



ORNIS SVECICA

Vol 5 No 3-4 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 Riddarhyttan
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.

The Red-backed Shrike *Lanius collurio* in southeastern Sweden: Breeding biology

VIKING OLSSON

Abstract

The breeding biology of Red-backed Shrikes was studied in Gryt, southeastern Sweden from 1956–94. The shrikes used many different kinds of nest sites and a variety of nest materials. Parallel to an increased colonization of planted clear-cuts, young spruce has become more often used as a nest site. Mean clutch size was 5.3 eggs when also late clutches and repeat layings were included. The mean size of clutches in May was 5.64, with a marked decrease during the course of the summer. Average breeding success was 3.4 fledged young, with failing nests included, while it was 4.3 for successful nests (i.e. nests from which at least one young fledged). Nests suffering total loss made up 19.8% of all nests; total loss was mostly the result of predation. There were great differences in breeding success between favourable and unfavourable springs. Juvenile Red-backed Shrikes stayed near the nest up to

one month after fledging after which they left, often still together and attended by the adults. Breeding success was good in the study area over the whole study period, and, contrary to the situation in other parts of Sweden, the local population showed no signs of a decline. Such a decline has been very marked (75% or more) in the northern part of the breeding area. Periods of bad weather there seem to hit the population harder than further south. Probably the poor reproduction reported for the Swedish population of Red-backed Shrikes refers to these marginal areas of the breeding range. It is possible that the shrikes are negatively affected by factors acting during the major part of the year when they live outside the Swedish breeding area.

Viking Olsson, Stigarvägen 1, 611 65 Nyköping, Sweden

Received 19 April 1994, Accepted 15 November 1994, Editor: J.-Å. Nilsson

Introduction

A marked decrease of Red-backed Shrike *Lanius collurio* populations has been documented in large parts of Western and Central Europe (Kowalski 1987). An increase in precipitation in the breeding season, large habitat changes and the use of herbicides and insecticides have been proposed as the main causes of the decline (Hölzinger 1987, Kowalski 1987). In Sweden, a decrease has also been recorded in both the breeding areas (Svensson 1994) and at bird observatories along the species' migration routes (Pettersson 1993). Pettersson found that the decrease started at the beginning of the 1980s and that it was first reflected in a lower proportion of juvenile birds, indicating a low reproductive rate in the recruitment areas to the north. However, details on the actual breeding success of the Swedish population of Red-backed Shrikes are lacking, but desirable. In a companion paper (Olsson 1995), details on habitat and territory have been treated. Here the breeding biology will be considered in more detail.

Material and methods

The study was made in Gryt in the province of Östergötland (50°10'N, 16°50'E) during several decades but more intensively during the late 1980s and, especially, from 1990 to 1994. For a description of the area and its climate, see Olsson (1995).

The Red-backed Shrike arrives very late in spring and leaves the breeding area early in autumn. This makes the territory a strict breeding territory. The male usually arrives a few days before the female and immediately announces his possession of a restricted area from high vantage points. In those 27 years during the period 1956–91 for which reliable data exist, the mean date of first arrival was 16 May (± 4.2 days, S.D.; Fig. 1).

After pairing the shrikes soon turn to a very elusive living. The nest-building period is short – only some 5–6 days – and does not give an investigator much time to locate a number of nests. The species is also very sensitive to disturbance and may desert the nest during the construction phase and

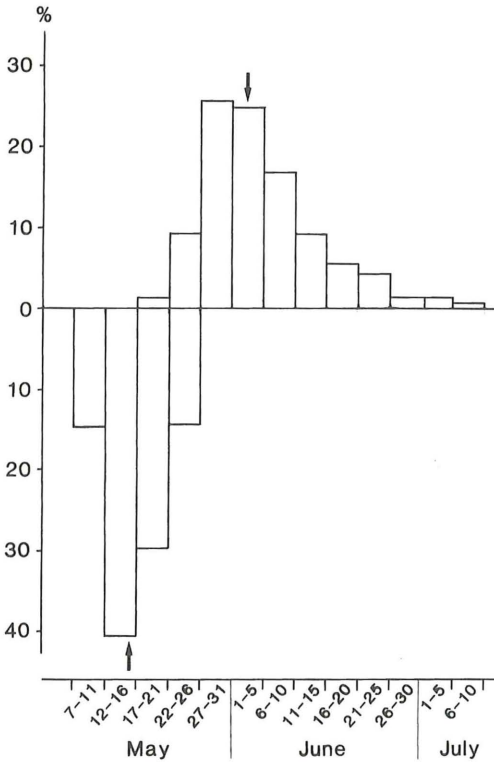


Fig. 1. Distribution of dates of first arrival (%) of Red-backed Shrikes during 1956–1991 (N=27; lower histogram) and of laying dates (%) during 1959–1993 (N=195 clutches; upper histogram) in Gryt. Median dates indicated by arrows.

Törnskatans första ankomstdag på våren (%) till Gryt under perioden 1956–1991 (N=27; nedre histogrammet) och datum för läggningsstarten i 195 kullar under åren 1959–1993 (övre histogrammet). Mediantdatum indikerat med pil.

even later with eggs in the nest cup (Durango 1963). For these reasons, most nest search must be done later on.

The data on nests gathered here will have somewhat different origins which explains why the total number of nests varies in different calculations. Ideally, for calculations of clutch size, only nests found during incubation should be used. Likewise, calculations of the number of fledglings should ideally be based on observations at the very latest nestling stage. However, also in this case difficulties arise with the Red-backed Shrike because the nestlings have a tendency to jump out of the nest at the slightest disturbance several days before they are able to fly even poorly. Already at the age of 13 days

they may sit on the nest rim (Fig. 3). For this reason, ringing of the young and the last nest control at close quarters should be done no later than 9–10 days after hatching. The data on numbers of fledglings presented here therefore refer to young of this age. Losses after this stage and up to the point of fledging seem to be very few, however.

Table 1. Nest sites of Red-backed Shrike *Lanius collurio* in southeast Sweden during 1959–94.

Boplatsval hos törnskata i sydöstra Sverige under åren 1959–94.

Nest site <i>Boplats</i>	n	%
Dogrose <i>Rosa canina</i>	54	22.2
Nypon		
Juniper <i>Juniperus communis</i>	54	22.2
En		
Blackthorn <i>Prunus spinosa</i>	51	21.0
Slån		
Spruce <i>Picea abies</i>	19	7.8
Gran		
Blackberry <i>Rubus fruticosus</i>	17	7.0
Björnbär		
Heap of dry branches and twigs	13	5.4
Rishög		
Apple bush or tree <i>Malus sylvestris</i>	10	4.1
Vildapel		
Nettles <i>Urtica dioica</i> and other herbs	7	2.9
Nässlor och andra höga örter		
Alder <i>Alnus glutinosa</i>	4	1.6
Al		
Hawthorn <i>Crataegus oxyacantha</i>	2	0.8
Hagtorn		
Raspberry bush <i>Rubus idaeus</i>	2	0.8
Hallon		
Alpine currant <i>Ribes alpinum</i>	2	0.8
Måbär		
Plum bush <i>Prunus domestica</i>	2	0.8
Plommonbuske		
Pine <i>Pinus sylvestris</i>	2	0.8
Tall		
Hazel <i>Corylus avellana</i>	1	0.4
Hassel		
Goose-berry <i>Ribes grossularia</i>	1	0.4
Krusbär		
Bird cherry <i>Prunus avium</i>	1	0.4
Körsbär		
Black currant <i>Ribes nigrum</i>	1	0.4
Svarta vinbär		
	243	100

Choice of nest site

Bushes presenting good perches for insect hunting nearly always also provide good nesting sites. Returning from one year to another shrikes show high fidelity to their old territory and also often to nest sites (see Fig.2 in Olsson 1995). The new nest may sometimes even be built just above or very close to the still remaining nest of the previous year. Once a pair built their nest in the same twig fork from which I had removed the old nest of the preceding year. I have never seen shrikes re-use their nest, but once I found a nest built in the cup of an old Song Thrush *Turdus philomelos* nest.

The sites of 243 nests are shown in Table 1, which demonstrates the shrike's ability to vary their choice of nest site. Choice, of course, depends not only on the birds themselves but also on the availability of different kinds of shrub. However, in territories with many bushes of birch *Betula* spp., aspen *Populus tremula* or willow *Salix* spp., these were never used. Many territories also contained plenty of young Scots pine *Pinus sylvestris*, but these were used extremely rarely compared with Norway spruce *Picea abies*.

Spikes and thorns seemed to be very important to make a bush a good nesting site. About half of all nests (50.2%) were built in dogrose *Rosa canina*, blackthorn *Prunus spinosus* and blackberry *Rubus fruticosus* (coll.). If junipers *Juniperus communis*, which are also difficult for predators to penetrate, are included, the proportion of spiny shrubs of all those

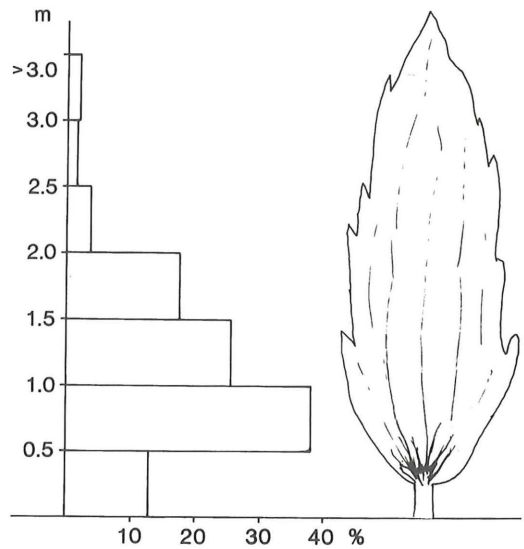


Fig.2. Height above the ground of Red-backed Shrike nests (N=208). Data from 1961–94.

Höjden över marken för 208 törnskatebon under åren 1961–94.

used for nesting rises to 72.4%. Besides shrub, heaps of sticks and branches, and sometimes tall herbs, were used as nest sites, but only rarely.

After nest loss, a pair of shrikes may choose quite a different kind of site and location for the repeat nest. In one case, when the first nest which was well hidden in a rose bush, was spoiled by a storm, the

Table 2. Weight (g dry weight; g.d.w.) in per cent of different nesting materials in five (1–10) nests of Red-backed Shrike from the years 1991–92.

Medelvikt (g torrsvikt) i procentuell andel i fem olika bon (1–10) av törnskata, 1991–92.

Nest materials <i>Bomaterial</i>	Nest no. <i>Bo nr</i>					Mean g.d.w.	Mean %
	1	3	4	7	10		
Grass <i>Gräs</i>	14.7	15.3	58.5	27.1	2.4	8.8	22.4
Dry herb stems <i>Torra örtstänglar</i>	53.7	1.6	12.5	0.6	8.2	5.9	14.9
Moss <i>Mossa</i>	11.4	8.9	3.8	25.5	–	4.2	10.7
Dry sticks <i>Torra pinnar</i>	0.8	3.1	5.5	11.7	32.5	4.2	10.5
Fine roots <i>Tunna rottrådar</i>	6.7	5.1	13.6	1.8	28.7	4.1	10.4
Roots of <i>Agropyron repens</i>							
<i>Kvickrotsrötter</i>	1.5	42.3	–	–	–	3.7	9.6
Bast from Juniper bush <i>Enbast</i>	0.5	4.4	–	24.2	1.1	2.7	6.9
Plant- and animal wool							
<i>Växt- och djurhår, ull</i>	–	9.8	–	0.6	15.6	2.1	5.2
Lichens <i>Lav</i>	–	–	0.7	1.9	3.4	0.5	1.2
Other <i>Övrigt</i>	10.7	9.5	5.1	6.7	8.1	3.2	8.1
Nest weight <i>Bovikt</i> (g.d.w.)	40.0	43.0	31.4	45.6	36.9	39.4	

new nest was built in a very open site in a small apple *Malus sylvestris* tree. Another nest, well concealed and placed very low in a small blackthorn bush, was depredated, and a new nest was immediately built 3.7 m high on a branch, also in an apple tree. This nest was exceptional, especially by having been built so high above the ground.

Nest sites higher than 2.5 m were rare, and those above 3 m extremely rare (Fig.2). Most nests were built 0.5–1.5 m above the ground, at a median height of 1.1 m. Even extremely low nests were mostly built without real contact with the ground, on some twigs or roots.

Nest materials

Red-backed Shrikes vary their choice of nesting material considerably (Table 2). In fact, they seem to pick up just what is within reach. In the nest of one pair living in a small area of wasteland in open, cultivated fields (nest 3), more than 40% of the nest by dry weight consisted of roots of *Agropyron repens*, harrowed out from the soil by the farmer. Another pair nesting in a clear-cut had used dry sticks from cut bushes; these made up 30% of the weight of the nest (nest 10). One nest (4) contained more than 60% dry grass and yet another one (1) more than 50% dry herb stems. In nest 7, fibers from *Juniper* formed a large part (25%). According to Poltz (1975), nests with a large amount of moss would be at risk as they easily get soaked in hard rain. Only nest 7 contained much moss (25%), in one moss was completely missing, and in the others the amounts of this material were insignificant (Table 2).

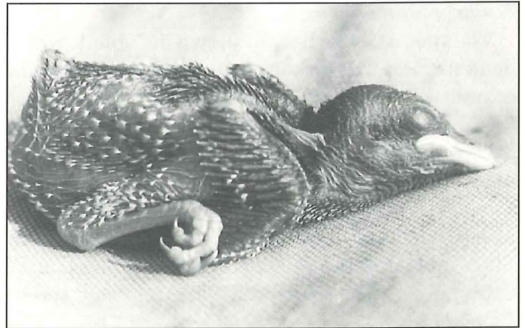
Egg laying

In many cases, the date of laying of the first egg was calculated from the age of the nestlings. The time they stay in the nest is short and their age easy to define (Fig.3). To nestling age I added an incubation period of 14 days and the number of nestlings plus eggs (when present), assuming the laying of one egg per day.

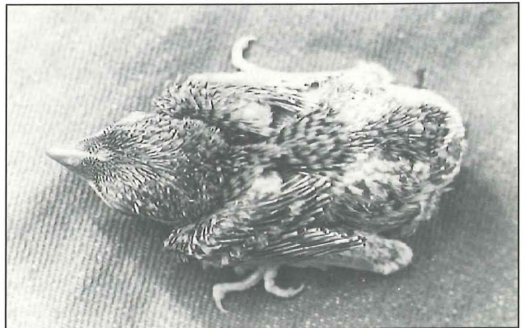
Egg laying culminated in late May to early June, with 2 June as the median date. This is about two weeks after the mean date of first arrival (16 May) of the shrikes in spring (Fig.1). The earliest clutch in any year was started on 19 May, and the latest one was initiated on 9 July. The latter clutch and many others in late June and July may have been repeat layings after total nest losses but their proportion of



1



7



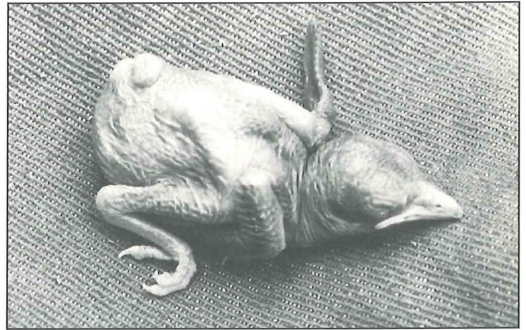
10

the total number of clutches recorded is impossible to state. Fig.1 includes clutches from seasons with all kinds of weather, normal, bad or exceptionally good.

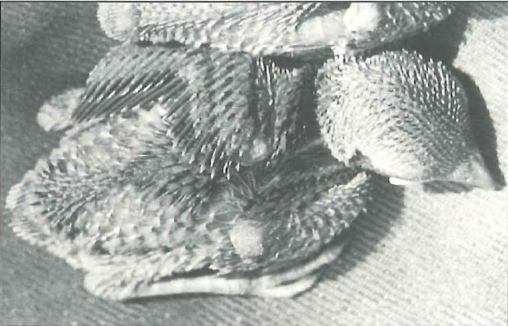
Late clutches may also represent first ones laid by birds arriving late in the spring. At Ottenby Bird Observatory about 200 km to the south of Gryt, Engqvist & Pettersson (1986) found 26 May as the median date of the spring passage of Red-backed



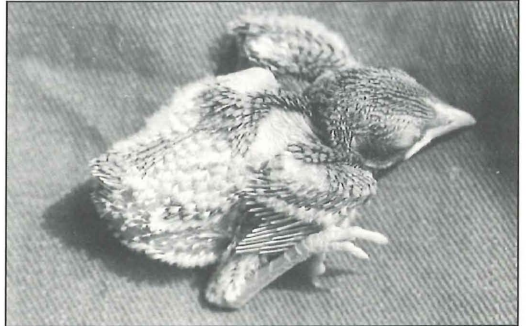
5



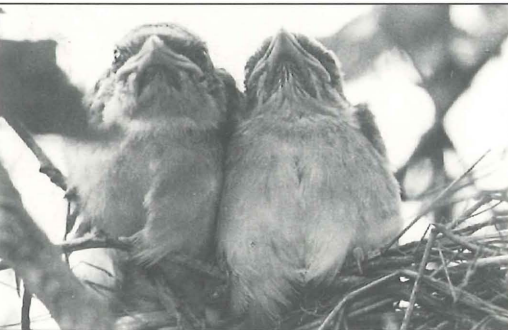
6



8



9



13



15

Fig.3. Development of nestling Red-backed Shrikes from hatching to fledging. Numbers indicate age in days.

Törnskateungens utveckling från kläckning till just efter bolämnandet. Siffror anger ålder i dygn.

Shrikes during the period 1950–84, but with considerable migration going on also in the first and second weeks of June.

In 1991, with an extremely bad weather, 22 June was the mean starting date for the 12 clutches found, i.e. about three weeks after the normal culmination. The cause of such late laying may be either a late arrival or a delayed egg-laying because of poor nutritional state of the female.

Clutch size

Data from 91 clutches with eggs have here been supplemented with data on 28 broods containing both eggs and very small nestlings. The clutch size distribution of these is shown in Table 3. During the course of the breeding season, the size of the clutch declines. Clutches laid in May (N=35) had a mean of 5.64 eggs, those in the period 1–15 June (N=53) 5.26

Table 3. The number of eggs in 119 complete clutches of the Red-backed Shrike from the years 1980–1994 in southeast Sweden.

Fördelningen av antalet ägg i 119 kullar hos törnskata under åren 1980–1994 i sydöstra Sverige.

Clutch size Kullstorlek	3	4	5	6	7	
Number of clutches <i>Antal</i>	3	10	56	47	3	n=119
%	2.5	8.4	47.1	39.5	2.5	Mean=5.3

eggs, and those from 16 June onwards 4.37 eggs (Fig.4). Similar series from May to July have been calculated in other parts of the species' breeding area, e.g. England (5.3–4.6–3.5; Ash 1970), France (5.37–4.73–4.0; Lefranc 1979) and Switzerland (5.51–5.03–4.57; Luder 1986).

Breeding success

For 91 clutches the number and fate of the eggs are known. The mean number of fledged young was 3.5, calculated for all nests including those suffering total loss. In successful nests, i.e. those producing at

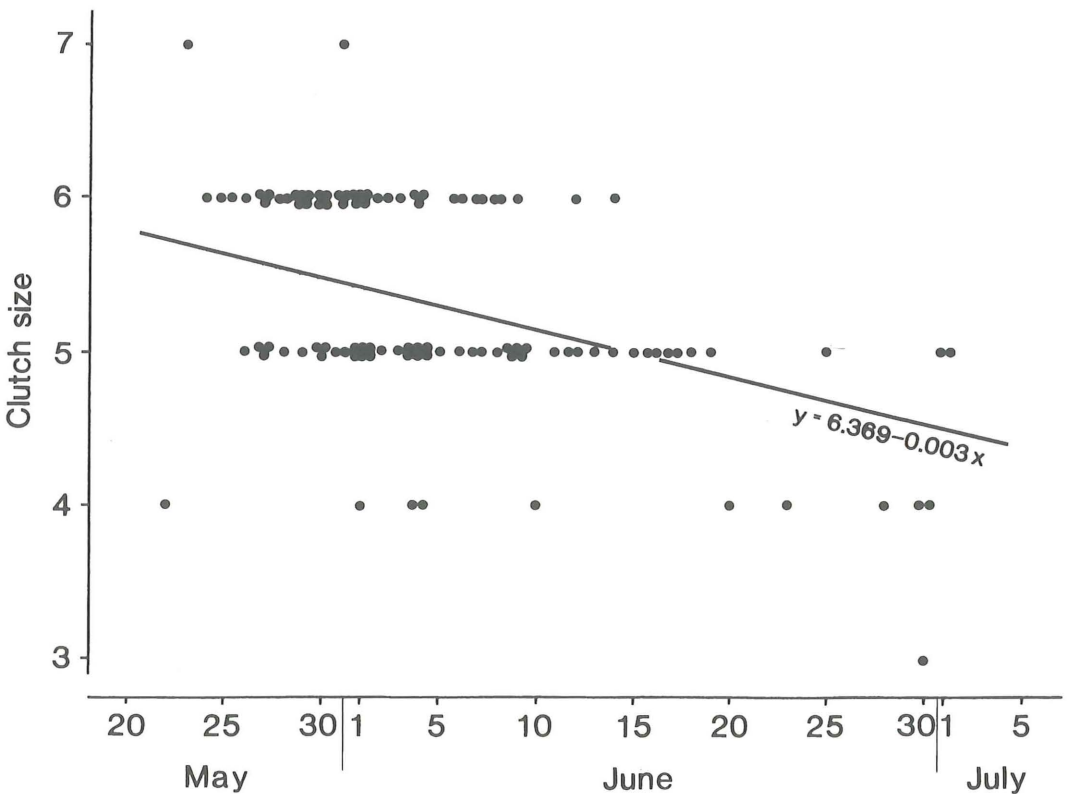


Fig.4. The seasonal decline in clutch size of the Red-backed Shrike in Gryt. Data from 1956–1992. Equation of the line: $Y=6.37 - 0.03X$.

Kullstorlekens minskning med säsongens framskridande hos törnskator i Gryt. Data från perioden 1956–1992. Linjens ekvation: $Y=6.37 - 0.03X$.

least one fledged young, the mean was 4.3. In only 34 of the 91 broods (37.4%) the number of fledged young was the same as the original number of eggs in the nest. In the remaining 57 nests either partial or complete losses occurred. Eighteen broods (19.8%) were totally spoiled, 15 of them by predation, one by rain and storm, and the remaining two were deserted for unknown reasons.

Out of a total number of 465 eggs, 29 (6.2%) remained unhatched in the nest together with the nestlings. However, calculations show that another 30 eggs were unsuccessful; these were either lost as eggs or as nestlings that had been removed dead or alive from the nest.

As a consequence of the Red-backed Shrike's choice of prey and hunting modes (Olsson 1995), its breeding success may be affected by even small variations in weather. In a very wet week of July 1982, the shrikes at one nest were seen feeding their young with earthworms. Eventually only one of the originally six nestlings survived to fledging. In the very cold and wet spring of 1991, the mean number of eggs in the nests was a quite normal 5.2, but only a mean of 2.1 young fledged. Considering only the few nests from which at least one young fledged ($N=7$), the corresponding number was 3.6. In contrast, in the three favourable (dry and hot) springs of 1989, 1990 and 1992, the mean number of fledglings in successful nests was 4.9. Thus, in the long run, production in good years may compensate for that in bad years. But the above observations also show how sensitive the Red-backed Shrike is to variations in the weather and how disastrous even short, wet cold spells may be.

Post-fledging period

The nestlings stay in the nest 14–16 days. During their last 4–5 days in the nest they show a pronounced behaviour that will help all or many of them to survive a predation attempt. Still not able to fly they simultaneously jump out of the nest and dive deep into tall grass or herbs. There they remain motionless until the adult birds signal that the danger is over.

Prolonged parental feeding keeps the brood together long after the young are fully fledged. In this study, ringed young birds were several times found quite near the nest up to a month after they left it. After this period they begin to leave the territory. On three occasions young birds were found 1–2 km from the nest 5–6 weeks after fledging. In two of these cases the brood was still together, with at least

one of the adult birds also present. In all three cases they were found south of the original territory. Possibly this was the prelude to real migration. Most Red-backed Shrikes have already left the study area at the end of August.

Discussion

Nesting

In their choice of nest site and in building the nest, Red-backed Shrikes demonstrate adaptability. Even rather great changes in their environment may not cause them any difficulty with respect to these activities. Environmental changes seem to have been great enough already to have caused changes in their behaviour. As an example one can mention the decline of open meadows and shrub-rich pastures in Sweden and the contemporary increase of areas planted with spruce. In the years 1959–79 only 5.6% of the nests found were in young spruce, but from 1980–93 the corresponding figure was 9%. In Germany, the trend has been the opposite, from 15.6% of nests in spruce during 1968–73 to only 5% in 1980–85 (Jacobser & Stauber 1987a). These authors' explanation is that the spruce plantations now have grown so tall that they no longer attract shrikes. Thus, new planting of spruce must have ceased or declined considerably in their study area in southern Germany. In Sweden, this has certainly not been the case, and will not be the case in the future.

Increased breeding in young spruce may have negative effects, for instance on breeding success. However, in their study of more than 800 nest sites, Jacobser & Stauber (1987a) found greater breeding success (63%) in spruce than in other sites (45%). They supposed that nests in spruce dry out faster than others after heavy rain, and that the characteristic horizontal layering of the twigs provides better nest support than other bushes. The number of nests in spruce in my study was rather small ($N=19$) but predation resulting in total loss was very high (23.5%). As shrikes, because of their hunting mode, use plantations on which young spruce are dispersed thinly, a nest bush tends to stand in a rather open place, such as a glade or at the edge of the plantation. This may increase the risk that the nest will be discovered by predators.

Among shrikes re-nesting after nest loss, Ash (1970) found a preference for placing the nest in the same kind of site and saw a danger in the species' inability to turn to other nesting alternatives. This study, however, demonstrated flexibility in the shrikes' nest site selection. Yet, the re-planting of clearcuts

with pine seems to have negative effects because Red-backed Shrikes seem unable or unwilling to build in young plants of this species.

Clutch size

In the present study area, the mean clutch size was 5.3 when all clutches laid throughout the summer were included, i.e. also repeat layings. For much older Swedish clutches, probably mostly from the beginning of the 20th century, a mean size of 5.25 has been reported (Rosenius 1929) but the origin of the clutches upon which this calculation was based is not quite clear. In Finland, clutch size was 5.3–5.4 eggs (Haartman 1969).

For first clutches laid in May, the mean clutch size was 5.64 in my study area. Corresponding values were 5.3 in England (Ash 1970), 5.37 in France (Lefranc 1979) and 5.51 in Switzerland (Luder 1986). As in several other bird species, the size of the clutch of the Red-backed Shrike increases from west to east (Lack 1947). In my study area no signs at all of a decrease in clutch size have been found either compared with Rosenius' study or during the four decades of the present study.

Breeding success

The number of young fledging from successful nests in this study was on average 4.3. The corresponding value in England was 4.1 (Ash 1970) and in France 4.2 (Lefranc 1979). In studies of the productivity of populations, it is important to know the production of fledglings in all nests, including spoiled ones. In Gryt, this has been on average 3.5, to be compared with 2.7 in Germany (Jacober & Stauber 1987b) and 2.9 in Switzerland (Rudin 1990). According to Jacober & Stauber (1987b) a pair of Red-backed Shrikes must produce 2.9 fledglings per year to balance mortality losses. Even if there may be differences in mortality between Swedish and German populations, the productivity in Gryt seems quite satisfactory.

In Switzerland, Luder (1986) found a gradual delay in the arrival of the Red-backed Shrike in spring. As a consequence, the proportion of clutches started in May, with their larger number of eggs, gradually decreased which influenced productivity negatively. In the period 1960–85, he found a delay of 0.28 days per year in the arrival of the birds. From this he argues that the decrease of the Red-backed Shrike in Switzerland is explained by factors affecting the birds outside the breeding season.

In my study area, the average first day of arrival (1956–91) was 16 May. For the years 1930–54, Durango (1956) found this date to be 18 May at Täby north of Stockholm. The difference between these two dates probably only reflects the latitudinal difference, Täby being about 170 km to the north of Gryt. Thus, spring arrival of the shrikes in eastern Sweden has not been delayed in later years. Neither can any delay be found in the observations at Ottenby Bird Observatory during the period 1959–85 (Enqvist & Pettersson 1986).

The decline of the Swedish population

Doubtless the Swedish population of the Red-backed Shrike is declining (Svensson 1994). According to Pettersson (1993) this decline first became evident among juvenile birds leaving Sweden in autumn at Ottenby, but later on also among adults. The present study has not revealed any lowered reproduction in this part of the species' Swedish range, nor any decline in population density (Olsson 1995). Studies on strongly declining populations in both England (Ash 1970) and Germany (Poltz 1975) have demonstrated good breeding success in some populations close to others with poor reproduction. In England, the species has now gone extinct. In a long-term study near Gothenburg, western Sweden, the breeding population has long remained stable, and no decline in breeding success has been observed (J. Bergqvist in litt.).

On the other hand, reports from more northern parts of the species' Swedish range indicate poor breeding success and a sharp population decline. Here the species is living at the northern margin of its European range. In the 1950s and 1060s, Durango (1956, 1963) found that, in rainy springs, few pairs remained in his area and those that did reproduced poorly. In one really bad year, 1961, all birds disappeared. This was never observed in Gryt in any of the c.40 years of my study. Based on his experience of Red-backed Shrikes in both a southern (58°N) and a northern (59°30'N) area, Durango stressed the much stronger effects of bad weather in the latter.

From the provinces of Gästrikland and southern Dalarna (60–61°N), L. Risberg (in litt.) has reported that the Red-backed Shrike has decreased by 75%, or probably more. In Värmland, at the same latitudes but further west, there has also been a strong decline (U.T. Carlsson in litt.). Low autumn populations for Sweden as a whole have been reported after years with bad weather in spring and summer (1982, 1985–87 and 1991; Svensson et al. 1992). It seems

unlikely that the shrikes in the north have experienced more negative, man-made changes of their environment than those in the south of Sweden. But a species thriving in hot and dry climates must be harder hit by cold and wet weather at the northern border of the range than further south and it is in the former areas that a clear decrease has been documented. In a general description of the climate in Sweden, Bosaeus & Melin (1988) state that "the wettest June months have usually occurred in the 1980s".

Paradoxically, in parallel to this decline, Red-backed Shrikes have been found increasingly often north of the Scandinavian breeding area. This increased number of observations mostly refers to single individuals, both in Sweden (SOF 1990) and in Norway (Gustad 1993).

As the Red-backed Shrike spends very few months of the year in Sweden, and most of its life in the wintering area and along the migration routes, great losses may occur outside Sweden. Two ringed birds from Gryt have been found, one in September in Czechoslovakia and one in April in Angola. Other winter recoveries of Swedish birds have been reported from Central Africa, but to the east of Angola (Österlöf 1976). In this area wintering shrikes have been studied in detail (Bruderer 1993) and seem to thrive and be exposed to very few dangers. Little is known about losses along the long migration routes between this wintering area and breeding areas in Sweden. If these losses are considerable, they will probably hit the populations farthest to the north hardest. From a diminishing number of birds arriving from the south in spring, few will reach the more northerly areas.

Acknowledgements

I want to thank Ulf T. Carlsson and Lennart Risberg for reports on the shrike's situation at the northern border of its range, Jan Bergqvist for information from the Swedish west coast and to Hans Källander for comments on the manuscript.

References

Ash, J. 1970. Observations on a decreasing population of Red-backed Shrikes. *Brit. Birds* 63: 185–205, 225–239.
 Bosaeus, L. & Melin, C. 1988. *Årets väder*. ICA-förlaget, Västerås. (In Swedish.)
 Bruderer, B. 1993. Neuntöter – ein Leben unterwegs: Stammgast in der Savanne. *Ornis* 5/93: 33–35.

Durango, S. 1956. Territory in the Red-backed Shrike. *Ibis* 98: 476–484.
 Durango, S. 1963. Törnskatan. In: Curry-Lindahl, K. 1963. *Våra Fåglar i Norden*. Bd 4. Natur & Kultur, Stockholm, pp. 2009–2016. (In Swedish.)
 Engqvist, M. & Pettersson, J. 1986. Flyttningens tidsmässiga förlopp hos 104 fågelarter vid Ottenby. *Spec. Rep. Ottenby Bird Observ. No.8*.
 Gustad, J.R. 1993. Fugler i Norge 1992. Rapport fra Norsk faunakomite for fugle (NFKF). *Vår Fuglefauna* 16: 227–248. (In Norwegian.)
 Haartman, L. von 1969. The nesting habits of Finnish birds. I. Passeriformes. *Comm. Biol.Soc. Scient. Fenn.* 32: 1–187.
 Hölzinger, J. 1987. Einführung zum Artenschutzsymposium Neuntöter. *Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspf. Bad.-Wurt.* 48: 7–15.
 Jacober, H. & Stauber, W. 1987a. Habitatansprüche des Neuntötters (*Lanius collurio*) und Massnahmen für seinen Schutz. *Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspf. Bad.-Wurt.* 48: 25–53.
 Jacober, H. & Stauber, W. 1987b. Zur Populationsdynamik des Neuntötters (*Lanius collurio*). *Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspf. Bad.-Wurt.* 48: 71–78.
 Kowalski, H. 1987. Zur Bestandssituation des Neuntötters (*Lanius collurio*) in der Bundesrepublik Deutschland und in Westberlin. *Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspf. Bad.-Wurt.* 48: 17–23.
 Lack, D. 1947–48. The significance of clutch size. *Ibis* 89: 302–352, 90: 25–45.
 Lefranc, N. 1979. Contribution à l'écologie de la Pie-grièche écorcheur *Lanius collurio* L. dans les Vosges moyennes. *Oiseaux R.F.O.* 49: 245–298.
 Luder, R. 1986. Abnahme der durchschnittlichen Gelegegrösse (1901–1977) beim Neuntöter *Lanius collurio* in der Schweiz. *Orn. Beob.* 83: 1–6.
 Olsson, V. 1995. The Red-backed Shrike *Lanius collurio* in southeastern Sweden: Habitat and territory. *Ornis Suecica* 5: 31–41.
 Pettersson, J. 1993. Populationsövervakning genom standardiserad fångst. *Vår Fuglefauna*, Suppl.1: 13–16. (In Swedish.)
 Poltz, W. 1975. Über den Rückgang des Neuntötters (*Lanius collurio*). *Vogelwelt* 96: 1–19.
 Rosenius, P. 1929. *Sveriges Fåglar och Fågelbon*. Bd 2. Lund. (In Swedish.)
 Rudin, M. 1990. Bruterfolg under Fütterungsverhalten des Neuntötters *Lanius collurio* in der Nordwestschweiz. *Orn. Beob.* 87: 243–252.
 SOF 1990. *Sveriges Fåglar*. 2 ed. Stockholm. (In Swedish.)
 Svensson, S. 1994. Övervakning av fåglarnas populationsutveckling. Årsrapport för 1992 och 1993. *Ekologiska Institutionen, Lunds Universitet*. (In Swedish.)
 Svensson, S., Olsson, O. & Svensson, M. 1992. Förändringar i fågelfaunan. *Naturvårdsverket, Rapport 4095*. (In Swedish.)
 Österlöf, S. 1976. *Report for 1967 of the Bird Ringing Office*. Swedish Mus. Nat. Hist., Stockholm.

Sammanfattning

Törnskatan i sydöstra Sverige: Häckningsbiologi

Beträffande undersökningsområdet, dess naturförhållanden, törnskebiotoper och artens utnyttjande av dessas födoresurser, se Olsson 1995.

På grund av törnskatans undångömda levnadssätt just vi häckningens inledningsskede och risken för att fåglarna vid störning skall överge påbörjat bo och även nylagda ägg, har de flesta bon sökts vid senare skeden i häckningen. Genom att veta ungarernas ålder (se Fig. 3), utgå från en ruvningstid om 14 dygn och inräkna antalet ägg med utgångspunkt från att de lagts ett per dygn, kan ett sannolikt äggläggningsdatum beräknas (Fig. 1). Kulmen i äggläggningen ligger i månadskiftet maj-juni med 2 juni som mediantdatum. Detta datum ligger cirka 2 veckor efter medeldatum för artens första ankomstdag (16 maj) beräknat på 27 vårar under åren 1956–91.

Törnskatan uppvisar stor variationsrikedom i valet av plats för boet (Tabell 1) och i valet av bomaterial (Tabell 2). Buskar med taggar och tornar föredras klart (50,2%) framför andra, och medräknas enen, som på litet annat sätt också hindrar eventuella predatorer, uppgår de ”stickiga” buskslagens andel till 72,4%. Trots riklig förekomst av björk, asp och sälg i de flesta revir har av 243 bon inte något anträffats i dessa trädslag, och bon i tall är mycket sällsynta jämfört med dem i gran.

Vid omläggning, t.ex. efter boplundring, visar törnskatan ej någon speciell tendens att söka upp samma eller liknande läge som för det första boet. I England konstaterades en bundenhet till den först valda boplatstypen, vilket ansågs försvåra törnskatans anpassningsmöjligheter till nutida landskapsomvandlingar. I denna svenska studie har en förhållandevis stor del (15,3%) av häckningarna skett på hyggen, och andelen bon i smågranar har redan ökat i takt med nedläggning av beten i hagmarker och en parallell ökning av granplanteringarna. Törnskatans ovilja att bygga bo i ungtallar gör rena tallplanteringar mindre lämpliga för arten.

Äggkullens medelstorlek ($N = 119$) har varit 5,3 (Tabell 3). Vid denna beräkning har alla funna kullar inkluderats, alltså även omlagda kullar, vilkas andel av totalmaterialet inte gått att fastställa. Under häckningstidens gång finner man en gradvis nedgång i kullstorleken enligt följande; alla kullar i maj 5,64 ägg, kullar från 1–15 juni 5,26, och alla kullar senare än 15 juni 4,37 (Figur 4).

Produktionen av ungar har uppgått till i medeltal 3,5, vari då också inräknats bon med olika grader av

förluster, även totalförluster. Av de 91 bon, som varit användbara för denna beräkning, har det endast varit 34 där antalet flygga ungar varit detsamma som det ursprungliga äggantalet. I 18 (19,8%) av de 91 bona inträffade totalförlust. Femton av dessa spolierades av predatorer, ett bo blåste ner och de övriga två övergavs av okänd anledning. Trots dessa förluster får en produktion om 3,4 ungar per bo ses som hög, då motsvarande siffra t.ex. i Tyskland varit 2,7 (Jacober & Stuber 1987b) och i Schweiz 2,9 (Rudin 1990). Enligt Jacober & Stauber måste i Tyskland ett törnskepar producera 2,9 ungar/år för att uppväga mortaliteten.

Medelantalet producerade ungar per lyckad häckning (minst en flygg unge) har i denna undersökning uppgått till 4,3, jämfört t.ex. med 4,1 i England (Ash 1970) och 4,2 i Frankrike (Lefranc 1979). Det finns i undersökningsområdet inga tecken på att häckningsresultaten skulle ha försämrats under senare år. Från Schweiz rapporteras en gradvis försenad ankomst under en längre serie vårar (Luder 1986), vilket givit färre andel av de större, tidiga kullarna, och därigenom en minskad produktivitet i området. Jämförelser mellan äldre kända ankomsttider (Durango 1956, Engquist & Pettersson 1986) och nutida i sydöstra Sverige visar inte heller på någon sådan försening.

I samband med artens snabba nedgång i Storbritannien påvisades normala häckningsresultat i vissa områden, samtidigt med mycket dåliga i närliggande undersökningsytor (Ash 1970). Det har inte gått att finna några uppgifter om försämrade häckningsutfall i andra delar av södra Sverige. Däremot har vid förfrågan Lennart Risberg angivit en minst 75%-ig nedgång i beståndet i Gästrikland–södra Dalarna, och Ulf T. Carlsson en ”stark minskning” i Värmland (båda i brev).

Det är svårt att se att av människan orsakade miljöförändringar i dessa nordligare delar av törnskatans utbredningsområde skulle vara allvarligare än i sydöstra Sverige. Det förefaller däremot sannolikt att den konstaterade nedgången i den svenska populationen som helhet framför allt kan ha sin orsak i allvarligare följder av kall och våt väderlek i dessa artens nordliga utkantsområden än längre söderut.

Slutligen bör man komma ihåg att arten endast vistas under cirka 3 månader av året i Sverige, och under 9 månader utanför våra gränser. Vintertillhållen ligger i södra Afrika, och ökade risker av flera olika slag under senare år kan drabba törnskatorna framför allt utmed de långa flyttningvägarna. Till dem hör ökenspridningen, miljögifter och aktiv följelse från människans sida.

Incubation, hatching, and clutch desertion of the Treecreeper *Certhia familiaris* in south-western Sweden

ANDERS ENEMAR

Abstract

Breeding data were collected on a Treecreeper population nesting in artificial nest sites, erected in deciduous forests in south-western Sweden. From 1982 through 1994, 74 incubation periods were estimated by measuring the time from laying of the last egg to either the hatching of that egg or the appearance of the last hatchling. The mean period was 15.7 ± 1.44 (SD) days, showing a negative relation to laying date from about 17 days for clutches laid in early April to about 14 days in late June, as well as to the mean ambient temperature of the egg-laying period and the first five days of incubation. Mean hatching asynchrony was

1.0 ± 0.37 days ($n=38$). Approximately 90% of the eggs surviving until hatching produced viable chicks. A third of the losses were perished hatchlings, the rest unhatched eggs. Out of 443 clutches with at least one egg, 13% were abandoned without signs of robbing or other destruction. Part of the desertions occurred in connection with heavy rain soaking the nests. – The concept of incubation period is discussed.

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

Received 8 March 1995, Accepted 2 June 1995, Editor: H. Smith.

Introduction

The Treecreeper *Certhia familiaris* is a year-round resident inhabiting coniferous as well as deciduous forests. Its breeding ecology has been studied in coniferous forests in Finland (Kuitunen 1989) but is otherwise poorly known. To document its breeding ecology in deciduous forests, a long-term study has been performed in south-western Sweden from 1982 to present.

In south-western Sweden the species is facultatively double-brooded. Its breeding season begins in early April and may extend into late July, which is a very long period compared to that of other resident passerines in the area except the Wren *Troglodytes troglodytes*. The current studies are carried out with the final aim to understand what determines the choice between single- and double-brooded breeding strategies. To this aim seasonal trends in reproductive performance are investigated.

Information on the timing of breeding and clutch size have been published previously (Enemar 1992). This paper presents data on the length of the incubation period, hatching asynchrony, hatching success and clutch desertion, together with a brief and crit-

ical review of how the concept of the incubation period has been defined and put into practice in the field.

Methods

The present study, initiated in 1982, has been carried out in the deciduous woods of the Gunnebo recreation grounds, located about 10 km south-east of Göteborg in south-western Sweden ($57^{\circ}39'N$; $12^{\circ}4'E$). The study area and the special breeding devices for the Treecreeper used (300 nest pockets) have been presented previously together with an account of the routines of the field work (Enemar 1992).

The incubation period was estimated for a large number of clutches by counting the days elapsing from the laying of the last egg to the hatching of the last young, i.e. the technique indicated by Evans (1891), later described in full by Heinroth (1922), and further evaluated by Swanberg (1950). In accordance with Nice (1954), only clutches where all eggs hatched were considered. The date of the ap-

pearance of the last egg was often calculated assuming that the Treecreeper lays one egg a day, which was repeatedly confirmed in this study. The hatching of the last laid egg was presumed to have occurred, on average, half a day prior to the morning when the hatching was first observed, provided that the nest, with still at least one egg unhatched, had been inspected the preceding morning.

Most occupied nest pockets were in 1994 inspected daily before noon during the egg laying period to mark the eggs according to their laying order and, later, to record the hatching days of the individual eggs. This procedure allowed the incubation time of the last egg laid to be accurately established even in clutches which tended to hatch synchronously. In such cases, the last egg laid is not necessarily the last egg to hatch, which may lead to an overestimation of the incubation period defined according to Heinroth and Swanberg (von Haartman 1956).

The onset of incubation and the developmental asynchrony were in 1994 investigated by transilluminating and photographing the eggs during the first few days of incubation (Enemar & Arheimer 1989). The time interval between the youngest and oldest embryos of a clutch was estimated by comparing their appearance on the photographs (swelling of the yolk sphere, size of the embryo, extension of the extra-embryonic membranes, cf. Fig. 1).

The hatching asynchrony was measured in 1993 and 1994 by inspecting the nests every morning of the last few days of the incubation period. It was calculated as follows. In case the whole clutch appeared as hatched on the same morning, the eggs may have hatched either synchronously since the preceding inspection (minimum hatching asynchrony=0 days), or in a sequence from immediately after the inspection of the unhatched clutch the preceding morning to just before the visit the following morning (maximum hatching asynchrony=1 day). The mean of these values (0.5 days) is considered to indicate, on average, the degree of the hatching spread. The minimum and maximum values were calculated in a corresponding way when the appearance of the hatchlings was distributed over two or three mornings.

The daily mean temperatures of the breeding seasons were obtained from the meteorological station of Säve airport, about 15 km to the north of the study area (SMHI 1982–1994). These mean temperatures may differ somewhat from those of the study area. On the other hand, the major temperature fluctuations, which are of importance in the present context, are certainly more or less the same. This

became evident when the data from Säve were compared with those of other weather stations around the study area (Landvetter and Göteborg). Data on precipitation were also obtained from Säve.

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

Results

The incubation periods were recorded for 74 clutches, a third of which were based on clutches with marked eggs. Majority of the periods were estimated in 1993 (20) and 1994 (25), the rest in the seasons of 1982 through 1992. The data refer to clutches with laying starts from April 10 to June 19.

The average incubation period was 15.7 ± 1.44

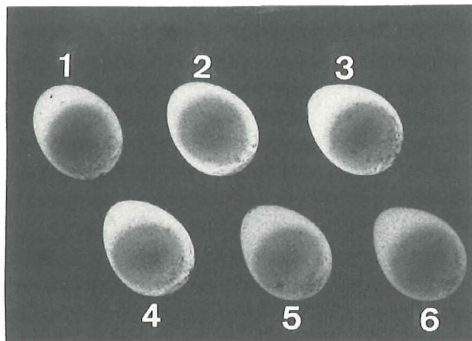
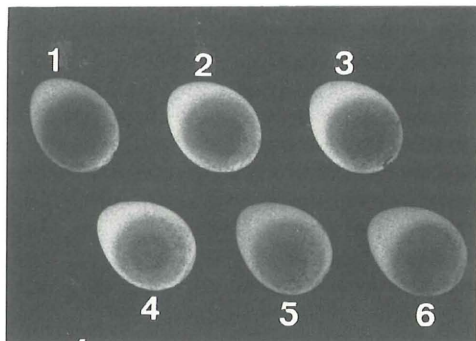
Fig. 1. Photographs of the transilluminated eggs of an asynchronous clutch (A, first egg 30 April, mean temperature of laying period $+9.6^\circ\text{C}$) and a synchronous clutch (B, 28 April, $+8.4^\circ\text{C}$) about 24, 48, 72, and 96 h after the appearance of the last egg. Numbers indicate laying order. The developmental asynchrony is clearly visible in clutch A after 72 h, ranging from a large embryo (dark spot at the lower margin) and coarse blood vessels in egg No.1 to merely a swollen yolk globe without visible embryonic structures in egg No.6. At the same time, all eggs of clutch B are only in the yolk swelling stage, showing embryos and blood vessels first after another 24 h of incubation. The developmental asynchrony is estimated at slightly more than 1 day for clutch A, and less than 0.5 day for B. This is in agreement with the hatching spreads recorded later on in the field. The photographs show that the difference between the two clutches with regard to the developmental progress of the sixth egg is insignificant, the A-egg having a slight developmental lead. This means that full incubation started very soon after the laying of the last egg in clutch B. The recorded incubation periods were between 15 and 16 days for both clutches.

Foton av de genomlysta äggen av en asynkron (A, värpstart 30 april, medeltemperatur för värpperioden $+9,6^\circ\text{C}$) och en synkron kull (B, 28 april, $+8,4^\circ\text{C}$) ca 24, 48, 72 och 96 timmar efter sista äggets värpning. Siffrorna anger värpföljden. Spridningen i utvecklingsstadierna mellan äggen i kull A framgår klart efter 72 timmar, med synligt embryo (mörka fläcken vid äggets nedre kant) och tydliga blodådror i ägg 1, medan ägg 6 ännu visar endast uppsvälld gula utan synligt embryo. Vid samma tidpunkt har kullen B inte hunnit längre än till uppsvällda gulor över lag. Spridningen i utvecklingen mellan ägg 1 och 6 bedöms vara drygt 1 dygn för A och mindre än 0,5 dygn för B. Detta stämmer med den i fält senare konstaterade kläckningsspridningen. Fotona visar vidare att skillnaden mellan de båda kullarnas 6:e ägg är obetydlig med litet försprång för A-ägget. Detta betyder att full ruvning kom igång i kull B mycket snabbt efter sista äggets värpning. Den konstaterade ruvningstiden blev för båda kullarna mellan 15 och 16 dygn.

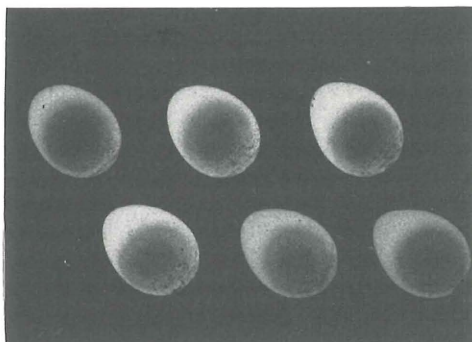
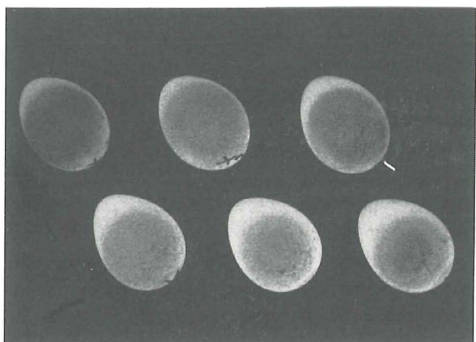
A

B

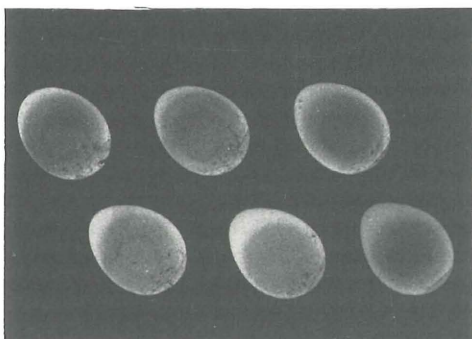
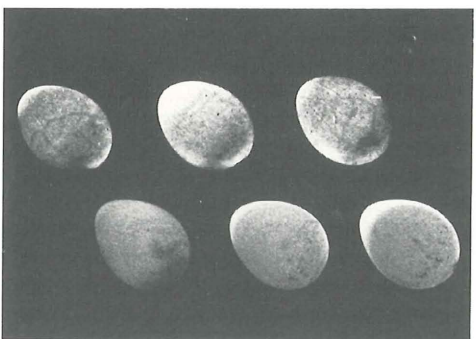
24 h



48 h



72 h



96 h

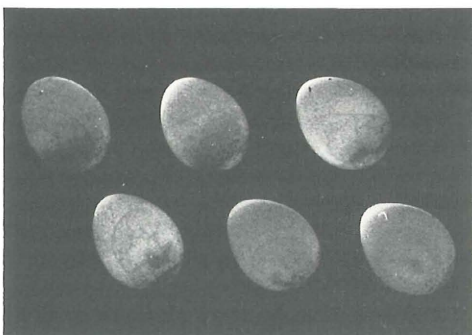
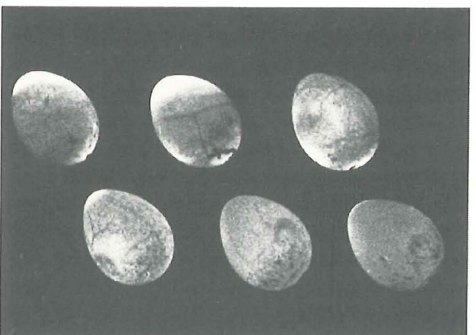


Table 1. Number of clutches distributed according to the incubation time of the last egg laid and month of laying start. The mean incubation periods (\pm SD) were calculated presuming that the eggs hatched, on average, in the middle of the indicated 24-hour periods. Measurements were based on marked eggs (25 clutches) or were carried out according to the Heinroth-Swanberg method (49 clutches).

Antal kullar grupperade enligt det sist lagda äggets ruvningstid och månaden för värpstarten. Medelvärdena för ruvningstiden har uträknats under förutsättningen att äggen i genomsnitt kläckts vid de angivna dygnsintervallens mitt.

Month <i>Månad</i>	Day interval of hatching <i>Kläckningsdygn</i>							Mean incubation period <i>Medelruvningstid</i>
	13< >14	14< >15	15< >16	16< >17	17< >18	18< >19	19< >20	
April	–	7	9	3	5	5	1	16.3 \pm 1.56
May/ <i>maj</i>	4	9	14	3	6	–	–	15.4 \pm 1.22
June/ <i>juni</i>	2	3	2	1	–	–	–	14.8 \pm 1.04
Total	6	19	25	7	11	5	1	15.7 \pm 1.44

(SD) days (Table 1). The estimated 74 incubation periods showed a negative and significant regression on time (Fig. 2), indicating that they decreased from about 17 days for clutches started in early April to about 14 days for those incubated in late June.

The eggs of 38 clutches hatched within a period of about 24 hours, the mean time interval between the first and last egg being 1.0 ± 0.37 days (Table 2). The examination of transilluminated eggs from the first few days of incubation revealed a developmental

asynchrony of the same magnitude (0.8 ± 0.44 days, $n=15$). As expected, the developmental (x) and hatching (y) asynchrony covaried significantly and positively for 11 clutches where both measurements were carried out ($r=0.89$, $df=9$, $p<0.001$).

Approximately 90 per cent of the eggs surviving until hatching time produced viable chicks (Table 3). About one third of the failures consisted of perished hatchlings, the rest being unhatched eggs. Part of these eggs contained visible embryos of different ages.

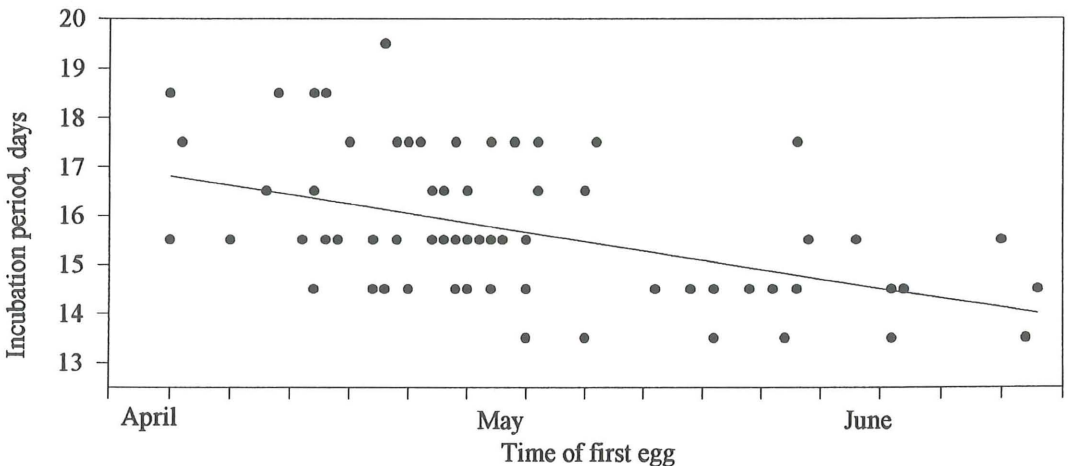


Fig. 2. The relation between the incubation period and the laying date. The negative relationship is significant: $y=17.0-0.04x$, $r=-0.46$, $df=72$, $p<0.001$ (1 April = 1, 5-day periods are indicated on the x-axis, four dots represent two observations each, three dots three observations).

Sambandet mellan ruvningsperiodens längd och datum för värpningens start. Medelminskningen under säsongen visas av linjen, vars lutning är statistiskt säkerställd.

Table 2. The hatching spread (days) as determined by watching the clutches during the last few days of the incubation period.

Kläckningsspridningen i dagar, bestämd genom bevakning av äggkullarna under ruvningens slutskede.

Year År	Number of clutches <i>Antal kullar</i>	Time of first egg <i>Datum för första ägg</i>	Mean±SD <i>Medelvärde ±SD</i>
1993	18	14/4–4/6	1.1±0.44
1994	20	13/4–13/6	0.9±0.24
Total	38	13/4–13/6	1.0±0.37

Difference *Skillnad* 1993/94: $t=2.25$, $p<0.05$

No less than 57 out of 443 clutches with at least one egg were abandoned for reasons unknown in 1982 through 1994, i.e. 13%. There were no signs of robbing or other interferences in these cases.

Analyses and discussions

Length of incubation period

In the Treecreeper, the incubation is carried out by the female birds only. The recorded incubation periods varied from 13.5 to 19.5 days (Table 1), declining significantly from the beginning to the end of the breeding season. The reason for this "calendar effect" is assumed to be the rise of the environmental temperature with the progress of the season. Thus, the relation between the temperature and the length of the incubation period has been investigated, using the mean temperatures of two different periods of the breeding time: first, the egg-laying period together with the first five days following the laying of the last egg and, second, the seven days preceding the hatching of the last egg laid. The data from 1994 and from the years 1982 through 1993

have been tested separately due to the slightly different methods used to measure the length of the incubation period (see Methods, Table 4). Some additional data characterizing the environmental temperature of the study periods are included in Table 4. The reason is that the effect of the temperature may be dependent upon its general level and variation between the tested breedings. Of course, no significant relation is expected when the temperature remains stable or above what is critical for the breeding females.

The ambient temperature around the completion of laying and the start of incubation is probably the most important factor affecting the length of the incubation period (Fig. 3). Both sets of data agree in this (Table 4), implying that the period is reduced by one day, on average, when the temperature mean increases between two and four degrees. A possible effect of the temperature during the last week of incubation is less conspicuous. No correlation is found for 1994. However, the data from 1982 through 1993 show a negative and significant correlation, possibly due to the wide temperature fluctuations compared to 1994 (cf. Table 4). On the other hand, the temperature means of the early and late periods are expected to be positively correlated since the end of the early period and the beginning of the late period are separated by only a few days (mean 3.7, range 0–7). The correlation is in fact significant ($r=+0.52$, $df=47$, $p<0.001$). This seems to imply that much of the recorded inverse relation between the temperature of the late period and the incubation length reflects that which has been established in the early period.

The temperature means of the late periods in 1994 are correlated neither to the length of the incubation periods (Table 4), nor to the means of the early periods ($r=-0.07$, $df=23$, $p<0.8$). This strongly indicates that the early period is generally the most important one in affecting the behaviour of the

Table 3. Hatching success. *Kläckningsframgången*. A=Number of clutches *Antal kullar*, B=Number of eggs *Antal ägg*, C=Number of surviving hatchlings *Antal överlevande nykläckta*, D=100C/B, E=Number of perished hatchlings *Antal omkomna nykläckta*, F=100E/B, G=Number of unhatched eggs *Antal okläckta ägg*, H=100G/B. Bold figures denote percentages. *Procentalen markeras med fetstil.*

Year/År	A	B	C	D	E	F	G	H
1991	18	98	86	88	3	3	9	9
1993	30	168	155	92	5	3	8	5
1994	28	146	127	87	3	2	16	11
Total	76	412	368	89	11	3	33	8

Table 4. The relation between the incubation period and the mean temperature during both the egg laying period, including the first five days after the last egg was laid (EARLY PERIOD), and the seven days before the hatching of the last egg (LATE PERIOD), together with data showing the temperature conditions during the period studied. The slope (b) of the regression line and the correlation coefficient (r) is given together with the probability value (p).

Sambandet mellan ruvningstidens längd och medeltemperaturen under dels äggläggningstiden och de fem första dagarna efter sista äggets värpning (TIDIG PERIOD), dels de sju dagarna före sist lagda äggets kläckning (SEN PERIOD), tillsammans med data som visar temperaturförhållandena under de studerade perioderna. Värdet på b anger sambandet mellan ruvtid och temperatur (-0.45 betyder att ruvtiden minskar 0,45 dagar då medeltemperaturen för perioden ökar med 1°C).

	Method of estimating incubation period	
	<i>Metod för mätning av ruvtid</i>	
	Last egg marked <i>Sista ägget märkt</i> 1994	According to <i>Enligt</i> Heinroth/Swanberg 1982–1993
EARLY PERIOD TIDIG PERIOD:		
Number of clutches <i>Antal kullar</i>	25	49
Mean temperature (\pm SD) <i>Medeltemp.</i>	+10.3 \pm 1.55	+10.6 \pm 3.70
CV <i>Variationskoefficient</i>	15%	35%
Temperature range <i>Temp.omfång</i>	+5.3 to +12.5	+3.5 to +17.3
b	-0.45	0.24
r <i>Korrelationskoefficient</i>	-0.63	-0.55
p <i>Sannolikhetsvärde</i>	<0.001	<0.01
LATE PERIOD SEN PERIOD:		
Number of clutches	25	49
Mean temperature	+12.6 \pm 1.70	+12.0 \pm 3.05
CV	14%	25%
Temperature range	+8.8 to +15.9	+3.3 to +18.7
b	+0.05	-0.23
r	0.08	-0.45
p	<0.8 n.s.	<0.01

parent birds. It is certainly a strenuous period for the female bird, whose energy-demanding task to produce eggs may make her sensitive to falling temperatures with concomitant increasing feeding difficulties. This might postpone the onset of the likewise energy-demanding full and continuous incubation (Mertens 1980). Taken together, this results in a prolongation of the incubation period.

Reported incubation periods for the Treecreeper, usually based on small samples, are 13–14 days (Schönfeld 1983), 14 days (Longstaff 1929), 14–16 days (Swanberg 1982), and 15 days (Evans 1891, Ross 1931, Steinfatt 1939, Bäsecke 1957, Löhrl 1979, Davis 1979). Durango (1963) observed longer incubation periods for the first clutches (15 to slightly more than 16 days) caused by "lower air temperature and longer foraging trips" than for the second clutches (14 days), although he did not give

the number of studied nests. All incubation periods are within the range recorded in this study. The Nest Record Scheme of the British Isles presents a mean of 14.5 \pm 1.4 days (range 12–19) for 44 clutches (Flegg 1973), which is approximately one day shorter than in this study ($t=4.46$, $p<0.001$). Unfortunately, the significance of this difference is uncertain, as no information was given as to how the incubation periods had been calculated from the nest card data.

Examples of an inverse relation between incubation period and air temperature for two passerine species are given by Kendeigh (1952) and Walkinshaw (1952). A similar relation between the duration of the incubation period and the laying date has been shown for some other small passerine species (e.g. Seel 1968, von Haartman 1969, Winkel 1970, Slagsvold 1986, Smith 1993). All this is in accordance

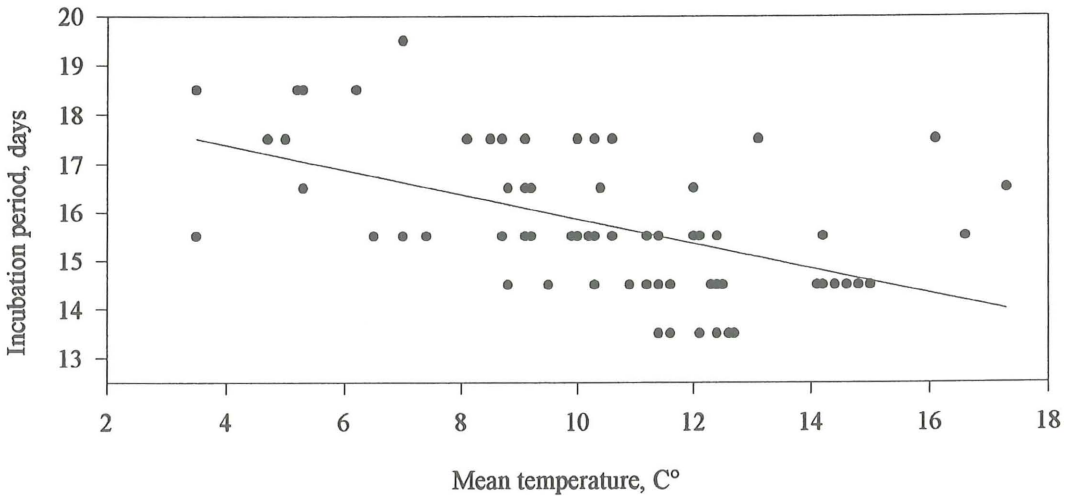


Fig. 3. The relation between the incubation period and the mean ambient temperature of the period from the laying of the first egg through the fifth day after the last egg. The negative relationship is significant: $y = 18.4 - 0.25x$, $r = -0.55$, $df = 72$, $p < 0.001$. (Ten dots in the diagram represent two observations each.)

Diagram som visar hur ruvningsperiodens längd minskar då temperaturen i omgivningen ökar. Temperaturen är ett medelvärde för tiden från första äggets värpning till och med femte dagen efter sista ägget. Linjen visar medelsambandet, vilket är statistiskt säkert.

with Huggins' (1941) demonstration that there is a positive correlation between air temperature and average egg temperature during incubation.

The hatching asynchrony

The hatching spread depends primarily on the amount of heat the first eggs laid receive before the appearance of the last one. In this study, full incubation intensity was in most cases attained after the completion of the clutch. However, the first eggs have usually been slightly incubated by the laying female, giving them a developmental lead of up to 24 hours, as documented by the photographs of the transilluminated clutches (Fig. 1). A hatching spread of about 1.5 days has been recorded for three clutches, all with first eggs layed in May or June and two of them with 7 eggs. However, so far the number of investigated clutches with 4 and 7 eggs is too small to establish the relationship between the hatching spread and clutch size.

Like the incubation period, the hatching asynchrony was affected by the mean ambient temperature during laying and the first five incubation days (Fig. 4). The higher the temperature, the more incubation during the laying period, resulting in a prolonged hatching spread.

The Treecreeper is said to start effective incubation on completion of the clutch or a few days later (Steinfatt 1939, Bäsecke 1957, Durango 1963, Davis 1979, Swanberg 1982). This is also stated in many handbooks (e.g. Groebbels 1937, Witherby et al. 1943, Harrison 1975). However, Ptushenko & Inozemtsev (1968) report that incubation begins with the laying of the penultimate egg. There are also single observations of a clear hatching spread in the literature (e.g. Lövenskiöld 1930, Ross 1931). It is possible that the Treecreeper behaves as the small passerine species in general, i.e. it starts incubation successively before the last egg is laid (Clark & Wilson 1981, Magrath 1990) if not prevented by proximate constraints such as cold weather and food scarcity (Slagsvold 1986, Slagsvold & Lifjeld 1989, Enemar & Arheimer 1989, Nilsson 1993). Whatever the driving selective forces resulting in asynchronous hatching are (cf. reviews by e.g. Magrath (1990), Nilsson (1993)), it is difficult to see why the Treecreeper should be an exception in this context. The many reported instances of delayed incubation start could be explained by the habit of the Treecreeper to begin egg-laying very early in the spring compared to the resident small passerine species in the area, i.e. at a time when constraining conditions such as low temperatures usually prevail.

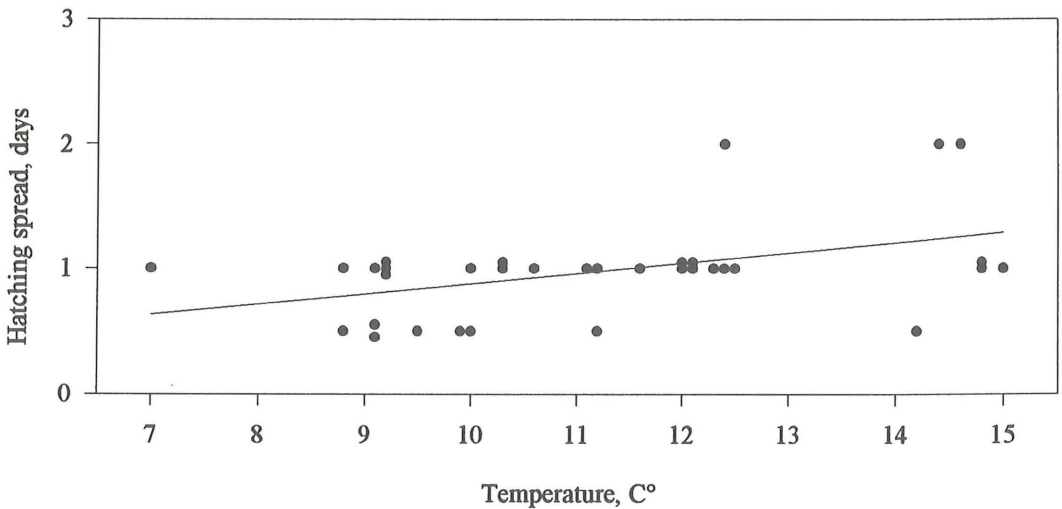


Fig. 4. The relation between the hatching spread and the mean ambient temperature of the period from the appearance of the first egg through the fifth day after the last egg has been laid. The positive relationship is significant: $y=0.07+0.08x$, $r=0.44$, $df=32$, $p<0.01$.

Diagram som visar hur kläckningsspridningen i dygn ökar då medeltemperaturen i omgivningen stiger under perioden från första äggets värpning till och med femte dagen efter sista ägget. Medelökningen visas av linjen vars lutning är statistiskt säker.

The hatching success

Approximately nine out of ten fully incubated eggs hatched and produced viable hatchlings (Table 3). Kuitunen (1987) reports the same outcome of successful breedings in his study area in Finland. In Britain, the number of fledglings per egg was 0.85 to 0.93 for successful nests (Flegg 1973), i.e. the same production of viable hatchlings as in the present study. This level of hatching success seems to be generally valid for avian eggs (Koenig 1982).

In my study area, only 3% of the hatchlings died during or soon after the hatching process. Most of the losses were unhatched eggs (approx. 8%, Table 3), apparently due to the death of the embryos at varying developmental stages within the egg. According to the photos of the transilluminated clutches, all 109 inspected eggs started the developmental processes, as indicated by the swelling of the yolk sphere. Obviously, the frequency of unfertilized eggs has been negligible.

Clutch desertion

The Treecreepers may postpone the start of incubation several days after completion of the clutch (Bäsecke 1957, Swanberg 1982), as suggested above, due to the impact of constraining environmental factors, such as cold weather. These postponements

could probably in some cases lead to clutch desertion. In fact, it has quite often happened that incomplete or complete clutches have been abandoned in nests which have shown no signs of robbing or other interferences. The desertion rate in my study area was 13%, which is close to the 12% of 369 breeding attempts in nest-boxes, recorded by Kuitunen & Aleknonis (1992) in Finland. Obviously, these desertions are a regular phenomenon in the breeding biology of the Treecreeper.

It is possible that the inspections of the nest pockets and the flushing of the females from the nests could have caused some desertions. However, no clutches were abandoned in 1994, despite the fact that the nests were then inspected more often than previously in connection with photographing the transilluminated eggs (cf. Methods). Therefore the "human factor" seems to have been negligible.

A negative, although insignificant ($p<0.2$), correlation was found between the temperature and the frequency of clutch desertions. However, many abandoned nests containing cold and wet eggs had been soaked in connection with heavy rainfall. In fact, a positive and significant correlation was found between the frequency of clutch desertions and the amount of precipitation during the month (April or May) when the incubation was terminated (Fig. 5).

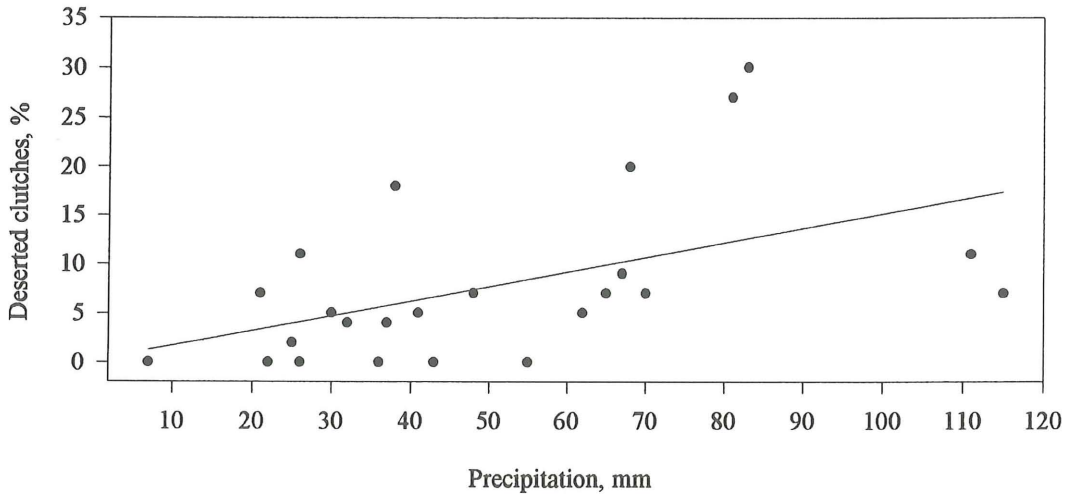


Fig. 5. The relation between the proportion of deserted clutches and the amount of rain during the month of desertion (April or May). The positive relationship is significant: $y=0.24+0.15x$, $r=0.50$, $df=22$, $p<0.02$.

Diagram som visar hur antalet övergivna äggkullar, uttryckt i procent av totala antalet häckningar, ökar med stigande regnmängd under den månad, april eller maj, då övergivningen skedde. Sambandet, som visas av linjen, är statistiskt säkerställt.

This explains only part of the nest desertions, because many abandoned nests were dry and many parent birds returned to their soaked nests to incubate.

The clutch desertion rate was only approximately 4% for nests placed in natural cavities in Lithuania (Kuitunen & Aleknonis 1992). A higher desertion rate for nests in natural sites was found by Davis (1979), apparently often caused by heavy rain. It is possible that the nest pockets of this study, and perhaps also the nest boxes used by Kuitunen (1985), are rather effective in accumulating water that easily enters the artificial nest cavities along the tree trunks during rainfall, with an increased desertion rate as a consequence.

Concluding remarks

The "incubation period" – a concept hard to define and handle?

As indicated above, the concept of incubation period has since long been lively debated, concerning not only how to measure the length of the period in the field but also how to define this period. As for the last-mentioned problem, Swanberg (1950) agrees with and quotes Heinroth's (1922) rule: "By incubation period is understood the time which with regular, uninterrupted incubation of a newly laid egg

elapses until the young has left the egg" (Swanberg's translation). The problem is how to discern and establish in the field what should be regarded as "regular" and "uninterrupted", or, following Drent's (1975) rule, as "regular attention of the parent as typical of undisturbed incubation".

How many of the incubation periods of the Treecreeper, listed in Table 1, should be considered valid according to the "rules" above? It is not an easy task to decide this, which was pointed out already by Evans (1891). He recommended that the incubation period be measured from laying of the last egg to the hatching of the same, marked egg (or of the last young), but he saw difficulties in the fact that incubation may often start either before or some time after the completion of the clutch, facts that have often been recognized as serious complications (cf. e.g. Ryves 1946). Evans therefore concluded that "by means of an incubator all these difficulties are overcome". Although we know a great deal about the physiology and requirements of the egg under development (e.g. Drent 1975, Deeming & Ferguson 1991), it is not easy to imitate the environment of the *naturally* incubated egg (Huggins 1941). Therefore, artificial incubation is not considered satisfactory in this context.

Despite all discussions and reviews dealing with incubation problems during the last few decades, it

has obviously been impossible to arrive at consensus views with regard to concepts and practices. For example, it has recently been stated that "incubation time" should be defined as the period from the last egg laid to the *first* egg hatched when the individual eggs of the clutch cannot be identified (Ehrlich et al. 1994).

It is necessary to arrive at general agreements on how to treat the concept of the incubation period and how to estimate the latter in the field, in order to make meaningful interspecific as well as intraspecific comparisons possible. More precise estimations are now badly needed. For example, as for the small passerines, the numerous references to recorded incubation periods given in today's handbooks do not say much more than what was stated already in the extensive and classical investigations made by Evans (1891), who concluded that "13 to 14 days is a very common period", and by Heinroth (1922), who found that the period lasts mostly between 12 and 14 days.

First a terminological distinction is needed. The nesting time of a breeding pair has traditionally been divided into the nest-building, laying, incubation, and nestling periods. The incubation period starts when laying is completed and lasts until hatching is finished irrespective of its relation to the incubation period according to the above-mentioned rules by Heinroth and Drent. Obviously "incubation period" is an ambiguous term. I here use the term *incubation period* to denote the time elapsing from laying of the last egg to its hatching, because it most often corresponds to the equally designated period of the nesting time. (As mentioned above, small deviations may be caused by some of the synchronously hatched clutches.) I suggest that the term *incubation time* be reserved for the period of incubation which follows when the incubation behaviour of the parent bird is "typical", "regular", "uninterrupted", and "undisturbed", i.e. conforms with the rules mentioned above.

Needless to say, the length of the incubation period mainly depends on two factors: first, the egg through its developmental properties which decide the *minimum developmental time* of the egg, and second, the parent bird through its incubation performance (attentiveness) (cf. Moreau 1946). The latter adds a component of behavioural ecology to the incubation period. Therefore, the incubation period is and has to be accepted as a dynamic phenomenon. In the following, the three kinds of periods of development and incubation will be commented on separately.

The minimum developmental time

The physiological properties of the egg provide the starting-point, i.e. the minimum developmental time, which is the time elapsing between laying and hatching when the egg is incubated continuously under optimal conditions as regards temperature, humidity, and egg turning (cf. Drent 1975). Inherited physiological differences between the eggs of a clutch are certainly small, probably less than 1% of the standard deviation of the length of incubation time (Ricklefs 1993). This minimum developmental time can be estimated, at least approximately, by artificial incubation. Only few wild species have been investigated using this technique. Heinroth (1922) concludes that the artificially incubated eggs sometimes show a six to twelve hours shorter incubation period, never a longer one, compared to the eggs of undisturbed breedings in the field. The very short incubation periods of ten days estimated in the field later on are certainly faulty (Nice 1953).

Access to the minimum developmental times of different species would open up new possibilities of comparing the incubation periods by using an index, expressed as the quotient between the incubation period and the minimum developmental time. This means that species, which differ in the minimum developmental time of their eggs, could possibly be compared in a fruitful way. This philosophy was introduced by Ricklefs (1993), who used a differently derived "incubation period index" when comparing various taxa.

The incubation period

This period is what was estimated in the field for the Treecreepers of this study (see Methods). It is probably adaptive to keep the incubation periods as short as possible because the impact of various nest mortality factors is thereby reduced (Clark & Wilson 1981). Ideally, the incubation period should equal the minimum developmental time. This seldom, if ever, happens due to various necessary pauses which may more or less prolong the period. Provided that the incubation leads to normal hatching, all kinds of pauses and interruptions, short or day-long, as well as postponements of the start of full incubation, should be accepted as natural features of the incubation period, with the exception of those caused by humans and other artificial factors.

The varying attentiveness of the parent birds is the main cause of the sometimes wide variation of incubation periods. In contrast to the developmental

time, the incubation period is a dynamic concept of immediate ecological import. It provides a measure of how fit the individual parent bird is to master prevailing internal (own physiological) and external (environmental) constraints. Thus, even wide fluctuations in the incubation periods are informative, although they are sometimes considered problematic by students of breeding biology. The incubation period, as defined here, is a straightforward concept easily manageable in the field.

The incubation time

This term denotes the time elapsing from laying the last egg to its hatching when the undisturbed parent bird performs a regular and typical incubation behaviour (cf. the quotations from Heinroth and from Drent above). Such incubation may occur under favourable conditions when the incubating bird can keep the foraging breaks short enough to avoid that the egg temperature falls below the level where the embryonic development ceases. The passerines in general seem to be adapted to adjust their incubation rhythm accordingly (Haftorn 1988). The length of the incubation time will probably most often land somewhere between the minimum developmental time and the incubation period. Its variation is restricted compared to that of the incubation period, because it is expected to be affected mainly by the hereditary variation in the incubation behaviour between the individual birds. This is the "normal incubation period" according to Nice (1954), although she accepted that "it may vary a day or more according to season, weather and attentiveness of the sitting bird". The question then arises: how much of more should be accepted? Obviously the incubation time is a rather elusive concept.

It follows from the above that the incubation time is not easily estimated. It might be represented, approximately, by the shortest ones in a series of recorded incubation periods.

The Treecreeper as incubator

The Treecreeper belongs to the typical resident species which regularly spends the whole of the harsh wintertime in the study area. It is therefore assumed to be a rather "tough" bird, which is able to start laying early, in fact two weeks earlier, on average, than the nestbox-breeding tits in the same area (Enemar 1992). On the other hand, the species is apparently not tough enough to be entirely unaffected by the weather situation, which can be harsh, not

least during April when most Treecreepers start breeding. They are far from always able to take up full incubation immediately after laying the last egg, and they sometimes give up the breeding process to start anew later on. The early clutches are often found lying ice-cold in the nests during daytime of the first few days of the incubation period. All this must be considered a normal behaviour as a consequence of the early breeding start, the adaptive value probably being to secure time for replacement or genuine second clutches. Thus, as shown above, it is characteristic of the Treecreeper that the incubation period is prolonged in early spring and that it then decreases with the progress of the protracted breeding season of the species.

Despite the sometimes constraining situation, the Treecreeper warms the eggs enough during laying to bring about a hatching spread of one day, on average. This partial hatching asynchrony (Ricklefs 1993) is by some students considered as synchronous. The incubation behaviour during the laying period can differ markedly between females also when followed by equal incubation periods (Fig. 1).

The incubation time of the Treecreeper, as well as the minimum developmental time, is not known. The information given in Fig. 2 indicates that the former lasts for about 13.5 days, which has, so far, only happened for clutches laid in May or June.

Acknowledgements

I am grateful to Lars-Göran Lindgren for help in the field work in 1994 and to Björn Arvidsson for help to get the diagrams out of the computer. Financial support to this study was received from Margareta Sparre's Foundation (Margareta Sparres fond för bevarande av Gunnebos natur och kultur).

References

- Bäsecke, K. 1957. Zur Brutbiologie des Waldbaumläufers. *Vogelwelt* 78:190-192.
- Bonnier, G. & Tedin, O. 1940. *Biologisk variationsanalys*. Stockholm.
- Clark, A.B. & Wilson, D.S. 1981. Avian breeding adaptations: hatching asynchrony, brood reduction, and nest failure. *Q. Rev. Biol.* 56:253-277.
- Davis, C.M. 1979. A nesting study of the Brown Creeper. *Living Bird* 17:237-263.
- Deeming, D.C. & Ferguson, M.W.J. (eds.) 1991. *Egg incubation: its effects on embryonic development in birds and reptiles*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Drent, R. 1975. Incubation. Pp 333-420 in *Avian Biology*. Vol. 5. (Farner, D.S., King, J.R. & Parkes, K.C. eds). Academic Press, London.

- Durango, S. 1963. Trädskryparen, *Certhia familiaris* LINNÉ. Pp. 1677–1685 in *Våra Fåglar i Norden*, 2 uppl. (Curry-Lindahl, K. ed.). Natur & Kultur, Stockholm.
- Ehrlich, P.R., Dobkin, D.S., Wheye, D. & Pimm, S.L. 1994. *The Birdwatcher's Handbook*. Oxford University Press, Oxford.
- Enemar, A. 1992. Laying and clutch size of the Treecreeper *Certhia familiaris* in south-western Sweden. *Ornis Svecica* 2:93–102.
- Enemar, A. & Arheimer, O. 1989. Developmental asynchrony and onset of incubation among passerine birds in a mountain birch forest of Swedish Lapland. *Ornis Fenn.* 66:32–40.
- Evans, W. 1891. On the periods occupied by birds in the incubation of their eggs. *Ibis* 1891:52–93.
- Flegg, J.J.M. 1973. A study of Treecreepers. *Brit. Birds* 20:287–302.
- Groebbels, F. 1937. *Der Vogel* II. Berlin.
- Haartman, L. von 1956. Der Einfluss der Temperatur auf den Brutrhythmus experimentell nachgewiesen. *Ornis Fenn.* 33:100–107.
- Haartman, L. von 1969. The nesting habits of Finnish birds. I. Passeriformes. *Comm. Biologicae* 32:1–187.
- Haftorn, S. 1988. Incubating female passerines do not let the egg temperature fall below the "physiological zero temperature" during their absences from the nest. *Ornis Scand.* 19:97–110.
- Harrison, C. 1975. *A Field Guide to the Nests, Eggs and Nestlings of European Birds*. Collins, London.
- Heinroth, O. 1922. Die Beziehungen zwischen Vogelgewicht, Eigewicht, Gelegegewicht und Brutdauer. *J. Orn.* 70:172–285.
- Huggins, R.A. 1941. Egg temperatures of wild birds under natural conditions. *Ecology* 22:148–157.
- Kendeigh, S.C. 1952. Parental care and its evolution in birds. *Illinois Biological Monographs* 23: Nos. 1–3. Urbana.
- Koenig, W.D. 1982. Ecological and social factors affecting hatchability of eggs. *Auk* 99:526–236.
- Kuitunen, M. 1985. Is the common treecreeper (*Certhia familiaris* L.) more widespread in Hungary than has been previously believed? *Aquila* 92:255–261.
- Kuitunen, M. 1987. Seasonal and geographical variation in the clutch size of the Common Treecreeper *Certhia familiaris*. *Ornis Fenn.* 64:125–136.
- Kuitunen, M. 1989. *Food, space and time constraints on the reproduction in the Common Treecreeper* (*Certhia familiaris* L.). Ph. D. Thesis, University of Jyväskylä, Finland.
- Kuitunen, M. & Aleknonis, A. 1992. Nest predation and breeding success in Common Treecreepers nesting in boxes and natural cavities. *Ornis Fenn.* 69:7–12.
- Löhr, H. 1979. Zur Brutbiologie einer Population des Waldbaumläufers *Certhia familiaris*. *Ökologie der Vögel* 1:127–132.
- Longstaff, T.G. 1929. Incubation- and fledging-periods of Treecreeper. *Brit. Birds* 23:93.
- Lövenskiöld, H.L. 1930. Ornithologiske optegnelser gjennem 59 år av Thomas Jensen. *Norsk Ornithologisk Tidsskrift* III:115.
- Magrath, R.D. 1990. Hatching asynchrony in altricial birds. *Biol. Rev.* 65:587–620.
- Mertens, J.A.L. 1980. The energy requirements for incubation in great tits and other bird species. *Ardea* 68:185–192.
- Moreau, R.E. 1946. The recording of incubation and fledging periods. *Brit. Birds* 39:66–70.
- Nice, M.M. 1953. The question of ten-day incubation periods. *Wilson Bull.* 65:81–93.
- Nice, M.M. 1954. Problems of incubation periods in North American birds. *Condor* 56:173–197.
- Nilsson, J.-Å. 1993. Energetic constraints on hatching asynchrony. *Am. Nat.* 141:158–166.
- Ptushenko, E.S. & Inozemtsev, A.A. 1968. (In Russian.) Cited after Cramp, S. & Perrins, C.M. (eds.) 1993. *The Birds of the Western Palearctic* Vol. VII: p. 568. Oxford University Press, Oxford.
- Ricklefs, R.E. 1993. Sibling competition, hatching asynchrony, incubation period, and lifespan in altricial birds. Pp. 199–276 in *Current Ornithology* 11 (Power, D.M. ed.). Plenum Press, New York.
- Ross, W.M. 1931. Incubation- and fledging-periods of treecreeper. *Brit. Birds* 25:102.
- Ryves, B.H. 1946. Some criticism on the recording of incubation- periods of birds. *Brit. Birds* 39:49–51.
- Schönfeld, M. 1983. Beiträge zur Ökologie und zum intraspezifischen Verhalten der Baumläufer *Certhia familiaris* und *C. brachydactyla* in Eichen-Hainbuchen-Lindenwäldern unter dem Aspekt der erhöhten Siedlungsdichte durch eingebrachte Nisthöhlen. *Hercynia N.F.* 20: 290–311.
- Seel, D.C. 1968. Clutch-size, incubation and hatching success in the house sparrow and tree sparrow *Passer* spp. at Oxford. *Ibis* 110: 270–282.
- Slagsvold, T. 1986. Asynchronous versus synchronous hatching in birds: experiments with the pied flycatcher. *J. Anim. Ecol.* 55: 1115–1134.
- Slagsvold, T. & Lifjeld, J.T. 1989. Constraints on hatching asynchrony and egg size in pied flycatchers. *J. Anim. Ecol.* 58: 837–849.
- Smith, H.G. 1993. Seasonal decline in clutch size of the Marsh Tit (*Parus palustris*) in relation to date-specific survival of offspring. *Auk* 110:889–899.
- SMHI 1982–1994. *Väder och vatten*.
- Steinfatt, O. 1939. Das Brutleben des Waldbaumläufers, *Certhia f. familiaris*. *Mitteilungen des Vereins sächsischer Ornithologen* 6:1–18.
- Swanberg, P.O. 1950. On the concept of "incubation period". *Vår Fågelvärld* 9:63–80.
- Swanberg, P.O. 1982. A simple artificial nest site for Treecreeper *Certhia familiaris*. *Vår Fågelvärld* 41:23–24. (In Swedish with English summary.)
- Walkinshaw, L.H. 1952. Chipping sparrow notes. *Bird Banding* 23:101–108.
- Winkel, W. 1970. Experimentelle Untersuchungen zur Brutbiologie von Kohl- und Blaumeise (*Parus major* und *P. caeruleus*). *J. Orn.* 111:154–174.
- Witherby, H.F., Jourdain, F.C.R., Ticehurst, N.F. & Tucker, B.W. 1943. *The Handbook of British Birds*. Witherby, London.

Sammanfattning

Trädkryparens Certhia familiaris ruvning och kläckning samt övergivning av kullar i sydvästra Sverige

Inledning och metod

De sedan 1982 pågående trädkryparstudierna i Gunnebos fritidsområde, ca 10 km sydöst om Göteborg, presenterades i en tidigare uppsats vad gäller fältarbetets rutiner och de konstgjorda boplatserna (300 häckningsfickor) (Enemar 1952). Där redogjordes för trädkryparens äggläggning och kullstorlek. Under säsongerna 1993 och 1994 ägnades ruvningen och kläckningen särskild uppmärksamhet.

Ruvningstiden mättes från sista äggets värpning till sista äggets kläckning. De bebodda häckningsfickorna inspekterades varje morgon eller förmiddag under kläckningstiden. Den sista ungen antogs i genomsnitt ha kläckts ett halvt dygn före den morgon då alla äggen befanns vara kläckta, allt under förutsättning att boet inspekterats föregående morgon och att då något eller några ägg fortfarande var okläckta. Dagen för sista äggets värpning bestämdes ofta utgående från att trädkryparen lägger ett ägg varje morgon.

Ibland kläcks alla äggen i kullen ungefär samtidigt och då kan det hända att det sist lagda ägget inte kläcks sist. Det betyder att ruvningstidens längd i sådana fall kan något överskattas. För att undvika detta fel, besöktes bona säsongen 1994 dagligen under äggläggningstiden för numrering av äggen i värpföljd. Det sist lagda äggets kläckning kunde därmed bevakas med säkerhet. Dessutom var det av vikt för studiet av ruvningens igångsättande att värporordningen för alla äggen i kullen var känd.

Samma år undersöktes i vad mån trädkryparen börjar ruva äggen innan sista ägget värpts. Detta klarades genom att under ruvningens första dagar genomlysas och fotograferas varje kull med numrerade ägg. Har ruvningen börjat under äggläggningen, får de först lagda äggen ett försprång i utvecklingen (asynkron utveckling), i annat fall utvecklas äggen i takt (synkron utveckling). Detta kan avläsas på fotona av de genomlysta äggen, vilket visas och förklaras i Fig. 1. Börjar ruvningen under äggläggningen kommer de först värpta äggen att kläckas före det sist värpta. Storleken av denna kläcknings-spridning undersöktes genom kontroll av bona varje morgon under slutskedet av ruvningsperioden.

Resultat

Ruvningstiden kunde under åren bestämmas för 74

kullar, varav en tredjedel med numrerade ägg. Resultatet visas i Tabell 1. Medelruvtiden blev $15,7 \pm 1,44$ dygn. Av tabellen framgår att ruvningstiden var längre för kullar som värpts i april jämfört med dem med värpstart i maj och juni. Som framgår av Fig. 2, ligger ruvningstiden för kullar värpta tidigt i april runt 17 dygn för att sedan minska till ca 14 dygn för kullar som ruvas sent i juni.

Kläckningsspridningen studerades för 38 kullar och redovisas i Tabell 2. Normalt är tidsavståndet runt ett dygn mellan första och sista äggets kläckning. För endast tre kullar växte avståndet till ca 1,5 dygn.

För de kullar som "överlevde" till kläckningstid resulterade ca 90% av äggen i vitala ungar (Tabell 3). En tredjedel av den 10-procentiga förlusten bestod av ungar som dog i samband med kläckningen, resten var rötägg. Inte mindre än 57 av 443 kullar (13%) övergavs utan synbar anledning.

Analys och diskussion

Ruvningstidens längd

Ruvningstiden varierade mellan 13,5 och 19,5 dygn med de högsta värdena i början och de lägsta i slutet av häckningssäsongen, ett förhållande som temperaturen kunde misstänkas vara orsaken till. Därför undersöktes sambandet temperatur/ruvning för inledningsskedet och för slutskedet av ruvningen var för sig (Tabell 4). För inledningsskedet kunde ett klart samband visas (Fig. 3): ju högre temperatur under äggläggningen och de fem första ruvningsdagarna, desto kortare ruvningstid. För temperaturen under ruvningens slutperiod var sambandet oklarare (Tabell 4). Förmodligen är det temperaturen under häckningens inledning som påverkar ruvningstidens längd mest. Det inses lätt att äggläggningstiden är ansträngande och tär hårt på honan och gör det än mer om det är kallt, eftersom det då är svårare att finna tillräckligt med föda. När värptiden är över och om kylan fortsätter orkar inte honan omedelbart komma igång med effektiv ruvning, eftersom denna också är en energikrävande process. Mycken tid går åt till födosök. Varje fördröjning i ruvningens inledningsskede innebär en förlängning av ruvningsperioden, bestämd med den metod som beskrivits ovan.

Kläckningsspridningen

Effektiv ruvning kommer som regel igång först efter det att äggläggningen avslutats. Dock kan äggen värmas tillräckligt mycket under värpperioden för att de först lagda äggen skall få ett klart försprång i

utvecklingen. Ett sådant försprång avslöjades lätt med hjälp av genomlysning av kullen under de första dagarna av ruvningen (Fig. 1). För trädkryparen håller sig denna utvecklings-spridning mellan äggen runt ett dygn i genomsnitt, vilket innebär att äggens kläckning sedan fördelas under loppet av samma tidsperiod (asynkron kläckning). Denna kläcknings-spridning är temperaturberoende (Fig. 4). Ju högre temperatur, desto mer ruvning under ägg-läggningen med efterföljande större kläcknings-spridning. Under kärva förhållanden blir ruvningen minimal under ägg-läggningstiden och alla äggen kommer att kläckas ungefär samtidigt (synkron kläckning).

Kläckningsframgången

Andelen kläckta ägg, 90%, ligger i nivå med vad som allmänt gäller för tättingar. Större delen av förlusterna utgjordes av "rötägg", vilka ofta visade sig innehålla embryoner på olika utvecklingsstadier. Ibland såg ägginnehållet helt färskt ut, alltså utan synliga utvecklingsstadier. Sådana ägg kunde därför misstänkas vara obefruktade. I samband med genomlysningen av äggkullarna, sammanlagt 109 ägg, kunde däremot konstateras att alla ägg startade utvecklingen, även om denna i vissa fall inte kom längre än till att gulan svälldes upp. Andelen obefruktade ägg är uppenbarligen försvinnande liten bland de studerade trädkryparna.

Övergivningen av bon

Den relativt stora andelen övergivna bon med äggkullar och ibland även små ungar är förbryllande. Det ligger nära till hands att misstänka, att detta skulle vara en följd av att de ruvande honorna i samband med inspektionerna tvingas lämna boet för att ägg eller ungar skall kunna räknas. Detta motsägs av att inte ett enda bo övergavs under 1994, trots att dessa störningar då var talrikare än tidigare beroende på de täta besöken i samband med genomlysningen av äggkullarna. Vädret spelar säkerligen viss roll, i synnerhet häftiga regnperioder, vilka ofta kombineras med temperatursänkning. De övergivna bona är inte sällan genomblöta. Regnvattnet rinner längs

trädstammen lätt in i häckningsfickorna. Det finns också ett positivt samband mellan andelen övergivna kullar och den totala regnmängden för den månad då kullen övergavs (Fig. 5).

Trädkryparen som ruvare

Trädkryparen tillhör de genuina stannfåglarna. Den finns kvar i fältarbetsområdet hela vintern. Trädkryparen kan därför förmodas vara en härdig fågel, vilket kunde vara orsaken till att den kan börja häcka tidigt på våren, i själva verket i genomsnitt två veckor före de holkhäckande mesarna i samma område. Men den är trots allt inte okänslig för väderlekssituationen som ju kan vara kärv, i synnerhet i början av häckningsperioden i första halvan av april. Detta framgår bl.a. av den tidigare nämnda svårigheten att då börja effektiv ruvning omedelbart efter det att sista ägget värpts. Inte sällan får den färdigvärpta kullen ligga iskall under dagtid en eller flera dagar, vilket ibland felaktigt orsakat anteckningen "Övergivet?" i protokollet. Detta innebär en förlängning av den riskabla botiden, i synnerhet för de tidiga häckningarna, alltså en klar nackdel. Varför då inte senarelägga häckningen? Svaret bör vara att det trots allt genomsnittligt lönar sig att satsa på tidig häckning. Fördelen torde ligga i att därmed tillvaratas möjligheten att hinna med en andra-kull under säsongen. Lyckas båda kullarna, blir förökningsframgången utomordentlig. Skulle första kullen misslyckas, finns gott om tid till nya häckningsförsök. Det ligger alltså en försäkring i att börja häcka tidigt, även om det kan kosta på. Det kan noteras att andra-kullar förekommer årligen bland de studerade trädkryparna, visserligen i växlande omfattning men alltid långt oftare än hos mesarna i samma område.

Även om vädret kan ställa till besvär i ruvningen, har trädkryparen ofta nog tillräcklig kapacitet att börja ruva så smått redan under ägg-läggningen även i början av säsongen och alltså skapa olikåldriga ungvullar. Vilken eller vilka fördelar som är förknippade med sådana kullar jämfört med de likåldriga, därom tvistar ännu de lärde.

Post-fledging movements of juvenile Reed Warblers *Acrocephalus scirpaceus* and Sedge Warblers *Acrocephalus schoenobaenus*

BO NIELSEN & STAFFAN BENSCH

Abstract

We have studied post-fledging movements among Reed Warblers and Sedge Warblers by comparing recapture rates between three different ringing sites in South Central Sweden. The positions of these three sites forms a triangle with Kvismaren in the west, Essön in the north and Segersjö in the east. Each side of the triangle is approximately 10 kilometres. A canal connects Kvismaren and Segersjö enabling the birds to move in their natural habitat between these sites. Lake Kvismaren and Essön has no such connection. Segersjö and Essön are both situated at the southern shoreline of lake Hjälmarén but bays and peninsulas make the distance of the shoreline 26 kilometres long, i.e. 16 kilometres longer than the linear distance. We discuss different hypotheses

that may explain the post-fledging dispersal. Our results indicate that there is a higher recapture rate of birds between Segersjö and Kvismaren than between Essön and Kvismaren. Both Reed and Sedge Warblers feed primarily in reed beds or similar habitats near water. This suggests that the post-fledging dispersal is an exploratory movement within the birds' main habitat rather than longer flights in random directions. The predominant direction of the dispersal might correspond to the general migratory direction.

*Bo Nielsen, Lindrothsgatan 28, S-703 67 Örebro .
Staffan Bensch, Department of Ecology, Animal Ecology,
Lund University, S-223 62 Lund.*

Received 30 January 1995, Accepted 15 May, Editor: T. Fransson

Introduction

A post-fledging movement is defined as a movement of the young bird after it has become independent of its parents but before it starts its regular migration (Baker 1993). The post-fledging movements have been poorly studied, probably because of the difficulties to follow individual birds during this period. For migratory birds there are two adaptive explanations for these movements. By moving rather than staying the bird can search for future breeding sites and/or imprint an image of the native area which can be used as a navigational target when it returns from its winter grounds (Baker 1993, Adams & Brewer 1981). However, if the foraging juvenile bird moves in random directions, this will result in a gradual dispersal which has no adaptive explanation.

In order to study post-fledging movements of juvenile passerines we carried out a study of two species that mainly utilize the reed habitat; the Reed Warbler and the Sedge Warbler. The main question was to investigate in which way these movements

are performed. We identify two possible techniques of dispersal. The birds can either move with relatively long flights quickly crossing areas of unfavourable habitats. Alternatively, they may disperse by moving through their preferred habitat. These two hypotheses may be possible to separate by studying passerines utilizing the reed habitat because reeds are mostly found in scattered areas or within easily identified habitat corridors.

Overlaying these two hypotheses, the dispersal may or may not be performed in a specific direction. Baker (1993) predicted that birds dispersing in order to imprint a navigational target area should explore the surroundings perpendicular to the migratory direction. Also, birds may start the post-fledging movement in the main migratory direction. Both Reed and Sedge Warblers migrate to western tropical Africa (Cramp 1992). Ringing recoveries from birds ringed at Kvismare Bird Observatory (unpubl) show that Sedge Warblers initially mainly migrate to the south and Reed Warblers to the southwest.

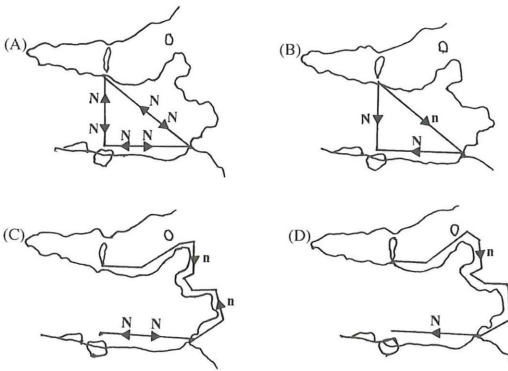


Figure 1. Expected recapture-rates between different sites based on four hypotheses of juvenile dispersal. (N = a relatively large number of recaptures, n = a relatively low number of recaptures). (A) random dispersal, (B) random dispersal in the general direction of migration, (C) random dispersal only through the habitat, and (D) dispersal within the habitat in the general direction of migration.

Förväntade återfångstfrekvenser mellan olika lokaler beroende på hur ungfågelnas spridning genomförs (N = relativt stort antal återfångster; n = relativt litet antal). (A) slumpmässig spridning, (B) slumpmässig spridning i den huvudsakliga flyttingsriktningen, (C) slumpmässig spridning endast genom habitatet och (D) spridning genom habitatet i den huvudsakliga flyttingsriktningen.

Study area

This study was carried out between 1991 and 1993 in South Central Sweden at three sites; Kvismaren, Essön and Segersjö (Fig. 1). Each year a daily ringing programme was carried out from the end of June until the end of September, alternating between the three sites.

Essön is situated about 8 km north of and Segersjö about 11 km east of Kvismaren. All sites have considerable areas of reed, lake Kvismaren the largest and Essön the smallest. The linear distance between Essön and Segersjö is about 13 km, but the distance is about 26 km when considering the shortest distance

containing reeds (Fig. 1 and 2). The area between Kvismaren and Essön consists mainly of fields and forests without wetlands. The area between Kvismaren and Segersjö consists of cultivated land but as a canal flows straight from Kvismaren to Segersjö there is a narrow strip of reed beds and wetland vegetation connecting these two sites (Fig. 2).

Methods

We have compared the observed recapture rates of juvenile Reed and Sedge Warblers between the different sites in the same year with expected recapture-rates according to different possible behaviours. Fig. 1 shows the expected relative number of birds moving between the sites, i.e. recaptures based on different hypotheses. The different behavioural strategies considered are: (A) a jumping-strategy in random directions, (B) a jumping-strategy mainly in the migratory directions (south to west), (C) a random dispersal the habitat-way and finally (D) a dispersal in the migratory direction the habitat-way.

We calculated the expected recapture rates under the assumption that dispersal was random with respect to direction. Since the number of ringed birds differed between the sites (Table 1), we used the following expression to calculate the expected recapture rates between each pair of sites: $(A*B)/((A*B)+(B*C)+(A*C))$. The letters A, B and C represents the total number of captures at the respective sites. The expression gives the expected proportion of recaptures between A and B in both directions. By multiplying the expected proportion of recaptures with the sum of the observed recaptures we obtain the expected number of recaptures between sites. Table 2 shows the result including the observed number of recaptures.

In order to investigate if there are birds moving along the canal between Kvismaren and Segersjö we also performed ringing at a site (Via) situated 3 kilometres east of Lake Kvismaren. At Via, ringing

Table 1. Number of ringed juvenile Reed Warblers and Sedge Warblers at different sites during 1991–1993.

Antalet juvenila rörsångare och sävsångare ringmärkta vid Kvismaren, Essön och Segersjö 1991–1993.

	Reed Warbler <i>Rörsångare</i>			Sedge Warbler <i>Sävsångare</i>		
	Kvismaren	Essön	Segersjö	Kvismaren	Essön	Segersjö
1991	602	243	95	361	36	14
1992	1 244	316	265	734	61	25
1993	909	434	131	562	85	14
Total	2 755	993	491	1 657	182	53



Figure 2. Topographic map showing the study area and the ringing sites (indicated by arrows).

Topografisk karta över undersökningsområdet med pilar som visar ringmärkningslokalerna. (Med Lantmäteriverkets tillstånd.)

was carried out during three mornings in 1994 (27, 30 July and 4 August), using four mist nets. Here we also recorded the direction of the movement for each bird, i.e. by noting from which side it had entered the net. At this ringing site the wetland vegetation is restricted to a 1–6 meter wide zone on each side of the canal, the wider parts being restricted to patches.

Results

Recaptures

The total number of recaptures is small, only 8 Reed Warblers and 5 Sedge Warblers were shown to have changed site. Information for each of these 13 indi-

viduals, i.e. date of capture, direction of movement and number of days until recapture are given in Table 3.

For Reed Warblers, the average date of ringing of recaptured individuals was 16 August (N=8) compared to the average date of ringing for all Reed Warblers which was 13 August (N=4239). The number of days between ringing and recapture at the new site was on average 12 days. However, since two Reed Warblers were recaptured at the ringing site three and nine days after ringing the maximum time available for dispersal was on average 10 days. The corresponding values for recaptured Sedge Warblers was 26 July at the ringing site and 6 days between ringing and recapture (N=5) (Table 3) and

the average date of ringing for all Sedge Warblers was 5 august (N=1892). Thus, Sedge Warblers appears to disperse more rapidly than Reed Warblers.

Seven out of thirteen birds observed to change site were ringed at Segersjö and recaptured at Kvismaren. Two birds moved in the opposite direction, expected number with a random dispersal pattern in each direction was 1.9. Three birds were shown to change site between Kvismaren and Essön and one bird in the opposite direction, expected number being 4.1 in each direction. There were no recaptures in any direction between Essön and Segersjö and the expected number was 0.5 (Table 2).

Ringling results at Kvismare canal

During three mornings at Via we caught 11 juvenile Reed Warblers and 33 juvenile Sedge Warblers. On each of these mornings ringing was also carried out at Kvismaren. The mean capture rate per net-hour was similar at the two sites. At Via we recaptured one Reed Warbler and one Sedge Warbler ringed at Kvismaren 6 and 9 days prior to the recapture respectively. The direction of the movement was about equal; 23 birds were eastbound and 21 westbound in their movement. However, in the early morning hours the direction was dominantly westward. Of 13 birds caught before 06.00 (Swedish summer time), 10 were moving from Segersjö towards Lake Kvismaren. Sedge Warblers caught at Via were significantly heavier than those captured at Kvismaren (Via 11.23 g, Kvismaren 10.92 g, t-test: $t_{250}=3.43$, $P<0.001$). The weights of Reed Warblers were similar at the two sites (Via 11.48 g, Kvismaren 11.50 g), the body mass of the birds was measured to the nearest 0.1 gram using a Pesola spring balance.

Discussion

One reason why juvenile birds undertake post-fledging dispersal movements might be to search for future breeding grounds. This can be advantageous if it is important to quickly return to the breeding ground and if prior experience of the local geography facilitates navigation. The birds might also disperse in order to create a navigation target area (Rabøl 1985, Baker 1993). Baker (1993) predicted the movements to mainly occur along the longitude inside this area. There are three recaptures between Kvismaren and Essön.

There are several studies showing that early arrival at a breeding ground increases the reproductive success of an individual bird (Alatalo et al. 1986,

Table 2. Expected recapture rates between different sites and observed recaptures (Kvi = Kvismaren, Ess = Essön, Seg = Segersjö). Expected rates are given as the expected percentage of recaptures between two sites calculated from the total number of ringed birds under assumption of random dispersal with respect to direction. Expected numbers are calculated from the expected rates and the total number of recaptures made. Observed number refers to the actual number of recaptures made between two sites.

Förväntade återfångstandelar mellan olika lokaler och antal återfångster (Kvi = Kvismaren, Ess = Essön, Seg = Segersjö). Förväntad andel = den förväntade procentandelen av återfångster mellan två lokaler kalkylerat från det totala antalet fångade fåglar vid ett slumpmässigt spridningsmönster. Förväntat antal är uträknat från den förväntade andelen och det totala antalet gjorda kontroller. Observerat antal är det faktiska antalet återfångade individer mellan två lokaler.

Combination of sites	Expected rates (%)	Expected number	Observed number
<i>Kombination av lokaler</i>	<i>Förväntad andel (%)</i>	<i>Förväntat antal</i>	<i>Observerat antal</i>
Reed Warbler and Sedge Warbler			
<i>Sävsångare och rörsångare</i>			
Kvi ⇒ Ess	31.5	4.1	3
Ess ⇒ Kvi	31.5	4.1	1
Kvi ⇒ Seg	14.5	1.9	2
Seg ⇒ Kvi	14.5	1.9	7
Ess ⇒ Seg	4	0.5	0
Seg ⇒ Ess	4	0.5	0
Reed Warbler			
<i>Rörsångare</i>			
Kvi ⇒ Ess	30	2.4	1
Ess ⇒ Kvi	30	2.4	1
Kvi ⇒ Seg	14.5	1.15	1
Seg ⇒ Kvi	14.5	1.15	5
Ess ⇒ Seg	5.5	0.45	0
Seg ⇒ Ess	5.5	0.45	0
Sedge Warbler			
<i>Sävsångare</i>			
Kvi ⇒ Ess	38	1.9	2
Ess ⇒ Kvi	38	1.9	0
Kvi ⇒ Seg	11	0.55	1
Seg ⇒ Kvi	11	0.55	2
Ess ⇒ Seg	1	0.05	0
Seg ⇒ Ess	1	0.05	0

Table 3. Ringing site, day of ringing (day 1 is the first of July, and day 32 is the first of August), number of days until recapture and recapture site for each bird observed to change site. Day of ringing in brackets shows day of recapture at the ringing site prior to dispersal and number of days in brackets shows number of days from the recapture at the ringing site.

Fångstplats, dag för ringmärkning (dag 1 är första juli, och dag 32 är 1 augusti), antal dagar till återfångst samt återfångstplats för varje individ som visats byta lokal. Dag inom parentes visar återfångst dagen vid ringmärkningslokalen innan förflyttningen och antal dagar inom parentes från återfångst vid ringmärkningslokalen.

Ringing site <i>Fångstplats</i>	Day of ringing <i>Dag för ringm</i>	Recapture site <i>Återfångstplats</i>	Number of days <i>Antal dagar</i>
<i>Reed Warbler rörsångare</i>			
Segersjö	9	Kvismaren	26
Segersjö	22	Kvismaren	11
Segersjö	34	Kvismaren	10
Segersjö	54 (63)	Kvismaren	12 (3)
Segersjö	73	Kvismaren	12
Essön	51 (54)	Kvismaren	5 (2)
Kvismaren	82	Essön	10
Kvismaren	57	Segersjö	6
<i>Sedge Warbler sävsångare</i>			
Segersjö	18	Kvismaren	8
Segersjö	30	Kvismaren	5
Kvismaren	10	Segersjö	7
Kvismaren	33	Essön	7
Kvismaren	42	Essön	4

Bensch & Hasselquist 1991, Hasselquist (manus), Pärt 1994, Pärt 1991). In the present study there tends to be a movement towards Kvismaren which indeed is an excellent breeding area but there are also many suitable areas at lake Hjälmarén. Lake Kvismaren is also situated in the general direction of migration, which might indicate that the dispersal predominantly is in that direction.

This study does not reveal why juvenile birds are involved in premigratory movements, it rather indicates what pattern they follow. As shown in Table 2 the most striking difference from a random dispersal pattern is the movement from Segersjö to Kvismaren. There is also a lower number of recaptures between Essön and Kvismaren and vice versa. Though the sample size is small the pattern appears to be similar for both the Reed and the Sedge Warbler. Thus, our data indicate that there is a higher rate of movements between two sites if these are connected with a narrow strip of the habitat preferred by the birds. Furthermore, the high capture rate at Via, which was similar to that at Kvismaren despite a very limited area of reed habitat, as well as the observed recaptures between Kvis-

maren and Via, suggests that there are birds involved in post-fledging dispersal moving along the canal. At Kvismare canal, the majority of the birds can be assumed to be involved in post-fledging movements because suitable breeding sites are few. We also found that Sedge Warblers were heavier than at the ringing site at Kvismaren which is suitable for breeding and may contain birds not involved in longer post-fledging movements. This might indicate that the extent of the dispersal is related to the general condition of the bird. That Reed Warblers did not differ in body mass might be because of the dates of ringing at Kvismare canal. The recapture data suggest that the movements of Sedge Warblers take place mainly during the end of July and beginning of August while the movements of Reed Warblers are later (Table 3). Ringing results at Kvismare Bird Observatory confirms that Sedge Warblers leave the area sooner than Reed Warblers (unpubl. data).

The data suggest that the post-fledging movements occur mainly within the preferred habitat, the birds slowly exploring the surroundings of the place of birth. Also, the data suggest that the

dispersal might be done in the general direction of migration.

Acknowledgements

We want to thank everyone who has carried out the ringing at Kvismare Bird Observatory, especially Robert Lager who has solved a lot of the practical problems with the ringing at Segersjö. We also want to thank Dennis Hasselquist and Jan Sondell for comments on an earlier version of the manuscript.

Contribution No. 87 from Kvismare Bird Observatory.

References

- Adams, R. J. Jr. & Brewer, R. 1981. Autumn Selection of Breeding Location by Field Sparrows. *Auk* 98: 629–631.
- Alatalo, R. V., Lundberg, A. & Glynn, C. 1986. Female Pied flycatchers choose territory quality and not male characteristics. *Nature* 323: 152–153.
- Baker, R. R. 1993. The function of post-fledging exploration: a pilot study of three species of passerines ringed in Britain. *Ornis Scand.* 24: 71–79.
- Bensch, S. & Hasselquist, D. 1991. Territory infidelity in the polygynous Great reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus*: the effect of variation in territory attractiveness. *Journal of Animal Ecology* 60: 857–871.
- Cramp, S. (ed). 1992. *Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa: the birds of the Western Palearctic*. Vol. VI, Warblers. Oxford University Press. Oxford and New York.
- Hasselquist, D. Factors predicting male breeding success in the polygynous Great reed Warbler. (Manuscript).
- Pärt, T. 1994. Male philopatry confers a mating advantage in the migratory Collared flycatcher, *Ficedula albicollis*. *Anim. Behav.* 48: 401–409.
- Pärt, T. 1991. Philopatry pays: A comparison between Collared flycatcher sisters. *Am. Nat.* 138: 790–796.
- Rabøl, J. 1985. The moving goal area and the orientation system of migrant birds. *Dansk Orn. Foren. Tidsskr.* 79: 29–42.
- ställa hur ungfågelrörelserna sker hos rörsångare och sävsångare, två tättingar vars huvudsakliga habitat är vass och våtmarksområden. Den huvudsakliga frågeställningen var hur spridningen genomförs. Ungfågeln kan röra sig långsamt genom habitatet eller också göra relativt långa flygetapper mellan olika platser.
- Studien genomfördes under åren 1991–1993 vid Kvismare fågelstation. Ringmärkningen alternerade mellan tre olika platser; Kvismaren, Essön och Segersjö. Lokalerna ligger i en triangel där varje sida är cirka en mil långt. Essön är belägen norr om Kvismaren och Segersjö öster om Kvismaren. Alla ringmärkningsplatserna ligger vid stora vassområden. Avståndet mellan Essön och Segersjö är ca 13 km men det dubbla om man följer habitatvägen (Fig. 2). Landskapet mellan Kvismaren och Essön består huvudsakligen av åkermark och skog utan våtmarksområden. Mellan Kvismaren och Segersjö är det också åkermark, men en smal remsa av vass och våtmarksvegetation (Kvismare kanal) sammanbinder märkplatserna. I Hjälmaran mellan Segersjö och Essön finns flera vikar med vass (Fig. 2).
- Vi har jämfört hur många korttidskontroller av sävsångare och rörsångare som gjorts mellan olika lokaler med det som kan förväntas vid olika spridningsbeteenden. Figur 1 visar den förväntade relativa återfångsten om någon av följande strategier används: (A) långa flygsträckor i slumpmässig riktning, (B) långa flygsträckor i den huvudsakliga flyttningsriktningen, (C) habitatet följs i slumpmässig riktning samt (D) habitatet följs i den huvudsakliga flyttningsriktningen. Ringmärkningsåterfynd gjorda av fåglar ringmärkta vid Kvismare fågelstation visar att den huvudsakliga flyttningsriktningen i initialskedet är sydlig för sävsångare och sydvästlig för rörsångare. Antalet ringmärkta fåglar varierade kraftigt mellan de olika lokalerna (Tabell 1). Vi kalkylerade därför antalet förväntade återfångster vid slumpmässig rörelse genom att beräkna hur stor procent av återfångsterna varje par av lokaler borde få, genom att det totala antalet ringmärkta fåglar parvis multiplicerades enligt följande; $(A*B)/((A*B)+(B*C)+(A*C))$. Denna beräkning ger den förväntade andelen återfångster mellan lokal A och B i båda riktningarna. Därefter multiplicerades andelen med summan av de faktiska kontrollerna. (Tabell 2). För att undersöka om rörelser sker längs kanalen ringmärkte vi vid en lokal (Via) belägen utmed Kvismare kanal under tre dagar 1994 (27.7, 30.7 samt 4.8). Förutom biometri noterade vi riktningen på rörelsen genom att anteckna från vilket håll fåglarna flugit in i näten.

Sammanfattning

Ungfågelrörelser hos rörsångare och sävsångare

Juvenila fåglars rörelser efter det att de har blivit oberoende av föräldrarna och innan de påbörjat flyttningen (ungfågelrörelser) kan ha två orsaker. Dels kan funktionen vara att få kännedom om det framtida häckningsområdet och dels skapa en bild av området för att kunna navigera rätt under vårflyttningen (Baker 1993, Adams & Brewer 1981).

Vår studie koncentrerade sig på att försöka fast-

Antalet fåglar som visats byta lokal är litet: åtta rörsångare och fem sävsångare (Tabell 3). För rörsångare var medeldatum för återfångsterna den 24 augusti och de använde i medeltal 12 dagar för förflyttningen (10 om vi räknar från det datum då två rörsångare återfångades på ringmärkningslokalen innan de bytte lokal). Motsvarande för sävsångare var 2 augusti och sex dagar (Tabell 3). Därmed verkar sävsångarna genomföra både en tidigare och en snabbare spridning än rörsångarna (Tabell 2 och 3).

Vid Via fångade vi 11 juvenila rörsångare och 33 juvenila sävsångare. Under fångstdagarna vid Via ringmärktes det samtidigt vid Vallen. Antalet fåglar per nättimme överensstämde bra vilket tyder på att åtminstone de flesta individerna inte var lokala. Dessutom fångades en rör- och en sävsångare ringmärkta vid Vallen 6 respektive 9 dagar tidigare. Antalet fåglar som rörde sig i vardera riktningen var ganska lika, 23 fåglar rörde sig österut och 21 västerut. Däremot var det en kraftig rörelse av fåglar från Segersjö mot Kvismaren de tidiga morgontimmarna. Före 06.00 svensk sommartid rörde sig 10 av 13 fåglar i den riktningen. Det var även en signifikant högre medelvikt hos sävsångarna vid Via (11,23 g) jämfört med fåglarna vid Vallen (10,92 g).

En anledning till ungfågelrörelserna kan vara att utforska framtida häckningsområden. Flera studier visar att en kännedom om häckningsområdet ökar häckningsframgången (Alatalo et al. 1986, Bensch

& Hasselquist 1991, Hasselquist (manus), Pärt 1991, Pärt 1994). I vår studie verkar det finnas en dominerande rörelse mot Kvismaren vilket är ett ypperligt häckningsområde, men sjön är också belägen i den generella flyttningsriktningen. En andra anledning kan vara att skapa en navigeringsbild av området, ett område runt latituden för hemmaområdet där skillnaderna i magnetfältet är för små för att fågeln ska kunna känna dem. Därför måste fåglarna skapa en minnesbild som täcker detta område (Rabøl 1985). Baker (1993) har utvecklat dessa hypoteser och predikerat att det huvudsakliga området för minnesbildens bör vara i longitudens riktning.

Det mest utmärkande för återfångsterna i vår studie är det relativt stora antalet mellan Segersjö och Kvismaren, det är också ett mindre antal än förväntat mellan Kvismaren och Essön. Vårt material indikerar alltså att det är en betydligt större möjlighet att få återfångster om lokalerna har en habitatförbindelse än om de inte har det. Dessutom visar data från Via att det sker en ungfågelrörelse i Kvismare kanal och dessutom kan den högre vikten hos fåglar vid Via indikera att längre rörelser görs av fåglar i bra kondition. Resultaten tyder på att ungfågelrörelser huvudsakligen är en långsam rörelse genom habitatet från födelseområdet. Den verkar också, i vårt material, mest ske i fåglarnas huvudsakliga flyttningsriktning.

Meddelande nr 87 från Kvismare fågelstation.

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.

Hjälpt 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!

Feeding ecology of the Long-tailed Duck *Clangula hyemalis* wintering in the Gulf of Gdańsk (southern Baltic Sea)

LECH STEMPNIEWICZ

Abstract

The feeding ecology of the Long-tailed Duck *Clangula hyemalis* was studied in the Gulf of Gdańsk during eight wintering seasons (November–April) 1972–1976 and 1986–1990 (423 food samples). The number of food taxa consumed was at least 28 (23 animal and 5 plant). Long-tailed Ducks fed mainly on bivalves of which *Macoma baltica* and *Mya arenaria* were the most important, then *Mytilus edulis* and *Cardium glaucum*. Fish, mostly Ammodytidae, and fish eggs were present in ca. every fourth sample. Crustaceans, polychaetes and gastropods constituted the remaining significant prey. Plant food was incidental. Birds selected main food items (3 bivalves) of shell length ca. 11.0–11.6 mm regardless of their different average size found in zoobenthos. Seasonal and some age and sex related differences in Long-tailed Duck diet were found. They consumed proportionally more *Mytilus* and *Cardium* in December and January and less later in the season. Crustaceans, polychaetes and especially fish (fish

eggs) increased their percent share in the diet in the spring. Adult birds tended to eat more *Mytilus* and *Cardium* while immatures ingested more crustaceans. Birds caught in nets set deep (> 20 m) fed largely on *Mesidothea entomon*. Long-tailed Ducks function as first to fourth-order carnivores in the food web of the Gulf of Gdańsk. Due to their high numbers and long period of staying they consume considerable biomass of main food prey. Estimated yearly consumption of bivalves amounts to 6 350 tonnes (*Macoma baltica* – 2 100, *Mya arenaria* – 1 700, *Mytilus edulis* – 1 600, *Cardium glaucum* – 950), fish – 1 120, crustaceans – 400, polychaetes – 200, and gastropods – 125 tonnes. At least locally, they prey significantly on certain age classes of the most important food taxa.

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

Received 6 July 1995, Accepted 1 October 1995, Editor: S. Svensson

Introduction

The Long-tailed Duck *Clangula hyemalis* is one of the most abundant sea ducks inhabiting arctic and subarctic coasts, and wintering in the boreal zone of the Atlantic and Pacific oceans. The Baltic Sea is the most important wintering area in western Palearctic (Cramp & Simmons 1977, Laursen 1989). During winter, these small diving ducks occupy shallow (3–15 m deep) inshore waters with abundant food, making bottom feeding efficient. They can reach depths of 60 m and spend as long as one minute under water (Mathiasson 1970, Nilsson 1972, Cramp & Simmons 1977). Their diets differ regionally and seasonally and consist mainly of bivalves and crustaceans as well as of polychaetes, gastropods and fish (fish eggs) (Madsen 1954, Nilsson 1972, Petersson & Ellarson 1977, Ainley & Sanger 1979, Sanger & Jones 1984, Goudie & Ankney 1986). There are scarce data on Long-tailed Duck feeding ecology

from the Baltic Sea. Madsen (1954) collected some material in the Kattegat region and Nilsson's (1972) studies were carried out in Swedish coastal waters. No published information is available from southern Baltic, including the Polish coast, except two MSc theses (Mikulak 1989, Maciejkowicz 1991).

The Gulf of Gdańsk has high biological productivity, and important commercial fisheries. Surveys of marine birds show high concentrations of diving ducks in the area. The Long-tailed Duck is the most numerous species wintering in the gulf. Between October and May thousands of birds stay here achieving peak numbers (30–40 000) in December and March (Górski & Strawiński 1986, Meissner & Maracewicz 1993). Each season 7 000–8 000 Long-tailed Ducks drown in fishing nets set in the gulf (Stempniewicz 1994).

Investigations of the feeding ecology of marine

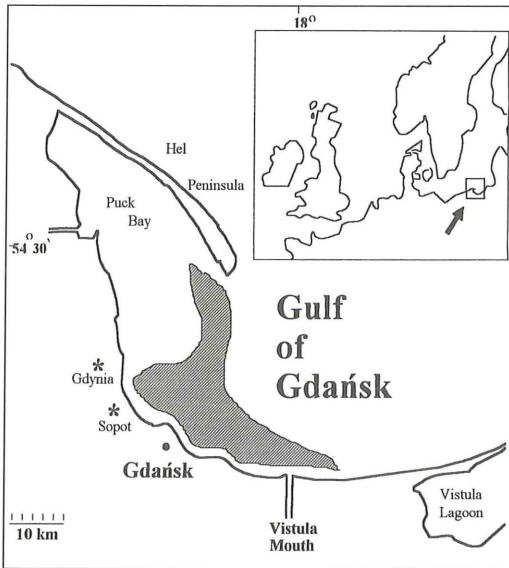


Fig. 1. Area of the Gulf of Gdańsk, Southern Baltic (asterisks indicate the fishing ports, Orłowo and Sopot, where net catches were collected; shading indicates fishing grounds).

Gdanskbukten. Asterisker anger fiskehamnarna Orłowo och Sopot där nätfångsterna insamlades. Skuggning anger fiskeområdena.

birds provide a key link in the interpretation of the relationship between biological productivity and abundance of birds (Ashmole 1971, Furness & Monaghan 1987, Stempniewicz 1986, 1991). This study of the Long-tailed Ducks was a part of a larger interdisciplinary programme entailing all numerous marine birds wintering in the Gulf.

The objectives of this study were to determine food composition, seasonal changes in diet and prey size selection. On that basis the annual consumption of the main food types was estimated.

Material and methods

The study area (i.e. fishing grounds) covers shallow (2–10 m) coastal waters of the Gulf of Gdańsk from Gdynia to the west of Vistula Mouth, and deeper waters (up to 80 m) in the central part of the Gulf (Fig. 1). This area is very rich in benthic fauna (bivalves, gastropods, polychaetes, crustaceans) and fishes. Nets are set all year around but the main fishing season (November–April) coincides with the wintering season of the Long-tailed Duck in the Gulf of Gdańsk.

Birds entangled and drowned in nets were collected with the co-operation of fishermen from two fishing ports Orłowo and Sopot. The birds were collected 1–3 times a week over 8 seasons (November–May) from 1972 to 1976 and 1986 to 1990. In total, 607 Long-tailed Ducks were collected and 423 food samples (193 adult males, 77 adult females, 61 immature males and 79 immature females) were analysed in detail. Birds were thoroughly examined and dissected in the laboratory, and the age (two categories: immature and adult) and sex of each individual was determined.

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

The following coefficients were used to present the results of the analyses of the food samples. Frequency of occurrence (%FO) was determined as the percentage of samples containing a given prey type. Also weight of the food samples and percentage by volume (%V) of particular prey taxa were calculated.

Result and discussion

Food composition

The list of preys of the Long-tailed Duck wintering in the Gulf of Gdańsk contains at least 28 food taxa, including 23 animal and 5 plant taxa. The most important food component were bivalves, found in almost every sample (%FO = 97.1%) and constituting 77% of the food content volume. Among them *Macoma baltica* and *Mya arenaria* were taken most often, then *Mytilus edulis* and *Cardium glaucum*. Fish, and especially sandlances Ammodytidae and stickleback *Gasterosteus aculeatus* as well as fish eggs were found in every fourth stomach. Crustaceans and gastropods were ingested with similar frequency but found in smaller amounts. Polychaetes and plants occurred in ca. 10% of samples (Table 1). However, proportions of particular food taxa found in the Long-tailed Duck diet are certainly biased. Different digestion rates of hard-shelled (e.g. bivalves) and soft-bodied prey (e.g. fine crusta-

Table 1. List of prey taxa, their percent volume and frequency of occurrence in the Long-tailed Duck diet.

Lista över födoslag, deras volymsprocent och förekomstfrekvens i alfågeln's diet.

Prey taxa	%V	%FO
Plantae	0.5	9.5
Algae	*	2.4
Spermatophyta (seeds)	0.5	8.7
<i>Potamogeton sp.</i>	0.2	4.3
<i>Polygonum sp.</i>	0.1	1.8
<i>Carpinus betulus</i>	0.1	2.1
<i>Cerasus vulgaris</i>	0.1	2.3
Polychaeta	2.5	9.9
<i>Nereis diversicolor</i>	2.5	9.9
<i>Terebellides stroemi</i>	*	0.2
Priapulida	*	1.1
<i>Halicryptus spinulosus</i>	*	1.1
Bivalvia	77.0	97.1
<i>Mya arenaria</i>	20.7	41.8
<i>Macoma baltica</i>	25.5	52.6
<i>Cardium glaucum</i>	11.3	30.7
<i>Mytilus edulis</i>	19.5	33.9
Gastropoda	1.5	24.8
<i>Hydrobia ventrosa</i>	1.5	24.1
<i>Theodoxus fluviatilis</i>	*	0.2
<i>Valvata piscinalis</i>	*	4.1
<i>Lamellidorsis muricata</i>	*	0.2
Gastropoda <i>n.d.</i>	*	3.3
Crustacea	4.8	21.3
<i>Balanus improvisus</i>	0.1	3.8
<i>Gammarus salinus</i>	*	0.2
<i>Gammarus sp.</i>	0.3	6.8
Amphipoda <i>n.d.</i>	*	1.4
<i>Mysis mixta</i>	*	0.2
<i>Mysis sp.</i>	1.2	12.2
<i>Palaemon adspersus</i>	0.9	1.8
<i>Crangon crangon</i>	0.2	2.8
Decapoda <i>n.d.</i>	*	2.5
<i>Mesidothea entomon</i>	2.1	3.4
Crustacea <i>n.d.</i>	*	2.1
Pisces	13.6	24.9
<i>Ammodytes tobianus</i>	0.7	2.3
<i>Hyperoplus lanceolatus</i>	0.1	0.7
Ammodytidae <i>n.d.</i>	2.5	16.1
<i>Zoarces viviparus</i>	0.7	1.4
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	4.4	11.6
<i>Platichthys flesus</i>	*	0.7
Pleuronectidae <i>n.d.</i>	*	0.7
Gobiidae <i>n.d.</i>	*	0.7
Pisces <i>n.d.</i>	0.2	8.3
fish eggs <i>fiskägg</i>	5.0	9.2
Pebbles, gravel, sand		90.6
<i>Grus, sand</i>		
Anthropogenic elements		0.7
<i>Antropogena objekt</i>		

* traces *spår*

ceans, polychaetes, gastropods) may distort their original relative volumes. Bivalves were most probably overrepresented in those samples where gizzard contents predominated. On the other hand, abundant small prey is usually overestimated by frequency of occurrence coefficient (Sanger & Jones 1984). For these reasons the results should be interpreted with caution.

The results show that Long-tailed Ducks feed almost exclusively on benthic animals or those living close to the bottom. In general, food composition reflects roughly the food resources in the Gulf of Gdańsk. Similar relationships were found in earlier studies carried out in different areas (Madsen 1954, Nilsson 1972, Petersson & Ellarson 1977, Sanger & Jones 1984, Goudie & Ankney 1986).

In spite of this general opportunism the Long-tailed Ducks show some feeding preferences. Bivalves indeed predominate both in zoobenthos and in the duck diets. However, the Blue Mussel being an absolute dominant in the Gulf was taken by ducks in moderate quantities. On the other hand, the Sand Gaper, constituting one of the most important food prey, belongs to the least numerous bivalves in the Gulf (Beil 1977, Gostkowska & Turas 1988). Also the proportions of gastropods and crustaceans were higher in the duck food than in zoobenthos.

However, such comparisons are risky because data for zoobenthos are large scale and average for the whole gulf. Long-tailed Ducks feed in preferred areas which may differ very much from the general picture of numbers, distribution and proportions of benthic animals. The relationship between the place and depth of feeding and the food composition is well illustrated by those birds drowned in nets set at depth exceeding 20 m. In all stomachs examined (n=37) the predominating prey was *Mesidothea entomon*.

Prey size

Mean size of the three most important Long-tailed Duck food items, i.e. *Macoma baltica*, *Mya arenaria* and *Mytilus edulis*, was almost the same (11.0–11.6 mm) in spite of the fact that these bivalves differ much in size (Frączkowska 1974, Beil 1977, Cuena & Wołowicz 1981, Wołowicz 1984). It seems that birds selected mainly one size class from a much wider spectrum of prey size classes. According to optimal foraging theory (Krebs & Davies 1981, Draulans 1982, Ydenberg 1988) birds should select as large available items (contributing much energy) as they are able to catch and swallow.

Table 2. Food content of the Long-tailed Ducks *Clangula hyemalis* wintering in the Gulf of Gdańsk
Födoinhåll hos alfåglar övervintrande i Gdanskbukten

		Food content (g)		Organic content (g)		Inorganic content (g)		Organic content (cm ³)		N	Mya	
In total (n=470)	Mean (SD) %FO	8.7	6.5	7.2	6.5	1.7	2.2	4.4	4.6	423	20.7	36.4
Adults (n=299)	Mean (SD) %FO	9.3	7.2	7.7	6.8	1.6	2.0	4.7	4.8	270	16.2	32.2
Immatures (n=157)	Mean(SD) %FO	7.6	5.0	6.1	5.9	2.0	2.7	3.9	4.4	140	25.6	40.7
Females (n=178)	Mean(SD) %FO	7.3	5.6	5.7	5.4	1.7	2.0	3.4	3.8	158	24.0	39.6
Males (n=286)	Mean (SD) %FO	9.6	6.9	8.0	7.0	1.7	2.3	4.9	5.0	259	18.0	34.3
Adult females (n=87)	Mean (SD) %FO	8.1	6.9	6.7	5.9	1.2	1.5	3.9	4.1	77	22.7	39.6
Immature females (n=88)	Mean (SD) %FO	6.4	3.9	4.8	4.9	2.1	2.3	2.9	3.5	79	24.3	39.6
Adult males (n=212)	Mean (SD) %FO	9.8	7.2	8.0	7.1	1.7	2.1	4.9	5.0	193	13.6	29.3
Immature males (n=68)	Mean(SD) %FO	9.2	5.8	8.1	6.7	1.9	3.1	5.3	5.2	61	27.2	41.8
											39.3	

The size of prey is limited by size of the bird's bill and throat. Bivalves of ca. 11 mm length appear to be optimal food for the rather small Long-tailed Duck. Specimens from this size-class are common in all bivalve species occurring in the Gulf (Frączkowska 1974, Beil 1977, Cuena & Wołowicz 1981, 1984). Feeding on smaller bivalves is less efficient despite their higher numbers. Larger specimens, however, contributing more energy because of size and higher

body to shell ratio, occur in much lower density, making feeding on them (time spent for searching) less profitable. The largest bivalve found in the food samples was a 35 mm blue mussel (Table 3).

Age and sex related differences in the diet

Mean weight and volume of organic food content was significantly higher in males (t-test, $P < 0.001$). This may be a result of differences in body size between the sexes. Immature birds, especially females, had higher proportions of inorganic fractions (sand, gravel, pebbles) in the food content (t-test, $P < 0.001$; Table 2, Fig. 2).

The proportions of bivalves in food of particular age-sex groups were similar. However, blue mussel and cockle were taken more often and in greater amounts by adult birds. Immatures, and particularly females, preferred crustaceans (Table 2). Other taxa were ingested by all age-sex groups in similar proportions.

Adult males constituted over 90 % of the birds drowned in nets set deeper than 20 m. They fed almost exclusively on the isopod *Mesidothea entomon*. This suggests that only bigger and heavier adult males are able to dive and feed efficiently at greater depths. Patterns of winter distribution of the

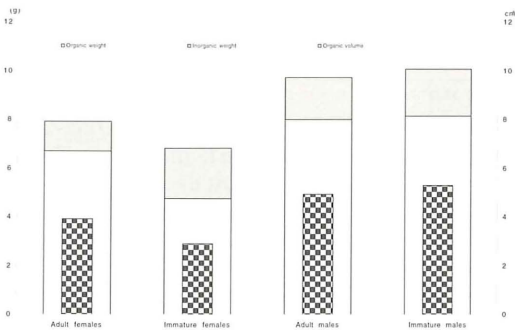


Fig. 2. Mean food content weight (g) and volume (cm³) of the Long-tailed Duck age-sex groups.

Födoinhållsets medelvikt (g) och volym (cm³) för alfåglar av olika ålder och kön.

		Percent volume Volymprocent (% V)													
<i>Macoma</i>	<i>Mytilus</i>	<i>Cardium</i>		Pisces		Crustacea		Polychaeta		Gastropoda		Plants			
25.5	38.5	19.5	36.6	11.3	27.6	13.6	31.6	4.8	17.5	2.5	12.4	1.5	7.3	0.5	5.4
52.6		33.9		30.7		24.9		21.3		9.9		24.8		9.5	
23.8	37.2	23.6	39.2	14.6	31.1	15.0	33.0	2.7	12.5	2.4	11.5	1.6	8.1	0.3	3.1
53.3		36.8		33.7		25.3		17.4		10.4		26.7		7.0	
28.9	41.0	13.6	31.5	4.9	18.3	9.4	24.3	12.1	29.8	3.0	14.6	1.2	5.7	0.9	8.5
49.6		31.4		23.6		26.4		29.5		9.3		22.1		14.3	
21.9	36.5	17.7	35.4	11.1	28.5	12.3	30.9	7.6	22.6	3.6	16.4	1.3	5.8	0.1	0.5
45.9		31.6		25.3		21.0		24.1		9.5		24.1		9.5	
27.4	39.6	21.1	37.6	11.4	27.2	14.6	32.3	3.3	13.5	2.0	9.4	1.6	8.2	0.7	6.9
56.0		36.0		33.2		27.8		20.2		10.4		25.5		9.6	
16.2	31.5	20.6	38.5	15.1	33.6	20.0	38.3	1.7	11.4	2.9	13.7	0.8	3.2	0.0	0.1
42.9		29.9		26.0		24.7		14.3		11.7		24.7		1.3	
28.0	40.4	15.3	32.5	6.7	21.7	5.1	19.2	13.5	28.8	4.3	19	1.8	7.5	0.2	0.7
48.7		34.2		24.1		17.9		34.2		7.6		24.1		17.7	
26.8	39.0	24.8	39.5	14.4	30.1	13.0	30.6	3.1	12.9	2.2	10.5	2.0	9.4	0.4	3.6
57.5		39.6		36.8		25.4		18.8		9.8		27.5		9.3	
30.0	42.0	11.4	30.3	2.5	12.5	21.1	37.8	4.2	15.6	1.4	5.2	0.3	0.9	1.7	12.8
50.8		27.9		23.0		37.7		23.0		13.1		19.7		9.8	

Long-tailed Ducks seem to support this suggestion. Adult males tend to choose more open and deeper areas than females and immature birds (Mathiasson 1970, Górski & Strawiński 1986, Meissner & Maracewicz 1993).

Mean size of the most common prey species was more even in adult birds than in immatures. The latter, and especially the young males, took significantly larger *Mya arenaria* and *Macoma baltica*, and smaller *Cardium glaucum* and *Mytilus edulis* (Table 3, Fig. 3).

However, differences found in food composition and mean prey size taken by particular age-sex groups may reflect (at least partly) differences in their winter distribution, feeding grounds (area and depth) and feeding efficiency.

Seasonal changes in the diet

Mean weight and volume of the organic fraction was higher in December and January than in later months. The proportion of the inorganic fraction increased during the spring months (Fig. 4). It seems, however, that these differences are partly a result of changing proportions of the age-sex groups in the material collected during particular months. High proportion of adult males at the beginning and immature fe-

males at the end of the wintering season certainly influenced the differences observed in weight and volume of the food content as well as in food composition.

Proportion of bivalves in the diet tends to decrease along with the progress of the wintering season in the Gulf of Gdańsk. This is a result of a sharp decrease in the share of blue mussel and also cockle in the food samples towards the spring. The remaining two bivalve species (*Mya arenaria* and *Macoma baltica*) showed a slight constant increase in the diets in the consecutive months (Fig. 5 and 6). A decreasing

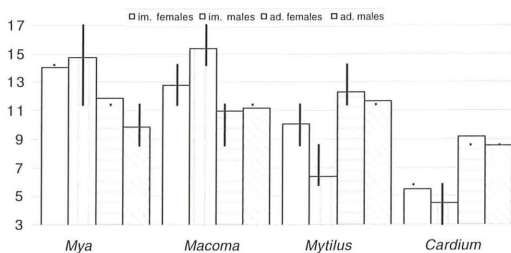


Fig. 3. Mean size (\pm SE) of four bivalve species taken by Long-tailed Ducks in the Gulf of Gdańsk.

Medelstorleken för fyra musselarter som tagits av alfväglar i Gdanskbukten.

Table 3. Prey size ingested by Long-tailed Ducks in the Gulf of Gdańsk.

Intagen bytesstorlek hos alfåglar i Gdanskbukten.

	In total	Adults	Immatures	Males	Females	Ad. males	Ad. females	Im. males	Im. females
<i>Mya arenaria</i>									
mean	11.6	10.6	14.3	10.7	12.7	9.9	11.9	14.8	14.1
S E	0.47	0.52	0.93	0.66	0.63	0.67	0.78	2.24	1.01
max.	34	35	34	35	34	35	23	33	34
n	185	131	38	107	78	84	47	10	28
<i>Macoma baltica</i>									
mean	11.5	11.2	13.5	11.0	11.9	11.2	11.0	15.4	12.8
S E	0.44	0.51	0.9	0.60	0.64	0.61	0.97	1.43	1.12
max.	21	21	21	21	21	21	16	20	21
n	175	146	27	133	42	124	22	7	20
<i>Cardium glaucum</i>									
mean	8.3	8.9	5.3	8.5	7.5	8.6	9.2	4.5	5.5
S E	0.32	0.40	0.59	0.51	0.49	0.54	0.94	1.21	1.11
max.	18	18	16	18	18	18	18	6	16
n	231	185	39	160	71	147	38	8	31
<i>Mytilus edulis</i>									
mean	11.0	11.8	7.5	10.8	11.5	11.7	12.3	6.4	10.1
S E	0.23	0.29	0.37	0.31	0.52	0.38	0.76	0.88	1.09
max.	35	35	29	35	34	35	34	29	28
n	750	608	120	566	184	475	133	87	33
<i>Hydrobia ventrosa</i>									
mean	3.2								
S E	0.22								
max.	5								
n	188								

Note: Differences in mean prey size ingested by adult and immature birds are significant; t- test, assuming unequal variances [$t=3.1-3.5$; $P(2\text{ tails})=0.001-0.002$].

tendency was observed in case of gastropods, but crustaceans, polychaetes and fish (particularly fish eggs) generally increased their share during the spring months (Fig. 5).

Estimated yearly consumption of main food taxa

Daily energy expenditure in birds is related to such factors as body size, ambient temperature, type of flight, activity, etc. (Whittow & Rahn 1984, Birt-Friesen et al. 1989). Field measurements of metabolic rate using double labelled water of many seabird species allows the elaboration of regression equations relating metabolic rate and body weight. For diving seabirds with active type of flight, staying in a cold water zone, the regression has the form: $\log y = 3.24 + 0.727 \log x$; where y is field metabolic rate (FMR) in kJ/24h, and x is body weight in kg (Birt-Friesen et al. 1989). By substituting the mean body

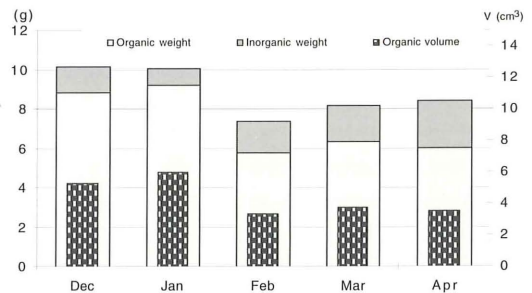


Fig. 4. Seasonal changes in the Long-tailed Duck food content weight (g) and volume (cm^3).

*Säsongförändringen i vikt (g) och volym (cm^3) för alfågla-
nas födoinnehåll.*

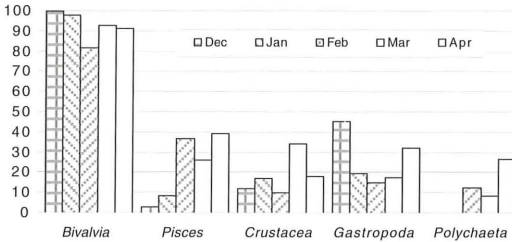


Fig. 5. Seasonal changes in frequency of occurrence (%) of most important food preys in the Long-tailed Duck diet.

Säsongförändring i frekvensen (%) för de viktigaste födoslagen i alfågelnas diet.

weight of the Long-tailed Ducks the value of their FMR amounts to ca. 1 500 kJ/24h.

The caloric value of a bivalve is very different depending on species, body size, body to shell ratio, water content in tissues, season, region, etc. For bivalve species from the Gulf of Gdańsk, the average values of water content (57.8%), proportion of shell in body weight (85.9%) and thus energetic value (21 kJ/g dry weight) were accepted (Szaniawska et al. 1986, Pazikowska & Szaniawska 1988).

Based on the assumptions above an average value of energy contents of wet mass of four bivalve species (1.2 kJ/g) was calculated. Taking into account the 70% assimilation rate of water bird food (Wiens & Scott 1975, Furness 1978, Whitlow & Rahn 1984), it was calculated that Long-tailed Ducks wintering in the Gulf of Gdańsk assimilate ca. 0.84 kJ from 1 g of wet mass of bivalves (with shell) or 6.12 kJ from 1 g of wet body mass (without shell). Assuming 1 500 kJ to be the daily energy demand, this equals a consumption of 1 786 g and 245 g, respectively, of wet bivalve mass. Using these figures I estimated the equivalent amount of food that

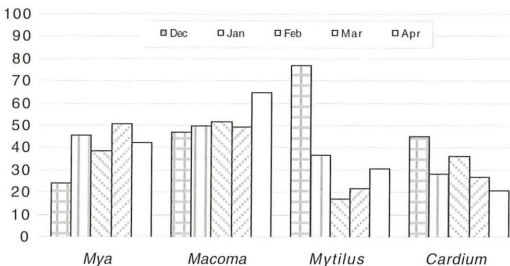


Fig. 6. Seasonal changes in frequency (%) of occurrence of four bivalve species in the Long-tailed Duck diet.

Säsongförändring i förekomstfrekvens (%) för fyra musselarter i alfågelnas diet.

Table 4. Estimated energy demand and biomass of the main food taxa consumed by Long-tailed Ducks during one wintering season (September–May).

Uppskattning av energibehovet och biomassekonsumtionen för de viktigaste bytesslagen hos alfågeln under vintersäsongen (september–maj).

Sum of mean montly numbers of birds*	154 000
Summan av månatliga medeltal fåglar	
No. of birds×days (N), thousands*	4 620
Antal fåglar×dagar, tusental	
Energy demand (N×1500 kJ/24h)	6.9 × 10 ⁹
Energibehov	
Biomass (tonnes) consumed per season	
(70% assimilation)	
Konsumerad biomassa per säsong	
Bivalvia	6 350
<i>Macoma baltica</i>	2 100
<i>Mya arenaria</i>	1 700
<i>Mytilus edulis</i>	1 600
<i>Cardium glaucum</i>	950
Pisces	1 120
Crustacea	400
Polychaeta	200
Gastropoda	125

Data from: Meissner & Maracewicz (1993), Meissner (unpubl.), Stempniewicz (unpubl.)

the birds consumed. The same procedure was used when estimating fish, gastropods, polychaetes and crustacean consumption. Their average energetic contents were taken from the literature (Brown & Nettleship 1984, Jorde & Owen 1988).

Mean number of birds staying in the study area, period of staying (birds×days) and food consumption were taken into account when estimating the yearly, total consumption of the main prey species taken by the Long-tailed Duck in the Gulf of Gdańsk during the wintering season.

During one season in the Gulf the Long-tailed Ducks consume ca. 6 350 tonnes of bivalves, 1 120 tonnes of fish, 400 tonnes of crustaceans, 200 tonnes of polychaetes and 125 tonnes of gastropods. Consumption of prey taxa constituting less than 1% of diet was not estimated (Table 4).

Losses caused by feeding birds may be higher than estimated in the case of the *Mya arenaria* and *Mytilus edulis* populations. Long-tailed Ducks often cut and eat only siphons of large *Mya arenaria* specimens sticking out from the bottom sand, not being able to swallow whole animals. Of course,

these damaged bivalves die and form non-utilised material (NU). In case of blue mussel, occurring in large and dense shoals composed of high numbers of specimens stuck together, foraging ducks cause side-losses by tearing off single bivalves and damaging neighbouring specimens. So, the material removed (MR) by feeding birds is considerably larger than consumed.

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

The feeding of the Long-tailed Ducks has most probably a negligible impact on the enormous, superabundant bivalve resources in the Gulf of Gdańsk. However, their predatory pressure is temporary and spatially unequal. During the winter months of highest Long-tailed Duck occurrence (December–April) in the shallow zone (5–20 m deep) and particularly in areas of great aggregations of feeding ducks (e.g. regions of Vistula Mouth, outer coast of Hel Peninsula and Vistula Spit) the Long-tailed Ducks may exert a significant pressure on bivalves of preferred age and size classes.

Acknowledgements

The present paper has gained much from the substantial help afforded by my colleagues from Gdańsk University Department of the Ecology and Zoology of Vertebrates. I would like to offer my cordial thanks to Michał Goc, Lech Iłiszko and Czesław Nitecki, for their help in collecting the material and laboratory work. I am grateful to Włodzimierz Meissner for affording his as yet unpublished data on the numbers and distribution of marine birds in the Gulf of Gdańsk, and the discussion. Iwona Pawlina, Elżbieta Mikulak and Izabela Maciejkiewicz elaborated part of the food sample collection while preparing their MSc theses.

References

Ainley, D.G. & Sanger, G.A. 1979. Trophic relations of seabirds in the Northern Pacific Ocean and Bering Sea. In: Conservation of Marine Birds of Northern North America

- (J. C. Bartonek & D. N. Nettleship, eds.). *US Dept. Int. Wildl. Res. Rep.* 11, pp. 95–112.
- Ashmole, N.P. 1971. Seabird ecology and the marine environment. In: *Avian Biology*, Vol. 1. (D.S. Farner, J.K. King & K.C. Parkes, eds.). Academic Press, New York.
- Beil, A. 1977. *Introductory studies on the population of Mya arenaria L. in coastal waters of the Gulf of Gdańsk.* (in Polish). MSc. Thesis, Institute of Oceanography, Gdańsk University.
- Birt-Friesen, V.L., Montevecchi, W.A., Cairns, D.K. & Macko, S.A. 1989. Activity-specific metabolic rates of free-living Northern Gannets and other seabirds. *Ecology* 70: 357–367.
- Brown, R.G.B. & Nettleship, D.N. 1984. Capelin and seabirds in the northwest Atlantic. In: *Marine Birds, their feeding ecology and commercial fisheries relationships* (D. N. Nettleship, G. Sanger & P. F. Springer, eds.). *Proc. Pac. Seabird Group Symp.*, Seattle, Washington, pp. 184–194.
- Cramp, S. & Simmons, K.E.L. (eds.) 1977. *Handbook of the birds of Europe the Middle East and North Africa*. Vol. 1. Oxford Univ. Press. Oxford – New York.
- Cuena, L. & Wołowicz, M. 1981. A preliminary outline of the *Mytilus edulis* population from Gdańsk Bay. *Zeszyty Nauk. Wyd. BiNoZ UG* 8: 127–139.
- Draulans, D. 1982. Foraging and size selection of mussel by the Tufted Duck *Aythya fuligula*. *J. Anim. Ecol.* 51: 943–956.
- Frączkowska, E. 1974. Bivalve population in the southern Baltic in the season 1967. (in Polish). *Zeszyty Naukowe Wyd. BiNoZ UG* 2: 73–90.
- Furness, R.W. 1978. Energy requirements of seabird communities: a bioenergetics model. *J. Anim. Ecol.* 47: 39–53.
- Furness, R.W. & Monaghan, P. 1987. *Seabird ecology*. Chapman and Hall, New York.
- Gostkowska, J. & Turas, D. 1988. *Composition and distribution of macrozoobenthos in coastal waters of the Gulf of Gdańsk.* (in Polish). MSc. thesis, Institute of Oceanography, Gdańsk University.
- Goudie, R.I. & Ankney, C.P. 1986. Body size, activity budgets, and diets of sea ducks wintering in Newfoundland. *Ecology* 67: 1475–1482.
- Górski, W. & Strawiński, S. 1986. Winter and early spring distribution and numbers of some diving ducks on the Polish Baltic coast. *Vår Fågelvärld, Suppl.* 11: 35–43.
- Grandy, J.W. 1972. Digestion and passage of blue mussels eaten by black ducks. *Auk* 89: 189–190.
- Jorde, D.G. & Owen, R.B. 1988. Efficiency of nutrient use by american Black Duck wintering in Maine. *J. Wildl. Mgmt.* 52: 209–214.
- Krebs, J.R. & Davies, N.B. 1981. *An introduction to behavioural ecology*. Blackwell Sci. Publ., Oxford.
- Laursen, K. 1989. Estimates of sea duck winter population of the Western Palearctic. *Dan. Rev. Game Biol.* 13: 1–22.
- Maciejkiewicz, I. 1991. *Food of the Long-tailed Ducks Clangula hyemalis L. wintering in the Gulf of Gdańsk.* (in Polish). MSc. Thesis, Dept. Vertebrate Ecology & Zoology, Gdańsk University.
- Madsen, F.J. 1954. On the food habits of the diving ducks in Denmark. *Danish Rev. Game Biol.* 2: 157–266.
- Mathiasson, S. 1970. Numbers and distribution of Long-tailed Ducks wintering in northern Europe. *Brit. Birds* 63: 414–424.

- Meissner, W. & Maracewicz, T. 1993. Wintering of the Long-tailed Duck *Clangula hyemalis* on the Gulf of Gdańsk during the seasons of 1984/85–1986/87 (in Polish). *Not. Orn.* 34: 87–94.
- Mikulak, E. 1989. *Food of the Long-tailed Ducks Clangula hyemalis L. during the wintering season in the Gulf of Gdańsk.* (in Polish). MSc. thesis, Dept. Vertebrate Ecology & Zoology, Gdańsk University.
- Nilsson, L. 1972. Habitat selection, food choice, and feeding habits of diving ducks in coastal waters of south Sweden during the non-breeding season. *Ornis Scand.* 3: 55–78.
- Pazikowska, G. & Szaniawska, A. 1980. Changes of the energetic value and lipid content in *Mytilus edulis* in the Gulf of Gdańsk. (in Polish). *Oceanologia* 25: 99–107.
- Petersson, S.R. & Ellarson, R.S. 1977. Food habits of Oldsquaws wintering on lake Michigan. *Wilson Bull.* 88: 1–10.
- Sanger, G.A. & Jones, R.D. 1984. Winter feeding ecology and trophic relationships of Oldsquaws and White-winged Scoters on Kachemak Bay, Alaska. In: *Marine Birds – their feeding ecology and commercial fisheries relationships* (Nettleship, D.N., Sanger, G.A. & Springer, P.F., eds.). *Proc. Pac. Seabird Group Symp., Seattle, Wash.*, pp. 20–29.
- Stempniewicz, L. 1986. The food intake of two scoters *Melanitta fusca* and *M. nigra* wintering in the Gulf of Gdańsk, Polish Baltic coast. *Vår Fågelvärld*, Suppl. 11: 211–215.
- Stempniewicz, L. 1991. On seabird ecology (in Polish). *Kosmos* 40: 381–398.
- Stempniewicz, L. 1994. Marine birds drowning in fishing nets in the Gulf of Gdańsk (southern Baltic): numbers, species composition, age and sex structure. *Ornis Svecica* 4: 123–132.
- Szaniawska, A., Wenne, R. & Wolowicz, M. 1986. Energetic values of the body of *Macoma baltica* from the Gulf of Gdańsk. *Oceanologia* 24: 55–62.
- Whittow, G.C. & Rahn, H. 1984. *Seabird energetics*. Plenum Press, New York-London.
- Wiens, J.A. & Scott, J.M. 1975. Model estimation of energy flow in Oregon coastal seabird population. *Condor* 77: 439–452.
- Wolowicz, M. 1984. *Cardium glaucum* population from Gdańsk Bay (Baltic Sea). *Pol. Arch. Hydrobiol.* 31: 33–44.
- Ydenberg, R.C. 1988. Foraging by diving ducks. *Acta XIX Congr. Intern. Ornith.* (H. Quillet, ed.), Ottawa, Canada 22–29 VI 1986. Univ. Ottawa Press, pp. 1832–1842.

Sammanfattning

Alfågeln Clangula hyemalis födoekologi under övervintringen i Gdanskbukten i södra Östersjön

I Västpalearktis är Östersjön alfågeln viktigaste övervintringsområde och där uppehåller den sig främst i områden där vattendjupet är 3–15 m. Födovallet vintertid har inte tidigare studerats i södra Östersjön. Denna studie utfördes i Gdanskbukten, där alfågeln är den vanligaste dykanden, upp till 40.000 individer. Mellan 7.000 och 8.000 av dem drunknar i fisknät varje säsong. Det var sådana fåglar som utnyttjades i denna studie. Jag fick döda

alfåglar av fiskare som landade sina fångster i hamnarna i Orlowo och Sopot. Insamlingen skedde under åtta säsonger (november–maj) åren 1972–76 och 1986–90. Totalt analyserade jag födoinnehållet i 423 fåglar (193 adulta hanar, 77 adulta honor, 61 unga hanar och 79 unga honor).

Jag bestämde fåglarnas kön och ålder och dissekerade sedan fåglarna. Innehållet i strupen och magarna konserverades i 4 % formalinlösning. Senare i laboratoriet tvättades provet genom ett 0,5 mm nät och studerades under ett stereomikroskop. Materialet sorterades och bestämdes till lägsta möjliga taxonomiska nivå. Antal, längd och vikt registrerades för alla identifierbara födoobjekt. Antalet fiskar och havsborstmaskar uppskattades som halva antalet påträffade otoliter och käkar.

Födan kom från minst 28 olika grupper, 23 slags djur och 5 slags växter. Det viktigaste födoslaget var musslor, som fanns i 97 % av stickproven och utgjorde 77 % av volymen. Samtliga födoslagsandelar visas i Tabell 1. Alfågeln levde nästan uteslutande av organismer som finns på botten eller nära botten.

Förekomsten av födoslag i födan stämde ungefär med dessas abundans på botten. Alfågeln är alltså en opportunist som tar det som finns. Trots detta finns vissa preferenser. Blåmusslan som är den absolut dominerande arten tas exempelvis i proportionsvis mindre omfattning.

Av musslor föredrog alfågeln storlekar inom ett snävt intervall trots att det finns ett mycket vidare storleksintervall att välja inom (Fig. 3, Tabell 3). Detta beror säkerligen på att vissa storlekar bäst passar alfågelns näbbstorlek och ger det bästa energiutbytet. Just storlekar runt 11 mm förekommer i mycket stor omfattning i bukten. Större individer är fåtaligare och mindre individer ger mindre energi.

Hanarnas födoinnehåll vägde mer och hade större halt av organiskt material än honornas, vilket kanske kan förklaras av deras större kroppsvikt. Ungfågeln hade större halt av oorganiska fraktioner (Tabell 2, Fig. 2). Andelen musslor var likartad i de olika fågelkategorierna. Det fanns också en tendens att blåmusslor konsumerades oftare av adulta fåglar medan ungfåglar, särskilt unga honor, föredrog kräftdjur.

Adulta hanar utgjorde mer än 90 % av de fåglar som drunknade i nät på mer än 20 m djup. De levde nästan uteslutande på isopoden *Mesidothea entomon*. Detta antyder att det bara är de tyngre adulta hanarna som kan söka föda effektivt på större djur, något som också stöds av att de vintertid uppehåller sig på djupare vatten än honor och ungfåglar. Vikten

och volymen av den organiska fraktionen var högst i december och januari (Fig. 4). Skillnaderna kan dock delvis bero på förändringar i ålders- och könsammansättningen med hög andel av adulta hanar i början och av unga honor i slutet av vintern. Andelen musslor i dieten tenderade att minska under vintern, främst gäller detta blåmussla (Fig. 5 och 6). För att bestämma hur mycket föda som alfågglarna totalt konsumerar i undersökningsområdet har jag med hjälp av en formel för ämnesomsättningen beräknat det dagliga energibehovet. Vidare har jag utnyttjat befintliga värden för energiinnehållet i de olika födoslagen. Med kännedom om antalet fåglar i undersökningsområdet kan sedan det totala uttaget av föda beräknas. Dessa beräkningar redovisas i Tabell 4.

Resultatet blir att alfågglarna årligen konsumerar 6350 ton musslor, 1120 ton fisk, 400 ton kräftdjur,

200 ton havsborstmaskar och 125 ton snäckor. Det verkliga födouttaget är dock större eftersom det uppstår en hel del förluster. Exempelvis biter alfågglarna av många sifoner som sticker upp ur bottenslammet från musslorna, som sedan dör. Kräftdjur och havsborstmaskar konsumeras troligen i större mängd än vad siffrorna visar eftersom resterna av dessa mjuka organismer försvinner snabbt genom matsmältningskanalen.

Totalt sett har alfågglarnas uttag en helt marginell effekt på de enorma mängder föda som finns på bottenarna i Gdanskbukten. Alfågglarnas predation är dock koncentrerad till en kort del av året och till vissa grunda delar av bukten. Det är därför möjligt att man inom de smärre områden där de största koncentrationerna av alfågel finns kan få en påvisbar effekt på den storlekskategori av musslor som fåglarna föredrar.

Hannars etableringsmönster, revirkvalitet samt flytande bestånd i en randpopulation av svart rödstjärt *Phoenicurus ochruros*

REINO ANDERSSON

Abstract

The relationship between pattern of territory establishment in males and territory quality was studied in 1983-1994 in a colour-ringed population of Black Redstart in southwestern Sweden. Further, the size of the floating population was estimated as well as its influence on territory establishment. The material consists of 141 establishments of territorial males, distributed on 55 different territories. Characteristics of the habitat and exploitation of territories are described. The competition between different males was studied by removal experiments. Some males were placed in cages, while others were removed and released. The frequency of occupation varied (average 57%), and only 15% of the territories contained singing males each year. Optimal territories were occupied earliest, mainly by adult males. The majority of all territory establishments were made by new, unknown males (73%). Only 18% of the

males showed territory fidelity between years. The size of the floating population was 26%, but its influence on territory establishment appeared to be marginal. The removal experiments showed that both adult and second-year males are capable to establish, defend and preserve optimal territories as soon as it is possible. Optimal territories were reoccupied earlier than territories of a lower quality, and adults established themselves faster than second-year birds. In many other studies, replacements were made by neighbours, but the results of the present study did not confirm this pattern. In eight confrontation trials, half of the owners recaptured their territories, while the other dominants were replacement males.

Reino Andersson, Adjunktsvägen 1, S-432 50 Varberg, Sweden.

Received 19 June 1995, Accepted 21 July 1995, Editor: Sören Svensson

Inledning

Revirets funktion hos fåglar har behandlats i åtskilliga uppsatser och förefaller vara både komplex och svårdefinierbar, beroende på vilka artgrupper och situationer man väljer att studera. Tre huvudsakliga funktioner av revir har föreslagits: att begränsa häckningstätheten (Wynne-Edwards 1962), säkra födotillgången samt underlätta parbildningen (Hinde 1956). Den förstnämnda funktionen anses dock numera vara en sekundär effekt av andra funktioner som verkar på individnivå (Brown 1964). Bland tättingar är det främst hannen som etablerar, försvarar och upprätthåller reviret, bl. a. genom sång. Sången signalerar till andra hannar att reviret är besatt, men lockar också till sig honor för att säkerställa fortplantningen. Revirförsvaret medför även vissa kostnader (t. ex. energiförluster vid revirstrider), i synnerhet för de hannar som förblir oparade, eftersom dessa inte får kostnaderna täckta genom någon vinst i form av ungar (Verner 1977, Davies 1978).

Revirets kvalitet är av avgörande betydelse för framgångsrik etablering och häckning. Detta gäller i synnerhet vid randen av en arts utbredningsområde, där förekomsten ofta inskränker sig till optimala biotoper. Hos många arter som studerats besätts de bästa reviren av de individer som anländer tidigast under säsongen. Generellt utgörs de av adulta fåglar som till följd av ortstrohet och erfarenhet snabbt återvänder till föregående års hemvist. En senare revirbesättning innebär ofta att hannen eller paret får hålla till godo med sämre biotoper. I synnerhet i randpopulationer, där resurserna är knappa jämfört med centrala delar av utbredningsområdet, uppstår inte sällan ett överskott av individer som inte lyckas tillskansa sig något revir alls, ett s. k. flytande bestånd (t. ex. Svårdsson 1949, Brown 1969, Fretwell 1972). Vår kunskap om hannars uppträdande i flytande bestånd och dess roll för populationen som helhet är mycket knapphändig (Smith 1978, Arcese 1987, Smith & Arcese 1989). Studier som detaljerat

redovisar reviretableringens förlopp hos enskilda arter är också relativt fåtaliga (t. ex. Brooke 1979, Lanyon & Thompson 1986).

Denna uppsats behandlar sambandet mellan etableringsmönster och revirkvalitet hos svarta röststjärten i västsverige. Konkurrenten mellan olika hannar studerades i detalj med hjälp av en serie förflyttningsexperiment, där en del hannar placerades i burar, medan andra förflyttades och släpptes. Studien syftar också till att undersöka överskottshannarnas uppträdande (flytande beståndet) och deras inverkan på reviretableringen.

Den västsvenska populationen tillhör en av de nordligaste i artens utbredningsområde. Revirtätheten är låg, biotopvalet förhållandevis begränsat, häckningsperioden senarelagd och ungtproduktionen lägre jämfört med Syd- och Mellaneuropa (Andersson 1990a). Svarta röststjärten är alltså sparsamt studerad art även i sitt centrala utbredningsområde (jfr Menzel 1983). Det västsvenska beståndet har dock varit föremål för en rad studier de senaste femton åren, bl. a. med avseende på revirtäthet, populationsstruktur och häckningsbiologi (Andersson 1982, 1987, 1990a). Nicolai (1988) har publicerat en studie av artens revirbesättning i Tyskland. Dessutom föreligger ett arbete från Österrike av Landmann & Kollinsky (in print). Dessa undersökningar ger en god bakgrund till de aktuella frågeställningarna om etableringsmönster, revirkvalitet och revirkonkurrens som här presenteras.

Material och metoder

Materialet omfattar 141 besättningar av revirhävande hannar, fördelade på 55 olika revir. Under fyra år (1983–1986) detaljstuderades 33 av reviren i Göteborgs hamn- och industriområden på Hisingen. Detta undersökningsområde omfattade sju km² och gamla, nedlagda och delvis förfallna varv präglade i hög grad reviren. De återstående 22 reviren undersöktes 1988–1994 i nordhalländska industriområden. Huvuddelen låg i Varberg och Falkenberg, men smärre provytor var också förlagda till Värö bruk och Strängbetongs anläggning utanför Veddige (N om Varberg, se Andersson 1990b).

För att få en detaljerad bild av hannarnas etableringsfas, studerades reviren intensivt 1 april–30 juni, vilket innebar besök i genomsnitt varannan dag. Inventeringseffektiviteten förhöjdes påtagligt av uppspelad sång. Bandspelare användes förutom i inventeringsarbetet även vid test av revirgränser. Drygt hälften av alla besättningar ledde till häck-

ning, varför en stor del av hannarna förblev oparade. För att betecknas som revirhävande krävdes dock att hannen upprätthöll reviret i minst en vecka. Revirstorleken var i genomsnitt 2,2 ha (0,6–4,8) och 2,0 ha (0,6–4,0) för parade respektive oparade hannar.

Att kunna identifiera individuella hannar var en förutsättning för studiens genomförande. Fåglarna försågs följaktligen med en aluminiumring och en kombination av två färgringar. Som ett led i ett större färgmärkningsprojekt ringmärktes också majoriteten av alla ungar i provytorna, vilket var nödvändigt för att erhålla information om hannarnas ursprung. Även häckningsdata noterades i samband med den parallella studien (se Andersson 1987, 1990a). Det sammanlagda antalet färgmärkta hannar i provytorna blev 127, fördelade på 67 ettåringar (2K) och 60 adulta (3K+). Siffran för individmärkta ungar under samma period uppgick till 227.

Förflyttningsexperiment

Under åren 1991–1994 genomfördes förflyttningsexperiment för att undersöka förekomsten av överskottshannar (det flytande beståndet), samt testa olika hankategoriernas förmåga att besätta, försvara och upprätthålla revir. Under ett tidigt skede av reviretableringen (i medeltal 2,4 dygn efter ankomsten, 0,5–13 dygn), förflyttades 22 hannar (5 st 3K+, 17 st 2K) från sina sångplatser. Den större andelen 2K-hannar orsakades främst av att de var mer lättfångade än äldre hannar. Försöken utfördes på 14 utvalda revir, varav nio var optimala och fem suboptimala (se revirhandling nedan). På två revir seriefångades två–tre hannar på kort tid. Femton av hannarna (3 st 3K+, 12 st 2K) placerades i ordinära burar för insektsätare (80×40×40 cm) under 0,5–12 dygn (medeltal 3,8 dygn). Därefter släpptes fem av dem (2K) ut på sina revir igen, medan 10 (3 st 3K+, 7 st 2K) förflyttades 1,6–3,5 mil i olika riktningar. Sju hannar (2 st 3K+, 5 st 2K) utsattes enbart för förflyttningar, då burhållning inte var möjlig. Målsättningen med burhållningen var att studera återbesättning och i ett senare skede revirstrider och dominansförhållanden mellan olika hannar. Förflyttningarna hade delvis samma syfte, men var också avsedda att ta reda på hur revirbundna fåglarna var efter en kort tids revirhävande. För att erhålla ytterligare en aspekt av revirförsvaret genomfördes fyra aggressionstester. Burar med kända hannar (3 st 2K, 1 st 3K+), utplacerades ca en timma i besatta revir, och revirinnehavarnas reaktioner noterades.

De burhållna fåglarna matades med mjölmaskar,

vilka räknades två gånger om dagen för att fastställa åtgång per individ. Varje hanne vägdes före, under och efter burhållningen. Avsikten var att registrera eventuella vikt förluster, vilket skulle kunna medföra sämre kondition och påverka hannarnas dominansförmåga. Hannarna minskade i genomsnitt 0,8% i vikt under burtiden, med en variation mellan -6,7% och +3,8%.

Det flytande beståndets storlek uppskattades utifrån (1) andelen besatta revir där överskottshannar observerades tillfälligt, (2) andelen omärkta hannar som var inblandade i revirstrider, (3) andelen färgmärkta hannar som försvann från en sångplats inom en vecka efter märkningen samt (4) andelen revir som återbesattes av nya hannar efter förflyttning av revir innehavarna. Utifrån dessa fyra mått erhöles en genomsnittlig procentsiffra (1+2+3+4/4), vilken utgjorde en bas vid beräkningen av det flytande beståndets relativa storlek (jämfört med totala antalet hannar).

Revirkvalitet

Revirkvaliteten klassificerades utifrån tre parametrar, vilka torde spegla revirets värde: (1) besättningsfrekvens, d.v.s. hur ofta ett revir besattes under perioden, (2) häckningsfrekvens beräknat på ett likartat sätt samt (3) ungprouktion i medeltal flygga ungar per revir. För att mäta ungprouktionen fastställdes ett indexvärde till tre flygga ungar per par och år (100%, medelvärde för alla lyckade häckningar). För varje revir beräknades därefter ett medelvärde för de tre faktorerna. Dessa procentvärden rangordnades sedan i en poängskala mellan 1–30, där höga värden motsvarade hög revirkvalitet (exempelvis hade ett revir med poängsiffran 4 sämre egenskaper än det 29:e). Hälften av reviren (28 st) översteg inte 7 poäng (medel 4), medan 27 st uppvisade 8 poäng eller mer (medel 18). Däremellan föreföll också gränsen ligga mellan optimala och suboptimala revir. Skillnaden framstår tydligare som ett stort glapp mellan hög- respektive lågrankade revir om man betraktar de erhållna procentvärdena (före rangordning). Denna uppdelning tillämpas därför i uppsatsen som helhet. Optimala resp. suboptimala revir definieras genomgående som hög- resp. lågkvalitetsrevir. Detta trots att termerna i den ekologiska litteraturen inte alltid behöver innebära att reviret är av hög eller låg kvalitet.

För att få en uppfattning om vad som gör ett visst revir lämpligt studerades förekomst av ogräsytor, betydelsefulla för födosöket under häckningen (Andersson 1985, 1987). Arealen ogräsyta uppmättes

inom varje revir och jämfördes med skattad revirkvalitet enligt poängskalan. Dessutom gjordes en visuell bedömning av "flikighetsgrad" samt tillgång till stora och höga byggnadskonstruktioner. Flikighetsgraden är ett grovt mått på förekomsten av skrymslen och vrår lämpliga som boplatser och predationsskydd, t. ex. skrotupplag och trasiga byggnadsfasader. Flikighetsgraden klassades enligt en tredjedel skala, där 1 innebar att mindre än en tredjedel av reviret uppvisade flikighet (d.v.s. reviret hade i huvudsak släta byggnader och marktytor). En 2:a motsvarade ungefär hälften och en 3:a att mer än två tredjedelar av reviret var flikigt (vanligtvis med äldre slitna byggnader och diverse upplagsplatser). Enligt en likartad skala bedömdes tillgången på stora och höga byggnader, där en 1:a stod för låg, en 2:a för genomsnittlig och en 3:a för rik förekomst av byggnader inom reviret. Sådana kan tänkas ha en dragningskraft på hannarna med höga sångposter.

Resultat

Reviregenskaper

Hälften av reviren klassades som optimala, utifrån den poängskala som upprätsats. Såväl optimala som suboptimala revir förekom i varvsområden och på fabriks- och industritomter. Däremot saknades optimala revir i containerhamnar och andra hårdexploaterade områden. I en tidigare studie av biotopvalet i Göteborgs hamnområden, föredrogs skräpiga upplagsplatser, främst med balk-, järn- och skrotmaterial (Andersson 1985, 1987). Tendensen var densamma även i de halländska provytorna, med en överrepresentation av diverse upplag på de optimala reviren.

Gemensamt för upplagsplatser var att ogräsytor tillätits sprida sig i större omfattning än i många andra industrimiljöer. Det fanns också ett statistiskt säkerställt positivt samband mellan revirkvalitet och arealen ogräsyta (Fig. 1, $r_s=0,80$, $p=0,0001$, $n=50$, Spearman's rang korrelations test). Medeltalet för optimala revir uppgick till 34,3% (13–67%), men inte mer än 7,0% (0–38%) för de suboptimala.

En annan gemensam nämnare för revir belägna i anslutning till upplagsplatser var den rikliga tillgången på diverse skrymslen och vrår, här uttryckt som flikighetsgrad. En signifikant större andel av de optimala reviren uppvisade en hög flikighetsgrad jämfört med de suboptimala reviren (Tabell 1, $\chi^2=8,21$, $df=1$, $p<0,01$ [kategori 1 och 2 sammanslagna]). Optimala revir präglades också i större utsträckning av förekomsten av stora och höga byggnader (Tabell 1, $\chi^2=5,30$, $df=1$, $p<0,05$).

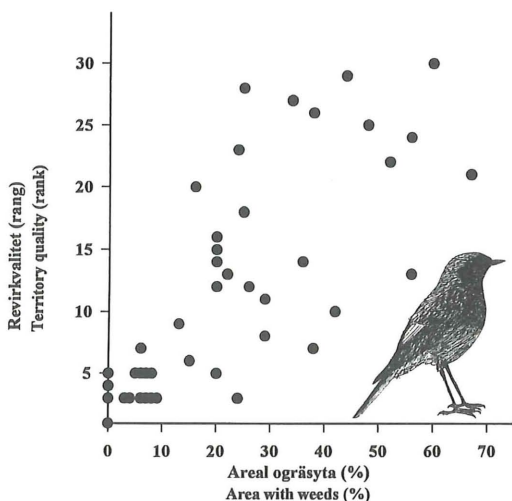


Fig. 1. Sambandet mellan revirkvalitet och andelen ogräsytor i reviren (n=50). Vinjetteckning: Christer Andersson.

Relationship between territory quality and proportion of weed areas in the territories.

Besättningsfrekvens

Besättningsfrekvensen varierade kraftigt under de elva åren, med ett genomsnitt på 57% (Fig. 2). Höga värden erhöles 1984 och 1988, då 82 resp 89% av alla revir besattes. Endast åtta av de 55 reviren (15%) hyste sjungande hannar varje år. De ingick bland de optimala reviren, vilket var särskilt påtagligt under bottenåren 1985–1986, då nästan uteslutande bra revir intogs (dock ej alla). Flertalet av de suboptimala reviren förblev tomma under samma period.

Hannarnas åldersfördelning varierade också mellan åren, vilket framgår av Fig. 2 (70 av de 141

hannarna var adulta). Adulta hannar ankom huvudsakligen i april, medan enstaka revir successivt besattes in i maj. Ettåriga fåglar anlände mer utspritt över säsongen, med en märkbar sträcktopp i skiftet april–maj, d.v.s. senare än kulminationen för adulta fåglar (Fig. 3). Majoriteten av de optimala reviren togs i besittning under april (främst av adulta individer), men några få revir besattes kontinuerligt fram till mitten av juni (medelankomstdatum 25.4). Till suboptimala biotoper anlände däremot flertalet av hannarna under maj månad (medelankomstdatum 15.5, Fig. 4).

Ortstrohet

I genomsnitt utgjordes 18% av alla revirbesättningar (n=95) av ortstrogna hannar som återvände till föregående års revir (Fig. 5). Detta innebär att individomsättningen var hög. Ortstroheten under olika år varierade kraftigt, mellan 0% 1989 och 40% 1993. Återkomsten skedde i 94% av fallen till optimala revir, där hannarna oftast uppträtt som adulta och framgångsrikt genomfört en häckning året före.

I de revir som besattes av nya individer uppgick andelen adulta hannar till 32%. Totalt nio av nykomlingarna var kända sedan tidigare då de besatte reviret. Fem hade bytt revir med upp till ett par kilometers mellanrum, jämfört med året innan (varav fyra varit operade på suboptimala revir första året och sedan växlat till optimala revir). Tre av nykomlingarna var ettåringar, födda på närbelägna platser. En hanne ingick i det flytande beståndet året före, då den sågs sjunga på samma revir i några timmar. För den återstående majoriteten av hannar, föreligger inga uppgifter om ursprung eller bakgrund (Fig. 5). Den längsta period som en hanne upprätthöll samma revir var tre år (tre olika hannar).

Tabell 1. Flikighetsgrad och byggnadskonstruktioners dominans på optimala respektive suboptimala revir. Siffror inom parentes visar på procenttal. 1 anger lägsta och 3 högsta flikighetsgrad resp. höjd på byggnadskonstruktioner.

Dominance of building constructions and environmental raggedness in optimal and suboptimal territories. Figures in parentheses indicate percent. Score 1 refers to the lowest and 3 to the highest raggedness and height of buildings.

	Optimala revir (rang 8–30) <i>Optimal territories</i>			Suboptimala revir (rang 1–7) <i>Suboptimal territories</i>		
	1	2	3	1	2	3
Flikighetsgrad	4 (15)	11 (41)	12 (44)	20 (71)	6 (21)	2 (7)
<i>Environmental raggedness</i>						
Byggnadsdominans	3 (11)	8 (30)	16 (59)	9 (28)	12 (43)	7 (25)
<i>Dominans of buildings</i>						
Totalt	7 (13)	19 (36)	28 (52)	29 (50)	18 (32)	9 (16)

Fig. 2. Besättningsfrekvens på reviren under perioden 1983–1994 (1987 utelämnat) samt andelen adulta hannar. Vinjetteckning: Christer Andersson.

Occupation frequency on the territories during 1983–1994 (1987 excluded), and proportion of adult males.

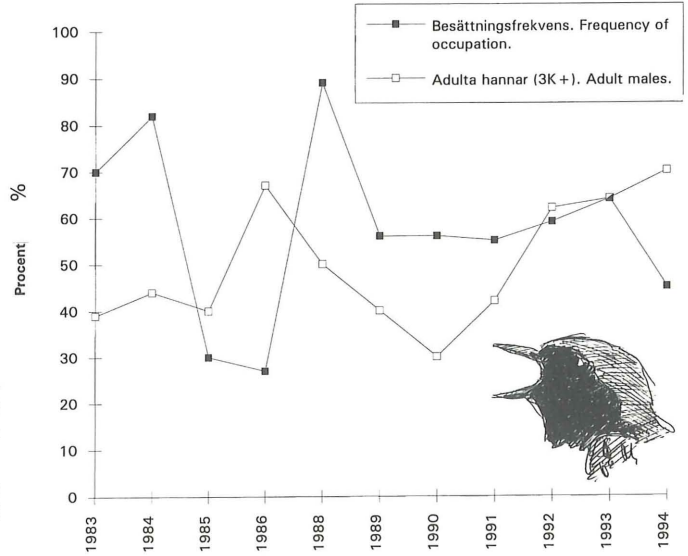


Fig. 3. Revirhävande hannars ankomstdatum och ålder säsongerna 1983–1994, fördelat på femdagarsperioder.

Arrival date and age of territorial males per five-day period in 1983–1994.

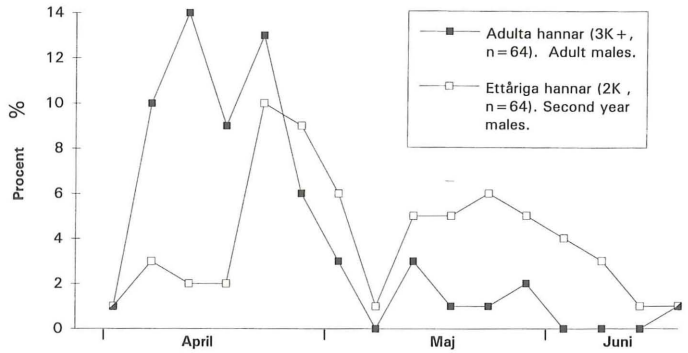
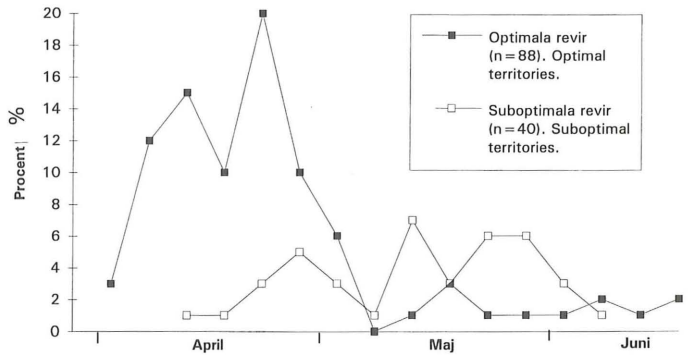


Fig. 4. Revirhävande hannars ankomstdatum till optimala resp. suboptimala revir säsongerna 1983–1994, fördelat på femdagarsperioder.

Arrival date of territorial males to optimal and suboptimal territories per five-day period in 1983–1994.



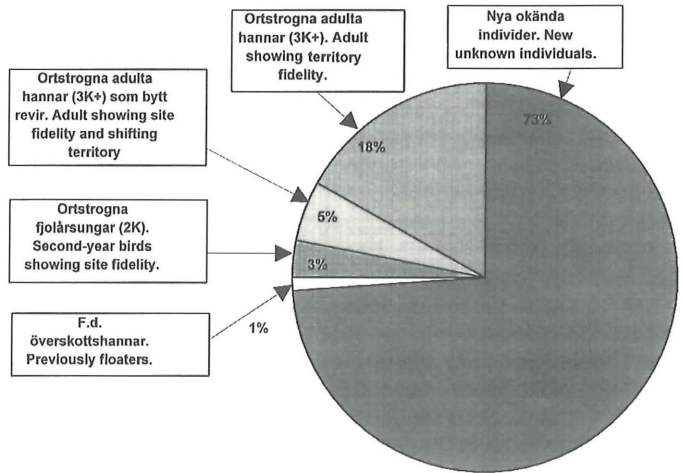


Fig. 5. Fördelningen av olika individkategorier bland revirhävande hannar 1983–1994 (n=95).

Distribution of different categories of individuals among territorial males 1983–1994.

Två hannar uppträdde fyra år på olika platser inom samma område, båda födda i närheten.

Revirutnyttjande

De första dagarna efter ankomsten ägnades mest åt födosök, och någon egentlig sångaktivitet registrerades inte. Drygt en fjärdedel av alla hannar (såväl 2K som 3K+), anlände uppenbarligen tillsammans eller samtidigt med honan, varför parningsbeteenden iaktogs ganska omgående på vissa revir. Aggressiva beteenden observerades sällan mellan hannarna vid denna tidpunkt.

Hannarnas beteenden påverkades uppenbarligen i hög grad av revirets utseende, särskilt på optimala revir med hög besättningsfrekvens. Trots att vissa av dessa varje år intogs av nya individer, uppvisades förvånansvärt likartade revirgränser, sångplatser, födosöksområden och rörelsemönster. Samma iakttagelser gjordes på revir som besattes successivt av olika hannar vid skilda tidpunkter under en och samma säsong. Ungefär 3% av alla reviretableringar i detta material omfattas av denna typ av revirutnyttjande (jfr Hogstad 1988).

Ett sådant revir i Varbergs hamn följdes under sju säsonger. Platsen präglades av två oljecisterner, en stor och hög siloanläggning, men också av några mindre skjul och skrotupplag. Området var rikligt bevuxet med ogräs och erhöll 26 poäng i kvalitetsbedömningen. Det innebar en femteplacering bland de 27 optimala reviren. I Fig. 6 redovisas revirutnyttjandet för olika hannar under perioden 1988–1994.

Flytande bestånd

Utöver de stationära hannarna, påträffades ytterligare ett antal hannar sporadiskt inom provvyrtorna. Förkomsten av dessa fåglar fördelade sig relativt jämnt över säsongen. I Göteborg iaktogs sådana hannar i medeltal 1,4 dagar/lokal och upptäcktes ofta sjungande inne i besatta revir. I de halländska undersökningsområdena uppträdde övertaliga hannar på ett likartat sätt. Sammantaget under perioden 1983–1994 gjordes kortvariga observationer av tillfälligt uppträdande hannar på i genomsnitt var tredje besatt revir (1). Variationer kunde emellertid noteras med en högre andel övertaliga hannar under år med hög populationstäthet. Flertalet utgjordes av ettåringar (2K), men även äldre hannar ingick i denna kategori. Dessutom iaktogs sex färgmärkta hannar som tillfälligt rört sig 700–2500 meter utanför sina revirgränser (jfr Andersson 1987).

För att få en bättre uppfattning om det flytande beståndets storlek, studerades individrelationer ingående vid 49 revirstrider. I 29 fall röorde det sig om konflikter mellan färgmärkta revirinnehavare. Vid 20 tillfällen ingick omärkta hannar, vilka dök upp tillfälligt på reviret (2). Nitton av dessa okända hannar var 2K-fåglar och fynden fördelade sig ganska jämnt över vårsäsongen (april–juni). Observationer gjordes såväl i optimala som suboptimala revir.

Ett annat sätt att uppskatta det flytande beståndets numerär var att registrera hur stor andel av de färgmärkta hannarna som försvann från reviren kort tid efter märkningen. Av totalt 94 färgmärkta hannar

saknades vidare observationer av 15 ex inom märk-området (3). Majoriteten, eller 13 ex, utgjordes av 2K-fåglar. Dessa tre faktorer bedömdes tillsammans med återbesättningsfrekvensen av nya hannar efter förflyttning av revirinnehavarna (13/22 revir återbesattes, se nedan) (4).

Sammantaget innebar det ett genomsnitt på ca 26% (jämfört med totalantalet hannar), som skulle kunna hänföras till det flytande beståndet. För fyra hannar erhöles viss information om deras förehavanden efter märkningen; Hanne nr 24 återsågs sjungande 20 dagar senare efter en förflyttning på ca 575 meter. Under hösten uppehöll sig hanne nr 58 i en

månads tid ca 1150 meter från den plats där den märktes i juni. En annan hanne dök upp på märkplatsen som revirhävare ett år senare, medan den fjärde hannen inmutat ett eget revir året därpå på ca 1850 meter från den plats där den märktes. Detta antyder att individer i det flytande beståndet kan uppehålla sig kringflackande och oupptäckta under lång tid inom ett relativt begränsat område.

Förflyttningsexperiment

Vid 22 förflyttningar som ingick i experimentet, skedde återbesättning av nya hannar i 13 fall (59%).

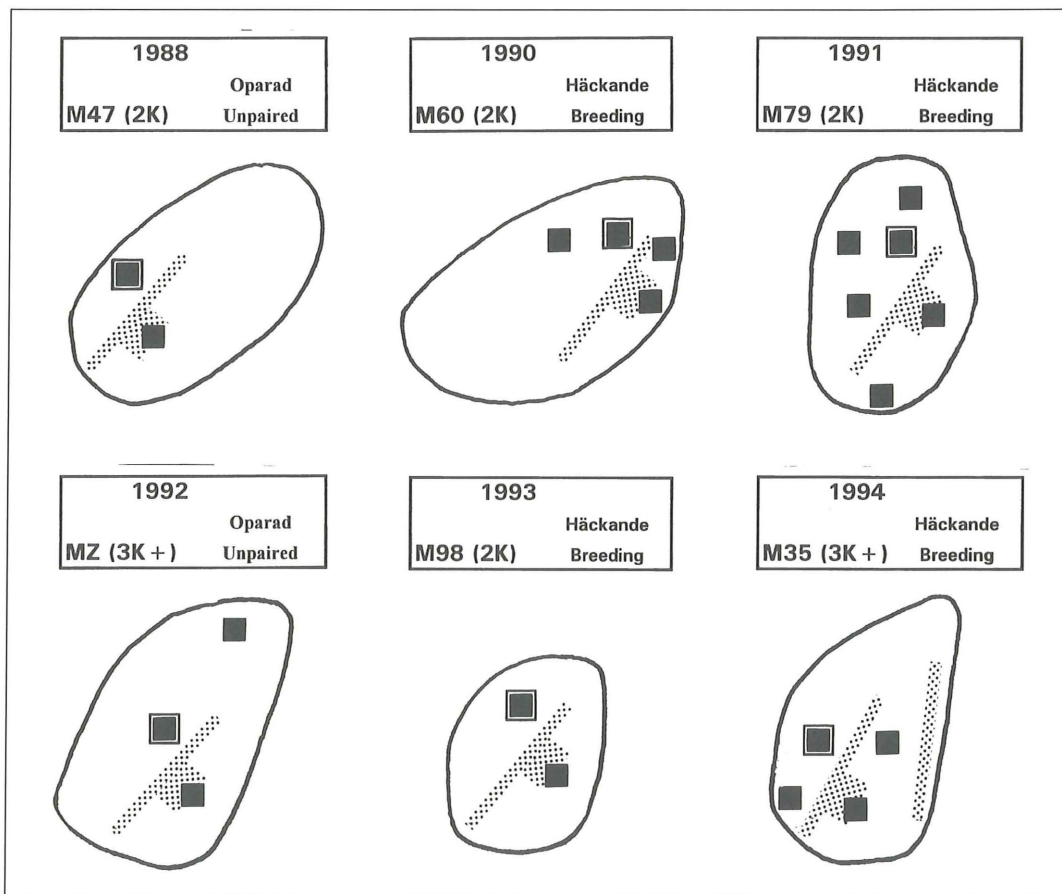


Fig. 6. Uppdelning och utnyttjande av ett optimalt revir i Varberg, besatt av olika hannar 1988–1994 (1989 uteblev besättning). Fyllda kvadrater anger hannarnas favoritsångplatser och rasterade ytor födosöksplatser (dessa utgjordes främst av ogräsytor, belägna utmed industrispår). En silo (dubbel kvadrat) markeras som revirposition.

Division and exploitation of an optimal territory occupied by different males in each year at Varberg in 1988–1994 (in 1989 no occupation). Filled squares refer to favourite singing sites and dotted areas to foraging sites. A silo (double square) indicates territory positions.

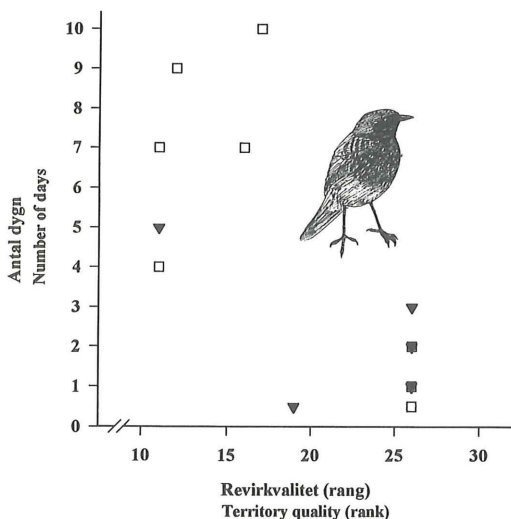


Fig. 7. Sambandet mellan tidpunkt för återbesättning efter förflyttning och revirkvalitet (n=13). Ofyllda kvadrater anger ettåriga hannar (2K) och fyllda trianglar adulta hannar (3K+). Vinjetteckning: Christer Andersson.

Relationship between territory quality and the time of replacement of new males after removal. Unfilled squares refer to second-year males (2y) and filled triangles to adult males (3y or older).

Åtta av dessa fåglar var ettåriga (2K) och fem adulta (3K+). Bland dessa ingick även seriefångsterna på två revir. Återbesättningen ägde ofta rum snabbt, 0,5–10 dygn (medel 4,0 dygn) efter att revirinnehavaren avlägsnats. För adulta hannar tog återbesättningen i genomsnitt 2,3 dygn (0,5–5), medan motsvarande tid för 2K-hannar uppgick till 5,1 dygn (0,5–10). Högrankade revir återbesattes snabbare än revir av lägre kvalitet (Fig. 7, $r_s = -0.67$, $p = 0.01$, $n = 13$, Spearman test).

Samtliga nykomlingar utom en var okända fåglar, som inte hävdade revir inom provytorna eller i omkringliggande områden. Hanne nr 35 däremot var en experimenthanne, som förflyttats tre mil från Falkenberg till Varberg där den släpptes på ett besatt, optimalt revir. Därifrån förflyttade den sig efter strider med revirinnehavaren och dök upp på nytt två dagar senare ca 1100 meter bort, där den besatte ett annat optimalt experimentrevir som tillfälligt stod tomt. Under denna tid gjordes inga observationer av hannen, som torde ha fört en mycket tillbakadragen tillvaro i det intensivt bevakade undersökningsområdet.

Sju av de 17 hannar (41%) som flyttades och släpptes på annan plats, återkom till det revir där de

fångades. Två var adulta (3K+, av 5 förflyttade; 40%) och fem ettåriga (2K, av 12 förflyttade; 42%; Fig. 8). Utsläpp av förflyttade hannar, både i optimala och suboptimala miljöer, resulterade i återkomster. Återvändandet tog i medeltal 9,3 dygn (1–19 dygn) och i sex av fallen var det optimala revir (poäng 17–26) som återbesattes av samma individer. Tre av de sju hannarna hade honor på reviren vid förflyttningstillfället.

Bland de individer som aldrig återvände kontrollerades tre efter släpptillfället. Hanne 38 flyttades den 23 april från Falkenberg till Varberg. Där iaktogs den sjungande på ett revir 4–5 maj, ca 900 meter från platsen där den släpptes. Omvänd för-

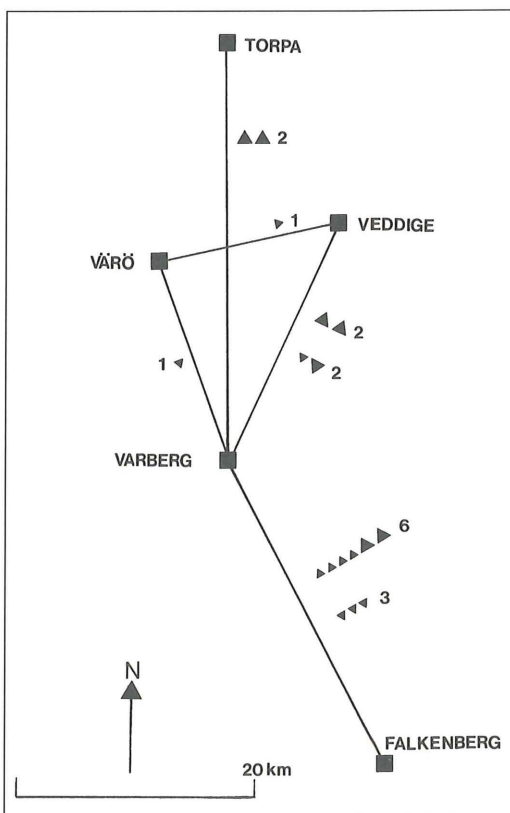


Fig. 8. Förflyttning och återkomst av revirhävdande hannar under experimentet 1991–1994. Siffrorna anger antalet förflyttade individer och pilarna flyttningsriktningen. Kraftigt markerade pilar utgör hannar som återvände till reviret.

Removal and return of territorial males in the experiment 1991–1994. Figures indicate the number of removed individuals and arrows direction of movement. Larger arrows show males who returned to the territory.

Tabell 2. Resultatet av åtta konfrontationer mellan förflyttade och nyetablerade hannar i optimala revir.
The result of eight confrontations between removed and replaced males in optimal territories.

Revirinnehavare <i>Territory owner</i>				Nykomling <i>Replacement male</i>		
Ankomst- datum <i>Arrival date</i>	Ålder	Förflyttnings- datum <i>Removal date</i>	Revir- frånvaro (dygn) <i>Territory vacancy (days)</i>	Ankomst- datum <i>Arrival date</i>	Ålder <i>Age</i>	Segrare <i>Winner</i>
8.4	2K	20.4	8	24.4	3K+	♂ 1
8.4	2K	20.4	8	22.4	2K	♂ 1
21.4	2K	21.4	13	1.5	2K	♂ 1
24.4	2K	25.4	1	26.4	2K	♂ 1
22.4	2K	23.4	5	24.4	3K+	♂ 2
22.4	2K	23.4	10	25.4	3K+	♂ 2
30.4	2K	30.4	5	30.4	3K+	♂ 2
30.4	2K	30.4	12	9.5	2K	♂ 2

flyttning skedde den 24 april med hanne 99 som fångades i Varberg och släpptes ut i Falkenberg. Den avlöstes sjungande på ett revir c a 950 meter längre bort den 2 och 9 maj. Båda dessa hannar stannade kvar på reviren högst sporadiskt. Hanne nr 35 som omnämns ovan, lyckades däremot genomföra en framgångsrik häckning på sitt nyförvärvade territorium.

Åtta revirinnehavare (2K, av totalt 22 hannar), konfronterades med främmande hannar då de släpptes ut ur burarna eller återvände till reviret efter en förflyttning. De övriga hannarna återvände till obesatta revir, varför revirkonfrontationer uteblev. Ingen av de burhållna fåglarna hade då förlorat mer än 7% (medel 1%) av sin vikt. Fyra hannar återtog sitt revir efter hårda strider som varade i flera timmar. En av dem lyckades köra bort en adult, erfaren hane som hunnit para sig med en hona. Det dröjde emellertid 16 dygn innan övertagandet av reviret och honan var ett faktum. Resterande fyra hannar (3 st 3K+, 1 st 2K) som förblev dominanta var nykomlingar på reviren (Tabell 2). Sju av de åtta hannarna förmådde senare genomföra framgångsrika häckningar.

De besegrade hannarnas öde följdes sedan noggrant. Hanne nr 56 försvann från reviret redan dagen efter stridigheterna och sågs vid ett tillfälle efter ytterligare fyra dagar i nya revirstrider ca 700 meter därifrån. Den iaktogs kortvarigt fyra dagar senare i ett tredje revir ett stenkast därifrån, för att sedan försvinna från undersökningsområdet. Två andra hannar etablerade sig vägg i vägg med den

segrande hannens revir och i ett fall hjälpte hannen till med matning av ungarna. För övriga hannar saknades vidare kontakter, varför de sannolikt lämnade området.

Tre av fyra hannar som ingick i aggressionstesterna, attackerades kraftigt av adulta revirhannar. Dessa kom upprepade gånger flygande från revirets periferi (50–100 meter) och slog ned på burtaket eller flög mot buret. De var mycket upphetsade, uppburrade med utbredd stjärt och sjöng sporadiska sångstrofer. Vid det fjärde försöket, som gjordes i en ettårig hannes revir, uteblev dock alla reaktioner. En av de attackerade burhannarna konfronterades med sin före detta grannhane, medan de tre övriga var okända individer för revirinnehavarna.

Sammanfattningsvis resulterade förflyttningsexperimentet i en relativt hög återbesättningsfrekvens av nya, okända individer i optimala revir, särskilt högrankade revir. Adulta hannar besatte reviren snabbare än ettåriga. Även bland hannar som förflyttats och släpptes, skedde återkomsten främst till optimala revir. Revirkonfrontationerna gav inga enhetliga samband, vilket möjligen kan bero på att materialet var begränsat och att endast yngre hannar försökte återta sina revir.

Diskussion

Svarta rödstjärtens utbredning och reproduktion i västsverige är starkt beroende av tillgången på revir av hög kvalitet. Då endast hälften av reviren kan betraktas som optimala, blir konkurrensen hård



En av experimenthannarna släpps efter en tids burvistelse. Foto: Kent Nilsson.

One of the males is released after the experiment. Foto: Kent Nilsson.

mellan skilda hankategorier. Detta avspeglar sig delvis i att revirhävande hannar förblir oparade i större utsträckning än i t.ex. tyska stads- och industrimiljöer. Likaså är närvaron av flytande hannar markant i de västsvenska häckningsmiljöerna, till skillnad från många andra utbredningsområden (jfr Nesehöner 1956, Verbeek 1984, Glutz & Bauer 1988). Tidigare studier visar att även honor uppträder oparade i undersökningsområdet (om än i mindre omfattning än hannarna). Brist på honor torde därför endast i en del fall kunna förklara uteblivna häckningar (Andersson 1987). Hur rekryteringen av nya individer sker i en sådan beståndsstruktur är intressant ur ett populationsekologiskt perspektiv, och kan också ge en uppfattning om svarta rödstjärtens fortsatta expansionsmöjligheter.

Tidpunkten för revirbesättning är av central betydelse för de enskilda individernas framgång. Hos svarta rödstjärten, och många andra arter, anländer

vanligtvis de adulta hannarna tidigast på säsongen och besätter optimala revir (jfr t. ex. Jakobsson 1988). I denna studie tenderar dock ankomstperioden vara mer utdragen mellan de båda ålderskategorierna än i t. ex. Österrike (Landmann & Kollinsky, in print). Besättningsfrekvensen i västsverige är generellt sett lägre, och mer variabel än i sydligare bestånd. Från tyska Mecklenburg anger Nicolai (1988) en genomsnittlig besättningsgrad på 71% under tioårsperioden 1976–1985, vilket kan jämföras med 57% i denna studie. Siffrorna för andelen revir som besätts varje år skiljer sig bara marginellt (17 resp 15%). I en österrikisk population uppgick dock motsvarande värde till 21% (Glutz & Bauer 1988). Ju högre besättningsgraden är på de enskilda tyska reviren, desto större är andelen adulta hannar. På liknande sätt föreligger ett samband mellan besättning av optimala revir och förekomsten av adulta hannar även i det västsvenska materialet.

Ortstroheten hos adulta hannar är relativt låg jämfört med många andra arter (t. ex. Bezzel & Stiel 1977, Mikkonen 1983, Tiainen 1983, Lanyon & Thompson 1986), men ändå sker återkomsten till fjolårsreviret tidigt på våren. De ortstrognas hannarna besätter nästan uteslutande revir av optimal karaktär, där de tidigare förmått reproducera sig framgångsrikt (R. Andersson, opubl.). Dessutom uppträder en mindre andel kända och adulta hannar på nya revir då de återvänder. Denna spridning kan praktiskt taget helt förklaras av att fåglar skiftar ett dåligt revir mot ett bättre. Hos svarta rödstjärten har detta förhållande uppmärksamats även i Österrike (Landmann & Kollinsky, in print). Tillsammans utgjorde dessa ortstrognas hannar 23% av alla revirhävare. Jakobsson (1988) redogör för liknande förhållanden hos lövsångaren *Phylloscopus trochilus*, med stor häckningsframgång vid de revir där fåglarna var ortstrognas. Även Jakobson (1988) och Hogstad (1988) iakttog att vissa lövsångarhannar växlade mellan säsongerna från ett kvalitetsmässigt sämre revir till ett bättre. Möller (1982) gjorde liknande observationer hos skator *Pica pica*, liksom Beletsky & Orians (1987b) bland Red-winged Blackbirds

Agelaius phoeniceus. Att lövsångare bytt ett sämre revir mot ett bättre under samma säsong har dessutom noterats av Lawn (1994). De ortstrognas hannarnas andel av det totala antalet revirhävare, är hos många arter avsevärt högre än hos svart rödstjärt. Denna skillnad skulle kunna vara en effekt av populationernas läge i centrum respektive periferin av utbredningsområdet.

Avvikelser från det normala etableringsmönstret iaktogs i Göteborgs hamn våren 1984. Då besattes flera optimala revir tidigt på säsongen av ettåriga, hontecknade och oerfarna hannar. När fjolårsrevirets adulta och suveräna revirinnehavare senare anlände uppstod revirstrider. Det ledde till att de adulta hannarna förblev avvisade och operade resten av häckningsperioden (R. Andersson, opubl.). Landmann & Kollinsky (in print) iakttog ett motsatt förhållande, då ettåriga, hontecknade hannar som etablerat revir tidigt på säsongen, blev bortkörda av adulta individer som anlände senare. Jakobsson (1988) beskriver fjorton fall för adulta lövsångare, varav 13 vid ankomsten återtog redan besatta revir. Krebs (1982) framhåller i detta sammanhang betydelsen av hur lång tid en nykomling har tillbringat på reviret. Detta



Adult svart rödstjärt i ett av de studerade reviren. Foto: Rudi Jelinek.

Adult Black Redstart in one of the studied territories. Foto: Rudi Jelinek.

väcker också frågan om hur hannarnas egenskaper egentligen påverkar reviretableringen. Enligt Hammerstein (1981), Maynard Smith (1982), Hill (1990) m. fl. förmår t. ex. storvuxna och färggranna individer försvara de bästa resurserna. Jakobsson (1988) fann däremot inget som tydde på att hannarnas yttre attribut styr besättningsframgången hos lövsångare. I en studie bland talgoxar *Parus major*, utförd av Lambrechts & Dhondt (1988), återfanns inget samband mellan hankvalitet (sångstrofernas längd) och revirkvalitet. Inte heller Götmark (1993) kunde experimentellt belägga att hannar av White-crowned Sparrow *Zonotrichia leucophrys* som är kraftigare färgade, har någon fördel vid revirbesättning eller parbildning. I en studie av Song Sparrow *Melospiza melodia* kunde Smith (1988) för övrigt inte påvisa några morfologiska skillnader mellan övertaliga hannar och revirinnehavare av samma ålder. För många arter, däribland svart rödstjärt, tycks istället den viktigaste faktorn vara att komma först till ett lämpligt revir, vilket ger hannen en direkt hemmaplansfavör. På motsvarande sätt förefaller honor av vissa arter, t. ex. svartvit flugsnappare, välja goda revir snarare än bra hannar (jfr Alatalo, Lundberg & Glynn 1986, Landmann & Kollinsky, in print).

Trots att ortstrohet spelar en viss roll och även i någon mån förekommer bland fjolårsungar och f.d. övertaliga hannar, bildar nytillkomna, tidigare okända hannar, stommen i svarta rödstjärtens västsvenska populationsstruktur. Denna kategori, som huvudsakligen består av yngre fåglar, utgör 73% av revirbesättningarna. Det förekommer ibland att hanar som anländer sent, besätter revir som utnyttjats av andra individer tidigare under säsongen. Många förblir dock utan revir och hänvisas till en kringflackande och tillbakadragen tillvaro i det flytande beståndet. Storleken av detta i västsvrige 1983–1994, uppgick till ca 26%. Andelen övertaliga hannar var dock lägre under år med låg populations-täthet. Att flytande bestånds storlek är täthetsberoende, har också påvisats av bl. a. Smith & Arcese (1989). Delius (1965) anger storleken av det flytande beståndet hos sånglärka *Alauda arvensis* till ca 10% av hela populationen. Edwards (1977) nämner 44% för koltrast *Turdus merula*, medan Smith (1978) uppger ca 50% för Rufous-collared Sparrow *Zonotrichia capensis*. Vid en studie av blåhake *Luscinia svecica* i svenska fjällen, bedömdes det flytande beståndet (baserat på hannar) vara ungefär lika stort som antalet häckfåglar (Cederholm m. fl. 1974). Ett annat extremt exempel redovisas av Carrick (1963), som i en population av Australian Magpie *Gymnorhina tibicen* konstaterade att antalet

icke-häckare översteg de häckande fåglarnas totala numerär.

Hannar i det flytande beståndet, men också majoriteten av nytillkomna revirinnehavare hos svart rödstjärt, utgörs oftast av yngre och tidigare okända individer och har sannolikt sitt ursprung i sydligare populationer. Vid gynnsam väderlek, i synnerhet i samband med värmeböljor i maj, kan de snabbt föras längre norrut i flyttningsriktningen än normalt genom s. k. förlängd flyttning. Detta är antagligen en del av förklaringen till de kraftiga svängningar som registreras hos svarta rödstjärten mellan olika år, när det gäller såväl totalnumerär som besättningsfrekvens (jfr Otterlind 1954). Övertaliga hannar för en ständig kamp för att erövra optimala revir, vilket bl. a. framgår av strider med färgringmärkta hannar. Det har spekulerats i huruvida existensen av ett flytande bestånd kan vara en reproduktiv strategi, där individer lär känna ett revir under sitt första levnadsår och där de senare häckar (jfr Smith & Arcese 1989). Den låga besättningsfrekvensen av revirtrogna, f.d. övertaliga hannar i det västsvenska beståndet, talar dock knappast för att ett sådant förhållande råder hos svart rödstjärt.

Förflyttningsexperimenten visade att såväl adulta som ettåriga och oerfarna hannar är kapabla att besätta, försvara och upprätthålla ett ledigt revir så snart de ges tillfälle. Detta överensstämmer väl med resultaten från andra studier. I en översikt av förflyttningsexperiment som genomförts bland ett fyrtiotal arter, var återbesättningsfrekvensen i allmänhet hög och nykomlingarna bestod främst av unga individer (Newton 1992). Sedan revirinnehavarna hos svart rödstjärt avlägsnats, återbesattes dock de tomta reviren snabbare av adulta än ettåriga hannar. Revirkvalitets betydelse understryks av att de bästa reviren återbesattes först, medelgoda revir något senare, medan återbesättning uteblev helt på suboptimala revir (jfr Smith 1978, Eckert & Weatherhead 1987, Newton 1992). I många studier har nykomlingarna bestått av grannhannar som utvidgat sina tidigare territorier (t. ex. Krebs 1971, Beletsky & Orians 1987a). Några sådana tendenser registrerades över huvud taget inte hos svarta rödstjärten i västsvrige. Tvärtom gav färgringmärkningen, som försigick även utanför provytorna, säkra belägg för att fåglarna inte kom från omgivande revir.

I de fall hannar förflyttades och släpptes på annan plats, återvände 41%, vilket kan jämföras med 54% i en studie av halsbandflugsnappare på Gotland (Pärt 1995). Återkomst förekom likartat både bland ettåriga och adulta individer. Däremot skedde återkomsten främst till optimala revir. När det gäller

frånvarons längd kunde inga åldersrelaterade skillnader fastställas (jfr Pärt 1995). Särskilt överraskande var att individer som endast hävdade revir på en lokal i något dygn återvände. Efter så kort tid borde de inte ha lärt känna reviret tillräckligt för att återvända och försvara det (Beletsky & Orians 1989). Att vissa hannar istället stannade kvar i det område där de släpptes, kan tyda på att där fanns kvaliteter (t. ex. tillgång till honor), som var överlägsna fångstrevirets. Det kan också bero på att suboptimala revir, helt enkelt inte har samma dragningskraft som optimala efter en förflyttning. Denna typ av förflyttning, där man manipulerar ett tillskott av individer i ett mättat bestånd är så vitt bekant endast testat i några få tidigare studier, alltså ett spännande och öppet forskningsfält (jfr Webber 1975, Hudson 1990). Att vissa hannar var i par med honor vid förflyttningstillfället, tycks inte ha inverkat nämnvärt på återkomstfrekvensen.

Beletsky & Orians (1987a, 1989) studier av Red-winged Blackbird visar att flertalet förflyttade revir innehavare återtar sitt revir efter utsläpp och konfrontation med nykomlingar. Frånvarons längd påverkar dock dominansförmågan. Hannar som avhållits från reviret under en kortare period, återvände snabbt och drogs in i revirstrider, medan individer som burhållits en längre tid, höll sig avvaktande och dominerades inledningsvis av nykomlingarna. En orsak ansågs vara vikt förluster vid längre burhållning, vilket skulle innebära en minskad dominansförmåga. Det föreligger emellertid en stor variation i resultaten mellan olika arter och försök när det gäller revirdominans (Krebs 1971, Landmann & Kollinsky, in print). Bland de åtta konfrontationer och fyra aggresionstester med svarta rödstjärtar som ingår i detta material, kunde inga enhetliga samband bekräftas. Adulta hannar tenderade emellertid att vara aggressivare och därmed framgångsrikare. Halften av revirinnehavarna återtog sina revir, men lika många nykomlingar behöll sin dominansförmåga.

Mot bakgrund av de erhållna resultaten, torde svarta rödstjärtens möjligheter att expandera vara relativt begränsade. Ortstroheten är förhållandevis låg, men det finns ändå ganska gott om överskottshannar. Detta tyder på en mättad population, som lider mer eller mindre akut brist på lämpliga revir/biotoper. I ett perifert område som det västsvenska, kan man snarare förvänta en fortsatt variation i besättningsfrekvens, bl. a. beroende på miljö- och slumpmässiga faktorer. Uppträdandet hos individer i det flytande beståndet är fortfarande till stora delar höljt i dunkel, något som framtida forskningsinsatser skulle kunna bringa större klarhet i.

Tack

Ett hjärtligt tack riktas till Donald Blomqvist, Frank Götmark och Pär Sandberg för värdefull granskning av manuskriptet. Donald Blomqvist har dessutom hjälpt mig med figurer och statistiska beräkningar. Sören Svensson och Erik Svensson har också givit goda synpunkter på uppsatsen, liksom Kåre Ström och Mats Lundberg. Kenneth Bengtsson har med sin inspirerande entusiasm varit till ovärderlig hjälp i fältarbetet. Frank Götmark och Bengt Silverin, Zoologiska institutionen Göteborgs Universitet, har bistått med råd och praktisk hjälp, bl. a. vid tillståndsansökningar inför förflyttningsexperimentet. Kent Nilsson, Rudi Jelinek och Mats Lundberg har svarat för fotodokumentationen. Getteröns fågelstation och Varbergs Ornitologiska Förening upplät välvilligt utrymme för burarna under experimentet samt gav mig tillgång till föreningens datorer. Wolf Jenning har delat med sig av sin rika erfarenhet av burhållning och praktisk skötsel av fåglar. Berith Cavallin har också låtit mig ta del av sina burförsök av törnsångare. Christer Andersson har tecknat vinjetter till figurerna och Stig Carlsson har varit behjälplig med utskrift av vissa figurer. En mängd företag har utfärdat tillträdestillstånd till sina industriområden. Ett särskilt tack riktas till Sveriges Ornitologiska Förening för mångårigt stöd och ekonomisk ersättning genom Elis Wides fond. Stipendier har också erhållits från Göteborgs Ornitologiska Förenings forskningsfond.

Referenser

- Alatalo, R.V., Lundberg A. & Glynn C. 1986. Female Pied Flycatcher choose territory quality and not male characteristics. *Nature* 323:152–153.
- Andersson, R. 1982. Svarta rödstjärten på västkusten. *Fåglar på Västkusten* 16:46–55.
- Andersson, R. 1985. Svarta rödstjärtens krav på häckningsmiljö. *Vår Fågelvärld* 44:224–226.
- Andersson, R. 1987. Revirtäthet och populationsstruktur hos ett västsvenskt bestånd av svart rödstjärt *Phoenicurus ochruros*. *Vår Fågelvärld* 46:256–269.
- Andersson, R. 1990a. Svarta rödstjärtens *Phoenicurus ochruros* häckningsbiologi i västsverige. *Vår Fågelvärld* 49:201–210.
- Andersson, R. 1990b. Svarta rödstjärten—40 årig Varbergsbo. *Meddelande nr 26 från Getteröns fågelstation* 1989:18–26.
- Arcece, P. 1987. Age, intrusion pressure and defence against floaters by territorial male Song sparrow. *Anim. Behav.* 35:773–784.
- Beletsky, L.D. & Orians, G.H. 1987a. Territoriality among male Red-winged Blackbirds. Removal experiments and site dominance. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 20:339–349.
- Beletsky, L.D. & Orians, G.H. 1987b. Territoriality among male Red-winged Blackbirds. Site fidelity and movement

- patterns. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 20:21–34.
- Beletsky, L.D. & Orians, G.H. 1989. Territoriality among male Red-winged Blackbirds. Testing hypothesis of territorial dominance. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 24:333–339.
- Bezzel, E. & Stiel, K. 1977. Zur Biologie des Braunkelchens in den Bayerischen Alpen. *Anz. orn. Ges. Bayern* 16:1–9.
- Brooke, M. de L. 1979. Differences in the quality of territories held by Wheatears *Oenanthe oenanthe*. *J. Anim. Ecol.* 48:21–32.
- Brown, J.L. 1964. The evolution of diversity in avian territorial systems. *The Wilson Bulletin* 76:160–169.
- Brown, J.L. 1969. Territorial behavior and population regulation in birds. *The Wilson Bulletin* 81:293–329.
- Carrick, R. 1963. Ecological significance of territory in the Australian Magpie *Gymnorhina tibicen*. *Proceedings of Internationell Ornithological Congress* 13:740–753.
- Cederholm, G., Flodin, L.-Å., Fredriksson, S., Gustafsson, L., Jacobsson, S., & Patersson, L. 1974. Ett försök att med nätfångst och ringmärkning bestämma andelen icke häckande fåglar i en småfågelpopulation. *Fauna och Flora* 69:135–145.
- Davies, N.B. 1978. Ecological questions about territorial behaviour. In *Behaviour ecology. An evolutionary approach* (ed. J.R. Krebs and N.B. Davies, pp 317–350, Oxford).
- Delius, J.D. 1965. A population study of Skylarks. *Ibis* 107:466–492.
- Eckert, C.G. & Weatherhead, P.J. 1987. Owners, floaters and competitive asymmetries among territorial Red-winged Blackbirds. *Anim. Behav.* 35:1317–1323.
- Edwards, P. 1977. "Reinvasion" by some farmland bird species following capture and removal. *Pol. Ecol. Stud.* 3/ 4:53–70.
- Fretwell, S.D. 1972. *Populations in a seasonal environment*. Princeton Univ. Press, Princeton.
- Glutz von Blotzheim, U.N. & Bauer K.M. 1988. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Band 11, Wiesbaden.
- Götmark, F. 1993. An experimental study of the importance of plumage coloration in breeding males of the White-crowned Sparrow. *Ornis Scand.* 24:149–154.
- Hammerstein, P. 1981. The role of asymmetries in animal contests. *Anim. Behav.* 29:193–295.
- Hill, G.E. 1990. Female House Finches prefer colourful males; sexual selection for a condition-dependent trait. *Anim. Behav.* 40:563–572.
- Hinde, R.A. 1956. The biological significance of the territories of birds. *Ibis* 98:340–369.
- Hogstad, O. 1988. The presence of non-territorial males in Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* populations—a removal study. *Ibis* 131:263–267.
- Hudson, P.J. 1990. Territorial status and survival in a low density grouse population: preliminary observations and experiments. In *Red Grouse Population Processes* (ed. A.N. Lance and J.H. Lawton), pp 20–28. British Ecological Society and Royal Society for the Protection of Birds.
- Jakobsson, S. 1988. Territorial fidelity of Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* males and success in competition over territories. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 22:79–84.
- Krebs, J.R. 1971. Territory and breeding density in the Great Tit *Parus major*. *Ecology* 52:2–22.
- Krebs, J.R. 1982. Territorial defence in the Great Tit *Parus major*; Do residents always win? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 11:185–194.
- Lambrechts, M. & Dhondt, A. 1988. Male quality and territory quality in the Great Tit (*Parus major*). *Anim. Behav.* 36:596–601.
- Landmann, A. & Kollinsky, C. in print. Age and plumage related territory differences in male Black Redstarts: the (non) adaptive significance of delayed plumage maturation. *Ethology, Ecology & Evolution*.
- Lanyon, S.M. & Thompson, C.F. 1986. Site fidelity and habitat quality as determinants of the settlement pattern in male Painted Buntings. *Condor* 88:206–210.
- Lawn, M.R. 1994. Late territorial behaviour of Willow Warblers *Phylloscopus trochilus*. *Journal of Avian Biology* 25:303–307.
- Maynard Smith, J. 1982. *Evolution and the theory of games*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Menzel, H. 1983. *Der Hausrotschwanz*. Die Neue Brehm-Bucherei 475.
- Mikkonen, A.V. 1983. Breeding site tenacity of the Chaffinch *Fringilla coelebs* and the Brambling *Fringilla montifringilla* in northern Finland. *Ornis Scand.* 14:36–47.
- Møller, A.P. 1982. Characteristics of Magpie *Pica pica* territories of varying duration. *Ornis Scand.* 13:94–100.
- Nesenöhner, H. 1956. Beobachtungen, besonders brutbiologischer Art, am Hausrotschwanz (*Phoenicurus ochruros*). *Ber. Naturw. ver. Bielefeld* 14:128–167.
- Newton, I. 1992. Experiments on the limitation of bird numbers by territorial behaviour. *Biol. Rev.* 67:129–173.
- Nicolai, B. 1988. Revierbesetzungsfolge beim Hausrotschwanz *Phoenicurus ochruros*. *Acta ornithoecol. Jena* 4:367–377.
- Otterlind, G. 1954. Flyttning och utbredning. Ett bidrag till kännedomen om den skandinaviska fågelfaunans utbredningsdynamik. *Vår Fågelvärld* 13:1–31, 83–113, 147–167, 245–261.
- Pärt, T. 1995. The importance of local familiarity and search costs for age- and sex-biased philopatry in the collared flycatcher. *Anim. Behav.* 49:1029–1038.
- Smith, S.M. 1978. The "underworld" in a territorial Sparrow; adaptive strategy for floaters. *Am. Nat.* 112:571–582.
- Smith, J.N.M. 1988. Determinants of lifetime reproductive success in the Song Sparrow. In T.H. Clutton-Brock, ed. *Reproductive success; studies of individuals variation in contrasting breeding systems*. University of Chicago Press, Chicago.
- Smith, J.N.M. & Arcese, P. 1989. How fit are floaters? Consequences of alternative territorial behaviours in a nonmigratory Sparrow. *Am. Nat.* Vol. 133.
- Svårdson, G. 1949. Competition and habitat selection in birds. *Oikos* 1:157–174.
- Tiainen, J. 1983. Dynamics of a local population of the Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* in southern Finland. *Ornis Scand.* 14:1–15.
- Verbeek, A.M. 1984. Altitudinal distribution of first-year male Black Redstarts (*phoenicurus ochruros*) in the western Pyrenees. *J. Orn.* 125:333–334.
- Verner, J. 1977. On the adaptive significance of territoriality. *Am. Nat.* 111:769–775.
- Webber, M.I. 1975. Some aspects of the non-breeding population dynamics of the Great Tit (*Parus major*). Unpublished D. Phil. thesis, Oxford.
- Wynne-Edwards, V.C. 1962. *Animal dispersion in relation to social behaviour*. Edinburgh.

Summary

Pattern of territory establishment in males, territory quality and floaters in a marginal population of Black Redstart Phoenicurus ochruros.

The Black Redstart in southwestern Sweden has been well investigated during the last fifteen years with respect to territory density, population structure and breeding biology (Andersson 1982, 1987, 1990a). The breeding biology differs in several ways from that of southern European populations. Fledging success is lower, the proportion of second broods fewer, the breeding season is later and the range of nesting habitats more limited. This paper extends my previous studies on territoriality, among other things, with a removal experiments.

Material and methods

The material consists of 141 establishments of territorial males during 1983–1994 in 55 different territories, located in harbour and industrial environments in the cities of Göteborg, Varberg and Falkenberg. The territories were visited every two days between 1 April and 30 June. The census efficiency was high because I used playback with a tape recorder. Males that stayed at a site for more than a week were classified as territorial. A good half of all territorial males commenced breeding, while the others remained unpaired. The territory size was about 2.2 ha (0.6–4.8) for paired and 2.0 ha (0.6–4.0) for unpaired males. The total number of colour-ringed birds in this study is 127 adult males (67 2y, 60 3y+) and 227 yearlings.

Removal experiments were carried out in 1991–1994. The aim was to determine the number of floaters and the ability of males of different categories to defend the territory. On average 2.4 days (0.5–13) after arrival, 22 males (5 3y+, 17 2y) were removed from their singing sites. The birds were removed from nine optimal and five suboptimal territories. Fifteen of the males (3 3y+, 12 2y) were kept in ordinary cages appropriate for insectivorous birds (80x40x40 cm) on average 3.8 days (0.5–12). Later, five of them were released on their original territories (2y), while 10 (3 3y+, 7 2y) were removed 16–35 kilometers in various directions. Seven males (2 3y+, 5 2y) were removed without having been caged. The males underwent no significant weight decrease, on average –0,8% (–6.7%+3.8%). Four males (3 2y, 1 3y+) were placed in cages for one hour on established territories, for testing the aggression of

territorial males. The size of the floating population was estimated at 26% on basis of: (1) proportion of occupied territories where surplus males were observed temporarily, (2) proportion of unmarked males who were involved in territory conflicts, (3) proportion of colour-ringed males, who disappeared from the ringing site within one week, and (4) proportion of territories that was reoccupied by new males after removal of the territory owner.

The territory quality was classified by (1) percentage of years with occupation, (2) percentage of years with breeding, and (3) percentage of fledged young in relation to the mean number of successful broods (3 young). I used the average of these three estimates to create a score between 1 and 30. I defined territories with a score of 7 or less to be suboptimal and the rest to be optimal. Further, I defined optimal/suboptimal as high respectively low quality, even if this terms can have another significance in the ecological literature.

The characteristics of each territory was described using the proportion of area with weeds, a raggedness score (ragged facades, goodsyards etc. for nest sites), and a score for amount of high buildings (song posts). Raggedness was scored 1–3, less than one third, one third to two thirds, and more than two thirds of the territory with ragged structures. The amount of high buildings was also scored 1–3, low, average, and rich occurrence.

Results

Territory quality

Half of the territories were optimal ones. There was a significant relationship between weed areas and territory quality (Fig. 1, $r_s=0.80$, $p=0.0001$, $n=50$, Spearman rank correlation test).

A significantly higher proportion of the optimal territories showed a high environment raggedness, compared with suboptimal ones (Table 1, $\chi^2=8.21$, $df=1$, $p<0.01$ (category 1 and 2 pooled)). Optimal territories were also characterised by a higher occurrence of big and high building constructions (Table 1, $\chi^2=5.30$, $df=1$, $p<0.05$).

Frequency of occupation

On average 57% of all territories were occupied each year (Fig. 2). Only eight of all 55 territories (15%) held singing males all years. These were optimal territories, which were conspicuous especially during the bad years 1985–1986, when establishment was observed almost only on good territories. Male

arrival date and establishment of optimal and suboptimal territories is shown in Fig. 3 and 4. The average arrival date was 25 April in optimal and on 15 May in suboptimal territories.

Site fidelity

On average, 18% of all established territories held males who returned to a previous territory, 94% returning to optimal ones. These males (usually adults), had often been successful during a previous year. Further details about the origin of territorial males appear in Fig. 5. In territories with new males of unknown status, 32% were adults. The longest period for one male to occupy the same area was four years (two males).

Floating population

Twenty six percent of the whole male population were floaters. Floaters were singing on average for 1.4 days, often in previously occupied territories. Observations of such individuals were made in one third of the territories. Usually they were second-year birds, who were observed during the whole spring season, but even adults were represented. In 49 studied territory conflicts, 20 males were unmarked and considered to be floaters. 15 colour-marked individuals of a total of 94, quickly disappeared from the study area, and were included in the floating population. 13 of a total of 22 territories were reoccupied by new males after removal experiments.

Removal experiments

New males were established in 13 of 22 territories from which the original owner had been removed (59%, 8 2y, 5 3y+), all of them characterised as optimal ones. The time needed for replacement was on average 4.0 days (0.5–10), and adults established themselves faster than second-year birds (Fig 7). Almost all of them were previously unknown individuals. Optimal territories were reoccupied significantly earlier than territories of lower quality (Fig. 7, $r_s=0.67$, $p=0.01$, $n=13$, Spearman test). Seven of 17 males (41%, 2 3y+, 5 2y), that were removed and released at another place, returned to the territory where they were captured (Fig. 8). The time of returning was on average 9.3 days (1–19), and it was usually optimal territories which were reoccupied by the same birds.

Eight territorial males (2y) of all 22 were con-

fronted with replacement males when they were either released from cages or returned at new site after removal. Half of the males took back their territories, while the other four winners, which were new males, remained dominant. Three of four males, which were kept in cages on different territories, were attacked by adult territory owners. In the fourth territory, held by a second-year owner, there was no attack.

Discussion

The distribution and reproduction of the Black Redstart in southwestern Sweden depend on the presence of suitable habitats. In Sweden, the presence of unpaired territorial males and floaters is also much higher than in many other breeding areas (Nesenhöner 1956, Verbeek 1984, Glutz & Bauer 1988). Previous observations showed that even unpaired females occurred in the study area (in lower number than males). Absence of females can only on some occasions explain failed breeding (Andersson 1987).

The time for territory establishment is very important for reproductive success. The frequency of occupation is on average lower and more variable than in southern populations (Nicolai 1988, Glutz & Bauer 1988). Site fidelity is low compared to many other species, and is the same for both adults and second-year birds (e.g. Bezzel & Stiel 1977, Mikkonen 1983, Tiainen 1983, Lanyon & Thompson 1986). Males mainly occupy their previous optimal territories, while some of those that return, change from a bad territory to a better one (Jakobsson 1988, Hogstad 1988, Møller 1982, Beletsky & Orians 1987b).

Departures from the normal pattern of establishment have sometimes been observed in the study area (for example when second-year birds arrived earlier than adult males), the adults were chased away from the territory, even though they had bred successfully in a previous season (R. Andersson, unpubl.). In other studies, for instance Jakobsson (1988) and Landmann & Kollinsky (in print), an opposite pattern has been found. Occupation time for the replacement could be important (Krebs 1982). One question is how characteristics of the males influence territory establishment. The answer varies in different studies, depending on species (Smith 1988, Hill 1990, Götmark 1993). For the Black Redstart, I think the most important factor is to arrive first to a suitable territory. In some species females seem to choose optimal territories rather than good quality of males (Alatalo et al. 1986).

Although site fidelity is of some significance, new, previously unknown males, constitute the core of the Black Redstart population in southwestern Sweden. These mainly second-year birds constitute 73% of all territorial birds. The floating population of 26% can be compared with 10% in the Skylark (Delius 1965), 44% in the Blackbird (Edwards 1977), and 50% in the Rufous-collared Sparrow (Smith 1978). It is possible that both floaters and the majority of new territorial males have their origin in southern populations (prolonged migration; Otterlind 1954). This is probably the explanation to the great fluctuations in the Swedish Black Redstart population.

The removal experiments show that both adult and second-year males (in different individual categories) are capable to occupy, defend and retain optimal territories as soon as it is possible. Optimal territories were reoccupied earlier than territories of a lower quality, and adults established faster than second-year birds. In many other studies, replacements were made by neighbours (Krebs 1971, Belet-

sky & Orians 1987a), but not among Black Redstarts. When males were removed and released at a new site, they returned surprisingly often, even if they had been singing on the original territory for only one day. Removed males returned usually to optimal territories. The confrontation experiments did not give clear results, and other studies also led to a wide range of conclusions, depending on, for instance, how long the males had been kept in the cages. The loss of weight is also an important factor which affects the dominance on a territory (Krebs 1971, Beletsky & Orians 1987a, 1989). However, half of the owners recaptured their territories, while the other dominants were replacement males.

The Black Redstart's possibility to expand is limited especially due to an acute shortage of suitable habitats. In the marginal Swedish range one must continue to expect considerable variation in numbers, depending both on environmental conditions and chance. The significance and nature of the floating part of the population is still partly unclear, and need further research.

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

Short communications *Korta rapporter*

Nattskärrans *Caprimulgus europaeus* antalsförändring under tjuogoett år i Ale och Vättle fjäll nordöst om Göteborg

ÅKE ARONSSON

Beståndet av nattskärria i Sverige anses ha minskat. Detta framgår bl.a. i några av de senaste landskapsböckerna över fåglarnas förekomst. Ett par exempel får räcka. Nilsson & Lundgren (1993) omnämner för Blekinge "kraftig minskning" sedan femtiotalet och Berglund m.fl. (1993) säger att Dalarna "förlorat större delen av sin population" sedan sextiotalet samt att minskningen fortfarande tycks pågå. För Sörmlands del rapporterar Betzholtz & Swenzén (1992) att arten synes ha behållit sin numerär de senaste två decennierna, men ger inga uppgifter om förändringar i ett längre perspektiv. Det är dock svårt att få en klar bild av utvecklingen. Curry-Lindahl (1961) nämner exempelvis i *Våra Fåglar i Norden* inte ett ord om några populationsförändringar. När det gäller de senaste decenniernas utveckling sammanfattar Risberg (1990) läget på följande sätt: "Det är en utbredd uppfattning att nattskärria har minskat under de senaste årtiondena, men belägg saknas."

Uppgifter från Ottenby fågelstation (Pettersson 1994) visar dock på en klar nedgång i antalet fångade nattskärria. Medeltalet fångade fåglar per år har gått ner enligt följande: 7,4 (1950–59), 3,5 (1960–69), 2,9 (1970–79) och 1,6 (1980–93). Under senare år har fångstsiffran varit noll flera säsonger (1984, 86, 87, 88 och 93). På femtiotalet fångades upp till 15 (1950) och 12 (1955) individer.

Sedan 1975 har jag inventerat nattskärria längs en standardrutt belägen i skogarna öster om Surte. Rutten går längs sydvästra kanten av Sörmosen,

passerar Svartvattnet, går runt Gäddevattnet, följer Surtesjöns nordöstra sida, passerar Snäckesjön och slutar vid Skårdal (Fig. 1). Jag har räknat de spelande nattskärriorna under fem minuter från var och en av tjugo punkter längs rutten. Jag har inventerat rutten under nitton av de tjuogo åren från 1975 till och med 1995. Inventeringen har börjat i skymningen och slutat i gryningen. Datum för varje inventering framgår av Tabell 1, där hela inventeringsresultatet redovisas i detalj.

Anledningen till att jag publicerar dessa resultat är den beklagliga frånvaron i litteraturen av objektiva

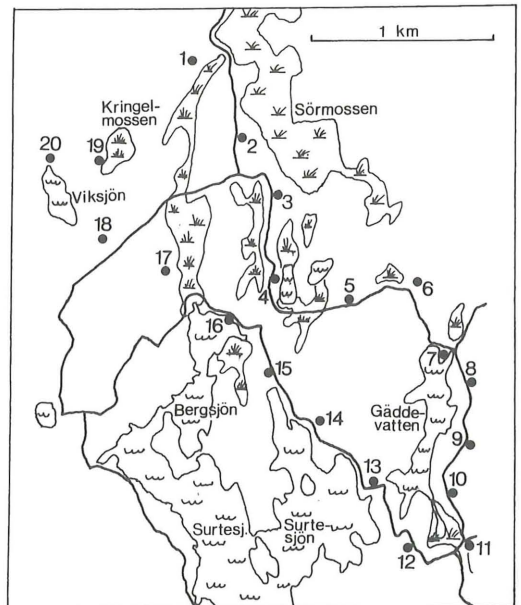


Fig. 1. Karta som visar ruttens förlopp med de 20 inventeringspunkterna markerade. De heldragna svarta linjerna är vägar, små tuvor markerar mossmark och vågor sjöar.

Map showing the route with the 20 census stops. Black lines are roads, small tufts indicate bogs, and wavy lakes.

Tabell 1. Inventeringsresultat för nattskärna längs en standardrutt enligt punkttaxeringsmetoden (20 stopp och 5 minuters räknande vid varje stopp) åren 1975–1995.

Census results for Nightjar *Caprimulgus europaeus* along a standard route using a point count method (20 stops with 5 minutes count at each stop) during the years 1975–1995.

Datum Date	Punkt nummer Point number																				Antal punkter indiv. Number of points inds.	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20		
1975 06 20	.	1	1	1	1	1	1	.	1	1	1	.	9	9
76 06 24	.	.	1	1	.	.	1	1	1	1	1	.	2	1	1	1	2	2	1	.	14	17
77 06 24	.	.	.	1	.	1	1	1	.	1	1	6	6
78 06 20	.	1	.	1	1	1	1	.	1	1	1	1	1	1	.	10	10	
79 06 22	.	.	.	1	1	1	1	1	.	1	1	1	1	1	1	9	9	
80 06 21	1	1	.	1	1	.	.	.	1	1	1	1	2	1	.	10	11	
81 06 19	2	1	1	1	1	1	1	1	7	8	
82 06 19	1	.	.	.	1	2	.	1	1	.	.	1	.	.	1	.	2	.	.	8	10	
83 06 23	1	1	.	.	.	1	1	.	4	4	
84 06 15	.	1	1	1	.	1	2	1	.	.	6	7	
85 06 21	.	.	.	1	.	1	1	.	1	.	1	1	2	.	1	1	1	1	1	10	11	
86 06 14	.	.	.	1	.	1	1	1	1	1	1	.	1	1	1	1	1	.	.	11	11	
87 06 20	1	1	1	1	1	1	.	5	5	
88 – –																				–	–	
89 06 14	1	.	.	1	.	.	1	1	.	1	1	1	1	1	9	9	
90 06 17	1	1	1	.	.	1	.	1	1	1	1	1	2	1	.	11	12	
91 – –																				–	–	
92 06 19	1	1	1	1	2	1	.	1	7	8	
93 06 19	1	2	1	1	1	1	1	.	.	.	7	8	
94 06 19	.	.	1	1	1	1	.	.	1	.	.	.	1	.	1	1	1	.	1	10	10	
95 06 21	1	.	1	1	3	3	
S:a Total	3	5	4	7	9	8	9	6	11	5	4	5	9	8	12	14	16	11	7	3		
S:a Total	4	5	4	7	9	9	10	6	11	5	4	6	10	8	13	15	18	14	7	3		

uppgifter om nattskärrans förekomst under en längre följd av år. Kanske är min serie den enda av någorlunda längd som finns i Sverige. Men skulle det finnas andra, ännu opublicerade långtidsinventeringar, vore det ytterst värdefullt att få även dem publicerade så att en mera fullständig bild av nattskärrans populationsutveckling kan erhållas.

Av tabellen och Fig. 2 framgår att antalet nattskärvar varierat starkt mellan åren. Det sämsta resultatet under hela serien registrerades 1995 med bara tre individer. Tre tidigare år (1977, 1983 och 1987) har det dock varit nästan lika dåligt. Delar man upp serien i tre portioner och beräknar medeltalet fåglar för att därmed eliminera mellanårsvariationerna får man följande värden. För antal individer erhålls 10,0 (1975–81), 8,0 (1982–87) och 8,3 (1989–95, 6 år). För antal punkter med observation fås för samma perioder 9,3, 7,3 resp. 7,8. Det rör sig således om små skillnader. Det jämförelsevis höga värdet för

den första perioden beror nästan helt på det avvikande goda året 1976. Den antydning till nedgång som finns är inte statistiskt signifikant. Det har således inte skett någon säkerställd förändring i antalet fåglar sett över hela perioden.

Fig. 3 visar det totala antalet nattskärvar som registrerats vid varje punkt under alla nitton år. Vid ruttens början och slut, punkterna 1, 2, 3, 19 och 20, är det troligt att det inte varit nog mörkt för att skärvarna skulle ha låtit höra sig för fullt. Möjligen är deras aktivitet också något lägre under den allra mörkaste delen av natten, vilket skulle ha kunnat påverka punkterna 10, 11 och 12. Dock är det svårt att säkert avgöra om det är tidpunkten eller skillnader i de olika punkternas lämplighet för nattskärva som orsakat skillnaderna. Om alla punkter vore ungefär lika attraktiva kan diagrammet tolkas så att nattskärvarna är mest aktiva mot slutet av natten (punkterna 15–18).

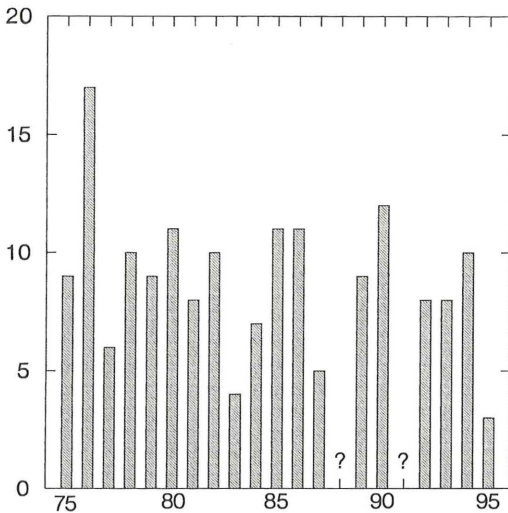


Fig. 2. Antal nattskrärror åren 1975–1995. Data saknas för åren 1988 och 1991.

Number of Nightjars in 1975–1995. No data for the years 1988 and 1991.

Under årens lopp har det skett en del biotopförändringar. Terrängen var vid de första inventeringarna tämligen enhetlig. Senare har det byggts en 400 kV ledning genom området och den breda kraftledningsgatan är fylld av snårig ungskog som inte tillåts växa sig hög. Skogsbränder har skövlat ett område längst i söder, inom det inventerade området och strax norr om detta. De brända områdena är nu mycket gröna av tät ung skog. År 1988–89 kalhöggs området inom det inventerade området. Hyggerna är fyllda av grönska av gräs, örter och ungskog.

Med tanke på nattskärrans välkända krav på öppen skog, gärna tallhedar och mossar, borde den allt frodigare skogen missgynna nattskärran. Detta tycks emellertid inte ha orsakat någon markant långsiktig nedgång i mitt inventeringsområde. Det mycket låga resultatet 1995 kan ha orsakats av att det regnade under senare hälften av inventeringen. Jag gjorde därför en ny nattvandring den 28–29 juni, dock inte hela den ordinarie rutten. Jag såg en och hörde fyra nattskrärror. Jag fick intryck av att förekomsten var normal även detta år. På just dessa platser fanns dock torr gammal skog och ett avbränt område med mycket berg i dagen, nattskärrans favoritbiotop.

Även om jag inte kunnat påvisa någon säker minskning av nattskärrebeståndet, bara en antydning till negativ trend och ett dåligt år 1995, finns det anledning att fundera över om den utveckling mot allt frodigare och tätare skog, som jag registrerat i

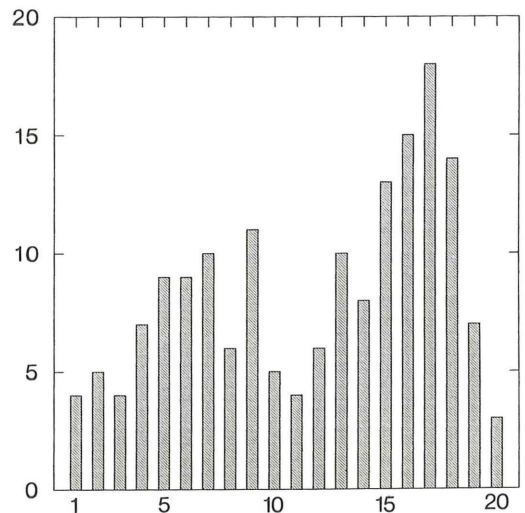


Fig. 3. Totala antalet nattskrärror som registrerats vid varje punkt under alla 19 inventeringsår.

Total number of Nightjars recorded at each point during all 19 census years.

mitt område, på sikt kommer att missgynna nattskärran. Trots att äldre information saknas eller är osäker, finns det all anledning att ta litteraturuppgifterna om minskning eller till och med kraftig minskning på allvar. Förr i tiden var skogarna generellt glesare, både på grund av sättet att selektivt avverka och på grund av det omfattande skogsbetet. Det finns också uppgifter i litteraturen om att nattskärran gärna skulle hålla till i anslutning till kreatur (Glutz von Blotzheim & Bauer 1980). Och på tyska heter nattskärran Ziegenmelker, från vanföreställningen om att nattskärran mjölkade kor under nätterna. Detta kan bero på att nattskärrorna inte bara gynnas genom att korna håller grönskan kort utan också för att kogödseln är nyttig för djur som nattskärrorna fångar.

Det har diskuterats om nattskärrans förmodade nedgång skulle bero på faktorer i häckningsområdet eller det afrikanska övervintringsområdet. Kanske är huvudorsaken den kraftiga förtätning av våra skogar som skett under detta sekel och som framgår tydligt av Riksskogstaxeringens siffror (Svensson m. fl. 1989).

Referenser

- Berglund, L., Kolmodin, U., Sjöblom, B. & Wallström, L. 1993. Dalarnas fåglar. *Dalarnas Ornitologiska Förening*, Avesta.

- Betzholtz, P.-E. & Swenzén, A. 1992. *Sörmlands fåglar*. Föreningen Sörmlands Ornitologer, Katrineholm.
- Curry-Lindahl, K. 1961. *Våra Fåglar i Norden*. Natur och Kultur, Stockholm.
- Glutz von Blotzheim, U. N. & Bauer, K. M. 1980. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Band 9. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.
- Nilsson, T. & Lundgren, U. 1993. *Blekinges fåglar*. Blekinges Ornitologiska Förening.
- Pettersson, J. 1994. *Fågelräkning vid Ottenby 1993*. Ottenby fågelstation, Sveriges Ornitologiska Förening och Naturvårdsverket.
- Risberg, L. 1990. *Sveriges fåglar*. Sveriges Ornitologiska Förening, Stockholm.
- Svensson, S. A., Toet, H. & Kempe, G. 1989. Riksskogstaxeringen 1978–82. *Institutionen för skogstaxering, Rapport 47*. Sveriges Lantbruksuniversitet, Umeå.

Summary

The change in numbers of Nightjars Caprimulgus europaeus during twentyone years at Ale and Vättle fjäll near Gothenburg

It has been assumed for a long time that the Swedish population of the Nightjar is declining. Several recent books on the bird fauna of different provinces (Berglund et al. 1993, Betzholtz & Swenzén 1992, Nilsson & Lundgren 1993) contain clear statements about declines. However, Risberg (1990), summarising the total Swedish situation, stress that objective data confirming this do not exist, and in the summary of older literature by Curry-Lindahl (1961) there is no mention of any decline.

This report contains the data collected during 21

years (1975–1995) along a standard route in the forests east of Surte near Gothenburg in southwestern Sweden (Fig. 1). I have censused the route once every year (except in 1988 and 1991), using a point count method (20 stops, 5 minutes count at each stop). The census has started at dusk and ended at dawn. The dates and all details about numbers recorded are given in Table 1 and Fig. 2.

There is a weak indication of decline, but it is not statistically significant. The very low number of 1995 (3 birds) may have been caused by rain during the census. A brief visit to the area (no complete census) another night indicated that the numbers in 1995 may have been fairly normal.

There has been some habitat changes over the years. A power line has been built through the area, several clear-cuts have been made and a fire has affected a part of the route. All these areas have successively been covered with new, young and dense forest. It is also my impression that the forest in general has become denser. Since the Nightjar prefers open forest and bogs, the changes ought to be negative for the species. Historically, the forests of the area are probably denser to day than they formely were, primarily because there is no cattle grazing in the forests any more and because modern forestry management produces denser stands. The same development of increasing density of forests has occurred all over Sweden (Svensson et al. 1989). It is suggested that this may be the main factor behind the assumed decline of the Nightjar.

Åke Aronsson, Sörgårdsvägen 4, 445 37 Bohus.

Nya böcker *New books*

Redaktör *Editor*: A. Hedenström

John H. Campbell & J. William Schopf (red.), 1994: **Creative Evolution?!**. Jones and Bartlett, Boston and London. ISBN: 0-86720-961-5.

Denna layoutmässigt mycket tilltalande volym om 112 sidor i stort format är resultatet av en konferens som hölls i Los Angeles 1993 och anordnades av Centrum för studiet av evolutionen och livets uppkomst vid University of California. Sex erkänt framstående forskare var inbjudna att ge sin syn på frågan om evolutionen, litet drastiskt uttryckt, är en tvåopera med ständigt skiftande aktörer som har ständigt skiftande roller utan att detta egentligen leder någonstans, därför att det inte finns någonstans det kan leda, eller om den är ett drama med en bärande story i vilken huvudpersonerna utvecklas från akt till akt.

Två av bidragen, 'Darwins revolution' av Francisco J. Ayala och 'Motståndet mot darwinismen och de missuppfattningar på vilka det baserades' av Ernst Mayr, är delvis vetenskapshistoriska. Mellan dem har redaktörerna placerat 'Framåtskridande och riktning hos evolutionen' av Elliott R. Sober. Bidrag nr fyra, av W. Ford Doolittle, har titeln 'Evolutionär kreativitet och komplexa anpassningar: En molekylärbiologs perspektiv'. I nästa bidrag spekulerar Jared M. Diamond över hur den mänskliga kreativiteten kan ha uppstått, medan slutligen konferensens huvudorganisatör, John H. Campbell, i sin titel lakoniskt fastslår: 'Organismerna skapar evolutionen'.

Boken handlar som synes konkret inte speciellt mycket om fåglar. Men fåglarna är ju ett resultat av evolutionen, och inte minst tacksamma objekt vid studiet av evolutionen, och en bok som denna med brett upplagda diskussioner om, bland annat, det (eventuellt) kreativa momentet i evolutionen bör därför ha sitt intresse också för Ornis Svecicas läsare.

Det kan vara på sin plats att börja med en granskning av nestorn Ernst Mayrs bidrag. Inledningen

finns inget att invända mot. I den konstateras det välkända – och i grunden högst paradoxala – förhållandet att Darwins åsikt att en evolution ägt och äger rum, liksom också hans uppfattning om arternas gemensamma ursprung, snabbt slog igenom, medan däremot hans teori om den mekanism som leder till evolutionen, det naturliga urvalet, inte accepterades alls. Det skulle faktiskt dröja till 1930-1940-talen innan biologerna började godta det naturliga urvalet som förklaringsgrund.

När Mayr sedan övergår till att försöka sätta in Darwin i ett längre vetenskapshistoriskt tidsperspektiv finns det däremot en hel del att invända. Mayr nämner visserligen i en bisats att Lamarck var den *förste* (min kursivering) som konsekvent hävdade dels att en evolution ägt rum och dels att denna skedde gradvis, men när han kommer till Darwin känner man sig som läsare ändå missledd. Där framställs flera väsentliga evolutionära förhållanden som om de först framfördes och motiverades av Darwin och inte av den i paleontologi och geologi väl bevandrade Lamarck. Exempelvis var arters föränderlighet uppenbar redan för Lamarck. Det samma gäller för alla existerande arters gemensamma ursprung (inklusive människan). Lamarck ansåg också att nya arter ständigt uppstår. Så när Mayr på s. 41 kommer fram till de tre av Darwins uppfattningar som tämligen omedelbart accepterades av samtiden (non-constancy of species, common descent, multiplication of species), så var dessa inte bara Darwins, de var också Lamarcks. Även i fråga om evolutionens långsamma, gradvisa förlopp (som inte accepterades av Darwins samtida) hade Lamarck och Darwin samma åsikt.

En helt annan sak är att Lamarck, som bekant, inte kunde hitta någon rimlig förklaring till vad det är som driver evolutionen vidare (huruvida den drivs *framåt* är de medverkande forskarna ingalunda eniga om); en hel del andra brister hos Lamarck att förtiga. Det är i utarbetandet av teorierna om det

naturliga urvalet och det sexuella urvalet som Darwins storhet ligger, rent vetenskapligt. Evolutionen som sådan var exempelvis på var mans läppar redan i 1840-talets England och förfäktades dessförinnan av bl a Robert Grant, Darwins egentlige introduktör på det biologiska fältet. Det specifika med Darwin är att han, i sin egenskap av gentleman och aktad samhällsbevarare (och naturligtvis också i kraft av en väldig mängd data och logiska resonemang), lyckades få evolutionstanken socialt förankrad och accepterad.

Man kan sammanfatta det så att Lamarck hade rätt på ett par väsentliga punkter och att Darwin hade rätt i det mesta. Hur rätt Darwin hade, uppfattades dock aldrig av hans samtid; det är nästan ironiskt att begrunda att den accepterade inte stort mer än det som redan Lamarck hade hävdat. Det skulle som nämnts dröja vid pass tre kvarts sekel innan Darwins verkliga storhet började stå klar för forskarna.

Mayrs artikel måste i sin vetenskapshistoriska del läsas med försiktighet. Darwin som vetenskaplig hjälte är OK men här blir han helgonförklarad. Riktigt så okomplicerad är inte bilden. Darwin var en ofantlig arbetsmyra, närmast besatt av sitt ämne, och han skrev oerhört mycket. Självfallet finns det i en sådan produktion åtskilligt som tidigare framförts av andra och åtskilligt som är dunkelt eller motsägelsefullt. Men Mayr tolkar konsekvent allt till det bästa.

I andra avseenden är det bara att rekommendera Mayrs artikel. Det är t ex bra att han så kraftigt understryker slumpens roll för individens överlevnad. På de individer som haft turen att överleva slumpmässiga faror individerna själva inte råder över, verkar sedan det naturliga och sexuella urvalet. Även W. Ford Doolittle framhåller följande i ett avsnitt ägnat åt den nya evolutionära pluralismen. Slumpens stora roll är onekligen en aspekt som ofta negligeras i modern evolutionsekologisk forskning.

Referenslistan hos darwinisten Mayr speglar en dyster amerikansk företeelse, nämligen nykreationisternas styrka och politiska inflytande under 1970- och 1980-talen. I Europa har vi ju hittills lyckligtvis varit förskonade från detta utslag av kristen fundamentalism.

I samband med Mayrs artikel bör nog en punkt förtydligas också hos Ayala. Denne anser att Darwin fullbordade den kopernikanska revolutionen genom att införa föreställningen om naturlagar också för den biotiska delen av världen. Men igen: Darwin var inte först. Också hos Lamarck finner vi tanken på biologiska naturlagar och där rent av ännu starkare genom dessas påtagligt deterministiska karaktär.

Detta framgår följande tydligt av Elliott R. Sober's artikel. Däremot har Ayala rätt så tillvida att genom Darwin blev tanken på lagbundna processer allmänt accepterad. Världen fick tack vare Darwin uppleva inget mindre än en biologisk begreppsrevolution med enormt vittomfattande, alljämnt giltiga följder både för vetenskapen och samhället.

Vetenskapsfilosofen Sober tar i sitt bidrag under avsnittet 'Två typer av jämförelse av fitness' även upp själva termen 'fitness' till diskussion. Det är bra även om man kunnat önska att diskussionen varit tydligare. Sober påpekar att termen har tre skilda betydelser. I allmänspråket betyder hög fitness helt enkelt att man befinner sig i gott fysiskt trim. I biologiska sammanhang har emellertid fitness ofta två andra och separata betydelser, vilka har det gemensamt att de är relativiserade:

1. En 'fitter' organism är en organism som i en given omvärldssituation har större chans att överleva till reproduktiv ålder och att reproducera sig än andra organismer. Hög fitness är här synonymt med god anpassning (relativt övriga individer i populationen).

2. En 'fitter' organism är en organism som redan har överlevt till reproduktiv ålder och har reproducerat sig. Dess högre fitness kan då relateras antingen till de organismer som inte överlevde till reproduktiv ålder, till dem som gjorde det men som inte fått någon avkomma eller till dem som också reproducerat sig men fått färre eller mindre livsdugliga avkommor. Hög fitness är här synonymt med god reproduktiv framgång (relativt övriga individer i populationen).

I fall nr 2 har vi, vilket Sober inte nämner, en sentida semantisk extension (betydelseutvidgning) av termen fitness. Darwin och hans samtida avsåg med fitness endast den första betydelsen, dvs fitness var något som måste definieras åtskilt från och oberoende av reproduktiv framgång, med andra ord i fysiologiska, morfologiska eller beteendemässiga termer. Det är säkert denna semantiska extension som lett till den vitt spridda missuppfattningen att Darwins evolutionslära skulle bygga på ett enkelt cirkelbevis. Det gör den inte.

Alla organismer har någon form av perceptionsförmåga och alla djurarter som reproducerar sig sexuellt, inklusive fåglarna, måste ha någon form av internt kommunikationssystem. Fungerar inte kommunikationssystemet kan, bland annat, individerna inte para sig och inte heller, för arter med aktiv och livsavgörande ungvårdnad, ta hand om sina ungar. Ibland kallas djurs kommunikationssystem litet lösligt och oreflektat för språk. Det kan man lugnt

göra i vardagligt tal men i vetenskapliga sammanhang leder det till felaktiga slutsatser och ren begreppsförvirring om man inte är medveten om vad som skiljer en talgoxes aldrig så rikhaltiga lätesrepertoar från människans språk. Här är det inte fråga om en gradskillnad utan om kommunikationssystem som bygger på två fullständigt åtskilda principer.

Detta sagt som bakgrund till Jared M. Diamonds spekulativa artikel om hur människans kreativitet och i synnerhet människans språk har uppstått. Här borde jag väl vara på min mammas gata men vem kan, i ordets egentliga mening, vara specialist på det mänskliga språkets uppkomst, ett område där vi saknar varje slag av evidens? Diamond tror att människans språk uppstod någon gång för 100 000-40 000 år sedan. Några bevarade språkliga data från den tiden finns dock inte. Lingvisterna har försökt rekonstruera sig fram till urspråk för olika språkfamiljer och anser sig, för vissa delar av språket, kunna nå ca 10 000 år bakåt i tiden. Människans språk var då fullt utvecklat och byggde på samma principer som idag. Men vid 10 000 år är det stopp. Längre bakåt kan vi inte ens göra intelligenta gissningar.

Man kan emellertid vara ense med Diamond om att det mänskliga språket mycket väl kan ha utvecklats för 100 000-40 000 år sedan, dvs ungefär samtidigt som människan utvecklade konst, sofistikerade redskap och religiösa föreställningar manifesterade som begravingar – Det Stora Språnget Framåt. Men sedan leder en förutfattad mening i kombination med en uppenbart bristfällig lingvistisk bakgrund Diamond vilse. Med hänvisning till att schimpanser och gorillor har hjärnkapacitet att minnas flera hundra symboler antar Diamond att de skulle kunna tala mänskligt språk bara deras struphuvud vore annorlunda placerat och konstruerat. Men att behärska några hundra symboler har inget att göra med kapacitet för språkinläring och språk-användning. Det visar bara på minnesgodhet. Det är alldeles samma slag av hjärnkapacitet som många hamstrande fågelarter äger, vilka ju, som P.O. Swenberg visade för nötkråka redan för ett halvsekel sedan, kan hålla hundratals eller tusentals hamstringsplatser i minnet och detta rent av sedan de yttre förhållandena helt ändrats.

I sin etiskt berömvärda strävan att vilja minimera avståndet mellan människan och primaterna negligerar Diamond både språkets kreativitet – att minnas är inte att skapa! – och dess nästan ofattbara komplexitet. Han har inte till fullo förstått den väsensskilda kvalitativa skillnaden mellan system som bygger på samtidigt kombinerande av betydelseskil-

jande och betydelsebärande enheter på flera hierarkiska nivåer – mänskligt språk – och konsekutiva system som bygger på hela tecken à la trafiksignaler – djurs ”språk”.

Det skulle föra alldeles för långt att här närmare gå in på de fundamentala skillnaderna mellan människors och djurs kommunikationssystem. Det förefaller emellertid helt klart att till Det Stora Språnget Framåt, inklusive utvecklandet av ett språk med mänskliga karaktäristika, har primaterna ännu långt. Först måste de nog, precis som hominiderna en gång i tiden, lära sig att behärska elden.

Campbell har kanske skrivit volymens mest spännande och utmanande artikel. Han driver med kraft tesen att evolutionen är både kreativ och progressiv. De fenotypiska organismerna ses inte bara som överlevnadsmaskiner utan också som aktivt verkan- och påverkande evolutionsmaskiner. Han anför flera skäl. Exempelvis mixtrar en rad enzymer aktivt med genomkylerna: förhindrar mutationer, framkallar mutationer i akuta krislägen för organismen etc. Vidare driver organismernas aktiva val av sexualpartner med vissa önskvärda drag evolutionen i en viss riktning. Detsamma gör människan för en lång rad växt- och djurarter genom sin artificiella selektion.

Bredden och tvärvetenskapligheten både hos de enskilda bidragen och deras författare är, som torde ha framgått ovan, påtaglig. I USA är det helt normalt att man samtidigt är t ex biofysiker och evolutionsbiolog, genetiker och vetenskapsfilosof eller beteendekolog och lärdomshistoriker. De akademiska skotten mellan naturvetenskap och humaniora är inte lika täta som hos oss. Här tror jag vi har något att lära av transatlanterna.

Och hur var det nu med evolutionen som tvålopera? Nja, de argument som framförs i *Creative Evolution?! tyder nog mest på alternativ två med en bärande story. Volymen kan, med de reservationer som gjorts ovan, hur som helst rekommenderas, och detta inte främst av rent faktamässiga skäl utan mera för vad den ger läsaren att tänka på. Och rekommendationen kan gott avse både amatörer och proffs. Yngre ekologer slussas nu effektivt in i ett vetenskapligt paradigm som förefaller så övertygande att det lätt kan slå över i dogm. *Creative Evolution?! motverkar sådana tendenser.**

ROGER GYLLIN

Erik Hirschfeld, 1995: **Birds in Bahrain, a study of their migration patterns 1990-1992**. Hobby Publications, Dubai, United Arab Emirates. 124 sid. ISBN 1-872839-03-7. Medlemspris i Naturbokhandeln: 130 kr.

Denna ypperliga lilla bok kunde till största delen lika gärna ha blivit en vetenskaplig uppsats. Den har nämligen sin grund i tre års standardiserade och regelbundna fågelräkningar på arton olika lokaler. I stället har Erik Hirschfeld sammanställt sina egna observationer och kompletterat med uppgifter ur litteraturen. På det sättet har boken blivit en lätthanterlig "check-list". De drygt 241 arter som sågs vid åtminstone något tillfälle under åren 1990-1992 behandlas i huvudtexten, medan övriga 53 arter som noterats i Bahrain bara ges i en lista.

Men det viktigaste med boken är inte dess funktion som checklist över Bahrains fåglar utan de kvantitativa översikterna av de olika arternas abundans under året. Dessa siffror baserar sig på regelbundna räkningar längs ett antal fasta inventeringsruttor i representativa biotoper. En tabell visar hur inventeringarna täcker året. Med undantag för juli månad finns inventeringar från minst hälften av tiden under årets alla månader. Under sju av årets månader är mer än 70 % av tiden täckt av inventeringar. Inventeringarna är också jämt fördelade mellan de tre inventeringsåren, vilket har utjämnat en del tillfälligheter.

Det är genomflyttare och övervintrare som ägnas mest uppmärksamhet medan landets egna häckfåglar behandlas summariskt. Observationerna redovisas på fyra olika sätt. (1) Observationer av arter som inte ingått i de standardiserade räkningarna sammanfattas kort i arttexten. (2) De allra sällsyntaste arterna redovisas med antal individer per år, t.ex. (3,7,9) för brun kärnhök. Ofta ges ytterligare kommentarer, för brun kärnhök att de ålders- och könsbestämda individerna bestod av 11 juveniler, 1 ad. hane, 1 subad. hane och 1 ad. hona. (3) De något vanligare arterna redovisas i stapeldiagram över antalet fåglar per månad. I somliga fall ges både detta diagram och årssiffrorna. (4) För allmänna arter ges diagram i form av glidande medelvärde för tre tiodagarsperioder, antingen i form av faktiskt antal fåglar eller i form av ett index baserat på ungefärlig täthet. Dessa diagram ger en utmärkt bild av de olika arternas förekomst under årets lopp. Man ser tydligt hur vissa arter har en topp under vintern (övervintrare, t.ex. sånglärka), två toppar (genomflyttare vår och höst, t.ex. gulärla) eller helårsförekomst (t.ex. spovarna med rätt hyfsat antal översomrare).

Förutom denna redovisning av de egna observationerna ger Hirschfeld för varje art en kort beskrivning av den generella förekomsten sådan den är känd. Om möjligt ges uppgift om vilka underarter som är representerade och från vilka häckningsområden som flyttarna eller övervintrarna kommer.

Det finns flera goda lokaler för vadare längs kusten. En tabell över antalen i januari 1990 och 1992 ger summor på 19.000 resp. 13.000 fåglar, med kärnsnäppa, spovsnäppa, småsnäppa, svartbent strandpipare och rödbena som dominerande arter. Av myrsnäppa uppskattas 2.000 fåglar övervintra i Bahrain. Det innebär att ön är ett viktigt övervintningsområde för våra svenska fåglar eftersom det är just den fennoskandiska populationen som övervintrar i denna region. Och myrsnäppan har globalt sett ett litet utbredningsområde och i jämförelse med många andra vadare ett litet totalbestånd.

Det är en användbar och intressant bok, till ett hyfsat pris dessutom. Det är bara att hoppas att de insatser som Hirschfeld gjort för att få igång ornitologisk verksamhet i Bahrein (inventeringar, ringmärkning, fågelrapportering) kan få en fortsättning genom andra. Med denna bok finns en utmärkt grund för fortsatt kartläggning och övervakning av bestånden.

SÖREN SVENSSON

C. K. Catchpole & P. J. B. Slater, 1995: **Bird song. Biological themes and variations**. Cambridge University Press. 248 sid.

Man har länge haft uppfattningen att nya nervceller inte kan bildas i hjärnan på adulta ryggradsdjur, vilket innebär att hjärnskador inte kan läka på samma sätt som kroppssår. Det var därför en överraskande upptäckt, när man för ett drygt decennium sedan konstaterade att nya nervceller bildades i sångcentra i hjärnan på vuxna kanariefåglar. Redan tidigare hade man funnit att hanarnas sångcentra var större än honornas och innehöll fler och större celler med längre utskott. Detta var också en stor nyhet eftersom man tidigare trott att det inte fanns några strukturella skillnader mellan hanliga och honliga hjärnor. Fortsatta studier av hjärnans sångcentra har visat att det finns ett tydligt samband mellan vissa strukturer i hjärnan och en fågels förmåga att höra, tolka, lära och själv producera sång. Bland annat växlar storleken av sångcentra säsongvis i takt med sångintensiteten, och olika populationer av samma art med olika riklig sångrepertoar har olika stora sångcentra.

Sedan gammalt vet man att fåglarnas sångintensitet styrs av hanligt könshormon, testosteron. Produktionen av könshormon initieras av ökande dagslängd under våren. Kastrering av en hane medför att han förlorar sånglusten som återkommer vid tillförsel av könshormon. Och honor kan fås att sjunga som hanar om de ges könshormon. Man tror också att de nyssnämnda strukturförändringarna i hjärnan styrs hormonellt.

Men hur är det då hos en art som rödhake, där bara hanar sjunger på våren medan båda könen håller individuella revir och sjunger under vintern? Som andra fåglar hade rödhakhanarna förhöjda testosteronhalter på våren, men inte på vintern, trots att de sjöng. Det finns ett ämne som heter flutamid, och som motverkar testosteronets effekt. Hanar som fick detta ämne reagerade inte vare sig på våren eller vintern, de fortsatte att sjunga utan att längre ha något testosteron i blodcirkulationen. Honorna, som bara sjunger på vintern, reagerade däremot, både med nedsatt sång på det hämmande ämnet och med ökad sång vid tillförsel av testosteron. Det visade sig också att honorna har en naturligt ökad testosteronhalt under vintern, men inte under våren. Rödhakhanarna har alltså frikopplats från beroendet av testosteron för att kunna sjunga även under vintern, medan honorna behöver testosteron för att göra det! Bilden kan möjligen vara ännu mera komplicerad. Kanske har hanarna två olika sångtyper, en för revirförsvaret och en för att locka honor. Det skulle i så fall kunna vara den senare som styrs av testosteronvariationerna.

Olika sångtyper för olika syften tycks vara något vanligt förekommande. De två syften som man oftast förbinder med sång är att försvara reviret och locka till sig honor. Men skälen kan vara många fler, följande behandlas i boken: försvara revir, känna igen arten (egen och andra), känna igen ungar, föräldrar, andra släktingar och partnern samt känna igen andra individer (grannar). Det är en komplicerad och informationsrik ljudvärld som fåglarna lever i.

Att beskriva fågelsången utan att komma in på sexuell selektion är svårt. Visserligen rör sig debatten om sexuell selektion oftast kring yttre prydnader av mera spektakulärt slag, även om sången i och för sig var med redan i Darwins arbeten om sexuell selektion. Men för många småfåglar utan lysande färger eller långa prydnadsfjädrar är sången det som hanen kan göra sig ojämförligt mest bemärkt med, både inför honor och gentemot andra hanar. Och här ligger en av de centrala frågorna. Drivs den sexuella selektionen av hanarnas konkurrens med varandra

eller av honornas val av hane? Eller annorlunda uttryckt: Är det den hane som sjunger vackrast och intensivast som bäst lyckas skrämna eller betvinga andra hanar och därmed erövra de bästa eller flesta honorna? Eller är det honan som väljer den hane som sjunger bäst och värst? Skillanden kan tyckas subtil, men är det inte. Om det är honan som väljer, måste hon ha något att vinna på att välja, ty att välja kostar tid och energi. Den som dröjer för länge med att besluta sig upptäcker att det inte finns någon väl-sjungande hane kvar, om ens någon hane alls! Spelar det då så stor roll? Det gör det om hanens sångrepertoar är kopplad till något för honan nyttigt. Och de två ting som främst diskuteras är å ena sidan att väl-sjungande hanar också skulle ha en bra genetisk kvalitet som kan föras vidare till honans ungar genom att hon väljer just den hanen, och å andra sidan att hanens sångförmåga skulle kunna vara kopplad till hög revirkvalitet eller förmåga att mata ungar och därmed ge honan mer avkomma än med en annan hane.

Det som sagts utgör bara en liten del av allt det som behandlas i *Bird Song*, men det visar att det är en bok som sätter in fågelsången i ett övergripande evolutionärt sammanhang. Boken beskriver således inte fågelsången som någon slags mekanistisk musik, vilket präglade många fågelsångsböcker tidigare. Bokens undertitel "Biological themes and variations" är därför synnerligen väl vald. Undertiteln antyder också att boken inte är ett försök till en total syntes av fågelsången och dess roll. Snarare utgör den ett antal relativt fristående kapitel som mycket väl kan läsas var för sig. Några av de nio kapitelrubrikerna är: Hur sången utvecklas; Att få fram meddelandet; När sjunger fåglarna?; Igenkänning och revirförsvaret; Sexuell selektion och honval; Variationer i tid och rum.

Bird Song är den bästa bok om fågelsång jag läst. Även om den kräver viss eftertanke av läsaren så behövs inte några djupa förkunskaper. Den är skriven på ett lättamt och klart språk. Det är en bok för den som vill kunna tolka fåglarnas gryningskör. Däremot är det inte någon bok för den som bara är intresserad av fågelsång som ljudyttring eller "musik". Men den personen har ju skivor och band att lyssna till eller kan gå ut i skogen och njuta utan att förstå fåglarnas språk. Och förvisso förbli lika lycklig för det. Men ändå: köp boken och läs den noga! Kunskapen överträffar oftast dikten!

SÖREN SVENSSON

Edward O. Wilson, 1995: **Livets mångfald**. Brombergs bokförlag. ISBN 91-7608-675-5. Översättning av Fredrik Sjöberg från *The Diversity of Life*, Harvard University Press, 1992. 415 sid.

På skyddsomslaget till denna bok står det "...den viktigaste boken om miljö sedan Rachel Carsons *Tyst vår*...", ett citat från en recension i *The Boston Globe*. Det finns oftast ingen anledning att fästa särskilt stort avseende vid textklipp av detta slag. Kanske dock i detta fall, ty citatet talar om både till vilken publik man riktar sig och hur man vill att boken skall uppfattas. Rachel Carson var journalist och inte forskare som Edward Wilson och *Tyst vår* var ett skickligt reportage och ett miljölarm med utomordentlig genomslagskraft, inte en lärobok eller forskningsrapport. *Livets mångfald* är uppenbarligen tänkt att vara en ny larmklocka, något som blir ännu tydligare genom ett annat reklamanspassat citat på skyddsomslaget, nämligen ur Peter Nilsons förord till boken: "Jag vill tro att den en gång, när vår tids historia skrivs, kommer att nämnas bland de böcker som räddade världen."

Det är redan sju år sedan *Sista paret ut? Om naturvårdens biologi* utkom på Naturskyddsföreningen/Miljöförlaget. Det var en svensk översättning av det finska originalet författat av Olli Järvinen och Kaarina Miettinen. Det var en viktig bok som tyvärr inte fick den fulla uppmärksamhet som den förtjänade. Finns den kvar att köpa, så gör det, och läs och studera. Men min avsikt med att dra fram *Sista paret ut?* är inte att göra reklam för en annan bok än den jag håller på att anmäla, utan för att ur dess förord plocka fram en passus som bra beskriver skillnaden mellan de två böckerna. Om *Sista paret ut?* säger författarna: "Boken är inte avsedd som ett redskap för attitydfostran. Behovet av naturvård är färdigbevisat, ytterligare en röst i kören behövs knappast. Vad vi däremot behöver är tankeinstrument som hjälper oss att finna det väsentliga i skyddet av olika arter. Det är inte tillräckligt att vilja skydda naturen, man måste också besluta sig för vad man verkligen skall göra, och sedan förverkliga besluten."

Livets mångfald är alltså en bok som klart och tydligt anmäler sig själv som ett "redskap i attitydfostran". Möjligen är det svårt att omedelbart inse att så är fallet på grund av det massiva, nästan bedövande flödet av fakta och lärdom som präglar de tretton första kapitlen. Dessa är egentligen en lärobok i evolutionsteori fast skrivna på ett något upplättat sätt och med en del personligt färgade inslag. Det är inte förrän man kommer till kapitel 14 (Vad bör göras?) och i synnerhet det mycket korta sista kapit-

let 15 (Mot en miljöetik), som man får en mera sammanhängande förståelse för Wilsons tankevärld. Om det finns ett ständigt återkommande tema i boken så sammanfattas det här: "Varför måste vi bry oss? Vad spelar det för roll om några arter utrotas, ja ens om hälften av alla arter försvinner? Låt mig räkna förlusterna. Nya källor till vetenskaplig information kommer att förstöras. En omätlig potential av biologiskt välstånd kommer att förstöras. Ännu aldrig utvecklade läkemedel, grödor, virkessorter, fibrer, pappersråvaror, jordförbättrande växter, petroleums substitut och andra produkter kommer aldrig att se dagens ljus." Det ligger en hund begravnen i denna argumentation. Skall vi bevara naturen och biodiversiteten bara för nyttans skull, bara för att människan skall exploatera den i morgon i stället för i dag? I alla händelser väljer Wilson huvudsakligen denna argumentationsväg, nyttighetens. Att så blint predika utilismens lov som grund för naturvården är naivt. Historien visar entydigt att det är upptäckterna av olika nyttigheter i naturen som är huvudsak till exploateringarna. Att vi i Sverige fått så stora arealer fjällnära barrskogar skyddade beror enbart på att de tillräckligt länge ansågs tillräckligt onyttiga! Skulle vi upptäcka någon ny nyttoväxt, jämförbar med t. ex. gummiträd, kaffe, hampa, ris, vete eller te, så skulle självfallet motsvarande arealer behövas för att odla den, med motsvarande naturförstöring som följd.

Försöken att formulera argument för att bevara livets mångfald även om vi inte får någon nytta av den, är i bästa fall obegripliga, eljest pekorala, t.ex. "Ju närmare vi identifierar oss med resten av livet, desto snabbare kommer vi att kunna upptäcka den mänskliga sensibilitetens källsprång och förvärva den kunskap på vilken vi kan bygga en bestående etik som hjälper oss att välja vår väg." Men även när Wilson talar om det "etiska imperativet" är den mänskliga nyttan det yttersta målet, och det måste det kanske vara som just etiskt imperativ: "Vi bör bevara minsta fragment av den biologiska diversiteten såsom någonting oskattbart under det att vi utforskar dess användningsområden och försöker komma underfund med vad det betyder för mäskligheten. Vi kan inte tillåta oss att med berätt mod låta någon enda art eller ras utrotas."

Finns det några konkreta recept på hur biodiversiteten skall bevaras? Inte mycket utom ett, men desto radikalare! Wilson säger att det behövs en befolkningspolitik. Och vi behöver inte bara ett tak för befolkningstillväxten i Kina och Indien, utan rationella lösningar på problemet. Varje lands *upplysta* (min kursivering) medborgare måste bestämma landets optimala befolkningsstorlek och förverkliga

den genom födelsekontroll och reglering av invandring för att få rätt täthet och åldersfördelning. Wilson efterlyser en bred folklig debatt: "Om mänskligheten ändå väljer att föröka sig intill utarmning, kommer den åtminstone att ha gjort det med öppna ögon." Självklart är detta det centrala problemet, det finns för många människor som vill ha det bättre än vad naturresurserna tillåter. Wilson är säkerligen inte personen att lösa denna fråga. Men å andra sidan verkar ingen annan vara det heller.

I ljuset av detta må vi sedan med gillande granska Wilsons krav på att vi nu måste "fortsätta det stora linneanska företaget och fullborda kartläggningen av biosfären". Wilson säger att tack vare en oupphörlig teknikutveckling och frikostiga forskningsanslag inom de medicinska vetenskapsgrenarna har biologerna kommit mycket långt inom ett ytterst begränsat avsnitt av forskningsfronten. Nu måste det i stället ske en massiv satsning på biodiversiteten. Huvudskälet är att denna forskning har en tidsbegränsning, en art som försvunnit har försvunnit för alltid, medan andra forskningsproblem finns kvar.

Det man först fäster sig vid när man läser *Livets mångfald* är som sagt den bredd av kunskap som Edward Wilson demonstrerar. Detta är som alltid både en styrka och en svaghet. Styrkan ligger i att livets oerhörda mångfald på alla nivåer verkligen exponeras. Svagheten ligger i risken att förlora läsarens engagemang ju mera fjärra från det egna intresset ämnet ligger. I boken behandlas allt, från stora och små växter, från småkryp till stora djur, från havets botten till bergens toppar, från arter till vegetationstyper. Jag tycker dock att balansen är så bra den kan bli. Som vanligt i denna typ av böcker har en ornitolog mycket att hämta eftersom fåglarna spelar en så framträdande roll i det globala naturvårdsarbetet, helt oproportionerligt stort naturligtvis om man ser till deras andel av det totala artantalet. Ett annat problem i denna typ av böcker är spridningen i geografin. Många läsare vill ha exempel från den egna, välkända miljön. Amerikanare läser inte böcker som handlar om Europa, möjligen något bättre tvärtom. Jag tycker Wilson har lyckats bra härvidlag, det är bredd även geografiskt.

Det största problemet inom naturvården är hur man skall skapa intresse och opinion för att bevara arter och natur. Denna boks främsta syfte är som jag sade inledningsvis just opinionsbildning. Men vilka argument skall man använda? Vilka argument fungerar gentemot olika kategorier av mottagare? Skall man använda nyttoargument, moraliska argument, estetiska argument, rättsargument eller skall man

inte använda några argument alls utan bara försöka skapa lämpliga känslor och stämningar? Eller hoppas att rena fakta, ju mer dess bättre, skall skapa de känslor och opinioner som behövs? Ingen har hittills lyckats visa vilket som är effektivast och alla sätt har prövats och används. Till syvende och sist tror jag ändå inte att behovet av naturvård är färdigbevisat! Det behövs i högsta grad just attitydforstran! Trots sina många kvaliteter är jag tveksam om *Livets mångfald* kommer att rädda världen.

SÖREN SVENSSON

Bird Numbers 1992. Distribution, monitoring and ecological aspects. Proceedings of the 12th International Conference of IBCC and EOAC, Noordwijkerhout, The Netherlands, September 14th - 18th, 1992. Redigerade av E. J. M. Hagemeyer & T. J. Verstrael. 2 häftade volymer, 727 + 161 sidor. Statistics Netherlands, Voorburg/Heerlen & SOVON, Beek-Ubbergen 1994. ISBN 9035716450. Förutom genom bokhandeln kan boken rekvideras från Statistics Netherlands, P. O. Box 4481, 6401 CZ Heerlen. Pris DGI 100:– plus porto (ca Sek 70).

Under sommaren 1995 (dock med tryckår 1994) utkom denna digra redovisning av resultaten från den tolfte internationella konferensen om fågelinventeringar. Det innebär att man med snäv marginal lyckades publicera den före den trettonde konferensen som just avhållits i Estland. Att läsa föredragen tre år efter konferensen kändes faktiskt helt fräscht, även för mig som var med, eftersom jag hunnit glömma det mesta. Visserligen har några bidrag hunnit förlora i aktualitet enär de var preliminära rapporter från nystartade projekt, men det allra mesta är studier av bestående värde.

Rapporten består av en huvudvolym med drygt 70 uppsatser samt en tunnare volym med 35 sammanfattningar av s.k. posters. Det som skiljer denna konferens mest från flertalet av de tidigare är att metodstudierna är fåtaliga, i stället ligger tonvikten på analyser av inventeringsdata och dessas användning. Det är naturligtvis omöjligt att i någon egentlig mening recensera eller sammanfatta en symposievolum med över hundra bidrag. Jag får nöja mig med att ge några av ämnesområdena: Fåglarnas svar på markanvändning och biotopvård, Fåglar i ett fragmenterat landskap, Fågelinventeringar som redskap i naturvård, Fågelflyttning samt Nya inventeringsmetoder. Därtill mängder av rapporter från olika

typer av inventeringar och fågelräkningar från hela världen, både yttäckande projekt och punktverksamheter vid t.ex. fågelstationer. Några få uppsatser får tjäna som exempel på det variationsrika innehållet.

B. S. Petersen från Ornis Consult, Dansk ornitologisk forening, redogör för fåglarna i jordbrukslandskapet i Danmark. Samma saker som i Sverige har hänt där, minskande bestånd av bl.a. vipor, sånglärkor och hämpingar, beroende på en kombination av olika faktorer såsom ökad täckdikning, borttagning av småbiotoper, större fält, färre grödor, mindre gräsmarker, höstsådd i stället för vårsådd samt ökad användning av gifter. Särskilt intressant är att vi får en sammanfattning av de omfattande danska jämförande fågelstudierna på konventionella och "organiska" lantbruk. Just de arter som minskat kraftigt i jordbrukslandskapet var dubbelt så vanliga på organiska som på konventionella lantbruk. Samtida studier av ogräs och insekter visade också på stora skillnader, vilket uppenbarligen är förklaringen även till resultaten från en specialstudie av gulspårven: mer än dubbelt så hög täthet vintertid och 30 procent större ungdproduktion på de organiska lantbruken. På kort sikt innebär således "organisk odling" att fågellivet gynnas därför att annat liv gynnas. Men det innebär också att om man på annat sätt än med gifter (växtföljd, markbearbetning, etc.) lyckas hålla ogräs och insekter borta så är inget vunnet för fåglarnas del. Fåglarna får alltså hoppas på att priserna på organiskt odlade livsmedel stiger och att man inte hittar några bra "organiska" bekämpningsmetoder!

En mycket intressant uppsats är skriven av T. Wesolowski från Fågeleko-logiska institutionen vid Wroclaws universitet. Han analyserar femton års noggranna inventeringar i Bialowieza-skogen, Europas sista stora "urskog". Han frågar sig om det är vintervädret, frösättningen, larvtillgången eller konkurrensen mellan olika arter som bestämmer variationerna mellan åren för området stannfåglar. Det visade sig att flertalet arter varierade oberoende av varandra och inte i takt med de olika omvärldsfaktorerna. Hos bara tre arter kunde dessa förklara mer än hälften av variationen. Eftersom man i många andra studier funnit klara samband mellan fågelantal och de nämnda faktorerna, vill Wesolowski se frånvaron av sådana samband i Bialowieza-skogen som en effekt av att denna skog är 'primär', rik på många olika födoslag som fåglarna kan växla mellan om ett tar slut. Om vi antar att det verkligen är så att populationsdynamiken är annorlunda i ett sammanhängande urlövskogsområde av den typ som tidiga-

re täckte hela centrala Europa, borde fåglarna kanske egentligen vara anpassade till denna naturtyp och inte till dagens fragmenterade landskap med sekundärskogar. Och då skulle många fågeleko-logiska studier egentligen vara studier av missanpassningar snarare än av anpassningar! Men en sak behandlas inte ordentligt i uppsatsen, nämligen förklaringen till den i jämförelse med andra områden mycket låga täthet som stannfåglarna uppvisar i Bialowieza. Två tänkbara förklaringar till detta anmäler sig omedelbart: hög predation eller konkurrens av flyttfåglar. Hålls beståndet av stannfåglar långt under bärlighetstaket av dessa faktorer är de erhållna resultaten inte så förvånande. Men därmed inte sagt att Wesolowski har fel. Utvidgade studier i de få lövurskogar som finns och jämförelser med sekundära och fragmenterade skogar behövs, självklart inom fågelskydds- men också inom beteende- och evolutionsforskningen.

S. Droege och J. R. Sauer från Patuxent Wildlife Research Center i Maryland ställer frågan om fler arter minskar än ökar i Nordamerika. Det är en fråga som är speciellt intressant för tropikflyttare och vid en jämförelse med Europa. I Nordamerika har man nämligen haft mycket uppmärksamhet kring förmodad nedgång bland tropikflyttare medan merparten av tropikflyttarna i Europa har klarat sig bra. Man använde de Nordamerikanska punkttaxeringarna från perioden 1966-1991 för 300 arter och beräknade andelen ökande och minskande arter inom olika kategorier med avseende på flyttning (stannfåglar, kortflyttare och tropikflyttare), häckningsbiotop (gräsmark, buskmark, våtmark, lövskog, barrskog, bebyggelse) och boplats (på marken, hålhäckare och öppna bon ovan mark). Det första vi noterar är att nästan exakt lika många arter hade ökat som minskat under hela 26-årsperioden och över hela kontinenten. För flyttkategorierna fanns signifikant förändring bara för tropikflyttarna, intressant nog en långsiktig ökning i väster och en kraftig nedgång i öster, men bara under de senaste tio åren. Ser man till häckningsbiotopen så var det gräs- och buskmarksarterna som minskat och skogsarterna som ökat. Bland de förra noterades minskning för en mycket stor andel, särskilt i östra USA. Vad gäller boplatsval var det främst markhäckare som minskat.

Det är förvisso inte lätt att tolka och sammanfatta bilden för 300 arter över hela Nordamerika, men författarna konstaterar att resultatet går tvärsamt den vida spridda uppfattningen att de flesta arter minskar och att särskilt de skoglevande tropikflyttarna gör det. I stället är det gräs- och buskmarksarterna som verkligen uppvisar en negativ bild. Och i så

fall är bilden densamma i Nordamerika som i Europa, och förmodligen är också orsakerna desamma, nämligen olika faktorer som direkt eller indirekt hänger samman med jordbruket.

En kort uppsats handlar om WIWO, också författad av WIWO, vilket betyder The Working Group International Wader and Waterfowl Research. Anledningen till att jag nämner WIWO är att SOF ekonomiskt stött två WIWO-projekt rörande myrsnäppans skydd under rastning och övervintring med pengar som donerats av CLUB 300. Jag skall inte närmare gå in på projekten, utan beskriva WIWOs arbetssätt eftersom det kanske vore något för oss i Sverige att ta efter. Gruppen är holländsk och har till syfte att starta och stödja vadarstudier i länder som har liten egen potential att bedriva sådana studier. WIWOs styrelse har tagit som sin uppgift att skaffa fram pengar och organisera projekten och expeditionerna samt att se till att verksamheten har hög vetenskaplig kvalitet. Men själva fältarbetena utförs av amatörer som får bidrag till resor och uppehälle, men som ofta får bekosta mycket själva också, alltså en slags subventionerade forskningsläger. Det man koncentrerar sig på är att inventera vadarna och studera deras flyttnings- och rastningsökologi, framför allt på de viktigaste lokalerna. En rad projekt har bedrivits i Svarta Havet, Turkiet och Västafrika, men också i häckningsosmråden på Island och Taimyr. Man försöker bygga upp verksamheten kring en "kretsloppstanke", nämligen vadarnas årscykel med häckning, ruggning, flyttning, övervintring, ruggning, flyttning och häckning igen. Det centrala i den omedelbara verksamheten är således forskningen, men det djupare syftena är också andra, nämligen att förbättra fågelkyddet och överföra kunskap och idéer. Man driver nämligen inga långsiktiga projekt utan hoppas att antingen deltagarna eller lokala krafter skall kunna fortsätta sedan man lagt ut de första spåren.

Som sagt, 100 olika uppsatser låter sig inte inte sammanfattas på några rader. Sammantaget är det en stimulerande bok. I *Bird Numbers 1992* borde nästan alla hitta något roligt eller matnyttigt.

SÖREN SVENSSON

Jacob Höglund & Rauno V. Alatalo, 1995: **Leks**. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 248 sidor. ISBN 0-691-03727-2.

I den anglosaxiska världen har det varit nästan en självklarhet att skriva en bok om sitt ämne efter

avslutad forskarutbildning och några års arbete som forskare och lärare. Det har varit en erkänd och viktig del av meriteringen för en fortsatt och framgångsrik akademisk karriär. I Sverige och resten av Norden har denna tradition saknats. Det som bedömts vid tjänstetillsättningarna har varit den rent vetenskapliga meriteringen, d.v.s. redovisningen av den egna forskningen i form av uppsatser i specialtidsskrifterna. Att författa läroböcker eller sammanfattningar av ett forskningsfält har i regel inte utgjort någon merit, snarast ett slöseri med tid, i den tuffa konkurrensen om tjänster och anslag.

Möjligen kan vi skönja ett trendbrott. Om det beror på att de nordiska fågelforskarna börjat tro på att det är meriterande att skriva böcker eller på att de insett det internationella erkännande som deras forskning faktiskt har, låter jag vara osagt. I alla händelser var det nog Thomas Alerstam som redan 1982 började med sin *Fågelflyttning*, som skamligt nog inte kom ut på engelska förrän helt nyligen. I Poysers serie kom sedan 1992 *The Pied Flycatcher* av Arne Lundberg och Rauno V. Alatalo (recenserad i *Ornis Svecica* 3:86). Malte Andersson kom nyligen med boken *Sexual Selection*, f.ö. i samma serie som den nu anmälda boken av Höglund och Alatalo, nämligen Princetons serie "Monographs in Behavior and Ecology". Tim R. Birkhead och Anders P. Möller publicerade *Sperm Competition in Birds* 1992 (*Ornis Svecica* 2:153) och Möller återkom ensam med *Sexual Selection in the Barn Swallow* 1994 (*Ornis Svecica* 4:190).

Säkert har jag missat någon bok med internationell inriktning från någon svensk ornitolog från senare år, men klart är att det skett en ordentlig framryckning. Det är intressant att notera att fyra av de nyssnämnda författarna kommer från Zoologiska institutionen i Uppsala (Alatalo, Höglund, Lundberg och Möller), medan de övriga är från Lund (Alerstam) och Göteborg (Andersson). Det är ett gott betyg åt Uppsalainstitutionen och dess chef Staffan Ulfstrand, ty för att komma igång med ett internationellt bokskrivande krävs inte bara att man är en god forskare utan också att man fått sig given den anda och de ambitioner och kontakter som banar väg. Det är bara att hoppas att vi får se fler sådana fågelböcker från svenska forskare. Och på engelska och för en internationell publik måste de vara skrivna; Sverige är en alltför liten bokkonsument för denna typ av litteratur.

Boken *Leks* handlar inte bara om fåglar utan är ett försök att täcka in fenomenet arenaspel som sådant bland både ryggradsdjur och lägre djur. Författarna lyckas dock inte dölja särskilt väl att de är ornitolo-

ger. Och det är positivt för den som vill läsa boken främst som en fågelbok, men förmodligen till nackdel för förlaget som väl hoppas sälja den till allehanda allmänökologer.

Att författarna tycker om orrrar försöker de inte heller dölja. Orren tjänar som introduktion till det första kapitlet, som är en diskussion kring olika definitioner av begreppet lek, och orren har ett eget kapitel i form av en "fallstudie", den enda art som hedras på detta sätt. Kapitlen är följande: Vad är lekar?, Taxonomisk översikt, Faktorer som bestämmer hanens parningsframgång, Honliga anpassningar till parning, Orren: En fallstudie, Jämförande studier, Översikt av hypoteser, Variation inom arter, Spelteori och lekar samt Slutsatser och framtida forskningsmöjligheter.

Att som man gör inleda boken med en definition av begreppet lek och sedan fortsätta med en taxonomisk översikt och en stor tabell (med referenser) över de djurarter för vilka lekbetende beskrivits, kan i förstone tyckas naturligt. Men det är ett tråkigt och litet avskräckande sätt att introducera ett av djurvärldens mest spännande fenomen. Dessa två i och för sig nyttiga kapitel hade passat bättre som ett appendix bak i boken.

Men sedan kommer det roliga och det som författarna tar itu med med entusiasm, leken i relation till sexuell selektion samt de anpassningar och effekter på rekryteringsframgången som lekbetendets samspelar med. Jag noterade genast att hanar och honor hade begåvats med var sitt kapitel. Det är rätt ovanligt att så är fallet. Tidigare författare har vanligen behandlat bara arten, vilket i praktiken inneburit hanen, såvida det inte varit fråga om häckningsbestyr i snäv mening. Det är förvisso viktigt att hålla isär honliga och hanliga perspektiv även när det gäller monogama arter, men det är helt fundamentalt att göra det när det gäller lekande arter, där honorna kommer på besök med enda syftet att få sina ägg befruktade.

På en orrlek förhåller det sig så att de flesta honor kopulerar bara en gång. Det innebär i sin tur att det är den hane med vilken kopulationen sker som också blir far till alla ungar. Kopulationerna sker öppet och är omisskännliga. Det är därför lätt att vid studium av en orrlek registrera alla kopulationer som varje hane svarar för, och detta tal kan sedan användas som ett säkert mått på hans reproduktionsframgång. Att detta stämmer, d.v.s. att honorna inte smygkopulerar med andra hanar i buskarna, har fastställts med DNA-analyser.

Orrkapitlet är väsentligen en analys av hanarnas reproduktionsframgång i förhållande till kropps-

egenskaper och spelbetende. Det visade sig att inga kroppsliga egenskaper, vare sig storlek eller storleken på stjärtlrynan, påverkade framgången hos honorna. Det som bestämde framgången var hur centralt i leken reviret låg, och detta i sin tur avgjordes av hanens kraft att bekämpa andra hanar. Lakttagelser av ungtuppar som konkurrerade om föda på matplatser vintertid visade att de dominansförhållanden som fanns redan då, d.v.s. innan de någonsin varit på en lek, tycktes gälla även när de senare möttes på lekplatsen.

Att det är värt att kämpa för en plats i centrum framgår av följande. Bara 6 av 138 studerade hanar fick över 10 kopulationer, en hane hela 24 stycken. Men dessa sex hanar svarade för en tredjedel av alla kopulationer, medan ungefär en tredjedel av hanarna inte fick en enda. Varför honorna väljer just de centrala hanarna vet man inte särskilt mycket om. Ett mindre material visar att det är de centrala, framgångsrika hanarna som överlever klart bäst till hösten. Om denna egenskap är ärftlig, bör således honans ungar få bättre överlevnad om fadern är en av dessa centrala hanar.

Jag kan i detta sammanhang inte låta bli att klaga på ett mycket irriterande sätt att rita diagram. Jag avser figur 5.1 (sid. 126) där antalet punkter avviker starkt från det antal som skall finnas. Figuren visar antalet kopulationer avsatt mot hanens vikt, tarslängd resp. stjärtlängd. Enligt tabell 5.1 skall det finnas 133, 138 resp. 128 datapunkter, men det finns bara 80, 103 resp. 87. Orsaken är antagligen att flera hanar i vissa fall har exakt samma kombination av data varför ett okänt antal punkter med okänt läge motsvarar ett okänt antal hanar. Detta gör att diagrammen är värdelösa för den som vill avläsa datapunkterna för egna analyser. Diagrammen ger dessutom en falsk visuell information, förmodligen så att spridningen av värdena förefaller större än den verkliga är. Författarna är tyvärr inte ensamma om att göra sådana diagram. Ibland beror det på inkompetenta diagramritningsprogram i datorerna, men ibland på bristande omtanke om läsaren. Allmän bättring behövs.

Som nämndes ovan spelade stjärtlryns längden ingen roll för parningsframgången. Däremot fick hanar med skadad stjärt (lyrfjädrar eller vita undertäckare) få parningar. Författarna tolkar detta som att ornamentens kondition, om än inte storlek, spelar roll. Men den enklaste förklaringen är nog en annan, nämligen att skadade fjädrar helt enkelt är resultat av förlorade strider. Såväl den låga parningsframgången som att de blivit tilltufsade är således resultat av underlägsen kvalitet.

Lekande arter förekommer inom många djurgreper, även om fåglar och däggdjur dominerar bland studierna i ämnet. Men exempelvis grodor är också kända som lekande djur. Och bland insekter och andra evertebrater finns otaliga arter där hanarna svärmar, ett annat ord för lek. Eftersom denna bok är ett av de första försöken att prägla djurens lekar, arenaspel, svärmningar, etc. som ett särskilt studieområde inom beteendekologin, blir huvudfrågan varför lekar överhuvudtaget uppstår. Författarna utreder flera gånger det självklara, men viktiga och upprepningsvärda, att för att förstå uppkomsten av leken måste man förstå de enskilda individernas selektiva fördelar med att ansamla sig. Därför är kapitlet om intraspecifik variation särskilt intressant. En del arter, t.ex. dovhjort, som likt ornen återkommer ofta i boken, uppvisar parningssystem alltifrån par-revir, via haremsgrupper till lekplatser med hangrupper. Just sådana arter, vare sig det är fråga om olika system inom olika populationer eller variation inom en population beroende på omständigheterna (beståndstäthet, könkvot, ålderssammansättning, födotillgång, m.m.), torde vara särskilt lämpliga för att klarlägga leksystemens uppkomst och selektiva orsaker. Just detta kapitel känns därför en aning magert, men det beror kanske mest på att det är brist på tillräckligt många lämpliga studier för inomartsanalyser.

Jag tycker boken *Leks* är välbalanserad och spännande till sitt innehåll. Den innehåller tillräckligt med artinriktade beskrivningar och tillhörande evolutionära förklaringsförsök för att vara intressant för en bredare publik av ekologer och zoologer (inklusive ornitologer). Men den innehåller också sammanfattningar och resonemang kring olika modeller som gör att den har goda chanser att bli ett viktigt steg i riktning mot att göra lekbeteendena till ett särskilt forskningsfält, oberoende av djurgrupp. Författarna är att gratulera och jag hoppas boken blir läst ur båda de nämnda aspekterna.

SÖREN SVENSSON

Jeff Price, Sam Droege & Amy Price, 1995: **The Summer Atlas of North American Birds**. Academic Press, London. 364 sid. Medlemspris i Naturbokhandeln (inb.): 468 kr.

I denna atlas presenteras fåglarnas utbredning i USA och södra Kanada under häckningstiden på ett nytt sätt. De traditionella fågelatlaserna som utkommit i ett flertal länder grundar sig på totalinventeringar av

alla eller ett urval av rutor av olika storlek. Denna atlas grundar sig i stället på punkttaxeringar.

Bakgrunden är följande. År 1966 startade Chandler Robbins ett program för övervakning av den häckande fågelfaunan i Nordamerika. Robbins var chef på en avdelning vid Patuxent Wildlife Research Center i Maryland, en institution inom Bureau of Sport Fisheries and Wildlife. Det program som han skapade och länge ledde pågår fortfarande och har vuxit till det i dag viktigaste instrumentet för övervakningen av landfåglarna i Nordamerika. Det går under namnet The Breeding Bird Survey. Metoden är lik den inom vårt svenska punkttaxeringsprogram, men skiljer sig i följande tre avseenden: (1) Rutten består av 50 stopp om vardera 3 minuter, spridda med 800 m avstånd från varandra längs en 40 km lång rutt; (2) Rutten går längs vägar och mellan stoppen kör man bil, samt (3) Startpunkt och riktning bestäms slumpmässigt inom block om en grads latitud och longitud, inventeraren kan bara välja block.

Under de tre decennier som gått har ett enormt material samlats in. Det har hittills främst använts för att följa populationsförändringar i tiden. Men tack vare att punktrutterna täcker hela USA och södra Kanada i ett ganska hyfsat nätverk, var det uppenbart att materialet också kunde användas för att visa fåglarnas relativa tätheter över kontinenten. Författarna valde ut de rutter som inventerats minst tre år under sjuårsperioden 1985–1991 för bearbetning. Med hjälp av statistiska utjämningsprogram har man låtit datorn rita konturkartor som visar tätheten i form av antal individer per rutt i en femgradig skala: saknas, färre än 5, 5–20, 20–50 och över 50 individer.

Det har blivit en mycket angenäm bok med lättlästa, detaljerade och tydliga kartor, fyra per uppslag. Inga arttexter förekommer, kartorna får tala för sig själva. I bokens inledning beskrivs metodiken vid kartframställningen och man får en bakgrund till hela projektet och tolkningen av materialet. Efter artkartorna kommer ett kapitel som för varje art listar dess biotoper och de tre rutter som uppvisat högst täthet. Det enda kapitel i boken som är analyserande är det sista som handlar om fågelskyddsproblem och populationstrender. Här går man igenom fågelgrupper med olika ekologier, våtmarksfåglar, fågelbordsarter, tropikflyttare, etc. Här finns en tabell som visar den numerära förändringen för varje art, dels i det längre perspektivet 1966 till 1993, dels i det kortare, men mest aktuella, 1984–1993.

Det är viktigt att inse hur inventeringsmetodiken (punkttaxeringarna) fungerar när man skall tolka

kartorna. För det första får man med en mycket varierande andel av individerna för olika arter. En del arter är lever dolt och är tysta, andra är rörliga och ljudliga. Av de förstnämnda får man, under tre minuter vid en punkt, med bara en ringa andel ens inom de närmaste metrarna, medan av de senare man kanske får med nästan alla ut till ett ganska stort avstånd. Glest förekommande arter av den förstnämnda typen kommer givetvis att missas över stora områden. Låt oss se hur bilden blir för en fiktiv art som låter sig registreras hyfsat inom 55 m från punkten, dvs inom en hektar kring varje punkt. En rutt med 50 punkter täcker således för denna art 50 hektar. Jag har inte kunnat hitta någon siffra på hur många rutter som utnyttjats för kartorna, men däremot anges att 3500 rutter har inventerats åtminstone någon gång under alla år. Samtliga rutter täcker således tillsammans 175.000 ha eller 1750 kvkm. Det område som kartlagts, USA och södra Kanada, täcker en yta på ca 10.000.000 kvkm. De rutter som använts för kartorna kan för vår fiktiva art således inte täcka mer än någon tiondels promille av den totala arealen. Det är alltså en mycket stor skillnad mellan att kartlägga fåglarnas utbredning på detta sätt och med traditionell atlasteknik, där man ganska noga går igenom en ruta flera gånger under en eller flera säsonger och medvetet letar efter de arter man ännu inte registrerat.

Det är också viktigt att hålla i minnet att praktiskt taget alla punkter ligger på vägar, om än oftast smärre sådana. Och vägar går inte genom ett representativt genomsnitt av landskapet. Det finns exempelvis oftast mera bebyggelse och odling längs vägar än där det inte finns några vägar. Vägar dras vanligen inte genom sumpmarker om de kan dras på högre belägen mark.

Det sagda innebär att kartorna i boken har sitt stora värde i att visa just de relativa tätheterna, men bara inom de gränser som har någorlunda hög täthet och bara för arter som är någorlunda lätta att upptäcka och registrera. Utanför dessa gränser finns stora olikheter med utbredningskartor i fälthandböcker och andra handböcker.

Slutomdömet om kartorna blir därför att det är tveksamt om punkttaxeringar är lämpliga att använda till utbredningskartor. Egentligen borde de sanna utbredningskartorna ha legat i botten i någon svag färgton och sedan de kvantitativa kartorna från punkt-taxeringarna i annan färg ovanpå. Men hur som helst är boken ett spännande bidrag till kartläggningen av fågelfaunan. Jag tror att punkt-taxeringarnas största värde som underlag för kartor kommer att ligga i möjligheterna att jämföra kartor från olika perioder,

t.ex. olika decennier. Denna bok skulle ha varit ännu värdefullare om man för varje art haft två eller tre kartor, en för varje hälft eller tredjedel av de nästan trettio år som inventeringsprogrammet täcker. Det får bli önskemålet vid en eventuell ny upplaga om tio år!

SÖREN SVENSSON

Alan Kemp, 1995: **The Hornbills**. Oxford Univ. Press. Illustrerad av Martin Woodcock. 302 sid. Medlemspris i Naturbokhandeln: 473 kr.

Tony D. Williams, 1995: **The Penguins**. Oxford Univ. Press. Illustrerad av J. N. Davies och John Busby. 295 sid. Medlemspris i Naturbokhandeln: 414 kr.

Dessa två böcker ingår i en ny serie fågelböcker från Oxford University Press, Bird Families of the World. C. M. Perrins är huvudredaktör för serien och i redaktionen ingår W. J. Bock och J. Kikkawa. Tanken är att varje volym i serien skall omfatta en fågelfamilj eller en grupp av nära besläktade familjer. Redan första volymen är ett exempel på det sistnämnda. Den behandlar en ordning, nämligen näshornsfåglar (Bucerotiformes), med två familjer, marknäshornsfåglar eller hornkorpar (Bucorvidae) med två arter samt de vanliga näshornsfågarna (Bucerotidae) med 52 arter i åtta släkten. Pingvinvolymen behandlar en enda familj som samtidigt är en ordning utan andra familjer.

Målgruppen för serien bland ornitologerna är rätt tydlig. Det är fråga om den något läskunnige och läs villige amatören som kommit över den värsta skådaryran tillsammans med bilderboken samt fackmannen som utan orimlig ansträngning vill behålla bredden i fågelkunnandet parallellt med den smal-spåriga specialiseringen inom sitt gebit.

Varje volym består av tre avdelningar. Den första avdelningen behandlar gruppen översiktligt ur en rad olika aspekter: utbredning och utvecklingshistoria, populationsdynamik och demografi, beteenden, läten och flyttningar, fysiologi och föda samt hot och skyddsbehov. Det ingår såväl tabeller och diagram som teckningar av fåglar, det senare särskilt för att illustrera beteenden. Den andra avdelningen består av färgplanscher där samtliga arter avbildas i dräkter för olika åldrar och kön. Den tredje avdelningen, som är ungefär lika omfattande som den första, är en artvis genomgång med traditionella underrubriker för beskrivning, fältkaraktärer, utbredning och bio-

top, föda, beteende samt häckningsbiologi. Varje art har en utbredningskarta i stort format.

Denna nya bokserie är tämligen unik genom att den sammanfattar kunskanden om familjer av fåglar med en ambition som man inte riktigt mött tidigare. Visserligen finns det åtskilliga böcker om fågelfamiljer, särskilt stora praktverk, som dock främst bygger på olika konstnärers bildmaterial. Rovfåglar och andfåglar har genom åren fått flera volymer av olika slag, både praktverk och mera informationsrika böcker. Leslie Browns *Birds of Prey, their biology and ecology* (Hamlyn, London 1976) och senare Ian Newtons *Population Ecology of Raptors* (Poyser, Berkhamsted 1979) gav på olika sätt och på olika populariseringsnivå sammanfattande översikter av biologin hos en fågelfamilj, men i ingendera fallet någon behandling av alla arter. Den första delen i de nya volymerna liknar ganska mycket Newtons bok. Jag tycker därmed personligen att man valt en lagom populariseringsnivå, även om många säkert kommer att tycka att denna del är tung och faktaspäckad. Jag hade gärna sett denna del ta upp mera av volymerna, eftersom det är den som kan förnya och fördjupa ett fågelintresse. Artgenomgångarna är katalogvara, utförligare än det som kommer i *Handbook of the Birds of the World*, men ganska likartade. Det är väl framför allt detta bokverk man ser som huvudkonkurrent till den nya familjeserien.

Framgången kommer mycket att bero på om man kan hålla en någorlunda rimlig utgivningstakt med bibehållen kvalitet. Lovande är i varje fall att tredje volymen, om storfothöns eller megapoder, också utkommit när detta läses.

SÖREN SVENSSON

P. M. Walsh, D. J. Halley, M. P. Harris, A. del Nevo, I. M. W. Sim & M. L. Tasker, 1995: **Seabird monitoring handbook for Britain and Ireland**. Joint Nature Conservation Committee, Royal Society for the Protection of Birds, Institute of Terrestrial Ecology, and Seabird Group, Peterborough. Ca. 170 sid. inkl. blanketter för inventeringsresultat; lösblad i A4-pärm. ISBN 1-873701-73X. Kan beställas från Natural History Book Service Ltd, 2-3 Wills Rd, Totnes, Devon, TQ9 5XN, UK. Pris: £44.50+£6 p&p, förskott eller kreditkort.

Detta är en handbok med detaljerade metodbeskrivningar om hur man inventerar sjöfåglar för att kart-

lägga deras utbredning, bestämma koloniers storlek samt registrera beståndsförändringar och häckningsframgång. Boken riktar sig till fältarbetare av olika slag och tyngdpunkten är nästan helt på det praktiska. Det finns mycket litet av vetenskapliga diskussioner om de olika metoderna. I de fall som olika metoder beskrivs för samma typ av inventering så är det oftast med tanke på att de praktiska förutsättningarna kan variera, man kan ha olika gott om tid eller olika mycket pengar att satsa.

Metoderna är naturligtvis anpassade till de projekt och behov i övrigt som finns längs Storbritanniens och Irlands kuster, bl.a. JNCC/Seabird Group's Seabird Colony Register eller RSPB's databas för tärnor. Men åtskilligt kan appliceras även på svenska förhållanden trots att vi inte har lika många sjöfågelkolonier eller kolonihäckande arter. Av flickarna i pärmerna är de för stormfågel, lira, sula, toppskarv, tretåms och lunnefågel av ringa intresse i Sverige. De för storskarv, labb, måsar, tärnor, sillgrissla, tordmule och tobisgrissla kan däremot vara av svenskt intresse.

Det visar sig emellertid vid genomläsning att förhållandena hos oss är så pass annorlunda att rekommendationerna i flera fall inte kan användas direkt. Ett exempel är inventering av labb, där man skall gå längs linjer med 500 m lucka och stanna var 200-300 m för avspaning. På de brittiska öarna häckar labbarna nämligen på myr- och hedområden, ofta kolonivis, inte som hos oss i enstaka vitt spridda par på skärgårdsöar. Däremot kan vi överflytta rekommendationen för inventering av fjälllabbar.

Terrängförhållandena generellt är ganska annorlunda. Kring de brittiska öarna är höga, svårtillgängliga klippkuster ett stort problem, medan hos oss det är de vidsträckta skärgårdarna med otaliga öar som är ett problem. Har man de olika förutsättningarna och svårigheterna i fokus när man studerar de olika metoderna bör det inte vara svårt att ta till vara det som är direkt användbart och anpassa resten. Det stora antalet blanketter för att fylla i resultat från såväl beståndsuppskattningar som registrering av ungprouktion är värdefulla som mallar och kan lätt anpassas efter särskilda behov.

Det skulle vara mycket värdefullt att få en liknande handbok för sjöfågelbevakning i Östersjön. Ett lämpligt samarbetsprojekt mellan de ornitologiska föreningarna i alla Östersjöstater?

SÖREN SVENSSON

G.M. Tucker, S.M. Davies & R.J. Fuller (editors), 1994: **The ecology and conservation of lapwings *Vanellus vanellus***. U.K. Nature Conservation No.9. 66 sid., A4. Joint Nature Conservation Committee. GBP 15.80 (+ 5 för porto och exp.)

De brittiska ornitologerna har på ett helt annat sätt än de svenska lyckats få till stånd ett samarbete med sin motsvarighet till naturvårdsverket, Joint Nature Conservation Committee (NCC), ett samarbetsorgan mellan English Nature, the Countryside Council for Wales och Scottish Natural Heritage. Ett lysande exempel är ett nyligen utkommet 250 sidor tjockt specialhäfte av *Ibis* om fågelskydd och fågelskyddsforskning, men NCC har också givit ut, eller bekostat utgivningen av, ett antal publikationer från skilda fält inom naturvården.

Den rubricerade skriften är resultatet av en "workshop", dvs ett smärre symposium, som British Trust for Ornithology (BTO) arrangerade i januari 1990 om tofsvipans situation i jordbrukslandskapet. Tofsvipans relativt sentida expansion möjliggjordes av jordbrukets genomgripande omvandling, som öppnade nya, stora häckningsarealer. Men under de senaste cirka 30 åren har tofsvipan i Storbritannien, liksom på de flesta håll i Europa, minskat kraftigt. Eftersom merparten av alla tofsvipor häckar i jordbrukslandskapet, är det rimligt att söka anledningen till denna minskning i de förändringar som skett inom jordbruket under samma tid. För en sådan tolkning talar exempelvis att det skedde en halvering av tofsvipebeståndet i Storbritannien perioden 1978–88, en period som sammanfaller med synnerligen omfattande förändringar inom jordbruket (men också med en serie kalla vintrar) samt att arten försvunnit från stora delar av sydvästra Wales och södra England, där dessa förändringar haft störst omfattning. Studier i flera länder har visat att produktionen av flygga ungar är för låg för att upprätthålla det lokala beståndet.

Den första halvan av publikationen upptas av en översikt över tofsvipebeståndens utveckling, med tonvikt på England, Wales och Skottland, medan den andra halvan består av sammanfattningar av de föredrag som hölls under konferensen (samt två andra bidrag, som betraktats som värdefulla för vår kännedom om tofsvipan i jordbrukslandskapet, varav det ena är en sammanfattning av Åke Bergs avhandling vid Sveriges Lantbruksuniversitet om tofsvipan och storspoven).

Den inledande 33 sidor långa översikten syftar till att: Undersöka tofsvipans långsiktiga rumsliga och tidsmässiga beståndstrender i Västeuropa; identifie-

ra de jordbruksmetoder, som påverkar häckningsframgång och adult överlevnad; klarlägga de faktorer som bestämmer populationsnivåerna och orsakat de iakttagna förändringarna i utbredning och beståndstäthet; att identifiera områden som kräver ytterligare forskning; samt att föreslå praktiska åtgärder för att skydda tofsvipor. Även om publikationen har en mycket stark tonvikt på brittiska förhållanden och jordbruksmetoderna varierar en del inom tofsvipans västeuropeiska utbredningsområde, finns här mängder av information att hämta för den som är intresserad av hur moderna brukningsmetoder påverkar tofsvipan.

Tofsvipan föredrar att placera boet på mark med kort eller ingen vegetation. Övergången från vårsått till höstsått vete, där vi haft en motsvarande utveckling i vårt land, har därför haft en mycket negativ inverkan genom att grödan på våren hunnit växa sig alltför hög för att passa tofsvipan. En annan negativ faktor är försvinnandet av permanent gräsmark i nära anslutning till åkermarken (där bona helst läggs) och där ungarna senare kan proviantera. I enlighet med det sagda visar studier att tofsvipan klart föredrar vårsådda grödor och att dessa utnyttjas för häckning cirka fyra gånger så ofta om de direkt gränsar till gräsmark som om de gränsar mot odlade grödor. Åke Berg visade att kläckbarheten är bäst på nysådda åkrar och sämst på osådda – dock främst p.g.a. den följande markbearbetningen.

Hur bra gräsmark är som häckningsbiotop bestäms av dess karaktär. Gräsmark betad av kor är bättre än sådan som betas av får, eftersom fåren betar ner gräset hårdare och jämnare och därmed exponerar bona mera för predatorer. Å andra sidan är extensiva, ogödslade fårbetesmarker av den typ man finner i nordöstra England och Skottland gynnsamma som häckningsbiotop. Vall för ensilage blir på grund av riklig gödsling alltför tät för att kunna utnyttjas av tofsvipan.

Naturligtvis kan förändringar i grödor och brukningsmetoder också tänkas påverka tofsvipornas överlevnad utanför häckningstiden, t.ex. deras möjligheter att klara övervintringen. Det förefaller dock inte finnas några studier som visar förändringar i gamla fåglars överlevnad under senare decennier. Det faktum att unproduktionen i flera områden visats inte nå upp i erforderliga 0,8–1,0 flygg unge per par och år pekar nog trots allt mot att man bör koncentrera uppmärksamheten mot faktorer som påverkar häckningsutfallet.

Ur det refererade häftet kan många praktiska lärdomar dras om hur tofsvipebestånden i jordbrukslandskapet kan behållas och/eller fås att öka, men

författarna pekar också ut områden, där lokala ornitologer med enkla medel skulle kunna samla in intressant information, t.ex. om i vilka grödor bona ligger och var häckningarna lyckas, i vilka habitat de gamla fåglarna provianterar under ruvningstiden respektive var fåglarna provianterar sedan ungarna kläckts samt vilka element i jordbrukslandskapet de undviker.

HANS KÄLLANDER

Jonathan Weiner, 1994: **The Beak of the Finch: Evolution in real time.** Jonathan Cape Ltd. £8.99 (paperback). 332 sid. ISBN 009 946871 9.

När Charles Darwin besökte Galapagosöarna i september 1836 under sin berömda resa med fartyget Beagle samlade han bl. a. in 31 små finkar på öarna. Han fäste dock inget större avseende vid dessa oansenliga fåglar utan skinnlade dem och förvarade dem tillsammans under gemensam etikett "Galapagos". Men Galapagosöarna består av många öar och Darwin kunde inte tänka sig att dessa små finkar skulle komma att spela en viktig roll för den revolutionerande teori han senare skulle utforma (Det finns ju mycket annat att se och förundras över vid ett besök på Galapagosöarna). Väl hemma i England efter den femåriga resan kunde ornitologen John Gould ta itu med Darwins insamlade material. Efter att noga ha studerat skinnen, kompletterade med ytterligare finkar insamlade av Beagles kapten Robert Fitzroy, som varit mera noga med att notera på vilken ö de olika finkarna insamlats, kunde Gould konstatera att finksamlingen utgjordes av 9 olika arter! Den största skillnaden mellan arterna var näbbens olika utformning. När detta kom till Darwins kännedom blev han mer intresserad och insåg vilken betydelse dessa små oansenliga fåglar kunde ha när han så småningom tänkte presentera sin teori om naturligt urval och evolution.

Det var dock inte förrän mot slutet av 1930-talet som David Lack besökte Galapagos och gav den första riktiga tolkningen av finkarnas troliga evolution på öarna. Totalt finns det 13 arter och av dem är de sex så kallade "markfinkarna" de mest kända och välstuderade. Dessa arter förekommer i olika kombinationer på de olika öarna - oftast två eller tre arter tillsammans på en ö. Där de samexisterar skiljer deras näbbstorlek tydligt mellan arterna, men där en av arterna förekommer ensam är näbben intermediär. Näbben är en finks överlevnadsverktyg. Markfinkarna äter huvudsakligen kaktusfrön och med näbben kan de knäcka och bearbeta dessa frön. Är

det gott om stora och hårda frön är det effektivare att ha en relativt tjock näbb, men är fröna mindre och mjukare i skalet lönar det sig bättre med en lite mindre näbb. Dels kan en fågel hantera och konsumera frön snabbare med en mindre näbb i en miljö med små frön och dessutom kan fågeln klara sig på lite mindre föda totalt sett, eftersom den i sin helhet också är lite mindre och energisnålare än en tjocknäbbad fink (En tjock näbb leder till kraftigare muskler och större kropp som utgör näbbens "uppbyggnad").

Peter och Rosemary Grant inledde 1973 en noggrann studie av de sex markfinkarnas biologi. Det är tack vare dessa undersökningar som vi nu har en mycket detaljerad bild av de selektionsprocesser som verkar bland dessa finkar - en häpnadsväckande dynamik som kanske inte ens Darwin kunnat föreställa sig. Makarna Grant är fortfarande på Galapagos flera månader varje år och deras studier fortsätter att generera spännande och oväntade resultat. Den här boken handlar om Peter, Rosemary och deras studenters forskning om darwinfinkarna. Boken är populärt skriven och stundtals glömmer man att man läser en bok som förmedlar en massa fakta. Det är mer som att läsa en thriller, fast hjältarna är ornitologer! Makarna Grant och deras medhjälpare har följt finkarna speciellt noggrant på den lilla ön Daphne major. Här kan de fånga, mäta och ringmärka alla (!) individer och därmed följa exakt vad som händer mellan säsongerna. Och mycket händer hela tiden. Evolutionen är en ständigt pågående process och på Daphne major kan paret Grant mäta styrkan av det naturliga urvalet. Till att börja med uppfann de en specialjord tång med vilken kaktusfrönas hårdhet kunde mätas. Detta ger unika uppgifter om födan som finkarna konkurrerar om. Säongen 1977 drabbades Galapagos av en ihållande torka. Kaktusarna hade satt frön året innan och p.g.a. torkan satte de inga frön 1977. Finkarna, ca. 1200 ex. i början av torrperioden, fick hålla tillgodo med vad som fanns kvar efter förra frösättningen. Till en början levde de på framförallt små och lättknäckta frön, men dessa blev färre och färre ju längre torkan led och kvar blev stora och hårda kaktusfrön. Finkarna häckade inte alls det här året - de hade fullt upp med att försöka överleva. Flokken, på ursprungligen 1200 ex., minskade stadigt och tillslut var bara 180 finkar kvar i livet, en reduktion med ca. 85%! Men vilka överlevde? Det finns alltid en variation kring ett medelvärde hos morfologiska karaktärer. Så också hos finkarnas näbbdimensioner. Ju längre torkan led på Daphne major, desto svårare blev de kvarvarande fröna att knäcka. Bland finkarna fanns det ett antal med lite

tjockare och starkare näbbar än övriga och dessa lyckades bäst med att knäcka de hårda fröna. Och det var dessa finkar som överlevde. Näbbformen hos fåglar är en karaktär som går i arv, dvs. föräldrar med tjocka näbbar tenderar att få ungar med tjockare näbbar än föräldrar med smala näbbar. När regnen återkom i slutet av året blommade kaktusarna åter och finkarna gick till häckning. Men när ön återigen befolkades av finkar var det en population med i genomsnitt tjockare näbbar i jämförelse med medelvärdet innan torkan. Det hade skett en evolution.

Grants studie visar hur viktigt det är med undersökningar över flera säsonger, helst flera decennier. Ibland leder havsströmmarna varmt havsvatten till området runt Galapagos (som normalt är relativt kallt) - en så kallad El Niño. Detta påverkar klimatet och öarna får mycket mera regn än normalt. Detta inträffade med besked 1983 då öarna upplevde den kraftigaste El Niño under 1900-talet. Och nu svängde pendeln tillbaka på Daphne major. Nu blev det istället finkar med lite tunnare näbbar som överlevde bäst. Selektionen drev den genomsnittliga näbb-tjockleken tillbaka mot värden före den svåra torkan 1977. Dessutom verkade hybrider mellan två av finkarterna klara sig bättre än sina respektive föräldrararter! Detta strider ju mot den gängse uppfattningen om hybriders överlevnadschanser. Med vad som hände under 1980-talet och fortfarande händer som utgångspunkt har paret Grant spekulerat om eventuella artsammanslagningar och artbildning bland finkarna. För närvarande räknar man med 13 arter darwinfinkar på Galapagos, men artbildningen är en pågående dynamisk process. Framtida ornitologer kanske kommer att prata om de 10 eller kanske de 15 arterna darwinfinkar? Det är lite av en paradox att dessa oansenliga finkar så pregnant har påvisat det naturliga urvalets princip, särskilt som Darwin själv och hans samtid snarare betraktade dessa finkar som ett problem för evolutionsteorin.

Den här boken förmedlar även en massa ytterligare information om evolution hos andra organismer än darwinfinkarna och om forskare som försöker studera den. Flera av dessa har en gång varit doktorander inom finkprojektet på Galapagos. Darwin såg inte evolutionen medan den pågick, men han förstod att den hade inträffat och han insåg även vilken process som driver evolutionen - det naturliga urvalet. Sedan Darwin är det kanske framförallt ornitologer som bidragit till den evolutionära biologins framväxt. Och det är tillfredsställande att konstatera att det fortfarande är tack vare ornitologers idoga fältarbete som vår förståelse om evolutionsprocesserna ständigt ökar. "The beak of the finch" kan

varmt rekommenderas både som kunskapskälla och som ren nöjesläsning.

ANDERS HEDENSTRÖM

Hartwig Prange (red.), 1995: **Crane Research and Protection in Europe**. Martin Luther-Universität, Halle-Wittenberg. 580 sid. Finns på SOF:s bibliotek.

Den europeiska tranarbetsgruppens första kongress, "work-shop", hade hållits i Ungern 1985. Dess proceedings inflöt som engelskspråkiga artiklar i den ungerska ornitologiska tidskriften *Aquila*, årg. 93-94, tryckår 1986-87. Kongressen nummer 2 hölls i Tallinn i september 1989 i samarbete med dåvarande Sovjetunionens traneforskningsgrupp. Till dess hade ledaren för den europeiska tranarbetsgruppen varit dr Joost A. van der Ven från Nederländerna. Han hade med mild effektivitet dragit igång organisationen efter en europeisk rundabordsöversenskommelse vid världskongressen i Indien 1983 och skaffade fram våra första färgringar för tranor. I samband med mötet i Tallinn meddelade dr van der Ven, att han måste träda tillbaka som ledare på grund av förestående ambassadtjänst utanför Europa.

Han efterträddes av Tysklands sedan flera årtionden främste traneforskare, professorn i veterinärmedicin Hartwig Prange. Under den i Europa och övriga världen politiskt kaotiska tid, då Prange hade att samla ihop de olika kongressbidragen från föredragshållare på norra halvklotet och lät översätta ryska och kinesiska föredrag till engelska, hade den energiska naturvårdsorganisationen ADENEX i Extremadura i sydvästra Spanien organiserat en kongress rörande våra tranors ekologi, existensvillkor och skyddsbehov. Den hölls i Orellana la Vieja och har tidigare omtalats av Göran Lundin, som bevisade både denna och mötet i Tallinn 1989. Prange önskade slå samman allt vetande från båda kongresserna i en gemensam volym, omfattande allt nyinkommet material från gamla världen på norra halvklotet.

Resultatet har blivit mäktigt, med skiftande skrifter från 23 olika länder i Europa, Afrika och Asien, alla publicerade på engelska. Sammanlagt fyller de 580 A4-sidor. Som helhet rör sig skrifterna om tranors förekomst, existensvillkor och skyddsbehov i olika länder, särskilt påverkan av mänskligt framåtskridande. Tranors flyttning genom och rastvanor i olika länder ges stort utrymme.

Principer för färgmärkning och finländska ornito-

logers avancerade arbete med att förse tranor med radiosändare skildras översiktligt. Till den energiske, ibland kanske något stressade ringmärkaren rikta ånyo uppmeningen: när märkningen är klar, *kontrollera koden* eller numret *1000 gånger*, innan fågeln släpps loss!

Prov på tranforskaren Juhani Rinnes beskrivning av framgångar med satellitsändare som arbetsinstrument: "... på sjätte dagen hade tranan Karpalo från trakten av Vaasa förflyttat sig 165 mil med 8700 vingslag" och nått till 10–20 km norr om Hortobágy i Ungern. 1992 fann finska forskare i Ungern femton tranor, som hade märkts i Finland.

För den aktive tranforskaren är denna volym en mångsidig, vittfattande referensbok rörande olika länders tranarbetsgruppers samlade nuvarande arbetsresultat.

Det ger intryck, när man läser, att ryska forskare genom flygburna linjetaxeringar utmed 3900 mil av det västsibiriska låglandet uppskattat sommarens population där till 34.000 exemplar av *Grus grus*. I den individtätaste zonen säges det innebära i snitt 140 tranor per kvadratmil. I Västryskland har man kartlagt 600 rast- och nattplatser, som frekventeras om hösten, av vilka omkring 20 brukar hysa mer än 1000 rastande tranor.

Från våra närmaste grannländer noteras omkring 5000 par i Finland ("18–20.000 ex"), minst 350 par i Estland och 160–180 par i Moskva-regionen. Polen har 1680–1820 par. I Tyskland anses populationen fördubblad under senaste tio år till c. 1800 par. (Sistnämnda sifferuppgift dock lämnad av C. A. von Treuenfels i ICFs BUGLE 1995/2.) Nu har något par t.o.m. häckat i Normandie i nordvästra Frankrike.

En svensk ornitolog, som har glädjen att få uppleva eleganta jungfrutranor, när dessa efter långresa (från Ukraina?) rastar på Cypern före 40-milaflykten över Medelhavet till Egypten, frågar sig gärna, varifrån dessa tranor kommit. Han kan finna 27 sidor om "Demoiselle Cranes" i Pranges proceedings och kartor, som visar artens häckning ända ute på halvön Krim, även kartor över flyttningsrörelser både i europeiska Ryssland och i Asien. Antalet av denna art i Ukraina beräknas till runt 100 par efter en period av tillbakagång av arten. Den är en stäppfågel och uppfattar nutida odlingslandskap som stäpp, där i

många fall boet kan förstöras av jordbruksredskap. Numera är ingen häckning känd från Europa väster om Ukraina. Men hela antalet i f.d. Sovjetunionen beräknas till omkring 80.000 häckande par (ny uppgift, sid. 282). När en författare skriver, att jungfrutranan "om hösten *föredrar* att flytta om natten", frågar man sig, om det inte i verkligheten är så, att jungfrutranan har samma flyttningsekologi och flyttningstrategi som vår trana. Vid rasten på Cypern förefaller det så, d.v.s. att de vill starta flyttningsetappen för långflyttning i termikväder men inte tvekar att flyga om natten, om så erfordras för att hinna fram till långflyttningens etappmål. Detta antagande motsäges förvisso inte av att A. Kydryaliyev på sidan 300 i samma proceedings talar om att jungfrutranan har vanan att skruva sig allt högre och högre på stigande luftströmmar.

Ihärdiga försök att genom skapande av genbank rädda hotade tranarter skildras av fjorton ryska forskare på sammanlagt 25 A4-sidor. De berättar om erfarenhet och svårighet att rädda vissa arter genom artificiell ruvning och uppfödning, bl.a. efter inseminering. Man har försökt skaffa en genbank på forskningsstationen i Okareservatet ett trettiotal mil öster om Moskva. Detta är en verksamhet, som drives parallellt med och i samarbete med motsvarande hos ICF i USA. En femårsplan, 1990–1995, hade gjorts upp för att försöka rädda resten av den sibiriska snötranans västliga population (och därmed dess gener!). Svårigheterna skildras som oöverkomliga.

Estlands ledande tranforskare Jüri Keskpaiik berättar, att man dragit igång en forskning om tranans ruggning i Estland 1992–94. Resultatet må avvaktas med spänning. Vi vet så lite om tranans ruggning i Sverige. Ett stort antal av de 80 ingående uppsatserna är försedda med kartskeer, alltifrån Portugals övervintringsområde i sydväst till för oss främmande regioner i centrala och nordöstra Asien, vilket tacknämligt underlättar läsningen.

Kunskapen om tranor har – tack vare eldsjäljar – gått imponerande framåt, sedan larret gick 1938, att endast 14 exemplar existerade av Nordamerikas stora, vita trumpetartrana och ingen ens visste, var den fortplantade sig!

PER OLOF SWANBERG

Nya doktorsavhandlingar *New dissertations*

Redaktör *Editor*: S. Åkesson

Fredrik Widemo, 1995: **Distribution Models and the Evolution of Lekking, with empirical tests on the Ruff, *Philomachus pugnax***. Filosofie doktorsavhandling, Zoologiska Institutionen, Uppsala Universitet. 119 sid. ISBN 91-554-3479-7.

Under ett hårdnande EU-famntag och alltmer klumpad fördelning av makthavare, så kommer Uppsala Universitet lägligt med en avhandling om despotisk fördelningsspolitik och hopklumpandets vinster och kostnader. Med en kryddstark blandning av teoretiska modeller och empiriska test har Fredrik Widemo visat att aktörernas olika förutsättningar att kapa åt sig skapar individuella klumpnings-optima. Hopslagning av resurser är inledningsvis lönsamt för alla, speciellt för topparna i makthierarkin eftersom de kan monopolisera en stor del av den gemensamma kakan, men även för de lågrankade som föredrar smulor framför inget alls. Vid ytterligare klumpning blir konflikterna intensivare och då avtar de högrankades monopol, medan tillgången på smulor för de lågt rankade fortsätter att förbättras ju större och bråkigare huggsexan blir. Sålunda förekommer motstridiga klumpningsoptima beroende på status, resulterande i en organisation som är suboptimal för de flesta. Som EU? Nja, det kanske är bäst att genast avsluta denna tveksamma parallell. För Fredrik Widemos avhandling avhandlar nämligen brushanarnas förehavanden på södra Gotland och inget annat.

På lekar, som hos brushanen, har hanarna frikoppats från hushåll och barnomsorg och söker sig istället till traditionella arenor för att knuffas och kräma sig ("dinkelspel", som det heter på forngotländska).

Direkt konkurrens om parningar alltså, med extrema beteenden och ornament; därav det ena stora intresset för lekande arter under en sexfixerad epok inom beteendekologin. Lekararter har visat att även när fördelen bara kan vara genetisk, så verkar honor

bemöda sig om att jämföra hanarnas skruder, åmanden och flöjtanden innan dom låter sig befruktas. Det vet vi nu. Det visste vi inte förut.

Det andra stora intresset för leksystem avser deras uppkomst. Först och främst den ekologiska och sociala bakgrunden till hanarnas frigörelse från ung-vård och från försvar av födorevir eller bopplats. Att ungmattningen ej är begränsande (som hos de borymmande brushanarna), samt att resurserna ej är monopoliserbara, är generella förklaringar som verkar hållbara men inte testats särskilt väl. En annan central fråga är varför många (dock ej alla) arters sålunda förlupna hanar väljer att spela i täta grupper på traditionella arenor. Det är detta fenomen som Fredrik har koncentrerat sig på. Med en flock medarbetare har han studerat ett flertal brushanelekar vid Faludden på Gotlands sydspets. Imponerande data på såväl individers som olikstora lekars framgång i kampen om honbesök och parningar har möjliggjort unika test av teorier för lekevolution.

I den första uppsatsen behandlas den platstrohet som brushanar och många andra lekarter visar. Av 36 territoriella hanar under 1990–1993 som återsågs minst en säsong, så återvände 32 (89%) till samma lek, vilket är en hög siffra. Emellertid, om man i nämnaren tar med de ytterligare 70 hanar som inte återsågs ett andra år, så blir siffran lägre, runt 60% om man först dragit bort den årliga mortaliteten (48% enligt BWP). Dessutom är inte de så kallade marginal- eller satellithanarna medräknade, så brushanarnas sammantagna ortstrohet är kanske trots allt inte så stor. Hursomhelst, dom som återsågs i Fredriks tubkikare kom ganska mangrant tillbaka till samma lek. Varför? De mest framgångsrika hanarna verkar också mest benägna att återvända: hanar som återvände påföljande säsong hade i genomsnitt haft högre parningsframgång och varit mer dominant under sitt första år än de som aldrig observerades igen. Dessutom ökade framgången (eller snarare parningsrankningen; se nedan) från första säsongen

till andra. Fredrik tolkar detta som att det finns fördelar med att återvända till en känd hackordning, stora nog för att även de lägst rankade hanarna skall ha större chans till karriär på sin egen lek än om dom försökte bråka sig in på en ny.

En sak jag inte förstår är varför inte parningsframgången direkt jämfördes mellan återvändare och försvinnare, och mellan lekbytare och icke lekbytare. Stickprovet hade ju blivit större och resultatet mer förståeligt. En evolutionärt skolad brushane som överväger lekbyte borde väl beakta sin realiserade parningsframgång snarare än bara relativt några få grannar. Även på andra håll i avhandlingen undrade jag över omvandlingen till "success rank" istället för att använda parningarna rakt av. Ett annat litet gnäll är att Fredrik här definierar den starka lekroheten, dvs själva frågeställningen, med de 90% av de återvändande hanarna som var lektrogna (32 av 36), men sedan jämför mellan 21 återvändande hanar och 21 hanar som inte kom tillbaka alls. Han testar alltså snarare den övergripande, och lägre, ortstroheten (se ovan). Helst skulle man ju vilja veta hur det gick för de hanar som bytte lek mellan år, men då behövs det förstås fler än fyra stycken. Det skulle också vara intressant att leta efter generella skillnader mellan nykomlingar och återvändare på lekar – på något sätt borde ju kostnaden med lekbyte då krypa fram. Och var det till exempel färre slagsmål mellan fjolårsgrannar än mellan främlingar? Men det är smådetaljer; att det kostar på att byta socialt sammanhang låter rimligt, det vet alla som prövat på.

I den andra uppsatsen studeras variationen i lekstorlek. Lekstorlek hos brushane är ett dynamiskt mått, dels eftersom de "bofasta" revirhållarna inte alltid är på plats och dels för att det finns ytterligare två klasser av hanar som rör sig mellan lekar; domnanta men icke bofasta "marginalare", samt "satelliter" (subdominanta, oftast ljuskragade hanar som accepteras som lakejer åt de domnanta hanarna och har en liten men uppenbarligen tillräcklig chans till kopulation i tumulet runt chefen). De olika typerna av hanar, samt alla honor, räknades under ett par timmar var tredje dag vid 13 lekar (varierande mellan en och tio bofasta hanar). Det spännade resultatet var att medelantalet honor och även antalet kopulationer *per dominant hane* ökade med ökande lekstorlek. Ett direkt selektionstryck för klumpning kan tyckas, och det verkar som om honor aktivt söker sig till större lekar (istället för en passiv, s k idealt fri fördelning av hanar i relation till hontillgång). Första frågan om varför hanarna alls spelar i grupp är därmed med råge besvarad, och den nya frågan blir

istället varför de inte klumpar ihop sig till ännu större lekar.

Den tredje uppsatsen besvarar delvis frågan. Först data som visar att lekarnas placering och storlek stämmer med teorin om s k hot-spots; brushonorna lägger helst sina bon i lite högre gräs och där fanns ett positivt samband mellan lekarnas hontrafik och snithöjden på det omgivande gräset. Även i frånvaro av en aktiv honlig preferens för stora lekar så finns alltså ekologiskt bestämd variation i tillgången på honor mellan de olika lekarna. Men om nu hanarna fördelar sig efter denna förväntade hontrafik så borde ju det stabila slutresultatet vara att framgången per capita är lika för alla lekstorlekar (s k idealt fri fördelning), annars måste det ju löna sig för vissa hanar att flytta till en större lek.

Fredrik och hans medarbetare tar här en spelteoretisk modell till sin hjälp för att belysa nästa viktiga faktor. Den skeva fördelningen av parningar inom lekar är väl dokumenterad, och det är möjligt att hanar har ett hum om sin status relativt övriga hanar. Fem hantyper med olika ranking fick (med datorns hjälp) fördela sig på tio lekar med olika antal honor, om och om igen tills en stabil fördelning nåddes, dvs när ingen vinner på att flytta. Det visade sig att de bästa hanarna samlades på lekarna med störst hontillgång och åtnjöt där den högsta kvoten honor per hane (ökningen av lekstorlek med hontillgång var mindre än linjär). Sålunda erhöll hanarna högre medelframgång på större lekar. Trots det lönar det sig ändå inte för de lågrankade hanarna på de mindre lekarna att flytta till de större lekarna eftersom de skulle hävda sig så dåligt i det sällskapet. Låter bra, och förklarar delvis den högre parningsframgången på större lekar.

Sedan följer en elegant artikel, publicerad i *Nature*, där en modell förutsäger olika optimala lekstorlekar för individer av olika rang. Modellen baseras på att skevheten i parningsfördelning minskar på större lekar, kanske på grund av det påvisat intensiva bråkandet. Naturligtvis är det de topprankade hanarna som förlorar på detta, och över en viss lekstorlek börjar ansamlingen kosta mer än den smakar. Med svagare ökning av hontillgång som en funktion av lekstorlek kommer detta optimum att förskjutas mot allt mindre lekar. Bland Fredriks brushanelekar avtog skevheten tydligt med lekstorlek medan hontillgången planade ut redan vid 5–6 hanar. Och mycket riktigt; tophanarna på två mellanstora lekar (fem respektive sex hanar) parade sig oftare än sina kollegor på såväl större som mindre lekar. Någon sådan trend fanns inte för de lägst rankade hanarna vars framgång i enlighet med mo-

dellen tycks öka stadigt (ehuru svagt) med ökande lekstorlek. En spännade observation i linje med detta var att de lågrankade hanarna var flitigare än de högrankade i att med uppflog och andra hyss försöka locka ned förbiflygande hanar till leken.

Toppfanar som finner sitt lekoptimum förflockas och överskridas av spolingar, kan och bör ju vid någon kritisk lekstorlek ge sig av och börja om på en mindre lek. Dessa kritiska lekstorlekar, i sin tur givna av balansen mellan minskande monopolisering och ökad hontrafik, kan därför styra den maximala lekstorleken som man normalt finner hos en art. I kapitel fem jämförs data från nio olika lekande arter däggdjur och fåglar och hos samtliga finns en antydning att skevhet i parningsfördelning avtar med lekstorlek. Flertalet är dock inte signifikanta, och ökande parningsframgång med lekstorlek fanns bara dokumenterat för två arter, så något delikat samband mellan utseendet på dessa funktioner och arternas maximala lekstorlekar kunde tyvärr inte fiskas fram. Här kan vi nog vänta oss en spännade fortsättning.

I den sjätte och sista uppsatsen tas med datorsimuleringar (som i uppsats två) ett samlat grepp på de olika faktorer som föreslagits ligga bakom uppkomsten av arenor. Den så kallade "hot-shot" hypotesen bygger på att fotfolket flockas runt de framgångsrika och lever på spillet från dessa (Unckel 1995). Detta ger visserligen upphov till aggregering, men en instabil sådan då hetskotten vinner på att skaka av sig påhänget (eftersom hontrafiken här inte antas variera nämnvärt mellan olika ställen). "Hot-spot" modellen (fördelning i enlighet med habitatskillnader i hontrafik) konstateras att utan stödmekanismer ge för låg grad av klumpning (och ännu lägre om individuell konkurrensförmåga inkluderas, som i uppsats två).

Däremot ger författarnas egen (uppsats fyra) "Skew model" en stark och med naturen överensstämmande grad av klumpning. Alltså, lågrankade hanar söker sig till hotspotsen för där finns hotshotsen (*sic*). Med denna brygd av de två äldre modellerna så är vi framme vid yttersta fronten av lekparningssystemevolutionsforskningen, och vid slutet av en mycket imponerande avhandling som det bara är att gratulera till.

STAFFAN ANDERSSON

Anders Hedenström, 1995: **Ecology of Avian Flight**. Doktorsavhandling. Ekologiska institutionen, Avdelningen för teoretisk ekologi, Lunds Universitet. 210 sidor. ISBN 91-9105-059-0.

This thesis consists of ten papers each of which is concerned with various aspects of avian flight. Workers in Sweden have been in the forefront of the development and testing of models of avian flight. For example, Norberg (1981, *J. Anim Ecol* 50) introduced a way of calculating the costs and benefits of flying at a given speed. If a bird flies a distance D at speed v , then the time to complete the journey is simply D/v . If the bird is bringing food to its young, then it is tempting to conclude that the bird should fly as fast as possible (in order to reduce the journey time). Norberg's insight was that a bird will typically have to repay the energy that it spends on flight, and this will take time. If the bird spends energy at a rate $P(v)$ and can replace energy at a rate g , then the time to replace the energy spent is $P(v)D/gv$. The best speed is the one that minimizes the total time $(D/V)(1+P(v)/g)$. Although Norberg introduced this idea in the context of a parent bird bringing food to its young (in which case D is the round trip distance from the nest to the feeding site and back again), the principle is general and has been used by Alerstam & Lindström (1990) (in Gwinner (ed) *Bird Migration: Physiology and Ecophysiology*) to find the flight speed that minimizes migration time. Anders Hedenström builds upon these foundations to construct various interesting models of avian flight.

The first paper (Hedenström & Alerstam, in press, *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*) gives a general review of the currencies that have been used for assessing flight speed and also establishes some new general results. Several forms of flight, including foraging flight, the transportation of food and migratory flight, are considered. Although the implications for flight speed are stressed, the results are also important for their predictions about foraging behaviour. The paper also considers various factors, including wind, load, altitude and flying in a group, that may influence flight speed. The effect of load is interesting. It is well known that the minimum power speed V_{mp} (the speed at which P is minimized), and the maximum range speed V_{mr} (the speed at which P/v is minimized and hence v/P is maximized) increase with load. It turns out, however, that the flight speed that maximizes the net rate of energetic gain will decrease with load in some circumstances.

The second paper (Liechti, Hedenström & Alerstam 1994, *J. Theor. Biol.* 170) is also concerned

with optimal flight speeds. It deals with how the optimal speed should depend on wind, extending previous work by Pennycuik on head and tail winds to include side winds.

The next two papers (Hedenström & Alerstam unpub., Hedenström unpub.) are concerned with the skylark. The optimal flight speed during song flight is likely to be the minimum power speed V_{mp} , because this will maximize the time that can be spent aloft. During migration two possible optimal speeds have been discussed. One is the maximum range speed V_{mr} . This maximizes the distance that can be flown on a given amount of energy. The other is the minimum time speed V_{mt} . This speed minimizes the total time (flight time plus time feeding at stopover sites). Its derivation is based on Norberg's idea of calculating the time required to replace energy spent – see Alerstam and Lindström 1990 for details. Hedenström & Alerstam estimate that for the skylark $V_{mp}=5.5$ m/s, $V_{mr}=9.9$ m/s and $V_{mt}=11.7$ m/s. The usual flight speed during song flight is not significantly different from V_{mp} , but during migration the flight speed is higher than V_{mr} . The reasons for the high flight speed on migration remain to be explored.

The next paper (Hedenström & Møller 1992, *Proc. R. Soc. Lond.* 247) looks at the ways in which a bird's morphology might be adapted to song flight. Aerodynamic flight theory is used to make predictions about how various aspects of song flight should be related to morphology. The predictions were then tested by comparing eight pairs of passerines. In one member of the pair, the males perform song flights, whereas in the other member of the pair song flight is not performed. Song flight is associated with an increase in wing span, wing area and aspect ratio, which is what would be expected if manoeuvrability and flapping flight performance are the important features of song flight.

The sixth paper (Hedenström 1993, *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* 342) analyses the mode of flight that should be used during migration. Soaring flight requires less energy than flapping flight but is slower. These forms of flight scale with body size in different ways. This means that the best flight mode will depend on body size. Under both the criterion of minimizing energy spent and that of minimizing time it is better for small birds to use flapping flight and for large birds to soar. The critical body mass at which this switch occurs is greater under time minimization than it is under energy minimization.

Papers 7, 8 and 9 (Hedenström & Alerstam 1992, *J. exp. Biol.* 164, Hedenström & Alerstam 1994,

Anim. Behav. 48, Piersma, Hedenström & Brüggermann unpub) are concerned with the climbing phase of a migratory flight. In paper 7, Hedenström & Alerstam assume that during the climb, birds are expending their maximum sustainable power. From this assumption the maximum fuel load can be estimated. Over a broad range of species, there is broad agreement between this estimate and observed fuel loads. Paper 8 develops a model that predicts the climb rate that a bird should use when it is climbing to a height at which it can benefit from a favourable wind. Tests of the model in this paper and in Paper 9 are encouraging, but the agreement is far from complete.

In the final paper (Hedenström 1992, *J. Theor. Biol.* 158), the relationship between flight performance and fuel load is explored. It is shown that various aspects of performance deteriorate as fuel load increases. The results are relevant for an understanding of the costs associated with carrying fat, in that they indicate that fat birds might find it harder to escape from predators.

Overall the thesis is noteworthy not just for developing new models, but for its attempts to test them. It represents a substantial contribution to our understanding of avian flight.

ALASDAIR HOUSTON

Reija Dufva, 1995: **Parasites, reproductive success and health status in birds.** Doktorsavhandling, Zoologiska Institutionen, Uppsala Universitet. ISBN 91-554-3549-1.

Under de senaste 10–15 åren har biologer intresserat sig mycket för parasiternas roll i naturen. Detta är kanske inte så konstigt med tanke på att kanske mer än hälften av alla djurarter som finns idag ägnar sig åt en eller annan form av parasitiskt leverne. Parasiter kan på goda grunder misstänkas påverka sina värdar mer eller mindre negativt. Förutom de direkt negativa effekterna på de parasiterade individerna har man alltmer börjat inse att parasiterna även indirekt kan påverka olika beteendemönster inom arten, framförallt i samband med partnerval. Denna idé framlades första gången i en vid det här laget välkänd artikel från 1982, publicerad av två välkända evolutionsbiologer: William Hamilton och Marlene Zuk. Scenariot är följande: Hos många fågelarter föredrar honorna att para sig och skrida till häckning med de mest bjärt färgade hannarna i populationen, eller med de hannar som har de mest utvecklade

fjäderornamenten (t. ex. de med längst stjärter). Men varför föredrar honorna dessa hannar? Hamiltons och Zuks förklaring är lika enkel som elegant: Endast de hannar som är friska och uppvisar stor motståndskraft mot parasiter eller sjukdomar har råd att utveckla en vacker fjäderdräkt. Genom att välja vackra hannar väljer honorna också friska hannar! Om förmågan att bekämpa parasiterna är delvis ärftlig kommer honorna att få ungar som ärver dessa egenskaper, vilket innebär att dessa nogräknade honor också får ungar med högre överlevnadsvärde. De nogräknade honorna gynnas följaktligen av den naturliga urvalet. Senare förklaringsmodeller har också påvisat andra fördelar för honor som föredrar vackra hannar. Så kan man t.ex. förvänta sig mer direkta fördelar för honorna genom att de minskar risken att bli smittade av sexuellt överförbara sjukdomar om de väljer friska hannar. Vidare kan friska hannar förväntas vara mer effektiva fäder i matningen och den övriga ungomvårdnaden.

Parasiter har givetvis betydelse även utanför själva partnervalprocessen. Det är t. ex. tänkbart att fågelhonor som lider av en högre parasitbelastning får en försämrad energibalans och därmed får svårare att producera ägg eller genomföra ruvningen. Mer nyligen har man diskuterat det omvända scenariot: Honor som lägger många ägg och föräldrar som föder upp en alltför stor kull med ungar kan lättare riskera att drabbas av parasiter eller sjukdomar som en följd av en alltför hög arbetsbelastning. Detta kan bero på att tidsstressade föräldrar utsätter sig för mer stickande och bitande insekter som för över olika blodparasiter till fåglarna. En annan förklaring är att vid en hög energiförbrukningsnivå tvingas föräldrarna delvis skära ner på den energi som normalt allokeras till immunförsvaret, vilket leder till en ökad risk att drabbas av sjukdomar eller parasiter.

Reija Dufvas avhandling behandlar främst parasiternas betydelse för häckningsutfallet samt deras roll i partnervalet. Avhandlingen består av fem uppsatser, varav fyra presenterar resultaten från fältstudier av talgoxpopulationer från Uppland och Gotland. Den femte uppsatsen är en jämförande studie av olika arter, och behandlar sambandet mellan värdarnas immunförsvaret och den sexuella selektionsprocessen.

I de första två uppsatserna presenterar Reija resultaten av sina studier av hönsloppans *Ceratophyllus gallus* betydelse för talgoxarnas häckningsutfall. Genom att kemiskt behandla talgoxbon lyckades hon reducera antalet loppor för vissa häckande par. Dessa pars häckningsframgång jämfördes sedan med den för andra par, vars bon hade normalt antal

hönsloppor. Denna studie genomfördes under fem häckningssäsonger. Intressant nog verkade lopporna ha ganska liten betydelse för häckningsutfallet. Endast under två av de fem säsongerna kunde några effekter iakttagas, då ungar i parasiterade bon vägde mindre och fick kortare tarslängd. Genom att flytta gotländska loppor till Uppland och uppländska loppor till till Gotland, visar Reija också att talgoxarna inte verkar drabbas hårdare om de utsätts för parasiter från en annan population, något som man skulle förvänta sig om fåglarna framförallt hade utvecklat motståndskraft mot de lokala parasiterna.

I den tredje uppsatsen undersöker Reija effekterna av blodparasiter på häckningsutfallet. Hon visar att talgoxhonor som är drabbade av *Trypanosoma*-parasiter värper ägg av mindre storlek, kläcker ut en lägre andel av äggen och får ungar i sämre kondition och med kortare tarser, än honor som inte är smittade.

Uppsats nummer fyra är en studie av sambandet mellan intensiteten i talgoxhannars gula färg och deras immunologiska status. Som redan nämnts bör man förvänta sig att bjärt färgade hannar är friskare än mindre färgade hannar. Detta eftersom dessa hannar har en högre "immunkompetens", eller (med andra ord) en högre beredskap att bemöta och bekämpa infektioner. För att undersöka om så var fallet tog Reija och Klas Allander blodprover från talgoxarna och räknade sedan de olika typerna av vita blodkroppar. De fann att mängden heterophiler (en typ av vita blodkroppar som har en viktig roll i immunförsvaret) var positivt kopplad till den gula intensiteten i fjäderdräkten. De tolkar detta som ett stöd för Hamilton-Zuk-hypotesen: Hannar med hög förmåga (= hög andel heterophiler) att bekämpa parasiter har råd att utveckla en gul fjäderdräkt under ruvningen. Problemet är bara att detta resultat också går att tolka på precis motsatt vis (och det medger Reija och Klas själva i uppsatsen): Hannar med hög andel heterophiler kan förväntas ha dessa förhöjda nivåer som ett resultat av en tidigare parasitinfektion. Enligt detta resonemang skulle alltså hannar med en hög andel heterophiler ha en låg immunkompetens! Det går inte att komma ifrån att dessa diametralt motsatta förklaringar gör resultaten i uppsatsen något svårtolkade.

Delvis samma invändningar kan riktas mot uppsats nummer fem, där Reija tillsammans med Anders Pape Møller och Johannes Erritzöe, undersöker skillnader i immunförsvaret mellan sexuellt dikromatiska fågelarter (arter där hannen och honan ser olika ut) och sexuellt monokromatiska fågelarter (arter där hannen och honan liknar varandra). Författarna

testar hypotesen att sexuellt dikromatiska arter, som en följd av höga parasitbelastningar, har högre immunresponser än sexuellt monokromatiska arter. Detta antagande grundas på tanken att det framförallt är hos arter som är drabbade av parasiter som den sexuella selektionen är betydelsefull och kan förväntas driva evolutionen av könsskillnader i fjäderdräkten. Det är ju under sådana förhållanden som det kan förväntas "löna sig" för honan att ta hänsyn till partners parasitbelastning. Den höga parasitbelastningen bör också gynna utvecklingen av effektiviserat immunförsvar hos dessa arter. Författarna tittade på tre olika immunologiska faktorer: Mängden leucocyter (vita blodkroppar), mjältens storlek och storleken på bursa Fabricius. Leucocyt-mängden kan antas reflektera både världens aktuella infektionssgrad (dess parasit- eller sjukdomsbelastning) och dess förmåga att producera en immunrespons (dess immunkompetens), vilket (återigen) visar på svårigheten att ställa upp popperianska hypoteser inom detta forskningsfält. Motsvarande gäller för mjältens storlek (som avspeglar lymfocyt-produktionen) och storleken på bursa Fabricius (ett organ som bara förekommer hos ungfåglar och som spelar en viktig roll i produktionen av antikroppar). Reija och hennes medarbetare visar att de sexuellt dikromatiska arterna har högre leucocyt-nivåer, större mjälte och större bursa Fabricius än de sexuellt monokromatiska arterna. Inom arterna fanns det ett negativt samband mellan mjältens storlek och hanarnas färgintensitet hos de dikromatiska, men inte hos de monokromatiska arterna. Författarna drar därför slutsatsen att "...choosy females mating with the most bright males thus obtain healthy mates with low (min kursivering) current immune responses." Som läsare blir man här både otillfredsställd och förvirrad. Om författarna skulle ha funnit det motsatta resultatet (som den föregående avhandlingssuppsatsen antydde) hur skulle detta ha tolkats? Jag misstänker att höga leucocyt-nivåer hos bjärt färgade hannar då skulle ha tolkats som att dessa hade en hög immunkompetens! Detta illustrerar att man för att komma vidare inom detta forskningsområde mera kritiskt måste ställa upp a priori-definitioner av immunkompetensen och utarbeta effektiva och distinkta mätmetoder för att karakterisera densamma. Till exempel bör man experimentellt aktivera immunförsvaret och kvantifiera responsen, vilket bör vara ett bättre mått på immunkompetensen än de mera korrelativt inriktade metoderna som använts här (räkning av vita blodkroppar, uppskattning av mjältens storlek etc.).

Avslutningsvis så får man konstatera att parasi-

tologi, immunologi och ekologi blir alltmer sammanvävda vetenskapliga fält, och Reijas avhandling kommer rätt i tiden. Hon gratuleras till sitt arbete och jag önskar henne lycka till i framtiden.

ERIK SVENSSON

Björn Arvidsson, 1995: **Costs and benefits of breeding territoriality in two bird species.** Doktorsavhandling, Zoologiska institutionen, Göteborgs universitet. 14 sidor+2 publicerade arbeten och 5 manuskript. ISBN 91-628-1673-X.

Vad finns det för kostnader och vinster med att försvara ett revir? Vilka faktorer styr revirens storlek? Dessa och närstående frågor har Björn Arvidsson valt att studera hos lövsångare och skärpiplärkor. Hos båda arterna är revirbeteendet mycket utvecklat, och konkurrensen mellan hanarna om bra revir är ofta intensiv. Bakom avhandlingen ligger ett omfattande fältarbete. De tre uppsatserna om lövsångaren bygger på en 5-årig studie (1984 – 1988) i ett undersökningsområde 1 mil utanför Göteborg. Skärpiplärkorna har studerats under längre tid och Björn redovisar resultat från två olika lokaler, Malön (1985 – 1993) nära fastlandet och Nidingen (1981 – 1993) som ligger 6 km från kusten. Att ett så pass omfattande arbete kräver samarbete är naturligt och i fem av de sju artiklarna är Raimo Neergaard medförfattare och Björns handledare Conny Askemo i tre. Dessutom redovisar Björn i en uppsata en omfattande genomgång av den litteratur som publicerats om revirkaraktärer (t.ex. storlek, födotillgång) och fågelhanars reproduktiva framgång.

Genom att detaljstudera hur individmärkta lövsångare fördelade sin tid mellan olika aktiviteter kunde man visa att hanar som försvarar stora revir får betala ett högre pris mätt i energi. Framförallt förflyttar de sig mer, och det är väl känt att den energetiska kostnaden för att flyga är hög i jämförelse med andra beteenden. Däremot visade det sig att hanar med stora stora revir inte var inblandade i fler bråk med grannarna än hanar med betydligt mindre revir. Det skall tilläggas att Björn fann en stor variation i revirstorlek, de minsta reviren var på drygt 4000 m² och de största på drygt 16000 m². Jag hade dock gärna sett en mer detaljerad diskussion runt mätning av revirstorlek hos lövsångare, vad det kan finnas för möjliga felkällor, och lite mer om den dynamik över tid som ändå finns i storleken av det område som försvaras (i arbetena om skärpiplärkor är metoddiskussionen mer omfattande). Som alltid

är det svårt att bena ut vad som kan vara fördelen för en hane att försvara ett stort revir. Det visade sig att varken hanarnas ålder, kroppsstorlek, kondition eller ankomstdag uppvisade något samband med revirstorleken, vilket är lite förvånande med tanke på att hanar med stora revir lyckas med att få fler flygga ungar. Att ett stort revir ökar chanserna att lyckas hänger samman med att färre ungar dödas av predatorer. Det bör vara kostsammare för en predator att genomsöka ett stort revir på jakt efter lövsångarbo, men Björn stryker under att orsakerna till att hanar med små revir blir mer drabbade inte är klarlagda. Att lövsångarna lever farligt vet alla som studerat dem, men att konstatera vilken predator som varit i farten är knepigare. Vi har lyckats videofilma eller observera när stackmyror, huggormar, törnskator och nötskrikor frossar på boungar.

I tre arbeten detaljstuderar Björn skärpiplärkhanars revirbeteende och hur hanarna lyckas med att få ut flygga ungar i relation till ålder, hur tidigt de parade ut sig och hur reviret var beskaffat. Det visade sig att gamla hanar och hanar med större harem var mer framgångsrika. Hos skärpiplärkorna lyckas ungefär 20% av hanarna på Nidingen och 10% på Malön med att attrahera två eller tre honor till reviret. Nya "DNA-tekniker" har gett forskare helt nya möjligheter att studera faderskap även i genetisk mening. Troligen håller Björn och medarbetarna redan på med att undersöka frekvensen av ungar som är resultatet av "utomäktenskapliga" förbindelser. Det är fullt möjligt, som författarna också påpekar, att det kan finnas betydande avvikelser mellan den observerade reproduktiva framgången

hos enskilda hanar och den realiserade genetiska.

I två arbeten har Björn och medarbetare valt att studera hur ett tillskott av extra föda påverkar revirstorleken hos skärpiplärkehanar. För att kunna svara på frågan vad som avgör hur stort revir en hane kan försvara är det ofta nödvändigt att göra denna typ av experimentella studier. Resultaten är också mycket intressanta. I det första experimentet fick territoriella hanar extra mat under ungefär en månads tid efter det att de etablerat revir. Det visade sig att storleken på reviret inte påverkades trots att hanarna kunde ägna mycket mindre tid åt att leta mat (13% av tiden i jämförelse med kontrollhanarnas 38%). Man valde då att i en ny serie av experiment närmare undersöka om extra tillgång på föda påverkar hanarnas revirstorlek under den dynamiska period då hanarna etablerar revir. Här visade det sig att experimenthanarnas revir blev signifikant större än kontrollernas. Skillnaden i revirstorlek kunde inte förklaras av hanarnas ålder eller den ordning som hanarna anlände till Malö. Slutsatsen är att tillgången på föda under reviretableringen är den faktor som bäst förklarar hur stora revir som hanarna sen försvarar under hela häckningssäsongen.

Det har varit ett nöje att få ta del av Björns avhandling, och som ofta när det är intressanta frågor som avhandlas finns det utrymme för alternativa tolkningar av resultaten. Det är bara att hoppas att fler stimuleras till att studera betydelsen av revirets storlek hos fåglar och andra djur, och att avhandlingen inspirerar till fler experimentella arbeten. Slutligen vill jag gratulera Björn till en bra avhandling och önska honom lycka till med kommande projekt.

SVEN JAKOBSSON

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 granskas omgående 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: Introduction, Methods/Study areas, Results, Discussion, Acknowledgements, and References. The text may be in English or Swedish and the paper should end with a comprehensive summary in the other language. Table and Figure legends should be in both languages. Table and Figure legends must

be on separate sheets of paper. Manuscripts should be 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.

ORNIS SVECICA Vol 5, No 3–4, 1995

Contents – *Innehåll*

- 101 V. Olsson The Red-backed Shrike *Lanius collurio* in southeastern Sweden: Breeding biology
Törnskatan i sydöstra Sverige: Häckningsbiologi
- 111 A. Enemar Incubation, hatching, and clutch desertion of the Treecreeper *Certhia familiaris* in
south-western Sweden
Trädkryparens Certhia familiaris ruvning och kläckning samt övergivning av
kullar i sydvästra Sverige
- 125 B. Nielsen Post-fledging movements of juvenile Reed Warblers *Acrocephalus scirpaceus* and
S. Bensch Sedge Warblers *Acrocephalus schoenobaenus*
Ungfågelrörelser hos rörsångare och sävsångare
- 133 L. Stempniewicz Feeding ecology of the Long-tailed Duck *Clangula hyemalis* wintering in the
Gulf of Gdańsk (southern Baltic Sea)
Alfågeln Clangula hyemalis födoekologi under övervintringen i Gdanskbukten i
södra Östersjön
- 143 R. Andersson Hannars etableringsmönster, revirkvalitet samt flytande bestånd i en rand-
population av svart rödstjärt *Phoenicurus phoenicurus*
Pattern of territory establishment in males, territory quality and floaters in a
marginal population of Black Redstart Phoenicurus phoenicurus

Short communications – *Korta rapporter*

- 161 Å. Aronsson Nattskärrans *Caprimulgus europaeus* antalsförändringar under tjuugoett år i Ale
och Vättele fjäll nordöst om Göteborg
The change in numbers of Nightjars Caprimulgus europaeus during twentyone
years at Ale and Vättele fjäll near Gothenburg

165 Nya böcker – *New books*

182 Nya doktorsavhandlingar – *New dissertations*