

Alders- og livstidsproduktion hos Spurvehøgen *Accipiter nisus* i Vendsyssel 1977-97

JAN TØTTRUP NIELSEN



(With a summary in English: Age-specific production of young and lifetime reproductive success of Sparrowhawks in Vendsyssel, northern Denmark)

Indledning

Ved mange undersøgelser af Spurvehøgen *Accipiter nisus* er der fremlagt data om ungeproduktionen, og flere forfattere har påvist, at 1-årige fugle producerer dårligere end ældre fugle (f.eks. Newton et al. 1979, Opdam et al. 1987). Vedrørende alderens betydning for produktionen herudover foreligger der kun få undersøgelser (Newton et al. 1981, Newton 1986, Newton & Rothery 1997), og det samme gælder livstidsreproduktionen (Newton 1985, Zollinger & Müskens 1994); ingen danske undersøgelser har hidtil berørt disse spørgsmål, som ifølge sagens natur kræver langtidsstudier. Spurvehøge kan producere afkom i op til 10-11 år, hvor de iflg. de britiske undersøgelser bliver stadig mere produktive frem til de er ca 5 år gamle, hvorefter produktiviteten begynder at falde (Newton & Rothery 1997).

I denne artikel fremlægges data om aldersafhængig reproduktion og livstidsreproduktion for Spurvehøge i Vendsyssel i perioden 1977-97, og om faktorer, der har indflydelse på disse forhold, herunder betydningen af i hvilken alder, fuglene begynder at yngle.

Materiale og metoder

Undersøgelsesområde

Undersøgelsesområdet dækker 2417 km² af Vendsyssel (se Nielsen 2004 for yderligere information). I 1978-88 (undt. 1987) er store dele af dette område blevet undersøgt, og de forskellige redelokaliteter er henført til en af 6 mulige

kategorier efter habitattypen inden for en radius af én kilometer fra reden. Disse 6 habitattyper er benævnt H1 (klitplantager og klitheder), H2 (store nåleskove), H3 (både nåleskov og landbrugsland, og dermed en mellemting mellem H2 og H6), H4 (løvskove, >60% løvtræer), H5 (by eller bynært område), samt H6 (landbrugsland med spredte småplantager). Ikke alle ynglepar i området er fundet hvert år, men alle aktive redelokaliteter er kontrolleret det efterfølgende år.

I to censusområder, som dækker ca 1/5 af undersøgelsesområdet, blev hele bestanden optalt hvert år. Census Sindal (68 km²) ligger omkring Sindal og består af tre store nåleskove og mange småplantager (16% skov) forbundet med levende hegn i landbrugsland med animalsk produktion, især malkekæveg; habitatene svarer således til H2+H3. Census Vest (436 km²) består af intensivt dyrket landbrugsland med spredte småplantager (2% skov), og svarer dermed til H6.

I april-maj er potentielle ynglelokaliteter undersøgt for yngleaktiviteter, og der er indsamlet fældefjer til alderbestemmelse af ynglefuglene. I medio juni er alle reder undersøgt og ungerne ringmærket.

Alders- og individbestemmelse

Spurvehøgen kan i godt lys let aldersbestemmes som enten ungfugl (fra udflyvningen til 30. juni det følgende år; her kaldet 1-årig) eller ældre (fuldt udfarvet fugl, her kaldet adult).

Spurvehøgen starter fældningen af bl.a. svingfjerene, når æglægningen begynder. Da hunnen opholder sig ved reden under redebygningen og frem til ungerne er 2-3 uger gamle, kan hendes fældefjer findes i redebevoksningen (Holstein 1950, Newton & Marquiss 1981). Hannens fjer ligger derimod spredt i hele fourageringsområdet, og derfor findes der kun få fjer fra hannerne. Fældningen begynder med den inderste håndsvingfjer (h1), og h1-h5 fældes alle under rugningen (Newton & Marquiss 1981). I denne undersøgelse er alle fundne fældefjer indsamlet og arkiveret efter år og lokalitet, men pga. af det sparsomme materiale fra hannerne er der i denne sammenhæng kun set på hunnerne.

Som et kvalitativt mål for hunnens størrelse er brugt længden af den fældede håndsvingfjer h5. Ved måling af vingelængden udgør h7 vingespidisen, mens den længste af håndsvingfjerene er h6, og begge disse fjer er som regel meget slidte. Derfor er h5 det bedste valg, så meget mere som det også er den fjer, der er indsamlet flest af, og fordi den ikke kan forveksles med andre fjer. Halefjer er ofte meget slidte, især fra 1-årige fugle, og derfor ikke særlig velegnede. I alt har jeg målt 860 fjer (h5) til nærmeste hele millimeter, idet fjerene blev klemt flade og strakt ud. Længden af fjer fra højre og venstre side på samme fugl afveg højst 1-2 mm, og hvis begge fjer forelå blev gennemsnittet brugt for den pågældende hun. De adulte hunner, som blev fulgt gennem flere år, havde som regel samme fjerlængde år efter år, kun med afvigelse på 0-3 mm. Som mål for den enkelte hun er anvendt den højeste registrerede årlige værdi.

Fjerenes tegninger er individuelle og konstante fra år til år efter det første år, hvorfor kontinuerlige serier af fjer fra ynglende fugle giver mulighed for at bestemme alder og livslængde. Generelt er en hun anset for førstegangsynglende det første år, den er registreret, og regnet for død, når dens fjer ikke længere findes. For hunner, der starter som 1-årige,

er hovedproblemet at følge dem fra det første til det andet år (fra 1-årig til 2-årig), men de 2-årige har ofte nogle få armsvingfjer og halefjer tilbage fra det foregående år, som kan sammenlignes med fjer fra året før (jf. Newton 1986; disse fjer er så slidte, at de let kan skelnes fra 1-årige fugles fjer). Da 1-årige fælder kraftigt, er det let at indsamle mange fjer og dermed skaffe et solidt grundlag for senere sammenligninger. Som en ekstra kontrol kan bruges, at længden af en given fjer er større i den 2-åriges dragt end i den 1-åriges (Opdam & Müskens 1976, Newton et al. 1983), så hvis en 2-årig har kortere fjer end den 1-årige, der var til stede året før, er det en ny hun. Yderligere indikationer kan være de forskellige hunners adfærd samt naturligvis påviste dødsfald.

Hunner, der først registreres som "adulte", kan være vanskelige at aldersbestemme, selv om det som sagt ofte er muligt for de 2-årige. Enkelte af de hunner, der her er anført som 2-årige, kan imidlertid have været ældre, idet registrerede fjer fra den 1-årige dragt kan stamme fra en anden hun eller en han (mest oplagt hvis der kun er fundet småfjer). Hunner registreret første gang som ældre end 2 år antages generelt at have været 3 år gamle, men kan have været ældre, idet der reelt intet grundlag er for at aldersbestemme dem. Enkelte af dem kan dog have været 2-årige fugle fra hvilke der blot ikke er fundet fjer fra 1-årsdragten – det er jo ikke alle fjer, der findes.

Nogle af de ældre fugle kan udmærket have ynglet ét eller flere år i eller uden for undersøgelsesområderne uden at blive registreret. 5,7% af hunnerne skiftede lokalitet inden for undersøgelsesområderne og flyttede i gennemsnit 1,6 km (Nielsen 2004). I den aktuelle sammenhæng er kun medtaget hunner, jeg med rimelig sikkerhed har kunnet følge fra de ynglende første gang til de døde. Da der ingen data findes fra yngletiden 1987, indgår der i livstidsproduktionen for enkelte af de

Tabel 1. Gennemsnitlig dato for første æg og gennemsnitlig produktion for par med kendt alder (lå = 1-årig, ad = adult), Vendsyssel 1979-97. Kun første-kuld er betragtet. Juv. angiver udflyjende unger. *Mean date of clutch initiation (1), mean clutch size (2), mean brood size at fledging (3), and the same for successful broods only (4), for pair of different age composition (female/male, ad = aged two years or more, lå = one year old). Sample size and SE are indicated.*

	Alderskombination hun/han			
	ad/ad	lå/ad	ad/lå	lå/lå
1) Første æg ± SE (n)	30/4 ± 0,34 (286)	9/5 ± 1,29 (28)	11/5 ± 1,92 (15)	13/5 ± 1,15 (26)
2) Æg pr kuld ± SE (n)	4,90 ± 0,32 (241)	3,96 ± 0,15 (24)	4,00 ± 0,21 (14)	3,52 ± 0,20 (25)
3) Juv. pr par ± SE (n)	3,60 ± 0,10 (322)	2,06 ± 0,32 (32)	1,48 ± 0,33 (27)	1,61 ± 0,30 (36)
4) Juv. pr prod. par ± SE (n)	4,09 ± 0,07 (283)	3,00 ± 0,30 (22)	3,08 ± 0,33 (13)	2,76 ± 0,30 (21)

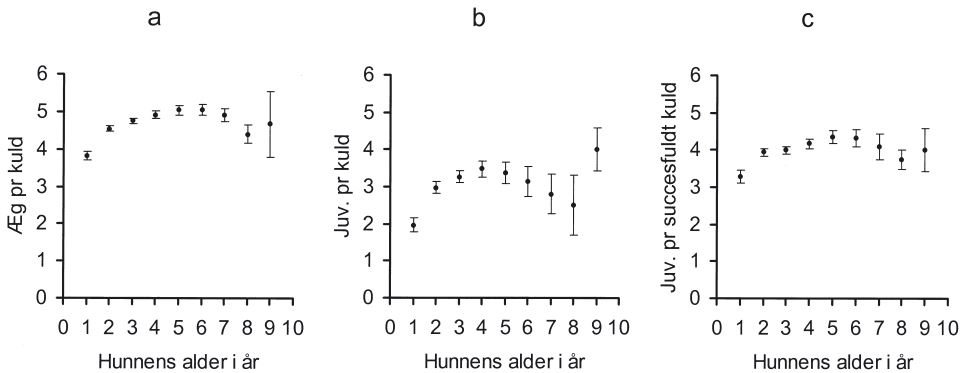


Fig. 1. Produktion i forhold til hunnens alder (± 1 SE), angivet ved henholdsvis a) antal æg pr kuld, b) antal unger pr par, og c) antal unger pr par med mindst én unge. Relationship between female age (x-axis) and reproduction (y-axis). a) eggs per clutch; b) fledglings per pair; c) fledglings per successful pair. Error bars show ± 1 SE.

gamle hunner en anslået produktion for dette år, ansat til gennemsnittet for den pågældende hun i de øvrige år; dette skete dog kun hvor der ved kontrolbesøg i september 1987 blev fundet klare tegn på, at den pågældende rede faktisk havde produceret unger tidligere på året.

På trods af, at de mest usikre tilfælde er udeladt, kan det ikke helt udelukkes, at nogle af de ældre hunner havde ynglet uden for undersøgelsesområdet inden de blev registreret. Derfor må resultaterne, såvel alderen for første yngleforsøg som livstidsproduktionen, betragtes som minimumstal.

Ved hvert yngleforsøg er det undersøgt, om der blev lagt æg. Antallet af æg er beregnet ud fra antallet af senere registrerede unger samt golde og ødelagte (itugåede) æg. Under ringmærkningen medio juni er ungerne aldersbestemt ud fra længden af hale- og håndsvingfjer, og på det grundlag er tidspunktet for kuldstart (lægning af første æg) fundet ved tilbageregning (se Nielsen 2005). Antallet af udflyjende unger er talt efter udflyvningen.

Resultater

I hele undersøgelsesområdet i perioden 1979-97 lagde 96,7% ($n = 1099$) af de adulte hunner æg mod kun 85,4% ($n = 268$) af de 1-årige hunner ($\chi_1^2 = 52,8$, $P < 10^{-12}$). De adulte hunner producerede næsten udelukkende kuld på 4, 5 eller 6 æg; gennemsnit \pm SD var $4,87 \pm 0,66$ æg pr kuld ($n = 712$). De 1-årige producerede overvejende kuld på 3, 4 eller 5 æg, i gennemsnit $3,94 \pm 0,82$ æg pr kuld ($n = 149$). Denne

forskel i kuldstørrelse mellem aldersgrupperne er som venteligt signifikant ($t_{859} = 15,0$, $P < 10^{-44}$).

De adulte hunner, som lagde æg, fik fra 0 til 6 unger på vingerne, i gennemsnit $3,18 \pm 1,94$ ($n = 1036$). Tilsvarende fik de 1-årige hunner fra 0 til 5 unger (og en enkelt fik 6), i gennemsnit $1,95 \pm 1,85$ ($n = 224$). Forskellen mellem aldersgrupperne skyldtes ikke blot forskellen i antal lagte æg, men også at andelen af mislykkede forsøg var næsten to gange større blandt de 1-årige hunner (38%) end blandt de adulte (20%; $\chi_1^2 = 31,2$, $P < 10^{-7}$). Ses udelukkende på de hunner, der fik mindst én unge på vingerne, var gennemsnittet hos adulte 4,00 og hos 1-årige 3,14.

Medregnes de ikke-ynglende fugle (dem der ikke lagde æg), producerede en adult hun i gennemsnit 3,08 udflyjende unger pr år, og en 1-årig hun 1,67.

Den eneste mulighed for at måle hannerens indflydelse på produktionen var at se på de par, hvor alderen (1-årig/adult) var kendt for både han og hun. Fra hele undersøgelsesområdet foreligger der 304 ægkuld og 417 kuld med kendt ungeproduktion (Tabel 1). Det ses, at par hvor begge mager var adulte producerede bedre end de øvrige parkombinationer, og at de startede æglægningen tidligere; par med en adult og en 1-årig mager havde senere start end adulte par og tidligere start end 1-årige par, og lå mht. produktion ligeledes intermedært i forhold til disse par, uanset hvilken af magerne der var 1-årig (men risikoen for, at yngleforsøget helt slog fejl, var tilsyneladende større, når det var hannen, der var 1-årig, end når det var hunnen). Materialet er dog relativt lille, da kun en mindre

Tabel 2. Effekten af habitatet omkring reden. Den gennemsnitlige produktion \pm SE for adulte og 1-årige hunner i Vendsyssel, 1979-97. Juv. angiver udføjne unger.

	H1 Klitplantager	H2 Nåleskove	H3 Komb. af H2+H6	H4 Løvskeve	H5 By og bynært omr.	H6 Landbrug
Adulte hunner						
Pet ynglende (n)	92,6 (68)	97,0 (181)	97,2 (125)	90,3 (36)	94,6 (37)	95,2 (145)
Pet med juv. (n)	69,1 (68)	77,3 (181)	74,8 (125)	75,0 (36)	83,8 (37)	71,0 (145)
Æg pr kuld (n)	4,74 \pm 0,10 (43)	4,97 \pm 0,07 (117)	4,79 \pm 0,07 (76)	4,91 \pm 0,13 (22)	5,04 \pm 0,11 (27)	4,87 \pm 0,07 (92)
Juv. pr hun (n)	2,81 \pm 0,26 (68)	3,10 \pm 0,15 (180)	2,83 \pm 0,18 (122)	2,94 \pm 0,36 (34)	3,49 \pm 0,33 (37)	2,88 \pm 0,17 (144)
Juv. pr prod. hun (n)	4,06 \pm 0,16 (47)	4,01 \pm 0,11 (139)	3,75 \pm 0,13 (92)	4,00 \pm 0,25 (25)	4,16 \pm 0,25 (31)	4,06 \pm 0,11 (102)
1-årige hunner						
Pet ynglende (n)	79,4 (17)	82,4 (37)	79,4 (17)	79,2 (12)	100,0 (7)	88,0 (50)
Pet med juv. (n)	52,9 (17)	62,2 (37)	23,5 (17)	58,3 (12)	78,6 (7)	54,0 (50)
Æg pr kuld (n)	3,75 \pm 0,18 (12)	4,35 \pm 0,17 (20)	4,00 \pm 0,31 (5)	4,00 \pm 0,00 (5)	4,20 \pm 0,37 (5)	4,04 \pm 0,17 (25)
Juv. pr hun (n)	1,53 \pm 0,45 (17)	2,14 \pm 0,33 (37)	0,94 \pm 0,43 (17)	1,50 \pm 0,45 (12)	2,67 \pm 0,71 (6)	1,58 \pm 0,25 (50)
Juv. pr prod. hun (n)	2,89 \pm 0,54 (9)	3,43 \pm 0,29 (23)	4,00 \pm 0,41 (4)	2,57 \pm 0,43 (7)	3,20 \pm 0,87 (5)	2,93 \pm 0,27 (27)

del af hannerne blev aldersbestemt, hvorfor jeg i det følgende kun vil se på produktionen i forhold til hunnens alder.

Sammenhængen mellem Spurvehøgenes ungeproduktion og habitatet omkring reden er vist i Tabel 2. Hos både 1-årige og adulte var produktionen dårligst i de fødefattige områder i klitplantagerne (H1) og bedst i by og bynære områder (H5), hvor der er et stort fødeudbud. I H3 og H4 er de udsat for en betydelig prædation fra Duehøgen *Accipiter gentilis* (se Nielsen 2004).

Der blev ikke fundet flere goldæg (ubefrugtede æg og æg med døde fostre) hos de 1-årige end hos de adulte. Dog var der lidt flere itugåede æg hos de 1-årige, hvilket måske skyldes, at de uerfarne hunner er dårligere til at passe på deres æg.

I de to censusområder Sindal og Vest er der i perioden 1979-97 foretaget en egentlig aldersbestemmelse af hunnerne (altså ikke blot en gruppering som 1-årig/adult; se Nielsen 2004). Data herfra tillader derfor en bestemmelse af den aldersspecifikke produktion (Fig. 1). Alle tre viste mål for produktionen voksede frem til hunnen var 4-6 år gammel, og aftog derefter; den mest markante ændring var stigningen fra 1-årige til 2-årige hunner. Den tilsyneladende nedgang i produktionen efter 6-7 års alderen er muligvis reel, men materialet rummer for få gamle hunner til at afgøre det med sikkerhed.

Livstidsproduktionen af udføjne unger er kendt for 232 hunner fra de to censusområder. Disse udgør kun en mindre del af samtlige undersøgte hunner, men for de øvrige er der en vis usikkerhed vedrørende alderen ved første yngleforsøg, livslængden eller ungeproduktionen i et eller flere af årene. Den gennemsnitlige levetid for de 232 hunner var $3,06 \pm 0,12$ (SE) år, hvilket var næsten det samme som gennemsnitsalderen i bestanden (Nielsen 2004). Der var en enorm variation i livstidsproduktionen for disse hunner, der alle gjorde mindst ét yngleforsøg; 52 af dem, eller næsten en fjerdedel, producerede ingen unger overhovedet, og for de øvrige varierede tallet fra 1-40 unger (Fig. 2). Samlet producerede 19% af hunnerne 50% af ungerne, og 31% af hunnerne producerede 75% af ungerne. I alt producerede de 232 hunner 1518 unger, hvilket giver et gennemsnit (\pm SE) på $6,54 \pm 0,43$ pr hun; for de 180 hunner, der producerede mindst én unge, var gennemsnittet $8,43 \pm 0,47$. Hunnerne i Sindal producerede i gennemsnit 0,4 unger flere end hunnerne i Vest, og de produktive hunner 0,6 unger flere.

Livstidsproduktionen var stærkt korreleret med levetiden (Fig. 3; $r = 0,97$, $P < 0,0001$). De hunner,

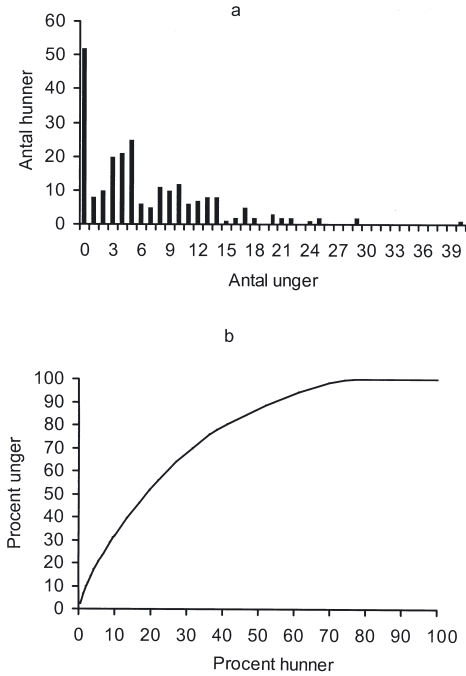


Fig. 2. Livstidsproduktion for 232 hunner i censusområderne Sindal og Vest 1979-97 (a), og det procentvise bidrag til den samlede produktion når hunnerne regnes fra de mest til de mindst produktive (b). *Lifetime production of fledglings of 232 female Sparrowhawks. a) Number of females (y-axis) vs number of fledglings produced (x-axis). b) Percent young produced (y-axis) vs percent of females when these are included in the order from the most to the least productive (x-axis).*

der døde inden de blev 2 år gamle og derfor kun havde én ynglesæson, producerede i gennemsnit (\pm SE) $1,59 \pm 0,26$ unger i deres liv; hunner, der døde mellem 2- og 3-års alderen, fik $2,80 \pm 0,36$ unger; hunner, der oplevede tre sæsoner, fik $6,07 \pm 0,57$ unger; de, der levede gennem fire sæsoner, fik $9,42 \pm 0,68$ unger; hunner med fem sæsoner fik $11,13 \pm 0,85$ unger; og de, der blev ældre, fik $18,48 \pm 1,46$ unger. Alle hunner, der blev mere end tre år gamle, eller havde mere end to yngleforsøg, producerede unger. En hun, der døde i sit 10. år, producerede kun 11 unger i 6 yngleforsøg (sprang 2 år over); omvendt producerede en hun i løbet af 5 yngleforsøg i alt 32 æg og 29 unger. Den mest produktive hun begyndte at yngle som 2-årig og producerede gennem 8 år i alt 45 æg og 40 unger.

Alderen ved første yngleforsøg for de 232 hunner med kendt livstidsreproduktion er vist i Tabel 3. Andelen af hunner, der yngler, kan for hver af

aldersklasserne beregnes vha. oplysninger om den aldersspecifikke overlevelse (Nielsen 2004) under antagelsen, at ynglende og ikke-ynglende fugle overlever med samme sandsynlighed (Tabel 4). Det antages her, at ingen hunner påbegynder ynglen senere end ved alderen tre år. Det ses, at kun et mindretal, godt 20%, af de 1-årige hunner yngler, men at størsteparten af de 2-årige gør. Og da der i Tabel 4 er 370 præ-ynglende hunner i yngledygtig alder (1+ år), og det samlede antal 1+ år gamle hunner er ca 955 (estimeret vha. en årlig overlevelse for 4. og 5. år på 0,66, og for senere år på 0,53, jf. Nielsen 2004), vil der i bestanden være ca 39% præ-ynglende hunner. Det fremgår endelig, at ud af 1187 udflygtne hunner vil kun 232 (19,5%) nogensinde yngle, og iflg. Tabel 3 vil kun 180 (15,2%) producere unger.

Sammenhængen mellem alder ved ynglestart og livstidsproduktionen er illustreret i Tabel 5. Det fremgår umiddelbart, at jo ældre hunnerne er, når de starter, jo mere succesfulde er de i deres første yngleforsøg, og jo flere unger producerer de gennem deres levetid. Den sidste sammenligning er dog noget misvisende i den forstand, at grupperne af sene startere ifølge sagens natur kun rummer længelevende fugle (dem der bliver mindst to hhv. tre år), mens der iflg. Tabel 4 til dem der starter som 2-årige "burde" lægges 196,4 hunner, der aldrig når at yngle, og til dem der starter som 3-årige tilsvarende "burde" lægges $111,2+62,3 = 173,5$ uproduktive hunner, hvis sammenligningen med de tidlige startere skulle sige noget om hvornår det "bedst betaler sig" at starte. I så fald er det "bedst" at starte så tidligt som muligt, dvs. som 1-årig, fordi risikoen for at dø uden nogensinde at yngle ellers bliver stor.

I forrige afsnit blev der til de sene startere lagt nogle fiktive fugle, der "ville være" startet som

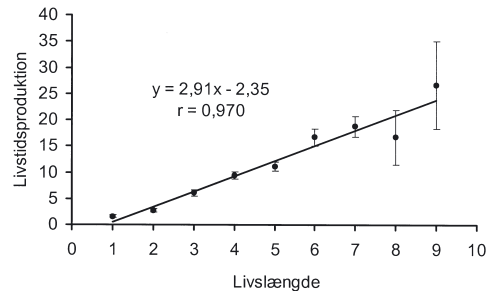


Fig. 3. Livstidsproduktion (\pm 1 SE) i forhold til hunnens levetid (samme hunner som i Fig. 2). *Lifetime production (\pm 1 SE) of fledglings of 232 female Sparrowhawks vs life span (years).*

Tabel 3. Alder ved første yngleforsøg for 232 Spurvehøge-hunner med kendt livstidsreproduktion, og antallet heraf, der producerede mindst én udflyget unge.

Age at first breeding (years) of 232 female Sparrow-hawks, and the number of productive females in each group.

	Alder ved ynglestart (år)			Total
	1	2	3	
Hunner i alt	84	110	38	232
Produktive hunner	58	87	35	180

2- eller 3-årige, hvis de havde levet så længe. I stedet kunne man indskrænke sammenligningerne til de fugle, der når at blive 2 eller 3 år gamle, som det er gjort i Tabel 6. Her giver tallene indtryk af, at det ikke gør den store forskel hvornår en hun starter, blot den bliver gammel nok (husk at 5%-konfidensintervallet går ca 2×SE til begge sider fra middelværdien).

Som et mål for hunnernes størrelse blev som sagt brugt længden af fæddede håndsvingfjer (h5). De 1-årige havde en kortere h5 end de adulte, i gennemsnit (\pm SD) 187,6 \pm 4,5 mm (variationsbredde

174-198 mm; $n = 107$), mod for de adulte 191,7 \pm 4,3 mm (variationsbredde 181-203 mm; $n = 373$). For 27 hunner fulgt fra de var 1-årige til mindst 2-årige voksede gennemsnitslængden (\pm SD) af h5 fra 187,5 \pm 3,8 mm (1-årige) til 192,0 \pm 3,9 mm (ældre) (variationsbredde henholdsvis 181-194 og 185-200 mm; $t_{26} = 11,4$, $P < 0,0002$). For de enkelte adulte hunner varierede længden med højst 3 mm mellem årene. Længden var korreleret med livslængden ($r = 0,73$, $n = 21$, $P < 0,03$) og livstidsproduktionen ($r = 0,83$, $n = 21$, $P < 0,0001$), dvs. de største hunner levede længst og producerede flest unger (Fig. 4).

Diskussion

Den største fejlkilde i det benyttede materiale er aldersbestemmelsen af de førstegangsynglende hunner. Alle 1-årige var ifølge sagens natur førstegangsynglende, men fordelingen af 2-3-årsfugle var vanskeligere, da de kunne have ynglet før de blev registreret, enten inden for eller uden for undersøgelsesområdet. Alderen ved ynglestart kan variere en del efter lokale forhold i bestanden. Andelen af 1-årsfugle blandt de førstegangsynglende hunner i Storbritannien var 28% i en faldende bestand, 40% for en stabil bestand og 50% for en stærkt stigende bestand (Wyllie & Newton 1991). Blandt 225 ringmærkede hunner i den faldende be-

Tabel 4. Tre klasser af hunner, defineret ud fra alderen ved ynglestart. For hver klasse er angivet det konstaterede antal (fremhævet; jf. Tabel 3) samt det estimerede antal i de foregående og efterfølgende år. Til udregningen er overlevelsen ansat til 0,33 det første år efter udflyvningen, til 0,56 det andet år, og til 0,61 det tredje år (jf. Nielsen 2004).

The 232 females of Table 3, and estimates of the number of fledglings (0-year olds) they represented, and of the number alive at subsequent years. The 84 females starting when 1 year old thus should represent about 255 fledglings, and 47 and 29 should have survived to the age of 2 and 3 years, respectively. Similarly for the other groups. The last row shows percent breeders within the four age-classes.

Alder ved ynglestart	Alder (år)			
	0	1	2	3
1 år	254,5	84	47,0	28,7
2 år	595,2	196,4	110	67,1
3 år	337,1	111,2	62,3	38
I alt	1186,9	391,7	219,3	133,8
Pct ynglende	0	21,4	71,6	100

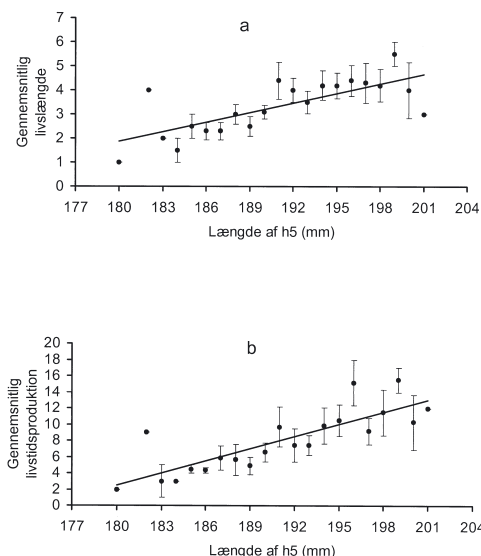


Fig. 4. Sammenhængen mellem hunnens størrelse, angivet som længden af håndsvingfjer nr 5 (h5), og henholdsvis livslængden \pm 1 SE (a) og livstidsproduktionen \pm 1 SE (b) ($n = 147$ hunner). De største hunner lever længst og producerer flest unger.

Relationship between female size, indicated by the length of primary #5 (x-axis), and a) the life span of the female \pm 1 SE, b) the female's lifetime production of fledglings \pm 1 SE.

Tabel 5. Gennemsnitlig livslængde og produktion i første yngleforsøg, samt livstidsproduktionen for hunner i forhold til hvornår de begyndte at yngle.

Life span, fledglings produced in first breeding attempt, and lifetime production of fledglings, of the 232 females of Tables 3-4. Those starting to breed when 1 year old are shown in the first row, etc.

Alder ved ynglestart	Antal hunner	Livslængde i år (\pm SE)	Unger i første forsøg (\pm SE)	Unger produc. hele livet (\pm SE)
1 år	84	1,82 \pm 0,14	2,04 \pm 0,21	4,35 \pm 0,51
2 år	110	3,46 \pm 0,18	2,82 \pm 0,19	7,22 \pm 0,70
3 år	38	4,66 \pm 0,22	3,45 \pm 0,28	9,26 \pm 1,06

Tabel 6. Gennemsnitlig livslængde og livstidsproduktionen for hunner, der overlevede mindst 2 år henholdsvis mindst 3 år, i forhold til hvornår de begyndte at yngle.

No. of females, lifespan, and lifetime production of fledglings for females attaining at least an age of 2 years (left), and those attaining an age of 3 years or more (right). The first row show those first breeding when 1 year old, and second and third rows those starting when 2 and 3 years, respectively.

Alder ved ynglestart	Hunner som overlevede mindst 2 år			Hunner som overlevede mindst 3 år		
	Antal hunner	Livslængde i år (\pm SE)	Unger produc. hele livet (\pm SE)	Antal hunner	Livslængde i år (\pm SE)	Unger produc. hele livet (\pm SE)
1 år	35	2,97 \pm 0,21	8,20 \pm 0,79	19	3,79 \pm 0,28	10,68 \pm 0,94
2 år	110	3,46 \pm 0,22	7,22 \pm 0,70	62	4,60 \pm 0,22	11,27 \pm 0,95
3 år	38	4,66 \pm 0,22	9,26 \pm 1,06	38	4,66 \pm 0,22	9,26 \pm 1,06

stand blev 32% først fundet ynglende som 1-årige, 35% som 2-årige, 24% som 3-årige og 8% først som 4-årige (Newton 1985), mens tilsvarende andele i den stærkt stigende bestand var 61%, 32%, 6%, og 0% (Wyllie & Newton 1991). Det blev også konstateret, at 31% af hunnerne årligt skiftede territorium; det var i hovedsagen unge fugle, der flyttede, men også nogle ældre hunner, der erhvervede et bedre territorium efter et mislykket yngleforsøg. I gennemsnit flyttede disse Spurvehøge 1,5 km (Newton & Marquiss 1982, Newton 1986).

I Vendsyssel var de ynglende spurvehøgehunner ældre, blev længere på sammen lokalitet og producerede flere unger end de britiske (Nielsen 2004). Derfor forekommer det også rimeligt at tro, at hunnerne i de to censusområder ikke flyttede så meget omkring, og at risikoen for, at de flyttede ud af områderne efter at de var begyndt at yngle, var ringe. Jeg anser derfor den fundne aldersfordeling ved første yngleforsøg, og dermed også den årlige aldersfordeling i bestanden, og de fundne livslængder, for rimelig nøjagtige.

Hunnernes produktion i forhold til deres alder stemte godt overens med resultater fra skotske undersøgelser, hvor produktionen steg frem til 4-5-års alderen, med den største stigning mellem de 1-årige og de 2-årige (Newton et al. 1981, Newton 1986, Newton & Rothery 1997). For hannerne har jeg kun sparsomme data, men i overensstemmelse med resultater fra Tyskland-Holland og Skotland producerer par, hvor én eller begge mager er 1-årige, dårligere end par, hvor begge er adulte (Newton

et al. 1981, Newton 1986, Opdam et al. 1987). Dette skyldes både, at de 1-årige er uerfarne, og at de sandsynligvis endnu ikke er fuldt kompetente jægere, samt at de er underlegne over for ældre fugle og derfor har sværere ved at tilkæmpe sig et egnet territorium.

Der foreligger mig bekendt kun to andre undersøgelser af Spurvehøgens livstidsproduktion, en i Skotland baseret på ringmærkede hunner (Newton 1985, 1986), og en i Tyskland-Holland baseret på aldersbestemmelse ud fra fældefjer (kun adulte hunner medtaget; Zollinger & Müskens 1994). Tendenserne i alle tre undersøgelser er den samme, og livstidsproduktionen i den tysk-hollandske undersøgelse var meget lig den fundet i de to censusområder i Vendsyssel; i Vendsyssel var der ganske vist flere hunner, der ikke producerede unger, men det skyldtes sandsynligvis, at den tysk-hollandske undersøgelse ikke inkluderede de 1-årige hunner. I begge områder led Spurvehøgene under en høj prædation fra Duehøg, som ikke var til stede i Skotland. I Skotland var den gennemsnitlige livstidsproduktion pr hun 5,03 unger, i Tyskland-Holland 6,16 unger, og i Vendsyssel 6,54 unger. Livsbetingelserne i det tysk-hollandske undersøgelsesområde lignede dem i Vendsyssel, især med hensyn til klima og prædation. De ret afvigende resultater i Skotland skyldtes sandsynligvis, at området var mindre føderigt end de øvrige undersøgelsesområder. I Tyskland-Holland og Vendsyssel producerede Spurvehøgene i gennemsnit 3,8 unger pr succesfuldt par (og 80%

hhv. 73% af parrene fik unger), i Skotland var gennemsnittet 3,4 unger pr succesfuldt par (og 57% af parrene fik unger).

I overvejselserne omkring livstidsreproduktion og alder ved ynglestart var konklusionen, at tidspunktet for første yngleforsøg var uvæsentligt, forudsat at fuglen levede "længe nok". Tidlig ynglestart fremstod nærmest som en sikkerhedsforanstaltning for at producere i det mindste nogle unger i tilfælde af tidlig død, og dødeligheden blandt Spurvehøgene er tilstrækkelig høj til, at det er en fordel at sikre sig på det punkt. Ud fra dette kan det selvfølgelig undre, at ikke alle Spurvehøgene starter som 1-årige. Nu kan diskussioner om optimale strategier let blive noget abstrakte, og i dette tilfælde kan rimeligheden af flere af de gjorte forudsætninger desuden betvivles. En af disse var, at dødeligheden var den samme for ynglende og ikke-ynglende fugle. Men mange af de hunner, der yngler som 1-årige, præderes af Duehøgen (på nogle lokaliteter præderes hunnen ofte, og den nye hun året efter er hyppigt en ny 1-årig, egne unpubl. data), og da det sker direkte i forbindelse med yngleaktiviteterne, må denne dødelighedsfaktor være betydeligt større for de ynglende hunner. En tilsvarende prædation ses også på ældre hunner, men i mindre skala. En anden implicit forudsætning var, at 1-årige hunner kunne yngle, hvis de besluttede at gøre det. Det er der imidlertid ingen grund til at tro – det forekommer mere sandsynligt, at 1-årige kun bliver i stand til at yngle, når betingelserne er optimale, og at Spurvehøge generelt yngler så tidligt de kan.

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. Mange medlemmer af Dansk Ornitologisk Forenings Rovfuglegruppe takkes for inspirerende samtaler gennem årene. En særlig tak til Kurt Storgaard og Per Bomholt, og især til Kaj Kamp for kritisk gennemgang og hjælp med manuskriptet.

Summary

Age-specific production of young and lifetime reproductive success of Sparrowhawks in Vendsyssel, northern Denmark

Data were collected during 1977-1997 in a 2417 km² study area in Vendsyssel (see Nielsen 2004 and 2005 for details). The females were identified, and their age determined, on basis of shed feathers, and the length of primary #5 was used as an index of body size. Females the feathers of which were no longer found were supposed to have died. Clutch initiation (date of first egg) was calculated from nestling age at ringing, and clutch

size was estimated as the number of surviving and dead young, plus any unhatched eggs (whole or broken) found. Throughout, reproduction is given in terms of fledged young.

With females grouped as 'adult' (2 years old or more) and 1-year old, adult females laid in 96.7% of 1099 cases (female-seasons), 1-year olds in 85.4% of 268 cases. The adults produced 4.87 ± 0.66 SD eggs per clutch ($n = 712$) and 3.18 ± 1.94 fledglings per laid clutch ($n = 1036$) (4.00 per successful brood). 1-year old females produced 3.94 ± 0.82 eggs per clutch ($n = 149$) and 1.95 ± 1.85 fledglings per laid clutch ($n = 224$) (3.14 per successful brood). In addition to the larger clutches, the proportion of failed breeding attempts was lower in adults (20%) than in 1-year old females (38%). Pairs where both mates were adult produced more fledglings than pairs where one or both mates were 1 year old.

The age-specific reproduction of females is shown in Fig. 1, where an increase is apparent until the age of 4-6 years, most marked between age 1 and age 2; after the age of 6-7 years, a decreasing performance is suggested.

The lifetime reproductive success (LRS) of 232 females is shown in Fig. 2. Almost one quarter (52) of these females failed to produce any young, while the rest fledged between 1 and 40 young; 19% of the females produced 50% of the young. Life span was an important determinant of LRS (Fig. 3). In total, the females produced 1518 fledglings (6.54 per female, 8.43 per productive female). The age at which a female starts breeding appears to be relatively unimportant for her LRS, provided that she survives for some years (Table 5-6), but postponing breeding significantly increases the risk of never producing any offspring, considering the relatively high mortality rate of Sparrowhawks. A clear relationship between female body size and longevity, and LRS, appears from Fig. 4.

Referencer

- Holstein, V. 1950: Spurvehøgen *Accipiter nisus* (L.). – H. Hirschsprungs Forlag, København.
- Newton, I. 1985: Lifetime reproductive output of female Sparrowhawks. – *J. Anim. Ecol.* 54: 241-253.
- Newton, I. 1986: The Sparrowhawk. – Poyser, Calton.
- Newton, I. & M. Marquiss 1981: Moulting in the Sparrowhawk. – *Ardea* 70: 163-172.
- Newton, I. & M. Marquiss 1982: Fidelity to breeding area and mate in Sparrowhawks *Accipiter nisus*. – *J. Anim. Ecol.* 51: 327-341.
- Newton, I. & P. Rothery 1997: Senescence and reproductive value in Sparrowhawks. – *Ecology* 78: 1000-1008.
- Newton, I., M. Marquiss & D. Moss 1979: Habitat, female age, organo-chlorine compounds and breeding of European Sparrowhawks. – *J. Appl. Ecol.* 16: 777-793.
- Newton, I., M. Marquiss & D. Moss 1981: Age and breeding in Sparrowhawks. – *J. Anim. Ecol.* 50: 839-853.
- Newton, I., M. Marquiss & A. Village 1983: Weights, breeding and survival in European Sparrowhawks. – *Auk* 100: 344-354.

- Nielsen, J. N. 2004: Spurvehøgens *Accipiter nisus* bestandsudvikling, ynglehabitat, alderssammensætning og ungeproduktion i Vendsyssel, 1977-97. – Dansk Orn. Foren. Tidsskr. 98: 147-162.
- Nielsen, J. N. 2005: Æglægningstidspunktets betydning for produktionen af unger og deres overlevelse hos Spurvehøgen *Accipiter nisus* i Vendsyssel, 1977-97. – Dansk Orn. Foren. Tidsskr. 98: 107-114.
- Opdam, P. & G. Müskens 1976: Use of shed feathers in population studies of *Accipiter* hawks (Aves, Acciptriformes, Accipitridae). – *Beaufortia* 24: 55-62.
- Opdam, P., J. Burgers & G. Müskens 1987: Population trend, reproduction and pesticides in Dutch Sparrowhawks following the ban on DDT. – *Ardea* 75: 205-212.
- Wyllie, I. & I. Newton 1991: Demography of an increasing population of Sparrowhawks. – *J. Anim. Ecol.* 60: 749-766.
- 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 (eds): *Raptor Conservation Today*. – WWGBP/Pica Press.
- Antaget 22. maj 2004
- Jan Tøttrup Nielsen (yepes@mail.tele.dk)
Espedal 4, Tolne
9870 Sindal



Adulte Spurvehøgehunner lagde større kuld og havde væsentligt færre mislykkede yngleforsøg end 1-årige.
Foto: Leif Pedersen.