

0 49

forskningsrapport

Hekkeinvestering og voksendødelighet hos norske sjøfugler

Kjell Einar Erikstad
Tycho Anker-Nilssen
Magne Asheim
Robert T. Barrett
Jan Ove Bustnes
Karl-Otto Jacobsen
Ivar Johnsen
Bernt-Erik Sæther
Torkild Tveraa



NINA

NORSK INSTITUTT FOR NATURFORSKNING

Hekkeinvestering og voksendødelighet hos norske sjøfugler

Kjell Einar Erikstad
Tycho Anker-Nilssen
Magne Asheim
Robert T. Barrett
Jan Ove Bustnes
Karl-Otto Jacobsen
Ivar Johnsen
Bernt-Erik Sæther
Torkild Tveraa

NINAs publikasjoner

NINA utgir fem ulike faste publikasjoner:

NINA Forskningsrapport

Her publiseres resultater av NINAs eget forskningsarbeid, i den hensikt å spre forskningsresultater fra institusjonen til et større publikum. Forskningsrapporter utgis som et alternativ til internasjonal publisering, der tidsaspekt, materialets art, målgruppe m.m. gjør dette nødvendig.

NINA Utredning

Serien omfatter problemoversikter, kartlegging av kunnskapsnivået innen et emne, litteraturstudier, sammenstilling av andres materiale og annet som ikke primært er et resultat av NINAs egen forskningsaktivitet.

NINA Oppdragsmelding

Dette er det minimum av rapportering som NINA gir til oppdragsgiver etter fullført forsknings- eller utredningsprosjekt. Opplaget er begrenset.

NINA Temahefter

Disse behandler spesielle tema og utarbeides etter behov for å informere om viktige problemstillinger i samfunnet. Målgruppen er "almenheten" eller særskilte grupper, f.eks. landbruket, fylkesmennenes miljøvernnavdelinger, turist- og friluftlivskretser o.l. De gis derfor en mer populærfaglig form og med mer bruk av illustrasjoner enn ovennevnte publikasjoner.

NINA Fakta-ark

Hensikten med disse er å gjøre de viktigste resultatene av NINAs faglige virksomhet, og som er publisert andre steder, tilgjengelig for et større publikum (presse, ideelle organisasjoner, naturforvaltningen på ulike nivåer, politikere og interesserte enkeltpersoner).

I tillegg publiserer NINA-ansatte sine forskningsresultater i internasjonale vitenskapelige journaler, gjennom populærfaglige tidsskrifter og aviser.

Erikstad, K.E., Anker-Nilssen, T., Asheim, M., Barrett, R.T., Bustnes, J.O., Jacobsen, K.-O., Johnsen, I., Sæther, B.-E. og Tveraa, T. 1994. Hekkeinvestering og voksendødelighet hos norske sjøfugler. - NINA Forskningsrapport 49: 1-25.

Trondheim, februar 1994

ISSN 0802-3093

ISBN 82-426-0412-6

Forvaltningsområde:

Kystøkologi

Coastal ecology

Rettinghaver ©:

Stiftelsen Norsk institutt for naturforskning (NINA)

Publikasjonen kan siteres fritt med kildeangivelse

Redaksjon:

Eli Fremstad

NINA, Trondheim

Design og layout:

Guri Jermstad

Kari Sivertsen

Sats: NINA

Trykk: Strindheim Trykkeri AL

Opplag: 400

Trykket på miljøpapir

Kontaktadresse:

NINA

Tungasletta 2

7005 Trondheim

Tel: 73 58 05 00

Fax 73 91 54 33

Tilgjengelighet: Åpen

Prosjekt nr.: 2694, 2696

Ansvarlig signatur:

Eli Fremstad

Oppdragsgiver:

Direktoratet for naturforvaltning

Fylkesmannen i Nordland, Miljøvernnavdelingen

Fylkesmannen i Troms, Miljøvernnavdelingen

Fylkesmannen i Finnmark, Miljøvernnavdelingen

Referat

Erikstad, K.E., Anker-Nilssen, T., Asheim, M., Barrett, R.T., Bustnes, J.O., Jacobsen, K.-O., Johnsen, I., Sæther, B.-E. og Tveraa, T. 1994. Hekkeinvestering og voksendødelighet hos norske sjøfugler. - NINA Forskningsrapport 49: 1-25.

Hekkeinvestering og voksendødelighet ble studert hos lunde *Fratercula arctica* (Røst og Hornøya), lomvi *Uria aalge*, polarlomvi *Uria lomvia*, krykkje *Rissa tridactyla* (Hornøya) og ærfugl *Somateria mollissima* (Grindøya). Dødeligheten ble estimert ved hjelp av dataprogrammet SURGE. I samme tidsrom ble overlevelsen hos lunde på Røst beregnet til 91 %, mens tilsvarende estimat for Hornøya var bare 79 %. Dersom forskjellen er reell, innebærer dette at fuglene på Røst forventes å leve i 7-8 år fra første hekking, mens Hornøya-fuglene bare lever i 3 år. For de fleste arter hvor det forelå data for mer enn to år, ble det påvist en betydelig variasjon i overlevelsen mellom år. Hos lomvi på Hornøya varierte den mellom 87 % og 100 % over 5 år, hos krykkje på Hornøya varierte den mellom 60 % og 91 % over 3 år, og hos ærfugl på Grindøya varierte den mellom 60 % og 100 % over 7 år. Eksempelvis vil en overlevelse på 97 % innebære at fuglene forventes å leve i hele 23 år fra første hekking, m.a.o. 7-8 ganger så lenge som fugler med en overlevelse på 79 %.

Eksperimentelle studier av sammenhengen mellom hekkeinvestering og voksenoverlevelse (krykkje) viste klart at økte belastninger i hekkesesongen øker dødeligheten for voksne. Studier både på lunde og ærfugl viste også at det foreldrene investerer i unger er avhengig av deres egen kroppskondisjon. Disse resultatene viser klart at variasjon i voksenoverlevelse betyr langt mer enn variasjon i ungeproduksjon for de bestandsvingningene vi observerer hos sjøfugl. For en enda bedre forståelse av faktorer som regulerer sjøfuglbestandene, er det nødvendig med detaljerte studier (både oppfølging av langtidstudier og eksperimentelle studier) av sammenhengen mellom variasjon i næringstilgang, hekkeinvestering, kroppskondisjon og voksenoverlevelse.

Emneord: Sjøfugl - hekkeinvestering - dødelighet.

Kjell Einar Erikstad, Jan Ove Bustnes, Magne Aasheim, Karl-Otto Jacobsen, Ivar Johnsen og Torkild Tveraa, Norsk institutt for naturforskning, c/o Tromsø museum, 9006 Tromsø.

Tycho Anker-Nilssen og Bernt-Erik Sæther, Norsk institutt for naturforskning, Tungasletta 2, 7005 Trondheim.

Robert T. Barrett, Tromsø museum, 9006 Tromsø.

Abstract

Erikstad, K.E., Anker-Nilssen, T., Asheim, M., Barrett, R.T., Bustnes, J.O., Jacobsen, K.-O., Johnsen, I., Sæther, B.-E., Tveraa, T. 1994. Parental investment and adult survival in Norwegian seabirds. - NINA Forskningsrapport 49: 1-25.

Parental investment and adult survival was studied in Puffins *Fratercula arctica* (Hornøya and Røst), Common Guillemots *Uria aalge* (Hornøya), Brünnich's Guillemots *Uria lomvia* (Hornøya), Kittiwake *Rissa tridactyla* (Hornøya), and Common Eider *Somateria mollissima* (Grindøya). The survival of birds was estimated using the computer programme SURGE. Survival of Puffins on Røst was estimated to 91 % and on Hornøya to only 79 % during the same time period. Such a considerable difference in survival rate implies that birds on Røst have a further life expectancy of 7 years from first breeding, while the corresponding estimate for birds from Hornøya is only 3 years. For most of the species for which data from several years were available, annual adult survival varied considerably: for Common Guillemots and Kittiwakes on Hornøya from 87 % to 100 % and from 60 % to 91 %, respectively, and for Common Eiders on Grindøya from 60 % to 100 %.

Experimental manipulation of clutch size in Kittiwakes showed that females produce the number of eggs which maximize the number of fledglings. Females which raised an additional chick had a considerably lower survival than controls. Studies on both Puffins and Common Eiders showed that female body condition greatly influenced her willingness to invest in offsprings. To increase our understanding of population regulation in seabirds there is a great need for long-term studies in combination with experimental manipulation to examine the relationship between food shortage, body condition and adult survival.

Key words: Seabirds - parental investment - survival.

Kjell Einar Erikstad, Jan Ove Bustnes, Magne Aasheim, Karl-Otto Jacobsen, Ivar Johnsen and Torkild Tveraa, Norwegian Institute for Nature Research, c/o Tromsø Museum, N-9006 Tromsø.

Tycho Anker-Nilssen and Bernt-Erik Sæther, Norwegian Institute for Nature Research, Tungasletta 2, N-7005 Trondheim.

Robert T. Barrett, Tromsø Museum, N-9006 Tromsø.

Forord

Denne rapporten gir en oversikt over de viktigste resultatene pr. utgangen av 1993 fra prosjektet "Demografi og voksendødelighet hos sjøfugl". Prosjektet startet i 1990 som et samarbeidsprosjekt mellom NINA, DN og Fylkesmennene i Nordland, Troms og Finnmark.

Deler av feltarbeidet er utført i nært samarbeid med sjøfuglstudiene innenfor rammen av forskningsprogrammet MARE NOR og NINA's instituttprogram for kystøkologi.

En betydelig del av resultatene som presenteres er skaffet til veie gjennom doktorgradsstudier og hovedfagsoppgaver i samarbeid med Universitetene i Tromsø og Trondheim. Følgende oppgaver er gjennomført hvor viktige resultater inngår i denne rapporten.

Anker-Nilssen, T. 1992. Food supply as a determinant of reproduction and population development in Norwegian Puffins *Fratercula arctica*. - Dr. scient.-avhandling i økologi, Universitetet i Trondheim.

Asheim, M. 1993. Mass loss in chick rearing guillemots *Uria* spp. stress or adaption. - Cand. scient.-oppgave i økologi, Universitetet i Tromsø.

Bustnes, J.O. 1992. Intraspecific variation in the parental care of the Common Eider *Somateria molissima*. - Dr. scient.-avhandling i økologi, Universitetet i Tromsø.

Jacobsen, K.-O. 1993. The costs of reproduction in the Kittiwake *Rissa tridactyla* (L.). - An experimental study. - Cand. scient.-oppgave i økologi, Universitetet i Tromsø.

Johnsen, I. 1993. On the regulation of parental investment of the Puffin. - Cand. scient.-oppgave i økologi, Universitetet i Tromsø.

I tillegg har i perioder en rekke personer vært engasjert i feltarbeidet. Spesielt Per Fauchald og Geir Halvorsen som gjorde en heroisk innsats med å sjekke lunderinger og veie krykkjeunger under ekstreme værforhold på Hornøya, og Hilde Stol Øyan som var like pågående med teleskopet på Røst. Takk også til Harald Steen som har vært til stor hjelp i forbindelse med bruk av programpakken SURGE.

Tromsø desember 1993

Kjell Einar Erikstad

Innhold

Referat	3
Abstract.....	3
Forord	4
1 Innledning	5
2 Beregning av overlevelse	6
3 Studier av enkeltarter	6
3.1 Hekkeinvestering hos lunde	6
3.1.1 Innledning	6
3.1.2 Metoder og materiale	6
3.1.3 Resultater	7
3.1.4 Diskusjon.....	8
3.2 Overlevelse av lunde på Hornøya og Røst.....	10
3.2.1 Innledning	10
3.2.2 Metoder og materiale	10
3.2.3 Resultater	10
3.2.4 Metoder	11
3.2.5 Konklusjon	12
3.3 Massetap i ungeperioden hos lomvi og polarlomvi: stress eller adaptasjon.....	13
3.3.1 Innledning	13
3.3.2 Modellen.....	13
3.3.3 Resultater og diskusjon.....	13
3.4 Overlevelse og tidspunkt for hekking hos lomvi og polarlomvi.....	14
3.4.1 Innledning	14
3.4.2 Resultater og diskusjon.....	15
3.5 Hekkeinvestering og voksenoverlevelse hos krykkje	16
3.5.1 Innledning	16
3.5.2 Resultater og diskusjon.....	16
3.6 Hekkeinvestering og overlevelse hos ærfugl.....	19
3.6.1 Innledning	19
3.6.2 Resultater og diskusjon.....	20
4 Konklusjon og anbefalinger for videre studier	23
5 Litteratur	24

1 Innledning

Sjøfuglene er karakterisert av en lav reproduksjonsevne. Som regel legger de bare ett egg. Til gjengjeld har de en svært høy voksenoverlevelse. For eksempel er det hos havhest *Fulmarus glacialis* funnet at mer enn 95 % av voksne fugler overlever fra det ene året til det neste (Ollason & Dunnet 1988).

Hos flere norske sjøfuglarter er det funnet store årsvariasjoner i hekkesuksess. På Røst ble det i perioden 1969-82 nesten ikke produsert unger av lunde *Fratercula arctica*, noe som utvilsomt hang sammen med manglende tilgang på fisk av en gunstig størrelse i ungeperioden (Anker-Nilssen 1987, 1992). Dette førte til at bestanden ble mer enn halvert i løpet av 1980-årene (Anker-Nilssen & Røstad 1993). Det har også vært en kraftig bestandsnedgang hos lomvi, bl.a. i enkelte kolonier i Øst-Finnmark, som høyst sannsynlig hadde sammenheng med kollapset i bestanden av lodde *Mallotus villosus* vinteren 1986 (Vader et al. 1990).

For arter med svært lang levetid og lav reproduksjonsevne viser teoretiske analyser at bestandsveksten, og dermed bestandens evne til å kompensere for svingninger i miljøforholdene, er svært følsomme for variasjoner i den voksne overlevelsesraten (Charworth 1980). Imidlertid er ikke kunnskap om dødeligheten i seg selv tilstrekkelig til å forutsi de langsiktige konsekvensene av en varierende hekkesuksess. Dette henger sammen med at investeringen i hekketiden kan påvirke sjansen for at de voksne skal overleve. Teoretisk sett kan da konsekvensen av en feilslått hekkesesong langt på vei bli motvirket av en forhøyet overlevelse. Eller i motsatt fall kan en tilsynelatende vellykket hekkesesong ha medført en så stor investering at dødeligheten øker. Dette forutsetter i sin tur at de voksne regulerer foringsinnsatsen i forhold til ungens behov, noe som er uklart hos sjøfugl (Ricklefs 1992).

Flere undersøkelser av lengelevende sjøfuglarter har demonstrert at det er store individuelle forskjeller med hensyn til å investere i hekking (Woller et al. 1992). En mulig forklaring er at dette er relatert til forskjeller i kroppskondisjon. Et av prosjektets hensikter har derfor vært eksperimentelt å undersøke hvilken betydning kroppskondisjon har for evnen til å overleve og investere i hekking. Dersom en slik sammenheng er tilstede, kan man anta at miljøsvingninger i havet kan påvirke sjøfuglenes populasjonsdynamikk gjennom en påvirkning av kroppskondisjonen. En forståelse av de faktorer som påvirker kroppsvekt og kondisjon hos disse artene kan derfor gi kunnskap om hvordan ulike miljøforhold påvirker populasjonsdynamikken til lengelevende sjøfugler.

Et hovedmål med dette prosjektet er å beregne overlevelsesrater for noen av våre viktige sjøfuglarter ved hjelp av nyere fangst-gjenfangst-modeller (Lebreton et al. 1992) og videre å undersøke om variasjonen i kroppsvekt og kondisjon kan forklare individuelle forskjeller i reproduksjonsevne og variasjon i voksendødelighet. Lunde er blitt studert både på Hornøya og på Røst for å kunne sammenligne overlevelsesrater i en koloni hvor rekrutteringen har vært svært lav i en årrekke (Røst) med en koloni hvor hekkesuksessen med få unntak har vært svært god (Hornøya).

Undersøkelsene har vært gjennomført på følgende lokaliteter og arter: **Hornøya** i Vardø kommune (Øst-Finnmark); lomvi *Uria aalge*, polarlomvi *U. lomvia*, lunde og krykkje *Rissa tridactyla*. **Grindøya** i Troms kommune; ærfugl *Somateria mollissima*. Herynken i **Røst** kommune (Nordland); lunde.

2 Beregning av overlevelse

Overlevelse ble estimert ved å benytte SURGE (Pradel & Lebreton 1991). SURGE er, pr i dag, det programmet som gir de mest pålitelige estimat for overlevelse. Tradisjonelt er overlevelse blitt forvekslet med gjenkomstrater. Dette har ført til at overlevelsen i de fleste tilfeller er blitt underestimert (Lebreton et al. 1993). Pålitelig estimering av overlevelse krever at "fangbarhet" skilles fra overlevelse. Dette er mulig ved å observere merkede individer i minimum to tidssteg etter merking. Fangbarhet er i dette tilfelle definert som sannsynligheten for at et individ, i en gitt populasjon, skal bli observert i en gitt tidsperiode. SURGE gjør det mulig å skille de to parametrene, ved at overlevelse fra år n til $n+1$ justeres ved å korrigere for det antall individer merket i år n som ble observert i år $n+2$ eller senere, men ikke i år $n+1$. Programmets fleksible oppbygging gjør det mulig å finne den modellen som mht. tidsvariasjon i fangbarhet og/eller overlevelse beskriver et gitt datasett mest korrekt (Lebreton et al. 1992).

3 Studier av enkeltarter

3.1 Hekkeinvestering hos lunde

3.1.1 Innledning

Lunden legger kun ett egg i året. De starter vanligvis å hekke når de er 5 år gamle, har en årlig overlevelse på omkring 90-95 %, og en forventet levealder på 15-25 år (Harris & Wanless 1991). I henhold til nyere livshistorieteori (Stearns 1992) vil det foreldrene investerer i avkom hos slike lengelevende arter reguleres av sammenhengen mellom reproduktiv innsats og overlevelsen av de voksne. Det vil ikke lønne seg å favorisere investering i avkom på bekostning av egen overlevelse.

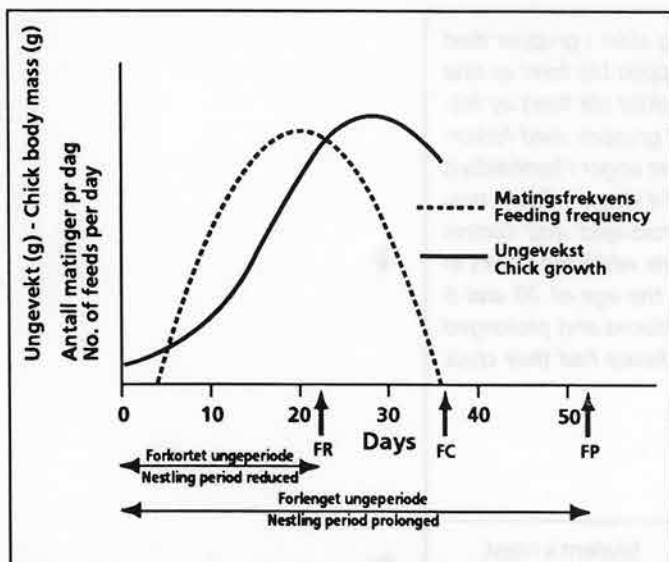
Det er i hovedsak to mekanismer som kan gi en optimal balanse mellom investering i avkom og sjansen for framtidig overlevelse. 1) Investering i avkom kan være fiksert, og uavhengig av behovet for ungen. Denne hypotesen blir refert til som "fiksert investering-hypotesen". 2) Investering i avkom er fleksibel og avhengig av ungens behov ("fleksibel investering-hypotesen"). En slik fleksibel variasjon i investering kan være avhengig av foreldrenes kroppskondisjon. Ifølge denne hypotesen skal det være stor individuell variasjon hos de voksne i evnen de har til å reagere på ungenes behov.

Målet med denne undersøkelsen har vært å teste disse to hypotesene for regulering av foreldreinvestering. Det er en betydelig kostnad for en lunde å fø opp ungen sin (Croxall 1984). Vi har derfor manipulert foreldreinvesteringen ved å omplassere unger av ulike alder mellom forskjellige reirhuler. Dette gir oss svar på to viktige spørsmål. 1) Er foreldrene villige til å øke sin investering i unger? og 2) Hvis de øker sin investering, varierer denne evnen hos forskjellige individer?

3.1.2 Materiale og metoder

Vi delte foreldrene i tre grupper. I den ene gruppen ($n = 24$) ble ungeperioden forlenget ved å omplassere ungen som var 20 dager med en fosterunge som var 6 dager gammel. I den andre gruppen ($n = 24$) forkortet vi reirperioden ved å omplassere ungen som var 6 dager med en fosterunge som var 20 dager. En tredje gruppe ($n = 21$) som ikke ble manipulert, ble brukt som kontroll.

En skjematisk framstilling av eksperimentoppsettet viser at foreldrene med en redusert ungeperiode fikk en stor unge på et tidspunkt hvor foringsraten som regel er på et maksimum (figur 1).



Figur 1

En skematisk framstilling av eksperiment-oppsettet. Sammenhengen mellom ungers vekst og foreldrenes matingsfrekvens er hentet fra Ashcroft (1979). Den eksperimentelt forkortede og forlengete reirtida og den forventede tida det tar ungene å bli flyvedyktige i de tre gruppene forkortet (FR), kontroll (FC) og forlenget (FP), er merket med piler. Legg merke til at unger (6 og 20 dager gamle) som ble byttet mellom reir blir foret med svært forskjellig rate. - A schematic presentation of the experimental set-up. The relationship between chick growth and the feeding frequency of parents (in normal nests) are taken from Ashcroft (1979). The experimentally reduced and prolonged fledging period and the expected time of fledging of chicks in reduced (FR), controls (FC) and prolonged (FP) groups are indicated by arrows. As indicated, chicks (6 and 20 days old) which were moved between nests are fed at very different rates.

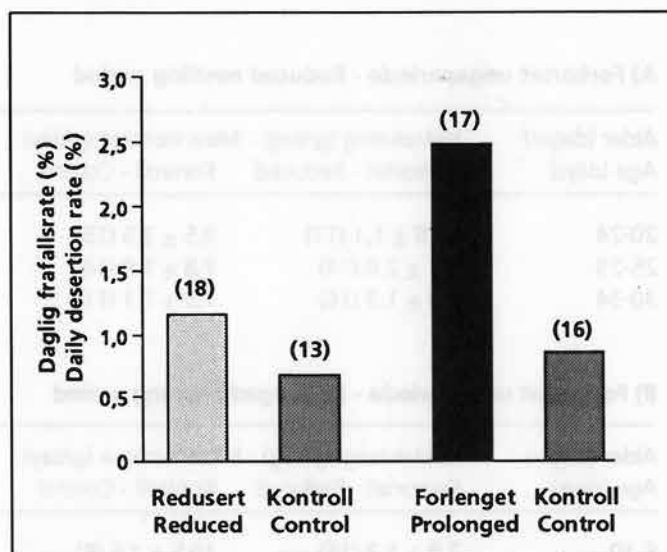
3.1.3 Resultater

Vekstraten til ungene i den gruppen som fikk forkortet ungeperiode avvek ikke fra den til kontrollene (**tabell 1**). Ungene til de foreldrene som fikk en forlenget ungeperiode vokste også normalt inntil de var ca 30 dager gamle. Etter 30 dager fikk disse ungene en redusert vekstrate. Denne reduserte vekstraten falt sammen med det tidspunktet da foreldrene hadde foret unger i ca 45 dager, som var den normale ungeperioden for kontrollene.

I den gruppen som fikk forlenget ungeperioden, var det en større andel av foreldrene som ga opp hekkingen enn foreldre i kontrollgruppen og de med forkortet ungeperiode (**figur 2**),

men ingen ga opp hekkingen før de hadde underholdt en unge et tidsrom som tilsvarte en normal ungeperiode (ca 45 dager) (**figur 3**).

De få foreldrene som var villige til å forlenge ungeperioden ut over det normale, hadde en lavere kroppsvekt enn kontrollene og de med forkortet ungeperiode da ungen var flyvedyktig (**figur 4**). Denne forskjellen er signifikant etter å ha kontrollert for klekkedato i en kovariansanalyse (**Kroppsvekt**; gruppe, $F = 3,3$, $df = 2$, $p = 0,05$, klekkedato, $F = 0,1$, $df = 1$, $p > 0,1$. **Kroppskondisjon** (vekt/vinge); gruppe, $F = 4,1$, $df = 2$, $p = 0,03$, klekkedato, $F = 0,8$, $df = 1$, $p > 0,1$).



Figur 2

Andel (% pr. dag) av foreldrene i de forskjellige gruppene som forlot ungene. De to første søylene viser denne "frafallsraten" for foreldre som fikk en forkortet reirperiode og for kontrollgruppen da ungene var mellom 25 og 35 dager gamle (da de hadde foret unge i henholdsvis 11-21 dager og 25-35 dager). Den tredje og fjerde søylen viser frafallsraten for de foreldrene som fikk en forlenget reirperiode og for kontrollene da ungene var mellom 11 og 35 dager gamle (da de hadde foret unge i henholdsvis 25-49 og 11-35 dager). - Daily desertion rate (%) for the groups. The first two bars show the desertion rates for parents whose fledging period was reduced and for the control group when the chicks were between 25 and 35 days (after they had been feeding chicks for 11-21 days and 25-35 days respectively). The third and fourth bars show the rates for the parents whose fledging period had been prolonged and for the control group when the chicks were between 11 and 35 days (after they had been feeding chicks for 25 to 49 days and 11 to 35 days, respectively).

Tabell 1. Økning i kroppsvekt (± 1 SE) hos lundeunger med forskjellig alder i grupper med forkortet, uendret (kontroll) og forlenget reirtid. Ungene i kontrollgruppen ble foret av sine egne foreldre mens ungene i gruppene med forkortet og forlenget reirtid ble foret av fosterforeldre etter de var henholdsvis 20 og 6 dager gamle. Da ungene i gruppen med forkortet og forlenget reirtid ble flyttet mellom reirene, hadde foreldrene foret unger i henholdsvis 20 og 6 dager og fikk dermed reirtiden forlenget eller forkortet med 14 dager. - Body mass increase (± 1 SE) at different ages of Puffin chicks in reduced, prolonged and control groups. The chicks in the control group were fed by their own parents while the chicks in the reduced and prolonged groups were fed by foster parents after the age of 20 and 6 days, respectively. At the time of manipulation, the parents in the reduced and prolonged groups had been feeding chicks for 20 and 6 days, respectively, and hence had their chick rearing period prolonged and reduced by 14 days.

A) Forkortet ungeperiode - Reduced nestling period

Alder (dager) Age (days)	Vektøkning (g/dag) - Mass increase (g/day)		Student's t-test	
	Forkortet - Reduced	Kontroll - Control	t	p
20-24	11,8 \pm 1,1 (17)	9,5 \pm 3,5 (15)	0,63	0,54
25-29	9,2 \pm 2,0 (14)	7,8 \pm 1,9 (14)	0,51	0,61
30-34	5,0 \pm 1,3 (16)	7,3 \pm 1,1 (11)	1,23	0,23

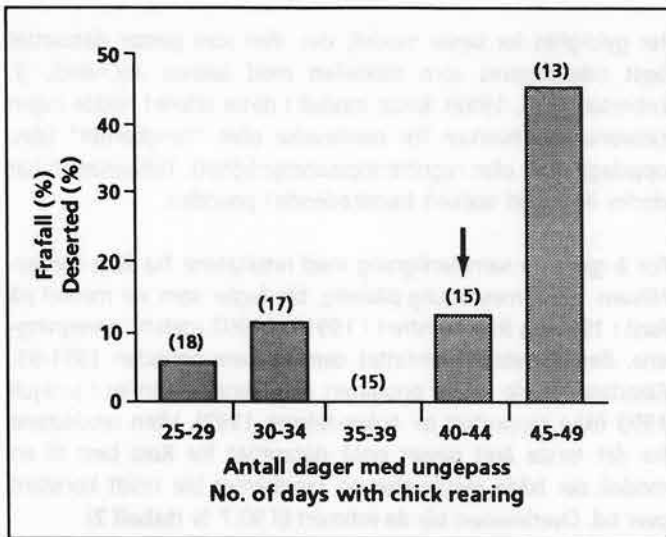
B) Forlenget ungeperiode - Prolonged nestling period

Alder (dager) Age (days)	Vektøkning (g/dag) - Mass increase (g/day)		Student's t-test	
	Forkortet - Reduced	Kontroll - Control	t	p
6-10	7,9 \pm 1,2 (16)	10,5 \pm 1,5 (8)	1,33	0,20
11-15	10,8 \pm 2,1 (17)	12,0 \pm 1,7 (12)	0,44	0,66
16-20	11,7 \pm 1,9 (15)	17,6 \pm 2,7 (13)	1,86	0,75
21-25	12,1 \pm 1,6 (13)	10,0 \pm 3,3 (16)	0,59	0,56
26-30	9,2 \pm 2,2 (12)	7,0 \pm 1,8 (14)	0,80	0,44
31-35	2,6 \pm 1,8 (8)	7,4 \pm 1,2 (10)	2,33	0,03

3.1.4 Diskusjon

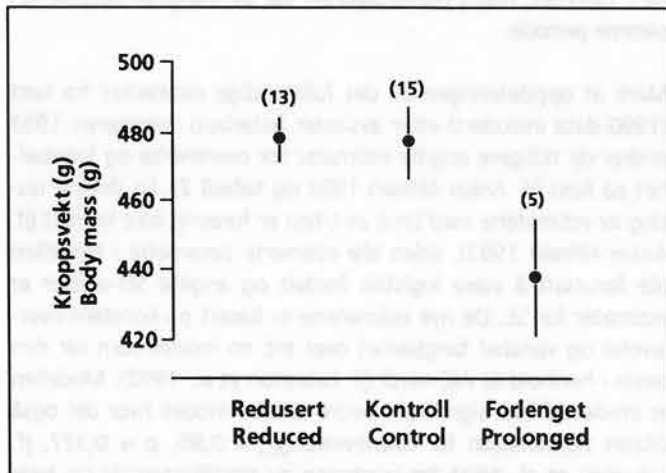
Resultatene viser klart at lunden kan regulere matmengden etter ungens behov. Når en liten unge ble byttet med en stor, så var vekstraten den samme for som kontrollunger. Dette støtter hypotesen om fleksibel investering og viser at foreldrene reagerer på ungens "tigging" (se også Ricklefs & Minot 1991). Harris (1983) har også vist at foringsraten hos lunde kan manipuleres ved å spille lyder av ungens skrik etter mat.

Disse resultatene er i kontrast til studier på andre sjøfugler hvor en ikke har funnet tilsvarende respons (Ricklefs 1992, Sæther et al. 1993). Dette kan ha sammenheng med at mange sjøfugler har så lange foringsintervall at de ikke er i stand til å vurdere ungens tilstand. Under slike forhold kan det ha utviklet seg en fiksert strategi hvor foreldrene hele tiden overestimerer ungens behov (Ricklef & Minot 1991).



Figur 3

Totalt "frafall" (jf. figur 2) av voksne lunder som fikk forlenget reirperiode i forhold til hvor lenge foreldrene hadde foret unger. Den normale reirtida er angitt med ei pil. - Total desertion of adult Puffins whose chick rearing periods had been prolonged in relation to the number of days they had been rearing chicks. The normal length of the fledging period is indicated by an arrow.



Figur 4

Gjennomsnittlig kroppsvikt (± 1 SE) hos voksne hunner av lunde ved slutten av ungeperioden i de tre gruppene forkortet (-14 dager), kontroll og forlenget (+14 dager) reirtid. Antall individer er angitt. - Mean body mass (± 1 SE) of female adult Puffins at the end of the nestling period whose nestling period had been (-14 days), unchanged and prolonged (+14 days). Sample sizes are indicated.

Evnen til å reagere på ungens behov kan også reguleres av både fordeling av mat på havet og avstanden fuglene må fly for å hente den. For eksempel vil arter som lever av en føde som er tilfeldig (stokastisk) fordelt ha vanskeligere for å endre foringsraten enn arter som lever av en føde som er klumpvis fordelt, og hvor sjansen for å finne mat i stor grad påvirkes av den tida de bruker på å lete. Andre arter henter maten svært langt fra kolonien. Disse fuglene investerer derfor mye mer i transport, og vil av den grunn være mindre i stand til å endre foringsfrekvensen.

Selv om lundeforeldrene hurtig kunne endre matingsfrekvensen etter ungenes behov, var de i liten grad villige til å investere i unger ut over den perioden som er det normale. Dette antyder at hekkeinvestering hos lunde i stor grad reguleres av tidspunktet etter klekking. Dette kom også tydelig fram i dette eksperimentet hvor de fleste foreldrene som hadde fått forlenget ungeperioden sluttet å fore ungene ved det tidspunktet da de normalt skulle ha hatt flyvedyktige unger.

Det var imidlertid et fåtall av parene som var villige til å forlenge reirtida, og disse foreldrene hadde en dårligere kroppskondisjon ved slutten av ungeperioden. Dette kan ha flere årsaker, som f.eks. at dette var gamle individer (med færre hekkesesonger framfor seg og mindre å tape ved å investere mer) (Clutton-Brock 1984). Videre kan det også tenkes at dette var individer som i utgangspunktet var i bedre kondisjon enn de som gav opp, og at de av den grunn var villige til å investere mer i unger (Clutton-Brock 1991). Det er også vist i andre undersøkelser at i år hvor næringsssituasjonen er dårlig, så er det noen individer som er villige til å forlenge reirtida si betydelig (f.eks. Barrett & Rikardsen 1992).

Dette eksperimentet antyder at lundens reaksjon på en næringssvikt i hekketida kan være avhengig av kroppskondisjonen. Det er derfor nødvendig med en bedre forståelse av de faktorene som bestemmer kroppskondisjonen og tilgangen på føde for å kunne forutsi bestandsutviklingen hos lunde.

3.2 Overlevelse av lunde på Hornøya og Røst

3.2.1 Innledning

Lundebestandene på Røst og på Hornøya er knyttet til to ulike marine systemer; Norskehavet og Barentshavet. På Røst er lunden primært avhengig av årsyngel av norsk vårgytende sild *Clupea harengus* for å kunne reprodusere (Barrett et al. 1987, Anker-Nilssen 1992). Sammenbruddet i sildestammen på slutten av 1960-tallet førte til næringskrise, og kun i 3 av de neste 20 årene hadde lundene i dette området en vellykket hekkesesong. Dette har resultert i en kraftig bestandsnedgang og nødvendigvis en kraftig overrepresentasjon av eldre individer i bestanden (Anker-Nilssen & Røstad 1993).

På Hornøya er lunden i stor grad avhengig av lodde og sil *Ammodytes* sp. for å kunne reprodusere. Bortsett fra ett eller to år på midten av 1980-tallet, da loddebstanden var på et absolutt bunnivå, har reproduksjon og rekruttering til denne bestanden vært god (Vader et al. 1990).

Situasjonen for lunden på Hornøya og Røst gir derfor gode muligheter for å belyse eventuelle overlevelseskostnader av reproduksjon og også eventuelle sammenhenger mellom alder og voksenoverlevelse.

3.2.2 Metoder og materiale

På Herynken ble henholdsvis 72, 110 og 21 hekkende lunder fargemerket i årene 1990-92, og i hekkesesongene 1991-93 ble henholdsvis 59, 161 og 164 av disse individene observert påny. I foreliggende analyse er kun observasjonsmaterialet benyttet for estimering av overlevelse og fangbarhet vha. SURGE. Metoder for merking og gjenfangst av lunde på Røst er beskrevet i detalj av Anker-Nilssen (1993). Med få unntak ble den samme metodikken benyttet på Hornøya. Bestanden av lunde på Hornøya er imidlertid mye mindre enn bestanden på Røst, og det var derfor nødvendig å holde oversikt over et større areal for å få et tilstrekkelig materiale. Dette kan ha påvirket estimatet her (se diskusjon). Materialet som ligger til grunn for estimatene fra Hornøya for 1991 og 1992 er henholdsvis 170 og 133 observerte individer.

3.2.3 Resultater

Overlevelsen for hekkende lunder på Hornøya ble estimert til 79,2 % pr. år i perioden 1991-93 (**tabell 2**). Estimert forutset-

ter gyldighet for beste modell, dvs. den som passer datasettet best (identifiseres som modellen med laveste AIC-verdi, jf. Lebreton et al. 1992). Beste modell i dette tilfellet hadde ingen tidsvariasjon, hverken for overlevelse eller "fangbarhet" (dvs. oppdagbarhet eller registreringssannsynlighet). Tidsvariasjon har derfor ikke vært spesielt fremtredende i perioden.

For å gjøre en sammenligning med resultatene fra Røst (Anker-Nilssen 1993) mest mulig pålitelig, ble fugler som var merket på Røst i 1990 og ikke registrert i 1991 og 1992 utelatt i beregningene. Begge datasett omfattet dermed bare perioden 1991-93. Røstdataene ble videre oppdatert med data innsamlet i juni-juli 1993 (ikke rapportert av Anker-Nilssen 1993). Uten resultatene fra det første året passet også datasettet for Røst best til en modell der både overlevelse og fangbarhet ble holdt konstant over tid. Overlevelsen ble da estimert til 90,7 % (**tabell 2**).

SURGE ble deretter benyttet til å teste om forskjellene i overlevelse og fangbarhet på Hornøya og Røst (**tabell 2**) var troverdige. Testingen omfattet 16 ulike modeller hvor overlevelse og fangbarhet uavhengig kunne variere med koloni, med år, med både koloni og år eller holdes konstant. Den beste modellen omfattet ingen tidsvariasjon, men hadde koloniforskjell i både overlevelse og fangbarhet. Konklusjonen blir således at det var en betydelig forskjell i både overlevelse og fangbarhet mellom de to koloniene i 1991-93, mens tidsvariasjonen var av marginal betydning i samme periode.

Merk at oppdateringen av det fullstendige datasettet fra Røst (1990-data inkludert) etter avsluttet feltarbeid sommeren 1993 endrer de tidligere angitte estimater for overlevelse og fangbarhet på Røst (jf. Anker-Nilssen 1993 og **tabell 2**). En direkte testing av estimatene med bruk av t-test er forøvrig ikke korrekt (jf. Anker-Nilssen 1993), siden alle estimerte parametre i modellen ble forutsatt å være logistisk fordelt og angitte SD-verdier er estimater for SE. De nye estimatene er basert på konstant overlevelse og variabel fangbarhet over tid; en modell som var den beste i henhold til AIC-verdi (jf. Lebreton et al. 1992). Modellen er imidlertid ikke signifikant bedre enn en modell hvor det også tillates tidsvariasjon for overlevelse ($\chi^2_1 = 0,96$, $p = 0,327$, jf. Lebreton et al. 1992 for vurdering av signifikansnivå) og hvor den årlige overlevelsen estimeres å variere fra 91,8 % til 95,6 %. Det er imidlertid verdt å merke seg at de to alternative modellene, som begge forutsetter konstant fangbarhet, er adskillig dårligere enn modellene hvor fangbarheten varierer over tid (minste differanse; $\chi^2_1 = 12,82$, $p = 0,002$). Konklusjonen må derfor bli at det var en klar variasjon i fangbarhet fra år til år. Denne variasjonen kan tenkes å ha maskert en mindre, men muligens høyst reell tidsvariasjon i overlevelse.

Tabell 2. Estimert overlevelse og fangbarhet for hekkende lunder på Hornøya og Røst. Verdiene er beregnet ved hjelp av programmet SURGE og er angitt i prosent ± 1 SE. Modellvalget for beregningene er forklart i teksten. Estimaten for Røst er oppdatert med data innsamlet sommeren 1993 og avviker derfor noe fra tidligere rapporterte resultater (Anker-Nilssen 1993). - Annual survival and recapture rates (expressed as percentages ± 1 SE) for Puffins breeding on Hornøya and Røst estimated using SURGE. The choice of models underlying these results is explained in the text. The estimates for Røst have been updated with data collected in summer 1993 and deviate therefore from those reported by Anker-Nilssen (1993).

Koloni Colony	Datagrunnlag Data set	Årlig overlevelse Annual survival rate		Årlig fangbarhet Annual recapture rate	
		Periode Period	Estimat Estimate	År Year	Estimat Estimate
Hornøya	1991-93	1991-93	79,2 \pm 2,6	1992 og 1993	93,3 \pm 2,4
Røst	1991-93	1991-93	90,7 \pm 1,6	1992 og 1993	99,2 \pm 0,8
Røst	1990-93	1990-93	92,9 \pm 1,6	1991	86,2 \pm 4,3
				1992	98,6 \pm 1,0
				1993	95,8 \pm 3,1

3.2.4 Diskusjon

Estimatet for lundenes overlevelse på Hornøya (79 %) er overraskende lavt. Hvis dette er et realistisk mål for overlevelsen over tid, betyr det at en fugl som har nådd kjønnsmoden alder bare kan forvente å leve i ytterligere 3 år. En så lav overlevelse for voksne lunder er ikke rapportert i noen tidligere undersøkelser (jf. bl.a. Harris & Wanless 1991). Til sammenligning gir den parallelle overlevelsen på Røst (91 %) i samme tidsrom en forventet videre levetid på 7-8 år. En biologisk forklaring vil nødvendigvis måtte bli relativt spekulativ, siden det er vanskelig å utlede kvantitativt den innbyrdes betydningen av ulike forhold som kan påvirke estimatet. Det er dessuten litt for tidlig å utelukke metodiske begrensninger.

Røstmaterialet viser at fangbarheten varierer fra år til år. Dette kunne også forventes med bakgrunn i erfaringer fra feltarbeidet og lundens (mildt sagt) variable opptreden i kolonien. Fangbarhetsestimaten påvirkes av feltinnsats, men med et tilstrekkelig stort materiale vil ikke variasjoner i innsatsen påvirke estimatet for overlevelse i særlig grad. Langt mer avgjørende er det faktum at de ulike individene ikke har like stor fangbarhet (TAN upubl. data). Noen fugler er mindre synlige enn andre når de sitter i kolonien, og det er dessuten individuelle forskjeller i

hvor mye tid fuglene tilbringer i fjellet. Hekkefremgangen vil for eksempel være helt avgjørende for fangbarheten; en fugl som ruger, en fugl som mater unge, en fugl som unnlater å hekke eller en som har avbrutt hekkingen vil opplagt ikke være like lette å oppdage.

Dette er en åpenbar feilkilde, siden fangstmetodikken da fuglene ble fargemerket (bruk av mistnett) ikke var den samme som ved senere registreringer (rutinemessig observasjon). Det kan derfor godt tenkes at enkelte av de merkede individene knapt lar seg registrere ved vanlig observasjonsvirksomhet. Erfaringer med nettfangst på Røst underbygger denne teorien (Anker-Nilssen 1993). Dersom de ikke blir avslørt på annen måte, kan de i analysen ikke skilles fra fugler som er døde eller utvandret. Denne feilkilden vil selvsagt være mest fremtredende i de første årene etter at fuglene ble fargemerket. Problemet må også forventes å ha vært mer betydelig på Hornøya enn på Røst, siden de fargemerkede individene på Hornøya hekker relativt spredt i hele kolonien, mens de på Røst finnes innenfor et lite og oversiktlig felt.

Det må understrekes at en eventuell utvandring av fugler til andre kolonier vil bli regnet som en del av dødeligheten. Teoretisk sett kunne derfor en betydelig emigrasjon forklart det

lave overlevelsesestimater for lundene på Hornøya. Dette er likevel ingen sannsynlig forklaring, siden lundene generelt er svært trofaste til den kolonien hvor de først etablerer seg som hekkefugler (f.eks. Harris 1984). Reproduksjonen på Hornøy har dessuten vært jevnt over god, og selv i (og like etter) de verste kriseårene hadde Røstfuglene en tilsynelatende bedre overlevelse (86-87 % pr år, Anker-Nilssen & Røstad 1993).

Som lundekoloni betraktet har imidlertid Hornøya en liten bestand og en ganske perifer lokalisering. Det kan derfor ikke utelukkes at den har større utveksling av voksne fugler med andre kolonier enn det som er kjent i mer sentrale deler av utbredelsesområdet. I marginale områder kan selv små endringer i miljøforhold tenkes å få store konsekvenser, og en må derfor forvente å finne betydelig større variasjon i levevilkårene på ett eller flere stadier i fuglenes livssyklus. En mangedobling av bestanden på Hornøya fra 1967 (160 par, Brun 1979) til 1980-83 (ca 5000 par, Røv et al. 1984) kan illustrere dette, selv om forskjeller i takseringsmetodikk gjør at en ikke skal oppfatte tallene som helt absolutte. Det er likevel helt usannsynlig at denne økningen bare skyldtes egenrekruttering.

Det lave overlevelsesestimater for lundene på Hornøya i 1991-93 må utvilsomt forklares ved at ett eller flere av fire mulige forhold er gyldige;

- 1 Overlevelsen var så dårlig som estimatet antyder.
- 2 En betydelig andel av fuglene som ble fargemerket i 1991 opptrådte i kolonien på en slik måte at de ikke lot seg registrere.
- 3 En betydelig andel av de fuglene som hekket i 1991 unnlot å besøke kolonien i store deler av hekkesesongene 1992 og 1993.
- 4 En betydelig andel av de fuglene som hekket i 1991 har utvandret til andre kolonier.

Som antydnet ovenfor vil de brukbare hekkeforholdene på Hornøy og lundens generelle trofasthet til kolonien innebære at forklaringene 3 og 4 inntil videre må betraktes som de minst sannsynlige. Forklaring 2 er allerede diskutert og kan være høyst relevant. For i størst mulig grad å unngå denne feilkilden kan beregningene begrenses til kun å omfatte de individene som blir sett igjen året etter merking. Dette skaper imidlertid behov for en lengre dataserie enn den som eksisterer pr. i dag.

Dersom forklaring 1 (ev. kombinert med 4) er gyldig, vil en kraftig parallell tilbakegang i bestanden være forventet, såfremt ikke rekrutteringen av førstegangshekkende fugler var spesielt god i samme periode. Fra 1991 til 1993 ble det målt en tilbakegang i

bestanden på bare 6,9 % (RTB upubl. data, NINA/Overvåkningsprogrammet for hekkende sjøfugl). Man skal være forsiktig med å sammenligne estimatene for bestandsutvikling og overlevelse direkte. Det finnes ikke mål for rekrutteringen i perioden, og det er heller ikke forsvarlig å oppfatte takseringsresultater for de enkelte år som absolutte. Blant annet vil disse være svært følsomme for årlig variasjon i hvor stor andel av de voksne fuglene som hekker (jf. bl.a. Anker-Nilssen 1993). Hvis dødelighet og emigrasjon av etablerte fugler virkelig har ført til et årlig frafall på 20 %, indikerer bestandsutviklingen at rekrutteringen har vært meget god i samme periode. Dette må i så fall sees i sammenheng med den lange rekken av gode hekkesesonger på Hornøya siden 1980, hvor kombinasjonen av rike forekomster med lodde og sil har sikret kondisjonssterke unger i de aller fleste sesongene.

Som diskutert bl.a. av Anker-Nilssen (1992, 1993), er det ikke uten videre forventet at dårlig næringstilgang i hekketiden skal føre til økt dødelighet blant voksne lunder. Dersom hekkingen må avbrytes tidlig, kan dette faktisk tenkes å ha en positiv effekt for fuglenes overlevelse. Det mest sannsynlige er likevel at de voksne fuglene har økte belastninger i dårlige sesonger og at dette kan spores i deres videre overlevelse. Data fra Røst tjener til å underbygge dette, ved at overlevelsen på 80-tallet (da bestanden erfarte en lang rekke dårlige år) ser ut til å ha vært lavere enn den er i dag (Anker-Nilssen 1993). Det er imidlertid vanskelig å tenke seg til hvilke belastninger som skulle kunne forårsake en så høy dødelighet på Hornøya som analyseresultatene antyder. Både på Hornøya og Røst var hekkesuksessen rimelig god i 1991 og 1992 (RTB og TAN upubl. data). I utgangspunktet er det derfor lite trolig at fuglene på Hornøya hadde større reproduktive belastninger enn Røstfuglene. På Røst har det imidlertid hvert år siden 1988 inntruffet en plutselig reduksjon i næringstilgangen sent i ungeperioden (TAN upubl. data). Denne svikten har fått de voksne fuglene til å forlate koloniområdene unormalt tidlig, noe som igjen kan tenkes å ha gitt en gevinst i form av økt overlevelse. Sammenlignet med utenlandske studier var imidlertid overlevelsen på Røst ikke bemerkelsesverdig høy i 1991-93, til tross for at den ble estimert å være langt bedre enn på Hornøya.

3.2.5 Konklusjon

En tilsynelatende betydelig høyere dødelighet for lunder på Hornøya enn på Røst er oppsiktsvekkende. Dersom forskjellen er reell, er den trolig knyttet til forhold utenfor hekkesesongen. Det kan imidlertid ikke utelukkes at redusert hekketilslag eller regelrett utvandring kan ha påvirket estimatene, og en viktig feilkilde er knyttet til individuell variasjon i oppdagbarhet. Siden det er umulig å kontrollere fangbarheten i den enkelte sesong,

er det utvilsomt nødvendig med en lengre dataserie både på Hornøya og Røst for å tallfeste den reelle overlevelsen og avdekke hvor variabel denne er over tid.

3.3 Massetap i ungeperioden hos lomvi og polarlomvi: stress eller adaptasjon?

3.3.1 Innledning

Massetap hos voksne lomvi og polarlomvi gjennom ungeperioden er undersøkt i lys av to hypoteser: (1) At massetapet er resultat av det arbeidet foreldrene gjør (stresshypotesen) eller (2) at tap av masse er en tilpasning for å redusere flygeutgiftene i en periode der disse utgjør en stor del av energibudsjettet (adaptasjonshypotesen). Det er laget en modell som beskriver massetap når det skyldes stress. Modellen blir brukt til å avgjøre om massetapet hos fuglene kan forklares med normale aktivitetsbudsjetter; hvis ikke kan en forkaste stresshypotesen. Under adaptasjonshypotesen skal en forvente at fuglene taper vekt ned mot et felles optimalt nivå (eller mer presist mot en optimal flygeutgift) i løpet av ungeperioden.

Studiet ble utført på Hornøya i Øst-Finnmark. Innfangning av fugler foregikk første gang kort tid før klekking (< 10 dager før) og andre gang da ungene var mer enn 15 dager gamle. I tillegg til vektmålinger ble det tatt standard biometrimål. For å få et mål på kondisjon ble vekta dividert med neblengde, som er det biometrimålet som best forklarer størrelse hos lomvi og polarlomvi. Flygeutgift ble kalkulert vha. ligningen til Pennycuik (1989) der inputverdiene er vekt og vingelengde.

3.3.2 Modellen

Modellen bygger på følgende antagelser: (1) At vektforandring er reflekterer forandringer i fettlagrene hos fuglene. (2) At flyging er den eneste aktiviteten der energitgiftene er avhengige av kroppsvekten. (3) At energibudsjettet til foreldrene ikke øker utover i ungeperioden. (4) At flygegifter øker lineært med kroppsvekten ($f(m) = am+b$, der m er kroppsvekten).

Vektforandring pr døgn er da gitt ved

$$\frac{dm}{dt} = K(1-r) - rf(m) \quad (1)$$

der r er andel av døgnet som fuglene bruker på å fly ($(1-r)$ blir da andelen av døgnet brukt på andre aktiviteter), og K er en konstant relatert til vektforandringer som følge av alle andre aktiviteter enn flyging (dvs. dykking, hvile, spising, fjærpusing osv.).

3.3.3 Resultater og diskusjon

Lomvi og polarlomvi tapte henholdsvis 9,2 % og 7,5 % av kroppsvekten i løpet av ungeperioden (**tabell 3**). Disse vekttapene er noe større enn andre studier har vist, men det er en tendens til at det blir målt større vekttap når fuglene blir veid nøyaktig i forhold til hekkestadum og ikke i forhold til gjennomsnittlig klekkedato.

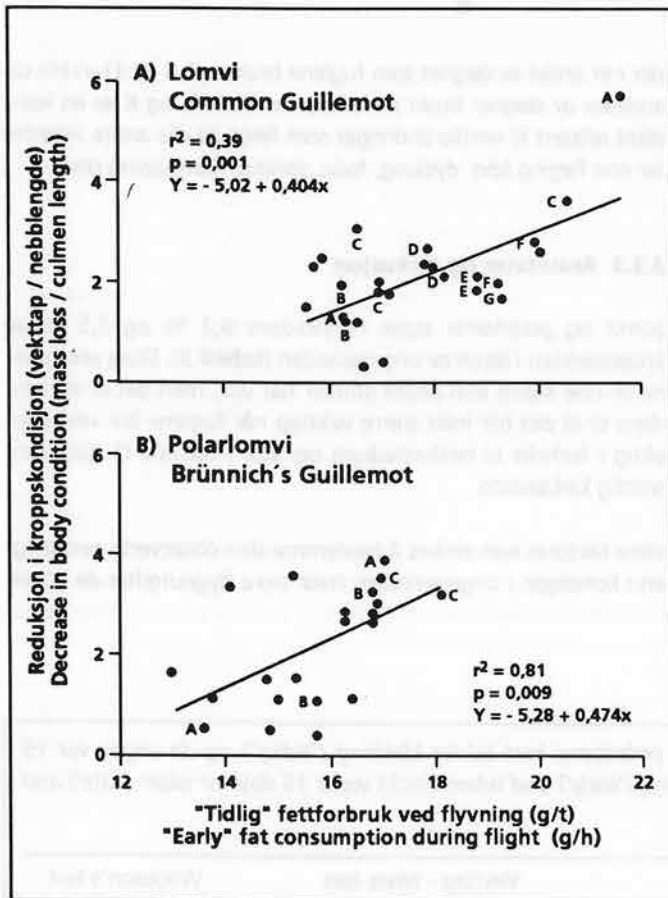
Flere faktorer kan tenkes å bestemme den observerte nedgangen i kondisjon i ungeperioden; hvor store flygeutgifter de enkel-

Tabell 3. Kroppsvekt og vekttap ($g \pm 1 SE$) hos hekkende lomvi og polarlomvi kort tid før klekking ("tidlig") og da ungen var 15 dager gammel ("sent"). - Body mass ($g \pm 1 SE$) shortly before hatching ('early') and when chicks were 15 days or older ('late') and mass loss ($g \pm 1 SE$) of breeding Common and Brünnich's Guillemots.

Art Species	n	Kroppsvekt - Body mass		Vekttap - Mass loss		Wilcoxon's test	
		"Tidlig" - 'Early'	"Sent" - 'Late'	%		W	p
Lomvi Common Guillemot	25	1110,4 ± 15,9	1008,4 ± 10,4	102,2 ± 10,4	9,2	325,0	< 0,001
Polarlomvi Brünnich's Guillemot	25	1052,8 ± 11,3	974,3 ± 10,5	78,5 ± 9,9	7,5	253,0	< 0,001

te fuglene har, hvor god kondisjon de var i før ungeperioden startet, og hvilke dager de ble veid (metodisk effekt). Multiplere lineær regresjon viste at flygeutgifter er det eneste som har signifikant innvirkning på kondisjonsnedgangen (**figur 5**).

Hvor stort aktivitetsbudsjett må fuglene ha hatt dersom hele vekttapet skal forklares ved det? Modellen antar at det bare er flygeutgifter som er avhengig av kroppsvekt (antagelse (1) over) det er derfor tilstrekkelig å estimere hvor stor andel av døgnet fuglene har brukt på å fly. Dette ble gjort på følgende måte:



Figur 5

Sammenhengen mellom fettforbruk ved flyving tidlig i ungeperioden og vekttapt i løpet av ungeperioden hos (A) lomvi og (B) polarlomvi. Punkter med samme bokstav er par. - The relationship between 'early' rate of fat consumption during flight and decrease in body condition during chick rearing in (A) Common and (B) Brünnich's Guillemots. Equal letters indicate breeding pairs.

Ligning (1) inneholder to ukjente parametre for hver enkelt fugl, nemlig r og K . Disse ble estimert i et dataprogram slik at de verdiene ble funnet som gav den minste differansen mellom observert og estimert vekttapt for alle fuglene samtidig. Det gav i gjennomsnitt 4,8 % og 7,2 % av døgnet brukt på flyging for henholdsvis lomvi og polarlomvi (**figur 6**). Disse verdiene er innenfor det som er normalt for disse artene i ungeperioden (< 10 % pr. døgn). Stresshypotesen kan derfor ikke forkastes på dette grunnlaget.

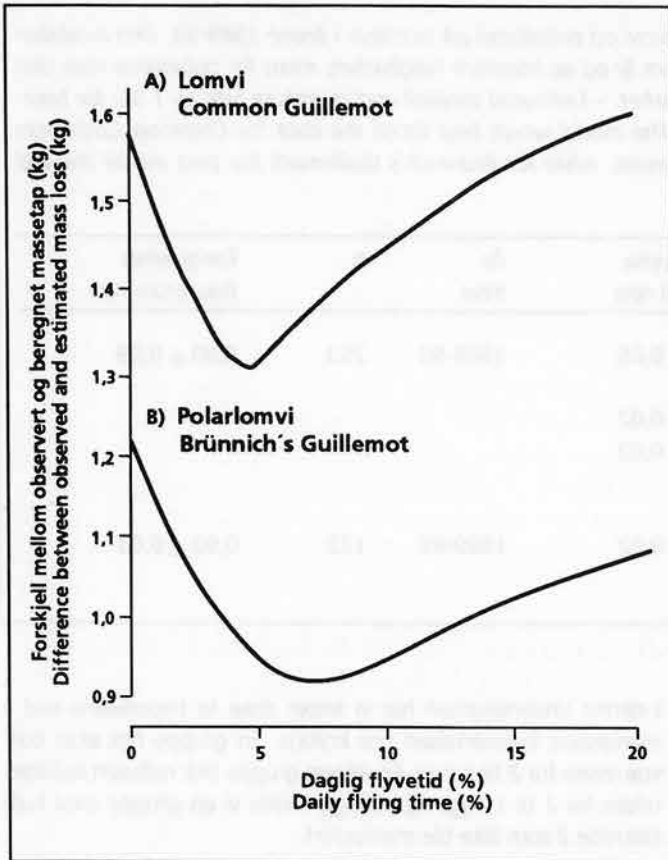
Enkel lineær regresjon viste at det var en positiv sammenheng mellom flygeutgifter tidlig og sent i ungeperioden. Dersom tap av vekt i ungeperioden er en tilpasning til å redusere flygeutgiftene, skulle man forvente at fuglene nærmet seg samme optimale flygeutgift i løpet av ungeperioden. I så fall skal det ikke være en sammenheng mellom flygeutgifter som nevnt over. Den adaptive hypotesen gis derfor ikke støtte i dette studiet.

3.4 Overlevelse og tidspunkt for hekking hos lomvi og polarlomvi

3.4.1 Innledning

Lomvi og polarlomvi er viktige komponenter i arktiske og subarktiske marine økosystemer. Bestandene (henholdsvis > 1 million og > 3 millioner par, Nettleship & Evans 1985) er meget store langs norskekysten og i Barentshavet. Norge har derfor et forvaltningsansvar for en betydelig del av verdensbestandene. Begge arter er meget utsatt for menneskeskapte påvirkninger (oljesøl, garndød, fiskeriene, jakt og fangst o.l.). For å vurdere betydningen av slike påvirkninger er det nødvendig å vite mer om den "naturlige" bestandsdynamikken, bl.a. overlevelse og variasjoner i overlevelsen hos de voksne fuglene, og rekrutteringsmekanismene hos ungfuglene.

I løpet av de siste 20-30 årene er det registrert store endringer i lomvi- og polarlomvibestandene i flere kolonier i Nord-Norge og på Bjørnøya. På Røst og Hjelmsøy har lomvibestanden gått tilbake mer enn 90 % siden 1960-årene. Årsaken er sannsynligvis en kombinasjon av garndrukning og dårlig rekruttering av ungfugler (Bakken 1989, Strann et al. 1991). I tillegg døde 80-90% av lomvibestanden på Hornøya, 60-70 % av lomvibestanden på Bjørnøya, og ca 30 % av polarlomvibestanden i Finnmark av sult vinteren 1986/87 (Vader et al. 1990). Hornøya-bestanden øker nå igjen, mens Hjelmsøya-bestanden ser ut til å være stabil.



Figur 6.

Forskjell mellom observert og beregnet (bruk av ligning (1) i teksten) massetap som en funksjon av r og K hos lomvi (A) og polarlomvi (B). Den beste verdien av r finner en når den totale forskjellen mellom observert og beregnet massetap er minst. - Total difference between observed and calculated (using equation (1) given in text) mass loss as functions of r and K in the Common (A) and Brünnich's (B) Guillemot samples. The best fit of r is found when the total difference is smallest.

Med utgangspunkt i et behov for nordnorske tall på den årlige overlevelse hos voksne lomvi og polarlomvi, ble det satt i gang et fargemerkingprogram på Hornøya. Undersøkelsene på lomvi startet i 1988, og i 1989 ble en tilsvarende undersøkelse satt i gang på polarlomvi. Begge undersøkelser ble innlemmet i prosjektet "Demografi og voksendødelighet hos sjøfugl" i 1990.

Voksne fugler med unge eller egg ble fanget på reirhyll, og hver fugl ble merket med en unik kombinasjon av PVC (Darvic) fargeringer og en stål nummerring (Stavanger Museum). Pr. 1993 er tilsammen 74 lomvi og 68 polarlomvi blitt individmer-

ket. Hvert år har en notert hvilke fugler som var tilbake på reirhyllene. Det ble også sett etter fargemerkede fugler i andre deler av kolonien, i tilfelle enkelte individer hadde flyttet på seg mellom sesongene.

For å undersøke når ungfugler rekrutteres til kolonien ble 174, 124, 208 og 97 lomviunger fargemerket i henholdsvis 1989, 1990, 1991 og 1993 på en stor hylle (ca 800 indiv. i 1992).

3.4.2 Resultater og diskusjon

Analysen av gjenfunnene viser en årlig voksenoverlevelse hos lomvi på mellom 87 og 100 % i løpet av en 5-års periode (tabell 4). Sammenligninger av ulike modeller i SURGE viser at det er en variabel overlevelse mellom år samtidig som det er en konstant fangbarhet. Selv om dødeligheten varierer fra år til år, er det ingenting som tyder på at lomvibestanden på Hornøya i perioden etter 1989 har vært utsatt for noen katastrofal dødelighet på linje med den som inntraff på midten av 1980-tallet. Det er imidlertid verdt å bemerke at en variasjon i årlig dødelighet fra 0,87 til 0,97 er betydelig og har store konsekvenser for bestandsutviklingen (se kapitlet om overlevelse hos lunde). I samme periode ble det estimert en årlig dødelighet hos polarlomvi på 95 % (tabell 4). Den modellen som best beskriver dataene er både en konstant overlevelse og en konstant fangbarhet mellom år.

Det ble ikke observert flytting av lomvi fra det opprinnelige området hvor de ble merket. Derimot har en polarlomvi flyttet seg ca 30 m til en ny hylle, mens en annen (som ble merket i 1990, og ikke observert i 1991) ble observert (ikke hekkende) i kolonien på Store Kharlov på Kolahalvøya i 1992 og 1993.

De første ungfugler av 1989-årsklassen ble observert i kolonien to år senere, og i 1992 forsøkte minst 10-12 individer å etablere seg i kolonien, samtidig som de første 2-3 individer av 1990-unger var i kolonien. I 1993 ble to 1989-fugler observert med egg/unge, samt mange 1990- og 1991-fugler som var i etableringsfasen.

På Store Kharlov ble det rapportert at en lomvi som var merket som unge på Hornøya i 1989 var etablert i kolonien og hadde en unge i 1992. Å hekke som treåring er svært tidlig for en lomvi (normalt hekker de ikke før de er 4-5 år gamle). Dette kan være en tetthetsavhengig respons til den store tilbakegangen i bestanden i området i 1986/87. I 1993 ble også registrert flere ungfugler i kolonien på Kharlov som var merket på Hornøya i 1990 og 1991, men ingen ble registrert med egg eller unger.

Tabell 4. Beregnet overlevelse og fangbarhet (± 1 SE) av hekkende lomvi og polarlomvi på Hornøya i årene 1989-93. Den modellen som beskriver dataene for lomvi best, er en variabel overlevelse mellom år og en konstant fangbarhet, mens for polarlomvi viser den beste modellen både en konstant overlevelse og en konstant fangbarhet. - Estimated survival and recapture rate (± 1 SE) for breeding Common and Brünnich's Guillemots on Hornøya in 1989-93. The model which best fitted the data for Common Guillemots was a variabel survival rate and a constant recapture rate between years, while for Brünnich's Guillemots the best model showed both a constant survival rate and a constant recapture rate.

Art Species	År Year	n	Overlevelse Survival rate	År Year	n	Fangbarhet Recapture rate
Lomvi Common Guillemot	1988-89	31	0,87 \pm 0,06	1988-93	253	0,98 \pm 0,09
	1989-90	40	1,00			
	1990-91	54	0,97 \pm 0,02			
	1991-92	63	0,97 \pm 0,02			
	1992-93	65	1,00			
Polarlomvi Brünnich's Guillemot	1989-93	172	0,95 \pm 0,02	1989-93	172	0,92 \pm 0,03

3.5 Hekkeinvestering og voksenoverlevelse hos krykkje

3.5.1 Innledning

En klassisk hypotese innen økologien er at kullstørrelsen hos fugl reguleres av foreldrenes mulighet til å skaffe mat til ungene (Lack 1947, 1948). Lack mente videre at kullstørrelsen var arvelig og underlagt en stabiliserende seleksjon hvor den vanligste kullstørrelsen i en bestand var den sam ga det maksimale antall unger.

Senere har Högstedt (1980) utvidet denne hypotesen med å vise at det ikke er kun én kullstørrelse i en bestand som gir det optimale utbyttet, men at hvert enkelt individ optimaliserer ut fra den kondisjonen det har. Hos territorielle arter vil individer med de kvalitativt beste territoriene legge flest egg og også ha den høyeste voksenoverlevelsen (Högstedt 1981). Denne hypotesen blir i litteraturen referert til som "Individual optimization hypothesis" (IOH).

I løpet av de siste årene er det imidlertid vist med manipuleringseksperimenter hos en rekke arter at de er i stand til å fostre opp ekstra unger (se Stearns 1992 for et sammendrag). At den optimale kullstørrelsen i år n er høyere enn det som fuglene produserer har vært forklart ved at det er en aweining (trade-off) mellom det å produsere avkom og det å overleve selv. Ved å produsere færre egg vil sjansen for å overleve og dermed produsere avkom i framtida øke. Denne hypotesen blir i litteraturen referert til som "Cost of reproduction" (COR).

I denne undersøkelsen har vi testet disse to hypotesene ved å manipulere kullstørrelsen hos krykkje. En gruppe fikk øket kullstørrelsen fra 2 til 3 egg. En annen gruppe fikk redusert kullstørrelsen fra 2 til 1 egg, og i tillegg hadde vi en gruppe med kullstørrelse 2 som ikke ble manipulert.

Det kan gjøres følgende prediksjoner ut fra de to hypotesene. Ifølge IOH vil produksjon av unger være størst hos kontroller. Ved å øke og minske kullstørrelsen vil produksjonen av unger bli mindre. Ifølge COR vil det å øke kullstørrelsen føre til produksjon av flere unger, men resultere i økt dødelighet av voksne eller redusert fekunditet året etter.

3.5.2 Resultater og diskusjon

Effekt på unger. Kull som fikk øket kullstørrelsen med ett egg produserte i gjennomsnitt det samme antall unger som kontroller og de som fikk redusert kullstørrelsen (**tabell 5**). Dette skyldes i hovedsak et mye større tap av unger hos gruppen med øket kullstørrelse (**tabell 6**).

Vekta på ungene etter 19-22 dager var høyere hos gruppen med redusert kullstørrelse (339,0 g \pm 11,0) sammenlignet med kontroller (312,0 g \pm 11,0) og de med øket kullstørrelse (276,9 g \pm 16,9) (1-halet Student's t-test; Redusert vs. kontroll, $t = 1,6$, $df = 38$, $p = 0,06$. Øket vs. kontroll, $t = 1,7$, $df = 34$, $p = 0,04$. Øket vs. redusert, $t = 3,2$, $df = 34$, $p = 0,01$). Ved 19-22 dagers

alder var unger som senere overlevde tyngre ($321,7 \text{ g} \pm 9,0$) enn de som senere døde ($275,8 \text{ g} \pm 16,3$) (2-halet Student t-test, $t = 12,9$, $df = 54$, $p < 0,001$).

Det store ungetapet i gruppen med øket kullstørrelse synes å være forårsaket av en kombinasjon av sult og økt predasjon. Det ble ikke gjort systematiske tidsbudsjetstudier, men ca 2 uker etter klekking var det tydelig å se at foreldrene i denne gruppen var mye borte fra reiret. Andre studier på krykkje har også vist at i år med dårlig næringstilgang er det vanlig at begge foreldrene er ute å henter mat samtidig (Barrett & Runde 1980, Galbraith 1983). Normalt er en av foreldrene tilstede hele tiden, men under næringsstress kan reirene være ubeskyttet i så mye som 65 % av tida (Barrett & Runde 1980). I foreliggende undersøkelse på Hornøya resulterte dette i økt predasjon, hovedsakelig fra gråmåke *Larus argentatus*, svartbak *L. marinus* og ravn *Corvus corax* som alle er velkjente predatorer på krykkjeunger (Barrett & Runde 1980).

Noen av ungene ble imidlertid funnet døde under reirhyllene og er mest sannsynlig blitt skubbet ut av reiret av større søsken. Slik søsken-konkurranse er vanlig hos krykkje og en effektiv måte å begrense kullstørrelsen på når næringstilgangen blir dårlig (Lack 1954, Stearns 1976).

Effekt på voksne. Hunner som hadde foret en unge ekstra var lettere ved slutten av ungeperioden enn kontroll og de med

redusert kullstørrelse (**tabell 7**). Det var ingen tilsvarende trend for hannene. Overlevelsen av hunnene var også betydelig lavere hos de som hadde fått øket kullstørrelse (**tabell 8**). Det var også en slik trend hos hannene, men den var ikke statistisk signifikant.

Datamaterialet var for lite til å estimere overlevelsen av krykkje i de tre kategoriene ved hjelp av SURGE-programmet, men en generell modell som viser overlevelse av et større antall krykkjer fra Hornøya, illustrerer en betydelig årsvariasjon i perioden 1990-93 (fra 60 % til 91 %) (**tabell 9**).

Den reduserte overlevelsen av krykkjeunger i gruppen med øket kullstørrelse støtter klart hypotesen om COR og at det å produsere ett ekstra egg reduserer sjansen for framtidig reproduksjon betydelig. Tilsvarende resultater er også vist hos andre måkefugler (ikke manipuleringsstudier) hvor det er funnet negative sammenhenger mellom produksjon av unger og sjansen for å overleve, sannsynligvis pga. høyere reprodutiv innsats (Woller & Coulson 1977, Pugesek 1981, 1983, 1987, Hatch et al. 1993).

En så betydelig effekt av reprodutiv innsats på voksenoverlevelsen som vist her, er ikke dokumentert tidligere. En slik effekt skulle en heller ikke forvente hos en lengelevende art som krykkje (maksimum forventet levealder på 20 år (Coulson 1988, Coulson & Thomas 1985)).

Tabell 5. Gjennomsnittlig antall (± 1 SE) flyvedyktige unger av krykkje i kontrollreir (2) og reir som fikk redusert (2→1) og øket (2→3) kullstørrelsen. Antall kull er angitt i parentes. Mean number (± 1 SE) of fledged young in reduced (2→1) control (2) and enlarged (2→3) Kittiwake broods. Number of broods are given in brackets.

	Redusert Reduced	Kontroll Control	Forlenget Enlarged
Alle reir All nests	0,68 \pm 0,09 (31)	0,67 \pm 0,18 (18)	0,63 \pm 0,17 (24)
Reir hvor minst en unge overlevde Nests which fledged young	1,0 (21)	1,4 \pm 0,10 (9)	1,5 \pm 0,15 (10)

Wilcoxon sum rank test (1-halet - 1-tailed); *Alle reir - All nests*; Reduced vs. Control $Z = 0,41$, $p = 0,34$, Control vs. Enlarged $Z = 0,28$, $p = 0,39$, Reduced vs. Enlarged $Z = 0,83$, $p = 0,21$. *Reir hvor minst en unge overlevde - Nests which fledged young*; Control vs. Enlarged $Z = 0,67$, $p = 0,25$, Reduced vs. Control $Z = 2,7$, $p = 0,007$, Reduced vs. Enlarged $Z = 3,4$, $p = 0,006$.

Tabell 6. Frekvens (%) av reir som mistet en eller flere unger og frekvensen (%) av unger som ble flyvedyktige i kontrollreir og i reir som fikk øket og redusert kullstørrelsen med én unge. Antall reir er angitt i parentes. - Frequency (%) of nests which lost one or more chicks and frequency (%) of chicks which fledged from reduced, control and enlarged broods. Sample sizes are given in brackets.

	Redusert Reduced	Kontroll Control	Øket Enlarged
Mistet en eller flere unger Lost one or more chicks	47,1 (17)	81,3 (16)	100 (22)
Unger som ble flyvedyktige Chicks that fledged	72,4 (29)	37,5 (32)	22,7 (66)

Mistet en eller flere unger - Lost one or more chicks (1-halet - 1-tailed); Reduced vs. Control, $\chi^2 = 11,9$, $df = 1$, $p < 0,001$, Control vs. Enlarged, Fisher exact $p = 0,002$, Reduced vs. Enlarged, $\chi^2 = 27,1$, $df = 1$, $p < 0,001$. *Unger som ble flyvedyktige - Chicks that fledged* (1-halet - 1-tailed); Reduced vs. Control, $\chi^2 = 7,5$, $df = 1$, $p < 0,003$, Control vs. Enlarged, $\chi^2 = 2,4$, $df = 1$, $p < 0,07$, Reduced vs. Enlarged, $\chi^2 = 21,1$, $df = 1$, $p < 0,001$.

Tabell 7. Gjennomsnittlig vekt (± 1 SE) hos voksne hanner og hunner av krykkje sent i ungerperioden i kontrollreir og i reir som hadde fått øket og redusert kullstørrelsen med én unge. Antall reir er angitt i parentes. - Mean body mass (± 1 SE) of male and female Kittiwake's late in the chick rearing period in reduced, control and enlarged broods. Sample sizes are given in brackets.

	Redusert Reduced	Kontroll Control	Øket Enlarged
Hanner - Males	435,3 \pm 2,9 (15)	433,8 \pm 9,8 (8)	455,0 \pm 10,4 (3)
Hunner - Females	391,3 \pm 6,9 (19)	370,6 \pm 5,3 (9)	356,3 \pm 8,3 (4)

PROC GLM; *Hanner - Males*; $F = 1,56$, $df = 26,2$, $p = 0,23$, *Hunner - Females*; $F = 3,92$, $df = 32,2$, $p = 0,003$.

Dette resultatet kan bety at næringsstress hos krykkje i hekkeseongen ikke bare har innvirkning på det antall unger som produseres, men også i stor grad reduserer sjansen for framtidig reproduksjon. Både for krykkje og andre sjøfugler i Barentshav-regionen ser det ut til at år med lite mat og dårlig reproduksjon er et regelmessig fenomen i dette området (jf. Vader et al. 1987).

Tabell 8. Overlevelse av voksne hanner og hunner av krykkje til neste år etter å ha fostret kontrollkull eller kull som fikk øket og redusert kullstørrelsen med én unge. Antall reir er angitt i parentes. - Survival (%) of adult male and female Kittiwakes to the following breeding season after rearing reduced, control and enlarged broods. Sample sizes are given in brackets.

	Redusert Reduced	Kontroll Control	Øket Enlarged
Hanner - Males	94,7 (8)	87,5 (19)	85,7 (7)
Hunner - Females	92,0 (25)	78,6 (14)	55,6 (9)

PROC LOGISTIC: Hunner - Females; $\chi^2 = 5,3$, $df = 2$, $p = 0,003$. Males - Hanner; $\chi^2 = 0,95$, $df = 2$, $p = 0,59$.

Tabell 9. Beregnet årlig overlevelse og fangbarhet (± 1 SE) av hekkende krykkje på Hornøya. Beregningene er gjort med dataprogrammet SURGE. Den modellen som beskriver dataene best er en konstant fangbarhet og en variabel overlevelse mellom år. - Estimated annual survival and recapture rates (± 1 SE) of breeding Kittiwakes on Hornøya. The model which best fitted the data had a variable survival rate and a constant recapture rate between years.

År Year	n	Overlevelse Survival rate	År Year	n	Fangbarhet Recapture rate
1990-91	141	0,91 \pm 0,03	1990-93	361	0,95 \pm 0,03
1991-92	118	0,89 \pm 0,03			
1992-93	102	0,60 \pm 0,05			

3.6 Hekkeinvestering hos ærfugl

3.6.1 Innledning

Lack's hypotese om at kullstørrelse reguleres av foreldrenes mulighet til å skaffe mat til ungene sine kan nødvendigvis ikke forklare variasjon i kullstørrelse hos arter hvor ungene forlater reiret like etter klekking og må finne all næring selv. Det er foreslått en rekke andre hypoteser (se Winkler & Walters 1983). Den som oftest er brukt, er eggproduksjonshypotesen ("The egg production hypothesis") (Winkler & Walters 1983, Arnold & Rohwer 1991). Denne hypotesen, som opprinnelig ble foreslått av Lack (1967, 1968), sier at kullstørrelsen reguleres av hunnens mulighet til å lagre kroppsreserver før egglegging. Bortsett fra studier på snøgås *Anser caerulescens* (Ankney & McInnes 1978) er det imidlertid få studier som støtter hypotesen.

I en rekke undersøkelser på ender har man vist at hunnene bruker lagrede kroppsreserver for å produsere egg (se Ankney et al. 1991). Dette har imidlertid ukritisk blitt brukt som bevis for at mengde lagrede kroppsreserver bestemmer optimal kullstørrelse. Selv om mengde kroppsreserver bestemmer antall egg som et individ produserer, kan det likevel være en aweining (trade-off) mellom det å bruke kroppsreserver på produksjon av egg og det som det senere lønner seg å bruke på ruging og ungepass (Erikstad 1986, Lessels 1986, Bustnes & Erikstad 1991, Gloutney & Clark 1991).

I denne undersøkelsen har vi kritisk testet eggproduksjonshypotesen på ærfugl (se også Erikstad et al. i trykk for detaljer). Undersøkelsen ble gjennomført på Grindøya i Troms i årene 1986-93, og vi presenterer også data for årlig overlevelse hos ærfugl i samme perioden.

Ærfugl har et spesielt ungepass-system hvor noen hunner straks etter klekking gir fra seg ungene sine, mens andre hunner både passer sine egne unger og også adopterer de ungene som ikke blir passet av sine mødre. Vi har studert hvordan valget med hensyn til ungepass reguleres av de kroppsreservene som brukes på eggproduksjon.

3.6.2 Resultater og diskusjon

Det var liten årlig variasjon i gjennomsnittlig leggedato, kullstørrelse, klekkevekt og rugetid i årene 1986-93, da denne undersøkelsen foregikk (**tabell 10**). Predasjon av egg i rugeperioden varierte fra 34 % i 3-eggs kull til 20 % i 6-eggs kull. Gjennomsnittlig produksjon av unger økte med kullstørrelse (fra 1,9 i 3-eggs kull til 4,4 i 6-eggs kull).

Selv om det var små forskjeller i gjennomsnittlig kullstørrelse i de forskjellige årene, varierte kullstørrelsen hos ett og samme individ fra 3 til 6 egg i forskjellige år (tilsvarer den maksimale variasjon i kullstørrelse hos ærfugl). Denne variasjonen var positivt korrelert med endring i kroppsvekt fra år til år (**figur 7**). Det var også en negativ sammenheng mellom lengden på rugetida og hunnens sluttvekt (**figur 8**).

For alle kullstørrelseskategorier var hunner som passet ungene sine tyngre ved klekking enn de som gav opp ungene sine (**tabell 11**, $F = 14,93$, $p = 0,002$). For å skille mellom betydningen av kroppsvekt og kullstørrelse for hunnens trofasthet til

ungene, beregnet vi en logistisk modell hvor responsen er enten 1 (passe ungene) eller 0 (ikke passe ungene). Denne modellen viser at både vekta hunnen har ved klekking ($\chi^2 = 9,2$, $p = 0,002$) og kullstørrelsen ($\chi^2 = 8,4$, $p = 0,004$) påvirker denne adferden. Sammenhengen beskrives i ligningen;

$$\text{Logit}(p) = -14,003 + 0,94(\text{Kullstørrelse}) + 0,007(\text{Kroppsvekt})$$

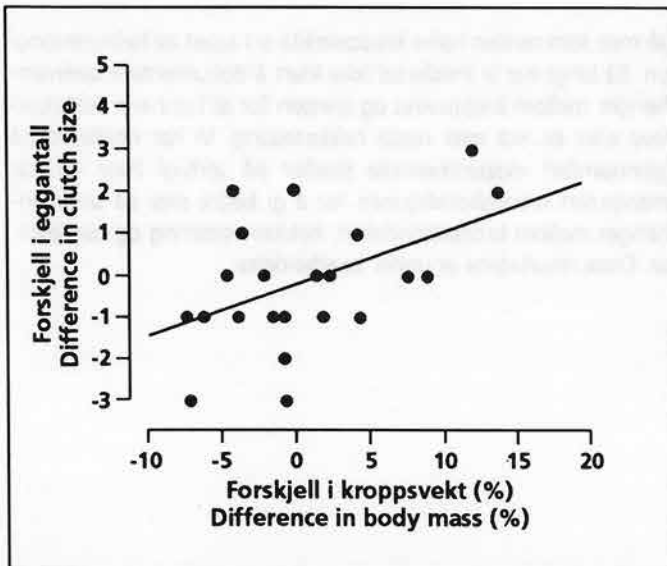
hvor $\text{logit}(p)$ er en link-funksjon. Denne ligningen viser at sjansen for at en hunn skal passe ungene sine øker både med kroppsvekt og med kullstørrelse, og at en hunn med et stort kull er mer villig til å passe ungene når hennes kroppsvekt er lav enn en hunn med små kull.

Disse resultatene gir ingen bevis for at mengde kroppsreserver alene bestemmer variasjon i kullstørrelse hos ærfugl (eggdannelseshypotesen). Vi finner riktignok en positiv sammenheng mellom kroppsvekt og kullstørrelse, men hunner med store kroppsreserver har også kortere rugetid og passer både sine egne og andre hunners unger.

En mulig forklaring på at hunner som er tunge ved klekking har en kortere rugetid, er at de også har store kroppsreserver når de starter å ruge. Det å lagre store kroppsreserver til ruging kan være en fordel, spesielt for en art som ærfugl. God kroppskondisjon under rugingen gjør at hunnene kan tilbringe mindre tid borte fra reiret. Dette gir både kortere rugetid og reduserer også sjansen for at de skal miste eggene sine til predatorer (Erikstad et al. 1982, Aldrich & Raveling 1983, Erikstad 1986).

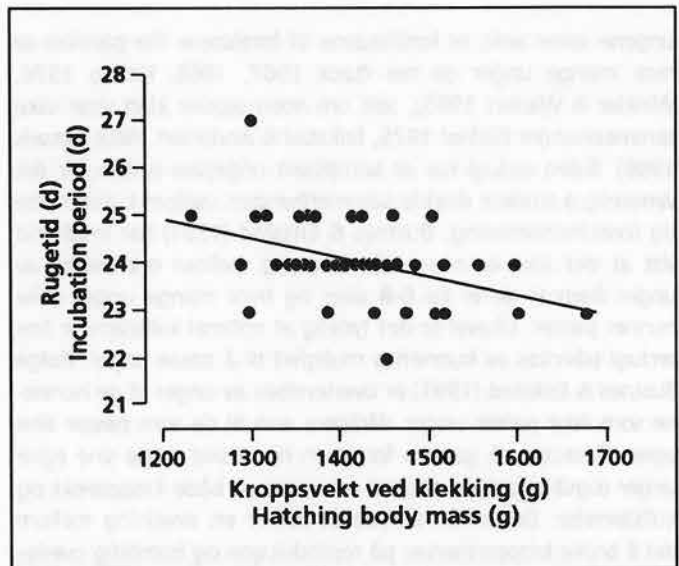
Tabell 10. Årlig variasjon (gjennomsnitt \pm 1 SE) i kullstørrelse, leggedato, klekkevekt og lengde på rugetida hos ærfugl på Grindøya (n er angitt i parentes). - Yearly variation (mean \pm 1 SE) in clutch size, laying date, body mass at hatching and length of incubation period in Common Eiders at Grindøya. Sample sizes are given in brackets.

År Year	Kullstørrelse Clutch size	Leggedato (mai) Laying date (May)	Klekkvekt (g) Hatching body mass (g)	Rugetid (dager) Incubation period (days)
1986	4,2 \pm 0,1 (64)	24,3 \pm 0,3 (16)	1391 \pm 45,9 (4)	24,0 \pm 1,0(2)
1987	4,3 \pm 0,08 (106)	22,9 \pm 0,4 (29)	1392 \pm 13,5 (52)	24,4 \pm 0,2(17)
1988	4,5 \pm 0,06 (194)	24,5 \pm 0,5 (64)	1421 \pm 13,7 (53)	24,0 \pm 0,2(27)
1989	4,3 \pm 0,05 (227)	21,5 \pm 0,6 (77)	1408 \pm 11,4 (90)	24,5 \pm 0,2(29)
1990	4,1 \pm 0,0 (99)	24,4 \pm 0,6 (32)		
1991	4,0 \pm 0,0 (188)	25,2 \pm 0,6 (77)	1435 \pm 21,9 (18)	25,3 \pm 0,6(18)
1992	4,1 \pm 0,0 (211)	25,3 \pm 0,5 (75)	1412 \pm 13,5 (61)	24,4 \pm 0,3(38)
ANOVA	F = 5,50 p < 0,0001	F = 6,3 p < 0,0001	F = 0,7 p = 0,63	F = 1,3 p = 0,27



Figur 7

Sammenhengen mellom relativ endring i vekt hos ærfugl hunner fra ett år til det neste og den tilsvarende endringen i kullstørrelse ($Y = -0,35 + 0,50X$, $r^2 = 0,40$, $p < 0,01$, $N = 26$). Beregningene er gjort på arcsin transformerte data. - Relationship between relative change (%) in body mass of individual females at hatching from one year to the next and the accompanying change in clutch sizes. Presented as raw data, but arcsin transformed for analysis.



Figur 8

Sammenhengen mellom ærfugl hunners vekt ved klekking og lengden på rugetiden ($Y = 29,4 - 0,004X$, $r^2 = -0,18$, $p = 0,003$, $N = 47$). - Relationship between hatching body mass of female Common Eiders and length of incubation period.

Tabell 11. Kroppsvekt i gram (gjennomsnitt \pm 1 SD) hos ærfugl ved klekking (antall individer i parentes) i relasjon til kullstørrelse og om de passer unger (tenders) eller ikke passer unger (abandoners). Antall individer er angitt i parentes. - Body mass in grams (mean \pm 1 SD) of Common Eiders at hatching in relation to clutch size among females caring for their young (tenders) and females abandoning their young after hatching. Sample sizes are given in brackets.

	Kullstørrelse - Clutch size				Mean
	3	4	5	6	
Tenders	1436 \pm 125 (3)	1438 \pm 126 (27)	1455 \pm 48 (5)	1446 \pm 48 (5)	1446 \pm 108 (63)
Abandoners	1371 \pm 74 (10)	1348 \pm 78 (19)	1410 \pm 93 (9)	1300 (1)	1367 \pm 82 (39)

Ærfugl spiser tradisjonelt lite i rugetiden og taper så mye som ca 46 % av kroppsvekta si i perioden fra egglegging og fram til klekking (Korschgen 1977, Parker & Holm 1990). I senere undersøkelser er det imidlertid vist at enkelte hunner spiser en del, og da spesielt mot slutten av rugetiden (se Swennen et al. 1993). En betydelig økning i spisetida når vekta kommer ned mot en kritisk verdi, er vist hos andre arter (Aldrich & Raveling 1983). For ærfugl vil en strategi hvor de bruker mye

kroppsreserver på ruving være fordelaktig. I denne undersøkelsen var eggpredasjonen på ca 30 %, men i studier av ærfugl fra Svalbard er det vist at predasjonen kan være så stor som 70 % (Ahlén & Andersson 1970).

Ifølge denne undersøkelsen har ærfugl en svært variabel kullstørrelsesstrategi som er avhengig av kroppsreservene de har lagret før klekking. Tradisjonelt har man antatt at hos arter der

ungene spiser selv, er kostnadene til foreldrene lite påvirket av hvor mange unger de har (Lack 1967, 1968, Klomp 1970, Winkler & Walters 1983), selv om noen studier klart viser slike sammenhenger (Safriel 1975, Erikstad & Andersen 1983, Lessels 1986). Siden ærfugl har et komplisert ungepass-system, er det vanskelig å studere direkte sammenhengen mellom kullstørrelse og foreldreinvestering. Bustnes & Erikstad (1991) har imidlertid vist at det ikke er noen sammenheng mellom overlevelse av unger fram til de er ca 6-8 uker og hvor mange unger ulike hunner passer. Likevel er det tydelig at optimal kullstørrelse hos ærfugl påvirkes av hunnenes mulighet til å passe unger. Ifølge Bustnes & Erikstad (1991) er overlevelsen av unger til de hunnene som ikke passer unger dårligere enn til de som passer sine egne. Dessuten er sjansen for at en hunn skal passe sine egne unger (også adoptere andres) avhengig av både kroppsvekt og kullstørrelse. Dette kan antyde at det er en aweining mellom det å bruke kroppsreserver på reproduksjon og framtidig overlevelse. Den kroppsvekta hunnene har ved klekking kan påvirke sjansen for å overleve (se Dijkstra et al. 1990), mens det å passe egne unger øker verdien av foreldreinvesteringen gjennom økt overlevelse av unger.

Estimater av årlig overlevelse for ærfugl i perioden 1986-93 viser en betydelig variasjon; fra 60 % til 100 % (**tabell 12**). Det er også påfallende at fangbarheten er svært lav (bare 20-30 % i de fleste årene). Noe av dette kan kanskje skyldes metodiske problemer, men mest sannsynlig viser det at ærfuglene ikke hekket hvert år. Coulson (1984) har funnet at i enkelte år kan så mange som 70 % av individene stå over hekkingen. Dette kan ha sammenheng med den betydelige belastningen det er å tape

Tabell 12. Beregnet årlig variasjon i overlevelse og fangbarhet (± 1 SE) for ærfugl på Grindøya i årene 1986-93. Beregningene er gjort med dataprogrammet SURGE. - Estimated survival and recapture rates (± 1 SE) of Common Eiders at Grindøya, Troms in 1986-93.

År	n	Overlevelse	Fangbarhet
Year		Survival rate	Recapture rate
1986-87	62	1,00	-
1987-88	97	0,92 \pm 0,08	0,21 \pm 0,05
1988-89	134	0,74 \pm 0,08	0,28 \pm 0,05
1989-90	128	0,77 \pm 0,12	0,26 \pm 0,04
1990-91	76	0,60 \pm 0,07	0,22 \pm 0,04
1991-92	96	0,89 \pm 0,10	0,38 \pm 0,05
1992-93	139	-	0,50 \pm 0,05

så mye som nesten halve kroppsvekta si i løpet av hekkesesongen. Så langt har vi imidlertid ikke klart å dokumentere sammenhenger mellom kroppsvekt og sjansen for at hunnene skal overleve eller ev. stå over neste hekkesesong. Vi har imidlertid nå gjennomført eksperimentelle studier på ærfugl hvor en har manipulert kroppscondisjonen for å gi bedre svar på sammenhenger mellom kroppscondisjon, hekkeinvestering og overlevelse. Disse resultatene er under bearbeidelse.

4 Konklusjon og anbefalinger for videre studier

Sjøfugler har en livshistorie som er karakterisert av lang levetid, sen kjønnsmodning og lav årlig reproduksjon. Prosjektarbeidet har avdekket en meget betydelig variasjon i voksendødelighet for viktige sjøfuglbestander både mellom lokaliteter og mellom år (se **tabell 13** for en sammenfattende oversikt) som uten tvil har avgjørende betydning for bestandsutviklingen hos norske sjøfugler. Årlig variasjon i produksjon av unger vil kun ha liten innvirkning bortsett fra i ekstreme tilfeller når rekruttering uteblir i en årrekke (som for lunde på Røst). År hvor næingstilgangen i hekkesesongen er dårlig og produksjonen av unger er liten kan imidlertid gi økt dødelighet hos voksne. Eksperimentet på krykkje viser klart en negativ sammenheng mellom hekkeinvestering og overlevelse hos voksne.

For at en i framtida skal kunne gi pålitelige prognoser for bestandsutvikling hos sjøfugl, er det viktig at følgende oppgaver prioriteres:

- 1 Oppfølging av de demografiske studiene for å få tallfestet tidsvariasjonen i dødelighet. For de fleste undersøkte artene foreligger det estimater for bare 2-4 år, med en meget stor årlig variasjon.
- 2 Oppfølging av de studiene i Norge hvor en har langtidsserier på næring og hekkesuksess. I disse undersøkelsene bør en i framtida også i større grad konsentrere seg om å studere sammenhengene mellom kroppskondisjon, næring, investering i unger og voksendødelighet. Dette er viktig for bedre å kunne dokumentere hvilken betydning næringsvikt i hekkesesongen har for voksenoverlevelsen. Parallelt bør det også prioriteres flere studier hvor en eksperimentelt tester sammenhengen mellom hekkeinvestering og dødelighet.

Tabell 13. Oversikt over estimert voksenoverlevelse hos 5 sjøfuglarter i Nord-Norge. Verdiene er gitt som gjennomsnittsverdier og spredning for de forskjellige årene. Spredning er ikke oppgitt i de tilfellene overlevelsen i følge beste modell ikke varierte mellom år. - Summary of estimated adult survival of 5 seabird species in northern Norway. Values are given as means and range. No range is given when the best model indicated no variation between years.

Art Species	Lokalitet Locality	Gj.snitt Mean	Spredning Range	Antall år No. of years
Ærfugl Common Eider	Grindøya	0,82	0,60-1,00	7 (1986-93)
Krykkje Kittiwake	Hornøya	0,80	0,60-0,91	3 (1990-93)
Lomvi Common Guillemots	Hornøya	0,96	0,87-1,00	5 (1988-93)
Polarlomvi Brünnich's Guillemots	Hornøya	0,95		4 (1989-93)
Lunde	Hornøya	0,79		2 (1991-93)
Puffin	Røst	0,91		2 (1991-93)
	Røst (all data)	0,93		3 (1990-93)

5 Litteratur

- Ahlén, I. & Andersson, Å. 1970. Breeding ecology of an Eider population on Spitsbergen. - *Ornis Scand.* 1: 83-106.
- Aldrich, T.W. & Raveling, D.G. 1983. Effects of experience and body weight on incubation behaviour of Canada Geese. - *Auk* 100: 670-679.
- Anker-Nilssen, T. 1987. The breeding performance of Puffins *Fratercula arctica* on Røst, northern Norway in 1979-1985. - *Fauna norv. Ser. C, Cinclus* 10: 21-38.
- Anker-Nilssen, T. 1992. Food supply as a determinant of reproduction and population development in Norwegian Puffins *Fratercula arctica*. - Dr. scient.-avhandling, Univ. Trondheim. 46 s. + 5 artikler.
- Anker-Nilssen, T. 1993. Demografi hos sjøfugl: overlevelse for hekkende lunder på Røst. - NINA Oppdragsmelding 216: 1-16.
- Anker-Nilssen, T. & Røstad, O.W. 1993. Census and monitoring of Puffins *Fratercula arctica* on Røst, N Norway, 1979-1988. - *Ornis Scand.* 24: 1-9.
- Ankney, C.D. & MacInnes, C.D. 1978. Nutrient reserves and reproductive performance in lesser snow geese. - *Auk* 95: 459-471.
- Ankney, C.D., Afton, A.D. & Alisuaskas, R.T. 1991. The role of nutrient reserves in limiting waterfowl reproduction. - *Condor* 93: 1029-1032.
- Arnold, T.W. & Rohwer, F.C. 1991. Do eggformation costs limit clutch size in waterfowl? A skeptical view. - *Condor* 93: 1032-1038.
- Ashcroft, R.E. 1979. Survival rates and breeding biology of Puffins on Skomer Island, Wales. - *Ornis Scand.* 10: 100-110.
- Bakken, V. 1989. The population development of Common Guillemot *Uria aalge* on Vedøy, Røst. - *Fauna norv. Ser. C, Cinclus* 12: 41-46.
- Barrett, R.T. & Rikardsen, F. 1992. Chick growth, fledging periods and adult mass loss of Atlantic Puffins *Fratercula arctica* during years of prolonged food stress. - *Colonial Waterbirds* 15: 24-32.
- Barrett, R.T. & Runde, O.J. 1980. Growth and survival of nestling Kittiwakes *Rissa tridactyla* in Norway. - *Ornis Scand.* 11: 228-235.
- Barrett, R.T., Anker-Nilssen, T., Rikardsen, F., Valde, K., Røv, N. & Vader, W. 1987. The food, growth and fledging success of Norwegian Puffin chicks *Fratercula arctica* in 1980-1983. - *Ornis Scand.* 18: 73-83.
- Brun, E. 1979. Present status and trends in population of seabirds in Norway. - I Bartonek, J. & Nettleship, D.N., red. Conservation of marine birds of northern North America. U.S. Dept. of Interior, Fish Wildl. Serv. Res. Rep. 11. s. 289-301.
- Bustnes, J.O. & Erikstad, K.E. 1991. Parental care in the Common Eider *Somateria mollissima*: factors affecting abandonment and adoption of young. - *Can. J. Zool.* 69: 1538-1545.
- Charlesworth, B. 1980. Evolution in age-structured populations. - Cambridge University Press, Cambridge.
- Clutton-Brock, T.H. 1984. Reproductive investment and terminal investment in interoparous animals. - *Am. Nat.* 123: 212-229.
- Clutton-Brock, T.H. 1991. The evolution of parental care. - Princeton University Press, Princeton.
- Coulson, J.C. 1984. The population dynamics of the Eider Duck *Somateria mollissima* and evidence of extensive non-breeding by adult ducks. - *Ibis* 126: 525-543.
- Coulson, J.C. 1988. Lifetime reproductive success in the black-legged kittiwake (*Rissa tridactyla*). - *Acta Int. Orn. Congr.* 19: 2140-2147.
- Coulson, J.C. & Thomas, C.S. 1985. Changes in the biology of the Kittiwake (*Rissa tridactyla*): A 31-year study of a breeding colony. - *J. Anim. Ecol.* 54: 9-26.
- Croxall, J.P. 1984. Seabirds. - I Laws, R.M., red. Antarctic ecology. Academic Press, London. s. 533-616.
- Dijkstra, C., Bult, A., Bijlsma, S., Daan, S., Meijer, T. & Zijlstra, M. 1990. Brood size manipulations in the Kestrel (*Falco tinnunculus*): Effects on offspring and parent survival. - *J. Anim. Ecol.* 59: 269-285.
- Erikstad, K.E. 1986. Relationship between weather, body condition and incubation rhythm in Willow Grouse. - *Fauna norv. Ser. C, Cinclus* 9: 7-12.
- Erikstad, K.E., Blom, R. & Myrberget, S. 1982. Territorial crows *Corvus cornone* as predators on Willow Grouse *Lagopus lagopus* nests. - *J. Wildl. Manage.* 46: 109-114.
- Erikstad, K.E. & Andersen, R. 1983. The effect of weather on survival growth rate and feeding time in different sized willow grouse broods. - *Ornis Scand.* 14: 249-252.
- Erikstad, K.E. & Bustnes, J.O. 1994. Clutch size determination in Common Eider: an egg removal and egg addition experiment. - *J. Avian Biol.* (I trykk).
- Erikstad, K.E., Bustnes, J.O. & Moum, T. I trykk. Clutch size determination in a precocial bird species: a study of the Common Eider. - *Auk*. I trykk.
- Galbraith, H. 1983. The diet and feeding ecology of breeding Kittiwakes *Rissa tridactyla*. - *Bird Study* 30: 109-120.
- Gloutney, M.L. & Clark, R.G. 1991. The significance of body mass to female dabbling ducks during late incubation. - *Condor* 93: 811-816.
- Harris, M.P. 1983. Parent-young communication in the Puffin *Fratercula arctica*. - *Ibis* 125: 109-114.

- Harris, M.P. 1984. The Puffin. - T & A D Poyser Ltd., Calton, England. 224 s.
- Harris, M.P. & Wanless, S. 1991. Population studies and conservation of Puffins *Fratercula arctica*. - I Perrins, C.M., Lebreton, J.-D. & Hirons, G.J.M., red. Bird population studies: relevance to conservation and management. Oxford Univ. Press. s. 230-248.
- Hatch, S. A., Roberts, B. D. & Fadely, B. S. 1993. Adult survival of Black-legged Kittiwakes *Rissa tridactyla* in a Pacific colony. - Ibis 135: 247-254.
- Högstedt, G. 1980. Evolution of clutch size in birds: adaptive variation in relation to territory quality. - Science 210: 1148-1150.
- Högstedt, G. 1981. Should there be a positive or negative correlation between survival of adults in a bird population and their clutch size? - Am. Nat. 118: 568-571.
- Klomp, H. 1970. The determination of clutch size in birds. A review. - Ardea 58: 1-124.
- Korschgen, C.E. 1977. Breeding stress of female Eiders in Maine. - J. Wildl. Manage. 41: 360-373.
- Lack, D. 1947. The significance of clutch-size. I-II. - Ibis 89: 302-352.
- Lack, D. 1948. The significance of clutch-size. III. - Ibis 90: 25-45.
- Lack, D. 1954. The natural regulation of animal numbers. - Oxford University press, Oxford.
- Lack, D. 1967. The significance of clutch-size in waterfowl. - Wildfowl 18: 125-128.
- Lack, D. 1968. Ecological adaptation for breeding in birds. - Chapman & Hall, London.
- Lebreton, J.-D., Burnham, K.P., Clobert, J. & Anderson, D.R. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. - Ecol. Monogr. 62: 67-118.
- Lebreton, J.-D., Pradel, R. & Clobert, J. 1993. The statistical analysis of survival in animal populations. - TREE 8: 91-95.
- Lessells, C.M. 1986. Brood size in Canada geese: a manipulation experiment. - J. Anim. Ecol. 55: 699-698.
- Nettleship, D.N. & Evans, P.G.H. 1985. Distribution and status of the Atlantic Alcidae. - I Nettleship, D.N. & Birkhead, T.R., red. The Atlantic Alcidae. Academic Press. s. 53-154.
- Ollason, J.C. & Dunnet, G.M. 1988. Variation in breeding success in fulmars. - I Clutton-Brock, T.H., red. Reproductive success. University of Chicago Press, Chicago. s. 263-278.
- Parker, H. & Holm, H. 1990. Patterns of nutrient and energy expenditure in female Common Eiders nesting in the high Arctic. - Auk 107: 660-668.
- Pennyquick, C.J. 1989. Bird flight performance. A practical calculation manual. - Oxford University Press, Oxford.
- Pradel, R. & Lebreton, J.-D. 1991. User's manual for program SURGE Version 4.1. - Upubl. rapport, Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, CNRS, Montpellier, Frankrike. 35 s.
- Pugsek, B.H. 1981. Increased reproductive effort with age in the California Gull (*Larus californicus*). - Science 212: 822-823.
- Pugsek, B.H. 1983. The relationship between parental age and reproductive effort in the California Gull (*Larus californicus*). - Behav. Ecol. Sociobiol. 13: 161-171.
- Pugsek, B. H. 1987. Age-specific survivorship in relation to clutch size and fledging success in California gulls. - Behav. Ecol. Sociobiol. 21: 217-221.
- Ricklefs, R.E. 1992. The roles of parent and chick in determining feeding rates in Leach's storm-petrel. - Anim. Behav. 43: 895-906.
- Ricklefs, R.E. & Minot, E.O. 1991. Concluding remarks: parent-offspring interactions in the evolution of avian life histories. - Acta Int. Orn. Congr. 20: 992-997.
- Røv, N., Thomassen, J., Anker-Nilssen, T., Barrett, R., Folkestad, A.O. & Runde, O. 1984. Sjøfuglprosjektet 1979-1984. - Viltrapport 35: 1-109.
- Safriel, U.N. 1975. On the significance of clutch size in nidifugous birds. - Ecology 56: 703-708.
- Stearns, S.C. 1976. Life history tactics: A review of the ideas. - Q. Rev. Biol. 51: 3-47.
- Stearns, S.C. 1992. The evolution of life histories. - Oxford University Press.
- Strann, K.-B., Vader, W. & Barrett, R.T. 1991. Auk mortality in fishing gear in North Norway. - Seabird 13: 22-29.
- Swennen, C., Ursem, J.C.H. & Duiven, P. 1993. Determinate laying and egg attendance in Common Eiders. - Ornis Scand. 24: 48-52.
- Sæther, B.-E., Andersen, R. & Pedersen, H.C. 1993. Regulation of parental effort in a long-lived seabird: an experimental manipulation of the cost of reproduction in the antarctic petrel, *Thalassoica antarctica*. - Behav. Ecol. Sociobiol. 33: 147-150.
- Vader, W., Barrett, R.T., Erikstad, K.E. & Strann, K.-B. 1990. Differential responses of Common and Thick-billed Murres to a crash in the Capelin stock in the Barents Sea. - Stud. Avian Biol. 14: 175-180.
- Winkler, D.W. & Walters, J.R. 1983. The determination of clutch size in precocial birds. - I Johnston, R., red. Current ornithology 1. Plenum Press, New York. s. 33-67.
- Wooller, R.D. & Coulsen, J.C. 1977. Factors affecting the age of first breeding of the Kittiwake *Rissa tridactyla*. - Ibis 119: 339-349.
- Wooller, R.D., Bradley, J.S. & Croxall, J.P. 1992. Long-term population studies of seabirds. - TREE 7: 111-114.

0 49

nina
forsknings-
rapport

ISSN 0802-3093
ISBN 82-426-0412-6

Norsk institutt for
naturforskning
Tungasletta 2
7005 Trondheim
Tel. (07) 58 05 00