & Simmons 1983). The present study demonstrates regular but sparse return movements also over northwestern Europe of these two species.

Acknowledgements

Observation records were provided by courtesy of Per Adenäs, Göran Andersson, Leif Appelgren, Per

Aspenberg, Anders Blomdahl, Erik Borgström, Kent Carlsson, Henrik Druid, Gustaf Egnell, Åke Eliasson, Ola Elleström, Stellan Hedgren, Olof Hjelm, Kurt Holmqvist, Gunnar Jakobsson, Hans Joëlsson, Björn Johansson, Ronny Johansson, Lage Johnson, Göran Junevik, Björn Klevemark, Dan Korn, Mikael Käll, Tommy Larsson, Sören Lindén, Nils Lundmark, Anders Lundquist, Ingemar Marklund, Peter Nilsson, Thomas Nilsson, Ralf Norberg, Jerry Nyman, Roger Nääs, Christer Olsson, Claes-Ola Persson, Harald Persson, Jan Pettersson, Thomas Pettersson, Bertil Roos, Stig Rosén, Håkan Rune, Lars Strindberg, Kristian Ståhl, Staffan Swedberg, Martin Tjernberg, Sölve Westlund, Anders Wirdheim and Ingemar Åhlund. Pavel S. Tomkovich provided updated information on the breeding ranges of the studied waders in Russia, and Hans-Ulrich Rösner, Cor J. Smit and Karl-Birger Strann supplied us with literature on the occurrence of the birds in Germany, the Netherlands and Norway, respectively. We also thank Ragnar Elmgren for linguistic improvements of the manuscript, and Nick Davidson and Ron Summers for reviewing the paper.

This is Contribution No 149 from Ottenby Ornithological Research Centre.

References

- Alerstam, T., Gudmundsson, G.A., Jönsson, P.E., Karlsson, J. & Lindström, Å. 1990. Orientation, migration routes and flight behaviour of Knots, Turnstones and Brant Geese departing from Iceland in spring. *Arctic* 43: 201–214.
- Beretz, P., Keve, A. & Sterbetz, I. 1967. Der Zug des Zwerg- und Temminckstrandläufers (*Calidris minuta* und *temminckii*) in Ungarn. *Beitr. Vogelk.* 12: 297–307.
- Beretz, P., Keve, A. & Sterbetz, I. 1973. Der Sichelstrandläufer in Ungarn. *Bonn. zool. Beitr.* 24: 325–330.
- Berk, V. van den & Have, T. van der. 1990. *The Eastern Mediterranean Wader Project 1990*. Rept. Foundation Working Group for International Wader and Waterfowl Research (WIWO), Zeist. 75 pp.
- Blomqvist, S. 1991. Kustsnäppor på väg till Nearktis via norra Skandinavien. *Vår Fågelvärld* 50(2): 6–12.
- Blomqvist, S. & Lindström, Å. 1992. Routes of spring migrant Siberian and Nearctic Knots (*Calidris canutus*) diverge over Sweden. Pp. 91–94 in *Recent Advances in Understanding Knot Migration* (Piersma, T. & Davidson, N.C. eds.), *Wader Study Group Bull.* 64 (Suppl.).
- Boyd, H. & Pirot, J.-Y. (eds.). 1989. *Flyways and Reserve Networks for Water Birds*. Internat. Waterfowl Wetlands Res. Bureau Spec. Publ. 9, Slimbridge. 109 pp.
- Busche, G. 1980. *Vogelbestände des Wattenmeeres von Schleswig-Holstein*. Kilda-Verlag, Greven. 157 pp.
- Camphuysen, C.J. & Dijk, J. van 1983. Seabirds and estuary birds along the Netherlands coast, 1974–79 [in Dutch with English summary]. *Limosa* 56: 81–230.

- Chernichko, I.I., Grinchenko, A.B. & Siokhin, V.D. 1991. Waders of the Sivash Gulf, Azov-Black Sea, USSR. *Wader Study Group Bull.* 63: 37–38.
- Chernov, Y.I. 1985. *The Living Tundra*. Cambridge University Press, Cambridge. 213 pp.
- Cramp, S. & Simmons, K.E.L. 1983. *The Birds of the Western Palearctic*, Vol. III. Oxford University Press, Oxford. 913 pp.
- Cronau, J.P. 1988. Migration and turnover rates of Dunlin and Little Stint in the Çukurova deltas. Pp. 81–88 in *A survey of waders and waterfowl in the Çukurova deltas, spring 1987* (Have, T.M. van der, Berk, V.M. van den, Cronau, J.P. & Langeveld, M.J. eds.). Rept. 22 Foundation Working Group for International Wader and Waterfowl Research (WIWO), Zeist.
- Davidson, N.C. & Pienkowski, M.W. (eds.). 1987. *The Conservation of International Flyway Populations of Waders*. Wader Study Group Bull. 49 (Suppl.) / Internat. Waterfowl Wetlands Res. Bureau Spec. Publ. 7. 151 pp.
- Dick, W.J.A., Piersma, T. & Prokosch, P. 1987. Spring migration of the Siberian Knots *Calidris canutus canutus*: results of a co-operative Wader Study Group project. *Ornis Scand.* 18: 5–16.
- Dijk, K. van & Venema, P. 1993. *WIWO wader expedition to Taimyr, 1993*. Rept. Foundation Working Group for International Wader and Waterfowl Research (WIWO), Zeist, 9 pp.
- Elliott, C.C.H., Waltner, M., Underhill, L.G., Pringle, J.S. & Dick, W.J.A. 1976. The migration system of the Curlew Sandpiper *Calidris ferruginea* in Africa. *Ostrich* 47: 191–213.
- Evans, P.R. 1986. Sanderling *Calidris alba*. Pp. 192–193 in *The Atlas of Wintering Birds in Britain and Ireland* (Lack, P. compiler). T & A D Poyser, Calton.
- Ferdinand, L. 1953. The migration of the Sanderling (*Crocebia alba* (Pall.)) in Northern Europe [in Danish with English summary]. *Dansk Orn. Foren. Tidsskr.* 47: 69–95.
- Frantzen, B., Dransfeld, H. & Hunsdal, O. 1991. *Fugleatlas for Finnmark*. Fylkesmannen i Finnmark / Norw. Ornithol. Soc., Vadsø. 226 pp.
- Gromadzka, J. 1985. Curlew Sandpiper — *Calidris ferruginea* (Pontopp.). Pp. 185–195 in *Migrations of Birds in Eastern Europe and Northern Asia. Gruiformes, Charadriiformes* (Viksne, J.A. & Mihelson, H.A. eds.) [in Russian]. Nauka, Moscow.
- Gudmundsson, G.A. 1994. Spring migration of the Knot *Calidris c. canutus* over southern Scandinavia, as recorded by radar. *J. Avian Biol.* 25: 15–26.
- Gudmundsson, G.A. & Lindström, Å. 1992. Spring migration of Sanderlings *Calidris alba* through SW Iceland: wherefrom and whereto? *Ardea* 80: 315–326.
- Gustavsson, G., Lundqvist, A., Persson, H., Ståhl, A. & Waldenström, A. 1990. Fågelrapport för Öland 1989. *Calidris* 19: 123–156.
- Have, T.M. van der, Berk V.M. van den, Cronau, J.P. & Langeveld, M.J. 1989. Importance of the Çukurova deltas, southern Turkey, for migrating waders and other waterbirds in spring. *Sandgrouse* 11: 76–88.
- Hildén, O. 1978. Occurrence and breeding biology of the Little Stint *Calidris minuta* in Norway [in Swedish with English summary]. *Anser*, Suppl. 3: 96–100.
- Hustings, F., Dijk, K. van, Pahlplatz, R., Post, F., Veerman, T. & Wessels, H. 1993. Bird species in the Kizilirmak delta in spring 1992. Pp. 43–152 in *Bird census in the Kizilirmak delta, Turkey, in spring 1992* (Hustings, F. & Dijk, K. van, eds.). Rept. 45 Foundation Working Group for International Wader and Waterfowl Research (WIWO), Zeist.
- Kaukola, A. & Lilja, I. 1972. Migration of *Calidris* and *Limicola* species at Yteri in 1961–69 [in Finnish with English summary]. *Porin Lintutiet Yhd. Vuosik.* 3: 17–23.
- Keijl, G.O., Roomen, M.W.J. van, Ruiters, P.S. & Wijker, A. 1992. *Migration of waders and other waterbirds along the Mediterranean coast of Israel, spring 1989*. Rept. 30 Foundation Working Group for International Wader and Waterfowl Research (WIWO), Zeist. 164 pp.
- Lilja, I. 1964. Der Zug der Gattungen *Calidris*, *Crocebia* und *Limicola* an der Küste bei Pori in den Jahren 1951–60 [in Finnish with German summary]. *Ornis Fenn.* 41: 81–93.
- Meininger, P.L. & Becuwe, M. 1979. Results of three bird counts along the Dutch and Belgian North Sea coast in the season 1977/1978 [in Dutch with English summary]. *Waternvogels* 4: 162–169.
- Meltofte, H. 1993. Wader migration through Denmark: populations, non-breeding phenology and migratory strategies [in Danish with English summary]. *Dansk Orn. Foren. Tidsskr.* 87: 1–180.
- Meltofte, H., Blew, J., Frikke, J., Rösner, H.-U. & Smit, C.J. 1994. *Numbers and Distribution of Waterbirds in the Wadden Sea*. Internat. Waterfowl Wetlands Res. Bureau Publ. 43 / Wader Study Group Bull. 74. 192 pp.
- Myers, J.P., Sallaberry, M., Ortiz, E., Castro, G., Gordon, L.M., Maron, J.L., Schick, C.T., Tabilo, E., Antas, P. & Below, T. 1990. Migration routes of New World Sanderlings (*Calidris alba*). *Auk* 107: 172–180.
- Nobel, W.T. de, Roder, F.E. de, Martejn, E.C.L., Meininger, P.L., Stuart, J.J., Schepers, F. & Westrienen, R van. 1990. Birds in NE-Greece, spring 1987. Pp. 109–263 in *Birds of the wetlands in north-east Greece, spring 1987* (Meininger, P.L. ed.). Rept. 20 Foundation Working Group for International Wader and Waterfowl Research (WIWO), Zeist.
- Pettay, T. 1995. Spring migration of the Knot *Calidris canutus* in southern Finland. *Ornis Fenn.* 72: 43–47.
- Piersma, T., Beintema, A.J., Davidson, N.C., Münster, OAG & Pienkowski, M.W. 1987. Wader migration systems in the East Atlantic. *Wader Study Group Bull.* 49 (Suppl.) / Internat. Waterfowl Wetlands Res. Bureau Spec. Publ. 7:35–56.
- Portenko, L.A. 1959. Studien an einigen seltenen Limicolen aus dem nördlichen und östlichen Sibirien. II. Der Sichelstrandläufer *Erolia ferruginea* (Pontopp.). *J. Orn.* 100: 141–172.
- Poslawski, A.N. 1968. Durchzug und Übersommern von Limikolen im nördlichen Vorland des Kaspi. *J. Orn.* 109: 1–10.
- Prater, A.J. 1981. *Estuary Birds of Britain and Ireland*. T & A D Poyser, Calton. 440 pp.
- Prokosch, P. 1988. The Schleswig-Holstein Wadden Sea as spring staging area for arctic wader populations demonstrated by Grey Plover (*Pluvialis squatarola*, L. 1758), Knot (*Calidris canutus*, L. 1758) and Bar-tailed Godwit (*Limosa lapponica*, L. 1758) [in German with English summary]. *Corax* 12: 273–442.
- Rogacheva, H. 1992. *The Birds of Central Siberia*. Husum Druck- und Verlagsgesellschaft, Husum. 737 pp.

- Roos, G. 1976. Falsterbo bird station: January-June 1976 [in Swedish with English summary]. *Anser* 15: 217–220.
- Schekkerman, H. & Roomen, M.W.J. van 1993. *Migration of waterbirds through wetlands in central Anatolia, spring 1988*. Rept. 32 Foundation Working Group for International Wader and Waterfowl Research (WIWO), Zeist. 136 pp.
- Schlenker, R. 1970. Zum Wintervorkommen des Sanderlings, *Calidris alba* (Pall.), im Bereich der westlichen Ostsee. *Beitr. Vogelk.* 15: 183–184.
- Schmidt, G.A.J. 1988. Zur vorkommen von *Calidris minuta* auf der Varanger-Halbinsel/Nord-Norwegen. *Vogelk. Tagebuch Schleswig-Holstein* 16: 267–280.
- Smit, C.J. 1986. Waders along the Mediterranean. A summary of present knowledge. *Ric. Biol. Selvaggina*, Suppl. 10: 297–317.
- Smit, C.J. & Piersma, T. 1989. Numbers, midwinter distribution, and migration of wader populations using the East Atlantic Flyway. Pp. 24–63 in *Flyways and Reserve Networks for Water Birds* (Boyd, H. & Pirot, J.-Y. eds.). Internat. Waterfowl Wetlands Res. Bureau Spec. Publ. 9, Slimbridge.
- Smit, H. 1984. Spring count of Sanderling in the Dutch Wadden Sea [in Dutch with English summary]. *Limosa* 57: 113–115.
- SOF, 1990. *Sveriges fåglar* (2nd ed.). Swed. Ornithol. Soc., Stockholm. 295 pp.
- Solonen, T. 1985. *Suomen linnusto*. Lintutieto, Helsinki. 280 pp.
- SOVON, 1987. *Atlas van de Nederlandse Vogels*. Arnhem. 595 pp.
- Spiekman, H.W., Keijl, G.O. & Ruiters, P.S. (eds.). 1993. *Waterbirds in the Kneiss area and other wetlands, Tunisia*. Rept. 38 Foundation Working Group for International Wader and Waterfowl Research (WIWO), Zeist. 239 pp.
- Strann, K.-B. 1990. Vårtrekkt hos polarsnipen i Nord-Norge i 1983–1989. *Vår Fuglefauna* 13: 5–10.
- Strann, K.-B. 1991. Numbers and distribution of Knot *Calidris canutus islandica* during spring migration in north Norway 1983–1989. Pp. 121–125 in *Recent Advances in Understanding Knot Migration* (Piersma, T. & Davidson, N.C. eds.). *Wader Study Group Bull.* 64 (Suppl.).
- Summers, R.W. & Waltner, M. 1979. Seasonal variations in the mass of waders in southern Africa, with special reference to migration. *Ostrich* 50: 21–37.
- Summers, R.W., Underhill, L.G., Waltner, M. & Whitelaw, D.A. 1987a. Population, biometrics and movements of the Sanderling *Calidris alba* in southern Africa. *Ostrich* 58: 24–39.
- Summers, R.W., Underhill, L.G., Pearson, D.J. & Scott, D.A. 1987b. Wader migration systems in southern and eastern Africa and western Asia. *Wader Study Group Bull.* 49 (Suppl.) *Internat. Waterfowl Wetlands Res. Bureau Spec. Publ.* 7: 15–34.
- Summers, R.W., Strann, K.-B. & Young, J. 1989. *Joint Norwegian Scottish field study of waders at Nordkinn-halvøya, Finnmark, summer 1989*. Grampian, Tay and Tromsø Ringing Groups, Aberdeen. 27 pp.
- Underhill, L.G., Tomkovich, P.S., Chylarecki, P., Kania, W., Hötter, H., Hildén, O., Strann, K.-B., Summers, R.W. & Soloviev, M.Y.U. 1995. Breeding distribution and biometrics of Little Stints *Calidris minuta*. *Ibis* 137 (in press).
- Uspenskii, S.M. 1984. *Life in High Latitudes. A Study of Bird Life*. A.A. Balkema, Rotterdam. 385 pp.
- Wilson, J.R. 1981. The migration of High Arctic shorebirds through Iceland. *Bird Study* 28: 21–32.
- 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.
- Winden, J. van der, Have, T.M. van der, Stikvoort, E. & Zwinselman, B. 1993. Numbers of waterbirds in the Sivash, Ukraine, spring 1992. Pp. 7–32 in *Waterbirds in the Sivash, Ukraine, spring 1992* (Have, T.M. van der, Sant, S. van de, Verkuil, Y. & Winden, J. van der, eds.). Rept. 36 Foundation Working Group for International Wader and Waterfowl Research (WIWO), Zeist.
- Wirdheim, A. 1985. Vadarnas vårsträck i Påarp. *Fåglar i södra Halland 1984* 24: 11–21.
- Zwarts, L. & Piersma, T. 1990. How important is the Banc d'Arguin, Mauritania, as a temporary staging area for waders in spring? *Ardea* 78: 113–121.

Sammanfattning

Vårflyttningen hos sandlöpare *Calidris alba*, småsnäppa *C. minuta* och spovsnäppa *C. ferruginea* över Sverige

Många vadare som häckar på den arktiska tundran följer speciella flygrutter ("flyways") på sin färd mellan sommar- och vinterkvarter (se arbeten i Davidson & Pienkowski 1987, Boyd & Pirot 1989). Sverige ligger på den väl frekventerade rutt som följer östra Atlantkusten (Piersma m.fl. 1987, Smit & Piersma 1989). Med sin storlek och sitt geografiska läge, utsträckt 156 mil i nord-sydlig riktning längs Skandinaviska halvön, är Sverige ett lämpligt område för studier av vissa flyttningens mönster. Därtill finns de regionala rapportkommittéerna (rrk), som landets ornitologer regelbundet förser med uppgifter. Med hjälp av uppgifter i rrk-arkiv finns bland annat intressanta möjlighet till nationella analyser av arter som uppträder mindre talrikt, men ändå inte är utpräglat sällsynta.

Under höstflyttningen rastar stora mängder arktiska vadare på lämpliga lokaler runt om i Sverige (SOF 1990). Vårflyttningen är inte lika påtaglig och dessutom mycket sämre belagd i litteraturen. Hittills har vårflyttningen av arktiska vadare över Sverige endast analyserats för kustsnäppa *Calidris canutus* (Blomqvist & Lindström 1992). I föreliggande uppsats beskriver vi därför vårflyttningens förlopp för ytterligare tre tundrahäckande arter, nämligen sandlöpare *C. alba*, småsnäppa, *C. minuta* och spovsnäppa *C. ferruginea*, och ger jämförande utblickar kring vad som är känt om dessa arters vårflyttning i andra delar av Västpalaearktis.

Material och metoder

Arternas utbredning och flyttning

Sandlöparen häckar i högarktisk tundramiljö, både i Gamla och Nya Världen (Cramp & Simmons 1983). På vintern förekommer den bl. a. längs östra Atlantkusten, från Sydafrika i söder till stränderna runt Nordsjön i norr (Evans 1986, Meltofte m.fl. 1993). Sandlöparen ses sällan på vintern i Östersjöområdet (Schlenker 1970, SOF 1990).

Sandlöparens flyttningsvägar i Gamla Världen är relativt dåligt kända. Ringåterfynd har visat att sandlöpare som övervintrat i Sydafrika, vilka kan förmodas vara av sibiriskt ursprung, förekommer på våren såväl i Nordsjöområdet, som runt Medelhavet och vid Kaspiska havet (Summers m.fl. 1987a). Sandlöpare som passerar Island på våren, vilka med all säkerhet är på väg mot grönländska häckningsplatser, har påträffats övervintrande från England i norr till Ghana i söder (Gudmundsson & Lindström 1992). De sandlöpare som uppträder längs Atlantkusten har således vitt skilda ursprung.

Småsnäppan häckar enbart på Gamla Världens kalfjäll och tundror, från norra Norge i väster till Nysibiriska öarna i öster. Den övervintrar i ett vidsträckt område, från Medelhavet och Mellersta Östern ner till Sydafrika (Cramp & Simmons 1983). Småsnäppor som övervintrat i södra Afrika flyttar på våren över östra Afrika och Kaspiska havet mot Sibirien (Summers & Waltner 1979), under det att de som uppehållit sig i västra Afrika först korsar Sahara (Cramp & Simmons 1983).

Spovsnäppan, vilken häckar på Tajmyr-halvön och österut till floden Indigirka i östra Sibirien (Cramp & Simmons 1983), övervintrar främst i västra och södra Afrika (Smit & Piersma 1989). Flyttningsvägarna liknar i stora drag småsnäppans (Elliott m.fl. 1976, Wilson m.fl. 1980).

Insamling av data

Våra data härstammar framför allt från svar på förfrågningar hos landets 30 rrk, men också från direkta kontakter med vissa observatörer och fågelstationer, samt litteratursökning i nationella och regionala tidskrifter. Observationer till och med 1991 har tagits med (för några områden även 1992).

Vi har erhållit data från landets alla rrk (Fig. 1). Vårobservationer av de tre arterna har genomgående varit föremål för rrk-registrering, förutom för några år på Öland då arterna inte funnits med på rapportlistorna. Vad gäller Öland har vi också erhållit uppgifter från Ottenby (Ottenby fågelstations

dagbok), en plats som normalt står för en stor del av de öländska vadarobservationerna. Dessutom har spontan rapportering av större ansamlingar på Öland förekommit. I norra Halland och Bohuslän begärde rrk inte in uppgifter om småsnäppa under åren 1987–1988. Sammantaget tror vi dock att en övervägande del av de i Sverige gjorda vårobservationerna av sandlöpare, småsnäppa och spovsnäppa kommit till vår kännedom, och ingår i nu redovisade arbete.

Observationer från 1 maj till och med 20 juni har räknats som vårsträckande fåglar, medan de från tidigare delar av året har behandlats separat. Tveksamma observationer har granskats speciellt noga, men endast några få har uteslutits. För fåglar som stannat mer än en dag har vi använt genomsnittsdatum. Rapportregionen Norrbotten har vid datapresentationen delats upp i Norrbotten och Norra Lappland (Fig. 1), för att kunna särskilja kust- och inlandsobservationer. Det skall noteras att den ornitologiska aktiviteten är betydligt lägre i Norrland än i södra Sverige, men det är oklart hur detta påverkar fördelningen av fynden hos en enskild art. Likväl bör den geografiska fördelningen hos en art väl kunna jämföras med den hos en annan.

Resultat

Nästan alla observationer har gjorts på kustnära lokaler. Vintertid (januari-februari) är det endast sandlöpare som observerats i Sverige; tre observationer av enstaka individer från Skåne. I mars–april gjordes 13 observationer av sandlöpare (23 fåglar) i Skåne, Halland och på Öland. De tidigaste småsnäpporna (ensamma fåglar) sågs 10 mars i Halland och 15 mars i Skåne. I april sågs 11 småsnäppor i Skåne, Halland och på Öland, samt en i Hälsingland 29 april. Den tidigaste spovsnäppan sågs 14 april på Öland, och endast fem fåglar har observerats före 1 maj.

Under maj och juni sågs fler sandlöpare (1939 stycken) och småsnäppor (1851) än spovsnäppor (674). Hos alla tre arterna fanns bara en sträcktopp (Fig. 2). En stor del av sandlöparna (53%) passerar Sverige under en distinkt sträcktopp 29 maj–3 juni. Mediandatum, den dag när hälften av fåglarna passerat, var 29 maj. Småsnäppornas sträck var jämnare fördelat över perioden, med mediandatum 24 maj. Spovsnäppans passage kulminerade i skiftet maj–juni, medan mediandatumet inföll något tidigare, 25 maj. Endast några få individer av de tre arterna sågs efter 5 juni.

Hos alla tre arterna var den vanligaste observationen ensamma fåglar (Fig. 3). Hos sandlöparen är 28% av individerna iakttagna som 1–5 fåglar, medan 40% uppträdde i flockar om minst 20 individer (Fig. 4). De sex största flockarna sågs alla på västkusten och innehöll 200, 90, 75, 50, 50 respektive 45 fåglar. Av sandlöparna sågs 73% i Skåne och Halland, samt 17% på Öland.

Huvuddelen av småsnäpporna och spovsnäpporna, 61% respektive 74%, är iakttagna som 1–5 individer (Fig. 4). De största småsnäppflockarna, som utgjordes av 44, 30, 30, 29, 26 respektive 25 individer, sågs alla på västkusten. Halland och Skåne svarade för 53% av alla observerade individer, medan 5% sågs på Öland. De största flockarna av spovsnäppor bestod av 50, 19 respektive 11 individer. De två största flockarna var rastare i norra Halland. Totalt observerades 64% av spovsnäpporna i Halland och Skåne, medan endast 10% iaktogs på Öland.

Den geografiska fördelningen av fynden skilde sig mellan de tre arterna. Så många som 96% av sandlöparna sågs i södra delen av Sverige (Fig. 5; för uppdelning av landet i en sydlig och en nordlig del se Fig. 1). Hos småsnäppan och spovsnäppan var motsvarande andel 68% respektive 83% (Fig. 5). Mediandatum för vårflyttningen över södra respektive norra delen av Sverige skilde sig inte statistiskt åt hos sandlöparen (30 respektive 29 maj) eller småsnäppan (30 maj i båda delarna av landet). Däremot uppträdde spovsnäppan signifikant tidigare i norra (22 maj) än i södra delen av Sverige (26 maj).

Diskussion

De tre arter som här behandlas är alla relativt enkla att identifiera på våren. De är ungefär av samma storlek, vilket bör göra möjligheten att upptäcka dem jämförlig, särskilt eftersom flertalet observationer gäller fåglar på marken. Vi tror därför att de funna skillnaderna i arternas förekomst i tid och rum i Sverige återspeglar reella förhållanden.

Generella uppträdanden i Sverige

De tre arterna uppträdde i betydligt lägre antal och i mindre flockar än vad som observerats hos kustsnäppa. Mer än 55.000 kustsnäppor har rapporterats från Sverige på vårflyttningen, med flockar på upp till 5000 individer (Blomqvist & Lindström 1992). Skillnaden beror troligen på det enkla faktum att ett betydligt större antal kustsnäppor än sandlöpare, småsnäppor eller spovsnäppor passerar Sverige på

våren. Ungefär 1,2 miljoner kustsnäppor har uppskattats övervintra längs Atlantens kuster, medan siffrorna för sandlöpare (123.000), småsnäppa (175.000) och spovsnäppa (421.000) är betydligt lägre (Smit & Piersma 1989). Det skall också noteras att proportionen mellan förekomsten i Sverige och de övervintrande populationernas storlek är omvänd hos de tre mindre vadararterna. Den relativt sett fåtaliga sandlöparen ses i störst antal i Sverige, medan den talrikare spovsnäppan ses i minst antal. Orsaken till dessa skillnader kan troligen tillskrivas olika flyttningsvägar hos arterna.

Tidsmässigt uppträdde fåglarna inom respektive art relativt samtidigt i södra och norra delen av Sverige. Detta tyder på att de flyttar snabbt genom landet, från födo- och fettupplagringsplatser belägna väster eller söder om Sverige. Några reguljära rastplatser där vadarna stannar upp för att lagra energi är heller inte kända i Sverige. Varför spovsnäppan i snitt påträffats något tidigare (4 dagar) i norra än i södra delen av Sverige har vi för närvarande ingen god förklaring till. Kustsnäppan uppvisar ett liknande, men mer uttalat mönster (23 dagar tidigare i norr). I kustsnäppans fall beror skillnaden på att två skilda populationer, nearktiska respektive palaearktiska fåglar, uppträder i Sverige (Blomqvist 1991, Blomqvist & Lindström 1992). Motsvarande förekommer inte hos spovsnäppa.

Även en geografisk jämförelse mellan observationer av kustsnäppa och de tre mindre vadararterna i Sverige visar på skilda fördelningsmönster. En betydande del av sandlöparna (73%), småsnäpporna (53%) och spovsnäpporna (64%) har observerats i Halland och Skåne, medan endast 5–17% är iakttagna på Öland. För kustsnäppan är däremot hela 71% av fåglarna rapporterade från Öland (Blomqvist & Lindström 1992). Orsaken till dessa skillnader är ännu oklar.

Sandlöpare

Sandlöparens geografiska uppträdande i Sverige om våren påminner om kustsnäppans (Blomqvist & Lindström 1992), eftersom nästan alla fåglar (96%) setts i södra delen av Sverige (Fig. 5). Det stora flertalet sandlöpare är troligen på väg med konstant kompasskurs från rastplatser i Nordsjöområdet till häckningsområdena i Sibirien, likt de palaearktiska kustsnäpporna (Gudmundsson 1994). Den framträdande sträcktoppen mellan 29 maj och 3 juni (Fig. 2) stämmer väl överens med uppträdandet på kontinentalta nordsjökusten, där fåglarna sannolikt rastar innan de passerar Sverige. Trots att sandlöparna och

kustsnäpporna troligen är på väg till ungefär samma häckningsområden i Sibirien, passerar sandlöparna ungefär 10 dagar (29 maj) tidigare än kustsnäpporna (8 juni) (Blomqvist & Lindström 1992). Orsaken till denna skillnad är obekant. De sandlöpare som rastar på Island på våren flyttar mot sina häckningsområden på Grönland framför allt mellan 25 och 30 maj (Gudmundsson & Lindström 1992), alltså tidigare än de sibiriska artfränder som flyttar över Sverige.

Småsnäppa

Till skillnad från sandlöpare och kustsnäppa finns inga kända ansamlingsplatser för småsnäppa i Nordsjöområdet, och arten rapporteras endast i låga antal (Meltofte m.fl. 1994). Detta återspeglas även i Sverige av att en distinkt sträckpassage saknas (Fig. 2), samt att större flockar är sällsynt förekommande (Fig. 3). Småsnäppan skiljer sig från sandlöparen och spovsnäppan genom att häcka så nära som i norra Norge (Frantzen m.fl. 1991) och nordvästra Ryssland (Underhill m.fl. 1995), vilket kan förklara den relativt goda förekomsten i norra delen av Sverige (Fig. 5). Observationer från Mauritien (Zwarts & Piersma 1990) och Finland (Lilja 1964, Kaukola & Lilja 1972), samt data som vi presenterar här, visar att ett regelbundet, men sparsamt, sträck av småsnäppor förekommer längs östra Atlanten. En obekant andel av de småsnäppor som passerar Sverige på våren, framför allt över Sydsverige, tillhör dock troligen den norra ytterkanten av det kraftigare sträck som går över östra Europa mot häckningsplatserna i Sibirien.

Spovsnäppa

Spovsnäppans flyttningmönster är ett mellanting mellan sandlöparens och småsnäppans, även om spovsnäppan uppträder fåtaligare. Majoriteten spovsnäppor har likt sandlöparen setts i södra delen av Sverige (Fig. 5), medan den tidsmässiga fördelningen, utan någon distinkt sträcktopp (Fig. 2) och de

vanligtvis små flockarna (Fig. 3), mest påminner om småsnäppans. Inga rastplatser av vikt är kända från Nordsjöområdet, och arten ses i ringa antal (Meltofte m.fl. 1994). Eftersom inga häckningsplatser är kända väster om Tajmyr och det huvudsakliga sträcket går över Mellersta Östern och östra Europa (Elliott m.fl. 1976, Wilson m.fl. 1980), tillhör de få spovsnäppor som ses på våren i Sverige troligen den yttersta flanken av det kraftiga sträck som försiggår längre österut.

Utblick

Sandlöparen förekommer på vintern från Sydafrika i söder till Danmark i norr. Eftersom det inte är känt var huvuddelen av de sibiriska sandlöparna uppehåller sig på vintern, vet vi inte heller varifrån de fåglar som passerar Sverige om våren har sina vinterkvarter. I en nyligen presenterad analys av förekomsten i Vadehavet har det hävdats att de sibiriska sandlöparna följer Europas västkust norrut innan de flyger mot häckplatserna på tundran (Meltofte 1993).

Vårsträcket av småsnäppa och spovsnäppa genom Medelhavsområdet och Mellersta Östern kulminerar i första eller andra veckan i maj. Detta är två till tre veckor tidigare än i Sverige. Rimligtvis kan skillnaden i passagetid åtminstone delvis hänföras till Sveriges geografiskt mer nordliga läge. Småsnäppor och spovsnäppor som flyttar från Medelhavsområdet redan i första halvan av maj mot sina häckningsplatser i Sibirien skulle emellertid ankomma alltför tidigt om de flög direkt, eftersom häckplatserna då fortfarande är täckta av is och snö. Därför är det troligt att dessa fåglar har ytterligare anhalter längs flyttningvägarna, till exempel i rastområden runt Svarta och Kaspiska haven.

Det är sedan tidigare känt att det huvudsakliga vårsträcket av småsnäppa och spovsnäppa går över Afrika och östra Medelhavsområdet. Data från Sverige visar nu att ett sparsamt men regelbundet sträck av dessa båda arter även förekommer över Nordvästeuropa.

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!

Interrupted moult of adult Willow Warblers *Phylloscopus trochilus* during autumn migration through Sweden

ANDERS HEDENSTRÖM, ÅKE LINDSTRÖM & JAN PETTERSSON

Abstract

Among passerines a complete moult is carried out annually after breeding in the summer season or, in some long-distance migrants, after autumn migration in the winter season. A few species, such as the Willow Warbler *Phylloscopus trochilus*, show two complete annual moults. It is often observed that among Willow Warblers on autumn migration passage a few individuals retain one or more old secondaries, hence the moult after breeding has been interrupted. We hypothesise that the frequency of birds showing moult interruption should increase with increasing breeding latitude due to the shorter time available for breeding and moult towards north. Further, we expected a higher incidence of moult interruption in females compared with males because females presumably are more involved in breeding activities. These hypotheses were explored with data on adult Willow Warblers collect-

ed at Swedish bird observatories during a nation-wide co-operation project concerning the migration of the Willow Warbler. We found a positive correlation between the proportion of Willow Warblers with unmoulted secondaries and latitude. The proportion of females with moult interruption was higher than in males, and among birds with remaining old secondaries females had more unmoulted feathers than males. We found a rather high proportion of birds with interrupted moult at southern observatories, which we speculate may be associated with birds laying second clutches in some years.

*Anders Hedenström and Åke Lindström, Department of Ecology, Ecology Building, S-223 62 Lund, Sweden
Jan Pettersson, Ottenby Bird Observatory, Pl. 1500, S-380 65 Degerhamn, Sweden*

Received 16 March 1995, Accepted 7 April 1995, Editor: T. Pärt

Introduction

Most passerine birds undergo a complete moult once a year, normally just after the breeding season while still being in the breeding area, but in some species it is postponed until the birds have reached the winter quarters (e.g. Jenni & Winkler 1994, Kjellén 1994, Holmgren & Hedenström 1995). Among the species belonging to the Palaearctic-African migration system there is one unique species with respect to having two annual complete moults, namely the Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* (Salomonson 1945, Underhill et al. 1992). However, it has recurrently been questioned whether the Willow Warbler really carries through two complete moults annually (e.g. Murton & Westwood 1977) and admittedly information is lacking about the moult for the most northern and eastern populations (Underhill et al. 1992). The northern populations presumably have less time to complete breeding and moult due to the short summers at northern latitudes.

Consequently, we may assume that pairs laying replacement clutches after having lost the first clutch will either be forced to moult faster than usual or to stop the moult at a certain stage and start the southward migration. Such birds will retain old and worn feathers during autumn migration. In this paper we report on the frequency and extent of such cases in adult Willow Warblers examined at Swedish bird observatories during autumn migration.

There are two principally different types of moult interruption. In *suspended* moult, the moult is subsequently resumed from the point at which it was stopped, while in *arrested* moult it subsequently starts at the normal site of initiation rather than at the point of interruption (Harper 1984). During passage migration it is unclear whether the birds have suspended or arrested moult, and we will therefore simply refer to interrupted moult.

In Sweden two subspecies of the Willow Warbler

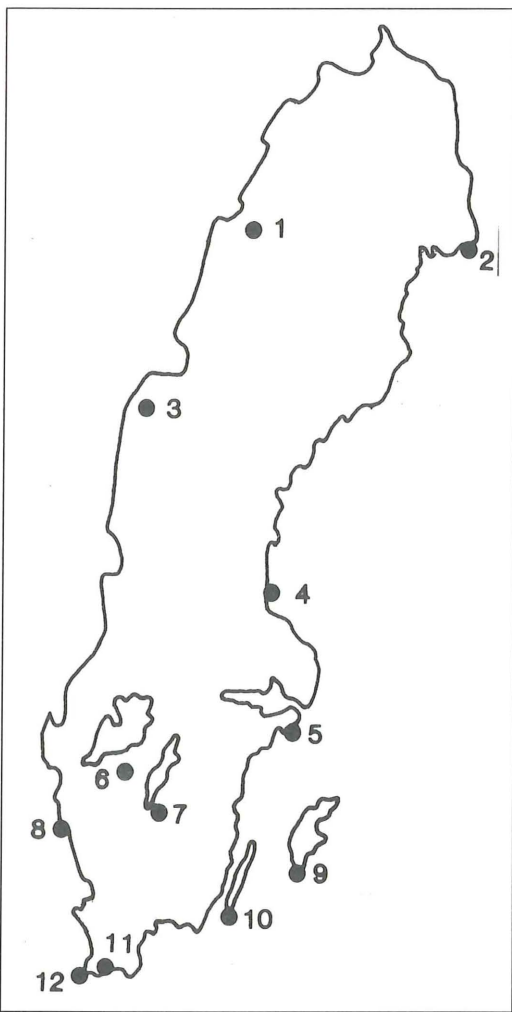


Fig. 1. Bird observatories and trapping sites where data on adult moult in Willow Warblers during autumn migration were collected. 1. Ammarnäs, 2. Haparanda Sandskär, 3. Ånnsjön, 4. Eggegrund, 5. Landsort, 6. Hornborgasjön, 7. Landsjön, 8. Nidingen, 9. Sundre, 10. Ottenby, 11. Jordberga, 12. Falsterbo. Geographical coordinates can be found in Table 1.

Fågelstationer och fångstplatser som samlat in data om adulta lövsångares ruggning under höstflyttningen samlats in. 1. Ammarnäs, 2. Haparanda Sandskär; 3. Ånnsjön, 4. Eggegrund, 5. Landsort, 6. Hornborgasjön, 7. Landsjön, 8. Nidingen, 9. Sundre, 10. Ottenby, 11. Jordberga, 12. Falsterbo. Platsernas koordinater återfinns i Tabell 1.

occur. In southern Sweden, up to about 60–63°N the nominate *P. t. trochilus* breeds. In northern Sweden it is replaced by *P. t. acredula* (e.g. Cramp 1992). The precise boundary between the two subspecies is

somewhat unclear. However, the southern subspecies migrates south-west during autumn towards wintering areas in West Africa, while the northern subspecies migrates south or south-east towards wintering areas in East and South Africa (Hedenström & Pettersson 1987).

Our hypothesis was that the frequency of unmoulted flight feathers should increase with increasing breeding latitude. Hence, we expected to observe more Willow Warblers with unmoulted flight feathers at northern observatories and at those stations mainly along the Swedish east coast, where the northern populations pass towards south-east (cf. Hedenström & Pettersson 1987). Furthermore, since breeding is likely to impose greater stress in terms of time and energy on the female (cf. Tiainen 1981), we expected to find a higher incidence of interrupted moult among females compared to males.

Methods

The data presented in this paper were collected in a co-operation project among Swedish bird observatories focusing on Willow Warbler migration (see Hedenström *et al.* 1989). Of special importance for the present analysis is that ringers were asked to carefully look for old, unmoulted flight feathers when examining adult birds. Special attention was given to the secondaries, which are the last feathers to be moulted in the normal moult sequence, and therefore in cases of interrupted moult, secondaries are the most likely feathers to be retained unmoulted. The data were collected during the years 1988–1990. During migration birds usually do not moult actively and the presence of old secondaries represent moult interruption. However, at Ammarnäs and Ånnsjön (see Fig. 1) Willow Warblers both breed and moult and it is not easily decided whether a bird shows interrupted secondary moult or simply did not finish moult yet. This can only be decided at the end of the primary moult; we therefore only included birds with a primary moult score of at least 40 points when secondary moult is completed or interrupted (see Ginn & Melville 1983 for moult scoring). Sex was determined on the basis of wing length (Fonstad & Hogstad 1981). To be on the safe side across the latitudinal span in this study we assigned birds of wing length of 69 mm or more to males and 66 mm or less to females (Hedenström & Pettersson 1984).

For passage breeding birds at coastal bird observatories the relevant breeding latitudes to be used in statistical comparisons were unknown. Therefore, we simply used the latitude of the trapping site as representative

Table 1. Proportions of adult Willow Warblers with unmoulted (old) secondaries and the number of retained secondaries in those birds with at least one unmoulted secondary. Numbers within parentheses denote sample sizes. *Proportioner adulta lövsångare med oruggade armpennor och antalet oruggade pennor hos fåglar med minst en oruggad penna. Siffror inom parentes anger antalet undersökta fåglar.*

Locality <i>Plats</i>	Percentage	Percentage	Percentage	No. old	No. old	No. old
	Males (n)	Females (n)	All birds (n)	feathers Males (n)	feathers Females (n)	feathers All birds (n)
	<i>Procent</i> <i>hanar</i> (n)	<i>Procent</i> <i>honor</i> (n)	<i>Procent</i> <i>alla fåglar</i> (n)	<i>Antal</i> <i>oruggade</i> <i>armpennor</i> <i>hanar</i> (n)	<i>Antal</i> <i>oruggade</i> <i>armpennor</i> <i>honor</i> (n)	<i>Antal</i> <i>oruggade</i> <i>armpennor</i> <i>alla fåglar</i> (n)
Ammarnäs 65.58 N 16.05 E	16 (19)	50 (10)	28 (29)	2.7 (3)	3.5 (5)	3.1 (8)
Haparanda Sandskär 65.34 N 23.46 E	73 (11)	61 (33)	64 (44)	2.4 (8)	2.2 (20)	2.3 (28)
Ånnsjön 63.16 N 12.28 E	47 (17)	50 (30)	44 (110)	2.1 (8)	3.8 (15)	3.0 (49)
Eggegrund 60.42 N 17.11 E	36 (64)	49 (63)	42 (127)	2.1(23)	2.5 (31)	2.3 (54)
Landsort 58.46 N 17.52 E	8 (12)	0 (10)	4 (22)	3.0 (1)	– (0)	3.0 (1)
Hornborgasjön 58.19 N 13.34 E	43 (7)	33 (3)	40 (10)	2.0 (3)	3.0 (1)	2.2 (4)
Landsjön 57.52 N 14.21 E	0 (3)	0 (1)	0 (4)	– (0)	– (0)	– (0)
Nidingen 57.18 N 11.54 E	23 (86)	49 (76)	35 (162)	2.2 (20)	3.0 (37)	2.7 (57)
Sundre 56.53 N 18.11 E	10 (57)	40 (73)	27 (130)	2.7 (6)	2.7 (29)	2.7 (35)
Ottenby 56.12 N 16.24 E	23 (35)	29 (41)	26 (76)	2.6 (8)	2.8 (12)	2.7 (20)
Jordberga 55.26 N 13.25 E	17 (6)	0 (4)	10 (10)	5.0 (1)	– (0)	5.0 (1)
Falsterbo 55.23 N 12.49 E	16 (116)	47 (98)	30 (214)	2.2 (18)	2.9 (46)	2.7 (64)
Total <i>Totalt</i>	23 (433)	44 (442)	34 (938)	2.3 (99)	2.8 (196)	2.7 (321)

for the breeding origin of the birds examined. This certainly underestimates the true breeding latitude but the error should be similar across all localities.

We obtained complete data on secondary moult for all three of the project seasons from five sites, while two seasons were reported from five sites and one season from two sites. Hence, 12 sites contributed with data on adult moult (Fig. 1). However, in statistical calculations we only included data from sites where 10 or more birds were examined.

Results

On average 34% of the adult Willow Warblers had retained one or more old secondaries while on autumn migration (Table 1). The incidence of such unmoulted feathers varied geographically with a highest recorded value of 73% in males at Haparanda Sandskär. Across all sites (Landsjön excluded because only 4 birds were examined) there was a positive correlation between the proportion of birds with unmoulted secondaries and latitude ($r=0.56$, $df=9$, $P<0.05$). For the sexes separated this correla-

tion was $r=0.58$ ($df=9$, $P<0.05$) for males and $r=0.54$ ($df=9$, $P<0.05$) for females. Excluding also data from Landsort and Jordberga from the analyses due to few birds examined at these sites still result in positive correlation coefficients, but they are not statistically significant (both sexes: $r=0.51$, males: $r=0.61$, females: $r=0.43$; $df=7$, $P>0.05$).

Contrary to the prediction of a higher incidence of birds with interrupted moult at east coastal sites (Eggegrund, Landsort, Sundre, Ottenby) compared to west coastal sites (Nidingen, Falsterbo), 31% and 32% of the birds had moult interruption, respectively ($\chi^2=0.07$, $P>0.05$).

The number of unmoulted secondaries of those individuals having unmoulted secondaries showed no significant correlation with latitude ($r=-0.28$, $df=9$, $P>0.05$). There was a higher proportion of birds with unmoulted secondaries among females (44%, Table 1) than among males (23%, Table 1). We compared the number of cases (one case is the sample from one site in one year) where the proportion of females showing unmoulted secondaries was higher than for males, and found this in 14 out of 19

cases ($P=0.032$, Binomial test). We excluded sites where less than 10 birds were examined. The average number of retained old secondaries in birds with at least one unmoulted secondary was 2.3 for males and 2.8 for females (Table 1). Again we analysed the number of cases where the number of unmoulted secondaries was higher in females than in males, and found this in 12 out of 15 cases ($P=0.018$, Binomial test). Hence, a higher proportion of females than males had secondaries unmoulted in autumn and of those birds with unmoulted secondaries, females had a larger number unmoulted feathers than males.

Discussion

The data collected within this nation-wide project on Willow Warbler migration show that on average as much as one third of adult Willow Warblers retain on average 2.7 old secondaries when migrating southwards in the autumn. The proportion of birds with interrupted moult within the secondary feather tract increased from south to north. When comparing the sexes it emerged that a higher proportion of the females had secondary moult interruption. The females also had a higher number of unmoulted secondaries than the males.

Several studies have shown that in passerine species, normally having a complete flight feather moult in the breeding area (between breeding and autumn migration), some individuals may start migration without finishing moult (e.g. Hyytiä & Vikberg 1973, Mead & Watmough 1976, Swann & Baillie 1979). The pattern of increasing incidence of moult interruption with increasing latitude found in this study is in agreement with previous observations. Mead & Watmough (1976) studied the extent of interrupted moult of passage Willow Warblers of the subspecies *P. t. trochilus* in Spain. These birds probably originated in Western Europe. Mead & Watmough found 2.4% (out of 250 adult birds examined) of the Willow Warblers with old unmoulted secondaries. A similar study on Crete, with birds probably belonging to the subspecies *P. t. acredula* of northern and eastern Europe, showed that 9% (450 birds examined) of the Willow Warblers had unmoulted secondaries (Swann & Baillie 1979). The average number of unmoulted secondaries per bird examined on Crete was 3.0 (Swann & Baillie 1979). This is comparable to our result, but the proportion of individuals with moult suspension was higher in Sweden (*cf.* table 1). However, on Crete the proportion of birds with interrupted moult

was calculated on the basis of unaged birds. Hence, the true proportion adult Willow Warblers with interrupted moult should be substantially higher than 9% as reported and probably comparable to what we found in Sweden.

Among passage migrants in southern Sweden, we expected more birds of northern origin to be encountered at the stations on the eastern coast (e.g. Landsort, Sundre, Ottenby) than at the stations on the western coast (e.g. Nidingen, Falsterbo). An associated difference in the incidence of interrupted moult was not apparent in the data (Table 1). The reason for this is not clear, but one possible explanation to a rather high incidence of interrupted moult in southerly breeding populations could be that these birds may attempt replacement clutches or even a second clutch to a larger extent than further north. In such cases also relatively southerly populations of the Willow Warbler could end up in a time-conflict between moult completion and migration. However, this hypothesis remains to be tested by collecting data on breeding biology of Willow Warbler populations in southern Scandinavia.

What determines the decision to leave the breeding area without having finished moult? In a few species the birds keep all or most old secondaries until they reach the wintering area in the tropics. This seasonally divided or "split-moult" pattern has been well documented in the Banded Warbler *Sylvia nisoria* (Hasselquist *et al.* 1988, Lindström *et al.* 1993a), and seems to be a deliberately chosen strategy (Hedenström *et al.* 1992). However, the pattern found in the Willow Warbler rather indicates a flexible termination of the summer moult as a response to the environment. The time available for moult and fat accumulation after breeding and before autumn migration probably decreases with increasing latitude. Since both these processes require a substantial amount of energy (Lindström *et al.* 1993b), they have to be traded off against each other in situations of time stress or energy shortage (Lindström *et al.* 1994). The available insect food probably decline with progressing season (e.g. Haukioja & Koponen 1975). Hence, since a successful migration is primarily dependent on sufficient fuel reserves, the best alternative to cope with a stressful situation is probably to adjust the moult. There are indications that the speed of moult at northern latitudes cannot be increased any further (Lindström *et al.* 1994). Hence, the remaining option is to moult as far as possible and then interrupt the moult at some stage which still allows fat accumulation for a successful departure. It is not known if individuals with moult interruption

resume moult after migration and renew those feathers which were skipped during the main moult period (Jenni & Winkler 1994). The fitness cost of leaving a few secondaries is probably not dramatic for Willow Warblers as they will undertake a complete moult in the wintering quarters anyway (Underhill *et al.* 1992).

The stress hypothesis is further supported by the fact that females, which are more involved in the breeding activities (Tiainen 1981), showed a higher incidence of interrupted moult than did males. Onset of moult in female Willow Warblers shows a correlation with brood size (Bensch *et al.* 1985), indicating that females rearing many young may pay for this in terms of an interrupted moult.

Acknowledgements

This paper is the first end-result of the unified efforts of ringing co-ordinators, ringers and ringers assistants throughout Sweden. We hope that the outcome of *Project Willow Warbler* is to their satisfaction, and that it will stimulate to similar enterprises in the future. The following people participated in compiling and reporting data: Jan Andersson, Per Aspenberg, Lars Broberg, Gösta Dahlgren, Hans Ellegren, Anders Engström, Ulla Falkdalen, Thomas Fransson, Claes Hermansson, Thomas Holmberg, Tommy Järås, Lennart Karlsson, Tommy Larsson, Johan Nilsson, Bo Pettersson, Bengt-Eric Sjölander and Per Ålind. This is a report from the following bird observatories: Haparanda Sandskär, Ånnsjön, Eggegrund, Landsort, Hornborgasjön, Landsjön, Nidingen, Sundre (no. 36), Ottenby (no. 150) and Falsterbo (no. 173).

References

- Bensch, S., Gezelius, L., Grahn, M., Hasselqvist, D., Lindström, Å. & Ottosson, U. 1985. Influence of brood size on moult in female Willow Warblers. *Ornis Scand.* 16: 151–152.
- Cramp, S. (ed.) 1992. *The Birds of the Western Palearctic*, Vol. 5. Oxford University Press, Oxford.
- Fonstad, T. & Hogstad, O. 1981. Geographical variation and sexual dimorphism in Scandinavian Willow Warblers *Phylloscopus trochilus*. *Fauna norv. Ser. C, Cinclus* 4: 82–88.
- Ginn, H. B. & Melville, D. S. 1983. *Moult in birds*. B. T. O. Guide 19. British Trust for Ornithology, Tring.
- Harper, D. G. C. 1984. Moult interruption in passerines resident in Britain. *Ring. & Migr.* 5: 101–104.
- Hasselquist, D., Hedenström, A., Lindström, Å. & Bensch, S. 1988. The seasonally divided flight feather moult in the Barred Warbler *Sylvia nisoria* – a new moult pattern for European passerines. *Ornis Scand.* 19: 280–286.
- Haukioja, E. & Koponen, S. 1975. Birch herbivores and herbivory at Kevo. In: *Ecological Studies: analysis and synthesis*. Vol. 17. Fennoscandian Tundra Ecosystems (ed. F. E. Wielgolaski), pp. 181–188. Springer-Verlag, Berlin.
- Hedenström, A., Bensch, S., Hasselquist, D., Lindström, Å., Åkesson, S. & Pearson, D.J. 1992. Split moult: stress or strategy? *Ring. & Migr.* 13: 179–180.
- Hedenström, A., Lindström, Å. & Pettersson, J. 1989. Projekt lövsångare – ett samarbetsprojekt mellan svenska fågelstationer. *Vår Fågelvärld* 48: 87–90.
- Hedenström, A. & Pettersson, J. 1984. The migration of Willow Warbler, *Phylloscopus trochilus*, at Ottenby. *Vår Fågelvärld* 43: 217–228. (In Swedish with English summary)
- Hedenström, A. & Pettersson, J. 1987. Migration routes and wintering areas of Willow Warblers *Phylloscopus trochilus* (L.) ringed in Fennoscandia. *Ornis Fennica* 64: 137–143.
- Holmgren, N. & Hedenström, A. 1995. The scheduling of molt in migratory birds. *Evol. Ecol.* in press.
- Hyytiä, K. & Vikberg, P. 1973. Autumn migration and moult of the spotted flycatcher *Muscicapa striata* and the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* at the Signliskär bird station. *Ornis Fennica* 50: 134–143.
- Jenni, L. & Winkler, R. 1994. *Moult and ageing of European Passerines*. Academic Press, London.
- Kjellén, N. 1994. Moult in relation to migration – a review. *Ornis Svecica* 4: 1–24.
- Lindström, Å., Daan, S. & Visser, H. 1993b. The energetic cost of feather synthesis is proportional to basal metabolic rate. *Physiol. Zool.* 66: 490–510.
- Lindström, Å., Daan, S. & Visser, H. 1994. The conflict between moult and migratory fat deposition: a photoperiodic experiment with bluethroats. *Anim. Behav.* 48: 1173–1181.
- Lindström, Å., Pearson, D. J., Hasselquist, D., Hedenström, A., Bensch, S. & Åkesson, S. 1993a. The moult of Barred Warblers *Sylvia nisoria* in Kenya – evidence for a split wing-moult pattern initiated during the birds' first winter. *Ibis* 135: 403–409.
- Mead, C. J. & Watmough, B. R. 1976. Suspended moult of trans-saharan migrants in Iberia. *Bird Study* 23: 187–196.
- Murton, R. K. & Westwood, N. J. 1977. *Avian breeding cycles*. Clarendon Press, Oxford.
- Salomonsen, F. 1945. Notes on the variation and moult in the Willow Warbler (*Phylloscopus trochilus* (L.)). *Arkiv för Zoologi* 36A(17): 1–13.
- Swann, R. L. & Baillie, S. R. 1979. The suspension of moult by trans-saharan migrants in Crete. *Bird Study* 26: 55–58.
- Tiainen, J. 1981. Timing of the onset of postnuptial moult in the Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* in relation to breeding in southern Finland. *Ornis Fennica* 58: 56–63.
- Underhill, L. G., Prys-Jones, R. P., Dowsett, R. J., Herroelen, P., Johnson, D. N., Lawn, M. R., Norman, S. C., Pearson, D. J. & Tree, A. J. 1992. The biannual primary moult of Willow Warblers *Phylloscopus trochilus* in Europe and Africa. *Ibis* 134: 286–297.

Sammanfattning

Avbruten ruggning hos adulta lövsångare under höstflyttningen genom Sverige

Normalt genomför tättingar en fullständig ruggning varje år. Ruggningen sker normalt antingen direkt efter slutförd häckning medan fåglarna fortfarande befinner sig i häckningsområdet, eller så sker den efter höstflyttningen i vinterkvarteren. Det finns några undantag från dessa mönster, däribland lövsångaren *Phylloscopus trochilus* som årligen genomför två kompletta ruggningar under sommar respektive vinter. Man har tidigare observerat att en del lövsångare ger sig iväg på höstflyttning med en eller några gamla och oruggade armpennor, något som brukar benämnas avbruten ruggning. Det är rimligt att förmoda att avbruten ruggning beror på att fågeln hamnat i tidsnöd mellan å ena sidan att slutföra ruggningen och å andra sidan att komma iväg i tid på flyttningen söderut. På grund av att sommarsåsongen blir kortare ju längre norrut man förflyttar sig, bör fåglar som häckar i norr vara mer tidspressade än i söder och vi förväntar oss därför en ökande andel fåglar med avbruten ruggning längs en syd-/nordlig gradient. Förmodligen är honan mer engagerad i häckningsbestyren än hanen. Om så är fallet förväntar vi oss även en större proportion fåglar med avbruten ruggning bland honor än bland

hanar. Hos fåglar som uppvisar avbruten ruggning förväntar vi oss ett större antal oruggade armpennor hos nordliga jämfört med sydliga populationer och inom samma population förväntar vi oss att honor uppvisar större antal oruggade pennor än hanar.

Vi testade dessa hypoteser utifrån ett material på höstflyttande lövsångare som examinerades på svenska fågelstationer och fångstplatser. I genomsnitt uppvisade 34% av adulta lövsångare avbruten ruggning (Tabell 1). Vi fann en positiv korrelation mellan proportionen fåglar med avbruten ruggning och latitud ($r=0,56$, $df=9$, $P<0,05$). Däremot fann vi inget statistiskt signifikant samband mellan antalet oruggade armpennor hos fåglar med avbruten ruggning och latitud ($r=-0,28$, $df=9$, $P>0,05$).

Andelen honor som uppvisade avbruten ruggning (44%, Tabell 1) var högre än andelen hanar med avbruten ruggning (23%, Tabell 1). Antalet oruggade armpennor bland fåglar med avbruten ruggning var högre hos honor (2,8) än hos hanar (2,3).

Sammanfattningsvis fann vi resultat rörande proportionen lövsångare med avbruten ruggning i stort sett i linje med våra prediktioner. Undantaget utgjordes av antalet oruggade pennor hos fåglar med avbruten ruggning i relation till latitud. Det verkar alltså som om nordligt häckande populationer är mer tidspressade än sydligt häckande populationer och har svårare att hinna med att både häcka och att slutföra ruggningen före höstflyttningen.

Correlation between some body components and visible fat index in the Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* (L.)

BJÖRN LUNDGREN, ANDERS HEDENSTRÖM & JAN PETTERSSON

Abstract

The correlations between some body components and visual as well as chemically extracted fat deposits of migratory Willow Warblers were studied. This study shows that the use of body mass and visual fat index are good predictors of fat deposition in the Willow Warbler. The results also indicate that body water and fat content explain most of the variation of total body mass, followed by carcass-dry mass and pectoralis muscle dry-mass (spring birds). A significant, positive correlation between pectoralis muscle dry-mass and total extracted fat content in spring birds suggests a possible muscle hypertrophy

associated with fat deposition. This may be an adaptation to carry heavy fat loads during migratory flights.

Björn Lundgren, Swedish University of Agricultural Sciences, Department of Animal Nutrition and Management, Box 7024, S-750 07 Uppsala, Sweden.
Anders Hedenström, Department of Theoretical Ecology, Ecology Building, S-223 62 Lund, Sweden.
Jan Pettersson, Ottenby Bird Observatory, Pl. 1500, S-380 65 Degerhamn, Sweden.

Received 21 September 1993, Accepted 3 May 1995, Edited by J.-Å. Nilsson

Introduction

Bird migration has many intriguing aspects such as orientation problems and energetics of long-distance flights. During recent years several migration studies of passerine birds have focused on the connection between migratory strategies and energy storage and utilisation (e.g. Marsh 1983, Pettersson & Hasselquist 1985, Biebach *et al.* 1985, Hedenström & Pettersson 1986, Moore & Kerlinger 1987, Karlsson *et al.* 1988, Alerstam & Lindström 1990, Loria & Moore 1990, Åkesson *et al.* 1992). The aim of these studies has been to examine how the migratory strategy of a species depends on food availability and fuel deposition. In field studies of migration strategies and stopover ecology an important method is to estimate the amount of subcutaneously deposited fat. Usually the amount of fat is estimated visually according to some classification scale (e.g. Pettersson & Hasselquist 1985, Kaiser 1993). Visual amount of fat generally shows a positive correlation with body mass, but for more detailed studies of stopover and migration strategies it is valuable to know in more detail the relationship between visual and actual amount of fat deposited subcutaneously

as well as intraviscerally. However, calibration studies dealing with the relationship between visual methods of fat classification and true amount of body fat are scarce (but see e.g. Rogers 1991, Kaiser 1993). The aim of the present study was to examine the relationship between visual fat content and other body components, such as total fat mass, water content and flight muscle mass in the Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* during spring and autumn migration in Sweden.

Material and methods

The Willow Warbler is a long distance migrant, which winters in tropical Africa (e.g. Moreau 1972, Hedenström & Pettersson 1987). In Scandinavia the birds arrive on spring migration in mid-April to late May, and autumn migration begins in late July and culminates in the second half of August (Hedenström & Pettersson 1984).

All investigated birds were collected at Ottenby Bird Observatory (56.12 N, 16.24 E) during spring and autumn migration (May and August). All birds

collected in August were first year birds. Soon after capture the body mass of the birds was measured with a Pesola spring balance to the nearest 0.1 g. The birds were caught early in the morning and therefore the variation of body mass should represent fuel reserves rather than gut content. Birds were selected on the basis of fat score in order to get data across a wide range of fat scores rather than a random sample of the population. The amount of visible subcutaneous fat was classified according to a seven grade scale (0-6; Pettersson & Hasselquist 1985). A "zero" means no visible fat at all while a "six" means that the whole belly is covered with a thick swelling of fat and fat also covers the tracheal pit and surrounding areas. The maximum length of the left wing was measured according to Svensson (1984).

The two pectoral muscles were removed and their mass was measured. The carcasses and pectoral muscles were freeze-dried for 48 hours for determination of water content. Finally, the fat was Soxhlet-extracted from the water-free residues in diethylether for 24 hours.

In the statistical analyses the material was divided into spring birds ($n=8$) and autumn birds ($n=15$). When there was no significant difference between spring and autumn birds the two data sets were combined.

Results

In both spring and autumn birds, there was a significant correlation between extracted fat mass and visual fat class (spring birds: $r=0.92$, $df=6$, $P<0.01$; autumn birds: $r=0.85$, $df=13$, $P<0.001$). However, the slopes of the linear regressions differed significantly between spring and autumn birds ($F_{1,19}=7.44$, $P<0.05$; Fig. 1). These results indicate that visual fat classification is a good predictor of the actual fat content, but that the functional relationships may differ between spring and autumn. There was also a significant correlation between extracted fat mass and total body mass ($r=0.87$, $df=21$, $P<0.001$; Fig. 2). The slopes of the linear regressions between spring and autumn birds did not differ significantly ($F_{1,19}=2.28$, $P>0.05$). However, the total body mass may be influenced by other factors, such as size and muscle mass of each individual bird. Therefore, a multiple regression analysis was made with total body mass of the bird as the dependent variable and as independent variables extracted fat mass, fat-free dry mass of the carcass, fat-free dry mass of the pectoralis muscle, total water mass and wing length. For the spring birds there was a combined r -value of

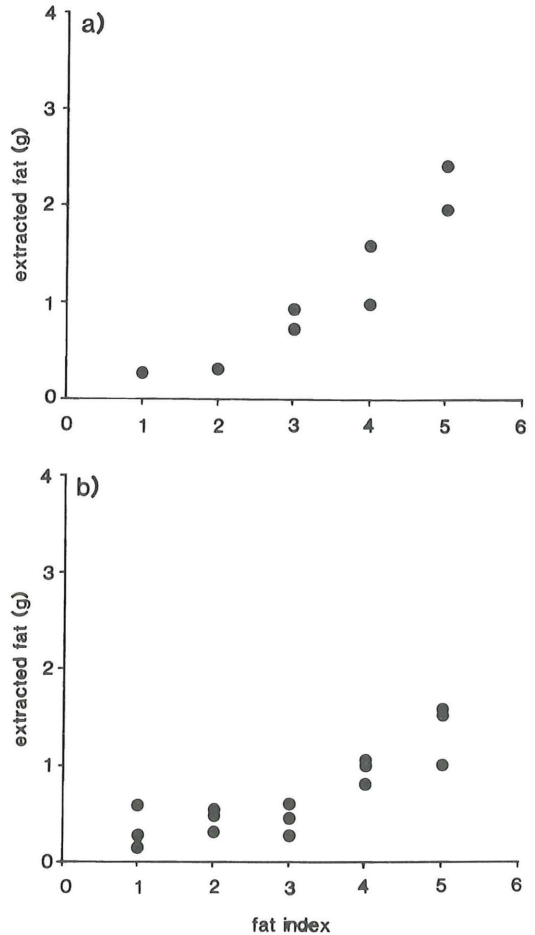


Fig. 1. The relationship between amount of extracted fat (y) and visual fat class (x) in the Willow Warbler. (a) spring birds: regression equation $y=-0.56+0.50x$, $r=0.92$, $P<0.01$, $n=8$; (b) first year birds in the autumn: regression equation $y=-0.08+0.26x$, $r=0.85$, $P<0.001$, $n=15$.

Relationen mellan extraherat fett (y) och visuellt fettklass (x) hos lövsångaren. (a) vårflyttare, (b) årssungar på hösten. Regressionerna enligt ovan.

0.999 ($P<0.001$), with total water mass as the predominant factor (partial $F=1859.9$, $P<0.001$), followed by total extracted fat mass (partial $F=1316.7$, $P<0.001$), fat-free dry mass of the carcass (partial $F=79.0$, $P<0.05$) and fat-free dry mass of the muscle (partial $F=33.0$, $P<0.05$). The wing length did not enter the model (partial $F=3.0$, $P>0.05$). The pattern was nearly the same for the autumn birds with a combined r -value of 0.999 ($P<0.001$), but with total extracted fat mass as the predominant factor (partial

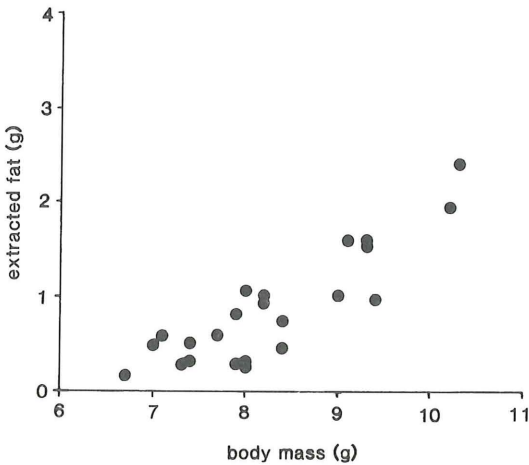


Fig. 2. The relationship between amount of extracted fat (y) and total body mass (x) in the Willow Warbler. Data from spring and autumn are combined as there was no significant difference between the seasons. Regression equation $y = -3.56 + 0.53x$, $r = 0.87$, $P < 0.001$, $n = 23$.

Relationen mellan mängden extraherat fett (y) och totala kroppsvikten (x) hos lövsångaren. Data från vår och höst har slagits ihop eftersom det inte fanns någon signifikant skillnad mellan säsongerna. Regressionen enligt ovan.

$F = 1282.1$, $P < 0.001$), followed by total water mass (partial $F = 202.1$, $P < 0.001$), fat-free dry mass of the carcass (partial $F = 35.8$, $P < 0.001$). Fat-free dry mass of the muscle did not enter the model (partial $F = 3.2$, $P > 0.05$) and as for the spring birds the wing length did not enter the model (partial $F = 0.7$, $P > 0.05$). These results indicate that variation in total fat and water content are the main contributors to the variation of the total body mass. However, there was a positive correlation between fat-free dry mass of the carcass and wing length (spring birds: $r = 0.72$, $df = 6$, $P < 0.05$; autumn birds: $r = 0.91$, $df = 12$, $P < 0.001$), which indicates that the wing length reflects the birds' specific size.

We found a positive correlation between total extracted fat mass and fat-free dry mass of the pectoral muscle in spring birds ($r = 0.83$, $df = 6$, $P < 0.05$), while in autumn birds this correlation was not significant ($r = 0.50$, $df = 13$, $P > 0.05$).

Discussion

We found a positive relationship between visual fat class and total extracted fat in both spring and autumn for the Willow Warbler. However, the slope

of regressions differed between seasons, and in spring the slope was about twice that in the autumn (Fig. 1). This implies that in spring about 0.5 g fat is deposited per unit of fat class, while in autumn only 0.26 g fat is deposited per unit of fat class. Why this difference between spring and autumn birds emerges is unclear, but it may be associated with the pattern by which fat is deposited around the body or that the birds are in different stages of migration. For instance, in the spring the birds presumably arrive directly from a long flight over the Baltic Sea and if they do not burn fat uniformly from different fat deposits on the body, the fat scoring may underestimate the true amount of fat as compared to the autumn birds, when the birds still may accumulate fat in a uniform pattern. The pattern of fuel deposition and retrieval during migration is not clearly understood and warrants further investigation. Maybe the very detailed fat classing developed by Kaiser (1993) may be a path to increased understanding in this respect.

There is a tendency of curvilinearity of the relationship between fat class and amount of extracted fat (cf. Fig. 1), with very small differences in extracted amount of fat between the low fat classes (1–2). This pattern is found also in other species (Kaiser 1993). Hence, it may be difficult to accurately estimate the amount of fat visually in the lowest classes. From fat class 3 there seems to be a more linear relationship between fat class and true amount of fat (cf. Fig. 1).

Some authors have shown a possible flight muscle (pectoralis) hypertrophy associated with premigratory fattening (e.g. Fry *et al.* 1972, Marsh 1981, 1984, Lindström & Piersma 1993), presumably in order to compensate for the increased power requirements of flight due to the fuel load. However, Baggott (1975) found this muscle hypertrophy in the Willow Warbler to be associated with a recovery after the post-juvenile moult. Pennycuick (1975) also suggested that the flight muscle itself could serve as an energy reserve during migratory flights. In our study, we found a positive correlation between fat mass and flight muscle mass in autumn birds. Carpenter *et al.* (1993) reported that migrant Rufous Hummingbirds *Selasphorus rufus* probably catabolize flight muscle protein during migratory flights. However, to recover the muscle protein seems to be a very slow process as compared with gaining mass as fat (Carpenter *et al.* 1993). Therefore, if migrating birds are time-selected (*sensu* Alerstam & Lindström 1990), muscle protein should be avoided as fuel for flight as the time lost at the next stopover to

recover the flight muscle is significant. Nevertheless, that some protein are catabolized besides fat during migratory flights seems to be a general phenomenon (e.g. Klaassen & Biebach 1994), but why this is so is unclear. Maybe, the size of the flight muscle is adjusted so it matches the fuel load in an optimal way (cf. Pennycuik 1975).

For ringers using the visual fat index, body mass and wing length as tools in studies of stopover and migration strategies, it is of interest to know if the visual fat index is a useful predictor of body mass, and if the body size (wing length) contributes to the variation in body mass. Although our sample sizes are small, the data indicate that in first year birds caught in autumn, both the visual fat index (partial $F=24.4$, $P<0.001$) and wing length (partial $F=12.51$, $P<0.01$) significantly contributed to the variation in total body mass. For the birds caught in spring only the visual fat index contributed to the variation in total body mass (partial $F=13.07$, $P<0.05$), but notice that in spring the sample size was only 8 birds.

In conclusion, this study supports the use of visual fat index and body mass as reliable measures of the fat deposition in the Willow Warbler. The results may be applied to several other species of passerines with a similar fat deposition pattern as the Willow Warbler. For species such as pipits *Anthus* spp. and wagtails *Motacilla* spp., where the fat deposition is more difficult to score visually, new morphological studies should be carried out in order to decide the validity of the fat index.

The results from this study are also in agreement with suggestions of possible muscle hypertrophy in migratory birds associated with fuel deposition. However, more detailed studies are needed in order to clarify the effect on flight muscle size from factors such as moult stage, age and site of capture.

Acknowledgement

We are grateful to Susanne Åkesson and two anonymous referees for comments on an early version of the manuscript. This is contribution no. 151 from Ottenby Bird Observatory.

References

- Alerstam, T. & Lindström, Å. 1990. Optimal bird migration: the relative importance of time, energy, and safety. In: *Bird migration* (ed. E. Gwinner), pp. 331–351. Springer-Verlag, Berlin.
- Baggott, G. K. 1975. Moulting, flight muscle "hypertrophy" and premigratory lipid deposition of the juvenile Willow Warbler, *Phylloscopus trochilus*. *J. Zool. (Lond.)* 175: 299–314.
- Biebach, H., Friedrich, W. & Heine, G. 1986. Interaction of body mass, fat, foraging and stopover period in trans-sahara migrating passerine birds. *Oecologia* (Berlin) 69: 370–379.
- Carpenter, F. L., Hixon, M. A., Beuchat, C. A., Russell, R. W. & Paton, D. C. 1993. Biphasic mass gain in migrant hummingbirds: body composition changes, torpor, and ecological significance. *Ecology* 74: 1173–1182.
- Fry, C. H., Ferguson-Lees, I. J. & Dowsett, R. J. 1972. Flight muscle hypertrophy and ecophysiological variation of Yellow Wagtail *Motacilla flava* races at Lake Chad. *J. Zool. (Lond.)* 167: 293–306.
- Hedenström, A. & Pettersson, J. 1984. The migration of Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* at Ottenby. *Vår Fågelvärld* 43: 217–228. (In Swedish with English summary)
- Hedenström, A. & Pettersson, J. 1986. Differences in fat deposits and wing pointedness between male and female Willow Warblers caught on spring migration at Ottenby, SE Sweden. *Ornis Scand.* 17: 182–185.
- Hedenström, A. & Pettersson, J. 1987. Migration routes and wintering areas of Willow Warblers *Phylloscopus trochilus* (L.) ringed in Fennoscandia. *Ornis Fennica* 64: 137–143.
- Kaiser, A. 1993. A new multi-category classification of subcutaneous fat deposits of songbirds. *J. Field. Ornithol.* 64: 246–255.
- Karlsson, L., Persson, K., Pettersson, J. & Walinder, G. 1988. Fat-weight relationships and migratory strategies in the Robin *Erithacus rubecula* at two stop-over sites in south Sweden. *Ringing & Migration* 9: 160–168.
- Klaassen, M. & Biebach, H. 1994. Energetics of fattening and starvation in the long-distance migratory garden warbler, *Sylvia borin*, during the migratory phase. *J. Comp. Physiol. B* 164: 362–371.
- Lindström, Å. & Piersma, T. 1993. Mass changes in migrating birds: the evidence for fat and protein storage re-examined. *Ibis* 135: 70–78.
- Loria, D. E. & Moore, F. R. 1990. Energy demands of migration in red-eyed vireos, *Vireo olivaceus*. *Behav. Ecol.* 1: 24–35.
- Marsh, R. L. 1981. Catabolic enzyme activities in relation to premigratory fattening and muscle hypertrophy in the Gray Catbird (*Dumetella carolinensis*). *J. Comp. Physiol.* 141: 417–423.
- Marsh, R. L. 1983. Adaptations of the Gray Catbird (*Dumetella carolinensis*) to long distance migration: energy stores and substrate concentrations in plasma. *Auk* 100: 170–179.
- Marsh, R. L. 1984. Adaptations of the Gray Catbird (*Dumetella carolinensis*) to long distance migration: flight muscle hypertrophy associated with elevated body mass. *Physiol. Zool.* 57: 105–117.
- Moore, F. R. & Kerlinger, P. 1987. Stopover and fat deposition by North American wood-warblers (*Parulinae*) following spring migration over the Gulf of Mexico. *Oecologia* (Berlin) 74: 47–54.
- Moreau, R. E. 1972. *The Palaearctic-African bird migration systems*. Academic Press, London.
- Pennycuik, C. J. 1975. Mechanics of flight. In: *Avian Biology* Vol. 5 (ed. D. S. Farner, J. R. King & K. C. Parks), pp. 1–75. Academic Press, New York.
- Pettersson, J. & Hasselquist, D. 1985. Fat deposition and

- migration capacity of Robins *Erithacus rubecula* and Goldcrest *Regulus regulus* at Ottenby, Sweden. *Ringing & Migration* 6: 66–76.
- Rogers, C. M. 1991. An evaluation of the method of estimating body fat in birds by quantifying visible subcutaneous fat. *J. Field. Ornithol.* 62: 349–356.
- Svensson, L. 1984. *Identification guide to European Passerines*. 3rd ed. Stockholm.
- Åkesson, S., Karlsson, L., Pettersson, J. & Walinder, G. 1991. Body composition and migration strategies: a comparison between Robins *Erithacus rubecula* from two stop-over sites in Sweden. *Vogelwarte* 36: 188–195.

Sammanfattning

Korrelation mellan visuellt fettindex och verklig fetthalt hos lövsångare Phylloscopus trochilus

Flyttfåglar delar normalt upp sin flyttningsresa i flygetapper i riktning mot destinationen och däremellan längre eller kortare rastningsperioder för bränsleupplagring. Flygbränslet består till största delen av fett, som lagras på kroppen. Detta fett kan ses under huden på fågelns buk om man försiktigt blåser undan fjädrarna. Vid studier av flyttfåglars rastningsekologi utgör klassificering av fettmängd tillsammans med vägning och mätning av fågelns storlek (ving- eller tarslängd) den information som rutinmässigt registreras av ringmärkare. Men hur väl representerar den visuella fettskalan den verkliga mängden fett som fågeln har? Detta kan bara tillförlitligt undersökas på döda fåglar genom att på kemisk väg extrahera det inlagrade fett. I denna studie jämför vi den s.k. visuella fettskalan med extraherad fettmängd hos lövsångare *Phylloscopus*

trochilus insamlade under vår- och höstflyttning vid Ottenby, Öland. Fåglarna samlades in för analyser av muskelmorfologi hos flyttfåglar, vilket gav oss tillfälle att använda fågelkropparna för fettextraktion. Fåglarna valdes så att individer med fettklass 1–5 blev representerade i materialet. Hos lövsångare under både vår- och höstflyttning förelåg en signifikant positiv korrelation mellan extraherad mängd (massa) fett och visuellt klassificerad fettmängd (Fig. 1). Materialet uppvisade likaså en signifikant positiv korrelation mellan extraherad fettmängd och total kroppsmassa (Fig. 2). En fågels totala kroppsmassa kan bero av en rad faktorer, t. ex. storlek (här representerad av vinglängd), vatteninnehåll, fett- och muskelmassa. För att undersöka vilka faktorer som bäst förklarar variationen hos den totala kroppsmassan gjorde vi en multipel regressionsanalys med total kroppsmassa som beroende variabel. Hos fåglar fångade på våren visade det sig att vattenmängd bäst förklarade variationen i total kroppsmassa, följt av total massa extraherat fett, fettfri torrmasa (exklusive flygmuskler) samt fettfri torrmasa av flygmuskulerna. Mönstret var likartat hos fåglar fångade på hösten, men totala massan extraherat fett bytte plats med vattenmängd som den dominerande faktorn. Vinglängd kom inte med i modellen som att signifikant förklara variation i total kroppsvikt. Det var dock en signifikant positiv korrelation mellan fettfri torrmasa och vinglängd både hos vår- och höstfåglar.

Sammanfattningsvis fann vi ett tydligt samband mellan visuellt klassificerad fettmängd och verklig fettmängd hos lövsångare. Den visuella metoden är alltså ett värdefullt hjälpmedel när det gäller att bedöma hur fet en fågel är eller om en individ lagrar upp fett mellan upprepade kontroller på en rastplats.

NATURBOKHANDELN

*SOF:s egen butik
för handkikare, tubkikare, stativ,
fågelböcker m.m.*

Medlemsrabatter!

Restaurang, kafé, pub

Besök: Stenåsa på Öland

Katalogbeställning:

Tel: 0485-441 48

Fax: 0485-441 42

Stopover and fat accumulation in passerine birds in autumn at Ottenby, southeastern Sweden

SUSANNE ÅKESSON, ANDERS HEDENSTRÖM & DENNIS HASSELQUIST

Abstract

Stopover duration and fat accumulation were studied during autumn migration at two sites near Ottenby, Öland, southeastern Sweden in 1985 and 1986. The species are Thrush Nightingale, Barred Warbler, Lesser Whitethroat, Whitethroat, Willow Warbler and Red-backed Shrike. We captured the birds in mistnets between 10 July and 20 August and recorded visually the fat class and measured the body mass. Post juvenile moult was scored on juvenile birds. In several of the species fat class and body mass increased with day of season (Thrush Nightingale, Barred Warbler and Whitethroat), while in the Lesser Whitethroat

there was a reduction in fat class and body mass with day of season. Recaptures revealed that the highest daily increase in body mass was 2.7% in a Willow Warbler and a Red-backed Shrike, while a Barred Warbler showed a maximum daily body mass increase of 2.4%. The duration of stopover in migrants varied between 2 and 7 days.

Susanne Åkesson, Anders Hedenström & Dennis Hasselquist, Department of Ecology, Ecology Building, S-223 62 Lund, Sweden

Introduction

The process of migration in birds is typically divided in periods of energy accumulation and flights in the preferred migratory direction. The rate of energy accumulation is usually much less than the rate of energy consumption during flight. Since the amount of energy accumulated at stopovers and the energy discharged during flights must balance, the main proportion of the time spent on migration is spent at stopovers. In some species, like in many shorebirds, the stopover sites are well defined sites along the migration route and the birds undertake long-distance flights between them (Piersma & Jukema 1990, Gudmundsson et al. 1991). However, for many passerines suitable stopover sites are abundant along the migration route and the migration of a population may rather be characterised as a continuous flow through the landscape towards the migration goal. It is the latter group of birds that we are concerned with in this paper.

The aim of the present study was to estimate fuel accumulation rate and stopover length during autumn migration in some passerine species. Our data are entirely observational and should be regarded as baseline data of the species' natural behaviour when

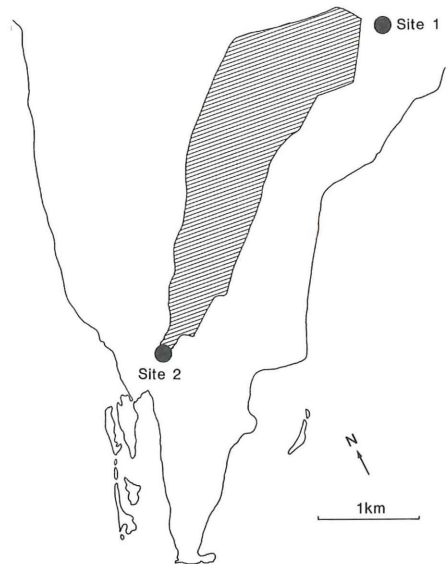


Fig.1. Map showing the Ottenby area with the study sites (1 and 2). Ottenby lund is shown as shadowed area.

Karta över Ottenbyområdet med de två studieplatserna. Ottenby lund markeras av det skuggade området.

Table 1. Mean fat class (7-grade scale for visual fat classification, see Pettersson & Hasselquist 1985) and mean mass (in g) at capture for juveniles (JUV 1=total number of juveniles, JUV 2=only juveniles classified within moult score 5 and 6) and adults in the different species, respectively. Standard deviation (SD), range and number of birds (N) are given.

För respektive art anges medelfettklass (enligt en 7-gradig skala för visuell klassificering av fett, se Pettersson & Hasselquist 1985) och medelvikt vid fångstillfället för juvenila (JUV 1=totala antalet juveniler; JUV 2=juveniler inom pullstadium 5 och 6) och adulta fåglar. Standardavvikelsen (SD), spridningen (Range) och antalet individer (N) anges för respektive grupp.

Species Art	Age Ålder	Fat class Fettklass				Mass (g) Vikt (g)			
		Mean Medel	SD	Range Spridning	N	Mean Medel	SD	Range Spridning	N
Thrush Nightingale <i>Näktergal</i>	JUV 1	3.3	1.4	1–6	152	28.4	2.0	20.1–31.0	151
	JUV 2	3.9	1.3	1–6	93	25.2	2.0	21.9–31.0	93
	AD	2.9	1.4	1–5	9	24.1	2.2	21.7–28.3	8
Barred Warbler <i>Höksångare</i>	JUV 1	2.7	1.4	1–6	92	24.3	2.1	21.0–32.5	92
	JUV 2	3.5	1.6	1–6	31	24.9	2.6	22.2–32.5	31
	AD	2.9	1.6	0–6	23	24.6	2.0	21.8–28.5	23
Lesser Whitethroat <i>Årtsångare</i>	JUV 1	3.7	1.3	1–6	180	12.0	0.9	9.7–14.6	180
	JUV 2	3.9	1.2	1–6	129	12.1	0.8	10.3–14.5	129
	AD	3.0	0.6	2–4	6	12.0	0.7	11.2–12.8	5
Whitethroat <i>Törnsångare</i>	JUV 1	2.4	1.5	0–6	260	14.8	1.1	12.4–18.9	260
	JUV 2	4.6	1.2	2–6	49	16.0	1.4	13.5–18.9	49
	AD	1.8	1.1	0–5	34	14.1	0.8	12.6–16.2	34
Willow Warbler <i>Lövsångare</i>	JUV 1	1.9	1.1	0–6	246	8.2	0.7	6.7–10.3	246
	JUV 2	2.6	1.1	1–6	81	8.2	0.7	6.8–10.3	81
	AD	1.8	1.3	0–3	5	8.0	1.1	6.7–9.3	5
Red-backed Shrike <i>Törnskata</i>	JUV 1	2.4	1.2	0–6	193	28.1	1.8	23.3–34.9	189
	JUV 2	2.8	1.3	0–6	106	28.2	2.0	23.3–34.9	105
	AD	3.3	1.5	1–5	33	29.4	2.5	23.2–34.6	32

preparing for their first autumn migratory flight or when at stopover during the early phase of autumn migration. Our study site was on southern Öland, in southeastern Sweden. The study species were Thrush Nightingale *Luscinia luscinia*, Barred Warbler *Sylvianisoria*, Lesser Whitethroat *S. curruca*, White-throat *S. communis*, Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* and Red-backed Shrike *Lanius collurio*.

Methods

We captured post-breeding and migrating passerines with mist nets at two sites at the edge of Ottenby lund, a luxurious deciduous forest (Fig. 1). One of the sites was Klockarängen, situated in the north-eastern part of the area (site 1), while the other was Skogsudden, situated at the southwestern tip of Ottenby lund (site 2). The two sites are only 6 km and 2 km north of the southernmost point of Öland, where Ottenby Bird Observatory (56°12'N, 16°

24'E) is situated. The field work was carried out between 10 July and 20 August in 1985 and 1986. The habitat at both sites is characterised by high grass meadows with bushes of *Prunus*, *Crataegus*, *Rubus* and *Juniperus*.

Netting was carried out from dawn until about 11.00 hours. Birds were aged and sexed according to criteria described in Williamson (1968), Schmidt (1981) and Svensson (1984). We measured wing length (method 3; Svensson 1984), body mass to the nearest 0.1 g and scored visual subcutaneous fat according to a seven grade scale (Pettersson & Hasselquist 1985). Post-juvenile moult was scored on a six grade scale (Bensch & Lindström 1992). The same set of data was taken again on all birds recaptured after the day of first capture.

In statistical analyses we assigned 1 July as day 1. For significance tests of correlation coefficients the degrees of freedom are based on n-values as given in Table 1.

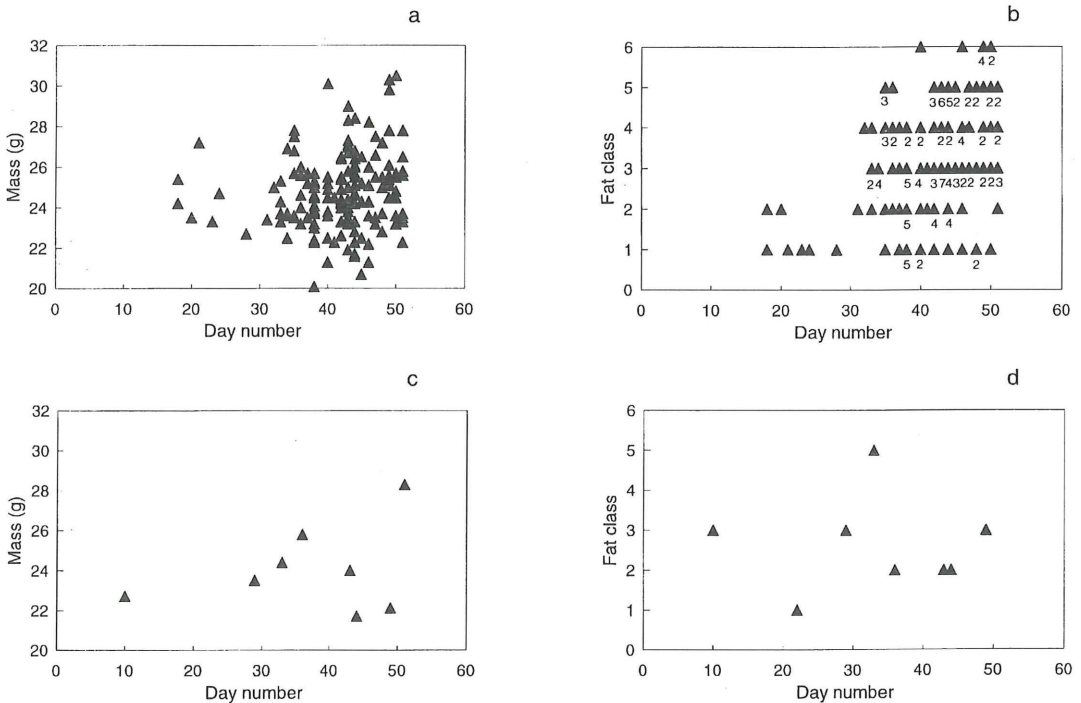


Fig. 2a–d. Body mass (g) and fat class (0–6) of juvenile (a and b, respectively; $n=257$) and adult ($n=39$) Thrush Nightingales (c and d) in relation to day of season caught between 10 July until 20 August in 1985 and 1986. Both captures and recaptures are included in the figure. Day number 1 corresponds to 1 July.

Vikt (g) och fettklass (0–6) för juvenila (a och b; $n=257$) och adulta ($n=39$) näktergalar (c och d) fångade i Ottenby lund under perioden 10 juli till 20 augusti 1985 och 1986. Uppgifter från förstagsångsfångade fåglar samt kontrollerade individer är inkluderade i figuren. Dag 1 representerar 1 juli.

Results

The overall patterns of body mass and fat class were similar at site 1 and site 2. Therefore, in the following presentation we pooled the data for the two sites. Mean mass and mean visually classified fat content for adult and juvenile birds are given for each species in Table 1. Since moult may affect fat deposition, we have also calculated mean fat and body mass for juvenile birds in their latest stages of post-juvenile body moult (scores 5 and 6; Table 1).

Overall pattern

Thrush Nightingale. In juveniles there was a significant increase in mass and fat class throughout the season (Fig. 2a and b), while for adults neither mass nor fat class showed significant correlations with day of season (Fig. 2c and d, significance levels and correlation coefficients are given in Table 2). Considering only juveniles of body moult score 5 and 6, there was a significant correlation between fat class

and day of season, while the relationship between body mass and day of season tended to be significant (Table 2). The first juvenile caught in fat class 6 (highest score) was captured on 9 August. Obviously some individuals become very fat and substantially increase in body mass, especially towards the end of the study period (Fig. 2).

Barred Warbler. In both age groups there was a significant increase in body mass and fat class with season (Fig. 3a–d; Table 2). Considering only juveniles of body moult score 5 and 6, the relationship between body mass and day of season remained significant, while the relationship between fat class and day of season only tended to be significant (Table 2). The first birds with fat score 6 were captured on 2 August for juveniles and on 17 August for adults. The fattest and heaviest birds were captured towards the end of the study period.

Table 2. Coefficients of correlation between fat class (r_{fat}) or mass in g (r_{mass}) with day of season are given for adults (AD), all juveniles (JUV 1) and for juveniles in the two last stages of their post-juvenile body moult (scores 5 and 6; JUV 2) for the different bird species, respectively. Significance levels for the correlations are given *: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$, ***: $p < 0.001$.

*Korrelationskoefficienter för korrelationerna mellan fettklass (r_{fat}) eller vikt i gram (r_{mass}) med tid på säsongen är redovisade artvis för aduler (AD), samtliga juveniler (JUV1) och för juveniler i de senare två pullruggningsstadierna (5 och 6; JUV2). Då korrelationerna är signifikanta anges detta enligt följande signifikansnivåer: *: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$, ***: $p < 0.001$.*

Species Art	Age Ålder	r_{mass}	r_{fat}
Thrush Nightingale <i>Näktergal</i>	JUV 1	0.17*	0.39***
	JUV 2	0.20	0.22*
	AD	0.25	0.28
Barred Warbler <i>Höksångare</i>	JUV 1	0.20*	0.38***
	JUV 2	0.38*	0.34
	AD	0.57**	0.66***
Lesser Whitethroat <i>Årtsångare</i>	JUV 1	-0.16*	-0.19**
	JUV 2	-0.20*	-0.23**
	AD	0.015	0.26
Whitethroat <i>Törnsångare</i>	JUV 1	0.24***	0.41***
	JUV 2	0.24	0.52*
	AD	-0.0057	-0.24
Willow Warbler <i>Lövsångare</i>	JUV 1	0.035	0.42***
	JUV 2	0.13	0.06
	AD	0.99***	0.27
Red-backed Shrike <i>Törnskata</i>	JUV 1	0.08	0.19**
	JUV 2	0.10	0.01
	AD	0.15	0.24

Lesser Whitethroat. Throughout the period there was a significant decrease in mass and fat score for juveniles (Fig. 4a and b), but not for adults (Fig. 4c and d; Table 2). These negative relationships remained when including only juvenile birds of moult score 5 and 6 (Table 2). In adults the highest fat score was 4 and in juveniles the first bird with the highest fat score (6) was captured on 2 August. The main passage of juveniles seemed to appear later in the season in the Lesser Whitethroat than in the other species (cf. Fig. 4 and Fig. 2–3, 5–7).

Whitethroat. There was a significant increase in mass and fat class over the season for juveniles (Fig. 5a and b; Table 2). The corresponding correlations

for birds of moult score 5 and 6 were similar (Table 2). For adults the correlations between mass and fat with season were not significant (Fig. 5c and d; Table 2). In juveniles the earliest bird with the highest fat score (6) was captured on 11 August. In adults the fattest bird belonged to fat class 5 and was caught on 19 July.

Willow Warbler. In juveniles the correlation between body mass and day of season was not significant (Fig 6a; Table 2). However, there was a significant increase in fat class throughout the study period (Fig. 6b; Table 2). Among birds in the late stages of post-juvenile moult (moult score 5 and 6) the correlations were not significant (Table 2). In adults body mass increased significantly with day of season (Fig. 6c; Table 2), while there was no significant correlation between fat class and day of season (Fig. 6d; Table 2). One juvenile bird in fat class 6 was captured on 20 August.

Red-backed Shrike. The correlation between body mass and day of season was not significant for juveniles (Fig. 7a; Table 2), but the fat score increased throughout the period (Fig. 7b; Table 2). Including only birds of post-juvenile moult score 5 and 6 resulted in non-significant correlations (Table 2). In adults there was no significant correlation between mass or fat score with time of season (Fig. 7c and d; Table 2). The first juvenile Red-backed Shrike with fat score 6 was captured on 4 August.

Recaptures

Recaptures of birds staying in the area may give information on how much and how fast individual birds put on fuel in terms of body mass and visual fat class. The data on fat class and body mass changes in birds recaptured at least one day after first capture showed no clear pattern (Table 3). Mean daily changes of fat class as well as mean daily mass changes (related to mass at first capture) did not differ significantly from zero in any of the species except in juvenile Whitethroats, which showed a significant decrease in both measures (Table 3). However, the sample sizes were small in most cases which might explain the non-significant and rather confused pattern.

The highest individual daily increases in body mass recorded were 2.7% (body mass increase of mass at first capture) for a juvenile Willow Warbler, 2.7% for a juvenile Red-backed Shrike and 2.4% for an adult Barred Warbler.

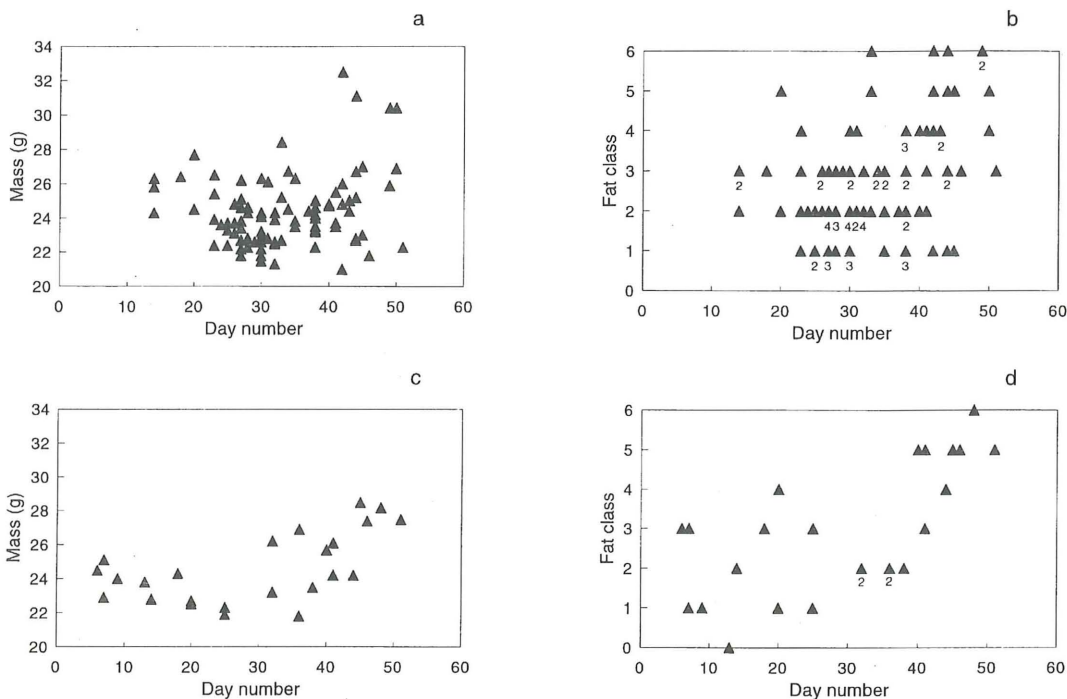


Fig. 3a–d. Body mass (g) and fat class (0–6) in relation to day of season for juvenile (a and b, respectively; $n=93$) and adult ($n=24$) Barred Warblers (c and d), respectively. For further information see Fig. 2.

Vikt (g) och fettklass (0–6) för juvenila (a och b; $n=93$) och adulta ($n=24$) höksångare (c och d). För vidare information se Fig. 2.

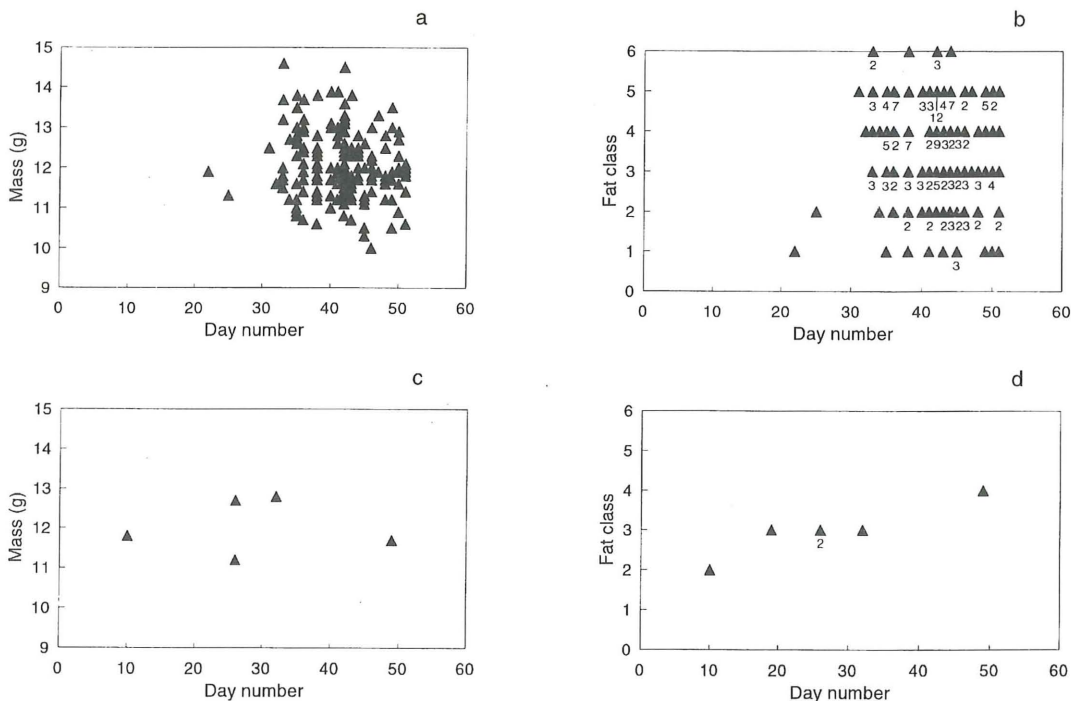


Fig. 4a–d. Body mass (g) and fat class (0–6) in relation to day of season for juvenile (a and b, respectively; $n=181$) and adult ($n=6$) Lesser Whitethroats (c and d), respectively. For further information see Fig. 2.

Vikt (g) och fettklass (0–6) för juvenila (a och b; $n=181$) och adulta ($n=6$) ärtsångare (c och d). För vidare information se Fig. 2.

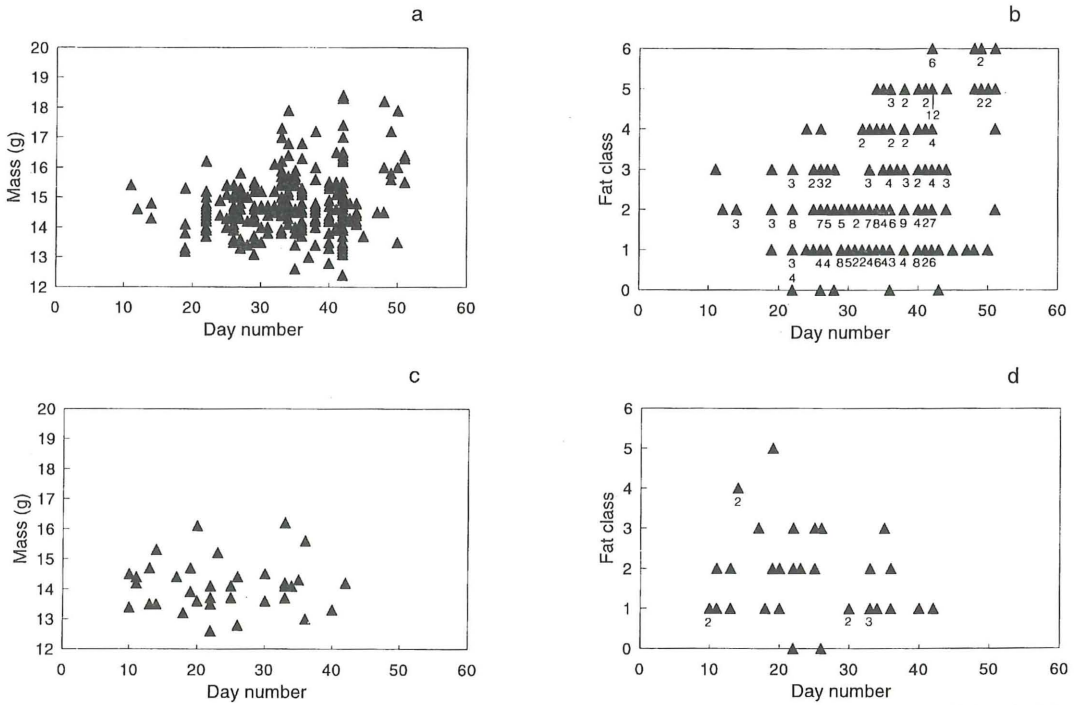


Fig. 5a–d. Body mass (g) and fat class (0–6) in relation to day of season for juvenile (a and b, respectively; n= 257) and adult (n= 39) Whitethroats (c and d), respectively. For further information see Fig. 2.

Vikt (g) och fettclass (0–6) för juvenila (a och b; n=257) och adulta (n=39) törnsångare (c och d). För vidare information se Fig. 2.

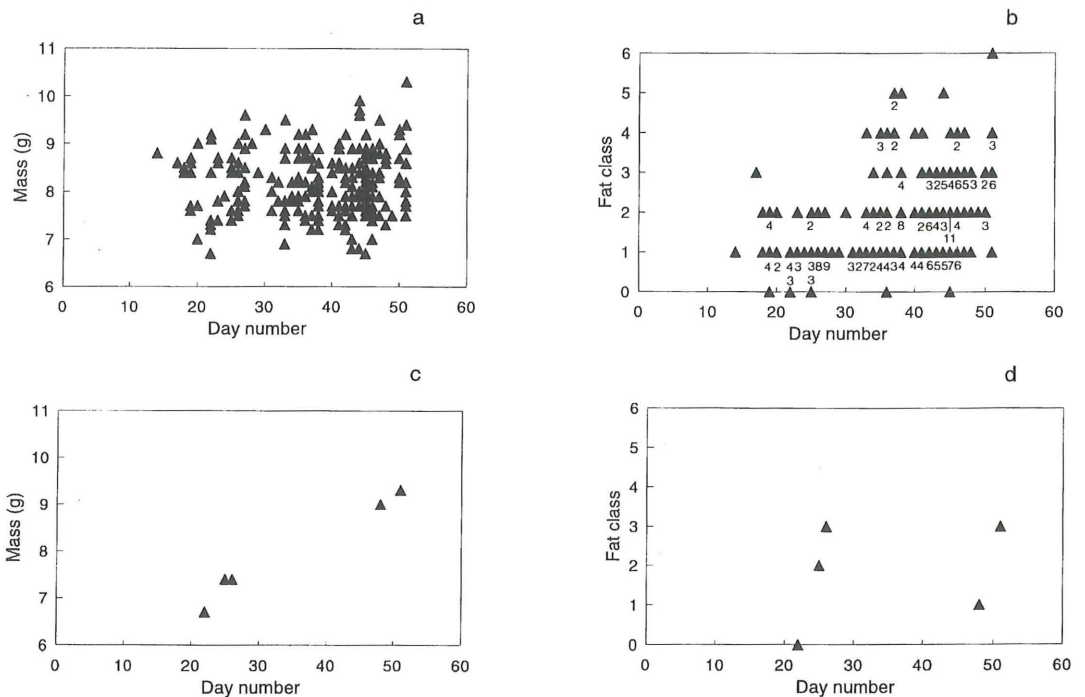


Fig. 6a–d. Body mass (g) and fat class (0–6) in relation to day of season for juvenile (a and b, respectively; n= 247) and adult (n= 5) Willow Warblers (c and d), respectively. For further information see Fig. 2.

Vikt (g) och fettclass (0–6) för juvenila (a och b; n= 247) och adulta (n= 5) lövsångare (c och d). För vidare information se Fig. 2.

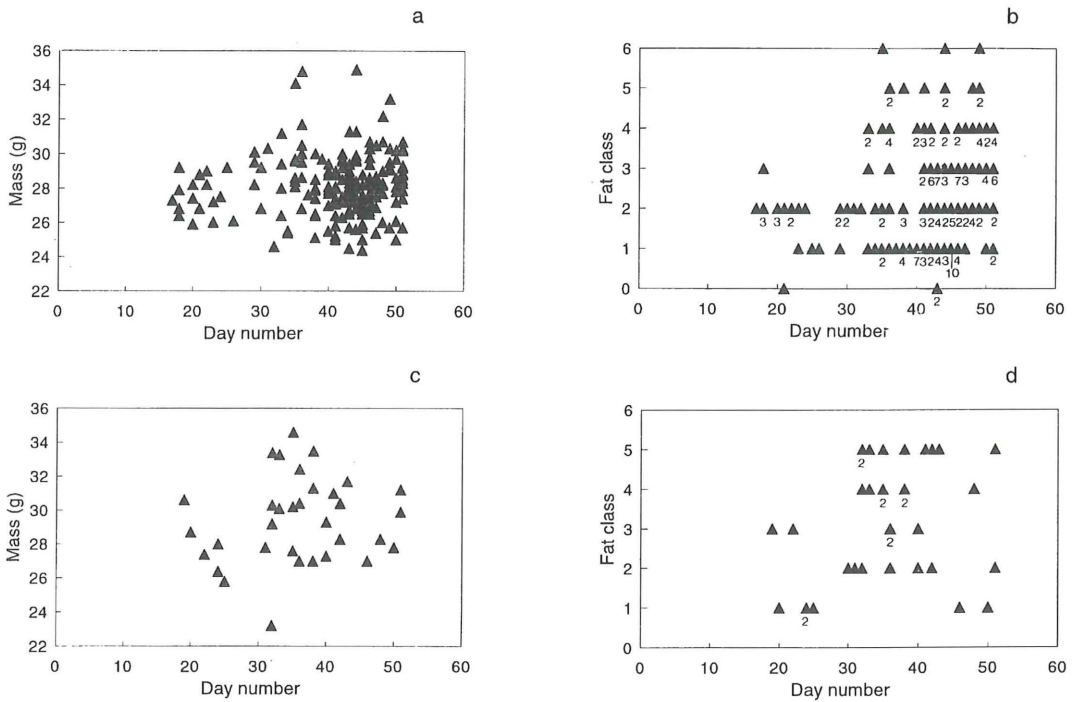


Fig. 7a–d. Body mass (g) and fat class (0–6) in relation to day of season for juvenile (a and b, respectively; n= 188) and adult (n= 34) Red-backed Shrikes (c and d), respectively. For further information see Fig. 2.

Vikt (g) och fettklass (0–6) för juvenila (a och b; n= 188) och adulta (n= 34) törnskator (c och d). För vidare information se Fig. 2.

Table 3. Daily fat class change and daily body mass change (calculated as percentual change of mass when first captured per day) in birds recaptured at least one day after first capture at sites 1 and 2. Statistical analyses were made using t-tests and the significance level is denoted as *=P<0.05, **P<0.01.

Daglig förändring i fettklass och kroppsvikt (beräknad som procentuell ändring i vikt från första vikt per dag) för fåglar som återfångats minst en dag efter första fångst vid plats 1 och 2. Signifikanta korrelationer markeras med *= P<0.05, **= P<0.01.

Species Art	Age Ålder	Fat class change Ändring i fettklass	SD	Mass change (%) Viktändring (%)	SD	N
Thrush Nightingale	AD	0.35	0.21	0.66	0.42	2
Näktergal	JUV	-0.013	0.84	-0.34	1.56	10
Barred Warbler	AD	0.12	0.31	0.96	1.29	3
Höksångare	JUV	0.02	0.40	0.05	1.25	19
Lesser Whitethroat	AD	0.00	–	–	–	1
Årtsångare	JUV	-0.33	0.58	-1.40	2.11	3
Whitethroat	AD	0.06	0.13	0.13	0.16	7
Törnsångare	JUV	-0.07**	0.15	-0.39*	0.92	35
Willow Warbler	AD	–	–	–	–	–
Lövsångare	JUV	-0.06	0.31	0.37	1.66	4
Red-backed Shrike	AD	-1.5	–	-0.88	–	1
Törnskata	JUV	0.12	0.42	-0.56	1.87	18

Table 4. Percent of ringed birds recaptured at least one day after first capture at site 1 and 2. Numbers of recaptured and ringed birds at the respective site are denoted within parentheses.

Proportionen ringmärkta fåglar som återfångats åtminstone en dag efter första fångstillfället (i procent) vid plats 1 och 2. Antal kontroller och ringmärkta fåglar vid respektive plats är angivna inom parentes.

Species Art	Age Ålder	Site 1 Plats 1	Site 2 Plats 2
Thrush Nightingale	AD	0 (0/2)	50 (2/4)
<i>Näktergal</i>	JUV	11 (9/79)	1.6 (1/61)
Barred Warbler	AD	11 (3/26)	0 (0/4)
<i>Höksångare</i>	JUV	43 (18/42)	5.9 (1/17)
Lesser Whitethroat	AD	– (0/0)	2.5 (2/80)
<i>Ärtsångare</i>	JUV	1.0 (1/98)	2.5 (2/80)
Whitethroat	AD	40 (2/5)	36 (5/14)
<i>Törmsångare</i>	JUV	11 (14/132)	16 (22/134)
Willow Warbler	AD	0 (0/4)	0 (0/1)
<i>Lövsångare</i>	JUV	2.1 (3/143)	1.0 (1/102)
Red-backed Shrike	AD	6.2 (1/16)	0 (0/17)
<i>Törnskata</i>	JUV	11 (14/123)	8.5 (4/47)

Daily change in fat class and daily change in body mass were positively correlated in juvenile Barred Warblers ($r=0.79$; $P<0.001$) and in juvenile Lesser Whitethroats ($r=1.0$; $P<0.01$), while the other species and age categories showed non-significant positive or negative correlations coefficients.

Length of stopover varied between 1 and 31 days with median lengths of stopover varying between 2 days for Willow Warblers and 7 days for Barred Warblers, being 4–5 days for the other species. The bird staying for 31 days was an adult Barred Warbler breeding in the area.

The proportional numbers of birds recaptured at least one day after first capture at the two sites are shown in Table 4. Age related differences in recapture frequency emerged in the Barred Warbler, where juveniles were more often recaptured than adults ($\chi^2=4.14$, $df=1$, $P<0.05$), while in the Whitethroat adults were more likely to be recaptured than juveniles ($\chi^2=5.81$, $df=1$, $P<0.05$).

Discussion

The results of this study clearly revealed a body mass increase with the course of the season for juvenile Thrush Nightingales and Barred Warblers. This increase was associated with increases in fat scores in these species. Fat score also increased with

day of season for juvenile Whitethroats, Willow Warblers and Red-backed Shrikes. In juvenile Lesser Whitethroats there was a significant decrease in fat class with day of season. When including only birds with moult scores 5 and 6 in the analyses (corresponding to almost completed and completed post-juvenile moult, respectively), the patterns remained quite the same when including all juvenile birds. Among adult birds the sample sizes were substantially smaller than for juveniles, but the general trend with increasing body mass and fat class with the progress of the season was indicated.

Migratory birds are known to accumulate large amounts of fat just prior to the crossing of ecological barriers such as seas or deserts (body mass may increase by up to 100% due to fat accumulation), but when migrating over more benign areas they usually show low or moderate fat reserves (e.g. Alerstam 1990). In this perspective it could be interesting to compare body mass data of our study on southern Öland with published data from some other localities. The mean body mass of the Barred Warbler on Öland was slightly higher than that reported during winter in Ethiopia, and the heaviest bird on Öland was heavier than the heaviest spring migrating bird in Ethiopia (28 g; Ash 1994). For the Lesser Whitethroat the mean body mass was somewhat higher on Öland than during winter in Ethiopia (mean September–February: 11.3 g; Ash 1994). However, during spring migration in Ethiopia Lesser Whitethroats showed higher body masses (about 15% above winter mean body mass) with a maximum of 18.3 g (Ash 1994). Whitethroats have been studied in autumn at a site only about 120 km north of our study site (Larsson 1988). These birds showed slightly higher mean body mass (15.7 g) than on Öland and a substantially higher recapture frequency (31%), which indicates that they were using the site for fuel accumulation to a higher extent as compared to our study site. In England, Whitethroats showed no body mass change during moult, but thereafter body mass increased by 30% with masses up to 22 g (Boddy 1983). Whitethroats preparing for spring migration in Ethiopia also showed substantial body mass increases (mean of 4 birds caught in May: 20.7 g; Ash 1994). Finally, Willow Warblers and Red-backed Shrikes showed low and moderate body masses on Öland. However, maximum masses recorded for Red-backed Shrikes (35 g) are of equal magnitude as for birds preparing to cross the Sahara (Moreau 1969, Pearson 1970). To conclude this comparison, we note that most species on southern Öland show low to moderate mean fat loads and

body masses. Individuals of Thrush Nightingale, Barred Warbler and Red-backed Shrike may show very high body masses. This might be associated with a more southerly to southeasterly migration direction in these species involving an immediate flight across the Baltic Sea, while the other species (except the enigmatic Lesser Whitethroat) mainly migrate towards southwest over land.

When tracking what happened with respect to body mass and fat class to birds trapped more than once, a less clear picture emerged. This seems strange since an increase of mass and fat within the population should be reflected also by individuals fattening up. One explanation could be that we have a sequential passage of different populations with different characteristic fat levels and masses, and individual birds staying in the area and failing to accumulate fat. However, we think this is an unlikely explanation since we know from ringing that many birds of the study species breed in the area. Some individuals stayed in the area for more than three weeks and the birds recaptured after a longer stay generally showed a positive change in fat class. That birds arriving at a stopover first lose mass and then start to gain mass is a well known phenomenon (e.g. Mascher 1966, Mehlum 1983, Hansson & Pettersson 1989). This can be due to the time lag after arrival before the bird obtains access to a feeding territory (Rappole & Warner 1976, Bibby & Green 1980, Carpenter et al. 1983) or unfamiliarity with a new site (Hansson & Pettersson 1989). However, this can hardly be the explanation for the locally breeding birds losing mass or gaining mass very slowly. An alternative explanation which may apply to these birds is the possible trauma and associated mass decrease that they experience from being caught and handled.

Alerstam & Lindström (1990) compiled data on body mass gain rates for a sample of passerine species and found a median value of 2.4% (daily mass increase of lean body mass), which is similar to our maximum recordings of rate of mass gain. A Bluethroat held in captivity gained 4.5% of its lean body mass per day (Kvist et al. 1993), probably showing the limit of the potential capacity of gaining fuel. However, Bluethroats at stopovers in the field seem to gain mass at a much lower rate (Lindström & Hasselquist 1989, Ellegren 1991, Lindström & Alerstam 1992). The retrapped birds in this study showed very small mass gains or even mass losses as found for the Whitethroat (Table 3). A plausible explanation to the slight mass and fat gain in adults is that these birds undergo their major annual moult during the actual period, which is an energetically

very costly activity (Lindström et al. 1993). Also juvenile birds undertake a partial body moult including body feathers during the period of study (cf. Norman 1990), which might be a reason for the relatively modest rates of fat accumulation also among juveniles.

Acknowledgements

We are very grateful to all those ringers and assistants who made much of the fieldwork of this study. We are most grateful for comments on an earlier version of the manuscript by Åke Lindström and an anonymous referee. Financial support was given by Axel Buchts foundation. This is report no. 152 from Ottenby Bird Observatory.

References

- Alerstam, T. 1990. *Bird Migration*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Alerstam, T. & Lindström, Å. 1990. Optimal bird migration: the relative importance of time, energy and safety. Pp. 331–351 in *Bird Migration: The Physiology and Ecophysiology* (Gwinner, E. ed). Springer, Berlin.
- Ash, J. 1994. Weights of migrant Palaearctic *Sylvia* warblers in Ethiopia. *Scopus* 17: 119–123.
- Bensch, S. & Lindström, Å. 1992. The age of young Willow Warblers *Phylloscopus trochilus* estimated from different stages of post-juvenile moult. *Ornis Svecica* 2: 23–28.
- Bibby, C. J. & Green, R. E. 1980. Foraging behaviour of migrant pied flycatchers, *Ficedula hypoleuca*, on temporary territories. *J. Anim. Ecol.* 49: 507–521.
- Boddy, M. 1983. Factors influencing timing of autumn dispersal or migration in first-year Dunnocks and Whitethroats. *Bird Study* 30: 39–46.
- Carpenter, F. L., Paton, D. C. & Hixon, M. A. 1983. Weight gain and adjustment of feeding territory size in migrant hummingbirds. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 80: 7259–7263.
- Ellegren, H. 1991. Stopover ecology of autumn migrating Bluethroats *Luscinia s. svecica* in relation to age and sex. *Ornis Scand.* 22: 340–348.
- Gudmundsson, G. A., Lindström, Å. & Alerstam, T. 1991. Optimal fat loads and long-distance flights by migrating knots *Calidris canutus*, sanderlings *C. alba* and turnstones *Arenaria interpres*. *Ibis* 133: 140–152.
- Hansson, M. & Pettersson, J. 1989. Competition and fat deposition in Goldcrests (*Regulus regulus*) at a migration stop-over site. *Vogelwarte* 35: 21–31.
- Kvist, A., Lindström, Å. & Tulp, I. 1993. Excessive migratory fattening in a captive Bluethroat *Luscinia s. svecica*. *Ornis Svecica* 3: 161–164.
- Larsson, T. 1988. Ringmärkning på en nedlagd sotpipp – en presentation av ett projekt med exemplet törnsångare. *Ringinform* 11: 2–7. (In Swedish)
- Lindström, Å. & Alerstam, T. 1992. Optimal fat loads in migrating birds: a test of the time-minimization hypothesis. *Am. Nat.* 140: 477–491.

- Lindström, Å. & Hasselquist, D. 1989. Why feed Bluethroats with mealworms? *Roskarlen* 11: 8–16 (In Swedish)
- Lindström, Å., Visser, G. H. & Daan, S. 1993. The energetic cost of feather synthesis is proportional to basal metabolic rate. *Physiol. Zool.* 66: 490–510.
- Mascher, J. W. 1966. Weight variations in resting Dunlins (*Calidris a. alpina*) on autumn migration in Sweden. *Bird-Banding* 37: 1–34.
- Mehlum, F. 1983. Weight changes in migrating Robins *Erithacus rubecula* during stop-over at the island of Store Faerder, Outer Oslofjord, Norway. *Fauna norv. Ser. C, Cinclus* 6: 57–61.
- Moreau, R. E. 1969. Comparative weights of some trans-Saharan migrants at intermediate points. *Ibis* 111: 621–624.
- Norman, S. C. 1990. A comparative study of post-juvenile moult in four species of *Sylvia* warblers. *Ring. & Migr.* 11: 12–22.
- Pearson, D. J. 1970. Weights of red-backed shrikes on autumn passage in Uganda. *Ibis* 112: 114–115.
- Pettersson, J. & Hasselquist, D. 1985. Fat deposition and migratory capacity of Robins *Erithacus rubecula* and Goldcrests *Regulus regulus* at Ottenby, Sweden. *Ring. & Migr.* 6: 66–76.
- Piersma, T. & Jukema, J. 1990. Budgeting the flight of a long-distance migrant: changes in nutrient reserve levels of Bar-tailed Godwits at successive spring staging sites. *Ardea* 78: 315–337.
- Rappole, J. H. & Warner, D. W. 1976. Relationships between behaviour, physiology and weather in avian transients at a migration stopover site. *Oecologia* 26: 193–212.
- Schmidt, E. 1981. Die Sperbergrasmücke *Sylvia nisoria*. Neue Brehm Bücherei No. 542. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt.
- Svensson, L. 1984. *Identification Guide to European Passerines*. 3rd ed. L. Svensson, Stockholm.
- Williamson, K. 1968. Identification for ringers 3. The Genus *Sylvia*. British Trust for Ornithology, Tring.

Sammanfattning

Rastning och fettpålagring hos tättingar i Ottenby, sydöstra Sverige.

Fåglars flyttning består dels av perioder då flygbränsle, främst i form av fett, lagras i/på kroppen på rastplatser och dels av flygperioder då fåglarna omsätter sina bränslereserver för att transportera sig i riktning mot flyttningsmålet. I allmänhet spenderar fåglarna en längre tidsperiod på rastplatser relativt flygtiden, eftersom det tar längre tid att lagra på sig fett än att konsumera det under flygning. I den här studien presenterar vi data på fettklass, vikt och rastningstidens längd under höstflyttningen för några arter tättingar. Våra data utgörs av observationer av naturligt flyttande fåglar som infångats på rastplatser innan de ger sig av på sin höstflyttning. Undersökningen genomfördes vid Ottenby lund på Södra Öland där vi studerat följande arter: näktergal

Luscinia luscinia, höksångare *Sylvia nisoria*, ärtsångare *S. curruca*, törnsångare *S. communis*, lövsångare *Phylloscopus trochilus* och törnskata *Lanius collurio*.

Metoder

Vi fångade fåglarna efter avslutad häckning och under flyttningen med hjälp av slöjnat vid två platser i kanten av Ottenby lund, som är en rik lövskogsbiotop. Klockarängen (plats 1, se Fig. 1) är belägen i nordöstra delen av studieområdet, medan den andra fångstplatsen (Skogsudden, plats 2, se Fig. 1) ligger vid den sydvästra spetsen av Ottenby lund ungefär 2 km norr om Ölands södra udde och Ottenby Fågelstation (56°12'N, 16°24'E).

Fälтарbetet utfördes mellan 10 juli och 20 augusti under 1985 och 1986. Biotopen vid de två fångstplatserna (plats 1 och 2), karaktäriseras av högvuxen gräsmark med inslag av buskar av släktena *Prunus*, *Crataegus*, *Rubus* och *Juniperus*. Fågelfångst företogs från gryning till ungefär kl. 11.00. Fåglarna ålders- och könsbestämdes enligt kriterier i Williamson (1968), Schmidt (1981) och Svensson (1984). Vi mätte vinglängd till närmaste hel mm (metod 3, Svensson 1984), kroppsvikt till närmaste 0.1 g, uppskattade visuellt mängden fett enligt en sju-gradig skala (Pettersson & Hasselquist 1985) och klassificerade ungfåglarnas kroppsruggning enligt en sex-gradig skala (Bensch & Lindström 1992). Dessa mått upprepades på de individer som återfångades minst en dag efter första fångstillfället. I den statistiska analysen satte vi 1 juli som dag 1.

Resultat

Mönstret för kroppsvikt- och fettklassvariation var mycket likartat vid de två fångstplatserna, varför vi slagit samman materialet från dessa båda platser. Medelvärden för vikt och fettklass för de olika arterna och ålderskategorier presenteras i Tabell 1. Medelvärden för juvenila fåglars vikt och fettklass i ruggningsstadium 5–6 (nästan färdig och färdig kroppsruggning) presenteras likaså i Tabell 1.

Generellt mönster

Näktergal: För ungfåglar ökade vikt och fettklass hos de fångade individerna med säsongen (Fig. 2a och b, signifikansnivåer och korrelationskoefficienter anges i Tabell 2), medan för adulterna varken korrelationen mellan vikt eller fett och dag på säsongen var signifikant (Fig. 2c och d). Första ungfågeln i den högsta fettklassen fångades den 9 augusti.

Höksångare: Vikt och fettklass ökade signifikant under fångstperioden för både juveniler och aduler (Fig. 3a–d; Tabell 2). De första fåglarna med den högsta fettklassen fångades 2 augusti för juveniler och 17 augusti för aduler.

Ärtsångare: Under säsongen minskade vikt och fettklass signifikant för juveniler (Fig. 4a och b), men inte för aduler (Fig 4c och d; Tabell 2). Högsta fettklassen för aduler var endast klass fyra, medan den fetaste ungfågeln (klass 6) fångades den 2 augusti. Huvudpassagen av ungfåglar verkade ske senare på säsongen för ärtsångare jämfört med övriga arter.

Törnsångare: Fett och vikt ökade signifikant under fångstperioden för unga törnsångare (Fig. 5 a och b), men inte för adulta (Fig. 5c och d; Tabell 2). Den första ungfågeln med fettmängd motsvarande klass sex fångades 11 augusti, medan den fetaste adulten tillhörde fettklass fem.

Lövsångare: För ungfåglar ökade fettklass med dag på säsongen medan vikten inte ökade signifikant under perioden (Fig. 6a och b; Tabell 2). För adulta lövsångare var förhållandet omvänt då vikten ökade med säsongen och det fanns inte något samband mellan fettklass och tid under fångstperioden (Fig. 6c och d; Tabell 2). En ungfågel med fettklass sex fångades den 20 augusti.

Törnskata: Det var inte någon korrelation mellan vikt och dag på säsongen för juvenila törnskator, men fettmängden ökade i den senare halvan av perioden (Fig. 7a och b; Tabell 2). För aduler kunde inget samband mellan vikt eller fettklass och tid på säsongen konstateras (Fig. 7c och d; Tabell 2). Den första juvenila törnskatan tillhörande den högsta fettklassen (6) fångades den 4 augusti.

Återfångster

Uppgifter om förändring i fettklass eller kroppsvikt hos fåglar som kontrollerats minst en dag efter första fångstillfället gav inget klart mönster (Tabell 1). Medelförändring i vikt eller fettklass per dag, relativt första fångstdag skilde sig inte signifikant från noll för någon av studiearterna, med juvenila törnsångare som enda undantag och som uppvisade en signifikant minskning i båda måtten (Tabell 1).

Den högsta individuella dagliga ökningen i kroppsvikt var 2.7% (ökning av kroppsvikt relativt första fångstillfället) för en juvenil lövsångare, 2.7% för

en juvenil törnskata och 2.4% för en adult höksångare.

Daglig förändring av fettklass och kroppsvikt var positivt korrelerade för unga höksångare ($r=0.79$; $p<0.001$) samt för unga ärtsångare ($r=1.0$; $p<0.01$), medan övriga arter och ålderskategorier visade icke-signifikanta positiva eller negativa korrelationer.

Rastningstiden varierade mellan en och 31 dagar, med medianrastningslängd varierande mellan två dagar för lövsångare och sju dagar för höksångare, och mellan 4–5 dagar för övriga arter. De längsta rasttiderna härrör sannolikt från lokala häckfåglar i området.

Proportionen fåglar som återfångats åtminstone en dag efter första fångstillfället vid de båda platserna visas i Tabell 3. Unga höksångare återfångades oftare än adulta ($\chi^2=4.14$, $df=1$, $p<0.05$) medan motsatsen gällde för törnsångare ($\chi^2=5.81$, $df=1$, $p<0.05$).

Diskussion

Resultaten av studien visar tydligt att kroppsvikten och fettmängden ökade med säsongen för juvenila näktergalar och höksångare. Fettklass ökade under perioden även för juvenila törnsångare, lövsångare och törnskator. För juvenila ärtsångare minskade däremot fettklassen med dag på säsongen. Generellt fångades färre aduler jämfört med juveniler, men en tendens till ökande fettreserver och kroppsvikt kunde ändå konstateras.

Vid en jämförelse av vikter hos fåglarnas i denna studie med vikter rapporterade från andra platser fann vi i genomsnitt ganska låga eller måttliga vikter hos Ölandsfågeln. Det fanns dock undantag bland näktergal, höksångare och törnskata där åtminstone vissa individer uppvisar stora fettmängder och vikter, fullt jämförbara med värden registrerade hos fåglar av dessa arter som just skall flyga över Sahara.

En möjlig förklaring till att vi inte kunde se någon allmän tendens till ökning av vikt eller fettklass bland kontrollerna under perioden kan vara att fångstplatserna berörs av successivt passerande populationer, med olika typiska fett och vikt nivåer och att fåglarna misslyckas att lägga på sig fett i området. Vi anser dock att detta inte är en trolig förklaring, eftersom vi vet från ringmärkning att många av studiearterna häckar i området. Noterbart är dock att några individer stannade längre tid i området (>3 veckor) och fåglar som återfångades efter längre tid visade generellt en ökning i fettklass. Många fåglar ruggade under perioden vilket kan förklara de små eller obetydliga viktökningar, eftersom ruggning är en energikrävande process.

Inbjudan

till

Nordisk Fågelstationskonferens

Borgholm, Öland, 29–31 mars 1996

Ottenby Fågelstation, som 1996 firar 50-årsjubileum, har härmed nöjet bjuda in representanter för Nordens fågelstationer till Nordiska Fågelstationskonferensen 1996. Temat för konferensen är "Våra nordiska fåglars flyttvägar, flyttningsstrategier och övervintringskvarter". Konferensen kommer att avhållas på Strand Hotell i Borgholm. Pris för konferensen är SEK 1000 (helpension i dubbelrum samt exkursion). Antalet platser är begränsat till 80, varför vi preliminärt bara kan ta emot två deltagare från varje fågelstation. Anmäl Er därför så snart som möjligt, senast 1 oktober!

Skicka Er preliminära anmälan med namn, adress, telefon/FAX-nummer, samt fågelstationstillhörighet, till adressen nedan. Ange också om ni önskar hålla föredrag (15 minuter) eller delta med poster, samt bidragets titel.

Ottenby Fågelstation
Nordiska Fågelstationskonferensen

Pl. 1500
S-380 65 Degerhamn

Ytterligare upplysningar kan erhållas per
FAX +46-(0)485-613 22 eller telefon +46(0)485-610 93

Välkomna!

Nya doktorsavhandlingar *New dissertations*

Redaktör *Editor*: S. Åkesson

Mariano Cuadrado, 1995: **Site fidelity and behaviour of some migratory passerine species overwintering in the Mediterranean area.** Filosofie doktorsavhandling, Ekologiska institutionen, Zoologiska avdelningen, Lunds universitet, 119 sidor. ISBN 91-7105-058- 2.

En stor andel av nordliga breddgraders häckande fågelarter genomför årliga förflyttningar till sydligare områden för att undvika kärva vinterförhållanden. Variationen i flyttningmönster är mycket stor mellan olika arter och även mellan olika populationer inom arter. I västra Palearktis intar Medelhavsområdet ett speciellt viktigt område för flyttfågla-erna, dels som "språngbräda" för de som ska flytta till tropiska Afrika, och dels som övervintringsområde för många medeldistansflyttande arter.

Mycket arbete har lagts ner på att hos en mängd arter studera olika aspekter på häckningsbiologi. Förhållandena under icke häckningstid är däremot ofta mindre kända. Vad vet vi t ex om den annars så välstuderade svartvita flugsnapparens vinterekologi? I denna avhandling, som baseras på sju separata artiklar/manuskript, har vinterekologin hos svart-hätta, svart röstjärt och rödhake, tre arter som övervintrar i Medelhavsområdet, studerats. Fältarbetet har utförts på fem olika lokaler i Spanien och data har insamlats under en följd av år. Studierna har framför allt fokuserats på två aspekter av arternas vinterekologi, dels troheten till föregående övervintringsplats (philopatry) och dels omfattningen av och funktionen hos vinterrevir.

Många arter har visat sig vara trogna, inte bara sin häckningsplats, utan också sin övervintringsplats år efter år. Arbetena som ingår i denna avhandling visar att det hos alla tre arterna finns individer som är trogna föregående övervintringsplats. När det gäller svarthätta finns det, sedan tidigare, uppgifter som antyder att den skulle vara flexibel i sitt val av övervintringsplats och leva nomadiskt under vin-

tern. Detta har tolkats som en anpassning till att effektivt kunna utnyttja lokala variationer i födotillgång, framför allt tillgången på olika typer av frukter. I ett av de ingående arbetena uppvisade både rödhake och svarthätta påfallande höga återfångst-frekvenser under efterföljande vintrar. För att försöka bedömma hur stor andel av de svarthättor som överlever från ett år till ett annat som är ortstroga beräknade Mariano, i ett annat arbete, överlevnaden utifrån mellanårskontrollerna. Detta värde jämfördes sen med överlevnaden beräknad från hela det spanska återfyndsmaterialet. Om en större andel av de som överlevt inte skulle återvända till området nästkommande vinter skulle överlevnaden underskattas. Resultaten visar dock inte på någon signifikant skillnad i överlevnad mellan de olika beräkningarna (0.40 för kontrollerna resp 0.48 för återfynden) vilket leder Mariano till den intressanta konklusionen att de allra flesta svarthättorna i detta område uppvisar trohet till sina föregående vinterområden.

Under vintern kan fåglarna antingen vara territoriella och försvara revir, leva solitärt men utan att försvara revir eller också leva i sociala grupper (flockar). I två av arbetena har strukturen på vinterreviren hos svart röstjärt och rödhake studerats. Hos svart röstjärt var förhållandena tämligen komplicerade och förutom stabila, försvarade revir och stationära fåglar utan speciella revir (floaters) fanns också fåglar som upprätthöll temporära revir. Antalet fåglar som upprätthöll stabila revir var få och uteslutande gamla hanar. I konflikter med inkräktare vann dessa individer så gott som alltid. Territorialiteten var korrelerad med dräktkaraktärer och storlek, men storlek var också korrelerad till ålder och bland gamla hanar var det ingen storleksskillnad mellan de som hade revir och de som inte hade något. Någon skillnad mellan revirhållare och icke revirhållare när det gällde fettklass och vikt kunde inte heller påvisas vilket Mariano tolkat som att det på

kort sikt inte var någon fördel med att ha ett revir, högre andel återfångster mellan år av gamla hanar tolkas dock som att det kan vara en fördel att vara revirhållande. Att det dröjer drygt ett år innan den svarta rödstjärthanen blir utfärgad har bl a föreslagits vara en anpassning till förhållena under vintern. Tanken är att en honfärgad dräkt skulle ge upphov till mindre aggressioner från adulta hanar. Denna hypotes testade Mariano i ett av de ingående arbetena genom att attackfrekvensen från adulta hanar mot andra adulta hanar jämfördes med attackfrekvensen från adulta hanar mot honfärgade fåglar. Någon skillnad kunde inte påvisas, och därmed hittades inget belägg för att bibehållandet av den honfärgade dräkten skulle vara en anpassning för att minska aggressionen från dominanta fåglar.

Hos rödhake var det vanligare med revir än hos svart rödstjärt, men även här fanns det "floaters". I storleksordningen 30% av rödhakarna höll revir. Tyvärr finns ingen uppgift om åldersfördelning mellan de som försvarade revir och de som inte hade något revir. I några fall blev revir lediga (bl a genom bortplockning) och att dessa snabbt besattes av nya fåglar tolkar Mariano som att revir är en begränsad resurs. Reviren var förvånansvärt små, i genomsnitt bara 0.17 ha (n=10). Innehavaren av ett revir attackerade inte bara inkräktande rödhakar utan också inkräktande svarta rödstjärtar och svarthakade buskskvättor. Det starkaste svaret mot en inkräktare var dock alltid när det var den egna arten, vilket tolkas som att inomartskonkurrensen i det här fallet är starkare än konkurrensen med ekologiskt närstående arter. En intressant iakttagelse var att en hög attackfrekvens mot inkräktare kunde korreleras med låg temperatur under föregående dag.

I ett andra arbete om rödhakarnas vinterrevir studerade Mariano vilken fördel det kan innebära att hålla ett revir. Två hypoteser har framlagts, dels en som säger att det handlar om att försvara ett område med goda födotillgångar och att detta skulle ge ägaren en fördel i form av minskad risk att svälta ihjäl (the good feeding patch hypothesis), och dels en som säger att fördelen är att ägaren utsätts för

minskad predationsrisk genom att reviret är välkänt och innehåller skyddade födosöksplatser (the anti-predation hypothesis). Genom att göra tidsstudier på revirhållande kontra icke revirhållande rödhakar visade Mariano att det inte fanns någon skillnad i födointag (inte heller i vikt eller fettklass) mellan revirhållare och icke revirhållare. Däremot fann han belägg för anti-predator hypotesen genom att revirägarna tillbringade mer tid födosökande nära eller gömda i skyddande vegetation.

En stor fråga inom fågelflyttningen är om flyttfåg-larna under vintern konkurrerar med de arter som är stationära på övervintringsplatsen året runt. Många anser att flyttfåg-larna fyller upp och utnyttjar annars outnyttjade nicher i olika habitat. I några av arbetena har Mariano studerat huruvida konkurrens förekommer mellan vintergästerna och de lokala stannfåg-larna, dels i form av svarthätta och sammetshatta och dels i form av svart rödstjärt, rödhake och svarthakad buskskvätta. När det gällde svarthätta och sammetshatta konstaterade Mariano att deras födosöks-teknik till stor del överlappade men att de födosökte i olika delar av vegetationen. Svarthättan högre upp i träd och buskar medan sammetshattan mer utnytt-jade låga buskage. Under sommaren när svarthättan saknades utnyttjade dock sammetshattan även träd-kronorna för födosök. När det gällde de andra tre arterna noterades många interspecifika interaktioner men en dominanshierarki förekom, med rödhake som mest dominant, svarthakad buskskvätta som intermediär och svart rödstjärt som minst dominant. Mariano tolkar den relativt låga frekvensen av revir hos svart rödstjärt som ett resultat av dess låga dominansstatus.

Genom att behandla flera centrala frågor för övervintrande fåglar, nämligen revirförsvar och konkur-rens med inhemska arter, är detta en intressant av-handling som gläntar på dörren till många spännande beteende-ekologiska arbeten framöver. Framför allt de delar där Mariano studerat fördelarna med och försökt förklara revir kontra icke revir under vintern tycker jag är särskilt intressanta.

THORD FRANSSON

Nya böcker *New books*

Redaktör *Editor*: A. Hedenström

Mark Beaman, 1994: **Palaearctic Birds – a checklist of birds of Europe, North Africa and Asia north of the foothills of the Himalayas**. Harrier Publications, Stonyhurst. 168 sid. Medlemspris i Naturbokhandeln 205 kr.

Denna checklist kan sägas vara en modern variant av Voous lista från 1977, vilken ligger till grund för flertalet europeiska länders officiella nomenklatur. Beaman är inte systematiker utan främst en kunnig och hängiven ornitolog. Som en av grundarna av Birdquest har han rest mycket inom området och sett en stor del av arterna i fält. Den radikala omgrupperingen av fågelfamiljerna som föreslagits av Sibley och Ahlquist har ej anammats utan den systematiska ordningen följer i stort Voous lista. Taxonomiska skillnader jämfört med denna lista återfinns främst på artnivå. Författaren har generellt valt att inte splittra olika former om inte övertygande skäl för detta publicerats, vilket torde vara en sund strategi. I den systematiska listan anges de diskutabla former som ingår under arten i fråga, t. ex. rasen *cornix* under kråka. Alternativa släktnamn och alternativ stavning av latinska namn, liksom avvikande taxonomisk status anges i en omfattande bilaga. Detta appendix är kanske bokens största tillgång. Här diskuterar författaren utförligt alternativa ståndpunkter och ger referenser för och emot. Den intresserade kan sedan gå till ursprungskällorna och bilda sig en egen uppfattning. I flera tveksamma fall är det oundvikligt att Beamans personliga uppfattning fallt avgörandet. En noggrann genomgång av den taxonomiska litteraturen har lett till ändrad stavning av en del latinska ord med hänvisning till att den ursprungliga stavningen ej korrigerats på giltigt sätt, vilket förefaller mig onödigt nitiskt. Vidare anges ibland inte något skäl för att ändra släktnamn i förhållande till Voous (t. ex. *Mergellus* i stället för *Mergus* för salskrake). Generellt innehåller listan något fler arter än Voous förteckning, vilket speglar

en allmän trend att ge fler former artstatus. Författaren har dock föredömligt ”hållit igen” jämfört med Sibley och Monroes världslista från 1990. Förändringar av betydelse för svenska förhållanden är att medelhavsraserna av mindre lira ges artstatus, att skärpiplärkekomplexet splittras på tre arter, samt att taigasångare av formen *humei* ges artstatus. Detta förefaller rimligt medan författarens uppdelning av gråtrutkomplexet på fyra olika arter är mer diskutabel.

I engelskspråkiga länder världen över pågår för närvarande en livlig debatt i syfte att åstadkomma en allmänt accepterad linje för enhetliga engelska namn. I Storbritannien cirkulerar minst tre olika förteckningar med förslag till nya engelska namn. De flesta förespråkar förtydligande namn så att exempelvis stenskvätta blir Northern Wheatear och stare blir Common Starling. Detta kan troligen accepteras generellt, men om engelsk eller amerikansk praxis ska råda är en svårare nöt att knäcka. I denna bok anges även alternativa engelska namn. Beaman har stuckit ut hakan och i varje enskilt fall valt antingen det engelska eller det amerikanska alternativet som förstanamn. I ett utförligt appendix anges tidigare praxis i olika delar av världen samt skäl för och emot olika alternativ. Radikala förändringar jämfört med dagens engelska praxis är att kalla lommarna för loon i stället för diver, de mindre labbarna för jaeger i stället för skua och brednäbbad simsnäppa för Red och inte Grey Phalarope. Från svensk horisont kan man bara hoppas att det går att enas om en praxis som slår igenom över hela den engelskspråkiga världen. Beamans inlägg förefaller då vara en bra kompromiss.

Det behandlade geografiska området beskrivs utförligt i introduktionen. Jämfört med tidigare förteckningar har mer av Libyen och Chad tagits med och hela den arabiska halvön inkluderas. Gränsen i Asien är mer komplicerad och följer specificerade höjdgränser i Himalaya och Kina, för att utestänga

mer tropiska arter som ibland når relativt långt norrut i låglandet. Gränsen genom Kina är speciellt svår att dra, men grovt behandlas området norr om Yangtze-kiang. I en bilaga redogör författaren för varför en del arter utelämnats. Ambitionen har varit att även inkludera alla tillfälliga gäster i regionen, vilket naturligtvis kan diskuteras. Introducerade bestånd och vanliga rymlingar finns också med, men man saknar t. ex. Chileflamingo.

Sammanfattningsvis utgör boken ett imponerande enmansarbete. Generellt har författaren enligt min mening balanserat väl mellan olika befintliga alternativ. Största tillgången är diskussionen och den omfattande referenslistan. Största nackdelen är att register saknas, varför man förutsätts känna till var en art placeras systematiskt. Det ska bli intressant att se hur stort genomslag boken kommer att få. Inom SOF:s namnkommitté har vi valt att i stort följa denna lista inför produktionen av en svensk namnlista över holarktiska arter.

NILS KJELLÉN

Kevin J. Gaston, 1994. **Rarity**. Chapman & Hall, London. 205 pp. (Population and Community Biology Series 13.)

Utmärkande för många av dagens fågelskådare är jakten på rariteter. På gott och ont. Själv tillhör jag dem som vill betona de goda sidorna av artjakten: upptäckterna, ny kunskap, drivkraften att skåda mera, viljan att skydda det man tycker om, samvaron och diskussionerna kring upplevelsena. Andra vill framhäva det negativa: risken för störningar, minskat intresse för "seriös" ornitologi, hetesen och det ytliga upplevandet, dåligt rykte bland allmänheten. Det må vara hur som helst med detta, rariteter är något som få inte berörs av.

De flesta tycker nog att sällsynthet är ett ganska okomplicerat begrepp. Men det är det inte längre när man läst Kevin Gastons nya bok om just sällsynthet, *Rarity*. Det är inte fråga om någon fågelbok i egentlig mening, utan en allmän biologisk-ekologisk text. Men som så ofta präglas sådana böcker av det faktum att ornitologin länge varit och fortfarande är skäret i plogen som plöjer ny mark på den ekologiska forskningsens fält. En snabb sammanräkning av de figurer i boken som kan identifieras till art eller organismgrupp visar att en tredjedel avser fåglar, medan resten fördelar sig tämligen lika mellan växter, däggdjur, insekter och övrigt. Och detta trots att fåglarnas artantal inte är stort i

förhållande till organismvärlden totalt och Gaston inte är ornitolog. Det är en fin tribut till fågelskådandets följd effekter!

Gaston börjar med att försöka definiera sällsynthet och dess samband med andra begrepp, t. ex. sårbarhet i bevarandesammanhang. Uppdelningen i hotkategorier enligt IUCNs (i Sverige Artdatabankens) "röda listor" får i det sammanhanget ett omnämmande. En av kategorierna är just "sällsynt", till skillnad från andra kategorier såsom "hotad" och "sårbar". Sällsynt definieras enligt IUCN som "Taxa med små världspopulationer som för närvarande inte är hotade eller sårbara men i riskzonen. Dessa taxa återfinns vanligen inom begränsade geografiska områden eller biotoper eller är glest utspridda inom ett större utbredningsområde." Här framträder ett av definitionsproblemen, om man skall utgå från antalet individer eller utbredningsområdets storlek.

Gaston önskar en "diskontinuerlig" definition av sällsynthet, trots att sällsynthet i själva verket är en fullständigt kontinuerlig variabel, vilket flera diagram i boken också klart visar. Men han hävdar att det finns ett praktiskt behov av en definition, bl.a. för att det behövs i naturskyddsarbetet. Inte minst inom lagstiftningen behövs en objektivisering av begreppet sällsynthet. Gaston bestämmer sig för att låta 25 %-kvartilen i frekvensfördelningen av arters abundans eller utbredningsområde i ett givet organism-samhälle bli klyvningspunkten, dvs. de 25 % arter som är fåtaligast eller har minsta utbredningsområdet skall kallas sällsynta. Detta är en godtycklig klyvning utan någon som helst objektiv grund. Man kunde naturligtvis lika gärna ha valt att sätta gränsen för sällsynthet till de 5 % fåtaligaste eller minst spridda arterna och hävda att 5 %-gränsen är ett vida accepterat delningsvärde i statistiska fördelnings-sammanhang. Fast då skulle givetvis mycket färre arter bli sällsynta. Framtiden får utvisa om Gaston's värde får någon acceptans. Jag tror det knappast, men underligare saker har hänt.

Självklart kan man studera sällsynthet separat med avseende på antal respektive utbredning. Men antal och utbredning hör intimt samman, och dessa samband diskuterar Gaston i ett särskilt kapitel. I allt väsentligt är det ett skalproblem, dvs. en fråga om lokal, regional eller global sällsynthet.

Ett intressant problem ur många synpunkter, både ur modern bevarandesynpunkt och för långsiktig evolution, är sambandet mellan sällsynthet och en arts livslängd. Detta kan studeras både i geologisk (eller evolutionär) och ekologisk tidsskala. I geologisk tidsskala förefaller sällsynthet vara negativt korrelerad med en arts livslängd under perioder med

stabil miljö, men inte i samband med katastrofer, t.ex. massutdöendet i slutet av kritepoken. Men det finns många felkällor vid studier av fossila material och forskarna är långt ifrån ense. I ekologisk tidsskala verkar sällsynthet vara tydligare kopplad till utdöenderisken. Faktorerna är de gamla vanliga: Allee-effekten (individer får svårt att träffas när beståndet blir för glest; jfr. vitryggspetten!), slumphändelser i demografin (födelse- och dödstal lika väl som miljövariation), populationsfragmentering, invavel och förlorad genetisk variation. Inom parentes sagt hävdar Gaston att de demografiska faktorerna är viktigare än de genetiska, utom i extremt små populationer, något som jag tror är riktigt och dessutom viktigt att framhålla eftersom bevarandedebatten ofta tenderar till överdriva de genetiska problemen.

Diskussionerna i bokens olika kapitel visar klart att sällsynthet är en utomordentligt intressant evolutionär och ekologisk egenskap i sig, och att sällsynthet därför inte bara är intressant i bevarandesammanhang. Men en stor och viktig fråga som inte behandlas efter förtjänst är sällsynthetens betydelse för artbildningen. Ernst Mayr's huvudtes var att artbildning nästan alltid bara sker inom små, begränsade och isolerade populationer. Dock är detta knappast någon större brist eftersom ämnet är så välventilerat på många andra håll.

I det näst sista kapitlet behandlar Gaston naturvårdsfrågorna. Huvudtesen är att naturskydd kräver prioritering. Han intar en pessimistisk, men säkert realistisk, attityd: "Vi kommer inte att kunna hindra betydande reduktioner i antal eller utbredning, och i slutändan utdöende av många, troligen väldigt många arter som en direkt eller indirekt följd av människans aktiviteter. Det finns otillräckligt med tid, otillräckligt med pengar och otillräcklig politisk vilja." Beträffande sällsynthet som kriterium för bevarandevärde menar Gaston att det är en otillräcklig bas för prioriteringar. Bl.a. hänvisar han till F. B. Goldsmith's paradox: skulle man använda sällsynthet som enda kriterium, skulle ett områdes värde kunna ökas genom att göra rariteterna ännu sällsyntare! Värdet av att betona nyckelarter i naturskyddsarbetet är heller inte någon enkel fråga, och inte heller är det lätt att avgöra om specifikt artbevarande (som givetvis kräver biotopbevarande) eller biotopbevarande i sig är bäst; det beror på förhållandena. Men bättre kunskaper om sällsynthet ger oss i alla händelser ett verktyg som är användbart för att bedöma hur framgångsrika vi är i vårt arbete att låta så många arter som möjligt samleva på vår jord.

I slutkapitlet "Varthän?" lägger Gaston mera personliga synpunkter på olika frågor. Varför skall vi

studera rariteter? Han citerar K. E. Holsinger och L. D. Gottlieb: "Förvånande litet är känt om hela biologin för någon individuell växtart i det vilda därför att forskare ofta väljer att studera en art för att få svar på specifika frågor, inte för att få veta allt om den som organism". Detta speglar det rådande modet inom den ekologiska forskarvärlden; det gäller att formulera en intressant generell hypotes, sekundärt är sedan att hitta en art att testa hypotesens förutsägelser på. Det blir då vanligen en allmän, lätthanterlig art, inom ornitologin gärna en holkhäckare eller en som kan odlas i laboratoriet. Och kanske är det som Gaston säger, det är alltför komplext och vittomfattande att ställa forskningsproblemet "Varför är denna art sällsynt?". Men Gaston hävdar, säkert med rätta, att sällsynthet är en egenskap med egen bärkraft, värd att studera i sig. I vart fall är djupgående studier av rariteter absolut nödvändigt inom bevarandebiologin. Generell kunskap från studier av allmänna arter är inte överförbar till rariteterna.

SÖREN SVENSSON

L. Jenni & R. Winkler. 1994. **Moult and Ageing of European Passerines**. Academic Press, London. 225 sid. Medlemspris i Naturbokhandeln: 675 kr. ISBN 0-12-384150-X.

En rad guider om fåglarnas ruggning och guider för art- och åldersbestämning har publicerats de senaste 30 åren. Redan 1966 publicerade E. Stresemann och V. Stresemann sin klassiska bok om ruggning (*Die Mauser der Vögel*) och 1970 kom första upplagan av L. Svenssons *Identification Guide to European Passerines*. Ett annat omfattande verk om fåglarnas ruggning gavs ut av H. B. Ginn och D. S. Melville 1983 (*Moult in Birds*, BTO). Intresset för ringmärkning, art- och åldersbestämning samt ruggning har dock blivit alltmer omfattande och bra sammanfattande litteratur har saknats. Detta är dock en svår uppgift som kräver mycket noggranna studier av en mängd olika fågelarter. De erfarenheter som krävs för att skriva en sådan bok har L. Jenni och R. Winkler, som nu sammanfattat en enorm mängd data som insamlats under dryga 15 år. Resultatet är en mycket imponerande bok om ruggning och åldersbestämning av europeiska tättingar.

Boken omfattar sex kapitel som är fördelade på två olika delar. Den första delen (kapitel 1–4) ger en grundläggande översikt om fjädrarnas många funktioner, varför fjädrarna slits och därmed varför fjädrarna måste bytas ut med jämna mellanrum under en

fågels liv. Vidare så beskrivs de olika fjädergrupperna i en fågelvinge och terminologin om en mängd olika ruggningsmönster reds ut. De två sista kapitlen i första delen är ingående sammanfattningar av adulta respektive juvenila fåglars ruggning. Här beskrivs tidpunkten för adulternas ruggning, hur den förhåller sig till aktiviteter som häckning och flyttning samt vilka olika typer av ruggningsstrategier som finns. Något som tidigare litteratur mer eller mindre saknar är ingående studier av den post-juvenila ruggningen, men här diskuteras och illustreras en mängd data om tidpunkten för, omfattningen av och variationen hos de olika fjädergruppernas ruggning. Det är också presentationen av tättingarnas partiella ruggning som är ett av bokens huvudsyften.

Bokens andra del (kapitel 5–6) innehåller först ett kapitel som ger generella karaktärer för åldersbestämningar av tättingar, både genom att titta på fjädrarnas färg, form och slitage samt genom att titta på fåglarnas ruggning. Slutligen det sista och största kapitlet, redogörelsen för ruggningsmönster och åldersbestämning av 58 europeiska tättingar. För varje art är ruggningen presenterad efter vilka och hur stor del av fjädrarna i vingen som omfattas av den post-juvenila ruggningen, adulternas ruggning efter häckningen samt, i de fall då det är aktuellt, ruggning på flyttfåglarnas övervintringsplatser. Därefter ges kommentarer på åldersbestämning efter respektive ruggning. En av bokens absoluta höjdpunkter är dock att varje art beskrivs med hjälp av en rad utmärkta detaljerade fotografier (3–15 per art) av en utbredd vinge, som jag förmodar får det att klia i fingrarna på många ringmärkare. Utöver text och fotografier så illustreras omfattningen av den post-juvenila ruggningen med en överskådlig figur. På detta sätt kombineras beskrivningar, fotografier och figurer så att man lätt kan följa och överblicka det viktigaste för varje art.

Trots att bokens alla delar verkar till synes perfekta så finns det trots allt några enstaka nackdelar. Det första som slog mig när jag fick se boken var formatet. Boken är inte särskilt tjock men storleken är drygt A4-formatet. Det är därför ingen bok som man lätt och smidigt packar ner i ringmärkarväskan, utan lämpar sig nog bäst då man i lugn och ro kan sitta och jämföra bilderna med vad man har i handen. Formatet kan dock försvaras av att det är bra att kunna jämföra olika åldersgrupper av samma art och bästa lösningen är därför att ha flera fotografier av en art på samma sidas. Den andra anmärkningen är valet av arter. Boken behandlar framför allt de arter som författarna själva har ringmärkt (i Schweiz och Italien) och jämfört med "Svensson-guiden" så verkar

58 arter vara ett något begränsat urval. Jag skulle gärna byta ut arter som citronsiska och klippsparv mot t. ex. kärrsångare och näktergal. Det ska ändå påpekas att för en ringmärkare i Sverige så täcker boken en majoritet av de arter som kan förväntas fastna i näten. Det ska återigen sägas att boken innehåller en oerhörd mängd information och för att inte boken skulle bli ett evighetsprojekt så är denna begränsning klart befogad. Författarna har inte heller för avsikt att ersätta andra guider, snarare att komplettera dessa. Boken fyller ändå sitt syfte, nämligen att sammanfatta aktuell kunskap om tättingarnas ruggning och visa hur variabel den partiella ruggningen är och dess nytta för åldersbestämning av europeiska tättingar.

Sammanfattningsvis är detta en mycket innehållsrik bok där text, tabeller, figurer och fotografier är kombinerade så att man lätt kan följa författarna beskrivningar. Jag tror att boken kommer att locka flertalet ringmärkare till mer ingående studier av ruggning och då kanske mer inriktat på att granska fåglarnas partiella ruggning. Är man intresserad av ruggning och åldersbestämning av tättingar så är boken ett givet köp. Boken är dessutom utmärkt för de som bara vill läsa om ruggning utan att för den skull jobba med ringmärkning.

CHRISTER LARSSON

Hans Winkler, David A. Christie & David Nurney, 1995. **Woodpeckers. A Guide to the Woodpeckers, Piculets and Wrynecks of the World.** Pica Press, Sussex. 406 s. Medlemspris i bokhandeln: 403 kr. ISBN 1-873403-25-9.

I detta verk avhandlas världens fågelarter i familjen Picidae. Familjen består av tre underfamiljer, Jyngeinae (göktytor, 2 arter), Picumninae (dvärgspettar, 30 arter) och Picinae (hackspettar, 182 arter). Bokens uppläggning är densamma som i de s. k. "Helmguiderna" med en inledande allmän översikt av gruppen som behandlas. Sedan följer en avdelning med färgplanscher med bilder på högersidan och en kortfattad text på vänstersidan som tar upp artens utbredning, habitat och viktigare fältkännetecken. Slutligen följer en textdel (drygt hälften av bokens sidor) med utförliga beskrivningar av arterna. Vid ett ytligt betraktande ger boken intrycket att främst vara en bestämningssguide men den är mycket mer än så. Författarna har valt en hög ambitionsnivå och mer plats har givits åt beskrivningar av allmän biologi och ekologi än i andra "Helm-guider". Boken är

därför också i många avseenden en översikt av vår kunskap om världens göktytor, dvärgspettar och hackspettar.

I bokens inledande översikt av familjen tar man upp bl. a. systematik, morfologi, födoval och födosöksbeteenden, häckningsbiologi samt sociala system. Mycket av innehållet är förstås rent deskriptivt men beteenden och den stora spännvidd av sociala system som finns inom gruppen diskuteras utifrån aktuella ekologiska hypoteser. Texten är bitvis väl formell och kortfattad, vilket gör den något tungläst. Vad gäller systematik har författarna valt att följa Short (1982), som bl. a. för alla "brokspettar" till släktet *Picoides*. Det vanligaste bland europeiska författare är ju annars att följa Ouellet (1977) och dela gruppen i *Dendrocopus* för de euroasiatiska arterna och *Picoides* för de amerikanska och de båda tretåiga arterna (t. ex. BWP). Ytterligheterna inom gruppen motiverar en delning men ännu så länge verkar det inte finnas någon vedertagen uppfattning. Tills en sådan nås får båda systemen anses gångbara.

David Nurneys bilder känns något livlösa och uppställda men är ändå av genomgående hög klass. Varje art är frikostigt illustrerad med bilder på olika kön, ålderskategorier och raser. De flesta fåglarna är avbildade i samma ställning utan någon större artistisk frihet. En vinst med detta är dock att uppslagen blir mycket lättöverskådliga.

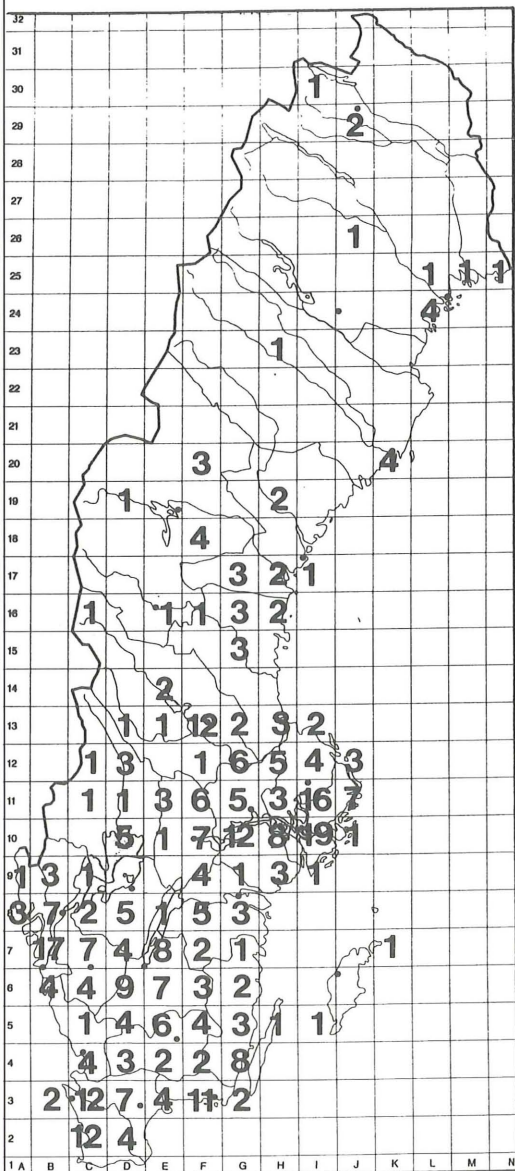
De utförligare artbeskrivningarna i bokens sista halva inleds med ett stycke om identifiering i fält. Sedan följer utbredning, habitat, en mer ingående

beskrivning av dräkten hos olika raser, kön och åldrar, olika kroppsmått, läten, beteenden, föda, häckningsbiologi och slutligen referenser. För de arter jag kan bedöma är det hela en bra översikt av litteraturen om respektive art fram t. o. m. 1993. Presentationerna är naturligtvis kortfattade men väl studerade arter har fått upp till tre sidor. Referenslistan om ca 600 titlar ger goda möjligheter för den som härifrån vill tränga vidare i något ämne. Något som slår en när man bläddrar genom dessa sidor är den ytterst begränsade kunskap vi har om många, framförallt sydamerikanska, arter. För de flesta dvärgspettar och många hackspettar är inget känt om läten, beteenden, födoval eller häckningsbiologi. Ett av författarnas mål med denna litteratursammansättning har varit att påvisa just dessa kunskapsluckor. Ett annat mål har varit att visa på diversiteten som finns inom en djurgrupp. Det är lite av upptäckarglädje att bläddra genom sidorna och låta sig förundras av variationen i t. ex. parningssystem, med monogama arter, polyandrisk (men inga polygyna!) arter, kolonihäckare och gruppäckare. Eller den överväldigande mångfalden av specialiseringar i habitatval och födoval som olika arter uppvisar.

Visst finns det saker att kritisera i boken, t. ex. de väl kategoriska slutsatserna om evolutionen av gruppäckning hos hackspettar. Men jag låter den negativa kritiken bero till förmån för bokens många positiva sidor, som jag tycker berättigar den plats i alla fågelintresserades bokhylla.

ULF WIKTANDER

VINTERFÅGELRÄKNINGEN



KARTAN VISAR ANTAL INVENTERADE RUTTER
VINTERN 1994/95.

Kom med i Vinterfågelräkningen!

Hjälp till att kartlägga fåglarnas vinterförekomst och antalsförändringar!

Många nya deltagare behövs.

Inventeringen sker med hjälp av punktrutter: 20 punkträkningar à 5 minuter längs en sträcka som du själv väljer. En rutt inventeras på 3–5 timmar. Du kan välja att inventera din rutt under bara jul/nyår eller under var och en av fem perioder. Vinterns räkningsperioder är:

- Period 1: 7–22 oktober
- 2: 11–26 november
- 3: 23 december–7 januari
- 4: 27 januari–11 februari
- 5: 2–17 mars

Inventeringsmetoden är mycket enkel. Det är bara att räkna alla fåglar av varje art som du ser eller hör från varje punkt. Kravet på dig är bara ett: du måste säkert och snabbt kunna bestämma fåglarna på utseende och läte. När du har anmält dig får du blanketter med mera detaljerade anvisningar.

Anmäl dig till

Vinterfågelräkningen
Sören Svensson
Ekologihuset
223 62 Lund

Instruktioner till författarna

Instruktions 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 indexer- ing 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 sepa- rata blad. Det skall finnas minst 4 cm marginal till vänster om texten som skall vara maskinskriven med minst dubbelt rad- avstånd. Manus skall insändas i tre kopior inklusive tabeller och figurer. Originalfigurer skall insändas endast efter upp- maning.

Andra bidrag än uppsatser bör ej överstiga 2000 ord (eller motsvarande om det ingår tabeller och figurer). De skall inte ha någon inledande Abstract men däremot en kort sammanfatt- ning på det andra språket.

Författarna erhåller korrektur som skall granskasomgående och återsändas. Tillsammans med korrektur erhålls också beställningsblankett för särtryck. 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 utform- ning 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: Intro- duction, Methods/Study areas, Results, Discussion, Acknow- ledgements, 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 submit- ted in three copies with at least 4 cm margin to the left, typewritten with at least double line spacing. Do not send original Figures until requested.

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. They will also receive a form for ordering reprints. 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 tidskrif- tens 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 Adaptations 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.

POSTTIDNING
Sveriges Ornitologiska Förening
Box 14219
104 40 Stockholm

ORNIS SVECICA Vol 5, No 2, 1995

Contents – *Innehåll*

- 49 C. Hjort Gunnar Svärdson and the foundation of Ottenby Bird Observatory
Gunnar Svärdson och grundandet av Ottenby fågelstation
- 55 S. Blomqvist The spring migration of Sanderling *Calidris alba*, Little Stint *C. minuta* and
Å. Lindström Curlew Sandpiper *C. ferruginea* in Sweden
*Vårflyttningen hos sandlöpare Calidris alba, småsnäppa C. minuta och
spovsnäppa C. ferruginea över Sverige*
- 69 A. Hedenström Interrupted moult of adult Willow Warblers *Phylloscopus trochilus*
Å. Lindström during autumn migration through Sweden
J. Pettersson *Avbruten ruggning hos adulta lövsångare under höstflyttningen genom Sverige*
- 75 B. Lundgren Correlation between some body components and visible fat index in the
A. Hedenström Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* (L.)
J. Pettersson *Korrelation mellan visuellt fettindex och verklig fetthalt hos
lövsångare Phylloscopus trochilus*
- 81 S. Åkesson Stopover and fat accumulation in passerine birds in autumn at Ottenby,
A. Hedenström southeastern Sweden
D. Hasselquist *Rastning och fettpålagring hos tättingar i Ottenby, sydöstra Sverige*
- 93 **Nya doktorsavhandlingar – *New dissertations***
- 95 **Nya böcker – *New books***