

SPECIAL
Four papers from
Kvismaren Bird Observatory



ORNIS SVECICA

Vol 3 No 3-4 1993
Swedish Ornithological Society



ORNIS SVECICA utges av Sveriges Ornitologiska Förening. Tidskriftens mål och inriktning är att skapa ett forum för primära forskningsrapporter, idéutbyte, debatt och brev rörande Sveriges fågelfauna och svensk ornitologi. Bidrag som inte baserar sig på svenskt 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 Grahm, 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 1993 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 1993. Members will also receive the other journal of the Society, Vår Fågelvärld. Membership for 1993 is 275 SEK. Separate subscription to ORNIS SVECICA is 200 SEK in 1993.

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.

Rovfåglar i Kvismaredalen vintrarna 1954/55-1989/90

LEIF LARSSON

Abstract

The purpose of this study is to analyze whether any changes have occurred in the number of birds of prey wintering in Kvismaredalen in the middle of Sweden during the period 1954/55-1989/90. The results show that Golden Eagle *Aquila chrysaetos*, Rough-legged Buzzard *Buteo lagopus*, Sparrowhawk *Accipiter nisus* and Goshawk *Accipiter gentilis* were the most common species in the beginning of the monitoring period. At the end of the period Golden Eagle, White-tailed Eagle *Haliaeetus albicilla*, Sparrowhawk and Goshawk together with Merlin *Falco columbarius* were the most numerous species. The study also shows that especially White-tailed Eagle and Merlin have increased their winter occurrence. The increase in White-tailed Eagles has taken place in the latter

half of the 1980's whereas the Merlin has been relatively numerous during the whole of the 1970's and 1980's. Golden Eagle, and to a lesser extent also Sparrowhawk and Goshawk, have shown increases but these took place in the 1960's. Two species specializing in rodents, Rough-legged Buzzard and Short-eared Owl *Asio flammeus*, have both shown strong decreases. Buzzards *Buteo buteo* are also showing a decrease after a temporary increase during the 1960's. The fact that Kestrels *Falco tinnunculus* have not wintered since 1980/81 indicates a decrease for that species.

Leif Larsson, Pl. 119 Hidingsta, 705 95 Örebro, Sweden.

Received 11 June 1993, Accepted 7 October 1993, Edited by R. Sandberg

Inledning

Vintertid är Kvismaredalen i Närke ett av ornitologer välbesökt område alltsedan 1950-talet. Det är troligen en av de bättre övervintringslokalerna för rovfåglar i Mellansverige utan att för den skull kunna jämföras med många sydsvenska lokaler. Gyllin et al. (1968) gjorde en studie av områdets övervintrande rovfåglar 1954/55-1966/67 som visade att kungsörn, fjällvråk, sparvhök och duvhök var de vanligaste arterna. Kungsörn, ormvråk och blå kärnhök visade en ökande tendens till övervintring, medan möjligen fjällvråken visade en svagt minskande trend.

Denna studie bygger vidare på Gyllin et al. (1968) och sträcker sig fram till och med vintern 1989/90. Syftet med studien är att undersöka om det skett några förändringar i fråga om de övervintrande rovfåglarnas numerär på denna nordliga övervint-

ringsplats och att se vilka de långsiktiga trenderna är. I stora drag diskuteras dessutom de faktorer som kan antas påverka antalet övervintrande rovfåglar.

Flera rovfågelarter har sin nordgräns för övervintring i Mellansverige. Avgörande betydelse har troligtvis klimat och födotillgång men det finns också andra hypoteser (kroppsstorleks-, dominans-, ankomsthypotesen m.fl.) om varför varje rovfågelart flyttar som den gör. Gudmundsson (1988) (se även Kjellén (1990)) ger en översikt över olika förklaringar till dessa mönster, varför de inte tas upp i den här rapporten. Skillnader i övervintringsområden mellan olika köns- och åldersklasser tycks vara större ju kortare en rovfågelart flyttar. De behandlade arterna, som i stora drag kan benämnas som kortflyttare, har relativt stora skillnader i övervintringsområde för olika köns- och ålders-

klasser. Hos tropikflyttarna tycks skillnaderna vara mindre. En analys av ringmärkningsåterfynd visar inte på några skillnader i övervintringsområde mellan unga och gamla fiskgusar från Sverige (Österlöf 1977).

Metod

Denna sammanställning omfattar observationer av samtliga dagrovfåglar (Accipitriformes, Falconiformes) och ugglor (Strigiformes) utom kattuggla vintarna 1954/55-1989/90 i Kvismaredalen. I föreliggande uppsats används av praktiska skäl termen rovfåglar för både dagrovfåglar och ugglor.

Rovfågelobservationer från i huvudsak perioden 15 november - 15 mars har insamlats för samtliga vintrar. Materialet från vintrarna 1967/68-1989/90 är från Kvismare fågelstations informationsblad och årsskrifter, fågelstationens dagbok, antecknings-

böcker från Ornitologiska klubben i Örebro, Närkes ornitologiska förenings arkiverade material samt lokala ornitologers anteckningsböcker, där Åke Petterssons material speciellt bör omnämnas.

Det är i huvudsak observationer under december, januari och februari som legat till grund för bedömningen om övervintring ägt rum eller ej. I några tveksamma fall har observationer i november och mars används som stöd. Det är omöjligt att få ett absolut mått på bevakningens omfattning och intensitet, men Fig. 1 visar antalet kända exkursionsdagar per månad och vinter, vare sig det har observerats rovfågel eller ej. I praktiken är det i stort sett endast exkursionsdagar med rovfåglar som är kända, varför antalet exkursionsdagar måste ses som ett minimum. Det genomsnittliga antalet exkursionsdagar är för december 10,7, januari 9,7 och februari 8,5.

Med vinter avses månaderna december, januari och februari. Om en individ skall sägas ha övervintrat

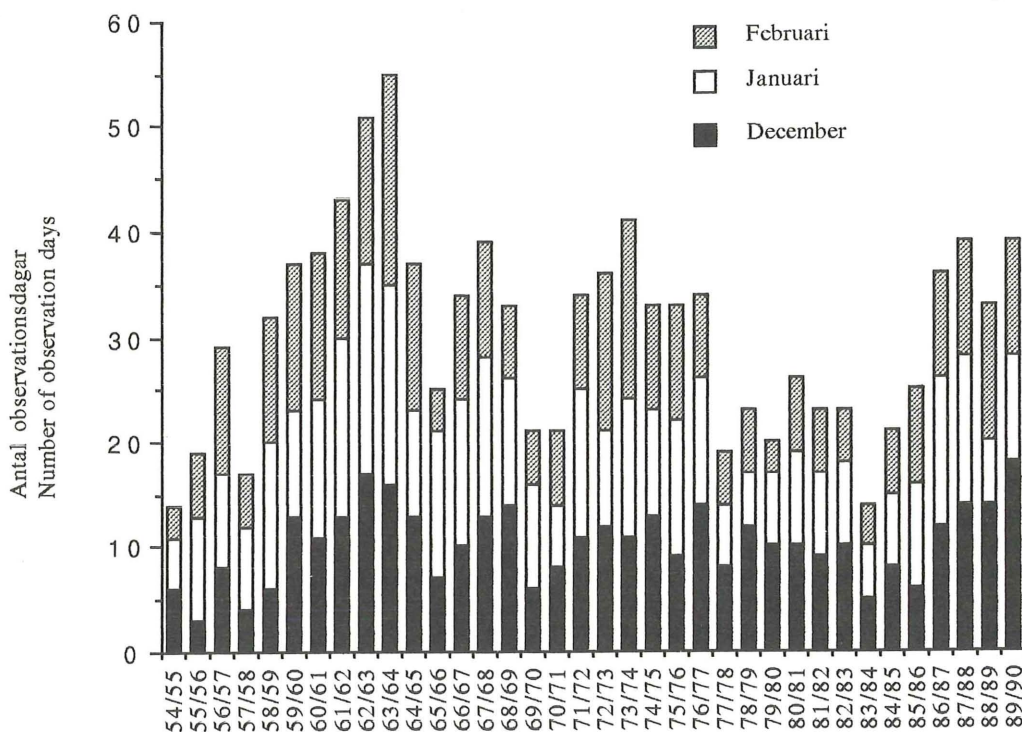


Fig. 1. Antalet observationsdagar under respektive månad och vinter.

Number of observation days by month and year.

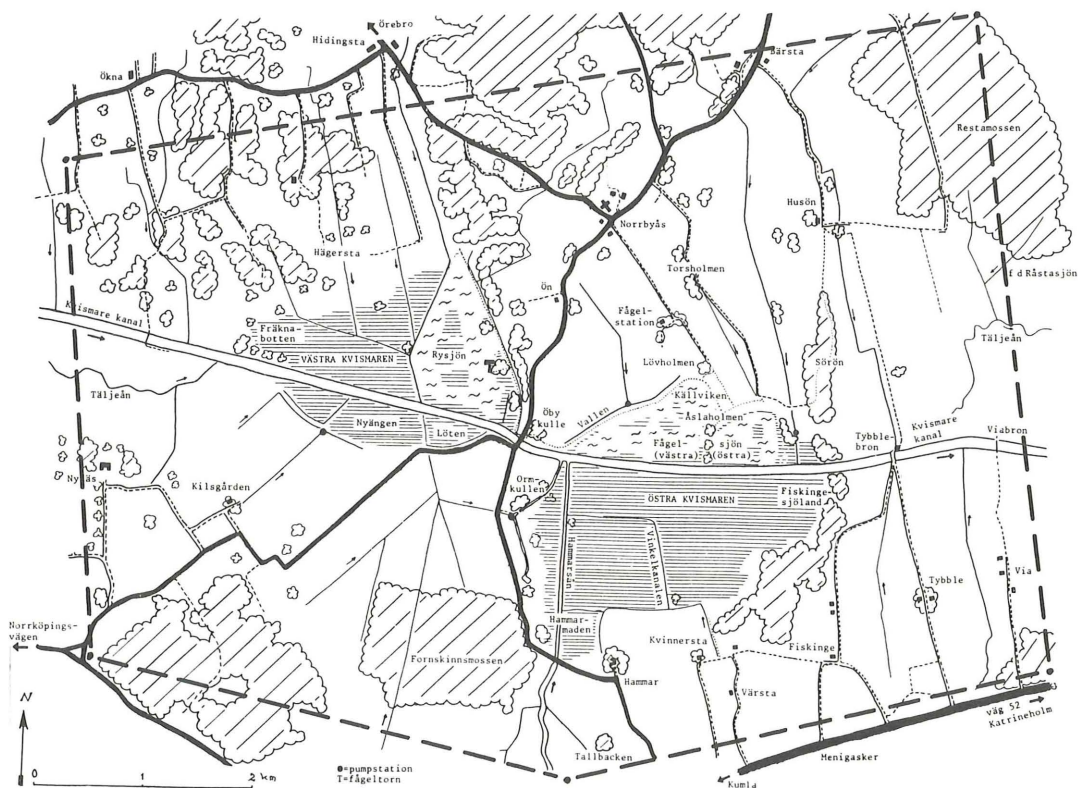


Fig. 2. Karta över Kvismaredalen. Observationsområdets ungefärliga gränser är markerade med streckad linje.
 Map over Kvismaredalen. The approximate boundary of the observation area is marked with a broken line.

skall den ha observerats mer eller mindre regelbundet under hela vintern. Detta kan klart infrias för lättobserverade, stationära arter som t.ex. fjällvråk och hökuggla. Exemplar av dessa arter kan vara observerade mer än 20 dagar per vinter. Däremot är det svårare att infria detta i samtliga fall för svårobserverade arter som t.ex. stenfalk och hornuggla (nattaktiv). I dessa fall har bedömningen varit mildare, men minst tre observationer spridda under vintern har krävts för att en individ skall bedömas som övervintrare. Om en individ är iakttagen vid något eller några få tillfällen eller endast under en kortare period används termen vinterobservation. Övervintringsförsök innebär att en individ har observerats vid flera tillfällen under början av vintern (december) men att den sedan försvunnit.

Kungsörn och duvhök lämnar vissa vintrar sitt övervintringsområde redan i februari för att bege sig till häckplatsen (Holstein 1942). Detta har accepterats även för Kvismarematerialen vid bedömning om övervintringen har lyckats. Beträffande arter som förekommer med flera exemplar, speciellt kungsörn, sparv- och duvhök, har uppgifter om kön och ålder legat till grund vid bedömningen av antalet individer. I några fall, då köns- och åldersrapporteringen varit bristfällig, har det övervintrande antalet ansetts vara lika med maximumantalet under en dag. Uppgifter om småfågelförekomsten vid Kvismaren är hämtade från FKF:s informationsblad (1968-1990). De meteorologiska uppgifterna har erhållits från Sveriges Meteorologiska och

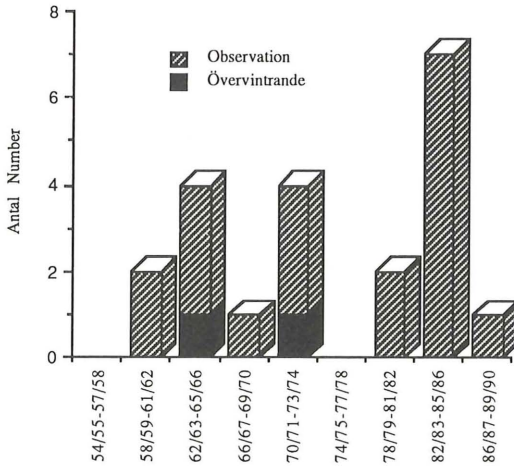


Fig. 3. Antalet övervintrande och observerade blå kärrhök i Kvismare-dalen 1954/55-1989/90 fördelat på 4-årsintervall.

Number of wintering and observed Hen Harriers by 4-year periods between 1954/55-1989/90 in Kvismaredalen.

Hydrologiska Institutet (SMHI) och avser väderleksförhållandena vid Örebro flygfält (1954-1964), vid Ekeby-Almby utanför Örebro (1964-1988) och Örebro (1989-1990). Snödjupsuppgifter finns från och med januari 1961 och temperaturuppgifter från och med oktober 1954. Medeltemperaturen (1961-1990) är för oktober 6,4°, november 1,1°, december - 1,0°, januari - 4,1° och februari - 4,1°.

Områdesbeskrivning

Kvismaredalen är ett flackt och bördigt jordbrukslandskap som är beläget på Närkeslätten i Mellansverige, drygt en mil sydost om Örebro. Några absoluta gränser inom vilka rovfågelobservationer medtagits finns inte, men en ungefärlig gränsdragning framgår av Fig. 2. Inom området finns, förutom brukad jord, de två slättsjöarna Östra och Västra Kvismaren, de numera kraftigt skogsbeväxta mossarna Restamossen i nordost och Fornskinns mossen i söder, lövskogsdungar samt bebyggelse i form av bondgårdar, främst i områdets ytterkanter.

Resultat

Havsörn *Haliaetus albicilla*

En dramatisk ökning av antalet vinterfynd har skett under senare delen av 1980-talet. Vintrarna 1954/

55-1985/86 observerades arten endast vid fem tillfällen. Under de senaste fyra vintrarna har havsörn däremot iakttagits årligen. Vintern 1986/87 och 1987/88 observerades arten vid två respektive tre tillfällen. Under de två senaste vintrarna har flera fåglar varit stationära under längre perioder. Vintern 1988/89 fanns två subadulta fåglar i området fram till 4 respektive 11.12. Från mitten av februari och en månad framåt besökte två adulta och en subadult fågel Kvismaren. Vintern 1989/90 fanns en adult fågel i området åtminstone till 25.12 och en 2K-fågel sågs 16.12. 1-2 adulta fåglar observerades sporadiskt från 22.2 till omkring 15.3 1990. De individer som observerats under de senaste åren har förmodligen till viss del varit fåglar som alternerat mellan Kvismaren och Hjälmaran.

Blå kärrhök *Circus cyaneus*

Denna relativt ovanliga vintergäst har lyckats övervintra två säsonger, 1962/63 och 1972/73. Arten är sedd ytterligare tio vintrar. Under åtta av dessa har övervintringsförsök gjorts av 1-3 individer. Ingen annan art har gjort så många misslyckade eller avbrutna övervintringsförsök som den blå kärrhöken. Kön fördelningen har varit 17 hanar och 4 honfärgade fåglar. Antalet övervintrande och observerade blå kärrhök i 4-års intervall under perioden 1954/55-1989/90 framgår av Fig. 3.

Då arten saknades som vintergäst under de sju första åren och därefter uppträdde fyra på varandra följande vintrar kunde Gyllin et al. (1968) notera en ökning av antalet vinterfynd under 1960-talet. Denna ökning tycks delvis vara tillfällig eftersom blå kärrhök därefter saknats som vintergäst 13 av resterande 22 vintrar. Någon nämnvärd förändring har inte skett under 1970- och 1980-talen då arten observerats i genomsnitt var tredje vinter.

Duvhök *Accipiter gentilis*

Duvhöken är en av de mest observerade rovfågeln i Kvismaredalen vintertid. Den är iakttagen samtliga vintrar och har med undantag för tre vintrar övervintrat med 1-4 exemplar. I genomsnitt har fler duvhökar setts vintertid sedan slutet av 1960-talet. Eventuellt beror denna ökning på att fler duvhökar är köns- och åldersbestämda under senare år, vilket medför att fler individer kunnat särskiljas. Fig. 4 visar antalet övervintrande duvhökar i 4-års intervall.

Andelen adulta fåglar i Kvismaredalen var 70% och ungfågelsandelen 30% (N=66). Kön fördel-

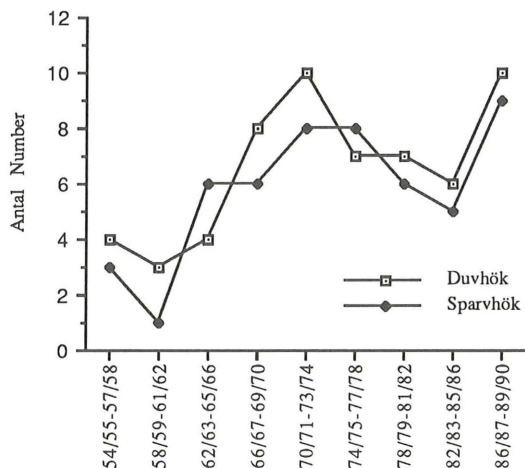


Fig. 4. Antalet övervintrande sparv- och duvhökar i Kvismaredalen 1954/55-1989/90 fördelat på 4-årsintervall.

Number of wintering Sparrowhawks and Goshawks by 4-year periods between 1954/55-1989/90 in Kvismaredalen.

ningen är relativt jämn hos de adulta (54% honor, N=35) medan det hos ungfåglaorna föreligger en klar dominans av honor (82%, N=17). Köns- och åldersfördelningen bygger på material från vintrarna 1967/68-1989/90.

Sparvhök *Accipiter nisus*

Sparvhöken övervintrar relativt allmänt i Kvismaredalen men på grund av dess undagömda levnadssätt observeras arten jämförelsevis sällan. Från början av 1960-talet har den förekommit med 1-3 övervintrande exemplar. Tidigare är tycks något färre individer ha tillbringat vintern vid Kvismaren. Sparvhöken har observerats samtliga vintrar utom 1955/56 men saknas som övervintrare även 1958/59-1960/61. Fig. 4 visar antalet sparvhökar i 4-årsintervall.

Könsfördelningen tycks vara tämligen jämn. Av 84 könsbestämda är 51% honor. Beträffande åldersfördelningen är det en övervikt för de adulta (70%), men materialet är litet. Förutom de övervintrande fåglarna observeras vissa år ytterligare 1-3 individer.

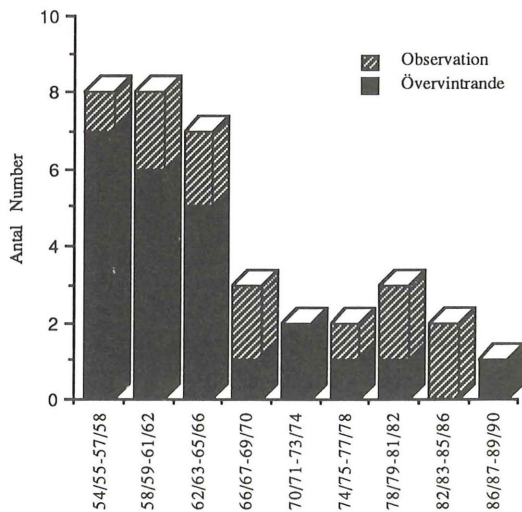


Fig. 5. Antalet övervintrande och observerade fjällvråkar i Kvismaredalen 1954/55-1989/90 fördelat på 4-årsintervall.

Number of wintering and observed Rough-legged Buzzards by 4-year periods between 1954/55-1989/90 in Kvismaredalen.

Ormvråk *Buteo buteo*

Enligt Gyllin et al. (1968) iaktogs ormvråk inte vid något tillfälle under 1950-talet. Under mitten av 1960-talet övervintrade 1 exemplar tre på varandra följande vintrar (1963/64-65/66). Dessutom gjordes övervintringsförsök av 2 exemplar vintrarna 1963/64 och 1966/67 samt en vinterobservation (1966/67). Under de senaste 23 vintrarna har arten bara observerats vid sex tillfällen fördelade på december (3), januari (2) och februari (1).

Gyllin et al. (1968) kunde konstatera en klar ökning av antalet vinterfynd av ormvråk under 1960-talet, vilket även gjordes i Blekinge (Carlsson 1967) och på Gotland (Högström 1964, Wiss 1965). Denna trend har inte hållit i sig vid Kvismaren utan arten är en tämligen ovanlig vintergäst som iaktas i genomsnitt var 5:e vinter.

Fjällvråk *Buteo lagopus*

Arten förekom med stora fluktuationer, men ändå som en regelbunden vintergäst under 1950- och 1960-talet. Under studiens första tretton säsonger övervintrade fjällvråken vid åtta, med bl.a. 5 och 4

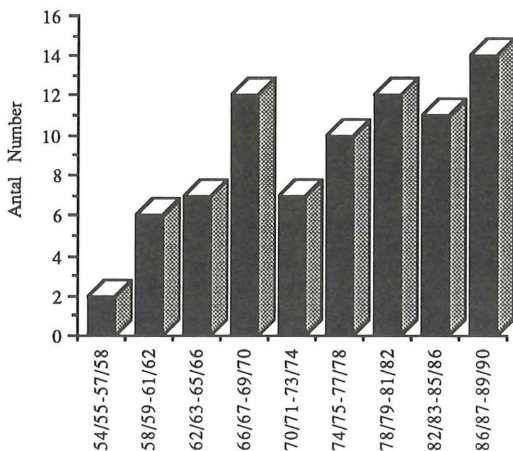


Fig. 6. Antalet övervintrande kungsörnar i Kvismaredalen 1954/55-1989/90 fördelat på 4-årsintervall.

Number of wintering Golden Eagles by 4-year periods between 1954/55-1989/90 in Kvismaredalen.

exemplar vintrarna 1960/61 respektive 1963/64. Dessutom gjordes observationer under de resterande fem vintrarna. Gyllin et al. (1968) skriver: "På hösten 1960 utgjorde fjällvråkarna ett karaktäristiskt drag i Kvismarens fågelvärld och i oktober-november uppehöll sig ett 10-tal inom området".

Under 1970- och 80-talet har fjällvråken minskat som övervintrare i Kvismaredalen. Under de senaste 23 vintersäsongerna har arten övervintrat fem gånger, vardera med 1 exemplar, och observerats ytterligare sex vintrar. I genomsnitt noteras arten numera varannan vinter. Fig. 5 visar antalet övervintrande och vinterobserverade fjällvråkar i 4-års intervall.

Kungsörn *Aquila chrysaetos*

Kungsörnen är en av de oftast iakttagna rovfågeln i Kvismaredalen vintertid. Dess storlek, vanan att sitta högt upp i träd eller på ladutak samt dess sätt att jaga i det öppna landskapet gör arten relativt lätt-observerad. Detta belyses av att artikelförfattaren har observerat kungsörnen under 55 exkursionsdagar med upp till 4 individer under de fem senaste vintrarna, medan duvhök och sparrvhök endast observerats 25 respektive 22 dagar.

Under studiens 36 vintrar saknades arten helt endast 1954/55. Bortsett från ytterligare två vintrar under 1950-talet, har kungsörnen årligen övervintrat med 1-4 exemplar. Fig. 6 visar antalet övervintrande

kungsörnar i 4-års intervall. En uppgång har möjligen skett under hela perioden men är tydligast under 1960-talet. De flesta vintrarna iaktas förutom de stationära övervintrarna ytterligare exemplar. På grund av svårigheter i att skilja individer åt och brist på åldersbestämningar i rapporterna kan emellertid inget exakt antal anges.

De flesta åldersbestämda övervintrarna under senare år var subadulta (2-6 K). Endast en gång under perioden 1954/55-65/66 har en adult fågel noterats som övervintrare. Därefter har 1-2 adulta individer övervintrat 16 av 23 vintrar, vilket är en tydlig ökning. Antalet juvenila är det svårt att uttala sig om då både juvenila och subadulta fåglar ofta rapporteras som juvenila (speciellt under den tidigare delen av undersökningsperioden).

Tornfalk *Falco tinnunculus*

I södra Sverige övervintrar tornfalken relativt allmänt, medan den i Närke saknas helt vissa vintrar. I Kvismaredalen har med säkerhet endast sju lyckade övervintringar ägt rum under föreliggande period, den senaste 1979/80. Den enda vinter som 2 exemplar, ett av vardera könet, lyckades övervintra var 1973/74. Övervintringsförsök konstaterades 1955/56, 1957/58 och 1969/70 och under ytterligare sju vintrar har arten observerats under kortare perioder. Tornfalken undgår ofta uppmärksamhet trots att den är stationär och ofta jagar över öppna marker, vilket de få observationerna under övervintringsår visar. Detta kan innebära att arten övervintrar oftare än vad resultatet visar.

Kjellén (1990) uppger att andelen övervintrande hanar är högre än andelen honor i Skåne. I Kvismaredalen har fler honfärgade individer än hanar observerats, men materialet är allt för litet för att dra några vidare slutsatser. I genomsnitt har tornfalk observerats varannan vinter, men tyvärr ser trenden ut att peka nedåt eftersom arten saknas som övervintrare sedan 1980/81, trots att den återkom som häckfågel i mitten av 1980-talet (Green 1987). Fig. 7 visar antalet övervintrande och observerade tornfalkar i 4-års intervall.

Stenfalk *Falco columbarius*

Under perioden 1954/55-1970/71 övervintrade denna svårobserverade falk endast under en vinter (1964/65) men iaktogs ytterligare sex vintrar. Under senare delen av studieperioden har däremot åtta övervintringar ägt rum och stenfalken har observerats under ytterligare åtta vintrar. Ökningen under 1970- och 80-talen är tämligen tydlig. Fig. 8 visar

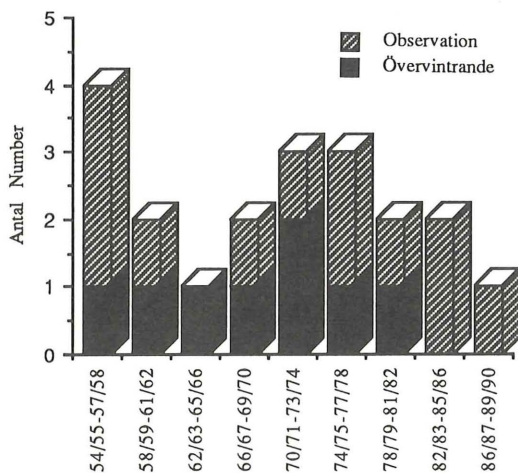


Fig. 7. Antalet övervintrande och observerade tornfalkar i Kvismaredalen 1954/55-1989/90 fördelat på 4-årsintervall.

Number of wintering and observed Kestrels by 4-year periods between 1954/55-1989/90 in Kvismaredalen.

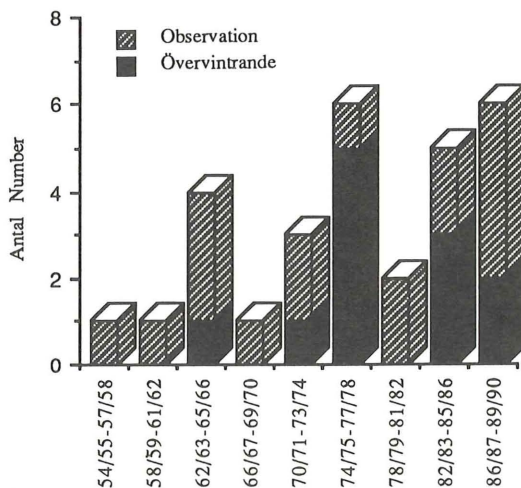


Fig. 8. Antalet övervintrande och observerade stenfalkar i Kvismaredalen 1954/55-1989/90 fördelat på 4-årsintervall.

Number of wintering and observed Merlins by 4-year periods between 1954/55-1989/90 in Kvismaredalen.

antalet övervintrande och observerade stenfalkar fördelade på 4-års intervall. Könsfördelningen är relativt jämn men materialet som detta grundar sig på är dock litet.

Sällsynta arter

Jaktfalken *Falco rusticolus* är med säkerhet observerad vintertid endast vid ett tillfälle (14.2 1979) och pilgrimsfalken *Falco peregrinus* är observerad tre vintrar under studieperioden. Fjällugglan *Nyctea scandiaca* är vinterobserverad 30.12 1974-7.1 1975, 4.12 1978, tre gånger omkring årsskiftet 1979/80 samt 28.2-3.3 1988. Vinterobservationer av hökuggla *Surnia ulula* är gjorda 30.12 1965, 1-16.1 1968 och 2.1 1975 samt hela december 1983. Två lyckade övervintringar har ägt rum, nämligen 1975/76 och 1989/90.

De stora öppna slätterna är naturligtvis inget favorittillhåll för sparvugglan *Glaucidium passerinum*, vilken hellre håller till i skogstrakter i andra delar av landskapet. Det finns endast två säkra övervintringar av arten inom studieområdet, 2 exemplar både invasionsåret 1963/64 samt 1974/75. Sparvugglan är observerad ytterligare sju vintrar med 1-2 exemplar. Under tre av dessa har ensamma individer iakttagits under en månads tid, vilket kan

tyda på övervintring i området. Några förändringar i antalet vinterfynd tycks inte föreligga.

Hornugglan *Asio otus* har endast genomfört två säkra övervintringar under studieperioden, nämligen den rovfågelrika vintern 1963/64 och 1974/75. Enstaka observationer finns från ytterligare fem vintrar. Hornugglan är en äkta nattuggla, vilket medför att den är svårobserverad. De enstaka observationerna kan mycket väl innebära att arten har övervintrat. Några påtagliga förändringar av antalet hornugglor vintertid kan inte konstateras.

Jordugglan *Asio flammeus* är numera en sällsynt vintergäst hos oss i Kvismaredalen. Den enda säkra övervintring som ägt rum genomfördes 1963/64 av hela 3 ex. Under de 13 första vintrarna observerades arten i stort sett varannan vinter. Under de senaste 23 vintrarna har däremot endast fem vinterobservationer gjorts, varav endast en under 1980-talet. Två iakttagelser under samma vinter har gjorts två gånger, vilket kan tyda på övervintring. En klar nedgång av antalet vinterfynd kan dock konstateras.

Pärlugglan *Aegolius funereus* hör inte hemma i de biotoper som Kvismaredalen kan erbjuda. Den enda individ som observerats, och som t.o.m. övervintrade, höll till i sydöstra Kvismaredalen den goda rovfågelvintern 1963/64.

Rovfåglarnas månadsfördelning

Antalet övervintrande och observerade arter per vinter var i genomsnitt 4,0 respektive 6,7. I genomsnitt har 5,1 arter observerats under såväl december som januari, mot 4,4 arter under februari. Antalet observerade individer var i genomsnitt 7,7 under december, 7,6 i januari och 6,7 i februari. Antalet vintrar som varje art setts i respektive månad framgår av Tabell 1. Jämförs antal arter och individer under olika månader med antal observationsdagar erhålls följande värden; december 0,48 resp. 0,72, januari 0,52 resp. 0,78 och februari 0,52 resp. 0,78 d.v.s. en tämligen jämn fördelning per observationsdag under de olika månaderna.

Faktorer som påverkar rovfågelförekomsten

Av de faktorer som påverkar rovfågelbeståndet under vintern är förmodligen tillgången på föda den mest avgörande. Ökande snödjup påverkar sannolikt gnagartillgängligheten och småfågelförekomsten negativt. Temperaturen inverkar förmodligen i och med att småfågelförekomsten förändras, och genom att kalla vintrar kräver mer energi för att hålla värmen. För dessa väderfaktorer finns fakta tillgängliga liksom data om småfågelförekomsten i stora drag under ett antal vintrar. Däremot finns färre uppgifter angående tillgången på gnagare och övriga bytesdjur.

Sju av studieperiodens höstar var ovanligt milda. Dessa gav i genomsnitt 4,1 övervintrande arter och 7,7 observerade, alltså bara 0,1 respektive 1,0 över det totala genomsnittet (4,0 respektive 6,7). Sex höstar var ovanligt kalla. Dessa gav i medeltal 0,2 fler arter än genomsnittet (4,0) medan antalet observerade arter var 1,0 lägre än det totala genomsnittet (6,7). Det tycks alltså inte finnas några klara samband mellan antalet övervintrande arter och hösttemperaturen. Antalet observerade arter är dock högre efter varma höstar.

Under studieperioden klassificerades nio vintrar som kallare än normalt. Dessa gav i medeltal 3,7 övervintrande och 7,1 observerade arter, vilket inte markant avviker från de totala genomsnittet på 4,0 respektive 6,7 arter. Under de sex vintrar som var mildare än normalt noterades däremot 5,5 övervintrande och 7,6 observerade arter, vilket är klart över de normala värdena. Antalet övervintrande individer under kalla och milda vintrar var i genomsnitt 6,0 respektive 8,5 att jämföras med det totala genomsnittet på 7,1. Den tydligaste temperatur-effekten är således att det under milda vintrar över-

Tabell 1. Antal år med observationer av olika rovfågelarter i de olika vintermånaderna under perioden 1954/55-1989/90 i Kvismaredalen. Antalet observationsdagar per månad visas inom parentes.

Number of years with observations of different raptor species, subdivided into three winter months 1954/55-1989/90. The number of observation days per month is given in brackets.

| Art <i>Species</i> | December <i>December</i> (10,7) | Januari <i>January</i> (9,7) | Februari <i>February</i> (8,5) |
|-----------------------------------|---------------------------------------|------------------------------------|--------------------------------------|
| Havsörn <i>White-tailed Eagle</i> | 7 | 2 | 4 |
| Blå kärrhök <i>Hen Harrier</i> | 10 | 6 | 4 |
| Duvhök <i>Goshawk</i> | 33 | 35 | 28 |
| Sparvhök <i>Sparrowhawk</i> | 30 | 34 | 29 |
| Ormvråk <i>Buzzard</i> | 6 | 5 | 6 |
| Fjällvråk | 19 | 19 | 4 |
| Rough-legged Buzzard | | | |
| Kungsörn <i>Golden Eagle</i> | 31 | 34 | 34 |
| Tornfalk <i>Kestrel</i> | 9 | 11 | 10 |
| Stenfalk <i>Merlin</i> | 13 | 13 | 10 |
| Jaktfalk <i>Gyr Falcon</i> | 0 | 0 | 1 |
| Pilgrimsfalk <i>Peregrine</i> | 2 | 2 | 1 |
| Fjälluggla <i>Snowy Owl</i> | 3 | 2 | 1 |
| Hökuggla <i>Hawk Owl</i> | 3 | 4 | 3 |
| Sparvuggla <i>Pygmy Owl</i> | 4 | 6 | 6 |
| Hornuggla <i>Long-eared Owl</i> | 4 | 2 | 4 |
| Jorduggla <i>Short-eared Owl</i> | 5 | 3 | 4 |
| Pärluggla <i>Tengmalm's Owl</i> | 1 | 1 | 1 |

vintrade fler rovfågelarter (49%) och observerades betydligt fler individer (42%) än under kalla vintrar.

Något tjockt och långvarigt snötäckte noteras sällan på Kvismareslätten. Vid bearbetningen har snörika vintrar definierats som de med mer än 20 cm snö under minst två månader och snöfattiga som de med barmark eller med mindre än 5 cm snö under större delen av vintern. Snödjupsuppgifter finns från januari 1961. Det är dessutom känt att vintern 1958/59 var snörik. Under snörika vintrar (9 st) har i genomsnitt 3,5 arter övervintrat medan motsvarande siffra för snöfattiga vintrar (11 st) är 5,5 arter. Detta ger 57% fler övervintrande arter och dessutom observerades 89% fler individer under snöfattiga vintrar än under snörika. Antalet observerade arter var under snöfattiga vintrar 18% högre än under snörika vintrar. Det finns således en klar skillnad mellan snörika och snöfattiga vintrar, med vissa undantag, t.ex. den snörika vintern 1962/63 då 6 arter övervintrade. Av de snöfattiga vintrarna är det bara vintern 1970/71 som varit rovfågelfattig, vilket möjligen kan förklaras med att det fanns ett snötäckte (10-20 cm) under

november månad. Antalet övervintrande individer under snörika och snöfattiga vintrar är 5,3 respektive 10,0.

Troligtvis är bytestillgången eller rättare sagt tillgängligheten av byten den avgörande faktorn för rovfågelnas möjligheter att övervintra. Normalt har Kvismaredalen mycket lite att erbjuda småfåglar under vintern. En del småfåglar tillbringar vintrarna i Kvismarens vassar men de, främst mesar, är inte speciellt lätta att fånga för de övervintrande rovfågelnas. Större flockar av t.ex. bo/bergfink eller gråsiska, som främst håller till på åkrar, är betydligt attraktivare bytesobjekt (gäller speciellt sparvhök, stenfalk, tornfalk och blå kärrhök).

Det är främst fyra vintrar, 1962/63, 1967/68, 1972/73 och 1974/75, som uppvisat god tillgång på småfåglar. Det har varit flockar med upp till (flera) tusen bergfinkar, men även, under vissa vintrar, stora flockar med snösparv, gulsparv och gråsiska. Koncentrationerna har oftast haft samband med förekomst av oskördade grödor. Samtliga fyra vintrar visar en relativt hög förekomst av rovfågel. Genomsnittet blir 5,5 övervintrande och 8,8 observerade arter. Detta beror bl.a. på att den småfågeljagande stenfalken övervintrat eller observerats samtliga fyra vintrar. Blå kärrhök och tornfalk har dessutom övervintrat eller observerats under flera av dessa vintrar. De sistnämnda arterna tar i första hand smågnagare, men när dessa tryter övergår de ofta till småfågel. Samtliga tre vintrar som blå kärrhök har klarat övervintring har småfågeltillgången varit jämförelsevis god.

Diskussion

Den kraftiga ökningen av antalet havsörnsobservationer under de senaste åren gör att arten ser ut att ha goda utsikter att klara sig i framtiden. Överlevnaden hos ungfåglar har förbättrats avsevärt under det senaste decenniet (Gerdehag & Helander 1988), vilket troligen är den största anledningen till uppgången. Vintrarna 1988/89 och 1989/90 har varit snö- och isfattiga, vilket förmodligen också bidragit till artens talrika uppträdande under dessa år. Under 1980-talet har dock även antalet vår- och höstobservationer ökat vid Kvismaren.

Blå kärrhök är vintertid inte årlig i Närke. Vissa vintrar kan arten saknas nästan helt även i södra Sverige (Kjellén 1990). Arten övervintrar främst i västra Europa (SOF 1990). Blå kärrhök är den art som har gjort flest övervintringsförsök vid Kvismaren. När bytestillgången försämras under högvintern, tycks blå kärrhöken sträcka söderut,

vilket bl.a. studier vid Falsterbo visar. Vid Kvismaren har blå kärrhökens könsfördelning varit 81% hanar och 19% honfärgade (honor/juvenila, N=21). Watson (1977) anger att honorna av den nordamerikanska rasen av blå kärrhök övervintrar längre norrut än hanarna, vilket alltså inte är fallet vid Kvismaren. Däremot visar undersökningar i Skåne (Kjellén 1990) att 69% av övervintrarna är adulta fåglar och 68% av dessa honor. Den till synes högre andelen övervintrande honor förklaras åtminstone delvis av att andelen honor generellt är högre än andelen hanar (Cramp & Simmons 1980). Att andelen hanar är mycket högre i Kvismaren än i Skåne är emellertid uppenbart.

Cramp & Simmons (1980) redovisar att nordliga duvhökar flyttar längre än sydliga och att ungfågelnas flyttar längst. Kjellén (1990) anger att på den skånska slätten är unga duvhökar vanligare än gamla, men att könsfördelningen är ungefär jämn. Ringmärkning av vinterduvhökar i Skåne (Neideman och Schönbeck 1990) visade att hela 91,5% var juvenila. Könsfördelningen var jämn hos de fåtaliga adulta individerna medan det var 70% fler hanar än honor bland de juvenila fåglarna.

Andelen adulta fåglar i Kvismaredalen var 70% (N=66). Könsfördelningen var relativt jämn hos de gamla (54% honor, N=35) medan det hos ungfågelnas förelåg en klar hondominans (82% honor, N=17). (Detta material bygger på observationer fr.o.m. vintern 1967/68). Den större andelen unga honor kan möjligtvis förklaras med att de större och mer långvingade honorna är bättre anpassade för jakt i öppen terräng. För duvhökshonor utgör fält-harar vintertid ett helt normalt byte, medan hararna normalt är för stora för duvhökshanarna. I en mellansvensk jordbruksbygd utgjorde fälthararna vintertid inte mindre än 41% av den samlade bytesvikten för duvhök, en predation som honorna alltså så gott som ensamma stod för (Marcström et al. 1990). Sträckstudier vid Falsterbo visar att det är hanarna som dominerar utflyttningen bland ungfågelnas (Kjellén 1991). Återfynd av borttransporterade duvhökar i Uppland visar också att unga hanar är mer rörliga än unga honor (Lundberg 1984). Dominansen av honor vid Kvismaren är således mycket markant när det gäller ungfåglar men relativt liten när det gäller adulta fåglar. I själva verket skulle man kunnat förvänta sig en större dominans av honor även hos de adulta med tanke på att hälften av honorna lämnar häckningsområdet under vintern mot endast 20% av hanarna (Widén 1985). Cramp & Simmons (1980), Kjellén (1990, 1991) och Neideman & Schönbeck (1990) visar att

unga duvhökar flyttar längre än gamla. Finska ringmärkningsåterfynd visar att hanarna flyttar längre än honorna (Haukioja & Haukioja 1970).

En ökning av antalet övervintrande sparvhökar tycks föreligga från 1960-talet eftersom arten saknades som övervintrare 1955/56 och 1958/59-60/61, trots att besöksfrekvensen under åtminstone de tre sistnämnda vintrarna var relativt hög. Därefter har arten övervintrat med minst 1-3 exemplar. Roos (1991) redovisar en långsiktig ökning av antalet sträckande sparvhökar vid Falsterbo under perioden 1973-88.

Att merparten av sparvhökarna förefaller vara adulta i Kvismaredalen stämmer, trots det begränsade materialet, troligen med verkligheten. Andra studier visar att gamla fåglar övervintrar nordligare än unga (Schelde 1960, Cramp & Simmons 1980, Kjellén 1990). Cramp & Simmons (1980) redovisar dessutom att hanarna flyttar längre än honorna. Att det även skulle gälla vår nordiska sparvhök antyder studier i Skåne (Kjellén 1990), och förhållandet är likartat hos den amerikanska sparvhöken *Accipiter striatus* (Clark 1985).

Ormvråken är en vanlig övervintrare i Skåne och enstaka exemplar finns upp till Mellansverige, medan Norrland helt saknar övervintrande ormvråkar (Kjellén 1990). De i Skåne övervintrande individerna förmodas tillhöra den sydsvenska häckningspopulationen (Alerstam 1982). 1960-talets ökning av antalet vinterfynd vid Kvismaren m.fl. platser är helt klar men svår att förklara. Konstateras kan att arten åter är en ovanlig övervintrare i Kvismaredalen utan några märkbara förändringar under 1970- och 80-talen. Andersson (1988) visar sträckciffror vid Falsterbo under perioden 1949-60 med en tydligt nedåtpökande trend. Senare sträckstudier vid Falsterbo har visat att ormvråken haft en stabil nivå under perioden 1972-82 men därefter åter en negativ trend, åtminstone fram till 1988 (Roos 1991). Enligt Kjellén (1990) var en majoritet av de i Skåne övervintrande ormvråkarna adulta fåglar. Vidare var andelen ungfåglar högre i kustregionen (36%) än i inlandet (23%), vilket förklaras med att de yngre individerna drivs bort av de gamla från de bättre inlandsreviren.

Fjällvråken övervintrar främst i Central- och Östeuropa men förekommer också som övervintrare i södra Sverige upp till Mälardalen (Kjellén 1990). Vid Kvismaren är fjällvråken vanligare än ormvråken vintertid. Båda arterna upprätthåller vinterrevir och Sylvén (1978) anger att de har interspecifika vinterrevir i Skåne. Fjällvråkens minskning som övervintrare kan förmodligen till stor del tillskrivas det allt

rationellare jordbruket. Detta har medfört att gnagarbiotoper som dikeskanter, slåttervallar etc. försvunnit allt mer. Ungfågelandelen bland i Skåne övervintrande fjällvråkar är högre än bland flyttarna som passerar Falsterbo (Kjellén 1990). Honorna övervintrar i genomsnitt nordligare än hanarna vilket studier i USA (Gauthreaux 1985) och i Skåne (Kjellén 1990) visar.

De gamla kungsörnarna i Norden övervintrar till stor del på sina häckplatser medan de yngre till större del tillbringar vintern i Syd- och Mellansverige. Enligt Tjernberg (1990) har den svenska kungsörnspopulationen sannolikt varit stabil under hela 1900-talet. Minskad förföljelse på häckplatserna och massiv stödutfodring har förvisso spelat en positiv roll, vilket avspeglas i ökad vinterförekomst både i Kvismaredalen och på andra håll i Syd- och Mellansverige. En annan bidragande orsak till uppgången av övervintrande kungsörnar kan bero på att kunskapen om åldersbestämning har ökat liksom användningen av tubkikare, vilket medfört att fler individer har kunnat särskiljas. Beträffande åldersfördelningen så tycks andelen övervintrande gamla fåglar ökat, och uppgick under 1970- och 80-talen till ca 30% vid Kvismaren.

De svenska tornfalkarna flyttar i allmänhet till västra och sydvästra Europa men en del övervintrar regelbundet i Skåne, Blekinge och på Västkusten (SOF 1978). I Mellansverige tycks arten saknas helt vissa vintrar. Tornfalken drabbades hårt av biocid-användningen på 1950- och 60-talen (Otterlind & Lennerstedt 1964) men tycktes öka igen under 1970-talet (SOF 1978). Studier vid Falsterbo visar inga större förändringar i antalet sträckande tornfalkar under perioden 1973-87 (Roos 1991). I Kvismaredalen har den övervintrande tornfalken haft en relativt låg men stabil nivå från mitten av 1950-talet till början av 1980-talet. Under 1980-talet har arten möjligen en negativ trend. Adulta fåglar tycks övervintra nordligare än unga (Cramp & Simmons 1980, Kjellén 1990), och hanarna nordligare än honorna (Gauthreaux 1985, Kjellén 1990). I det lilla Kvismarematerialet är dock andelen observerade honfärgade individer något högre än andelen hanar.

Den svenska stenfalksstammen övervintrar främst i västra Europa men sparsamt även i södra Sverige (SOF 1990). Numera är arten nära nog årlig som övervintrare vid Kvismaren. Stenfalken har haft en betydligt högre vinternärvaro under 1970- och 80-talen än under 1950- och 60-talen. Enligt Roos (1991) har det sträckande antalet stenfalkar vid Falsterbo varit relativt konstant under perioden 1973-

82 men därefter har trenden varit ökande fram till 1988. I det lilla Kvismarematerialet tycks könsfördelningen vara relativt jämn men med tanke på att det i rapporterna ofta står honfärgad individ innebär det också att det kan röra sig om juvenila fåglar, vilket skulle kunna ge en övervikt för hanarna.

Jordugglan övervintrar sparsamt i södra Sverige upp till Mälardalen. Vinterfynd av jorduggla vid Kvismaredalen är numera sällsynta (3 fynd under de senaste 23 vintrarna). Arten var inte vanlig tidigare heller men den förekom åtminstone i genomsnitt varannan vinter under perioden 1954/55-66/67. Arten häckade regelbundet (dock ej årligen) fram till 1961, därefter är häckning känd endast 1973 och 1974 (Pettersson 1985). Eftersom jordugglan är en extrem gnagarspecialist beror minskningen både vintertid och under häckningstid förmodligen på det allt rationellare jordbruket som starkt missgynnat smågnagarna.

Den temperaturnormala men snöfattiga vintern 1963/64 måste ha haft en mycket god förekomst av gnagare eftersom den vintern står i en klass för sig. Totalt noterades hela 17 övervintrande individer (mot normala 7,1) av totalt 9 arter (mot normala 4,0). Bl.a. övervintrade fjällvråk (4 ex.), ormvråk, hornuggla, jorduggla (3 ex.) och pärluggla.

De rovfågelarter som numera uppträder årligen under vintrarna i Kvismaredalen är havsörn, kungsörn, duvhök, sparvhök och stenfalk. Arter som förekommer regelbundet men inte årligen är blå kärrhök, fjällvråk och tornfalk, medan ormvråk, sparv-, horn- och jorduggla uppträder men långt ifrån årligen. Till uppträdande vinterrariteter kan jakt- och pilgrimsfalk samt fjäll-, hök- och pärluggla räknas.

Tack

Ett varmt tack riktas i första hand till samtliga rapportörer. Ett särskilt tack riktas till Ola Strand, som har gått igenom Ornitologiska klubbens anteckningsböcker och Lage Johnsson, som bidragit med Närkes Ornitologiska Förenings arkiverade material. Åke Pettersson och Dennis Hasselqvist tackas för synpunkter på ett första utkast av manuskriptet. Lars Gotborn, Roger Gyllin och Nils Kjellén, som bidragit med väsentliga synpunkter på manuskriptet, tackas varmt. Bengt-Eric Sjölander tackas för att ha hjälpt till med översättning till engelska. Avslutningsvis tackas Thomas Eriksson för lån av dator.

Meddelande nr 75 från Kvismare fågelstation.

Referenser

- Alerstam, T. 1982. *Fågelflyttning*. Signum. Lund.
- Andersson, S. 1988. Ormvråk *Buteo b. buteo* L. *Fåglar i jordbrukslandskapet*. Vår Fågelvärld. Suppl. 12:147-154.
- Carlsson, C.-I. 1967. Tio vintrars rovfågelräkningar i östra Blekinges kustbygd. *Fåglar i Blekinge* 1966:12-19.
- Clark, W.S. 1985. The migrating Sharp-shinned Hawk at Cape May Point: Banding and recovery results. *Proc. of Hawk Mig. Conf.* 4:137-148.
- Cramp, S. & Simmons, K.E.L. (red.) 1980. *The Birds of the Western Palearctic*, vol. 2. Oxford University Press, Oxford.
- Gauthreaux, S.A. 1985. Differential migration of raptors: The importance of age and sex. *Proc. of Hawk Mig. Conf.* 4:99-106.
- Gerdehag, P. & Helander, B. 1988. *Havsörn*. Bonnier Fakta, Stockholm.
- Green, M. 1987. Fågelobservationer vid Kvismaren 1986. *Fåglar i Kvismaren* 3:40-51.
- Gudmundsson, G. 1988. Intraspecific variation in bird migration patterns. Introduktionsuppsats Nr 49. Zoöekologiska avd., Lunds universitet.
- Gyllin, R, Johannesson, H & Larsson, K. 1968. Dag-rovfåglar och ugglor i Kvismaredalen vintrarna 1954/55 - 1966/67. *Vår Fågelvärld* 27:196-219.
- Haukioja, E. & Haukioja, M. 1970. Mortality rates of Finnish and Swedish Goshawks *Accipiter gentilis*. *Finnish Game Research* 31:13-20.
- Holstein, V. 1942. *Duehøgen*. Köpenhamn.
- Högström, S. 1964. Vinterfåglar i Visby 1961-1962. *Vår Fågelvärld* 23:76-77.
- Kjellén, N. 1990. Köns- och åldersfördelning hos flyttande och övervintrande rovfåglar i Skåne. *Vår Fågelvärld* 49:211-220.
- Kjellén, N. 1991. Ålders- och könsfördelning hos sträckande rovfåglar över Falsterbohalvön hösten 1990. *Anser* 30:77-100.
- Lundberg, A. 1984. Återfynd av borttransporterade duvhökar. *Fåglar i Uppland* 11:28-34.
- Marcström, V., Kenward, R. & Karlbom, M. 1990. *Duvhöken och dess plats i naturen*. Norrköping.
- Neideman, C. & Schönbeck, E. 1990. Erfarenheter från 10 års ringmärkning av fångade duvhökar. *Anser* 29:245-260.
- Otterlind, G. & Lennerstedt, I. 1964. Den svenska fågel-faunan och biocidskadorna. *Vår Fågelvärld* 23:363-415.
- Pettersson, Å. 1985. *Fåglar i Kvismaren. Kvismaren - och fåglarna, 25 år med Kvismarefågelstation*, s 81-117. (Sondell, J. Red.)
- Roos, G. 1991. Sträckräkningar vid Falsterbo hösten 1988. *Anser* 30:1-28.
- Schelde, O. 1960. Danske Spurvehges (*Accipiter nisus* L.) traekforhold. *Dansk Orn. Foren. Tidsskr.* 54:88-102.
- SOF. 1978. *Sveriges fåglar*. Stockholm.
- SOF. 1990. *Sveriges fåglar*. Stockholm.

- Sylvén, M. 1978. Interspecific relations between sympatrically wintering Common Buzzards *Buteo buteo* and Rough-legged Buzzards *Buteo lagopus*. *Ornis Scand.* 9:109-115.
- Tjernberg, M. 1990. Kungsörnen, *Aquila chrysaetos*, i Sverige utbredning, status och hot. *Vår Fågelvärld* 49:337-348.
- Watson, D. 1977. *The Hen Harrier*. Berkhamsted.
- Widén, P. 1985. Breeding and movements of goshawks in boreal forests in Sweden. *Holarctic Ecology* 8 :273-279.
- Wiss, L-E. 1965. Vinterfågelobservationer på Gotland 1960-1964. *Vår Fågelvärld* 24:412-413.
- Österlöf, S. 1977. Migration, wintering areas, and site tenacity of the European Osprey *Pandion h. haliaetus*. *Ornis Scand.* 8:61-78.

Summary

Wintering raptors in Kvismaredalen 1954/55 - 1989/90

Kvismaredalen in Närke in the middle of Sweden is a frequently visited area since the 1950's. It is probably one of the better wintering areas for birds of prey in the middle of Sweden. Gyllin et al. (1968) did a survey of the wintering raptors in the area 1954/55-1966/67 which showed that Golden Eagle, Rough-legged Buzzard, Sparrowhawk and Goshawk were the most common species. Furthermore, Golden Eagle, Buzzard and Hen Harrier showed a tendency for increased winter occurrence whereas Rough-legged Buzzard showed signs of a slight decrease.

This study builds on the information collected by Gyllin et al. (1968) and covers the period up to and including the winter of 1989/90. The purpose of the study is to analyze whether any changes have occurred in the number of wintering raptors in this northerly situated area and also whether any long-term variations are evident.

Method and study area

The study includes all diurnal birds of prey (Accipitriformes and Falconiformes) and owls (Strigiformes), with the exception of Tawny owl, that have been observed during the winters from 1954/55 up to 1989/90 in the area of Kvismaredalen. In the report the term raptor includes, for practical reasons, both diurnal and nocturnal birds of prey. Observations have been carried out all winters during the period 15 November - 15 March. It is not possible to exactly measure the scope and intensity of monitoring, but Figure 1 gives the number of known days of observation irrespective of whether raptors have been observed or not. The average number of

observation days is 10.7 for December, 9.7 for January and 8.5 for February, respectively.

The term winter refers to the months of December, January and February. An individual raptor has to be observed more or less regularly during the whole winter period to be considered as wintering. Species not easily observed, e.g. Merlin and Long-eared Owl, has to be recorded at least three times spread over the winter period to be regarded as wintering. If an individual has been observed on one or a few occasions the term observation is used. The term wintering attempt is used when an individual raptor has been recorded on numerous occasions in the beginning of the winter period (December) but not later.

Kvismaredalen is a flat and fertile agricultural area situated in the county of Närke in the middle of Sweden, approximately 10 km southeast of the city of Örebro. The area contains apart from cultivated land also the two lakes East and West Kvismaren as well as two bogs nowadays covered with dense forest - Restamossen in the northeast part and Fornskinnsmossen in the south. Also, scattered groups of deciduous trees and farm houses occur especially in the peripheral areas.

Result and discussion

The increase in records of White-tailed Eagle has been dramatic during the latter part of the 1980's. During the winters 1954/55 to 1985/86 there were only five records of the species. During the last four winters an annual occurrence of at least a few individuals has been noted. The survival of juveniles has improved considerably during the last decade (Gerdehag & Helander 1988) which probably is the main reason for the increase. The winters of 1988/89 and 1989/90 have seen little snow and ice which presumably also has contributed to the numerous occurrence of the species during these years.

The Hen-harrier is a relatively scarce winter guest in Kvismaredalen and some winters it seems that the species is absent also in the south of Sweden (Kjellén 1990). The species has successfully wintered 1962/63 and 1972/73 (one individual in both cases). Hen Harriers have been recorded during another ten winters and eight of these have seen wintering attempts of 1-3 individuals. The species is thereby the raptor with most wintering attempts in Kvismaredalen. The number of wintering and observed Hen Harriers by 4-year periods during the monitoring period is shown in figure 3. Gyllin et al. (1968) noted an increase in winter records during the

1960's. This increase does, however, seem to have been temporary since the species afterwards is absent as a winter guest for many of the 4-year periods. No notable change has taken place during the 1970's and 1980's, but the species is on average observed every third winter and many are noted as wintering attempts. The sex distribution has been 17 males (81%) and 4 females / juveniles (19%). Studies in Skåne (Kjellén 1990) show that 69% of the wintering individuals are adults and 68% females. Thus the proportion of observed males in Kvismaren is much higher as compared to Skåne. In addition, the proportion of adults in Kvismaren is higher than in Skåne.

During winter the Goshawk is one of the most frequently observed raptors in Kvismaredalen. It has been recorded all winters since 1954/55 and has wintered all winters except three, with one to four individuals. On average, more Goshawks have been observed since the late 1960's. Possibly, the increase is merely due to the fact that more Goshawks have been identified to sex and age during latter years which means that more individuals have been separated. Figure 4 shows the number of wintering Goshawks by 4-year periods. The proportion of adult Goshawks is 70%. The sex ratio is fairly equal in adult birds (54% females, N=35) while in juvenile Goshawks a predominance of females exists (82% females, N=17).

The Sparrowhawk is a fairly common winter guest in Kvismaredalen but due to its secretive habits it is recorded in rather low numbers. From the beginning of the 1960's the species has wintered with 1-3 individuals and before that it seems as though its winter occurrence was somewhat lower. Figure 4 shows the number of sparrowhawks by 4-year periods for the investigation period. The sex ratio appears to be fairly equal. Concerning the age ratio there is a predominance of adults (70%), but the sample size is small.

Gyllin et al. (1968) could establish a significant increase in the number of winter records for Buzzard during the 1960's, an increase that was also noticed in other parts of Sweden (Högström 1964, Wiss 1965, Carlsson 1967). This increase has been discontinued in Kvismaren and the current pattern is that the species is a fairly scarce winter guest with records on average every fifth winter.

Rough-legged Buzzards occurred with big fluctuations but nevertheless as a regular winter guest during the 1950's and 1960's. During the 13 winters from 1954/55 to 1966/67 the species wintered during eight. In addition, records were made during

the five winters, thus showing an annual occurrence. During the latest 23 winter seasons, Rough-legged Buzzards have been noted as wintering only five times. Figure 5 shows the number of wintering and observed Rough-legged Buzzards by 4-year periods. The decrease in the preferred habitat of rodents, such as ditches and hayfields, to an increasing extent has disappeared.

The Golden Eagle is one of the most frequently recorded raptors in Kvismaredalen during winter. During the 36 winters covered by the study, the species is absent only in the winter of 1954/55. Apart from two other winters in the 1950's, Golden Eagles have been recorded as wintering with between 1 to 4 individuals annually. Figure 6 shows the number of wintering Golden Eagles by 4-year periods. A slight increase can be noticed during the 1960's. Reduced persecution in the breeding areas and substantial feeding during winter have certainly played an important part in the observed increase, both in Kvismaredalen and in other areas in Sweden. Another contributing factor is the improved knowledge in ageing of the species, which has improved the possibility to distinguish between different individuals. The number of wintering adults has increased to a level around 30% during the later years.

Kestrels have with certainty wintered seven times in Kvismaredalen. Wintering attempts have been recorded during three winters and the species has been observed seven additional winters. Figure 7 shows the number of wintering and observed Kestrels by 4-year periods during the period of investigation. In Kvismaredalen the winter occurrence of the species has been on a relatively low but stable level from the mid 1950's to the end of the 1970's, but the species has not wintered since 1980/81.

The Merlin was noted as wintering during one season (1964) and observed during six further winters between 1954/55 and 1970/71. During the period 1971/72-1989/90 eight occurrences of wintering has been recorded and the species has been observed during eight other winters. The increase in winter records of Merlins during the 1970's and 1980's is fairly obvious. Figure 8 shows the number of wintering and observed Merlins by 4-year periods.

The Long-eared Owl has only wintered twice during the study period. A few observations exists from five more winters, always of single individuals. Any notable changes in winter records of the species can not be established. The Short-eared Owl is a fairly rare winter guest in Kvismaredalen. The only verified wintering that has occurred is from the winter 1963/64 and included three individuals.

During the first 13 winters, the species was observed during six. During the latest 23 winters only five observations have been made which might indicate a decline. Since the Short-eared Owl is extremely specialized on rodents the decline is probably related to the changes in farming practice.

Other species that has been observed or recorded as wintering include rare species like the Gyrfalcon, Peregrine and Snowy Owl which have been recorded one, three and five times, respectively. The Hawk Owl wintered successfully 1975/76 and 1989/90. Tengmalm's Owls has been observed and even noted wintering on one occasion.

The number of wintering and observed species each winter is on average 4.0 and 6.7 respectively. The monthly average for observed species is 5.1 for December and January, and 4.4 for February. The number of observed individuals is; December 7.7, January 7.6 and February 6.7. The frequency of observations by month for the different species is shown in Table 1.

Whether the autumn was warm or cold does not seem to affect the number of species wintering. The number of observed species is however higher after

a warm autumn compared to a cold one. The obvious explanation is that more raptors delay their migration during a warm autumn and thus are observed during the following winter. They do, however, not manage to winter to a higher extent than normally. During mild winters an average of 49% more species and 42% more individuals successfully winters compared to a severe winter. The number of observed species is also higher, but only by 9%. The fact that essentially the same number of species are observed during cold and mild winters indicates that raptors move around more during cold winters (the reason being to find suitable wintering areas as far north as possible?).

During winters with little snow 57% more species and 89% more individuals winter than during winters with plenty of snow. The number of observed species is 18% higher during winters with little snow which is probably due to an increased availability of rodents and, also, to the fact that passerines are more numerous during these winters.

Contribution No. 75 from Kvismare Bird Observatory.

Moult strategies of White Wagtail *Motacilla alba* and Yellow Wagtail *M. flava* in central Sweden

JAN SONDELL

Abstract

The wing moult of the White Wagtail *Motacilla a. alba* and the Yellow Wagtail *M. f. flava* has been recorded since 1973 at Kvismaren, central Sweden. Based on data from 558 White and 78 Yellow Wagtails in active moult the wing moult duration of the former was estimated at 55-65 days and of the latter at 35-40 days. The moult sequence was the same in both species. The only significant difference was the speed of the moult. The reason for this difference in moult strategy is probably the difference in migration destination of the two species. The Yellow Wagtail arrives later than the White Wagtail, stays a shorter time in central

Sweden and starts the migration towards tropical Africa just before finishing the moult in the middle of August. Swedish White Wagtails winter in the east Mediterranean, arrive almost a month earlier and leave a month later. It is difficult to compare the present results with data from other part of Europe as there are plenty of misrepresentations published some decades ago and quoted in later works. Therefore, methods of moult data evaluation are also briefly discussed.

Jan Sondell, Klövervägen 11, S-178 35 Ekerö, Sweden.

Received 1 June 1993, Accepted 15 November 1993, Edited by Å. Lindström

Introduction

Moult studies have been carried out at Kvismare Bird Observatory (59.10 N/15.25 E) since 1973. About 5 000 registrations of adult birds in moult have been collected in the area in 1973-1992. Many interesting questions can be illuminated based on these moult descriptions. In this paper I compare the moult period and moult speed of the White Wagtail *Motacilla a. alba* and the Yellow Wagtail *M. f. flava* and discuss possible differences in moult strategies.

Methods and material

At Kvismaren the moult status is registered on a special form which shows a schematic wing and tail of a passerine (Sondell 1977). During examination, the lengths of growing feathers of the left wing (primaries, secondaries and tertials) and of the whole tail are marked on the form. Full length feathers are denoted old or new. The form is later evaluated and the length of each new and growing feather is

estimated in tenths of a fully developed one. A missing feather is given a length of zero. These estimates are then summarized separately for each of the three wing feather categories and the tail. The tail feather sum is divided by two to correspond to one wing. The number of "wing" feathers is the sum of primaries and secondaries.

The Kvismaren registration system can roughly be compared to the B.T.O. scoring system (cf. Ginn & Melville 1983) but has a higher resolution, and the image notation should reduce the risk of making errors.

The material analysed here consists of data on 558 White and 78 Yellow Wagtails in active wing moult collected in the years 1973-1992. Some of the birds were trapped twice during moult, making it possible to calculate moult speed of individual birds.

The main aim of this evaluation is to estimate the mean moult duration for the individual birds. Therefore *Time* is used as the dependent variable (*Y*)

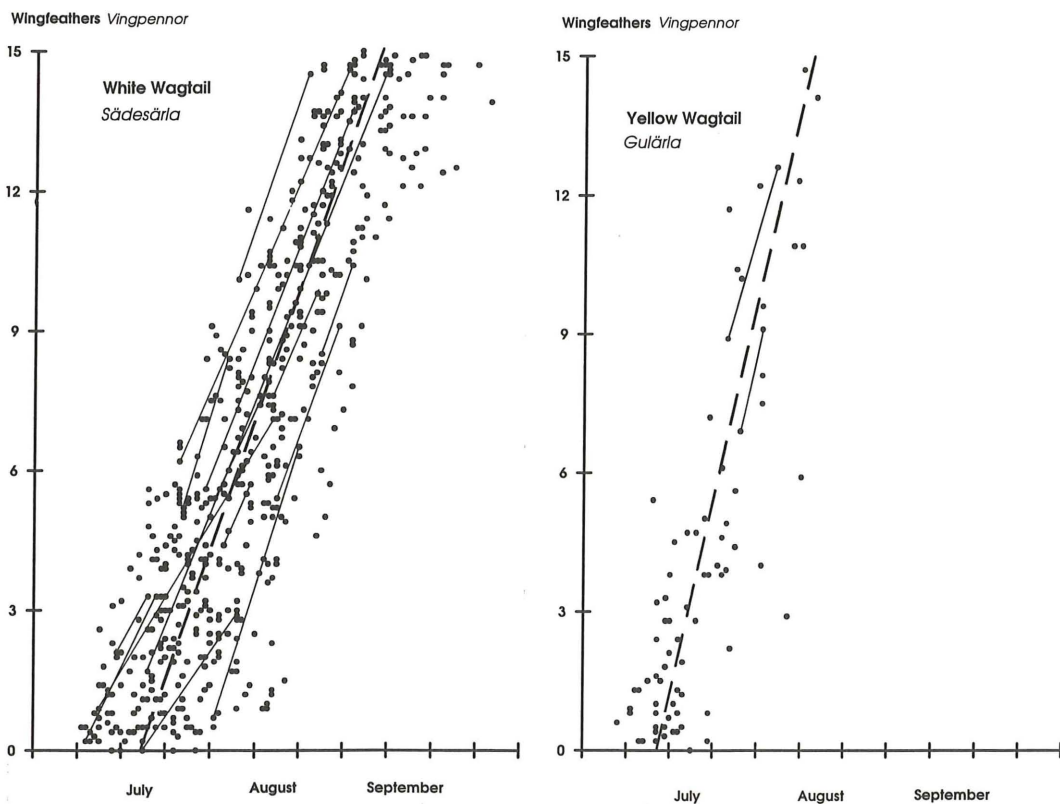


Fig. 1. Stage of moult (new primaries and secondaries summarized in tenths) over time for White Wagtail and Yellow Wagtail. The retraps after a week or more are connected with lines and the regression (wing on time) is shown as a line of short dashes. The time axis is divided in 10-days periods with start on 20 June.

Ruggningsstadium (nya hand- och armpennor summerade i tiondelar) över tiden för sädesärta och gulärta. Återfångster efter en vecka eller längre tid är sammanbundna med heldragna linjer. Den streckade linjen är regressionslinjen med datum som beroende variabel. Tidsaxeln är uppdelad i 10-dagarsintervall med start 20 juni.

in the regression functions (but shown on the x-axis in Fig. 1) and *Wing* (number of new primaries and secondaries) as the independent variable (X) (y-axis in Fig. 1).

How the wagtails perform their moult can also be illustrated by showing how many useable flight feathers there are during the moult and how many feathers that are growing at the same time. Useable is defined as the sum of old and new feathers in the stage 0.5 (half-grown) or longer. When at least half-grown I assume that the wing feathers start to contribute to the flight capacity of the birds.

Breeding seasons are defined as cold if the mean temperature sum for April, May and June deviated more than -3°C from the normal and as warm if the mean temperature sum deviated more than $+3^{\circ}\text{C}$

from the normal. The temperature was measured by SMHI at Ekeby-Almby in 1973-1988 and at Örebro in 1989-1992. According to this definition the cold years were 1987 (-4.2°C) and 1991 (-6.7°C), and the warm years were 1988 ($+6.6^{\circ}\text{C}$), 1989 ($+3.4^{\circ}\text{C}$), 1990 ($+5.2^{\circ}\text{C}$) and 1992 ($+4.6^{\circ}\text{C}$).

Results

Moult period and speed of moult

Fig. 1 shows scattergrams of the stage of wing moult over time. The retraps are connected with lines. The first degree (linear) regression line for time on wing moult is also shown. In Table 1 different regression functions are presented to illustrate the moult period and the moult speed of the two wagtail species. The

Table 1. Moulting periods for the wing and primaries of White Wagtails and Yellow Wagtails in 1973-1992. Three different regressions were calculated: first degree (linear), second degree (quadratic) and third degree function.

Ruggningsperioder för vinge och handpennor hos sädesärta och gulärta 1973-1992. Tre olika regressioner beräknades: första grads (linjär), andra grads (kvadratisk) och tredje grads funktion.

| Criterium | Start | Moult | | Duration in days | Number of birds | Corr. coef, % |
|---|--------------|-----------------|---------|--------------------------|-------------------------|--------------------------|
| | | <i>Ruggning</i> | End | | | |
| <i>Kriterium</i> | <i>Start</i> | <i>Slut</i> | | <i>Längd i dagar</i> | <i>Antal fåglar</i> | <i>Korr koeff, %</i> |
| White Wagtail Sädesärta | | | | | | |
| Wing (primaries and secondaries) <i>Vinge (hand- och armpennor)</i> | | | | | | |
| All linear <i>Alla linjär</i> | 14 July | | 7 Sept. | 55.2 | 558 | 87 |
| All second <i>Alla andragrad</i> | 15 July | | 8 Sept. | 55.3 | 558 | 87 |
| All third <i>Alla tredjegrad</i> | 14 July | | 9 Sept. | 57.5 | 558 | 87 |
| Linear <i>Linjära</i> | | | | | | |
| Males <i>Hanar</i> | 9 July | | 6 Sept. | 59.4 | 128 | 88 |
| Females <i>Honor</i> | 17 July | | 2 Sept. | 46.6 | 121 | 78 |
| Cold years <i>Kalla år</i> | 14 July | | 4 Sept. | 52.1 | 62 | 83 |
| Warm years <i>Varma år</i> | 13 July | | 3 Sept. | 52.0 | 49 | 85 |
| Primaries only <i>Enbart handpennor</i> | | | | | | |
| Linear <i>Linjär</i> | 9 July | | 1 Sept. | 52.7 | 558 | 85 |
| Second <i>Andragrad</i> | 17 July | | 27 Aug. | 51.0 | 558 | 86 |
| Third <i>Tredjegrad</i> | 13 July | | 8 Sept. | 57.0 | 558 | 87 |
| Yellow Wagtail Gulärta | | | | | | |
| Wing (primaries and secondaries, linear) <i>Vinge (hand- och armpennor, linjär)</i> | | | | | | |
| All <i>Alla</i> | 7 July | | 11 Aug. | 35.1 | 78 | 81 |
| Males <i>Hanar</i> | 7 July | | 11 Aug. | 34.7 | 35 | 74 |
| Females <i>Honor</i> | 8 July | | 13 Aug. | 35.5 | 24 | 82 |
| Primaries only <i>Enbart handpennor</i> | | | | | | |
| Linear <i>Linjär</i> | 5 July | | 6 Aug. | 30.6 | 78 | 81 |
| Second <i>Andragrad</i> | 7 July | | 8 Aug. | 31.8 | 78 | 81 |
| Third <i>Tredjegrad</i> | 7 July | | 10 Aug. | 33.3 | 78 | 82 |

material is separated into males and females, and for the White Wagtail also into the cold and the warm breeding seasons.

The mean duration of the wing moult according to the linear regression is 55 days in the White Wagtail and only 35 days in the Yellow Wagtail. According to the same regression, the primary moult lasts 95% of the time of the wing moult in the White Wagtail and 87% of that time in the Yellow Wagtail. Similar figures are obtained for second and third degree regressions (Table 1).

In the White Wagtail, the wing moult of the female is faster than that of the male. It takes only 46 days for the females compared to 59 days for the males according to the linear regressions. The Yellow Wagtail data set is small but the difference between sexes is obviously much smaller. Temperature did

not have any influence on the start or speed of the moult of the White Wagtail in this study.

There were 30 White Wagtails retrapped after 1 to 55 days. The wing moult duration calculated from the retraps gives a figure of 65 days. There were only 3 Yellow Wagtails retrapped.

Relationship between wing feather tracts

Fig. 2 shows the moult stage of the secondaries, tertials and tail in relation to the primaries. The sequences are about the same in both species. The moult of the tertials and tail starts in stage 0-3 new primaries, and the moult of the secondaries starts in stage 3-5. The moult of the tertials is finished in stage 5-7 primaries, and that of the tail in stage 8-9 primaries. The secondaries are in stage 5-6 when all

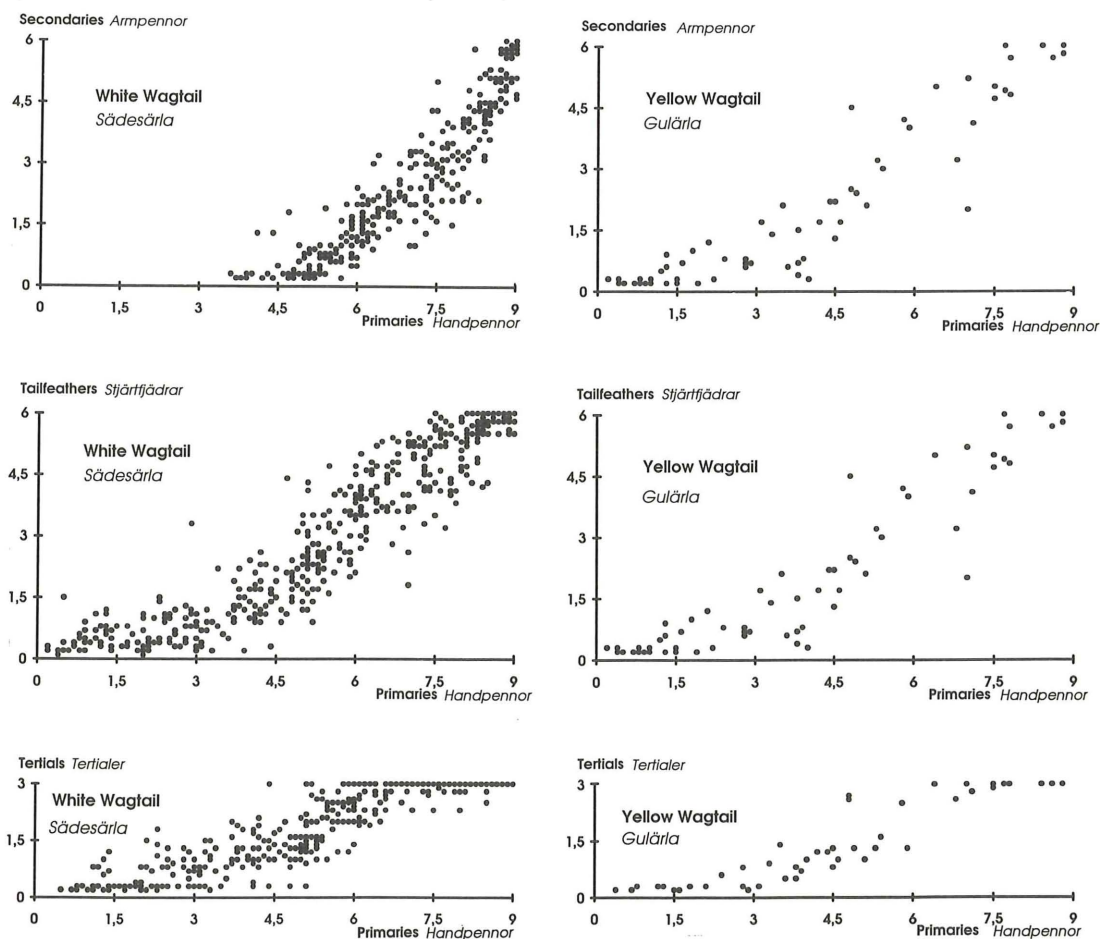


Figure 2. Moulting stage for secondaries, tertials and tail in relation to the primaries (new feathers summarized in tenths) for White Wagtail and Yellow Wagtail.

Ruggningsstadium för armpennor, tertialer och stjärt i förhållande till handpennor (nya pennor summerade i tiondelar) för sädesärta och gulärta.

primaries are full-grown. The moult of secondaries is speeded up after the tertials and tail are fully grown.

Available number of usable feathers during moult

The number of useable feathers is presented in Table 2. In both species a mean of about 12.4 (83%) of the 15 wing feathers (primaries and secondaries) are available. The lowest number is 10.8 (72%) for the Yellow Wagtail and 11.7 (78%) for the White Wagtail in the stage 9-10 new wing feathers. If also the tertials and the tail are added, a mean of 15.7-19.2 of

the nominal 24 feathers remains during the moult of the two species. The figures indicate a somewhat more reduced number of feathers in the Yellow Wagtail compared to the White Wagtail. The number of feathers in simultaneous moult is also a bit higher in the Yellow Wagtail than in the White Wagtail.

Sequence of moult

The moult of primaries starts with the innermost and ends with the outermost feather. The moult of the secondaries starts with the outermost and ends with the innermost. The tertials are shed as shown in

Table 2. Mean number of usable (at least half-grown) wing feathers and mean number of feathers in moult at the same time in the White Wagtail and Yellow Wagtail. P+S=primaries and secondaries, All=P+S+ tertials + rectrices, N=number.

Medeltal användbara (minst halv vuxna) vingpennor och medeltal pennor i ruggning på samma gång hos sädesärta och gulärta. P+S=hand- och armpennor, ALL=P+S+ tertialer + stjärtpennor, N=antal.

| | Usable <i>Användbara</i> | | | | In moult <i>I ruggning</i> | | | |
|---|--------------------------|------------------------|----------------------|------------------------|----------------------------|-------------------------|----------------------|-------------------------|
| | P + S | | All | | P + S | | All | |
| | mean <i>medel</i> | lowest <i>lägst</i> | mean <i>medel</i> | lowest <i>lägst</i> | mean <i>medel</i> | highest <i>högst</i> | mean <i>medel</i> | highest <i>högst</i> |
| White Wagtail <i>Sädesärta</i> stand. dev. N=545 | 12.5 1.0 | 11.7 0.7 | 19.2 2.4 | 17.3 1.6 | 2.6 1.1 | 3.8 1.0 | 3.9 1.4 | 5.2 1.2 |
| Yellow Wagtail <i>Gulärta</i> stand. dev. N=78 | 12.3 1.1 | 10.8 0.4 | 18.6 2.5 | 15.7 1.5 | 3.2 1.4 | 4.5 0.9 | 4.0 1.6 | 6.0 1.0 |

Table 3. The tertial to be shed first is normally number 8, and then the other two (7+9) are shed at about the same time in both species.

In Table 4 the moult pattern of the tail is shown. The tail feathers were normally shed symmetrically. The sequence was thus the same in each half of the tail. If two or three feathers were estimated to be shed at the same time, 0.5 or 0.33 was added to the order percentage in the table. The two species have the same general shedding pattern. The central pair of tail feathers is shed first followed by the outer pair (6) or pair number 2, almost at the same time (Table 4). It varies from individual to individual which pair of feathers should be dropped second. After that pair 4 and 5 or 5 and 4 are shed almost at the same time. Number 3 is the last pair to be shed.

Discussion

Evaluation models and quality of data sets

Moult evaluation is normally performed by regression techniques or by fitting a (straight) line to a plotted sample of observations. To obtain a good

estimation, the observations must be well distributed over the moult period. This could be difficult to achieve and therefore other evaluation methods have been suggested. Underhill & Zucchini (1988) presented a mathematical model based on the feather mass of each primary and Bensch & Grahn (1993) suggested a method based on the assumption that birds moulting with different speed have a corresponding variation in raggedness (amount of growing feathers).

The method of Underhill & Zucchini (1988) requires that the catching efficiency is not affected by the moult. This requirement is not fulfilled when using mist nets (Haukioja 1971a) as we do at Kvismaren. The method of Bensch & Grahn (1993) is yet only tested on Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* in a subalpine area and needs calibration by many retraps. Therefore the regression technique is today the only easily available and realistic evaluation alternative for the moult of wagtails at Kvismaren.

When, as in this study, the aim is to estimate the mean moult duration for individual birds, a regression of time (date) on wing (Model 1) is appropriate.

Table 3. Moulting pattern of the tertials and the percentage of White Wagtails (N=216) and Yellow Wagtails (N=38) shedding the feathers in different orders.

Ruggningsmönster för tertialer samt den andel sädesärlor (N=216) och gulärlor (N=38) som tappar pennorna i olika ordning.

| Tertial no. <i>Tertial nr</i> | First shed <i>Först tappad</i> | | | | | Last shed <i>Sist tappad</i> | | | | | |
|---|--------------------------------|----|---|-----|-----|------------------------------|---|----|-----|-----|-----|
| | 7 | 8 | 9 | 7+8 | 8+9 | 7 | 8 | 9 | 7+8 | 7+9 | 8+9 |
| White Wagtail, % <i>Sädesärta, %</i> | 3 | 77 | 3 | 5 | 12 | 16 | 1 | 36 | 2 | 42 | 2 |
| Yellow Wagtail, % <i>Gulärta, %</i> | 11 | 82 | 3 | – | 5 | 16 | – | 18 | – | 63 | 3 |

Table 4. Moulting pattern for the tail. 1(90) and 6(50) means that feather number 1 is dropped first on 90% of the birds and feather 6 is dropped second on 50% of the birds etc. White wagtail: N=340, Yellow Wagtail: N=53.

Ruggningsmönster för stjärt. 1(90) och 6(50) betyder att penna nummer 1 fälls först hos 90% av fåglarna och penna 6 fälls därefter hos 50% av fåglarna etc. Sädesärta: N=340, Gulärta: N=53.

| | Shedding order <i>Fällningsordning</i> | | | | | |
|---|--|-------|-------|-------|-------|-------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
| Most common order <i>Vanligaste ordning</i> | | | | | | |
| White Wagtail <i>Sädesärta</i> | 1(90) | 6(50) | 2(50) | 4(51) | 5(41) | 3(81) |
| Yellow Wagtail <i>Gulärta</i> | 1(90) | 2(49) | 6(49) | 4(80) | 5(55) | 3(75) |
| Second most common order <i>Näst vanligaste ordning</i> | | | | | | |
| White Wagtail <i>Sädesärta</i> | 1(90) | 2(40) | 6(38) | 5(43) | 4(40) | 3(81) |
| Yellow Wagtail <i>Gulärta</i> | 1(90) | 6(37) | 2(32) | 4(80) | 5(55) | 3(75) |

In older literature results based on regressions are often presented with wing (or primary) score as dependent and time as independent variable. In that case the result will estimate the mean moult period for a population (Model 2). Obviously the latter model will generate a longer time value than the former (cf. Kasperek 1980, Ginn & Melville 1983).

Many authors have not been aware of this important difference as their calculations have generated reasonable results. Lack of material at the start and end of the moult will give a too short estimate of the period. Such lack of data occurs especially in nationwide materials, e.g. the "1970 moult enquiry in Finland" (Haukioja 1971b) and the "BTO Moult Enquiry" (discussed by Ginn & Melville 1983, p. 31). The specific problem is that the inadequate model and an incomplete data set tend to compensate each other to an unknown degree, still producing reasonable estimates. Nationwide data also suffer from the inclusion of different populations with possibly different moult timings. At localities where continual ringing is performed over the whole moult period, such as at Kvismaren, these problems are less prominent.

The White Wagtail material from Kvismaren is rather big but the Yellow Wagtail material is small. The representation over the normal moult period is fairly good for White Wagtail but no Yellow Wagtails were caught after 12 August. Very few Yellow Wagtails with almost completed moult have been caught at all (one with 14.7 new wing feathers on 9 August and one with 14.1 new wing feathers on 12 August). It is obvious that the Yellow Wagtails migrated southwards as soon as, or even before, they had finished their moult in mid August. This

conclusion is supported by migration figures from Ottenby at southern Öland and Falsterbo in SW Scania (Edelstam 1972, Ulfstrand et al. 1974). The migration starts before the middle of August at both localities.

Moult period and moult pattern

A first degree or linear model on primaries, or a straight line "fitted by eye" (Ginn & Melville 1983), is simple but not correct in theory since the rate of change of the primary moult score is slower at the start and particularly at the end of the moult, thus underestimating the duration of the moult. The slower growth of the primaries towards the end of the moult depends on the fact that the moult of tertials, tail and secondaries also is in progress at this stage. If only the primaries are used a second degree model may give a better fit, particularly towards the end of the moult period, and hence a better estimate of the end date of the moult period. In order to obtain better estimates of both the start and end of moult, a third degree function is the theoretically best one among the simple polynomials.

In Table 1 the results calculated by using the three different regression functions are presented. When the moult score of the wing (both primaries and secondaries) was used the estimates of starting and ending dates, and hence moult duration, were almost identical. Using only primaries, however, produced rather different estimates. For the primaries, it was only the third degree regression that gave almost the same date estimates as the whole wing. Consequently, for the wagtails, the best regression estimation of the wing moult duration is obtained using both primaries

and secondaries on time. A first degree (linear) model is in that case sufficient, which I have shown to be valid also for other passerines (Sondell 1977, Sondell & Schildt 1985).

It can be seen from Table 1 that although the date estimates by the three functions were rather different if only primary scores were used, the correlation coefficients were very similar. In fact, it is difficult to judge only from them which function that gives the best fit. This is because it is only for those points in the scattergram that represent the beginning and end of the moult that the different functions give different results, whereas for the vast majority of points representing the middle section of moult scores, the three functions give about the same fit. This sensitivity of different models when using only primaries is a further argument for always using the whole wing when estimating wing moult duration and timing.

The linear regression method gives a shorter wing moult duration (55 days) than the retraps (65 days) for the White Wagtail at Kvismaren. Such a result was not unexpected and accords with results from other species (Sondell 1977, 1987, Sondell & Schildt 1985). A combination of different factors is the probable explanation. The probability of retrapping a bird in slow moult compared to one in fast moult is of course greater. Furthermore, the regression function may somewhat underestimate the period since continuous ringing only lasts from about 25 June to 20 September. Catching and handling the birds may also delay the moult to some extent (Newton 1967 and own unpublished results) but this has not been the case for the White Wagtails at Kvismaren as no difference in moult speed was found between retraps after 1-5 (n=9) compared to 5-55 days (n=21).

In the White Wagtail males spend 27% more time in moult than females. The Yellow Wagtail data are not sufficient for such an analysis but the high speed of moult makes it unlikely that there will be any greater difference between the sexes. The mean starting date for the males of the White Wagtails is significantly (t-test, N=249, $p < 0.001$) earlier than that for the females. An analysis of the moult of the Reed Bunting *Emberiza schoeniclus* and Willow Warbler at Kvismaren (Sondell 1993) showed that the female also in these species starts later than the male and has a faster moult. The same result has been obtained earlier for the Chaffinch *Fringilla coelebs* (Sondell & Schildt 1985). It is believed that in general more males than females remain unmated in a population. That could contribute to a longer moult time as such males are free to start the moult earlier

than the females of which most are occupied by breeding activities.

The Reed Bunting and Willow Warbler also start the moult significantly earlier in years with a warmer breeding and moult period but no such effect could be found for the White Wagtail. The first two species have only one clutch while the White Wagtail often has two clutches. In a year with a warm and early breeding period, the latter probably spends more time on breeding (see also below).

Both the White Wagtail and the Yellow Wagtail shed the different types of feathers very regularly and in the same sequence. The most significant difference between the species is the speed of the moult (Fig. 2, Table 2-4). The Yellow Wagtail finishes the moult after 35-40 days (the duration is probably a bit underestimated by the regression function) and the White Wagtail finishes it after 55-65 days. Thus the White Wagtail in general uses as much as 60% more time for the moult (Fig. 1).

In southern Scania the Yellow Wagtail starts its wing moult at the end of July (Lundwall & Persson 1984) and moults with about the same speed as at Kvismaren. The moult is finished at the beginning of September. The moult is about equally rapid in both areas of Sweden but is carried out three weeks later in Scania. In Finland the Yellow Wagtail moults its primaries in 40 days according to Lehikoinen & Niemelä (1977). The result is obviously based on Model 1 (time on wing) but no original data were presented. In Britain the Yellow Wagtail arrives in the end of April (Witherby et al. 1952), which is 10-15 days earlier than in central Sweden. The mean starting date for primary moult is 19 July and the finishing date is 31 August. The duration is 43-45 days (Hereward 1979, Model 1). The B.T.O. data suggest 45 days (Ginn & Melville 1983, fitted by eye).

The Yellow Wagtail generally rears two broods in England (Witherby et al. 1952) and possibly also in Scania (Lundwall & Persson 1984). In northwestern Europe there is obviously a variation in the start and duration of the moult for different populations of Yellow Wagtails. The species obviously adapts the breeding and moult periods to local conditions e.g. to temperature, daylength and food.

The large BTO material on primary moult of Pied Wagtails *Motacilla a. yarrelli* suggests a duration of 55 days, with no difference between sexes (Ginn & Melville 1983, fitted by eye). Unfortunately the main set of observations are hidden behind a grey area in their scattergrams. Therefore it is impossible to judge if their "fitting by eye" looks reasonable or

not. In Holland the primary moult of White Wagtails lasts for 68 days according to retraps (Jukema & Ripema 1984). For White Wagtails in Scotland, Galbraith (1977) concluded a primary moult period of 73 days (quoted without comments on the type of model by Ginn & Melville 1983), but using Model 2 (wing on time). Judged from his scattergram, the primary moult duration was about the same as in the B.T.O. data (55 days). In Finland, Haukioja (1971a) found a primary moult duration of 45-50 days based on an incomplete material and a Model 2 calculation.

It is very difficult to compare the Kvismaren White Wagtail moult duration to data from other parts of Europe because of the uncertainties in the older materials. There is obviously a need for a reevaluation of all older works in this field. In the future, original observations ought to be published without hiding zones. Probably the White/Pied Wagtail has about the same wing moult duration of 55-65 days in different areas in northwestern Europe as it has at Kvismaren. The figures from Holland indicate this.

Moult strategies in relation to annual cycle

The White Wagtail arrives in central Sweden in the middle of April and departs in the middle of September. The Yellow Wagtail arrives in the beginning of May and departs in the middle of August. The White Wagtail stays in Sweden for about 150 days but the Yellow Wagtail only for about 100 days. The White Wagtail winters in the east Mediterranean and the Yellow Wagtail in the savannah part of West Africa (SOF 1990). The stay on the breeding grounds at Kvismaren is occupied by the activities presented in Table 5. The Yellow Wagtail rears only one brood with time only for a replacement clutch if the first one is lost. The White Wagtail rears two broods or at least has time enough for a second one, though if it loses the first clutch there will probably be only a single brood that year.

Why is it necessary for the Yellow Wagtail to be in a hurry, compared to the White Wagtail, to leave the breeding grounds in early autumn? The migration route of the Yellow Wagtail is much longer and involves a passage of the Sahara. To be able to keep its time-table for the rest of the winter, the Yellow Wagtail probably has to leave in the middle of August. Perhaps the feeding conditions deteriorate in the Mediterranean area after the second half of September (when they pass Gibraltar; Finlayson 1992) so that they would not be able to build up sufficient fat deposits for the passage of the Sahara

Table 5. Estimates of time (days) for different annual activities of White Wagtails and Yellow Wagtails during their stay at Kvismaren, Central Sweden.

Uppskattad tidsfördelning (dagar) på olika årliga aktiviteter för sädesärta och gulärta vid Kvismaren i mellersta Sverige.

| Activity Aktivitet | White Sädesärta | Yellow Gulärta |
|---|--------------------|-------------------|
| Mating, nest building etc. <i>Parning, bobyggnad etc.</i> | 20 | 15 |
| Breeding inc. replacement and second clutch <i>Häckning inkl. omläggningar och andrakullar</i> | 60-65 | 45-50 |
| Moult <i>Ruggning</i> | 55-65 | 35-40 |
| Days left before departure <i>Dagar över före höstflyttning</i> | 5-10 | 0 |
| Total <i>Totalt</i> | 150 | 100 |

later on. The explanation for the early departure could of course also be deteriorating food resources in Sweden or an adaptation to an optimal arrival time in the wintering quarters south of the Sahara. Whatever the cause, the Yellow Wagtail has the strategy to speed up its moult as much as possible like many other passerines wintering in the tropics (Hasselquist et al. 1988) and to start migration before the last wing feathers are fullgrown.

A very similar difference in moult and migration strategies is found between the Ortolan Bunting *Emberiza hortulana* and the Yellowhammer *E. citrinella*, two species of the same genus breeding at Kvismaren. The Ortolan migrates to tropical Africa in August like the Yellow Wagtail, and the Yellowhammer winters in northern Europe. The moult of the Yellowhammer takes about 75 days (Sondell 1989). There are only a few Ortolans examined at Kvismaren, but the only two from August both had suspended their moult of secondaries, one after 2 and the other after 4 new feathers! Suspended moult of secondaries was also reported by Svensson (1984). Thus, suspended moult until later in the year may be a general strategy in the Ortolan and is another solution when the time for moult is limited or an early departure is favourable for some other reason.

Contribution No. 76 from Kvismare Bird Observatory.

References

- Bensch, S. & Grahn, M. 1993. A new method for estimating individual speed of moult. *Condor* 95:305-315.
- Edelstam, C. 1972. The visible migration of birds at Ottenby, Sweden. *Vår Fågelvärld*, suppl. 7.
- Finlayson, C. 1992. *Birds of the Strait of Gibraltar*. Poyser, London.
- Galbraith, H. 1977. The Post-nuptial Moulting of a Migratory Population of Pied Wagtails. *Ringning & Migration* 1:184-186.
- Ginn, H. B. & Melville, D. S. 1983. *Moult in Birds*. BTO Guide 19. Tring.
- Hasselquist, D., Hedenström, A., Lindström, Å. & Bensch, S. 1988. The seasonally divided flight feather moult of the Barred Warbler *Sylvia nisoria* – a new moult pattern for European passerines. *Ornis Scand.* 19:280-286.
- Haukioja, E. 1971a. Flightlessness in moulting passerines in Northern Europe. *Ornis Fennica* 48:101-116.
- Haukioja, E. 1971b. Processing moult card data with reference to the Chaffinch *Fringilla coelebs*. *Ornis Fennica* 48:25-32.
- Hereward, A. 1979. The Autumn Moulting of the Yellow Wagtail. *Ringning & Migration* 2:113-117.
- Jukema, J. & Ripema, U. 1984. Leeftijdssamenstelling en rui van in kassen overnachtende Witte Kwikstaarten *Motacilla alba*. *Limosa* 57:91-96.
- Kasperek, M. 1980. Jahreszeitliche Aspekte der Mauser der Rohrammer. *Ökologie der Vögel* 2:1-36.
- Lehikoinen, E. & Niemelä, P. 1977. (Moult study on passerines.) *Lintumies* 2:33-44.
- Lundwall, U. & Persson, C. 1984. Ruggningsförloppet hos individ och population av törnsångare, lövsångare och gulärta i Skåne. *Fågelstudier* 2:52-58.
- Newton, I. 1967. Feather growth and moult in some captive finches. *Bird Study* 2:2-24.
- SOF. 1990. *Sveriges fåglar*. 2:a uppl., Stockholm.
- Sondell, J. 1977. Sävsparvens *Emberiza schoeniclus* ruggning i Kvismaren. *Vår Fågelvärld* 36:174-184.
- Sondell, J. 1987. Fyra trastarters ruggning i Kvismaren. *Vår Fågelvärld* 46:54-63.
- Sondell, J. 1989. Vädrets inverkan på fåglarnas häckning 1988. *Fåglar i Kvismaren* 4(2):24-27.
- Sondell, J. 1993. Vädrets inverkan på ruggningen hos lövsångare och sävsparv. *Fåglar i Kvismaren* 8(2):18-23.
- Sondell, J. & Schildt, E.-B. 1985. Bofinkens ruggning i Kvismaren. I *Verksamheten vid Kvismare fågelstation 1984*, pp. 2-8.
- Svensson, L. 1984. *Identification Guide to European Passerines*. Third Edition, Stockholm.
- Ulfstrand, S., Roos, G., Alerstam, T. & Österdahl, L. 1984. Visible bird migration at Falsterbo, Sweden. *Vår Fågelvärld*, suppl. 8.
- Underhill, L. G. & Zucchini, W. 1988. A model for avian primary moult. *Ibis* 130:358-372.
- Witherby, H. F. (ed.) 1952. *The Handbook of British Birds*. Vol. 1. Seventh Impression. London.

Sammanfattning

Ruggningsstrategier hos sädesärta och gulärta i mellersta Sverige

Metod och resultat

I Kvismaren har ruggningsstudier pågått i 20 år. Ungefär 5 000 registreringar av adulta fåglars ruggning har utförts och många intressanta frågor kan belysas med detta material. Man kan, som redovisas här, jämföra två närbesläktade fåglars ruggningsstrategier. Totalt har under åren 1973-1992 558 sädesärter och 78 gulärter i aktiv vingruggning undersökts. Metoden vid registrering och bearbetning har beskrivits tidigare (Sondell 1977).

Vid regressionsberäkningarna har tid (datum) använts som beroende (Y) och vingens ruggningsstadium som oberoende variabel. På så sätt kan ruggningsperioden beräknas som ett medeltal för individerna (modell 1). Kastas variablerna om får man istället ett värde för hur länge ruggningen pågår inom populationen (modell 2).

I Tabell 1 redovisas en jämförelse mellan olika regressionsmodeller (första, andra och tredje gradens ekvationer) och vidare jämförs resultaten när man använder antingen enbart handpennorna eller hela vingen.

I Tabell 1 redovisas materialet också uppdelat på vissa urvalskriterier. Enligt den linjära regressionsberäkningen ruggar sädesärlorna på 55 och gulärlorna på 35 dagar. Återfångsterna av sädesärter ger hela 65 dagars ruggningsperiod. Hanar av sädesärta ruggar på 59 och honor på 46 dagar (Tabell 1). Ingen skillnad i ruggningshastighet erhöles vid uppdelning på varma och kalla säsonger.

Ruggningens förlopp för de två arterna är mycket lika. I stadiet 1-2 bytta handpennor börjar ruggningen av tertialer och stjärten och i stadiet 4-5 handpennor börjar armpennorna bytas. Tertialerna är färdigruggade efter 5-7 handpennor, stjärten efter 8-9 och armpennorna är i stadium 5-6 när handpennorna är klara. Under ruggningen kan i genomsnitt 83% av vingpennornas yta användas (Tabell 2). Som lägst i stadiet 9-10 bytta vingpennor finns 72% tillgängliga för gulärten och 78% för sädesärlan. I genomsnitt ruggar sädesärlan 2,6 och gulärten 3,2 vingpennor samtidigt.

Handpennorna faller i normal ordning med den innersta handpennan först och den innersta armpennan sist. Av tertialerna faller den mellersta vanligen först och de två andra ungefär samtidigt därefter (Tabell 3). Av stjärtfjädrarna faller det mellersta (1) paret först, följt av de yttersta (6) eller det näst mellersta (2). Sist faller par nr 3 (Tabell 4).

Diskussion

Huvudsyftet med utvärderingen har varit att beräkna ruggningstiden i medeltal för individer (modell 1). I äldre litteratur presenteras ofta resultat baserade på regressionser med vingens ruggningsstadium som beroende variabel (modell 2). Då erhålls ruggningsperiodens längd för populationen. Dessa resultat har ändå ofta varit rimliga beroende på att materialet också varit ofullständigt. Dessa två fel har sedan tagit ut varandra i okänd grad. Särskilt landsomfattande insamlingar av ruggdata från ringmärkare, som t.ex. i Finland och England, blir lätt lidande av att det fattas data under delar av ruggningsperioden. På lokaler där ringmärkning bedrivs dagligen under hela ruggningsperioden finns större förutsättningar att insamla ett fullständigt material.

Materialet från Kvismaren är tillräckligt stort för sädesärlna men ganska litet för gulärlna för att belysa ruggningsförloppet. Representationen över ruggningsperioden är relativt god, men för gulärlna finns inga fåglar fångade senare än 12 augusti och ingen med mer än 14,7 vingpennor bytta. Tydligt sträcker gulärlna söderut innan den ruggat helt färdigt. Detta bekräftas av uppgifter om sträckperioder från Ottenby och Falsterbo.

Jämförelsen i Tabell 1 visar att de olika regressionsmodellerna ger olika resultat om man använder enbart handpennorna för att beskriva vingruggningen. Om man däremot använder hela vingen spelar regressionsmodellen ingen roll och man kan då använda den enkla linjära anpassningen.

Regressionsmetoden ger kortare ruggningsperiod än återfångsterna för sädesärlna. Detta kan ha flera skäl. Dels är det större möjlighet att återfånga långsamt ruggande individer. Ringmärkningen bedrivs också mindre intensivt före 25 juni och efter 20 september. Representationen är alltså lite sämre i början och slutet av ruggningsperioden.

Hanan av sädesärlna utnyttjar i genomsnitt 27% längre tid än honan för ruggningen. I materialet ingår troligen en del icke parade hanar som startar tidigt och sedan inte har så bråttom. Liknande skillnader mellan könen har tidigare noterats bl.a. för sävsparv, lövsångare och bofink. De två förstnämnda arterna har också startat tidigare varma vårar med tidig häckningsstart. En sådan anpassning har inte kunnat konstateras hos sädesärlna, möjligen därför att arten lägger två kullar.

Båda ärlearternas ruggning är mycket regelbunden och förloppen är mycket lika. Den största skillnaden är ruggningsperiodens längd, 35-40 dagar för

gulärlna och 55-65 dagar för sädesärlna. Den senare arten behöver alltså 60% längre tid för sin ruggning.

I södra Skåne börjar gulärlna sin vingruggning först i slutet av juli och ruggar sedan lika fort som i Kvismaren. I Finland tar handpennruggningen 40 dagar och börjar ungefär vid samma tid som i Kvismaren. I England ruggas handpennorna på ca 45 dagar och ruggningen börjar omkring 19 juli. I England och möjligen i Skåne har gulärlna två kullar. Tydligt har olika populationer av gulärlna i Nordvästeuropa anpassat häckningsperioden till lokala förutsättningar när det gäller t.ex. temperatur, daglängd och föda.

Utifrån ett stort material av engelsk sädesärlna (Ginn & Melville 1983) bedöms handpennruggningen ta ca 55 dagar, ingen skillnad kan spåras mellan könen. Det mesta av originalmaterialet är i redovisningen dolt av en gråzon så det är omöjligt att avgöra hur det är fördelat. Övriga europeiska uppgifter har varierande kvalitet. Många härleds som nämnts ovan enligt modell 2. Tyvärr blandar Ginn & Melville uppgifter enligt olika modeller utan att det framgår vilket som är vad.

Troligen varierar sädesärlnans ruggningstid inte så mycket i Nordvästeuropa. Det mesta talar för en vingruggning på 55-65 dagar som i denna undersökning.

Gulärlna stannar i Sverige ca 100 dagar och sädesärlna 150 dagar (Tabell 5). Gulärlna hinner bara med en kull i Kvismaren medan sädesärlna har tid för två. Varför har gulärlna så bråttom? Gulärlna flyttar till savannområdet i Västafrika och har alltså både en längre och besvärligare sträckväg än sädesärlna, som bara ska till östra Medelhavsområdet. Troligen är det så att gulärlna för att hålla sin tidtabell behöver komma iväg från mellersta Sverige i mitten av augusti. Gulärlnans strategi är därför att rugga så snabbt som möjligt och påbörja flyttningen innan de sista nya fjädrarna är helt utväxta, medan sädesärlna inte gör sig någon större brådska.

Vid Kvismaren häckar också gulspärv och ortolansparv. Gulspärven övervintrar i Nordeuropa medan ortolanan likt gulärlna flyttar till tropiska Afrika. Gulspärven ruggar på ca 75 dagar. Av ortolanan är bara några få ruggningsundersökta. De två som fångats i augusti hade båda avbrutit ruggningen efter 2 respektive 4 bytta armpennor! Detta antyder att ortolanan inte byter alla fjädrar i Kvismaren utan sparar några till senare under året, ett annat sätt alltså att snabbt bli klar inför flyttningen.

Meddelande nr 76 från Kvismare fågelstation.

Age dependent variation in wing length of Bearded Tits *Panurus biarmicus*

BO NIELSEN

Abstract

I have studied the increase of wing length among Bearded Tits from their juvenile plumage to their autumn plumage. The increase is large, 8.5% for males and 7.3% for females. During 1992 I obtained data on several other feather measurements of these two plumages in order to find the ecological background of the increase in wing length. From juvenile plumage to autumn plumage tail length increased with 14-16%. There were also an increase in feather mass. The average mass of the innermost primary was 3.32 mg in juveniles and 4.10 mg in their autumn plumage. Indices of wing pointedness and aspect ratio

show that adults grow a more pointed wing than juveniles. Different hypotheses to explain the age related increase in wing length are discussed. I argue that the shorter wings in juveniles is an evolutionary adaptation. The reason should be to bring down the time until fledging in order to reduce the risk of predation. I could find no data in favour of the alternative hypothesis, that starvation of nestlings reduces the growth rate of feathers. Moreover there might also be different wing length optima for juvenile and adult birds.

Bo Nielsen, Lindrothsgatan 28, S-703 67 Örebro, Sweden

Received 4 May 1993, Accepted 9 August 1993, Edited by A. Hedenström

Introduction

A common feature among passerines is that their wing length increases with age, especially after their first moult. There might be two proximate reasons for this phenomenon. The shorter wing length in juveniles compared to adults can depend either on a selection against short winged individuals, i.e. short winged individuals die in a higher degree than long winged ones and there is no actual increase of wing length, or on an actual increase of wing length for the individual birds during their moult (Nilsson 1992).

If the second reason is valid, that the individual birds have a shorter wing in their juvenile plumage and increases it during the moult, then there can be different reasons to that. One reason can be that the access of food during the nestling time in many cases is so low that the wing feathers cannot grow out to their full length, i.e. there is a nutritional constraint which forces the individual to develop a shorter wing with a sub-optimal flying capacity (Slagsvold 1983). Another explanation can be that the individual,

by allocating more energy to general development rather than to flight feather growth, may shorten the fledging time which could reduce the risk of predation (Nilsson 1992). The flight-feathers, i.e. primaries, secondaries and tail-feathers, are the last feathers to be fully developed in a young bird and a shorter wing length makes it possible for a juvenile bird to minimize the time to fledging. Yet another explanation can be an adaptation to different wing length optima for juvenile and adult birds. A short rounded wing increases the manoeuvrability while a longer more pointed wing makes the bird more efficient for flights over longer distances, for example during migration (Alatalo et al. 1984).

Juvenile as well as adult Bearded Tits *Panurus biarmicus* undergo a complete moult during the summer (Svensson 1992). The young birds then show a pronounced increase in wing length. Therefore, it is a suitable species to analyse the ecological variables that may contribute to the gene-

ral pattern of wing length increases observed in passerines.

Methods

This study of the Bearded Tit during its moult from juvenile plumage (age 1Y) to autumn plumage (age 1Y+) was carried out at Lake Kvismaren, a shallow reed marsh 15 km SSE Örebro, South Central Sweden. At Lake Kvismaren a daily ringing programme is run from the end of June to the end of September. The ringing is alternated between three different sites. The majority of the Bearded Tits has been captured in pure stands of reed at Källviken. Besides the daily ringing routine, occasional trapping of Bearded Tits have been carried out during May and June in connection with studies of breeding biology of other species of birds in the Kvismare area.

This study covers the following set of data. The wing length has been measured in all Bearded Tits ringed at Lake Kvismaren between 1985 and 1992, including recaptures made after completed moult (n=1021). The increase of wing length of specific individuals ringed as juveniles (age 1Y) before the start of their moult and recaptured after completed moult (age 1Y+) has been compared (n=45). In four cases the same individual was recaptured more than once and in these cases I used the average value of the measurements. At Lake Kvismaren the wing length is measured by the maximum method (Svensson 1984) to the nearest millimeter. Other measurements are also made according to Svensson (1984).

During 1992 we have also collected data on tail length (n=287), complete wing formula (n=120) and wing area (n=111). From the wing formula I have calculated an index of wing pointedness (Hedenström 1989). First, the length of the longest primary was set to zero. Then I measured the distance from the tip of each primary to the tip of the longest primary (see Svensson 1984). The primaries were then counted with ascendent numbering. The index of wing pointedness (WPI) is then $WPI = (\sum P - \sum D) / W * 100$ (Hedenström 1989). P is the distance from the tip of each proximal primary to the tip of the longest primary up to and including the eighth primary, D is the same distance for the distal primaries out to and including the second primary and W is wing length. From the estimated wing area I have calculated an aspect ratio (Pennycuick 1989) which is the wing span squared divided by wing area. Differently from Pennycuick, I have used the span of one wing

squared divided with the area of one wing, multiplied with 2. Furthermore I have used mm and mm² instead of m and m². These methods both give values which describe the form of the wing. A higher value refers to a more pointed wing. In order to study the quality of the feathers and to measure the rate of growth in the flight feathers the innermost primary was collected from some individuals (n=29). The quality of the feathers has been estimated by weighing them to the nearest 0.01 mg. The feathers were dried in room temperature during one month. Thereafter they were kept in sealed test-tubes. The rate of growth was calculated by measuring the average width of the 5 growth-bars which were observed above and the 5 growth-bars observed below 2/3 of the feather length from the base. In some cases it was difficult to observe 10 growth-bars. In these cases 9 or 8 growth-bars have been used. A growing feather gets its growth-bars through

Table 1. Mean wing-length and tail-length for different ages and sexes of Bearded Tits captured at Lake Kvismaren between 1985 and 1992. The ages is given according to (Svensson 1992). 1Y is a bird in juvenile plumage and 1Y+ is a bird in autumn plumage.

Medelvinglängd och medelstjärtlängd hos skäggesar fångade i Kvismaren mellan 1985 och 1992, uppdelat på olika kön och åldrar. Åldrarna ges enligt (Svensson 1992). 1Y är en fågel i juvenil dräkt, 1Y+ är en fågel i höstdräkt.

| | Mean <i>Medel</i> | SD <i>SD</i> | Number <i>Antal</i> |
|--------------------------------|----------------------|-----------------|------------------------|
| <i>Wing length Vinglängd</i> | | | |
| Males (age 1Y) | 58.01 | 1.37 | 254 |
| <i>Hanar (ålder 1Y)</i> | | | |
| Males (age 1Y+) | 62.96 | 1.31 | 252 |
| <i>Hanar (ålder 1Y+)</i> | | | |
| Females (age 1Y) | 57.05 | 1.36 | 256 |
| <i>Honor (ålder 1Y)</i> | | | |
| Females (age 1Y+) | 61.21 | 1.39 | 259 |
| <i>Honor (ålder 1Y+)</i> | | | |
| <i>Tail length Stjärtlängd</i> | | | |
| Males (age 1Y) | 71.17 | 3.49 | 104 |
| <i>Hanar (ålder 1Y)</i> | | | |
| Males (age 1Y+) | 82.71 | 2.66 | 45 |
| <i>Hanar (ålder 1Y+)</i> | | | |
| Females (age 1Y) | 67.08 | 3.44 | 95 |
| <i>Honor (ålder 1Y)</i> | | | |
| Females (age 1Y+) | 76.58 | 2.40 | 43 |
| <i>Honor (ålder 1Y+)</i> | | | |

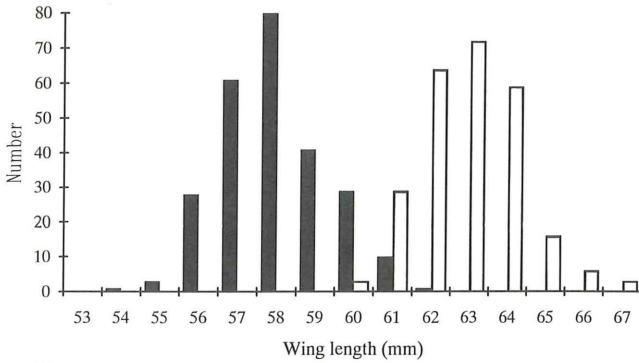


Fig. 1. The distribution of wing length in male Bearded Tits 1985-1992. Juvenile birds are indicated by shaded bars, n=254 and birds in autumn plumage by open bars, n=252.

Fördelningen av vinglängder hos hanar 1985-1992. Fyllda staplar visar juveniler, n=254 och ofyllda staplar visar fåglar i höstdräkt, n=252.

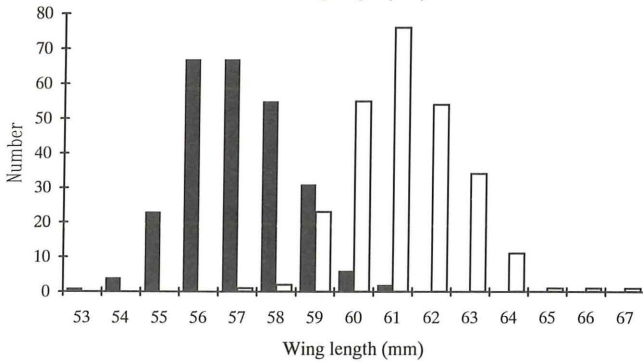


Fig. 2. The distribution of wing length in female Bearded Tits 1985-1992. Juvenile birds shaded bars, n=256 and birds in autumn plumage, open bars, n=259.

Fördelningen av vinglängder hos honor 1985-1992. Fyllda staplar visar juveniler, n=256 och ofyllda staplar visar fåglar i höstdräkt, n=259.

different pigmentation of the feather when growing during daytime and nighttime. This means that one light and one dark bar are equal to the growth in a 24 h period. For more details on methodology see Grubb (1989) and Nilsson et al. (in press).

Both adult and juvenile Bearded tits undergo a complete summer moult. After the moult is completed it is not possible to separate juvenile individuals (age 1Y) from adults (age 1Y+). According to moult data collected on 24 individuals at Lake Kvismaren between 1989 and 1991, the Bearded Tit mainly moults from the middle of July to the middle of September (Nielsen 1992). The sexes have been analysed separately since these can be told apart by the colour of their bills even on newly fledged birds (Svensson 1992).

Results

Difference in wing length between the sexes

The Bearded Tit has a large variation in wing length within the species. Unworn birds varies between 53

and 67 mm. There is no difference in the wing length range between the sexes neither for birds in juvenile plumage nor birds in autumn plumage. There is however a statistically significant difference in mean wing length (Table 1). Juvenile unmoulted males have 1 mm longer wings than juvenile unmoulted females (t-test: $t_{508} = 7.90$ $P < 0.001$). In autumn plumage the males have on average 1.8 mm longer wing than the females (t-test: $t_{509} = 14.69$ $P < 0.001$).

Difference in wing length before and after the summer moult

Both sexes of Bearded Tits show a substantial increase in wing length in connection with the summer moult (Table 1, Fig. 1 and Fig. 2). The wing length then increases on average with 4.9 mm for males (t-test: $t_{504} = 41.50$ $P < 0.0001$) and with 4.1 mm for females (t-test: $t_{513} = 34.19$ $P < 0.0001$). Thus, the increase in wing length is 8.5% for males and 7.3% for females. To verify how well this corresponds with known individuals, I have checked the birds which have been measured as juveniles (age 1Y), and been

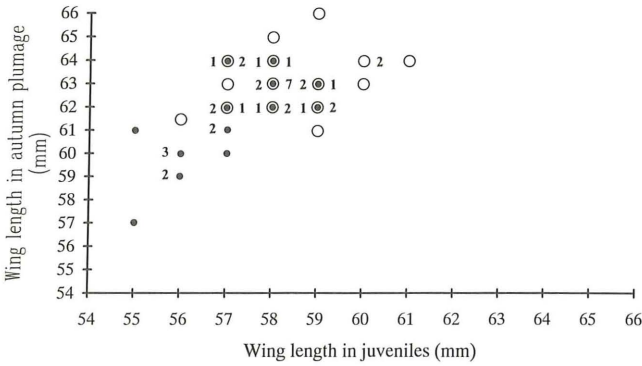


Fig. 3. The increase in wing length of the same individual measured as a juvenile and in autumn plumage 1985-1992. Data represents 25 males (○, numbering to the right) and 20 females (●, numbering to the left).

Vinglängdsökning hos samma individ, uppmätt dels som juvenil och dels i höstdräkt 1985-1992. Data från 25 hanar (○, antalsmarkering till höger) och 20 honor (●, antalsmarkering till vänster).

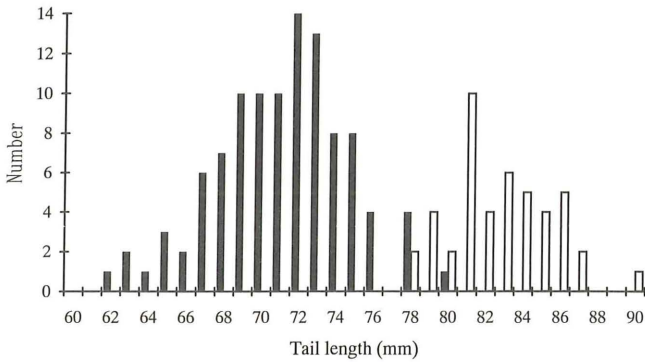


Fig. 4. The distribution of tail length in male Bearded Tits 1992. Juvenile birds shaded bars, n=104 and birds in autumn plumage open bars, n=45.

Fördelningen av stjärtlängder hos hanar 1992. Fyllda staplar visar juveniler, n=104 och ofyllda staplar visar fåglar i höstdräkt, n=45.

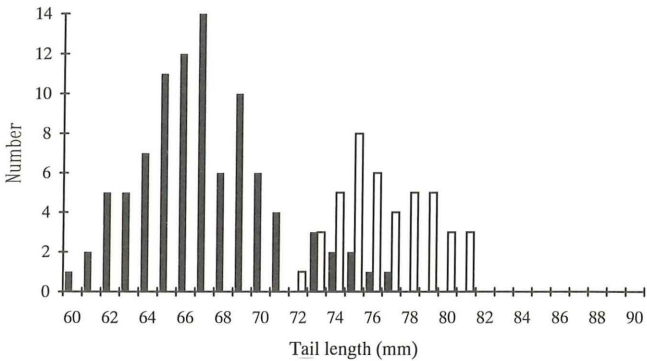


Fig. 5. The distribution of tail length in female Bearded Tits 1992. Juvenile birds shaded bars, n=95 and birds in autumn plumage open bars, n=43.

Fördelningen av stjärtlängder hos honor 1992. Fyllda staplar visar juveniler, n=95 och ofyllda staplar visar fåglar i höstdräkt, n=43.

recaptured and measured in autumn plumage (age 1Y+), after completed summer moult (Fig. 3). The average increase in wing length for males is 4.8 mm (SD=1.37, n=25) and for females 4.3 mm (SD=1.10, n=20).

Difference in tail length in relation to sex and summer moult

The males have 4.1 mm longer tail than the females before moult and 6.1 mm longer tail after the sum-

mer moult (Table 1). As for the wing length, there is a large increase in the tail length for both sexes in connection with the summer moult. The tail length of males was on the average 11.5 mm longer (16.2%) after moult. For females the increase of tail length was on the average 9.5 mm (14.2%) (Table 1, Fig. 4 and Fig. 5). These increases are both highly significant (males $t_{147} = 22.0$, $P < 0.0001$; females $t_{136} = 18.7$, $P < 0.0001$). The increase corresponds well with known individuals which have been measured as

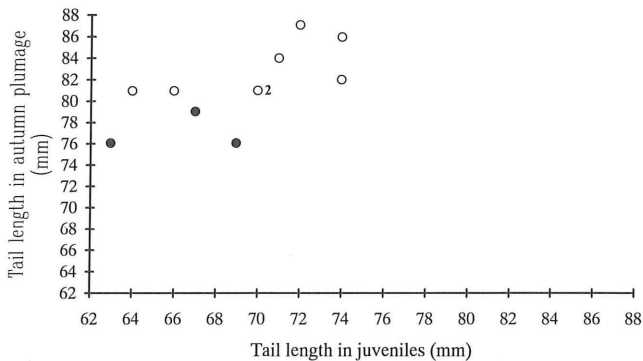


Fig. 6. The increase in tail length of the same individual measured as a juvenile and in autumn plumage 1992. Data represents 8 males (○, numbering to the right) and 3 females (●).

Stjärtlängdsökning hos samma individ, uppmätt dels som juvenil och dels i höst-dräkt 1992. Data från 8 hanar (○, antalsmarkering till höger) och 3 honor (●).

juveniles (age 1Y) and have been recaptured in autumn plumage (age 1Y+). The average increase in tail length for males is 12.8 mm (SD=2.68, n=8) and for the females 10.7 mm (SD=2.62, n=3) (Fig. 6).

growth per 24 h for juveniles was 1.41 mm (SD=0.20, n=10), and for the autumn plumage 1.28 mm per 24 h (SD=0.20, n=13). The difference was however not significant (t-test: $t_{21} = 1.48, P > 0.1$).

Age related difference in feather quality and feather growth rate

The mass of a feather depends on how long it is and how much feather mass it has per unit of length. An ANCOVA with the mass as the dependent variable shows that there is a significant effect of age ($F_{1,27}=68.9, P < 0.001$) as well as of length ($F_{1,27}=7.28, P=0.012$). The feathers of the juvenile birds (age 1Y) weighed on the average (+/-SE) 3.32 mg +/- 0.07 (n=11) while the corresponding value for individuals in autumn plumage (age 1Y+) is 4.10 mg +/- 0.05 (n=18). These average values has been adjusted for the effect of the length (Fig. 7).

The rate of feather growth was slightly higher for the juvenile feathers than for the feathers which were grown during the summer moult. The average rate of

Age related variation in wing area and wing pointedness

Both index of wing pointedness and aspect ratio increase from the juvenile plumage to the autumn plumage, even though the individual variation is high. The average index of wing pointedness for juveniles is 11.64 (SD=3.56, n=58) and for birds in autumn plumage 15.99 (SD=4.24, n=62). The average aspect ratio for juveniles is 3.68 (SD=0.22, n=54) and in autumn plumage 3.82 (SD=0.16, n=62). The increase is in both cases significant (pointedness of wing, t-test: $t_{118} = 6.10 P < 0.0001$), (aspect ratio, t-test: $t_{114} = 3.87 P < 0.001$). For three males, which were ringed as juveniles and recaptured after completed moult, the full wing formula was taken at all occasions. In two of the cases the area of

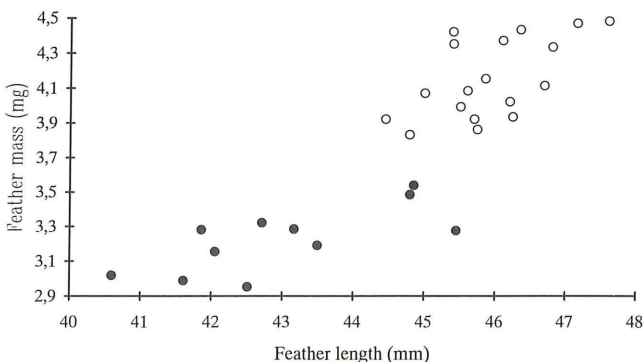


Fig. 7. Weight versus length for the innermost primary in juveniles and for birds in autumn plumage. Data represents 11 juveniles (●) and 18 individuals in autumn plumage (○).

Vikten i relation till längden av den innersta handpennan hos juveniler och fåglar i höstdräkt. Data från 11 juveniler (●) och från 18 individer i höstdräkt (○).

the wing was also taken. All these individuals showed increased wing pointedness as well as aspect ratio.

Discussion

The present study clearly shows that individual Bearded Tits acquire a longer wing length after their first complete summer moult. This is demonstrated both by the total material and by the recapture data of individuals (Fig. 1, Fig. 2 and Fig. 3). Thus selection against short winged individuals cannot explain the shorter wings in juveniles compared to adults.

There can be three different reasons to an actual shorter wing length in juveniles. First, juveniles are forced to grow a shorter wing because of nutritional constraints in the form of different degrees of starvation during the nestling time and shortly afterwards (Slagsvold 1983). If so it is likely to assume that the nutritional conditions for different individuals have varied. This would probably have resulted in a larger variation in wing length among juveniles than among adults. This was not the case. Instead, the data shows that juvenile birds (age 1Y) and birds in autumn plumage (age 1Y+) form two well defined groups of wing lengths, with a similar variance for both age groups. The recapture data show that short winged as well as long winged individuals have a similar increase in wing length (Fig. 3). If the increase in wing length was dependent on a nutritional constraint it would be likely to assume that a regression line in the recapture data (Fig. 3) would differ from 1/1, since large and small individuals probably are more exposed to starvation. This was not the case, which speaks against nutritional constraints as a proximal explanation to the general pattern of shorter wings in juveniles compared with adults.

Secondly, the reason for the shorter wing length in young birds can be an evolutionary adaptation where the individual uses the available energy to speed up its general development rather than flight feather growth and thereby shorten the time to fledging (Nilsson 1992). The low variation in wing length among the different age groups (Fig. 1 and Fig. 2) and the similar increase of wing length in short winged and long winged individuals in the recapture data (Fig. 3) indicate that this explanation is valid in the case of the Bearded Tit. Furthermore, the lower quality of the flight feathers, the shorter feathers (Fig. 7) and the equal or higher growth rate in the juvenile feathers compared to the adult ones indicate that it is important to minimize the energy and time consumption until fledging time.

Thirdly, the reason for the shorter wing among juveniles compared to birds in autumn plumage can be an adaptation to different optima in wing length (Alatalo et al 1984), i.e. juveniles have a short rounded wing which increases the manoeuvrability and birds in autumn plumage have a longer more pointed wing, which is more efficient for flights over longer distances. The index of wing-pointedness as well as aspect ratio increase after completed summer moult, which indicate that the two groups of wing length also may be an adaptation to different optima of wing length. However, both indices on pointedness and aspect ratio show a large overlap between juveniles and adults.

I suggest that the difference in wing length between juveniles and adults depends on an evolutionary adaptation for shorter wings in juveniles. The reason may be that it is important for the juvenile Bearded Tit to minimize the time as nestling or the time to independence. An evolutionary contributory reason can be that the parents save energy and time by letting the nestlings in the first brood be independent early, which facilitate the raising of a second brood. An adaptation to different optimal wing lengths and wing formulae for the two age groups might be an additive cause to the shorter wing length in juveniles, since the feathers of the juvenile plumage are only used for short flights and during foraging, while the feathers of the autumn plumage may be used also for long flights, during the often extensive autumn movements (Björkman & Tyrberg 1982, Nielsen 1992).

Acknowledgements

I will thank many persons at the university of Lund, especially Staffan Bensch, Dennis Hasselquist, Anders Hedenström, Åke Lindström and Owe Persson for invaluable help with ideas, views on the work and working methods. Staffan Bensch together with Lars Gotborn and Roger Gyllin have been very helpful with comments on the manuscript. I also acknowledge the staff at Kvismare bird observatory whose help with the field work have made this study possible. I will especially thank Robert Lager, Patrik Rhönnsstad and Örjan Östman.

Contribution No. 77 from Kvismare Bird Observatory.

References

- Alatalo, R. V., Gustafsson, L. & Lundberg, A. 1984. Why do young passerine birds have shorter wings than older birds? *Ibis* 126:410-415.

- Björkman, G. 1975. Skäggesmen (*Panurus biarmicus*) i Tåkern. *Vår Fågelvärld* 34:296-310.
- Björkman, G. & Tyrberg, T. 1982. Skäggesmen i Sverige 1965-1979. *Vår Fågelvärld* 2:73-94.
- Grubb, T.C. Jr. 1989. Ptilochronology: feather growth bars as indicators of nutritional status. *The Auk* 106:314-320.
- Hedenström, A. 1989. Which wing-index should be used? *Ibis* 131:154.
- Nielsen, B. 1992. Skäggesmen i Kvismaren 1991. *Fåglar i Kvismaren* 7(2):2-7.
- Nilsson, J.-Å. 1992. Variation in wing length in relation to sex and age of Marsh Tits *Parus palustris*. *Ornis Svecica* 2:7-12.
- Nilsson, J.-Å., Källander, H., & Persson, O. A prudent hoarder: effects of longterm hoarding in the European Nuthatch. Unpubl, accepted *Behaviour ecology*.
- Pennycuik, C.J. 1989. *Bird Flight Performance: a practical calculation manual*. Oxford University Press, Oxford, pp. 10-14.
- Slagsvold, T. 1983. Morphology of the Hooded Crow *Corvus corone cornix* in relation to age, sex and latitude. *J. Zool., Lond.* 199:325-344.
- Svensson, L. 1984. *Identification Guide to European Passerines*, pp. 9-22.
- Svensson, L. 1992. *Identification Guide to European Passerines*, pp. 52-53, 232.

Sammanfattning

Åldersrelaterad variation i vinglängd hos skäggesmen Panurus biarmicus.

Det är vanligt att tättingar ökar sin vinglängd med tilltagande ålder, speciellt efter den första ruggningen. Skäggesmen är en lämplig art för att analysera de ekologiska förklaringarna till den vinglängdsökning som kan ses hos tättingar eftersom såväl juvenila som adulta skäggesmar genomför en komplett ruggning under sommaren. Ungfåglarna uppvisar då en stor vinglängdsökning.

Jag har analyserat vinglängdsdata från 1021 skäggesmar som ringmärkts och kontrollerats vid Kvismaren mellan 1985 och 1992. Vidare har jag insamlat uppgifter om stjärtlängd, fullständig vingformel och vingarea under 1992. Dessutom har den innersta handpennan insamlats från några individer för att jämföra fjädrarnas tillväxttakt och kvalitet. Enskilda individers ökning av vinglängden har fastställts hos de individer vilka ringmärkts som juvenila (ålder 1Y) före vingpennruggningens start och kontrollerades efter genomförd vingpennruggning (ålder 1Y+). Materialet är uppdelat på kön eftersom även nyligen flygga skäggesmar kan könsbestämmas med hjälp av näbbfärgen.

Resultat

Skäggesmen har en stor inomartsvariation i vinglängd. Oslitna fåglar varierar mellan 53 och 67 mm. Det föreligger ingen absolut vinglängdsskillnad mellan könen hos vare sig unga individer eller hos de i höstdräkt. Däremot finns det en statistiskt säkerställd skillnad i medelvinglängd (Tabell 1). Juvenila oruggade hanar har 1 mm längre vinge än juvenila oruggade honor. I höstdräkt har hanarna 1,8 mm längre vinge än honorna. Båge könen uppvisar en betydande ökning av vinglängden efter avslutad sommarruggningen (tabell 1 samt fig. 1 och 2). Vinglängden har då ökat i genomsnitt med 4,9 mm (8,5%) för hanarna och 4,1 mm (7,3%) för honorna. Detta stämmer väl med kända individer som ringmärkts som juvenila (ålder 1Y) och kontrollerats i höstdräkt (ålder 1Y+) efter genomförd sommarruggning (fig. 3). Ökningen av medelvinglängden för hanar är 4,8 mm och för honor 4,3 mm. Hanarna har 4,1 mm längre stjärt än honorna före sommarruggningen och 6,1 mm längre efter (tabell 1). I likhet med vinglängden ökade stjärtlängden signifikant för bägge könen i samband med sommarruggningen. Hanarnas stjärtlängd var i genomsnitt 11,5 mm (16,2%) längre. Honornas stjärtlängd var i genomsnitt 9,5 mm (14,2%) längre (tabell 1, fig. 4 och fig. 5). Ökningen stämmer väl när man jämför med kända individer vilka ringmärkts som juvenila (ålder 1Y) och kontrollerats i höstdräkt (ålder 1Y+). Medelökningen av stjärtlängden för denna grupp av hanar är 12,8 mm och för honorna 10,7 mm (fig. 6).

Vikten på en fjäder beror dels på hur lång den är, dels på hur mycket fjädermassa den har per längdenhet. En ANCOVA med vikten som den beroende variabeln visar att det finns en signifikant effekt av såväl ålder som av längd. De juvenila fåglarnas (ålder 1Y) fjädrar vägde i genomsnitt (+/-SE) 3,32 mg +/- 0,07 (n=11) medan motsvarande värde för individer i höstdräkt (ålder 1Y+) är (4,10 mg +/- 0,05 (n=18). Dessa medelvärden är justerade för längdens effekt på vikten (fig. 7).

Tillväxttakten var något högre hos de juvenila pennorna än för pennorna som anlades under sommarruggningen. Medeltillväxten hos juvenila var 1,41 mm per dygn och under övergången till höstdräkten 1,28 mm per dygn. Skillnaden var dock inte signifikant. Utifrån vingformeln har jag räknat ut ett vingspetsighetsindex och utifrån vingarean sidoförhållandet. Båda ökar i medeltal från den juvenila fjäderdräkten till höstdräkten, även om spridningen är stor.

Vingspetsighetsindex hos juveniler är i medeltal 11,64 och hos fåglar i höstdräkt är indexet i medeltal 15,99. Sidoförhållandet hos juveniler är 3,68 (SD=0,22, n=54) och i höstdräkten är den 3,82 (SD=0,16 n=62). Ökningen är i båda fallen signifikant. För tre hanar vilka ringmärktes som juvenila och kontrollerades efter genomförd ruggning togs den fullständiga vingformeln vid båda tillfällena. I två av fallen fanns även data på vingarea. Alla individerna ökade både vingspetsighetsindex och sidoförhållandet.

Diskussion

Materialet visar att enskilda skäggesindivider erhåller en större vinglängd efter sin kompletta ruggning under sin första sommar. Detta framgår tydligt både av det totala materialet och av kontrollerna (fig. 1, fig. 2 och fig. 3). Detta utesluter att selektionen skulle missgynna kortvingade individer och att detta skulle förklara den längre vingen hos adulta fåglar. Det kan finnas tre orsaker till att juvenila fåglar har en reellt kortare vinglängd än adulta. För det första kan orsaken till den kortare vinglängden hos de unga fåglarna vara att de enskilda juvenila skäggesindivider tvingas till en kortare vinglängd än de adulta genom näringsmässiga begränsningar under tiden i boet och strax därefter (Slagsvold 1983). Då är det rimligt att anta att näringsförutsättningarna för olika individer varierat. Om olika ungfåglar har haft olika förutsättningar torde ungfåglarna uppvisa en större spridning i vinglängd än de adulta. Detta var dock inte fallet. Materialet visar istället att ungfåglar (ålder 1Y) och fåglar i höstdräkt (ålder 1Y+) uppvisar två väl avgränsade grupper av vinglängder, utan någon större spridning för någon av grupperna. Kontrollmaterialet visar vidare att såväl kortvingade som långvingade individer har en ungefär lika stor

ökning av vinglängden (fig. 3). Om ökningen av vinglängden var direkt orsakad av näringsmässiga begränsningar i form av svält torde också en regressionslinje i kontrollmaterialet (fig. 3) visa en avvikelse från 1/1 vilket inte är fallet, eftersom storväxta respektive småväxta individer sannolikt är mer utsatta för svält. Detta utesluter näringsmässiga begränsningar som en proximal förklaring till den generellt kortare vingen hos ungfåglar jämfört med adulta. En andra orsak kan vara att den kortare vinglängden hos unga fåglar är en evolutionär anpassning där individen använder den befintliga energin till att skynda på sin generella tillväxt och underprioriterar penntillväxten. Därigenom kan den minimera tiden som bounges respektive tiden till den blir fullbildad (Nilsson 1992). Den låga spridningen i vinglängd hos de olika åldersgrupperna (fig. 1 och fig. 2) och den likartade ökningen av vinglängden hos kortvingade och långvingade individer i kontrollmaterialet (fig. 3) stöder detta. Vidare tyder den sämre fjäderkvaliteten, de kortare fjädrarna (fig. 7) och den lika höga eller högre tillväxttakten för de juvenila fjädrarna jämfört med de adulta på att det är viktigt för ungfågeln att minimera energi- och tidsåtgången för att bli fullbildad. Slutligen kan anledningen till den kortare vingen hos unga fåglar jämfört med fåglar i höstdräkt vara en anpassning till olika vinglängdsoptima (Alatalo et al 1984), dvs unga fåglar har en kort rund vinge vilket ökar manövrerbarheten och fåglar i höstdräkt har en spetsigare och längre vinge som underlättar flygning över längre distanser. Såväl vingspetsighetsindex som sidoförhållande ökar efter genomförd sommar-ruggning. Detta tyder på att de två grupperna av vinglängder också är en anpassning till olika vinglängdsoptima.

Meddelande nr 77 från Kvismare fågelstation.

Diurnal song pattern in the Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus*

DENNIS HASSELQUIST, STAFFAN BENSCH & ULF OTTOSSON

Abstract

The diurnal song pattern of the Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus* was studied at Lake Kvismaren in South Central Sweden between 1985 and 1989. Males sing two types of song, a long song when attracting females and a short song when guarding fertile females. Seven males were studied over full 24-hour periods. The diurnal song pattern of males singing long song was characterized by a sharp peak in song rate at sunrise when they sang 70% of the time. In late morning song rate reached a plateau of about 55% of the time up till noon whereafter it slowly dropped to cease almost completely at sunset. An average male produced between 7000 and 8000 song strophes in a day. The song rate of individual males in noon and afternoon was clearly predictable from morning values, i.e. a male that had a high song rate in the

morning was also likely to have a high song rate later the same day. In contrast to the long song, the short song was produced at a rather steady low level throughout the day and also appeared to be more variable in intensity over short time periods (i.e. showed a higher variance). The decline in the rate of long song over the day seemed to be paralleled by a decline in number of unmated females, suggesting that profitability of singing is highest during early morning whereafter it levels off. These results are discussed in relation to several hypotheses explaining diurnal song pattern in birds.

*Dennis Hasselquist, Staffan Bensch & Ulf Ottosson.
Department of Ecology, Lund University, Ecology building,
S-223 62 Lund, Sweden.*

Received 21 May 1993, Accepted 1 October 1993, Edited by A. Brodin

Introduction

Male passerine birds typically devote much time to singing during the breeding season. This is not surprising since male song can be directed both to other males (intrasexual communication) and to females (intersexual communication) (Catchpole 1982, Hasselquist 1990). When studying bird song two features are of main interest: repertoire size (number of different song types or syllables) and song rate (song production per unit time). In communication between males (i.e. in territorial behaviour and male-male aggression) it has been shown that both song rate (Yasukawa 1978, Møller 1988) and song repertoire size (Krebs 1977a,b, Yasukawa et al. 1980) are of importance. In intersexual contexts (song directed towards females), song produced at a higher rate have been shown to attract more females (Payne and Payne 1977,

Møller 1983, Reid 1987, Radesäter et al. 1987, Alatalo et al. 1990, Reid & Weatherhead 1990) and also to increase the rate of female copulation displays (Searcy & Marler 1981, Wasserman and Cigliano 1991). Similarly, a larger song repertoire size has been found to have a positive effect on female attraction (Yasukawa et al. 1980, Catchpole 1986, Catchpole et al. 1985, Searcy 1988, Searcy & Yasukawa 1990) and on sexual stimulation of females (Kroodsma 1976, Catchpole et al. 1984, 1986).

In contrast to most visual signals bird song is only effective when produced. Thus, selection might favour those males that have a high song rate. However, song is costly to produce, both in terms of lost opportunities for other activities (Garson & Hunter 1979, Gottlander 1987) and directly in terms of increased energy consumption because of the

singing behaviour (Bensch & Hasselquist unpubl.) or an increased risk of predation when singing. Therefore, the song rate may be expected to differ between individuals even if all males attempted to sing as much as possible. For example, males of different quality (Payne & Payne 1977, West et al. 1981) or males inhabiting territories of different quality (Radesäter et al. 1987, Radesäter & Jakobsson 1988, 1989) may differ in the time spent singing. Another implication is that the daily song pattern should vary in concert with the probability of interacting with the receiver, i.e. intruding males or unmated females, respectively.

The Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus* is a polygynous species. Males and females are monomorphic in their plumage and male song is the most obvious sexual signal. Great Reed Warbler males sing two types of song: long song and short song (Catchpole 1983, Ezaki 1987, Hasselquist & Bensch 1991). In spring each male take up a territory from which he sings the long song until he attracts a female. Then, the male immediately switches to the short song and guards his newly mated female, in most cases until she commences egg-laying (Hasselquist & Bensch 1991). Most males resume to sing long song after pairing with their first female in order to attract a second mate (Hasselquist & Bensch 1991). This pattern can be repeated several times in a season depending on how many females the male attracts to his territory.

The meaning of the two types of song in the Great Reed Warbler has been closely investigated. In playback experiments, male territory owners "attacked" the tape recorder when it played long song while when it played short song males instead stayed at some distance and gave aggressive calls (Catchpole 1983). Females implanted with a sexually arousing hormone (oestradiol) gave more copulation solicitation displays the larger the long song repertoire size was, while they reacted the least to the short song (Catchpole et al. 1986). Moreover, it has been shown for the long song that repertoire size is positively related to male reproductive success (Catchpole et al. 1985, Catchpole 1986) and to the achievement of extra-pair fertilizations (Hasselquist et al. manuscript). Taken together, these data suggest that the short song is used mainly as an aggressive signal between males, while long song primarily is an intersexual signal used for attracting females.

In this study of Great Reed Warblers we investigated how mate attraction song (long song) and male-directed song (short song) is distributed over the full 24-hour period. Since the long song is used

for mate attraction we predict that males should distribute their singing so that it maximizes their chances of attracting females. Thus, we looked at diurnal timing of pair formation in relation to diurnal song pattern in males. Moreover, in order to be a reliable cue for mate choice song rate should differ less within than between individual males.

Methods

The study was carried out at lake Kvismaren (59°10'N, 15°25'E) in South Central Sweden, where we have studied a population of colour-ringed Great Reed Warblers since 1983. For a general description of methods and breeding ecology, see Hasselquist & Bensch (1991) and Bensch & Hasselquist (1991).

Between 1985 and 1988 we recorded song rates for several males in order to estimate the total song production over full 24-hour periods. We recorded the length of the song strophes during the first 50 seconds of a minute. In 1985 we sampled song in blocks of five minutes whereas blocks of 12 minutes were sampled in 1986-1988. Blocks started, with few exceptions, on sharp half hours, i.e. 0100 hrs, 0130 hrs, 0200 hrs, etc. One or two blocks per hour were sampled for all males. Seven males were studied for a full 24-hour period whereas ten males were studied between approximately 0300 hrs and 1800 hrs. For another purpose, these latter males were injected with doubly labelled water (Lifson & McClintock 1966) the preceding evening. However, this treatment did not seem to affect their singing behaviour.

In 1989 two plus two males that sang long song were monitored simultaneously and continuously for two hours in order to see how much the song rate varied from minute to minute.

In this study, song rate is presented as the per cent of time the males spent singing. This was obtained by adding the length of all song strophes over the sampling period divided by the length of the sampling period. In the Great Reed Warbler, pauses between song strophes are normally 50-100% the length of the actual song strophe. Therefore, a song rate of 50% in fact means that the male sat in song position almost continuously and therefore had very little time left over for other activities, e.g. feeding. Throughout, time refers to Swedish summer time (GMT-2).

In order to relate the song pattern to the availability of unmated females we analysed data on diurnal timing of pair formation. It was possible to assess the time (± 5 hours) for 19 of 103 pair formations which

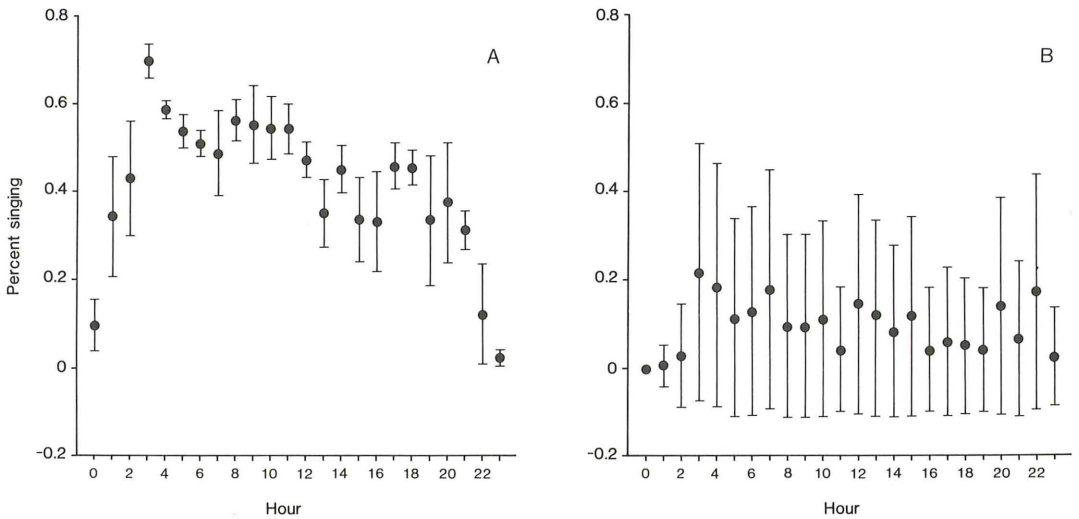


Fig. 1. Average song intensity (per hour \pm SE) during a full 24 hour period for: A) four males singing long song and B) three males singing short song. Songs were sampled on 29 May (two males) in 1985, on 24 May (three males) and on 11 June (two males) in 1986.

Genomsnittlig sångintensitet (per timme \pm SE) under dygnet för A) fyra hanar som sjöng långsång och B) tre hanar som sjöng kortsång. Data insamlat 29 maj (två hanar) 1985, 24 maj (tre hanar) och 11 juni (två hanar) 1986.

occurred in the years 1986-89. Also, exact time is known for 13 females that were experimentally introduced from lake Tåkern (Bensch & Hasselquist 1992).

Results

The song production of males singing the long song peaked at 0300 hrs when approximately 70% of the time was filled with song (Fig. 1). This peak appeared during the hour before sunrise whereafter the level dropped somewhat and reached a plateau at about 55% which lasted until noon. In the afternoon song intensity was slightly lower (ca 40%) and appeared to be much more variable (Fig. 1). Shortly before sunset, the song intensity dropped markedly and eventually reached a level of less than 2% (corresponding to one song strophe of five seconds per four minutes). The song level was low until 0100 hours whereafter it quickly reached the diurnal peak. Males singing long songs have strophes which are on average 5.0 seconds long (Hasselquist & Bensch 1991). Thus, the average individual (in Fig. 1) sang between 7000 and 8000 song strophes per day.

Males singing short song kept the song rate rather low throughout the day and they did not show either the morning peak or the evening drop in song intensity. The short song also showed a much larger variation in intensity (Fig. 1).

We also sampled song rate continuously over a 2 hour period with the start at 0700 hrs for four different males. All these males showed very similar patterns and we give an example of the song rate, in per cent song per minute, for one of these males in Fig. 2. This male's song rate was on a high (60-70%) and rather even level during the whole sampling period. There were only a few short drops in singing intensity but the male never became silent for a full minute. The short periods with low song production were most often associated with the male leaving his exposed song perch in the top of the reed and instead moving around low in the reed probably foraging (see Fig. 2).

For individual males, the singing intensity in the morning (Fig. 3) was significantly correlated with the song production the same day during midday ($r=0.87$, $N=18$, $P<0.001$) and during the afternoon ($r=0.89$, $N=16$, $P<0.001$). These relationships still

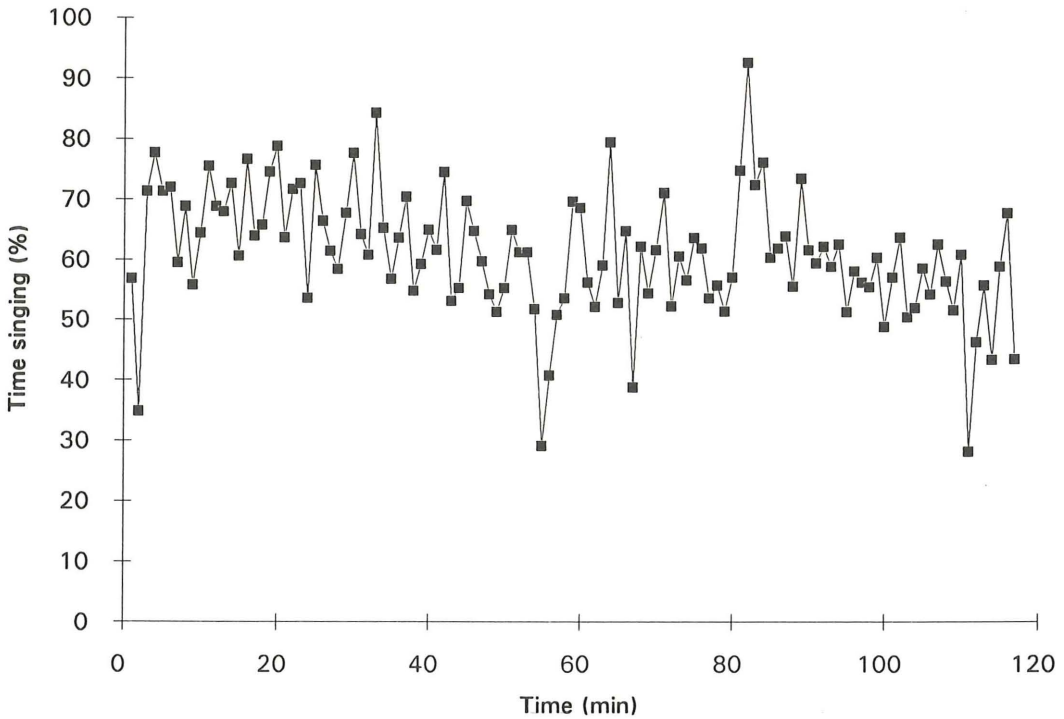


Fig. 2. Singing intensity per minute for one male that sang long song. Singing intensity was sampled continuously for two hours from 0700 hrs on 13 June 1989.

Sångintensitet per minut för en hane som sjöng långsång. Sångproduktionen mättes kontinuerligt under två timmar från kl 07.00 13 juni 1989.

hold true when we exclude the males that sang short song ($r=0.72$, $N=13$, $P=0.006$ and $r=0.83$, $N=11$, $P=0.002$). Thus, a male's song rate in the morning predicts how much he will sing later the same day.

In Fig. 4, we have compiled data on the diurnal pattern of pair formation. We have only been able to reliably estimate the time of day of pair formation for 18% of the pairings and there is a bias in sampling time towards lower probability to detect pair formations late in the evening or early in the morning. Thus, these data should not be taken as absolute values but instead to show that pair formations seem to take place over the whole light period of the day.

Discussion

The diurnal song pattern

Similar to many other song birds (Kacelnik & Krebs 1982, Mace 1987, 1988), male Great Reed Warblers show a diurnal peak in (long) song production during the hour around sunrise, a pattern known as the

"dawn chorus". During the day, however, the song production is more evenly distributed than in most other bird species (e.g. Catchpole 1973, Åström 1976, Göransson & Karlsson 1978, Cramp 1992) with high song rates still in afternoons. The males then sing at an intensity corresponding to 50% of the morning peak (Fig. 1). At night, males may sing sporadically but the song can occasionally be rather intensive (own observations) especially if moonlit (Cramp 1992).

Several factors have been identified as important to favour a dawn chorus. First, the profitability of singing may change during the day (Krebs 1977a, Henwood & Fabrick 1979). This can be if atmospheric conditions at dawn increase the distance over which song carries (Henwood & Fabrick 1979) making it easier for males to attract females in early mornings. Also, females of most migrating species seem to arrive during nights whereafter they may try to form pairs rapidly (Slagsvold et al. 1988, Slagsvold & Dale 1991). Hence, the number of unmated females

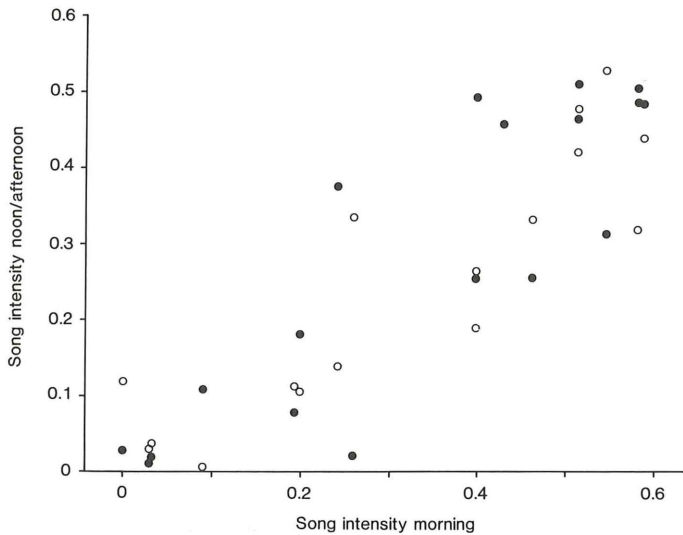


Fig. 3. Singing intensity during the morning (0500-0759 hrs) and its relationship with singing intensity at noon (1100-1359 hrs) and in the afternoon (1500-1759 hrs), respectively.

Sångintensitet under morgonen (05.00-07.59) och hur denna förhåller sig till sångintensiteten vid middagstid (11.00-13.59) respektive under eftermiddagen (15.00-17.59).

should be highest in early mornings which would make singing more profitable at dawn (McNamara et al. 1987). Second, the profitability of the main competing activity, i.e. foraging, may change during the day (Verner 1965, Kacelnik & Krebs 1982). For

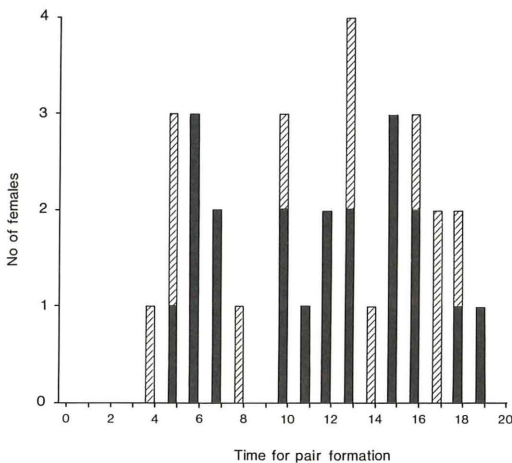


Fig. 4. The time for pair formation in great reed warblers native to the study area (filled bars) and females introduced experimentally (hatched bars).

Tidpunkten för parbildning hos trastsångarhonor som tillhör Kvismarepopulationen (fyllda staplar) och honor som experimentellt introducerats till studieområdet (streckade staplar).

example, if profitability of foraging peaks at noon, males should feed in the middle of the day and spend the morning and evening singing (McNamara et al. 1987). There are some data suggesting that the foraging profitability for birds is lower at dawn and dusk due to bad light conditions (Kacelnik 1979) and possibly low temperature (Avery & Krebs 1984). However, all these factors may act together to produce the dawn chorus.

McNamara et al. (1987) used dynamic programming to make theoretical predictions of daily song patterns in male birds, investigating the influence of the factors mentioned above. In addition, they also studied the effects of energetic cost of singing and overnight energy expenditure. As expected, if the profitability of song declined during the day or if the profitability of foraging peaked at noon, males showed a clear dawn chorus. However, not intuitively obvious, if no variation existed in either profitability of singing or foraging, but night temperatures varied unpredictably, males should still show a clear morning song peak. The reason for this seemed to be that males each day would fill their energy reserves to meet requirements of the coldest night to be expected. Since most nights are less severe than the coldest expected, they have an surplus of energy in the morning which can be used for song production. Thus, besides diurnal variation in profitability of singing and foraging, variation in night temperatures may contribute to the pattern of dawn chorus in birds.

Can we separate between the relative importance of these factors for the daily song pattern in the Great Reed Warbler? We have no data to test whether changing atmospheric conditions during the day play a role in how males distribute their singing. However, the song is clearly heard from a distance of several hundred metres and since females seem to survey a substantial portion of the area containing singing males (Bensch & Hasselquist 1992), the relative advantage of better atmospheric conditions during mornings should be very limited.

Great Reed Warblers feed mainly on large aquatic insects (Dyrce 1979, own observations) taken from the water surface or from the reed when they have emerged. During the morning hours the large flying insects are often immobile due to low temperature and are probably therefore easy to catch. Thus, there are reasons to believe that Great Reed Warblers may feed at least as efficiently in the morning as during midday. Therefore, a changing profitability of foraging seems not to explain the daily song pattern in the Great Reed Warbler.

Instead, the daily pattern in the availability of unpaired females may contribute to the song pattern. As a nocturnal migrant, Great Reed Warbler females most likely arrive to breeding grounds in the early hours before sunrise. Hence, each day the highest number of unmated females should be present at sunrise whereafter the number probably declines as these females form their pair bonds. Thus, even though the number of pairings appears to be rather evenly distributed over the day (Fig. 4) the number of potential partners probably declines during the day.

To conclude, for Great Reed Warbler males the profitability of singing seems to decline during the day since more unmated females probably are available in mornings than in evenings. However, since night temperatures do show a rather large variation during the main song period for Great Reed Warblers in our study area (May), we cannot rule out that the song peak in the early morning is partly caused by males using up the extra energy which they still carry after having survived a night warmer than the coldest expected.

Diurnal pattern of short song

In contrast to the long song, the short song is produced at a steady level throughout the day except at night when the song output is low. However, the production of short song appears to be much more variable from

minute to minute (have larger variances) than production of long song. This diurnal pattern in short song production is markedly different from the long song and may be explained by the two types of song being aimed at different receivers that show different diurnal activity patterns. If song is produced in such a way that it optimizes information transmission, this suggests that the long song, which is used for female attraction, should level off during the day if the probability of attracting females decreases during the day (see above). The male directed short song, which is used by males when mate guarding their fertilizable females, seems to be more evenly distributed over the day. This makes sense in the light of recent findings of female sperm storage organs (Birkhead & Møller 1992) and that a single successful extra-pair copulation has a rather high probability of fertilizing the subsequently laid eggs (Birkhead et al. 1988, 1989). Thus, the threat from intruding males prospecting for fertilizable females should be more evenly distributed over the day.

Mate choice

Females might use song rate as a cue in mate choice (Payne & Payne 1977, Radesäter et al. 1987, Reid 1987, Reid & Weatherhead 1990). This is not surprising since song rate can be directly related to both male quality, i.e. parental effort (Greig-Smith 1982, but see Yasukawa et al. 1987) and parasite load (Møller 1991), as well as to territory quality (Møller 1983, Radesäter & Jakobsson 1989) and food availability (Searcy 1979, Gottlander 1987, Reid 1987). However, to be a reliable cue of direct benefits from male and/or territory qualities, the character underlying mate choice has to be a cue reliably reflecting these benefits (Zahavi 1977, Kodrick-Brown & Brown 1984, Searcy & Andersson 1986, Shutler & Weatherhead 1991).

In a previous study we followed the movements of radio tagged females that were introduced to Kvismaren from lake Tåkern (Bensch & Hasselquist 1992). These females visited on average six males before choosing a male to breed with. Each visit was from approximately 20 minutes up to several hours and most of the released females established a pair bond with a male within 24 hours, often with another male than the last visited. Interestingly, the females behaved very secretively as they passed through the males' territories and in most cases the males probably did not notice the female (Bensch & Hasselquist 1992). Therefore, a male has to keep a high song rate for a substantial period in order to ensure that a

female that listened to him early in the morning and returns later on the same day will find him singing with similarly high song rate. As we found a strong positive relationship between an individual male's song rates at different periods of the day (Fig. 3), song rate has the potential to be a "honest advertisement" cue for females when inspecting males during mate choice. So far we have no data on whether female Great Reed Warblers use song rate as a cue in mate choice.

Acknowledgements

We are most indebted to Peter Frodin, Mats Grahn, Martin Green, Fredrik Haas, Bo Nielsen and Aina Svensson for assistance with the song sampling. Roger Gyllin and Lars Gotborn made valuable comments on the manuscript. Kerstin Persson and Steffi Douwes kindly drew the figures. The study was funded by grants from Elis Wides Fond, Kungliga Vetenskapsakademiens fonder (J. A. Ahlstrands and Hierta-Retzjus) and Crafoordska Stiftelsen i Lund.

Contribution No. 78 from Kvismare Bird Observatory.

References

- Alatalo, R. V., Glynn, C. & Lundberg, A. 1990. Singing rate and female attraction in the pied flycatcher: an experiment. *Anim. Behav.* 39:601-603.
- Avery, M. I. & Krebs, J. R. 1984. Temperature and foraging success of great tits *Parus major* foraging for spiders. *Ibis* 126:33-38.
- Bensch, S. & Hasselquist, D. 1991. Territory infidelity in the polygynous great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus*: the effect of variation in territory attractiveness. *J. Anim. Ecol.* 60:857-871.
- Bensch, S. & Hasselquist, D. 1992. Evidence for active female choice in a polygynous warbler. *Anim. Behav.* 44:301-311.
- Birkhead, T. R. & Møller, A. P. 1992. *Sperm competition in birds: evolutionary causes and consequences*. Academic Press, London.
- Birkhead, T. R., Hunter, F. M. & Pellatt, J. E. 1989. Sperm competition in the zebra finch *Taeniopygia guttata*. *Anim. Behav.* 38:935-950.
- Birkhead, T. R., Pellatt, J. E. & Hunter, F. M. 1988. Extra-pair copulation and sperm competition in the zebra finch. *Nature* 334:60-62.
- Catchpole, C. K. 1973. The function of advertising song in the sedge warbler (*Acrocephalus schoenobaenus*) and the reed warbler (*A. scirpaceus*). *Behaviour* 46:300-320.
- Catchpole, C. K. 1982. The evolution of bird sounds in relation to mating and spacing behaviour. Pp. 297-319 in *Acoustic communication in birds* (Kroodsma, D.E. & Miller, E.H., eds.). Vol. 1. Academic Press, New York.
- Catchpole, C. K. 1983. Variation in the song of great reed warblers, *Acrocephalus arundinaceus*, in relation to mate attraction and territorial defence. *Anim. Behav.* 31:1217-1225.
- Catchpole, C. K. 1986. Song repertoires and reproductive success in the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 19:439-445.
- Catchpole, C. K., Dittami, J. & Leisler, B. 1984. Differential response to male song repertoires in female songbirds implanted with oestradiol. *Nature* 312:563-564.
- Catchpole, C. K., Leisler, B. & Winkler, H. 1985. Polygyny in the great reed warbler, *Acrocephalus arundinaceus*: a possible case of deception. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 16:285-291.
- Catchpole, C. K., Leisler, B. & Dittami, J. 1986. Sexual differences in the responses of captive great reed warblers *Acrocephalus arundinaceus* to variation in song structure and repertoire size. *Ethology* 73:69-77.
- Cramp, S. 1992. *Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa: the birds of the Western Palearctic*. Vol. VI, Warblers. Oxford University Press. Oxford and New York.
- Dyrce, A. 1979. Die Nestlingsnahrung bei Drosselrohrsänger *Acrocephalus arundinaceus* und Tiechrohrsänger *Acrocephalus scirpaceus* an den Teichen bei Milicz in Polen und zwei Seen in der Westschweiz. *Ornith. Beob.* 76:305-316.
- Ezaki, Y. 1987. Male time budgets and recovery of singing rate after pairing in polygamous great reed warblers. *Jap. J. Ornithol.* 36:1-11.
- Garson, P. J. & Hunter, M. L. 1979. Effects of temperature and time of year on the singing behaviour of wrens *Troglodytes troglodytes* and great tits *Parus major*. *Ibis* 121:481-487.
- Gottlander, K. 1987. Variation in the song rate of male pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*: causes and consequences. *Anim. Behav.* 35:1037-1043.
- Greig-Smith, P. W. 1982. Song-rates and parental care by individual male stonechats *Saxicola torquata*. *Anim. Behav.* 30:245-252.
- Göransson, G. & Karlsson, J. 1978. Territorial song activity of the chaffinch *Fringilla coelebs* and the nightingale *Luscinia luscinia*. *Anser*, Suppl. 3:90-95. (In Swedish with English summary).
- Hasselquist, D. 1990. *Bird song and sexual selection*. Introductory paper no. 56. Dept. of Ecology, Animal Ecology, Lund University, Lund.
- Hasselquist, D. & Bensch, S. 1991. Trade-off between mate guarding and mate attraction in the polygynous great reed warbler. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 28:187-193.
- Henwood, K. & Fabrick, A. 1979. A quantitative analysis of the dawn chorus: temporal selection for communicatory optimization. *Am. Nat.* 114:260-274.

- Kacelnik, A. 1979. The foraging efficiency of great tits *Parus major* in relation to light intensity. *Anim. Behav.* 83:287-309.
- Kacelnik, A. & Krebs, J. R. 1982. The dawn chorus in the great tit *Parus major*: proximate and ultimate causes. *Behaviour* 83:287-309.
- Kodrick-Brown, A. & Brown, J. H. 1984. Truth in advertising: the kinds of traits favoured by sexual selection. *Am. Nat.* 124:309-323.
- Krebs, J. R. 1977a. Song and territory in the great tit *Parus major*. In: Stonehouse, B. and Perrins, C.M. (eds.). *Evolutionary Ecology*. Macmillan, London. pp.47-62.
- Krebs, J. R. 1977b. The significance of song repertoires: the Beau Geste hypothesis. *Anim. Behav.* 25:475-478.
- Kroodsma, D. E. 1976. Reproductive development in a female songbird: Differential stimulation by quality of male song. *Science* 192:574-575.
- Lifson, N. & McClintock, R. 1966. Theory of use of the turnover rates of body water for measuring energy and material balance. *J. Theor. Biol.* 12:46-74.
- Mace, R. 1987. Why do birds sing at dawn? *Ardea* 75:123-132.
- Mace, R. 1988. The dawn chorus in the great tit *Parus major* is directly related to female fertility. *Nature* 330:745-746.
- McNamara, J. M., Mace, R. H. & Houston, A. I. 1987. Optimal daily routines of singing and foraging in a bird singing to attract a mate. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 20:399-405.
- Møller, A. P. 1983. Song activity and territory quality in the corn bunting *Miliaria calandra*; with comments on mate selection. *Ornis Scand.* 14:81-89.
- Møller, A. P. 1988. Spatial and temporal distribution of song in the yellowhammer *Emberiza citrinella*. *Ethology* 78:321-331.
- Møller, A. P. 1991. Parasite load reduces song output in a passerine bird. *Anim. Behav.* 41:723-730.
- Payne, R. B. & Payne, K. 1977. Social organization and mating success in local song populations of village indigobird *Vidua chalybeata*. *Z. Tierpsychol.* 45:133-173.
- Radesäter, T. & Jakobsson, S. 1988. Intra- and intersexual functions of song in the willow warbler *Phylloscopus trochilus*. Pp 1382-1390 in *Proc. Acta XIX Congressus Int. Ornithol.* (Ouellet, H., ed.) University of Ottawa Press, Ottawa.
- Radesäter, T. & Jakobsson, S. 1989. Song rate correlations of replacement territorial willow warblers *Phylloscopus trochilus*. *Ornis Scand.* 20:71-73.
- Radesäter, T., Jakobsson, S., Andbjør, N., Bylin, A. & Nyström, K. 1987. Song rate and pair formation in the willow warbler *Phylloscopus trochilus*. *Anim. Behav.* 35:1645-1651.
- Reid, M. L. 1987. Costliness and reliability in the singing vigour of Ipswich sparrows. *Anim. Behav.* 35:1735-1743.
- Reid, M. L. & Weatherhead, P. J. 1990. Mate choice criteria of Ipswich sparrows: the importance of variability. *Anim. Behav.* 40:538-544.
- Searcy, W. A. 1979. Sexual selection and body size in male red-winged blackbirds. *Evolution* 33:649-661.
- Searcy, W. A. & Andersson, M. 1986. Sexual selection and the evolution of song. *A. Rev. Ecol. Syst.* 17:307-333.
- Searcy, W. A. 1988. Dual intersexual and intrasexual functions of song in red-winged blackbirds. Pp. 1373-1381 in *Proc. Acta XIX Congressus Int. Ornithol.* (Ouellet, H., ed.) University of Ottawa Press, Ottawa.
- Searcy, W. A. & Marler, P. 1981. A test for responsiveness to song structure and programming in female sparrows. *Science* 213:926-928.
- Searcy, W. A. & Yasukawa, K. 1990. Use of the song repertoire in intersexual and intrasexual contexts by male red-winged blackbirds. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 27:123-128.
- Shutler, D. & Weatherhead, P. J. 1991. Basal song rate variation in male red-winged blackbirds: sound and fury signifying nothing? *Behav. Ecol.* 2:123-132.
- Slagsvold, T., Lifjeld, J.T., Stenmark, G. & Breiehagen, T. 1988. On the cost of searching for a mate in female pied flycatchers *Ficedula hypoleuca*. *Anim. Behav.* 36:433-442.
- Slagsvold, T. & Dale, S. 1991. Mate choice models: can cost of searching and cost of courtship explain mating patterns of female pied flycatchers? *Ornis Scand.* 22:319-326.
- Verner, J. 1965. Time budget of the male long-billed marsh wren (*Telmotodytes palustris*) in the breeding season. *Condor* 67:125-139.
- Wasserman, F. E. & Cigliano, J. A. 1991. Song output and stimulation of the female in white-throated sparrows. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 29:55-59.
- West, M. J., King, A. P. & Eastzer, D. H. 1981. Validating the female bioassay of cowbird song: Relating differences in song potency to mating success. *Anim. Behav.* 29:490-501.
- Yasukawa, K. 1978. Aggressive tendencies and levels of graded display: factor analysis of response to song playback in the red-winged blackbird *Agelaius phoeniceus*. *Behav. Biol.* 23:446-459.
- Yasukawa, K., Blank, J. L. & Patterson, C. B. 1980. Song repertoires and sexual selection in the red-winged blackbird. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 7:233-238.
- Yasukawa, K., Knight, R. L. & Knight Skagen, S. 1987. Is courtship intensity a signal of male parental care in red-winged blackbirds *Agelaius phoeniceus*? *Auk* 104:623-634.
- Zahavi, A. 1977. The cost of honesty (further remarks on the handicap principle). *J. Theor. Biol.* 67:603-605.
- Åström, G. 1976. Environmental influence on daily song activity of the reed bunting *Emberiza schoeniclus*. *Zoon Suppl.* 2 (82pp).

Sammanfattning

Sångmönster under dygnet hos trastsångare *Acrocephalus arundinaceus*

Under häckningssäsongen spenderar hanar av många småfågelarter mycket av sin tid på att sjunga. Detta är kanske inte så förvånande med tanke på att fågelsång kan vara riktad både till andra hanar (intrasexuell kommunikation) och till honor (intersexuell kommunikation). Det är framförallt två faktorer i sången som visat sig vara intressanta: repertoarstorlek (antal olika ljud eller sångstroftyper) och intensitet (sångproduktion per tidsenhet). Fågelsång kan användas i samband med aggression mellan hanar och vid revirhävdande, och i båda dessa fall har sångintensitet såväl som sångrepertoar visat sig ha betydelse. Sången kan också vara riktad till honor, och även för denna funktion har man funnit att både sångens repertoarstorlek och intensitet påverkar hanarnas framgång.

I motsats till många synliga signaler måste en hane som signalerar via sång vara aktiv, dvs han måste sjunga. Eftersom fågelsång verkar innehålla information för både hanar och honor inom en art, kan man förvänta sig att hanar som sjunger mycket gynnas. Men det är kostsamt att sjunga, dels på grund av att hanarna får avstå från andra aktiviteter (t.ex. födosök), dels beroende på att sångbeteendet i sig är energikrävande. Man kan därför förvänta sig att sångintensitet varierar en hel del mellan hanarna, även om alla försöker sjunga så mycket som möjligt. Detta kan antingen bero på att hanarna är av olika kvalitet, eller att de håller revir av olika kvalitet. En annan förutsägelse utifrån detta resonemang är att sångens fördelning över dygnet skall variera, så att den är verksamt då mottagarna, dvs revirinkräktande hanar och oparade honor, är mest aktiva.

Trastsångaren *Acrocephalus arundinaceus* har ett polygynt parningsystem: ungefär 40% av hanarna bildar par med 2-4 honor. Hanar och honor är lika till fjäderdräkten och hanens sång är istället den tydligaste "sexuella" signalen hos arten. Trastsångarhanar sjunger två olika typer av sång: långsång och kortsång. Långsång sjungs av hanarna från att de etablerat revir på häckningsplatsen och tills de attraherat en hona. Omedelbart när en hane lockat en hona till sitt revir övergår han till att sjunga kortsång och vaktar sin hona. Detta pågår oftast tills honan börjar lägga ägg. Därefter återgår de flesta hanarna till att sjunga långsång för att på så sätt försöka locka till sig ytterligare honor. Detta mönster kan upprepas flera gånger under en häckningssäsong beroende på hur många honor hanen lyckas locka till sitt revir.

Genom experiment med play-back i fält har man visat att trastsångarhanar attackerar om de får höra långsång, men förhåller sig mer avvaktande och försiktiga när de hör kortsång. I laboratorieförsök visade det sig att hanar reagerade lika aggressivt på långsång med både stor och liten repertoar, medan honor i motsvarande experiment avgav mer parningsinbiter då de hörde sång med liten repertoar. Vidare har man visat att trastsångarhanar som har långsång med stor repertoar har högre häckningsframgång och är far till fler utomäktenskapliga ungar. Sammantaget visar dessa undersökningar av trastsångare att kortsången huvudsakligen är en aggressiv signal mellan hanar, medan långsången framförallt används för att attrahera honor.

I denna studie undersöker vi hur honattraktions-sång (långsång) och hanriktad sång (kortsång) är fördelad över dygnet hos trastsångare. När det gäller långsången förväntar vi oss att hanarna skall uppvisa ett sångmönster som maximerar deras chanser att attrahera honor. 1) Vi har därför undersökt när på dygnet parbildning sker hos trastsångare och satt detta i relation till sångmönstret under dygnet. 2) För att sångintensitet skall vara en pålitlig karaktär för honor att välja på, bör variationen i sångintensiteten vara mindre hos enskilda individer, som mäts vid olika tillfällen, än variationen mellan olika individer.

Metoder

Studien har gjorts vid sjön Kvismaren i Närke, där vi sedan 1983 studerat en färgringmärkt trastsångarpopulation. Åren 1985-1988 mätte vi sångintensitet för flera hanar över hela dygnet. Med hjälp av stoppur mätte vi längden av varje sångstrof de första 50 sek av varje minut. Under 1985 mätte vi sång i perioder om fem minuter och 1986-1988 i perioder om 12 minuter. Varje mätperiod påbörjades exakt på varje halv timme och vi mätte under en till två perioder per timme. Sju hanar studerades under ett helt dygn medan ytterligare tio hanar studerades från ca 03.00 till 18.00. För att studera hur hanarnas sång varierar från minut till minut, mätte vi under 1989 långsång för två plus två hanar kontinuerligt under två timmar.

I denna studie visas sångintensitet som procent av den totala tiden som hanen sjöng aktivt, dvs. andelen tid hanen har "sång i strupen". Hos trastsångare är längden på pauserna mellan sångstroforna 50-100% av stroflängden. Således innebär 50% sångintensitet att hanen i princip sitter på sin sångplats hela tiden

och har mycket begränsad tid över till andra sysselsättningar (t.ex. födosök). Genomgående i uppsatsen är klockslag angivna enligt svensk sommartid (GMT -2).

För att relatera sångmönstret till tillgången på oparade honor, har vi analyserat när på dygnet parbildningen äger rum. I 19 av 103 fall under åren 1986-1989 hade vi möjlighet att med \pm fem timmars säkerhet bestämma tidpunkten för parbildningen. Vidare har vi exakt information om när honorna valde häckningspartner för 13 honor, vilka försetts med radiosändare och introducerats i Kvismaren.

Resultat

De hanar som sjöng långsång var mest aktiva under timmen innan soluppgången (ca 03.00) då sångstrofer producerades under ungefär 70% av tiden. Därefter minskade sångintensiteten något till ca 55% och höll sig sedan på denna nivå fram till middagstid. Under eftermiddagen sjöng hanarna ungefär 40% av tiden och sångproduktionen var då mer variabel än tidigare under dagen. Strax innan solnedgången minskade sångintensiteten markant och nådde slutligen en nivå på mindre än 2% (en 5 sek. lång sångstrof per 4 min.). Hanarna sjöng ytterst sporadiskt fram till 01.00 varefter de snabbt nådde maximal sångintensitet. Sångstrofernas medellängd hos trastsångare är 5.0 s., vilket innebär att medelindividens (i Fig. 1) sjunger mellan 7000 och 8000 sångstrofer per dag.

Hanar som sjöng kortsång hade en ganska låg sångintensitet över hela dygnet. De uppvisade inte heller någon morgontopp eller kvällsminskning i sångintensitet. Kortsången var också mer variabel i intensitet.

För att studera långsångens variation minut för minut studerade vi fyra hanar kontinuerligt under en två timmars period med start 07.00. Resultaten för dessa fyra hanar var mycket likartade, och i Fig. 2 ger vi ett exempel på sångintensiteten för en av hanarna. Denna hane sjöng med hög intensitet (60-70%) under hela studieperioden och var inte tyst ens en hel minut i sträck. De korta perioder då hanarna var tysta sammanföll oftast med att de lämnade sin exponerade sångplats i toppen av ett vasstrå för att istället hoppa omkring lågt i vassen, där de förmodligen sökte efter föda (se Fig. 2).

En hanes sångintensitet under morgonen var signifikant korrelerad med hans sångintensitet såväl mitt på dagen som på eftermiddagen (Fig. 3). Detta

samband kvarstår även när vi utesluter de hanar som sjöng kortsång.

I Fig. 4 har vi sammanställt information om när på dagen parbildning sker. Endast för 18% av paren har vi kunnat fastställa vid vilken tidpunkt parbildningen ägde rum. Det finns en skevhet i detta material eftersom parbildningar som sker sent på kvällen eller tidigt på morgonen ofta undgår upptäckt. Således är inte detta resultat representativt för att i detalj beskriva dygnsmönstret för när parbildning äger rum. Resultatet visar dock tydligt att parbildningar hos trastsångaren förekommer under hela den ljusa delen av dygnet.

Diskussion

Sångmönster över dygnet

I likhet med andra sjungande småfåglar uppvisar trastsångaren en topp i sångintensitet strax innan soluppgången (gryningssång), vilket ger upphov till en så kallad gryningskör. Till skillnad från de flesta andra arter håller trastsångaren däremot en jämförelsevis hög och jämn sångnivå över hela dagen. På eftermiddagen sjunger hanarna fortfarande med ungefär 50% av den sångintensitet de haft vid soluppgången.

Man har funnit flera faktorer som kan ge upphov till en tydlig topp i hanarnas sångintensitet i gryningen (dawn chorus). En orsak kan vara att det är fördelaktigast för hanar att sjunga i gryningen. Detta kan bero på atmosfäriska effekter som gör att sången då kan höras på ett längre avstånd och därför effektivare attraherar honor. Det kan också bero på att honor hos flyttfåglar anländer till häckningsplatserna under senare delen av natten och därpå snabbt väljer häckningspartner. I så fall skulle antalet oparade honor vara som störst tidigt på morgonen, och därför vore det också mest effektivt att sjunga då. En annan orsak kan vara att möjligheten till effektivt födosök ändras över dygnet. Om det till exempel är effektivast att söka föda vid middagstid, kan detta leda till att hanar födosöker mitt på dagen, medan de ägnar morgnar och kvällar åt att sjunga. Eftersom dessa faktorer inte utesluter varandra kan flera variabler samtidigt påverka sångmönstret under dygnet.

McNamara et al. (1987) har använt sig av dynamisk programmering för att göra teoretiska förutsägelser om sångmönster under dygnet med hänsyn tagen till ovanstående faktorer. De tog även hänsyn till energikostnader för att producera sång samt effekterna av energiupplagring för att kunna över-

leva nätter med låga temperaturer. Som förväntat fann de att om fördelen med att sjunga minskade över dagen eller om födosök var effektivast mitt på dagen, så gav detta upphov till en sångtopp i gryningen. Mer oväntat var att även om utbytet av att sjunga eller söka föda inte varierade över dygnet, så kunde det ändå uppkomma en sångtopp i gryningen. Orsaken till detta var att hanarna varje dag fyllde på sitt energibehov för att kunna överleva den kallast tänkbara nattetemperaturen och därför ofta hade energiresurser över under den tidiga morgonen vilka de spenderade på att sjunga.

Kan vi då separera de faktorer som är av betydelse för uppkomst av sångmönstret under dygnet hos trastsångare? Vi har inga uppgifter för att kunna testa om atmosfäriska orsaker kan påverka hur hanarna sjunger under dygnet, men vi har indicier som gör att vi håller detta för osannolikt. Detta baserar vi på att sången är ljudlig och kan höras på flera hundra meters håll och att vi har funnit att trastsångarhonor söker igenom stora delar av ett delområde där det sitter sjungande hanar. Honorna torde därför ha goda möjligheter att obehindrat kunna lyssna till de flesta hanarna inom ett delområde.

Trastsångarna äter företrädesvis stora insekter som de tar från vattenytan eller i vassen. De flygande insekterna är speciellt lätta att fånga under morgontimmarna när de är orörliga på grund av låga temperaturer. Detta antyder att trastsångarna inte har lägre framgång vid födosök under tidig morgon jämfört med mitt på dagen. Vi tror därför inte att ändrade förhållanden i födans tillgänglighet kan förklara sångmönstret under dygnet.

Istället tror vi att en ändrad tillgång på oparade honor åtminstone till en del kan förklara sångmönstret under dygnet. Parbildning hos trastsångare verkar äga rum under alla dygnets ljusa timmar (Fig. 4). Arten är nattflyttare och det är därför sannolikt att det största antalet oparade honor finns tillgängliga i gryningen och därefter minskar antalet allteftersom honorna väljer häckningspartners.

Sammanfattningsvis antyder våra data att fördelen med att sjunga för en trastsångarhane minskar över dagen eftersom det finns fler oparade honor tidigare på dagen. Det finns dock en alternativ hypotes som kan förklara trastsångarnas sångmönster under dygnet. Nattetemperaturen uppvisar ganska stora variationer under hanarnas huvudsakliga sångperiod (maj-juni). Därför kan vi inte utesluta att hanarna sjunger som mest i gryningen eftersom de då ofta har ett energiöverskott från de reserver de lagrat upp för att överleva en natt med mycket låg temperatur.

Dygnsmönster för kortsången

Till skillnad från då de sjunger långsång sjunger trastsångarhanarna kortsång med låg intensitet över hela dygnet, förutom under natten då de mestadels är tysta. Produktionen av kortsång varierar också betydligt mer från minut till minut jämfört med långsången. Dessa olika sångmönster under dygnet kan förklaras av att de två typerna av sång är riktade till olika mottagare som har olika aktivitetsmönster under dygnet. Om sången produceras på ett sätt som optimerar informationsöverföringen till mottagaren, kan man förvänta sig att produktionen av långsång skall minska under dagen (se ovan). Kortsången, som riktar sig till andra hanar, verkar vara mer jämnt fördelad över dagen. Detta förefaller rimligt eftersom även en enda "tjuvparning" kan befrukta en honas ägg och ge upphov till oäktingar för hanen. Således är det sannolikt att hotet från inkräktande hanar, som letar efter befruktningsbara honor, är ganska jämnt fördelat över dygnets ljusa timmar.

Partnerval

Man har i flera undersökningar visat att honor kan använda sångintensitet som vägledning i samband med partnerval. Detta är inte förvånande eftersom sångintensitet har visats vara positivt relaterad till hankvalité (hanens matningsintensitet) och hanens parasitbelastning, men också till kvalitén på hanens revir och tillgången på föda i reviret. För att honorna ska kunna använda sångintensitet vid partnerval, krävs att sångintensiteten är en pålitlig ledråd för att förutsäga hanens och/eller revirets kvalitéer.

I en tidigare studie fångade vi trastsångarhonor i Tåkern, försåg dem med radiosändare och släppte dem sedan i Kvismaren med avsikt att kunna följa dem då de valde häckningspartner (Bensch & Hasselquist 1992). Dessa honor besökte i genomsnitt sex hanar innan de bildade par och började häcka. Varje hane besöktes mellan 20 minuter och upp till flera timmar och de flesta honorna hade valt en partner inom ett dygn efter att de släppts ut i Kvismaren. Notabelt var att honorna betedde sig mycket försiktigt när de passerade igenom en hanes revir och det var troligen sällan hanarna fick syn på dessa honor. Således måste hanarna upprätthålla en jämn och hög sångintensitet under en längre period för att på så sätt vara säkra på att en hona som lyssnat till en viss hane kan återvända och höra att han fortfarande sjunger med samma höga intensitet. Detta verkar också vara fallet hos trastsångaren; vi

fann ett starkt positivt samband mellan individuella hanars sångintensitet under olika perioder på dagen (Fig. 3). Sångintensitet kan alltså vara en "ärlig ledtråd" (honest advertisement) som honorna skulle kunna använda i samband med att de undersöker potentiella häckningspartners. Vi har dock ännu inte

några data tillgängliga för att närmare undersöka om trastsångarhonor använder sig av hanars sångintensitet vid partnerval.

Meddelande nr 78 från Kvismare fågelstation.

Variation in survival in an increasing population of the Greylag Goose *Anser anser* in Scania, southern Sweden

LEIF NILSSON & HAKON PERSSON

Abstract

Based on resightings of neck-banded Greylag Geese, we calculated mean annual survival rates of 76% for juveniles, 74% for subadults and 83% for adults. The survival rate was significantly lower over the winters 1989/90 and 1990/91 than over the winters 1985/86 - 1988/89 and 1991/92 for adults (80 vs 87%). In the winters 1989/90 and 1990/91, hunting on Greylag Geese was intensive in southwestern Spain. Greylags wintering in the Netherlands

(mainly the Dutch Delta) had significantly higher survival rates than birds wintering in southwestern Spain in both juveniles (90 vs 72%) and adults (94 vs 85%). Most losses occurred during autumn migration and just after arrival into the winter quarters.

Leif Nilsson & Hakon Persson, Dept. of Animal Ecology, Ecology Building, S-223 62 Lund, Sweden.

Received 22 April 1993, Accepted 17 August 1993, Edited by M. Hake

Introduction

The breeding population of the Greylag Goose *Anser anser* in Sweden, as in a number of other countries, has increased markedly in recent years (Fog et al. 1984, Madsen 1991). This has resulted in the establishment of large summer and autumn concentrations in different places leading to management discussions related to agricultural problems and hunting possibilities. A neck-banding project was therefore initiated in 1984 with the main aim to investigate the detailed migration and movement patterns of Greylag Goose populations in the Nordic countries (Nordic Greylag Goose Working Group 1988).

In order to understand the factors behind the increase in different goose populations and to be able to evaluate the effects of management practises on the future development of goose populations, a thorough knowledge of various aspects of the population dynamic is essential. One of the more important aspects in this respect is the variation in survival between different cohorts of geese and between different years. In this respect, it is also of special

importance to study the survival of geese that experience different hunting pressures.

Neck-banding proved to be a very successful method to obtain information about staging, wintering and moulting areas and the movements between these for individual Greylag Geese from known breeding areas, with a very high resighting frequency (no less than 72% of adults seen on one or more occasions abroad). The original study in SW Scania, south Sweden, was therefore extended to include various aspects of the breeding ecology and population dynamics.

The Greylag Geese breeding in southwestern Scania mainly winter in two areas: the traditional wintering area in Coto de Doñana in southwestern Spain and in the Dutch Delta (Andersson et al. 1990, Andersson, Follestad & Nilsson in prep.). Moreover, a smaller number has started to winter in Villafáfila in north-central Spain in recent years. On migration (mainly in autumn), the geese stage in the Netherlands and to some extent in areas between south Sweden and the Netherlands, whereas very

few have been seen staging between the Netherlands and Spain. In spring, young geese and non-breeders return to south Sweden, making a moult migration mainly to the Netherlands in early summer. In late summer and autumn the majority of these geese return to staging areas in southwestern Sweden before the autumn migration.

The geese wintering in the Netherlands and Spain experience different hunting pressures. Whereas the hunting pressure in the Netherlands may be characterized as moderate or slight, it may in some years be heavy in southern Spain. The winters 1989/90 and 1990/91 were characterized by extremely heavy hunting in southwestern Spain (Persson 1992). The total number of shot and retrieved Greylag Geese in southwestern Spain in 1989/90 and 1990/91 were >30,000 and >20,000, respectively. In 1987/88 and 1988/89 the total hunting bag was >20,000 and 6-10,000, respectively, whereas only a few hundred Greylag Geese were shot in 1991/92. Different goose populations show different distributions in the main wintering areas (Persson in prep.), and during 1987/88 Greylag Geese from Scania did not occur in larger numbers in the heavily hunted areas.

The Greylag Geese from SW Scania are thus suitable for a study on variation in survival related to different choice of wintering areas with different hunting pressures. In this paper we present data on the annual survival rates for different age cohorts of Greylag Geese. We especially try to evaluate the survival of geese related to their different choice of wintering areas with different hunting pressures. For young birds we also estimate the survival between different parts of the annual cycle separately. Some preliminary data from this study were presented by Nilsson & Persson (1991).

Study area

Catches of pairs with young have been made annually since 1985 at four lakes in SW Scania (55 30'N, 13 15'E), southernmost Sweden: Yddingen, Fjällfotasjön, Klosterviken and Börringesjön (Fig.1). The study area also includes a fifth breeding lake, Björkesåkrasjön, but no catching operations were made here. The lakes are situated in a rolling landscape mainly used for agricultural purposes. The study area also includes the coastal bay Foteviken in SW Scania. During the first years, Lake Snogeholmsjön, situated 30 km to the east, was also included in the study area. For a more detailed description of the study area, see Nilsson & Persson (1992).

Methods

Between 1984 and 1991 a total of 235 adult and 697 young Greylag Geese were neck-banded in the study area. Moreover, 23 adults and 67 goslings were neck-banded at Lake Snogeholmsjön. Regular checks for the occurrence of neck-banded geese were undertaken from the arrival in February/March to the departure in November, the entire area being searched about once a week. More frequent observations were made during arrival and hatching periods in spring.

The survival estimates presented here are mainly based on observations made in the study area. Almost all surviving adults returned to the marking area. Actually, in 98.1% of all cases, when an adult was known to be alive during a breeding season (N = 324 seasons* individuals), the bird was seen in the marking area. Likewise, for geese marked as young, most estimates of survival are based on observations from SW Scania. For geese marked during 1988-1991, 97.5% of the survival estimates of 389 individuals were based on observations in Scania (88.5% for 130 young marked 1985-1987 when field work was less intensive). In most cases, series of observations were obtained, so few last observations (and survival

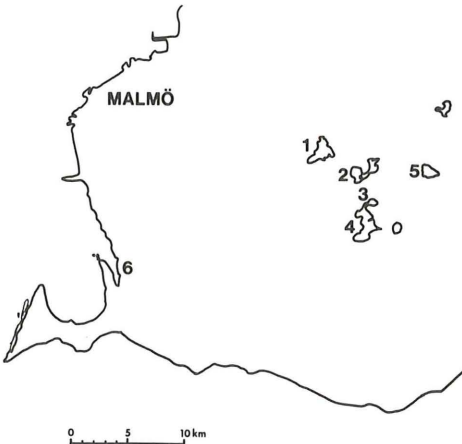


Fig.1. The study area in SW Scania. *Undersökningsområdet i SV Skåne. 1. Yddingen, 2. Fjällfotasjön, 3. Klosterviken, 4. Börringesjön, 5. Björkesåkrasjön, 6. Foteviken.*

estimates) rely on single observations of a marked goose. For geese marked as adults we do not have one single case of a "missing" year, i.e. a neck-banded individual not seen during one year but well later (with the exception of a few known cases of neck-band losses, see below). For birds marked as young, the frequency of missing years was about 2% (N=844 seasons*individuals). Young geese marked in 1985 and 1986 were excluded from these calculations as the number of visits to the study area were fewer in those years and there thus were larger risks that an individual staying for a short period was overlooked. This does not apply to adults with their high site tenacity. Missing years for a small number of young geese is mainly related to dispersal of a few individuals out of the study area after their first moult (Nilsson & Persson unpubl.).

Outside SW Scania, sightings of neck-banded Greylag Geese were obtained from a network of observers. The chances of resighting vary markedly between different countries, being high in the Netherlands, where important staging areas and the wintering area in the Delta were regularly checked, and lower in Spain due to much fewer bird watchers and more difficult areas. However, intensive field work was undertaken in Spain by one of the authors (H. Persson), especially in 1989/90 and 1990/91.

The data base used for this analysis includes 33,200 resightings from the study area in SW Scania and 6,500 resightings from other areas.

As most of the geese were marked during June, we calculate survival rates per 1 July for the different years. Annual survival rates were expressed as the number of geese resighted after 1 July in year t+1 as per cent of the number resighted after 1 July in year t. When comparing the first winter survival of young wintering in Spain and the Netherlands (Table 4), we have used 1 April instead of 1 July to avoid any effects of the first moult migration on the survival estimates.

In the analysis we separate three age groups: juveniles (over the first winter), subadults (over the second and third winter for birds marked as young) and adults (known breeders). Older geese marked as young have only been included in the adult sample if they were known to have bred in the study area.

In connection to this it should be remembered that estimates of survival rates based on neck-band resightings are biased due to neck-band losses (cf. Ebbsing et al. 1991, Samuel et al. 1990). In our study, we recorded some losses in the beginning, especially among breeding males, but conditions improved when we changed to a new material in the

neck collars in 1986. During the catching operations, a number of previously marked geese were regularly caught. For geese marked after 1986, three of 41 adult males had lost the neck-band compared to one of 44 adult females and one of 22 marked as young. Taking the exposure time into consideration (on average 2.6 years), this corresponds to an annual loss rate of about 1.8%. The replacement of lost and broken neck bands during the round-ups reduced the effects of neck band losses on the calculations of survival rates especially for adults, and we have accordingly not used any correction factors. Moreover, practically all neck-bands were retained over the first winter. Thus neck-band losses could potentially have some slight effect on survival estimates for subadults but even here we considered the effect too small to try to calculate correction factors.

Results

Survival between fledging and departure

During 1984-1990, 216 families could be followed from fledging of the young until departure from SW Scania, and the number of young was established (Table 1). During this period, 6% of the fledged young were lost.

Table 1. Losses of young Greylag Geese in families with marked parents from fledging (10 July) until departure from SW Scania in autumn (or last observation where the number of young in the family could be determined).

Förluster av unga grågäss i familjer med märkta föräldrar från det ungarna blev flygga (10 juli) till bortflytningen från SV Skåne på hösten (eller sista tillfälle när antalet ungar i familjen kunde fastställas).

| | Number of families | Total number of young | | Losses of young % |
|-------|-----------------------|--|------------------------------------|-----------------------|
| | <i>Antal familjer</i> | <i>Totalt antal ungar Fledged Flygga</i> | <i>at last obs. vid sista obs.</i> | <i>Ungförluster %</i> |
| 1984 | 2 | 15 | 15 | 0 |
| 1985 | 17 | 65 | 64 | 1.5 |
| 1986 | 17 | 82 | 78 | 4.9 |
| 1987 | 33 | 120 | 109 | 9.2 |
| 1988 | 40 | 139 | 129 | 7.2 |
| 1989 | 54 | 205 | 195 | 4.9 |
| 1990 | 53 | 182 | 166 | 8.8 |
| Total | 216 | 808 | 756 | 6.4 |

Table 2. Annual survival (%) of neck-banded Greylag Geese from SW Scania during years with normal (85/86-88/89) and heavy (89/90, 90/91) hunting pressure in the main wintering area in southwestern Spain. The number of marked birds known to be alive by 1 July in year $t+1$ is shown as per cent of the number known to be alive by 1 July in year t (shown in brackets) or for young birds in their first winter as per cent of the number known to have fledged. Note: data for first-winter birds in 85/86 not included due to lower chance of observations compared to first-year birds in later years (see text).

Årlig överlevnad (%) för halsringmärkta grågäss från SV Skåne under år med normalt (85/86-88/89) respektive högt (89/90, 90/91) jakttryck i det viktigaste övervintringsområdet i sydvästra Spanien. Antalet märkta grågäss som setts efter 1 juli år $t+1$ anges som procent av det antal som setts efter 1 juli år t (visat inom parentes) eller för unga gäss under första vintern i procent av det antal som blev flygga. Unga gäss vintern 85/86 har uteslutits eftersom chanserna för observation av dessa var lägre än under senare år (jfr. texten).

| | Marked as young and controlled in their | | Adults |
|------------------|---|--------------------------|--------------|
| | First winter | Second and third winter | |
| | Märkta som unga och kontrollerade under | | Vuxna |
| | Första vintern | Andra och tredje vintern | |
| 1985/86-88/89 | | | 87 (242) |
| 1986/87-88/89 | 79 (215) | 77 (173) | |
| 1989/90-90/91 | 72 (255) | 73 (280) | 80 (293) |
| Total Summa | 76 (470) | 74 (453) | 83 (535) |
| Chi ² | 2.68, n.s. | 0.91, n.s. | 4.66, P<0.05 |

First year survival

The overall survival of young from fledging to 1 July the next year was 76% (Table 2), with a significant variation between years, from 65 to 92% (Fig. 2). Based on observations made in SW Scania, the first winter survival was 67%, being significantly different from the estimate presented above ($Ch^2=6.08$, $P<0.02$). With 1 July as datum line, a small number of young that do not return to Sweden after their first moult migration and dies before they return next spring will be lost in the calculations based only on data from SW Scania. On the other hand, these individuals were mainly recorded in autumn staging areas south of Sweden. With 1 April as datum line, the survival estimate based on observations in Scania is 72%, which is not significantly different from the estimate based on the entire data set ($Ch^2=1.26$, n.s.).

First year survival of birds from different lakes varied within years. In 1987, the survival of fledglings from Lake Yddingen was significantly lower than for those from the other lakes. In 1988, on the other hand, fledglings from Lake Yddingen had a very high survival (Table 3).

Survival also varied between wintering areas. Table 4 shows first winter survival of all young geese with known wintering quarters, i.e. marked parents or brood mates were actually seen in winter, either in Coto de Doñana or in the Netherlands (Dutch Delta or for two families Flevoland). This procedure was necessary in order to assign the winter area of young that were lost early. The overall first winter survival for young birds from fledging to 1 April next year (see above) was 90% for Dutch wintering birds compared to 72% for those wintering

Table 3. First-year survival (%) of fledged young from different lakes. Number of fledged young is given in brackets. G-test used for cases when Chi² was not applicable (*).

Överlevnad (%) av flygga ungar från olika sjöar under första året efter märkningen. Antalet flygga ungar anges inom parentes. G-test utnyttjat när Chi² ej kan tillämpas (*).

| Marking year | Yddingen | Fjällfotasjön | Klosterviken | Börringesjön | Chi ² | P |
|--------------|----------|---------------|--------------|--------------|------------------|------|
| Märkår | | | | | | |
| 1985 | 50 (16) | 64 (28) | 80 (10) | | 2.42 | n.s. |
| 1986 | 90 (20) | 100 (2) | 100 (2) | | 0.76* | n.s. |
| 1987 | 61 (36) | 81 (21) | 87 (30) | 91 (11) | 7.97* | 0.05 |
| 1988 | 96 (24) | 65 (20) | 77 (31) | 72 (18) | 8.23* | 0.04 |
| 1989 | 69 (26) | 100 (2) | 80 (41) | 77 (48) | 2.16* | n.s. |
| 1990 | 75 (56) | 59 (27) | 72 (29) | 62 (26) | 2.96 | n.s. |
| Total Summa | 74 (178) | 68 (100) | 80 (143) | 74 (103) | 4.33 | n.s. |

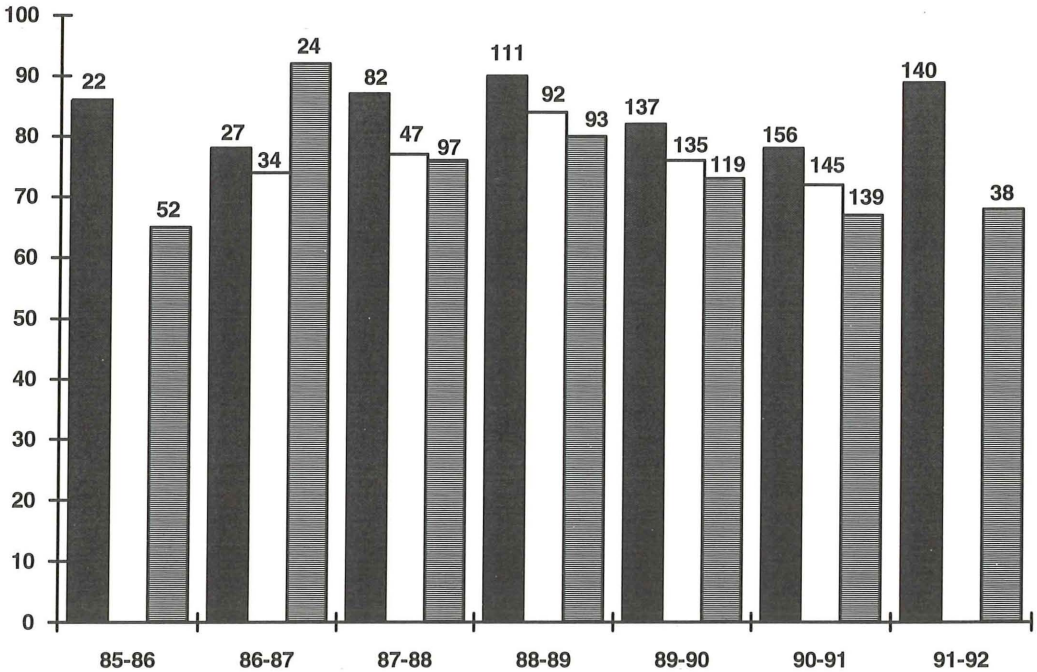


Fig. 2. Annual survival rates (per 1 July) for Greylag Geese from SW Scania. Adults (filled bars), subadults (unfilled bars) and juveniles (hatched bars) are shown separately. For 1991/92, only adults and young are included as too short a period has passed for all subadult birds to have a chance to be reported. The annual variation was significant for adults ($\text{Chi}^2=11.59$, $P=0.03$) and juveniles ($\text{Chi}^2=10.44$, $P<0.05$) but not for subadults ($\text{Chi}^2=4.14$, n.s.).

Årliga överlevnadsvärden (per 1 juli) för grågäss från SV Skåne. Adulta (fyllda staplar), subadulta (ofyllda staplar) och unga (streckade staplar) visas separat. För 1991/92 redovisas endast adulta och unga eftersom för kort tid passerat för att alla subadulta gäss skall ha haft en chans att rapporteras. Den årliga variationen var signifikant för vuxna ($\text{Chi}^2=11.59$, $P=0.03$) och unga ($\text{Chi}^2=10.44$, $P<0.05$) men inte för subadulta ($\text{Chi}^2=4.14$, n.s.).

in Coto de Doñana, the difference being highly significant ($\text{Chi}^2=9.65$, $\text{df}=1$, $P<0.002$). During the two winters (1989/90 and 1990/91) with intensive field work in Spain, the difference between the areas was particularly marked in 1990/91 (Fig. 3).

In 30 families, the number of young could be determined soon after the arrival to the winter quarters in Spain (Coto de Doñana). Seventeen per cent of the young seen in Sweden ($N=109$) were lost before the first resighting of the family in Spain. For 8 families wintering in the Dutch Delta, 7% of 42 young were lost. The difference between Dutch and Spanish wintering families was not significant ($\text{Chi}^2=2.58$, $P=0.11$).

Survival of older birds

After the first year, the overall survival of birds marked as young was 74% over the following two winters (Table 2). For those marked as adults, the overall survival was 83%. Survival estimates based on observations made in SW Scania were 77% for subadults over their second and third winters and 80% for those marked as adults. These estimates were not significantly different from the estimates based on the entire data set ($\text{Chi}^2= 1.34$ and 2.79 for subadults and adults, respectively). The slightly lower estimate for the restricted data set is related to a few adults seen in Scania in spring who left in early summer, thereafter being seen in Denmark and/or the Netherlands after 1 July.

Table 4. First winter survival (to 1 April) of marked young wintering in, or migrating to Coto de Doñana and the Dutch Delta, respectively. Only young with one or both parents marked are included. Individuals not seen in the winter quarters are allocated to winter area according to observations of their parents. Total number of young per winter area and season shown in brackets.

Överlevnad till 1 april för märkta ungar som övervintrat eller flyttat till Coto de Doñana eller det holländska deltat. Endast ungar med minst en märkt förälder medräknas, ungar som ej setts i vinterkvarteret hänförs till vinterområde efter föräldrarna. Antalet ungar per vinterområde och år anges inom parentes.

| | Winter area | |
|--------------------|----------------|-------------|
| | Coto de Doñana | Dutch Delta |
| 1985-86 | 69 (16) | - |
| 1986-87 | 90 (10) | - |
| 1987-88 | 76 (54) | 91 (11) |
| 1988-89 | 69 (39) | 92 (26) |
| 1989-90 | 70 (47) | 84 (19) |
| 1990-91 | 69 (26) | 90 (21) |
| Total Summa | | |
| 1987/88-90/91 | 72(166) | 90 (77) |

The annual survival rates for birds marked as adults showed a significant variation between years (Fig. 2). Particularly high survival rates were found in 1987/88, 1988/89 and 1991/92, whereas the survival was only 78% between 1990 and 1991. The subadults did not show any significant variation over the years. As noted above, 1991/92 was a year when few Greylag Geese were shot in southwestern Spain. In 1987/88, the hunting pressure was very high, but the geese from Scania mainly stayed in areas where hunting was less heavy (H. Persson unpubl.).

Table 5. Annual survival (%) of neck-banded Greylag Geese wintering in the Netherlands (mainly the Dutch Delta) and Coto de Doñana. Accumulated number of individuals per winter shown in brackets.

Årlig överlevnad (%) av halsringmärkta grågäss övervintrande i Nederländerna (huvudsakligen deltaområdet) och Coto de Doñana. Antal individer anges inom parentes.

| | The Netherlands | Coto de Doñana | Chi ² | P |
|-----------|-----------------|----------------|------------------|-------|
| Adults | 94 (88) | 85 (414) | 5.21 | <0.05 |
| Subadults | 88 (65) | 80 (348) | 2.18 | n.s. |

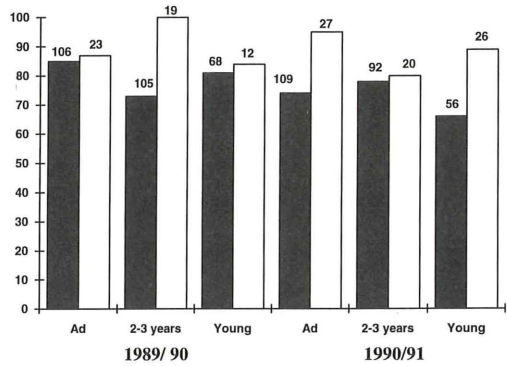


Fig. 3. Survival of Greylag Geese from SW Scania wintering in SW Spain (filled bars) and the Netherlands (unfilled bars) in 1989/90 and 1990/91.

Överlevnad för grågäss från SV Skåne, som övervintrat i SV Spanien (fyllda staplar) resp. Nederländerna (ofyllda staplar) 1989/90 och 1990/91.

Separate survival values were calculated for those wintering in the Dutch Delta and Coto de Donana (Table 5), using geese that had been known to spend the winter there during previous seasons. Overall survival rates for adult geese wintering in the Netherlands were significantly higher than for those wintering in Coto de Doñana. Marked differences in survival rates were found for geese using the different winter areas in 1989/90 and 1990/91, whereas the data from the Netherlands were too few in the other years to calculate annual survival rates (Fig. 3).

Timing of mortality

The actual date of death was only known in a few cases when the birds were shot. With the intensive checks for marked geese in all areas the last date of observation will give some indication on when most mortality occurred (Fig. 4). The vast majority of last observations was made in October and November for all age groups, indicating the importance of losses during the autumn migration for the overall losses among the Greylag Geese. Losses during spring migration were minimal except for subadults wintering in Spain (Table 6).

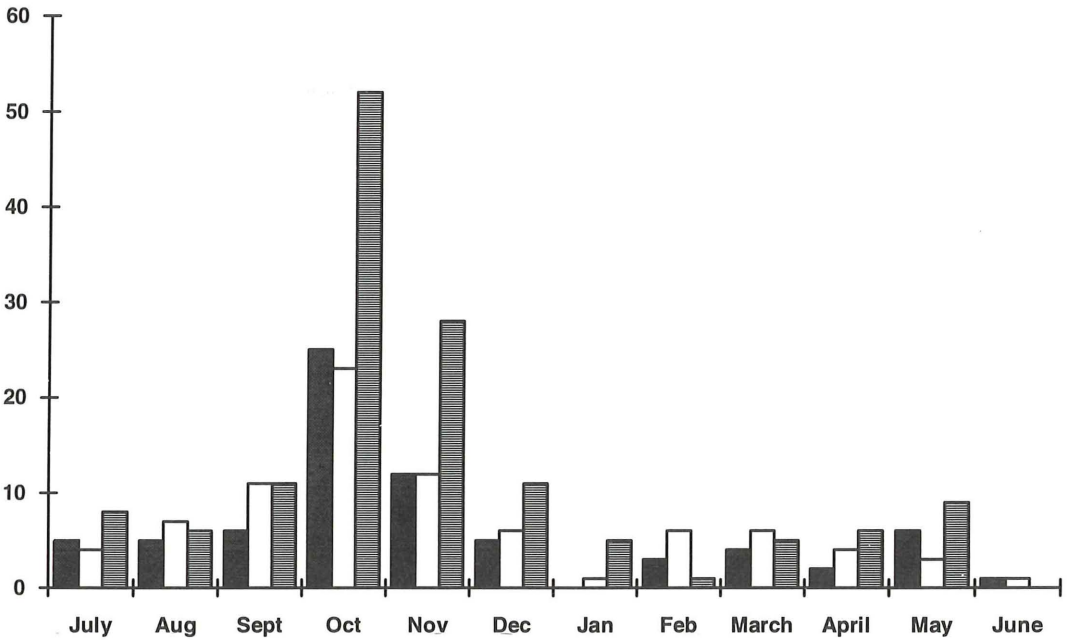


Fig. 4. Monthly distribution of last observations of Greylag Geese from SW Scania. Number of individuals: juveniles (hatched bars) 142, subadults (unfilled bars) 84 and adults (filled bars) 69. Last marking years included are for juveniles 1990, adults 1989 and subadults 1988 (marked as young).

Månadsfördelning av sista observationer av grågäss från SV Skåne. Totalt antal redovisade individer: unga (streckade staplar) 142, subadulta (ofyllda staplar) 84 samt adulta (fyllda staplar) 69. Sista medtagna märkår är för unga 1990, adulta 1989 och subadulta 1988 (märkta som ungar).

Discussion

Data on the survival rate of Greylag Geese originating from this flyway, as well as from central Europe, have been presented by Paludan (1973) on the basis of traditional ringing data. For adults, the annual

mortality rate was 32% compared to 41% for young birds. These rates are higher than the data obtained in our study: 17% for adults and 24% for juveniles. As the estimates have been obtained by completely different methods they are not directly comparable. It is, however, clear that the mortality rate for the Greylag Goose has decreased since Paludan's study. In this respect it should be remembered that our values are slightly too high due to an estimated 2% loss of neck-bands per year.

Table 6. Survival (%) during spring migration of Greylag Geese seen in Coto de Doñana and the Dutch Delta in January - February 1990 and 1991. Number of individuals shown in brackets.

Överlevnad (%) under vårflyttningen för grågäss sedda i Coto de Doñana och det holländska deltaområdet i januari-februari 1990 och 1991. Antal individer anges inom parentes.

| | Dutch Delta | Coto de Doñana |
|-----------|-------------|----------------|
| Adults | 95 (19) | 96 (49) |
| Subadults | 100 (21) | 86 (74) |
| Juveniles | 100 (16) | 100 (34) |

During recent years a number of statistical methods for the calculation of survival rates and other demographic parameters based on resightings of marked birds have been presented (Clobert & Lebreton 1991; for a review see also Ebbsing et al. 1991). Most studies on geese using neck collars or coloured legbands for survival estimates rely on observations from voluntary observers in different staging and wintering areas and thus have to compensate for differences in resighting possibilities.

In our study, on the other hand, we based the estimates almost entirely on intensive observations in the breeding areas. As the resighting effort was thorough and the resighting probability very high in the study area there was no need to compensate for differences in resighting possibilities. The site tenacity is high for the adults (including those marked as young when recruited to the breeding population when older) with more than 98% of those known to be alive actually seen in the study area Nilsson & Persson unpubl.), so an adult goose that has not been seen in Scania and has not lost its neck-band can with confidence be considered as dead. The differences in resighting possibilities in the Netherlands and Spain have no influence on the survival estimates presented here as the absolute majority of the estimates are based on observations in SW Scania. Moreover, the few young geese that do not return to Scania after the moult in the Netherlands spend late summer and autumn in the Netherlands or in Denmark and Germany, where the chances of resighting are high. The only influence of the lower resighting chances in Spain and in the Dutch Delta compared to other areas will be on the number of geese that can be identified as wintering in the two areas. To fully elucidate the possible effects of the resighting chances on the survival estimates we also presented survival rates based only on observations obtained in SW Scania, which showed very small differences compared to the estimates based on the entire dataset.

For young birds, a proportion of 6% was lost between fledging and last observation in SW Scania before the start of autumn migration. The causes of these losses are unknown as there was only a negligible amount of shooting of Greylag Geese under license here for crop protection. For young geese the main mortality occurred between the last sighting in Scania and the arrival in the winter quarters. Most last observations for elder geese were also obtained during this time of the year.

The decrease in mortality rate for Greylag Geese is probably related to changes in the hunting pressure as most known deaths were caused by hunting. The importance of hunting is also seen in the annual pattern of survival in our study population. For all age groups the survival was significantly higher during the seasons of 1986/87-1988/89 compared to 1989/90 and 1990/91. In the latter two seasons, the hunting pressure in the Guadalquivir Marismas in southwestern Spain, the main wintering area within this flyway, was extremely high. The geese were especially vulnerable as they were forced to feed on

the much hunted rice fields outside the protected Doñana National Park due to a high water level that made feeding impossible in most areas in the park (Persson 1992). The importance of hunting can also be seen in the differences in survival between geese wintering in Coto de Doñana and the Dutch Delta. The geese are hunted in the Netherlands, but not to the same extent as in southwestern Spain. The mortality of Spanish wintering geese is probably to a large part related to hunting with heavy losses at arrival in southwestern Spain but also during migration through France and northern Spain. Autumn migration is, however, a risky procedure even for protected species such as the Barnacle Goose (Owen & Black 1989, 1991). The importance of hunting for the populations of geese has been discussed by Ebbinge (1985, 1991) who found that recent increases in three arctic breeding goose populations were related to changes in hunting policies with decreased hunting pressure (one case) and total protection (two cases). In this context, it is maybe more than a coincidence that the rapid increase of the studied population occurred after the closure of hunting within the Doñana National Park in 1983/84 (Calderón et al. 1991).

In light of the differences in survival between different wintering areas it is interesting to note the changes in winter distribution of the Greylag Goose that have occurred in recent years. Numbers wintering in the Dutch Delta have increased (Castelijns et al. 1991) and a new important wintering area at Villafáfila in northern Spain has been established (Rodríguez & Palacios 1991). In both these areas, hunting pressure is much lower than in southwestern Spain. These changes probably have two causes. The increase in the Dutch Delta probably reflects the general population increase whereas the increase at Villafáfila, at least partly, is due to a redistribution within Spain. Neck-banded birds that earlier wintered in southwestern Spain now stop at Villafáfila for wintering or prolonged autumn staging. Many of the geese seen in Villafáfila in autumn move on to Coto de Doñana in December or January and even as late as in February (Persson in prep.).

The rapid increase in the number of wintering Greylags in the Dutch Delta may have arisen without a redistribution between wintering areas. This is shown by the segment of the Scanian Greylags wintering there. Besides a higher survival rate, they return earlier to the breeding areas than birds wintering in Spain, and pairs arriving early were found to be more productive than those arriving late (Nilsson & Persson in prep.). However, it shall be

kept in mind that these results were obtained during a succession of mild winters, this strategy perhaps being less favourable during more severe winters.

Acknowledgements

This study was undertaken in connection with other studies on geese with grants obtained from Nordiskt Kollegium för Viltforskning. In 1991 and 1992 further support was obtained from the Swedish Hunter's Association and from the Carl Trygger's Foundation for scientific research. We also give our sincere thanks to all those bird watchers that regularly check the goose flocks in different European countries and report their observations.

References

- Andersson, Å., Nilsson, L. & Persson, H. 1990. Några resultat från halsmärkning av svenska grågäss. *Vår Fågelvärld* 49:299-304.
- Calderón, J., Mánez, M. & Garcia, L. 1991. A note on wintering Greylag Geese *Anser anser* of the Guadalquivir Marismas. In: Fox, A.D., Madsen, J. & van Rhijn, J. (eds.). Western Palearctic Geese. Proc. IWRB Symp., Kleve 1989. *Ardea* 79(2): 269-270.
- Castelijns, H., Maebe, J. & van der Wiel, A. 1991. Vogels in Saeftinghe in het winterhalfjaar. *Vogeljaar* 39:267-274.
- Clobert, J. & Lebreton, J.-D. 1991. Estimation of demographic parameters in birds populations. Pp. 75-104 in Perrins, C. M., Lebreton, J.-D. & Hiron, G. J. M. (eds.). *Bird Population Studies: Relevance to Conservation and Management*. Oxford University Press, Oxford.
- Ebbinge, B. S. 1985. Factors determining the population size of arctic-breeding geese wintering in western Europe. *Ardea* 73:121-128.
- Ebbinge, B. S. 1991. The impact of hunting on mortality rates and spatial distribution of geese wintering in the Western Palearctic. In: Fox, A.D., Madsen, J. & van Rhijn, J. (eds.). Western Palearctic Geese. Proc. IWRB Symp., Kleve 1989. *Ardea* 79(2):197-211.
- Ebbinge, B. S., van Biezen, J. B. & van der Voet, H. 1991. Estimation of annual survival rates of Barnacle Geese *Branta leucopsis* using multiple resightings of marked individuals. *Ardea* 79:73-112.
- Fog, M., Lampio, T., Myrberget, S., Nilsson, L., Norderhaug, M. & Rørv, N. 1984. Breeding distribution and numbers of Greylag Geese, *Anser anser*, in Denmark, Finland, Norway and Sweden. *Swedish Wildlife Research* 13:187-212.
- Madsen, J. 1991. Status and trends of goose populations in the Western Palearctic in the 1980s. In: Fox, A. D., Madsen, J. & van Rhijn, J. (eds.). Western Palearctic Geese. Proc. IWRB Symp., Kleve 1989. *Ardea* 79(2):113-122.
- Nilsson, L. & Persson, H. 1991. An increasing breeding population of Greylag Geese *Anser anser* in southern Sweden; a neck-banding study. In: Fox, A.D., Madsen, J. & van Rhijn, J. (eds.). Western Palearctic Geese. Proc. IWRB Symp., Kleve 1989. *Ardea* 79(2): 239-242.
- Nilsson, L. & Persson, H. 1992. Feeding areas and local movement patterns of post-breeding Greylag Geese *Anser anser* in South Sweden. *Ornis Svecica* 2:77-90.
- Nordic Greylag Goose Working Group. 1988. Nordic Greylag Geese *Anser anser* in the Netherlands. *Limosa* 61:67-71. (Dutch with English summary).
- Owen, M. & Black, J. M. 1989. Factors affecting the survival of barnacle geese on migration from the breeding grounds. *J. Anim. Ecol.* 58:603-617.
- Owen, M. & Black, J. M. 1991. The importance of migration mortality in non-passerine birds. Pp. 60-371 in Perrins, C. M., Lebreton, J. D. & Hiron, G. (eds.). *Bird Population Studies: Relevance to conservation and management*. Oxford University Press. Oxford.
- Paludan, K. 1973. Migration and survival of *Anser anser* (Aves) ringed in Denmark. *Vidensk. Meddr. Dansk Naturh. Foren.* 138:217-232.
- Persson, H. 1992. The impact of hunting on the size of the breeding population of the Greylag Goose *Anser anser*. *Limosa* 65:41-47. (Dutch with English summary).
- Rodriguez, M. & Palacios, J. 1991. El Anzar Campestre y el Anzar Común en Castilla y León (*Anser fabalis* y *Anser anser*). Consejería de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio. Dirección General del Medio Natural, Valladolid. 63 pp.
- Samuel, M. D., Weiss, N. T., Rusch, D. H., Craven, S. R., Trost, R. E. & Caswell, F. D. 1990. Neck-band retention for Canada Geese in the Mississippi flyway. *J. Wildl. Manage.* 54:612-621.

Sammanfattning

Variation i överlevnad hos en växande grågåspopulation i Skåne, södra Sverige.

Grågåsbeståndet i Sverige liksom i ett flertal andra europeiska länder har ökat markant under senare år, varvid bl.a. ett betydande antal nya koncentrationssområden etablerats. Detta ledde till att NKV startade ett halsringmärkningsprojekt i de olika nordiska länderna. I denna uppsats analyseras det insamlade materialet för de skånska gässen med avseende på variation i överlevnad för olika åldersgrupper mellan olika år samt relaterat till olika val av vinterkvarter.

Metoder

Under 1984-1991 fångades och halsringmärktes 235 gamla och 697 unga grågäss vid Yddingen, Fjällfotassjön, Klosteraviken och Börringesjön i SV Skåne, varjämte 23 gamla och 67 unga gäss märktes vid Snogeholmsjön. Undersökningsområdet i Skåne kontrollerades intensivt under hela säsongen. Dessutom erhöles ett stort antal kontroller från ornitologer i olika delar av Europa. Eget fältarbete bedrevs under flera säsonger i det viktigaste övervintringsområdet i Spanien. Totalt baseras föreliggande analys på en databas omfattande 33 200 avläsningar från det skånska undersökningsområdet och 6500 avläsningar från andra områden.

Vuxna grågäss visar en mycket hög grad av ortstrohet, varför man kan utgå ifrån att en vuxen grågäss som ej observerats under en tid ej längre finns i livet. Även hos unga grågäss är troheten mot födelseområdet stark. Den årliga överlevnaden hos grågässen har beräknats som antalet individer sedda efter den 1 juli år $t+1$ i procent av det antal som sågs efter 1 juli år t . När höstsäsongen år $t+1$ avslutats har som regel endast få gäss setts, vilka inte tidigare observerats i SV Skåne. Under de senaste åren har överlevnadsberäkningen justerats för 2,5% av de unga gässen på basis av utlandsobservationer.

Resultat och diskussion

I 216 familjer kunde överlevnaden hos ungarna följas från det de blev flygga tills de lämnade Skåne på hösten. Förlusterna uppgick i genomsnitt till 6% (Tabell 1). I medeltal var överlevnaden för unga gäss från det de blev flygga till den 1 juli året därpå 76%, men en betydande variation noterades mellan olika år (Fig. 2, Tabell 2). 1989/90 och 1990/91 kännetecknades av ett extremt högt jakttryck i det för grågässen viktiga vinterområdet Coto de Doñana

med en låg överlevnad för de märkta grågässen som resultat.

Överlevnaden för unga grågäss varierade också mellan de olika häckningsjöarna (Tabell 3) samt i relation till gässens val av vinterkvarter (Tabell 4). För unga gäss som övervintrade i det holländska deltaområdet var den årliga överlevnaden 90% mot 72% för dem som övervintrade i Coto de Doñana (Fig. 3). I ett antal familjer med märkta vuxna kunde antalet ungar fastställas både omedelbart före bortflyttningen från Sverige samt vid ankomsten till vinterområdet. För grågäss som flyttade till Spanien förlorades 17% av 109 ungar mot endast 7% av 42 för grågäss som flyttade till det holländska deltat.

Gäss märkta som ungar visade samma överlevnad över sin andra och tredje vinter som över den första (Tabell 2). Variationen mellan olika år var måttlig. Gäss märkta som adulta visade en betydande variation i överlevnaden mellan olika år (Fig. 2). I genomsnitt var överlevnaden 87% för åren med lågt eller normalt jakttryck i Spanien jämfört med 80% för 1989/90 och 1990/91 med högt jakttryck i Spanien. Liksom för unga grågäss konstaterades en signifikant skillnad i överlevnad mellan adulta grågäss som övervintrade i Nederländerna och i Spanien.

För flertalet individer gjordes de sista observationerna i oktober eller november (Fig. 4). Detta indikerar att merparten av förlusterna inträffade i samband med höstflyttningen, vilken i tiden sammanfaller med jaktsäsongen. Förlusterna under vårsträcket var däremot minimala (Tabell 6).

Tidigare data över grågässens överlevnad (Paludan 1973) grundas på traditionell ringmärkning och är därför kanske inte direkt jämförbara med våra värden. Paludan beräknade mortaliteten för vuxna grågäss till 32% och för unga gäss till 41%. Motsvarande värden från vår undersökning var 17% resp. 24%.

Different ecology in male and female wintering Snowy Owls *Nyctea scandiaca* L. in Sweden due to colour and size dimorphism

HENRIK LIND

Abstract

Wintering Snowy Owls *Nyctea scandiaca* were studied in southern Sweden during four consecutive winters (Nov. - March, 1989 - 1993). 85 % of the known individuals (9-11 males, 11-12 females) in the provinces of Öland and Skåne were considered properly aged and sexed. They were observed for 92 h during daytime roosting and for an additional 29 h during hunting activity. Males were more often mobbed ($p < 0.001$) during snowfree conditions, more often roosted in forests ($p < 0.01$), left fewer pellets ($p > 0.05$), preferred higher perch sites, and stayed shorter periods in the same area ($p < 0.01$), as compared to females. First to second winter females were mobbed more often during snowcover compared to bare ground conditions ($p < 0.05$), and were mainly selecting medium-sized prey (*Oryctolagus*,

Anas, *Perdix*.) Two older owls (adult female/sub-adult male) were selecting smaller prey (*Microtus*, *Apodemus*, *Passeriniidae*) compared to first second winter females ($p < 0.001$). In conclusion, due to their smaller size and contrasting colouration, males were considered less well adapted to the mainly snowfree conditions in the area, because of a less favourable energy budget due to mobbing, presumed lower hunting success and smaller/less abundant prey. Females, due to their larger size and contrast reducing colouration, were considered better adapted to the same area, due to lower mobbing frequency, presumed higher hunting success and selection of larger prey.

Henrik Lind, Karlevi 6494, S-38693 Färjestaden, Sweden.

Received 13 August 1993, Accepted 1 October 1993, Edited by R. Sandberg

Introduction

In the Snowy Owl *Nyctea scandiaca* reversed sexual size dimorphism is pronounced. Body masses in the range 1550 – 2690 g have been reported for females, and in the range 1320 – 2013 g for males, from North America (Earhart & Johnson 1970). In this species a sex and age related colour dimorphism also is found, making ageing and sexing possible at most occasions in the field (Josephson 1980, Olsen 1991, Olsen & Fredriksson 1992). Colour and pattern range from almost pure white in the adult male to heavily spotted dark brown in first and second winter females.

Several hypotheses have been put forward to explain the evolution of reversed size dimorphism in raptorial birds: A more efficient (female) nest defense and decreasing vulnerability to predators (Storer 1966, Anderson & Norberg 1981), reduced food competition between the sexes (Earhart & Johnson

1970, Snyder & Wiley 1976, Sylvén 1982, p. 9-19), and (in the Snowy Owl) the advantage of large female size during incubation in cold arctic conditions and the possibility to increase the egg and clutch size (Wiklund & Stigh 1983). Also, the female colouration and pattern could be advantageous because of reduced heat losses through radiation and conduction (Heppner 1970).

Since there is a division of labour between the sexes – only the females incubate, and the males are doing most of the hunting (Tulloch 1969) – the contrast reducing colouration of the females also could reduce the risk of revealing the nest site.

In the Snowy Owl breeding is often associated with dense rodent populations such as voles *Microtus spp.* and lemmings *Lemmus spp.* (Watson 1957, Hagen 1960, Andersson & Persson 1971) and probably also with favourable weather conditions,

since snow sometimes is present for an extended period in the breeding area (Wiklund & Stigh 1986). This results in either nomadism or in that breeding is abandoned in unfavourable years. A juvenile Snowy Owl banded in Canada was recovered in Sakhalin, USSR (Palmerlee 1972), and a juvenile banded in Sweden has been reported from Siberia (Jan Pettersson, pers. com.) suggesting that offspring might search for suitable territories far from the hatching area. Nomadism is still a question of some dispute (Wiklund & Stigh 1986), since adult nonbreeding birds are present for a short period of time in suitable areas during years with shortage of food.

Little is known about the ecology of the species outside the breeding areas. Reports of opportunistic selection of food exists – such as Snowy Owls following aggregations of migrating Willow Grouse *Lagopus lagopus* in arctic Russia (Alerstam 1982, p. 67) – as well as descriptions of several Snowy Owls attracted to a dense population of artificially bred Mountain Hares *Lepus timidus* (Nagell & Fryklund 1965). The food spectrum during the winter also seems wide, and previously described prey species taken by wintering Snowy Owls in Sweden are listed in Table 1 (Levin 1888, Anonymous 1889, Roth 1897, Kolthoff & Jägerskiöld 1898, Anonymous 1904, Nagell & Fryklund 1965).

Regular irruptions of Snowy Owls occur during the winter far south of the breeding range, and previous reports on these invasions (Roth 1896, Nagell & Fryklund 1965, Boxall & Lein 1982, Kerlinger & Lein 1986) describe a predominance of young birds among the individuals found furthest to the south, suggesting differences in winter ecology between different categories of Snowy Owls. Descriptions of females holding exclusive territories during the winter and observations that only females capture larger mammal preys such as Jackrabbits *Lepus* and weasels *Mustela* have been published (Boxall & Lein 1982).

When small numbers of Snowy Owls reached southern Sweden during the winters 1989/90 – 1992/93, this study was designed to evaluate if females as a result of larger size and contrast reducing colouration are better adapted than males to wintering in snowfree areas. The hypothesis was that females are capable of taking larger preys and thus would benefit from a larger spectrum of available prey in areas with few small rodents and more abundant medium sized prey such as rabbits *Oryctolagus cuniculus*, ducks *Anas spp.*, *Bucephala clangula*, *Aythya spp.* and Partridges *Perdix perdix*. The males, on the other hand, were presumed to be more

Table 1. Previously recorded prey species of Snowy Owls during winter in Sweden.

Tidigare registrerade bytesarter för fjälluggla i Sverige vintertid.

| Species | No of sources (references) mentioning the species (out of six) |
|--|--|
| Art | Antal källor (referenser) som nämner arten (av sex) |
| Mammals | |
| Brown Hare <i>Lepus europeus</i> | 1 |
| Mountain Hare <i>Lepus timidus</i> | 1 |
| Hare <i>Lepus spp.</i> | 3 |
| Red Squirrel <i>Sciurus vulgaris</i> | 1 |
| Field Vole <i>Microtus agrestis</i> | 3 |
| Northern Water Vole <i>Arvicola terrestris</i> | 1 |
| Bank Vole <i>Clethrionomys glareolus</i> | 1 |
| Root Vole <i>Microtus oeconomus</i> | 1 |
| Lemming <i>Lemmus/Myopus</i> | 1 |
| Wood/Yellow-necked Mouse <i>Apodemus spp.</i> | 1 |
| Shrew <i>Sorex spp.</i> | 1 |
| Birds | |
| Mallard <i>Anas platyrhynchos</i> | 1 |
| Teal <i>Anas crecca</i> | 1 |
| Eider <i>Somateria mollissima</i> | 1 |
| Goldeneye <i>Bucephala clangula</i> | 1 |
| Coot <i>Fulica atra</i> | 1 |
| Whimbrel <i>Numenius phaeopus*</i> | 1 |
| Goshawk <i>Accipiter gentilis</i> | 2 |
| Black Grouse <i>Lyrurus tetrix</i> | 1 |
| Hazel Grouse <i>Tetrastes bonasia</i> | 1 |
| Partridge <i>Perdix perdix</i> | 6 |
| Pheasant <i>Phasianus colchicus</i> | 1 |
| Green Woodpecker <i>Picus viridis</i> | 1 |
| Passerines | 2 |

* Might refer to Curlew *Numenius arquata*

susceptible to mobbing by birds in snow free areas as a result of smaller size and less contrast reducing colouration.

Study population and general conditions

The owls included in the study population were observed in southern Sweden, mainly on the island of Öland in the Baltic Sea. Two females observed in Skåne during 1992/93 were also included. These birds made up >85% of all Snowy Owls observed in these areas during the four consecutive winters (Nov – March) of the study. Three observed birds were excluded due to problems with reliable ageing and sexing. These birds were either adult females or first to second winter males.

Thus, my study group contained 2 males and 1 female in the winter 1989/90, 1 male in 1991/92 and 6–8 males and 10–11 females in 1992/93. In all, 9–11 males and 11–12 females were included in the analysis. All the males were considered third winter or older (mainly white), one female was judged as adult and the rest of the females first to second winter birds. The study areas were free from snow most of the time, but these conditions were interrupted by short periods when snow covered the ground. Sometimes extensive frost was present, creating a totally white ground similar to snowcover.

Methods

A questionnaire was distributed to 20 local ornithologists in advance of the winter field observations, asking for information about observation time, habitat, sex, age, other raptorial species in the area, mobbing incidents (mobbing species, number of mobbing individuals and the owl's response). Activity of the owls was noted, as well as choice of roost sites in the day and perch sites (type, height above the ground) during hunting activity. The identity of prey and hunting success or failure were recorded if possible, as well as if and when pellets were produced (if found they were collected). Time spent flying was also recorded, and degree of snow/frost cover was determined.

In addition, announcements were made in the national radio and three major Swedish ornithological journals to gather further information about where owls could be present in the areas. Local and national "birdlines" reporting rare birds were checked every day during the period, and if owls were reported,

the observer was interviewed on the telephone shortly afterwards (according to the questionnaire). In total, Snowy Owls were observed for 92 hours during daytime roosting and for 29 hours during hunting activity at dawn. Half of the observation time was contributed by the author.

Ageing and sexing was made according to Josephson (1980), Olsen (1985) and Olsen & Fredriksson (1992).

Skeletal remains from the pellets were analysed by archeologist Leif Jonsson, Central Board of Natural Antiquities, using the collections at Naturhistoriska Museet, Göteborg, for comparison. Feather remains were analysed by Jan Åkerman, Färjestaden.

Mammal species were named according to Burt (1980) and Macdonald (1993).

Statistics

The bulk of data represents number of observations in various environmental conditions. Comparable observations were made under similar circumstances, and the mean observation times of males and females were almost the same (males: mean 55 min, SD 63.1; females: 64 min, SD 61.3). The data have been subjected to statistical analysis using ordinary statistical tests. Since some expected frequencies were <5 , the data were arranged in four-fold contingency tables and observed frequencies were compared with expected ones using Fisher-Irwing's exact test (Armitage 1983). In one instance parametrical data were collected (duration of stay in a winter home range). The values were not normally distributed and, therefore, analysed using Wilcoxon's rank sum test (Armitage 1983).

Table 2. Number of occasions with observations of Snowy Owls at daytime roosting sites. Each observation represents a mean value of 55 min for males and 64 min for females. Males, as compared to females, were mobbed more often during snow free conditions ($p < 0.001$) and more often roosted in forested habitat ($p < 0.01$). Females were mobbed more often during snowcover as compared to snowfree conditions ($p < 0.05$). Statistical test were made by using Fisher-Irwing tests; Armitage 1983.

Antal tillfällen med observationer av fjälluggla på dagsittplats. Var observation representerar i medeltal 55 min (hanar) och 64 min (honor). Hanar mobbades oftare än honor vid snöfria förhållanden ($p < 0.001$) och sökte oftare än honor dagsittplats i skog ($p < 0.01$). Honor mobbades oftare vid snöiga förhållanden jämfört med snöfria ($p < 0.05$). Statistisk analys gjordes med hjälp av Fisher-Irwing test (Armitage 1983).

| | Snow absent <i>Snöfritt</i> | | Snowcover <i>Snötäcke</i> | | Roosting site <i>Sittplats</i> | |
|----------------------|-----------------------------|------------------------------|---------------------------|------------------------------|--------------------------------|-----------------------|
| | Mobbed <i>Mobbad</i> | Not mobbed <i>Omobbad</i> | Mobbed <i>Mobbad</i> | Not mobbed <i>Omobbad</i> | Open <i>Öppen</i> | Forest <i>Skog</i> |
| Males <i>Hanar</i> | 10 | 12 | 0 | 2 | 18 | 6 |
| Females <i>Honor</i> | 1 | 43 | 3 | 7 | 54 | 0 |

Results

Sex-ratio during the invasion 1989 – 1993

The relative number of sub-adult and adult males (45%) was higher than during previously described invasions in Sweden (11%; Anonymous 1889, 15%; Roth 1897, 5%; Nagell & Fryklund 1965).

Mobbing at daytime roosting sites

Males were mobbed more often than first to second winter females ($p < 0.001$, Fisher-Irwing test) during snow free conditions. On average, the mainly white males were mobbed once every second hour, the first to second winter females only once in 47 hours. See Table 2.

Females were mobbed more often during conditions with snowcover or frost-white ground ($p < 0.05$, Fisher-Irwing test) as compared to snowfree conditions (Table 2). The expected lower frequency of mobbing against males during conditions with white ground could not be verified depending on too few observations. Males were observed for three hours during these conditions and no mobbing incidents occurred. The adult female was never mobbed during 19 hours of observation. Escape flights of the owls as a result of mobbing were recorded only in males, at three occasions. The mobbing was then always carried out by pairs of Ravens *Corvus corax*, presumed to be resident territory holders. After such incidents the owls were

Table 4. Height of perch sites used by four male and nine female Snowy Owls during hunting activity. Number of observations at different perch sites are given.

Höjd för sittplatser använda av fyra hanar och nio honor av fjälluggla under jaktaktivitet. Antal observationer på olika sittplatser anges.

| Sex Kön | 0-1 m | 1-5 m | 5-10 m | > 10 m |
|------------|-------|-------|--------|--------|
| Male | 10 | 10 | 9 | 5 |
| Female | 34 | 50 | 10 | – |

not found again in the area. The time spent by male Snowy Owls flying away from mobbing Ravens was 2% of the total observation time during daytime roosting. This is about half as much time as males were observed flying during hunting activity (5%).

Mobbing species are listed in Table 3.

Choice of daytime roost sites

Only males were found roosting in forests. All females were found in open areas. This difference was significant ($p < 0.01$, Fisher-Irwing test; see Table 2). In all, three different males were found on roosting sites in forests. Mobbing frequency was lower in males roosting in forests (17%), than in males roosting in open habitats (50%, $p > 0.05$).

Hunting behaviour and choice of perch sites

Hunting behaviour was observed for 3.5 h in four males and for 25.5 h in nine females. In the afternoon, hunting activity was observed more often in adults (5 occasions) than in first to second winter females (1). Hunting individuals used only about 5% of the time flying and the rest of the time perching, usually from the highest point in the section of the habitat selected for hunting activity by the individual. Hovering was rarely seen, and almost exclusively as expected (Sylvén 1978) in hard wind. Flights between perch sites were usually at low altitude, combining gliding and flapping flight.

Males used higher perch sites than females (sites > 5 m above ground, Table 4.) Habitat structure gave no reason to suspect that this was not an active choice made by the individual bird, since trees were occurring in all home ranges studied. On the other hand, no males were reported to hunt along shorelines,

Table 3. Species mobbing Snowy Owls at roosting sites during daytime in winter habitats. Number of observed occasions (with number of mobbing individuals within brackets).

Arter som observerades mobba fjällugglor på dagsittplats i vinterrevir. Antal observationstillfällen med mobbing (samt antal mobbande individer inom parentes).

| Mobbing species | Adult/sub-adult male | First/second winter female |
|------------------------------------|---------------------------------|---|
| <i>Mobbande art</i> | <i>Adult/sub-adult hane</i> | <i>Första/andra vinter hona</i> |
| Common Buzzard <i>Bufo bufo</i> | – | 1(1) |
| Goshawk <i>Accipiter gentilis</i> | 1(1 male) | – |
| Kestrel <i>Falco tinnunculus</i> | – | 1(1) |
| Crow <i>Corvus corone</i> | 3(11) | 1(3-4) |
| Raven <i>Corvus corax</i> | 6(9) | 1(1) |

Table 5. Hunting attempts (successful attempts within brackets) made by Snowy Owls where prey could be identified.

Jaktförsök (framgångsrika försök inom parentes) genomförda av fjällugglor där byte kunnat identifieras.

| Identified prey | First/second winter female | Adult female | Adult male |
|--------------------------------------|----------------------------|--------------|------------|
| Artbestämt byte | Första/andra vinter honor | Adult hona | Adult hane |
| Teal <i>Anas crecca</i> | 1(1) | – | – |
| Kittiwake <i>Larus tridactyla</i> | 1(1) | – | – |
| Herring Gull <i>Larus argentatus</i> | 1(–) | – | – |
| Pheasant <i>Phasianus colchicus</i> | 11(–) | – | – |
| Partridge <i>Perdix perdix</i> | 3(1) | – | – |
| Meadow Pipit <i>Anthus pratensis</i> | – | 1(–) | – |
| Passerines | 1(–) | – | – |
| Brown Hare <i>Lepus europeus</i> | 3(–) | – | – |
| Rabbit <i>Oryctolagus cuniculus</i> | 13(1) | – | – |
| Vole/Mouse | – | – | – |
| <i>Microtus</i> / <i>Apodermus</i> | – | 9(2) | >1(?) |

Table 6. Prey species identified by skeletal and feather remains in pellets produced by aged and sexed individuals. In addition, one pellet produced by a Snowy Owl of unknown age and sex contained remains from Mallard (1), Partridge (1) and Wood mouse (1).

Bytesarter identifierade från spybollar producerade av ålders- och könsbestämda fjällugglor. Dessutom noteras gräsand (1), raphhöna (1) och mindre skogsmus (1) i en spyboll från en icke ålders/könsbestämd individ.

| Prey species | First/second winter female | Adult female | Sub-adult male |
|---------------------------------------|----------------------------|--------------|----------------|
| Bytesart | Första/andra vinter hona | Adult hona | Sub-adult hane |
| Mallard <i>Anas platyrhynchos</i> | 2 | – | – |
| Teal <i>Anas crecca</i> | 2 | – | – |
| Goldeneye <i>Bucephala clangula</i> | 2 | – | – |
| Long-tailed duck | – | – | – |
| <i>Clangula hyemalis</i> | 1 | – | – |
| Duck | – | – | – |
| <i>Bucephala/Clangula/Aythya</i> | 1 | – | – |
| Partridge <i>Perdix perdix</i> | 8 | – | – |
| Starling <i>Sturnus vulgaris</i> | 1 | – | – |
| Twite/Linnet <i>Acanthis spp.*</i> | 1 | – | – |
| Rabbit <i>Oryctolagus cuniculus**</i> | 5 | – | – |
| Field vole <i>Microtus agrestis</i> | 3 | 1 | – |
| Wood mouse | – | – | – |
| <i>Apodemus sylvaticus</i> | – | – | 2 |

* Individual with callus-formation in skeletal parts of wing suggesting flight inability when taken.

* Individ med callusformation i vingskelett som antyder flygförmåga vid fångstillfället.

** All individuals young (<1 yr).

** Alla individer unga (< 1 år).

though found on daytime roosting sites close to the shore at several occasions. Hunting along shorelines was seen at several occasions in first to second winter (but not in adult) females.

Mobbing during hunting activity at dawn

One female, with a winter territory inhabited also by several Rough-legged Buzzards *Bueto lagopus*, Common Buzzards *Bueto bueto*, Long-eared Owls *Asio otus* and two Goshawks *Accipiter gentilis*, was frequently mobbed by the other birds of prey when hunting at dawn. These incidents usually took place as the owl scared the raptors at their night roosting site or met them on their way to this site. Mobbing incidents during hunting activity at dawn were performed by Rough-legged Buzzard (5), Common Buzzard (1), Goshawk (1 female), Long-eared Owl (1) and Crow *Corvus corone* (2).

Selection of prey and hunting success

Hunting attempts on identified prey species as well as the outcome are presented in Table 5. Prey species identified from pellets produced by known individuals (Table 6) are also listed. Choice of prey of one adult female, lumped with one third to fourth winter male, was compared with the choice of prey of the first and second winter females, regarding type and size of prey. The older owls seemed to prefer smaller prey (voles, mice, passerines) than the younger birds who preferred medium sized prey (rabbits, ducks, part-ridges, gulls, pheasants), ($p < 0.001$, Fisher-Irwing test; Table 7). Hunting success at dawn was on average 14%; higher (18%) in attempts by the adult female and lower (13%) in attempts by the first to second winter females ($p > 0.05$). In males, hunting success could not be reliably recorded during observations of hunting activity. Hunting success on Öland was also estimated from the number of pellets found on daytime roost sites and frequently used perch sites. Males left only one pellet at 13 inspected sites (9 roosting sites, 4 perch sites) females left 9 pellets in 43 sites (36 roosting sites, 7 perch sites) ($p > 0.05$). Because pellets were more often found at perch sites as compared to roosting sites the number given for females might be underestimated.

Since some skeletal parts (the anterior *sternum* marginal, apex of *crista* and *furcula*, but not the *coracoid* seemed to be more abundant in the pellets, a typical (specific?) butchering pattern might be indicated. The skeletal parts found in pellets are exemplified in Fig. 1.

Table 7. Selection of food in relation to size of prey in older Snowy Owls ($n=2$; \geq third winter) as compared to younger individuals ($n=8$; first/second winter). Number of prey in the groups small size (voles/mice/passerines) and medium size (hares/rabbits/ducks/partridges/pheasants/gulls) are given. Preys found in pellets as well as identified in the field are included. The difference in food selection between the age-groups is significant ($p<0.001$, Fisher-Irwing test).

Födoval i relation till bytestorlek hos äldre fjällugglor ($n=2$; \geq tredje vinter) jämfört med yngre individer ($n=8$; första/andra vinter). Antal byten i gruppen små (sorkar/möss/tättingar) och medelstora (harar/kaniner/änder/hönsfåglar/måsar) jämförs. Byten identifierade från spybollar såväl som i fält är inkluderade. Skillnaden i bytesselektion mellan åldersgrupperna är signifikant ($p<0.001$, Fisher-Irwing test).

| Age group | Small size prey | Medium size prey |
|----------------------|-----------------|------------------|
| Åldersgrupp | Små byten | Medelstora byten |
| First/second winter | 6 | 54 |
| Första/andra vinter | | |
| \geq Third winter | 14 | 0 |
| \geq Tredje vinter | | |

Territoriality, home range and duration of stay

Whether or not territoriality exists in wintering Snowy Owls could not be verified. A congregation of owls observed in 1993, consisting of one adult male, one adult female and four first to second winter females were studied for two weeks. Frequently the owls were seen sitting ten to fifty meters from each other during the days, without any signs of aggression. However, at dawn they usually separated. At one occasion a first winter female, approaching the hunting area of the adult male, was fiercely and repeatedly attacked by the male until she left the area where the male continued to hunt.

Size of home ranges in the temporary winter habitat could not be determined at most observation points since the owls continued their hunting during darkness (when they could not be observed). However, a first to second winter female present for more than three months in the same area, were never seen outside a 5 km² area.

The duration of stay in the same winter home range was shorter for males (median: 3 days, range: 1 – 18) than for females (median: 23 days, range: 3 – 106), ($p<0.01$, Wilcoxon rank sum test). Mean time for males found to use concealed daytime roost sites ($n=3$) were slightly longer, 8.0 days, than for males found only in open habitats ($n=6$), 3.3 days ($p>0.05$).

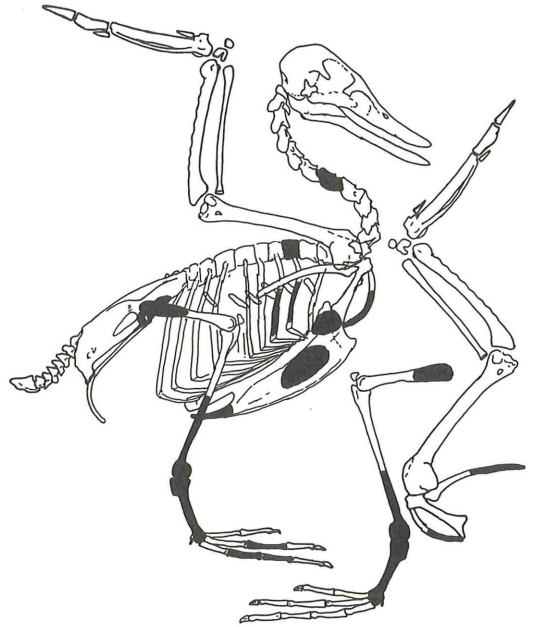


Fig 1. Skeletal parts found in pellets suggest a specific butchering pattern with the prey consumed from the belly side, owls devouring pectoral and leg muscles often leaving head and wings. Given in the figure are the skeletal parts (marked in black) from a Teal *Anas crecca* thought to be representative for medium sized bird preys found in Snowy Owl pellets.

*Skelettdelar från spybollar antyder ett arttypiskt slaktmönster där bytet konsumeras från buksidan varvid ugglan förtär bröst- och benmuskler och ofta lämnar vingar och huvud. I figuren visas skelettdelar (svärtade) från en kricka *Anas crecca* som bedöms vara representativa för medelstora fågelbyten funna i spybollar från fjälluggla.*

Discussion

This study shows a greater susceptibility to other mobbing birds (especially pairs of Raven) for the smaller and mainly white males compared to the more spotted and larger females during snowfree conditions (Table 2). This aspect of the winter ecology of the Snowy Owl is not previously reported on, and might be a part of the explanation why adult males are found wintering further to the north than younger females. Other explanations, social dominance of the larger females over males, have previously been given (Kerlinger & Lein 1986) to this distribution of different age and sex classes in wintering Snowy Owls.

Female Snowy Owls, as compared to males, were shown to be mobbed mostly when active at dawn, when colouration was presumed to be of less importance. In the females, during daytime observations, mobbing increased significantly (Table 2) in conditions with white ground as compared to bare ground, which is in support of less negative effects of mobbing in snowfree winter habitats.

Mobbing frequency also might be one of the explanations to the selection of more concealed roosting sites during the day in males, where they were mobbed less frequently. Also, only males were losing energy as a result of escape flights due to mobbing. This suggests that mainly white males are less well adapted to snowfree conditions, especially if pairs of Ravens are present. If balancing on a tight energy budget, this loss of energy could be of negative importance to the individual.

Boxall & Lein (1982) found in Alberta, Canada, that only female Snowy Owls seemed to be able to take larger mammals such as Whitetail-jackrabbits *Lepus townsendi* and Long-tailed Weasels *Mustela frenata*. This could not be clearly verified in this study, but the single pellet produced by the studied males could possibly indicate a food niche of smaller prey species. Also, during the observations of hunting activity males made fewer hunting attempts as compared to females, and no prey species could be identified during the observations (Table 6). This may indicate lower hunting success and/or preference for smaller prey species in the males. The shorter time spent in a winter home range area for the males could then be a result of a less favourable energy budget compared to first and second winter females.

The first to second winter females selected larger prey species than the two older individuals studied (Table 7). It is doubtful, though, if the difference is age or sex related.

Boxall & Lein (1982) found that only females were territorial, defending a home range during the winter. Males were staying for shorter periods, perhaps as a result of competition with the larger females. The only incident with intraspecific aggression during this study does not support this suggestion, since the adult male successfully defended the hunting area against a larger young female. The agility seemed to favour the male. In support of this observation is a study of nest defence by Snowy Owls in Sweden (Wiklund & Stigh 1983). The nest sites were almost invariably defended most aggressively by the male, whereas females used distraction behaviour. The shorter periods spent by males in the same area, found in Alberta, Canada,

(Boxall & Lein 1982), as well as in this study, could possibly be a result of a different food budget for males (smaller and/or less abundant prey species). Energy loss depending on escape flights could then have had a more pronounced negative effect on the males.

In the Snowy Owl the insulation efficiency of the plumage is extremely high. According to Gessaman (1972), the thermal conductance is as low as 0.05 cal/g/h, which corresponds to the conditions in the fur of the Arctic Fox *Alopex lagopus* during the winter. A lower conductance (0.041 cal/g/h) has been found only in one bird species tested, the Adelie Penguin *Pygoscelis adeliae*. In spite of this fact, Snowy Owls must increase their consumption of Lemmings from 2–4 during the breeding period to 4–7 during winter conditions to maintain their weight (Gessaman 1972). This indicates the great importance of the energy budget. The preference for higher perch sites found in the males (Table 4), therefore might reflect a selection of more wooded habitat not only for shelter, but also in search for areas with more dense populations of small rodents than the soil-thin steppe-like ("alvar-areas") and shores that females used most often. However, a similar interspecific distribution of low and high perch sites was found in a study of sympatrically wintering buzzard species in Sweden (Sylvén 1978). In the latter case, selection of prey of the two species was almost identical, with the only exception of *Apodemus spp.*, taken more often by the higher perching Common Buzzard than the Rough-legged Buzzard. Interestingly, *Apodemus sylvaticus* was the content of the only pellet of male origin in this study.

Females, in contrast to males, did never perform escape flights caused by Ravens, and they were never found in forested areas when hunting at dawn or roosting during the day. Evidence of a food spectrum consisting of mostly medium sized preys such as rabbits, ducks, partridges were found in first to second winter individuals. Mobbing was less pronounced during snowfree conditions (Table 2), which also might be advantageous during the brooding (less risk of exposing the nest site) since this is probably due to the females contrast reducing colouration during snowfree conditions. This is indicative of a better adaptation to the environment studied. They also stayed longer and left more pellets (n=22).

In conclusion the results of this study favour the idea of a difference in winter ecology between (older) males and (younger) females of Snowy Owl





Snowy Owls on bare and snowy ground. Males (previous page) are much easier to detect without any snow on the ground whereas a female (above) has a colouration that makes her less easy to detect. Photo: H. Rigbäck (upper left) and H. Persson.

Fjällugglor på barmark och i snö. Hanar (föreg. sida) är mycket lättare att upptäcka på barmark medan honan (ovan) har en färgteckning som gör henne mindre lätt att upptäcka.

as a result of reversed size dimorphism and intersexual difference in colouration.

Acknowledgements

I am in debt to many people: To Leif Jonsson, the Central Board of Natural Antiquities, Kungsbacka, for analysing the content of the pellets and for drawing the figure. To Thomas Alerstam, Dept. of Animal Ecology, Lund Univ., for reading the manuscript and making decisive comments. To Lars Brudin, Dept. of Clin. Physiology, Kalmar County Hospital, for providing the statistical analysis. To Jan Åkerman, Färjestaden, for the examination of feather remains from pellets and places where prey

was devoured. To Åke Lindström, Dept. of Animal Ecology, Lund Univ., for valuable support and interesting references.

Especially valuable and/or prolonged observations were made by a number of skilled field ornithologists: P.G. Larsson and K. Bengtsson contributed long-term observations from Skåne. From this area I. Andersson, M. Arup and P. Nothagen also supplied interesting information. From Öland valuable observations, sometimes at a cost of many cold hours, were contributed by B. Alfheim, P.E. Betzholtz, A. Blomdahl, A. Bohman, H. Carlsson, B. Clevemark, T. Dahlgren, H. Delin, G. Friberg, G. Gustavsson, C. Harrysson, M. Hellström, T. Håkansson, B. Karlsson, T. Knutsson, A. Larsson, R. Lundgren, A. Lundquist, K. Löfberg, H. Persson, D.

Pettersson, J. Pettersson, C. Philipsson, S. Rodebrand, P. Rhönstad, T. Skoog, B.G. Svantesson, S. Wahlstedt, M. Wallin, J. Åkerman, P. Ålind, S. Öistämö and H. Örtman.

References

- Alerstam, T. 1982. *Fågelflyttning*. Signum. Lund.
- Andersson, M. & Norberg, R. 1981. Evolution of reversed sexual size dimorphism and role partitioning among predatory birds with a size scaling of flight performance. *Biol. J. Linn. Soc.* 15:105-130.
- Andersson, N. & Persson, B. 1971. Något om fjällugglans (*Nyctea scandiaca*) näringsval i Lappland. *Vår Fågelvärld* 30: 227-231.
- Anonymous. 1889. Emigrerande ugglor. *Sv. Jägarf. Tidskr.* 27: 48-49.
- Anonymous. 1904. Fjällugglor. *Sv. Jägarf. Tidskr.* 42: 138.
- Armitage, P. 1983. *Statistical methods in medical research*. Blackwell Scientific Publications, London.
- Boxall, P. & Lein, M. 1982. Territoriality and habitat selection of female Snowy Owl (*Nyctea scandiaca*) in winter. *Can. J. Zool.* 60: 2244-2350.
- Burt, W. & Grossenheider, R. 1980. *A field guide to the mammals. North America north of Mexico*. Peterson Field Guides, Boston.
- Earhart, C. & Johnsson, N. 1970. Size dimorphism and food habits of North American owls. *Condor* 72: 251-264.
- Gessaman, J. 1972. Bioenergetics of the Snowy Owl (*Nyctea scandiaca*). *Arctic & Alpine Res.* 4: 223-238.
- Hagen, Y. 1960. Snögula på Hardangervidda sommaren 1959. *Medd. fra Statens viltundersøkelser 2, serie nr 7*. Orkanger.
- Hepper, F. 1970. The metabolic significance of differential absorption of radiant energy by black and white birds. *Condor* 72: 50-59.
- Josephson, B. 1980. Ageing and sexing Snowy Owls. *J. Field Ornithol.* 51: 149-160.
- Kerlinger, P. & Lein, R. 1986. Differences in winter range among age-sex classes of snowy owls *Nyctea scandiaca* in North America. *Ornis Scand.* 17: 1-7.
- Kolthoff, G. & Jägerskiöld, L. 1898. *Nordens Fåglar*. Stockholm.
- Levin, A. 1888. Fjällugglor i Södermanland. *Sv. Jägarf. Tidskr.* 26: 104.
- Macdonald, D. & Barrett, P. 1993. *Mammals of Britain & Europe*. Harper Collins Publishers.
- Nagell, B. & Fryklund, I. 1965. Invasionen av fjälluggla (*Nyctea scandiaca*) i södra Skandinavien vintrarna 1960-1963 samt något om artens beteende på övervintringslokalerna. *Vår Fågelvärld* 24: 26-55.
- Olsen, I. 1991. Köns- och aldersbetemmelser af sneugler. *Dansk Orn. Foren. Tidsk.* 85: 15-18.
- Olsen, I. & Fredriksson, R. 1992. Bestämning av fjällugglans kön och åldrar i fält. *Fågl. Uppl.* 19: 159-168.
- Parmelee, D. 1972. Canadas incredible arctic owls. *The beaver* 30-41.
- Roth, C. 1897. Bidrag till kännedomen om några mindre allmänna fåglars födoämnen och förekomstorter. Fjällugglan. *Sv. Jägarf. Tidskr.* 25: 58.
- Snyder, N. & Wiley, J. 1976. Sexual size dimorphism in hawks and owls of North America. *Orn. Monogr.* 20: 1-96.
- Storer, R. 1966. Sexual dimorphism and food habits in three North American Accipiters. *Auk* 83: 423-436.
- Sylvén, M. 1978. Interspecific relations between sympatrically wintering Common Buzzards (*Buteo buteo*) and Rough-legged Buzzards (*Buteo lagopus*). *Ornis Scand.* 9: 197-206.
- Sylvén, M. 1982. Selection for food segregation by reversed sexual size dimorphism in raptorial birds. Thesis. Univ. of Lund.
- Tulloch, R. 1969. Snowy Owls breeding in Shetland. *Brit. Birds.* 62: 33-36.
- Watson, A. 1957. The behaviour, breeding, and food ecology of the Snowy Owl (*Nyctea scandiaca*). *Ibis* 99: 419-462.
- Wiklund, C. & Stigh, J. 1983. Nest defence and evolution of reversed sexual size dimorphism in Snowy Owls *Nyctea scandiaca*. *Ornis Scand.* 14: 58-62.
- Wiklund, C. & Stigh, J. 1986. Breeding density of Snowy Owls in relation to food, nest sites and weather. *Ornis Scand.* 17: 268-274.

Sammanfattning

Olika ekologi hos hanar och honor av fjälluggla under övervintring i Sverige beroende på färg- och storleksdimorfism

Fjälluggla *Nyctea scandiaca* är en art med uttalad könsdimorfism. Honan har i genomsnitt ca 30% högre kroppsvikt (Earhart & Johnsson 1970). Färgteckningen hos arten varierar från närmast helvit (adult hane) till kraftigt mörkfläckig på vit botten (uttalat hos yngre honor). Många hypoteser har framlagts för att förklara evolutionen av omvänd könsdimorfism hos rovfåglar och ugglor: ett mer effektivt boförsvar (honor) och minskad känslighet för predatorer (Storer 1966, Andersson & Norberg 1981), ökad gemensam födonisch för paret (Earhart & Johnsson 1970, Snyder & Wiley 1976, Sylvén 1982), samt (för fjälluggla) fördelen av större vikt hos honan vid ruvning under arktiska förhållanden samt möjligheten att öka ägg- och kullstorlek (Wiklund & Stigh 1983). Det mörkfläckiga mönstret på vit botten hos honor har angetts ge minskade värmeförluster till omgivningen (Heppner 1970, Wiklund & Stigh 1983).

Häckning hos fjälluggla är associerad med samtidig hög täthet i gnagarpopulationer (Watson 1957, Hagen 1960, Andersson & Persson 1971). Om arten är nomadisk är inte övertygande visat (Wiklund & Stigh 1986). Bouncing från Kanada och Sverige har återfunnits i Sibirien (Palmerlee 1972 m.fl.). Adulta fåglar förekommer dock korta perioder under häckningssäsongen i lämpliga områden även år då häckning ej kan ske p.g.a. för små bytespopulationer (Wiklund & Stigh 1986).

Artens vinterekologi är mindre känd. I Ryssland följer dock fjällugglor ansamlingar av sträckande dalripor *L. lagopus* (Alerstam 1982) och i Sverige har ansamlingar noterats i ett område med artificiellt uppfödda skogsharar *Lepus timidus* (Nagell & Fryklund 1965), talande för ett opportunistiskt födöval. Tidigare beskrivna bytesdjur i Sverige vintertid är noterade i Tabell 1. I Nordamerika återfinns ungfåglar av båda könen söder om adulta fåglar vintertid (Kerlinger & Lein 1986). Enbart honor har här rapporterats försvara vinterrevir (Boxall & Lein 1982) och slå medelstora däggdjur (*Lepus*, *Mustela*).

Syftet med min vinterstudie var att testa hypotesen om honor har kapacitet att ta större byten och är mindre känsliga för mobbade fåglar och därför bättre i stånd att erhålla en god energibudget i områden med få smågnagare (*Apodemus*, *Microtus* m.fl.) och fler medelstora byten som fåglar (*Anas*, *Perdix* m.fl.) och kaniner *Oryctolagus*, främst under snöfria förhållanden.

Metodik

Fåglar som uppträdde vintertid under någon av fyra på varandra följande vintrar i Skåne och på Öland inkluderades då ålders och könsbestämning kunde anses säker. Totalt inkluderades 10 – 11 yngre (första och andra vinterdräkt) honor, 1 adult hona och 9 – 11 sub-adulta/adulta hanar under 1989 – 1993. Snöfria förhållanden dominerade under perioden.

Ett frågeformulär distribuerades till ca 20 lokala ornitologer. Via detta samlades information om ugg-lans ålder, kön och beteende. Även mobbning-incidenter, sittplatsval, jaktbeteende, bytesval, framgång vid jakt, observationstid, relativ flygtid och grad av snötäckning m.m. noterades. Spybollar insamlades. Totalt observerades fjällugglor 92 timmar dagtid och ytterligare 29 timmar under jaktaktivitet. Ålders- och könsbestämning gjordes främst enligt Josephson (1980). Statistisk analys med Fisher-

Irwings exakta test och Wilcoxons ranksummetest genomfördes enligt Armitage 1983.

Resultat och diskussion

Könskvoten inom den studerade populationen avvek (45% sub-adulta/adulta hanar) från tidigare rapporter från Sverige (5 – 15%) vintertid.

Under snöfria förhållanden mobbades övervägande vita hanar signifikant oftare dagtid ($p < 0.001$) än yngre honor, Tabell 2. Yngre honor mobbades signifikant oftare dagtid vid snötäcke jämfört med barmark ($p < 0.05$), Tabell 2. Mobbning som ledde till att fjällugglor utnyttjade energi för att undkomma flygande noterades enbart hos hanar. Mobbningen utfördes då parvis av (förmodligen revirhållande) korpar. (Efter sådana episoder återsågs ingen hane inom samma vinters home range). Uggelhanar utnyttjade 2% av observationstiden dagtid till att flyga undan mobbande korp, jämfört med under jaktperioden i skymningen, då 5% av observationstiden ägnades åt flygaktivitet.

Hanar valde signifikant oftare sittplats i skog än honor ($p < 0.01$) och mobbades där mindre ofta än i öppna områden (Tabell 2).

Jagande individer observerades oftast i skymningen, men hos främst adulta individer ibland även under eftermiddagen. Jaktflykten skedde oftast < 1 m över marken och kombinerade aktiv flykt med glidflykt. Rytting noterades sällan och som förväntat (Sylvén 1978) mest i hård vind. 95% av tiden spanade uggorna efter byte. Hanar valde högre spaningspunkter än honor, Tabell 4.

En yngre hona mobbades vid flera tillfällen vid jakt i skymningen. Detta skedde oftast då den stötte andra rovfåglar från nattkvist eller mötte dem på väg till densamma.

Data för jaktförsök, framgångsrika jaktförsök samt spybollsmaterial presenteras i Tabell 5 & 6. En sub-adult hanes och en adult honas bytesval jämfördes statistiskt med yngre honors. Signifikant fler ($p < 0.001$) medelstora byten (*Anas*, *Perdix*, *Oryctolagus*) togs av de yngre honorna, Tabell 7. Andel framgångsrika jaktförsök var 14% hos honor, (hanar icke bedömningsbara). Jaktframgång i form av andel funna spybollar på mer frekventerade sittplatser var högre ($p > 0.05$) hos honor (21%) än hos hanar (8%).

Dagtid förelåg inga tecken på hävdande av vinterrevir. En ansamling av sex fjällugglor inom 2 km radie studerades under ca 14 dagar. Ofta satt flera ugglor (av olika ålders och könklasser) bara tio till femtio meter från varandra utan tecken till aggres-

sion. En adult hane försvarade vid ett tillfälle i skymningen framgångsrikt ett jaktområde mot en större yngre hona med dykningar och slag av klor mot huvud/rygg. Definitiv storlek av jaktområde kunde ofta inte fastslås eftersom jakten i allmänhet fortsatte efter mörkrets inbrott. Tidsperiod som en och samma individ stannade inom samma home range var signifikant längre för honor än hanar ($p < 0.01$). Hanar stannade 1 – 18 dygn (median 3), och honor 3 – 106 (median 23).

Det huvudsakliga fyndet vid denna studie förefaller vara att huvudsakligen vita fjällugglehanar mobbades signifikant mer än yngre honor (dagtid under snöfria förhållanden). Detta är möjligen inte rapporterat tidigare, men kan vara en av förklaringarna till varför adulta fjällugglor övervintrar mer nordligt. Yngre honor mobbades signifikant oftare vid snö än barmark, och mest av allt i skymningen när färgteckning misstänktes ha mindre betydelse. Detta antyder att äldre hanar kan vara mindre väl anpassade till snöfria övervintringsområden. Att denna högre mobbningsfrekvens kan ha betydelse för individen styrks av att enbart hanar noterades på dagsittplats i skogsmiljöer, där mobbningsfrekvensen också var lägre. Att hanar förlorar energi till följd av flykt undan mobbande korpar kan ha betydelse för individen, speciellt om dess energibudget är snäv. I studien noterades att flykt undan korpar dagtid motsvarade ca hälften av den tid hanar använde till flygaktivitet under jakt. Vidare antyder resultat från studien (innehåll i spybollar, frekvens funna spybollar samt jaktstudier) att hanarna sannolikt har en annan födonisk med mindre byten, främst små gnagare. Eftersom smågnagare inom det studerade området sannolikt också är sällsyntare än medelstora byten, förefaller det som om flera faktorer gemensamt talar för en snävare energibudget för hanar. Energiförluster till följd av mobbning skulle därför i verkligheten kunna ha en viss negativ betydelse och vara en orsak till att hanar stannade kortare perioder i området. Att denna separation i val av byte mellan hanar och honor verkligen föreligger stöds också av en studie från Alberta, Kanada, där enbart honor kunde visas slå större däggdjur som harar (*Lepus*) och större vesslor (*Mustela*) (Boxall & Lein 1982). En liknande signifikant skillnad mellan födoval för två subadulta/adulta fåglar jämfört med honor

i första och andra vinterdräkt noterades i vår studie (Tabell 7). Om denna skillnad var köns- eller åldersberoende är dock oklart.

I Boxall & Lein's studie visades också att enbart honor försvarade vinterrevir (social dominans av större individer), ett argument som använts för att ange varför ungfåglar återfinns söder om äldre och hanar söder om honor i Nordamerika om vintern (Kerlinger & Lein 1986). Den enda incidenten i min studie av intraspecifik aggression stöder dock inte helt denna rapport, eftersom en (äldre) hane framgångsrikt försvarade sitt jaktområde mot en (yngre) hona, vilket möjligen inte rapporterats tidigare.

Hos fjällugglan är isolationen i fjäderdräkten mycket hög, värmeförlusterna är 0.05 kal/g/timme, detta motsvarar värmeförlusterna i fjällrävens vinterpäl (Gessaman 1972). Trots det måste fjällugglor öka sin dygnskonsumtion av lämmlar från 2 – 4 under häckningstiden till 4 – 7 vintertid för att hålla vikten (Gessaman 1972). Detta understryker energibudgetens betydelse för övervintrande fjällugglor. Att hanar i min studie oftare spanade från högre punkter under jakt i skymningen kan vara ett uttryck för selektion av ett annat jakthabitat. Trädrikare miljöer inom uggleindividens home range kan ha valts av hanarna inte bara som skydd från mobbning dagtid, utan också för att dessa miljöer sannolikt är rikare på smågnagare än jordfattiga alvar och stränder.

Honor, till skillnad från hanar, flög aldrig undan för mobbande fåglar och blev aldrig funna i skogiga miljöer under jakt eller dagtid. De mobbades mindre frekvent, speciellt under snöfria förhållanden, vilket också kan vara en fördel vid boet (mindre risk att avslöja boplatser). I min studie kunde också visas att yngre honors födospektrum främst består av medelstora byten som fåglar (*Anas*, *Bucephala*, *Perdix*) och kaniner (*Oryctolagus*) under vintern. De lämnade också fler spybollar och kan ha haft högre jaktframgång. Dessa faktorer talar gemensamt för en bättre adaptation till studerat habitat, medan hanar av samma orsaker föreföll sämre anpassade till detta övervintringsområde.

Sammanfattningsvis talar resultaten för en skillnad i vinterekologi för (äldre) hanar jämfört med (yngre) honor som en effekt av omväнд storleksdimorfism och skillnad i färgteckning mellan könen.

Short Communications Korta rapporter

Gulls and Fulmars following ships and feeding on discards at night

STEFAN GARTHE & OMMO HÜPPOP

Fishery waste has obviously contributed considerably to an increase of the breeding populations of scavenging seabird species such as Fulmar *Fulmarus glacialis*, Gannet *Morus bassanus*, large gulls (*Larus marinus*, *argentatus* and *fuscus*) and Kittiwake *Rissa tridactyla* in the North Sea (e.g. Furness 1992, Camphuysen et al. 1993). Commercial fishing takes place both by day and night. In particular, that for Sole *Solea vulgaris* in the eastern and southern North Sea occurs principally at night. This type of fishery produces huge amounts of discards and is characterized by considerable numbers of ship-following birds (Garthe 1993). Although most, if not all gull species as well as the Fulmar are known to feed at night (e.g. Cramp & Simmons 1977, Glutz von Blotzheim & Bauer 1982, Gorke 1990, Garthe 1993), one can only guess about the importance to seabirds of nocturnal feeding on discards.

What can be the advantages of nocturnal scavenging on discards? First, both inter- and intraspecific competition may be reduced, because some species are assumed to be predominantly active during the daylight hours (e.g. Gannet, Great Skua *Catharacta skua*). This is implied by observations in the North Sea where higher capture rates were found for "weaker" species such as Fulmar when "stronger" species such as Gannet and Great Skua were absent (Garthe & Hüppop in prep.). Furthermore, birds may more easily escape with a fish into the dark without being chased by others.

To record the species feeding on discards at night and their numbers, experiments were conducted on board the research vessel "Heincke" (Biologische Anstalt Helgoland, Germany) from 23 to 25 March 1993. Otter-trawlings were carried out in the southeastern Skagerrak (north of Skagen, Denmark)

and northern Kattegat (Læsø-Deep, for hydrographical details see Buchholz & Boysen-Ennen 1988). Birds attending the vessel while trawling and discarding were counted during eight hauls. Four hauls each took place during daylight (sunshine) and darkness (apart from moonlight and floodlights of

Table 1. Species and numbers of birds attending RV "Heincke" during trawling and discarding. Time means the time from setting out the net until the end of discarding.

Arter och antal fåglar som följde RV "Heincke" under trålning och utkastning av fisk. Det betyder från tiden då nätet sattes ut till slutet av fiskutkastningen.

| Southeastern Skagerrak | | | | |
|--------------------------|--------|--------|--------|----------|
| Haul-no. Trålning nr | 1 | 2 | 4 | 5 |
| Date Datum | 23.3 | 23.3 | 23.3 | 23.3 |
| Time Tid (UTC) | 13.45 | 15.25 | 19.20 | 21.25 |
| | -15.10 | -17.00 | -21.10 | -23.20 |
| | light | light | dark | dark |
| Fulmar | 0 | 1 | 1 | 12 |
| Gannet | 0 | 1 | 0 | 0 |
| Common Gull | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Lesser Black-backed Gull | 3 | 5 | 11 | 10 |
| Yellow-legged Gull | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Herring Gull | 1 | 3 | 2 | 3 |
| Great Black-backed Gull | 6 | 17 | 6 | 7 |
| Kittiwake | 1 | 7 | 0 | 0 |
| Northern Kattegat | | | | |
| Haul-no. Trålning nr | 6 | 7 | 8 | 9 |
| Date Datum | 24.3 | 24.3 | 25.3 | 25./26.3 |
| Time Tid (UTC) | 11.15 | 12.35 | 21.15 | 23.05 |
| | -12.40 | -14.00 | -22.45 | -00.10 |
| | light | light | dark | dark |
| Fulmar | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Gannet | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Common Gull | 1 | 6 | 0 | 1 |
| Lesser Black-backed Gull | 2 | 5 | 0 | 8 |
| Yellow-legged Gull | 0 | 3 | 1 | 2 |
| Herring Gull | 3 | 18 | 6 | 19 |
| Great Black-backed Gull | 4 | 22 | 7 | 11 |
| Kittiwake | 2 | 3 | 0 | 0 |

Table 2. Percentages of experimentally discarded fish taken by birds in the Skagerrak / Kattegat, in the North Sea and around Shetland during day and night. Numbers in brackets give the total numbers of fish offered. "winter" = October to March, "summer" = April to September.

Procenten experimentellt utkastade fiskar som togs av fåglar i Skagerrak/Kattegat, Nordsjön och runt Shetland under dag och natt. Antal inom parentes anger totala antalet erbjudna fiskar. "winter" = oktober till mars, "summer" = april till september.

| | roundfish | | flatfish | | area and season | authors |
|-----|-----------|-------|----------|------|----------------------------------|-------------------------------|
| | % | n | % | n | | |
| day | 86 | 7 | 16 | 19 | Skagerrak / Kattegat (winter) | this study |
| | 92 | 5000 | 36 | 372 | North Sea (winter) | Camphuysen et al. (1993) |
| | 85 | 13575 | 8 | 397 | North Sea (summer) | Garthe & Hüppop in press |
| | 85 | 430 | 30 | 56 | Helgoland area (winter) | Garthe (1993) |
| | 79 | 909 | 30 | 1259 | Helgoland area (summer) | Garthe (1993) |
| | 83 | 208 | 67 | 76 | off southwestern Norway (summer) | Hüppop unpublished |
| | 58 | 6423 | 5 | 1182 | around Shetland (summer) | Hudson & Furness (1988) |
| | night | 48 | 52 | 24 | 79 | Skagerrak / Kattegat (winter) |

the ship). Immediately after six of the hauls fish were experimentally discarded (for details on methods see Garthe & Hüppop in press): fish were identified to species, their length measured to the nearest cm and then thrown overboard one after the other from the stern of the vessel. The bird species which consumed the fish was recorded.

The main species among the total of 157 fish discarded were Long Rough Dab *Hippoglossoides platessoides* (68 individuals), Haddock *Melanogrammus aeglefinus* (25), Flounder *Platichthys flesus* (13), Norway Pout *Trisopterus esmarki* (11), Witch *Glyptocephalus cynoglossus* (7), Cod *Gadus morhua* (7) and Grey Gurnard *Eutrigla gurnardus* (7).

The numbers of five *Larus* species following the vessel did not differ much between day and night, whereas Kittiwake and Gannet were present only by day (Table 1). In contrast, Fulmars were more numerous at night.

The percentages of discarded fish taken by these birds were remarkably high at night (Table 2). Six species were observed to take experimentally discarded fish at night: Lesser Black-backed Gull *Larus fuscus* (16 fish), Herring Gull *Larus argentatus* (12), Great Black-backed Gull *Larus marinus* (12), Common Gull *Larus canus* (2), Yellow-legged Gull *Larus cachinnans* (1) and Fulmar (1). The small sample size during the day in the present study prevents a comparison between day and night. However, we know from other studies that e.g. in the North Sea and around Shetland on average 58 to 92 % of all roundfish and 5 to 67 % of all flatfish

experimentally discarded during daytime were taken by birds (Table 2).

On only 3 out of 131 (2.3 %) occasions were fish stolen from other individuals in the darkness. This may indicate a relatively low rate of kleptoparasitism if compared to 10 % (n = 13972 discarded fish) in the North Sea during daylight (Garthe & Hüppop in prep.).

Since all seabird species attending the vessel at night successfully took fish, it is obvious that nightly feeding on discards plays a more important role than previously assumed. Hence, at least some seabird species seem to cover a considerable amount of their energy demand foraging on fishery waste during night.

We thank our friend Harro H. Müller for field assistance. We also thank the cruise-leader Friedrich Buchholz, captain H. Höppner and his crew for their kind cooperation on board RV "Heincke" (Biologische Anstalt Helgoland). John C. Coulson and Friedrich Buchholz made useful remarks on an earlier draft of this text, and the "Verein der Freunde und Förderer der Inselstation der Vogelwarte Helgoland" supported the project financially.

References

- Buchholz, F. & Boysen-Ennen, E. 1988. *Meganyctiphanes norvegica* (Crustacea: Euphausiacea) in the Kattegat: studies on the horizontal distribution in relation to hydrography and zooplankton. *Ophelia* 29: 71-82.

- Camphuysen, C.J., Ensor, K., Furness, R.W., Garthe, S., Hüppop, O., Leaper, G., Offringa, H. & Tasker, M.L. 1993. Seabirds feeding on discards in winter in the North Sea. EC DG XIV research contract 92/3505. *NIOZ rapport* 1993-8. Netherlands Institute for Sea Research, Texel.
- Cramp, S. & Simmons, K.E.L., eds., 1977. Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the Western Palearctic. Oxford.
- Furness, R.W. 1992. Implications of changes in net mesh size, fishing effort and minimum landing size regulations in the North Sea for seabird populations. *JNCC report* 133.
- Garthe, S. 1993. Quantifizierung von Abfall und Beifang der Fischerei in der südöstlichen Nordsee und deren Nutzung durch Seevögel. *Hamburger avifaun. Beitr.* 25: 125-237.
- Garthe, S. & Hüppop, O. in press. Distribution of ship-following seabirds and their utilization of discards in the North Sea in summer. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*
- Glutz von Blotzheim, U.N. & Bauer, K.M. 1982. Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Band 8/1. Charadriiformes (3. Teil). Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.
- Gorke, M. 1990. Die Lachmöwe (*Larus ridibundus*) in Wattenmeer und Binnenland. Ein verhaltensökologischer Vergleich. *Seevögel* 11, Sonderheft 3: 1-48.
- Hudson, A. V. & Furness, R. W. 1988. Utilization of discarded fish by scavenging seabirds behind white fish trawlers in Shetland. *J. Zool., London* 215: 151-166.

Sammanfattning

Måsar och stormfåglar som följer fartyg och lever på fiskeavfall nattetid

Avfall från kommersiellt fiske har uppenbart bidragit till beståndsökningar hos arter som stormfågel, sula, trutar, och tretåms i Nordsjön. Detta fiske pågår både dag och natt och producerar väldiga mängder avfall som utnyttjas av fåglar som följer båtarna. Även om de flesta måsar och stormfågeln är kända för att söka föda nattetid kan man ännu bara gissa vilken betydelse som nattligt avfallsfiske har.

En fördel med nattfiske kan vara att konkurrensen både inom och mellan arter kan reduceras genom att olika delar av dygnet utnyttjas. Man har således observerat att "svagare" arter som stormfågel fiskade effektivare när "starkare" arter som sula och storlabb var frånvarande. Fåglarna kan kanske fly från båtluuset in i mörkret med sin fångst utan att bli jagade av andra.

Föreliggande experiment utfördes från forskningsfartyget Heincke i sydöstra Skagerak och norra Kattegat 23-25 mars 1993. Fyra trålningar vardera utfördes under dag och natt. De fåglar som följde

både räknades. Vid sex av trålningarna kastades fiskar överbord från aktern en efter en. Fiskarnas art och längd samt den fågelart som tog fiskarna registrerades. Totalt kastades 157 fiskar.

Antalet trutar av fem arter skiljde sig inte mellan dag och natt medan tretåms och sula bara fanns dagtid (Tabell 1). Stormfåglar fanns däremot bara nattetid. Andelen fiskar som togs var påtagligt hög under natten (Tabell 2). Det lilla stickprovet från dagtid i denna studie förhindrar jämförelse, men vi använder resultat från andra undersökningar från Nordsjön i Tabell 2.

Endast 3 av 131 fiskar stals av en annan fågel i mörker, vilket pekar på låg frekvens keltoparasitism nattetid i jämförelse med dagtid (10 % enligt egna observationer).

Eftersom alla arter som följde båten nattetid tog fisk framgångsrikt, är det uppenbart att nattligt födosök spelar en större roll än man tidigare trott. Följaktligen kan man räkna med att åtminstone vissa havsfåglar täcker en avsevärd del av sitt energibehov genom att följa fiskebåtar nattetid.

Stefan Garthe and Ommo Hüppop, Institut für Vogelforschung "Vogelwarte Helgoland", P.O. Box 1220, D-27494 Helgoland, Germany.

Excessive migratory fattening in a captive Bluethroat *Luscinia s. svecica*

ANDERS KVIST, ÅKE LINDSTRÖM & INGRID TULP

Migratory birds mainly use body stores of fat as energy source for their long demanding flights (see e.g. Odum 1960a, 1960b, Alerstam 1982). In the extreme cases, individuals of some species probably more than double their body mass due to fat deposition (see e.g. Lindström 1986, Hedenström & Alerstam 1992). This conclusion is normally drawn from weight data on live birds, where individual birds have twice as high body mass as the estimated average fat-free mass of the population. However, these very fat individuals may have higher than average fat-free mass, leading to an overestimate of their fat loads. We have found only a few studies where fat loads of more than 100% of the fat-free

mass have been confirmed, when fat was extracted from dead birds. The few examples include Scarlet Tanager *Piranga olivacea* 104 % (Odum 1960a), Sanderling *Calidris alba* 102 % (Summers & Waltner 1979), and Bobolink *Dolichonyx oryzivorus* 100 % (Odum 1960b). Another way of examining changes in body mass of an individual is to retrap birds, or to follow the body mass development of caged birds.

The Bluethroats *Luscinia s. svecica* breeding in northwestern Scandinavia mainly migrate southeast in autumn, towards unknown wintering areas in SW Asia (Ellegren & Staav 1990). The first known stopover sites where fat deposition takes place are situated mainly along the east coast of central and northern Sweden. Before crossing the Baltic Sea, the Bluethroats put on only small to moderate fat loads, about 10-20 % of the fat-free body mass (Stolt & Mascher 1962, Lindström et al. 1985, Ekholm 1988, Ellegren 1989, 1991, Lindström & Alerstam 1992). Departure body masses are normally below 20 g.

Within a research program concerning the energetics of fat deposition in migrating passerines, we have kept a number of birds in captivity for shorter periods, among them Bluethroats. The bird that we report of here, a juvenile male, was caught at Norrtälje in East Sweden (59°46'N, 18°45'E) on 25 August 1993. It was brought by car to Stensoffa Ecological Station outside Lund, South Sweden (55°42'N, 13°25'E) on 27 August. The bird was kept singly throughout the study in a cage measuring 40 cm • 40 cm • 40 cm. The temperature in the room was +22 °C ± 2° and the light schedule (artificial light) simulated the local light regime of Lund (including the periods of civil twilight). The bird was fed exclusively on mealworms and was given fresh water with added vitamins. Body mass and fat score (see Pettersson & Hasselquist 1985) was checked daily around 18.00 h local time. In order to reduce the fat load down to almost fat-free mass, the bird got only small amounts of food the first two days. After that the Bluethroat was fed mealworms *ad libitum* throughout the study.

At capture, the birds weighed 19.7 g and had fat score 5. During the first days in captivity the bird lost mass down to 15.3 g (Fig.1). At this stage, the bird still had some visible fat reserves (fat score 2). From the next day (day 3) and onwards body mass increased over a period of 25 days. The highest mass recorded was 32.6 g. Thick layers of fat covered the abdomen and throat. Also the breast muscles were partly covered with fat, leaving only a small fat-free square (1.5 cm • 1.5 cm) in the centre. During the 25 days of fat deposition the Bluethroat increased its mass with

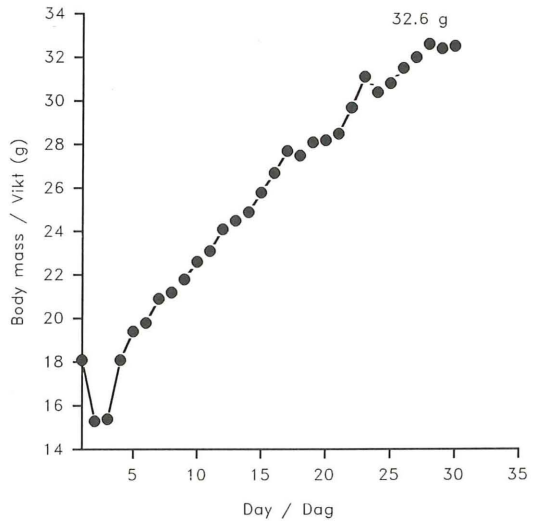


Figure 1. The change in body mass of a captive juvenile male Bluethroat. Day 1 is 27 August. Body mass was recorded in early evening.

Viktutvecklingen hos en juvenil blåhakehane i fångenskap. Dag 1 motsvarar 27 augusti. Fågeln vägdes på tidiga kvällen.

17.2 g (from 15.4 g to 32.6 g). The average rate of body mass increase was 0.69 g per day.

In four other bluethroats, treated the same way, body masses culminated around 24 g. In an additional 10 bluethroats, that still were increasing in body mass when released, the two fattest birds weighed 26.4 g and 28.1 g. Thus, it is not unlikely that some of these latter birds would have attained similarly high masses if they had been allowed to continue feeding.

When the Bluethroat weighed 31.1 g. (day 23) we let it fly freely in the room. It had no apparent problems to fly or manoeuvre when landing, even though it had lost the outermost 5 mm of the outer four primaries, which may have hampered its flight performance (cf. Pennycuick 1989).

Ellegren (1989) estimated that each score of the Pettersson & Hasselquist (1985) fat scale represented 0.6 g fat in Bluethroats in autumn. On day 2 our focal bird weighed 15.3 g and had fat score 2. According to Ellegren (1989) the fat-free mass should be 14.1 g. However, data from catches in Norrtälje indicate that the body mass is on average the same in fat score 0 and 1 (own unpubl. data). This is probably explained by the fact that these two fat classes are particularly difficult to separate between. Therefore, we esti-

mate that the fat-free mass of our bird was 14.7 g. On the evening of day 2, our bird probably had no food in the stomach, which it certainly had when it weighed 32.6 g. To make the data compatible, we therefore subtract 1 g from 32.6 g, to simulate an empty stomach (1 g roughly equals the contents of a full stomach, own observations). If our estimates are correct, the peak mass of the Bluethroat was 16.9 g over the fat-free mass, representing an extra load of 115 %. According to Pennycuik (1989, Program 1) this bird had the amazing capacity of flying 2980 km in still air, if all of the mass increase was due to fat deposition. This is equivalent to a straight flight between Norrtälje and the western shores of Lake Aral in Kazakhstan.

The departure fat loads of Bluethroats leaving from stopover sites in eastern Sweden during autumn are low. Out of more than 100 Bluethroats caught in the evenings (when birds are heaviest) at Norrtälje in 1988 and 1989 (see Lindström & Hasselquist 1989), the heaviest bird weighed 22.6 g. At another autumn stopover site in Gävle (60°42'N, 17°11'E), the heaviest bluethroat, a juvenile female, weighed 24.5 g (H. Ellegren, *in litt.*).

At Norrtälje, some birds were also offered mealworms *ad libitum* in the field (Lindström & Hasselquist 1989, Lindström et al. 1990, Lindström & Alerstam 1992). Several birds used this extraordinary feeding site, and the heaviest bird weighed 25.2 g when it departed. In a previous study of captive Bluethroats, one adult male attained a mass of 27.5 g during autumn migratory fattening (Lindström et al. *in press*). There is a shortage of data from the migration route outside Sweden. We have only found one study, where several hundred Bluethroats have been caught and weighed in Middle Asia and Kazakhstan both during autumn and spring migration (Dolnik 1985). Also there the vast majority of birds had a body mass below 20 g. The only weights above 20 g reported were from the southeastern Karakum desert (east of the Caspian Sea) where two birds weighed 20.5 and 22.3 g, respectively (Dolnik 1985). Ullrich (1972) reports evening body masses of 22.0 and 23.0 g for Bluethroats of the subspecies *cyaneacula* on spring migration in Germany. Thus, our Bluethroat weighing 32.6 g seems to be the heaviest Bluethroat ever recorded. It also had, as far as we know, a bigger fat load than what has been recorded in the wild for any bird species.

There are some possible reasons to why Bluethroats do not usually carry large fat loads in nature. First, Bluethroats may not pass large ecological barriers

like deserts or mountain ridges on their migration. Thus, there is no need for excessive fat loads. However, since we do not know the wintering grounds of Bluethroats (Ellegren & Staav 1990), the question about potential ecological barriers has to be left unanswered. Second, the speed of migration increases along the route (Ellegren 1990), suggesting that fat deposition rates change accordingly. If so, and if Bluethroats try to migrate as fast as possible (Lindström & Alerstam 1992), they should not be expected to put up large fat loads during autumn migration, according to theories of optimal migration (Alerstam & Lindström 1990). In captivity, though, a Bluethroat has no possibilities to consume its fat by flying. However, it has good possibilities to feed extensively, and probably a strong urge to do so, throughout the autumn. The combined effect of locomotory inactivity and intensive feeding may be sufficient to explain the excessive fat loads found in the Bluethroat of this study.

In numerous other studies of captive migratory birds, high body masses have been reported (e.g. Berthold et al. 1972, Gwinner et al. 1992), often indicating fat loads of around 100 %. Thus, there are no reasons to believe that the excessive fattening in captivity of our focal bird is unique for bluethroats.

We are most grateful to Bill Douhan and K-A Rosling with family who assisted in various ways with the catching at Norrtälje, to Sune Jönsson and Arne Nilsson for building the keeping cages, and to Hans Ellegren for comments on the manuscript and for letting us use unpublished data. This study was supported by grants from the Swedish Natural Science Research Council. IT acknowledges the receipt of an ERASMUS grant from The Netherlands.

References

- Alerstam, T. 1982. *Fågelflyttning*. Signum, Lund.
- Alerstam, T. & Lindström, Å. 1990. Optimal bird migration: the relative importance of time, energy and safety. Pp. 331-351 in *Bird Migration: The Physiology and Ecophysiology* (Gwinner, E. ed). Springer, Berlin.
- Berthold, P., Gwinner, E. & Klein, H. 1972. Circannuale Periodik bei Grasmücken. I. Periodik des Körpergewichtes, der Mauser und der Nachtunruhe bei *Sylvia atricapilla* und *S. borin* unter verschiedenen konstanten Bedingungen. *J. Orn.* 113:170-190.
- Dolnik, V. R. 1985 (ed). Energy resources of the birds migrating across arid and mountain regions of Middle Asia and Kazakhstan. *Proc. of the Zoological Institute, Leningrad*. Vol. 137.
- Ekholm, A. 1988. Viktutveckling hos rastande blåhakar. *Fåglar i X-län* 19:14-26.

- Ellegren, H. 1989. Hur kan vikt och vinglängd användas för att uppskatta mängden lagrat fett hos flyttande fåglar? - En metodstudie hos höstflyttande blåhakar *Luscinia s. svecica*. *Vår Fågelvärld* 48:75-85.
- Ellegren, H. 1990. Autumn migration speed in Scandinavian Bluethroats *Luscinia s. svecica*. *Ring. & Migr.* 11:121-131.
- Ellegren, H. 1991. Stopover ecology of autumn migrating Bluethroats *Luscinia s. svecica* in relation to age and sex. *Ornis Scand.* 22:340-348.
- Ellegren, H. & Staav, R. 1990. Blåhakens *Luscinia s. svecica* flyttning - en återfyndsanalys av fåglar märkta i Sverige och Finland. *Vår Fågelvärld* 49:323-336.
- Gwinner, E., Schwabl, H. & Schawbl-Benzinger, I. 1992. The migratory time program of the Garden Warbler: is there compensation for interruptions? *Ornis Scand.* 23:264-270.
- Hedenström, A. & Alerstam, T. 1992. Climbing performance of migrating birds as a basis for estimating limits for fuel-carrying capacity and muscle work. *J. exp. Biol.* 164:19-38.
- Lindström, Å. 1986. Fat deposition in migrating birds. *Introductory Paper No. 44*, Dept. of Ecology, Lund University.
- Lindström, Å. & Alerstam, T. 1992. Optimal fat loads in migrating birds: a test of the time-minimization hypothesis. *Am. Nat.* 140:477-491.
- Lindström, Å., Bensch, S. & Hasselquist, D. 1985. Höstflyttningsstrategi hos unga blåhakar *Luscinia svecica*. *Vår Fågelvärld* 44:197-206.
- Lindström, Å., Daan, S. & Visser, G. H. *In press*. The conflict between moult and migratory fat deposition: a photoperiodic experiment with bluethroats. *Anim. Behav.*
- Lindström, Å. & Hasselquist, D. 1989. Varför mata blåhakar med mjölmask? *Roskarlen* 11:8-16.
- Lindström, Å., Hasselquist, D., Bensch, S. & Grahn, M. 1990. Asymmetric contests over resources for survival and migration: a field experiment with bluethroats. *Anim. Behav.* 40:453-461.
- Odum, E. P. 1960a. Premigratory hyperphagia in birds. *Am. J. Clin. Nutr.* 8:621-629.
- Odum, E. P. 1960b. Lipid deposition in nocturnal migrant birds. *Proc. XII Intern. Ornithol. Congr.*: 563-576.
- Pennycuik, C. J. 1989. *Birdflight performance. A practical calculation manual*. Oxford University Press, Oxford.
- Pettersson, J. & Hasselquist, D. 1985. Fat deposition and migration capacity of Robins *Erithacus rubecula* and Goldcrests *Regulus regulus* at Ottenby, Sweden. *Ring. & Migr.* 6:66-76.
- Stolt, B.-O. & Mascher, J. W. 1962. Untersuchungen an rastenden Blaukelchen (*Luscinia s. svecica*) in Uppland, Mittelschweden, unter besonderer Berücksichtigung der Körpermasse und Gewichtsvariationen. *Vogelwarte* 21:319-326.
- Summers, R. W. & Waltner, M. 1979. Seasonal variations in the mass of waders in southern Africa, with special reference to migration. *Ostrich* 50: 21-37.
- Ullrich, B. 1972. Zum Frühjahrszug des Blaukelchens (*Luscinia svecica cyanecula*) mit besonderer Berücksichtigung der Gewichtsvariation der Rastvögel. *Vogelwarte* 26:289-298.

Sammanfattning

Ovanligt kraftig fettpålagring hos en blåhake Luscinia s. svecica i fångenskap

I samband med studier av fettupplagring och energetik hos flyttande fåglar hölls ett antal fåglar en kortare tid i fångenskap. En av dessa, en ung blåhakehane, lade på sig mycket stora mängder fett. Fågeln hade fångats i Norrtälje 25 augusti 1993 och sedan transporterats till Stensoffa Ekologiska station utanför Lund där studien utfördes. På 25 dagar ökade blåhaken i vikt från 15,4 g till 32,6 g (Fig. 1). Den genomsnittliga ökningen i vikt var 0,69 g per dag. Den beräknades då ha ökat med 115 % av sin fettfria vikt, vilket är mer än vad som rapporterats i litteraturen för någon frilevande fågel. Enligt flygteoretiska beräkningar skulle fågeln, om hela viktökningen bestod av fett, kunnat flyga 2980 km. Detta motsvarar en non-stopflygning mellan Norrtälje och Aralsjöns västra strand. Den rapporterade vikten är betydligt högre än de högsta vikter (20-24 g) som frilevande blåhakar normalt har under flyttningen.

Anders Kvist, Department of Ecology, Animal Ecology, Lund University, Ecology Building, S-223 62 Lund, Sweden.

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

Ingrid Tulp, Department of Ecology, Animal Ecology, Lund University, Ecology Building, S-223 62 Lund, Sweden and Netherlands Institute for Sea Research (NIOZ), P. O. Box 59, 1790 Den Burg, Texel, The Netherlands.

A new wintering area of the Lesser White-fronted Goose *Anser erythropus* in Bulgaria

D. N. NANKINOV

It is known that the main wintering sites of the Lesser White-fronted Goose *Anser erythropus* in Bulgaria are situated in the surroundings of the lakes of Durankulak and Shabla and the reservoir Ovcharitsa (Fig. 1), where concentrations of more than a thousand individuals have been recorded. Small flocks and single individuals have also been recorded in northwestern Bulgaria, near lake Srebarna, near the lakes around the city of Burgas, in the Thracian Valley, in the suburban areas of Sofia, and along the valleys of the rivers Strouma and Mesta (Fig. 1).

A new site has now been discovered. From the end of November 1991 through February 1992 Lesser White-fronted Geese spent the winter in the fields of winter wheat near the village of Morava (35-40 km south of the city of Svishtov). The numbers were highest in December and February when more than 1000 geese were counted. The local hunters stated that the geese were ten times as many, but I am not able to confirm this, since in various parts of the fields flocks of White-fronted Geese *Anser albifrons* spent the winter as well. Also in the winter of 1992/93 Lesser White-fronted Geese stayed at the same places again but the numbers were lower (reported by T. Natskov).

In the morning the Lesser White-fronted Geese used to fly in from the north, and in the evening they returned towards the north again. I suppose that they spent the night on the Danube River among the islands of Belene (4100 ha), Golyama Barzina, Malka Barzina, Milka, Belitsa (Shturcheto), Mataritza, Predela and Kondur. This group of islands spreads from the west to the east along a stretch of 5-6 km and is a comfortable place for the night rest, free of disturbance and danger. In the Belene island there are also marshes (Peschinsko (32 ha), Staro, Martvo and Duljova Bara), that can be used by the birds during the night hours, provided that the water level is not too low (depending on the water level of the Danube) and the water is not frozen. It is also likely that flocks of Lesser White-fronted Geese may have spent nights to the north of the Danube, on the Romanian lake Suhaia.

Although the Morava area was discovered as a

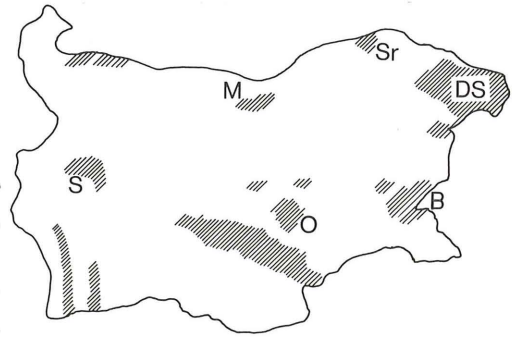


Fig. 1. Areas where Lesser White-fronted Geese *Anser erythropus* spend the winter in Bulgaria. S = Sofia, M = Morava, O = Ovcharitsa, Sr = Srebarna, DS = Durankulak and Shabla, B = Burgas.

Områden där fjällgäss övervintrar i Bulgarien.

site for the Lesser White-fronted Goose in the winter of 1991/92, I believe that it has been used earlier. This probably also include vast areas of winter wheat to the west and east of the village. A support for this assumption is the fact that hunters found several tens of poisoned Lesser White-fronted Geese in the winter of 1988/89 after spreading of poison against the Common Vole *Microtus arvalis* in the district of Pleven.

This new wintering area of Morava remained unknown among the experts because the Lesser White-fronted Geese are numerous only in December and February. In January, when the mid-winter counts of waterfowl and geese take place, the Lesser White-fronted Geese stay somewhere else. It is likely that they migrate to the flat country of southern Bulgaria and northern Greece, where it is known that this species spend the winter in some years (Handrionos & Goutner 1990).

It seems to me that the number of Lesser White-fronted Geese that spend the winter in Bulgaria is much greater than the numbers recorded up till now (Michev et al. 1983). The reason for the different estimates is not only the wrong seasonal timing of the earlier counts but also the method used. The counts should not be made only during the 10-15 days in January when the general waterfowl and geese counts are made. They must be made over the whole winter and they must start already in November or earlier. It is also important to count them not only at sunset or sunrise, as done in the present

censuses, because they have a different diurnal activity pattern.

When planning the counts of the Lesser White-fronted Geese, one important feature of behaviour must be considered. The main part of the birds fly to the sites where they spend the night later than other geese species (or together with the Red-breasted Geese *Branta ruficollis*), when it is already dark. Only skilled observers, knowing their calls well, are able to identify them.

In the morning the Lesser White-fronted Geese stay at the reservoirs until 9-10 hrs. Consequently, it is better to take the census of the Lesser White-fronted Geese in the morning at the night roosts.

To some extent this diurnal activity pattern of moving in the dark to the night roost and to fly to the feeding areas late in the morning, makes the Lesser White-fronted Goose (and also the Red-breasted Goose) less exposed to the mass killing by hunters during the winter stay. In the evening twilight the hunters mainly shoot White-fronted Geese since they are the first to fly from the feeding grounds to the night sites. Of course, some Lesser White-fronted Geese also join the flocks of White-fronted Geese and are thus exposed to the same hunting pressure.

References

- Handrinos, G. & Goutner, V. 1990. On the occurrence of the Lesser White-fronted Goose *Anser erythropus* in Greece. *J. Orn.* 131:160-165.
- Michev, T., Nankinov, D., Ivanov, B. & Pomakov, V. 1983. Midwinter numbers of wild geese in Bulgaria. *Aquila* 90:45-54.
- Nankinov, D. 1992. Lesser White-fronted Goose, *Anser erythropus*, migration, wintering, conservation. *Gebiet Faune Sauvage* 9:257-268.
- Zuomer, P. 1987. *Anser erythropus* in the Bulgarian part of Dobrudzha. *Orn. inf. Bulletin* 21-22:37-39.

Sammanfattning

En ny övervintringsplats för fjällgås i Bulgarien
De främsta hittills kända övervintringsplatserna för

fjällgås i Bulgarien har varit kring sjöarna Durankulak-Shabla och reservoaren Ovcharits (Fig. 1). Det har rört sig om över 1000 exemplar. Mindre förekomster och enstaka fåglar har noterats på andra ställen (Fig. 1).

Vintern 1991/92 upptäcktes en ny lokal. Det var över 1000 fjällgäss som vistades på fält av höstveten nära byn Morava 35-40 km söder om Svishtov. Lokala jägare angav tiofalt högre siffror men dessa kunde inte bekräftas eftersom det också fanns flockar av bläsgäss i området. Även vintern 1992/93 fanns det fjällgäss i området fast i lägre antal. Övervintringslokalen kan ha funnits tidigare eftersom man vintern 1988/89 fann flera tiotal döda fjällgäss som hade förgiftats i samband med en bekämpning av åker-sorkar.

På kvällen flög fjällgässen norrut och återvände från samma håll på morgonen. Troligen övernattade de i ett område med öar i Donau eller i sjöar i Rumänien norr om Donau.

Anledningen till att man tidigare missat denna lokal är troligen att de ordinarie andfågel- och gås-räkningarna sker under en fjortondagarsperiod i januari. De högsta talen av fjällgås räknades nämligen i december och februari medan siffrorna var låga i januari, då gässen troligen flyttat till södra Bulgarien och norra Grekland. Slutsatsen är att bra uppskattningar av antalet fjällgäss måste göras genom räkningar hela vintern och att räkningarna måste börja redan i November.

En annan viktig faktor att ta hänsyn till vid räkning av fjällgässen är att de lämnar betesplatserna mycket sent på kvällen, när det är helt mörkt, senare än alla andra gäss utom rödhalsade gäss, med vilka de gör sällskap. De lämnar sedan övernattningsplatsen mycket sent på morgonen, inte förrän kl. 9-10, mycket senare än andra gäss. Denna dyngnsrytm är dock en fördel eftersom de på så sätt klarar sig undan den värsta jakten, som sker i skymningen då bläsgässen flyger till sina nattplatser.

D. N. Nankinov, Institute of Zoology, BAS, Sofia, Bulgaria.

Nya böcker *New books*

Redaktör *Editor*: A. Hedenström

R.K. Berndt & G. Busche 1993: **Vogelwelt Schleswig-Holsteins**. Band 4. Entenvögel II. Karl Wachholtz Verlag D-24531 Tyskland. 228 sid. Pris DM 45:-.

Med föreliggande volym har man avslutat andfåglarna i den stort upplagda regionfaunan över Schleswig-Holsteins fåglar. Entenvögel II har helt inriktats på dykänderna, medan svanar, gäss och simänder behandlades i del I. Del II innehåller också en litteraturförteckning för samtliga andfåglar.

I likhet med sina föregångare är denna andfågelvolym brett upplagd och omfattar totalt 228 sidor i A4-format, varav 120 sidor ägnas åt artbeskrivningarna. Dessa varierar i längd från någon halv sida för rariteter till bortemot 20 sidor för vanliga arter som ejder och vigg. Dessutom ägnas ca 45 sidor åt en sammanfattande beskrivning av olika våtmarksbiotoper i Schleswig-Holstein och deras andfågelfauna inkl. olika ekologiska faktorer av betydelse. Litteraturförteckningen, vilken innefattar dels lokala referenser men även en mängd referenser från kringliggande länder och mer allmänna andfågelarbeten, upptar inte mindre än 21 sidor. Boken är rikt illustrerad med illustrativa foton både av de olika arterna och av viktiga biotoper. Den innehåller också bortemot 100 diagram och kartor samt inte mindre än 174 tabeller.

Artbeskrivningarna är mycket klart presenterade både med text samt diagram och tabeller (de tyngre samlade till ett appendix). De inleds alla med en sammanfattning och följer sedan ett och samma mönster med fasta rubriker, men med en viss variation beroende på tillgången på data för de olika arterna.

För häckande arter inleds behandlingen med artens utbredning i Schleswig-Holstein med en detaljerad karta över alla kända häckplatser och antalet par på de olika lokalerna. Beståndstorleken behandlas ingående liksom storleken på det icke häckande beståndet. För en art som vigen nöjer man sig inte

bara med detta utan diskuterar också utbrednings-tendenserna i Nordvästeuropa sedan 1800-talets invandring. I appendix listas alla kända vigglokaler sedan 1969 med data över beståndsfluktuationer mm. Nästa huvudkapitel inriktas på artens fortplantningsbiologi. För flertalet arter har man här samlat in en mängd olika data, som beskriver häckningsfenologi, kullstorlek, häckningsframgång, mm, vilket allt beskrivs i tabeller och diagram. För vigen finner man exempelvis data om kullstorlek från olika biotoper, blandkullar, mm. Dessutom visas foton av representativa häckningsbiotoper. Under rubriken fortplantning ingår också ett avsnitt om artens sociala beteende där man samlat in del observationer om storleken på flockar under parbildningen på våren, könsfördelning, mm.

Nästa huvudavsnitt behandlar artens vandringar inkl. de rastande och övervintrande beståndens uppträdande för de olika arterna. För en häckande art som vigg presenteras ringåterfynd av viggår märkta som unga i Schleswig-Holstein i en karta. Vigen tillhör de arter som samlas till ruggningsflockar i bl.a. Schleswig-Holstein. De viktigaste lokalerna presenteras naturligtvis i kartform och i appendix har man samlat årliga skattningar av ruggflockarnas storlek på de olika sjöarna under 1969 - 1990. Dessutom går man in på detaljer om viggflockarnas uppträdande på de viktigaste ruggningslokalerna.

Schleswig-Holstein är ett viktigt område för de rastande och övervintrande andfåglarna i nordvästra Europa och tillhör dessutom de länder som har en lång tradition inom de Internationella Sjöfågelinventeringarna. Följaktligen finns en mängd data om de olika arternas utbredning och numerära förhållanden under vintrehalvåret. Utbredningen redovisas med kartor för höst, vinter och vår för de olika arterna. Fenologin presenteras i diagram. I tabellform sammanfattas data från de internationella midvinterinventeringarna sedan 1969.

Vigen tillhör de arter, där man märkt en mängd

övervintrare i landet, vilket återfyndsmaterial redovisas i kartform och tabell. I texten ges en ingående diskussion av vinteruppträdandet i stort, men man kommer också in på sådana detaljer som större sovplatser för arten i landet, könsfördelning, habitatval, mm. För en del arter föreligger närings- ekologiska studier från Östersjökusten. Även dessa undersökningar diskuteras och sammanfattande tabeller presenteras över de aktuella arternas födoval.

Utöver dessa återkommande rubriker presenteras för en del arter data över blandpar, skyddsaspekter, förluster (t.ex. drunknade fåglar i fiskeredskap), mm. Omfattningen av de olika artgenomgångarna varierar naturligtvis mellan de olika arterna beroende på hur mycket man vet om respektive art. För dagsträckande arter visas sålunda t.ex. kartor över sträckvägar i landet mm.

Avsnittet om vattenfågeln och deras livsmiljö inleds med en kort sammanfattning av de totala bestånden av häckare, ruggare, rastare och övervintrare av de olika andfågelarterna i Schleswig-Holstein samt en genomgång av speciellt skyddsvärda lokaler för andfåglar i landet. Därefter följer en allmän genomgång av de olika vattenfågelbiotoperna i Schleswig-Holstein (utom tidvattenområdena i Vadehavet, där speciella skrifter finns).

För de olika biotoperna ges en detaljerad presentation av topografi, bildningshistoria samt hydrologi. Bottenflora och fauna beskrivs med hänsyn till potentiella näringsorganismer (exempelvis tabeller över bottenfaunans biomassa i Östersjöområdet). Dessutom diskuteras sjöfågelsamhällets sammansättning på de olika vattentyperna under olika delar av året. Avsnittet är rikt illustrerat med foton av de viktigaste biotoperna.

Sammanfattningsvis kan man konstatera att *Vogelwelt Schleswig-Holsteins* nog är den mest noggranna och omfattande regionala fågelfauna man kan tänka sig. Band 4 med andfåglar del II avviker i detta avseende på intet sätt från de tidigare utgivna banden. Sammantaget ger den en mycket gedigen sammanställning av de olika arternas uppträdande under perioden 1969 - 1990. För Schleswig-Holstein måste det vara av ett utomordentligt värde att på detta sätt få fågelfaunan dokumenterad på ett lättillgängligt sätt. Arbetet är emellertid också av mycket stort värde för alla som arbetar med olika

frågeställningar som kräver detaljerade uppgifter om fågelfaunans uppträdande i Nordvästeuropa. Av speciellt värde för den som söker jämförelsematerial är det avslutande avsnittet som presenterar de olika vattenfågelbiotoperna i området. Sådana avsnitt brukar saknas i de flesta regionala fågelfaunor. För andfågelforskare är de båda andfågelbanden av största värde eftersom området utgör ett mycket viktigt rast- och övervintringsområde för ett stort antal arter.

Utöver en utomordentlig presentation av faunistiska data finns här en mängd intressant information om häckningsdata och annat material som är av stort intresse vid jämförande studier och som i många fall kan vara svårt att plocka fram ur en mängd spridda källor. Här finns för första gången allt från en region samlat på ett lättöverskådligt sätt. Dessutom har man samlat en mängd data från olika specialstudier som tidigare redovisats i regionala skrifter. Trots rikedom på data är boken överskådlig tack vare satsningen på kartor och diagram i lätt läsbar storlek. Dessutom har man lagt en betydande del av data-presentationen till appendix.

Bokens i övrigt mycket goda sammanställning av statistiska data över andfågeln i Schleswig-Holstein lider tyvärr av en allvarlig brist som gör att det i många avseenden kan vara svårt att använda uppgifterna i olika jämförande analyser. I statistiken över t.ex. kullstorlekar för olika arter på olika biotoper anges visserligen förutom medelvärdet alltid stickprovets storlek. Man hade dock önskat att man, när man gjort sig mödan att sammanställa ett så stort material, hade presenterat data på sådant sätt att spridningen kring medelvärdena framgått. Detta saknas tyvärr genomgående.

Slutomdömet är dock att vi här har en utomordentligt gedigen presentation av fågelfaunan i Schleswig-Holstein av stort värde för ornitologer både inom och utom provinsen. Andfågelbanden kan nog betraktas som ett "måste" för dem som arbetar med dessa fåglar i den nordvästra delen av Europa. Författarna har lagt ner ett mycket stort arbete. Frågan är dock om man med denna noggranna genomgång tagit på sig så mycket arbete att man kan få svårt att komma igenom alla fågelgrupper med denna höga ambitionsnivå.

LEIF NILSSON

Rättelse

Bokrecensionen av *The Pinyon Jay* av John M. Marzluff & Russel P. Balda (*Ornis Svecica* 3:85-86) uppgavs felaktigt vara författad av Mats Grahn. Rätt författare är Anders Hedenström.

Nya doktorsavhandlingar *New dissertations*

Redaktör *Editor*: S. Åkesson

Lars Hillström, 1992: **Patterns of hatching synchrony and adult body mass change in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*: adaptations and constraints.** Filosofie doktorsavhandling, Zoologiska institutionen, Uppsala Universitet. ISBN 91-554-2939-4.

Hillströms avhandling om kläckningsasynkroni och viktförändringar hos adulta svartvita flugsnappare består av sex separata manuskript, varav de fem första handlar om kläckningsasynkroni. Underrubriken, "anpassningar och begränsningar", kan som fråga beskriva vad en beteendekolog kan syssla med. Varför betar sig ett djur på ett speciellt sätt? Är det en anpassning, och i så fall till vad, eller har beteendet uppkommit till följd av en genetisk eller fysiologisk begränsning?

Svartvit flugsnappare är en s.k. polygyn fågel där hanen kan ha fler än en hona. Efter bobyggandet lägger honan en kull om vanligen 5-6 ägg, som hon ruvar ensam. Ofta börjar honan ruva innan kullen är fullagd, vilket därmed initierar en asynkron kläckning. Kläckningsasynkroni, dvs att äggen i en kull inte kläcker samtidigt, är vanligt förekommande bland fåglar av många olika slag. Asynkronin uppkommer på grund av att äggkullen börjar ruvas innan sista ägget är lagt. Äggen kläcks då under en till flera dagar och en storleksskillnad, pga åldersskillnad, uppkommer mellan kullsyskonen. Kläckningsasynkroni har engagerat många forskare som framkastat en lång rad olika hypoteser för att förklara uppkomsten av detta beteende. Den mest citerade är troligen kullreduktionshypotesen, som föreslogs av David Lack redan på 1940-talet. Denna hypotes säger att om födotillgången under häckningen varierar och är svår att förutsäga skall man lägga en optimistisk kull och kläcka den asynkront. Om födotillgången sedan blir dålig kan kullen reduceras tidigt och till låg kostnad genom syskonkonkurrens. I sin avhandling testar Lars denna idé och flera andra hypoteser genom experiment med svartvit flugsnappare. Samtliga fem arbeten om kläckningsasynkroni

har det gemensamt att graden av synkroni i kullen har manipulerats genom att nylagda ägg ersatts med ägg av lera, medan de ursprungliga äggen fram tills de lagts tillbaka lagrats i kylskåp. Synkrona och asynkrona kullar genererades sedan genom att antingen lägga tillbaka alla äggen på en gång eller alla utom ett eller två ägg som lades tillbaka en respektive två dagar senare. Häckningsresultaten i de två experimentkategorierna jämfördes sedan med opåverkade kullar.

I sin avhandling visar Lars att synkrona kullar producerade fler ungar än asynkrona kullar, och dessutom att ungar från synkrona kullar i genomsnitt hade längre tars och högre vikt än ungar från asynkrona kullar. I motsats till förutsägelseerna från kullreduktions hypotesen var produktionen i synkrona kullar större än i asynkrona då Lars i ett experiment tillförde mjölmaskar som extra föda. Svartvit flugsnappare lägger normalt successivt allt tyngre ägg i lägningssekvensen. Detta kan tolkas som en anpassning för att öka konkurrensförmågan för den sist kläckta asynkrona ungen. I det tredje manuskriptet visar Lars att äggstorleken har stor betydelse för ungens tillväxt under dess första dagar och att det kan vara en anpassning för att öka en sent kläckt unges konkurrensförmåga och därmed minska risken för svält.

En anledning till att börja ruva innan en kull är fullagd och på så sätt minska "lagringstiden", dvs tiden innan ett ägg börjar ruvas, har föreslagits vara att kläckbarheten minskar med "lagringstiden". Genom ett experiment där kläckbarheten för ägg lagrade i kylskåp 3, 6 eller 12 dagar jämfördes med ägg från opåverkade kullar kunde Lars visa att lagring inte påverkade kläckbarheten hos svartvit flugsnapparägg.

Som hos många andra tättingar ruvar flugsnapparhonan äggen själv och hanen hjälper till med matningen av ungarna. Att starta en asynkron kläckning kan vara ett sätt för en fågelhona att manipulera hanen att investera mer i häckningen då

det kommer att finnas ungar i boet under en längre tid än i en synkront kläckt kull. När det gäller svartvit flugsnappare verkade kläckningsmönstret åtminstone till en del påverka hanens matningsinsats då den var högre i omanipulerade kullar än i både exp. synkrona och asynkrona kullar.

Det sista arbetet i avhandlingen behandlar den viktminskning som generellt konstaterats hos matande fågelföräldrar, en viktminskning som antas bero antingen på ökad fysisk aktivitet eller på en anpassning för att minska flygkostnaderna under matning. Genom att erbjuda mjölmask till matande föräldrar i slumpmässigt utvalda flugsnapparrevir försökte Lars testa förutsägelseerna från de två olika hypoteserna. Resultaten var motsatta för hanar respektive honor och ingen av de två förklaringsmodellerna kan därför exklusivt förklara viktminskning hos matande svartvita flugsnappare. Samtliga arbeten i denna avhandling ingick i manusform och var alltså inte publicerade när avhandlingen lades fram. Gemensamt för dem är därför att de ger ett något ofärdigt intryck och saknar den sista finish som en referee-behandling i internationella vetenskapliga tidskrifter vanligen ger. Min slutsats blir övervägande positiv tack vare fantasifulla och väl genomförda fältstudier, som kanske inte löst "gåtan" med kläckningsasynkroni, men väl kastat lite ljus över frågeställningen för svartvit flugsnappare. Författarens slutsats är att det innebär en adaptiv fördel att kläcka en kull synkront, men även att den första ungerperioden kan ha stor betydelse för föräldrarnas insats. Honan kan tjäna i överlevnad och/eller fruktsamhet genom att kläcka en kull asynkront, eftersom hanarna visat sig investera mer då.

ULF OTTOSSON

Staffan Andersson, 1992: **Lek mating and Sexual selection in Jackson's widowbird (*Euplectes jacksoni*)**. Filosofie doktorsavhandling, Zoologiska institutionen, Göteborgs Universitet. ISBN 91-628-0657-2.

I kvällstidningen **iDAG** stod det på kultursidan den 13 mars 1992 att läsa: "iGÅR ... gick vi tyvärr aldrig på disputationen i zoologisk ekologi vid Göteborgs universitet. Lika gott det, tycker ni kanske.

Då är vi faktiskt tvungna att nämna titeln på avhandlingen som lades fram: *Kostnader för sexuell signalering hos Jacksons änka* heter den, varken mer eller mindre. Detta har i förhand väckt en rad frågor hos oss. Vilken **Jackson**? Är det **Michael** som lämnat någon bakom sig?

Nä, änka, det går inte ihop. Och sexuell signalering, vad är det? Småflirt på krogen, ja det kan ju kosta en hel del, åtminstone före och efter happy hour. Eller är det grövre saker: silikonbröst och sånt - det verkar ju populärt nuförtiden. Inte heller billigt så vitt vi hört. Kan det vara system Jackson, utvkningsbruden? Men att hennes problem överhuvudtaget tas upp på akademisk nivå verkar aningen lättsinnigt: det handlar ju ändå om skattemedel, den sexuella signaleringen borde hon väl kunna sköta på egen hand? Eller är det detta regeringen menar med att det skall bli fart på forskningen?

Som sagt många frågor, inga svar."

Ja, det var nog synd att inte kulturredaktionen gitte gå på Staffans disputation. Ty att läsa hans avhandling är ett spännande och upplysande nöje!

Studier av sexuell selektion hos djur har en grundmurad ställning inom svensk evolutionsbiologisk forskning. Sexuell selektion är i princip urvalet av de individer som tillskansar sig möjligheter att reproducera sig - denna selektion kan antingen orsakas av en direkt konkurrens mellan individer av samma kön (intra-sexuell selektion) om t.ex. revir eller andra resurser som är viktiga för reproduktionen, eller via valet av parningspartner (inter-sexuell selektion), eller genom en kombination av dessa.

En uppenbar effekt av sexuell selektion är den ofta förekommande skillnaden mellan hanar och honor vad gäller storlek, behorning, färgprakt och parningsbeteenden. Morfologiska egenskaper som bara finns hos det ena könet och som inte har något uppenbart samband med könsorganens funktion eller utformning kallas sekundära ornament. Många av dessa sekundära ornament torde inte ha någon positiv effekt på bärarens överlevnad vilket innebär att ornamenten inte i första hand har utvecklats på grund av naturlig selektion. Den sexuella selektionen behöver alltså inte ha ett direkt samband med den naturliga selektionen. Det finns till och med anledning att tro att vissa egenskaper som gynnas av den sexuella selektionen missgynnas av den naturliga selektionen. Det är bl.a. denna "frikoppling" från den naturliga selektionen som gör studier av sexuell selektion så betydelsefulla för utökad förståelse av biologisk evolution. Evolutionsprocesser är notoriskt svåra att studera, dels för att förändringarna vanligtvis sker mycket långsamt och dels för att evolution egentligen bara kan mätas genom de genetiska förändringar en population genomgår. Vi kan alltså normalt inte direkt studera evolutionen. Istället jämförs ofta individers överlevnad och reproduktionsframgång inom en population i försöken att finna avgörande skillnader i deras levnads-

historia, morfologi eller beteenden som kan förklara variationen i individernas fitness och därigenom också i förlängningen få svar på frågan varför vissa beteenden eller morfologiska karaktärer har utvecklats. Trots att sådana studier ofta numera innefattar data om individers livstidslånga reproduktionsframgång så kan naturligtvis inte alla variabler som påverkar en individs levnadshistoria, överlevnad och reproduktionsframgång mätas. Den sexuella selektionen är bara en av de komponenter som påverkar individernas totala fitness. Men den är i gengäld en tämligen väldefinierad process som vanligtvis pågår under en kort tid av säsongen vilket innebär att inverkan av svärmätta faktorer ofta är begränsad.

Staffan Andersson har på ett mycket förtjänstfullt sätt gett sig i kast med att studera sexuell selektion hos Jacksons änka. Denna fågelart tillhör släktet *Euplectes* inom underfamiljen vävarfinkar (*Ploceinae*) och förekommer enbart inom de grästräckta högländerna i Kenya och norra Tanzania. Jacksons änka har en utpräglad könsdimorfism. Hanarna väger 30-40% mer än honorna, och under parningssäsongen har hanarna en svart fjäderskrud med en par decimeter lång stjärt. Under icke parningstid har hanarna en honligt brunspräcklig fjäderskrud med normal stjärt. Jacksons änka har dessutom den egenheten att det är en lekande art. Hanarna försöker locka honorna till en individuell spelarena som består av en ring av nedtrampat gräs (med en knapp meters diameter) runt en grästuva. Inom en spelplats, som kan hysa flera tiotals spelare hanar, försvarar var hane sin egen arena. För att locka till sig honor "hoppflyger" (med betoning på hopp) hanen upp i luften. Detta spel kan ses på upp till en kilometers avstånd. Om honan landar på eller i närheten av arenan vidtager en spektakulär kurtis där hanen utför ett vibrerande spel med stjärten. Under detta spel eller lek, som varar ca. en minut, håller sig hanen och honan på var sin sida om den centrala tuvan i spelarenan. På detta sätt leker paret "kurragömma" runt, runt i ringen. Inte förrän hanen närmar sig honan utan att hon försöker undkomma sker själva parningen. Honorna bygger sedan boet på egen hand, ofta i närheten (<100 m) av hanarnas spelplats. Honan ruvar äggen (2-3) och föder också själv upp ungarna.

Doktorsavhandlingen som består av sju deluppsatser är baserad på fåltstudier i Kenya under tiden 1984-1990.

I avhandlingens första uppsats introduceras läsaren i artens allmänna häckningsbiologi. Det tycks som om nederbörden i november och december och

därigenom gräsens tillväxt och frösättning är en viktig faktor för häckningens igångsättning som vanligen äger rum i januari. Det var bara de år då den totala nederbörden översteg vissa till synes kritiska mängder som spelet och häckningen kom igång. Boet som placeras på eller nära marken utsattes för ett högt predationstryck; mer än 90 % av bona förstördes av olika predatorer, främst ormar och fåglar.

Hos polygyna fåglar är oftast hanarna större än honorna, och hanarna har också den pråligaste och mest iögonfallande fjäderskruden. Skillnaden i storlek kan förklaras av att stora och tunga hanar gynnas av den intra-sexuella selektionen (inom könet) i konkurrensen om revir eller i den direkta kampen om parningstillfällen med honorna. Men det finns flera exempel på sekundära ornament hos fåglar, t.ex. stjärten hos Jacksons änka – som inte har någon uppenbar funktion att fylla i den intrasexuella konkurrensen. Det verkar sannolikt att många av dessa ornament påverkar honornas val av parningspartner och att i vart fall en del av ornamentens – i många fall – överdrivna uttryck har mejslats fram av intersexuell selektion (mellan könen).

I avhandlingens andra uppsats undersöker Staffan vilka hanliga karaktärer som bäst förklarar honornas besöksfrekvens vid de individuella spelarenorna och hanarnas parningsframgång. Tiden som en hane tillbringade på sin spelarena och frekvensen av hoppflygningar var bägge positivt korrelerade med honornas besöksfrekvens hos en given hane. Att hanen skall vara närvarande på spelarenan för att honan skall lockas dit kan synas ganska självklart men det är fortfarande förvånande få studier på lekande arter som uppvisar ett direkt samband mellan spelintensitet (hos Jacksons änka frekvensen hoppflygningar) och honornas "intresse" för enskilda hanar som Staffan nu visar i denna studie. Även om en hona besöker en hane på en spelarena är det bara i ett fåtal procent av fallen som hon parar sig med hanen. Staffans analys visar att när honorna väl har landat på en spelarena är det i första hand hanens stjärtlängd och i andra hand hans spelintensitet som korrelerar med hans parningsframgång hos honorna. Spelarenans utformning och placering på spelplatsen tycktes i denna studie inte ha något samband med honornas besöksfrekvens vilket torde undandröja betydelsen av hanlig konkurrens för utfallet av honornas val av parningspartner.

I en experimentell studie (avhandlingens tredje uppsats) där hanarnas stjärtlängd manipulerades bekräftas betydelsen av hanens stjärtlängd för honornas val av parningspartner. Hanar med experimentellt

förkortade stjärtar attraherade signifikant färre honor till sina spelarenor.

Staffan utförde också experimentella manipulationer med spelarenans utformning för att utröna om kvalitén på denna påverkade attraktionen av honor. Resultaten från denna studie rapporteras i avhandlingens fjärde uppsats. I spelarenans centrala grästuva finns två fördjupningar som hanen gjort. Dessa kan liknas vid en symbolisk bobale. Under hanens uppvaktnings av honan sitter hon alltid framför en av dessa fördjupningar. Staffans experiment gick ut på att förändra dessa fördjupningar i slumpvis utvalda spelarenor för att utröna om detta påverkade hanens/spelarenans attraktion av honor. I den ena gruppen arenor förbättrades de två "bobalarna" genom att de fördjupades, i en annan grupp försämrades bobalarna genom att göras grundare och mindre distinkta. I en tredje grupp av spelarenor togs helt enkelt hela den centrala grästuvan bort. En omanipulerad grupp av spelarenor användes som kontroll. Honorernas besöksfrekvens vid de enskilda spelarenorna påverkades inte av försöket. Däremot stannade honorna signifikant längre vid de arenor som lämnats som kontroll eller förbättrats i jämförelse med de arenor som försämrats eller där grästuvan helt tagits bort. Eftersom hanarna endast tillåts para sig med honor som stannar mer än 50 sekunder vid arenan så har alltså arenans utformning en viss betydelse för hanarnas parningsframgång. Staffans slutsats är att honans bedömning av arenans kvalitet baseras på de två bobalarnas utseende och att honan, för att överhuvudtaget "överväga" parning med hanen (dvs stanna kvar tillräckligt länge på arenan), kräver ett visst tröskelvärde på bobalarnas kvalitet. När väl honan har stannat tillräckligt länge för att det skall finnas utrymme för hanens närmande är det andra karaktärer hos hanen (stjärtlängd och spelintensitet) som avgör om hon accepterar kopulering. Detta är en generell mycket betydelsefull iakttagelse som tyvärr alldeles för ofta negligeras i studier av sexuell selektion där man vanligtvis bara framhåller en enskild faktor som "förklarar" variationen i hanarnas reproduktionsframgång. Staffan argumenterar övertygande för den mångfald av olika hanliga karaktärer som honan utnyttjar vid valet av parningspartner. Vissa ornament, t.ex. hanens spelarena (som av Staffan benämns som ett externt sexuellt ornament), måste överstiga en viss kritisk kvalitet för att stimulera honan till att acceptera vidare uppvaktnings från hanen. Variationen av dessa karaktärer är kanske inte tillräckligt hög för att avslöja några samband i en omanipulerad situation men experiment visar att vissa "baskriterier" måste uppfyllas för att hanen

skall lyckas i den inter-sexuella selektionen.

Men när då de första nödvändiga kriterierna är uppfyllda vid honans inledande inspektion för att stimulera till vidare intresse, varför föredrar då honor att slutligen para sig med just de hanar som har de största och mest överdrivna ornamenten? Det finns två olika "skolor" som förklarar detta. Den ena skolan menar i korthet att det finns en genetisk koppling mellan honornas preferens för ett sekundärt ornament och hanarnas uttryck av ornamentet. Honor som föredrar hanar med överdrivna ornament kommer då att avla döttrar som föredrar de mest ornamenterade hanarna och söner med överdrivna ornament. Företrädarna för denna skola menar att ornamentet i sig inte fyller någon annan funktion än att vara attraktivt och således att honorna inte får någon annan fördel av denna preferens än att föda "attraktiva" söner.

Den andra skolan förordar idén att ornamenten indikerar kvalitéer hos hanen som honan kan utnyttja för att förbättra sin reproduktionsframgång. Tanken här är att ornamentens uttryck är positivt korrelerade med de egenskaper som hanen besitter och som kan ge honan fördelar vid reproduktionen. Det kan vara direkta fördelar som t.ex. att hanen har ett revir av hög kvalitet med avseende på föda och boplatser eller indirekta fördelar som att hanen har genetiska egenskaper som ger honom fitnessfördelar vilka kan nedärvas till avkomman. Framförallt den senare idén, med en något sliten klyscha benämnd "goda gener", har rönt stor skepsis bland etablerade populationsgenetiker. Man menar kort och gott att det inte är teoretiskt rimligt att det i naturliga populationer vanligen skall finnas genetisk variation för egenskaper som har en stark inverkan på individernas fitness. Trots dessa invändningar finns det en ökande mängd studier som visar att det finns samband mellan hanens kondition och storleken på de av honorna föredragna ornamenten. Men det kan ju vara så att konditionen är en fenotypisk egenskap som inte direkt kan nedärvas och att konditionsstarka hanar lyckas bäst i konkurrensen om högkvalitativa revir vilket egentligen är den resurs som honan är "ute efter". Det fina i "kråksången" med Staffan Anderssons avhandling är att han har studerat en lekande art där reviret inte fyller någon funktion alls för honan när hon väl har parat sig. Hos Jacksons änka bidrar således hanen enbart med befruktningen av äggen.

Så här långt i avhandlingen har Staffan presenterat data som visar att hanarnas kroppskondition (mätt som vikten i förhållande till kroppstorleken) korrelerar med deras stjärtlängd och att även kvali-

tén på spelarens bobalar korrelerar med innehavarens stjärtlängd. Här menar författaren att hanar i god kondition inte bara erhåller längre stjärtar utan även att de etablerar sina spelarens tidigare och därigenom har längre tid att preparera dessa.

Tanken med "goda gener" hypotesen är att uttrycket av ornamenten skall innebära en kostnad för hanen och att endast konditionsstarka hanar har råd att investera i ornamentens fulla utveckling. Den femte uppsatsen i Staffans avhandling behandlar kostnaderna för hanarna av att producera lekdräktens långa stjärt. Baserat på flera indirekta analyser argumenterar författaren här för att det finns noterbbara kostnader förknippade med stjärtens tillväxt. Hanar som precis hade påbörjat utväxten av stjärten (med åtminstone 10 av de 12 stjärtpennorna som blodpennor) hade signifikant bättre kropps-kondition (mätt som vikten i förhållande till kroppsstorleken) än de individer som hade kommit längre i ruggningen (med 1 till 6 blodpennor). Tyvärr framgår det inte av uppsatsen hur långt ruggningen av den övriga lekdräkten kommit när väl stjärtpennorna börjar växa ut. Det är välkänt att ruggning i allmänhet innebär en stor kostnad för fågeln och det är här inte helt uppenbart att det är tillväxten av just stjärtpennorna som påverkar hanens kondition. Delvis som en följd av denna oklarhet ställs man undrande inför tolkningen att skillnader i relativ kroppsvikt under ruggning är liktydigt med skillnader i fågelns kondition. Det skiljer endast ca. ett gram i relativ kroppsvikt mellan tidiga och sena "stjärtruggare". Ett gram utgör ca. 3% av en adult hanes totala kroppsvikt. Fåglar i ruggning kan öka upp till 10% i kroppsvikt på grund av ökad vätskeansamling i blodpennorna. Är det helt uteslutet att det är mängden blodpennor som påverkar hanens relativa kroppsvikt i olika faser av ruggningen och inte skillnader i hanens kropps-kondition? Emellertid framhåller Staffan även andra indikationer på direkta kostnader för stjärtens tillväxt. Svältränder var vanligast på de stjärtpennor som ruggas sist och vidare fann han hos färdigruggade hanar ett signifikant samband mellan svältränder och stjärtens längd och dess tillväxthastighet (mätt som medellängden av stjärtpennornas dygnsväxtränder). Att hanarnas spel är kostsamt indikeras dels av att färdigruggade hanar hade sämre kropps-kondition om de innehade en spelarena jämfört med icke-spelande hanar och dels av att konditionen hos spelande hanar försämrades efterhand som parnings-(och spel-) säsongen fortskred.

I avhandlingens sjätte uppsats jämförs morfologin mellan bl.a. hanar i lekdräkt som innehar respektive saknar en spelarena. Det framgår här att

innehavarna av spelarena hade större kroppsstorlek och längre vingar samt längre "krag"- och stjärtfjädrar än de icke arenahållande hanarna. Staffan framhåller att skillnader i kroppstorlek och kragfjäderlängd kan vara resultatet av intra-sexuell konkurrens om spelarena men att dessa karaktärer i sig sannolikt är neutrala för honornas val av parningspartner.

I den avslutande, sjunde, uppsatsen jämförs könsdimorfismen mellan olika arter av släktet *Euplectes*. Samtliga dessa arter har ett polygynt parningssystem. Skillnaden i vinglängd mellan hanar och honor var som väntat positivt korrelerad till dimorfismen i tarslängd - kraven på ökad lyftförmåga på grund av ökad kroppstorlek kompenseras genom en ökad vinglängd. Residualen av denna regression var också positivt korrelerad med dimorfismen i stjärtlängd vilket visar att den naturliga selektionen också kompenserar för den ökade flygkostnaden av en förlängd stjärt genom en ökad vingstorlek hos hanarna.

Som framgår av det här referatet är Staffan Anderssons avhandling mycket mångsidig. Även om huvuddelen av studien ägnas åt inter-sexuell selektion så undersöks även aspekter av såväl intra-sexuell som naturlig selektion. Studiet av de två senare faktorerna handikappas dock av avsaknaden av data från en individualmärkt population som studerats under hela året. Jag nämnde inledningsvis att studier av sexuell selektion kan inskränkas till parningssäsongen och avhandlingen har också på ett otvetydigt sätt visat att hanarnas stjärtlängd och spelintensitet är i centrum för honornas val av parningspartner. För att få klargörande information om ornamentens och spelbeteendenas konditionsberoende och kostnader behövs däremot data som visar direkta samband mellan graden av investering och individernas överlevnad. Vidare saknar man information om ornamentens åldersberoende. Sådana data kan naturligtvis bara erhållas genom kontinuerliga fältstudier av populationer där individernas levnadshistorier är kartlagda. Ingen skugga skall falla över Staffan för att hans avhandling inte innehåller dylika data - en sådan studie är naturligtvis i detta sammanhang ogörlig med tanke på de geografiska avstånd och krävande fältarbete bland lejon och noshörningar som Staffan stått inför. En styrka med studier av lekande arter är att man vanligtvis inte behöver bekymra sig om spelrevirets betydelse för honornas reproduktionsframgång vilket minskar sannolikheten att honan erhåller några direkta fördelar med sitt partnerval. Men samtidigt försvåras insamlingen av data vad gäller verklig reproduktionsframgång - dvs antalet kläckta ungar och deras

överlevnad - eftersom själva häckningen ofta är förlagd till andra platser än själva spelet. Vi vet därför sällan på vilket sätt som honornas val av parningspartner påverkar deras fitness och därför har vi heller inget svar på frågan om honor som parar sig med prefererade hanar får fler och mer vitala avkomlingar. För att nå avgörande test av de olika teorierna inom sexuell selektion behövs sådan information. Nu har dessa kritiska data ännu inte varit möjliga att insamla hos Jacksons änka men avhandlingen ger klagörande insikter och fördjupad kunskap om de selektionstryck som ligger bakom utvecklingen av sekundära ornament, könsdimorfism och parningsspel hos polygyna fågelarter.

Jag är imponerad av Staffan Anderssons avhandling och, för att återanknyta till det inledande citatet från iDAGs kultursida, som all god forskning ger den många svar och nya frågor!

TORBJÖRN VON SCHANTZ

Ulf Sandström, 1992: **Cavities in trees: Their occurrence, Formation and Importance for Hole-nesting Birds in Relation to Silvicultural Practise.** Licentiat-avhandling, Institutionen för Viltökologi, Sveriges Lantbruksuniversitet. 132 sid. ISBN 91-576-4654-6.

Ulf Sandström tar i sin avhandling upp några aspekter på naturliga hål i träd, vilken inverkan skogsbruket har på deras förekomst och vilken betydelse de har för hålhäckande fåglar. Avhandlingen består av två manuskript och en artikel publicerad i *Ornis Fennica*. Allan Carlsson har varit medförfattare till ett av manuskripten.

Sandström har arbetat med att inventera förekomsten av hålträd, hål och antal häckfåglar i totalt tio skogsområden – fem naturskogar och fem skötta skogar. Naturskogarna utgjordes av en ädellövskog och fyra barrskogar och i de skötta skogarna ingick en bokskog och fyra barrskogar. Alla områden, utom bokskogen som ligger i Skåne, är lokaliserade i Uppland. Totalt har 4,5 ha av naturskogarna och 4,0 ha av de skötta skogarna karterats fullständigt med avseende på antal hål och hålträd. Hålhäckande fåglar har inventerats inom något större områden.

I den naturliga ädellövskogen genomförde Sandström också ett experiment där han lade ut vaktelägg i naturliga, obebodda hål för att studera bopredation.

Sandström visar att tillgången på hål, såväl spontant uppkomna i grenbrott och dylikt som hackspettshål, är betydligt rikare i de naturliga skogarna. Detta beror bland annat på skillnader i trädslagsammansättningen, samt på åldern och storleken på träden. Asp, ek, tall och björk är de trädslag som har

de flesta håligheter. Ulf visar också att förekomsten av träd som är lämpliga för hål ofta saknas i skötta skogar. Till exempel tillåts bara en liten del av asparna och björkarna i de skötta skogarna nå den storlek där de börjar "producera" hål.

I de naturliga skogarna häckade i genomsnitt 26,7 par hålhäckande fåglar per 10 hektar (drygt 300 x 300 m), medan det i de skötta skogarna endast fanns 9,5 par på lika stor yta. Men det är slående att bara ca 7% av samtliga tillgängliga hål utnyttjas för häckning, såväl i de naturliga skogarna som i de skötta. Sandström drar därför slutsatsen att tillgången på bohål inte är avgörande för mängden hålhäckare i en skog. Istället föreslår han att faktorer som kan påverka födotillgången är viktigare. Sådana är förekomst av lövträd samt döende och döda träd.

I den naturliga ädellövskogen gjorde Sandström en noggrannare analys av de förekommande trädhålen. Han fann att hål som uppstått i gamla grenbrott var de vanligast förekommande och också de som oftast användes av fåglarna. Hål som utnyttjades av fåglar för häckning hade smalare ingång, låg högre upp, hade mindre volym och tjockare väggar än de som lämnades obebodda. Sandström påpekar att dessa karaktärer hos ett bohål bör minska risken för bopredation.

Avhandlingens avslutande uppsats handlar om ett experiment där vaktelägg lades ut i obebodda, naturliga bohål på varierande avstånd från skogens kant. Äggen fick ligga i bona i 30 dagar och man kontrollerade vid två tillfällen om de var rövade. Resultatet visade att bopredationen var högre i skogsbrynet (från kanten och 20 m in i skogen). Detta är ett resultat som även erhållits i flera andra liknande experiment, men då har inte naturliga hål studerats. Det viktiga med resultatet är att genom det moderna skogsbruket minskar skogsfragmentens storlek och brynen utgör en allt större del av den totala arealen skog. Den högre bopredationen i brynen blir då ett allt tyngre lass att dra för fåglarna i de brukade skogarna.

Ulf Sandströms avhandling är ett bidrag till forståelsen av hur skogsbruket påverkar våra vanliga fåglars livsbetingelser. Han har gjort en god kunskapsöversikt och satt in sina egna studier i ett större sammanhang vilket jag välkomnar. Jag tror dock att det hade hjälpt upp hela avhandlingen om större ytor av de studerade skogarna hade karterats, då hade troligen vissa resultat framstått klarare. Med tanke på hur tids- och arbetskrävande denna typ av fältarbete är kan inte mer begäras för en licentiatavhandling, och min samlade bedömning är därför positiv.

OLA OLSSON

Kristina Johnsson, 1993: **The Black Woodpecker *Dryocopus martius* as a keystone species in forest.** Rapport 24, Filosofie doktorsavhandling, Institutionen för viltekologi, Sveriges Lantbruksuniversitet, Uppsala. 144 sid. ISBN 91-576-4699-6.

Så har det då kommit en doktorsavhandling om vår största hackspett och dess betydelse som nyckelart i skogsekosystemet. "Nyckelart" kallas en art som många andra arter är beroende av. Om en nyckelart försvinner eller starkt reduceras till antal kan detta drastiskt påverka andra arter som på något sätt är beroende av nyckelarten. Spillkråkans värde som nyckelart sitter främst i att den tillverkar stora bohål som sedan kan ärvas av flera fågelarter, men även av däggdjur och insekter.

I Kristina Johnssons avhandling, som består av sju separata uppsatser, behandlas just spillkråkans bohål ur några olika aspekter. Tillsammans med sina kollegor har hon studerat vilka träslag spillkråkan väljer för sitt bobygge, kondition, kvalitet och livslängd hos dessa träd/bohål, vilka arter som ärver bohålen samt hur predationen kan slå på såväl spillkråkor som hos de som "hyr i andra hand". Skogsbrukets påverkan på tätheten av spillkråkor i olika biotoper har också delvis behandlats. Studierna är utförda i två områden, det ena en yta på ca 500 km² i Uppland och det andra omfattande 100 km² i Småland.

De viktigaste boträden tycks vara asp och tall och i Småland utnyttjas också bok och lind. I förhållande till sin förekomst i skogslandskapet nyttjas de tre arterna lövträd ca 30 gånger mer än man skulle förvänta sig medan tallen nyttjas i en omfattning som är proportionell mot sin förekomst. 70% av spillkråkorna hackade nya bohål varje år och det viktigaste skälet för detta är att minska predationsrisken. Häckningsframgången var signifikant lägre i gamla bohål än i nya på grund av mårdpredation. Mården kan tydligen komma ihåg var de bon den besökt ligger och återvänder gärna dit flera gånger. Som boträd nyttjar spillkråkor helst grova träd med ca 45 cm i brösthöjdsdiameter som medianvärde.

Boträden och bohålen har en begränsad livslängd och under studietiden omfattande 8 år försvann 8% av boträden årligen främst genom stormfällning. Icke förvånande nog var förlusten av träd tio gånger större på hyggen med enstaka kvarlämnade träd än i slutna skog. Tätheten av gamla spillkråkehål per km² skog var i Uppland 1.2 hål mot 3.4 i Småland. I Småland finns visserligen fler spillkråkor per km² än i Uppland, men en annan förklaring till de högre tätheterna av gamla bohål är att hyggena i Småland

i genomsnitt är klart mindre än de i Uppland och att fler spillkråketräd således skulle ha längre livslängd.

Tillgänglighet och försvinnande av gamla bohål påverkar häckningsmöjligheterna för hållbyggare såsom kajor, skogsduvor, knipor och pärlugglor, arter som speciellt utnyttjar hål av spillkråkestorlek. Faktorer som bohålets ingångsdiameter, djup, höjd från marken, kvalitet på trädet m.m. påverkar också nyttjandegraden och så mycket som mellan 50-80% av alla gamla spillkråkehål var utnyttjade/olämpliga som häckningsplats för fåglar.

Den kanske mest spännande delen av avhandlingen handlar om riskerna för predation i bohålen. Genom att placera ut vaktelagg i tomma spillkråkehål och sedan kontrollera hålen inom 16-24 dagar (ruvningstid för stora hålhäckare) fick man ett mått på predationstrycket. För att avgöra i hur många fall som mård stod för predationen sökte man efter hår som fastnat i bohålsöppningen. Försöken visade bl.a att bon som låg mer än nio meter över marken löpte mindre risk att prederas än de som var placerade på lägre höjd. "Häckningsframgången" var också bättre i solitära träd än den som stod i grupper då en predator som hittade en äggkull i ett träd gärna fortsatte att noga söka igenom de träd som stod närmast. Om det beteendet skall vara framgångsrikt krävs dock att de fåglar som häckar nära varandra är passiva och inte lika intensiva i att försvara sina boplatser som exempelvis kajor, där själva kolonihäckningen med gemensamt försvar i verkligheten bidrar till bättre häckningsframgång! Fördelarna med kolonihäckning finns beskrivna av flera författare och Kristina har inte heller gått i den fällan som en alltför snäv tolkning av ett bestickande experimentellt resultat skulle kunna leda till.

I många vetenskapliga verk brukar det hävdas att predationstrycket på fågelbon är högre i brynområdena än längre in i skogen. Författaren är inte övertygad att så är fallet när det gäller såväl spillkråkan själv som följdarterna och några klara resultat för att så skulle vara fallet redovisas inte heller. Huvudpredatorn i den här undersökningen, mården, föredrar snarare de mer slutna skogsbesädderna. I skogsbrynen är det främst kråkfågel som står för predationen på fåglar som bygger öppna bon men de är inte lika drivna på att skatta hackspettbon som mården.

Hur klarar sig då nyckelarten spillkråka i ett fragmenterat landskap? För att belysa detta har Kristina och hennes kollegor gjort jämförande studier med avseende på populationstätheter och häckningsframgång i ett sammanhängande skogsområde och i ett skogsparti som var fragmenterat med insprängd

jordbruksmark. Skogsbeståndens ålder och utseende var i stort sett desamma i bägge undersökningsområdena och även skogsbrukets inverkan var likartad. I bägge områdena fanns det lika många spillkråkor (ca 0.15 par/ha) och några skillnader i häckningsframgång mellan områdena kunde inte konstateras. Här drar författarna slutsatsen att spillkråkan kan klara starkt fragmenterade miljöer om det bara finns tillgång på passande trädslag och föda. Vad den här studien dock inte belyser är hur ett av rationellt skogsbruk fragmenterat landskap påverkar spillkråkepopulationen på lång sikt. Spillkråkans och andra skogsarters tillbakagång i norra Sverige och Finland under de senaste 40 åren kopplas ofta ihop med det storskaliga skogsbrukets förvandling av dessa ekosystem.

Under de senaste decennierna har vi förlorat mellanspetten, vittryggen är akut hotad och mindre hackspetten går starkt tillbaka. Spillkråkan tycks hittills hålla ställningarna åtminstone i södra Sverige, men det finns många skäl till att följa utvecklingen och så snabbt som möjligt identifiera vilka generella hänsyn som måste ingå i vårt skogsbruk så att vi skall slippa få spillkråkan att följa sina släktingars vandring uppåt (eller nedåt!) på hotlistorna. Kristina Johnsson har med sin fina avhandling här lagt en god grund för det fortsatta arbetet.

GUSTAF AULÉN

Staffan Bensch, 1993: **Costs, benefits and strategies for females in a polygynous mating system: a study on the great reed warbler.** Filosofie doktorsavhandling, Ekologiska institutionen, Zoologiska avdelningen, Lunds universitet. 168 sid. ISBN 91-7105-037-X

Hos de flesta fågelarter väljer hanen en resurs, till exempel en boplatz eller ett revir, för att locka till sig en hona. I teorin väljer honorna den hane som erbjuder den bästa resursen, till exempel den bästa boplatzen med den födorikaste omgivningen. På köpet kanske hon får en riktigt grann och duktig hane, eftersom de bästa hanarna antas erövra de bästa resurserna. Man kan också tänka sig att honor endast väljer hane utifrån hans egna kvaliteter. Hur som helst antas honor i allmänhet göra det val av hane och revir som maximerar hennes ungpåproduktion under livet. Hos polygyna fågelarter (en hane kan ha flera honor) kan honans kvalitetsbedömning kompliceras av att hanen redan är gift. Om könen delar på ungvårnaden innebär det ofta att honan (s.k. sekundärhona) som väljer en gift hane ensam får finna sig i att vårda sina ungar eftersom hanen har

fullt sjå med den första honans (primärhonan) ungar. Denna avsaknad av hanens hjälp innebär ofta att sekundärhonan får färre ungar och/eller ungar av sämre kvalitet. Därför förväntas honor acceptera ett polygynt giftermål endast om kostnaderna uppvägs av vinster i form av t. ex. bättre revir- och/eller hankvalitet. Hur honor väljer hane, vilka faktorer som påverkar hennes val av hane och revir och hur det påverkar hennes häckningsframgång i ett polygynt parningssystem har i detalj studerats av Staffan Bensch vid Ekologiska institutionen i Lund. Detta har skett i nära samarbete med Dennis Hasselquist och en population mellansvenska trastsångare.

Att göra detaljerade beteendestudier av trastsångare kan vid första anblicken tyckas dåraktigt. Tänk er själva att finna, fånga, färgmärka, observera, och följa trastsångare i en miljö som absolut inte bjuder på några större vyer eller trivsamma promenader, d.v.s. i Kvismarens täta och vidsträckt vassbälten. För att få stora material har vanligen avhandlingsarbeten därför premierat lättstuderade arter i parklandskap, som holkhäckande mesar eller flugsnappare. En nackdel med dessa studier är att undersökningen gjorts under manipulerade förhållanden, eftersom fåglarna häckat i holkar som normalt sett är av betydligt högre och jämnare kvalitet än naturhål, med minskad boplundring som följd. Därför har valet av en öppethäckande polygyn fågelart inneburit flera nya och intressanta kunskaper som varit svåra att erhålla i fågelholkhäckande populationer.

Trastsångaren är en relativt sen kolonisationsart av Kvismarens vassar, men från och med 1988 har minst 25 hanar hävdade revir inom undersökningsområdet. Under åren 1984 till 1992 ringmärktes 108 hanar, 115 honor och 785 flygga ungar i vassarna. En jämförelse av s. k. DNA-fingeravtryck av samtliga i Kvismaren häckande trastsångare visade att en ovanligt stor del av fingeravtrycken var lika mellan individer, vilket antyder att Kvismarens trastsångare har sitt ursprung från ett relativt litet antal individer och att flödet av individer från avlägsna populationer varit begränsat. Trots populationens speciella egenskaper anser Staffan på relativt goda grunder att erhållna resultat skulle kunna gälla för de flesta populationer med liknande parningssystem.

15 av totalt 6 uppsatser beskrivs och testas olika förutsättningar och hypoteser för när polygyni kan tänkas förekomma. Att skillnader i revirkvalitet är av betydelse för många av trastsångarnas reproduktiva beteenden stod klart redan på ett tidigt stadium. Vissa revir var mer attraktiva än andra (de valdes alltid först) och hanarna på attraktiva revir

fick också fler honor och därmed fler ungar än de som försvarade oattraktiva revir. Skillnaden i reproduktiv framgång kunde också verifieras av en faderskapsanalys (med hjälp av DNA-fingeravtryck). En hane med flera honor i sitt revir var också far till de flesta av dessa honors ungar eftersom endast 3% av ungarna var "utomäktenskapliga". Sett ur hanars perspektiv tycks med andra ord ett polygynt giftermål alltid vara fördelaktigt.

Avhandlingen behandlar dock främst honors valbeteenden eftersom de flesta hypoteser rörande polygyni antar att en hona aktivt väljer en hane och/eller resurs, d.v.s. att det mesta hänger på vad honor gör. Frågan är om trastsångarhonor aktivt väljer hanar, t. ex. om hon medvetet tar en parad hane trots att oparade finns i närheten, eller om hon tar första bästa (d. v. s. slumpvist val)? Tretton honor importerades från Tåkern och släpptes i Kvismaren med var sin radiosändare på ryggen. Det visade sig att de i medeltal besökte 6 hanar innan de gjorde sitt val. Honorna visade sig aktivt välja tidigt anlända hanar, d.v.s. hanar som också försvarade attraktiva revir. Av de 7 honor som valde en redan parad hane hade åtminstone 4 besökt och ratat en oparad hane, vilket visar att honor medvetet kan välja tvegifte. Detta trots att hon kan få finna sig i att ensam ansvara för att ungarna kommer på vingarna, med en ökad ansträngning och sämre produktion av flygga ungar som resultat. Staffan visar även att den primära honan kan förlora på ett tvegifte eftersom hon får något mindre hjälp med matningen, men framförallt eftersom risken för boplundring ökar påtagligt (3 ggr större än för monogama och sekundära honor). Tvegifte tycks därför vara kostsamt för båda honorna.

Varför väljer honor redan parade hanar? Finns det något som kompenserar ovanstående förluster i ungdomproduktion? Staffan menar att svaret ligger i att boplundring gör primärhonan till sekundärhona och sekundärhona till primärhona! Det vill säga plundring av primärhonans bo (ägg försvinner) tvingar henne till att lägga en ny kull vilket ger ombytta roller, eftersom hanen alltid väljer att hjälpa den hona som kläcker äggen tidigast. Boplundring är vanligt förekommande (40%) och därför kommer en sekundärhona att relativt ofta hamna i primärhonans roll (i minst 24% av fallen). Tas sannolikheten för rollbyten med i beräkningarna får en hona som väljer en parad hane i genomsnitt lika många ungar på vingarna som en samtidigt anländ, monogam hona. Staffan menar därför att rollbyten orsakade av boplundring och i viss mån skillnader i revirkvalitet (se ovan) ger sekundärhonor full kompensation för de

förluster som polygyni generellt innebär för honor. Allt kan därför tyckas vara kristallklart när man hunnit fram till avhandlingens sista sida, men naturligtvis är det precis tvärtom - en mängd nya och intressanta frågeställningar har genererats, frågeställningar som kräver ytterligare åtskilliga års detaljerade undersökningar av trastsångares och andra arters familjeliv. Avslutningsvis kan jag inte låta bli att reflektera över hur känsliga många tolkningar är för små förändringar i boplundringsrisk, en reflektion som jag tror är generell för många frågeställningar inom modern evolutionär ekologi.

TOMAS PÄRT

Göran Sjöberg, 1993: **Nesting and migration in the introduced Canada goose in Sweden.** Filosofie doktorsavhandling, Zoologiska institutionen, Umeå universitet. 110 sid. ISBN 91-7174-810-5.

Under de senaste 200 åren har med människans hjälp ett flertal fågelarter etablerat sig på nya kontinenter, antingen därför att nybyggare velat ha några av sin födelsebygds fåglar omkring sig eller för att bereda jägare nya jakttillfällen. Dessa introduktioner av arter till områden dit de knappast skulle ha spridit sig av egen kraft kan ses som storskaliga vetenskapliga experiment, dock i en omfattning som ingen seriös forskare skulle våga föreslå. Flera av dessa introduktioner har mycket riktigt också utnyttjats för olika ekologiska undersökningar. Göran Sjöberg har dragit nytta av ett sådant "experiment" och ägnat sitt avhandlingsarbete åt den till Sverige på 1930-talet införda kanadagåsen. Avhandlingen baseras på sex deluppsatser, varav fyra är publicerade eller under tryckning och två utgörs av insända manuskript. Häckningsstudier bedrevs åren 1986-92 vid Östermalma, Härnösand och Kramfors, samt åren 1985-92 vid Veittjärvi nordväst om Haparanda. På de tre förstnämnda lokalerna halsringmärktes en stor andel av den häckande populationen, vilket gjorde att gässen även kunde följas mellan häcknings-säsongerna.

I den inledande deluppsatsen presenterar författarna resultat från en studie baserad på DNA-fingerprinting. Den genetiska variationen är enligt denna studie mycket låg bland de svenska kanadagässen. Skillnaden mellan två obesläktade individer var inte större än mellan avkomman av en incestuös förbindelse hos andra arter. Detta resultat skall ses mot bakgrund av att hela den svenska kanadagåspopulationen härstammar från endast fem fåglar, varav fyra kom från Hagenbeck Zoo i Hamburg medan en hane importerades direkt från Nordamerika.

Gäss är kända för att vara mycket traditionsbundna i sina flyttning rörelser. De till Sverige införda kanadagässen hade emellertid inga traditioner att flytta, vilket medförde att de till att börja med övervintrade i närheten av den plats där de hade blivit utplacerade. Först så småningom, framförallt under 60-talet, utvecklades flyttningstraditioner hos gässen och idag flyttar de flesta kanadagässen. Det är dock stor skillnad mellan fåglar från olika häckningsområden. Nästan alla kanadagäss från Kramfors och Härnösand tillbringade vintern i sydvästra Skåne, medan majoriteten av gässen från Öster-Malma övervintrade i norra Tyskland, framförallt i trakten av Stralsund. Under våren flög Öster-Malma-gässen non-stop mellan Tyskland och häckningsområdet, medan de mer nordligt häckande kanadagässen rastade flerstädes längs med vägen. Flera av rastlokalerna utnyttjades årligen.

Honorna vid Öster-Malma investerade mer energi i sina äggkullar än de mer nordligt häckande honorna. Kanadagässen vid Öster-Malma kan beta på omkringliggande höstsådesfält sedan de om våren återvänt till häckplatsen, en möjlighet som gässen vid Kramfors och Härnösand saknar eftersom nordgränsen för höstsådd spannmål går ca 30 mil söder om deras häckområde. Eftersom höstbrodd är den klart viktigaste födan för kanadagäss under vinterhalvåret, får de nordligt häckande honorna sålunda, jämfört med sina medsystrar vid Öster-Malma, i betydligt högre grad förlita sig på upplagrad energi för äggproduktionen.

Hos ett flertal fågelarter har man funnit att honor som påbörjar häckningen tidigt i genomsnitt lägger fler ägg än senare häckande honor. Detsamma registrerades för de nordligt häckande kanadagässen under år med tidig häckning, men ej under år med sen häckningsstart. Under ett tidigt år är alla honor beroende av den på rastlokalerna upplagrade energin för äggproduktionen, eftersom växtproduktionen

ännu inte har kommit igång på allvar i häckningsområdet. Under en sen säsong kan däremot de sent häckande honorna dra nytta av den spirande grönskan och därmed lägga något fler ägg än vad som annars är brukligt. Denna studie är sannolikt den första som för äggproduktionen i en gåspopulation demonstrerar ett säsongsmässigt skifte från beroende av upplagrade energireserver till ett direkt energiintag.

Avslutningsvis presenteras en studie av hur olika honor reagerade på en annalkande predator; i detta fall forskaren själv. Göran simulerade själv en predator genom att på kanot paddla fram mot ruvande honor på bo. Experimentet visade att en del honor lämnade boet redan innan kanoten nådde fram till häckningsön, medan andra tryckte så hårt att de lät sig fångas på boet. Även då de lämnat boet uppvisade de olika beteenden; en del flög sin väg, andra stannade kvar i boets närhet, medan en tredje grupp gick till attack. Intensiteten i försvaret av boet ökade med ålder hos honan, med ökande kullstorlek, samt ju närmare kläckning det led. Inte oväntat så uppvisade de honor som lämnade boet på störst avstånd det sämsta häckningsresultatet.

Det samlade intrycket av denna avhandling med sin ovanligt stora bredd i valet av frågeställningar är avgjort positivt. Utvidningen av studierna till att även omfatta de halsringmärkta individernas uppehållsorter utom häckningssäsongen blev speciellt fruktbart, eftersom den resulterade i flera viktiga bidrag till en ökad förståelse av vilka faktorer som påverkar häckningen hos en flyttande fågelart. Förhoppningsvis är inte studierna avslutade i och med framläggandet av denna avhandling, ty det finns åtskilliga teorier som behöver testas i fält och kanadagåsen tycks därvidlag vara en både lämplig och sympatisk studieart att arbeta med.

HAKON PERSSON

Important note Viktig kommentar

In the paper on Ageing of Tree Pipits *Anthus t. trivialis* by L. Karlsson, K. Persson & G. Walinder in *Ornis Svecica* 3:69-80 (1993), Plate 8 on p. 75 does not show correctly the slight differences of iris colour between ages. Thus, it is probably not possible to use this plate for aging. Instead, readers are referred to the text for correct information.

I uppsatsen om Aging of Tree Pipits *Anthus t. trivialis* av L. Karlsson, K. Persson & G. Walinder i *Ornis Svecica* 3:69-80 (1993) visar Plate 8 på sid. 75 inte de rätta skillnaderna i irisfärg mellan olika åldrar. Det är sålunda troligen inte möjligt att använda färgbilderna för åldersbestämning. Läsaren hänvisas i stället till texten för korrekt information.

Föredragen vid 7:e Nordiska ornitologkongressen nu utgivna *Proceedings of the Seventh Nordic Congress of Ornithology*

Ur innehållet:

Faktorer som bestämmer sjöfåglarnas utbredning i Nordsjön.

Vinterbestånden av smålom och storlom i Nordvästeuropa.

Dykandernas vinterutbredning i danska vatten.

Nischseparation bland doppingar och andra dykande fåglar.

Populationsförändringar och skogsbruket i Sverige.

Det svenska storspovsbeståndet.

Spillkråkan och skogsbruket.

Skogsduvans häckningsbiologi.

Ormvråkarnas maginnehåll.

Konkurrensen mellan övervintrande lövsångare och lokala sångare i kenyansk akaciasavann.

Fåglar som indikatorer på global biodiversitet.

Övervintrande vadare i Tanzania.

Tropiska fågelprojekt och deras användning för prioriteringar i naturvården.

Internationell aktion för fjällgåsen.

Hur kan Norden bidra till det internationella fågelskyddet.

Denna innehållsrika och intressanta bok på 136 sidor kan beställas från Danmarks Miljöundersökelse, Grenåvej 12, DK-8410 Rönede, Danmark. Priset är 150 DKR.

Stöd SOF:s fågelforskning!

Många av de undersökningar som du kan läsa om i *Ornis Svecica* eller *Vår Fågelvärld* har fått ekonomiskt stöd från Sveriges Ornitologiska Förening.

Dessa pengar kommer nästan uteslutande från donationer och gåvor.

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

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

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

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

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

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

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

Hjärtligt tack på förhand!

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.

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

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

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

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

be on separate sheets of paper. Manuscripts should be submit- ted in three copies with at least 4 cm margin to the left, typewritten with at least double line spacing.

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.

