

## Samhäckande vadare på strandängar i sydvästra Sverige: Predationsskydd eller habitatval?

LARS-ÅKE FLODIN, HENRY HIRSIMÄKI & LARS-GÖRAN NORÉN

### Abstract

It has been observed that non-aggressive waders breed close to aggressive waders because of the predator protection that the latter may provide. We studied the association, breeding success, and habitat selection of three non-aggressive species (*Tringa totanus*, *Calidris alpina schinzii* and *Philomachus pugnax*) in an area where two aggressive species (*Vanellus vanellus* and *Limosa limosa*) also breed. We analysed four predictions that ought to be valid for the non-aggressive species if they obtained protection by breeding close to the aggressive ones: they would (1) breed at the same time, (2) prefer to breed within the territories of the aggressive species, (3) show higher breed-

ing success within than outside the territories of the aggressive species, and (4) not differ from the aggressive species in habitat selection. We found no support for any of the predictions. Instead we found that the non-aggressive species selected higher vegetation for their nest sites. Thus, the better nest protection of higher vegetation was more important than predator protection given by the aggressive species.

Lars-Åke Flodin, Tofta 4224, 432 95 Varberg

Henry Hirsimäki, Nyhemsgatan 6 B, 432 35 Varberg

Lars-Göran Norén, Lilla Brogatan 41, 502 30 Borås

Received 18 April 1994, Accepted 10 January 1995, Editor: M. Hake

### Inledning

De vadare som häckar på sydsvenska strandängar kan delas in i två grupper vad gäller strategier att skydda boplatserna mot predatorer. Det finns dels aggressiva arter, t.ex. tofsvipa *Vanellus vanellus* och rödspov *Limosa limosa*, som aktivt försvarar sin boplatser och genom attacker försöker jaga bort potentiella predatorer. Deras bon ligger oftast öppet och är lätta att upptäcka på långt håll. Dessutom finns det arter som inte aktivt försvarar sina bon eller ungar, t.ex. rödbena *Tringa totanus*, sydlig kärrsnäppa *Calidris alpina schinzii* och brushane *Philomachus pugnax*. Dessa placerar ofta sina bon i högre vegetation.

Många icke-aggressiva fågelarter placerar sina bon inom aggressiva arters revir. På detta sätt kan de icke-aggressiva dra nytta av de aggressivas förmåga att aktivt hålla predatorer på avstånd. Andfåglar häckar t.ex. ofta i mås- och trutkolonier för att få bättre predatorskydd (t.ex. Bengtson 1972, Götmark & Åhlund 1988). På samma sätt menar Kværne (1973), Dyrce et al. (1981) och Larsen & Moldsvor (1992) att även icke-aggressiva vadare aktivt uppsö-

ker och placerar sina bon inom aggressiva arters försvarsområde, vilket skulle ge ett ökat skydd mot predatorer och därmed en bättre häckningsframgång. Samma förklaring ger Eriksson & Götmark (1982) till de högre tätheterna av tättingar inom jämfört med utanför tofsviperevir på myrar. Dessa slutsatser stöds av studier som visat att rödbenor som häckade nära tofsvipebon hade dubbelt så hög kläckningsfrekvens som individer som häckade längre ifrån tofsvipor (Cramp & Simmons 1982). Experimentella studier där konstgjorda reden utplacerades inom och utanför aggressiva arters revir har också visat att predationen är lägre i närheten av aggressiva arters bon (Göransson et al. 1975, Götmark & Åhlund 1988).

Om icke-aggressiva arter får ett bättre predatorskydd då de häckar inom aggressiva arters försvarsområde än om de häckar utanför kan man förvänta sig följande:

1. Häckning sker tidsmässigt nästan synkront för de två grupperna. De aggressiva måste finnas på plats när de icke-aggressiva etablerar sig.

2. Proportionellt sett fler par icke-aggressiva arter häckar innanför än utanför de aggressiva arternas försvarsområde.

3. De par av icke-aggressiva arter som häckar nära de aggressiva har bättre häckningsresultat än de som häckar längre ifrån.

4. Habitatvalet är underordnat närheten till de aggressiva arterna, vilket bör innebära att skillnaderna i vegetationshöjd mellan de ställen där aggressiva och icke-aggressiva arter väljer att lägga sina bon är små. Detta gäller under förutsättning att vegetationen inte är mosaikartat uppdelad i små ytor.

I denna studie testas dessa hypoteser genom analyser av boplatssval, häckningssynkronisering och kläckningsframgång hos fem samhäckande vadararter, två aggressiva (tofsvipa och rödspov) och tre icke-aggressiva (rödbena, kärrsnäppa och brus-hane).

### Undersökningsområde och metoder

Studien utfördes från mitten av april till slutet av juni 1986 och 1987 inom Getteröns Naturreservat. Reservatet är drygt 350 ha stort och är beläget på svenska västkusten vid mynningen av Himleån norr om Varberg. Arealen är i grova drag uppdelad på

klarvatten (103 ha), bladvass och säv (*Phragmites australis*, *Scirpus maritimus* och *S. tabernaemontani*; 41 ha), gräsmark (170 ha), jordbruksmark (26 ha) och övrig mark (10 ha). Vadarstudierna utfördes på de drygt 20 ha stora gräsmarkerna i reservatets sydvästra del (Fig 1). Här karterades vegetationen enligt den uppdelning som förordas av Nordiska Ministerrådet (1984). Till största delen består ängsvegetationen av enhetlig salttåg-rödsvingeltyp (*Juncus gerardii*-*Festuca rubra*) med inslag av agnsävkrypvenstyp (*Elocharis uniglumis*-*Agrostis stolonifera*) i de fuktigaste delarna. Området genomkorsas av ett par, något högre belägna, "åsar" med vad som närmast kan betecknas som äng av tuvtåteltyp (*Deschampsia caespitosa*). Vid tiden för studien var tuvigheten på ängen enhetligt låg (>10 tuvor/10 m<sup>2</sup>) och området betades av kvigor med en intensitet av 2 djur/ha, vilket innebar att grässvålen var kortbetad.

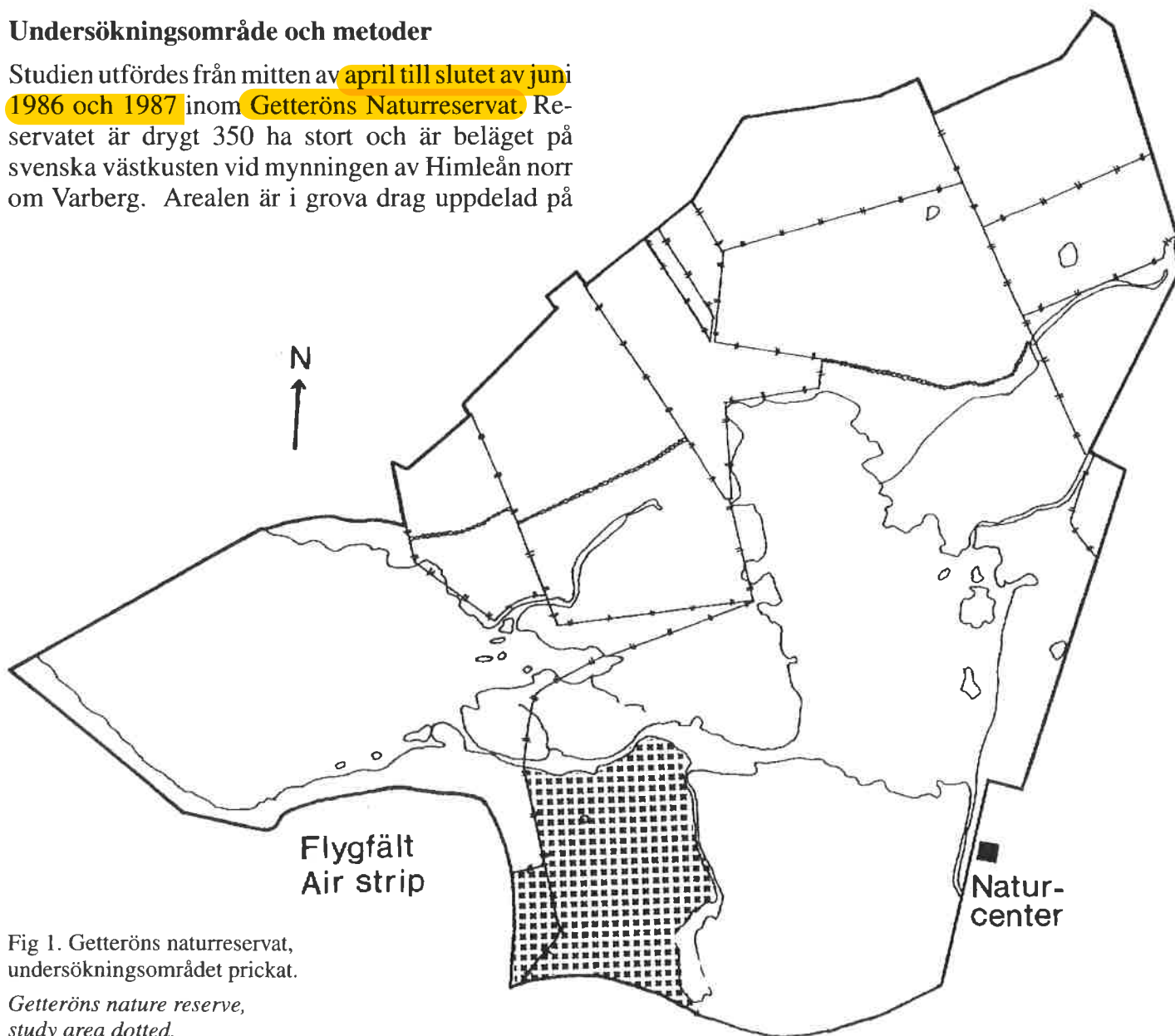


Fig 1. Getteröns naturreservat, undersökningsområdet prickat.

Getteröns nature reserve, study area dotted.

Bon av rödspov och tofsvipa lokaliserades genom att vi på avstånd observerade ruvande fåglar. För att upptäcka bon av övriga arter genomsöktes området även till fots och ruvande fåglar stöttes. **Samtliga bon kontrollerades varannan eller var tredje dag.** Närvaron av ungar i närheten av boet eller små skalfragment i botten av bobalen ansågs vara kriterier på att kläckning skett (Beintema & Müskens 1987).

Vegetationshöjden runt bona mättes med hjälp av cm-graderade skärmar, som placerades på avstånd 0,5, 1,0 och 3,0 meter från boet i de fyra huvudväderstrecken. Skärmarna fotograferades med diafilm. Bilderna projicerades sedan upp och vegetationens medelhöjd avlästes till närmaste cm. Totalt mättes alltså vegetationshöjden i 12 punkter runt varje bo. Metoden finns utförligt beskriven i Flodin et al. (1990). För att få ett mått på medelvegetationshöjden inom hela provytan slumpades 48 punkter ut, och i dessa gjordes mätningar av vegetationshöjden på samma sätt som beskrivits ovan. När vi analyserade vegetationshöjden vid de olika arternas bon tog vi även med data för 19 bon från 1985. Den genomsnittliga vegetationshöjden skiljde sig inte mellan 1985 och 1986–87 ( $z=-1,34$ ;  $P=0,18$ ; Wilcoxon's test för två oberoende grupper).

Andelen förstörda bon har beräknats på två sätt. Orsaken till boförlusterna har beräknats i procent medan predationsfrekvensen har beräknats som daglig boöverlevnad (S) enligt **(Mayfield 1961, 1975)**. Eftersom det i detta sammanhang är predationsrisken som är intressant medtogs endast bon som förlorats genom predation och bon som kläckt i dessa beräkningar. Bopredationen (P) beräknades som  $1-S$ . Med denna metod kompenseras för att bon påträffas i olika stadier av **äggläggnings- och ruvningsperioden** (se Mayfield 1961, 1975).

För att kunna beräkna äggläggnings- och ruvningstidens längd har följande antal dagar, vilka

hämtats från Cramp & Simmons (1982), adderats till den kända tidpunkten för äggläggningens start: **för tofsvipa 6 dagars äggläggning och 27 dagars ruvning, för rödspov 6 respektive 23, för rödbena 6 respektive 24, för kärrsnäppa 6 respektive 22 och för brushane 5 dagars äggläggning och 22 dagars ruvning.** Starten för äggläggningen beräknades som medelvärdet för starten av förstakullar.

Tofsvipornas aktionsradie för anti-predatorbeteende sattes till 50 meter på grundval av de 40–60 meter som anges av Elliot (1985). Rödspov angriper fiskmås *Larus canus* och kråka *Corvus corone* på ett genomsnittligt avstånd av 43 meter från boet (Glutz et al. 1977). 50 m har därför använts som mått även på rödspovens försvarsområde.

## Resultat

### Vegetationshöjd

Tofsvipa och rödspov (aggressiva) valde boplatser där vegetationen var mycket låg, i genomsnitt 5,0 cm ( $s=2,2$ ). Kärrsnäppa, brushane och rödbena (icke-aggressiva) lade sina bon där växtligheten var högre ( $\bar{x}=8,5$ ,  $s=3,6$ ). Vegetationshöjden för de enskilda arterna visas i Tabell 1. Skillnaden i vegetationshöjd vid de båda gruppernas boplatser var statistiskt signifikant ( $z=6,08$ ,  $P<0,001$ , Wilcoxon's test för två oberoende grupper). Inom respektive grupp fanns dock inga signifikanta skillnader (aggressiva:  $z=0,81$ ,  $P>0,05$ , icke aggressiva:  $\chi^2=0,86$ ,  $P>0,05$ ,  $df=2$ , Kruskal-Wallis varianstest, se Tabell 1). Vid jämförelse mellan hela området och de olika arternas boplatser var det bara runt rödbenans bon som vegetationshöjden var signifikant skild från de slumpade punkterna ( $z=3,12$ ,  $P<0,01$ , se Tabell 1). Vegetationshöjden 0,5, 1,0 och 3,0 meter från bona skiljde sig inte signifikant vare sig för de aggressiva (Flodin et al. 1990) eller de icke-aggressiva arterna

Tabell 1. Vegetationshöjder vid de olika vadararternas bon inom studieområdet.

*Height of vegetation at the nests of the different species in the study area.*

Art <i>Species</i>	Vegetationshöjd (cm) <i>Height of vegetation</i>		Antal bon <i>No. of nests</i>
	medel	mean S	
Tofsvipa <i>Lapwing</i>	4,9	2,1	60
Rödspov <i>Black-tailed Godwit</i>	5,5	2,6	16
Kärrsnäppa <i>Dunlin</i>	7,8	3,8	11
Rödbena <i>Redshank</i>	8,5	3,6	52
Brushane <i>Ruff</i>	9,1	2,0	3
Slumppunkter <i>Random points</i>	6,2	2,9	48
Medelvärde alla bon <i>Mean all nests</i>	6,6	2,8	142



Tabell 2. Ruvningsperioder för vadare häckande inom studieområdet 1986-87 (endast par med känd start för ruvning)

*Incubation periods of waders breeding in the study area in 1986-87 (only pairs with known start in incubation).*

Art <i>Species</i>	1986		1987	
	Antal bon <i>No. of nests</i>	Genomsnittlig ruvningstid <i>Average incubation period</i>	Antal bon <i>No. of nests</i>	Genomsnittlig ruvningstid <i>Average incubation period</i>
Tofsvipa <i>Lapwing</i>	18	26/4–23/5	16	20/4–17/5
Kärnsnäppa <i>Dunlin</i>	4	14/5– 5/6	5	21/5–12/6
Brushane <i>Ruff</i>	1	21/5–12/6	1	6/6–28/6
Rödspov <i>Black-tailed Godwit</i>	4	2/5–25/5	4	3/5–25/5
Rödbena <i>Redshank</i>	16	24/5–18/6	19	18/5– 12/6

( $\chi^2=0,07$ ,  $P=0,97$ ,  $df=2$ , Kruskal-Wallis varianstest), vilket visar att vegetationen ej var mosaikartad inom provytan (se inledningen). Höjdskillnaderna mellan artgrupperna kan förefalla små, men dessa få centimetrar speglar skillnaden mellan att boet låg på kortbetad grässvål och i områden där lägre tuvor med fjolårsgräs fanns kvar.

#### *Ruvningsperiod*

Den genomsnittliga ruvningsperioden för förstakullar hos respektive art redovisas i Tabell 2. Tofsvipa och rödspov påbörjade ruvningen tidigast, medan de senaste var brushane och rödbena. Tofsviporna hade i stort sett kläckt när dessa båda arter påbörjade ruvningen. Överlappet mellan tofsvipa och kärnsnäppa var i medeltal en vecka.

Ruvningstiden för kärnsnäppa, rödbena och brushane sammanföll alltså endast i ringa grad med tofsvipans (Tabell 2). Omläggningar av tofsvipor som fått sina äggkullar förstörda gjorde att vissa tofsviperevir fanns kvar även efter tiden för kläckning av tofsvipornas förstakullar. För rödbena innebär detta att en fjärdedel av ägglägnings- och ruv-

ningstiden låg inom tofsvipornas ruvningstid. Motsvarande värden för kärnsnäppa och brushane var drygt en tredjedel, respektive inget alls (Tabell 3). Rödspov var i detta avseende av mindre betydelse. Beroende på placeringen i undersökningsområdet sammanföll endast tre ruvningsdygn för rödbena med rödspov och ingenting för de övriga arterna. Betydelsen av rödspovens närvaro för de icke-aggressiva vadarnas häckningsframgång analyseras därför inte ytterligare.

Eftersom gruppernas ägglägnings- och ruvningsperioder i mycket liten utsträckning sammanföll tidsmässigt fanns ingen möjlighet att närmare analysera om proportionellt fler av de icke-aggressiva vadarna häckade inom de aggressivas försvarsområde (förutsägelse 2).

#### *Boöverlevnad*

Under 1986 och 1987 registrerades påbörjad äggläggning eller ruvning i 120 bon, och i 79 av dessa kläcktes ungar. Andelen bon som förlorades genom predation var 61 %. Övriga bon förlorades på grund av trampskador orsakade av betesdjur (15 %), dränk-

Tabell 3. Andel (%) av ägglägnings- och ruvningstiden för de icke-aggressiva arterna inom tofsvipors aktionsradie för anti-predatorbeteende (endast par med känd start för ruvning)

*Proportion (%) of laying and incubation time allocated to anti-predation behaviour by the non-aggressive species within the action radius of Lapwings (only pairs with known start of incubation).*

Art <i>Species</i>	Rödbena <i>Redshank</i>	Kärnsnäppa <i>Dunlin</i>	Brushane <i>Ruff</i>
1986	24,4 (n=16)	28,9 (n=4)	0 (n=1)
1987	26,3 (n=19)	38,8 (n=5)	0 (n=1)
Medel mean 1986–1987	25,4 (n=35)	33,8 (n=9)	0 (n=2)

Tabell 4. Alla boförluster hos vadare häckande inom studieområde.

*All nest losses of waders breeding in the study area.*

Art Species	Rövade <i>Depredated</i>		Dränkta <i>Flooded</i>		Trampade <i>Trampled</i>		Övergivna <i>Deserted</i>		Totalt	
	86	87	86	87	86	87	86	87	86	87
Tofsvipa <i>Lapwing</i>	4	12	3	1	1	1	2		10	14
Kärnsnäppa <i>Dunlin</i>	1				1	1		1	2	2
Brushane <i>Ruff</i>					1				1	
Rödspov <i>Black-tailed Godwit</i>		3								3
Rödbena <i>Redshank</i>	3	2				1	1	2	4	5
Totalt	8	17	3	1	3	3	3	3	17	24

Tabell 5. Bopredation hos vadare korrigerad enligt Mayfield (1961,1975).

*Nest predation corrected according to Mayfield (1961, 1975).*

Art Species	1986			1987			Båda åren <i>Both years</i>		
	P	A(%)	n	P	A(%)	n	P	A(%)	n
Tofsvipa <i>Lapwing</i>	21	17	24	48	40	30	36	30	54
Kärnsnäppa <i>Dunlin</i>	72	33	3	0	0	3	28	17	6
Brushane <i>Ruff</i>	–	–	0	0	0	1	0	0	1
Rödspov <i>Black-tailed Godwit</i>	0	0	4	82	75	4	44	38	8
Rödbena <i>Redshank</i>	25	17	18	17	10	17	21	15	35
Totalt	24	16	49	38	31	55	31	24	104

P = Predation *Predation rate*.

A = Andel av bona som rövats *Proportion of nests depredated*.

n = antal bon *no. of nests*.

eschlicht: I not entirely sure where the 70 (black-tailed godwit and lapwing nests) and the 50 (other species nests) come from. I do find in Table 4 that 19 and 6 were depredated, respectively, but n in Table 5 seems to suggest total nest numbers of 62 and 42, respectively. Apparently the failures due to other causes in Table 4 (8 and 8, respectively) were not included in the n given in Table 5. Data are entered assuming this.

ning till följd av högt vattenstånd (10 %) samt att bona övergavs (15 %, Tabell 4). Av 70 rödspov- och tofsvipebon rövades 19 (27 %, Tabell 4). Hos de arter som döljer sina bon (kärnsnäppa, brushane och rödbena) var predationen lägre. Av 50 bon rövades endast sex (12 %, Tabell 4). Skillnaden mellan grupperna var dock ej signifikant ( $\chi^2=3,34$ ,  $df=1$ ,  $P>0,05$ ,  $\chi^2$ -test).

Predationen beräknad enligt Mayfield (1961, 1975) var i genomsnitt 31 % under 1986 och 1987 (Tabell 5). Skillnaden i bopredation mellan arterna var betydande. Endast 21 % av rödbenebona rövades medan motsvarande siffror för rödspov och tofsvipa var 44 respektive 36 %. Bopredationen var mycket högre 1987 jämfört med föregående år. Ökningen återfanns helt hos de aggressiva arterna (Tabell 5).

I Tabell 6 anges antalet bon av de icke-aggressiva arterna som placerats inom, respektive utanför tofsvipepars potentiella försvarområde. Vi fann ingen signifikant skillnad mellan andelen rövade bon av

icke-aggressiva vadare som häckade inom, respektive utanför tofsvipornas försvarsområden ( $\chi^2=1,28$ ,  $df=1$ ,  $P>0,05$ ,  $\chi^2$ -test, Tabell 6).

## Diskussion

Flera studier har visat att fågelarter som inte förmår avhysa predatorer genom aggressivt beteende når bättre häckningsresultat om de placerar sina bon inom aggressiva arters revir (t.ex. Bengtson 1972, Göransson et.al 1975, Cramp & Simmons 1982, Götmark & Åhlund 1988). Resultaten i denna studie gav inget stöd för att arter som aktivt försvarar sin boplatz utnyttjas som skydd mot predatorer eftersom ingen av de tre förutsägelserna som kunde analyseras bekräftades.

För det första var häckningen för de två grupperna inte synkron. De aggressiva arterna häckade betydligt tidigare än de icke-aggressiva, och framför allt rödspovarna men även tofsviporna hade kläckt när

Tabell 6. Antalet bon i och utanför aktiva tofsviperevir. Antalet avser bon där äggläggningen påbörjats innan vipbona var kläckta. Siffran inom parentes anger antalet rövade bon.

*No. of nests within and outside active territories of Lapwings. The numbers refer to nests where laying started before hatching of the Lapwing eggs. The figures within parentheses give the number of depredated nests.*

Art <i>Species</i>	Rödbena <i>Redshank</i>		Kärrensäppa <i>Dunlin</i>		Brushane <i>Ruff</i>		Totalt	
	inom	utan	inom	utan	inom	utan	inom	utan
1986	9 (2)	10 (1)	3 (1)	1 (0)	0 (0)	1 (0)	12 (3)	12 (1)
1987	12 (2)	8 (0)	3 (0)	2 (0)	0 (0)	1 (0)	15 (2)	11 (0)
Totalt	21 (4)	18 (1)	6 (1)	3 (0)	0 (0)	2 (0)	27 (5)	23 (1)

de övriga arterna påbörjade sin ruvning. Efter kläckningen lämnade tofsviporna boområdet för att uppsöka vattenhållande sänkor eller stränderna vid den närbelägna grunda havsviken, där födotillgången var bättre. Detta motsvarar en förflyttning på 100–200 m (Flodin et al. 1990). Liknande beteende har tidigare dokumenterats i Skottland av Redfern (1982), som även konstaterade att boplatstvalet inte alltid överensstämmer med ungarnas krav på födosöksområden. Rödspov har ett liknande beteende, där reviret överges efter kläckningen varefter ett rörligt revir runt ungarna försvaras (Lind 1961).

För det andra var predationen på de icke-aggressiva arternas bon inte lägre inom än utanför tofsvipereviren. Även om det totala antalet rövade bon var lågt borde man kunna skönja en tendens till lägre predation i närheten av vipbona (jmf. Tabell 6). Visserligen hade tofsviporna som häckade tätt inom den undersökta provytan bättre kläckningsresultat (Flodin et al. 1990), men om detta berodde på ett förbättrat försvar mot predatorer så hade det av allt att döma ingen positiv effekt på de icke-aggressiva arternas häckningsframgång.

För det tredje var det en signifikant skillnad mellan vegetationshöjden där tofsviporna/rödspovarna och de icke-aggressiva arterna hade sina bon, vilket indikerar att habitategenskaper var betydelsefulla för de icke-aggressiva arterna då de valde boplat.

Det finns flera tänkbara förklaringar till att resultatet av denna studie inte överensstämde med förutsägelseerna och resultaten av andra studier. När det gäller situationer då icke-aggressiva arter uppsöker aggressiva arter menar Alberico et al. (1991) att var den aggressiva arten befinner sig i häckningscykeln är av stor betydelse. Framför allt rödspovarna, men även tofsviporna var nästan helt klara med ruvning-

en innan de övriga arterna hann lägga sina ägg, vilket innebär att rödbenor, kärrensäppor och brushanar som placerat sina bon i de aggressiva arternas revir endast i begränsad utsträckning kunde utnyttja predatorskyddet från dessa i det aktuella studieområdet.

Typen av predator kan också ha betydelse för predationsmönstret, vilket kan förklara skillnader i beteende mellan vadare som häckar på olika lokaler. Aggressiva fågelarters boförsvar har visat sig vara mest effektivt mot fågelpredatorer (Wiklund 1982, Elliot 1985). Mot marklevande predatorer kan effekten vara motsatt med ökad sårbarhet till följd (Larsen & Moldsvor 1992). Då de flesta boförlusterna skedde nattetid kunde predation bara iakttagas vid ett fåtal tillfällen inom studieområdet. Predatorns art har ej heller säkert kunnat bestämmas, men fynd av krossade äggskal med bitmärken tyder på att det var ett däggdjur (Green et al. 1987), troligen mink eller grävling, som förekom inom området under studien (egna obs.)

Ett bättre häckningsresultat i närheten av aggressiva arter är således inte alltid en självklarhet. Genom aggressiva fåglars högljudda och iögonfallande avledningsbeteenden och attacker kan dessutom bopredatorers intresse väckas, med ökad predation även på närliggande bon som resultat. Ett beteende där bona sprids ut kan därför vara mer gynnsamt på vissa lokaler (t.ex. Tinbergen et al. 1967, Page et al. 1983). För rödbena, kärrensäppa och brushane kan i så fall det bästa boplatstvalet inom det aktuella studieområdet vara en avvägning mellan vinsten av ett ökat predatorskydd och kostnaderna för täthetsberoende predation.

Sammanfattningsvis gav denna studie inte något stöd för att vadararter som inte aktivt försvarar bo och ungar valde att häcka i närheten av aggressiva

arter för att minska risken för bopredation. I stället föreföll habitatkvaliteer, som t.ex. tillgången på skyddande vegetation vid boet vara av betydelse.

## Tack

speciellt till Donald Blomqvist, som genom upprepade genomläsningar och samtal bidragit till uppsatsens utformning. Vidare till Mikael Hake, Åke Berg och Olof Johansson som givit värdefulla synpunkter på manuskriptet. Kostnader i samband med fältarbetet har ersatts av Skogsvårdsstyrelsen i Hallands län. Uppsatsen är Meddelande nr 31 från Getteröns Fågelstation.

## Referenser

- Alberico, J.A.R., Reed, J.M. & Oring, L.W. 1991. Nesting near a common tern colony increases and decreases spotted sandpiper nest predation. *Auk* 108:904–910.
- Beintema, A.T. & Müskens, G.J.D.M. 1987. Nesting success of birds breeding in Dutch agricultural grassland. *Journal of Applied Ecology* 24:743–758.
- Bengtson, S.-A. 1972. Reproduction and fluctuations in the size of duck populations at Lake Myvatn, Iceland. *Oikos* 23:35–58.
- Cramp, S. & Simmons K.E.L. (eds.) 1982. *The Birds of the Western Palearctic*, Vol.III. Oxford University Press, Oxford.
- Dyrce, A., Witkowski, J. & Okulewicz, J. 1981. Nesting of timid waders in the vicinity of bold ones as an antipredator adaptation. *Ibis* 123:542–545.
- Elliot, R.D. 1985. The effects of predation risk and group size on the antipredator responses of nesting Lapwings *Vanellus vanellus*. *Behaviour* 92:168–187.
- Eriksson, M.O.G. & Götmark, F. 1982. Habitat selection: Do passerines nest in association with lapwing *Vanellus vanellus* as a defence against predators? *Ornis Scand.* 13: 189–192.
- Flodin, L.-Å., Norén, L.-G. & Hirsimäki, H. 1990. Boplat och kläckningsresultat hos tofsvipa *Vanellus vanellus* på strandängar inom Getteröns naturreservat. *Vår Fågelvärld* 49:221–229.
- Glutz v. Blotzheim, U., Bauer, K. & Bezzel, E. 1977. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Vol.7. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.
- Green, R.E., Hawell, J. & Johnson T.H. 1987. Identification of predators of waders eggs from egg remains. *Bird Study* 34:87–91.
- Göransson, G.J., Karlsson, J., Nilsson, S.G. & Ulfstrand, S. 1975. Predation on birds nest in relation to antipredator aggression and nest density. An experimental study. *Oikos* 26:117–120.
- Götmark, F. & Åhlund, M. 1988. Nest predation and nest site selection among Eiders *Somateria mollissima*: the influence of gulls. *Ibis* 130:111–123.
- Kværne, M. 1973. Kan vipa være vaktfugl for andre fuglearter? *Sterna* 12:85–90.
- Larsen, T. & Moldsvor, J. 1992. Antipredator behaviour and breeding associations of Bar-tailed Godwits and Whimbrels. *Auk* 109:601–608.
- Lind, H. 1961. Studies on the behavior of Black-tailed godwit (*Limosa limosa* L.). *Meddelelse fra Naturfredningsrådets reservatudvalg nr 66*. Köpenhamn.
- Mayfield, H.F. 1961. Nesting success calculated from exposure. *Wilson Bull.* 73:255–261.
- Mayfield, H.F. 1975. Suggestions for calculating nest success. *Wilson Bull.* 87:456–466.
- Nordiska Ministerrådet. 1984. *Vegetationstyper i Norden*. Nord.
- Page, G.W., Stenzel, L.E., Winkler, D.W. & Swarth, C.W. 1983. Spacing out at Mono Lake: Breeding success, nest density and predation in the Snowy plover. *Auk* 100:13–24.
- Redfern, C.P.F. 1982. Lapwing nest sites and chick mobility in relation to habitat. *Bird Study* 29:201–208.
- Tinbergen, N., Impeken, M., & Franck, D. 1967. An experiment on spacing out as a defence against predation. *Behaviour* 28:307–321.
- Wiklund, C.G. 1982. Fieldfare *Turdus pilaris* breeding success in relation to colony size, nest position and association with Merlins *Falco columbarius*. *Ecol. Sociobiol.* 11:165–172.

## Summary

*Associative breeding of waders on shore meadows in southwestern Sweden: predator protection or habitat selection?*

It has been observed that many non-aggressive bird species breed in association with aggressive species, and it has been suggested that this is because the aggressive species provide protection against predators. Among waders breeding on shore meadows there are some aggressive and some non-aggressive species. Lapwings and Black-tailed Godwits actively defend their territories by attacking and chasing predators whereas Redshanks, Dunlins and Reeves show much more timid behaviours. The nests of the former are often located quite open in low vegetation and are easy to detect. The latter hide their nests in higher vegetation.

If the non-aggressive species benefit from predator protection by breeding within the defended area of an aggressive species rather than outside that area, one would expect the following predictions to be valid: (1) The timid species should breed in synchrony with the aggressive species. (2) A higher proportion of the timid species should breed within the defended area than outside it. (3) The pairs of the timid species that breed within a defended area should have higher breeding success than those breeding outside it. (4) The habitat should be less important than predator protection. Hence the vegetation height



of the nest sites of timid and aggressive species should be similar.

We tested these four prediction by analysing nest site selection, breeding synchrony and breeding success of Redshanks, Dunlins and Reeves when breeding in association with Lapwings and Black-tailed Godwits. The study was made in April through June in 1986 and 1987 at Getteröns nature reserve on the Swedish west coast near Varberg. Our study was made withing a 20 ha area in the southern part of the reserve (Fig. 1) where the vegetation was dominated by the *Juncus gerardii*-*Festuca rubra* association with *Elocharis uniglumis*-*Agrostis stolonifera* patches in wetter parts and *Deschampsia caespitosa* on two low ridges. The area was well grazed by 2 cattle per ha, and the tussocks were few (less than 10 per 10 m<sup>2</sup>) and evenly distributed.

We located all nests and visted them every second or third day. We measured vegetation height at three distances from each nest (0.5, 1.0 and 3.0 m).

The vegetation height at the nests of Lapwings and Black-tailed Godwits was 5.0 cm whereas it was 8.5 cm at the nest of the Redshanks, Dunlins and Reeves (Table 1). This difference may seem small but was significant and reflects the fact that the nests of the aggressive species were found on open, short-grazed patches and those of the timid species among tufts of dry grass.

The comparison of the incubation periods of the timid and aggressive species (Table 2) shows that there was little overlap. Because of this it was not possible to test prediction 2. It was only the Lapwing that could be of some potential importance since for the Black-tailed Godwit there was an overlap of only three days with the Redshank and nothing with the other species.

27 % of the nests of the aggressive species were lost compared with only 12 % of the nests of the timid species. The nest losses of the latter mostly depended on depredation (61 % of the losses; Table 4). The predation rates according to Mayfield's methods are given i Table 5. Table 6 shows the number of nests of the timid species that were located within the defended areas of the Lapwings. There was no difference in depredation rate within and outside defended areas.

There are several possible explanations why our results did not agree with other studies. The most important one seems to be the lack of synchrony in the times of breeding. The Lapwings were leaving the area with their young to look for more suitable feeding habitats when the timid species started to breed. In areas with a higher degree of synchrony the predator protection effect may be important. The type of predator may also be important. We have little evidence about the kind of predators that operated in our area. Most losses occurred at night and the few signs we got indicated Mink and Badger, which both were observed in the area. Such predators may even find it easier to locate nests if they are aggregated. Hence it is not always clear that one should assume any benefits for timid species to associate with aggressive species. The behaviour of the latter may even attract predators.

For the three timid species in our study area the benefits from predator protection by aggressive species was not large enough to eliminate the cost of density dependent predation. Hence the birds preferred to locate their nests in higher vegetation which gave better protection against predators than the lower vegetation around the nests of the aggressive species.