



ORNIS SVECICA

Vol 4 No 1 1994

Swedish Ornithological Society



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

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

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
Anders Brodin, 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. Medlemskap 1994 kostar 275 SEK, varvid man också erhåller tidskriften Vår Fågelvärld. Separat prenumeration på ORNIS SVECICA kostar 200 SEK.

ORNIS SVECICA will be distributed free of charge to all full members in 1994. Members will also receive the other journal of the society, Vår Fågelvärld. Membership for 1994 is 275 SEK. Separate subscription to ORNIS SVECICA is 200 SEK in 1994.

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.

Moult in relation to migration in birds – a review

NILS KJELLÉN

Abstract

This study reviews different ways of combining the moult with other essential activities like breeding and migration. Most species tend to avoid moult during the breeding. A majority of short-distance migrants change their feathers in summer before autumn migration, while most long-distance migrants perform a winter moult in the tropics after autumn migration. A complete moult both in summer and winter has only been recorded in a few passerines. Birds like albatrosses and larger eagles have a serial moult, changing only a number of their primaries every year. Another strategy common among long-distance migrants is to change some feathers on the breeding grounds, suspend moult, and complete it in the winter quarters. A

special adaptation allowing faster moult is the simultaneous shedding of all wing quills. During this time birds are flightless and many species perform spectacular moult migrations to congregate in areas rich in food and free of predators. The moult strategy may vary between closely related species and a comparative study of three different groups (raptors, waders and warblers) is presented. The most clear differences in strategy seem to be related to migration distance.

Nils Kjellén, Department of Ecology, Animal Ecology, University of Lund, Ecology Building S-223 62 Lund, Sweden.

Received 19 July 1993, Accepted 20 September 1993, Edited by S. Svensson

Introduction

The chief characteristic that separates birds from other animals are their feathers. These occur in many different shapes and sizes, with various functions such as thermal isolation and flight. Due to wear and bleaching the feathers have to be renewed at regular intervals. This process, known as moulting, is essential to the birds' basic activities such as breeding and migration. This paper examines the relationship between moult and migration and ways of combining the two during the yearly cycle within various genera, species and populations. The scheduling of moult in relation to the breeding cycle will also be reviewed where relevant. I will concentrate on adult birds and the moult of remiges (the primary and secondary wing feathers), simply because this has been studied in a large number of species.

Costs of moult

In most species, primarily in the temperate regions, moult, migration and breeding do not overlap significantly, indicating that each process often is too costly to allow combination. In Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca* the onset of moult depended on

the brood size and was retarded if a large brood was reared (Slagsvold & Lifjeld 1989). The total mass of plumage that has to be renewed corresponds to almost a fourth of the lean body mass (King 1980, Murphy & King 1991). Moult also intensifies amino acid metabolism (Newton 1968a), modifies water balance (Chilgren 1975), increases body temperature (Payne 1972), blood volume (Chilgren & de-Graw 1977) and oxygen consumption (King 1980). The extra energy required for moult may be supplied by (1) increasing the nutrient intake, (2) reducing some other component of the energy budget (e. g. locomotor activity) or (3) utilizing body reserves of energy and protein (King 1980). King considers only the last alternative to create "stress" in the physiological sense. Normally the fat reserves do not become reduced during moult but instead sometimes increase, especially in birds with a protracted moult period (Payne 1972).

An increase of between 5 and 30 % in metabolic rate during moult has been recorded, and some authors report even higher figures (Payne 1972). The feathers consist mainly of proteins and some birds consume food in excess of caloric require-

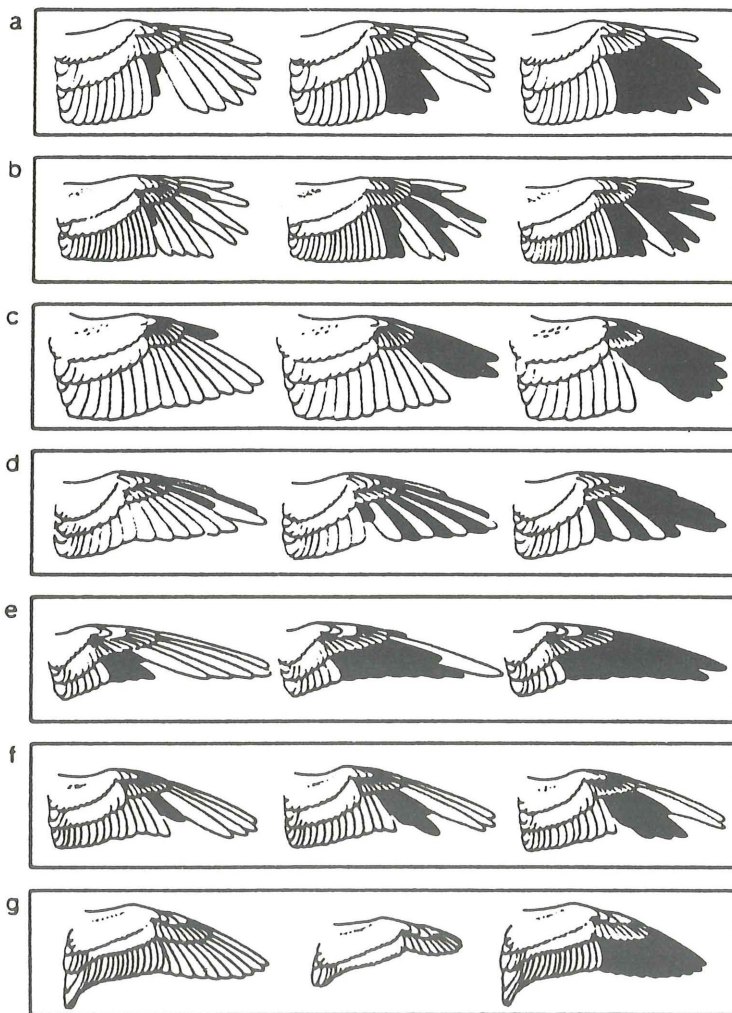


Figure 1. Patterns of primary moult in flying bird species. Of each pattern, three stages are shown (newly grown feathers black, old white). From Noordhuis 1989.

(a) Descendant (b) Serial (c) Ascendant (d) Alternating ascendant (e) Convergent (f) Divergent (g) Simultaneous.

Olika ruggningsföljder hos fåglar. För varje variant visas tre olika stadiet (nyruggade fjädrar svarta, äldre fjädrar vita). Från Noordhuis 1989.

ments in order to extract essential amino acids for feather production (King 1980). Certain pigmentary colours, like carotenoids, cannot be synthesised by birds and must be obtained from the food (Ginn & Melville 1983). Ginn & Melville give three reasons why moulting birds need extra energy:

1. Energy is required to produce replacement plumage.
2. Extra energy is required to regulate body temperature when feather insulation is reduced.
3. Extra energy is required when gaps in the wing caused by dropped/growing feathers result in less efficient flight.

Deteriorated gliding performance in a wing-moulting

Harris's Hawk *Parabuteo unicinctus* has been demonstrated by Tucker (1991). Although some workers have been able to correlate metabolisable energy with moult intensity, others have failed to do so (King 1980). Nowadays most authors seem to agree that moult is costly to the bird. One important factor is the speed of moult. Resident birds normally have a more prolonged moult than migrants and thus use less energy per time unit (Newton 1968a, Snow 1969).

Another type of cost connected to moult is a higher risk of predation due to lower mobility. Increased mortality during moult has been recorded in Reed Bunting *Emberiza schoeniclus* and in late-moulting Bullfinches *Pyrrhula pyrrhula* (Haukioja 1969, Newton 1966).

Sequence of moult

The moult of the remiges (primaries and secondaries) and rectrices (tail feathers) starts at certain centres, loci, and proceeds according to a regular pattern (Stresemann & Stresemann 1966, with historical references). Odd feathers lost accidentally can sometimes be replaced directly but are later shed in the normal pattern. Different sequences of primary moult are shown in Fig. 1, taken from Noordhuis (1989). Most of these were originally described by Stresemann & Stresemann (1966). Patterns of moult are now believed to be highly adaptive. Flight-feathers will be replaced in a sequence that gives the growing feathers maximal protection and affects the power of flight as little as possible (Noordhuis 1989). The most widespread pattern is primaries being replaced in a descendant way, starting with the innermost one (Fig. 1:a), while the secondaries are shed ascendantly, from the carpal joint towards the body. The rectrices are moulted from the centre outwards, i. e. centrifugally. This type of moult is believed to represent the original one since it occurs in a number of orders which are distantly related and differ in habitat requirements as well as in manner of flight (Stresemann 1967). Stresemann believed that this deep-rooted pattern has later been modified in various ways. The rate of moult may be accelerated to a wholly synchronous loss of flight-feathers (Fig. 1:g) or slowed down to such a degree that it takes the distal juvenile primaries several years to be replaced by the next feather generation. In the latter case, another descending moult cycle will start (with the innermost primary), while the preceding one is still on the move in the outer primaries (Fig. 1:b). Ascendant moult of the primaries (Fig. 1:c) is rare and probably of rather recent origin (Stresemann 1967). Descendant replacement is most likely the easiest way to prevent a growing primary from being bent upward by lift forces during flight (Noordhuis 1989). In strictly ascendantly moulting species a shed primary will leave the still growing fresh primary underneath unprotected. This problem can be solved by moulting odd and even primaries in separate series as occurs in the partly alternating ascendant moult of cuckoos and parrots (Fig. 1:d). Secondaries are believed to be less affected by aerodynamic forces, due to their smaller size and denser spacing (Noordhuis 1989).

Moult strategies

After a varying number of moults from juvenile

plumage a bird attains a full adult plumage. This often coincides with sexual maturity which varies from an age of half a year in many passerines up to 5–6 years in some albatrosses and eagles. From then on the changing of plumages normally follows a fixed annual cycle. Shorter cycles are however found in certain tropical and oceanic species. In the tropics moult is usually more constant within a population, while the breeding varies more e. g. due to differences in the amount of rain. Birds of different species display a great variety of patterns in their annual moult cycle, both in timing and sequence in which the feathers are replaced (Stresemann & Stresemann 1966, Palmer 1972, Ginn & Melville 1983).

A number of moult terminologies have been published (e. g. Dwight 1900, Humphrey & Parkes 1959). Here I will follow that of Cramp & Simmons (1977). They separate post-juvenile (the first more or less complete moult from juvenile plumage), post-breeding (partial or complete) and pre-breeding (partial or complete) moults. Moults fall into two broad categories: complete moult in which all the plumage is replaced, and partial moult. Although species like Ptarmigan *Lagopus mutus* and Willow Grouse *L. lagopus* may have four partial feather changes annually (Salomonsen 1939, Palmer 1972) it is normally sufficient to separate two annual moults in adult birds. The remiges are usually exchanged once a year but some passerines shed them twice annually.

Stresemann & Stresemann (1966) listed six different moult strategies for long-distance migrants:

- (1) Moult during breeding.
- (2) Moult before autumn migration (summer moult).
- (3) Moult after autumn migration (winter moult).
- (4) Moult both before and after autumn migration.
- (5) Serial moult (periodic stepwise moult).
- (6) Suspended moult.

These will be discussed below together with the split moult strategy first described by Hasselquist et al. (1988). Fig. 2 shows examples of the timing of moult during the annual cycle in relation to breeding and migration for the seven moult strategies. The figure presents average duration of the three different activities in populations from Western Europe, and the overlap between these activities is normally smaller in individual birds.

Moult during breeding

In temperate regions moult and breeding normally do not overlap significantly (Ginn & Melville 1983).

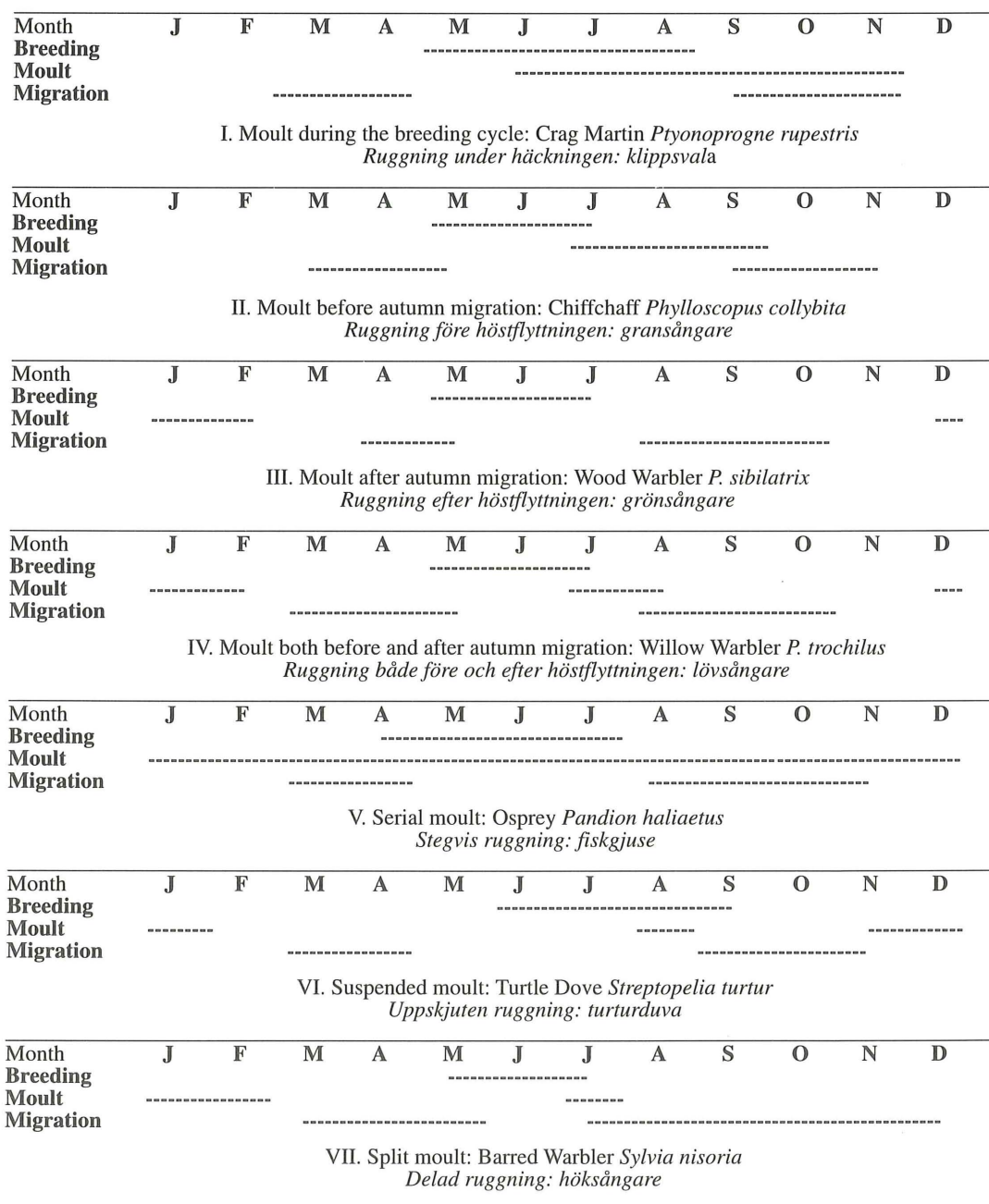


Figure 2. The timing of breeding, moult and migration within the annual cycle in seven species with different moult strategies. The overlap between the different activities may be smaller in individual birds (data primarily from Cramp & Simmons 1980, Cramp 1985, 1988, 1992).

Den årsmässiga utsträckningen av häckning, ruggning och flyttning hos sju arter med olika ruggningsstrategier. Överlappningen av de olika aktiviteterna är oftast mindre hos en enskild individ (efter Cramp & Simmons 1980, Cramp 1985, 1988, 1992).

It is however not uncommon for immature non-breeders to start moult when their conspecifics have just begun to breed. Some Holarctic large-sized passerines like Nutcrackers *Nucifraga* and Raven *Corvus corax* start moulting the primaries during egg-laying or incubation and replace the greater part of the plumage before their young become independent. Such an early start of moult in passerines seems to be connected with large body size and long primaries (Stresemann 1967). If these species had to delay the change of feathers until the end of the breeding period, food shortage would be likely to occur during the moult. It is also noteworthy that these species normally are residents.

It seems to be rare for migrating passerines to start moult during breeding. One notable exception is the Crag Martin *Ptyonoprogne rupestris* which begins to replace the wing quills while rearing the young (Elkins & Etheridge 1974, 1977). This species often finishes moult on the breeding grounds. It migrates south later than other swallows and winters further to the north, around the Mediterranean (Cramp 1985). Here the food conditions may not be adequate for a winter moult. Another aerial species, the Alpine Swift *Apus melba*, breeds in the same habitats as the Crag Martin but winters south of the Sahara. It generally changes a number of primaries on the breeding grounds before the relatively late autumn migration and completes moult during winter in Africa (Elkins & Etheridge 1977, Cramp 1985).

In general, breeding and moult tend to overlap more with increasing latitude (Dolnik & Blyumental 1967, Lundberg & Eriksson 1984). A number of passerines commence moult during the later stages of breeding. An early start in resident Willow Tits *Parus montanus* in northern Finland was explained by a need of time later in autumn to hoard enough food for the winter (Orell & Ojanen 1980). Both male and female Yellow Warblers *Dendroica petechia* in Ontario, Canada started remigial moult while still caring for their fledged young (Rimmer 1988). Depletion of insect food and deteriorating weather are believed to have selected for a rapid intensive moult of 35–45 days in southern Canada (Rimmer 1988). In White-crowned Sparrows *Zonotrichia leucophrys* breeding in the mountains of California, cessation of reproduction was followed more closely by onset of moult as the season progressed. In those birds that nested latest moult sometimes began when they still had eggs (Morton & Morton 1990). In Willow Warblers *Phylloscopus trochilus* there is an increased constraint on the timing of breeding and of post-breeding moult events at high-

er latitudes, leading to overlap between them in the northernmost part of the European range (Underhill et al. 1992). Male Willow Warblers participate much less than females in the raising of the young and start moulting approximately 14 days before the females (Tainen 1981). Furthermore, in northern Sweden, female Willow Warblers with small broods began their moult earlier than females with large broods (Bensch et al. 1985). Especially late-breeding individuals of some migratory passerines may change one or a few primaries before a second breeding attempt (Harper 1984). Since this appears to be irregular it probably represents behavioural plasticity.

An overlap of moult with breeding is more common in non-passerines that often require longer time to exchange the remiges. Because of the short summer, all non-migratory petrels of the Antarctic region are forced to renew their entire plumage during breeding (Stresemann 1967). Even more extreme are the Penguins *Sphenisciformes* moulting completely while incubating (Croxall 1982). In the Arctic, the Glaucous Gull *Larus hyperboreus* breeding in Iceland and Alaska starts moulting during the incubation period, while the Ivory Gull *Pagophila eburnea* begins moulting in March or April and has renewed many, if not all, of its primaries before the onset of breeding towards the end of June or the beginning of July (Stresemann 1963). Wood Pigeons *Columba palumbus* in Great Britain normally have only one primary growing at the time. The moult takes 8–9 months and covers most of the breeding (Boddy 1981).

A special adaptation in order to complete moult while tending the young is the simultaneous shedding of the flight feathers in swans and geese, rendering them flightless for a period. This has also been demonstrated in a number of other species (see below).

Most of the raptors breeding in northern Europe start to moult the primaries in connection with the breeding (Cramp & Simmons 1980, Forsman 1984). Usually the female sheds a few primaries during incubation when the male brings food to the nest. The male normally starts to moult a few weeks later. In larger species with serial moult, like the Osprey *Pandion haliaetus*, 2–4 moult waves may occur simultaneously in the primaries. Although most feathers are shed on the wintering grounds, moulting to a lesser extent also occurs during breeding (Prevost 1983).

In the tropics, temperatures are high and the daylength more uniform throughout the year, caus-

ing less limitations for moulting. There is however often a marked difference in available food between dry and wet seasons. Normally moult occurs outside the breeding season but partial overlap between breeding and moult is more common than in temperate regions (Ward 1969, Stiles 1980). Since most tropical species do not spend a long period on migration every year, there is more time available for the feather change, and moult is generally more prolonged in the tropics. Also due to a prolonged period of parental care in the post-fledging period of some species adults may start wing moult whilst still feeding young. While the timing of moult remains fairly constant, that of breeding may vary with rainfall. This causes a rather high degree of overlap between breeding and moult in certain years (Payne 1972). The Mousebirds *Coliidae* are peculiar in having a continuous moult with no break either for breeding or during the dry season (Payne 1972). In a lowland rain forest in Costa Rica the two most common understorey frugivores moulted when fruit was most abundant and bred when fruit was relatively scarce (Levey 1988). Levey suggests that insect abundance may be more important than fruit abundance in determining breeding cycles in these birds. In the tropical oceans conditions are unusually stable and some seabirds have an annual cycle of less than one year. For instance, Sooty Terns *Sterna fuscata* on Ascension Island breed at intervals of 41 to 51 weeks (Ginn & Melville 1983). The moult normally occupies the non-breeding part of the year but, for instance, the Black Noddy *Anous tenuirostris* may start breeding well before the end of the moult (Ashmole 1962).

Moult before autumn migration

It is always an advantage to migrate with new flight feathers. However, large birds do not have time to complete wing moult before autumn migration. This is especially true in tropical migrants leaving early. Large raptors may shed a number of primaries on the breeding grounds, suspend the moult and then complete it in the winter quarters (Cramp & Simmons 1980, Forsman 1984). Short-distance migrants that leave later in autumn have more time available for moult and for instance the Sparrow Hawk *Accipiter nisus* completes moult before migration (Newton & Marquiss 1982, Newton 1986). The American Woodcock *Philohela minor* completes moult in June–October and is not assumed to be physiologically ready for migration until the middle of October (Owen & Krohn 1973).

Passerines moult faster than most larger birds and thus often complete moult before autumn migration. The different moult strategies appear to depend on the distance between the breeding and wintering areas (Ginn & Melville 1983). Most short-distance migrants moult before and most long-distance migrants after autumn migration. However, a complete summer moult is also found in some tropical migrants, e. g. Yellow Wagtail *Motacilla flava*, Nightingales *Luscinia sp.* and Redstart *Phoenicurus phoenicurus* (Svensson 1992). Most European *Sylvia* warblers wintering in the Mediterranean region, moult on the breeding grounds, and most *Locustella*, *Acrocephalus* and *Hippolais* warblers, wintering south of the Sahara, delay moult until reaching the winter quarters (Ginn & Melville 1983). The Chiffchaff *Phylloscopus collybita*, a short-distance migrant, has one moult on the breeding grounds, whereas the closely related Willow Warbler has two complete moults, one after breeding and one in tropical Africa. Since the Willow Warbler generally migrates much further its plumage may not be sufficiently durable to last for two full migrations. However, other long-distance migrants within the genus, the Arctic Warbler *P. borealis* and Greenish Warbler *P. trochiloides*, have only one complete moult in the winter quarters (Cramp 1992). The further north a species breeds, the shorter time is available for moult before autumn migration.

Though less well studied, migrants within the tropics usually seem to moult in the breeding area. An exception is the Violet-backed Starling *Cinnyricinclus leucogaster* migrating within Africa. Different populations have separate moult strategies in relation to migration. Some do not migrate until after a complete moult, while others only change the remiges and rectrices before migration and others still migrate with only half the number of primaries new (Traylor 1971, 1973).

Moult after autumn migration

This strategy is adopted by a large number of long-distance migrants, passerines as well as non-passerines. It has not been documented in short-distance migrants. Pearson (1973) suggested that birds gain two advantages from delaying wing moult until arrival in the tropics. Firstly, the feathers will be fresh for the spring migration, which tends to be more rapid and demanding than the autumn journey. Secondly, more time is available in the winter quarters than the few weeks between end of breeding and start of migration. Furthermore moult in a tropical

climate may facilitate heat dissipation (Moreau 1972). Many species leave their northerly breeding grounds long before the food resources are depleted. It may be of importance to leave early and migrate fast in order to secure a good winter territory, allowing plenty of time for moult and formation of fat reserves before spring migration and breeding. Alerstam & Högstedt (1982) suggested that moult may be delayed in species which defend territories in the winter quarters. As an example, Greenish Warblers defend a territory in winter and delay their complete moult until before the northward migration in spring (Price 1981).

Generally, moult is more prolonged in tropical than in temperate regions. This is normally explained by a longer period of suitable temperature and food conditions. However, Bensch et al. (1991) found that seven species of warblers wintering in Ghana, West Africa moulted unexpectedly fast compared to warblers moulting in Europe. This was explained by a need to complete the moult before an assumed decline of invertebrates through the dry season, starting in November.

There are also species migrating from the Southern to the Northern Hemisphere to moult. Great and Sooty Shearwaters *Puffinus gravis* and *P. griseus* breed in the South Atlantic Ocean during the southern summer. They leave their fat young in the nests and migrate across the equator to winter and moult in the northern Atlantic. In the Pacific the same strategy is adopted by Short-tailed Shearwater *P. tenuirostris*, while Manx Shearwater *P. puffinus* breeds in the northern and moults in the southern Atlantic. Similar long-distance migrations are carried out by a number of other seabirds, such as skuas, gulls and terns moulting mainly within their winter ranges (Alerstam 1990).

Some species stop to moult, wholly or partly, in an area of plentiful food between summer and winter quarters. This strategy is adopted by a number of shorebirds like Dunlin *Calidris alpina* (Hardy & Minton 1980), Green Sandpiper *Tringa ochropus* (Kittle 1975), Grey Plover *Pluvialis squatarola* (Branson & Minton 1976) and Common Snipe *Gallinago gallinago* (Muenster 1975). It is also found in the North American passerine Lazuli Bunting *Passerina cyanea*. This species interrupts the migration in the southwestern United States where most of the post-breeding moult is completed before the birds continue to the wintering grounds in Mexico (Young 1991). The first part of the flight in these cases is functionally a moult migration (see below).

Moult both before and after autumn migration

Many species may change a few body feathers on the breeding grounds even though the main moult occurs in the winter quarters. It is however quite rare to accomplish two complete moults, including all the primaries, each year, one before and one after the autumn migration (Prys-Jones 1991). This requires a rather rapid moult and is only known from a few passerines.

The Ashy Minivet *Pericrocotus divaricatus* breeds in Japan and southeasternmost Russia and winters in the Philippine Islands and Indonesia, being the most migratory member of its family. It has a complete moult after breeding from July till the middle of September, and another complete moult on the winter grounds between the middle of December and March (Stresemann & Stresemann 1972). The summer moult is faster than the one in winter. Both autumn and spring migration take place soon after the moult is completed. A similar moult system has also been demonstrated in the Willow Warbler (Ticehurst 1938, Underhill et al. 1992, details given below) and in two Asiatic long-distance migrants: Brown Shrike *Lanius cristatus* and Tiger Shrike *L. tigrinus* (Stresemann & Stresemann 1971).

In North America, the only long-distance migrant for which two complete moults have been demonstrated is the Bobolink *Dolichonyx oryzivorus* (Pyle et al. 1987). However, it seems that a short-distance migrant, the Marsh Wren *Cistothorus palustris* may sometimes have the same moult system (Kale 1966, Pyle et al. 1987). In South America the widespread Rufous-collared Sparrow *Zonotrichia capensis* shows two complete annual moults only in resident equatorial populations, while a number of other populations only have the post-breeding moult complete (King 1976).

The seven species mentioned above represent six separate families, long-distance migrants as well as residents, insectivores and omnivores, and both one and two breeding cycles per year. All the Asiatic species are, however, long-distance migrants with fairly similar summer and winter plumages. It is difficult to understand why the pattern has evolved in these species and not in a number of closely related ones. For example, the Brown Shrike was earlier considered conspecific with Red-backed Shrike *Lanius collurio* and Isabelline Shrike *L. isabellinus*. Despite this both the latter only change the primaries once a year (Prys-Jones 1991). According to Neufeldt (1981), however, there is some variation in the autumn moult between different subspecies of

Brown Shrike so that it is not always completed before migration.

Further research will undoubtedly reveal more species with two annual complete moult cycles, but this strategy will still remain very unusual. Several species may change some remiges more than once annually. The River Warbler *Locustella fluviatilis* has a complete moult in Southeast Africa in January–March. In addition a majority also change the outer 1–5 primaries in stop-over areas in Northeast Africa during September–November (Pearson & Backhurst 1983), i. e. only a few months before the complete moult.

Serial (periodic stepwise) moult

In general, large birds have larger wing load and thus must replace their flight feathers more slowly in order to retain flight ability. This has resulted in a serial moult of the remiges in some species. In the first post-juvenile moult a wave starting from the innermost primary stops before it has reached the outermost. The following summer a new moult wave starts from the innermost primary but at the same time the old wave resumes from the point of interruption. The bird then has two separate but simultaneous moult waves in the outer part of the wing. This is the basis of the serial moult (Stresemann & Stresemann 1966, Edelstam 1969). The strategy is found in a number of non-passerines like albatrosses, cormorants, most large raptors and large owls. In Buzzards of the genus *Buteo* 1–3 moult waves can be found at the same time, but asymmetry between the wings may occur (Forsman 1984). Larger raptors usually only change a few primaries each year. For example, in the first post-juvenile moult the four innermost primaries may be changed, in the next year primaries 5–7 and in the third year primaries 8–9. In this third moult a new wave may also start from the innermost primary. The serial moult allows an adult eagle to change a larger number of primaries at a time, with little impairment of flight performance. If the primaries instead were changed at one place in the hand the bird wouldn't have time to change enough feathers during the moult period.

The secondaries are changed from three or four different loci and single feathers may last for one, two or three moult periods. Adult Golden Eagles *Aquila chrysaetos* normally change all their remiges in a two-year period (Forsman 1984). An extreme case of stepwise moult is found in the Osprey, being in active moult for most of the year (Prevost 1982,

1983). As in other species moult is however usually suspended during migration.

Serial moult is also found in the albatrosses, where some species only breed every second year. It takes a young Black-browed Albatross *Diomedea melanophris* four years to replace all the remiges the first time. Adults of both this species and the Grey-headed Albatross *D. chrysostoma* moult primaries biennially (Prince et al. 1993). Successful Grey-headed Albatrosses, which breed again 16 months later, moult their three innermost primaries after breeding in the remainder of the current year and, after a period when moult is interrupted, renew the remaining primaries the following year. The moult rate in albatrosses seems not to be linked to the length of the interval between breeding attempts. Differences between species are better explained by breeding latitude, with tropical albatrosses moulting twice as fast as sub-Antarctic species, possibly reflecting food availability outside the breeding season (Prince et al. 1993).

Suspended moult

If conditions do not allow a complete moult on the breeding grounds a bird may change part of the flight-feathers there, interrupt the moult and later finish it in the wintering area. This means that growing feathers continue to grow to full length but no more feathers are shed. It is generally thought that birds suspend moult for the following reasons: (1) when there is strong selection to migrate quickly from the area and therefore insufficient time to undergo wing moult (Mead & Whatmough 1976) or (2) when food supply is insufficient to provide enough protein to complete the moult in a single sequence (King 1972, Mewaldt & King 1977).

Norman (1991) stresses the importance of separating arrested (restoration at the point of origin) from suspended (re-start from the point of suspension) moult. However, it is generally difficult to clearly distinguish these two patterns. The most common strategy seems to be to resume moult at the point of suspension and I will use the expression suspended moult onwards.

Although suspension most often occurs in connection with migration it may also be associated with breeding in resident birds. For example Galapagos Finches *Geospiza sp.* stop moulting if the unpredictable autumn rainfall is heavy enough to allow them to start breeding (Snow 1966). Several tropical species with prolonged moult periods routinely suspend their moult while breeding (Snow & Snow

1964). Birds seem to be able to control the suspension of moult at least to some degree. Kasperek (1979) recorded a male Tree Sparrow *Passer montanus* suspending his moult while making a late breeding attempt. A male Robin *Erithacus rubecula* having lost his first mate started primary moult. It then suspended moult after changing three primaries when making a breeding attempt with a new female, only to resume it when the breeding failed (Harper 1984). Fan-tailed Warblers *Cisticola juncidis* may suspend the post-juvenile moult to make a breeding attempt in their first autumn (Gauci & Sultana 1981). However, suspended wing moult in non-migratory birds of the temperate zone seems to be rare. Many female raptors start to moult during incubation and later suspend it when feeding large young (Newton 1979).

Among migrants suspension is most common in species migrating long distances. In raptors the majority of tropical migrants breeding in the Northern Hemisphere shed only a few primaries before autumn migration, while most of the wing moult takes place in the tropics (Cramp & Simmons 1980, Palmer 1988). Species belonging to this category include Honey Buzzard *Pernis apivorus*, Montagu's Harrier *Circus pygargus* and Osprey. Other non-passerines regularly suspending moult before the migration to Africa are Turtle Dove *Streptopelia turtur*, Scop's Owl *Otus scops*, Red-necked Nightjar *Caprimulgus ruficollis* and Bee-eater *Merops apiaster* (Mead & Watmough 1976, Swann & Baillie 1979). Also several species of waders may interrupt moult on their long autumn migration. The considerable variation in the length of the arctic summer may lead to yearly variation in the proportion undergoing suspended moult in some species. Interrupted moult may also allow the full utilization of suitable feeding areas between breeding and wintering grounds (Pienkowski et al. 1976).

Suspended moult has also been found in a number of European passerines such as Savi's Warbler *Locustella luscinioides* (Thomas 1977), Whitethroat *Sylvia communis* (Pimm 1973), Woodchat Shrike *Lanius senator* (Ullrich 1974) and Spotted Flycatcher *Muscicapa striata* (Hansen 1985). In Sudan it was found in migrant Pale Rock Sparrows *Petronia brachydactyla* from Asia (Nikolaus & Pearson 1991) and in North America it has been demonstrated in Rose-breasted Grosbeak *Pheucticus ludovicianus* (Cannell et al. 1983). In many of these species only a certain fraction of the population seems to suspend moult.

Adult Orphean Warblers *Sylvia hortensis* caught

during breeding and kept in captivity, all suspended their moult in the first autumn. In the second experimental year when these birds were prevented from breeding they moulted several weeks earlier and completed their moult before the migratory period (Berthold & Querner 1983). This demonstrates that the process can be adapted on a facultative basis to various experienced conditions.

Split moult

A distinct variety of suspension is when the primaries are moulted on the breeding grounds in summer, while the secondaries are shed in the tropics during winter. This was first demonstrated in the Barred Warbler *Sylvia nisoria* (Hasselquist et al. 1988). In this species the juveniles moult their secondaries in Africa initiating a seasonally divided flight feather moult already in the first winter. This is interpreted by the authors as a preparation for an early departure from the breeding grounds the following summer. After breeding, Barred Warblers normally change all their primaries and tertiaries but a very limited number of other secondaries. They migrate south comparatively early and spend a large part of the autumn in Northeast Africa. In late autumn they continue migration to south of the equator in Kenya where the secondaries are changed almost six months later than the primaries (Pearson et al. 1988). Ringing in Sudan has demonstrated a similar strategy in four other tropical migrants (Nikolaus & Pearson 1991), viz. Ortolan Bunting *Emberiza hortulana*, Orphean Warbler, Masked Shrike *Lanius nubicus* and Woodchat Shrike, all of which winter in the northern tropics.

Norman (1991) questioned the split moult strategy of African migrants, arguing that suspended secondary moult is normally induced by time stress rather than being an endogenously controlled strategy. The stress explanation however applies only to species normally undergoing a complete post-breeding moult where occasional individuals suspend secondary moult (Hedenström et al. 1992).

Duration of the moult

While large birds may take several years to renew the whole plumage, small passerines may complete moult in not much more than a month (Ginn & Melville 1983). Generally resident birds use longer time than migrants (Berthold 1984). A new feather is usually not full-grown before the next in sequence is dropped so that there are feathers of various lengths

in a "growth wave". The number of feathers growing at any time depends on the rate of growth of the individual feathers, the length of the feathers and the length of interval between the start of growth of adjacent feathers. Large birds need longer time because they have longer feathers but also because the feathers tend to be replaced in a less rapid sequence. Feather growth rate in Barnacle Geese *Branta leucopsis* was similar in all birds irrespective of age and sex (Owen & Ogilvie 1979). Pienkowiak et al. (1976) studying shorebirds in Morocco found that differences between species in the rate of moulting were related to differences in the rate of feather growth. Differences between individuals of the same species depended mainly on the number of feathers growing simultaneously, but feather growth rate also varied between different populations within the same species. In finches individual feather growth rate may vary between different species but is relatively constant within a species. Thus, differences in the overall rate of moult within a species depends primarily on the number of feathers growing at the same time (Evans 1966, Newton 1968b). In captive Bullfinches, Newton (1967) found that the outer primaries grew slower than the rest. In White-crowned Sparrows, females starting to moult with young in the nest grew fewer primaries simultaneously than other females during the second week of moult. When the fledglings had become independent growth rates of the primaries was accelerated (Morton & Morton 1990).

The duration of moult is clearly affected by latitude. Several widespread species show a clinal variation in this respect. Willow Warblers of the nominate subspecies spend an average 36.5 days in post-breeding moult while the more northerly *P. t. acredula* in general use 38.3 days (Underhill et al. 1992). The moult in the nominate subspecies starts about 3.5 days later for each degree of latitude northwards and *acredula* is about 10 days later than the most northerly *trochilus* studied. Southward migration commences as soon as the post-breeding moult is complete. Thus there is an increasing constraint on the timing of breeding and moult at higher latitudes leading to an overlap between them. The duration of the pre-breeding moult is longer than that of post-breeding moult and it is completed shortly prior to the northward migration (Underhill et al. 1992).

In the White-crowned Sparrow, the duration of moult decreases northwards by an average of 2.6 days per degree of latitude within the breeding range (Mewaldt & King 1978). The overlap of breeding and moult in individuals increases with latitude and

elevation (King 1979). A similar decrease in the duration of moult along a latitudinal gradient has been demonstrated in the Chaffinch *Fringilla coelebs* (Dolnik & Blyumental 1967). Dunlins used 70 days for the primary moult in northern compared to 97 days in western Alaska (Holmes 1971). One of the fastest primary moults recorded in any species, only 28 days, occurs in Snow Buntings *Plectrophenax nivalis* in Greenland (Ginn & Melville 1983). Gwinner & Schwabl-Brenzinger (1982) have shown that endogenous circannual rhythms are involved in the organisation of the annual cycles among related species.

Generally, resident populations use longer time for moult compared to migratory ones. Resident Starlings *Sturnus vulgaris* at Andøya, Norway used about 55 days for post-juvenile moult while migrants at Umeå, Sweden finished in about 40 days (Lundberg & Eriksson 1984). Galbraith (1977) found only small differences in moult duration between migratory Pied Wagtails *Motacilla alba yarrellii* from central Scotland and a resident population in southern England. Also King (1974) found no geographical trends in the post-breeding moult duration of Rufous-collared Sparrows within Argentina. In European Swallows *Hirundo rustica*, Kasperek (1976) discovered a negative correlation between latitude of breeding range and moult. A certain proportion of Swallows breeding in the Mediterranean countries started to moult before autumn migration while hardly any birds breeding in northern Europe did so (Ginn & Melville 1983).

Flightlessness during moult

One way to reduce the duration of moult is to shed a large number of feathers at the same time. In the most extreme case, simultaneous dropping of all flight feathers renders the bird flightless for a period. Avian taxa having simultaneous moult of the remiges are listed in Table 1, based primarily on information from Stresemann & Stresemann (1966). This strategy is adopted by the majority of wildfowl. Breeding swans and geese have a complete moult while tending the young and individual birds are flightless for a period of 4–6 weeks (Ginn & Melville 1983). It is thus essential to breed in an area where the family can escape to safe areas to avoid predation. Both parents share the guarding of the young and being large birds they can scare away many potential predators. In geese, both sexes normally moult at the same time while females start ahead of males among swans. In the Mute swan *Cygnus olor*, the female

Table 1. Avian taxa having simultaneous moult of the remiges. After Jehl (1990).
Fågeltaxa med simultan ruggning av vingpennorna. Efter Jehl (1990).

Taxon	Comments
Divers <i>Gaviidae</i>	All species
Grebes <i>Podicipedidae</i>	All species except the flightless <i>Rollandia microptera</i>
Diving-Petrels <i>Pelecanoididae</i>	Probably all species
Anhingas <i>Anhingidae</i>	All species
Flamingos <i>Phoenicopteridae</i>	All as a rule
Wildfowl <i>Anseriformes</i>	All except <i>Anseranas</i>
Cranes <i>Gruidae</i>	All except <i>Balearica</i> and <i>Anthropoides virgo</i>
Rails <i>Rallidae</i>	Most species
<i>Heliornithidae</i>	Sungrebe <i>Heliornis</i> only
Jacanas <i>Jacanidae</i>	All except <i>Jacana</i> and <i>Microparra</i>
Auks <i>Alcidae</i>	All except <i>Aethia pusilla</i> and <i>Ae. pygmaea</i>
Hornbills <i>Bucerotidae</i>	Females only in all species

drops her remiges two to three weeks after the cygnets hatch but the male does not do so until the female has regained the power of flight some weeks later (Cramp & Simmons 1977). In moulting flocks of non-breeders, on the other hand, males moult before females (Mathiasson 1973).

The Common Crane *Grus grus* nests on extensive bogs and marshlands and leads a very secluded life when breeding. Adults drop all flight-feathers within two days when the young are small and are then flightless for about 5 weeks. However, the remiges may be moulted only every second year. All cranes of the genus *Grus* seem to have a simultaneous wing moult while the Demoiselle Crane *Anthropoides virgo* sheds its flight feathers irregularly over a longer period (Cramp & Simmons 1980). The difference may be caused by a higher risk of predation in this species nesting in dryer and more open habitats.

Also in the family *Rallidae* most species seem to shed their flight feathers simultaneously, as has been demonstrated in for example Common Gallinule *Gallinula chloropus* (Karhu 1973) and Water Rail *Rallus aquaticus* (De Kroon 1986). Most species complete this moult on the breeding grounds but delay it until the young are independent. In species with several clutches, like the Common Gallinule, moult may overlap with breeding (Ginn & Melville 1983). In the order Charadriiformes, simultaneous moult of remiges seems to occur only in the family Jacanidae. However Marks et al. (1990) found that 45 % of Bristle-thighed Curlews *Numenius tahitiensis* moulting on Laysan Island, Hawaii lost the ability to fly during approximately two weeks. This

is a result of their wintering on islands free of predators.

Most bird species depend on flight for feeding and thus must retain enough remiges to secure their flight ability during moult. This is true in most passerines, and the only species normally being flightless during moult seems to be the Dipper *Cinclus cinclus*, dropping the five inner primaries simultaneously after breeding (Ginn & Melville 1983). However, Haukioja (1971) found that a small proportion of Bluethroats *Luscinia svecica*, Willow Warblers and Whitethroats caught during post-breeding moult in Finland were unable and/or unwilling to fly. Flightlessness depended not only on the fact that many wing feathers were lost simultaneously but also on the loss of most of the tail feathers at the same time. These species have a fairly short moult period, lasting between 35 and 50 days, probably because of the short summer season at northern latitudes (see also Snow Bunting in the previous section). The reduced manoeuvrability, rendering the bird more vulnerable to predation, leads to a more skulking behaviour. Since the ability to fly affects the probability of being caught, flightlessness is probably more common in passerines, especially in northerly regions, than can be deduced from moult card data.

Moult migration

During late spring or shortly after the breeding season large numbers of ducks and geese in the temperate zone migrate to traditional assembly areas where they congregate in large numbers and under-

go a simultaneous wing moult rendering them flightless for several weeks. This phenomenon known as moult migration was first documented comprehensively by Salomonsen (1968). He defined it as "Birds moving from the breeding grounds to a special moulting area where they can rapidly replace their flight feathers at a low risk of predation before resuming their migration to the winter quarters". It differs from ordinary autumn migration because the direction is usually different and all age and sex classes may not participate. The distance to the moult area may range from a few to many hundred kilometres within the same species (Ogilvie 1978).

The numbers involved may be huge, with for example up to 200 000 Shelducks *Tadorna tadorna* gathering at the German Wadden Sea. This site may be occupied for up to four months, first by non-breeders in late spring followed by adult breeders in late summer (Salomonsen 1968, Jehl 1990). Another impressive concentration is the King Eiders *Somateria spectabilis* gathering in Disko Bay, southwest Greenland where at least 200 000 may be present in August (Alerstam 1990). As in most ducks, only males and non-breeders participate in the moult migration while the females tend the young. Females may follow when the young are independent or moult on the breeding grounds. Among geese and swans both parents remain with the young when moulting but non-breeders and birds that have failed to nest undertake moult migration in many species (Ogilvie 1978). There is large regional variation so that certain species or populations don't participate. Most of the dabbling ducks breeding in northwestern Europe show no large-scale moult migration, while more easterly populations may travel thousands of kilometres to gather in enormous numbers at moulting grounds like the Volga Delta (Alerstam 1990).

Moult migration is not restricted to Anseriformes, and Jehl (1990) has compiled data from other taxa. A very impressive gathering of Black-necked Grebes *Podiceps nigricollis*, including hundreds of thousands of individuals occurs at Mono Lake, California. Here the birds exploit a superabundant food source, Brine Shrimp *Artemia monica*. Compared with moult migration of anatids this migration is unusual because both sexes and all age groups are involved (Storer & Jehl 1985, Winkler & Cooper 1986). Also other species of grebes, like the Great Crested Grebe *P. cristatus*, have been found to set out on moult migrations but the phenomenon seems to be irregular involving mainly non-breeders (Cramp & Simmons 1977, Piersma 1988). In alcids a north-

ward moult migration has been demonstrated in non-breeding Little Auks *Alle alle*, where the moulting localities vary between years according to ice conditions (Bradstreet 1982).

Waders do not have a synchronous wing moult but at least four species engage in post-breeding movements that combine elements of moult migration and fat accumulation at a single locality (Jehl 1990). The best example occurs in Wilson's Phalarope *Phalaropus tricolor* where several hundreds of thousands of birds gather at saline lakes in western USA. Here they replace the entire body plumage, the rectrices and several primaries before continuing to winter quarters in South America, where the moult is completed. Females precede males by two weeks (Jehl 1987, 1988). Another well studied species with similar moult concentrations is the Lapwing *Vanelus vanellus* (Imboden 1974).

The main factors characterising a moult area seem to be plentiful food and low predation risk. Sometimes different species may compete for food. Madson & Mortensen (1987) found that moulting Barnacle Geese in eastern Greenland had to shift to less nutritious food and increase their foraging time when together with Pink-footed Geese *Anser brachyrhynchus*. The moult of Grey-lag Geese *A. anser* at Oostvaardersplassen, Netherlands coincides with a period of fast growth in the main food, Reed *Phragmites australis*. During the moult quality as well as quantity of food decreases. As a consequence, late arriving geese chose not to moult here but returned to Scandinavia (Loonen et al. 1991). Although the snow-free period in high arctic areas is too short to permit breeding in most species of geese, the food resources can be utilised by moulting non-breeders. Thus a number of goose species have a northbound moult migration in summer (Salomonsen 1968). These birds also avoid food competition on the breeding grounds. Ebbinge & Ebbinge-Dallmeijer (1977) suggested that, by moulting in the constant light of the far north, the geese are able to detect predators in time to escape by swimming out to sea. The need to avoid potentially dangerous dark periods may thus be another factor causing northward moult migration in geese.

A comparative study of moult in three different groups

Raptors

While small and medium sized raptors normally change the whole plumage annually, some of the

large eagles and vultures may shed their wing quills only every second to fourth year (Cramp & Simmons 1980, Forsman 1984). There is however large individual variation, which may depend on for instance varying food conditions. Thus Forsman (1984) found that Common *Buteo buteo* and Rough-legged *B. lagopus* Buzzards changed fewer remiges in years of food scarcity.

In most raptors moult starts when the birds are still breeding. Very few species seem normally to postpone it until after the young are fledged. Due to different parental roles the sexes normally show different timing of the moult. The female, responsible for incubation and guarding the small young, stays close to the nest and starts to moult during this time. The male starts later since he needs to retain flight ability to feed the female and the small young. In *Accipiter* hawks, the female may be almost flightless during incubation due to intense moult of primaries, while the male changes his flight feathers at a slower and more uniform rate (Newton & Marquis 1982). Sylvén (1982) suggested that the earlier moult of female Common Buzzards, as compared with males, enables them to accumulate more fat before the winter. This might contribute to the higher survival rate of females in this species. In the Honey Buzzard where both sexes share incubation there is no difference in the timing of moult (Forsman 1984). Most species slow down the pace of or suspend moult during the most intensive phase of breeding, that with large young in the nest.

Among migrating European raptors there are basically three moult strategies (Newton 1979, Forsman 1984). Short-distance migrants like Buzzards *Buteo* and Hawks *Accipiter* normally complete the moult on the breeding grounds before the comparatively late migration towards the south. Most of these birds normally spend the winter well north of the Mediterranean. Medium-distance migrants, wintering in southern Europe or northern Africa, change most of the remiges before migration but moult the rest on the winter grounds. They include Marsh Harrier *Circus aeruginosus*, Red Kite *Milvus milvus* and Merlin *Falco columbarius*, often migrating with large visible gaps in the wings (pers. observ.). Long-distance migrants, leaving early and wintering in the tropics, normally only have time to change a few primaries before autumn departure. They suspend moult during migration and most of the moult takes place in tropical Africa. Representatives of this group include Honey Buzzard and Hobby *Falco subbuteo*, which feed primarily on invertebrates. Table 2 classifies European

Table 2. Moulting strategies of European raptors (after Cramp & Simmons 1980, Forsman 1984).

Ruggningsstrategier hos europeiska rovfåglar (efter Cramp & Simmons 1980, Forsman 1984).

Short-distance migrants –

Most of moult on the breeding grounds

Kortflyttare –

Det mesta av ruggningen i häckningsområdet

- White-tailed Eagle *Haliaeetus albicilla*
- Goshawk *Accipiter gentilis*
- Sparrowhawk *A. nisus*
- Common Buzzard *Buteo buteo buteo*
- Rough-legged Buzzard *B. lagopus*
- Golden Eagle *Aquila chrysaetos*

Medium-distance migrants –

Moult both in summer and winter quarters

Mellandistansflyttare –

Ruggar både i sommar- och vinterkvarteren

- Red Kite *Milvus milvus*
- Marsh Harrier *Circus aeruginosus*
- Hen Harrier *C. cyaneus*
- Long-legged Buzzard *Buteo rufinus*
- Spotted Eagle *Aquila clanga*
- Kestrel *Falco tinnunculus*
- Merlin *F. columbarius*
- Saker *F. cherrug*
- Peregrine *F. peregrinus*

Long-distance migrants –

Most of moult in winter quarters

Långdistansflyttare –

Det mesta av ruggningen i vinterkvarteren

- Osprey *Pandion haliaetus*
 - Honey Buzzard *Pernis apivorus*
 - Black Kite *Milvus migrans*
 - Egyptian Vulture *Neophron percnopterus*
 - Short-toed Eagle *Circaetus gallicus*
 - Montagu's Harrier *Circus pygargus*
 - Levant Sparrowhawk *Accipiter brevipes*
 - Common Buzzard *Buteo buteo vulpinus*
 - Lesser Spotted Eagle *Aquila pomarina*
 - Booted Eagle *Hieraaetus pennatus*
 - Lesser Kestrel *Falco naumanni*
 - Red-footed Falcon *F. vespertinus*
 - Hobby *F. subbuteo*
 - Eleonora's Falcon *F. eleonorae*
-

raptors according to migration/moult strategy. A similar pattern is also found in the New World with long-distance migrants breeding in North America and wintering in South America, feeding primarily on insects. Representatives include Mississippi Kite

Ictinia mississippiensis, Broad-winged Hawk *Buteo platypterus* and Swainson's Hawk *B. swainsoni*, (Newton 1979).

Even within species different populations may have separate moult strategies. Many raptors are leap-frog migrants, where birds breeding furthest to the north have the longest migration, wintering south of other populations. A good example is the Common Buzzard. The nominate race, breeding in western Europe, is a resident or short-distance migrant moulting before migration. The more easterly subspecies *B. b. vulpinus*, being a long-distance migrant, only has time to change a few primaries before migration to southern Africa where the moult is not completed until late winter (Forsman 1984). In the Peregrine Falcon *Falco peregrinus* southerly populations finish the moult in October–November while arctic populations suspend and complete moult in the tropics (Stresemann & Stresemann 1966).

Thus in raptors migration distance seems to affect the "choice" of moult strategy in a similar way as among passerines (Ginn & Melville 1983).

Waders

Generally, migrant wader populations have a more rapid moult than resident ones. Normally, waders spread their moult over as long a period as possible, compatible with other energy-demanding activities such as breeding and migration. In the Northern Hemisphere moult starts as early as possible in summer or autumn to be completed while food availability is likely to be high, daylight period long and temperatures high (Pienkowski et al. 1976). Non-breeding birds which remain in the winter quarters moult earlier and more slowly during the summer. Adult birds spending the northern winter in the Southern Hemisphere also have a long and slow moult in the favourable summer conditions there. Interspecific variation in moult duration is due largely to differences in the growth rate of wing quills (Pienkowski et al. 1976).

Few long-distance migrants among the waders of the Northern Hemisphere have time to complete the wing moult on the breeding grounds. Among Palearctic species wintering in Kenya only the Marsh Sandpiper *Tringa stagnatilis*, with a comparatively southerly breeding range, normally has completed moult before arrival in the tropical winter destinations (Pearson 1981). In the Ruff *Philomachus pugnax*, males start to moult while females incubate and often have time to change all flight feathers, as observed in Germany (Glutz von Blotzheim et al.

1975, Muenster 1991). Also in the Netherlands some Ruffs complete moult of the primaries and they are believed to winter there (Koopman 1986). Most Ruffs, however, only commence moult in Europe and complete it in the African winter quarters after suspension. The primary moult is faster in Europe than in East Africa (Pearson 1981, Table 3). Zdarek (1987) reports that some Green Sandpipers complete their moult of the remiges at ponds in Czechoslovakia, but the majority only change a few flight feathers before they reach the winter quarters (Cramp & Simmons 1983). Some shorebirds shed a few remiges already on the breeding grounds, while several species start to moult at stop-over sites along the migration route and later complete it in the winter quarters. Others delay the whole moult until after autumn migration (Ginn & Melville 1983, Cramp & Simmons 1983).

Generally, the duration of moult and the variation between individual birds increase with decreasing latitude. In Table 3 I have compiled data on primary moult of some widespread wader species, divided into three groups depending on the timing of moult in relation to breeding and migration. These estimates may not be comparable in every case since various methods may have been used by different workers but they clearly demonstrate the general trends. The fastest recorded moult is achieved by Purple Sandpipers *Calidris maritima* in Iceland and Sanderlings *C. alba* in the Dutch Wadden Sea, both completing primary moult in 50 days (Morrison 1976, Boere 1976). These birds have a large number of primaries growing simultaneously, rendering them almost flightless. The Purple Sandpipers in Iceland are residents but populations wintering in the Netherlands, believed to originate in arctic Canada, arrive after completion of the primary moult (Boere et al. 1984). On the other extreme, many species wintering in the tropical region spread the wing moult over a period of 3–4 months (Table 3). This is probably the best strategy as long as food conditions are relatively stable over the winter.

There may be a considerable variation in moult strategy within single species. In the Turnstone *Arenaria interpres*, the Canadian-Greenland population wintering in western Europe has approximately 45 days shorter duration of the primary moult compared to the Siberian population wintering in South Africa (Summers et al. 1989, Table 3).

The Dunlin breeds in most of the northern Holarctic. At least six subspecies have been described and the variation in primary moult is considerable. In *C. a. sakhalina* of northern Alaska the moult is com-

Table 3. Estimates of primary moult duration in Holarctic waders.
Uppskattningar av handpenneruggningens längd hos holarktiska vadare.

Species	Moult locality	Duration (days)	Source
<i>Art</i>	<i>Ruggningsplats</i>	<i>Längd</i>	<i>Källa</i>
Moult on or near the breeding grounds			
<i>Ruggning i eller nära häckningsområdet</i>			
Purple Sandpiper	Iceland	50	Morrison 1976
Dunlin	NE Siberia+Alaska	60–70	Cramp & Simmons 1983
Dunlin	Northern Alaska	70	Holmes 1971
Dunlin	Western Alaska	97	Holmes 1971
Ruff	Netherlands	72	Koopman 1986
Ruff	Germany	75	Muenster 1991
Turnstone	Iceland	70	Ginn & Melville 1983
Moult in temperate winter quarters after migration			
<i>Ruggning i tempererade övervintringsområden</i>			
Golden Plover	Netherlands	125	Jukema 1982
Grey Plover	England	90	Branson & Minton 1976
Knot	Netherlands	90–100	Ginn & Melville 1983
Sanderling	Netherlands	50	Boere 1976
Dunlin	England	59–89	Ginn & Melville 1983
Dunlin	Netherlands	87–94	Ginn & Melville 1983
Dunlin	Morocco	60–80	Pienkowski et al 1976
Curlew Sandpiper	Morocco	40+	Pienkowski et al 1976
Little Stint	Morocco	50–60	Pienkowski et al 1976
Redshank <i>T. t. robusta</i>	Western Europe	125	Cramp & Simmons 1983
Redshank <i>T. t. totanus</i>	North Africa	135	Cramp & Simmons 1983
Turnstone	Netherlands	70–75	Boere 1976
Turnstone	England	80	Branson et al 1979
Moult in tropical winter quarters after migration			
<i>Ruggning i tropiska övervintringsområden</i>			
Sanderling	South Africa	100	Cramp & Simmons 1983
Curlew Sandpiper	Mauretania	60	Wilson et al 1980
Curlew Sandpiper	South Africa	140	Elliott et al 1976
Curlew Sandpiper	Tasmania	125–130	Thomas & Dartnall 1971
Little Stint	Kenya	100–150	Pearson 1981
Little Stint	South Africa	100–115	Ginn & Melville 1983
Red-necked Stint	Tasmania	110–115	Thomas & Dartnall 1971
Ruff	Kenya	110–130	Pearson 1981
Turnstone	South Africa	110–120	Summers et al 1989

pleted in only 70 days, overlapping in part with breeding. Only 10° latitude further south, *C. a. pacifica* in western Alaska needs 97 days to change the primaries, moving to the coast when the young fledge. This difference is interpreted as an adaptation to the shorter summer at higher latitudes, governed primarily by the availability of food (Holmes 1971). It may however also be affected by the length and time of the migratory journey. The nominate race of the Dunlin, breeding in northern Scandinavia and Russia eastwards at least to the Jenisey River, normally does not moult on the breeding grounds. This is especially true in populations breeding west of the Ural Mountains, while more easterly populations may commence moult during the breeding season (Greenwood 1983). Most of the Dunlins reaching western Europe after their autumn migration perform a complete moult in the Wadden Sea or Great Britain (Boere et al. 1973, Hale 1980). However, Gromadzka (1986) found that 56 % of the Dunlins migrating through Poland had already started their wing moult. Studies of migrating birds in southern Sweden in the autumns of 1985–88 showed that between 27 and 61 % of the adult Dunlins had initiated the primary moult (Holmgren et al. 1993). The proportion was higher in second year birds compared to older birds and a greater fraction was found moulting in years when the passage occurred relatively late in the season. No large gaps in the wings, typical of birds moulting at the Wash in England, were found in Sweden. Hence birds probably adjust their moult speed to maintain the wing area as large as possible when moulting during migration (Holmgren et al. 1993). However, Dunlins moulting in Morocco and migrating shorter distances, often had large gaps in the wing (Pienkowski & Dick 1975). Dunlins of the subspecies *C. a. schinzii* breeding around the Baltic never start the moult on the breeding grounds and leave the nesting site already in June–early July to winter and moult in southwestern Europe and North Africa (Jönsson 1986). Dunlins of the races *schinzii* and *arctica* from Iceland and Greenland also pass through the British Isles early without moulting on their way to the wintering grounds (Hardy & Minton 1980).

The closely related Curlew Sandpiper *Calidris ferruginea* breeds in fairly limited regions of northern Siberia but winters over a vast area in the tropics from western Africa to Australia (Hayman et al. 1986). After breeding it performs a long and fast migration to the moulting and wintering grounds with males preceding females. In populations moulting in Morocco and Mauritania both sexes have a

comparatively fast moult of 40–60 days (Table 3). The moult seems to be faster in Morocco and most of these birds later move on to winter further south (Wilson et al. 1980). On the other hand, birds wintering in South Africa and Tasmania moult there and during a much longer period (Table 3).

Most waders have a partial moult of body feathers in spring when they attain summer plumage. At Banc d'Arguin, Mauritania, adults in nearly half of the wintering species were in complete summer plumage at the end of April, but there were large differences between species in timing. This pre-breeding moult was most intensive about four weeks before the average date of spring departure. It may ultimately depend on the start of breeding and there was a positive association between late pre-breeding moult and high latitude of the midpoint of the breeding area (Zwarts et al. 1990). Curlew Sandpipers leaving South Africa or Australia in early April start the pre-breeding moult a month before their conspecifics departing from Mauritania (Elliott et al. 1976). Many waders, however, apparently suspend the body moult during migration and Bar-tailed Godwits *Limosa lapponica* were not moulting when they arrived at the Wadden Sea in spring (Zwarts et al. 1990). On this Dutch staging area moulting individuals had a more complete breeding plumage than non-moulting birds and were always heavier. Piersma & Jukema (1993) argued that due to tight time/energy schedules faced by godwits on long-distance migration, only individuals with sufficient energy reserves can afford to fully upgrade their body plumage in the spring staging areas.

To summarize, few waders moult on the breeding grounds. They either renew their feathers on stop-over sites en route or on the wintering grounds. The duration of moult generally increases with falling latitudes, most likely reflecting the amount and stability of the food resources.

Warblers

Passerines moulting faster than large birds have a greater potential for variation in moult strategy. A good example is provided by the Palearctic warblers of the family *Sylviidae*. They exhibit great variation within genera and sometimes even within species. Table 4 (compiled from Ginn & Melville 1983, Cramp 1992, Svensson 1992) summarises moult strategies of migrating members in six genera.

The six members of the genus *Locustella* are all long-distance migrants which normally have a complete moult in the winter quarters in Africa or south-

ern Asia. There may be great individual variation though, and at least Grasshopper Warbler *L. naevia*, Lanceolated Warbler *L. lanceolata* and Savi's Warbler sometimes change a few flight feathers in the breeding area. Especially the latter species often shows centrifugal moult of the primaries. Thomas (1977) suggested that this may enable Savi's Warblers to replace the important outermost primaries more quickly before autumn migration. That these outer primaries are especially important is also indicated by the fact that most adult River Warblers change the outermost one to five pairs in Northeast Africa in September–November. After this they continue to Southeast Africa where a complete renewal of the primaries in the normal sequence is performed during January–March (Pearson & Backhurst 1983). The three eastern species in the genus are less well studied. Stresemann & Stresemann (1976) reported two complete annual moults in Pallas's Grasshopper Warbler *L. certhiola*, but this was questioned by Svensson (1992).

The genus *Acrocephalus* is generally associated with wetlands both in summer and winter. Most species are long-distance migrants and a total of nine have a complete winter moult (Table 4). The only European member with a summer moult is the Moustached Warbler *A. melanopogon*, the species with the shortest migration. This is also the only *Acrocephalus* with a complete post-juvenile moult in the birth year. Juveniles in the Neusiedler See moult locally in August–October, while other populations moult further south in late autumn (Leisler 1972).

While Great Reed Warbler *A. arundinaceus* has a winter moult, the closely related Eastern Great Reed Warbler *A. orientalis*, often regarded as conspecific, normally completes moult on the breeding grounds or on stop-over sites slightly to the south (Nisbet & Medway 1972). These authors interpret the differences between the two species as adaptations to different climatic factors experienced during migration and in the breeding area. The Great Reed Warbler winters over a large area south of the Sahara. The timing of moult however varies considerably, most likely as an effect of food availability in relation to the rainy and dry seasons. Birds passing Sudan in late autumn all had old flight feathers (Nikolaus & Pearson 1991). In equatorial Africa two groups could be identified. One group arrived in November–January with fresh plumage, after a presumed moult in Northeast Africa. The other group arrived in November–December in worn plumage and started to moult. The relative abundance of the latter group was higher at winter sites further to the

south in Africa (Pearson 1975). A fast moult, completed before mid–November, in Great Reed Warblers and Sedge Warblers *A. schoenobaenus* in Ghana, coincides with a brief period of favourable food conditions after the rainy season (Bensch et al. 1991). Birds using more stable areas spread the moult over a considerably longer time (Pearson 1975). In northern Ghana, Great Reed Warblers disappeared after a rapid moult, while birds in the southern part of the country arrived later in fresh plumage, established territories and presumably wintered in that area (Hedenström et al. 1993). In India migration between a moulting and a final wintering area occur in Blyth's Reed Warblers *A. dumetorum* which spent 8–9 weeks in autumn moulting in the New Delhi area but did not winter there (Gaston 1976). Marsh Warblers *A. palustris* passing Ngulia in Kenya in late autumn had not started moulting and were presumed to moult in Southeast Africa (Pearson & Backhurst 1976).

The genus *Hippolais* consists of six closely related species breeding from western Europe east to Central Asia. All can be labelled long-distance migrants and all share the strategy of a complete winter moult. The pattern seems to vary less than in other genera although the moult may be performed early in the winter as in Melodious Warbler *H. polyglotta* wintering in western Africa, or prior to spring migration as in Icterine Warbler *H. icterina* wintering in East Africa (Svensson 1992).

Most *Sylvia* species have a complete summer moult. This is true in residents breeding around the Mediterranean, a number of short-distance migrants as well as in some long-distance migrants, like Lesser Whitethroats *S. curruca* travelling from northern Siberia to Northeast Africa (Table 4). There are, however, some species that have adopted other strategies. The only species always moulting completely in the winter quarters is the Garden Warbler *S. borin*. It has a rather northern breeding range and winters from tropical Africa southwards to South Africa. In the Whitethroat, a species with a similar summer range but generally wintering closer to the Sahara, the variation is much greater. Most Whitethroats breeding in Europe have a complete summer moult before migration. Boddy (1992) found that some adults in Lincolnshire commenced moult whilst others were beginning a further breeding attempt, but he could not document any pre-migratory moult suspension. Some individuals, primarily late breeders, suspended moult at various stages in the wing and completed it in Africa (Pimm 1973, Da Prato & Da Prato 1983). In the eastern subspecies *S. c.*

Table 4. Moulting strategies of six genera of Palearctic warblers in the family *Sylviidae* (data from Ginn & Melville 1983, Cramp 1992 and Svensson 1992).

Ruggningsstrategier hos sex olika släkten palearktiska sångare inom familjen Sylviidae (efter Ginn & Melville 1983, Cramp 1992 och Svensson 1992). Split=delad ruggning, Suspended=uppskjuten ruggning

	Summer	Split	Suspended	Winter	Summer+Winter
Pallas's Grashopper Warbler <i>Locustella certhiola</i>				X	
Lanceolated Warbler <i>L. lanceolata</i>			X	X	
Grashopper Warbler <i>L. naevia</i>			X	X	
River Warbler <i>L. fluviatilis</i>				X	
Savi's Warbler <i>L. luscinioides</i>	X		X	X	
Gray's Grashopper Warbler <i>L. fasciolata</i>				X	
Moustached Warbler <i>Acrocephalus melanopogon</i>	X		X	X	
Aquatic Warbler <i>A. paludicola</i>				X	
Sedge Warbler <i>A. schoenobaenus</i>				X	
Paddyfield Warbler <i>A. agricola</i>				X	
Blyth's Reed Warbler <i>A. dumetorum</i>				X	
Marsh Warbler <i>A. palustris</i>				X	
Reed Warbler <i>A. scirpaceus</i>				X	
Great Reed Warbler <i>A. arundinaceus</i>				X	
Eastern Great Reed Warbler <i>A. orientalis</i>	X				
Clamorous Reed Warbler <i>A. stentoreus</i>	X				
Thick-billed Warbler <i>A. aedon</i>				X	
Olivaceous Warbler <i>Hippolais pallida</i>				X	
Booted Warbler <i>H. caligata</i>				X	
Upcher's Warbler <i>H. languida</i>				X	
Olive-three Warbler <i>H. olivetorum</i>				X	
Icterine Warbler <i>H. icterina</i>				X	
Melodious Warbler <i>H. polyglotta</i>				X	
Marmora's Warbler <i>Sylvia sarda</i>	X				
Dartford Warbler <i>S. undata</i>	X				
Spectacled Warbler <i>S. conspicillata</i>	X				
Subalpine Warbler <i>S. cantillans</i>	X				
Ménétries's Warbler <i>S. mystacea</i>	X				
Sardinian Warbler <i>S. melanocephala</i>	X				
Cyprus Warbler <i>S. melanothorax</i>	X				
Rüppell's Warbler <i>S. rueppelli</i>	X				
Desert Warbler <i>S. nana</i>	X				
Barred Warbler <i>S. nisoria</i>		X			
Orphean Warbler <i>S. hortensis</i>	X	X	X		
Lesser Whitethroat <i>S. curruca</i>	X				
Whitethroat <i>S. communis</i>	X		X	X	
Garden Warbler <i>S. borin</i>				X	
Blackcap <i>S. atricapilla</i>	X				
Greenish Warbler <i>Phylloscopus trochiloides</i>				X	
Arctic Warbler <i>P. borealis</i>				X	
Pallas's Warbler <i>P. proregulus</i>	X				
Yellow-browed Warbler <i>P. inornatus</i>	X				
Radde's Warbler <i>P. schwarzi</i>	X				
Dusky Warbler <i>P. fuscatus</i>	X				
Bonelli's Warbler <i>P. bonelli</i>				X	
Wood Warbler <i>P. sibilatrix</i>				X	
Chiffchaff <i>P. collybita</i>	X				
Willow Warbler <i>P. trochilus</i>					X
Goldcrest <i>Regulus regulus</i>	X				
Firecrest <i>R. ignicapillus</i>	X				

icterops suspension is more common, and a large proportion of the birds have a complete winter moult (Pearson & Backhurst 1976, Cramp 1992). In southern Africa birds arrive in heavily worn plumage in December or early January and sometimes fail to finish moult completely before spring migration (Clancey 1976). The late arrival of birds in southern Africa indicates that these birds spend the autumn at stop-over sites in Northeast Africa without moulting. In Switzerland, locally breeding Garden Warblers and Whitethroats migrated south ahead of passing migrants from further north. The short-distance migrant Blackcap *S. atricapilla* showed the opposite pattern with migrants passing through before local breeders left (Turrian & Jenni 1989). These local Blackcaps most likely have time for a prolonged moult while the other category is in a greater rush to migrate south as soon as breeding and moult allow.

Another long-distance migrant, the Barred Warbler, has evolved a special split moult strategy, as already mentioned. It changes the primaries in summer and most of the secondaries in the African winter quarters (Hasselquist et al. 1988, Pearson et al. 1988). Easterly populations of the closely related Orphean Warbler apparently also have a similar split moult strategy (Nikolaus & Pearson 1991). The split moult may be regarded as a compromise between the complete summer and winter moult strategies. It indicates an urge to leave the breeding grounds early perhaps in order to make use of favourable stop-over conditions in Northeast Africa before moving on to the winter quarters further south in East Africa.

The large genus *Phylloscopus* with a majority of species in Asia also shows great variability in moult strategies (Table 4). In Europe the Chiffchaff is a resident or short-distance migrant with a complete summer moult. Two long-distance migrants wintering south of the Sahara, Bonelli's Warbler *P. bonelli* and Wood Warbler *P. sibilatrix*, moult in the winter quarters as do also the two long-distance migrants wintering in Southeast Asia, the Arctic and Greenish Warblers. The Willow Warbler is also a long-distance migrant wintering in Africa but this species has time to perform two complete moults annually as described above. In northern Asia four other long-distance migrants (Pallas's *P. proregulus*, Yellow-browed *P. inornatus*, Radde's *P. schwarzii* and Dusky *P. fuscatus* Warbler) moult completely in summer. This is also true of Asian populations of the Chiffchaff which may also be regarded as long-distance migrants. The moult of several other *Phylloscopus* species breeding further south in Asia is less well

studied but most of them are residents or short-distance migrants, most likely having a summer moult.

No intraspecific differences in moult strategies have been recorded within the genus *Phylloscopus* although some species have a vast breeding range. In English Willow Warblers the majority of males commenced moult in June, regardless of whether replacement or second broods were reared in July, while females synchronised the onset of moult with the independence of their young (Norman 1990). Some Willow Warblers, most likely females, may not have time to change all remiges in the summer and they arrest moult until all feathers are again renewed in the next winter moult. Underhill et al. (1992) questioned if birds of the subspecies *P. t. yakutensis*, breeding far to the northeast in Siberia but still wintering in Africa, really have time to complete two moults annually. Another interesting question is whether the feather quality of the Willow Warbler is poorer compared to species like the Arctic Warbler performing an equally long migration but only changing the flight feathers once a year.

This compilation of moulting strategies among *Sylviidae* gives no single answer to what determines the strategy in different species. The most clear trend is an increased tendency of winter moult in species with a longer migration (Ginn & Melville 1983). Long-distance migrants often hold winter territories as has been demonstrated in Marsh Warbler, Great Reed Warbler and Greenish Warbler (Kelsey 1989, Hedenström et al. 1993, Price 1981). If it is important to be early on the winter grounds to establish a territory, the birds may not have time for a summer moult.

Acknowledgements

This review was originally written as an introductory paper at the Department of Ecology, Lund University with Thomas Alerstam as supervisor. Staffan Bensch and Carl Edelstam gave many valuable comments on the manuscript.

References

- Alerstam, T. 1990. *Bird Migration*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Alerstam, T. & Högstedt, G. 1982. Bird migration and reproduction in relation to habitats for survival and breeding. *Ornis Scand.* 13:25–37.
- Ashmole, N. P. 1962. The Black Noddy *Anous tenuirostris* on Ascension Island. Part 1. General biology. *Ibis* 103:235–273.

- Bensch, S., Gezelius, L., Grahm, M., Hasselquist, D., Lindström, Å. & Ottosson, U. 1985. Influence of brood size on moult in female Willow Warblers. *Ornis Scand.* 16:151–152.
- Bensch, S., Hasselquist, D., Hedenström, A. & Ottosson, U. 1991. Rapid moult among Palearctic passerines in West Africa – an adaptation to the oncoming dry season? *Ibis* 133:47–52.
- Berthold, P. 1984. The endogenous control of bird migration: a survey of experimental evidence. *Bird Study* 31:19–27.
- Berthold, P. & Querner, U. 1983. On the control of suspended moult in a European trans-Saharan migrant, the Orphean Warbler. *J. Yamashina Inst. Ornithol.* 14:157–165.
- Boddy, M. 1981. Primary moult in Juvenile and Adult Wood-pigeons. *Ring. & Migr.* 3:113–122.
- Boddy, M. 1992. Timing of Whitethroat *Sylvia communis* arrival, breeding and moult at a coastal site in Lincolnshire. *Ring. & Migr.* 13:65–72.
- Boere, G. C. 1976. The significance of the Dutch Waddensee in the annual life cycle of arctic, subarctic and boreal waders. Part 1. The function as a moulting area. *Ardea* 64:210–291.
- Boere, G. C., deBruijne, J. W. A. & Nieboer, E. 1973. A study on the significance of the Dutch Waddensee-area for the Dunlin *Calidris alpina* in late summer and autumn. *Limosa* 46:205–227.
- Boere, G. C., Roselaar, K. & Engelmoer, M. 1984. The breeding origins of Purple Sandpipers *Calidris maritima* present in the Netherlands. *Ardea* 72:101–110.
- Bradstreet, M. S. W. 1982. Pelagic feeding ecology of Doveskies *Alle alle* in Lancaster Sound and western Baffin Bay. *Arctic* 35:126–140.
- Branson, N. J. B. A. & Minton, C. D. T. 1976. Moult measurements and migrations of the Grey Plover. *Bird Study* 23:257–266.
- Branson, N. J. B. A., Ponting, E. D. & Minton, C. D. T. 1979. Turnstone populations on the Wash. *Bird Study* 26:47–54.
- Cannell, P. F., Cherry, J. D. & Parkes, K. C. 1983. Variation and migration overlap in flight feather molt of the Rose-breasted Grosbeak *Pheucticus ludovicianus*. *Wilson Bull.* 95:621–627.
- Chilgren, J. D. 1975. Dynamics and bioenergetics of postnuptial moult in captive White-crowned Sparrows (*Zonotrichia leucophrys gambelii*). Ph.D. Dissertation. Washington State University.
- Chilgren, J. D. & de Graw, W. A. 1977. Some blood characteristics of White-crowned Sparrows during molt. *Auk* 94:169–171.
- Clancey, P. A. 1976. Miscellaneous taxonomic notes on African birds 45. *Durban Mus. Novit.* 11:115–138.
- Cramp, S. (ed). 1985. *The Birds of the Western Palearctic*. Vol. 4. Oxford University Press, Oxford.
- Cramp, S. (ed). 1988. *The Birds of the Western Palearctic*. Vol. 5. Oxford University Press, Oxford.
- Cramp, S. (ed). 1992. *The Birds of the Western Palearctic*. Vol. 6. Oxford University Press, Oxford.
- Cramp, S. & Simmons, K. E. L. (eds). 1977. *The Birds of the Western Palearctic*. Vol. 1. Oxford University Press, Oxford.
- Cramp, S. & Simmons, K. E. L. (eds). 1980. *The Birds of the Western Palearctic*. Vol. 2. Oxford University Press, Oxford.
- Cramp, S. & Simmons, K. E. L. (eds). 1983. *The Birds of the Western Palearctic*. Vol. 3. Oxford University Press, Oxford.
- Croxall, J. P. 1982. Energy costs of incubation and moult in petrels and penguins. *J. Anim. Ecol.* 51:177–194.
- Da Prato, D. S. R. & Da Prato, E. S. 1983. Movements of Whitethroats *Sylvia communis* ringed in the British Isles. *Ring. & Migr.* 4:193–210.
- De Kroon, G. H. J. 1986. Moult and feather growth in the Water Rail *Rallus aquaticus* on the Waddensee Island of Vlieland. *Ring. & Migr.* 7:57–59.
- Dhondt, A. A. & Smith, J. N. M. 1980. Postnuptial molt of the Song Sparrow on Mandarte Island in relation to breeding. *Can. J. Zool.* 58:513–520.
- Dolnik, V. R. & Blyumental, T. I. 1967. Autumnal premigratory and migratory periods in the Chaffinch (*Fringilla coelebs coelebs*) and some other temperate-zone passerine birds. *Condor* 69:435–468.
- Dwight, J. 1900. The sequence of plumages and moults of the passerine birds of New York. *Ann. New York Acad. Sci.* 13:73–360.
- Ebbinge, B. & Ebbinge-Dallmeijer, D. 1977. Barnacle Geese *Branta leucopsis* in the arctic summer a reconnaissance trip to Svalbard, Norway. *Nor-polarinst. Arbok* (1975), pp. 119–138.
- Edelstam, C. 1969. Ruggologi eller fåglarnas fjäderbyte. *Forskning och Framsteg* 3:25–29.
- Elkins, N. & Etheridge, B. 1974. The Crag Martin in winter quarters at Gibraltar. *Brit. Birds* 67:376–387.
- Elkins, N. & Etheridge, B. 1977. Further Studies of Wintering Crag Martins. *Ring. & Migr.* 1:158–165.
- Elliott, C. C. H., Waltner, M., Underhill, L. G., Pringle, J. S. & Dick, W. J. A. 1976. The migration system of the Curlew Sandpiper *Calidris ferruginea* in Africa. *Ostrich* 47:191–213.
- Evans, P. R. 1966. Autumn movements, moult and measurements of the Lesser Redpoll *Carduelis flammae cabaret*. *Ibis* 108:183–216.
- Forsman, D. 1984. *Rovfågelsguiden*. Lintutieto, Helsingfors.
- Galbraith, H. 1977. The post-nuptial moult of a migratory population of Pied Wagtails. *Ring. & Migr.* 1:184–186.
- Gaston, A. J. 1976. The moult of Blyth's Reed Warbler *Acrocephalus dumetorum* with notes on the moult of other Palearctic warblers in India. *Ibis* 118:247–251.
- Gauci, C. & Sultana, J. 1981. The moult of the Fan-tailed Warbler. *Bird Study* 28:77–86.
- Ginn, H. B. & Melville, D. S. 1983. *Moult in Birds*. BTO Guide 19, Tring.
- Glutz von Blotzheim, U. N., Bauer, K. M. & Bezzel, E. (eds). 1975. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Vol. 6. Akademische Verlagsgesellschaft, Weisbaden.
- Greenwood, J. G. 1983. Post-nuptial moult in Dunlin *Calidris alpina*. *Ibis* 125:223–228.
- Gromadzka, J. 1986. Primary moult of adult Dunlins *Calidris alpina* of different age during autumn migration. *Vår Fågelvärld*, Suppl. 11:51–56.
- Gwinner, E. & Schwabl-Brenzinger, I. 1982. Adaptive temporal programming of moult and migratory disposition in two closely related long-distance migrants, the Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) and the Collared Flycatcher (*Ficedula albicollis*). In Papi, F. & Wallraff, H. G. (eds). *Avian Navigation*. Springer Verlag, Berlin, pp. 75–89.

- Hale, W. G. 1971. *Waders*. Collins, London.
- Hansen, K. 1985. Arrested moult in the Spotted Flycatcher *Muscicapa striata*. *Dansk Ornithol. Foren. Tidskr.* 79:60–62.
- Hardy, A. R. & Minton, C. D. T. 1980. Dunlin *Calidris alpina* migration in Britain, UK and Ireland. *Bird Study* 27:81–92.
- Harper, D. G. C. 1984. Molt interruption in passerines resident in Britain. *Ring. & Migr.* 5:101–104.
- Hasselquist, D., Hedenström, A., Lindström, Å. & Bensch, S. 1988. The seasonally divided flightfeather moult in the Barred Warbler *Sylvia nisoria* – a new moult pattern for European passerines. *Ornis Scand.* 19: 280–286.
- Haukioja, E. 1969. Weights of Reed Buntings (*Emberiza schoeniclus*) during summer. *Ornis Fenn.* 46:13–21.
- Haukioja, E. 1971. Flightlessness in some moulting passerines in Northern Europe. *Ornis Fenn.* 48:101–115.
- Hayman, P., Marchant, J. & Prater, T. 1986. *Shorebirds – An identification guide to the waders of the world*. Croom Helm, London.
- Hedenström, A., Bensch, S., Hasselquist, D., Lindström, Å. & Åkesson, S. 1992. Viewpoint: Split moult: stress or strategy? *Ring. & Migr.* 13:179–180.
- Hedenström, A., Bensch, S., Hasselquist, D., Lockwood, M. & Ottosson, U. 1993. Migration, stop-over and moult of the Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus* in Ghana, West Africa. *Ibis* 135:177–180.
- Holmes, R. T. 1971. Latitudinal differences in the breeding and molt schedules of Alaskan Red-backed Sandpipers (*Calidris alpina*). *Condor* 73:93–99.
- Holmgren, N., Ellegren, H. & Pettersson, J. 1993. The adaptation of moult pattern in migratory Dunlins *Calidris alpina*. *Ornis Scand.* 24:21–27.
- Humphrey, P. S. & Parkes, K. C. 1959. An approach to the study of moult and plumages. *Auk* 76:1–31.
- Imboden, C. 1974. Migration, dispersal and breeding period of the Lapwing *Vanellus vanellus* in Europe. *Orn. Beob.* 71:5–134.
- Jehl, J. R. Jr. 1987. Molt and moult migration in a transequatorially migrating shorebird: Wilson's Phalarope. *Ornis Scand.* 18:173–178.
- Jehl, J. R. Jr. 1988. Biology of the Eared Grebe and Wilson's Phalarope in the nonbreeding season: a study of adaptations to saline lakes. *Stud. Avian Biol.* No 12. 14pp.
- Jehl, J. R. Jr. 1990. Aspects of the Molt Migration. In Gwinner, E. (ed). *Bird Migration*. Springer Verlag, Berlin. pp. 102–113.
- Jönsson, P. E. 1986. The migration and wintering of Baltic Dunlins *Calidris alpina schinzii*. *Vår Fågelvärld*, Suppl. 11:71–78.
- Jukema, J. 1982. Moulting and biometry of the Golden Plover *Pluvialis apricaria*. *Limosa* 55:79–84.
- Kale, H. W. 1966. Plumages and molts in the Long-billed Marsh Wren. *Auk* 83:140–141.
- Karhu, S. 1973. On the development stages of chicks and adult Moorhens *Gallinula chloropus* at the end of a breeding season. *Ornis Fenn.* 50:1–17.
- Kasperek, M. 1976. Über Populationsunterschiede im Mauerseverhalten der Rauchschnalbe (*Hirundo rustica*). *Vogelwelt* 97:121–132.
- Kasperek, M. 1979. Suspended Wing Molt in a Tree Sparrow. *Ring. & Migr.* 2:158–159.
- Kelsey, M. G. 1989. A comparison of the song and territorial behaviour of a long-distance migrant, the Marsh Warbler *Acrocephalus palustris*, in summer and winter. *Ibis* 131:403–414.
- King, J. R. 1972. Postnuptial and postjuvenile moult in Rufous-collared Sparrows in northwestern Argentina. *Condor* 74:5–16.
- King, J. R. 1974. Notes on geographical variation and the annual cycle in Patagonian populations of the Rufous-collared Sparrow *Zonotrichia capensis*. *Ibis* 116:74–83.
- King, J. R. 1976. The annual cycle and its control in subequatorial Rufous-collared Sparrows. In *Proc. 16th Int. Ornithol. Congr.*, pp. 310–321.
- King, J. R. 1979. Functional variation in coastal, alpine and arctic populations of the White crowned Sparrow *Zonotrichia leucophrys*. *Am. Zool.* 19:989.
- King, J. R. 1980. Energetics of Avian Molt. In *Proc. 17th Int. Ornithol. Congr.*, pp. 312–317.
- Kittle, T. 1975. Weights and moult of Green Sandpipers in Britain. *Ring. & Migr.* 1:52–55.
- Koopman, K. 1986. Primary moult and weight changes of Ruffs *Philomachus pugnax* in the Netherlands in relation to migration. *Ardea* 74:69–77.
- Leisler, B. 1972. The moult of the Moustached Warbler *Acrocephalus melanopogon* as an ecological problem. *J. Orn.* 113:191–206.
- Levey, D. J. 1988. Spatial and temporal variation in Costa Rican fruit and fruit-eating bird abundance. *Ecol. Monogr.* 58:251–269.
- Loonen, M. J. J. E., Zijlstra, M. & van Eerden M. R. 1991. Timing of wing moult in Greylag Geese *Anser anser* in relation to the availability of their food plants. 2nd Int. Symp. on Western Palearctic Geese, Kleve, Germany 1989. *Ardea* 79:253–260.
- Lundberg, P. & Eriksson, L.-O. 1984. Postjuvenile moult in two northern Scandinavian Starling *Sturnus vulgaris* populations – evidence for difference in the circannual time-program. *Ornis Scand.* 15:105–109.
- Madsen, J. & Mortensen, C. E. 1987. Habitat exploitation and interspecific competition of moulting geese in East Greenland. *Ibis* 129:25–44.
- Marks, J. S., Redmond, R. L., Hendricks, P., Clapp, R. B. & Gill, R. E. Jr. 1990. Notes on longevity and flightlessness in Bristle-thighed Curlews. *Auk* 107:779–781.
- Mathiasson, S. 1973. A moulting population of non-breeding Mute Swans with special reference to flight-feather moult, feeding ecology and habitat selection. *Wildfowl* 24:43–53.
- Mead, C. J. & Watmough, B. R. 1976. Suspended moult of Trans-saharan migrants in Iberia. *Bird Study* 23:187–196.
- Medway, L. 1970. A ringing study of the migratory Brown Shrike in West Malaysia. *Ibis* 112:184–198.
- Mewaldt, L. R. & King, J. R. 1977. The annual cycle of White-crowned Sparrows (*Zonotrichia leucophrys nuttalli*) in coastal California. *Condor* 79:445–455.
- Mewaldt, L. R. & King, J. R. 1978. Latitudinal variation of postnuptial molt in Pacific Coast White-crowned Sparrows. *Auk* 95:168–179.
- Moreau, R. E. 1972. *The Palearctic-African bird migration systems*. Academic Press, London.
- Morrison, R. I. G. 1976. Molt of the Purple Sandpiper *Calidris maritima* in Iceland. *Ibis* 118:237–246.
- Morton, G. A. & Morton, M. L. 1990. Dynamics of postnuptial

- molt in free-living Mountain White-crowned Sparrows. *Condor* 92:813–828.
- Muenster, O. 1975. Migration and biometry of the Snipe *Gallinago gallinago* in the sewage farms of Muenster. *J. Orn.* 116:455–487.
- Muenster, O. 1991. The moult of the Ruff *Philomachus pugnax* and intra-individual variation of the primary moult patterns. *J. Orn.* 132:1–28.
- Murphy, M. E. & King, J. R. 1991. Nutritional aspects of avian molt. In *Proc. 20th Int. Ornithol. Congr.*, pp 2186–2193.
- Neufeldt, I. A. 1981. The moult of the Brown Shrike *Lanius cristatus*. *Zool-abh.* (Dres) 37:67–84.
- Newton, I. 1966. The moult of the Bullfinch *Pyrrhula pyrrhula*. *Ibis* 108:41–87.
- Newton, I. 1967. Feather growth and moult in some captive finches. *Bird Study* 14:10–24.
- Newton, I. 1968a. The temperatures, weights and body composition of molting Bullfinches. *Condor* 70:323–332.
- Newton, I. 1968b. The moulting seasons of some finches and buntings. *Bird Study* 15:84–92.
- Newton, I. 1979. *Population Ecology of Raptors*. Poyser, Berkhamsted.
- Newton, I. 1986. *The Sparrowhawk*. Poyser, Berkhamsted.
- Newton, I. and Marquis, M. 1982. Molt in the Sparrowhawk. *Ardea* 70:163–172.
- Nikolaus, G. & Pearson, D. 1991. The seasonal separation of primary and secondary moult in Palearctic passerine migrants on the Sudan coast. *Ring. & Migr.* 12:46–47.
- Nisbet, I. C. T. & Medway, L. 1972. Dispersion, population ecology and migration of Eastern Great Reed Warblers *Acrocephalus orientalis* wintering in Malaysia. *Ibis* 114:481–489.
- Noordhuis, R. 1989. Patterns of primary moult: ecophysiological adaptations. *Limosa* 62:35–45.
- Norman, S. C. 1990. Factors influencing the onset of post-nuptial moult in Willow Warblers *Phylloscopus trochilus*. *Ring. & Migr.* 11:90–100.
- Norman, S. C. 1991. Viewpoint: Suspended split-moult systems – an alternative explanation for some species of Palearctic migrants. *Ring. & Migr.* 12:135–138.
- Ogilvie, M. A. 1978. *Wild Geese*. Poyser, Berkhamsted.
- Orell, M. & Ojanen, M. 1980. Overlap between breeding and moulting in the Great Tit *Parus major* and Willow Tit *P. montanus* in northern Finland. *Ornis Scand.* 11:43–49.
- Owen, M. & Ogilvie, M. A. 1979. Wing molt and weights of Barnacle Geese in Spitsbergen. *Condor* 81:42–52.
- Owen, R. B. Jr. & Krohn, W. B. 1973. Molt patterns and weight changes of the American Woodcock. *Wilson Bull.* 85:31–41.
- Palmer, R. S. 1972. Patterns of Molting. In Farner, D. S., King, J. R. & Parkes, K. C. (eds). *Avian Biology*, Vol. 2. – Academic Press, New York, pp 65–102.
- Palmer, R. S. (ed.) 1988. *Handbook of North American Birds*. Vol. 4. Yale University Press, New Haven.
- Payne, R. B. 1972. Mechanisms and Control of Molt. In Farner, D. S., King, J. R. & Parkes, K. C. (eds). *Avian Biology*, Vol. 2. Academic Press, New York, pp 104–155.
- Pearson, D. J. 1973. Molt of some Palearctic warblers wintering in Uganda. *Bird Study* 20:24–36.
- Pearson, D. J. 1975. The timing of complete moult in the Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus*. *Ibis* 117:506–509.
- Pearson, D. J. 1981. The wintering and moult of Ruffs *Philomachus pugnax* in the Kenyan Rift Valley. *Ibis* 123:158–182.
- Pearson, D. J. & Backhurst, G. C. 1976. The southward migration of Palearctic birds over Ngulia, Kenya. *Ibis* 118:78–105.
- Pearson, D. J. & Backhurst, G. C. 1983. Molt in the River Warbler *Locustella fluviatilis*. *Ring. & Migr.* 4:227–230.
- Pearson, D. J., Nikolaus, G. & Ash, J. S. 1988. The southward migration of Palearctic passerines through northeast and east tropical Africa: a review. *Proc. 5th Pan.-Af. Ornithol. Congr.*, pp. 243–262.
- Pienkowski, M. W. & Dick, W. J. A. 1975. The migration and wintering of Dunlin *Calidris alpina* in north-west Africa. *Ornis Scand.* 6:151–167.
- Pienkowski, M. W., Knight, P. J., Stanyard, D. J. & Argyle, F. B. 1976. The primary moult of waders on the atlantic coast of Morocco. *Ibis* 118:347–365.
- Piersma, T. 1988. The annual moult cycle of Great Crested Grebes. *Ardea* 76:82–95.
- Piersma, T. & Jukema, J. 1993. Red breasts as honest signals of migratory quality in a long-distance migrant, the Bar-tailed Godwit. *Condor* 95:163–177.
- Pimm, S. L. 1973. The molt of the European Whitethroat. *Condor* 75:386–391.
- Prevost, Y. 1982. *The wintering ecology of Ospreys in Senegambia*. Ph.D. Dissertation. University of Edinburgh.
- Prevost, Y. 1983. The moult of the Osprey *Pandion haliaetus*. *Ardea* 71:199–209.
- Price, T. 1981. The ecology of the Greenish Warbler *Phylloscopus trochiloides* in its winter quarters. *Ibis* 123:131–144.
- Prince, P. A., Rodwell, S., Jones, M. & Rothery, P. 1993. Molt in Black-browed and Grey-headed Albatrosses *Diomedea melanophris* and *D. chrysostoma*. *Ibis* 135:121–131.
- Prys-Jones, R. P. 1991. The occurrence of biannual primary moult in passerines. *Bull. B. O. C.* 111:150–152.
- Pyle, P., Howell, S. N. G., Yunic, R. P. & Desante, D. F. 1987. *Identification Guide to North American Passerines*. Slate Creek Press, Bolinas.
- Rimmer, C. C. 1988. Timing of the definitive prebasic moult in Yellow Warblers at James Bay, Ontario Canada. *Condor* 90:141–156.
- Salomonsen, F. 1939. Moults and sequence of plumages in the Rock Ptarmigan (*Lagopus mutus*). *Vidensk. Medd. Dansk Naturhist. For.* 103:1–491.
- Salomonsen, F. 1968. The moult migration. *Wildfowl* 19:5–24.
- Slagsvold, T. & Lifjeld, J. T. 1989. Hatching asynchrony in birds: the hypothesis of sexual conflict over parental investment. *Am. Nat.* 134:239–253.
- Snow, D. W. 1966. Molt and breeding in Darwin's finches. *J. Orn.* 107:283–291.
- Snow, D. W. 1969. The moult of British thrushes and chats. *Bird Study* 16:115–129.
- Snow, D. W. & Snow, B. K. 1964. Breeding seasons and annual cycles of Trinidad land-birds. *Zoologica* 49:1–39.
- Stiles, F. G. 1980. The annual cycle in a tropical wet forest hummingbird community. *Ibis* 122:322–343.
- Storer, R. W. & Jehl, J. R. Jr. 1985. Molt patterns and moult migration in the Black-necked Grebe *Podiceps nigricollis*. *Ornis Scand.* 16:253–260.
- Stresemann, E. 1963. Zeitraum und Verlauf der Hanschwing-

- en-Mauser palearktischer Möwen, Seeschwalben und Limmicolen. *J. Orn.* 104:424–435.
- Stresemann, E. 1967. Inheritance and adaptation in moult. In *Proc. 14th Int. Ornithol. Congr.*, pp. 75–80.
- Stresemann, E. & Stresemann V. 1966. Die Mauser der Vögel. *J. Orn.* 107, Sonderheft.
- Stresemann, E. & Stresemann, V. 1971. Die postnuptiale Vollmauser der asiatischen Würger *Lanius tigrinus* und *L. cristatus*. *J. Orn.* 112:373–395.
- Stresemann, E. & Stresemann, V. 1972. Die postnuptiale und die praenuptiale Vollmauser von *Pericocotus divaricatus*. *J. Orn.* 113:435–439.
- Stresemann, E. & Stresemann, V. 1976. Problems resulting from the discontinuous distribution of *Muscicapa latirostris*. *Journ. Bombay Nat. Hist. Soc.* 71:445–451.
- Summers, R. W., Underhill, L. G., Clinning, C. F. & Nicoll, M. 1989. Populations, migrations, biometrics and moult of the Turnstone *Arenaria interpres interpres* on the east atlantic coastline with special reference to the Siberian USSR population. *Ardea* 77:145–168.
- Svensson, L. 1992. *Identification Guide to European Passerines*, 4th edn. Stockholm.
- Swann, R. L. & Baillie, S. R. 1979. The suspension of moult by trans-Saharan migrants in Crete. *Bird Study* 26:55–58.
- Sylvén, M. 1982. *Reproduction and survival in Common Buzzards (Buteo buteo) illustrated by the seasonal allocation of energy expenses*. Ph. D. Dissertation. University of Lund.
- Thomas, D. G. & Dartnall, A. J. 1971. Moult of the Curlew Sandpiper in relation to its annual cycle. *Emu* 71:153–158.
- Thomas, D. K. 1977. Wing moult in the Savi's Warbler. *Ring. & Migr.* 1:125–130.
- Tiainen, J. 1981. Timing of the onset of postnuptial moult in the Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* in relation to breeding in southern Finland. *Ornis Fenn.* 58:56–63.
- Ticehurst, C. B. 1938. *A Systematic Review of the Genus Phylloscopus (Willow-warblers or Leaf-warblers)*. Trustees of the British Museum.
- Traylor, M. A. 1971. Molt and migration in *Cinnyricinclus leucogaster*. *J. Orn.* 112:1–20.
- Traylor, M. A. 1973. Molt and migration in *Cinnyricinclus leucogaster*. In *Proc. 15th Int. Ornithol. Congr.*, pp. 697–698.
- Tucker, V. A. 1991. The effect of molting on the gliding performance of a Harris's Hawk (*Parabuteo unicinctus*). *Auk* 108:108–113.
- Turrian, F. & Jenni, L. 1989. A study of 3 species of warblers during autumn migration at Verbois, Geneva, Switzerland: passage, phenology and habitat use. *Alauda* 57:133–154.
- Underhill, L. G., Prys-Jones, R. P., Dowsett, R. J., Herroelen, P., Johnson, D. N., Lawn, M. R., Norman, S. C., Pearson, D. J. & Tree, A. J. 1992. The biannual moult of Willow Warblers *Phylloscopus trochilus* in Europe and Africa. *Ibis* 134:286–297.
- Ulrich, B. 1974. On the post-nuptial moult of *Lanius senator*. *J. Orn.* 115:79–85.
- Ward, P. 1969. The annual cycle of the Yellow-vented Bulbul *Pycnonotus goiavier* in a humid equatorial environment. *J. Zool. Lond.* 157:25–45.
- Wilson, J. R., Czajkowski, M. A. & Pienkowski, M. W. 1980. The migration through Europe and wintering in West Africa of Curlew Sandpipers. *Wildfowl* 31:107–122.
- Winkler, D. W. & Cooper, S. D. 1986. Ecology of migrant Black-necked Grebes *Podiceps nigricollis* at Mono Lake, California USA. *Ibis* 128:483–491.
- Young, B. E. 1991. Annual molts and interruption of the fall migration for molting in Lazuli Bunting. *Condor* 93:236–250.
- Zdarek, P. 1987. The occurrence and nesting of the Green Sandpiper *Tringa ochropus* in Bohemia, Czechoslovakia. *ZPR Morav Ornitol. Sdruzeni* 45:105–122.
- Zwarts, L., Ens, B. J., Kersten, M. & Piersma, T. 1990. Moult, mass and flight range of waders ready to take off for long-distance migrations. *Ardea* 78:339–364.

Sammanfattning

Ruggningsstrategier i förhållande till flyttningen

Fåglarnas årliga fjäderbyte (ruggning) är nödvändigt för att kunna fullfölja häckning och flyttning. I tempererade områden överlappar dessa aktiviteter sällan vilket indikerar att ruggningen innebär kostnader för fågeln. En sådan kostnad kan vara högre predationsrisk.

De flesta arter byter handpennorna inifrån och ut (descendant), men sex andra ruggningsföljder illustreras i Fig. 1. Med ruggningsstrategi avses när under året fjädrarna byts i förhållande till häckning och flyttning. Sju olika strategier har beskrivits och dessa illustreras i Fig. 2. Flertalet arter undviker att rugga under häckningstiden. På grund av en kortare säsong ökar överlappningen mellan de båda aktiviteterna generellt med latitud på norra halvklotet. Större fåglar, främst icke-tättingar, behöver längre tid för att fullborda fjäderbytet och måste därför ibland även utnyttja en del av häckningstiden. Mest extrema är pingvinerna där ruggningen helt sammanfaller med häckningen.

En majoritet av våra kortflyttande småfåglar byter fjäderdräkten efter häckningen, innan de sträcker söderut på hösten (sommarruggning). Bland rovfåglar och vadare är det emellertid endast en del sena sträckare som hinner fullborda ruggningen i häckningsområdet. Flertalet tropikflyttare ruggar inte förrän efter höststräcket i vinterkvarteren (vinter-ruggning). En del av dessa försvarar ett vinterrevir och kan därför sprida fjäderbytet över en längre tidsperiod. Det finns emellertid ett antal tättingar bland långflyttarna, t. ex. gulärta och rödstjärt, som ruggar i häckningsområdet. Endast ett fåtal småfåglar hinner med att förnya fjäderdräkten två gånger årligen, både i sommar- och vinterkvarteren.

Då det tar längre tid att byta större fjädrar hinner en del större fåglar inte byta alla fjädrar varje år.

Exempelvis albatrosser och örnar ruggar i stället stegvis ett antal vingpennor varje år. Ruggningsvägen rör sig utåt vingen samtidigt som en ny våg startar från utgångspunkten. Detta medger en bättre manövreringsförmåga jämfört med om alla pennorna byttes på ett ställe. Ett sätt att hinna med ruggningen är att dela upp den så att en del fjädrar byts i häckningsområdet och återstoden i vinterkvarteren. Denna strategi (uppskjuten ruggning) är vanligast bland långflyttande icke-tättingar.

Höksångaren, som ruggar handpennorna på sommaren men byter armpennorna i Afrika sex månader senare, utgör ett specialfall (delad ruggning).

Mindre fåglar ruggar snabbare därför att deras kortare fjädrar växer fortare men också genom att fler vingpennor är växande samtidigt. Skillnader i ruggningshastighet mellan likstora arter är huvudsakligen betingade av fjädrarnas tillväxthastighet. Ett radikalt sätt att påskynda ruggningen är att byta alla vingpennor samtidigt. Förutom hos de mer välkända andfåglarna förekommer detta inom ett antal familjer bland icke-tättingarna (Tab. 1). Många fåglar företar årligen speciella ruggningsflyttningar och arter som gravand och praktejder kan samlas i 100 000-tal på gynsamma ruggningsplatser. Dessa flyttningar går ofta i en annan riktning än det senare höststräcket.

Ruggningsstrategierna kan variera en hel del mellan närbesläktade arter och i vissa fall även inom en art. Jag har gjort en jämförelse inom tre olika familjer; rovfåglar, vadare och sångare. Rovfåglarna kan

delas in i tre distinkta grupper (Tab. 2). Flertalet kortflyttare fullbordar ruggningen i häckningsområdet före höstflyttningen och en del populationer är mer eller mindre stannfåglar. Arter som flyttar medellångt, ungefär till Medelhavsområdet, påbörjar ofta ruggningen i norra Europa. De avbryter sedan fjäderbytet under höststräcket och fullbordar det i vinterkvarteren. Majoriteten av långflyttarna som övervintrar söder om Sahara hinner endast byta enstaka pennor i häckningsområdet, medan huvuddelen av ruggningen genomförs i Afrika.

Större delen av vadarna häckar i de nordliga delarna av norra halvklotet och endast ett fåtal ruggar i häckningsområdet. Stora skillnader inom olika populationer förekommer hos globalt välspredda arter som kärrensäppa. Generellt tar ruggningen längre tid ju längre från häckplatsen (söderut) den äger rum (Tab. 3). Detta avgörs möjligen av hur stabila näringsförhållandena är i olika områden.

Tabell 4 visar ruggningsstrategier hos sex olika släkten inom sångarfamiljen *Sylviidae*. Den mest tydliga trenden är ökande antal vinterruggare bland långflyttande arter jämfört med kortflyttarna. Inom släktet *Phylloscopus* förekommer intressanta skillnader mellan närbesläktade arter. Medan gransångaren ruggar i häckningsområdet en gång per år, hinner lövsångaren med två kompletta fjäderbyten årligen, ett på sommaren och ett i Afrika. Andra långflyttare som nordsångare och lundsångare ruggar däremot enbart i vinterkvarteren i Sydostasien.

Flycatching behaviour in some passerines during the late breeding season at Ammarnäs, Swedish Lapland

MARIANO CUADRADO

Abstract

Many passerines have been recorded flycatching in the late breeding season in northern Swedish forests. In this paper, I analyze how flight energy costs according to Minimum Energy Power (sensu Pennycuik 1989) correlated with flycatching behaviour. Species included are (with increasing rank of flight energy cost): Spotted Flycatcher *Muscicapa striata*, Whinchat *Saxicola rubetra*, Yellow Wagtail *Motacilla flava*, Reed Bunting *Emberiza schoeniclus*, Brambling *Fringilla montifringilla*, and White Wagtail *Motacilla alba*. On average, birds performed 0.6–2.3 flights/30s and captured from 0 up to 10 prey per flight. Number of prey captured per flight varied significantly among species (from 0.8 to 1.1 prey). The efficiency of capturing prey (percentage of successful single capture flights) also

varied between species, from 72% in the Whinchat to 97% in the White Wagtail. The percentage of multi-capture flights did not, however, vary. In two species, the multi-capture flights significantly reduced the time spent flying per prey. Flight energy costs were positively correlated with flycatching rate and number of prey captured per flight. The extensive use of flycatching is interpreted as an opportunistic response to local super-abundance of highly rewarding prey, mostly insects *Isoperla grammatica*, O. Plecoptera, during a period of presumed high energetic demands by birds.

Mariano Cuadrado, Department of Animal Ecology, Ecology Building, Lund University, S-223 62 Lund, Sweden

Received 18 November 1993, Accepted 1 Mars 1994, Edited by M. Hake

Introduction

It is generally assumed that food searching methods and feeding techniques used by birds tend to maximize the net energy intake rate (i.e. energy gained through food minus energy costs of searching and capturing, see Krebs & Cowie 1976, Alatalo 1982, Stephen & Krebs 1986). To achieve that, birds may select, in each situation, the most rewarding feeding technique according to their morphology, physiological stage and the local availability of food resources (Hutto 1981, Rabenold 1978, Norberg 1990).

Flycatching is a common foraging technique that includes manoeuvres in which the prey is pursued and captured during the flight after a variable searching time from an exposed perch (sensu Fitzpatrick 1980). Because of the high energy costs (cf. Pennycuik 1989, Norberg 1990), flycatching is mainly used by small-sized and well-adapted species (e.g. Holmes et al. 1979, Alatalo & Alatalo 1979, Fitzpatrick 1980, Alatalo 1982, Niemi 1985, Järvinen 1986, Svensson 1987). Flycatching has been recorded for many different species during the breeding

season in northern Scandinavian forests (see references above). In this paper, I describe the flycatching behaviour of White and Yellow Wagtail *Motacilla alba* and *M. flava*, Brambling *Fringilla montifringilla*, Reed Bunting *Emberiza schoeniclus*, Whinchat *Saxicola rubetra* and Spotted Flycatcher *Muscicapa striata* during periods of extreme abundance of emerging flying insects at a river in Lapland (northern Sweden). Since these species are morphologically different, i.e. in wing shape, wing length and body mass (Table 1), I analyzed the effects of different flight energy costs on flycatching to test the assumptions that higher energy costs should be correlated with: 1) a lower flycatching rate (number of attempts/time), 2) lower efficiency in capturing the prey (percentage of successful attempts) and 3) a lower number of prey taken per flight.

Methods

My study site was at Tjulån, a torrent river in the subalpine birch forest in Swedish Lapland (7 km

Table 1. Basic morphological characteristics of species at Ammarnäs. All the individuals included in the analysis were adult, non-moulting birds. Power calculations are according to Pennycuick (1989). Air density at the study area was corrected for in the Power calculations.

Morfologiska data för de studerade arterna i Ammarnäs. Alla individer som tagits med i analysen är adulta fåglar som inte påbörjat ruggning. Beräkningen av "Minimum Power" enligt Pennycuick (1989). Korrigering har skett för luftens täthet på platsen.

	Body mass Vikt (g) $\bar{x} \pm s.d.$	Wing length Vinglängd (mm) $\bar{x} \pm s.d.$	Wing span Vingspann (m) \bar{x}	Minimum Power (W) \bar{x}
Spotted Flycatcher <i>Grå flugsnappare</i>	15.6±0.8	90.2±1.2	0.24	0.243
Whinchat <i>Buskskvätta</i>	15.4±1.2	75.0±2.5	0.22	0.261
Yellow Wagtail <i>Gulärta</i>	16.5±0.6	84.8±1.3	0.24	0.262
Reed Bunting <i>Sävspurv</i>	18.1±1.5	82.0±1.7	0.24	0.298
Brambling <i>Bergfink</i>	21.8±1.5	93.2±1.7	0.27	0.340
White Wagtail <i>Sädesärta</i>	21.4±1.7	89.3±3.0	0.25	0.360

west of Ammarnäs, 65° 58' N, 16° 06' E, 570 m a.s.l.). The surrounding vegetation was mainly composed of Birch *Betula pubescens*, 3–6 m tall on average, with occasional Norwegian Spruce *Picea abies* and Juniper *Juniperus communis*. The understore vegetation consisted mainly of different *Salix* spp. together with *Aconitum septemtrionale*, *Angelica archangelica*, *Equisetum* spp. and *Epilobium angustifolius*, which formed a luxuriant vegetation on the riversides. For a more detailed description of the area see Enemar et al. 1984, Arvidsson & Klaesson 1984, and for a detailed map of the study site see Ulfstrand (1968).

I recorded flycatching during a net total of 70 h during the late breeding season of three summers: 1988 (from 18 July to 10 August), 1989 (from 15 July to 3 August) and 1990 (from 15 July to 3 August). I pooled the observations from the three seasons since the time periods were quite similar and I got no impression of any behavioural difference between years. Observations were performed during 1–3 hrs/day sessions between 0800 to 1200 h on clear days. These sessions were evenly distributed between these hours. The observation sessions were carried out at several prominent sites along the river side (N=7, ca. 2.5 km long) with ample visibility (ca. 150 m of river). All the locations were visited every work day. I recorded as many flycatching sequences as possible of actively flycatching birds at each site. An observation sequence was defined as starting immediately after the detection of a focal individual searching from an exposed perch (e.g. a tree or an emergent rock) and ended when the bird landed after capturing either no prey (unsuccessful flights), one

(single flights), or more than one prey (multi-capture flights). I did not include in the analysis those sequences where the bird changed to a new perch without making any capturing attempt and then, having waited unsuccessfully for some time for prey. Data on different species were recorded during the same session. Only one sequence (i.e. data for one bird) was recorded at the same time. When more than one bird was flycatching at the same time, I alternatively switched the sequence from one bird to another, trying to distribute evenly the flycatching sequences. Anyhow, no more than two sequences per bird were recorded at each location. I used a continuously running tape recorder for each flycatching sequence. Data recorded include: species, total time recorded per sequence, flight time (both in seconds) and type of flight (unsuccessful, single or multi-capture). Flycatching rates (measured as number of attempts/30 s, hereafter), were estimated on actively flycatching birds (N=3–5 individuals of each species) during periods of 3–4 min. in every field work session.

The statistical analysis treated each flycatching sequence as an independent observation. Although I can not exclude the possibility that the same individuals were recorded several times at different field work sessions, the total number of birds on focus is likely to be high. According to the ringing activity performed at the same site (total number of birds ringed from 1988 to 1990 were: 85 White and 209 Yellow Wagtails, 369 Bramblings, 258 Reed Buntings, 32 Whinchats and 294 Spotted Flycatchers and less than 30% of them (range=9–29%, data pooled for each species) were recaptured within the

same season (LUVRE project unpubl. data). Also the fact that observations were collected in three years makes it unlikely that repeat observations of the same individual could cause any serious effect. All the statistical analyses were performed with SYSTAT (Wilkinson 1988). Pearson correlations were used in all the cases. Values given are means (\pm sd).

Flight energy costs were calculated as the Minimum Energy Power (sensu Pennycuik 1989). I prefer Minimum instead of Maximum Energy Power (sensu Norberg 1981) as the latter is affected by variables such as mass specific muscle work, muscle size and wing-beat frequency (A. Hedenström pers. com.) which are difficult to measure. Instead, Minimum Energy Power is an unbiased estimator based only on aerodynamics.

Results

Flight energy cost

Species were ranked in an increasing order of flight energy cost according to the Minimum Energy Power (sensu Pennycuik 1989) as follows: Spotted Flycatcher, Whinchat, Yellow Wagtail, Reed Bunting, Brambling and White Wagtail (Table 1). Hereafter, the species rank order (from 1 to 6) was used in all the correlations.

Prey characteristics

Most of the prey captured were *Isoperla grammatica*, Poda, O. Plecoptera, a very large and conspicu-

ous insect (head to abdomen size=10.8 \pm 1.0 mm and wing length=8.5 \pm 2.0 mm, N=12). This prey species reaches extremely high densities at northern latitudes from late July to mid-August (see Svensson 1966, Ulfstrand 1967) and should easily be located by the birds from distances up to 25 m (own observ.).

Flycatching behaviour

Flycatching rate (Table 2) significantly differed among species ($F_{5,151}=11.0$, $p<0.001$, ANOVA test). Thus, White Wagtail and Reed Bunting performed as much as three times more flycatching per time unit than Whinchat. Birds captured from 0 up to 10 prey per flight. I was able to observe a White Wagtail capturing 10 prey during a continuous 40 s flight. The maximum number of prey captured per flight also significantly varied among species ($\chi^2_{10}=44.2$, $p<0.001$), and ranged between 3 and 10 prey per flight (see Table 2). Consequently, the average number of prey captured per flight varied significantly from 0.8 in Whinchat to 1.1 in White Wagtail and Brambling (Table 2). These differences might be due to a different prey capturing efficiency and not to a different proportion of multi-capture flights, as the number of unsuccessful vs successful flights significantly differed among species ($\chi^2_5=33.2$, $p<0.001$), but the number of single vs multiple capture flights did not ($\chi^2_5=4.9$, $p=0.42$). Flycatching efficiency (percentage of successful single capture flights) ranged from 72% for Whinchat to 97% for White Wagtail (see Table 2).

Flight energy costs were positively correlated with the average number of prey captured per flight

Table 2. Basic description of the species' flycatching behaviour recorded at Ammarnäs. Data include flycatching rate (number of flights/30 sec), number of flights where different numbers of prey were captured, range and average.

Arternas flugsnapparbetende i Ammarnäs. Uppgifterna omfattar flygfrekvens (antal flygningar per 30 sekunder), antalet flygningar med olika antal fångade byten samt spridning och medeltal för antal byten per flygning.

	Flycatching rate <i>Flygfrekvens</i>		Number of prey captured per flight <i>Antal byten per flygning</i>						
	N	$\bar{x}\pm$ s.d.	0	1	2	>3	Total	Range	$\bar{x}\pm$ s.d.
Spotted Flycatcher	35	1.0 \pm 0.6	7	108	5	2	122	0– 3	1.0 \pm 0.4
Whinchat	18	0.6 \pm 0.3	10	25	4	0	39	0– 3	0.8 \pm 0.5
Yellow Wagtail	25	1.3 \pm 0.9	5	67	5	3	80	0– 4	1.0 \pm 0.5
Reed Bunting	24	1.8 \pm 1.4	18	65	4	4	91	0– 3	0.9 \pm 0.6
Brambling	16	1.1 \pm 0.7	6	74	4	7	91	0– 5	1.1 \pm 0.8
White Wagtail	39	2.3 \pm 1.1	5	162	5	5	177	0–10	1.1 \pm 0.8

Table 3. Average flight time (in seconds) per captured prey while performing single vs. multiple capture flycatching (see definitions in methods). Differences were tested with a two-tailed t-test.

Genomsnittlig flygtid i sekunder per fångat byte vid flygningar med en resp. flera fångster. Skillnaderna testades med tvåsidig t-test.

	Single capture flights		Multiple capture flights		Differences
	Flygning med en fångst		Flygning med flera fångster		
	N	$\bar{x}\pm s.d.$	N	$\bar{x}\pm s.d.$	Skillnader
Spotted Flycatcher	63	4.7±2.3	51	3.0±1.7	t=4.4, p<0.001
Whinchat	20	4.2±1.8	11	4.9±2.0	t=1.0, N.S.
Yellow Wagtail	31	4.0±1.8	23	4.1±2.1	t=0.1, N.S.
Reed Bunting	59	7.4±3.7	14	6.2±1.3	t=0.9, N.S.
Brambling	75	6.1±2.5	80	4.2±1.6	t=5.7, p<0.001
White Wagtail	59	4.3±2.6	24	4.2±1.1	t=0.2, N.S.

($r=0.88$, $p=0.02$), flycatching rate ($r=0.77$, $p=0.07$), maximum number of prey captured per flight ($r=0.782$, $p=0.06$), but not with flycatching efficiency ($r=0.43$, $p=0.39$, $N=6$ in all the cases).

Flight time per captured prey differed significantly among species both in single ($F_{5,280}=10.6$, $p<0.001$, ANOVA test) and multiple capture flights ($F_{5,197}=9.4$, $p<0.001$, ANOVA test, see Table 3). At least in the Spotted Flycatcher and Brambling, flight time per captured prey was significantly shorter in multiple than in single capture flights (two-tailed t-test, $p<0.001$ in both cases, Table 3).

Discussion

Although it is generally assumed that size and body mass negatively influence the use of expensive energy techniques (Alatalo 1982, Jacksick & Carothers 1985, Norberg 1990), my results suggest that species with high flight energy costs performed, on average, more flights per time unit and captured more prey per flight. This can be explained by assuming that heavier species such as Reed Bunting and White Wagtail may increase their flycatching rates by performing shorter flights and by capturing more than one prey per flight (see results).

Flycatching efficiency and energy costs were not correlated. The variation between species could be due to: 1) different flight abilities or 2) failure in capturing the prey as a consequence of competition for the same prey. This was the case in some situations when I recorded up to three different birds competing for the same prey. The extensive use of multi-capture flights may represent not only an

efficient strategy to reduce the flight time per prey captured (see Results) but also an efficient way of reducing unsuccessful flights.

In late breeding season, there might be very high energetic demands due to feeding young, premigratory fattening or moulting. The type of prey captured must positively balance their energy demands at that time of the season. Indeed, the massive emergence of benthic insects occurring at torrent rivers of high latitudes (see Svensson 1966, Ulfstrand 1967, 1968) represents a profitable and highly rewarding source of prey (a 10.8 mm *I. grammica* means ca. 15.5 mg of dry weight, according to Rogers et al. 1976), which should be easy to detect and easy to catch (i.e. poor flight manoeuvring abilities, own obs.).

Migratory birds species at northern latitudes are well adapted to exploit the seasonal availability of abundant food resources (see Gauthreaux 1982 for a review) by using more flexible feeding techniques than resident ones (see, for instance, Herrera 1978, Des-Granges 1979, Fitzpatrick 1980). In such situations, flycatching might represent an opportunistic response to the availability of a highly rewarding prey. As the species considered in my analysis have also been recorded flycatching in some other situations when energy requirements are presumably very high (e.g. migratory fattening at stopover sites, Alatalo & Alatalo 1979, Draulans & Vessem 1982, Niemi 1985, Lindström per. comm., own obs.), I hypothesize that flycatching represents a flexible and opportunistic response to temporal abundance of highly rewarding insects during periods of extremely high energetic demands such as breeding, moult and premigratory fattening periods.

Acknowledgements

I am grateful to Sören Svensson and Sam Erlinge for giving me the opportunity to work at Ammarnäs. I am especially grateful to Åke Lindström who kindly invited me to join the LUVRE project. I wish to thank Lars Gezelius, Ulf Ottosson, Dennis Haselquist, Staffan Bensch, Mats Grahn, Anders Hedenström and Susanne Åkesson for an enjoyable time at Ammarnäs. Noël Holmgren, Anders Hedenström and Sören Svensson read and criticised an earlier version of this paper. Anders Hedenström calculated the flight energy costs according to Pennycuick's program, and provided unpublished wing span data for calculations. Christer Brönmark kindly classified some insect samples. Financial support came from a Swedish Institute Scholarship, a Spanish – Swedish Foundation Grant and funds from the department of Animal Ecology at Lund University.

References

- Alatalo, R.V. 1982. Multidimensional foraging niche organization of foliage-gleaning birds in northern Finland. *Ornis Scand.* 13: 56–71.
- Alatalo, R.V. & Alatalo, R. H. 1979. Resource partitioning among a flycatching guild in Finland. *Oikos* 33: 46–54.
- Arvidsson, B. & Klaesson, P. 1984. Removal experiments in a population of Willow Warblers *Phylloscopus trochilus* in mountain birch forest, in Ammarnäs, Swedish Lapland. *Ornis Scand.* 15: 63–66.
- DesGranges, J.L. 1979. Organization of a tropical nectar feeding bird guilds in a variable environment. *Living Bird* 18: 199–236.
- Draulans, D. & Vessen, J.V. 1982. Flock size and feeding behaviour of migratory Whinchats *Saxicola rubetra*. *Ibis* 124: 347–351.
- Enemar, A., Nilsson, L. & Sjöstrand, B. 1984. The composition and dynamics of the passerine bird community in a subalpine birch forest, Swedish Lapland. A 20-year study. *Ann. Zool. Fennici* 21: 321–338.
- Fitzpatrick, J. W. 1980. Foraging behaviour of Neotropical tyrant flycatchers. *Condor* 82: 43–57.
- Gauthreaux, S.A. Jr. 1982. The ecology and evolution of avian migratory systems. pp. 1–168 in *Avian Biol.* Vol. VI. Farner D.S., King J.R. & Parkes, K.C., eds. Academic Press, New York.
- Herrera, C.M. 1978. Ecological correlates of residence and no residence in a Mediterranean passerine bird community. *J. Anim. Ecol.* 47: 871–890.
- Holmes, R.T., Black, C.P. & Sherry, T.W. 1979. Comparative population bioenergetics of three insectivorous passerines in a deciduous forest. *Condor* 81: 9–20.
- Hutto, R.H. 1981. Seasonal variation in the foraging behavior of some migratory western wood warblers. *Auk* 98: 765–777.
- Jacksick, F.M. & Carothers, J.H. 1985. Ecological, morphological and bioenergetics correlates of hunting mode in hawks and owls. *Ornis Scand.* 16: 165–172.
- Järvinen, A. 1986. Foraging pattern in the male and female Redstart *Phoenicurus phoenicurus* during the nesting period. *Ornis Fennica* 63: 118–132.
- Krebs, J.R. & Cowie, R.J. 1976. Foraging strategies in birds. *Ardea* 64: 98–116.
- Niemi, G.J. 1985. Pattern of morphological evolution in bird genera of new world and old world peatlands. *Ecology* 66: 1215–1228.
- Norberg, R.A. 1981. Optimal flight speed in birds when feeding young. *J. Anim. Ecol.* 50: 473–478.
- Norberg, U.M. 1990. *Vertebrate Flight. Mechanism, physiology, morphology, ecology and evolution.* Zoophysiology series no. 27. Springer Verlag, Berlin 291 pp.
- Pennycuick, C.J. 1989. *Bird flight performance. A practical calculation manual.* 153 pp. Oxford Univ. Press. Oxford.
- Rabenold, K.N. 1978. Foraging strategies, diversity and seasonality in bird communities of Appalachian spruce-first forest. *Ecol. Monog.* 48: 397–424.
- Rogers, L.E., Hinds, W.T. & Buschbom, R.L. 1976. A general weight vs. length relationship for insects. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 69: 387–389.
- Stephen, D.W. & Krebs, J.R. 1986. *Foraging theory.* Monographs in behavior and ecology. Princeton Univ. Press. 247 pp. Princeton, New Jersey.
- Svensson, S. 1987. Nesting density and breeding performance of the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* near the tree line in Swedish Lapland. *Acta Reg. Soc. Sci. Litt. Gothoburgensis. Zoologica* 14: 84–94.
- Svensson, P.O. 1966. Growth of nymphs of stream living stoneflies (Plecoptera) in northern Sweden. *Oikos* 17: 197–206.
- Ulfstrand, S. 1967. Micro distribution of benthic species (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera, Diptera Simuliidae) in Lapland streams. *Oikos* 18: 293–310.
- Ulfstrand, S. 1968. Life cycles of benthic insects in Lapland streams (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera, Diptera Simuliidae). *Oikos* 19: 167–190.
- Wilkinson, L. 1988. *SYSTAT: the system for statistis.* Evanston II. Systat Inc.

Sammanfattning

Flugsnapparbeteende hos några tättingar under senare delen av häckningssäsongen i Ammarnäs, Lapland.

Det anses allmänt att fåglarnas metoder för att söka och fånga sin föda har utvecklats för att maximera nettotillförseln av energi, d.v.s. energiintaget minus energiåtgången för att söka och fånga födan. För att uppnå detta bör en fågel vid varje givet tillfälle använda den mest lönsamma metoden i förhållande till sin byggnad, sina fysiologiska behov och den lokala födotillgången.

Flugsnapparbetende, eller flugsnappning, är en vanlig metod som innebär flygmanövrar då bytet förföljs och fångas i flykten sedan det efter en variabel söktid upptäckts från en utsiktspunkt. Metoden kostar mycket energi och används därför främst av små och för ändamålet välanpassade arter. I denna uppsats beskriver jag flugsnapparbetendet hos sädesärta, gulärta, bergfink, sävsparv, buskskvätta och grå flugsnappare under perioder med extremt god tillgång på kläckande insekter.

Utgångspunkten var att dessa arter har olika vingform, vinglängd och vikt (Tabell 1). Jag ville testa antagandet att högre energikostnad skulle vara korrelerad med färre fångstförsök per tidsenhet, lägre andel lyckade fångstförsök samt färre fångade byten per flygning.

Undersökningen utfördes under perioderna 18 juli–10 augusti 1988 samt 15 juli–3 augusti 1989 och 1990. Platsen var Tjulån i Ammarnäs, en snabbt rinnande å i björkskogszonen. Jag genomförde observationer under sammanlagt 70 timmar, vilka var jämt spridda över perioderna och mellan kl 8 och 12. Eftersom jag inte noterade några uppenbara skillnader mellan säsongerna slog jag ihop alla årens material för analyserna. Jag gjorde registreringar från flera platser längs ån. Varje observationssekvens utgjordes av tiden från det jag upptäckte en sittande och spanande fågel tills dess den åter satt sig efter ett framgångsrikt eller misslyckat fångstförsök. Observation av en fågel som förflyttade sig från en utsiktspunkt till en annan utan att ha gjort något fångstförsök togs inte med i analysen. Jag gjorde aldrig mer än två observationssekvenser av samma fågel på samma plats. Energiförbrukningarna för flygningarna beräknades som "Minimum Energy Power" enligt Pennycuik (1989).

Resultat

Energiförbrukningarna för flygning ökade för de olika arterna i följande ordning: grå flugsnappare, buskskvätta, gulärta, sävsparv, bergfink och sädesärta (Tabell 1). De byten som ingick i fångsterna dominerades av den storvuxna *Isoptera grammica*, en ca 11 mm lång bäckslända som kläcker i mycket

stora mängder från slutet av juli till mitten av augusti.

Antalet flugsnappningar per tidsenhet (lyckade och misslyckade tillsammans) skiljde sig mellan arterna (Tabell 2). Sädesärta och bergfink gjorde tre gånger fler flygningar än buskskvätta. Antalet fångade byten per flygning varierade mellan 0 och 10. Rekordet var en sädesärta som fångade 10 byten under en kontinuerlig flygning på 40 sekunder. Det högsta antalet byten per flygning varierade också mellan arterna, från 3 till 10 (Tabell 2). Detta innebär att det genomsnittliga antalet byten per flygning varierade mellan arterna, från 0,8 hos buskskvättan till 1,1 hos sädesärtan. Fångsteffektiviteten (antalet lyckade av alla försök) varierade från 72 % hos buskskvätta till 97 % hos sädesärta (Tabell 2).

Energiförbrukningen var positivt korrelerad med antalet byten per flygning, antalet flygningar per tidsenhet och högsta antalet byten per flygning, men inte med fångsteffektiviteten. Flygtiden per flygning skiljde sig också mellan arterna både för flygningar då bara ett byte fångades och flygningar då flera byten fångades (Tabell 3).

Diskussion

Trots att det allmänt antas att ökande storlek och vikt negativt påverkar användningen av kostsamma fångstmetoder visar mina resultat att arterna med hög energikostnad för flygning utförde fler flygningar per tidsenhet och fångade fler byten per flygning. Detta kan förklaras av att de tyngre arterna sävsparv och sädesärta aktivt ökade fångstintensiteten genom kortare flygningar och genom att ta fler byten per flygning.

Under senare delen av häckningssäsongen kan energibehoven vara mycket höga på grund av ungmätning, fettupplagring eller ruggning. Anledning till att de undersökta arterna använder den energikrävande flugsnappningsmetoden är därför säkerligen kombinationen av detta höga energibehov och den extremt rika tillgången på föda. Flugsnappning är alltså ett flexibelt och opportunistiskt svar på tillfälligt hög tillgång på energirik föda och ett extra högt energibehov.

The role of naturally stored food supplies in the winter diet of the boreal Willow Tit *Parus montanus*

ANDERS BRODIN

Abstract

The average amount of food that was stored during an autumn by Willow Tits *Parus montanus* was estimated by sampling hoarding intensities and analysing the energetic contents of the stored items. Measurements of retrieval and losses of the stored food made it possible to calculate how much of the stored food that actually was used by the hoarder. Also the chemical composition of the stored food was analysed, and a comparison of the energy contents of the food eaten with the energy requirements of the birds made it possible to assess the importance of hoarded food in the winter diet. According to the calculations, hoarded

food can be assumed to account for almost all food that was consumed during December, whereas it was estimated to constitute around 24 % of the food eaten from January to March. During colder winters, with higher energetical stress, it is possible that stored supplies could be more important during this part of the winter, perhaps of the magnitude of 45 % of the total food consumed.

Anders Brodin, Department of Zoology, Stockholm University, S-106 91 Stockholm, Sweden

Received 16 March 1994, Accepted 3 April 1994, Edited by S. Svensson

Introduction

Boreal tit species, such as the Willow Tit *Parus montanus*, scatter hoard large quantities of seeds and larvae during the autumn (Haftorn 1956, 1959, Pravosudov 1985, Brodin 1994b). The seeds most frequently stored are those of spruce *Picea abies*, pine *Pinus silvestris*, juniper *Juniperus communis*, and hemp nettle *Galeopsis* spp., nuts and different kinds of larvae and other animal matter (Haftorn 1956, Brodin 1994b). Estimates of the total amount of seeds stored by one individual during the course of one autumn range between 50,000 to 80,000 (Haftorn 1959) and 150,000 items (Pravosudov 1985). Both of these estimates are from spruce peak mast years, when hoarding intensity may be very high. It is difficult to assess the accuracy of these estimates for several reasons. Both are calculated on the means of all observations, not mean values for individuals. This makes it possible that "tame, high intensity hoarders" are overrepresented. Further, the lack of predetermined sampling periods may lead to periods of high hoarding intensity (which are easy to observe) being overrepresented, resulting in over-estimation of the number of hoarded items. It is also probable that hoarders do not cache from dawn to

dusk at an equally high rate. Instead intensive hoarding bouts are often followed by periods of lower hoarding rates (own observations). Finally, different kinds of food require different search, handling and storing times (Haftorn 1956).

In order to get an idea of how important stored food is in the Willow Tit winter diet, measurements of when it is retrieved and how much of it that is lost before consumption are crucial. It is difficult to observe retrieval directly in nature, but I have assessed the longevity of stored food in my study area by monitoring 100 caches at regular intervals for 150 days (Brodin 1994a). Also, loss of caches due to pilfering and weather could decrease the supply of stored food. I have assessed the background loss of stored food in the area by rebaiting already retrieved caches and then monitor them for 126 days (Brodin 1994c). This is, however, long-term loss and there is also a possibility of "immediate pilfering" directly after a food item is stored (Baker et al. 1990, Hitchcock 1992). I have observed this in the field, with theft both by conspecific Willow Tits and by great tits *P. major*.

Rehoarding, i.e. when stored items are retrieved

and then stored again in new locations, has been suggested to be frequent in the Willow Tit (Haftorn 1956, Pravosudov 1985, Nakamura & Wako 1988), although it may not be easy to separate rehoarding of own caches from pilfering of those of others. Rehoarding could be a way of maintaining control over stored food the locations of which would otherwise have been forgotten (Brodin 1992). If rehoarding is frequent, consumption of cached food could occur considerably later than predicted by the disappearance of the caches I monitored (Brodin 1994a).

Seeds are more durable and remain longer in the caches than larvae, the main animal component among stored food (Brodin 1994b). Cached seeds had a minimum (many seeds still remained in their caching locations at the end of the study) mean longevity of 70.6 days, whereas larvae had a mean longevity of only 20.1 days (Brodin 1994b). Thus, stored seeds are probably more important than stored larvae in the winter diet of the Willow Tit.

The aim of this study was to estimate the amount of food that Willow Tits store in the autumn and to calculate how important this food is energetically during the winter.

Methods

I collected data on the hoarding behaviour by individually colour marked Willow Tits during five consecutive autumns, from 1989 to 1993, south of Stockholm, south-central Sweden (Brodin 1992). From 1989 to 1991 I focused on the caching acts, and did not record hoarding intensities (Brodin 1992, 1994a,b).

During 1993 (Brodin et al. unpubl.) we measured hoarding intensities of free-roaming Willow Tits using a standardized sampling technique, to compare simultaneous observations from different geographical areas. Foraging birds were followed for at least 20 60-s bouts from 6 September to 7 November, and data were collected from 09.30 to 15.30 hours almost daily (Brodin et al. unpubl.). Less extensively I also collected data with the same observation technique during other times of the day and earlier and later in the season. Normally observations of one individual were collected during one month, but twelve individuals were sampled both in September and October. The recorded intensities of these are included in the means of both months. This is conservative since any individual tendencies will decrease differences between months. In all other comparisons each individual is represented by one value.

The autumn 1992 I recorded hoarding intensities in a less systematic way. I observed foraging (individually marked) Willow Tits as long as they were visible, typically for periods from 30 s up to five minutes. This technique will probably overestimate periods of intensive hoarding because this activity is easy to observe. Still, these observations may serve as a control to intensities measured during 1993. Also, from 1992 I have more data from early mornings and late afternoons, and before 6 September and after 7 November. All statistical tests are two-tailed. To indicate the precision of my calculations I give the standard error for variables that I have measured, and denote this \pm . In the calculations, I use the variables (hoarding intensities, type of food, etc.) measured during the autumn of 1993.

When a Willow Tit hoards a food item it is carried in the beak, typically to a nearby tree. I refer to these transports as "hoarding trips" and they are identical to Haftorns (1956) "long-distance transports". The number of food items stored is not equal to the number of flight trips from the food source to the storing positions since Willow Tits normally carry several seeds in the beak. These seeds are first deposited in a temporary site "the left luggage technique" (Haftorn 1956), after which they are positioned out in separate locations in the vicinity. Because I did not record this regularly, I estimate minimum figures, in order not to overestimate the amount of hoarded food. Willow Tits remove the fleshy pulp of the juniper berries and then store the seeds. I peeled a large number of juniper berries from the study area before having their contents analysed (Table 3), and almost all contained three seeds. A few contained only two, so 2.5 juniper seeds carried per hoarding trip should be a fair estimate. Hemp nettle normally contains four seeds in each fruit, and I have observed Willow Tits storing one to four seeds and use Haftorns (1956) minimum average estimate of 2.3 seeds per trip. For conifer seeds I rely on Haftorns (1956) estimate of "at least two seeds per trip". Except for aphids, animals are normally stored singly, and some large specimens may even be split in several caches (own observations).

Seeds are frequently stored in intensive bouts from very obvious sources, and hence normally easy to identify. For food that is more difficult to identify, like lepidopteran larvae, I collected some specimens for examination in the laboratory, and then tried to determine the rest through binoculars using the former as a reference. This will probably give a fair picture of the stored species, since a particular species typically will appear in large numbers for a short

period e.g. when *Bupalus piniarius* leave the coniferous needles to pupate in the ground (Hedqvist et al. 1975).

When the energy contents of food could not be found in the literature it was analysed with traditional methods (Jennische & Larsson 1990) at the Swedish National Laboratory for Agricultural Chemistry. I assume that carbohydrates (except fibers) and fat are metabolised as energy sources. It is not clear if proteins are used for energy generation on a regular basis. To obtain an energy value when also proteins are included, one can multiply the presented values with 1.21. Birds may metabolise proteins more efficiently than mammals (Hazelwood 1972, Bairlein 1985) and according to Martin (1968) and Fisher (1972) small birds probably need less than 10 % protein in their diet for body maintenance. It is probable that the high proportion of invertebrates in the diet (Jansson 1982) will cover this.

Results

Hoarding intensities

The mean hoarding intensity per individual during the hoarding period (see below) was 0.50 ± 0.08 (n=42) trips / minute, measured on a mean of 29 observations per individual. During 1992 the mean intensity was 0.63 ± 0.06 trips / minute (n=31). No significant year effect could be found (t-test, $t=1.64$, $p=0.106$) suggesting that 1993 was not an aberrant year.

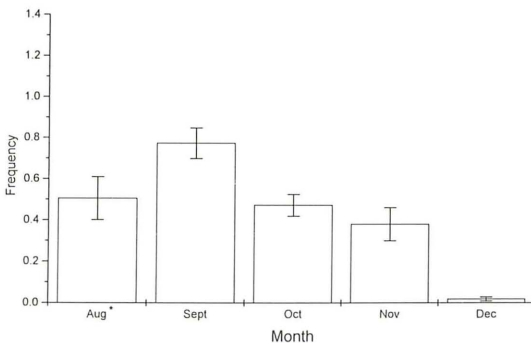


Fig. 1. Hoarding intensities during five months. Even if December is excluded, the difference is significant (Kruskal-Wallis ANOVA, $H=13.8$, $df=3$, $p=0.003$).

* Most August records are from the last week of the month.

Hamstringintensiteter under fem månader. Även om december inte tas med, är skillnaden signifikant.

** De flesta observationerna i augusti är från månadens sista vecka.*

Table 1. Hoarding intensities during the day.

Hamstringsintensiteter under dagen.

Time	<09.30	09.30–12.00	12.00–15.30	>15.30
Mean	0.55	0.57	0.61	0.57
SE	0.08	0.04	0.05	0.11
n*	29	59	60	13

* Number of individuals in pooled data from 1992 and 1993.

* *Antalet individer i sammanslagna data från 1992 och 1993.*

I only observed occasional hoarding acts in late July and early August. Later in August (most August observations in Fig. 1 are from the last days of the month), the hoarding intensity increased to reach a peak in September, whereafter it declined during October and almost ceased around 20 November when a lasting snowcover arrived (Fig. 1). I therefore consider the hoarding period to last from 15 August to 20 November. During August and September, the Willow Tits seemed to store more hemp nettle and juniper seeds than later during the autumn when they predominantly stored larvae. Using data from 1989–1993, the proportion of seeds of the stored food in August and September (0.78 ± 0.01 , $n=55$) was significantly higher ($U=518$, $p>0.001$) than in October and November (0.24 ± 0.01 , $n=57$), when the tits stored more larvae ($U=521$, $p<0.001$, both tests Mann-Whitney U-test).

To increase sample sizes on the daily variation in hoarding intensities, I pooled data from the years when I recorded hoarding intensities, i.e. 1992 and 1993. Intensities were similar over the day (Table 1), although it should be noted that I observed no storing during the first hour after sunrise at two dawn visits in mid September.

In early winter, rehoarding should be at its peak and most easy to observe, since there is still much stored food around, and hoarding from other sources has almost ceased (Haftorn 1956, Pravosudov 1985). The hoarding intensity in December was $1.8 (\pm 1)$ trips / h (Fig. 1), which can be considered a maximum estimate of the rehoarding intensity. The tits' activity period is seven hours in both November and December, because Willow Tits are active a larger part of the day when days get shorter (Haftorn 1989). This intensity corresponds to a maximum of 13 seeds rehoarded per day during both months, or 390 seeds in November and 403 seeds in December.

Table 2. Proportions of different food types observed to be stored during five years. Means (for individuals, not years) are shown with standard errors.

Proportionerna av de oftast hamstrade födoslagen under fem år. Medelvärden (som är för individer, inte år) ges med standardfel eftersom de sedan används i vidare beräkningar.

Year År	1989	1990	1991	1992	1993	Mean±SE
Food Föda						
Hemp nettle <i>Dån</i>	0.07	0.34	0.20	0	0.09	0.18±0.04
Juniper <i>En</i>	0.21	0.02	0.46	0.46	0.27	0.24±0.01
Conifer seeds* <i>Barrträdsfrön</i>	0.52	0.10	0.05	0	0.05	0.16±0.01
Seeds total <i>Frön totalt</i>	0.80	0.48	0.72	0.46	0.41	0.58±0.01
Larvae <i>Larver</i>	0.11	0.47	0.23	0.54	0.35	0.34±0.01
Animal total <i>Djur totalt</i>	0.20	0.52	0.28	0.54	0.59	0.42±0.01
n**	15	17	17	8	22	79 -

* Pine and spruce seeds together.

** Individuals observed to store at least four identified food items, some individuals may be included in two different years.

* *Tall och gran tillsammans.*

** *individer som observerats hamstra minst fyra artbestämda födoslag, några av individerna kan förekomma två år.*

If the kinds of seed are rehoarded in the same proportions as they are stored, 400 seeds correspond to 40–50 kJ. Larvae are decapitated and often "glued" to the substrate when they are stored, and therefore they are probably not rehoarded (own observations). I have no estimates of rehoarding rates from January to March, but since the amount of stored food is then lower (Brodin 1994), it will have little influence.

Types of food stored

The most frequently stored food items varied much (Kruskal-Wallis ANOVA, H=13 to 44, p=0.01 or less for all types of food tested separately) during 1989 to 1993 (Table 2), probably depending on access. The seeds stored were juniper, hemp nettle, and, depending on year, spruce or pine. Spruce and pine seeds were hoarded in alternative years, and since these seeds have similar masses I pool them as conifer seeds. Spruce seeds were stored much more frequently than pine seeds and I therefore use the energy values from spruce although they are slightly higher than for pine (Turcek 1960). The chemical composition of the seeds preferred for storing is listed in Table 3. Because proportions of the various food components varied much between years, the

Table 3. The chemical contents in % of the most frequently stored seeds, analysed at the National Laboratory for Agricultural Chemistry of Sweden. Estimates used are: 1 g fat=39.4 kJ, 1 g carbohydrate=17.6 kJ, 1 g protein=18.0 kJ (Schmidt-Nielsen 1980).

Innehållet i % i de oftast hamstrade fröna, enligt analys vid Statens Lantbrukskemiska Laboratorium. Uppskattningarna som använts är 1 g fett=39,4 kJ, 1 g kolhydrat=17,6 kJ och 1 g protein=18,0 kJ (Schmidt-Nielsen 1980).

Food item	Hemp nettle nuts	Juniper seeds	Spruce seeds*
<i>Födoslag</i>	<i>Galeopsis frön</i>	<i>Enbärsfrön</i>	<i>Granfrön</i>
Contents <i>Innehåll</i>			
Carbohydrats total	59.8	71.4	37.5
<i>Kolhydrater totalt</i>			
Ditto excl. fibers	6.5	36.4	6.2
<i>Dito exkl. fibrer</i>			
Fat <i>Fett</i>	9.0	9.0	32.6
Protein	20.7	7.6	20.4
Ashes <i>Aska</i>	4.6	2.8	3.5
Water <i>Vatten</i>	5.9	9.2	6.0
kJ x g ⁻¹ **	4.7	10.0	13.9
kJ x g ⁻¹ ***	8.4	11.3	17.6

* Spruce seeds analysed by Haftorn (1959).

** Available energy is calculated on fat + carbohydrates (-fibers).

*** If also proteins are metabolised as energy.

* *Granfrön analyserade av Haftorn (1959).*

** *Tillgänglig energi har beräknats på fett + kolhydrater (-fibrer).*

*** *Om också protein förbränns som energi.*

most meaningful figure to use in the calculations is the mean for all individuals.

Only in 1993 did Willow Tits store clumps of aphids (24 % of the stored food!), a frequent behaviour in coal tits *P. ater*. The birds collected a mean of 20.2 ± 2.3 aphids ($n=26$) in each stored ball. Normally larvae are by far the most frequently stored animal matter (Table 2), and therefore I treat the animal food as if it only consisted of larvae. Each year I collected a few larvae, which were identified by entomologists. Several of these were *Bupalus piniarius* which, by far, appeared to be the most frequently stored larva as judged from observations through binoculars. In October this species leaves its protected sites in the pine needles to pupate in the ground (Hedqvist et al. 1975) and may then be easy to find for foraging tits. Besides *B. piniarius*, I also found various other types of lepidopteran larvae, fly larvae *Diptera* sp, and several pine wasp larvae, probably *Neodiprion sertifer*. The hard cocoons of the latter were frequently opened and the pupa eaten. I did not analyse the energetic contents of the different invertebrates, but Larsson & Tenow (1979) estimated it to 6710 J per 10 individuals of *N. sertifer*. *N. sertifer* is of similar size to *B. piniarius*, 25 mm, and both live on a pine needle diet, which makes it probable that they are similar in contents.

Accuracy of the estimates

The main source of error in my calculations is the hoarding frequencies. Since I sampled hoarding intensities with a stricter technique during 1993 than 1992, I prefer to use only the former. This will decrease sample size but will probably give more correct means. The mean standard error calculated from Table 4 (weighted for number of days in each month) is 14.8 %. The rehoarding intensity is so low that a standard error of 10 % will mean about 1 seed a day, so I disregard this possible error. Proportions of the different food types and the proportion of animal to plant matter are based on large samples as I can pool them over years. Thus, these will generally have standard errors below 1 % which I consider as negligible.

For two variables, the weight of the food items and their energy contents, I have no dispersion measurement, but the means should be the best available. The energy contents of the seeds were analysed by professional chemists using a few of hundred ground seeds (which I provided). For weight, I give no dispersion, only means for spruce seeds taken from Haftorn (1959), hemp nettle from Grime et al. (1988) and juniper seeds from Snow & Snow (1988). There is of course some variation between individual seeds, but the mean will probably be the same.

Table 4. Calculated mean number of hoarding trips during 1993.

Den genomsnittliga mängden hamstringstillfällen under 1993.

Month <i>Månad</i>	Daylight hours <i>Timmar dagsljus</i>		Intensity <i>Intensitet</i>	Number of hoarding trips <i>Antal hamstringstransporter</i>
	per day* <i>per dag*</i>	per month** <i>per månad**</i>	trips/h <i>turer/h</i>	
August	15.0	224	30.3±7.4	6787
September	13.0	360	46.3±4.5	16668
October	10.2	285	28.3±3.2	8066
November	7.0	140	22.8±4.8	3192
Total	–	1009	–	34713

* Daylength from Beck (1980, Table 1). Since I did not observe any hoarding acts during two dawn visits in September, and Haftorn (1989) reports shorter daily activity than daylength during the autumn, I have subtracted one hour each day during August through October.

** I consider the hoarding period to last from 15 August to 20 November (see text).

*Dagslängden från Beck (1980, Tabell 1). Jag har dragit av en timme per dag från augusti till slutet av oktober, eftersom aktivitetsperioden är kortare än dagen under hösten (Haftorn 1989).

** Hamstringsperioden varade från 15 augusti till 20 november (se texten för förklaring).

Table 5. Calculated mean number of stored items.

Beräknat antal hamstringar.

Food item <i>Födoslag</i>	No. of hoarding trips* <i>Antal hamstringsturer*</i>	No. of items <i>Antal objekt</i>	Total amount stored (g)** <i>Total mängd hamstrad (g)**</i>	Energy content (kJ) <i>Energiinnehåll (kJ)</i>
Hemp nettle <i>Dån</i>	6248	14371	69	324
Juniper <i>En</i>	8331	20828	333	3332
Conifer seeds <i>Barrträdsfrön</i>	5554	11108	79	1096
Total seeds <i>Summa frön</i>	20736	46307	481	4752
Animals <i>Djur</i>	14579	14579	–	9783

* No of trips from Table 4 times mean proportions in Table 2.

** Weights are: hemp nettle 4.8 mg (Grime et al. 1988), Juniper 16 mg (Snow and Snow 1988) and spruce 7.1 mg (Haftorn 1959).

*Antalet transporter enl. Tabell 4 multiplicerat med proportionerna i Tabell 2.

** Vikter: Galeopsis 4,8 mg, Enbärsfrö 16 mg och granfrö 7,1 mg.

The retrieval and loss curves which I use were calculated on data from 100 food caches each, during two consecutive years, and are therefore probably as accurate as they can get (Brodin 1994a,c). The main problem with these disappearance measurements is that they were made during two extremely mild winters, with temperatures seldom below zero. During cold winters retrieval could be higher. The immediate loss (pilfering directly after storing) was 5 % in a laboratory study of the closely related black-capped chickadee *P. atricapillus* (Hitchcock 1992). Pilfering is probably higher in a small aviary than under natural conditions. On the other hand, only two individuals were present in the aviary during that experiment, and during natural storing there are many more potential observers around. Since I have observed "immediate pilfering" several times in the field, 5 % could be a reasonable estimate in order to not overestimate the amount of stored food available for retrieval.

Calculated amount of food stored

The mean total number of hoarding trips per individual can be calculated from the storing intensities during the different months (Fig.1). Knowing the proportions of the various food items stored (Table 2), the number of storing trips for each of these can be calculated (Table 4). The mean number of seeds carried on each trip will then give the total amount stored per individual (Table 5).

From the intensities recorded during 1993, an

individual Willow Tit can be estimated to have hoarded on average $46,300 \pm 6900$ seeds, with a total weight of c. 480 ± 71 g. These seeds would have an energy value of 4750 ± 703 kJ.

Under conditions of food shortage, proteins may also be used as an energy source. The energy contents of the stored food including proteins can be obtained by multiplying my values with 1.21. Since most seeds were stored in September, I regard this estimate as valid from 15 October. Calculated in the same way, the stored animal matter should have had an energetic value of about 9800 ± 1450 kJ.

The daily long-term loss due to factors like pilfering and weather, etc. would have been around $1 \% \times \text{day}^{-1}$ (Brodin 1994c). Here calculations are more complicated, because this loss should be subtracted from a supply that is already decreasing because of retrieval. To facilitate calculations I subtract this loss over longer periods. The daily percentage has then to be lowered, since it will be working on a gradually smaller supply, as food is recovered. I therefore approximate it to 0.5 % per day, by the equation $Y = e^{-0.005x}$. With an immediate loss of 5 % because of pilfering at hoarding, and 20 % of the remaining seeds being lost during the following 45 days, 3763 kJ will remain on 1 December, with 50 kJ added from rehoarding. I refer to these 3820 kJ as the "available" supply. In an attempt to determine the pattern of consumption of the stored food, I calculate the disappearance rate of seeds using the data in Fig 2. According to this 43 % of the available supply of seeds disappeared the first month after storing. How-

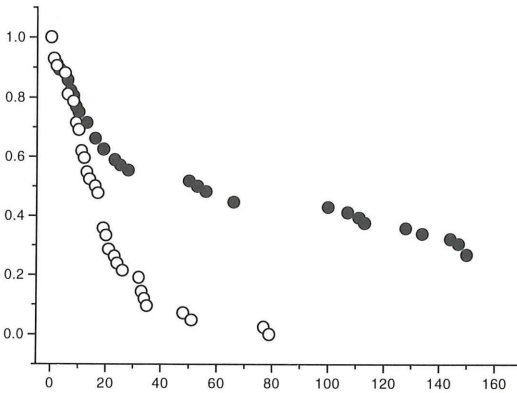


Fig. 2. Disappearance rate of caches stored by naturally foraging Willow Tits during the autumns of 1991 and 1992. Filled symbols represent seeds and open symbols animal matter. Calculated from Brodin (1994a).

Försvinnande av hamstrad föda från höstarna 1992 och 1993. Fyllda symboler är frön och öppna symboler animalisk föda. Data är beräknade ur Brodin (1994a).

ever, the 5 % immediate pilfering should also be included, meaning that the hoarder could have retrieved about 38 % of the seeds, corresponding to 1452 kJ. If seeds corresponding to 50 kJ were rehoarded, and the loss during December was 0.5 % a day before consumption, the hoarder could have consumed around 1205 kJ this month.

Because 27 % of the available supply remained cached at the end of the winter (Brodin 1994a), 30 % or 1146 kJ must have disappeared during January through March (Fig. 2). It is not easy to predict the shape of the disappearance curve, and here I simply assume that, after initially being high in December, disappearance rate will remain rather constant during the rest of the winter. With daily losses of 0.5% (14 % per month) excluded, this means that the hoarder could have consumed a total of c. 986 kJ during these three months.

Almost 90% of the stored animal matter disappeared within a month after storing (Fig. 2). Since most of it was stored in October, very little would have remained at the beginning of December. Thus, there may still be some effect of stored animal matter in December, but probably not later.

Discussion

After being high during December, the disappearance rate may seem very low during the rest of the winter. This low disappearance rate, however, was

measured during two very mild winters, when 27 % of the stored seeds still were present at the end of the study (Fig. 2). During mild winters there is plenty of the preferred invertebrate food (Gibb 1960) and Willow Tits probably rely less on stored seeds. The winter 1993/94 was very cold, and it is possible that much less, perhaps around 10%, was left at the end of the winter if the Willow Tits foraged more intensively for hoarded seeds. If so, after losses around 1834 kJ or 48 % of the available supply, could have been consumed from January to March.

Assuming that 90 % of the nutrients in the food are metabolized (Bairlein 1985), a Willow Tit needs an energy intake of about 46 ± 1.6 kJ daily during the winter (calculated on from Moreno et al. 1988). This corresponds to 1420 kJ during December, and 4094 kJ during January through March. The consumed hoarded seeds would then cover 85 % of the tit's energy requirements during December. If stored animal matter would still be available, the whole need during the month could actually have been covered by hoarded food. During the rest of the winter, hoarded food would cover 24 % of the requirements. If, however, more caches are retrieved during cold than mild winters, then hoarded food might constitute a higher proportion, around 45 %, of the energy needed from January to March.

Acknowledgements

I am grateful to Magnus Jäderblad who assisted me in the field, and Jan Ekman, Svein Haftorn and Hans Källander who gave valuable comments on the manuscript. Bengt Ehnström kindly identified the larvae and insects. This study was supported with grants from the Swedish Royal Academy of Science.

References

- Baker, M.C., Mantych, M.D. & Shelden, R.J. 1990. Social dominance, food caching and recovery by Black-capped Chickadees *Parus atricapillus*: Is there a cheater strategy? *Ornis Scand.* 21: 293–295.
- Barlein, F. 1985. Efficiency of food utilization during fat deposition in the long-distance migratory garden warbler, *Sylvia borin*. *Oecologia* 68: 118–125.
- Beck, S.D. 1980. *Insect photoperiodism* (2nd ed.) Academic Press, New York.
- Brodin, A. 1992. Cache dispersion affects retrieval time in hoarding Willow Tits. *Ornis Scand.* 23: 7–12.
- Brodin, A. 1994a. The disappearance of caches that have been stored by naturally foraging willow tits. *Anim. Behav.* 47: 730–732.
- Brodin, A. 1994b. Separation of caches between individual willow tits hoarding under natural conditions. *Anim. Behav.*

- Brodin, A. 1994c. Low rate of loss of willow tit caches may increase the adaptiveness of long-term hoarding. *Auk* 110: 642–646.
- Fisher, H. 1972. The nutrition of birds. In *Avian Biology II* (Ed. by D.S. Farner and J.R. King) pp.431–469. Academic Press, New York.
- Gibb, J.A. 1960. Populations of tits and goldcrests and their food supply in pine plantations. *Ibis* 102: 163–208.
- Grime, J.P., Hodgson, J.G. & Hunt, R. 1988. *Comparative plant ecology, A functional approach to common British species*. Unwin Hyman, London.
- Haftorn, S. 1956. Contribution to the food biology of tits especially about the storing of surplus food. Part III. The Willow tit (*Parus atricapillus* L.). *K. Norske Vidensk. Selsk. Skr.* 3: 1–79.
- Haftorn, S. 1959. The proportion of spruce seeds removed by the tits in a Norwegian spruce forest in 1954–55. *Kongl. Norske Vidensk. Selsk. Forh.* 32: 121–125.
- Haftorn, S. 1989. Seasonal and diurnal body weight variations in titmice based on analyses of individual birds. *Wilson Bull.* 101(2): 217–235.
- Hazelwood, R.L. 1972. The intermediary metabolism of birds. In: *Avian Biology II* (Ed. by D.S. Farner and J.R. King) pp. 471–526. Academic Press, New York.
- Hedqvist, K.-J., Lekander, B. & Palm, T. 1975. *Skogsinsekter*. Skogsstyrelsen, Stockholm.
- Hitchcock, C.L. 1992. *Social caching by black-capped chickadees Parus atricapillus: A laboratory test for observational learning of cache location by free-flying birds and a game theoretical model*. PhD thesis, University of Toronto.
- Jansson, C. 1982. The year round diets of the willow tit (*Parus montanus*; Conrad) and the crested tit (*P. cristatus* L.). In: C. Jansson PhD Thesis. University of Göteborg (Faculty of Natural Sciences).
- Jennische, P. & Larsson, K. 1990. *Traditionella analysmetoder för foder och växtmaterial*. Swedish Laboratory of Agricultural Science, Report 60.
- Larsson, S. & Tenow, O. 1979. Utilization of dry matter and bioelements in larvae of *Neodiprion sertifer* Geoffr. (Hym., Diprionidae) feeding on Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.). *Oecologia* 43: 157–172.
- Martin, E.W. 1968. The effects of dietary protein on the energy and nitrogen balance of the tree sparrow (*Spizella arborea arborea*). *Physiol. Zoology* 41: 313–331.
- Moreno, J., Carlson, A. & Alatalo, R. V. 1988. Winter energetics of coniferous forest tits Paridae in the north: the implication of body size. *Functional ecology* 2: 163–170.
- Nakamura, H. & Wako, Y. 1988. Food storing behaviour of willow tit *Parus montanus*. *J. Yamashina Inst. Ornithol.* 20: 21–36.
- Pravosudov, V.V. 1985. Search for and storage of food by *Parus cinctus lapponicus* and *P. montanus borealis*. *Zool. Zh.* 64: 1036–1043.
- Schmidt-Nielssen, K. 1990. *Animal physiology: Adaptation and environment*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Snow, B. & Snow, D. 1988. *Birds and berries A study of ecological interaction*. T & A D Poyser, Calton.
- Turcek, F.J. 1960. Der Nährwert einiger Waldsamen, die als Nahrung der Vögel und Säugetiere dienen. *Waldhygiene* 3: 140–142.

Sammanfattning

Betydelsen av naturligt hamstrade födoförråd i vintertiets hos den boreala talltitan

Under hösten hamstrar nordliga mesar såsom talltitan *Parus montanus* stora mängder föda (Haftorn 1956, 1959, Pravosudov 1985, Brodin 1994b). De vanligaste födosorterna är då frön av gran *Picea abies*, tall *Pinus sylvestris*, en *Juniperus communis*, olika typer av då *Galeopsis* spp. samt insektslarver (Haftorn 1956, Brodin 1994b). Uppskattningar av den totala mängden frön som hamstrats per individ under en höst varierar från 50.000 till 80.000 (Haftorn 1959) och upp till 150.000 (Pravosudov 1985). Det är dock något osäkert hur tillförlitliga dessa uppskattningar är, då de ej är beräknade som medelvärden för individuella fåglar eller med förutbestämda observationsperioder.

Jag har sedan tidigare uppskattningar på i vilken takt naturligt hamstrad föda försvinner (Brodin 1994a) samt hur mycket av den som går förlorad (Brodin 1994c). Till detta kommer också ett ”ögonblickligt snattande”, när exempelvis talgoxar *P. major* och andra talltitor observerar en hamstring och direkt tar maten. Omhamstring, dvs när redan hamstrad föda tas fram och hamstras igen i ett nytt gömställe, skulle dock kunna göra att hamstrade förråd egentligen äts senare än vad som framgår av mina skattningar.

Frön är hållbarare och finns kvar längre i gömstäl-lena än larver, och är därför troligen viktigare som föda under vintern. Gömda frön hade en kortaste ”medellivslängd” av 70,6 dagar, medan larver hade en ”medellivslängd” på 20,1 dagar (Brodin 1994b).

Metoder

Jag har samlat hamstringsdata på färgringsmärkta talltitor under fem höstar, från 1989 till 1993, i ett område söder om Stockholm (se Brodin 1992 för en beskrivning). Hamstringsintensiteter har jag endast mätt under två år, 1992 och 1993. Under 1992 följde jag hamstrande individer under så långa perioder som möjligt, från 30 sekunder upp till fem minuter. En sådan teknik kommer troligen att överskatta mängden hamstrad föda, eftersom talltitorna är lättare att följa under intensiva hamstringsperioder än under förflyttning. Pg av detta använder jag uppskattningarna från 1992 endast som en kontroll av att intensiteterna under 1993 inte är avvikande.

Under 1993 har Brodin m.fl. (opubl.) observerat hamstringsintensiteter i stor omfattning på ett mer

metodiskt sätt. Varje individ följdes i minst 20 st 60 sekunders perioder, lika fördelade på för- och eftermiddag. Denna undersökning pågick från den sjätte september till den sjunde november. I mindre omfattning har jag även samlat data på samma sätt på tider som ej ingick i denna studie. För att möjliggöra en bedömning av hur rimliga mina skattningar är, anger jag standardfelet som \pm . Alla statistiska test är tvåsidiga.

Vid en hamstringstransport bär en taltita normalt flera frön samtidigt i näbben, vilka sedan placeras sedan ut på enskilda gömställen. Mina skattningar av antalet frön per transport är minimibedömningar, eftersom jag inte har mätt detta i större omfattning. Skattningarna kommer både från egna observationer, och från Haftorns (1956) iakttagelser: enbär: 2,5 frön, då: 2,3 frön samt gran och tall: 2 frön per transport. Förutom bladlöss, har jag endast sett animalier hamstras var för sig.

Frön är oftast enkla att bestämma eftersom man ser var de tas. Fjärilslarver och dyl. är naturligtvis svårare att bestämma genom kikaren, men jag har varje år samlat några av de vanligaste, och fått hjälp av entomologer med bestämningen av dessa. Med utgångspunkt från detta har jag sedan försökt bestämma larver även genom kikaren.

Innehållet i födokomponenter som jag inte funnit i litteraturen har jag låtit analysera vid statens lantbrukskemiska laboratorium. Jag har antagit att kolhydrater (förutom fibrer) och fett är tillgängligt för förbränning. Det är inte klart om småfåglar regelbundet använder proteiner som energikälla, och för att få värdena med proteiner inräknade multiplicerar man de angivna energivärdena med 1,21.

Resultat

Hamstringsintensitet

Medelhamstringsintensiteten per individ under 1993 var $0,50 \pm 0,08$ och under 1992 $0,63 \pm 0,06$ transporter per minut, så 1993 bör ha varit ett representativt år. Hamstringsintensiteten under olika månader framgår av Fig. 1. I början av augusti var intensiteten mycket låg och de flesta observationerna är från månadens sista dagar. Proportionen frön som hamstrats är högre under augusti–september ($0,78 \pm 0,01$, $n=55$) än senare ($0,24 \pm 0,01$, $n=57$, Mann-Whitney U-test, $U=518$, $p<0,001$). Intensiteterna varierade inte mycket under dagen, även om jag inte såg någon hamstring under två besök i gryningen under september. Omhamstringen verkade vara låg, högst 1.8 frön per timme, eller 13 frön om dagen. Detta uppskattade jag under december, då den vanliga hamstring-

en nästan helt upphört. Troligen omhamstras endast frön, eftersom larver ofta "limmats fast" i underlaget (de hackas ofta sönder vid hamstringen).

Typ av föda som hamstrades

Variationen mellan åren var stor (Kruskal-Wallis ANOVA, $H=13$ till 44, $p=0.01$ eller mindre för alla typer av föda, Tabell 2). Nästan alla hamstrade frön var från en, då och gran eller tall. Gran- och tallfrön hamstrades olika år, och eftersom som de är ungefär lika stora, behandlar jag dem tillsammans. Jag använder då energivärden från gran, som var vanligast förekommande av de två. Då variationerna i typ av hamstrad föda var mycket stora mellan åren, anser jag det mest meningsfullt att använda medelvärden för de fortsatta beräkningarna.

Under 1993 samlade taltitorna stora mängder bladlöss, en vana jag förut iakttagit hos svartmes, *P. ater*. Antalet bladlöss i varje hamstrad boll, var i genomsnitt $20,2 \pm 2,3$ ($n=26$). Normalt är annars larver den oftast hamstrade animaliska födan (Tabell 2), och jag behandlar därför i fortsättningen alla hamstrade animalier som om de vore larver. Den vanligaste larven verkade vara tallmätare, *Bupalus piniarius*. Dessa lämnar i oktober tallbarrarna för att förpuppas (Hedqvist m. fl. 1975), och kan vara lätta att hitta under denna förflyttning. Jag hittade också ett flertal andra typer av larver, av vilken den vanligaste verkade vara röd tallstekel, *Neodiprion sertifer*. Jag analyserade inte energiinnehållet i de olika evertebraterna, men detta är uppskattat till 6710 J per 10 individer för den röda tallstekeln (Larsson and Tenow 1979). Eftersom denna är lika stor som tallmätaren och lever av en likartad föda (tallbarr), antar jag att detta energivärde är giltigt för alla animalier.

Giltigheten i mina uppskattningar

Den största felkällan i mina uppskattningar kommer av mätningarna av hamstringsintensitet. Standardfelet för dessa var i genomsnitt 14,8 %, beräknat från Tabell 5. Standardfelet i övriga variabler var mycket litet, under 0.01. Energiinnehållet i de olika frötyperna analyserades på ett par hundra malda frön av varje sort, varför medelvärdet bör vara mycket tillförlitligt. Vikten av fröerna är litteraturuppgifter givna utan spridningsmått (Haftorn 1959, Grime et al. 1988, Snow och Snow 1988), och bör vara de bästa möjliga. Uppskattningarna av hur frön försvinner och hur många som förloras, är uppmätta på under lång tid på vardera 100 st frön och borde vara tillförlitliga. Ett problem med dessa uppskattningar

kan dock vara att de gjordes under två mycket milda vintrar när letandet efter hamstrade frön kan ha varit mindre intensivt än under kalla vintrar.

En del frön stjåls direkt vid hamstringstillfället. Hitchcock (1992) har i laboratorieförsök uppskattat detta till 5 % hos black-capped chickadee, *P. atricapillus*, den "amerikanska talltitan". Det stjåls troligen mer frön i ett litet aviarium än under naturligt furagerande, men å andra sidan hade hon bara två individer i aviariet. Under naturliga betingelser finns det betydligt fler individer som kan akttaga en hamstring. Jag räknar därför med 5 % för att inte överkatta mängden hamstrad mat.

Beräknad mängd hamstrad föda

Med utgångspunkt från intensiteterna under de olika månaderna (Fig. 1) kan det totala antalet hamstrings-transporter beräknas. Om man sedan tar proportionerna av de olika komponenterna (Tabell 2) kan man få antalet transporter för vardera av dessa (Tabell 5). Slutligen ger antalet frön som hamstras per transport, den totala mängden hamstrad föda per individ (Tabell 5).

Om vi utgår från de under 1993 uppmätta intensiteterna, kommer en talltita att i medeltal ha hamstrat 46.300 ± 6.900 frön med en vikt av ca 480 ± 71 g. Dessa skulle då ha ett energiinnehåll av 4750 ± 703 kJ. Möjligen skulle även proteiner kunna förbrännas som energikälla, och energiinnehållet med proteiner medräknade fås genom att multiplicera mina värden med 1,21. Då de flesta fröna hamstrades i september, antar jag att denna uppskattning gäller från 15 oktober. Den totala energimängden i den hamstrade animaliska födan kan på motsvarande sätt beräknas till 9800 kJ.

Med en omedelbar förlust på 5 % vid hamstrings-tillfället, och sedan en fortsatt förlust på 0,5 % per dag, kommer ca 3763 kJ att finnas kvar i början av december. Till detta kan läggas 50 kJ från omhamstrade frön, och de resulterande 3820 kJ är då tillgängliga i förråd. Om försvinnandet av enbart frön extraheras ur Fig. 2, kommer ca 43 %, att försvinna under december. Av dessa måste de 5 % som stals vid hamstringstillfället ha tagits av andra än hamstraren som då får 38 % eller 1452 kJ kvar. Om 50 kJ av det som försvann i december omhamstrades och 0,5 %

om dagen gick förlorat, kan 1205 kJ ha konsumerats av hamstraren under denna månad.

Eftersom 27 % av födan fanns kvar i förråden vid vinterns slut (Brodin 1994a), måste omkring 30 %, eller 1146 kJ, ha försvunnit under januari till mars. Med 0,5 % per dag (14 % per månad) i förluster borträknade, skulle detta innebära att hamstraren skulle ha kunnat konsumera omkring 986 kJ under dessa tre månader.

Nästan 90% av animalierna försvinner inom en månad efter hamstringen (Fig. 2). Eftersom den största mängden av dessa hamstras i Oktober, kommer mycket lite att finnas kvar i början av december. Möjligen kan det fortfarande finnas en effekt av hamstrad animalisk föda i december, men knappast senare.

Diskussion

Efter den initialt höga konsumtionen under december, kan denna verka låg under resten av vinter. Försvinnandet jag använt som utgångspunkt för beräkningarna mättes dock under två mycket milda vintrar. Under sådana finns det rikligt av den evertebratfauna som mesar föredrar (Gibb 1960), och det är möjligt att talltitor då är mindre beroende av hamstrade frön. Vintern 1993/94 var mycket kall, och det är möjligt att en större del av förråden då konsumerades. Om 10 % av de ursprungliga förråden fanns kvar vid vinterns slut skulle, efter förluster, 48 %, eller 1834 kJ kunna ha konsumerats under januari till mars.

Om 90 % av näringsämnen tas upp (Bairlein 1985), behöver en talltita ca $46 \pm 1,6$ kJ per dag under vintern (Moreno et al. 1988). Detta blir ca 1420 kJ under december och 4094 kJ under januari till mars. Det som konsumerats av hamstrad föda skulle då utgöra 85 % av energibehovet under december. Om hamstrad animalisk föda fortfarande finns tillgänglig skulle hela behovet under december kunna täckas av hamstrad föda. Under resten av vintern skulle ca 24 % av energibehovet kunna klaras av med hjälp av hamstrad föda. Om sökandet efter hamstrad föda är mer intensivt under kalla vintrar, skulle istället ca 45 % av behovet kunna täckas av konsumtionen av hamstrad föda.

Response of female Great Tits *Parus major* to photoperiodic stimulation and the presence of a male

PERNILLA JONSSON

Abstract

The response of female Great Tits *Parus major* to photoperiodic stimulation was investigated by measuring the plasma concentration of oestradiol and the growth of the ovary in caged and in free-living birds. Stimuli from the male and from the nest-building labour are assumed to promote the ovaries to complete maturation. Two groups of females were kept on long days (20L:4D), one group consisting of female/male pairs with access to nest-building facilities, and one containing female/female pairs. Another group of female/female pairs was kept on short days (8L:16D). A reference group consisted of free-living females, caught during February–April. The oestradiol concentrations of

the caged females on both light regimens remained low and at the same level as that of the free-living females prior to the nest-building. The hormone level peaked only among free-living females during the egg-laying period. The females kept on long day regimen only reached incomplete egg follicle growth which peaked at about the same size as that of the free-living females in the early nest-building period. The presence of a male stimulated neither the oestradiol secretion, nor the ovarian growth.

Pernilla Jonsson, Dept. of Zoology, Medicinaregatan 18, S-413 90 Göteborg, Sweden.

Received 25 November 1993, Accepted 31 March 1994, Edited by D. Hasselquist

Introduction

Internal mechanisms regulating the breeding cycle in birds respond to both photoperiodic stimulation and supplementary environmental cues such as behavioural interactions, availability of nest-sites, nest-building material and food. The seasonal variation in day length determines whether the reproductive system is active or inactive, while supplementary cues may accelerate or retard gonadal development. The photoperiod is registered and measured by photoreceptors and circadian clocks in the hypothalamus. In birds, contrary to mammals, the eyes and the pineal gland do not participate in the registration of light (Murton & Westwood 1977, Jameson 1988, Becker, Breedlove & Crews 1992). Supplementary information may however be conveyed by the eyes. The biological clock determines the timing of the ovulatory cycle and the release of hormones. Thus, birds use their circadian rhythms to initiate breeding in response to increasing day length. The latter is responsible for activation of the reproductive system. The photoperiodic stimulation of the gonadal system is triggered by the simultaneous occurrence of a photosensitive phase of an entrained circadian

oscillation and the light part of the photo-cycle (Farner 1975).

At northern latitudes the breeding season for the Great Tit *Parus major* is springtime (April–June). The study period is divided into different reproductive stages during the period February–May.

- * The pre-nesting period February/March starts when the males establish their breeding territories.
- * The nest-building period starts in mid April. Only the female is occupied in the construction of the nest.
- * The egg-laying period starts in late April. Normally the female lays one egg per day.

These periods imply important physiological changes. In the female, the sexual behaviour is dependent on the presence of high levels of gonadal steroids, such as oestradiol and progesterone (Barfield 1971, Meyer 1974).

As the breeding season approaches, the ovary and oviduct develop and increase in both weight and size. The ovary, located dorsally on the left side in

the anterior part of the body cavity, contains thousands of oocytes. The majority of these oocytes never develop or degenerate. Thus, only a small number will mature and ovulate. A developing oocyte is surrounded by granulosa cells, which support the oocyte during its development enabling the formation of yolk material. Together, the oocyte and the granulosa cells constitute an ovarian follicle. The development of the follicle continues with the development of surrounding theca layers, which contain cells important for the hormone production.

Only under photoperiodic stimulation can a developing follicle grow to maximal size. When the oocyte is fully developed (preovulatory follicle), ovulation occurs when the follicle wall ruptures. For a more detailed description of ovarian and follicular growth in birds, see King & McLelland (1979).

The aim of this study was to investigate experimentally whether the photoperiodic response of the reproductive organs in female Great Tits needs additional stimulation generated by the presence of a male, a nest-box and naturally occurring nest-building material in order for these organs to reach full maturity.

The progress of maturation was followed by measuring the concentrations of oestradiol in the blood as well as the follicle growth. This was done by keeping female Great Tits on controlled light schedules in the presence and absence, respectively, of a male, nest-box and nest-building material. These laboratory studies were compared with the normal development in free-living birds.

Methods

Experimental design

Great Tits were caught in early February with mist-nets near Göteborg, south-western Sweden. They were placed in cages in three separate rooms, especially designed for photoperiodic experiments, and at a constant temperature and humidity. Before the experiment started, all caged birds were kept on short days for about three weeks. The cages measured 55 x 30 x 40 cm. The birds had a continuous supply of water, sunflower seeds, and dried and living insects.

* Group 1 consisted of eight females and eight males (female/male pairs). The birds were kept one pair per cage, and each cage contained one nest-box and fresh nest-building material. These

birds were kept on long days, i.e. 20 h of light and 4 h of darkness (20L:4D).

* Group 2 consisted of eight females, grouped two and two (female/female pairs). These birds had no access to males, nest-boxes or nest-building material, nor could they see or hear the males from Group 1. These birds were kept on long days (20L:4D).

* Group 3 consisted of eight females, grouped two and two (female/female pairs). No males, nest-boxes or nest-building material were available. These birds were kept on short days (8L:16D). This group served as a control group.

* Group 4. Four free-living females were captured each month during different breeding periods from late February to late April.

Oestradiol test

Blood samples were collected from all birds in Groups 1–3 on day 0, 6, 18, 27, 38, 47, 61, and 68 of the experiment between 9 and 12 a.m. About 300 µl of blood was drawn from the jugular vein, utilising a heparinized syringe, and centrifuged within one hour. The plasma was stored at –20°C until analysed.

In the free-living birds (Group 4), blood was collected as soon as possible after capture, normally within 10 minutes. These blood samples were kept on ice until centrifuged. Plasma levels of oestradiol were determined by a radioimmunoassay technique, described by Wingfield & Farner (1975).

Gonadal growth

On day 0, 14, 31, 53, and 68 after the start of the experiment, follicle growth in females of Groups 1–3 was studied by repeated laparotomies. Each bird was anaesthetised with metophane (Pitman Moore). A slit was made in the left side between the two lower ribs. The ovary was held with blunt instruments and measured under a dissection microscope. Due to the fast and powerful growth of the ovary, it was impossible to measure the total length of this organ. Instead, the largest follicle was measured to the nearest 0.2 mm. Testes of males from Group 1 were also inspected and measured following the same procedure. Immediately after blood collection, the free-living birds of Group 4 were anaesthetised with metophane, until death occurred.

Permission has been given by the ethical committee of animal experiments Dnr. 182/93. The statistical method used was the Mann & Whitney U-test.

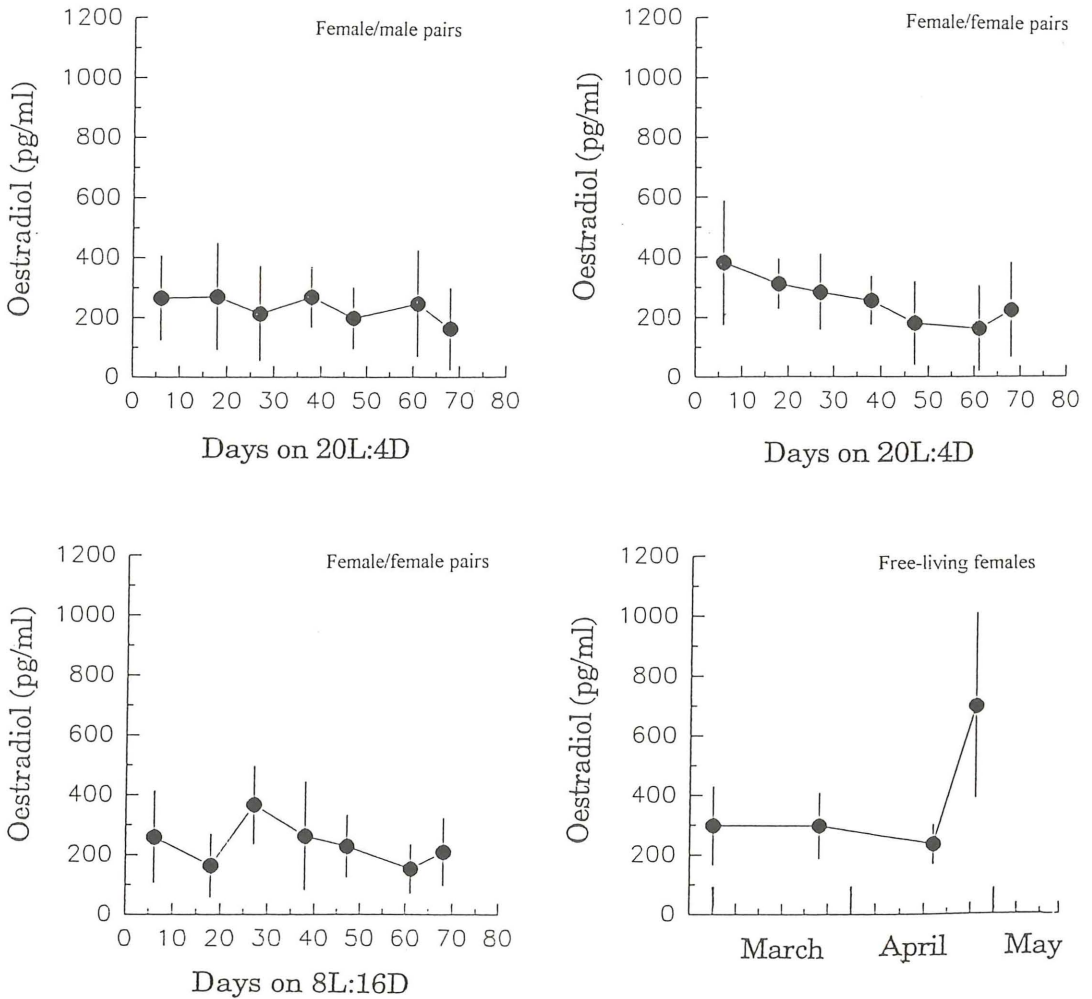


Fig. 1, a–d. Plasma levels of oestradiol in different experimental groups of female Great Tit. Values are given as means and standard deviations. Day 0=26 February.

Plasmakoncentration av östradiol hos olika experimentgrupper av talgöxhonor. Värdena är angivna som medelvärden med standardavvikelse. Dag 0=26 februari.

Results

Oestradiol

Data on plasma levels of oestradiol in the females are given in Fig. 1. Only one significant difference was noted: in free-living females, circulating levels of oestradiol increased between the nest-building and the egg-laying periods ($p < 0.05$).

All females of Groups 1–3 showed the same basic level of oestradiol throughout. This level was significantly lower than the peak value of the free-living birds ($p < 0.05$).

Follicle size in free-living birds

Data concerning the largest follicle are shown in Table 1. The follicle growth did not start until after two months, its size eventually increased almost tenfold ($p < 0.05$).

Follicle and testis size in experimental birds

The sizes of the largest follicle and testis in the experimental birds (Groups 1–3) are shown in Table 2. The follicle of both Group 1 and Group 2 females

Table 1. Diameter of the largest ovarian follicle in free-living females at different times of the study period (Group 4). Values are given as means and standard deviations.

Diametern av den största follikeln i äggstocken hos frilevande talgöxonor fångade vid olika tillfällen under studieperioden (Grupp 4). Värdena är angivna som medelvärden med standardavvikelse.

		Largest follicle size Största follikelstorlek N (mm)
February 26		4 0.6±0.1
March 26		4 0.7±0.0
April 19	Nestbuild./Bobygg.	4 1.7±0.6
April 28	Eggglay./Ägglägg.	4 5.9±2.6

peaked during the study ($p < 0.01$ in both cases), those of Group 1 considerably earlier than Group 2, indicating a time difference of a couple of weeks, or more. However, the maximum follicular size measured in Group 1 females was significantly smaller than among Group 2 females ($p < 0.05$).

The maximum size of the two groups was significantly smaller than that of the free-living females ($p < 0.02$). Females in the control group (Group 3) did not show any significant increase in follicle size during the experiment.

Testicular size increased significantly from day 1 until at least day 31 ($p < 0.05$). By day 68, the size of the testes had decreased significantly ($p < 0.05$).

Nest-building behaviour

Only the females of Group 1 were provided with nest-building material. Except for one pair there were no signs of breeding activities (nest-building).

Discussion

To obtain full ovarian maturity, the female needs supplementary stimuli other than increasing day length. However, full maturation seldom happens in captivity (Farner 1964, Silverin et al. 1989, Westin 1989). This experiment was performed in order to study whether the presence of a male, a nest-box and nest-building material could stimulate the female reproductive system to accomplish full maturation. The results showed that, under the prevailing laboratory condition, this was not the case.

The stimuli, other than increasing daylength, are considered to synchronise the gonadal and hormone cycles of the female and the male in order to optimize the breeding conditions (Lehrman 1961, Hinde 1965, Lewis & Orcutt 1971, Immelmann 1973, Murton & Westwood 1977, Silver 1978, Wingfield & Farner 1980). Such stimuli usually consist of cues related to male courtship behaviour e.g. song, partner feeding or visual display (e.g. Ficken 1960,

Table 2. Diameter of the largest ovarian follicle (females) and length of the left testis (males) for Great Tits in Groups 1–3. Values are given as means and standard deviations. Group 1: female/male pairs (20L:4D), Group 2: female/female pairs (20L:4D), Group 3: female/female pairs (8L:16D) as a control group. Variation in N-values within groups is due to different measuring success.

Diametern av den största follikeln i äggstocken (honor) och storleken av den vänstra testikeln (hanar), hos talgöxar i Grupp 1–3. Värdena är angivna som medelvärden med standardavvikelse. Grupp 1: honor och hanar parvis (20L:4D), Grupp 2: honor parvis (20L:4D) och Grupp 3: honor parvis (8L:16D) som kontrollgrupp. Variation i N-värde inom grupperna beror på variation i mätframgång.

Day Dag	Group 1 follicle size follikelstorlek (mm)		Group 1 testicular size testikelstorlek (mm)		Group 2 follicle size follikelstorlek (mm)		Group 3 follicle size follikelstorlek (mm)	
	N		N		N		N	
0	4	0.6±0.1	4	1.6±0.1	4	0.6±0.1	4	0.6±0.1
14	5	1.0±0.3	3	4.5±0.3	6	1.4±0.4	3	0.4±0.1
31	7	1.4±0.5	3	6.7±0.6	6	1.6±0.3	4	0.4±0.4
53	7	1.0±0.4	6	5.6±1.1	7	1.8±0.4	4	0.5±0.1
68	3	0.8±0.3	3	3.3±0.4	3	1.2±0.2	3	0.7±0.1

Brockway 1965, Cheng et al. 1988). During the spring it is the male who initiates the breeding season by securing and advertising his breeding territory, leaving to the female to make the final decision when to start the egg-laying (Farner & King 1973).

In the present experiment the oestradiol levels in females from all groups remained low, and not significantly different, throughout the experimental period. This low level was the same as that observed in free-living females prior to the nest-building period. Thus, when comparing Group 1 and Group 2 females kept on long days, it was obvious that the company of a male affected neither the oestradiol secretion, nor the follicular growth. As the testes in the males kept on long days reached full maturity, and as the testosterone level is known to increase dramatically in males kept on long days (Silverin, unpublished data) there could be no satisfactory explanation as to why the sexually mature males did not promote the maturation process in the females in this experiment. It might be that an unknown environmental factor was missing, or that the gonadotrophin secretion in the females was depressed by stress (i.e. increased corticosterone).

In free-living females, the circulating concentrations of oestradiol increased significantly during the egg-laying period. The low plasma level of oestradiol during the nest-building period is difficult to explain, because the oestradiol dependent synthesis of yolk, necessary for follicle maturation, is then in full progress (Knight & Schechtman 1954, Schejide 1963). The breeding status of the free-living females was carefully investigated by repeated inspections of the actual nest-boxes.

On the other hand, in female Willow tits *Parus montanus*, plasma levels of oestradiol increased significantly between March and April, parallel to an increase in the LH secretion. In this species, the oestradiol levels reached a maximum during nest-building, decreasing during the egg-laying period (Westin 1989).

In this experiment, females kept on short days (8L:16D) did not show any increase in the size of the largest ovarian follicle, whereas a long day regimen (20L:4D) induced incomplete ovarium and follicle growth (Table 2). The maximum follicle size of the females kept on long day was about the same as that of the free-living females in the early nest-building period, after which the ovaries normally increase dramatically in size. This follicle growth in free-living females occurred concomitant with an increase in circulating levels of oestradiol, and it is likely that this is a prerequisite for the follicular

growth. It is possible, therefore, that the retarded ovarian growth in the captive females was due to insufficient oestradiol production. Surprisingly enough, the presence of a male obviously had no effect on the latter.

Under natural conditions, slowly increasing day length initiates the photoperiodic stimulation. In contrast, the birds kept long days were instantly hyperstimulated (day length 20 hours), which enhanced the slow growth of the gonads. Examination of the long day stimulated pairs of Group 1 showed that the gonads of both sexes synchronously increased and regressed in size. This regression of the follicles started just before their transformation into "preovulatory follicles". The reason for this could be that the males, being sexually weaker as a consequence of the regressing testes, failed to stimulate the female properly at a critical point of follicle development. This could possibly be tested by replacing the "regressive" males with males in an earlier phase of the sexual cycle.

Comparing the females kept on long days, the size of the largest follicle in Group 1 was significantly smaller throughout than that of Group 2, where the growth was faster and the largest follicle peaked later (Table 2). At least two explanations of this difference are conceivable. 1: The males of Group 1 generally inhibit the maturation process. 2: The females of Group 2 stimulate each other as competitors awaiting the appearance of a male, on the supposition that he will choose the most mature (= attractive) one of the two. Obviously, this kind of stimulation does not end up in complete maturity. Unfortunately, the exact breeding status at the peak of the ovarian development is not known as these females had no access to nest-building material.

Acknowledgements

I wish to thank all the persons who have helped me perform this study: My supervisor Bengt Silverin has guided me through many problems, Barbro Löfnertz has given me valuable advice and assistance in the laboratory, Per Leyton has helped me in the field and Jonas Lemel has assisted with the statistics. I also wish to thank Anders Enemar for his excellent advice and support.

References

- Barfield, R. J. 1971. Activation of sexual and aggressive behaviour by androgen implanted into the male ring dove. *Endocrinology* 89:1470-1476.

- Becker, J. B., Breedlove, S. M. & Crews, D. 1992. *Behavioral endocrinology*. The MIT Press.
- Brockway, B. F. 1965. Stimulation of ovarian development and egg laying by male courtship vocalisation in budgerigars (*Melopsittacus undulatus*). *Anim. Behav.* 4:575–578.
- Cheng, M.-F., Desiderio, C., Havens, M. & Johnson, A. 1988. Behaviour stimulation of ovarian growth. *Hormones and behaviour* 22: 388–401.
- Farner, D. S. 1964. The photoperiodic control of reproductive cycles in birds. *Am. Sci.* 52:137–156.
- Farner, D.S. & King, J. R. 1973. *Avian Biology*, Vol. 3. Academic Press, New York and London.
- Farner, D. S. 1975. Photoperiodic controls in the secretion of gonadotropins in birds. In *Trends of Comparative Endocrinology* (Ed. Barrington, F.J.W.) *American Zoologist* 15:117–135.
- Ficken, R. W., van Tienhoven, A., Ficken, M. S. & Siley, F. C. 1960. Effect of visual and vocal stimuli on breeding in the budgerigar (*Melopsittacus undulatus*). *Animal Behav.* 8:104–106.
- Hinde, R. A. 1965. Interaction of internal and external factors integration of canary reproduction. In: *Sex and behaviour* (Ed. Beach, F.) pp. 381–415. Wiley, New York.
- Immelmann, K. 1973. Role of the environment in reproduction as source of "predictive" information. In: *Breeding Biology of Birds* (Ed. Farner, D. S.), pp. 121–147. Natn. Academy of Science, Washington.
- Jameson, E. W. 1988. *Vertebrate reproduction*. Wiley Intersc. Publications.
- King, A. S. & McLelland, J. 1979. *Form and Functions in Birds*, Vol. 1. Academic Press.
- Knight, P. F. & Schechtman, A. M. 1954. The passage of heterologous serum proteins from the circulation into the ovum of the fowl. *J. Exp. Zool.* 127:271–308.
- Lehrman, D. S. 1961. The presence of the mate and of nesting material as stimuli for development of incubation behaviour and gonadotropin secretion in the ring dove. (*Streptopelia risoria*). *Endocrinology* 68:507–516.
- Lewis, R. A. & Orcutt, F. S. 1971. Social behaviour and avian sexual cycles. *Scientia* 106:442–447.
- Meyer, R. K. 1974. Effects of lesions in the medial preotic region on precocial copulation in chicken. *Hormones and Behaviour* 5:377–381.
- Murton, R. K. & Westwood, N. J. 1977. *Avian Breeding Cycle*. Clarendon Press, Oxford.
- Schejeide, O. A., Wilkens, M., McCandless, R., Munn, R., Peterson, M. & Carlsen, G. 1963. Liver synthesis, plasma transport and structural alterations accompanying passage of yolk proteins. *Amer. Zool.* 3:167–184.
- Silver, R. 1978. The parental behaviour of ring doves. *Am. Sci.* 66:209–215.
- Silverin, B. 1980. Seasonal development of reproductive organs in the female Pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* and experimental studies on duration of her re-nesting ability. *J. Zool.*, London, 190:241–257.
- Silverin, B., Viebke, P-A. & Westin, J. 1989. An artificial stimulation of vernal increase in daylength and its effect on the reproductive system in three species of tits (*Parus spp.*) and modifying effects of environmental factors – a field experiment. *Condor* 91:598–608.
- Westin, J. 1989. Endocrine studies on the willow tit *Parus montanus* with special emphasis on the female. *Doctoral Dissertation*, University of Gothenburg, Sweden.
- Wingfield, J. C. & Farner, D. S. 1975. The determination of five steroids in avian plasma by radio-immunoassay and competitive protein-binding. *Steroids* 26:311–327.
- Wingfield, J. C. & Farner, D. S. 1980. Control of seasonal reproduction in temperate-zone birds. *Prog. reprod. Biol.* 5:62–101.

Sammanfattning

Hur påverkas talgoxhonans Parus major könsmognad av ökande dagslängd och närvaro av hane?

Talgoxhonans svar på den ökande dagslängden undersöktes, vad gäller äggstockarnas tillväxt, både i fält och på laboratorium. På våren när dagslängden passerat 11 timmar startar ljust talgoxens köns-mognadsprocess. Hos fåglar förmedlas den fotoperiodiska informationen genom att ljust tränger igenom skalltaget och hjärnvävnaden, där det träffar ljuskänsliga celler. Dessa stimulerar hormonproducerande nervceller i hjärnan. Observera att ögonen inte har någon funktion i detta sammanhang. De stimulerade hormonella processerna påverkar både tillväxten och hormonproduktionen hos könsorganen. Hos honan bildas könshormonet östradiol av särskilda celler i äggstocken. Östradiol påverkar en rad nödvändiga processer under häckningsperioden, bl.a. gule-syntesen i levern, ruvfläckens bildning och beteendemönstrets utveckling hos honan.

Talgoxarna påverkas även av andra faktorer som påskyndar eller bromsar könsmognaden. Exempel på dessa är tillgången på föda, närvaro av en uppvaktande hane, boholk och andra miljöfaktorer, vilka alla till skillnad från dagslängden uppfattas direkt av ögon och öron.

Talgoxhonans äggstock tillväxer vid stimulering både i storlek och vikt. Den sexuellt aktiva hanens beteende gentemot honan är viktig för att stimulera denna process och för att samordna honans fortplantningscykel med den egna. Detta sker hos talgoxen främst från början av bobyggnads-perioden och under äggläggningsperioden. Hanen behöver utöver ökningen i dagslängden ingen stimulering från honan för att få igång spermieproduktionen.

Syftet med detta experiment var att utröna om könsmognaden hos talgoxhonan går fortare och blir fullständig vid närvaro av en sexuellt aktiv hane, holk och bobyggnads-material.

Metoder

I februari sattes två grupper med talgoxhonor i rum

där ljuset var tänt 20 timmar och släckt 4 timmar varje dygn (20L:4D). Den ena gruppen bestod av 8 burar med en hona och en hane tillsammans med boholk och bomaterial i var och en (Grupp 1), och i den andra fanns 4 burar med endast två honor i varje (Grupp 2). En tredje grupp av honor hölls under kortdags förhållanden (8L:16D) och utgjorde en kontrollgrupp om 4 burar med två i varje (Grupp 3). Dessutom infångades frilevande honor under perioden februari-april (Grupp 4).

Blodprover togs på honorna med olika tidsmelanrum för att följa hur könshormonet östradiol varierade under studien. Äggstockens tillväxt undersöktes genom att snitta ett hål i kroppsväggen och med hjälp av ett mikroskop mäta diametern på den största äggfollikeln.

Resultat

Blodets innehåll av östradiol visade hos de frilevande honorna en signifikant ökning som började under bobygnadsperioden och nådde högsta värdet under äggläggningperioden (Fig.1). Honorna i bur visade samma låga nivå hela tiden (Fig. 1).

Äggfollikelstorleken ökade kraftigt under bobygnads- och äggläggningperioden hos de frilevande honorna (Tabell 1), medan folliklarna hos de honor, som hölls i bur, ökade endast till samma storlek som hos de frilevande honorna under bobygnadsperioden för att därefter tillbakabildas igen. Egendomligt nog var follikelstörrelsen hos honorna i Grupp 2 snabbare och kraftigare än hos honorna i Grupp 1 (Tabell 2).

Diskussion

Syftet med experimentet var att undersöka om köns-mognadsprocessen hos talgoxhonorna blev förstärkt

och kanske fullständig genom närvaron av en hane, boholk och bomaterial. Resultaten visade ingen sådan påverkan, trots att enligt flera forskare en sådan extra stimulering från bl.a. hane är nödvändig för att honan skall nå äggläggningsstadiet. Inte heller visade talgoxhonorna någon skillnad mellan Grupperna 1-3 vad beträffar östradiolproduktionen. Alla låg hela tiden på samma låga nivå som de frilevande honorna vid bobygnadsperiodens början. Att närvaro av en hane inte haft någon effekt kan möjligen tillskrivas någon stressfaktor som orsakats av de experimentella omständigheterna.

Studien visade att kortdagshonorna (Grupp 3) inte fick någon follikelstörrelse. Hos långdagshonorna (Grupp 1-2) inträffade en ofullständig follikel- och ovarietillväxt. Honorna i Grupp 2 visade dock en något senare inträdande och markant större follikelstorlek. Kanske kan detta tolkas som att honorna stimulerade varandra som konkurrenser i väntan på en hane, och då under förutsättningen att den hona, som kommit längst i köns-mognadsförloppet, har störst chans att vinna en uppdykande hanes gunst.

Normalt under våren stimuleras köns-mognaden av en långsamt ökande dagslängd. I denna studie ”chockstimulerades” hanarna genom att de överfördes från kortdag utan övergång till långdag. Detta påskyndade hanens testikelstörrelse. Testiklarna började sedan tidigt att tillbakabildas, redan långt innan honornas äggstockar hunnit att utvecklas färdigt. Kanske är en hane med krympande testiklar inte i det tillstånd som krävs för att effektivt stimulera honans mognadsförlopp?

Eftersom östradiolhalten steg kraftigt under ägg-läggningperioden hos de frilevande talgoxhonorna, är det troligt att ökande halter östradiol krävs för att äggstockens folliklar skall kunna tillväxa (under inlagring av gula) just innan ägg-läggningperioden.

Bird Numbers 1995

13th International Conference of the European Bird Census Council

Pärnu, Estland, 25–29 September 1995

This conference is the main forum for presentation of research and discussions on development of bird population size and distribution. It will focus on dynamics and monitoring, co-operation in monitoring of breeding, wintering and migrating birds (Euromonitoring, Euro-Bird-Stop), birds as tools of monitoring and landscape planning, latest advancements in census and distribution work, environmental impact assessment, and sensitive bird populations.

There will be plenary sessions, symposia, poster presentations, workshops and field excursions.

Excursions will involve visits to bird stations and nature reserves such as Matsalu, Nigula and Soomaa.

In order to attend the conference, please write to

Bird Numbers 1995
P. O. Box 227
Estonian Ornithological Society
EE-2400 Tartu, Estonia

Fax +372-34-32433

Short communications *Korta rapporter*

Dangerous exploration: nest-cavity inspections by male Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca*

HANS KÄLLANDER

Competition for nest cavities between Pied *Ficedula hypoleuca* and Collared Flycatchers *F. albicollis* on the one hand, and Great Tits *Parus major* on the other, has been mentioned by many authors and was analysed in detail by Slagsvold (1975). It is generally concluded that the Great Tit is the stronger of the species. However, during the laying period of the tits, flycatchers may nevertheless succeed in usurping nests by quickly building on top of the tit's nest (e.g. Löhrl 1950). However, in years when Great Tits start breeding sufficiently early to have completed their clutches at the time the flycatchers try to get established, such take-overs apparently fail (e.g. Campbell 1955, Slagsvold 1975).

Inspection of potential nest cavities appears not to be without risk to flycatchers. Several authors have reported dead Pied or Collared Flycatchers in nestboxes occupied by other species, particularly Great Tits and Tree Sparrows *Passer montanus* (Löhrl 1950, Creutz 1955, Haartman 1957, Curio 1959, Jansson 1960, Haftorn 1971, Slagsvold 1975). In most instances the dead birds have been males, but two authors, Curio (1959) and Jansson (1960), report one dead female each. Haartman (1957) even suggested that more male Pied Flycatchers may be killed by Great Tits than by predators during the breeding season.

In the present note, I document the mortality risk to which male Pied Flycatchers expose themselves when inspecting potential breeding cavities. I do so to encourage those who monitor nestboxes regularly, to record cases when male (and female) Pied (and Collared) Flycatchers are found dead in the boxes. Such data may eventually tell us whether an increased mortality of females during incubation

(Lundberg & Alatalo 1992) is balanced by a higher mortality of males during the earlier phases of breeding. To some extent they will also reflect the intensity of nest-cavity competition between tits and flycatchers.

Material and study areas

For a variable number of years during 1970–77 I monitored nestboxes in several small deciduous woods and one pine wood (Vombs Fure); in 1983 to 1988 at Revinge; from 1988 to 1993 again in Vombs Fure; from 1990 to 1993 at Kungsmarken; and from 1991 to 1993 at Hagestad. All these localities are in SW Skåne, southernmost Sweden, with the exception of Hagestad at the extreme SE corner of the province. The number of boxes, which were of dimensions suitable for Great Tits and Pied Flycatchers, varied between c. 550 in 1971 and 133 in 1990. The density of boxes varied considerably between study plots, being around 6 boxes/ha in almost all areas in the 1970–77 study but lower in the later years of the study (1983–93). For some areas, nestbox density cannot be calculated because of the linear arrangement of the boxes, with large unboxed areas in between.

The nestboxes were checked every five to seven days from before the Great Tits started laying until incubation was about halfway and then usually again during the nestling period.

Results

A total of 22 Pied Flycatchers was found dead in nests of Great Tits (once below the nestbox) during c. 50 "plot years". All of the flycatchers were males. Most of them had injuries on the head and back; several had the posterior part of the skull punctured. The corpses had either been moved to the side of the nest or partly incorporated in the nest material by the tits.

For the 21 males, for which the time for their death in relation to the breeding stage of the Great Tit could be determined with certainty or with a high probab-

ity, seven (33%) had been killed during the tits' nest-building period, nine (43%) during the laying period, four (19%) during incubation and one (5%) just after hatching of the tit's eggs. For one male, the time of death could not be determined with acceptable precision.

No less than nine (41%) of the flycatchers were found in the same year, 1993. This was a peak year for tits in S. Sweden (unpubl. data, J.-Å. Nilsson pers. comm.), with numbers probably being the highest since the mid-70s, or even exceeding these. The mortality risk that nest-cavity prospecting Pied Flycatcher males face thus seems to be related to the density of competitors for nest cavities. Using the percentage of unoccupied nestboxes about the time the Great Tits hatch their eggs as an index of competition for nest holes, the mean proportion of unoccupied boxes was 19.4% in years when male Pied Flycatchers were found dead (range 8–35%, $n=10$ "plot years") versus 38.0% (range 0–68%, $n=36$ "plot years") when none were found.

From Slagsvold's (1975) analysis one would expect more Pied Flycatcher males to be killed by Great Tits in years when the tits start breeding late in relation to the arrival and establishment of the flycatchers. Using the difference between the mean laying dates of the two species as a measure of breeding overlap, and thus of potential nest-cavity competition, gave no support for this idea, but the material is small and such a relationship may well exist.

Discussion

All 22 Pied Flycatcher males found dead in nestboxes occupied by Great Tits were males, indicating that the greatest risk occurs when males are inspecting potential nest cavities. During nest-building, Great Tits visit the nest intermittently, and during laying the nest is left unattended for long periods. By contrast, during incubation, the female Great Tit is fed on the nest by the male and leaves the nest only for short periods (Perrins 1979). Thus, the risk that a cavity-inspecting male Pied Flycatcher should be taken by surprise should be greater during the tits' nest-building and laying stages than during the later stages of breeding. In agreement with this, of the 21 male Pied Flycatchers for which the timing of their death could be determined with reasonable accuracy, no less than 16 (76%) had been killed during the tits' nest-building and laying periods versus only five (24%) during incubation and just after hatching. Some caution is necessary, however, in interpreting

these figures as slightly fewer nestbox inspections were made late in the tits' breeding cycle.

In the present study, nestboxes were used and, in most instances, they were present in rather high density. This no doubt explains why no more than 22 male Pied Flycatchers were found killed by Great Tits in a total of c. 50 "plot years" (equalling c. 1200 Great Tit first clutches). Only in 1993 was this mortality factor more prominent: nine males were found in a total of 209 monitored boxes (118 Great Tit nests). This year the numbers of tits no doubt were the highest since the 1970s (and possibly even higher than those in that decade), suggesting that the mortality risk of male Pied Flycatchers is directly related to the density of nest-cavity competitors. This conclusion is supported by the lower proportion of unoccupied boxes in those years when dead flycatcher males were found than in the years when none were found. Thus, except in years when tit populations are extremely high, one should not usually expect to find dead flycatcher males in boxes occupied by Great Tits in densely boxed areas but only when boxes are far apart or few in relation to available habitat. This is because in areas with a high density of boxes, even during peak years, the tits' territorial behaviour will exclude conspecifics from some of the boxes, thus leaving empty boxes for the flycatchers. Some support for this is the fact that only two flycatcher males were found killed by Great Tits during the early years of this study. Both were found in the same rich deciduous wood in which the density of boxes was only 2.5 per ha, and in which only one or two boxes remained unoccupied in each of these two years. By contrast, in the other eight study plots, totalling 27 "plot years", nestbox densities ranged from 5.6 to 7.3 per ha, and often as many as half of the boxes remained unoccupied.

Is nest-cavity inspection connected with a considerable mortality risk to Pied Flycatchers or not? And, is the mortality rate of males due to being killed in the nest-cavities of Great Tits enough to balance female mortality due to predation during incubation? Clearly, the answers to these questions depend on how intense competition for nest sites is in most situations. If the availability of suitable nest cavities is low in natural forest, and competition with tits therefore intense, then this mortality factor could be important, as indicated by the high number of male flycatchers found dead in 1993, a year when most boxes were occupied by tits. It would be interesting to have data on how frequently male Pied Flycatchers are killed by tits from nestbox studies in which

the densities of boxes are low. However, data from natural cavities in relatively undisturbed forests would be even more valuable – but are hard to obtain.

Acknowledgements

I thank Jan-Åke Nilsson and Henrik G. Smith, with whom I have worked together in some of the nextbox projects, for kindly reading my manuscript.

References

- Campbell, B. 1955. The breeding distribution and habitats of the Pied Flycatcher (*Muscicapa hypoleuca*) in Britain. *Bird Study* 2: 179–191.
- Creutz, G. 1955. Der Trauerschnäpper (*Muscicapa hypoleuca* (Pallas)). *J. Orn.* 96: 241–326.
- Curio, E. 1959. Verhaltensstudien am Trauerschnäpper. Beiträge zur Ethologie und Ökologie von *Muscicapa h. hypoleuca* Pallas. *Z. Tierpsychol.*, Beiheft 3: 1–118.
- Haartman, L. von 1951. Der Trauerfliegenschnäpper. II. Populationsprobleme. *Acta Zool. Fenn.* 67: 1–60.
- Haartman, L. von. 1957. Adaptations in hole-nesting birds. *Evolution* 11: 339–347.
- Haftorn, S. 1971. *Norges fugler*. Universitetsforlaget, Oslo.
- Jansson, K.-E. 1960. Några siffror och rön från sju års studier av småfåglar häckande i holkar. *Vår Fågelv.* 19: 127–136.
- Löhr, H. 1950. Zur 'Verdrängung' von Meisen durch Fliegenschnäpper. *Vogelwelt* 71: 39–41.
- Lundberg, A. & Alatalo, R.V. 1992. *The Pied Flycatcher*. T & AD Poyser, London.
- Slagsvold, T. 1975. Competition between the Great Tit *Parus major* and the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in the breeding season. *Ornis Scand.* 6: 179–190.

Sammanfattning

Är det farligt för svartvita flugsnapparhanar att inspektera tänkbara bohål?

Som de flesta som regelbundet inspekterat holkar känner till, råder det ofta hård konkurrens mellan hålbbyggare om de tillgängliga boplatserna. Slagsvold (1975) analyserade denna bohålskonkurrens mellan talgoxe *Parus major* och svartvit flugsnappare *Ficedula hypoleuca*. I likhet med flera andra författare konstaterade han att talgoxen är den fysiskt starkare, men att den svartvita flugsnapparen trots detta ej sällan lyckas ta över talgoxens bohål. Detta sker speciellt under år då talgoxarna påbörjar sin häckning sent i relation till när flugsnapparna anländer: under talgoxarnas läggingsperiod, då fåglarna lämnar boet oöversatt under längre perioder,

hinner ej sällan flugsnapparna bygga över balen, varvid talgoxarna överger.

Om en flugsnappare överraskas av bohålets ägare leder detta ofta till att flugsnapparen hackas ihjäl (Löhr 1950, Creutz 1955, Haartman 1957, Curio 1959, Jansson 1960, Haftorn 1971, Slagsvold 1975). Haartman (1957) gissade t.o.m. att fler svartvita flugsnapparhanar dödades av talgoxar i samband med att de inspekterade tänkbara bohål än vad som under häckningsperioden togs av predatorer. I denna notis redovisar jag de fynd av svartvita flugsnappare ihjälhackade av talgoxar, som jag gjort i samband med åtskilliga års holkstudier i Skåne. Syftet är att om möjligt ge en uppfattning om hur stor denna dödsrisk är för flugsnapparna och att stimulera andra, som regelbundet kontrollerar holkar, att registrera förekomsten av döda flugsnappare.

Under åren 1970–77 kontrollerade jag ett stort men varierande antal mesholkar i lövskogsdungar och, under tre år, en tallskog (Vombs Fure); 1983–88 följdes holkar på Revingefältet; 1988–93 på nytt i Vombs Fure; 1990–93 i Kungsmarken och 1991–93 i Hagestad. Samtliga lokaler är belägna 5–25 km öster om Lund, med undantag av Hagestad i landskapets sydöstligaste hörn. Antalet holkar varierade mellan 550 år 1971 och 133 år 1990. De kontrollerades i allmänhet var femte till sjunde dag från bobyggnad till ungarnas utflygning. Undantaget utgör de allra senaste åren, då få kontroller gjordes efter mitten av talgoxarnas ruvningstid men även några av ytorna under vissa år på 70-talet.

Totalt hittades under cirka 50 "områdesår" med sammanlagt ungefär 1200 förstakullar av talgoxe 22 svartvita flugsnappare, samtliga hanar, döda i bon av talgoxar. Oftast hade de bara förts åt sidan, ibland hade de delvis inkorporerats i bomaterialet. För 21 av dem kunde tidpunkten när de hackats ihjäl relateras till stadium i talgoxens häckningscykel: sju (33%) hade dödats under bobyggnadstiden, nio (43%) under läggingsperioden och fem (19%) under ruvningsperioden eller just efter talgoxäggen kläckning. Detta stämmer väl överens med det faktum att talgoxhonan (som matas av hanen) lämnar boet endast korta stunder under ruvningstiden och de första dagarna efter kläckningen – risken att en flugsnappare då skall gå in i ett bohål och överraskas är därför långt mindre än under talgoxens läggingsperiod.

Inte mindre än nio av flugsnapparhanarna hittades 1993, vilket var ett veritabelt toppår för mesar, troligen t.o.m. med ännu högre tätheter än under toppåren i mitten av 1970-talet. Detta, samt det faktum att färre holkar stod tomma under de år då

svartvita flugsnapparhanar hittades döda än under år då inga hittades (19,4%, variation 8–35%, n=10 "områdesår" mot 38,0%, variation 0–68%, n=36 "områdesår"), tyder på att dödsrisken för flugsnapparhanarna står i proportion till tätheten av konkurrenter. Jag fann däremot inget samband mellan graden av överlappning i talgoxarnas och de svartvita flugsnapparnas häckningstid och antalet ihjälhackade flugsnapparhanar, men ett sådant samband kan mycket väl ändå finnas – det totala antalet döda flugsnappare i denna studie är ganska lågt.

Emellertid är det inte mesttätheten i sig utan snarast tätheten bohål (holkar) i relation till mesarnas numerär som bestämmer hur hög risken är för bohålsinspekterande flugsnapparhanar. Om holktätheten är hög kommer talgoxarnas revirbeteende även under toppår att leda till att tomma holkar står till de svartvita flugsnapparnas förfogande. Det är nog ingen tillfällighet att de två flugsnapparhanar, som hittades döda under studiens första år, båda hittades i en mycket rik lövdunge där holktätheten var 2,5 holkar per ha och där endast en eller två holkar stod tomma de båda åren. Däremot hittades ingen enda flugsnapparhane död under sammanlagt 27 "områdesår" inom de ytor där det fanns 5,6–7,3 holkar per ha.

Det skulle vara intressant att veta hur stora riskerna med att inspektera tänkbara bohål är för svartvita flugsnapparhanar i områden med glest utspridda holkar (en, eller mindre än, en holk per ha) och, naturligtvis, i relativt orörd skog med endast naturliga hål.

Hans Källander, Dept of Ecology, Ecology Building, S-223 62 Lund, Sweden.

Kullöverlappning hos smådopping *Tachybaptus ruficollis*

ANDERS WIRDHEIM

Fåglar som förmår starta en ny kull innan ungarna från den föregående ännu blivit självständiga kan pressa in flera kullar under en säsong än eljest. De borde därmed också kunna producera fler ungar. För en allmän översikt av vilka effekter sådan kullöver-

lappning har på bl.a. kullstorlek och häckningsframgång hänvisas till Burley (1980).

Hos bostannande arter, som lägger mer än en kull och som måste mata sina ungar både i boet och en tid därefter, tycks det vara mindre vanligt att kullöverlappningen är så stor att den nya kullen börjar läggas medan ungarna ur den föregående fortfarande finns kvar i boet. Däremot tycks det kunna vara regel att nya kullar påbörjas under den tid som ungarna är beroende av matning sedan de lämnat boet. I en studie av talgoxe *Parus major* (Smith m.fl. 1988) påbörjades 99 % av andrakullarna innan ungarna var självständiga, några dock redan medan det fortfarande fanns outflugna ungar i föregående kull.

Hos borymmande arter borde kullöverlappning kunna förekomma i större omfattning, i varje fall hos arter där ungarna tidigt börjar söka föda själva. Till de mer kända exemplen hör sandlöparen och mo-snäppan där hannen ensam ruvar den första kullen, medan honan snabbt lägger en ny som hon tar hand om (Parmelee & Payne 1973, Hildén 1975). Här har överlappningen drivits så långt att den omfattar en stor del av ruvningstiden.

Smådoppingen intar en mellanställning. Ungarna lämnar boet efter kläckningen, matas i betydande omfattning i början, men blir successivt allt självständigare (Bandorf 1968). Teoretiskt borde smådoppingen därför kunna ha betydande kullöverlappning.

Sommaren 1993 inventerade jag häckfågelfaunan i ett system av nyskapade våtmarker i Skottorp i södra Halland (62°60'N, 13°26'E). Våtmarkerna anlades 1991 och omfattar totalt ca 60 ha före detta jordbruksmark. De består av fyra grunda dammar. Ställvis är dammarna redan tämligen vegetationsrika (f.a. kaveldu *Typha*).

Under inventeringen konstaterades bl.a. fyra häckningar av gråhakedopping *Podiceps grisegena*, varav tre lyckades och resulterade i vardera två flygga ungar. Vidare häckade minst sju par smådopping *Tachybaptus ruficollis*. Åtminstone två av smådoppingparen lade två kullar, något som är vanligt hos denna art. Smådoppingen är den europeiska dopping som oftast lägger två kullar (Bandorf 1968). I båda fallen handlade det om kullöverlappning (tyska Brutverschachtelung), dvs. att den andra kullen påbörjades innan ungarna från den första var självständiga.

Den första iakttagelsen som tydde på kullöverlappning var närmast komisk. I den minsta och västligaste av dammarna fanns endast ett par. Efter att ha ruvat fram den första kullen i ett bo beläget nära stranden, uppehöll sig fåglarna en morgon vid ett nytt bo i en liten rugg mitt i dammen, drygt 50

meter från det första boet. Den ena fågeln (som visade sig vara honan) låg på boet med halsen sträckt rakt framåt, medan den andra (hannen) simmade runt boet i snäva cirklar. Plötsligt äntrade hannen boet bakom honan och inledde parning. Ur honans ryggfjädrar formigen sprätte det då ut två små ungar. De hamnade i vattnet där de förblev simmande medan parningen fullföljdes.

Den påföljande veckan besökte jag dammen nästan dagligen. Vid samtliga tillfällen låg en adult fågel på boet medan den andra uppehöll sig med ungarna i närheten (sällan mer än 20 meter från boet). Drygt två veckor senare sågs den ena fågeln med två stora ungar samtidigt som den andra simmade nära boet med två till synes endast dygns gamla ungar.

I en annan damm häckade tre par. Två av dessa födde sannolikt upp endast en kull var. Det tredje paret sågs aldrig ruva sin första kull, utan dök upp en dag vid ett mindre vegetationsparti mitt i dammen med åtminstone två små ungar. Redan då hade de börjat bygga en ny boplattform, ett arbete som fortsatte påföljande dag. Ytterligare en dag senare låg den ena fågeln på boet under hela den tid (ca två timmar) som jag besökte platsen. Precis som vid den tidigare nämnda häckningen uppehöll sig senare en av fåglarna med ungarna nära boet, medan den andra ruvade. Jag såg aldrig att de båda vuxna fåglarna byttes om, utan fick intrycket att de hade skilda roller i båda paren. Vid några tillfällen sågs den ruvande fågeln vända äggen, men jag lyckades inte klarlägga om de kläcktes. Några nya små ungar sågs inte. Från den första kullen nådde två ungar flygfärdig ålder.

Hos smådoppingen är kullöverlappning hittills beskriven från Tyskland (Bandorf 1970) och Österrike (Sackl 1982) refererade i Bauer & Glutz von Blotsheim (1987) och Bezzel (1985). Cramp m.fl. (1977) nämner däremot inte förekomsten. Det framgår av referenserna att det är extremt sällsynt att en andrakull påbörjas redan i samband med kläckningen av föregående kull, även om ett fåtal fall är kända. Båda mina observationer i Skottorpsdammarna tyder på att överlappningen var mycket stor. Det bör inte ha gått mer än någon vecka mellan kläckningen av den första kullen och värpandet av första ägget i den andra, vilket således är bland de kortaste intervall som registrerats. Det innebär också att andrakullen startades väl före den tidpunkt då ungarna själva skaffar sig någon nämnvärd del av födan. Detta gör de inte förrän de är minst två veckor gamla (Bandorf 1968).

Vad som också var intressant med paren i Skottorp, var att de båda hela tiden uppehöll sig inom begränsade revir och upprätthöll parbanden trots de

skilda rollerna. Det förstnämnda paret var som nämnts ensamma i sin damm och kunde röra sig opåverkade av andra smådoppingar. Ändå höll de sig inom ett litet område. I det andra fallet fanns ett annat smådoppingpar häckande mindre än 100 meter bort, och vid flera tillfällen uppstod, om inte revirstrider, så i alla fall skärmytslingar. Ungarna sökte sig då ensamma mot boet med den ruvande fågeln.

Ett tack riktas till Sören Svensson för värdefulla kommentarer på ett första utkast till manuskript.

Referenser

- Bandorf, H. 1968. Beiträge zum Verhalten des Zwergtauchers (*Podiceps ruficollis*). *Die Vogelwelt*, Beiheft 1:7-61.
- Bandorf, H. 1970. *Der Zwergtaucher*. Neue Brehm Bücherei 430. A.Ziensen Verlag. Wittenberg-Lutherstadt.
- Bauer, K. & Glutz von Blotsheim, U. 1987. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Band 1. 2. Auflage. Akademische Verlagsges. Frankfurt/M.
- Bezzel, E. 1985. *Kompendium der Vögel Mitteleuropas*. Non-passeriformes. Wiesbaden.
- Burley, N. 1980. Clutch overlap and clutch size: alternative and complementary reproductive tactics. *Am. Nat.* 115:223-246.
- Cramp, S. (ed), 1977. *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa*. Oxford University Press, Oxford.
- Hildén, O. 1975. Breeding system of Temminck's Stint *Calidris temminckii*. *Ornis Fennica* 52:117-146.
- Parmelee, D.F. & Payne, R.B. 1973. On multiple broods and the strategy of arctic Sanderlings. *Ibis* 115:218-226.
- Sackl, P. 1982. Ökologie und Brutbiologie einer Population des Zwergtauchers, *Tachybaptus ruficollis*, in der Steiermark. *Egretta* 25:1-11.
- Smith, H.G., Källander, H. & Nilsson, J.-Å. 1988. The significance of clutch overlap in Great Tits *Parus major*. *Ibis* 131:589-600.

Summary

Clutch overlap in the Little Grebe Tachybaptus ruficollis

A few cases of overlap between a first and a second clutch are known for the Little Grebe. It seems to be exceptional, however, that the eggs of the second clutch are laid already in connection with the hatching of the first clutch.

In 1993 I surveyed the breeding birds of newly restored wetlands at Skottorp, southern Halland. At least seven pairs of Little Grebes bred in four shallow ponds. At least two of the pairs laid two clutches, which is common in this species. But in both cases the clutches overlapped considerably.

In the first case I saw the male copulate with the female in a new nest about 50 m from the previous one. During copulation two small young jumped out of the back feathers of the female. During the following week one of the adult birds sat on the nest with the other adult with the young swimming in the water, usually within 20 m from the nest. Two weeks later one of the adults swam with two half-grown young and the other one with two newly hatched young near the nest.

In another pond I found a pair with at least two small young. They were building a new nest and

continued with the nest building the following day. On the third day one of the adults sat on the nest, and later I saw it turn the eggs.

In both cases the first egg of the second clutch was laid within a week of hatching the first clutch. This is among the shortest intervals ever recorded. It also means that the second clutch was initiated well before the young start to collect any substantial part of their food themselves, which they do not do until about two weeks old.

Anders Wirdheim, Genvägen 4, S-302 40 Halmstad

Nya böcker *New books*

Redaktör *Editor*: A. Hedenström

Anthony J. Gaston, 1992: **The Ancient Murrelet. A Natural History in the Queen Charlotte Islands.** Illustrerad av Ian L. Jones. 249 sid. T. & A. D. Poyser, London. Medlemspris i Naturbokhandeln, inb.: 252 kr. ISBN 0-85661-070-4.

Denna bok behandlar den något mystiska och tidigare ganska dåligt kända alkan, Ancient Murrelet *Synthliboramphus antiquus* (sv. starikalka), som häckar på öar längs kusten i norra Stilla Havet från Japan i väst via Okhotska havet och Berings hav österut till Alaskas sydöstra kust. De största kolonierna finner man i den östra delen av utbredningsområdet och då kanske främst på Queen Charlotte Islands med över 100 000 häckande par. Här har Anthony Gaston och hans medarbetare under ett antal år i mitten av 1980-talet studerat den lilla alkans biologi och häckning under närmast heroiska fältarbetsformer.

Starikalkan väljer att placera sina bon i hålor bland klippor och stenar på klippiga öar, men framförallt talrika är de på skogbeklädda öar, där de gräver ut sina bohål bland rötter och mossor vid foten av upp till 40 meter höga Sitkagranar *Picea sitchensis*. Häckningen inleds i slutet av mars då bohålet grävs ut. I slutet av april och maj läggs och ruvas äggen, och under en relativt begränsad tid under senare hälften av maj lämnar de två ungarna boet vid en till tre dagars ålder och följer sina föräldrar under en ungefär 18 timmar lång simtur ut till havs där de finner goda födosöksvatten. Övrig tid av året lever alkorna pelagiskt.

I första delen av boken har Anthony Gaston valt att presentera historik, förekomst och redan kända häckningsbiologiska uppgifter från olika delar av utbredningsområdet. Läsaren blir väl insatt i de livsförhållanden som starikalkan utsätts för, inklusive vilka förödande effekter predation av introducerade däggdjur, såsom svarta råttor *Rattus rattus* och tvättbjörn *Procyon lotor*, kan ha på de utsatta alkorna i sina häckningskolonier. Människan har i sin iver att

utnyttja timmer från skogbeklädda häckningsöar totalt förändrat vissa häckningsplatser som tidigare varit skyddade från den ibland mycket kraftiga vinden och där dessutom trädsiktet utgjort ett skydd mot predatorers skarpa ögon. På sådana öar har antalet häckande fåglar starkt reducerats. Det var bland annat för att skydda de delvis hotade alkorna mot skogsavverkning och andra störningar som man inledde mer ingående studier av artens biologi och dessutom avsatte vissa öar i Queen Charlotte arkipelagen som reservat.

Bokens andra hälft behandlar de studier Anthony Gaston och hans kollegor genomfört på Reef Island, en av de 130 småöar som utgör Queen Charlotte-arkipelagen utanför British Columbias norra kust. Ögruppen är belägen i norra delen av Stilla Havets subarktiska zon, och området berörs av näringsrikt uppvällande havsvatten som bidrar till en mycket hög produktion i havet. Dessa uppvällningar utsätts för periodiska nedgångar som anses hänga ihop med El Niños södra fluktuationer. Den föränderliga näringstillgången i havet påverkar alkornas och andra havsfåglars häckningsresultat, som kan avläsas i en sämre reproduktionsframgång under vissa år. Alkorna påverkas dock inte enbart av de marina näringskedjorna, utan är även starkt påverkade av näringskedjor på land. De inhemska gnagarna, Deer Mice *Peromyscus maniculatus* och *P. sitchensis*, som lever av sitkagranens frön är starkt beroende av fröproduktionen och påverkas mycket av variationen i granarnas frösättning mellan år. På vissa av alkornas häckningsöar utgör mössen stapelfödan för ett antal däggdjurspredatorer, som svarta råttor, tvättbjörn och floduttur *Lutra canadensis*, och när antalet gnagare är lågt övergår predatorerna till att ta de relativt lättåtkomliga häckande alkorna. Det ökade predationstrycket under vissa år kan också avläsas hos de häckande alkorna, som under dessa omständigheter i större utsträckning misslyckas med häckningen.

Författaren och medarbetare har med olika meto-

der undersökt fåglarnas häckningsbiologi, de har studerat de adulta fåglarnas "display"-beteende på samlingsplatser ute till havs, registrerat fåglarnas nattliga rörelser till och från bona, samt undersökt hur ungararna finner sin väg om natten, ett antal hundra meter genom beckmörk skog från bohålet till de väntande föräldrarna vid stranden. I en serie experiment med nyss uthoppade ungar på väg från bohålet ned till havet, kunde man visa att ungararna har en nedärvd instinkt att söka sig mot ljus (under alla fall var ljuset starkast över vattnet), men även att fåglarna registrerade och reagerade på ljudet från havet och på markens lutningsvinkel för att ta sig ned till vattnet. Med hjälp av radiospårning har forskarna bland annat undersökt individmärkta fåglars rörelser ute till havs bort från häckningsön samt försökt studera icke-häckande fåglars rörelser och beteende, en uppgift nog så svår att undersöka hos en nattaktiv havsfågelart! Allt detta och mycket mer får man sig till livs i de tio avslutande kapitlen av boken om starikalkan i Queen Charlotte arkipelagen.

Kort sagt är boken mycket läsvärd, för en fågelintresserad allmänhet, såväl som för havsfågelspecialisten. Boken innehåller ett stycke väl underbyggd naturalhistoria, som dock i vissa fall är lite väl fri från ekologiska och evolutionära tolkningar, om en tidigare dåligt känd art. Den utgör en utmärkt informationskälla för havsfågelkännaren eller om så önskas, bidrar boken med stimulans och ideer för dagdrömmande fågelskådare som kanske ej har möjlighet att själva besöka starikalkans häckningsmiljöer. De talrika fotona och de fina illustrationerna av Ian Jones bidrar till att förmedla mystiken kring fåglarnas häckningsbestyr och övriga liv. Som läsare kan man inte undgå att uppslukas av den fascination Anthony Gaston känner och på ett mycket bra sätt förmedlar om sitt studieobjekt, starikalkan, eller "skinkana" (night pigeons) som Haida indianerna vid Queen Charlotte islands kallar de små nattaktiva alkorna.

SUSANNE ÅKESSON

Tage Wahlberg, 1993: **Kunskapen om fåglar**. Bokförlaget EKO, Uppsala. 479 sidor, rikt illustrerad. Medlemspris i Naturbokandeln: 342 kr.

Bokens titel är ambitiös, på gränsen till tendentiös: *Kunskapen om fåglar*. Efter genomläsning kan jag konstatera att för Tage Wahlberg är den viktigaste kunskap man kan ha om våra fåglar den som leder fram till att man snabbt och lätt kan hitta deras bon.

Enligt honom är det nämligen det bästa sättet att undvika att störa fåglarna. I mina öron en bisarr paradox. Störningar minimeras enklast genom att man lär sig uppfatta och förstå fåglarnas beteende; med ilsket varnande fjällabbar över huvudet behöver inte jag hitta något bo för att förstå att jag är en ovälkommen gäst. Mer subtilt är att förstå lövsångarens varningslåten men inte heller i det fallet behöver man hitta boet för att förstå att man stör.

Att dagens ornitologer har alldeles för dåliga kunskaper om våra vanligaste fåglars häckningsbiologi är ett välkänt faktum, som inte minst har påtalats av Christer Persson i sina debattartiklar om verksamheten i SOF. Jag kan inte annat än att hålla med om att kunskap om fåglarnas häckningsbiologi är värdefull men enligt min åsikt går det alldeles för långt när boletandet, som det görs i boken, upphöjs till en allmän maxim i klass med den artjakt som bedrivs av Club 300:s medlemmar, "Av födsel och uppövd vana försöker jag alltid finna boet av varje befdärad uppenbarelse som korsar min väg." Inte minst av historiska skäl, med ett i sen tid allmänt fördömande av äggsamlandet, är det att balansera på en skör tråd när man skriver om fåglarnas bon och ägg.

"Äntligen! Vilken känsla att få skilja på det omvälvande gräset och blicka ned i det välfyllda (småfläckig sumphöna) redet, tio ägg!" Författarens fixering vid fåglarnas bon och ägg kan inte lindas in i några förskönande omskrivningar för att göras rumsren.

För min del faller stora delar av bokens budskap platt till marken och jag ställer mig mycket tveksam till att överhuvudtaget ge ut en bok som så starkt betonar letandet efter fågelbon som den mest väsentliga färdigheten inom ornitologin. Tips som "Bästa sättet att lokalisera (kungsörns-)boet är att under februari/mars ge akt på örnarnas flyg lekar över häckplatsen", eller om ortolansparven "Vet man ungefär var boet ligger är det lättast att finna det med hjälp av en lövruska, som svepes runt vid vandrigen strax över marken endast vidrörande örtväxter och eventuella buskar.", är inte bara tveksamma utan det är frågan om de överhuvudtaget bör publiceras för en bredare allmänhet.

För författare och illustratörer finns vissa etiska regler som bl.a. avser att skydda originalarbeten och därigenom ge äran åt dem som på olika sätt varit nyskapande. Tage Wahlberg har brutit mot de flesta av dem i sitt arbete med *Kunskapen om fåglar*. Plagiaten och de rena bildstölderna har påtalats i en recension i *Vår Fågelvärld* och behöver därför inte mer än nämnas här.

Tyvär verkar inte bildmaterialet vara det enda som är stulet i boken. Så gott som samtliga uppgifter angående kullstorlek och äggstorlek överensstämmer mycket väl med de som finns i det mycket noggranna tyskspråkiga arbetet *Die Eier der Vögel Europas* av Wolfgang Makatsch. Jag kontrollerade tio slumpvis utvalda arter och av totalt 50 värden stämde 44 till sista decimalen med dem i nämnda bok, i tre fall skiljer sig värdena i andra decimalen (avrundningsfel), i två fall skiljer sig värdena kraftigt åt (räknefel?) och i ett fall står det att sothönan kan lägga upp till 22 ägg trots att Makatsch noga påpekar att sådana stora kullar tvevillöst härstammar från två honor som värper i samma bo. En sådan överensstämmelse kan inte vara slumpens verk. Petitesseer i sammanhanget är att de angivna medelvärdena på äggstorleken utgörs av medelvärden av medelvärden och således inte tar hänsyn till att antalet mått varierar mellan olika undersökningar och att uppgifterna ofta härstammar från olika raser utspridda över hela Europa och i vissa fall även inkluderar uppgifter från Nordafrika och Asien.

Vad gäller uppgifterna om tidpunkten för häckningen m.m. visar en titt i Paul Rosenius stora verk *Sveriges fåglar och fågelbon* på betydande influenser från detta verk.

I författarens förord nämns Rosenius och Makatsch, samt i den senare citerade källor, flyktigt med – ”I de fall jag själv inte hittat bon har jag inhämtad hjälp från...”. Det är förvisso inte fel att sammanställa uppgifter från olika källor för att på så sätt ge en överblick över den tillgängliga kunskapen. Men när man gör så skall man absolut ange varifrån uppgifterna är hämtade och hur man har behandlat de insamlade uppgifterna. Med tanke på vilken stor del av faktauppgifterna som är hämtade från Makatschs och Rosenius arbeten finns det inga ursäkter för att inte redovisa var uppgifterna kommer ifrån. Att skriva som man gör på pärmens baksida att ”I dagsläget har han (författaren) hunnit undersöka fler än 100.000 bon – vägt, mätt och observerat.” gör att, åtminstone jag, förleddes att tro att de redovisade uppgifterna skulle vara originaluppgifter insamlade av författaren under hans verksamma boletartid. Detta är djupt ohederligt.

Författaren har vid tidigare tillfällen gett prov på en hemmagjord, och till stora delar felaktig, ekologisk världsuppfattning med drag av ren mysticism, några exempel: ”Korpen visste alltså redan den 10 mars vilket väder det skulle bli den 4 april. Av korpen har SMHI mycket att lära!”, ”Förekomsten (av rödspov) utanför Öland är mycket ojämn och går på sina håll i vågor med en längd av tiotals år, vilket brukar

sammanfalla med solfläckarnas fluktuationsmönster”, ”Plundring av bon är ett av ekologins adelsmärken. Det leder till att kullar läggs om och häcktiderna töjs ut och bidrar till en jämn fördelning av framkläckta kullar som svarar mot födounderlagets bärkraft.” Lyckligtvis är sådana inslag sällsynta i boken men den presumptiva läsaren bör ändå varnas för det kvasi-ekologiska budskap som framskyntar här och där.

Generellt sett är texten ojämn och i vissa fall rent excellenta beskrivningar av fåglarnas häckningsmiljöer blandas med intetsägande och ibland felaktiga omskrivningar och avskrivningar av de vanligaste fågelböckerna. Det nyskapande och det som tillför något nytt är just miljöbeskrivningar. Såvitt jag kan bedöma rör det sig i stor utsträckning om egna erfarenheter och i flera fall skiljer sig det skrivna, på ett korrekt sätt, från litteraturens ibland slentrianmässiga och kritiklösa oändlighetsrefererande. Den kunskap som visas här är värd en bättre inramning än den har fått.

Språket är mycket personligt hållet och även om jag ibland störs lite av blandningen av fackjargong och ett ledigt, talspråksaktigt språk får det väl anses ligga inom ramen för författarens konstnärliga frihet. Otvivelaktigt är det roande när man t.ex. läser om i vilket sammanhang hustrun Siv blev omdöpt till AggreSiv (sid. 474). Författaren har dock delvis fastnat i fällan att finna för många, och därmed i vissa fall krystade, synonymer till de mest använda uttrycken. Vad innebär t.ex. att ”... utövar sitt häckningstryck företrädesvis på landets södra hälft..”?

En av bokförlaget EKO:s föresatser är att ge ut böcker som uppmärksammas för sin kvalitet. Förlagsmässigt är boken vacker och välgjord, ordentligt korrekturläst och jag har endast lyckats hitta några få tryckfel. Likaså är bandet snyggt och välgjort, t.ex. saknas irriterande limfogar mellan bladen – ett bokbinderimässigt otyg som tyvärr blivit alltför vanligt. Hantverket är gott men innehållet lever inte upp till målsättningarna.

Jag vet inte mycket om vilka det är som driver förlaget och vad de har för bakgrund. Att döma av innehållet i *Kunskapen om fåglar* är de dock inga drivna biologer. Det minsta man kan göra, och som de också mycket riktigt gjort, är därför att låta en s.k. expert faktagranska manuskriptet. I detta fall tycker jag därför att skulden faller tung på faktagranskaren, tillika författaren till bokens förord, Roland Staav. Han borde vara medveten om vilka publicistiska regler som gäller och dessutom förmögen att upptäcka och åtgärda de ovan angivna bristerna. Alternativt haft vett att säga nej när man blev tillfrågad om

att fackgranska en bok skriven av en personlig vän till honom.

Låt boken med gott samvete stå kvar på bokhandlarnas hyllor.

MIKAEL SVENSSON

Rob G. Bijlsma, 1993: **Ecologische Atlas van de Nederlandse Roofvogels**. Med medverkan av Anne-Marie Blomert, Willem van Manen och Maria Quist. Schuyt & Co, Haarlem. ISBN 90-6097-348-8.

Som titeln antyder är föreliggande volym ingen vanlig bestämningsguide utan en verklig källa till kunskap om de tolv i Nederländerna häckande rovfågelarterna. Boken bygger på ett enormt fältarbete, vilket till stor del utförts av inte mindre än 93 frivilliga ornitologer.

Efter förord och inledning följer ett kapitel, som detaljerat beskriver det nederländska landskapet och de förändringar detta utsatts för under de senaste 200 åren. En sedan 50-talet alltmer accelererande urbaniseringsprocess har omvandlat ett ursprungligen småskaligt bondejordbruk till en slags agroindustri med satsning på monokulturer och därtill hörande användning av avkastningshöjande kemikalier.

Denna förvandling i tiden redovisas mycket överkädligt med hjälp av kartor och stapeldiagram liksom åldersfördelningen på den skog som förekommer. Denna består huvudsakligen av på magra sandjordar planterade områden med främmande trädslag, främst skottsk tall, japansk lärk, norsk gran och douglasgran. Det finns 74 sådana områden större än 10 ha, men andelen träd som i ålder överstiger 100 år är försvinnande liten.

Även om hela landets atlasinventeringar ligger till grund för själva utbredningsuppgifterna, är de huvudsakliga undersökningarna gjorda i nordöstra Nederländerna med provinsen Drenthe som kärnområde. Här är befolkningstätheten 164 pers/km² mot 431 i hela landet. Med en jordbruksutnyttjandegrad av 76 % faller inte mer än 11 % på skog och 6 % på hed. Resten fördelar sig på bebyggelse, vägar och vattenytor. Av jordbruksdelen (76 %) utnyttjas 46 % till betesmark och höskörd, 45 % till åkerbruk, 8 % till fodersäd och 1 % till trädgårdsanläggningar, m.m.

Bara på de 3–4 senaste decennierna har jordbrukets omvandling från brödsäd till olika fodersädeslag medfört att exempelvis havre och råg minskat från c:a 50 % till 3 % (1838 80 %), medan potatis och

betor ökat kraftigt och majs införts. Hur detta påverkat beståndsutvecklingen hos de i jordbrukslandskapet häckande rovfågeln avslöjas kanske bäst av uppgifterna för ängshöken. Före 1950 var den relativt jämnt spridd över landet och räknade (1920–1950) 500–1000 par. 1950 fanns c:a 250 par och fram till 70-talet redovisas ”flera tiotal par”. 1988–90 utgjordes beståndet av endast 2–3 par medan en ökning till 32 par 1991–92 visar på en uppåtgående trend.

Efter ett kapitel, som beskriver väderläget för de aktuella åren (1983–91) följer ett avsnitt där metodiken ingående belyses. Inom kärnområdet har data efter standardiserade former insamlats för sju abundanta arter: häckfågelnas ålder, kullstorlek, antal kläckta och flygga ungar, kullens påbörjan och ev. misslyckanden, o.s.v. Dessutom har ruggade pennor insamlats för bivråk, ormvråk, duvhök och sparvhök. Man kan sålunda i bild visa förändringar hos 1:a och 2:a handpennan från samma sparvhökhona fyra år i rad och 2:a handpennan från nio olika honor, o.s.v. Man klättrar, mäter och väger ungar, tar giftanalyser och ringmärker. I vilken mån de ofta rätt närgångna undersökningarna i sig påverkat häckningsutfallet undrar sig anmälares bedömning. 1821 revir i kärnområdet och 2375 i övriga landet har legat till grund för de artvisa kapitel, som sedan följer och som upptar 172 av bokens totalt 350 sidor. Beroende på art finner man alltså här mer eller mindre uttömmande uppgifter av ekologisk natur. Sålunda behandlas sparvhök och duvhök på 29 resp. 26 sidor, medan ormvråk och bivråk avverkas på resp. 27 och 19 sidor.

Bivråken hör givetvis till kategorin välstuderade arter. Eftersom den huvudsakligen är knuten till skogsmark, ökade populationen i takt med skogsplanteringen på 1920–40-talen och verkar ha stabiliserats på 630–760 par. I ett skogsområde i Smilde studerade man (från ett 30 m högt brandbevakningstorn) fyra till dräkten individuellt särskiljbara hanar och konstaterade att deras jaktrevir till stor del överlappade varandra. Inom den totala revirytan kunde man konstatera 115 utgrävda jordgetingbon, vars larvkakor utgör basfödan under varma somrar. Under kalla somrar däremot, när getingaktiviteten är lägre, ersattes denna diet med boungar av duvor, trastar samt stare. Man noterar t.o.m. att bivråken valde boplats med tanke på närhet till sådana förråd.

Allt skall givetvis inte avslöjas här, men man kan inte låta bli att kittla den tilltänkta läsaren med sådana uppgifter som träckstrålens längd från boträdet hos sparvhöksungar vid olika ålder jämförda med den hos ormvråk. Man kan således redan på

marken med hjälp av ett måttband bestämma ungar-ns ålder, förutsatt att arten är känd.

En beklämmande läsning är kapitel 18. Det handlar nämligen om förföljelsen av rovfåglar, vilken trots fridlysning 1936 måste betraktas som omfattande. I tabellform redovisas antalet aktivt dödade fåglar årsvis från 1976/79 till 1991, där dödsätten (1–6) toppas av förgiftning (!) följt av boplundring och direkt skytte. Givetvis måste en sådan redovisning drabbas av betydande mörkertal och därigenom bli ofullständig, men de togförda uppgifterna är skrämmande nog. Det största hatet verkar inte oväntat finnas bland s.k. jägare och duvsportidkare.

Ja, det är kort sagt en faktaspäckad framställning, som tack vare mängden kartor, tabeller och stapeldiagram blir lättillgänglig för en läsare med någorlunda baskunskaper i tyska, bara en holländsk ordbok finns till hands. Boken, som är i A4-format, är rikligt illustrerad med utmärkta fotografier ur framför allt fåglarnas häckningsbiologi, vilket lättar upp och samtidigt åskådliggör skeenden, som i text skulle kunna bli omfattande. Många bildtexter är dubblrade på engelska, på vilket språk dessutom erbjuds en femtonsidig sammanfattning i slutet.

En diger litteraturförteckning (401 referenser), till vilken små diskreta hänvisningar i den löpande texten underlättar sökandet, vittnar om att uppgifter också hämtats ur en mängd andra, tidsmässigt spridda källor. Det måste anses värdefullt för den som vill fördjupa sig i ämnet att till bokens egen textmassa mellan samma pärmar få hänvisning till ytterligare arbeten. Allt detta sammantaget gör att boken måste anses som outhärlig för rovfågelforskaren och i varje fall högt intressant för övriga, som tjuvats av rovfågelnas närvaro och kanske vill tränga djupare in i deras ekologi.

LARS HEDENSTRÖM

Tim Birkhead, 1993: **Great Auk Islands – A field biologist in the Arctic**. T & A D Poyser, London. 275 sid. Medlemspris i Naturbokhandeln, inb.: 331 kr. ISBN 0-85661-077-1.

När forskaren publicerar sina resultat i någon vetenskaplig tidskrift, resultat som ofta framkommit efter långvarigt och händelserikt fältarbete, får läsaren ofta kämpa sig igenom den knastertorra redogörelsen av teoretisk bakgrund, metoder, resultat och diskussion av de nya insikterna i relation till vad andra studier visat. Tidskriftsredaktörer tillåter endast ett minimum av anekdoter om observationer,

umbäranden och strapatser som forskaren upplevt under studiens genomförande och helst inget alls av den varan. Att som författare till en vetenskaplig uppsats till slut se sitt alster i tryck framkallar därför säkerligen en rad associationer till händelser och kanske idéer som redaktören strukit från den slutliga versionen på grund av utrymmesbrist eller brist på tillräckliga bevis.

I boken *Great Auk Islands* skriver beteendekologen Tim Birkhead om just sådant som tillhör forskarens vardagsvillkor och upplevelser i samband med utdraget fältarbete, men som inte alltid har med de specifika forskningsproblemen att göra. Författaren tar oss med till sina studieplatser av allor vid Newfoundland och på öarna i och omkring Lancastersundet i nordöstra Kanada. Fältarbetet har ofta utförts under mycket bistra yttre förhållanden och episoderna är många där läsaren bibringas uppfattningen att forskarna hade tur som undkom med livet i behåll. Såväl isbjörnsincidenter som hastiga och oförutsedda väderomslag hör till den så kallade kalkylerade risken vid arbete i arktis. Även om författaren fått med mycket som kan tillskrivas rubriken "äventyr" så är bokens huvudsakliga tema ändå fåglarnas biologi. Tim Birkhead verkar kunna skriva ornitologiska fackböcker med den lätthet som annars brukar känneteckna författare i deckargenren och liknande litteratur. Språket är personligt och flyter lätt.

I de nio kapitlen behandlas allt från författarens egen utbildning och intresseutveckling, den arktiska naturen, fältarbetets vardag, grissleekologi, till problem med utfiskning och miljöförändringar i Kanadensiska arktis. Vissa delar är delvis självbiografiska. Bokens i mitt tycke intressantaste avsnitt är kapitel 4, som är en fyllig presentation om vad vi vet om den utdöda och mytomspunna Garfågeln. De sista exemplaren av arten dräptes 1844 på sin häckningsö utanför Island och därmed försvann den ut från den ekologiska scenen i Nordatlanten. Redan 1813 fångades det sista exemplaret, en hane, på ön Papa Westray (Orkneyöarna) för att pryda en ornitologisk samling! Numera återfinns endast ett fåtal exemplar på museer runt om i världen. Idag känner man bara till sju platser där Garfågeln med säkerhet häckat – från öarna norr om Skottland, runt Island och utanför Newfoundland. Den mest kända häckningsplatsen för Garfågeln är Funk Island utanför Newfoundland där kolonin tros ha uppgått till 100 000 par, men runt år 1800 var den försvunnen även här. En viktig orsak till artens snabba utrotning torde vara mänsklig förföljelse, men Garfågeln kan ha varit i utförsbacke på grund av klimatologiska för-

ändringar i norra Atlanten redan då människan systematiskt började beskatta kolonierna runt år 1500. Man vet också att nordamerikanska indianer ännu tidigare paddlade sina kanoter till Funk Island för att hämta Garfåglar. För sjöfarare utgjorde de 5 kg tunga och lättfångade fåglarna givetvis ett välkommet tillskott av färskt kött. Ögonvittnesskildringar från Funk Island (1600-talet) beskriver hur hundratalas garfåglar åt gången drevs mot stranden och sedan själva promenerade över landgångarna och ner i båtarna! Men vad känner man egentligen till om Garfågelnns biologi? Den var flygförmögen och skilde sig från övriga alkor även vad gäller ruggningen. Garfågeln föllde pennorna en i taget (som de flesta fåglar), medan de flygande alkorna faller alla vingpennorna i stort sett samtidigt och blir då flygförmögna för en tid. Kanske var det av större betydelse för Garfågeln att inte ha ett stort gap i den lilla vingen under ruggningen för att behålla "flygförmågan" under vattnet? Arten lade ett ägg som hade samma päronform som grisslorna (75 Garfågelägg finns bevarade i muséesamlingarna). Visste Du att den vanliga förklaringen att denna äggform skulle vara en anpassning så att ägg inte skall rulla ner från smala klippor utan istället rulla i cirkel är felaktig? Vissa indicier tyder på att Garfågelnns unge var borymmare och att den lämnade land kort efter att ha kläckts för att själv skaffa sig föda och växa till sig. Mer om artens biologi och arktiska fåglars ekologi kan inhämtas i boken *Great Auk Islands*, som även innehåller trevliga illustrationer av David Quinn och några superba fotografier. Även om många forskare skulle kunna skriva liknande böcker om sina erfarenheter kring sina studier och marknaden snabbt skulle mättas tycker jag att den aktuella boken tillför en ny dimension i den fina Poyserserien. Jag kan varmt rekommendera den till alla fågelintresserade.

ANDERS HEDENSTRÖM

David Wingfield Gibbons, James B. Reid & Robert A. Chapman (editors), 1993: *The New Atlas of Breeding Birds in Britain and Ireland: 1988–1991*. T. & A.D. Poyser, London. 520 sid. Medlemspris i Naturbokhandeln: 621 kr.

Det är med avund och beundran man konstaterar att England och Irland nu publicerar sin andra häckfågelatlas. Den första kom 1976 och baserade sig på fältarbete åren 1968–72. Den blev snabbt ett föredöme för de atlasböcker som sedan kommit i flera

länder. Avund känner jag för att den svenska atlasen ännu inte kommit ut och beundran för bokens utomordentliga kvaliteter. Den är helt enkelt ett mästerverk som kommer att sätta en ny och ännu högre standard inom denna genre, en standard som nog är nästan ouppnåelig för andra än just engelsmännen med sina ornitologiska traditioner och horder av fågelskådare inom en förhållandevis liten landyta. Det skulle i så fall vara finnarna, som med sin arbetsförmåga och ihärdighet och en förestående ny, andra atlasbok möjligen kan prestera något med samma gedigna innehåll. Vi får förhoppningsvis snart se!

Det är två saker som gör den nya atlasboken särskilt intressant. För det första är det naturligtvis att den redovisar en andra total inventering av de Brittiska öarna. Därmed kan man redovisa vilka förändringar som inträffat under de tjugo år som gått sedan den första atlasen. För det andra har man i arbetet med den nya atlasen även gjort kvantitativa inventeringar och man kan därför redovisa kartor över fåglarnas täthet. Båda dessa saker gör man på ett suveränt sätt.

Man redovisar för nästan alla arter tre kartor. Den första kartan är en traditionell atlaskarta som visar den aktuella utbredningen under den nya perioden 1988–91 med punkter av olika storlek för möjlig, trolig och säker häckning. Den andra kartan visar med fyllda resp. öppna cirklar i vilka atlasrutor (10 x 10 km) varje art tillkommit resp. försvunnit sedan förra inventeringen. Den tredje kartan är en täthetskarta som med olika färger, från rött via gult och grönt till blått visar var de högsta till de lägsta tätheterna finns. Det är säkerligen de två sistnämnda kartorna som kommer att tilldra sig de flesta läsares uppmärksamhet. Förändringskartan kompletteras med en liten tabell med uppgift om antalet rutor med förekomst under den förra och den nya atlasperioden för huvudön och Irland separat.

Tack vare de mycket instruktiva och lättlästa förändringskartorna ger redan en snabb genombläddring av boken en god uppfattning om vad som hänt i fågelfaunan. Det har skett många drastiska sådana. De flesta förändringarna är negativa och det gäller särskilt de på Irland. De mest frapperande positiva förändringarna gäller tyvärr några introducerade arter såsom kanadagås, mandarinand, amerikansk kopparand, rödhöna och halsbandsparakit. Och det är ju inte särskilt upplyftande.

Flera andfåglar har gått ner kraftigt. Det gäller kricka, skedand och brunand. Däremot har knippan kommit till som nästan ny och etablerat sig väl. Rovfågeln visar glädjande nog en överlag mycket

positiv bild. Bivråken och havsörnen håller på att etablera sig, gladan, bruna kärrhöken, duvhöken, fiskgjusen, lärkfalken och pilgrimsfalken har ökat betydligt. Ett av undantagen är blåhöken som visserligen ökat i Skottland men minskat drastiskt på Irland. Samma sak gäller stenfalken som uppenbarligen har mycket stora problem på Irland.

Flera hönsfåglar visar en närmast katastrofal utveckling med nästan bara negativa förändringar hos raphöna, tjäder, orre och ripo.

Kornknarren är en annan katastrof. Från att under förra atlasen ha haft ett gott bestånd på Irland finns nu bara små restbestånd kvar. Utvecklingen är densamma för rör- och sothöna även om båda fortfarande är vanliga. Bland vadarna är utvecklingen också påtagligt negativ, bl. a. för sådana vanliga arter som enkelbeckasin och morkulla. En ljusglimt är småspoven som ökat i Skottland.

Liksom i Sverige har man registrerat kraftig nedgång för skogsduva medan däremot turkduvan tycks ha klarat sig bra, till skillnad från i Sverige, där den minskat. Turturduvan som tidigare var väletablerad i England har minskat kraftigt västerifrån. Nattskärnan visar en utomordentligt sorglig bild med mer än en halvering av utbredningsområdet. Troligen är situationen i Sverige densamma. Göktytan och törnskatan, som har minskat under lång tid i England, är i den nya atlasen praktiskt taget utgångna. Den negativa bilden gäller också tättingarna. Sida efter sida visar arter som minskat. Enstaka undantag hittar man dock, t. ex. cettisångare, som är ny sedan förra atlasen, provencesångare, brandkronad kungsfågel och bland de allmänna arterna svarthättan och nötväcken. De två sistnämnda visar ju samma bild i Sverige. En tidigare så allmän art som gräshoppsångaren har försvunnit från nära 40 % av rutorna. Grönsiskan och korsnäbbarna har i barrplanteringsarnas spår blivit allt vanligare.

En mycket märklig bild visar gulsparven, som totalt försvunnit från stora delar av Irland och mindre delar av västra Skottland. Man konstaterar att minskningen skett på de fattigaste jordarna där allt mindre delar kultiveras och där andelen betesmark ökar. Det skulle alltså vara strukturrationaliseringen inom jordbruket med ökad regional specialisering som ligger bakom populationsförändringarna. Kanske är den väldiga dominans för nedgångar i fågelfaunan, som är så utprägland just på Irland, orsakad av sådana faktorer. Kanske är det följderna av Irlands inträde i EG och det massiva ekonomiska jordbruksstödet som pumpats in som vi nu avläser effekterna av!

Längst bak i boken har man en sammanfattande

tabell över ökande och minskande arter i förhållande till deras biotop. Inom alla biotoper utom en är balansen mellan ökande och minskande arter någorlunda jämn. Den biotop som avviker helt är jordbruksmark. Av de 28 listade jordbruksarterna har 24 minskat! Bara fyra har ökat: lärkfalk, vaktel, steglits och rödhöna, och av dessa är den sistnämnda introducerad för jakt och stöds av utsättningar. Det är en bedrövlig situation som är lika välbekant hos oss. Jordbruket framstår alltmer som det i särklass största hotet mot den biologiska mångfalden.

Kartorna i atlasboken åtföljs naturligtvis av utförliga texter. Dessa är genomgående av hög kvalitet och beskriver inte bara vad som hänt utan analyserar också orsakerna. Här finns också uppskattningar av totalbestånden för alla arter, dels på huvudön och dels på Irland. Dessutom ges mycket information om arternas ekologi i allmänhet.

Denna atlasbok är således inte bara ett kartverk, utan en bok som ger breda kunskaper om fåglarna och deras villkor på de Brittiska öarna. Men en stor del av de förändringar som sker i denna marginella del av Europa sker också på kontinenten och i Skandinavien. Det beror bl.a. på att de storskaliga ekonomiska faktorer som styr de areella näringarna är likartade överallt och på att faktorer i vinterkvarteren, där många populationer blandas, kan påverka ett stort häckningsområde likartat. Därför kan vi lära mycket om vår egen fågelfauna av denna brittiska atlasbok. Den rekommenderas livligt till inköp och läsning.

SÖREN SVENSSON

R. W. Furness & J. J. Greenwood, 1993: **Birds as Monitors of Environmental Change**. 356 sid. Chapman & Hall, London. ISBN 0-412-40230-0.

Att använda fåglar för att övervaka olika miljöförändringar, d.v.s. att använda fåglar som miljöindikatorer, är mycket populärt, åtminstone när man skall argumentera varför det är viktigt att utföra fågelinventeringar. Just betoningen på fåglarna som miljöindikatorer har fört tankarna vilse hos många: fåglar som mätinstrument för att registrera sjöars surhetsgrad, växthuseffektens klimatförändringar, jordbrukets giftspridning, gammelskogarnas döda ved eller sjöarnas gödning. Det mesta av detta kan nämligen enklare och billigare registreras med pH-mätare, termometer, kemisk analys, direkt uppmätning av volymer resp. traditionella limnologiska metoder. Om det nu är på detta sätt varför är fåglarna så viktiga att följa?

Ett viktigt skäl är naturligtvis att vi måste följa fågelpopulationernas utveckling för fåglarnas egen skull, för att fågelskyddet skall kunna bedrivas på rätt sätt. Men det är inte det vi tänker på när vi kallar fåglarna miljöindikatorer. Naturligtvis finns det i många fall mycket tydliga och specifika samband mellan fåglars förekomst och en speciell faktor. Men då är det vanligen en speciell föda, särskilda krav på boplatz eller speciell känslighet för predatorer. Och då är vi inte på saker som visserligen är högst intressanta och värdefulla, men som inte direkt hör till det vi tänker på när vi talar om miljöindikatorer.

Fåglarnas stora betydelse som miljöindikatorer ligger i stället på två andra plan. Dels är de indikatorer för ett brett spektrum av faktorer och faktorer som samverkar, dels är de s.k. effektindikatorer. Det är denna kombination av brett men ospecificerat signalvärde och effektmätning som gör fåglarna så värdefulla. Denna förmåga delar de med andra organismgrupper.

Denna bok är en samling av sju kapitel som behandlar olika aspekter av fåglar inom miljöövervakningen: (1) Kan fåglar användas för att övervaka miljön, (2) Miljöförändringar, (3) Fåglar för övervakning av föroreningar, (4) Fåglar för övervakning av radioaktiv kontamination, (5) Fåglar som indikatorer på vattenkvalitet, (6) Fåglar som indikatorer på födotillgång i haven och (7) Integrerad övervakning. Det är alltså en hel del frågor som behandlas även om det långt ifrån är någon heltäckning. Således saknas en behandling av fågelövervakningens relationer till de areella näringarnas mera direkta biotopeffekter. Detta speglar den distinktion som tycks användas alltmer, nämligen att man avser de kemiska och fysikaliska faktorerna när man talar om miljö och miljöövervakning medan man får använda natur och naturövervakning när man avser biotoper och naturtyper som faktorer för fåglarnas utveckling. Denna distinktion är olycklig eftersom den tenderar att överbetona de oftast mindre viktiga kemiska och fysikaliska faktorerna i förhållande till de oftast avgörande biotopfaktorerna. I England har de areella näringarnas effekter behandlats tidigare i särskilda böcker, t.ex. *Farming and Birds* av R. J. O'Connor och M. Shrubbs (Cambridge Univ. Press 1986).

Boken bjuder inte på några större överraskningar för den som hållit sig ajour med miljöövervakningen. Den innehåller mycket litet av kritiska analyser men refererar välvärdigt den kunskap som finns. Det känns också tillfredsställande att framställningen är

balanserad i så måtto att både fördelar och nackdelar med att använda fåglarna som miljöindikatorer redovisas. När det gäller ackumulerande gifter såsom klorerade kolväten är fåglarnas rörlighet och långa liv en nackdel om man vill identifiera en källa medan det kan vara en fördel om man vill få en integrerad bild för ett större område och en längre tid. För radioaktiva ämnen pekar man på skillnaden mellan cesium, som kan övervakas med hjälp av fåglar, och plutonium, som inte kan det eftersom det inte kan upptas av organismer.

Det intressantaste kapitlet är det sista om integrerad monitoring. Med detta menar man att man övervakar flera olika populationsprocesser, och förutom antalsförändringar särskilt föryngring och dödlighet. Man börjar med att konstatera att det finns så många aspekter av miljön som kan förändras att vi inte kan hoppas att kunna övervaka alla dessa specifikt. Värdet i att övervaka populationer av ett brett spektrum av arter är att det gör det möjligt för oss att fånga upp effekter av miljöförändringar vars inverkan på de levande organismerna eljest inte skulle bli övervakad.

Engelsmännen har ovanligt goda möjligheter härvidlag eftersom man har ett välutvecklat bokortssystem som ger data om häckningen. Under senare år har man utvecklat vad man kallar "Constant effort sites", platser där man fångar fåglar på ett standardiserat sätt i själva häckningsområdena (och inte som på fågelstationer på extremt belägna sträcklokaler). Här får man tack vare återfångster mellan åren data på de adulta fåglarnas överlevnad och tack vare fångster på sensommaren mått på den årliga, lokala unproduktionen. Till sin hjälp för att övervaka dödligheten tar man också den ordinarie ringmärkningen. I bästa fall kan man på detta sätt skapa modeller för vissa arters beståndsutveckling, testa modellerna mot de långa serier av övervakning som man redan har, och därmed också kunna göra vissa förutsägelser om framtiden under olika utvecklingsprognoser.

Det är en intressant bok, både innehållsrik och lättläst. Jag vill karaktärisera den närmast som en lättillgänglig första lärobok och ämnesintroduktion snarare än en vetenskaplig review. Det är uppenbart att den i stor utsträckning riktar sig till "lärda" amatörornitologer eller till tjänstemän som inte har just fågelövervakning som specialitet. Men den är också en bra introduktion för en fackornitolog av samma kategori.

SÖREN SVENSSON

Nya doktorsavhandlingar *New dissertations*

Redaktör *Editor*: S. Åkesson

Noél Holmgren, 1993: **Patch selection, conflicting activities and patterns of migration in birds.** Filosofie doktorsavhandling, Ekologiska institutionen, Teoretisk ekologi, Lunds universitet. 122 sidor. ISBN 91-7105-038-8.

En vetenskaplig avhandling är slutet på en många gånger ganska lång och mödosam resa. När det gäller avhandlingar i ornitologi så kan den färden ofta ha börjat med det lättjefulla skådandet, över holkprojektet vid sommarstugan, till de akademiska institutionernas stränga lagar om tillförlitliga observationer och systematiskt datainsamlade av äggvolymer, fjäderdräkter, ljudyttringar, antalsförändringar, eller vad det nu kan vara man intresserat sig för. För att göra fågelskådandet till vetenskap så måste alltså noggrannheten och systematiserandet av dataobservationerna skärpas. Förvisso är detta sant. Det är sant såtillvida att det är ett nödvändigt, men icke tillräckligt, villkor för att göra avhandlingen vetenskaplig. Ty vetenskapens främsta kännetecken är teori, och inte data. Visserligen kan vi inte teoretisera vitt och brett utan verklighetsförankring (dvs observationer), men det är först när vi försöker abstrahera och generalisera vår uppfattning om omvärlden vi närmar oss vetenskapen. Och det är om vetenskap en doktorsavhandling ska handla.

Noél Holmgrens avhandling om fåglars liv är i min mening ett mycket gott exempel på vetenskap. Avhandlingen handlar om fågelflyttning, ett ämne som tycks fascinera oss människor i det oändliga. Men trots mycken forskarmöda och idogt fågelstationsarbete återstår många mysterier. Ett av de mest centrala problemen är flyttningens evolution. Hur har olika flyttningsstrategier utvecklats under årtusendena? Varför är vissa arter spegelflyttare (nordliga populationer flyttar längst söderut, sydliga kortast), andra kedjeflyttare? Hur kan partiell flyttning, då delar av en population är flyttare andra stannare uppkomma? I avhandlingens fjärde uppsats kopplar

Noél Holmgren ett teoretiskt grepp på frågan om flyttningsmönsters utveckling. Resonemanget bygger på antagandet att dominanta individer kan monopolisera de bästa resurserna (bra habitat med gott om mat). Den individ blir dominant som antingen är stor (kroppsmassa) eller får "första tjing" på lämpliga övervintringsområden, t.ex. på grund av kort flyttningssträcka. Om vi vidare antar att individerna tenderar att göra ett så bra (i termer av överlevnad och förväntad reproduktion) habitatval som möjligt så blir tre fall möjliga. Så snart flyttningskostnaderna är höga bör spegelflyttning utvecklas. Kedjeflyttning blir bara ett möjligt mönster under två speciella omständigheter; dominans baserad på kroppsstorlek och ökad lämplighet av både häcknings- och flyttningshabitat mot norr, eller om häckningshabitats lämplighet ökar mot norr, övervintringshabitaten mot söder och om "första tjing"-regeln avgör dominansförhållandena. Under mycket speciella omständigheter utvecklas inget stabilt mönster. Här kan alltså Noél Holmgren visa att några enkla gradienter från norr till söder och vissa antaganden om dominansförhållanden kan förklara storskalig flyttningsmönster hos en rad olika fågelgrupper. Kan det vara möjligt?

Noél Holmgren ägnar två av avhandlingens sju uppsatser åt detta problem. I den ena har han valt att utveckla en av hörnstenarna i modellbygget ovan – den idealt fria fördelningsmodellen. Denna synnerligen enkla, men icke desto mindre geniala modell för hur djur bör fördela sig i olika typer av habitat för att maximera sin överlevnad och reproduktion har alltsedan den lanserades i början av 70-talet varit ett favoritföremål för experimentella test och teoretiska utvecklingar. Noél bidrar till denna tradition med bland annat antaganden om födosökseffektivitet, social dominans och kleptoparasitism, dvs (o)vanan hos vissa individer (eller arter, t.ex. labbarna) att roffa åt sig mödosamt insamlad föda från andra individer. Ett av huvudnumren i detta arbete är det

funktionella svar (dvs intagshastigheten av byten i förhållande till bytestäteten) som härleds för en population med dominansstruktur. Utan att fördjupa oss i detaljer i detta sammanhang, så tycker jag kanske att denna uppsats är den svagaste länken i en annars solid kedja vetenskapliga uppsatser. Självfallet har det flera beröringspunkter med avhandlingens övriga arbeten, men känns ändå en smula som en främmande fågel (sic!).

Efter att ha sagt detta återfinner vi icke desto mindre ett experimentellt arbete i avhandlingen i akt och mening att testa just den idealt fria fördelningsmodellen. Noël Holmgren använde talgoxar för att avgöra hur dominansförhållandena i grupper av fåglar påverkade intagshastigheten av föda och huruvida den svit av specifika modeller för fördelningsmönster och intagshastighet kunde förklara observationerna. Men ack, ingen av de existerande modellerna (inklusive Noéls egen) kunde uppfylla vetenskapens stränga krav på möjlig förklaring. Arbetet slutar med orden "Meanwhile, theorists may continue to improve the theory". Om data inte passar teorin, ändra teorin – en i sanning ödmjuk, men ganska ovanlig hållning bland teoretiker. För den skull inte alltid riktig, men det är en annan historia.

Vadare är ett av flyttfågelforskarna favoritobjekt. De är lätta att fånga, lever länge och ger många återfynd. Inte minst är kärnsnäppor och Ottenby fågelstation intimt förknippade med varandra. Noël Holmgren är inte sämre själv, utan har valt Ottenbys kärnsnäppor för att attackera ett av flyttfågelforskningens klassiska problem – konflikten mellan den krävande flyttningen och andra aktiviteter i fåglarnas liv. I två uppsatser har Noël tillsammans med Ottenby fågelstation studerat hur fåglarna klarar av både ruggning och flyttning (nästan) samtidigt. Och visst verkar kärnsnäpporna göra vissa avvägningar mellan ruggning och flyttning, t.ex. så att de fåglar som initierat ruggningen innan flyttstarten har färre

växande pennor samtidigt än de som initierar ruggningen först när de är framme. Denna avvägning återspeglas emellertid inte särskilt tydligt under ruggningen i södra Sverige. Rastningens längd, kroppsviktökning eller kroppsvikten vid lämnandet av rastplatsen hade ingenting med ruggningsstatus att göra. Fåglarnas energetiska status (mätt som mängd fettdepåer eller påfyllningshastighet) hade heller ingen tydlig relation till rastningslängd. Noël drar slutsatsen att fördelaktigt väder och ålder (=erfarenhet) betyder mer för kärnsnäppornas rastningsstrategier än ruggnings- och/eller energistatus. Kanske resultaten blivit annorlunda om andra arter än kärnsnäppor studerats, t.ex. tropikflyttande tättingar. Noël Holmgren spekulerar en smula kring detta, men lämnar frågan ganska öppen, inte minst därför att teorierna om optimal flyttningsstrategi ännu är i sin linda.

Och det är väl så de flesta avhandlingar lämnar läsaren – med fler frågor än självsäkra svar. Icke desto mindre tycker jag Noël Holmgrens avhandling har lämnat ovanligt många och intressanta svar på några av fågelflyttningens gåtor. Han har vandrat över ett vitt fält alltifrån storskaliga flyttningmönster över halvkloten till enskilda arters rastningsbiologi. På så sätt kan avhandlingen kanske kännas "ytlig", men jag tycker att det vittnar om en frisk intellektuell lekfullhet och det är ack så sällsynt i dagens forskarutbildningsfabriker vid universiteten. Och även om en så vetenskapligt avancerad avhandling som Noéls kan förefalla oändligt fjärran från söndagsskådarens njutning av ormvråksskruvarna över Falsterbo så talar den likväl till alla oss fågelintresserade. Gåtorna pockar på svar, och med ena stöveln nedsänkt i dyn och den andra i sannolikhetsberäkningarna så kommer vi dem lite närmare. Vi vet mycket, men ändå så lite och det är väl det som gör livet spännande!

PER LUNDBERG

Instruktioner till författarna

Instructions to authors

Allmänt gäller att bidrag skall vara avfattade enligt den modell som finns i tidigare häften av tidskriften. Titeln skall vara kort, beskrivande och innehålla ord som kan användas vid 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 separata blad. Det skall finnas minst 4 cm marginal till vänster om texten som skall vara maskinskriven med minst dubbelt rad- avstånd. Manus skall insändas i tre kopior inklusive tabeller och figurer. Originalfigurer skall insändas endast efter upp- maning.

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

Författarna erhåller korrektur som skall granskasomgående och återsändas. Tillsammans med korrektur erhålls också beställningsblankett för särtryck. Av uppsatser, men ej övrigt, erhåller författaren 50 särtryck gratis.

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

Contributions should be written in accordance with previous issues of the journal. The title should be short, informative and contain words useful in indexing and information retrieval. Full length papers, but not other contributions, should start with an Abstract in English not exceeding 170 words. The text should be divided by no more than two levels of subheadings. The following primary subheadings are recommended: 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.

POSTTIDNING
Sveriges Ornitologiska Förening
Box 14219
104 40 Stockholm

ORNIS SVECICA Vol 4, No 1, 1994

Contents – *Innehåll*

- 1 N. Kjellén Moult in relation to migration in birds – a review
Ruggningsstrategier i förhållande till flyttningen
- 25 M. Cuadrado Flycatching behaviour in some passerines during the late breeding season at Ammarnäs, Swedish Lapland
Flugsnapparbetende hos några tättingar under senare delen av häckningssäsongen i Ammarnäs, Lappland
- 31 A. Brodin The role of naturally stored food supplies in the winter diet of the boreal Willow Tit *Parus montanus*
Betydelsen av naturligt hamstrade födoförråd i vinterdieten hos den boreala talltitan
- 41 P. Jonsson Response of female Great Tits *Parus major* to photoperiodic stimulation and the presence of a male
Hur påverkas talgoxhonans Parus major könsmognad av ökande dagslängd och närvaro av hane?

Short Communications – *Korta rapporter*

- 49 H. Källander Dangerous exploration: nest-cavity inspections by male Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca*
Är det farligt för svartvita flugsnapparhanar att inspektera tänkbara bohål?
- 52 A. Wirdheim Kullöverlappning hos smådopping *Tachybaptus ruficollis*
Clutch overlap in the Little Grebe Tachybaptus ruficollis
- 55 Nya böcker – *New books*
- 63 Nya doktorsavhandlingar – *New dissertations*