

Om gråsiskans *Carduelis flammea* beståndsväxlingar, föda och häckning i fjällbjörkskog, södra Lappland

ANDERS ENEMAR & BODIL NYSTRÖM

I sin typiska häckningsmiljö, fjällbjörkskogen, uppvisar gråsiskan normalt förhållandevis måttliga beståndsvariationer. Men ibland inträffar dramatiska toppår då beståndstätheten mångdubblas blott för att efterföljande år åter vara nere i normala värden. Dessa toppar tycks sammanhånga med lokal massproduktion av björkfrö, en viktig föda inte bara för de gamla fåglarna utan också för boungarna. Av speciellt intresse är att också kullstorleken tycks påverkas av frötillgången: under toppår lägger gråsiskorna större kullar.

Gråsiskan har alltid dragit till sig de fåltarbetande ornitologernas nyfikenhet, kanske främst beroende på den oregelbundenhet i uppträdandet i tid och rum, vilken observerats såväl i häckningsområdet som på sträcket och i vinterkvarteren. Inte minst gäller detta fjälltrakterna, där i björkbältet vissa år slamrande och surrande gråsiskor yr omkring i stora mängder och dominerar fågellivet både akustiskt och visuellt, medan andra år kan vara i stort sett gråsisktomma. Arten annonserar alltså öppet sin närvaro och verksamhet, även under häckningen. Det är därför inte förvånande att gråsiskan är rikt företräd i den information som under en lång och obruten rad av år insamlats av LUVRE-projektet under dess ornitologiska fåltarbete i Ammarnäs-områdets fjälltrakter. De första erfarenheterna av arten har tidigare redovisats i denna tidskrift med utgångspunkt från gråsiskåret 1968 (Enemar 1969). Men mycket har hänt sedan dess, och föreliggande redogörelse kan betraktas som en fortsättning, byggande främst på den information som rutinmässigt erhållits genom projektets taxeringsarbeten och häckningsregistreringar. Till detta fogas resultatet av en specialundersökning rörande gråsiskungarnas föda, utförd inom projektet av den ene av oss (B.N.).

Fåltarbetsområdet

Gråsiskbeståndet har studerats i det sammanhängande bälte av fjällbjörkskog som täcker sydsluttningarna av fjällen Gaissatj och Valle i Ammarnäs-området, Lycksele lappmark (65° 58'N, 16° 17'E). Området begränsas i väster av Raurejokk och i öster av Karsbäcken, medan dess södra gräns utgörs av Stora Tjulträsk och vägen

från denna sjö till Ammarnäs by. Björkskogen utgörs mestadels av den rika typen med frodig undervegetation av örter, s.k. ängsbjörkskog. Ställvis är skogen magrare med en botten täckt av ris, s.k. hedbjörkskog. Den undersökta skogen omfattar en yta av ca 9 km², och håller en häckande småfågelfauna, vars täthet växlar mellan åren från 350 till 550 par per km².

Den här beskrivna sydsluttningen utgör ett av LUVRE-projektets huvudfåltarbetsområden. Studierna började där 1963 och har sedan dess pågått årligen från slutet av maj till framemot mitten av juli.

Beståndsfluktuationerna

Inventeringsarbetet

Svängningarna i gråsiskbeståndet har följts genom att kombinera resultatet från dels inventeringar av provytor, dels registreringar under s.k. protokollgångar (linjetaxeringar) enligt ett förfarande som presenterats tidigare (Enemar & Sjöstrand 1970). Provytor har karterats och resultatet utvärderats enligt internationellt accepterade normer (Anon. 1969). De första säsongernas fältresultat har omvärderats, vilket förklarar de smärre skillnaderna i täthetsvärdena för 1963—1968 i tabell 1 jämfört med uppgifterna i den tidigare uppsatsen (Enemar 1969). Den karterade totalytans storlek har växlat något under åren. Dock har samma 24 hektar varit med hela tiden, och ytterligare 10 hektar fr.o.m. 1966.

Tabell 1. Gråsiskans förekomst i provytorna och i protokollgångsmaterialet åren 1963—1981 i rik fjällbjörkskog på sydslutningarna av fjällen Gaissatj och Valle, Ammarnäs. (AE = Anders Enemar, BS = Bengt Sjöstrand, EN = Erik Nyholm, HM = Harry Myhrberg, IL = Ingvar Lennerstedt, LN = Lars Nilsson, LÅF = Lars-Åke Flodin.)

The occurrence of Redpolls in the study plots and in the line transect material from the rich subalpine birch forest on the south-facing slopes of the mountains of Gaissatj and Valle, Ammarnäs, Swedish Lapland.

Revirkartering <i>Mapping census</i>			Protokollgångar <i>Line transects</i>			
Yta, km ² <i>Area,</i> <i>sqkm</i>	Gråsiskans täthet revir/km ² <i>Redpoll density</i> <i>terr./sqkm</i>	Inventerare <i>Census taker</i>	Totalantal observationer <i>Total number</i> <i>of observations</i>	Andel, gråsiska, % <i>Redpoll</i> <i>percentage</i>	Protokoll- gångare <i>Census taker</i>	
1963	0.362	6	AE, BS, HM	809	1.1	AE
1964	0.442	11	AE, BS, IL	1077	2.6	AE
1965	0.442	2	AE, BS, IL	4128	1.2	AE, BS
1966	0.522	6	AE, BS, IL	3052	2.7	AE, BS
1967	0.522	21	AE, BS, IL	3036	3.7	AE, BS
1968	0.522	90	AE, BS, IL	3037	16.1	AE, BS
1969	0.522	8	AE, BS, IL	3057	1.8	AE, BS
1970	0.522	23	AE, BS, IL	3061	4.0	AE, BS
1971	0.522	86	AE, BS, EN, HM	3115	16.3	AE, BS
1972	0.622	19	AE, BS, IL	3110	3.8	AE, BS
1973	0.420	24	AE, IL	3233	4.7	AE, BS
1974	0.420	26	AE, IL	3740	4.4	AE, BS
1975	0.420	29	AE, IL	1561	5.8	AE
1976	0.420	10	IL, LN	3025	5.6	AE, LN
1977	0.420	29	IL, LN	2506	11.1	AE, LN, LÅF
1978	0.420	2	IL, LN	3030	0.6	AE, LN
1979	0.420	17	LN	3054	11.4	AE, LN
1980	0.420	50	LN	2416	8.3	AE, LN
1981	0.420	38	LN	2735	13.5	AE, LN

För de sparsamt förekommande arterna, till vilka gråsiskan oftast får räknas, är den karterade provytearealen för liten för att ge en tillförlitlig information om förekomsten på slutningen. Denna brist i provytematerialet är protokollgångarna menade att avhjälpa. Under dessa inventeringsrutter, som fördelas över hela slutningen, protokollförs alla registreringar av fåglar som anses kunna motsvara häckande par. Som framgår av tabell 1 har oftast ca 3 000 registreringar insamlats per säsong, vilket betyder många observationer även av de sparsamt förekommande arterna. Arbetet innebär ca 50 timmars protokollgång. Gråsiskans procentuella andel i detta material ger naturligtvis en bild av svängningarna i förekomsten mellan säsongerna. Som framgår av tabellen är dessa ändringar mellan åren ofta samstämmiga i provytor och protokollgångar vad ändringsriktningen beträffar. Dock förekommer undantag (jfr. t.ex. åren 1979—1981), vilket har sin grund i att kraftiga

ändringar i det totala fågelsamhällets täthet kan göra ändringen i procent-talen helt missvisande.

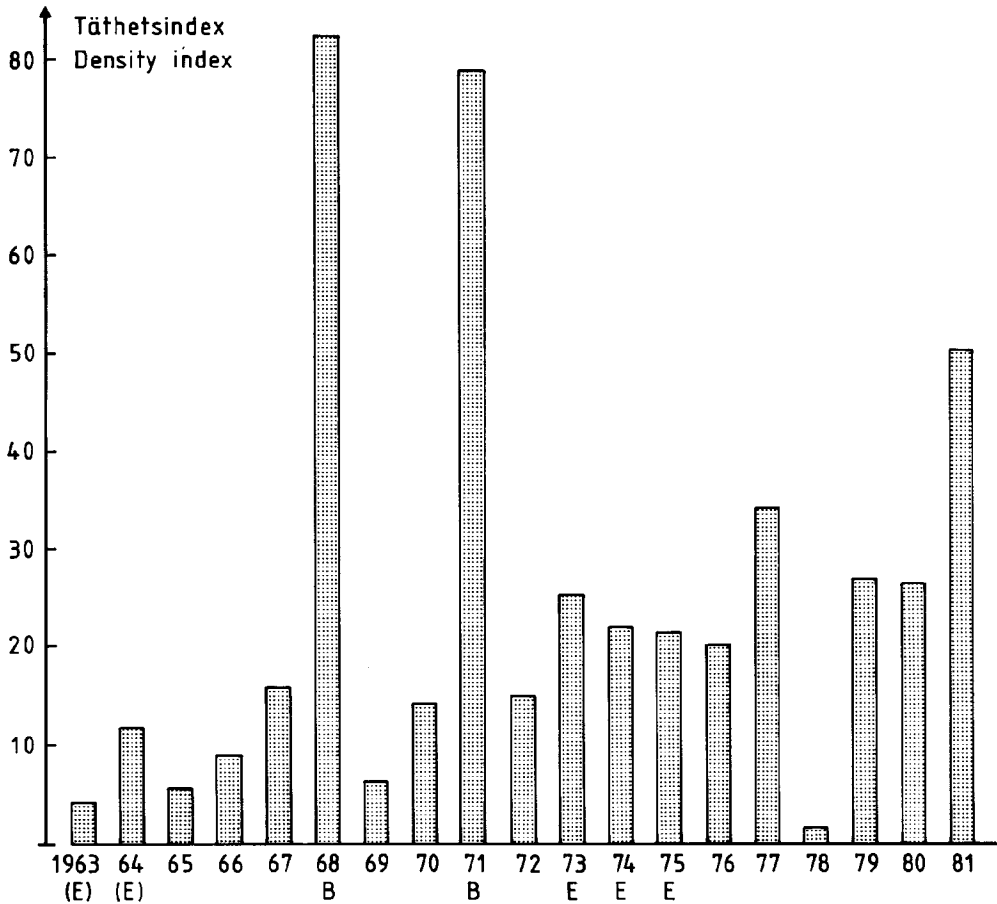
Båda inventeringsresultaten har alltså sina brister. Dessa kan dock i varje fall delvis elimineras genom följande beräkning (Enemar & Sjöstrand in prep.). För varje säsong uträknas i provytematerialet den sammanlagda tätheten för de arter som lämpar sig gott för karteringsmetoden, i vårt fall samtliga tättingar utom kråkfågarna och de kolonibildande trastarna. Med resultatet från protokollgångarna framräknas sedan gråsiskans procentuella andel i totalantalet registreringar av samma arter. Genom att multiplicera detta procenttal med det nämnda täthetsvärdet från provytorna erhålls ett nytt täthetsvärde för gråsiskan, ett index, som torde ge en hyggligt säker bild av beståndsändringens riktning och storleksordning från den ena säsongen till den andra.

Av tabell 1 framgår vidare att praktiskt taget hela fältarbetet har utförts av endast fyra ornito-

loger under 19-årsperioden. Det betyder att den felkälla som är att hänföra till skillnader i personliga egenskaper tillåtits spela en obetydlig roll i det presenterade materialet. Detta är av vikt främst för protokollgångarna, medan provyteinventeringarna är förhållandevis okänsliga för personbyten mellan säsongerna (Enemar & Sjöstrand 1967, Enemar m.fl. 1978).

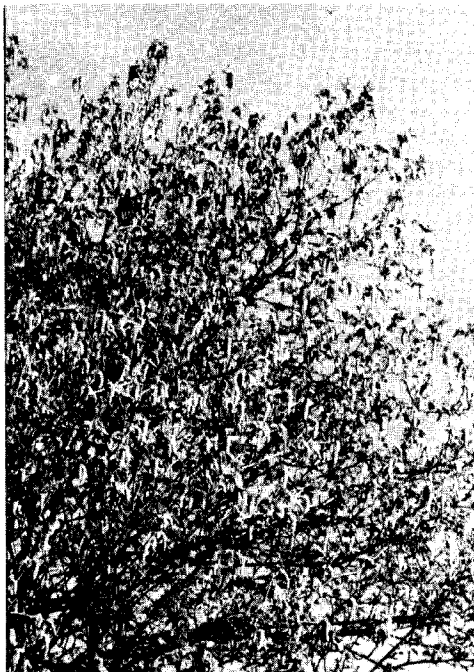
Resultat och kommentar

I figur 1 visas gräsiskbeståndets täthetsvariation under häckningstid alltsedan 1963. Som väntat är svängningarna ibland betydande, för att inte säga dramatiska. Helt fri från gräsiska har den undersökta sluttningen aldrig varit. Under toppåren har gräsiktätheten varit bortemot 50 gånger större än



Figur 1. Det häckande gräsiskbeståndet under juni månad åren 1963—1981 i den rika fjällbjörkskogen på Gaissatjs och Valles sydsluttningar i Ammannäs. Beståndstätheten uttrycks som ett index (ungefär par/km²). B = överflödande rik tillgång på björkfrön. E = omfattande och (E) = måttlig massförekomst av fjällbjörkmätarlarver.

Density index (approx. pairs/km²) for breeding Redpolls in June during 1963 to 1981 in the rich mountain birch forests of the Ammannäs area, Swedish Lapland. B = superabundant crop of mountain birch seeds. E = extreme mass occurrence of Epirrita (Oporinia) caterpillars. (E) = mass occurrence of Epirrita caterpillars.



Figur 2. Prov på björkblomningens ymighet i ängsbjörkskogen på Gaissatjs sydslutning i juni 1970, alltså året före LUVRE-projektets andra stora gräsiskinvasion. Foto: A. Enemar/LUVRE.

Rich flowering of mountain birch in June 1970, i.e. in the year preceding a Redpoll peak (cf. Fig. 1).

den lägsta registrerade tätheten. Men gräsiskan har aldrig varit den talrikaste arten. Inventeringsarbetet har visat att även under toppåren, då skogen vibrerar av gräsiskornas surr, har beståndstätheten nått upp till endast hälften av lövsångarens täthet och legat i nivå med bergfinken. De nämnda båda arterna är normalt de talrikaste i den undersökta miljön.

Som tidigare rapporterats (Enemar 1969) blev 1968 det första stora gräsiskåret för LUVRE-projektet. Då upptäcktes att stora mängder björkfrön låg överallt i björkskogen, ofta samlade i drivor. Det låg nära till hands att knyta massuppträdandet av gräsiskor till detta faktum, varvid tanken var att björkfröna utgjorde den rika näringskälla som möjliggjorde för många gräsiskor

att i området genomföra framgångsrik häckning. Om ett sådant sammanträffande mellan överflödande rik tillgång på björkfrön och massförkomst av häckande gräsiskor skedde fler gånger skulle därmed tolkningen av orsakssammanhanget öka i trovärdighet. Det gällde alltså att fortsättningen hålla ett öga på björkens blomning. Även om det varje säsong förekommer björkblomning inträffade till allmän förvåning en praktfull massblomning redan två år senare, alltså 1970. Tyvärr gjordes då inga försök att kvantifiera blomningens omfattning, men att blomningen 1970 var exceptionellt rik var höjt över varje tvivel. De övre delarna av flertalet björkar såg i håll alldeles ludna ut av tätt sittande hängen (figur 2). Om allt stämde skulle alltså 1971 bli nästan toppår för gräsiska. Projektet satsade på förutsägelsen och förberedde särskilda studier på arter främst närings ekologiska. Som framgår av diagrammet (figur 1) slog förutsägelsen in med önskvärd tydlighet och näringsvalstudierna kunde igångsättas.

Diagrammet över gräsiskbeståndets fluktuationer är lärerikt från mer än en synpunkt. Häftigt fältarbetet i området upphört med säsongen 1970 alltså efter en genomförd 10-årsperiod, hade bilden varit förhållandevis entydig. Sammanfattningen av erfarenheterna kunde mycket väl bli att i undersökningsområdet finns ett "eget" bestånd av gräsiska, växlande mellan 5 och 15 per km², dvs. beståndsvängningar som är normala för sparsamt förekommande arter i fjällbjörkskogen. Undantag är år med rik förekomst av björkfrö, då beståndet mångdubblas beroende på invasion av gräsiskor från annat håll. Lika uppenbart är att ett toppår inte uppvisar någon "efterläpningseffekt". Året efter toppåret är beståndet nere på "normalnivå" igen. Få skulle varit böjligt att motsätta sig en sådan sammanfattande karakteristik. Den hade kanske kommit att accepteras som generellt giltigt för dynamiken i fjällbjörkskogens gräsiskbestånd.

Men fältarbetet avslutades icke efter 10 år. Efter ytterligare fem år, fram t.o.m. 1977, kan konstateras att någon massproduktion av björkfrö förekommit, men att "basnivån" för gräsiskt beståndet jämfört med det första decenniet mer fördubblats. Nu kunde det ligga nära till hands att i detta förhållande se en följd av de tätt på varandra följande toppårens produktion av ungar, vilket må ha resulterat i en förstärkning av gräsiskopulationerna över stora områden.



Gråsiska i fjällbjörkskog. Foto: Per Klaesson.

Redpoll.

Dock finns nu erfarenheter från ytterligare fyra säsonger utöver de femton. Där framstår året 1978 som lika märkligt som toppåren 1968 och 1971. Den lägsta beståndstätheten någonsin konstaterades då. Man kunde förmoda att nu skulle beståndet återgå till 60-talets normalnivå igen. Men redan året därpå, 1979, var den nya basnivån återtagen! År 1978 var ett "dåligt" år vad beträff-

far förekomsten av häckande småfågel överlag, men 1979 var helt klart ännu sämre, så någon generell förklaring gällande småfåglarna i stort kan ej misstänkas i första hand. Var Ammarnäsområdets eget bestånd av gråsiskor (om ett sådant finns) borta och häckade i ett annat område med massförekomst av björkfrön 1978, trots att det för ett mänskligt öga inte var svårt att samma år

hitta gott om björkfrön på marken i fåltarbetsområdet, även om det var långt från någon massförekomst.

Någon massförekomst av björkfrön förelåg ej 1981. Trots detta genljöd björkskogen då åter av gråsiskornas surranden, och beståndstätheten var betydande. Inventeringarna visade dock att beståndet hade behövt ökas med ca 50 % för att nå topparens nivå.

I figur 1 finns utmärkta vilka säsonger som uppvisade massförekomst av fjällbjörkmätarlarver *Epirrita autumnata* (jfr. Andersson & Jonasson 1980). Som synes motsvaras denna cykliskt uppträdande näringskälla inte av ändringar i gråsiskornas numerär.

Man kan inte säga att nyfikenheten är stillad vad beträffar gråsiskbeståndets fortsatta utveckling i Ammarnäs-området, de nitton åren till trots. Men en fortsättning av det rena registreringsarbetet sker i klar medvetenhet om att en ännu längre serie kanske snarare riskerar att grumla bilden än att klargöra orsakssammanhanget. Men man vet inte! Dock måste särskilda grepp kombineras med den rutinmässiga registreringen, och ett sådant har genomförts i syfte att belysa i vad mån överflödande rikedom på björkfrön utnyttjas i en utsträckning som kan misstänkas vara av avgörande betydelse för ökad häckningsframgång.

Gråsiskungarnas föda under botiden

Det är känt sedan gammalt att björkfrön spelar stor roll i de vuxna gråsiskornas diet. Gråsiskornas verksamhet bland hängena i björktopparna är en vanlig syn vintertid. Även om fröätande näringspecialister kan mata även ungarna med frön, såsom fallet är med t.ex. korsnäbbarna, så är överensstämmelsen mellan bounngarnas och de vuxna fåglarnas diet långt ifrån alltid given. Man kunde misstänka att björkfrön ingick i gråsiskungarnas föda, men det fanns anledning att undersöka i vilken omfattning.

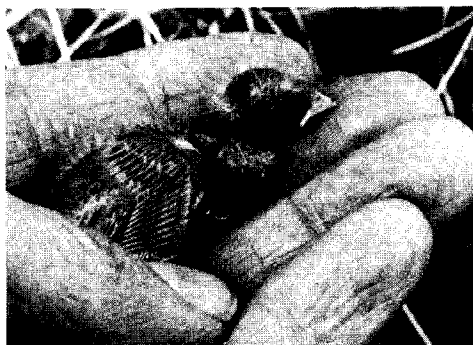
Provtagningen

Hos gråsiskungarna är matstrupen utvidgad till en strupsäck eller falsk kräva, som buktar ut till höger på halsen, då dess övre del är fylld. Den syns mycket tydligt innan fjädrarna utvecklats för långt, och man kan till och med se innehållet beroende på att krävans vägg och skinet är tunna och genomskinliga (figur 3). Krävan är rymlig, då

den sträcker sig i stort sett från svalget till brösthållans början, och den rymmer aktningvärda mängder föda (jfr. nedan). En liknande utbuktande strupsäck finns även på vuxna gråsiskor och vissa andra siskarter (jfr. Fischer & Dater (1961) och Brooks (1968) rörande strupsäckens byggnad och funktion).

Eftersom krävan syns så bra kan provtagningen ske under god kontroll. Den sker genom att en del av krävinnehållet sugts upp med hjälp av en tunn plastslang, som efter någon övning utan att skada ungen lätt via gapet kan föras ned i krävan. Från krävan leder slangen direkt ned i ett med 70 % alkohol till hälften fyllt och korkföret provrör. Från korkens undersida utgår en slang genom vilken provtagaren med en försiktig sugning åstadkommer det undertryck, som drar en del av krävinnehållet direkt ned i alkoholen. Med denna anordning vinnes dels att näringsprovet konserveras omedelbart, dels att provtagaren inte utsätter sig för onödiga hygieniska risker.

Vid provtagningen sögs små portioner av krävinnehållet ned i samma provrör från alla ungar i kullen som hade åtminstone någorlunda fyllda krävor. Varje prov gäller således som stickprov från en kull. Den enskilda kullen besöktes för provtagning högst varannan dag, och själva provtagningen kunde klaras av på ofta mindre än 10 min. Störningen måste betraktas som mycket måttlig, och krävorna såg efter provtagningen praktiskt taget lika fulla ut som före.



Figur 3. Bounge av gråsiska. Man ser tydligt den fyllda strupsäcken, "krävan", genom vars vägg vita frön är synliga. Ammarnäs, juni 1981. Foto: A. Enemar/LUVRE.

Redpoll nestling with filled oesophageal pouch. Its content of white seeds is clearly visible.

Systematiska provtagningar utfördes toppåret 1971 från den 14 juni till den 1 juli. Då stod ett stort antal bon med ungfuglar till förfogande. Undersökningen upprepades 1972 för att införskaffa information om näringsvalet då gräsiskbeståndet återtagit sin normala nivå och då något massutbud av björkfrön ej förelåg. Prov togs från samtliga åldersstadier i bona 1971, men detta kunde beroende på bristen på bon ej genomföras 1972.

Näringsproven examinerades under preparermikroskop. Därvid eftersträvades att karakterisera dieten vad beträffar antalsfördelningen på olika bytesdjur och frön.

Resultat och kommentar

Provtagningen 1971 (tabell 2) ger sannolikt en god bild av sammansättningen av gräsiskungarnas föda. Fröna spelar en stor roll och dominerar i antal. Och av dessa utgjorde björkfröna samma år inte mindre än 96 %. Vad gäller andelen djur, främst insekter, i födan växlar den tydligen under ungarnas botid. Under den första veckan återfinns i dieten i medeltal en insekt för vartannat till vart tredje frö, medan under den påföljande och sista veckan andelen djur minskar till ett på ca 10 frön. Det är uppenbart att gräsiskorna utnyttjat

Tabell 2. Sammansättningen (antal frön och bytesdjur) av prov från gräsiskungarnas strupsäckar år 1971.

The composition (number of seeds and prey animals) of samples from the oesophageal pouch of Redpoll nestlings in 1971.

	Först kläckta ungens ålder i dagar															S:a
	Age of first hatched young in days															
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14 ¹	15 ¹	Total	
Snäckor Pulmonata	—	—	—	—	1	—	1	—	1	1	—	1	—	—	5	
Kvalster Acari	—	—	—	1	—	—	2	—	—	1	—	—	—	—	4	
Spindlar Araneida	—	—	4	7	7	8	—	—	—	—	—	—	—	—	26	
Hoppstjärter Collembola	1	36	65	2	25	26	—	15	—	4	—	—	—	2	176	
Bäcksländor Plecoptera	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	2	
Stövsländor Psocoptera	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	
Växtsugare Homoptera	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	
Skinnbaggar Heteroptera	—	3	—	1	22	24	4	—	—	1	—	—	—	—	55	
Skalbaggar Coleoptera																
adulta	—	—	—	—	—	14	—	1	—	1	—	1	—	—	17	
puppor	1	6	5	2	15	4	3	18	4	6	—	1	—	1	66	
larver	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	
Fjärilar Lepidoptera																
larver	—	—	14	—	6	4	—	4	—	1	—	—	—	—	29	
Tvåvingar Diptera																
obest. larver	—	42	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	42	
obest. puppor	4	—	—	9	21	117	5	54	14	15	2	2	—	—	243	
stickmyggor Culicidae	—	—	—	1	9	—	1	—	—	—	—	—	—	—	11	
fjädermyggor Chironomidae	1	2	—	12	5	17	—	13	5	1	—	—	—	—	56	
obest. myggor Nematocera	—	6	3	30	100	157	21	47	10	5	1	—	—	1	381	
flugor Brachycera	—	—	—	4	25	12	1	5	—	—	—	—	—	—	47	
Myror Formicoidea	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	
Sländor Odonata larver	—	—	4	28	6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	38	
Summa bytesdjur, <i>Prey animals, total</i>	8	95	95	99	244	384	39	157	34	36	3	5	0	4	1203	
Björkfrön																
<i>Betula tortuosa seeds</i>	140	250	230	308	615	647	180	880	575	315	120	225	50	50	4585	
Andra frön, <i>Other seeds</i>	—	10	14	36	12	—	90	2	2	1	18	—	—	—	185	
Summa frön, <i>seeds total</i>	140	260	244	344	627	647	270	882	577	316	138	225	50	50	4770	
Antal prov ²																
<i>Number of samples²</i>	3	2	4	3	5	6	2	9	3	8	4	2	1	1	53	

1) De äldsta ungarna utflugna. *The oldest young fledged.*

2) Består av sammanslagna portioner från de flesta ungarna i kullen. *Pooled samples from most nestlings of the brood.*

massförekomsten av björkfrön för uppfödningen av ungar.

Påföljande år, då björkfröförekomsten var normalt låg och gräsiskorna åter fåtaliga, blev provtagningen alltför begränsad för att tillåta en detaljerad jämförelse (tabell 3). Alla prov utom ett härrör från andra veckan i boet. Den låga andelen animalisk föda kvarstår för detta åldersstadium, innebärande att fröna dominerar i antal som året innan. Man kan notera att björkfröna finns med alltfört men att andelen sjunkit signifikant till att utgöra endast en fjärdedel av totala antalet frön. Andelen frön i dieten upprätthålls alltså under björkfröfattiga år genom att gräsiskorna vänder sig till andra frökällor. Under sorteringen konstaterades att dessa frön uppenbarligen härrörde från några få växtarter, vilka dock ej kunde identifieras.

Några få stickprov på ungaras diet togs även 1980 och 1981. Dessa gav ej anledning till ändring av den karakteristisk av födans sammansättning som erhållits tidigare. Säsongen 1981 undersöktes hela innehåll i en veckogammal unges kräva. Denna innehöll följande djur (hela eller delar): en spindel, en hoppstjärt, en tvåvingelav, en fluga, elva harkrankar, sju obestämda myggor; samt frön: 164 björkfrön och 52 obestämda frön.

Eftersom 1981 hade en förhållandevis hög täthet på det häckande gräsiskbeståndet kan denna kanske ha samband med relativ rik förekomst på björkfrön — om än ej alls jämförbar med toppåren — att döma av björkfrönas höga andel i krävans totala fröinnehåll.

Säsongen 1972 uppträder larver av fjällbjörkmätaren i flera prov, medan dessa uteblev helt i den omfattande provtagningen året innan. Detta hänger säkerligen samman med att mätarlaverna ökade i antal från tre larver per 1 000 bladrossetter på björkarna 1971 till 15 larver 1972 (förstadium till massförekomsten 1973—1975, G. Andersson, intern LUVRE-rapport). Detta antyder att gräsiskorna utnyttjar god tillgång på mätarlarver, men som ovan påpekades har de verkliga massförekomsterna av dessa larver ej kunnat påvisas påverka gräsiskpopulationernas numerär.

Den här gjorda karakteristiken av dieten är provisorisk. Man måste givetvis ta hänsyn till volym, vikt eller näringsvärde då t.ex. betydelsen av insektandelen i födan skall värderas. Som de allra flesta insekterna inkl. larverna och pupporna är mycket små innebär det att den ovan påvisade dominansen för fröna i näringen skulle stå sig även om andelarna uttrycktes i vikt.

Tabell 3. Sammansättningen (antal frön och bytesdjur) av prov från gräsiskungarnas strupsäck år 1972.

The composition (number of seeds and prey animals) of samples from the oesophageal pouch of Redpoll nestlings in 1972.

	Först kläckta ungens ålder i dagar <i>Age of first hatched young in days</i>				Summa <i>Total</i>
	6	8	10	12	
Skinnbaggar Hemiptera	—	8	14	—	22
Skalbaggar Coleoptera larv	—	—	1	—	1
Fjärilar Lepidoptera					
obest. larver	—	7	—	—	7
fjällbjörkmätare <i>Epirrita</i> larver	3	3	3	—	9
Tvåvingar Diptera					
obest. larver	—	8	1	—	9
fjädermyggor Chironomidae	—	1	—	—	1
flugor Brachycera	—	1	3	—	4
Summa bytesdjur, <i>prey animals total</i>	3	28	22	0	53
Björkfrön, <i>Betula seeds</i>	—	150	70	40	260
Andra frön, <i>other seeds</i>	10	450	240	30	730
Summa frön, <i>seeds total</i>	10	600	310	70	990
Antal prov <i>Number of samples</i>	1	3	2	1	7

Häckningen

Det vore av intresse att veta om de konstaterade större variationerna i gräsiskbeståndets täthet står i samklang med variationer i t.ex. häckningsfrekvens eller förökningskapacitet. Framför allt frågar man sig om toppåren i dessa stycken skiljer sig från de övriga. Detta kan i viss mån undersökas genom att rådfråga det under åren insamlade häckningsbiologiska fältmaterialet i den form det föreligger i projektets bokortskartotek. Vid den statistiska prövningen av skillnaden mellan kullstorlekar tillämpas den s.k. klassiska analysen enligt Bonnier & Tedin (1940) (Students t-test).

Häckningsfrekvens

Som ovan visats har det funnits gräsiskor närvarande i fältarbetsområdet alla 19 säsongerna, alltså även då tillgången på björkfrön av allt att döma varit dålig. Det är känt från andra fågelarter, som är näringspecialister, att då tillgången på föda tryter fåglarna antingen kan stanna i området och inställa häckningen eller också flytta och häcka på annat håll där näringsituationen är gynnsammare (jfr t.ex. Andersson 1980).

I Ammarnäs-området har inga särskilda ansträngningar gjorts att varje år söka avgöra om gräsiskorna häckat eller ej. Den information som finns utgörs av bokorten, för gräsiskan idag 335

kort. Dessa fördelar sig på åren enligt följande: 1963:1, 64:3, 65:0, 66:1, 67:5, 68:67, 69:1, 70:1, 71:94, 72:6, 73:9, 74:18, 75:10, 76:3, 77:23, 78:1, 79:17, 80:31, och 1981:44 bon. Som synes står antalet funna bon i grova drag i samklang med beståndets täthet, men hur många bon som slumpvis påträffas beror också på fältverksamhetens utformning och omfattning, vilka båda i viss mån varierat mellan åren. Vad som i detta sammanhang är värt att notera är att även under de gräsiskfattiga åren har enstaka bofynd gjorts med undantag för 1965. Därav får man dra slutsatsen att i den mån gräsiskor hittills uppträtt i undersökningsområdet under häckningstiden så har också häckning skett. Men om detta har gällt alla köns mogna individer vet vi naturligtvis inget om.

Kullstorleken

Antalet värpta ägg per kull är ett av måtten på förökningskapaciteten och dess variation i en fågelpopulation. De båda toppåren kan lätt karakteriseras vad gäller kullstorleken eftersom antalet funna bon är stort. För de övriga säsongerna är materialet magert, såsom framgår av antalet redovisade bofynd ovan. Därtill kommer att långtifrån alla bofynd innebär möjlighet till bestämning av äggkullens storlek. "Normalåren" har därför slagits ihop. Resultatet redovisas i tabell 4. Endast de äggkullar har medräknats för vilka värpningens

Tabell 4. Gräsiskans kullstorlekar olika år i Ammarnäs-området. Endast kullar med första ägg från slutet av maj och juni medräknade.

Clutch-size of the Redpoll in different years in the Ammarnäs area. Only clutches started from the end of May through June are included.

	Kullstorlek Clutch-size					Summa kullar Total no. of clutches	Medelkull- storlek Mean clutch size	S.D.
	3	4	5	6	7			
Toppåret 1968 Peak year	0	3	17	12	1	33	5.3	0.69
Toppåret 1971 Peak year	0	3	23	39	3	68	5.6	0.65
Normalåren Non-peak years								
1963—67								
1969—70	1	6	32	4	0	43	4.9 ¹	0.57
1972—81								

1) Signifikant skild från 1968 och 1971 års värden ($P < 0.01$ och < 0.001).

Significantly different from values of 1968 and 1971 ($P < 0.01$ and < 0.001 , respectively).

avslutande på olika sätt säkerställt och för vilka kläckningen icke påbörjats.

Som framgår av tabell 4 är kullarna under toppåren signifikant större än under övriga säsonger. Detta gäller även om man jämför det relativt goda gråsiskåret 1981 med toppåren. Medelkullen var då 4.8 ± 0.79 (S.D.) för 10 kullar värpta från slutet av maj till 15 juni, dvs. högradigt signifikant mindre än medelkullen 1971. Skillnaden gentemot 1968 är icke fullt säkerställd statistiskt.

Då kullstorleken skall jämföras mellan olika år är det av vikt att ta hänsyn till ev. skillnader i värpningens fördelning under säsongen, såsom i detalj utretts av Arheimer (1978). Gråsiskans kullstorlek minskar under säsongen i likhet med förhållandet hos många andra fågelarter (Hildén 1969). Detta har påvisats även i Ammarnäs-materialet (tabell 5). År 1971 var medelvärdet för kullar med värpningsstart 21—31 maj 5,8 ägg, vilket är signifikant högre än medelvärdet 5,3 ägg för kullar med första ägg 11—20 juni ($P < 0.05$). Den konstaterade skillnaden i kullstorlek mellan toppåren och normalåren skulle alltså kunna tänkas bero på att andelen tidigt värpta kullar under de förstnämnda åren var större. I tabell 5 uppdelas därför kullarna med hänsyn till värpningstid i tre tio-dagarsperioder. Som synes ligger för alla perioder toppårens kullstorlekar högst. Orsaken till skillnaden måste alltså vara en annan, och det ligger då närmast till hands att förmoda att det är



Bo av gråsiska med full kull i djupet av en enbuske i fjällbjörkskogen. Ammarnäs, juni 1981. Foto: A. Enemar/LUVRE.

Redpoll nest with a complete clutch in a juniper bush.

den rikliga förekomsten av näring i form av björkfrön som möjliggjort ökningen i äggproduktion under toppåren.

Även om äggkullarna alltså var signifikant större under toppåren innebär detta icke nödvändigtvis att produktionen av flygga ungar då var större. Förlusten av ägg och ungfoklar kan mycket väl variera oberoende av populationstäthet och närings-tillgång. Men detta är en annan fråga, som ej skall behandlas i detta sammanhang.

Tabell 5. Gråsiskans kullstorlek olika år i Ammarnäs, medelkull \pm S.D., i förhållande till tidpunkten för värpnings igångsättande. Antalet kullar i varje kategori ges inom parentes.

Clutch-size of the Redpoll at Ammarnäs, mean \pm S.D. (n), in relation to the start of laying.

	Datum för första ägg		
	20/5 — 31/5	1/6 — 10/6	11/6 — 20/6
Toppåret Peak year 1968	5.7 \pm 0.52 (6)	5.2 \pm 0.60 (13)	5.0 \pm 0.63 (6)
Toppåret Peak year 1971 ¹	5.8 \pm 0.69 ² (36)	5.6 \pm 0.71 ² (24)	5.3 \pm 0.65 ² (11)
Normalåren Non-peak years	5.0 \pm 0.43 (12)	4.9 \pm 0.76 (18)	4.8 \pm 0.45 (12)

1) Några få kullar under kläckning medräknade.
Few clutches under hatching included.

2) 1971 års värden är signifikant högre än normalårens för varje period.
The values of 1971 differ significantly from those of the non-peak years for each period ($P < 0.001$, < 0.01 , and < 0.05 , respectively).

Problemet med de okläckta äggen

Under toppåret 1968 visade det sig att gråsiskorna påfallande ofta misslyckades med att kläcka alla äggen i kullen (Enemar 1969). Frekvensen okläckta ägg var densamma nästa toppår, 1971 (tabell 6). Då konstaterades att de okläckta äggen inte alla var obefruktade utan att de kunde innehålla foster i olika utvecklingsstadier. Båda åren saknade dock majoriteten okläckta ägg synligt foster. Frekvensen okläckta ägg var båda åren lika hög, inte mindre än i genomsnitt 1,4 ägg per kull.

Hildén (1969) gjorde toppåret 1968 samma iakttagelse vad beträffar okläckta ägg i Karigasniemi i norra Finland, även om frekvensen var något lägre (tabell 6). I samtliga fall var dessa ägg "obefruktade". Han framför hypotesen att orsaken skulle vara en störning i parningen som följd av hanarnas konkurrens om honorna i det mycket täta beståndet under toppåret. Han anser att hans sju fynd av kullar, där samtliga ägg förblev okläckta, talar för hypotesens riktighet då de värptes i mitten av häckningsperioden, då gråsiskornas fortplantningsaktivitet var som intensivast. Han ser dessutom däri en faktor vars effekt är att reducera förökningshastigheten i det täta beståndet, med andra ord en täthetsberoende reglermekanism.

Hildéns resonemang bygger på, som han själv påpekar, att den höga frekvensen okläckta ägg är knuten till toppårens täta bestånd. Dock vet vi ej hur kläckningen förlöper under normalåren med

glesa bestånd. Antikainen m.fl. (1980) påpekar dock att inga okläckta ägg förekom under en tät gråsiskhäckning längre söderut i barrskog (medelkull 4,8 ägg). Tyvärr kan ingen direkt information erhållas ur bokortsmaterialet från normalåren i Ammarnäs. Men indirekt kan en antydning om förhållandet erhållas genom att jämföra antalet i bona konstaterade ungar. Därvid erhålls ett minimivärde på antalet kläckta ägg, eftersom nykläckta ungar inte så sällan omkommer under den första tiden. Jämförelsen med toppåren visas i tabell 7. Trots den genomsnittligt mindre äggkullen under normalåren är antalet inräknade ungar då i höjd med toppåren. (Att för toppåren summan av medelantalet ungar och medelantalet okläckta ägg inte blir lika med medeläggkullen torde delvis bero på att bland ungpullarna av uppenbara skäl de tidiga häckningarna (med större äggkullar) blir överrepresenterade.)

Om den höga frekvensen okläckta ägg är typisk endast för toppåren, vilket hittills gjorda erfarenheter närmast tyder på, då måste man förklara varför det lönar sig för gråsiskorna att samlas i häckande täta bestånd i områden med björkfrön i stort överflöd. Problemet är att vad gråsiskorna vinner i förökningsförmåga genom att kunna öka antalet ägg i kullen med cirka ett halvt ägg i genomsnitt, den vinsten förloras, och mer till, genom ofullständig kläckning (förlust av mer än ett ägg i genomsnitt per kull). Beteendet att samlas skulle alltså inte löna sig från förökningssynpunkt, och då borde det motverkas av det naturliga

Tabell 6. Förekomsten av okläckta ägg i gråsiskbon där kläckningen är överstånden.

The occurrence of unhatched eggs in Redpoll nests where hatching was finished.

	Antal okläckta ägg <i>No. unhatched eggs</i>							Summa bon <i>Total no. of nests</i>	Summa okläckta ägg <i>Total no. of unhatched eggs</i>	Medelantal okläckta ägg ± S.D. <i>Mean no. of unhatched eggs/nest ± S.D.</i>
	0	1	2	3	4	5	6			
Ammarnäs 1968 (Enemar 1969)	7	7	4	4	—	1	—	23	32	1.4 ± 1.34
Ammarnäs 1971	11	13	6	2	1	1	2	36	52	1.4 ± 1.63
Karigasniemi 1968 (Hildén 1969)	40	8	8	3	4	6	1	70	85	1.2 ± 1.21

Tabell 7. Maximala antalet inräknade ungar olika år i Ammarnäsområdet i de gråsiskbon där kläckningen är överstämmande men där ungarna ännu ej är "skvättfärdiga".

Maximum number of nestlings in different years in the Ammarnäs area recorded in Redpoll nests after hatching but well before fledging.

	Antal ungar <i>Number of nestlings</i>							Summa bon <i>Total no. of nests</i>	Medelantal ungar <i>Mean no. of nestlings</i>	S.D.
	1	2	3	4	5	6	7			
Toppåret <i>Peak year 1968</i>	2	1	5	4	8	2	0	22	4.0 ^s	1.43
Toppåret <i>Peak year 1971</i>	0	1	5	12	18	8	3	47	4.8	1.13
Normalåren <i>Non-peak years</i>	0	0	4	15	31	2	0	52	4.6	0.69

ga urvalet och försvinna. Att beteendet finns kvar kan förklaras av att den rika näringstillgången möjliggör dels tidigare häckning med förlängning av häckningssäsongen som följd, dels effektivare omläggning av förolyckade kullar och ökad frekvens av dubbla kullar. Allt detta kan tänkas väl kompensera för den ökade frekvensen okläckta ägg. Men detta är och förblir en hypotes så länge som kunskapen om grunddragen i gråsiskans häckningsekologi är så bristfällig som den är idag.

Diskussion

Nyckfullheten i gråsiskans uppträdande i häckningsterrängen, på sträck och i övervintringsområdena har av många författare satts i samband med variationen i fröproduktionen hos såväl löv- som barrträd. Swanberg (1936, 1939) har äran av att först ha fäst uppmärksamheten på möjligheten att arten vissa år har två häckningsområden med en första häckning i barrskog på lägre nivåer och sedan en andra kull högre upp i fjälltrakternas björk- och ibland videregion. Denna hypotes har sedan underbyggts i flera undersökningar (t.ex. Peiponen 1957, Hildén 1969) och stöds av observationer av dels tidiga sydliga häckningar (Witt-Strömer m.fl. 1956, Peiponen 1957, 1967, Gustavsson 1974, Andersson 1976, Shuropov 1977, Antikainen m.fl. 1980), dels sena nordliga (Swanberg 1939, Peiponen 1962). Växlingarna i närings-tillgången har också beaktats i tolkningen av artens flyttning beteende (Svärdson 1957, Peiponen 1967, Eriksson 1970a). Floran av hypoteser och



"Skvättfärdiga" gråsiskungar ett par dagar före den äldsta ungens utflygning, i det överlastade boet i en enbuske. Ammarnäs, juni 1981. Foto: A. Enemar/LUVRE.

Redpoll nestlings a few days before fledging.

tolkningar rörande olika beteenden och faser i gråsiskans livscykel är minst sagt yppig. Här skall endast några korta kommentarer göras med utgångspunkt från ovan redovisade erfarenheter och resultat från Ammarnäs.

Dieten under häckningstid

Peiponen (1962) undersökte gråsiskans näringsval i Kilpisjärvi i norra Finland (69°N, 21°E). Provtagningen omfattade förutom ett fåtal boungar även utflugna ungar och vuxna fåglar och utsträcktes över hela sommaren. Direkt jämförelse med Ammarnäs-resultaten kan alltså ej göras. Peiponen erhöll en något annorlunda men i alla fall artrik sammansättning på bytesdjuren, och liksom i Ammarnäs dominerade fröandelen under juni. Överraskande nog tycks alla åldersstadier ha övergått till insektdiet i hög grad under juli (80 % av födomängden). En skillnad är att dvärgbjörken svarade för huvuddelen av frömängden i Kilpisjärvi, vilket väl är att hänföra till den annorlunda vegetationssammansättningen på denna nordliga lokal. I Ammarnäs svarade fjällbjörken för hela björkfrömängden. Jämförelsen understryker mångsidigheten i gråsiskans födoval under häckningstid.

Det torde vara sannolikt att riklig tillgång på frön betyder mest för ansamling till häckning i täta bestånd. Sambandet är nu dokumenterat såväl i barrskog som fjällbjörkskog. Tyvärr har i Ammarnäs björkfröproduktionen under normalåren ej mätts och därför ej kunnat sättas i relation till gråsiskans smärre beståndsändringar, vilket kunde ha givit en mera detaljerad bild av graden av beroendeförhållandet mellan frötillgång och beståndstäthet. Men dessutom varierar kanske björkfrönas kvalitet (näringsinnehåll) mellan säsongerna. I så fall ytterligare en faktor att ta hänsyn till.

Som ovan visats matas boungarna under den första halvan av botiden till icke obetydlig del med insekter (under den proteinkrävande tillväxtperioden). Gråsiskans beståndstäthet skulle kunna tänkas påverkas av tillgången på även denna näring, t.ex. insektslarver. Under fältarbetsåren uppträdde enorma mängder fjällbjörkmätarlarver under två perioder om två resp. tre år. Under dessa massförekomster höll sig gråsiskbeståndet på låg nivå, trots att ungarna matas med mätarlarver (tabell 3, fältobservationer). Detta understryker återigen den avgörande roll som just tillgången på

frön spelar för styrningen av gråsiskans häckning till tid och rum.

Kullstorlek och -antal

I Ammarnäs har som ovan visats gråsiskan värpt något större kullar de två år, då enorma massor björkfrön fanns tillgängliga i området, och detta trots att det häckande beståndets täthet då var flerfaldigt högre än normalt. (Hos vissa småfågelarter, som ej har gråsiskans nomadiska vanor, har visats att hög populationstäthet åtföljs av något minskad kullstorlek, jfr. t.ex. Lack 1966.) Hildén (1969) konstaterade stora kullar i Karigasniemi gråsiskåret 1968, då tillgången på björkfrön var stor även där. Medelkullen på 5,2 ägg fann han överraskande stor, men han ansåg efter jämförelse med det totala finska materialet över gråsiskans kullstorlek att värdet låg inom ramen för det normala. Enligt hans tabell 2 blir medelvärdet för junikullarna inte mindre än 5,4 ägg, alltså i nivå med toppårens kullar i Ammarnäs. Hildén behandlar ej möjligheten av kullstorleksvariation mellan säsongerna. Med hänvisning till erfarenheterna från Ammarnäs finner man det inte osannolikt att större kullar än normalt lades även i Karigasniemi gråsiskåret 1968.

Kullstorleken i Ammarnäs 1971 torde vara den högsta som hittills registrerats för en gråsiskpopulation.

Stora äggkullar värps dock ej alltid då gråsiskor samlas att häcka i frörisk miljö. Så var t.ex. medelkullen endast 4,8 ägg vid ett sådant tillfälle i gran-skog i Norra Savo i Finland (63°45'N) (Antikainen m.fl. 1980). Denna sydliga häckning inträffade tidigt med de flesta kullarna värpta i april. Det är därför möjligt att gråsiskans "säsongskurva" för kullstorleken då ännu ej nått toppen.

Newton (1972) uttrycker i sin monografi över finkfåglar en förmodan att riklig tillgång till näring skulle kunna innebära att kullstorleken ökar, men han tillägger att denna aspekt ännu ej studerats hos fågelgruppen ifråga. Gråsiskorna i Ammarnäs har visat att Newtons tanke hade fog för sig.

I vad mån gråsiskorna utnyttjat de långa och fröriska säsongerna i Ammarnäs till att föda upp mer än en kull har ej undersökts. Att arten kan klara två kullar per säsong genom uppdelning av häckningen i två regioner har påpekats ovan. Men observationer gjorda av Curry-Lindahl (1958) och Peiponen (1962) i fjälltrakterna tyder enligt näm-

da författare starkt på att gråsiskan kan dra upp två kullar i en och samma fjällbjörkskog. Det kan alltså inte uteslutas att så skett under gråsiskåren med tidig häckningsstart i björkskogen och den intilliggande barrskogen i Ammarnäs.

Ortstrohet eller nomadism?

Malte Andersson (1980) har inträngande studerat detta problem och med hjälp av en matematisk modell undersökt under vilka bl.a. näringekologiska förutsättningar det lönar sig bäst för en fågel att återvända till det gamla häckningsområdet resp. flytta till ett nytt. Han visar att det nomadiska beteendet framstår som mest ändamålsenligt om födotillgången i ett område varierar cykliskt, dvs. att de goda åren återkommer med jämna mellanrum. Inträffar de goda åren slumpvis är det nomadiska beteendet lönsamt om chansen att finna ett annat fördorikt häckningsområde är större än sannolikheten att det sist använda häckningsområdet det aktuella året åter blir gynnsamt. I fjällbjörkskogen inträffar de mycket goda åren med stort överflöd av björkfrön enligt erfarenheterna i Ammarnäs oregelbundet, och det kan förlöpa en tidrymd omfattande åtskilliga gråsiskgenerationer mellan dem. Sannolika ytterligare livslängden för en vuxen gråsiska är troligen mindre än ett år enligt Eriksson (1970b). Å andra sidan finns det alltid tillgång till björkfrön som tillsammans med andra näringskällor av allt att döma gör det möjligt för de få gråsiskor som infinder sig under de fattiga åren att häcka (alternativen vore att inställa häckningen för säsongen eller att uppsöka ett näringsrikare område för häckning).

Erfarenheterna från Ammarnäs ger en i dessa hänseenden icke helt entydig bild av gråsiskan men kan sammanfattas och tolkas, delvis hypotetiskt, i följande punkter:

1. Två säsonger undrstryker rörligheten i det häckande beståndet, nämligen 1968 och 1971, då stora mängder gråsiska invaderade Ammarnäsområdet. Dessa båda år var den undersökta periodens enda år med ymning förekomst av björkfrön, en betydelsefull näringskälla för gråsiskan och dess ungar. Detta innebär följande möjligheter att genomföra framgångsrikare häckning.

(a) Gråsiskorna samlas och övervintrar i stora mängder i området (Erik Nyholm muntligen), vilket konstaterades såväl vintern 1967/68 som

1970/71. Därmed undviks en ofta farofylld och energikrävande flyttning (ökad överlevnad).

(b) Gråsiskorna kan, förmodligen i god kondition, med riklig tillgång till föda starta häckningen tidigt i fjällbjörkskogen eller dess grannskap.

(c) Större kullar värps jämfört med de fröfattigare åren.

(d) Det är inte osannolikt att mer än en kull föds upp i området. (Här skall påminnas om den störning som den höga frekvensen okläckta ägg utgör i sammanhanget och som framstår som obegriplig i den mån den är karakteristisk endast för toppåren.)

2. Rörligheten i det häckande beståndet manifesteras kanske också av säsongen 1978, då gråsiskan uteblev nästan helt, trots goda gråsiskbestånd under åren såväl före som efter 1978. Man vill gärna tänka sig att områdets gråsiskor då häckade annorstädes på en plats med överflödande rik tillgång på björkfrön.

3. Bortsett från de nämnda tre "nomadiska" åren uppvisar gråsiskbeståndet under de resterande 16 åren mycket mätliga fluktuationer i antal, låt vara att en uppåtgående trend antyds. Analyseras fluktuationerna över 10-årsperioder finner man att beståndsvängningarna ligger helt inom ramen för vad som gäller för övriga småfågelarter av ungefär samma beståndstäthet i fjällbjörkskogen (Enemar & Sjöstrand in prep.). Intill dess motsatsen visats får man anta att liksom för övriga arter en viss grad av ortstrohet utgör grunden för stabiliteten i även gråsiskans beståndsutveckling under de år björkfröproduktionen ej är i topp annorstädes inom den för populationen tillgängliga regionen.

Gråsiskans förmodade "dubbelnatur" är kanske inte helt överraskande. Arten är för sin häckning inte så helt beroende av rik tillgång på ett enda slag av föda som Malte Anderssons (1980) båda typer är av smågnagare, nämligen fjälllabben (ortstrogen; inställer häckningen då gnagartillgången tryter) och fjällugglan (nomadisk; flyttar i motsvarande situation och söker gnagarrika områden för häckning).

Innan anpassningsvärdet i gråsiskans häckningsbeteende kan penetreras i detalj måste artens rörelser och häckning beskrivas på ett säkrare och mera detaljerat sätt än i denna undersökning. För detta krävs omfattande ringmärkning för uppföljning av enskilda individers aktivitet. Därtill kom-



Gråsiskan är starkt fröberoende såväl under häckningstiden som under resten av året. Foto: Tommie Jacobsson.
Redpoll feeding on birch seeds.

mer att god kännedom om dynamiken i björkfröproduktionen, kanske både kvantitativt och kvalitativt, över lång tid och stora områden måste införskaffas. Vägen dit är nog ganska lång.

Slutkommentar

Denna uppsats torde ha bidragit avsevärt mer till att bygga ut eller komplicera gråsiskproblemen än att lösa dem. Och detta trots att vissa fenomen, som LUVRE-projektet stött på, inte berörts här. Det gäller t.ex. problemet hur uppträdandet av en tredje fågel under gråsiskparets parningsspel och även vid boet skall tolkas. Eller varför gråsiskan börjar ruva under värpningsperioden långt tidigare än andra småfågelarter i fjällbjörkskogen. Det finns alltså gott om plats för hugade entusiaster att gripa sig arten an! Denna redogörelse må ha visat att det i Ammarnäsområdet finns en god grund att stå och bygga vidare på. På samma gång som den givit prov på både styrkan och svagheten i resultaten från ett envist och långvarigt ornitologiskt registreringsarbete, vars syfte är att införskaffa underlag för en progressiv problembehandling.

Fältverksamheten har stötts ekonomiskt främst av Naturvetenskapliga forskningsrådet, men även av Magnus Bergvalls stiftelse, Stiftelsen Seth M. Kempes Minne, Stiftelsen Olle Engkvist Byggmästare och matematisk-naturvetenskapliga fakulteten vid Göteborg universitet. Tack riktas till dessa organ samt till Benigt Gunnarsson som bestämde vissa insekter, Aino Falck-Wahlström som ritade, Barbro Löfnertz som framkallade, Bozena Lewkowicz som översatte ryskan, och Mona Möllerstedt som renskrev.

Summary: Population fluctuations, food and breeding of the Redpoll *Carduelis flammea* in a mountain birch forest, Swedish Lapland.

The information about the Redpoll presented in this report was obtained annually between 1963 and 1981 as part of a larger ornithological research programme (the LUVRE project). Redpolls were studied on the south-facing slopes of the fields of Gaissatj and Valle, Ammarnäs area, Swedish Lapland (65° 58' N, 16° 17' E) in an area of approx. 9 sq. km. The yearly field work was carried out from the end of May until mid-July.

The population fluctuations. The density of the species populations of the bird community was estimated by combining the results from study plot (mapping) censuses and line transects (Enemar & Sjöstrand 1970). The resulting density index (approx. corresponding to number of breeding pairs per sq. km.) is considered useful for the study of yearly population fluctuations. Tab. 1

shows the extent of the field work, the census takers, and the Redpoll figures, while Fig. 1 presents the population densities of the Redpoll over 19 years. The main information of Fig. 1 can be summarized as follows: (1) The Redpoll population usually fluctuated moderately. (2) Redpoll numbers showed an increasing trend over the two decades. (3) Exceptionally large numbers of breeding Redpolls invaded the area in 1968 and 1971 (such a sudden and steep rise in numbers cannot solely be caused by the successful reproduction of the local population in the preceding year). (4) The two peak years coincided with a superabundant seed crop of the Mountain Birch following a very rich flowering during the preceding season (varying amounts of birch seeds were produced every year, but although no quantitative measurements were taken these two years were clearly outstanding). (5) The Redpoll population was almost nil in 1978 despite good numbers in the years before and after. (6) Two periods of mass appearance of *Epirrita* (*Oporinia*) caterpillars were not reflected in changed Redpoll numbers (in 1974 and 1975 the caterpillars defoliated a significant proportion of the birches).

The food of the Redpoll nestlings. Nestling diet was studied in the peak year of 1971 and the non-peak year of 1972 to estimate the importance of birch seeds during different nestling stages. Samples were taken from the filled oesophageal pouch which is easily seen as a swelling on the right side of the neck (Fig. 2). The procedure caused no harm to the nestling. The food samples were preserved in alcohol and the food items examined and counted under a dissecting microscope. Tabs. 2 and 3 present the results which can be summarized as follows: (1) In the peak year of 1971 the young were fed both insects and seeds throughout the nestling period; the approximate numerical proportion of insects to seeds was 1:3 during the first week and 1:10 during the rest of the nestling period. (2) In the peak year, 96 % of the seeds were mountain birch. (3) In the non-peak year, seeds still dominated numerically but birch seeds only constituted about 25 %. This means that the parent birds turned to other seed sources, mostly herbaceous plants. (4) In 1972 *Epirrita* caterpillars were found in the nestling diet (Tab. 3) which may have been due to a five-fold increase in caterpillar abundance compared to 1971 (Andersson & Jonasson 1980).

The breeding of the Redpoll. The breeding data were drawn from 335 Redpoll nest cards of the LUVRE project. According to Fig. 1 Redpolls were present every breeding season in the area of mountain birch forest studied. Nests were found each year except in 1965. Thus the presence of Redpolls means that at least some of them breed. Tabs. 4 and 5 summarize the available information on clutch size. They show (1) that mean clutch size in the years of population peaks exceeded that of the non-peak years (pooled) by about 0.5 eggs (Tab. 4), (2) that this holds also when the effect of laying date is accounted for (Tab. 5), and (3) that clutch size undergoes a moderate reduction as the season progresses (Tab. 4). In the peak years many eggs remained unhatched with or without dead embryos (Tab. 6), the average loss being 1.4 eggs per clutch. The frequency of

unhatched eggs in the non-peak years is unknown, but was probably much lower as indicated by the maximum number of young recorded in the nests (Tab. 7). This number was not significantly smaller than in the peak years. Apparently the higher clutch size in peak years is counteracted by a lower hatching success. However, this (rather puzzling) loss may be compensated by other advantages during peak years (see below).

Discussion. The irregular appearance of the Redpoll in the breeding areas, on migration, and in the wintering areas has repeatedly been related to changes in the seed production of both deciduous and coniferous forests (cf. list of references). The results of the present study generally agree with this view.

The importance of birch seeds in the diet of the adult birds is long since known. The fact that the nestlings are partly fed birch seeds favours the view that the superabundant birch crop was the main cause of the invasion of breeding Redpolls in 1968 and 1971. In fact, the invasion of 1971 was predicted on the basis of the enormously rich birch flowering observed in 1970 (Fig. 3). A fraction of the birches flower each year, and birch seeds were always found in the breeding season. Seeds were also present in 1978 when extremely few Redpolls bred in the area. Even if the nestlings are also fed insects (including *Epirrita* caterpillars when available) it is clear that the two periods of mass appearance of caterpillars were not reflected in Redpoll density changes (Fig. 1). This indicates, again, that seed supply is the most important factor affecting the breeding activities of the Redpoll.

The clutch size of peak years slightly exceeds that of non-peak years. It is reasonable to think that the rich supply of birch seeds through winter and in the breeding season enabled the female birds to lay more eggs. This occurred despite simultaneous manyfold increases in breeding population density. The mean clutch size recorded in the Ammarnäs area in 1971 is probably the largest ever recorded for a Redpoll population. This supports Newton's (1972) presumption that in finches "subsidiary factors, such as food available to the laying hen may also influence the number of eggs".

The very rich food supply may be considered advantageous for several reasons: (a) numerous birds gather and winter in the breeding area where they feed on birch seeds (Erik Nyholm *pers. comm.*) thus avoiding a costly long-distance migration, (b) birds can start breeding early and in good condition either in the birch forest or in the neighbouring conifer belt, (c) birds can lay somewhat larger clutches (which is, however, counteracted by reduced hatching success in peak years), (d) birds may lay repeat clutches more efficiently after nest losses, and (e) some pairs may rear two broods even in the mountain birch belt (cf. Curry-Lindahl 1958, Peiponen 1962).

Is the Redpoll nomadic or does it show site tenacity? The general opinion seems to be to consider the Redpoll nomadic rather than site-tenacious (cf. Andersson (1980) for a theoretical consideration of the factors favouring each of these two strategies). However, the Red-

poll study at Ammarnäs suggests that individuals might be either nomadic or site-tenacious: (1) The Redpoll peak years of 1968 and 1971 were the only years with a superabundant birch seed crop and confirm the nomadic quality of the species (the Redpoll density was much too high to be accounted for by local reproduction and survival) (2) A nomadic tendency is also indicated by the exceptional season of 1978 when very few Redpolls bred in the area. Possibly they had left and bred elsewhere, presumably in an area with a superabundant birch crop. (3) The Redpoll numbers changed moderately between most breeding seasons. The amplitude of these fluctuations was similar to that of most passerine bird populations of similar density in the study area, indicating site-tenacity.

The following hypothesis is formulated to account for the peculiar pattern of population fluctuation in the Redpoll breeding in the mountain birch forest. The habitat always offers a nutritional basis (including a varying amount of birch seeds) for a low or moderate Redpoll population to breed and thereby promotes the evolution of site tenacity. In relation to the Redpoll life span a superabundant birch crop is a rare event but it does make it possible for more birds to breed efficiently by (a) providing a rich food supply for wintering and (b) by lengthening the breeding season. It is therefore adaptive for a Redpoll to respond by moving into such areas. In this way individuals retain a capacity for nomadism. However, such extremely good food conditions occur too seldom and perhaps in too distant places to result in genetically fixed, ubiquitous nomadism (and food specialization) (cf. Andersson 1980). Thus both nomadic and site-tenacious behaviour is retained in the individual. To test this hypothesis we would have to follow both the breeding events and the movements of individual Redpolls, i.e. obtain information that is practically non-existent today.

Litteratur

- Andersson, J. 1976. Något om förekomsten av gråskå i södra Älvsborgs län hösten 1974 — sommaren 1975. *Gavia* 2: 5—16.
- Andersson, M. 1980. Nomadism and site tenacity as alternative reproductive tactics in birds. *J. Anim. Ecol.* 49: 175—184.
- Andersson, G. & Jonasson, J.Å. 1980. Insektsförekomst på fjällbjörk i Ammarnäs-området, Lappland. *Ent. Tidskr.* 101: 61—69.
- Anon. 1969. Recommendations for an international standard for a mapping method in bird census work. *Bird Study* 16: 249—254.
- Antikainen, E., Skarén, U., Toivanen, J. & Ukkonen, M. 1980. The nomadic breeding of the Redpoll *Acanthis flammea* in 1979 in North Savo, Finland. *Ornis Fennica* 57: 124—131. (Finnish, with English summary.)
- Arheimer, O. 1978. Kullarnas antal och storlek hos rödvingetrast *Turdus iliacus* i subalpin ängsbjörksskog vid Ammarnäs i svenska Lappland. *Anser, Supplement* 3: 15—30.

- Bonnier, G. & Tedin, O. 1940. *Biologisk variationsanalys*. Stockholm.
- Brooks, W. S. 1968. Comparative adaptations of the Alaska Redpolls to the arctic environment. *Wilson Bull.* 80: 253—280.
- Curry-Lindahl, K. 1958. Vertebratfaunan i Sareks och Padjelantans fjällområden. Del II. *Fauna och Flora* 53: 97—149.
- Enemar, A. 1969. Gråsiskan *Carduelis flammea* i Ammarnäs-området, Lycksele lappmark, år 1968. *Vår Fågelvärld* 28: 230—235.
- Enemar, A. & Sjöstrand, B. 1967. The strip survey as a complement to study area investigations in bird census work. *Vår Fågelvärld* 26: 111—130.
- Enemar, A. & Sjöstrand, B. 1970. Bird species densities derived from study area investigations and line transects. *Bull. Ecol. Res. Committee* 9: 33—37. Lund.
- Enemar, A., Sjöstrand, B. & Svensson, S. 1978. The effect of observer variability on bird census results obtained by territory mapping technique. *Ornis Scand.* 9: 31—39.
- Eriksson, K. 1970a. Ecology of irruption and wintering of Fennoscandian Redpolls (*Carduelis flammea* coll.). *Ann. Zool. Fennici* 7: 273—282.
- Eriksson, K. 1970b. Lebensdauer und Sterblichkeit des wandernden Birkenzeisigs (*Carduelis flammea*). *Orn. Mitteilungen* 22: 53—59.
- Fisher, H.I. & Dater, E.E. 1961. Esophageal diverticula in the Redpoll, *Acanthis flammea*. *Auk* 78: 528—531.
- Gustavsson, K. 1974. Fågelrapporter, Dalsland. *Vår Fågelvärld* 33: 166—167.
- Hildén, O. 1969. Über Vorkommen und Brutbiologie des Birkenzeisigs (*Carduelis flammea*) in Finnisch-Lappland im Sommer 1968. *Ornis Fennica* 46: 93—112.
- Lack, D. 1966. *Population studies of birds*. Clarendon Press, Oxford.
- Newton, I. 1972. *Finches*. Collins, London.
- Peiponen, V. 1957. Wechselt der Birkenzeisig, *Carduelis flammea* (L.), sein Brutgebiet während des Sommers? *Ornis Fennica* 34: 41—64.
- Peiponen, V. A. 1962. Über Brutbiologie, Nahrung und geographische Verbreitung des Birkenzeisigs (*Carduelis flammea*). *Ornis Fennica* 39: 37—60.
- Peiponen, V. A. 1967. Südliche Fortpflanzung und Zug von *Carduelis flammea* (L.) im Jahre 1965. *Ann. Zool. Fenn.* 4: 547—559.
- Shuropov, I.I. 1977. Häckning av gråsiska nära Moskva. *Ornitologija* 13: 199—200. (In Russian.)
- Svårdson, G. 1957. The "invasion" type of bird migration. *British Birds* 50: 314—343.
- Swanberg, P.O. 1936. *Fjällfåglars paradis*. Stockholm.
- Swanberg, P.O. 1939. Om fågelfaunan ovan trädgränsen i Svaipas fjällområde. *Fauna och Flora* 34: 1—22, 49—66.
- Witt-Strömer, B., Ingritz, G., & Magnusson, L. 1956. Tidiga och sydliga häckningar av gråsiska (*Carduelis flammea*) våren 1958. *Vår Fågelvärld* 15: 56—58.

Anders Enemar, Zoologiska institutionen,
Box 250 59, S-400 31 Göteborg
Bodil Nyström, Sandeslätt 51, S-424 36 Angered