

Särtryck ur
VÅR FÅGELVÄRLD
Årg. 22 1963 Nr 2-3
—

Motacilla lutea flavissima BLYTH
häckande i Sverige samt en översikt
över gulärlekomplexet

(Meddelande från Falsterbo fågelstation 24)

Av

SÖREN SVENSSON

(Summary: *Motacilla lutea flavissima* breeding
in Sweden and a survey of the Yellow Wagtail
Complex.)

Motacilla lutea flavissima BLYTH häckande i Sverige samt en översikt över gulärlekomplexet

(Meddelande från Falsterbo fågelstation 24)

Av

SÖREN SVENSSON

Under de senaste åren har i Sverige ett flertal fynd av i landet icke regelbundet förekommande gulärleformer rapporterats. Således har man i Småland iakttagit två gulärlor, som av allt att döma är att hänföra till *Motacilla lutea* (ÖHMAN 1960). Vidare har på Öland en gulärla observerats, vilken överensstämde med *Motacilla lutea flavissima* (TOLSTOY 1961). Slutligen föreligger en rapport från Blekinge om en observation av en *Motacilla flava feldegg* (CARLSSON & HOLMGREN 1961). Till dessa observationer kommer så den häckning av *Motacilla lutea flavissima*, för vilken redogörs i denna uppsats. På grund av dessa observationer samt inte minst på grund av den oklarhet, som råder beträffande bedömandet av observationer av avvikande gulärlor, har jag även gjort en sammanställning av de olika synpunkter på gulärlekomplexets rasproblematik som skilda författare framfört. I arbetet lämnas också en översikt av de förekommande gulärleformerna med korta beskrivningar av utseendet, varvid särskild vikt lagts vid sådana detaljer som möjligen kan tjäna som karaktärer i fält. Vidare kommer frågan om huruvida man bör betrakta de gulhuvade formerna som artskilda från de gråhuvade att tas upp till diskussion. Som redan framgått av vad som ovan sagts ansluter sig förf. till dem, som menar, att man har att göra med två arter, nämligen *Motacilla lutea* och *Motacilla flava*. I ett kapitel ges några utvecklingshistoriska perspektiv på gulärlornas recenta utbredning och till sist ges en kortfattad sammanställning av de arter och raser som uppträtt i Sverige.

Häckningsfynd av *Motacilla lutea flavissima* vid Falsterbo 1960

På morgonen den 21 juni 1960 observerade förf. tillsammans med RUNE GERELL på Nabben vid Falsterbo ett par gulärlor, som genom sin avvikande färgteckning tilldrog sig uppmärksamheten. Det stod klart att det rörde sig om fåglar tillhörande någon av raserna inom arten *Motacilla lutea* Gm., till vilken räknas den huvudsakligen brit-

tiska *flavissima*, den kirgisiska *lutea* samt den ostasiatiska *taivana*. För att avgöra rastillhörigheten besöktes platsen ånyo den 24 juni, varvid både hanen och honan infångades.

Redan vid första besöket sågs hanen och honan med mat i näbbarna och häckning förelåg tydligen. Dock kunde boet inte hittas vare sig vid detta tillfälle eller den 24. Det hittades emellertid senare av personal från Falsterbo fågelstation, varvid fyra ungar ringmärktes.

Häckningsplatsen var belägen på Nabbens yttersta spets endast 30 meter från strandlinjen. Biotopen utmärktes av flygsandsvegetation med tät tuvbildande *Elytrigia* och enstaka tuvor av *Elymus* i närheten. Födan hämtades i det kortklippta gräset på den intilliggande golfbanan.

Då fåglarna infångades, kontrollerades karaktärerna med hjälp av medförd litteratur (WITHERBY 1952, GRANT & MACKWORTH-PRAED 1952 samt PETERSON *et al.* 1958). Fåglarna bestämdes på följande karaktärer.

- Hanen: 1. Hjässan gulgrön.
 2. Ögonbrynsstrecket klargult.
 3. Pannan något gulare än hjässan men med ett tydligt grågrönt inslag.
 4. Tyglarna som hjässan.
 5. Strupen klargul, dvs. av samma färg som undersidan.

- Honan: 1. Hela översidan inklusive hjässan och pannan enfärgat olivgrön.

Av hanens karaktärer framgår klart att det rör sig om en *Motacilla* inom *lutea*-gruppen. Att separera raserna inom denna krets är svårare. Den ostliga *taivana* utesluts omedelbart, enär den har nästan svarta tyglar och en avsevärt mörkare hjässa. För att skilja *lutea* och *flavissima* har vi stött oss på pannans färg, som hos *lutea* skall vara klargul liksom ögonbrynsstrecket, medan den hos *flavissima* har ett markerat grönt inslag. Detta gör att ögonbrynsstrecket framträder tydligt hos *flavissima* men flyter ihop med framhuvudets gula hos *lutea* och därför knappast alls framträder. Hanen överensstämmer därmed ur dräktsynpunkt med en adult hane av *Motacilla lutea flavissima*.

För honans del uppstår även svårigheten att skilja henne från en hona av *Motacilla flava flava*. Den enda karaktär vi här har använt är förhållandet mellan ryggens och hjässans färger. Hos *flava* är hjässan gråaktigt grön och kontrasterar tämligen tydligt mot ryggens

grönare nyans. Hos den infångade honan fanns icke den minsta nyansskillnad mellan huvudet och ryggen. Med stöd av litteraturuppgifter och senare studier av museiexemplar anser jag bestämmningen till en hona av *Motacilla lutea* vara säkerställd. Att inom denna art säkert rasbestämma honorna anses omöjligt.

Många ornitologer har sedan STRESEMANN (1926) i en diskussion framkastade sin »mutationsteori» som förklaring till plötsliga uppdykanden av aberranta gulärlor inom i övrigt homogena populationer, tacksamt anammat denna hypotes. Dessa frågor kommer närmare att diskuteras senare i detta arbete, men några skäl för min åsikt att det ej rör sig om muterade *flava* utan om äkta *lutea* skall framföras.

Sannolikheten för att det skall ske två mutationer inom *flava*-populationen, en hane och en hona, båda med sådant resultat att individer som icke kan skiljas från individer av *Motacilla lutea* uppkommer, anser jag mycket liten. Det får anses långt sannolikare att de representerar »äkta» *flavissima*-individer, som av någon anledning kommit att häcka utanför sitt egentliga område. Detta har skett tidigare, t.ex. på Jaeren i Norge och på Helgoland. Det västliga läget av häckningsplatsen stöder också rastillhörigheten.

Systematisk ställning och fossila fynd

Gulärlorna tillhör släktet *Motacilla* LINNAEUS 1758. Till detta släkte hör förutom gulärlorna ytterligare tre arter inom den palearktiska regionen. Dessa är sädesärulan (*Motacilla alba* L.), citronärulan eller gulhuvade ärulan (*M. citreola* PALL.) samt gräärulan (*M. cinerea* TUNST.). Att låta samtliga ärlor ingå i släktet *Motacilla* är ett arv från LINNÉ (1758) och SCOPOLI (1769), vilka dock även förde ett stort antal andra arter dit. Senare har emellertid släktet splittrats i tre släkten, nämligen *Motacilla* (sädesärlorna), *Calobates* (gräärorna) och *Budytes* (gulärlorna och gulhuvade ärorna). *Calobates* föreslogs av KAUP (1829) men har använts mycket sällan. Däremot har *Budytes* CUVIER 1816 använts i nära nog lika stor utsträckning som *Motacilla* för gulärlorna. Under senare år har dock namnet *Motacilla* för samtliga ärlor varit det förhärskande och används i detta arbete.

Om gulärlornas härstamning och ålder finns få uppgifter. Det enda fossila fyndet med anknytning till dem är från Langry i Frankrike där MILNE-EDWARDS (1871) fann en tibia och en tars av en fågel, som han kallar *Motacilla major* sp. nov. Utseendet på dessa ben påminner en del om gulärlornas motsvarande ben. Fyndet gjordes i lager

från övre oligocen, vilket skulle innebära att det hade en ålder av ca 30 miljoner år. Man får dock vara mycket försiktig vid tolkning av fossila fågelfynd, och tills mera material framkommer är det troligen klokast att bortse från detta fynd. Att släktet *Motacilla* vid denna tid var väl utvecklat och hade representanter som knappast kan skiljas från recenta arter anses av LAMBRECHT (1933) vara klart genom ett fynd av en ärla på samma plats som ovan, nämligen arten *Motacilla humata* MILNE-EDWARDS 1871.

Gulärleformerna och deras utbredning

I detta kapitel ges kortfattade beskrivningar av utseendet och utbredningen av de skilda formerna inom gulärlekomplexet. I beskrivningarna upptas skillnader i dräkten, som är av betydelse för deras systematiska ställning och för bestämning, medan för noggrannare dräktbeskrivningar hänvisas till större systematiska arbeten, såsom HARTERT (1905, 1932) och VAURIE (1959). De dräkt detaljer, som är viktigast, är hjässan, tyglarna, örontäckarna samt ögonbrynsstrecket. Även färgen på ovansidan och undersidan varierar men i tämligen obetydlig omfattning.

Innan jag övergår till beskrivningarna kan det vara intressant att ge en kort överblick över hur olika författare bedömt de olika formernas systematiska relationer.

HOMEYER (1878) beskrev flera nya former, vilka alla betecknades som arter, vilket var helt naturligt vid denna tidpunkt, då den trinära nomenklaturen och begreppet geografisk ras ännu inte fötts. Senare författare, såsom SUSHKIN (1925), HARTERT (1905) och senast VAURIE (1959), betraktar alla formerna som raser av samma art. Ett stort antal författare (DOMANIEWSKI 1925, IVANOV 1935, DEMENTIEV 1934, JOHANSEN 1946, WILLIAMSON 1955) urskiljer *Motacilla lutea* som en särskild art och vissa av de nämnda författarna även *Motacilla feldegg*. Slutligen finner man att GRANT & MACKWORTH-PRAED (1952) frångår allt vad moderna art- och rasbegrepp innebär och urskiljer inte mindre än sju arter.

Det bör i detta sammanhang framhållas, att följande beskrivningar och den systematiska uppdelningen som skett ej baserar sig på egna undersökningar av skinn, utan jag har med få modifikationer accepterat den indelning, som WILLIAMSON (1955) och VAURIE (1959) använt. Därvid har jag beträffande de ostasiatiska formerna upptagit till separat behandling raserna *plexa*, *angarensis*, *macronyx* och

zaissanensis, vilka enligt WILLIAMSON uppvisar en primär intergradation och sammanbinder den östliga *simillima* med den västliga *thunbergi*. WILLIAMSON sammanför därför dessa former till en ras, *zaissanensis*. Då detta förhållande icke kan anses helt klarlagt (se SAMMALISTO 1961) har jag ansett det lämpligast att beskriva dem var för sig.

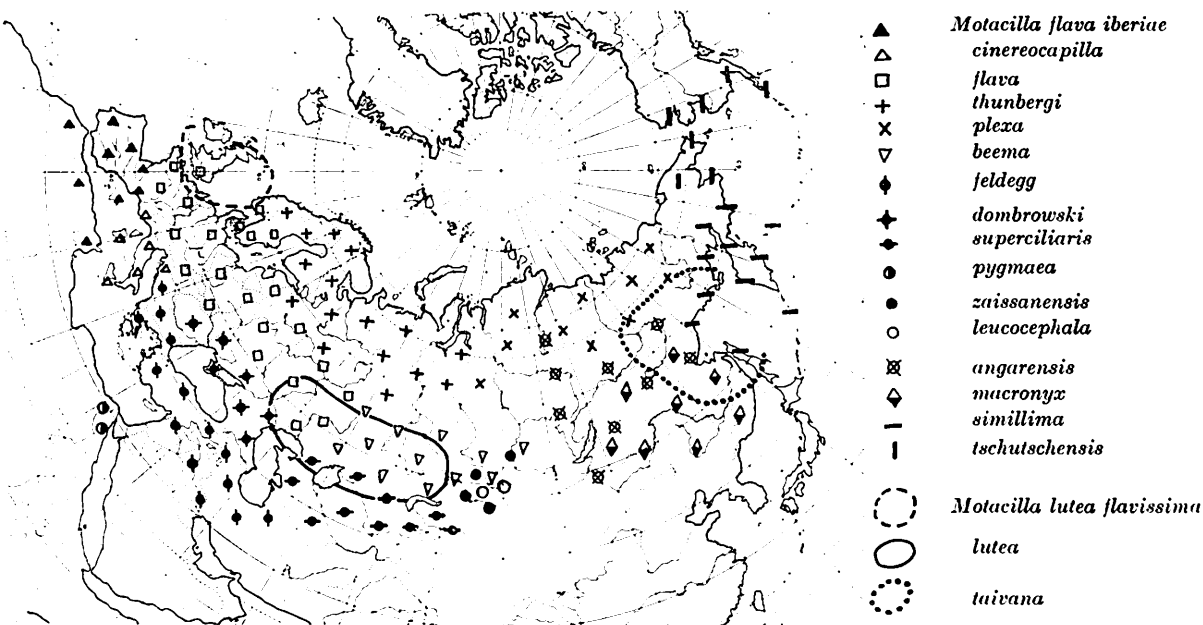


Fig. 1. De olika rasernas utbredning hos gulärlan (*Motacilla flava*) och gulhuvad gulärlan (*Motacilla lutea*). (Distribution of subspecies of *Motacilla flava* and *M. lutea*.)

Motacilla lutea lutea (GMELIN 1774). Hjässan är i det närmaste helt gul, men det gula kan hos vissa individer vara inskränkt till pannan. Resten av hjässan är då gulbrun. Ögonbrynsstrecket är gult och fullständigt. (Med fullständigt menas här, att det sträcker sig från näbbroten till örontäckarnas bakre kant.) Till skillnad från de två följande raserna har *lutea* ofta en märkbar orange anstrykning på undersidan, särskilt på flankerna. Örontäckarna är gulgröna hos yngre hanar, som är varandra mycket lika inom de tre raserna inom *M. lutea*. Häckningsområdet sträcker sig från Volga österut över Kirgizstappen ungefär till Jenissejs källflöden. Söderut går den till Kaspiska havets nordkust och Aralsjön.

Motacilla lutea flavissima (BLYTH 1834). Denna form överensstämmer med *lutea lutea* i de flesta avseenden, och många individer kan icke skiljas från varandra. *Flavissima* har dock endast pannan rent gul, medan huvudet i övrigt är gulbrunt, dock vanligen mattare än hos nominatrasen. Rasen häckar på de Brittiska öarna och på enstaka lokaler vid Västeuropas kuster (från Bretagne till södra Holland, tillfälligt på Helgoland samt Jaeren i Norge).

Motacilla lutea taiwana (SWINHOE 1863). Mörkare olivgrön på ryggen än de två föregående. Hjässan har samma färg som ryggen och saknar gult. Även örontäckarna är mörkare, ibland nästan svarta. Ögonbrynsstrecket är gult och fullständigt. Vitt på hakan förekommer inom *Motacilla lutea* endast hos enstaka individer av denna ras. *Taiwana* häckar i ostligaste Asien från Lenas källflöden och Bajkalsjön österut över Amurområdet till Ochotska havet samt på Sachalin och Kurilerna.

Motacilla flava flava LINNAEUS 1758. Hjässan är blågrå, örontäckarna något mörkare och ofta vitfläckiga, ögonbrynsstrecket vitt och fullständigt samt hakan mycket ofta vit. Inom rasens utbredningsområde finner man, att hjässan österut blir allt ljusare, så att rasen övergår kontinuerligt i *beema*. Häckar över hela Europa från södra Skandinavien till Alperna och Pyrenéerna, västerut till sydöstra England och österut till Ural.

Motacilla flava beema (SYKES 1832). Lik *flava* men hjässan är blekare och hakan så gott som alltid vit. Blir blekare österut och övergår kontinuerligt i *leucocephala*. Häckar från Ural österut till Jenissejs källflöden, söderut till Kaspiska havet och Balkashsjön.

Motacilla flava leucocephala (PRZEWALSKI 1887). Hjässan är vit eller nästan vit liksom hakan och strupen samt ofta också övre delen av bröstet. Rasen varierar starkt och visar kontinuerlig övergång i *beema*. Häckar vid Achit-Nor i Mongoliet, möjligen även i Dsungariet. Enstaka häckningsfynd längre västerut inom *beema*'s areal.

Motacilla flava iberiae HARTERT 1921. Hjässan är askgrå, ögonbrynsstrecket vitt men smalare och kortare än hos *flava* och ibland inskränkt till området bakom ögat. Hakan är vit. Häckar på Iberiska halvön norrut till Camargue, där den bildar hybrider med *flava* och *cinereocapilla*. Häckar dessutom i Marocko och Algeriet.

Motacilla flava cinereocapilla SAVI 1831. Liknar *iberiae* men saknar ögonbrynsstreck. I vissa fall kan det dock förekomma i form av en vit fläck bakom ögat. Häckar i Italien samt i Dalmatien och möjligen i Montenegro.

Motacilla flava pygmaea (BREHM 1854). Liknar *iberiae* och *cinereocapilla* men är mindre. Ögonbrynsstrecket finns eller saknas och hakan är vit. Häckar i Nildalen.

Motacilla flava feldegg MICHAHELLIS 1830. Glänsande svart hjässa, tyglar och örontäckare, inget ögonbrynsstreck och sällan vit haka. Häckar på Balkan, i Turkiet och österut söder om Svarta havet, Kaukasus till Kaspiska havet.

Motacilla flava dombrowski (TSCHUSI 1903). Hjässan mycket variabel, från askgrå till nästan svart, ögonbrynsstreck finns vanligen, dock smalare än hos *flava*, och ibland saknas det. Häckar från södra Polen och Rumänien österut till Don och Volga mellan *flava*'s och *feldegg*'s utbredningsområden. Hakan är oftast vit. Inom *dombrowski* uppträder individer som är oskiljbara från de sydeuropeiska formerna liksom från *thunbergi*.

Motacilla flava superciliaris BREHM 1854. Hjässan svart, men hos vissa ex. ljusare, särskilt i nacken. Ögonbrynsstrecket vitt och fullständigt. Häckar i området från Kaspiska havet österut över Aralsjön till Balchassjön. Hakan vit eller gul. Denna

form är synonym med *aralensis* HOMEYER 1887 (västra Västturkestan och Iran) och *melanogrisea* HOMEYER 1887 (östra Västturkestan). Eventuellt kan till denna ras även räknas den population som beskrivits från Kaukasus, Krim och Sydukraina (*kaleniczenkoi* KRYNICKI 1839), men denna form, som liknar *feldegg*, men som i undantagsfall kan ha vitt ögonbrynsstreck, inräknas lämpligast i *feldegg* eller *dombrowski*.

Motacilla flava thunbergi BILLBERG 1828. Hjässan mörkt blågrå, ibland nästan svart liksom örontäckarna. Ögonbrynsstrecket saknas hos typiska exemplar men förekommer ofta utmed rasens sydgräns, där hybridisering sker med *flava* och *beema*. De ostligaste häckningsplatserna ligger vid Obs utlopp. *Thunbergi* övergår kontinuerligt i *plexa*.

Motacilla flava plexu (THAYER & BANGS 1914). Liknar *thunbergi* men hjässan är ljusare, örontäckarna dock svarta. Häckar från Jenissej österut till Kolyma. Mellan Ob och Jenissej övergår *thunbergi* kontinuerligt i *plexa*.

Motacilla flava simillima HARTERT 1905. Hjässan mörkt blågrå. Örontäckare svartaktiga. Ögonbrynsstrecket vitt och fullständigt. Hakan vit. Häckar i nordostligaste Sibirien öster om Kolyma, på Kamtjatka, norra Kurilerna och Ochotska sjöns nordkust.

Motacilla flava tshutschensis GMELIN 1789. Liknar *simillima* men är mindre och har en brunaktig ton på huvudet. Fullständigt vitt ögonbrynsstreck. Haka vit. Hanarna skiljer sig ej från honorna. Häckar i västra Alaska, på Tjuktjerhalvön och runt Anadyrbukten.

Motacilla flava angarensis (SUSHKIN 1925). Ganska mörk hjässa, särskilt tyglar och örontäckare är mörka. Ögonbrynsstrecket vitt och fullständigt. Funnen häckande vid Kolymas källflöden samt söderut till Baikalsjön.

Motacilla flava macronyx (STRESEMANN 1920). Hjässan mörkgrå, utan ögonbrynsstreck. Häckar i Sydostsibirien (Transbaikal och Amur-Ussuriområdet, Manchuriet och Östmongoliet).

Motacilla flava zaisanensis (POLIAKOV 1911). Ljusare hjässa än *simillima*, *plexa* och *angarensis* och ofta med vit haka. Häckar på Saissanslätten och i Altai.

Teorier om variationernas orsaker

Redan tidigt stod det klart, att gulärlorna utgjorde en mycket variabel grupp. Individer från olika områden såg oftast helt olika ut, och ett stort antal raser beskrevs. Det visade sig snart, att även den individuella variationen från en och samma lokal ofta kunde vara avsevärd. Ett annat fenomen var, att det i områden med homogena populationer plötsligt kunde dyka upp individer, som avvek kraftigt i utseendet och kanske mer liknade en annan många gånger geografiskt avlägsen form. Ett sådant exempel må nämnas. I England har med jämna mellanrum uppträtt och häckat fåglar, som varit mycket lika den ryska *beema*. Man har hittills icke invändningsfritt lyckats förklara sådana fåglars uppträdande inom »fel» ras arealer.

Ett annat fenomen, som är ganska framträdande, är den konvergenta utveckling, som geografiskt vitt skilda populationer uppvisar. Således företer de västliga *flava* stor likhet med vissa ostasiatiska former.

För att förklara gulärlornas variation samt de sporadiskt uppdykande aberranta individerna inom flertalet populationer har flera teorier framförts.

DOMANIEWSKI (1925) behandlade gulärlorna ingående i ett monografiskt arbete. Härifrån förde han vidare SEMENOW-TIAN-SHANSKY'S (1910) uppdelning av den systematiska enhetens art i flera lägre kategorier, DOMANIEWSKI uppställde ej mindre än fem systematiska enheter under arten (species). En av dessa kategorier var *prospecies*, som han definierade på följande sätt: »*Prospecies* ist eine mehr oder weniger (oft minimal) unterschiedene Form, welche im ganzen Verbreitungsgebiete der Art oder in einem beschränkten Teile davon auftritt. Die *Prospecies* hat kein eigenes selbständiges, geographisches Gebiet, sie kann aber lokal mitunter selbständig auftreten.»

DOMANIEWSKI'S *prospecies* skiljer sig alltså främst från *subspecies* däri att den ej har ett eget utbredningsområde. Med utgångspunkt från detta finner DOMANIEWSKI att följande former utgör *prospecies* inom de gråhuvade gulärlorna: *dombrowski*, *thunbergi*, *beema*, *leucocephala*, *simillima*, *cinereocapilla* och *superciliaris*. DOMANIEWSKI har icke någon klar bild av hur dessa *prospecies* står i förhållande till *subspecies* och *species* i fråga om artbildningsprocesser, men han anser dock att geografisk isolering ej är nödvändig för *speciation*. Som en annan möjlighet framför han nämligen just *prospecies*, dvs. en typ av avvikande individer inom en form, som tack vare vissa fördelar framför huvudformen kan stabiliseras. Han säger om en *prospecies* fortsatta evolution sålunda: ». . . entweder ist sie eine auf den früheren Verbreitungsgebieten besser dem Dasein angepasste Form und verdrängt infolgedessen die Hauptform, oder ist die Ausbreitungsfähigkeit eben der gegebenen *Prospecies* besonders stark und darum beherrscht sie selbständig neue Gebiete.»

Sammanfattningsvis förklarar alltså DOMANIEWSKI variationen med uppkomsten inom en population av likartade varianter, vilka kan utbreda sig över nya områden eller ersätta den tidigare populationen.

Året därpå recenserades DOMANIEWSKI'S arbete av STRESEMANN (1926) varvid denne kritiserade DOMANIEWSKI'S åsikter beträffande de systematiska kategorierna och lade fram en ny teori rörande gul-

ärlevariationernas orsaker. Han skriver följande: »Was DOMANIEWSKI als »Prospecies» bezeichnet, sind die Mutanten der Erblichkeitsforschung. Es kann nicht zweifelhaft sein, dass die Gattung *Budytes* ähnlich wie die Gattung *Oenanthe* zur Hervorbringung sinnenfälliger Mutationen neigt, die im Bestande einer geografischen Form in von Ort zu Ort wechselnder Häufigkeit auftreten und sich schliesslich über weite Strecken hinweg völlig durchsetzen können, sodass erneut eine ziemlich einheitliche Population entsteht, bis deren gleichförmiges Aussehen durch neue Mutationstypen gestört wird.»

Från detta yttrande härrör den s.k. mutationsteorin (genetical instability theory), som är den förklaring till variationen, som nått den vidaste spridningen. Vad STRESEMANN menade med mutation blir dock något oklart, när han med orden »solche Mutanten» syftar på *thunbergi*-lika fåglar, som häckat i Oberschlesien och som han strax innan ansett vara resultatet av hybridisering mellan föräldrar, som varit heterozygoter med avseende på anlag för *thunbergi*-karaktärer. STRESEMANN skiljer alltså inte konsekvent på variationens beroende på mutation och på hybridisering.

STRESEMANN kommenterar även den konvergens, som man iakttagit beträffande utvecklingen inom skilda grupper, och tror icke att den kan förklaras av historiska förlopp och ställer sig därmed även i detta avseende kritisk till DOMANIEWSKI, som förmodade att *lutea*'s uppdelning i tre raser skulle kunna förklaras av att inlandsis delat upp ett tidigare sammanhängande utbredningsområde.

På detta stadium stod sedan diskussionen i åtskilliga år. GROTE (1937) uppfattar således *lutea* som en mutant (*Motacilla flava mutatio lutea* (GM.)) uppkommen ur *beema*, och som möjligen håller på att ersätta de gråhuvade formerna för att så småningom utbilda en egen subspecies »wie es ihre Doppelgängerin *rayi*¹⁾ auf den britischen Inseln geworden ist.» Överhuvudtaget anser GROTE, att varje variation är resultatet av en mutation. Det kan i detta sammanhang nämnas att SMITH (1950) fortfarande följer GROTE genom att betrakta *lutea* som en mutant (*mutatio lutea*).

Inte förrän efter ytterligare tio år gjordes något mera betydande försök att reda upp gulärlesystematiken. Då utkom JOHANSEN (1946) med en ny monografi över gruppen. Hans huvudsakliga utgångspunkt är gulärleformernas utbredningsförhållanden i samband med de kvartära nedisningarna. JOHANSEN tänker sig sålunda flera ut-

¹⁾ (*rayi* = *flavissima*).

vecklingslinjer, t.ex. *angarensis-plexa-thunbergi* och *flava-beema-leucocephala*, där variationen skulle vara av klintyp. Förändringar i den sistnämnda gruppen förklarar han genom en allelelimination med minskad pigmentering som följd.

Nästa betydande bidrag kom med WILLIAMSON (1955), vilken som alternativ till teorin om genetisk instabilitet använde begreppet »migrational drift». Han framför ett stort antal synpunkter mot mutationsteorin och utvecklar i stället en hypotes, som går ut på att de sporadiskt uppdykande abberanta individerna inom »fel» populationer kan förklaras genom felflygningar i samband med flyttningen om våren. Sålunda menar han, att *beema*-förekomsterna i Västeuropa bör vara en följd av att *beema*-individer i Afrika slår följe med nordvästflyttande *flava* och på så sätt hamnar i Västeuropa. Att sedan de flesta råkar komma till England anser han bero på tre faktorer, nämligen speciella anticykloniska förhållanden, färre »observers» på kontinenten och — då sådana finns — är dessa mindre »variant-conscious» än i England!

För att förklara konvergensen mellan *flavissima* och *lutea* antar WILLIAMSON, att ur *flavissima* det årligen sker en viss trans-Sahara drift, så att en del av *flavissima*-populationen, som normalt flyttar mot nordväst genom Västafrika, i stället kommer in i den kraftiga nordliga gulärleström som passerar genom Nildalen, varvid *flavissima* skulle följa denna upp i Ryssland och således understödja *lutea*-populationen med årlig påspädning.

Emellertid mötte dessa tankar mycket starkt motstånd, framför allt av MAYR (1956), som påpekade att enligt allt man vet om flyttfåglarnas orienteringsförmåga och deras hemflygningsinstinkt är WILLIAMSONS hypoteser mycket osannolika. MAYR anser i stället, att man faktiskt måste räkna med en ovanligt hög förmåga till individuell variation, dvs. till genetisk instabilitet.

Även MEINERTZHAGEN (1954) diskuterar variationen inom gulärlekomplexet. Han säger, att gulärlornas variation är motsatsen till normal, då den inte är klinal. Detta förklarar han som ett resultat av gulärlornas ekologiska krav, vilka gör att gulärlorna är inskränkta till träsk och floder, vilket har samma effekt som hos en art, som är utbredd på olika öar i en arkipelag. Han anser vidare, att färgkaraktererna inom denna grupp saknar selektivt värde och fortsätter: »These variations are not always constant, owing to gene leakage or even gene flow, both of which must be expected in a species which

sinks its racial identity in its winter quarters.» MEINERTZHAGEN påpekar, att man inte kan se någon skillnad på olika rasers uppträdande i Afrika om vintern och att det därför även under flyttningen norrut skulle kunna ske en viss blandning, så att individer av en ras följer med flockar av en annan ras till dennas häckningsområde.

Emellertid har CURRY-LINDAHL (1958) undersökt förhållandena vid avflyttningen från Afrika under våren, och funnit att olika raser ger sig av i diskreta grupper vid olika tider, vilka av allt att döma bestäms av en »inre klocka» som på något sätt är synkroniserad med förhållandena på häckningsplatserna. Att en blandning mellan raser i MEINERTZHAGENS mening skulle förekomma synes inte troligt.

WILLIAMSON (1955) framhöll den stora betydelse som den sekundära intergradationen har för variationen. WILLIAMSON menar, att ett flertal gulärleformer har uppkommit genom sekundär kontakt mellan två former.

Den sekundära intergradationens betydelse för gulärleformerna har sedan ytterligare utretts genom två arbeten av SAMMALISTO (1956, 1958). De resultat som redovisas i dessa är mycket viktiga för förståelsen av variationen och av vissa fundamentala evolutionsprinciper. Hans arbeten skall närmare diskuteras nedan.

Sekundär intergradation

Om en djurform av någon orsak uppdelas i två eller flera geografiskt skilda populationer, uppstår vanligtvis skillnader mellan dessa, under förutsättning att de förblir isolerade under tillräckligt lång tid. Av olika orsaker kan två sådana populationer någon gång återigen mötas. Om skillnaderna mellan dem blivit tillräckligt stora, kommer de ej att hybridisera med varandra, dvs. de utgör två skilda arter. Om skillnaderna mellan dem är mindre, kommer de eventuellt att hybridisera inom en mer eller mindre vidsträckt zon, där de möts. (En sådan hybridisering säges ha uppstått genom sekundär intergradation.) Resultatet av en sådan hybridisering säges vara sekundär intergradation.

Primär intergradation däremot innebär en sådan kontinuerlig förändring inom en population som leder fram till geografisk variation av klinal typ.

SAMMALISTO (1956, 1958) har funnit, att en stor del av den finländska gulärlepopulationen måste anses representera sekundär intergrada-

tion mellan *flava* och *thunbergi*. I Finland och även i Sverige och Norge finner man således alla övergångar mellan *flava* och *thunbergi*, dock att dessa övergångar ej är av klintyp.

SAMMALISTO har indelat gulärlorna i fem skilda typer på grundval av hjässans pigmentering och ögonbrynsstreckets längd och med utgångspunkt från material från Skandinavien och Finland gjort en ingående statistisk analys, dels av de olika typernas inbördes relationer i olika delar av det undersökta området, dels av deras biotopkrav. Vidare har honor och hanar jämförts i båda dessa avseenden. Han har därvid funnit, att den sydfinska populationen är en typisk intermediär population, samt att inblandning av intermediära former i norra Finland är betydligt större än på motsvarande breddgrader i Sverige och Norge. Rena *flava* är mycket sällsynta t.o.m. i södra Finland.

Den intressantaste delen av arbetet är dock analysen av de olika typernas ekologiska krav. Det visade sig nämligen, att hanar av den intermediära typen var adaptivt överlägsna föräldraformerna, särskilt på trädlösa myrar och träsk, medan rena *thunbergi* ej trängdes undan i mer trädbevuxna områden och bergsdistrikt. Däremot visade sig honorna vara adaptivt likvärdiga med föräldraserna. Det synes alltså föreligga en form av könsbunden heterosis, dvs. en överlägsenhet hos hybriden av det ena könet, gentemot parentalformerna. Det samma är ett välkänt fenomen från både växt- och djurförädling, där inavel till rena linjer resulterar i homozygoti, varvid recessiva alleler kommer till uttryck i form av t.ex. dålig tillväxt eller låg avkastning. Det är också känt, att korsning mellan två sådana rena linjer redan i första generationen resulterar i hybridformer, som är föräldraformerna långt överlägsna.

Från södra Finland har de intermediära hanarna spritt sig norrut och nykoloniserat eller undanträngt *thunbergi* på trädlösa mossar, medan inom bergsområden ursprungsformen kunnat hävda sig bättre. Detta har lett till att hanarna i norra Finland har en mycket heterogen sammansättning. De intermediära honorna har inte kunnat sprida sig på detta sätt och därför är också honpopulationen mera homogen.

Anledningen till de intermediära hanarnas överlägsenhet anser SAMMALISTO vara att söka hos de nykläckta ungarna. Intermediära hanar har på ungstadiet bättre förmåga att uthärda det stränga mikroklimatet på de öppna myrarna än vad *thunbergi*'s ungar har.

I sitt senaste arbete har SAMMALISTO (1961) analyserat hela gulärle-

komplexet med avseende på tre karaktärer, nämligen ögonbrynstreckets längd, hjässans pigmentering och mängden vitt på strupen och hakan. Med ledning härav delar han upp gulärlorna i tre grupper, varav en grupp bildas av intermediära former mellan de båda andra grupperna, vilka han kallar »superciliumgruppen» (*flava*-lika former) och »svarthuvade gruppen» (*feldegg-thunbergi*-lika former). SAMMALISTO anser, att flera av formerna i den intermediära gruppen måste ha uppkommit genom sekundär intergradation och framlägger goda indicier härför.

Den sekundära intergradationen har sålunda som det synes spelat en mycket stor roll för gulärlornas evolution. Genom den adaptiva fördel, som intermediära former tydligen kan få, kan dessa inom stora områden ersätta den ena eller båda föräldraformerna. Sker denna ersättning inom ett tillräckligt stort område kommer de centrala delarna av bastardpopulationen att genetiskt isoleras i högre grad än de perifera delarna och det är därför teoretiskt tänkbart att de karaktärer denna del av populationen har kan stabiliseras (utveckling mot en ren linje). Slutet på en sådan process kan då resultera i en ny geografisk ras skild från båda parentalraserna.

Gulärlornas utbredning ur historisk synvinkel

Det första försöket att se gulärlornas utbredning som resultatet av ett historiskt skeende gjordes av DOMANIEWSKI (1925). Han antog, att det existerat ett utvecklingscentrum i Centralasien. Som skäl härför framhöll han, att formrikedomen är störst inom detta område. Den tidigaste gulärleformen var *lutea*, emedan den har ett delat utbredningsområde, som måste ha orsakats av istiden, varför denna grupp måste ha varit differentierad redan före denna period. *Feldegg*-gruppen bör ha invandrat till Europa söderifrån under eller före istiden. *Flava*-gruppen däremot måste vara en mycket ung grupp, på grund av den rika differentieringen denna grupp visar samt eftersom den ännu ej hunnit ersätta *flavissima* i England och *feldegg* på Balkan såsom den gjort med andra tidigare gulärleformer över större delen av Eurasien.

JOHANSEN (1946) ser problemet annorlunda. Han antar såsom urform en gulhuvad gulärle, som troligen uppstod i Ostasien och spred sig västerut över hela Eurasien. Under någon av kvartärtidens första

nedisningar uppdelades denna form i tre geografiskt isolerade populationer, av vilka *flavissima*, *lutea* och *taivana* utgör nutida rester. Samma åsikt antyddes redan av SUSHKIN (1925). De gråhuvade gulärlorna utvecklades sedan från dessa tre centra och spred sig i olika riktningar. *Lutea* gav upphov till de svarthuvade formerna i södra Främre Orienten och Sydosteuropa. *Taivana* gav först upphov till *macronyx* söderut och *angarensis* norrut och från den senare gick en utvecklingslinje mot norr och nordost (*simillima* och *tschutschensis*) samt en annan åt väster och nordväst (*plexa*, *thunbergi* och *zaissanensis*). *Flavissima* slutligen gav upphov till, troligen under interglacialtiden före Saal-isen, en »proflava», som bebodde den europeiska kontinenten. Under senaste istiden uppdelades denna i flera isolat, ur vilka bl.a. *iberiae* och *cinereocapilla* bildades. Det betydelsefullaste isolatet låg dock enligt JOHANSEN kring Kaspiska havet, varifrån *flava* utvecklades västerut och *beema-leucocephala* österut.

Även SAMMALISTO (1961) har som ovan nämnts i sitt senaste arbete diskuterat gulärlekomplexet som helhet. Hans hypotes går ut på följande. Gulärlorna utvecklades från en population i Europa, där en »supercilium-grupp» (*flava*-lik) bebodde de centrala låglandsområdena och en »svarthuvad grupp» (*feldegg*-lik) bergsområdena i sydost. Den sistnämnda gruppen trängde mot norr och nådde Fenno-Skandia, men under denna expansion bildades en hybridpopulation med den samtidigt österut expanderande superciliumgruppen. Den i norra Europa därigenom uppkomna blandpopulationen expanderade sedan även den österut. Denna expansion gav upphov till *thunbergi-plexa*-linjen, vilken nådde Stilla havets kust. De samtidigt österut expanderande superciliumformerna uppdelades vid Ural i två linjer. Den ena gav upphov till *beema-leucocephala* och nådde Mongoliet. Den andra gick vidare mot nordost och kom därmed i kontakt med de mörkhuvade *thunbergi-plexa*-formerna, varvid talrika hybridpopulationer bildades inom dessa områden.

Det är givetvis alltid mycket svårt att uttala sig om historiska förändringar, då man endast har den recenta utbredningen att gå efter. Vissa linjer finns dock att arbeta efter. Således kan formerna inom gulärlekomplexet delas upp i två grupper, som är varandra så avlägsna, att de (se nästa kapitel) bör betraktas som skilda arter. Detta innebär, att den differentiering, som lett fram till dessa två arter, med all säkerhet icke skett postglacialt. Då artbildning fordrar geografisk isolering, har man antagit, att isen kan ha tjänat detta syfte

genom att dela upp det beboeliga landet i ett antal från varandra skilda refugier. Det är i alla sådana fall svårt för att inte säga omöjligt att avgöra, under vilken nedisning en sådan eventuell artbildningsprocess pågått och vilken effekt en eventuellt efterföljande istid sedan haft. Vid en kritisk genomgång av de möjligheter en fågelart haft inom skilda områden under en nedisning är det av största vikt att bestämma den miljö i vilken fågeln i fråga kan leva. För en fågel som gulärulan, som inom hela sitt utbredningsområde har mycket likartade krav på sin biotop, är detta ganska lätt, under förutsättning att man antar att de ekologiska kraven inte skiftat. Detta synes man också ha all rätt att anta. Gulärlorna är flyttfåglar och får därigenom möjlighet att undgå de kallare vintrarna. De kräver i sin omgivning sumpmarker av något slag. Så gott som undantagslöst föredrar de öppna marker, och i den mån de finns i stäpp- och ökenträkter, är de begränsade till sjöstränder och flodbäddar. De häckar inom i det närmaste arktiska områden och synes därför mycket väl kunna uthärda en sommar av den typ vi för närvarande har i de nordliga delarna av Eurasien. Det innebär, att de kan häcka på ständigt frusen mark, där ett rikt insektsliv utvecklas i de smältvattengölar, som finns ovanpå den eviga tjälen. Den miljö de här bor i skiljer sig icke mycket från den naturtyp, som existerade i Europa och stora delar av Asien under istiderna. Det synes därför sannolikt, att en fågel som gulärulan, liksom många andra, såsom piplärkor, vadare m.fl., mycket väl kan ha levat hela istiden inom stora delar av Europa relativt nära isranden. Är detta riktigt, betyder det, att isarnas isolerande effekt i någon mån minskas. Jämför man de ekologiska förhållandena under istiden (vilka framgår av vegetationskartor hos exempelvis ZEUNER 1958 och SJÖRS 1956) med vad som i dag förekommer inom gulärlornas vidsträckta utbredningsområde, finner man, att vissa gulärleformer förekommer inom liknande naturtyper i modern tid. Detta gör, att gulärlorna ur ekologisk synpunkt kan ha haft ett nära nog kontinuerligt utbredningsområde i större delen av södra och mellersta Europa och i stora delar av inre Asien under samtliga istider. Ett undantag skulle möjligen vara Europa, särskilt under näst sista istiden, då Alpernas och Skandinaviens ismassor låg relativt nära varandra i Tyskland. Under denna tid är det därför troligt, att Västeuropa var isolerat från Östeuropa genom obeboeliga områden. Denna tidpunkt ligger ca 200.000 år tillbaka i tiden. Med all sannolikhet var gulärlorna vid denna tid långt differentierade. (För syn-

punkter på evolutionens förhållande till tiden, se t.ex. ZEUNER (1958) och MAYR (1943.) Således är det troligt, att de gulhuvade och gråhuvade formerna redan då separerat. Sannolikt representerar de gulhuvade raserna, såsom JOHANSEN (1946) och SUSHKIN (1925) antagit, en ålderdomligare typ än de gråhuvade. Förhållandet är dock säkerligen inte exakt sådant som JOHANSEN antar, ty det förefaller orimligt, att det ur tre isolat av likartade gulhuvade fåglar skulle ske en praktiskt taget parallell utveckling av nya typer, med endast vissa gradskillnader i hjässans pigmentering. Förhållandet är med all sannolikhet sådant, att både *flava* och *lutea* är avkomlingar från en gemensam stam, där denna dock sannolikt bättre representeras av *lutea* än av *flava* till utseendet, enär *lutea* med hänsyn till sin färgteckning, de mindre skillnaderna mellan könen och mellan de olika åldrarna representerar ett mera primitivt stadium. Efter det att *flava* och *lutea* utdifferentierats (med all säkerhet före sista istiden, troligen långt tidigare), kom dessa två arter att så småningom återigen mötas inom delar av sina utbredningsområden. Båda blev så småningom utsatta för ytterligare, fast kortvarigare uppdelningar i isolat, vilket ledde fram till den nuvarande uppdelningen i raser. Rasdifferenteringen behöver inte nödvändigtvis ha skett under sista istiden, men det förefaller mycket troligt att så är fallet. De tre *lutea*-raserna behöver ej ha separerat under samma tidsperiod, vilket antyds av att *taivana* synes skilja sig mer från de övriga två än dessa inbördes. Även de gråhuvade har uppdelats i skilda raser, vilka troligen kan reduceras till tre ursprungliga, nämligen en västlig («proflava»), en östlig («prothunbergi») och en sydlig («profeldeggi»). Under interglacial-tider och postglacialt har därefter utbredningsförändringar ägt rum, som resulterat i sekundär intergradation mellan raserna och uppkomsten av hybridpopulationer samt även i primär intergradation inom vissa utvecklingslinjer.

Att diskussionen av nödvändighet måste vara högst teoretisk och bygga på osäker grund beror i huvudsak på tre faktorer. För det första är bristen på fossilt material total, för det andra är kunskapen om vegetations- och klimatförhållanden under gången tid mycket liten och för det tredje är gulärlornas nutida utbredning, särskilt i Asien, långt ifrån välkänd. Särskilt inom det sistnämnda området finns mycket att göra, som skulle kunna ge en klarare bild av de systematiska och utbredningshistoriska frågorna inom gulärlekomplexet.

Motacilla flava — Motacilla lutea, två arter

Som redan tidigare nämnts har problemet huruvida *Motacilla flava*, innefattande alla vit-, grå- och svarthuvade former, bör betraktas som en art och de tre gulhuvade formerna som en annan, ofta diskuterats. För att de två grupperna skall kunna betraktas som skilda arter, måste de uppfylla följande krav. De får icke hybridisera inom områden, där de häckar tillsammans. Är detta fallet i fråga om de gulhuvade och gråhuvade gulärlorna?

Betraktar vi först *flavissima* finner vi att denna i huvudsak ersätter *flava* på de brittiska öarna, där den senare ej häckar i större utsträckning. Den uppfyller därmed kravet på en geografisk ras. I sydöstra England finns dock en svag men tämligen konstant *flava*-population, och på de platser på kontinenten, där *flavissima* häckar, har det noterats (MAYAUD 1949), att de båda formerna kan häcka mycket nära varandra utan att hybridisera. Inte heller är mer än ett litet fåtal hybrider mellan *flava* och *flavissima* kända från de brittiska öarna.

Undersöker vi så *lutea*'s förhållande, finner vi, att hela dess utbredningsområde ligger inom någon gråhuvad forms (*flava* eller *beema*). Likväl håller sig *lutea*-populationen konstant och hybridiserar ej i märkbar omfattning. SUSHKIN (1925) skriver följande: »*B(udytes) lutea lutea*, . . ., largely covering the area of *Bud. flava beema* and breeding in the same localities and habitats as I have personally observed in the province of Ufa, and in the Middle Kirghiz steppe.» Dock föreligger ett fåtal belägg för att hybrider i undantagsfall kan uppstå.

Vad slutligen den östligaste rasens (*taivana*) status beträffar, kan endast sägas, förutom att mycket litet är känt om den, att inga hybrider tycks förekomma trots att även den överallt synes häcka inom samma områden som *flava*-typer.

Av vad som sagts framgår, att *lutea*-gruppen uppfyller de krav, som ställs på en form för att den skall betraktas som artskild från en annan. Enstaka hybrider förekommer men i jämförelse med de rena formerna i försvinnande litet antal. Den slutsatsen, att det verkligen rör sig om två arter, visserligen mycket närstående, men likväl goda arter, är synes det mig ofrånkomlig. De två arterna är då *Motacilla flava* LINNAEUS 1758 och *Motacilla lutea* GMELIN 1774. Flera författare, både äldre (DOMANIEWSKI 1925, IVANOV 1935) och nyare (WILLIAMSON 1955, SAMMALISTO 1961) har hävdat samma åsikt. Däremot upptas alla former som raser under en art i de flesta moderna handböcker och i de stora systematiska arbetena (HARTERT 1905,

1932, VAURIE 1959, PETERS 1959). Vilket som är det riktiga kan avgöras genom noggranna fältundersökningar, men utgående från de fakta som för närvarande föreligger måste de båda grupperna betraktas som arter i stället för geografiska raser.

Gulärleformerna i Sverige

Som nämnts i inledningen föreligger tidigare fynd av »avvikande» gulärlor från landet. ÖHMANS (1960) beskrivning av de två småländska fåglarna gör, att de bör betraktas som klara representanter för *M. lutea*. Lika klart är det, att det vid blekingeobservationen (CARLSSON & HOLMGREN 1961) var fråga om en *M. flava feldegg*. Ölandsfågeln (TOLSTOY 1961) rör med all säkerhet en *M. lutea*.

Motiveringen för detta är i huvudsak följande. Observationer har visat, att det varje år sker ett stort antal prolongationer och deviationer under flyttningen (cf. OTTERLIND 1954). Det ligger därför inte något orimligt i att en ny gulärleform uppenbarar sig i Sverige. *Feldegg*-observationen gjordes dessutom på den plats, där man *a priori* kanske främst skulle väntat den. Detsamma gäller skånefyndet av *flavissima*, särskilt med tanke på observationerna på Helgoland, på danska västkusten och Jaeren. Beträffande smålandsfyndet antyder vissa omständigheter, att det i detta fall eventuellt kan röra sig om nominatformen *lutea lutea*. Observationen gjordes nästan samtidigt med *feldegg*-observationen i Blekinge (endast fyra dagar senare). Detta antyder, att de alla möjligen kan ha förts upp till Skandinavien av samma meteorologiska omständigheter och alltså ha ett ostligt eller sydostligt ursprung. Vidare hade smålandsfåglarna »en svag gyllenbrun anstrykning på flankerna». Detta är just en av karaktärerna som man ibland kan skilja *lutea* från *flavissima* på! Ölandsfyndet slutligen är även det troligare en *lutea* än en *flavissima*. Fyndet är ostligt, exemplaret hade sällskap med *flava* och *thunbergi*, och det förefaller troligare att dessa hade ett sydostligt ursprung än ett västligt. Jag avser inte med dessa kommentarer att försöka rasbestämma *lutea*-individerna utan vill endast peka på förhållanden, som gör det sannolikt att observationerna verkligen representerar fåglar från en *lutea*-population och ej är muterade *flava*. Det är dock givetvis omöjligt att definitivt avgöra denna fråga, utan omdömet och sannolikhetsskäl får avgöra vilka alternativ man föredrar vid förklaring av avvikande gulärlors uppträdande.

Enligt författarens uppfattning bör listan över i Sverige anträffade gulärleformer ha följande utseende:

Motacilla flava L.

subsp. flava L. Häckfågel i södra Sverige.

subsp. thunbergi BILLB. Häckfågel i norra Sverige.

subsp. feldegg MICH. Funnen en gång i Blekinge den 16.5.1959.

Motacilla lutea GM.

subsp. flavissima BLYTH. Har häckat i Falsterbo 1960.

subsp. non det. Två ex. observerade i Småland den 20.5.1959 och ett ex. på Öland den 16.5.1960.

Sedan gulärulan, i den omfattning vi tidigare brukat uppfatta den, uppdelats i två arter, blir även frågan om de svenska namnen aktuell. Det synes lämpligt, att namnet *gulärula* reserveras för *M. flava*, som omfattar båda de i Sverige regelbundet förekommande raserna, medan *M. lutea* förslagsvis kan kallas *gulhuvad gulärula*. Det svenska namnet på *M. citreola*, en art, som aldrig anträffats i vårt land, bör för undvikande av förväxling ändras, och förslagsvis kan denna art kallas *citronärula* (jfr ULFSTRAND 1963).

LITTERATUR

- CARLSSON, C.-I. & HOLMGREN, J. 1961. En avvikande gulärula (*Motacilla flava*) observerad i Blekinge. — Vår Fågelvärld 20: 65.
- CURRY-LINDAHL, K. 1958. Internal timer and spring migration in an equatorial migrant, the yellow wagtail (*Motacilla flava*). — Ark. Zool., ser. 2, vol. 11 (33): 541—557.
- DEMENTIEV, G. P. 1934. Systema Avium Rossicarum. III. — Passeriformes. In: BUTURLIN & DEMENTIEV: Systema Avium Rossicarum. — L'Oiseau et la Revue Française d'Ornithologie, N.S. 4: 591—625.
- DOMANIEWSKI, J. 1925. Systematik und geographische Verbreitung der Gattung *Budytes* CUV. — Prace Zool. Pol. Państw. Muz. Przyrodn. 4.
- GRANT, C. H. B. & MACKWORTH-PRAED, C. W. 1952. On the species and races of the Yellow Wagtails from Western Europe to Western North America. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Zool. 1, No. 9.
- GROTE, H. 1937. Ueber *Motacilla flava mutatio lutea* (GM.). — Orn. Monatsber. 45: 162—166.
- HARTERT, E. 1905. Die Vögel der Paläarktischen Fauna. Vol. 1: 287—296. Berlin.
- HARTERT, E. & STEINBACHER, F. 1932. Die Vögel der Paläarktischen Fauna. Ergänzungsband: 141—146. Berlin.
- HOMER, E. F. v. 1878. Beiträge zur Gattung *Budytes*. — J. f. Orn. 26: 126—131.
- IVANOV, A. J. 1935. Ueber die Formen der Gattung *Budytes*. — Doklady akademii nauk SSSR, Vol. 3, No. 6.

- JOHANSEN, H. 1946. De Gule Vipstjerters (*Motacilla flava* L.) systematik og udbredelse. — Dansk Orn. For. Tidsskr. 40: 121—142.
- LAMBRECHT, K. 1933. Handbuch der Palaeornithologie. Berlin.
- LINNAEUS, C. 1758. Systema Naturae. 10 uppl. Vol. 1: 185. Holmiae.
- MAYAUD, N. 1949. The races of *Motacilla flava* breeding in France. — Ibis 91: 171—172.
- MAYR, E. 1942. Systematics and the Origin of Species from the viewpoint of a Zoologist. New York.
- 1950. The interpretation of Variation among the Yellow Wagtails. — Br. Birds 49: 115—119.
- MEINERTZHAGEN, R. 1954. Birds of Arabia. Edinburgh.
- MILNE-EDWARDS, A. 1871. Recherches anatomiques et Paléontologiques pour servir à l'Histoire des Oiseaux Fossiles de la France. Vol. 2: 391. Paris.
- OTTERLIND, G. 1954. Flyttning och utbredning. — Vår Fågelvärld 13: 1—31, 83—113, 147—167, 245—261.
- PETERS, J. L. 1960. Check-list of Birds of the World. Vol. 9. Cambridge, Mass.
- PETERSON, R., MOUNTFORT, G. & HOLLOM, P. A. D. 1958. Europas fåglar. 2 uppl. Stockholm.
- SAMMALISTO, L. 1956. Secondary intergradation of the Blue-headed and Grey-headed Wagtails (*Motacilla f. flava* L. and *Motacilla f. thunbergi* BILLB.) in South Finland. Orn. Fenn. 33: 1—19.
- 1958. Interracial hybridization as an adaptation mechanism in the Fennoscandian Yellow Wagtail (*Motacilla flava* L.) population. — Ann. Acad. Scient. Fenn. Ser. A. IV. Biol. No. 41. Helsinki.
- 1961. An interpretation of variation in the dark-headed forms of the Yellow Wagtail. — Br. Birds 54: 54—69.
- SEMENOV-TIAN-SHANSKY, A. (1910) Taksonomiczeskija granicy wida i jewo podrazdielenij. — Mem. Acad. Imp. Sc. St. Petersburg. VIII. Sér., Vol. 25, No. 1.
- SCOPOLI, J. A. 1769. Historico-Naturalis. Annus 1: 154. Lipsiae.
- SJÖRS, H. 1956. Nordisk Västgeografi. Stockholm.
- SMITH, S. 1950. The Yellow Wagtail. London.
- STRESEMANN, E. 1926. Recension av DOMANIEWSKI, J. (1925). Se DOMANIEWSKI (1925). — Orn. Monatsber. 34: 59—61.
- SUSCHKIN, P. 1925. Notes on systematics and distribution of certain Palearctic Birds. — Proc. Boston Soc. Nat. Hist. 38: 1—55.
- TOLSTOY, A. 1960. Verksamheten vid Ottenby fågelstation 1959. — Vår Fågelvärld 19: 292—315.
- ULFSTRAND, S. 1963. Fåglar, del 3. Djurens Värld, bd 10. Malmö.
- VAURIE, C. 1959. The Birds of the Palearctic Fauna. Vol. I. London.
- WILLIAMSON, K. 1955. Migrational Drift and the Yellow Wagtail Complex. — Br. Birds 48: 382—403.
- WITHERBY, H. F. *et al.* (1952) The Handbook of British Birds. Vol. 1. London.
- ZEUNER, F. E. 1958. Dating the Past. London.
- ÖHMAN, C. G. 1960. Avvikande gulärlor (*Motacilla flava*) observerade i Småland. — Vår Fågelvärld 19: 241.

Summary: *Motacilla lutea flavissima* breeding in Sweden and a survey of the Yellow Wagtail Complex.

The author reports the first breeding record of *Motacilla lutea flavissima* in Sweden. One pair nested at Falsterbo, province of Scania, in the summer of 1960. In the following part of the paper a brief survey of various theories proposed by different authors to explain the great variability among the yellow Wagtails is given. In one chapter the author describes the different forms and gives short notes of their distribution. The theories of DOMANIEWSKI, STRESEMANN, JOHANSEN, WILLIAMSON and

SAMMALISTO to explain the variability are examined. The problem of secondary intergradation and the works of SAMMALISTO concerning this problem are dealt with. In one chapter the recent distribution of different forms is discussed from an historical and evolutionary point of view. The author examines the hypotheses of DOMANIEWSKI, SUSHKIN, JOHANSEN and SAMMALISTO and gives some critical comments. *Motacilla lutea* and *Motacilla flava* must have separated before the racial differentiation within these two species began. It is impossible from our present knowledge to tell when this happened, but it must have been completed before the last glaciation. The races within *lutea* and *flava* may have separated during the last glaciation or earlier. The vegetation distribution during the glaciations in Europe is briefly discussed, and it is concluded that if there has been no change in the ecological demands of the Yellow Wagtails, they may have been able to live over vast areas of Europe, and also Asia during the ice age maxims. It is proposed that the isolation effect of the glaciations has resulted in the subspeciation within the two species. For *Motacilla flava* it is assumed that three different isolates came into existence. One was situated in Europe (*proflava*), another in the Near East (*profeldegg*), and a third in vast areas of Central and Eastern Asia (*prothunbergi*). *Proflava* has expanded mainly eastward, *prothunbergi* westward, and *profeldegg* to the north. It is emphasized that a discussion of this type must be highly theoretical because of three factors: first, there is almost no fossil material, second, there is very little knowledge about vegetation and climate during the pleistocene glaciations, and third, the present distribution, especially in Asia, is far from wellknown. As already has been made clear, the author holds the opinion that *Motacilla lutea* and *Motacilla flava* are two different species and several points to support this contention are given. In the last chapter the author lists the species and races of Yellow Wagtails that have occurred in Sweden:

Motacilla flava L.

- subsp. flava* L. Breeds in Southern Sweden.
- subsp. thunbergi* Billb. Breeds in Northern Sweden.
- subsp. feldegg* Mich. Observed once, province of Blekinge 16.5.1959.

Motacilla lutea Gm.

- subsp. flavissima* Blyth. Has bred at Falsterbo 1960.
- subsp. non det.* Observed (2 ind.) in Småland 20.5.1960 and on the isle of Öland 16.5.1960.

Manuskriptet inlämnat den 12.10.1962. Förf:s adress: Zool. inst., Lund.
