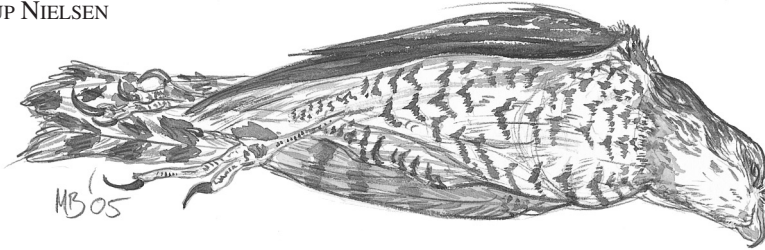


Yngletidspunktets betydning for produktionen af unger og deres overlevelse hos Spurvehøgen *Accipiter nisus* i Vendsyssel 1977-97

JAN TØTTRUP NIELSEN



(With a summary in English: *The significance of timing of laying for production and survival of young in the Sparrowhawk Accipiter nisus in Vendsyssel, Northern Denmark*)

Indledning

Yngletidspunktet har stor betydning for yngleresultatet hos et stort antal fuglearter (Daan et al. 1988). Typisk falder ungeproduktionen, jo senere æglægningen påbegyndes, så tidlige kuld producerer flest unger. Det er bl.a. konstateret hos mange rovfugle (Newton 1979), heriblandt Spurvehøgen *Accipiter nisus* (Newton & Marquiss 1984, Newton 1986). Undersøgelser i Holland har påvist, at også kønsfordelingen blandt ungerne kan være relateret til æglægningstidspunktet (Daan et al. 1996).

I det følgende vises resultater af en undersøgelse af Spurvehøgens produktion i Vendsyssel i forhold til æglægningstidspunktet, samt en analyse af faktorer, der har indflydelse herpå.

Materiale og metoder

Undersøgelsen er baseret på materiale indsamlet i et 2417 km² stort undersøgelsesområde i Vendsyssel i perioden 1977-97 (1987 ikke undersøgt). I to censusområder, Sindal (68 km²) og Vest (436 km²), er samtlige redebevoksninger undersøgt årligt i hele perioden (se Nielsen 2004a for yderligere oplysninger). Potentielle ynglelokaliteter er kontrolleret for yngleaktivitet i april-maj, fælde-fjer til aldersbestemmelse af ynglefuglene er indsamlet, og medio juni er ungerne ringmærket og kønsbestemt. Desuden er lokaliteterne besøgt efter udflyvningen for at konstatere hvor mange unger, der blev flyvefærdige.

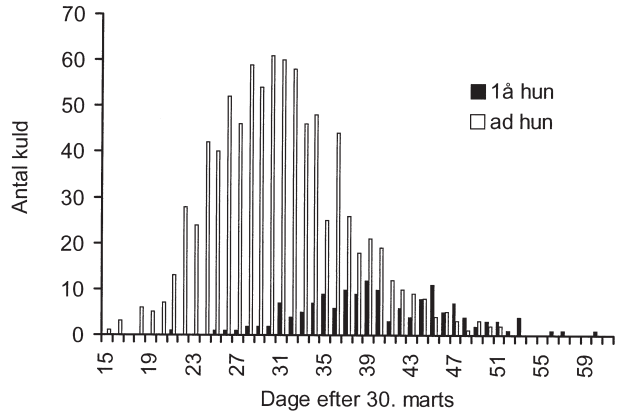
Ved hvert yngleforsøg er det undersøgt, om der blev lagt æg. For at undgå forstyrrelse er størrelsen

af ægkuldene ikke opgjort, men antallet af æg er skønnet ud fra antallet af registrerede levende og døde unger samt fundne uklækkede æg og rester af itugåede æg. Ungernes alder er bestemt under ringmærkningen ud fra længden af hale- og håndsvingfjer (Holstein 1950, Moss 1979), og herudfra er æglægningstidspunktet fundet ved tilbageregning. Klækningen af et kuld foregår over 1-6 dage, afhængigt af kuldets størrelse og rugningens begyndelse (Holstein 1950, Newton 1986). Ved kuld på 4 æg er rugetiden sat til 38 dage, defineret som tiden fra første ægs lægning til den gennemsnitlige klækningstidspunkt for kullet; for kuld på 5 æg er rugetiden tilsvarende 40 dage, for kuld på 6 æg 41 dage, og for kuld på 7 æg 42 dage. Kuld med 1-3 unger stammer hovedsagelig fra kuld på mindst 4 æg, idet kuld på kun 1-3 æg ofte opgives inden klækningen (Newton 1986); rugetiden for kuld registreret med 1-3 "enheder" (unger samt golde og itugåede æg) er derfor sat til 38 dage ligesom 4-ægskuld.

Forældrefuglenes alder er bestemt vha. fælde-fjer. Spurvehøgen kan i godt lys let aldersbestemmes som førsteårs-fugl (1å, fra udflyvningen til 30. juni det følgende år) eller ældre (adult (ad.)), hvor den er fuldt udfarvet (Newton & Marquiss 1981b, Newton 1986). Fældede svingfjer kan bruges til aldersbestemmelse inden for disse to kategorier, og til individuel identifikation (Opdam & Müskens 1976). Newton (1986) i Storbritannien og van Diermen (i Zollinger & Müskens 1994) i Holland afprøvede metodens anvendelighed ved fangst af

Fig. 1. Dato, angivet som antal dage efter 30. marts, for første æg i 1018 kuld af Spurvehøg (865 af adulte og 153 af 1-årige hunner), Vendsyssel 1979-97 (1987 ikke undersøgt).

Laying date (first egg) of 1018 clutches during 1979-1997 (except 1987). Clutches of adult (ad, n=865) and 1 year old (1å, n=153) females are shown separately. The date is given as days after 30 March.



ringmærkede individer. Spurvehøgen starter fældningen af bl.a. svingfjerene, når æglægningen begynder (Holstein 1950, Newton & Marquiss 1981b), og da hunnen opholder sig ved reden fra redebygningen til ungerne er 2-3 uger gamle, fældes hendes fjer i redebevoksningen. Hannens fjer ligger derimod spredt i hele fourageringsområdet, og derfor findes der kun få fjer fra hannerne. Fældningen af håndsvingfjerene forløber fra den inderste og udefter (Newton & Marguiss 1981b), og de første 5 håndsvingfjer fældes under rugningen. I denne undersøgelse er alle fældefjer indsamlet og arkiveret efter år og lokalitet (se Nielsen 2004a for yderligere indformation om aldersbestemmelse).

Som et mål for dødelighed er her brugt gennemmeldninger af døde Spurvehøge ringmærket som unger i undersøgelsesområdet i perioden 1977-97 og gemeldt til og med 2002. Det antages, at Spurvehøge gemeldt inden 1. maj i deres andet kalenderår er døde inden de var begyndt at yngle, mens fugle gemeldt efter 1. april i deres tredje kalenderår antages at have været ynglefugle.

Meteorologiske data er indhentet fra DMIs målestationer Hjørring og Tylstrup. Oplysninger om frøsætningen hos bøg stammer fra Jacobsen (1994) og J.T. Laursen (pers. medd.).

Resultater

Æglægning

Tidspunktet for æglægningens begyndelse kunne beregnes for 1018 første-kuld fra hunner med kendt alder (153 fra 1-årige og 865 fra adulte hunner). Gennemsnitlig blev disse kuld påbegyndt 2. maj \pm 7,1 dage (SD), med en variationsbredde på 45 dage (15. april – 30. maj). De adulte hunner begyndte 15. april – 21. maj (gennemsnit 1. maj \pm 6,1 dage), de 1-årige hunner 21. april – 30. maj (gennemsnit 10. maj \pm 6,9 dage). Forskellen mellem de to aldersklasser var stærkt signifikant ($t_{1016} = 16,73$, $P = 10^{-55}$). Langt de fleste (93%) af de adulte hunner begyndte æglægningen 21. april – 12. maj, mens 92% af de 1-årige hunner begyndte 1. maj – 23. maj (Fig. 1). Inden for det enkelte år strakte æglægningens start sig over en periode på 21-37 (gennemsnit 31) dage, og de tidligste hunner startede 15.-26. april (gennemsnit 20. april).

For par, hvor alderen var kendt hos begge køn, var der en tydelig sammenhæng mellem æglægningens begyndelse og fuglenes alder. Par med to gamle fugle påbegyndte gennemsnitligt æglægningen 30. april, mens par hvor mindst én af magerne var 1-årig startede 9-13 dage senere (Tabel 1;

Tabel 1. Gennemsnitlig dato for første æg i kuld af par med kendt alder. Vendsyssel 1979-97.

Laying date of first egg in clutches of pairs in which both mates were of known age (one year old (1å) or older (ad.)).

Hun <i>Female</i>	Han <i>Male</i>	Gennemsnit <i>Mean</i>	SD	Var.-bredde <i>Range</i>	n
ad.	ad.	30. april	5,71	16/4 – 21/5	286
ad.	1å	10. maj	7,45	27/4 – 20/5	15
1å	ad.	9. maj	6,80	28/4 – 23/5	28
1å	1å	13. maj	5,84	1/5 – 27/5	26

Tabel 2. Korrelation mellem den årlige gennemsnitsdato for første ægs lægning og forskellige vejrparametre: gennemsnitstemperaturen for henholdsvis december-marts og april, samt nedbøren i henholdsvis marts-april og april. Data fra de to censusområder Sindal og Vest, 1979-97 (1987 ikke undersøgt).

Correlation between annual mean laying date and various weather parameters: 1) mean temperature Dec-Mar (all females); 2) same, adult females only; 3) mean temperature April; 4) Precipitation (mm) Mar-Apr; 5) Precipitation (mm) April. Data from 1979-1997, except 1987 (with 1991 excluded in the rightmost pair of columns).

	Alle år		Året 1991 udeladt	
	r	P	r	P
1) Gennemsnitstemperatur dec-mar (alle hunner)	-0,32	0,19	-0,41	0,10
2) Gennemsnitstemperatur dec-mar (adulte hunner)	-0,49	0,04		
3) Gennemsnitstemperatur apr	-0,42	0,08	-0,49	0,05
4) Nedbør (mm) mar-apr	0,44	0,07	0,62	0,01
5) Nedbør (mm) apr	0,39	0,11	0,49	0,04

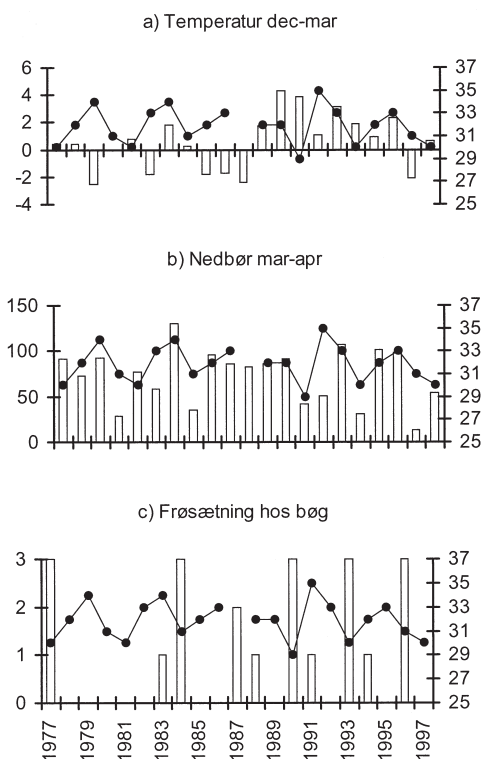


Fig. 2. Den årlige gennemsnitlige dato (—●—, angivet som antal dage efter 30. marts) for lægning af første æg, a) i forhold til gennemsnitstemperaturen (°C) i december-marts; b) i forhold til nedbøren (mm) i marts-april; c) i forhold til frøsætningen hos bøg det foregående år (særlig skala fra 0 til 3). Vendsyssel 1977-97 (1987 ikke undersøgt).

Annual mean laying date (right scale, showing days after 30 March; line with filled circles) and a) mean temperature during the preceding Dec-Mar; b) precipitation (mm) during Mar-Apr; c) beech mast production during the previous year (index value from 0-3).

$P < 10^{-8}$ ved sammenligning mellem par med to adulte mager og hver af de øvrige kombinationer, t-test). Par med to 1-årige mager lagde senere end par med en 1-årig hun og en ad. han ($P = 0,02$), mens sammenligningen med den anden kombination (ad. hun, 1-årig han) ikke var signifikant ($P = 0,16$). Der var ingen forskel mellem de to typer af par med én 1-årig mage ($P = 0,66$).

Æglægningstidspunktet afhang af nedbøren i marts-april ($r = 0,544$, $P = 0,01$) og frøsætningen hos bøg det foregående år ($r = -0,482$, $P = 0,03$), men tilsyneladende ikke af vinterens hårdhed (middeltemperaturen for december-marts) ($r = -0,193$, $P = 0,42$), i alle tre tilfælde med $n = 20$; jf. Fig. 2. Alle tre faktorer har indflydelse på mængden og tilgængeligheden af byttedyr. De tre faktorer varierer ikke parallelt, men hvor de alle har været "dårlige", som i 1979, har æglægningen været sen, mens æglægningen var tidlig i år, hvor de tre faktorer alle var gunstige (f.eks. 1990).

Data fra de to censusområder Sindal og Vest udgør et mere homogent materiale, fordi bestanden her blev fulgt hvert år. Her bekræftes sammenhængen mellem æglægningstidspunkt og nedbør, og en sammenhæng med temperaturen i de foregående måneder er også antydnet, især hvis det afvigende år 1991 udelades (Tabel 2). I 1991 var vejret usædvanlig koldt og vådt lige omkring klækningen, så mange af de tidlige unger døde, hvilket har påvirket beregningen af den gennemsnitlige æglægningsdato (jf. metodeafsnittet); desuden var der mange 1-årige ynglefugle det år.

Habitatets indflydelse på æglægningstidspunktet blev analyseret på basis af materialet fra 1977-88, hvor store dele af Vendsyssel blev undersøgt. Ynglelokaliteterne blev hver henført til én af fem mulige habitater efter hovedhabitatet inden for en

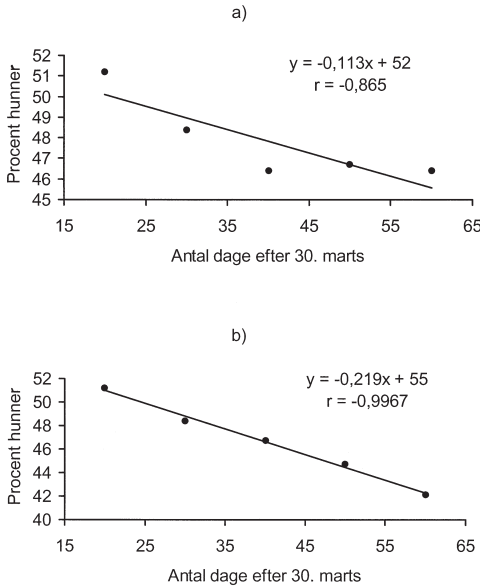


Fig. 3. Andelen af hunner blandt de udflyjende unger i forhold til ynglestart (dato for første æg; 10-dages perioder, angivet som antal dage efter 30. marts). Vendsyssel 1977-97 (1987 ikke undersøgt). a) alle hunner; b) adulte hunner.

Proportion of females among fledged young vs laying date (10-day periods, shown as days after 30 March). a) all females; b) adult females. Data from 1977-1997 except 1987.

radius af 1 km (se Nielsen 2004a for nærmere detaljer). Den gennemsnitlige dato for første ægs lægning var 3. maj i såvel landbrugsland som nåleskov og klitplantage (Tabel 3), men lå to dage tidligere i løvskove, og fire dage tidligere i bynære områder, formentlig pga. de bedre fourageringsbetingelser her; forskellen mellem de to sidstnævnte var ikke signifikant ($t_{84} = 1,31$, $P = 0,19$), men under ét lå de signifikant tidligere end de øvrige habitater ($t_{449} = 3,83$, $P = 0,00015$). Der var ingen forskel i andelen af 1-årige hunner blandt ynglefuglene i de fem omtalte habitattyper ($\chi^2 = 1,31$, $P = 0,86$).

Omlægning

Omlægning forekommer ikke særlig ofte; af 1709 yngleforsøg førte kun 27 (1,6%) til omlæg. Alle de involverede hunner var adulte. De omlagte kuld blev påbegyndt mellem den 15. maj og 11. juni, i gennemsnit 26. maj \pm 6,6 dage (SD).

Produktion

Kuld størrelsen var korreleret med æglægningstidspunktet, således at de tidligste kuld var de største ($r = -0,583$, $n=909$, $P < 10^{-83}$; se også Tabel 4). Dette var ikke blot en effekt af, at 1-årige hunner lagde senere end adulte, idet tendensen gjorde sig gældende for begge aldersklasser (ad. hunner: $r = -0,482$, $n = 765$, $P < 10^{-45}$; 1å hunner: $r = -0,478$, $n = 144$, $P < 10^{-8}$). Tilsvarende tendenser og signifikansniveauer fås når antallet af udflyjende unger betragtes. Kun kuld hvor mindst ét æg klækkede er medtaget (jf. metodeafnittet), hvorfor ungeproduktionen pr par er højere end i bestanden som helhed.

Der var desuden et fald i andelen af hunner blandt de udflyjende unger i forhold til æglægningstidspunktet, fra ca 51% for de tidligste kuld til ca 45% for sene kuld (Fig. 3; alle hunner $r = -0,865$, $P = 0,058$; ad. hunner $r = -0,997$, $P = 0,0002$). Der var også en tendens til, at der blev produceret flere udflyjende hunner i år med tidlig æglægning end i år med sen æglægning (Fig. 4), selv om sammenhængen ikke var signifikant for materialet som helhed ($r = 0,357$, $n = 20$, $P = 0,12$); det var den imidlertid, hvis de to mest afvigende år udelukkedes (1977 og 1997; $r = 0,510$, $n = 18$, $P = 0,03$).

Overlevelsen efter udflyvningen

Som mål for dødeligheden hos de unge Spurvehøge er brugt den procentdel af de udflyjende unger, der er anmeldt som døde frem til 1. maj det følgende år. I alt er 233 kønsbestemte unger (129 hanner, 104 hunner) anmeldt i den periode. Der var en signifikant sammenhæng mellem tidspunktet

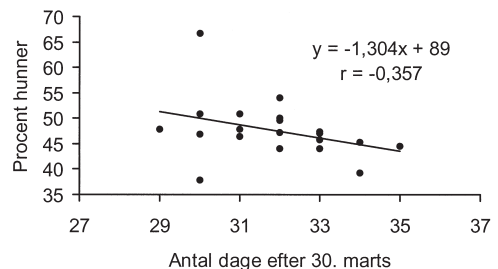


Fig. 4. Den årlige andel af hunner blandt de udflyjende unger i forhold til den årlige gennemsnitsdato for første ægs lægning, angivet som antal dage efter 30. marts. Vendsyssel 1977-97 (1987 ikke undersøgt).

Annual proportion of females (percent) among fledged young vs annual mean laying date (days after 30 March). Data from 1977-1997 except 1987.

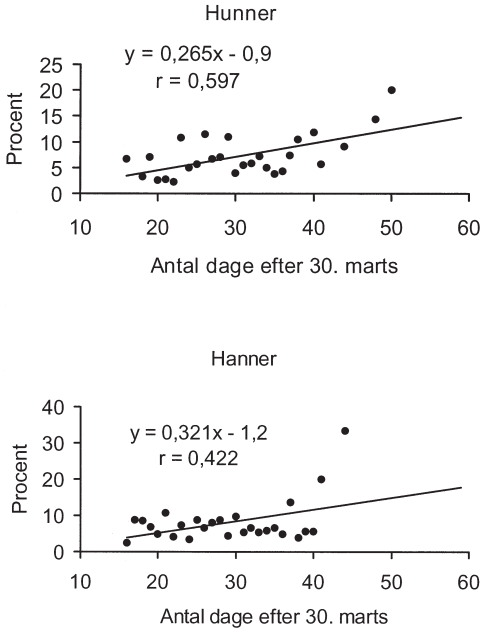


Fig. 5. Procentdel af de ringmærkede Spurvehøge-unger, der er gemeldt som døde inden for deres første leveår (fra de forlod redebevoksningen til 30. april det følgende år), i forhold til starttidspunktet for det kuld, hvori de blev født (n = 27 datoer, angivet som antal dage efter 30. marts). I alt indgår 104 gemeldte hunner og 129 gemeldte hanner.
Proportion (%) of the ringed Sparrowhawk fledglings recovered dead before 30 April of the following year, from clutches initiated on different days (n = 27 days, shown as days after 30 March). Top: 104 recovered females; bottom: 129 recovered males.

for kuldets påbegyndelse og gemeldingsprocenten for både hunner ($r = 0,597$, $n = 27$, $P = 0,001$) og hanner ($r = 0,422$, $n = 27$, $P = 0,028$), dvs. jo senere ungerne fløj fra reden, jo større var dødeligheden (Fig. 5). Det vil med andre ord sige, at unger fra tidlige kuld havde størst chance for at overleve indtil den følgende ynglesæson, og dermed for at indgå i ynglebestanden. Dette bekræftes af gemeldingerne af fugle i den yngledygtige alder (her: efter første april i fuglens tredje kalenderår, da ikke alle begynder at yngle som 1-årige); andelen af gemeldte Spurvehøge, der havde opnået denne alder, var større for unger fra tidlige kuld end for unger fra sene kuld (Fig. 6), om end resultatet, med kun fire punkter, ikke var helt signifikant trods den høje korrelationskoefficient ($r = -0,941$, $n = 4$, $P = 0,059$).

Diskussion

Der er en del usikkerhed forbundet med at tidsfæste æglægningstidspunktet ud fra ungerne estimerede alder, men ved direkte kontrol af seks formentlig repræsentative kuld var fejlen blot 1-3 dage. Det antages derfor, at de beregnede værdier for æglægningstidspunktet har en maksimal usikkerhed på ± 3 dage.

Der var en betydelig spredning i Spurvehøgens æglægningstidspunkt, som inden for det enkelte år strakte sig over 21-37 dage. Det stemmer godt overens med hvad Newton & Marquiss (1984) fandt i Skotland, hvor æglægningen dog begyndte senere end i Vendsyssel. Desuden var forskellen mellem æglægningstidspunktet for adulte og 1-årige hunner

Tabel 3. Den gennemsnitlige dato for lægningen af første æg i forskellige habitater i Vendsyssel, 1977-88. Ad. = adulte, Iå = 1-årige.

	Klitplantage	Nåleskov	Løvskov	Bynært område	Landbrugsland
Ad. hunner					
\bar{x}	1. maj	2. maj	30. april	28. april	1. maj
SD	6,4	6,1	4,4	4,8	6,0
n	55	133	30	43	116
Iå hunner					
\bar{x}	13. maj	10. maj	7. maj	9. maj	11. maj
SD	5,5	7,2	9,4	7,3	7,8
n	11	24	7	6	26
Alle hunner					
\bar{x}	3. maj	3. maj	1. maj	29. april	3. maj
SD	7,5	6,9	6,3	6,3	7,5
n	66	157	37	49	142

Tabel 4. Sammenhængen mellem forskellige mål for reproduktionen og yngletidspunktet (dato for lægning af første æg) for Spurvehøgen i Vendsyssel, 1977-97. For hver parameter og tidsinterval er angivet middelværdi, standardafvigelse og stikprøvestørrelse [$\bar{x} \pm SD$ (n)]. Ad. = adulte, 1å = 1-årige.
Reproductive performance vs timing of breeding (laying date of first egg) in Sparrowhawk, Vendsyssel 1977-1997. Each entry shows mean \pm SD (n). Ad. = adult, here meaning at least two years old; 1y = one year old.

	16-20. april	21-25. april	26-30. april	1-5. maj	6-10. maj	11-15. maj	16-20. maj	21-25. maj	26-30. maj
Æg pr kuld	5,2 ± 0,4 (19)	5,1 ± 0,6 (139)	5,0 ± 0,6 (250)	4,7 ± 0,7 (228)	4,2 ± 0,8 (160)	3,7 ± 0,8 (70)	3,3 ± 0,7 (32)	3,7 ± 0,7 (9)	3,0 ± 1,4 (2)
Clutch size									
Æg pr kuld, ad. hunner	5,2 ± 0,4 (19)	5,1 ± 0,6 (137)	5,0 ± 0,6 (242)	4,8 ± 0,6 (197)	4,3 ± 0,8 (116)	3,9 ± 0,9 (40)	3,7 ± 0,5 (12)	4,0 ± 0,0 (2)	
Clutch size, ad. females									
Æg pr kuld, 1å hunner	4,0 ± 0,0 (2)	4,0 ± 0,0 (2)	5,0 ± 0,5 (8)	4,2 ± 0,8 (31)	4,0 ± 0,9 (44)	3,4 ± 0,9 (30)	3,2 ± 0,8 (20)	3,6 ± 0,8 (7)	3,0 ± 1,4 (2)
Clutch size, 1y females									
Juv. pr par	4,3 ± 1,4 (21)	4,3 ± 1,2 (148)	4,3 ± 1,3 (280)	3,7 ± 1,4 (269)	3,3 ± 1,4 (175)	2,5 ± 1,5 (74)	1,8 ± 1,3 (34)	2,2 ± 1,0 (10)	1,3 ± 2,3 (3)
Fledglings per pair									
Juv. pr par med 1 + juv.	4,6 ± 1,1 (20)	4,5 ± 1,1 (146)	4,3 ± 1,1 (274)	3,8 ± 1,2 (259)	3,5 ± 1,2 (166)	3,0 ± 1,1 (62)	2,2 ± 1,0 (28)	2,2 ± 1,0 (10)	4,0 (1)
Fledglings per productive pair									
Juv. pr par med 1 + juv., ad. hunner	4,6 ± 1,1 (20)	4,5 ± 1,1 (144)	4,3 ± 1,1 (266)	3,9 ± 1,2 (230)	3,5 ± 1,2 (121)	3,1 ± 1,1 (37)	2,5 ± 0,9 (11)	3,5 ± 0,7 (2)	
Fledgl. per prod. pair, ad. females									
Juv. pr par med 1 + juv., 1å hunner	3,5 ± 0,7 (2)	3,5 ± 0,7 (2)	4,5 ± 1,5 (8)	3,5 ± 1,1 (29)	3,4 ± 1,2 (45)	2,9 ± 1,1 (25)	2,0 ± 1,1 (17)	1,9 ± 0,8 (8)	4,0 (1)
Fledgl. per prod. pair, 1y females									

kun gennemsnitligt 2-3 dage mod 9 dage i Vendsyssel, hvor de adulte hunner begyndte mærkbart tidligere, mens den gennemsnitlige dato for de 1-årige hunner næsten var den samme i de to undersøgelser.

Den årlige gennemsnitsdato for æglægning i Vendsyssel afhæng af andelen af 1-årige fugle i ynglebestanden

Hunnens vægt har stor indflydelse på æglægningstidspunktet, idet hunner med høj vægt starter tidligere og får større kuld end hunner med lav vægt (Newton & Marquiss 1981a, 1984, Newton et al. 1983). Det er hannen, der skaffer føden til hunnen i tiden op til æglægningen (Holstein 1950), og både mængden af bytte i det tidlige forår og Spurvehøge-hannens succes med at fange det afhænger af vejrforholdene (temperatur, nedbør) og byttedyrenes tilgang til føde, ikke mindst frøsaetningen hos bøg det foregående år (Newton & Marquiss 1981a, Newton 1986). DOFs vinterfugleindex (Jacobsen 1994) viser en klar sammenhæng mellem frøsaetningen hos bøg og mængden af frøædende fugle såsom finker og mejser, som er vigtige byttedyr for Spurvehøgen (Nielsen 2004b). Generelt vil Spurvehøgen derfor begynde æglægningen tidligt efter milde vintre og tørre forår, især hvis frøsaetningen hos bøg har været stor det foregående år, sådan som denne undersøgelse også viste. Årene 1989 og 1991 faldt noget uden for dette mønster, idet Spurvehøgen tilsyneladende startede sent trods de ekstremt milde vintre og normale forår. For 1989 kan dårlig frøsaetning hos bøg året før have spillet en rolle, mens en stor, vejrbebetiget dødelig blandt nyklækkede unger hos tidlige kuld i 1991 formentlig har påvirket det estimerede starttidspunkt dette år; desuden var der en høj andel af 1-årige hunner i 1991 (Nielsen 2004a).

Der var kun små forskelle mellem Spurvehøgens æglægningstidspunkt i de forskellige ynglehabitater; æglægningen startede stort set samtidigt i de store klitplantager, nåleskovene og de små plantager i det åbne landbrugsland, men var en smule tidligere

i løvskovene og de bynære områder, både for adulte og 1-årige hunner. Det skyldes sandsynligvis, at mængden af tilgængelig føde her er større. I en undersøgelse ved Århus 1979-87 fandt Frimer (1989), at Spurvehøgene gennemsnitligt begyndte æglægningen 28. april i by-zonen og 6. maj i land-zonen. Undersøgelsen af forholdet mellem habitat og æglægningstidspunkt i Vendsyssel er baseret på data fra en periode med hårde vintre og mindre god frøsætning hos bøg, men data fra de to censusområder Sindal og Vest, som blev undersøgt gennem hele perioden, bekræfter den ubetydelige forskel i æglægningstidspunkt i henholdsvis nåleskov og landbrugsland. I Sindal (nåleskov) begyndte æglægningen gennemsnitligt 1. maj for adulte hunner og 9. maj for 1-årige hunner, mens de tilsvarende gennemsnitsdatoer i Vest (landbrugsland) var 30. april og 9. maj.

Ligesom i Skotland (Newton & Marquiss 1984, Newton 1986) havde æglægningstidspunktet stor betydning for kuld størrelsen og ungernes overlevelse til yngledygtig alder, idet tidligere æglægning betød større kuld og bedre ungeoverlevelse. Det tyder på, at en tidlig ynglestart i sig selv er en fordel, evt. fordi tidligt udfløjne unger bliver uafhængige på et tidspunkt, hvor fødeudbuddet er optimalt, og har længere tid til at opbygge konditionen og opøve deres færdigheder før efteråret og vinteren. I så fald starter Spurvehøge sandsynligvis æglægningen så tidligt de kan, afhængigt af deres kompetence (fx alder) og kvaliteten af territoriet (jf. Newton & Marquiss 1981a, 1984, Newton et al. 1983, Newton 1986). Faldet i kuld størrelse kan afspejle tilsvarende forskelle, men kan samtidig tjene til at fremskynde yngletidspunktet (der går mindst to dage mellem æggene i et Spurvehøge-kuld, Newton 1986).

Den aftagende andel af hunner blandt ungerne i sene kuld skal måske ses som en yderligere tilpasning til at fremskynde ynglen, eller til at modvirke en anstrengt fødesituation, hvad enten denne har sin rod i territoriets kvalitet eller i ynglefuglernes kompetence. Det kræver mere føde at opfodre en hun end en han (Moss 1979), og hunnerne er længere om at blive flyvefærdige. Daan (1996) mente, at en tendens i kønsfordelingen i forhold til æglægningstidspunktet skyldtes en kønsspecifik forskel i æglægningstidspunktets betydning for chancen for, at ungen selv ville komme til at bidrage til senere generationer. Det ser da også ud til, at en tidlig "fødselsdag" har en større positiv effekt på overlevelsen af hunner end af hanner hos Spurvehøgen (Newton 1986; se også Fig. 5), og at hunligt afkom altså profiterer særlig meget af en tidlig ynglestart.

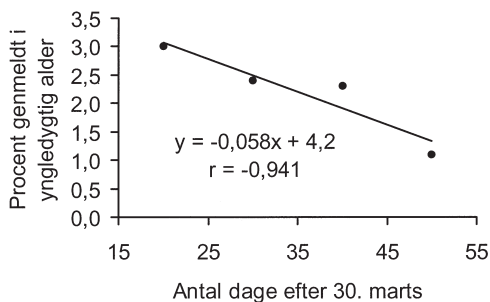


Fig.6. Andelen af ringmærkede Spurvehøge genmeldt som døde efter 1. april i deres tredje kalenderår, i forhold til starttidspunktet for det kuld, hvori de blev født, angivet i 10-dages perioder som antal dage efter 30. marts. I alt indgår 90 genmeldte fugle.

Proportion (%) of ringed Sparrowhawk fledglings recovered dead after 1 April of the third calendar year (when almost two years old), shown in relation to the day of initiation of the clutch in which they were born (given in 10-day periods as days after 30 March). The total number of recovered birds included is 90.

Der skal rettes en tak til alle skovejere i området, som har givet tilladelse til at arbejde i deres skove. En tak til Henrik Grunnet og Jørgen Kærbo Jensen for hjælp med indsamling af materiale i perioder. Zoologisk Museum takkes for at have leveret ringe og styret gemmelningerne i forbindelse med projektet. Mange medlemmer af Dansk Ornitologisk Forenings Rovfuglegruppe takkes for inspirerende samtaler gennem årene. En særlig tak til Kurt Storgaard og Per Bomholt, samt især til Kaj Kamp for kritisk gennemgang og hjælp med manuskriptet.

Summary

The significance of timing of laying for production and survival of young in the Sparrowhawk *Accipiter nisus* in Vendsyssel, Northen Denmark

Data were collected during 1977-1997 in a 2417 km² study area in Vendsyssel (see Nielsen 2004a for details on methods and study area). Time of laying was estimated from nestling age at ringing, based on wing measurements, and on incubation periods (laying of first egg to mean hatching of brood) of 38 days for 4-egg clutches, 40 days for 5-egg clutches, 41 days for 6-egg clutches, and 42 days for 7-egg clutches. Clutch size was determined as total number of live and dead young, and (remnants of) unhatched eggs. Parents were aged (1 year old ('1y') or older ('adult')) from shed feathers. As a measure of mortality was used recoveries to and including 2002 of dead birds ringed during the study; those recovered before 1 May of their 2nd calendar year were considered never to have bred, while those recovered after 1 April of their 3rd calendar year were assumed to have been breeders.

The earliest date a clutch was initiated was 15 April, the latest 30 May, with an overall mean of 2 May. The mean for adult females was 1 May, for 1y females 10 May, the difference being statistically significant (Fig. 1). In pairs where both mates were of known age, clutches of pairs of two adult birds were, on average, initiated on 30 April, 9-13 days earlier than clutches of pairs where at least one member was 1y (Table 1). Irrespective of age, females having territories in broad-leaved forest or near towns bred earlier than females in coniferous forest or agricultural land.

Replacement clutches were rare, only 27 (1.6%) in 1709 breeding attempts. All involved females were adult. Relays were initiated on 26 May \pm 6.6 days (SD), ranging from 15 May to 11 June.

Clutch initiation was correlated with the amount of precipitation in March-April ($r = 0,62$, $P = 0,01$) and inversely correlated with the beech mast production in the previous year ($r = -0,48$, $P = 0,03$), whereas a connection with the winter temperature was less clear (Table 2, Fig. 2).

For both adult and 1y females, there was a clear correlation between clutch initiation date and both clutch size and production of young (Table 4). Also the sex ratio was influenced by laying date: the proportion of females among the fledglings decreased with laying date of the clutch, from 51% in early broods to 45% in late broods (Fig. 3; all females $r = -0,865$, $P = 0,058$; ad. females $r = -0,997$, $P = 0,0002$). In addition, the number of fledged females tended to be higher in years with early breeding than in late years (Fig. 4).

Timing of breeding also influenced the survival of the young during their first year, so that fledglings from early broods had better chances of surviving to breeding age than fledglings from late broods (Fig. 5). This was confirmed when recoveries of birds having reached an age of two years or more were considered: here the proportion recovered was higher, the earlier the brood in which the bird grew up (Fig. 6).

Referencer

Daan, S., C. Dijkstra, R. Drent & T. Meijer 1988: Food supply and annual timing of avian reproduction. – *Acta 19 Congr. Internat. Ornith.* 392-407.

- Daan, S., C. Dijkstra & F.J. Weissing 1996: An evolutionary explanation for seasonal trends in avian sex ratios. – *Behav. Ecology* 7: 426-430.
- Frimmer, O. 1989: Breeding performance in a Danish suburban population of Sparrowhawks *Accipiter nisus*. – *Dansk Orn. Foren. Tidsskr.* 83: 151-156.
- Holstein, V. 1950. Spurvehøgen *Accipiter nisus* (L.). – Hirschsprung's Forlag, København.
- Jacobsen, E.M. 1994: Danske vinterfugles forekomst 1975/76-1992/93 i relation til skovtræernes frøsætning. – *Dansk Orn. Foren. Tidsskr.* 88: 79-84.
- Moss, D. 1979: Growth of nestling Sparrowhawks (*Accipiter nisus*). – *J. Zool., Lond.* 187: 297-314.
- Newton, I. 1979: Population ecology of raptors. – Poyser, Berkhamsted.
- Newton, I. 1986: The Sparrowhawk. – Poyser, Calton.
- Newton, I. & M. Marquiss 1981a: Effect of additional food on laying dates and clutch-sizes of Sparrowhawks. – *Ornis Scand.* 12: 224-229.
- Newton, I. & M. Marquiss 1981b: Moulting in the Sparrowhawk. – *Ardea* 70: 163-172.
- Newton, I. & M. Marquiss 1984: Seasonal trend in the breeding performance of Sparrowhawk. – *J. Anim. Ecol.* 53: 809-829.
- Newton, I., M. Marquiss & A. Village 1983: Weights, breeding, and survival in European Sparrowhawks. – *Auk* 100: 344-354.
- Nielsen, J. T. 2004a: Spurvehøgens *Accipiter nisus* bestandsudvikling, ynglehabitat, alderssammensætning og ungeproduktion i Vendsyssel, 1977-97. – *Dansk Orn. Foren. Tidsskr.* 98: 147-162.
- Nielsen, J. T. 2004b: Spurvehøgens *Accipiter nisus* bytedyr i Vendsyssel 1978-97. – *Dansk Orn. Foren. Tidsskr.* 98: 163-173.
- Opdam, P. & G. Müskens 1976: Use of shed feathers in population studies of *Accipiter* hawks (Aves, Accipitiformes, Accipitridae). – *Beaufortia* 24: 55-62.
- Zollinger, R. & G. Müskens 1994: Population dynamics and lifetime reproductive success in Sparrowhawks *Accipiter nisus* in a Dutch-German study area. Pp 77-85 i Meyburg, B.-U. & R.D. Chancellor (red.): Raptor conservation today. – WWGBP/Pica Press.

Antaget 9. april 2004

Jan Tøttrup Nielsen (yepes@mail.tele.dk)
Espedal 4, Tolne
9870 Sindal