Jón Einar Jónsson

Kynjahlutföll rauðhöfða, stokkandar og æðarfugls á Íslandi

1. mynd. Rauðhöfði (Anas penelope). *Ljósm./Photo: Sigurjón Einarsson.*

Kynjahlutföll meðal anda eru oft ójöfn, þ.e. steggir eru fleiri í heildina en kollur. Ennfremur er munur eftir breiddargráðum: á veturna er kynjahlutfall jafnast syðst á útbreiðslusvæðum, en hlutfall steggja eykst eftir því sem norðar dregur. Tvær tilgátur hafa verið settar fram til að skýra þennan mun á dreifingu kynjanna: (1) Steggir vilja verja vetrinum sem næst varpstöðvunum, en kollur hrekjast sunnar á bóginn þar sem steggirnir eru ofar í virðingarstiganum; (2) Steggir þola betur svalara veðurfar og fara því skemmra suður á bóginn. Samkvæmt báðum tilgátum ættu kynjahlutföll íslenskra andastofna að vera ójöfn að vetri til, með steggi í talsverðum meirihluta. Stokkönd og rauðhöfði hafa þó jafnari kynjahlutföll á Íslandi en sömu tegundir á svipuðum breiddargráðum annars staðar í Evrópu. Kynjahlutfall rauðhöfða hér á landi er um það bil jafnt (1:1), en meðal stokkanda eru steggir 58% af stofninum. Hlutfall stokkandarsteggja í Vestur-Evrópu eykst með hækkandi meðalhita á hverjum stað. Kynjahlutfall æðarfugls er víðast hvar 55–60% blikar, einnig á Íslandi. Kynjahlutföllin hérlendis eru svipuð allan ársins hring, sem bendir til þess að kynin haldi saman yfir veturinn og dreifist ekki á mismunandi hlýja/suðlæga staði. E.t.v. skýrir fjarlægðin í næsta land hvers vegna kynin halda saman, enda eru farleiðir stuttar innan Íslands. Endur sem dvelja hér árið um kring hafa e.t.v. þróast skammt á veg í að verða sérhæfðar að eyjalífi, en slík aðlögun þekkist meðal andategunda á úthafseyjum.

Inngangur

Skekkja í kynjahlutföllum fugla

Kynjahlutföll sumra fuglategunda eru ójöfn, þ.e. annað kynið er algengara annaðhvort við klak eða meðal fullorðinna fugla.[1,2] Innan atferlisfræðinnar eru þekkt dæmi um stýringu foreldra á kynjahlutfalli, m.a. í hrímtrosa (*Diomedea exulans*), þar sem yngstu og elstu foreldrarnir eignast fleiri kvenkyns unga en foreldrar á miðjum aldri eignast frekar karlkyns unga.[3] Egg klekjast í þeirri röð sem þeim er orpið og svo virðist sem sumir kvenfuglar geti notað það til að stjórna kynjahlutfalli unganna, t.d. hjá snjógæsum (*Chen caerulescens*). Þar sem fjögur egg voru í hreiðri voru 62% líkur á karlkyns fóstrum úr fyrstu tveimur eggjunum en 72% líkur á kvenfóstrum í þriðja og fjórða eggi, en slíkt mynstur getur m.a. skýrst af hraðari þroska karlfóstra í eggjastokkum, áhrifum hita á fósturþroska eða ójafnri dreifingu litninga í eggin.[4,5]

Kynjahlutföll og félagskerfi anda á Norðurhveli

Kynjahlutfall anda (Anatidae: Anatini) á Norðurhveli er oftast skekkt á þá leið að steggir eru fleiri en kollur.[6,7,8] Þó er kynjahlutfall anda yfirleitt jafnt við klak[8,9] og því skýrist ójafnt kynjahlutfall anda af ólíkum lífslíkum kynjanna, annaðhvort sem unga, ungfugla eða á fullorðinsaldri. Skekkja í kynjahlutföllum er mismunandi eftir andategundum

og jafnvel ættkvíslum anda; t.d. eru kynjahlutföll gráanda (Anatini) oft 50–55% steggir en kynjahlutföll kafanda (Aythini og Mergini) hins vegar oft 55–65% steggir.

Takmarkað framboð kvenfugla er einna afdrifaríkast í hvíthöfða (*Anas sibilatrix*) í Suður-Ameríku, þar sem fullorðnir steggir biðla stundum til nýfleygra unga.[10] Sé kynjahlutfall ójafnt getur sjaldgæfara kynið verið vandfýsnara í makavali.[7] Endur eru að grunni til einkvænisfuglar (iðka þó lauslæti undir vissum kringumstæðum) án þess að karlfuglarnir taki þátt í ungauppeldi.[7,11] Pörin taka saman að vetri til og eru saman þar til steggirnir yfirgefa kollurnar rétt eftir að álega hefst.[7,12] Álag vegna ungauppeldis og ásækni rándýra á varp- og ungatíma er talið valda því að kollur eru færri en steggir.[7] Auk þess fara kollur seinna í felli en steggir og hafa því e.t.v. lakara aðgengi að fellistöðvum og síðar vetrarstöðvum. Steggirnir ganga ekki út nema til séu kollur á lausu eða þá að þeim takist að stela kollu frá öðrum stegg.[12] Skekkt kynjahlutfall anda er því talið afleiðing félagskerfis anda (þ.e. einkvæni án foreldraumönnunar karldýrs) en ekki orsök þess.[11]

Hin skekktu kynjahlutföll valda hins vegar harðri samkeppni meðal steggjanna um hylli kollanna. Kynval (e. *sexual selection*) hefur leitt til þróunar skrautlegra búninga andasteggja.[11,12] Ólíkt ýmsum öðrum fuglum þar sem karlinn er skrautlegur, geta andasteggir ekki tryggt sér mökunarrétt yfir mörgum kvenfuglum.[13] Það er því ekki neinn sigurvegari sem einokar alla kvenfugla, eins og t.d. hjá þiðri (*Tetrao urogallus*) og fasanorra (*Centrocercus urophasianus*).[14,15]

Eftir parmyndun ver steggurinn kolluna fyrir ágangi óparaðra steggja og gerir það henni kleift að éta lengur en óparaðar kollur og byggja þannig upp forðanæringu.[7,16] Steggurinn þarf að ganga á forðanæringu við að verja kollu sína fyrir ágangi keppinauta.[17,20] Kollan græðir því á sambandinu en steggurinn hlýtur að sama skapi að vega áhættuna af því að verða afgangssteggur á móti orkukostnaðinum af pörun og makavörn.[17] Svo virðist sem kaldara loftslag auki álag á efnaskipti og næringarbúskap, þannig að fuglar þurfa annaðhvort að hörfa í hlýrra loftslag, éta meira eða draga úr kostnaðarsömu atferli.[18] T.d. draga kafendur úr biðilsatferli yfir dimmustu vetrarmánuðina en auka það aftur þegar vorar.[19] Því er ákveðinn orkusparnaður fólginn í því að seinka pörun þar til síðla vetrar, og parast t.d. stokkendur (*A. platyrhynchos*) seinna á köldum svæðum en hinum hlýrri.[21]

Breytileiki í kynjahlutföllum eftir landsvæðum

Endur á Norðurhveli eru flestar farfuglar en nokkrar tegundir hjara af veturinn á norrænum slóðum.[6,19,22] Kynjahlutföll eru breytileg innan tegundar eftir hnattstöðu að vetri til, þ.e. kynjahlutfallið er jafnast syðst en hlutfall steggja hæst nyrst.[23,24] Endur eru reyndar ekkert einsdæmi meðal fugla að þessu leyti.[25,26] Þetta hefur verið skýrt með tveimur tilgátum, sem reyndar spá báðar þessu mynstri, þ.e. (1) að steggir eru stærri en kollur (brenna því færri hitaeiningum á hvert gramm) og halda því betur jöfnum líkamshita í köldu veðri, auk þess að þola betur sult en kollurnar, sem eru kuldafælnari og leita sunnar á bóginn þegar kólnar í veðri[23,27,28,29] (hér eftir nefnt kuldaþolni), og (2) virðingarstigi anda er á þá leið að pör ríkja yfir ópöruðum fuglum en steggir ríkja yfir kollum[7]; steggir ná því að leggja undir sig þau vetrarsvæði sem eru næst varpstöðvunum en kollurnar hrekjast sunnar ásamt ungfuglum (hér eftir nefnt yfirgangur steggja).[27,30,31]

Sýnt hefur verið fram á að hlutfall steggja er hærra á bestu búsvæðunum en jafnara á hinum lakari.[27,29] Meðal dúkanda (*Athyia valisneria*) eru norðlægari hópar skipaðir hlutfallslega fleiri steggjum en suðlægari hópar.[27] Hér er um þéttleikaháð áhrif að ræða, því steggir voru einnig flestir í stærstu hópunum sem skoðaðir voru.[27,29] Séu kollur hraktar sunnar af steggjum leiðir það til lengra og orkufrekara farflugs fyrir kollurnar, sem gerir þær e.t.v. viðkvæmari fyrir óhagstæðum umhverfisskilyrðum. Hins vegar dregur aðskilnaður kynjanna úr samkeppni þeirra í milli þar sem kynin nýta ólíkar fæðugerðir.[32] Þá eru mildari skilyrði syðst á útbreiðslusvæðinu hagstæð gagnvart orkuþörf yfir veturinn, og kemur það sér vel fyrir fugla neðst í virðingarstiganum, þ.e. óparaðar kollur og ungfugla.[27,31]

Athugað var hvernig endur á Íslandi passa inn í tilgátur um dreifingu kynja að vetri til, þ.e. tilgáturnar um kuldaþolni kolla og yfirgang steggja. Báðar tilgátur spá (1) afar skekktu kynjahlutfalli anda að vetri til á Íslandi, enda er Ísland á norðurmörkum útbreiðslu flestra andategunda, og (2) hærra hlutfalli steggja að vetri til, miðað við varpfugla á sumrin. Kynjahlutföll algengustu anda á Íslandi voru því tekin saman og þau borin saman við erlendar niðurstöður[23,29,33] og milli árstíða, þ.e. fyrir rauðhöfða (*A. penelope*), stokkönd (*A. platyrhynchos*) og æðarfugl (*Somateria mollissima*). Fyrir stokkönd og rauðhöfða var notast við talningar á Innnesjum veturna 1997–1998 og 1998–1999 og tölur fyrir varpfugla frá Mývatni.[22,34] Stokkönd er útbreiddasta andategund jarðar og mest til af gögnum um hana. Stokkönd var því notuð sem líkan til að kanna samband umhverfishitastigs við kynjahlutföll. Gerð var aðhvarfsgreining á kynjahlutfalli stokkandar og meðalhita víða í Evrópu. Teknar voru saman upplýsingar um kynjahlutföll æðarfugls á Íslandi og annars staðar á útbreiðslusvæði tegundarinnar.[9,35,36]

Rauðhöfði

Rauðhöfði (1. mynd) er algeng andategund í Evrópu og Asíu sem á vetrarstöðvar sínar í Vestur-Evrópu, Norður-Afríku og Indlandi.[37] Kynjahlutföll tegundarinnar eru þekkt á Íslandi, Bretlandi og

í Vestur-Evrópu.[22,23,29,34] Rauðhöfðastofninn á Íslandi er talinn vera um 18 þúsund fuglar að hausti og fara allir, að undanskildum um 2.000 fuglum, suður til Bretlands að vetrinum.[38] Vetursetufuglarnir dvelja einkum við Innnes og Suðurnes að vetri til.[22,39] Veturseta tegundarinnar á Innnesjum hefur orðið fyrir barðinu á framræslu votlendis og eyðingu á leirum vegna landfyllinga.[40] Ekki sér fyrir endann á þeirri ógn í samfélagi nútímans.

Í Vestur-Evrópu fór hlutfall steggja hækkandi frá suðri til norðurs.[23] Einna hæst var það 58% karlfuglar á Bretlandseyjum.[29] Dreifing rauðhöfða á Bretlandi var í samræmi við tilgátuna um hærri virðingarstöðu steggja, þar sem kynjahlutfallið var misjafnt eftir búsvæðum; steggir voru 58,8% við ströndina en 55,3% á stöðuvötnum.[29] Í Vestur-Evrópu fór hlutfall ársgamalla steggja hækkandi með suðlægari breiddargráðu; sú niðurstaða þótti styðja sömu tilgátu.[29] Hins vegar var kynjahlutfall rauðhöfða á Íslandi jafnt og svipað meðal varpfugla eða vetursetufugla.[22,34] Þá var kynjahlutfallið jafnt á Írlandi og engin breytileiki eftir breiddargráðu innan Bretlands.[29]

Rauðhöfðar með vetursetu á Íslandi haga sér hvorki í samræmi við tilgáturnar um kuldaþol steggja né um yfirgang steggja. Ef rauðhöfði ætti að passa inn í „mynstrið" í Vestur-Evrópu ættu 60% rauðhöfða hérlendis að vera karlfuglar.[22,23] Ísland er fyrst og fremst varpstaður tegundarinnar því fáir rauðhöfðar dvelja hér að vetri til.[22,34,42] Á Íslandi dvelja aðeins um 11% varpfuglanna að vetrinum; þeir eru dreifðir um vetrarstöðvarnar, sjaldan fleiri en nokkrir tugir saman.[22,34,41] Ekki er ekki vitað til þess að breytileiki sé í kynjahlutfalli þeirra eftir búsvæðum, líkt og sást í Bretlandi.[22,29]

Rauðhöfði parast tiltölulega snemma, í október til mars.[22,43] Fáir óparaðir rauðhöfðasteggir leita til Íslands frá Bretlandseyjum (þar sem hlutfall steggja er 58%), eins og má sjá af nær jöfnu kynjahlutfalli í vortalningum á Mývatni. Rauðhöfði parast snemma og því; (1) hafa óparaðir steggir frá Vestur-Evrópu lítið að sækja til Íslands; (2) væri óraunhæft fyrir steggina að reka kollurnar suður en verða sjálfir eftir á Íslandi.

Stokkönd

Stokkönd er þekktasta og útbreiddasta andategund veraldar og oft sú önd sem aðrar andategundir eru bornar saman við.[44] Stokkönd er einnig mikið rannsökuð því hún er aðalveiðibráð íbúa Norður-Ameríku og formóðir flestra alianda. Talið er að hér séu 40–50 þúsund stokkendur að hausti og vetri til.[39,45,46] Stokkönd er talin vera staðfugl á Íslandi samkvæmt endurheimtum merktra fugla.[45] Hlutföll stokkandarsteggja eru á bilinu 50–73%.[6,22,29,41] Meðal fullorðinna fugla í veiðiafla í Norður-Ameríku voru 62,3% steggir. Sambærilegt hlutfall fyrir ársgamla fugla var 50,7% en meðaltal yfir báða aldurshópa 57%.[6] Hið jafnara kynjahlutfall meðal ársgamalla fugla er í samræmi við þá tilgátu að afrán á fullorðnum kollum á varp- og ungatíma skekki kynjahlutfall fullorðinna fugla.[7]

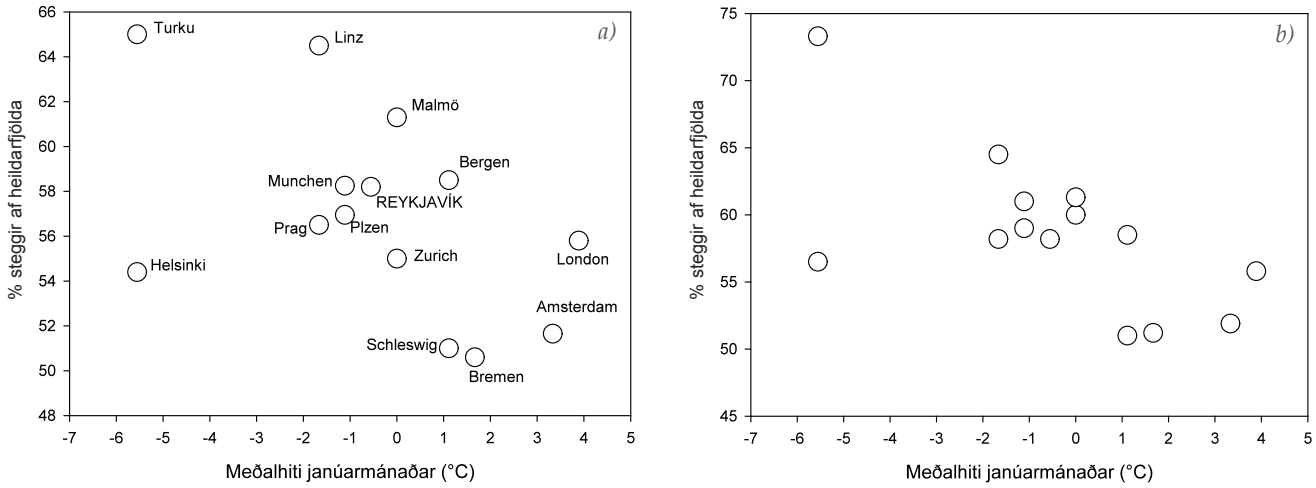
Líkt og hjá rauðhöfða er enginn munur á kynjahlutfalli varpfugla og vetrarfugla hjá stokkönd á Íslandi.[22,34,41] Umdeilt er hvort kynjahlutföll stokkandar sýni breytileika eftir landsvæðum eða breiddargráðum í Bretlandi og Vestur-Evrópu.[29] Þannig eru t.d. nokkuð jöfn kynjahlutföll í Norðvestur-Þýskalandi og Hollandi en steggir eru fleiri inn til meginlands Evrópu og í Norður-Evrópu.[33] Enginn marktækur munur er eftir breiddargráðu innan Bretlandseyja.[29] Talið er að umhverfishiti geti haft áhrif á dreifingu kynjanna að vetrinum og að kvenfuglum fækki á norðlægari breiddargráðum þegar kólnar.[28] En er umhverfishiti í sambandi við kynjahlutfallstokkandar, líkt og reyndist vera með pörun stokkanda?[21]

Stuðst var við fyrri rannsókn Leif Nilsson fyrir Vestur-Evrópu, en hann notaði rannsóknir sem eru frá 1976 eða eldri.[33,43] Nilsson[33] kannaði breytileika kynjahlutfalls eftir fjarlægð frá sjó innan Svíþjóðar auk þess að taka saman svipaðar upplýsingar annars staðar úr Evrópu. Hann kannaði hins vegar ekki samband hitastigs og kynjahlutfalla líkt og hér var gert.

Bætt var við gögnum frá Bretlandseyjum,[29] Noregi[47] og Íslandi.[22] Meðalhiti janúarmánaðar fyrir hvern stað var sóttur á vefsíðuna: www.weatherbase.com.[48] Sums staðar er gefið upp það bil sem kynjahlutfallið liggur á (t.d. 50–60 í Sviss) og voru þess vegna gerð tvö aðhvarfslíkön (forritið PROC REG)[49]; og var þá annars vegar notast við miðgildin (t.d. 55 í Sviss) og hins vegar við hærra gildið (t.d. 60 í Sviss).

Kynjahlutföll stokkandar voru í jákvæðu línulegu sambandi við meðalhita janúarmánaðar á hverjum stað (2. mynd). Aðhvarfsreikningur gaf hins vegar til kynna að hallatala sambandsins væri ekki marktækt frábrugðin núlli þegar miðgildin eru notuð til útreiknings (-t=2,05, df=1, P=0,06) en marktæk þegar hærri gildin eru notuð (-t=3,02, df=1, P=0,01). Finnland sker sig úr lengst til vinstri á hitaásnum og ætti e.t.v. að skoðast sem einfari í gögnunum, með áhrif á aðhvarfslínuna. Sé aðhvarfsgreiningin gerð án Finnlands, sem er með misvísandi tölur um kynjahlutföll (52–73% steggir) og 3,5°C lægri hita en næstkaldasta svæðið, eru bæði aðhvarfslíkönin marktæk (miðgildi: -t=2,30, df=1, P=0,04; hærra gildi: (-t=3,11, df=1, P=0,01). Leifar voru normaldreifðar í öllum prófunum og því var óþarfi að umbreyta gögnunum með arcsinereikningi (Shapiro-Wilkes próf).

Í raun má skipta svæðunum í tvo meginhópa eftir kynjahlutfalli stokkandar (2. mynd). Lengst til hægri eru Holland (Amsterdam), Bretland (London) og Norðvestur-Þýskaland (Schleswig og Bremen), sem eru hlýjustu staðirnir og með jöfnust



2. mynd. a) Kynjahlutfall stokkandar (Anas platyrhynchos) *og meðalhiti janúarmánaðar í Vestur-Evrópu, sé tekið mið af miðgildum talna um kynjahlutföll. b) Kynjahlutfall stokkandar og meðalhiti janúarmánaðar í Vestur-Evrópu, sé tekið mið af hæstu tölum um kynjahlutföll. – a) The sex ratio of mallards correlates with mean temperature of January in Western Europe, as based on reported median values for sex ratios. b) The sex ratio of mallards correlates with mean temperature of January in Western Europe, as based on the highest reported values for sex ratios.*

kynjahlutföll. Í annan hóp um mitt grafið raðast Svíþjóð (Malmö), Noregur (Bergen) og Ísland (Reykjavík) ásamt innri hlutum Þýskalands (München), Tékklandi (Prag og Plzen), Sviss (Zürich) og Austurríki (Linz). Tveir síðastnefndu staðirnir hafa kaldan janúarmánuð sökum meginlandsloftslagsins, þrátt fyrir að vera syðst landanna. Finnland (Helsinki og Turku) sker sig úr, enda virðist það á mörkum þess sem stokkendur þola að vetri til. T.d. parast finnskar stokkendur seint, sérstaklega í hörðum vetrum.[50]

Íslenskar stokkendur virðast ekki haga sér í samræmi við tilgáturnar um kuldaþolni kolla né um yfirgang steggja. Í Vestur-Evrópu er viðbúið að stokkendur færi sig milli staða eftir hita eða áhrifum frosta á fæðuframboð, þar sem tegundin er farfugl og vegalengdir milli landsvæða hentugar. Stokkendur eru hins vegar staðfuglar á Íslandi.[45] Vegalengdir í næstu lönd eru langar og það skýrir sennilega helst hvers vegna stokkönd er staðfugl á Íslandi. Auk þess er stokkönd stór fugl og kuldaþolinn ef aðgengi að fæðu er nægilegt.[29]

En hvers vegna falla íslenskar stokkendur svo vel inn í mynstrið, úr því að íslenskar stokkandarkollur fljúga ekki suður í kaldari vetrum? Sennilegt er að skýringin sé sú að kynjahlutfallið 58% eigi sér aðrar skýringar en hitastigið. Ætla má að sú tala haldist stöðug innan Íslands, þ.e. að afræningjar sæki nokkuð jafnt í stokkendur milli ára. Sé tegundin staðfugl á Íslandi er það e.t.v. tilviljun að kynjahlutfall þeirra skuli vera í samræmi við spálíkan sem er eingöngu byggt á meðalhita.

ÆÐARFUGL

Æðarfugl (*Somateria mollissima*) er algengasta andategundin á Íslandi og er stofninn 250–300 þús. pör.[51,52] Æðarfugl elur nær allan sinn aldur við sjó, ólíkt flestum öðrum öndum, sem verja a.m.k. hluta ársins á ferskvatni.[39] Æðarfuglar mynda stóra hópa utan varptíma og benda erlendar rannsóknir til þess að dreifing þeirra ákvarðist að miklu leyti af hentugu aðgengi að bráð, svo sem kræklingi (*Mytilus edulis*) og ígulkerjum (*Strongylocentrotus droebachienensis*).[53] Æðarfugl sækir einnig í loðnuhrygningar (*Mallotus villosus*) seinni part vetrar.[39] Búsvæða- og fæðuval æðarfugla er breytilegt eftir árstíðum og þá er hópastærðin mjög breytileg milli svæða og árstíma.[53]

Kynjahlutföll æðarfugls eru lítt nefnd í hérlendum heimildum.[39,45,51,54] Séu ljósmyndir af íslenskum æðarhópum skoðaðar sést að æðarblikar eru 55–60% einstaklinga[54], sem er í samræmi við tölur frá Hollandi, Finnlandi og Norður-Ameríku.[9,35,55] Ýmis aðferðafræðileg vandamál gera heildarmat á kynjahlutfalli æðarfugls flóknara en hjá stokkönd og rauðhöfða, t.d. meiri dreifing, stærri stofn og seinni kynþroski hjá æðarfugli (2–3 ára) en gráöndunum (1 árs).[27] Meðal kafanda eru steggir yfirleitt fleiri í stærri hópum en kollur í smærri og dreifðari hópum.[27,29] Ekkert bendir til þess að kynjahlutföll íslenskra æðarfugla séu á annan veg en þekkist annars staðar í Evrópu, en þau þyrfti þó að kanna nánar með loftmyndum af stórum æðarhópum og svo talningum á jörðu niðri af smærri hópum meðfram strandlengjunni.

Andfuglar eru ólíkir flestum öðrum fuglum að því leyti að kvenfuglar eru átthagatryggari upprunastað sínum, en karlfuglar leita frekar uppi nýjar slóðir.[56,57] Oft er talað um

að sumar æðarkollur „verpi ár eftir ár í sömu holuna“ og halda margar a.m.k tryggð við byggðina ef varp misferst ekki.[58,59] Athyglisvert er að meðal sumra sjófugla þar sem karlfuglar eru átthagatryggir en kvenfuglarnir gjarnari á að dreifa sér (öfugt við endur þar sem karlfuglar dreifast) er framleitt meira af því kyni sem er minna átthagatryggt. Meðal sílaþerna (*Sterna hirundo*) voru kvenfuglar fleiri meðal fleygra unga en hins vegar skiluðu karlfuglarnir sér fremur til baka í varpið við kynþroskaaldur.[2] Æskilegt væri að rannsaka kynjahlutföll æðarunga nánar í þessu tilliti og tengja við endurkomulíkur í vörp, sérstaklega þar sem slepping æðarunga er notuð til að stofna ný æðarvörp.[54]

Lífslíkur andakolla eru lægri en steggjanna þó að kynjahlutfallið sé jafnt við klak.[27] Í hollenskri rannsókn á æðarungum, sem ólust upp í haldi, reyndist kynjahlutfall við klak vera jafnt.[9] Þó verður skekkjan í kynjahlutfallinu ekki eins afgerandi hjá æðarfugli og ýmsum öðrum kafandategundum, t.d. toppönd.[34] Æðarfuglar búa yfir ýmsum aðlögunum á álegu, sem aðrar endur hafa ekki, þegar afránshættan er mest.[7,60] Í fyrsta lagi verpa æðarkollur margar saman í þéttum byggðum, jafnvel á bersvæði, en flestar aðrar andategundir verpa strjálar og fela hreiður sín undir gróðri.[7] Í öðru lagi liggja æðarkollur fast á og lifa á næringarforða meðan á álegu stendur en fara sárasjaldan af hreiðrinu til að éta; aðrar kollur fara hins vegar af og éta á álegutímanum.[60,61] Fjöldi og tímasetning áleguhléa (e. *incubation recesses*) er mikilvægur þáttur í að lágmarka afránshættu.[62]

Æðarfugl telst vera staðfugl hérlendis, líkt og stokkönd.[45] Ýmislegt bendir til þess að kynin dreifi sér ekki alls staðar jafnt um strandlengjuna að vetri til. Betri upplýsingar þarf til að lýsa þessu nánar, en ójafna dreifingu kynjanna mætti sem best skýra með tilgátunni um yfirgang steggja, sem leggja undir sig bestu svæðin á meðan kollur og ungar frá sumrinu dvelja á lakari stöðum.[27]

Niðurlag

Ekkert bendir til þess að íslenskar kollur rauðhöfða, stokkandar eða æðarfugls fari sunnar á bóginn en steggir í köldum vetrum, líkt og virðist gerast í Evrópu og Norður-Ameríku. Væru hlutföll steggja mismunandi milli sumars og vetrar – en svo er ekki – mætti álykta að kollur og steggir færu á ólíkar slóðir að vetri til.

Mismunur á kuldaþolni kynjanna virðist skipta þessar þrjár tegundir litlu máli á Íslandi, þó svo að hitastig sé tengt kynjahlutföllum á meginlandinu. E.t.v. leita ungfuglar og óparaðar kollur meira á skjólsælli staði; t.d. virðast slíkar stokkendur leita inn á tjarnir að vetrarlagi.[21,22] Rauðhöfði á Íslandi virðist fylgja 4°C jafnhitalínunni að vetri til og finnast hópar t.d. við Grundarfjörð auk Innnesja (Jón Einar Jónsson, óbirt gögn). Stokkönd og æðarfugl eru meðal stærstu andategunda, eru því tiltölulega kuldaþolnar og staðfuglar á Íslandi. Aðrar íslenskar andategundir (sem flestallar eru minni en stokkönd og æðarfugl) fara að mestu suður á bóginn, annaðhvort til Bretlandseyja eða eru á sjó yfir veturinn.[34,39]

Á suðurhveli jarðar finnast andategundir sem eru einlendar á afskekktum úthafseyjum.[64] Þessar tegundir eru náskyldar algengum tegundum á meginlöndunum í kring (forfaðirinn er oft auðþekkjanlegur), en hafa þróast í átt að úteyjalífi. Þessar tegundir hafa t.d. misst flugið, aðlagast fæðunámi á sjó, eða verpa stærri og færri eggjum en náskyldar meginlandstegundir. Eitt „eyjaandareinkenni“ er að endurnar dvelja þarna árið um kring, ekki ósvipað því sem stokkönd og æðarfugl gera hérlendis. E.t.v. hafa stokkönd og æðarfugl stigið fyrsta skrefið á svipaðri þróunarbraut með því að hætta farflugi til meginlandsins þaðan sem þær komu upprunalega.

Staðfuglar á Íslandi spara sér farflug en taka vissa áhættu með kalt veðurfarið. Önnur möguleg skýring á kyrrsetu rauðhöfða, stokkanda og æðarfugla gæti verið sú að tegundirnar parast fyrr en tegundirnar sem fara suður á bóginn. Rauðhöfði hefur pörun í október, stokkönd í september og æðarfugl í október.[21,22,63] Tilgátan um yfirgang steggja ætti einkum að eiga við um tegundir sem parast seint að vetri til, því meðal þeirra eru kollurnar lægst settar í virðingarstiga í tiltölulega lengstan tíma, en kollur snemmparaðra tegunda verða fljótt hærra settar eftir að hafa parast.[27,30] En komi pörunarhvötin snemma er til lítils fyrir steggi að sýna kollum fjandskap eða yfirgang. Þeir parast fyrstir sem ná forskoti í félagslegum virðingarstiga og munu sennilega ná bestum varpárangri sumarið á eftir.[16] Þarna gæti því verið um samspil að ræða milli þess að vera staðfugl og að parast snemma.

Summary

Sex ratios of Eurasian wigeon, mallard and common eider in Iceland

Sex ratios often are uneven in birds, especially northern hemisphere ducks. During winter, the male:female ratio is closest to 1:1 in southern parts of the range, whereas it tends to become progressively more skewed towards males with increasing latitudes. This has been explained by two hypotheses: (1) males prefer to winter near the breeding grounds but are socially dominant to females and force them to winter further south; (2) females may migrate further south because they are smaller and less tolerant of cold weather. Here, the sex ratios of three residential, Icelandic duck populations (Eurasian Wigeon *Anas penelope*, Mallard *A. platyrhynchos* and Common Eider *Somateria mollissima*) were evaluated and compared with data from Western Europe. The sex ratio of Icelandic Eurasian Wigeon was even (1:1), in contrast to male skewness in Great Britain and Western Europe. The sex ratio of Icelandic Mallards averaged 58% males. The sex ratio of European Mallards was correlated with mean average temperature in January, with the highest male skewness in the coldest areas. The sex ratios of Icelandic Common Eider were

similar to those of other European populations (55–60% males). Winter sex ratios of these species were similar to those of breeding birds, which indicates that the sexes do not segregate in residential duck populations in Iceland. The distance to the mainland probably explains why these populations are residential in Iceland. However, all three species pair relatively early, which in turn precludes males from excluding females from preferred wintering areas for longer than 1–2 months. Residential populations of Icelandic ducks, all of which pair early in winter, may have taken the first evolutionary steps towards speciation similar to the "Island waterfowl" in the Southern Hemisphere.

Þakkir

Kveikjan að þessari grein varð til þegar ég var meistaranemi á árunum 1997–2000, undir leiðsögn Arnþórs Garðarssonar. Er Arnþóri þökkuð leiðsögn og hvatning, hér eftir sem hingað til. Erpur Snær Hansen las yfir handritið og færði ýmislegt til betri vegar.

Heimildir

1. Donald, P.F. 2007. Adult sex ratios in wild bird populations. Ibis 149. 671–692.
2. Becker, P.H., Ezard, T.H.G., Ludwigs, J.-D., Sauer-Gürth, H. & Wink, M. 2008. Population sex ratio shift from fledging to recruitment: consequences for demography in a philopatric seabird. Oikos 117. 60–68.
3. Weimerskirch, J., Lallemand, J. & Martin, J. 2005. Population sex ratio variation in a monogamous long-lived bird, the wandering albatross. Journal of Animal Ecology 74. 285–291.
4. Ankney, C.D. 1982. Sex ratio varies with egg sequence in lesser snow geese. Auk 99. 662–666.
5. Badyaev, A.V. 2002. Sex-biased hatching order and adaptive population divergence in a passerine bird. Science 295. 316–318.
6. Bellrose, F.C. 1980. Ducks, geese and swans of North America. Stackpole Books, Harrisburg, Pennslyvania. 540 bls.
7. McKinney, F. 1986. Ecological factors influencing the social systems of migratory dabbling ducks. Í: Ecological aspects of social evolution. (ritstj. Rubenstein, D.I. & Wrangham, R.W.). Princeton University Press, Princeton, New Jersey. Bls. 153–171.
8. Blums, P. & Mednis, A. 1996. Secondary sex ratios in Anatinae. Auk 113. 505–511.
9. Swennen, C., Duiven, P. & Reyrink, L.A. 1979. Notes on the sex ratio in the common eider *Somateria mollissima* (L). Ardea 67. 54–61.
10. Brewer, G. 1991. Courtship of ducklings by adult male Chiloe wigeon (*Anas sibilatrix*). Auk 108. 969–973.
11. Oring, L.W. & Sayler, R.D. 1992. The mating systems of waterfowl. Í: Ecology and management of breeding waterfowl (ritstj. Batt, B.B.J., Afton, A.D., Anderson, M.G., Ankney, C.D., Johnson, D.H., Kadlec, J.A. & Krapu, G.L.). University of Minnesota Press, Minneapolis, Minnesota. Bls. 190–213.
12. Rohwer, F.C. & Anderson, M.G. 1988. Female-biased philopatry, monogamy, and the timing of pair formation in migratory waterfowl. Current Ornithology 5. 187–221.
13. McKinney, F. 1985. Primary and secondary male reproductive strategies of dabbling ducks. Ornithological Monographs 37. 68–82.
14. Gibson, R.M., Pires, D., Delaney, K.S. & Wayne, R.K. 2005. Microsatellite DNA analysis shows that greater sage grouse leks are not kin groups. Molecular Ecology 14. 4453–4459.
15. Eliassen, S. & Wegge, P. 2007. Ranging behaviour of male capercaillie *Tetrao urogallus* outside the lekking ground in spring. Journal of Avian Biology 38. 37–43.
16. Hepp, G.R. 1984. Dominance in wintering Anatinae: potential effects on clutch size and time of nesting. Wildfowl 35. 132–134.
17. Afton, A.D. & Sayler, R.D. 1982. Social courtship and pairbonding of common goldeneyes, *Bucephala clangula*, wintering in Minnesota. Canadian Field-Naturalist 98. 295–300.
18. Newton, I. 1998. Population limitation in birds. Academic Press, San Diego, California. 597 bls.
19. Systad, G.H., Bustnes, J.O. & Erikstad, K.E. 2000. Behavioral responses to decreasing day length in wintering sea ducks. Auk 117. 33–40.
20. Steele, B.B., Lehikoinen, A., Öst, M. & Kilpi, M. 2007. The cost of mate guarding in the common eider. Ornis Fennica 84. 49–56.
21. Jón Einar Jónsson & Arnþór Garðarsson 2001. The pair formation in relation to climate: mallard, Eurasian wigeon and Eurasian teal wintering in Iceland. Wildfowl 52. 55–68.
22. Jón Einar Jónsson 2000. Félagskerfi gráanda að vetrarlagi. MS-ritgerð við líffræðiskor Háskóla Íslands. 99 bls.
23. Campredon, P. 1983. Sexe et âge ratios chez le canard siffleur *Anas penelope* L. en période hivernale en Europe de l'ouest. Revie Ecologie (Terre vie) 37. 117–128.
24. Lovvorn, J.R. 1989. Food defendability and antipredator tactics: implications for dominance and pairing in canvasbacks. Condor 91. 826–836.
25. Kelly, J.F. 1998. Latitudinal variation in sex ratios of belted kingfishers. Journal of Field Ornithology 69. 386–390.
26. Liker, A. & Székely, T. 2005. Mortality costs of sexual selection and parental care in natural populations of birds. Evolution 59. 890–897.
27. Nichols, J.D. & Haramis, G.M. 1980. Sex-specific differences in winter distribution patterns of canvasbacks. Condor 82. 406–416.
28. Jorde, D.G., Krapu, G.L., Crawford, R.D. & Hay, M.A. 1984. Effects of weather on habitat selection and behavior of mallards wintering in Nebraska. Condor 86. 258–265.
29. Owen, M. & Dix, M. 1986. Sex ratios in some common British wintering ducks. Wildfowl 37. 105–112.
30. Hepp, G.R. & Hair, J.D. 1984. Dominance in wintering waterfowl (Anatini): effects on the distribution of the sexes. Condor 86. 251–257.
31. Thompson, J.D. & Baldassarre, G.A. 1992. Dominance relationships of dabbling ducks wintering in Yucatan, Mexico. Wilson Bulletin 104. 529–536.
32. Gowaty, P.A. 1993. Differential dispersal, local resource competition, and sex ratio variation in birds. American Naturalist 141. 263–280.
33. Nilsson, L. 1976. Sex ratios of Swedish mallard during the non-breeding season. Wildfowl 27. 91–94.
34. Arnþór Garðarsson 1991. Fuglalíf við Mývatn og Laxá. Í: Náttúra Mývatns. (ritstj. Arnþór Garðarsson & Árni Einarsson). Hið íslenska náttúrufræðifélag, Reykjavík. Bls. 278–319.
35. Goudie, R.I., Robertson, G.J. & Reed, A. 2000. Common Eider (*Somateria mollissima*). The Birds of North America, No. 546 (ritstj. Poole, A. & Gill, F.). The Birds of North America, Inc., Philadelphia, Pennslyvania.
36. Kilpi, M., Ost, M., Lehikoinen, A. & Vattulainen, A. 2003. Male sex bias in eiders *Somateria mollissima* during spring migration into the Gulf of Finland. Ornis Fennica 80. 137–142.
37. Scott, D.A. & Rose, P.M. 1996. Atlas of Anatidae populations in Africa and Western Eurasia. Wetlands International. 336 bls.
38. Guðmundur A. Guðmundsson 1998. Þýðing votlendis fyrir fugla. Í: Íslensk votlendi (ritstj. Jón S. Ólafsson). Háskólaútgáfan, Reykjavík. Bls. 167–172.
39. Arnþór Garðarsson 1982. Endur og aðrir vatnafuglar. Í: Fuglar, Rit Landverndar 8 (ritstj. Arnþór Garðarsson). Landvernd, Reykjavík. Bls. 77–111.
40. Kristbjörn Egilsson (ritstj.) 1986. Innnes. Náttúrufar, minjar og landnýting. Staðarvalsnefnd, Reykjavík. 82 bls.
41. Ólafur K. Nielsen 1992. Tjarnarfuglar. Í: Tjörnin: Saga og lífríki (ritstj. Ólafur K. Nielsen). Reykjavíkurborg. Bls. 93–153.
42. Arnþór Garðarsson & Árni Einarsson 1997. Numbers and production of Eurasian wigeon in relation to conditions in a breeding area, Lake Myvatn, Iceland. Journal of Animal Ecology 66. 439–451.
43. Bezzel, E. 1959. Beiträge zur Biologie der Geslechter bei Entenvögeln. Anzeiger ornithologischer Geslechter Bayern 5. 269–355.
44. Drilling, N., Titman, R. & McKinney, F. 2002. Mallard (*Anas platyrhynchos*). Í: The Birds of North America, No. 658 (ritstj. Poole, A. & Gill, F.). The Birds of North America, Inc., Philadelphia, Pennslyvania.
45. Ævar Petersen 1998. Íslenskir fuglar. Vaka-Helgafell, Reykjavík. 312 bls.
46. Arnþór Garðarsson 2009. Fjöldi æðarfugls, hávellu, toppandar og stokkandar á grunnsævi að vetri. Bliki 30. 49–54.
47. Håland, A., Kålås, J.A., Løfaldli, L. & Byrkjedal, I. 1980. Size, sex ratio and age composition of the urban winter population of mallards *Anas platyrhynchos* in Bergen, Norway. Cinclus 3. 65–69.
48. Weatherbase 2008. http://www.weatherbase.com/weather/country.php3?r=EUR&refer=2008. Skoðað 15. janúar 2008.
49. SAS Institute 1999. SAS User's guide. SAS Institute, Cary, North Carolina.
50. Raitasuo, K. 1963. Social behavior of the mallard *Anas platyrhynchos* in the course of the annual cycle. Finnish Game Research 24. 1–71.
51. Kristinn Haukur Skarphéðinsson 1994. Tjón af völdum arna í æðarvörpum. Umhverfisráðuneytið, skýrsla. 120 bls.
52. Ævar Petersen & Karl Skírnisson 2001. Lifnaðarhættir æðarfugla á Íslandi. Í: Æðarfugl og æðarrækt á Íslandi (ritstj. Jónas Jónsson). Mál og mynd, Reykjavík. Bls. 13–46.
53. Guillemette, M., Himmelman, J.H., Barette, C. & Reed, A. 1993. Habitat selection of common eiders in winter and its interaction with flock size. Canadian Journal of Zoology 71. 1259–1266.
54. Jónas Jónsson 2001. Æðarfugl og æðarrækt á Íslandi. Æðarræktarfélag Íslands, Reykjavík. Mál og mynd, Reykjavík. 528 bls.
55. Hario, M. & Hollmén, T.E. 2003. The role of male mate-guarding in pre-laying common eider *Somateria m. mollissima* in the northern Baltic Sea. Ornis Fennica 81. 119–127.

56. Greenwood, P.J. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. Animal Behaviour 28. 1140–1162.
57. Anderson, M.G., Rhymer, J.M. & Rohwer, F.C. 1992. Philopatry, dispersal, and the genetic structure of waterfowl populations. Í: Ecology and management of breeding waterfowl (ritstj. Batt, B.B.J., Afton, A.D., Anderson, M.G., Ankney, C.D., Johnson, J.A. Kadlec, D.H. & Krapu, G.L.). University of Minnesota Press, Minneapolis, Minnesota. Bls. 365–395.
58. Reed, A. 1975. Migration, homing, and mortality of breeding female eiders *Somateria mollissima dresseri* of the St. Lawrence Estuary. Ornis Scandinavica 6. 41–47.
59. Bustnes, J.O. & Erikstad, K.E. 1993. Site fidelity in breeding common eider *Somateria mollissima* females. Ornis Fennica 70. 11–16.
60. Anderson, M. & Waldeck, P. 2006. Reproductive tactics under severe egg predation: an eider's dilemma. Oecologia 148. 350–355.
61. Afton, A.D. & Paulus, S.L. 1992. Incubation and brood care. Í: Ecology and management of breeding waterfowl (ritstj. Batt, B.B.J., Afton, A.D., Anderson, M.G., Ankney, C.D., Johnson, D.H., Kadlec, J.A. & Krapu, G.L.). University of Minnesota Press, Minneapolis, Minnesota. Bls. 62–108.
62. Bolduc, F. & Gullemette, M. 2003. Incubation constancy and mass loss in the common eider *Somateria mollissima*. Ibis 145. 329–332.
63. Spurr, H. & Milne, H. 1976. Adaptive significance of autumn pair formation in the common eider *Somateria mollissima* (L.). Ornis Scandinavica 7. 85–89.
64. Weller, M.W. 1980. The island waterfowl. The Iowa State University Press, Ames, Iowa. 121 bls.

Um höfundinn

Jón Einar Jónsson (f. 1975) lauk BS-prófi frá Háskóla Íslands 1997, MS-prófi í líffræði frá sama skóla 2000 og doktorsprófi í dýravistfræði frá Louisiana State University 2005. Jón Einar starfaði sem dýravistfræðingur við rannsóknir á æðarfugli við Háskólasetur Snæfellsness (HÍ) 2007–2009 en er nú forstöðumaður þar. Jón Einar hefur kennt við HÍ og LBHÍ frá 2007 og hefur rannsakað atferli, lífeðlisfræði og vistfræði fugla.

Póst- og netfang höfundar/Author's address

Jón Einar Jónsson
Háskóli Íslands
Háskólasetur Snæfellsness
Hafnargötu 3
IS-340 Stykkishólmi
joneinar@hi.is

Viðauki 1. Kynjahlutföll stokkandar (% kk) og hitastigstölur, ásamt heimildum. – Appendix 1. Sex ratios of mallard (% males) and mean average temperatures, with citations.

			Kynjahlutföll stokkandar* – *Mallard sex rations*		
Land – *Country*	**Borg** – *City*	**Meðalhiti í janúar °C** – *Mean temperature in January*	**Lægri** – *Lower*	**Hærri** – *Higher*	**Miðgildi** – *Median*
Finnland – *Finland* [33]	Helsinki	-5,6	52,3	56,5	54,4
Finnland – *Finland* [33]	Turku	-5,6	56,7	73,3	65,0
NV-Þýskaland – *NW-Germany* [33]	Schleswig	1,1	51,0		51,0
Holland – *The Netherlands* [33]	Amsterdam	3,3	51,4	51,9	51,7
NV-Þýskaland – *NW-Germany* [43]	Bremen	1,7	50,0	51,2	50,6
SV-Þýskaland – *SW-Germany (Bayern)* [43]	München	-1,1	56,5	60,0	58,3
Tékkland (Bæheimur) – *Czech Republic* [33]	Plzen	-1,1	53,9	60,0	57,0
Tékkland – *Czech Republic* [33]	Prag	-1,7	54,8	58,2	56,5
Austurríki (Efra Austurríki) – *Upper Austria* [43]	Linz	-1,7	64,5		64,5
Sviss – *Switzerland* [33]	Zurich	0,0	50,0	60,0	55,0
Ísland – *Iceland* [22]	Reykjavík	-0,6	58,2		58,2
Svíþjóð (Skánn) – *South Sweden* [33]	Malmö	0,0	61,3	61,3	61,3
Stóra-Bretland *(meðaltal) – Great Britain (average)* [29]	London	3,9	55,8		55,8
Noregur – *Norway* [47]	Bergen	1,1	58,5		58,5

* Auð gildi í „hærri" gefa til kynna að ein tala hafi verið gefin upp, sú sem er í „lægri". – Empty cells in „higher" indicate that single values were reported, which are presented in the „median" column.