

Ida Hermansson

Bopredation och fekunditet hos ejdern – tidstrender i olika habitat och populationer



Ida Hermansson
Pro gradu-avhandling
Miljö- och marinbiologi
Åbo Akademi
2019

Ida Hermansson

ÅBO AKADEMI

Fakulteten för naturvetenskaper och teknik
Miljö- och marinbiologi

Hermansson, Ida
2019

Bopredation och fekunditet hos ejdern – tidstrender i olika habitat och populationer

Pro gradu-avhandling, 54s.

Abstrakt

Valet av en säker boplats hör till de viktigaste beslut individen fattar eftersom predation är ett av de största hoten och kan minska både vuxenöverlevnaden och rekryteringen av nya individer och därmed hämma populationstillväxten. Predation riktad mot äggkullen är den vanligaste orsaken till misslyckad häckning hos fåglar. Bopredation kan åstadkomma beteendeförändringar hos föräldern och ha långvariga effekter på dess livstida reproduktionsframgång. Ejdern (*Somateria mollissima*) är en markhäckande, långlivad dykare hos vilken risken för predation är förhöjd under häckningsperioden. För att undvika bopredation strävar ådan efter att minimera vistelsen utanför boet under ruvningsperioden. Under de senaste årtiondena har Östersjöns ejderpopulation minskat kraftigt och orsakerna till detta har ansetts variera beroende på delpopulation. I denna studie undersökte jag vilka faktorer som påverkar bopredationen och kullstorleken i två närliggande delpopulationer i Velkua (Skärgårdshavet) och Tvärminne (västra Finska viken) utgående från långtidsdata (1990-2016) från bägge delpopulationer. Jag ville undersöka ifall långtidsförändringarna i bopredationen och kullstorleken uppvisade samvariation mellan områdena över tiden och ifall häckningshabitatet eller tidsmässiga trender främst påverkade variationen i bopredation och kullstorlek. Dessutom var jag intresserad av om det fanns ett samband mellan kullstorlek och bopredationstryck. I båda studieområdena samlades data på andelen plundrade bon och kullstorleken, samt häckningsholmarnas habitatspecifika egenskaper (holmens storlek, exponering och skogsandel). Andelen plundrade bon korrelerade tidsmässigt mellan områdena, medan kullstorleken inte gjorde det. Häckningsframgången (andelen bon som ej blev plundrade) i Tvärminne minskade betydligt med åren medan den i Velkua var relativt konstant. Kullstorleken ökade i Tvärminne med ökande skogstäckning på häckningsholmen och den var mindre när predationstrycket på häckningsholmen var högt i båda populationerna. Bopredation

sker ofta i samband med predationsförsök på ådan och tidigare studier har funnit ett samband mellan predation på ådor och bon. I och med att ådornas dödlighet i Tvärminne ökat till följd av ökat predationstryck från havsörn (*Haliaeetus albicilla*), mink (*Neovison vison*) och mårddhund (*Nyctereutes procyonoides*), är detta en rimlig orsak bakom också bopredationens ökning i området. Mer allmänt förekommande partiell bopredation på öppna holmar av kråk- och måsfåglar kunde förklara den mindre kullstorleken på dessa holmar i Tvärminne. Även om Velkuas ejdrar inte upplevt ökad boplundring har ejderstammen i Skärgårdshavet också minskat och ökad predation har också här ansetts vara en av orsakerna. Mina resultat antyder att förändringar i kullstorlek på grund av förändringar i predationstrycket knappast spelar en större roll för ejderns populationsdynamik. Det innebär att andra typer av respons på predation (t.ex. förändringar i häckningsförflyttning eller frekvensen av utebliven häckning) kunde spela en större roll för populationsdynamiken. Det är viktigt att förstå de bakomliggande orsakerna till bopredation samt hur bopredationen bidrar till populationsminskningen. För att kunna förbättra ejderns häckningsframgång bör först och främst ådornas häckning tryggas, vilket även skulle minska ådornas mortalitet, och därmed positivt påverka populationsutvecklingen.

Nyckelord: bopredation, fekunditet, häckningshabitat, kullstorlek, partiell bopredation

Ida Hermansson

ÅBO AKADEMI UNIVERSITY
Faculty of Science and Engineering
Environmental and Marine Biology

Hermansson, Ida
2019

Nest predation and fecundity in the eider – time trends in different habitats and populations

Master's thesis, 54pp.

Abstract

Choosing a safe nest site is a key decision since predation is one of the biggest threats that may decrease both adult survival and recruitment, and thus hamper population growth. Egg predation is the most common reason for breeding failure in birds. Nest predation may cause behavioural changes in parents and have long-term effects on fecundity. The eider (*Somateria mollissima*) is a ground-nesting, long-lived sea duck in which the risk of predation is elevated during the breeding season. The female aims to minimize absence from the nest once incubation has started to avoid nest predation. The eider population of the Baltic Sea has declined substantially during the last decades for reasons that are thought to be subpopulation-specific. In this study, I examined which factors affect nest predation risk and clutch size in two nearby subpopulations in Velkua (Archipelago Sea) and Tvärminne (western Gulf of Finland), based on long-term data (1990-2016) from both subpopulations. I assessed whether the long-term changes in nest predation risk and clutch size were correlated over time between the sites, and whether the variation in nest predation risk and clutch size was primarily explained by the breeding habitat or time trends. I also analyzed whether clutch size and nest predation pressure were correlated. In both regions, the proportion of depredated nests and clutch size, as well as habitat characteristics (island size, exposure and forest cover) were determined. The proportion of depredated nests, but not clutch size, showed temporal correlation between the subpopulations. Breeding success (i.e., the proportion of successful nests) decreased significantly over time in Tvärminne, while it remained relatively constant in Velkua. Clutch size increased with island forest cover in Tvärminne, while it decreased with increasing island-specific nest predation risk at both sites. Nest predation often occurs concurrently with predation attempts on nesting females and previous studies have found that predation risk on females and nests is correlated. Because the mortality of female eiders in Tvärminne has

increased due to increased predation pressure by the white-tailed sea eagle (*Haliaeetus albicilla*), American mink (*Neovison vison*) and raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*), this provides a plausible explanation for the increased nest predation at this site. More frequent partial clutch predation by corvids and larids on open islands may explain the smaller clutch size on such islands in Tvärminne. Although the eiders in Velkua have not experienced an increase in nest predation risk, the eider population in the Archipelago Sea has nonetheless also declined, and this decrease has been attributed to increased predation. My results indicate that changes in clutch size due to changes in predation pressure hardly have a major effect in eider population dynamics. Thus, other types of response (e.g. changes in breeding dispersal and frequency of intermittent breeding) might play a bigger role in population dynamics. It is important to understand the underlying causes of nest predation and how nest predation affects the population decline. In order to improve the breeding success of eiders, it is essential to safeguard successful reproduction of female eiders, which also would decrease their mortality, and thus positively affect the population dynamics.

Key words: breeding habitat, clutch size, fecundity, nest predation, partial clutch predation

Innehåll

| | |
|--|----|
| 1. Introduktion | 1 |
| 1.1 Bopredationens betydelse för fåglars häckningsframgång | 1 |
| 1.2 Ejderstammens utveckling i Östersjön | 3 |
| 1.3 Finlands ejderpopulation | 5 |
| 1.4 Ejderns häckningsbiologi | 6 |
| 1.5 Predationstryck på ejdern och dess anpassningar för att undvika predation | 7 |
| 1.6 Predationens påverkan på kullstorleken | 12 |
| 1.7 Vilken betydelse har predationen för Östersjöejderns populationsutveckling och reproduktion? | 14 |
| 1.8 Studiens syfte och förväntningar | 14 |
| 2. Material och metoder | 16 |
| 2.1 Undersökningsområden | 16 |
| 2.2 Fågelinventeringarna | 18 |
| 2.3 Häckningsframgång och fekunditet | 21 |
| 2.3.1 Andel plundrade bon | 21 |
| 2.3.2 Kullstorlek | 21 |
| 2.4 Holmspecifika egenskaper | 22 |
| 2.5 Statistiska analyser | 22 |
| 2.5.1 Föranalyser | 22 |
| 2.5.2 Modellsektion och huvudanalyser | 23 |
| 3. Resultat | 25 |
| 3.1 Häckningsframgångens utveckling i delpopulationerna påverkas av habitatspecifika faktorer | 25 |
| 3.2 Variationen i kullstorlek | 29 |
| 4. Diskussion | 32 |
| 4.1 Tolkning av resultaten | 32 |
| 4.1.1 Häckningsframgång | 32 |
| 4.1.2 Kullstorlek | 37 |
| 4.2 Metodkritik och förbättringsförslag för fortsatta studier | 41 |
| 4.3 Slutsatser | 44 |
| Tack | 46 |
| Referenser | 47 |

1. Introduktion

1.1 Bopredationens betydelse för fåglars häckningsframgång

Bopredation är den vanligaste orsaken till att förökningen misslyckas hos fåglar (Ricklefs 1969). Häckningsperioden är alltså en mycket riskfylld tid där flera faktorer påverkar reproduktionsframgången och därmed påverkas hela populationens livskraft starkt av dessa (Hanssen et al. 2013). Predation innebär inte bara den uppenbara minskningen i individens fitness genom att den själv eller dess ungar dör, utan kan också leda till icke-letala effekter (Zanette et al. 2011, Clinchy et al. 2013). Icke-letala interaktioner mellan predatorer och byten kan ha betydande följder för ekosystem (Suraci et al. 2016). Bytets anpassningar för att undvika predation inbegriper förändringar i beteenden så som födosök, habitatval och häckning (Lima 2009). Det naturliga urvalet borde gynna fåglar som flexibelt väljer häckningshabitat och livshistorieegenskaper som minimerar de negativa effekterna av bopredation (Martin 1993) och justerar sin reproduktiva insats enligt häckningshabitatet (Lima 2009). Den kanske mest grundläggande exemplet på flexibilitet är valet att häcka eller inte i en farlig miljö (Lima 2009). Naturliga urvalet borde gynna egenskaper där individen skaffar information om omgivningen och som ökar sannolikheten att upptäcka tecken på hot mot ungarnas överlevnad (Eggers et al. 2006, Forsman et al. 2013). De boplatser som maximerar den kombinerade fitnessen av häckningsframgång och vuxenöverlevnad är de optimala. Denna optimering kan sedan se olika ut beroende på artens livslängd och individuella egenskaper, såsom individens ålder (Goodman 1974). Enligt Charlesworth (1980) borde individen rätta sitt risktagningensbeteende efter sin förväntade framtida fitness. En långlivad art förväntas därför välja sina boplatser så att föräldrarnas egen överlevnad har högre prioritet än avkommans (Goodman 1974).

Fåglar kan ha flera predatorer som varierar i sin ekologi och hur lätt bytet upptäcker dem (Forsman et al. 2013). När predatordiversiteten i ett område är stor kan fåglarna ha olika strategier för att undvika bopredation (Lima 2009). Förutom att predationen direkt minskar häckningsframgången och ökar häckarens risk att falla offer för predation, så kan den ha många indirekta effekter. Dessa kan vara till exempel minskad satsning på förökningen (Zanette et al. 2011) och långvarig stress som till och med kan överföras till avkomman (Sheriff & Love 2013, Zimmer et al. 2017). När bopredatorer endast tar en del av äggen ur ett bo kallas det partiell bopredation. Boparasitism inom arten, där föräldern sprider ut sina ägg i flera bon, kan eventuellt späda ut risken för partiell bopredation och kan också vara en indirekt effekt av predation. Det är dock omdebatterat huruvida de direkta eller indirekta effekterna av predation

har en större roll för bytespopulationens populationsdynamik (LaManna & Martin 2017). Olika predatorer skiljer sig beträffande sina direkta och indirekta effekter på bytesdjuren. Flygande predatorer är till exempel lätta att observera och kan stressa bytesarten, jämfört med nattaktiva däggdjur som inte märks lika lätt när de jagar. Däggdjurspredatorer och fågelpredatorer skiljer sig både i sättet de jagar på och hur mätta de är efter att ha plundrat ett plundrat bo (Caro 2005). Vissa fågelarter häckar i kolonier som försvarar sig effektivt mot fågelpredatorer, såsom kråkfåglar, men sämre mot däggdjurspredatorer (Lima 2009). Fåglar kan undvika områden där de tidigare har upplevt äggpredation (Hanssen & Erikstad 2013) och också tecken på närvaro av predatorer, såsom predatorns avföring, kan få fåglar att undvika vissa områden (Forsman et al. 2013).

Flera försvarsmekanismer och anpassningar från föräldrarnas sida har följt av att fåglar lever i risk för äggpredation. Försvarsmekanismerna kan öka häckningsframgången, men de kan också minska den framtida reproduktionen. Ifall fåglarna minskar sin reproduktiva insats till följd av bopredation påverkar detta direkt negativt deras fitness (Lima 2009). Andra exempel på föräldrarnas respons på äggpredation är att producera en ny kull eller att undvika att använda samma bo eller häckningsplats (Hanssen & Erikstad 2013, Lima 2009). Att ersätta en helt eller delvis plundrad kull kan vara kostsamt för fågelhonan i och med att häckningsperioden förlängs och att nya ägg kräver nya resurser (Hario & Selin 1984). Detta är speciellt kostsamt för föräldrar hos arter som förlitar sig på sparade kroppsreserver för att både producera ägg och för att klara ruvningen. I sådana fall kan det hända att tiden inte räcker till för att samla de nödvändiga kroppsreserverna som skulle möjliggöra en omläggning. Vid byte av häckningsplats blir den häckande fågeln också tvungen att skaffa ny information om boplatsen och har då ingen erfarenhet av hur säker boplatsen är (Lima 2009). Häckningsförflyttning förbättrar sällan individens häckningsframgång på kort sikt (Clark & Shutler 1999). Både den framtida reproduktionen och överlevnaden kan minska som följd av ökad satsning på häckningen (Hanssen et al. 2005).

Bopredation kan påverka populationsdynamiken hos fåglar genom adaptivt undvikande av häckningslokaler med hög predationsrisk (Clark & Shutler 1999, Hanssen & Erikstad 2013). Detta kan sedan ge upphov till geografiska förskjutningar i en arts förekomst (Kurvinen et al. 2016). Dock har vissa predatorer så stora revir att bytesarten kan bli tvungen att flytta långa sträckor från häckningsplatsen för att undvika predatorerna (Clark & Shutler 1999). Förmågan att undvika predatorer via förflyttning kan hos vissa arter begränsas av en stark filopatri

(ortstrohet)(Ekroos et al. 2012b). Sjöfåglar avviker vad gäller sin filopatri från majoriteten av övriga fåglar: här är det honorna som är mer filopatiska än hanarna (Greenwood 1980). Det här i sin tur kan göra just sjöfåglar speciellt känsliga för förändringar i miljön, såsom ökad predationsrisk, alltså kan ett område med hög predationsrisk potentiellt utgöra en ”ekologisk fälla” för sjöfåglar (Ekroos et al. 2012b).

Ejdern (*Somateria mollissima*) lämpar sig bra som studieart för undersökning av bopredation eftersom effektiva antipredatoranpassningar kan anses särskilt nödvändiga hos långlivade arter (Jaatinen et al. 2014). Eftersom den eventuella rollen som förändringar i bopredation och kullstorlek spelar i populationsminskningen inte har undersökts ordentligt ger denna studie ett nytt och unikt perspektiv på problematiken med populationsminskningen. Man känner dåligt till ifall det förekommer samvariation i bopredationsrisk mellan häckningsområden eller om bopredationsrisk bäst förklaras av områdeskaraktistika. Denna kunskapsbrist och bopredationens potentiella effekter på populationsdynamiken gör denna studie välbefogad. De faktorer som styr populationsutvecklingen kan påverka delpopulationer i olika hög grad (Öst et al. 2016), vilket ytterligare motiverar en studie av bopredationens roll i populationsminskningen.

1.2 Ejderstammens utveckling i Östersjön

Ejdern har ett holarktiskt utbredningsområde som omfattar Norra Ishavets, Atlantens och Stilla havets norra kuster (Birdlife International 2018). I Östersjön häckar majoriteten av ejdrarna i den finska och svenska skärgården (Ekroos et al. 2012a). De ejdrar som häckar i Östersjön övervintrar huvudsakligen i Danmark (Lehikoinen et al. 2008). Under de senaste årtiondena har den häckande stammen i Östersjön minskat kraftigt (Ekroos et al. 2012a). Detta har lett till att ejdern nu klassas som starkt hotad i EU27 området och som sårbar i Europa (Birdlife International 2015). Också i danska vatten har antalet övervintrande ejdrar minskat avsevärt (Desholm et al. 2002). Speciellt andelen unga ejdrar som övervintrar i danska vatten har minskat från att ha varit 57 % av populationen i början av 1980-talet till 25 % år 2009 (Ekroos et al. 2012a). Eftersom majoriteten av alla ejdrar i hela Östersjöområdet övervintrar i danska vatten, betyder en minskning av andelen ungfåglar i Danmark på vintern att ungfågelproduktionen minskat på en större geografisk skala (d.v.s. i hela Östersjöregionen). Nordamerikanska populationstrender är mer varierande, men som följd av minskningen i Europa är den globala populationen klassad som nära hotad (Birdlife International 2018). På basis av detta verkar det

som om orsakerna till populationsminskningen i Östersjön är specifika för just detta geografiska område (Kurvinen et al. 2016).

I och med att minskningen varit så snabb och enhetlig över stora områden är det troligt att det ligger flera påverkande faktorer bakom nedgången av populationen (Ekroos et al. 2012a, Kilpi et al. 2018). Dessutom kan orsakerna skilja sig mellan olika delpopulationer (Öst et al. 2016). Även om ökande predation på häckande ådor, och eventuellt bopredation som ökar till följd av detta, kan vara en viktig faktor som förklarar Östersjöstammens minskning, är detta inte helt entydigt (Kurvinen et al. 2016). Faktorer som troligen också påverkar den häckande stammen är en ökad frekvens av utebliven häckning bland ådor (Öst et al. 2018) och sämre ungprouktion, delvis till följd av ökad predation på vuxna fåglar (Ekroos et al. 2012a). Ejderstammens könsfördelning har också blivit skev, så att det finns allt flera gudingar än ådor i Östersjön-Vadehavets område. Denna skevhet mellan könen anses främst bero på sämre överlevnad hos de erfarna ådorna (över fem år gamla) jämfört med motsvarande ålderskategori av gudingar (Ramula et al. 2018). En annan faktor som kan påverka populationstrenden är klimatet. Enligt tidigare studier kan kalla vintrar ha en negativ effekt på häckningsframgången under den följande häckningsperioden (Lehikoinen et al. 2006). Så är det dock inte längre, åtminstone inte i Tvärminne där häckningen sker allt senare (Öst et al. 2018). Waldeck & Larsson (2013) har kommit fram till att varmare vattentemperaturer under vintern påverkar negativt vikten av mjukdelarna hos blåmusslan (*Mytilus edulis*), som är ejderns viktigaste föda. Varmare vatten under vintern kan öka musslornas metabolism så att de aktivt filtrerar föda istället för att befinna sig i vilotillstånd. Detta leder till en negativ energibalans för musslorna, med avmagring (mindre kötthalt) som följd (Waldeck & Larsson 2013). Att milda vintrar blir vanligare och havsvattnet varmare skulle därför kunna vara en bidragande orsak till Östersjöstammens minskning. Också den minskade användningen av konstgödsel, vilket försämrar näringsförhållandena för musslor, har föreslagits som ytterligare en bidragande faktor till minskningen (Laursen & Møller 2014). Andra faktorer som kan påverka populationsminskningen är sjukdomar, parasiter och störningar orsakade av människan (Kurvinen et al. 2016).

Rollen som förändringar i bopredation och kullstorlek eventuellt spelar i populationsminskningen har inte undersökts ingående. Mörner et al. (2017) tangerar denna problematik i en studie där det föreslås att ejderns kullstorlek minskat på grund av tiaminbrist. Bevisföringen för detta påstående i studien är dock bristfällig och resultaten kan bero på andra

påverkande faktorer än tiaminbrist. I Finland har man inte hittat några tecken på tiaminbrist hos ejdrarna (Kilpi et al. 2018). I en studie gjord i Norge menar Stien et al. (2010) att en ökning av boplundringen mycket väl kan bidra till populationsminskningen i deras studiepopulation. Också enligt Hario & Rintala (2006) kan ejderpopulationen minska till följd av långvariga perioder av nedsatt häckningsframgång.

1.3 Finlands ejderpopulation

Ejdern förekommer längs Finlands kust, men minskar mot östra delen av Finska viken och i Bottenviken är den ytterst fåtalig. Ejderns utbredning begränsas främst av att blåmusslan inte förekommer norr om Kvarken eller i östra Finska viken på grund av den låga saliniteten (Vösa et al. 2017). I Finland höll ejderstammen på att försvinna i början av 1900-talet till följd av överdimensionerad jakt och insamling av ägg. Tack vare grundandet av skyddsområden och strängare jaktregler ökade ejdrarna snabbt, men kraschade igen under krigsåren (Hilden & Hario 1993). Stammen började växa snabbt efter kriget och under 1960 - 1980-talen växte den speciellt mycket. Detta sammanfaller med tiden som havsörnspopulationen var som allra minst i skärgården och dessutom förstärkte Östersjöns övergödning blåmusselbestånden (Vösa et al. 2017). En minskning i den häckande ejderpopulationen noterades i mitten av 1980-talet i mellersta Finska viken och mitten av 1990-talet också i Skärgårdshavet (Hario & Rintala 2002). När populationsminskningen väl började i ejderns centrala häckningsområde i Skärgårdshavet var minskningen kraftigare än i mellersta Finska viken (Hario & Rintala 2006, Hario & Rintala 2008).

Ejderstammen i Finland estimeras ha minskat med ungefär hälften sedan mitten av 1990-talet då stammen var som störst (Hario & Rintala 2011, Ekroos et al. 2012a). Finlands ejderstam estimerades vara ungefär 95 000–130 000 par enligt förekomstdata samlat mellan 2001 och 2012 (SYKE 2017). Både sämre ungproduktion (Hario & Rintala 2006) och ökande dödlighet av häckande ådor (Ekroos et al. 2012b) har ansetts vara orsaker bakom stammens minskning. På Söderskär i mellersta Finska viken har nedsatt ungproduktion ansetts vara den främsta orsaken till populationsminskningen (Hario & Rintala 2006, Hario et al. 2009). I Tvärminne, ca 130 km väster om Söderskär (Öst et al. 2016), har nedgången däremot förklarats av ökande dödlighet hos häckande ådor, till följd av ökad predation från främst havsörnen (*Haliaeetus albicilla*), men också av introducerade rovdjur såsom mink (*Neovison vison*) och mårddhund (*Nyctereutes procyonoides*) (Öst et al. 2016). I södra Skärgårdshavet har nedgången varit brantare än i mellersta Finska viken, där populationsminskningen tillskrivits låg ungproduktion

(Hario & Rintala 2006, Hario et al. 2009). Den snabbare minskningen tyder på att ådornas dödlighet också här ökat betydligt, eftersom förändringar i vuxendödligheten har mycket snabbare effekt på populationsutvecklingen än till exempel ungproduktionen (Öst et al. 2016, Kilpi et al. 2018). Dessutom finns det fler havsörnsrevir i Skärgårdshavet än i Finska viken, vilket har försnabbat populationsminskningen i området (Kurvinen et al. 2016, Vösa et al. 2017).

1.4 Ejderns häckningsbiologi

De flesta andfåglar har livshistorieegenskaper som är typiska för K-selektade arter, så också ejdern (Coulson 2010). Dykänder är långlivade med hög vuxenöverlevnad men låg reproduktiv framgång (Hario et al. 2009). Ejdrars genomsnittliga ungproduktion överstiger sällan 0,5 flygga ungar per åda, men gynnsamma år kan ungproduktionen vara betydligt större än så. Enligt Hario & Rintala (2006) lyckas en av fyra eller fem ådor producera en flygfärdig unge. Typiskt är att de dåliga reproduktionsåren överträffar de goda i antal (Hario & Rintala 2009). Variationen i ungproduktion mellan olika delpopulationer är dock stor (Öst et al. 2016).

Fullvuxna ejdrar äter främst blåmusslor som de dyker efter på hårbotten. Ejdern ansågs tidigare vara en ren kapitalhäckare (eng. "capital breeder") där ådan endast använder sig av endogena kroppsreserver under äggproduktion och ruvning (Meijer & Drent 1999). Nyare forskning har dock visat att ejdern är mera av en s.k. blandkapitalhäckare (eng. "mixed capital breeder") (Sénéchal et al. 2011). Studier i Tvärminne har också visat att ejdern använder sig av en blandning av lagrade reserver från övervintringsområdet och födoresurser insamlade vid häckningslokalerna innan och i början av häckningen (Hobson et al. 2015, Jaatinen et al. 2016). Dessa fynd har gjorts genom analyser av stabila isotoper i äggens beståndsdelar och endogena och exogena födoresurser (Hobson et al. 2015, Jaatinen et al. 2016). Också häckningsområdets födotillgång kan alltså ha begränsande effekt på ejderns häckningsframgång (Hobson et al. 2015). Innan ruvningen ökar ådans vikt med ungefär 20 %, men eftersom ådan endast lämnar sitt bo under ruvningen för kortare dryckespauser (Swennen et al. 1993) kan hon gå ner t.o.m. 46 % i vikt under ruvningsperioden (Parker & Holm 1990).

Till skillnad från andra andfåglar har ejdrar en liten kull på 3-6 ägg (Swennen et al. 1993, Erikstad et al. 1993) och en åda kan lägga upp till sju ägg (Waldeck et al. 2004). Ejdrar börjar också ruva först efter att de lagt det andra eller tredje ägget och täcker boet alltid då de lämnar det (Swennen et al. 1993, Hanssen et al. 2002). Detta innebär att risken för bopredation (i

synnerhet partiell bopredation) förväntas vara störst i början av häckningen innan ådan permanent vistas på boet (Öst et al. 2008). När ådorna skräms upp från boet släpper de illaluktande avföring på äggen (fig. 2), för att avskräcka predatorer från att äta dem (McDougall & Milne 1978).

1.5 Predationstryck på ejdern och dess anpassningar för att undvika predation

Östersjöns ejdrar häckar både på öppna små skär och på större skogbevuxna holmar (von Numers 1995). Ejdern är en mycket filopatrisk art. Detta innebär att ådor kommer tillbaka och häckar på samma ställen år efter år och många ådor återvänder till sin födelseplats för att häcka (Öst et al. 2011). Ejdern är markhäckande och därmed är risken för predation stor. Efter att äggläggningen är klar kan över hälften av bona bli plundrade av kråkor (*Corvus corone cornix*) och trutar (Erikstad & Tveraa 1995). Predationsrisken påverkas av hur skyddat boet är; sannolikheten för äggpredation minskar ju mer täckt boet är (Öst et al. 2008). Även om kullen utsätts för mindre predation ifall boet är väl skyddat, kan mycket skyddande växtlighet medföra hinder för ådan att upptäcka och fly från attackerande predatorer (Götmark et al. 1995, Öst et al. 2008, Öst & Steele 2010). Det finns alltså en potentiell allokeringskonflikt (eng. "trade-off") mellan ådans och kullens överlevnad. Denna konflikt kan förklara den stora variationen som förekommer beträffande boets täckningsgrad hos ejdrar (Öst et al. 2008). På öppna skär som är längre från fastlandet kan ejdrarna undvika däggdjurspredatorer, men där upptäcks de lättare av fågelpredatorer.

Ådornas val att investera i kullen och bli kvar på boet under hela ruvningen är en adaptiv mekanism för att undvika boplundrare, såsom måsfåglar, som sällan attackerar ett bo med en ruvande åda (Parker & Holm 1990). Häckningsanorexi (att inte äta under ruvningen) hos ejdern har förmodligen utvecklats för att minska äggpredation (Milne 1976). Dock menar Parker och Holm (1990) att evolutionen av häckningsanorexi hos ejdern kan ha påverkats av valet av häckningshabitat. Hos kapitalhäckare tas energin för äggproduktion och ruvning från samma resurser och det sker följaktligen en resursallokeringskonflikt mellan äggproduktion och underhåll under ruvningen (Kilpi & Lindström 1997). Ådor som misslyckats med första häckningen kan sällan producera en ny kull under samma säsong och detta har ofta att göra med att ådans energireserver använts upp (Hario & Selin 1984). Om häckningsförsöket lyckas eller inte beror i sista hand på om ådan kan skydda sina ägg (eller sig själv) tillräckligt bra från predatorer (Hario 1983). I och med att ejdrar är långlivade (Coulson 1984) kan de kompensera misslyckade häckningar senare och förväntas inte riskera sin egen överlevnad till förmån för

avkommans (Goodman 1974, Charlesworth 1980). Ådan har större tendens att överge boet i början av häckningen eftersom avkommans reproduktiva värde stiger ju längre ruvningen har framskridit. Detta betyder att sannolikheten att avkomman överlever till könsmogen ålder och själv lyckas föröka sig stiger ju längre ruvningen framskridit. Därför har ådan mindre att förlora i nuvarande förökningsinsats om hon överger boet i ett tidigt ruvningsskede (Ackerman & Eadie 2003, Bourgeon et al. 2006). Hario (1983) menar dessutom att ådans tendens att överge boet lättare i början av ruvningen skulle bero på att ådan då ännu har energireserver kvar för att börja om på en ny, tryggare boplats. Ådor i dålig kroppskondition överger också sina ungar sannolikare (Bustnes & Erikstad 1991) och kan låta bli att häcka för att minska risken att dö under häckningen (Coulson 2010). Övergivningstendensen kan vara större om predationstrycket i ett område är stort (Hario 1983, Öst et al. 2018). Ökat predationstryck kan också bidra till ökat icke-häckande bland ådor och sannolikheten för att ådor ska häcka har visat sig ha ett negativt samband med hög predationsrisk på området (Öst et al. 2018). Vissa år kan upp till 70 % av de vuxna ådorna låta bli att häcka och vissa kan låta bli att häcka flera år i rad (Coulson 2010). Utebliven häckning som respons på ökad predationsrisk utvecklas sannolikt endast ifall överlevnadskostnaderna av häckning är stora och om det finns tecken på predatorernas närvaro innan häckningens start (Öst et al. 2018).

Fördelarna med filopatri hos ejdrar är att ådorna är bekanta med miljön och inte behöver ödsla tid på val av boplats när ett område visat sig vara av bra häckningskvalitet. Längre förflyttningar mellan häckningarna leder till en fördröjning av häckningstidtabellen (Öst et al. 2011) och denna fördröjning är speciellt stor för ådor med stor relativ hjärnstorlek (Jaatinen & Öst 2016). Detta antyder att dessa ådor är noggrannare i sitt boplatsval i en obekant miljö där troligen också farorna är mindre kända för ådan i fråga (Jaatinen & Öst 2016). Filopatri kan ge en fitnessfördel ifall nyttan av information införskaffat av individen själv och förtrogenhet med platsen överskrider kostnaden det innebär att bli tagen av ett rovdjur (Forsman et al. 2013). I ett tryggt häckningshabitat kan ejdrarna häcka framgångsrikt i flera år (Öst et al. 2011). Äldre ådor verkar föredra mera täckta boplatser (Öst & Steele 2010), även om dessa medför en högre risk att falla offer för predation ifall ådan redan blivit upptäckt. I en studie av Öst & Steele (2010) hade de äldre ådorna också högre häckningsframgång. Preferensen för mera täckta boplatser bland erfarna häckare är troligen en följd av att det individuella valet av en trygg boplats förbättrats genom förtrogenhet med området (Öst & Steele 2010).

Filopatriska individer kan dock riskera att falla för s.k. ekologiska fällor när omgivningen förändras. Detta betyder att när predationsrisken i ett område ökar, tenderar filopatriska ejdrar låta bli att flytta till ett tryggare häckningsområde (Ekroos et al. 2012b). I områden med mycket predatorer har ådor visat sig ha högre dödlighet än i områden som är relativt predatorfria. I Tvärminne har predationstrycket från havsörnen ökat på öppna skär, medan de etablerade häckande ådorna inte noterats flytta till mer skyddade holmar i nämnvärd grad (Ekroos et al. 2012b). Även om etablerade ejdrar förflyttar sig till ett annat häckningsställe garanterar detta inte att de skulle undgå den ekologiska fällan. Ejdrarna i Tvärminne verkar nämligen ytterst sällan byta häckningsholme efter en misslyckad häckning och byter mest boplats inom samma holme (Öst et al. 2011). Andelen ejdrar som häckar på öppna skär har ändå minskat med tiden, i enlighet med det ökande predationstrycket på dessa skär (Ekroos et al. 2012b). Detta kan bero på predationen av ådor i sig, men också på att förstagångshäckare inte verkar lika rigida i sitt boplatsval (Öst et al. 2005, Öst et al. 2016) och sannolikt skyr dessa habitat när de verkar farliga. Detta tyder på att ejdrar i Finland kanske inte strikt återvänder till sin födelseplats ("natal filopatri") (Kurvinen et al. 2016). Situationen bli trots allt knepig för ejdrarna när ett område dessutom har rovdjur på skogbevuxna holmar och då är de inte trygga i något habitat (Fox et al. 2015).

I Finland är det främst havsörnen och minken som dödar och äter häckande ådor. Också mårdhunden, berguven (*Bubo bubo*) och till och med duvhöken (*Accipiter gentilis*) har observerats döda och äta vuxna ejdrar (Öst et al. 2018). I innerskärgården är tidvis även räven (*Vulpes vulpes*) en predator som kan orsaka stora förluster lokalt (Ekroos et al. 2012b). Kråkor och korpar (*Corvus corax*) (Götmark & Åhlund 1988, Stien et al. 2010, Öst et al. 2018) är betydelsefulla boplundrare, men också måsfåglar (Laridae) (Götmark & Åhlund 1988) och mårdhundar (Kauhala & Auniola 2001) tar ejderägg. I Norge har minken och havsörnen också observerats plundra ejderbon (Stien et al. 2010). Ejderungar riskerar till havs att bli ätna av gråtrutar (*Larus argentatus*) och havstrutar (*Larus marinus*) (Hario & Rintala 2006). Havsörnar har också i allt högre grad börjat attackera ejderungar på sjön (Öst et al. 2016); att slå ihop sig med jagande havsörnar förbättrar också avsevärt trutarnas predationsframgång.

I Tvärminne har havsörnen observerats jaga speciellt på öppna skär (Kilpi & Öst 2002), vilket gör att vuxna ejdrar har lägre överlevnad där än på skogbevuxna holmar, eftersom bona lättare upptäcks ovanifrån (Ekroos et al. 2012b). Den ökade predationsrisken i häckningsområdet har minskat häckningsframgången betydligt på holmar där örnar jagat (Kilpi & Öst 2002).

Havsörnen har visats underlätta boplundrars, såsom trutar och kråkors, verksamhet (Hipfner 2012). Den ökade mängden havsörnar har ökat predationen på ejderungar, ändrat på föräldrarnas vårdstrategier, ökat åornas gruppstorlekar och försnabbat bildandet av sammanslagna kullar (Jaatinen et al. 2011, Jaatinen & Öst 2013). När havsörnen jagar på ett öppet skär leder det ofta till att flera ådor flyr från bona och att kråkor och trutar utnyttjar tillfället att äta äggen. Kråkor och trutar lär sig antagligen också mycket snabbt örnars beteende och dyker snabbt upp på platsen för att plundra bona (Kilpi & Öst 2002). De obevakade ejderbona i början av ruvningsperioden är lätta att upptäcka ovanifrån för fågelpredatorer som står för merparten av den partiella bopredationen. Detta påverkar kullstorleken och är en bidragande orsak till att kullstorleken är mindre på öppnare boplatser (Milne 1974, Öst et al. 2008). Kråkor har observerats vara speciellt lockade av ejderägg och största delen av kråkors boplundring riktar sig mot ejderbon. På skogbevuxna holmar kan kråkor äta upp till en tredjedel av ejderäggen (Tenovuo 1963).

Ejdrar häckar ofta i måsfågelkolonier, även om måsfåglarna också äter ejderägg. Ejdrar uppvisar dock flera beteenden som minskar risken för boplundring av bl.a. trutar. Ådor äter minimalt eller inte alls under ruvningen och har följaktligen den största närvaron på boet av sjöfåglarna enligt Bolduc & Guillemette (2003b). De få ruvningspauserna sker nattetid för att minimera dagaktiva fåglars äggpredation (Swennen et al. 1993, Bolduc & Guillemette 2003b). Ådor kan också attackera trutar som närmar sig och framgångsrikt jaga bort dem (Mehlum 1991). Ejdrarna kan dock få skydd mot andra predatorer genom att häcka på samma holmar som måsfåglar. Bland annat von Numers (1995) och Kurvinen et al. (2016) har upptäckt en positiv effekt mellan antalet häckande måsfåglar och ejdrar. Eftersom måsfåglar är aggressiva kolonihäckare kan de skydda också ejderbona när de försvarar sina egna bon mot predatorer (Kurvinen et al. 2016). Aggressiva måsar och tärnor attackerar bopredatorer så som kråkor, och skyddar på så sätt också ejderäggen (Väänänen 2000). Förutom direkt försvar av bona kan måsfåglars varningslåten varna om annalkande faror (Pöysä 1988) och på så sätt minska predation på ådor och bon. De direkt negativa effekterna av trutarnas predation på ejderungar kan eventuellt kompenseras av skyddet mot andra predatorer som trutarna ger, ifall antalet häckande trutar är lägre (Kurvinen et al. 2016).

Den amerikanska minken har spridit sig över stora områden efter dess introduktion till Europa på 1920-talet och anses vara en betydelsefull predator på änder och deras bon (Fox et al. 2015). En studie av Nordström & Korpimäki (2004) visade att minkjakt var till fördel för änder och

att minkens närvaro påverkar boplatsvalet hos änder. Dock ökade inte minkborttagning häckningsdensiteten av specifikt ejdrar i Skärgårdshavet, vilket kan bero på att minkens revirbehov inte tillåter att minkdensiteten blir tillräckligt hög för att begränsa ejderpopulationen (Nordström et al. 2002). Minkar som varaktigt bor på holmar torde ha allvarligare effekt på fågelpopulationer än minkar som endast emellanåt besöker holmar. Predatorer såsom mink, som utgör ett betydande hot mot ådan själv, borde snabbt orsaka att häckningskolonin tillfälligt överges (Norström & Korpimäki 2004). Gerell (1985) fann däremot att ejdrar kunde häcka framgångsrikt på områden med stationära minkar, men att häckningsframgången var låg på holmar som endast tillfälligt besöktes av mink. Detta förklarades delvis med att ådor kan ha mindre erfarenhet av mink på holmar med endast tillfälliga minkbesök (Gerell 1985). Mårdhunden kan orsaka allvarliga korttidsförluster på lokalnivå (Ekroos et al. 2012b), men den förekommer endast på större skogbevuxna holmar (Kauhala & Auniola 2001). Ifall mårdhunden får fotfäste på en holme, lever den på denna holme hela häckningssäsongen och förökar sig ofta också där, vilket innebär en total boförlust för ejdrarna på holmen det året (Ekroos et al. 2012b, Markus Öst opublicerade data). Samma gäller ifall räven råkar ströva ut på holmarna, vilket dock sker sällan. Kauhala & Auniola (2001) ansåg att även om mårdhunden kan döda några ådor per häckningsperiod, är det osannolikt att det skulle påverka ejderpopulationen.

Variationen som förekommer inom vuxenöverlevnaden hos långlivade arter har den största effekten på populationstillväxten (Sæther & Bakke 2000, Öst et al. 2016). Även små rubbningar i vuxenöverlevnaden har en stark negativ effekt på populationstillväxten hos långlivade arter med låg årlig reproduktionstakt (Sæther & Bakke 2000, Ekroos et al. 2012b). På grund av sin relativt låga reproduktionspotential är ejdern anpassad till att ha en årlig vuxenöverlevnad kring ca 0,85 och 0,90 (Hario et al. 2009, Ekroos et al. 2012b). I och med att ejdrar är långlivade har de stor nytta av att skaffa sig information om omgivningen inför framtida häckningar. Större huvudstorlek är korrelerad med större hjärnstorlek (Møller 2010), så även hos ejdern (Jaatinen et al., inskickat manuskript), vilket i sin tur korrelerar med större kognitiv förmåga (t.ex. Kotrschal et al. 2013). Större hjärna, alltså bättre kognitiv förmåga, har visats ge bättre bedömningsförmåga gällande predationsrisken och är en fitnessfördel i en farlig miljö. När predationstrycket är som högst har ådor med större relativ huvudstorlek mindre sannolikhet att bli tagna på boet (Öst & Jaatinen 2015).

1.6 Predationens påverkan på kullstorleken

Att lägga fler ägg kräver en större resursinvestering och därför är kullstorleken ett bra mått på ådans satsning på nuvarande förökning (Erikstad & Tveraa 1995, Williams 2005, Descamps et al. 2011). Ådor som har större kullar överger mindre sannolikt dem under ruvningen (Erikstad & Tveraa 1995, Bourgeon et al. 2006) och efter kläckning (Erikstad et al. 1993). Ejdrar har också visats justera sin kullstorlek enligt sin kroppskondition, så att tyngre ådor lägger större kullar och lättare ådors sist lagda ägg är mindre (Hanssen et al. 2002). Lehtikoinen et al. (2006) kom fram till att ådorna var i bättre kondition efter milda vintrar, började tidigare med ruvningen och lade större kullar. Kullstorleken har också visats öka med ådans ålder (Öst & Steele 2010). Parasitangrepp och sjukdomar som påverkar ådans kroppskondition minskar också kullstorleken och häckningsframgången (Christensen 2008). Detta kan bero på att det finns en resursallokeringskonflikt där ökad kullstorlek minskar styrkan av det ospecifika immunförsvaret (Hanssen et al. 2005, Negazzi et al. 2016).

Kullstorleken påverkas av boplatsen i allra högsta grad. Fåglar har visats välja tryggare boplatser för att minska risken för bopredatorer (Eggers et al. 2006). Fåglar verkar kunna minska sin kullstorlek som respons på försämrade häckningsförhållanden, såsom ökad predationsrisk, vilket tyder på att fåglar uppvisar fenotypisk plasticitet gällande kullstorleken (Doligez et al. 2003, Eggers et al. 2006). Enbart en varseblivning av ökad predationsrisk, i form av rovdjurslåten, kan i sig vara stark nog för att reducera kullstorleken (Zanette et al. 2011). På häckningsplatser där skyddande vegetation saknas är bonor speciellt utsatta för predatorer och enligt Öst & Steele (2010) ökar kullstorleken i Tvärminne med boets täckningsgrad. Hos ejdrar är kullstorleken mindre på öppna skär (Milne 1974), vilket tros bero på frekventare partiell bopredation (Öst et al. 2008, Öst & Steele 2010). En alternativ förklaring är att fåglar i sämre habitat sparar energi för till exempel ruvning genom att ha mindre kullar (Kilpi & Lindström 1997).

Ådor som har tidigare häckningsfenologi tenderar att lägga större kullar än de ådor som anländer sent till häckningsområdet (Descamps et al. 2011). Lehtikoinen et al. (2006) har observerat att kullstorleken minskar med senare läggingsdatum under häckningssäsongen också i Finland. Sannolikheten att ett ägg klarar sig från äggläggning till kläckning minskar också med senare läggingsdatum (Descamps et al. 2011, Jaatinen et al. 2013). I miljöer där årstiderna skiftar har ungar som kläcks tidigt högre överlevnad efter kläckningen än ungar som kläcks sent (Love et al. 2010), vilket innebär att äggens reproduktiva värde minskar med tiden

(Drent & Daan 1980, Descamps et al. 2011). Att ha en liten kull kan vara den optimala taktiken för en individ med hänsyn till dess kroppscondition och ankomsttiden till häckningsområdet (Descamps et al. 2011). Större kullar är kostsammare att producera (Erikstad & Tveraa 1995) så ådan måste ha bra kroppsreserver för att kunna producera en stor kull (Erikstad et al. 1993). Hanssen et al. (2005) och Negazzi et al. (2016) visade att detta också tar sig uttryck i ett nedsatt immunförsvar när ådan producerar fler ägg. Däremot visade Öst et al. (2008) att en större kull inte medför märkbart större kostnader under ruvningen för ådan (jmf. Erikstad & Tveraa 1995). Ådor i sämre condition tenderar att ha mindre kullstorlek (Erikstad et al. 1993, Öst & Steele 2010) och dessa överger lättare en äggkull (Christensen 2008) eller sina ungar när de väl kläcks och tagit sig ut på havet (Bustnes & Erikstad 1991, Kilpi et al. 2001). Tyngre ådor har däremot visats ha kortare ruvningstid och adopterar ungar från ådor som överger sina (Erikstad et al. 1993). Ådor som kläcker stora kullar har även visats sköta om sin egen kull vid en lägre kroppsvikt än ådor som kläcker små kullar, vilket tyder på det finns en resursallokeringskonflikt mellan den nuvarande och den framtida reproduktionen (Erikstad et al. 1993).

När Östersjöpopulationen ännu ökade korrelerade detta med en progressivt ökande kroppscondition hos ådorna och till följd av detta en ökning i kullstorleken under denna period (Christensen 2008). Under den efterföljande populationsminskningen minskade den genomsnittliga kullstorleken (Hario & Selin 2002 i Christensen 2008). Enligt ny forskning från Tvärminne har ådornas genomsnittliga kroppscondition dock ökat igen under perioden 2003-2016 (Öst et al. 2018). Detta betyder dock inte att häckningsförhållandena skulle ha blivit gynnsammare. Däremot tycks en allt mindre andel potentiella häckare försöka sig på att häcka under nuvarande förhållanden. Även om de fysiologiskt skulle klara att häcka, ställer de högre krav vad gäller kroppsreserver för att inleda häckningen, vilket gör att de ådor som slutligen väljer att häcka generellt har högre kroppscondition (Öst et al. 2018). Under ogynnsamma förhållanden, så som under ökat predationstryck (Öst et al. 2018), kan det hända att endast individer av bra kvalitet eller condition väljer att häcka (Jean-Gagnon et al. 2018). I Danmark har ådornas kroppscondition i stället minskat mellan åren 1998 och 2010 och kullstorleken har minskat som följd av det (CHNF 2010). På Christiansø Feltstation har allt fler ådor övergett sin kull på grund av dålig kroppscondition och år 2009 övergav 20 % av ådorna sin kull (CHNF 2009). Hypotesen om en resursallokeringskonflikt mellan ådans och kullens trygghet är en rimlig förklaring på dessa fluktuationer i kullstorleken (Götmark 1995, Öst & Steele 2010).

1.7 Vilken betydelse har predationen för Östersjöejderns populationsutveckling och reproduktion?

De pådrivande faktorerna bakom Östersjöejderns minskning kan variera mellan delpopulationer i olika områden (Öst et al. 2016) och det finns antagligen flera påverkande faktorer (Kurvinen et al. 2016). Öst et al. (2011) visade att den spatiala variationen i bopredationsrisk mellan olika häckningskolonier är speciellt framträdande. Bopredationen anses kunna öka till följd av ökat predationstryck på ådorna (Kilpi & Öst 2002) och kan potentiellt bidra till populationens nedgång (jmf. Hanssen et al. 2013). En minskad kullstorlek till följd av tiaminbrist hos ejdrar har lyfts fram som en bidragande orsak till ejderns populationsminskning i Östersjön (Mörner et al. (2017). Dock har andra studier visat att kullstorleken påverkas av häckningshabitat (Öst et al. 2008) och individuella egenskaper (Öst & Steele 2010) och att fåglar kan anpassa sin kullstorlek enligt predationsrisk (Doligez et al. 2003). Eftersom bopredationens potentiella effekter på populationsdynamiken undersökts i endast ringa grad är frågan om dess bidragande effekt på populationsminskningen välbefogad. Det är också knappt undersökt ifall det finns en samvariation i bopredationsrisk mellan häckningslokaler eller om risken främst beror på häckningsområdets egenskaper. Med hjälp av resultaten från denna studie kan man bättre förstå predationstryckets mångsidiga påverkan på ejderpopulationer och ta populationernas individuella behov i beaktande vid skyddsåtgärder.

1.8 Studiens syfte och förväntningar

Huvudmålsättningarna med denna studie var:

1. Utredda vilka faktorer som påverkar andelen plundrade bon och huruvida det finns ett tidsmässigt samband mellan de två delpopulationerna beträffande boplundringens frekvens.
2. Klargöra hur kullstorleken förändrats i de olika delpopulationerna och undersöka ifall kullstorleken har påverkats av eventuella förändringar i bopredationen.

På basis av dessa mål strävar jag i denna avhandling att besvara följande frågeställningar:

- Har bopredationen ökat genom åren?
- Har andelen plundrade bon varit lika i de två delpopulationerna Velkua och Tvärminne?
- Vilka faktorer påverkar boplundringen?
- Har kullstorleken förändrats genom åren och har den i så fall förändrats lika i de två delpopulationerna?
- Vilka faktorer kan tänkas påverka kullstorleken?

Eftersom predationen av ådor har ökat i åtminstone Tvärminnepopulationen (Ekroos et al. 2012b) har detta troligen påverkat också mängden bopredation som sker i området, eftersom predationstrycket på häckande ådor och ungar korrelerar med varandra ($r=0,75$ Öst et al. 2018). Därför var förväntningen att den årliga frekvensen av boplundring fluktuerar på samma sätt i de båda områdena, men att andelen plundrade bon snarare beror på habitatspecifika faktorer än på tidsmässiga trender (mål 1). Detta är i enlighet med tidigare resultat från Tvärminne där variationen i öspecifik häckningsframgång främst kunde förklaras av variation mellan häckningsholmar och i mindre utsträckning av variation mellan åren (Öst et al. 2011). Till exempel förekommer det ofta mer däggdjurspredatorer på skogbevuxna holmar närmare fastlandet (Gerell 1985, Kauhala & Auniola 2001), vilka kan ta såväl ådor som deras ägg.

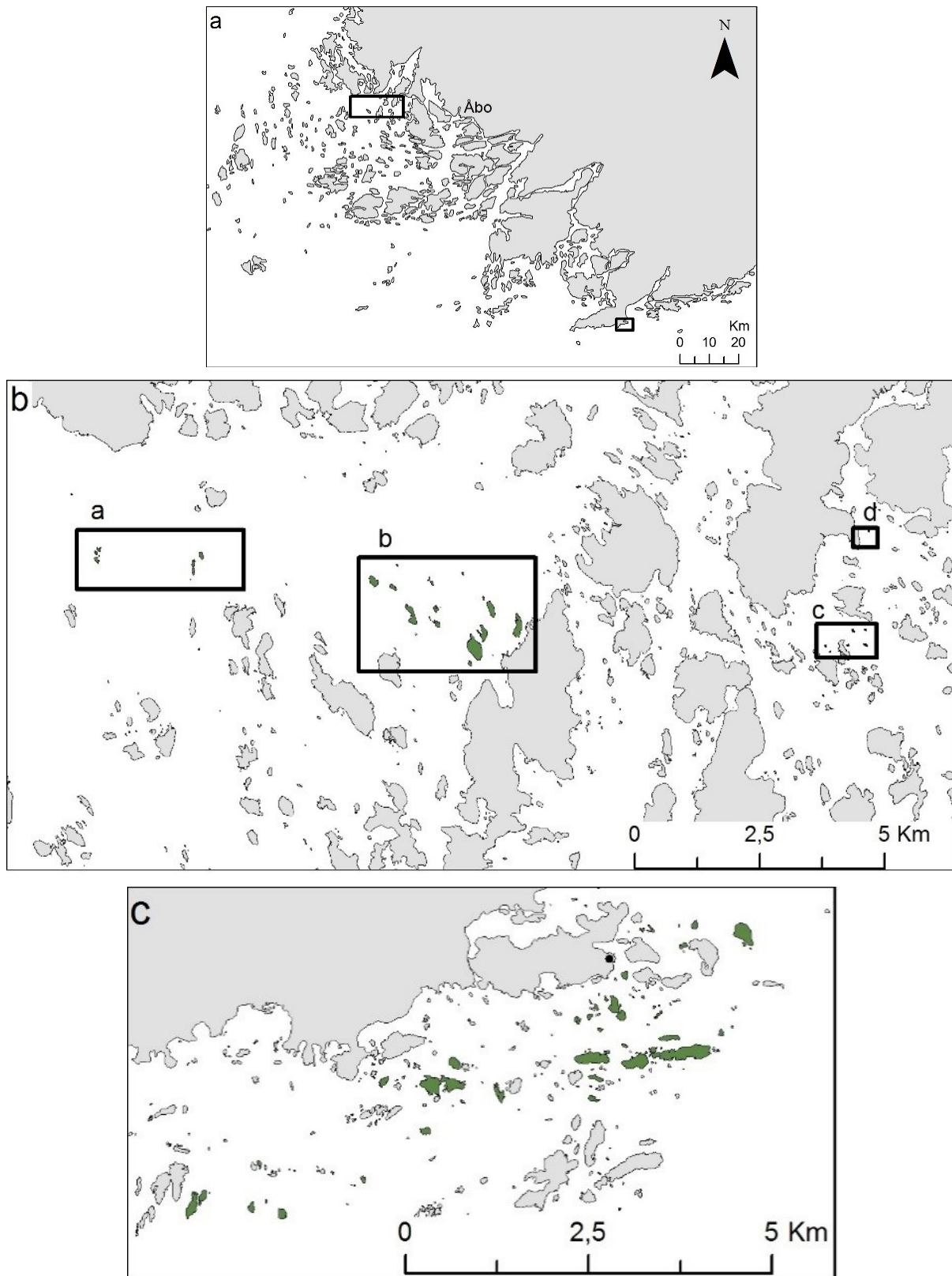
Kullstorleken påverkas av bopredation bl.a. i form av partiell bopredation, och har därför sannolikt förändrats tillika med bopredationen. På öppnare skär är ejderbona lättare att upptäcka uppifrån för fågelpredatorer, vilket kan tänkas påverka frekvensen av partiell bopredation på dessa skär. Fåglar har också visats kunna minska sin kullstorlek som respons på ökat predationstryck (Eggers et al. 2006). I enlighet med nollhypotesen om lika bopredation i delpopulationerna, var förväntningen att kullstorleken också förändrats lika i båda delpopulationerna. I och med att predationen ökat i åtminstone Tvärminnepopulationen (Ekroos et al. 2012b), och antas ha ökat också i Skärgårdshavet (Vösa et al. 2017), var förväntningen att kullstorleken påverkats av bopredationen och har minskat i båda populationerna (mål 2).

2. Material och metoder

2.1 Undersökningsområden

Det första undersökningsområdet ligger i Velkua som hör till kommunen Nådendal i Skärgårdshavet. Holmarna är 27 till antalet och omfattar såväl skyddade holmar i innerskärgården som mera exponerade skär i mellanskärgården (fig. 1b). Enligt von Numers (1995) indelas undersökningsholmarna i den innersta zonen (7 holmar), den inre zonen (12 holmar) och den inre fjärdzonen (6 holmar). Holmarna är av varierande storlek, från små klippor på 0,04 ha till stora holmar på 9 ha (tabell 1). Ju större holmen är desto mer skogbevuxen är den (Pearsons korrelationstest: $r = 0,98$). Holmarna består huvudsakligen av berg och morän, men två av de västligaste är örar bestående av sand och morän. Skogsandelen på holmarna i Velkuaområdet varierar mellan 0 och 65 %. Det finns 13 klippor som helt saknar träd och två skär har endast några få träd. Växtligheten på de mindre skären består av främst gräs, örter och enbuskar (*Juniperus communis*), medan skogarna på de större holmarna består till största del av tall (*Pinus sylvestris*) med inslag av björk (*Betula pubescens* och *B. pendula*), klibbal (*Alnus glutinosa*) och gran (*Picea abies*). På fyra av holmarna finns sommarstugor, men dessa brukar inte besökas under ejderns häckningstid.

Det andra undersökningsområdet omfattar 35 holmar i skärgården utanför Tvärminne (Hangö) som ligger ca 120 kilometer sydost om Velkuaområdet (fig. 1c). Holmarna ligger i inner- och mellanskärgården och deras storlek varierar mellan 0,13 ha och 10,22 ha (tabell 1). Skogbevuxna holmar är större ($r = 0,97$) och täcks av tall- och grandominerade blandskogar. Skogsandelen på holmarna varierar mellan 0 och 53 %. Det finns 13 skär som inte har några träd alls och åtta som har endast några få träd. De mindre skären är främst låga stenklippor med gräsplättar och enbuskage. Två av holmarna har hus, men dessa tillhör Tvärminne zoologiska station och används inte längre. Tvärminneholmarna har varit naturskyddsområde en längre tid och landstigning på holmarna är förbjuden för allmänheten, men en del forskare rör sig på området. På flera av holmarna nära fastlandet har det jagats mink och mårhund sedan 2011.



Figur 1. Undersökningsområdena. Översiktskarta (a) med båda områdena utmärkta med en ruta. Velkuaområdet till vänster och Tvärminneområdet till höger. Undersökningsholmarna i Velkua (b) och Tvärminne (c) är märkta i grönt. Holmarna i Velkuaområdet är märkta med rutorna a-d (noggrannare bild på holmarna i figur 3). Svarta punkten i figur 1c markerar Tvärminne zoologiska station.

Tabell 1. Beskrivning av undersökningsområdet. Tabellen visar holmarnas yta, andelen skog och mängden land inom en buffertyta med radien av 2 km räknat från strandlinjen.

| | Velkua (N=27) | Tvärminne (N=35) |
|-----------------------------------|--------------------|--------------------|
| Yta min - max (ha) | 0,04 - 9,04 | 0,13 - 10,22 |
| Yta medeltal \pm SD (ha) | 1,26 \pm 2,01 | 1,71 \pm 2,42 |
| Skogsandel max – min (%) | 0 - 65,1 | 0 - 53 |
| Skogsandel medeltal \pm SD (%) | 17,6 \pm 21,97 | 16 \pm 20,20 |
| Buffertyta medeltal \pm SD (ha) | 185,4 \pm 166,36 | 219,3 \pm 101,90 |

2.2 Fågelinventeringarna

I Velkuaområdet har fågelinventeringar gjorts av Mikael von Numers sedan 1982, från mitten av maj till mitten av juni och alla fågelarter på holmarna har inventerats då. Ejderbon har räknats då de hittats vid systematisk genomgång. Kullstorleken har tidigare år (1982-2015) dokumenterats endast om ådan oavsiktligt blivit skrämmd och flugit iväg. Tvärminneområdet har inventerats av Markus Öst och medarbetare sedan 1990. Holmarna har inventerats varje år under ejderns häckningsperiod från början av maj till början av juni. Antalet inventerare i Tvärminne är fler (ibland t.o.m. åtta personer) än i Velkua (1-2 personer) och ejdrarna fångas också in för ringmärkning. Vi strävade efter att påbörja inventeringarna en vecka efter att majoriteten av häckarna påbörjat ruvningen, eftersom risken för övergivning är mindre mot slutet av ruvningen (Bolduc & Guillemette 2003a). Genom att anpassa tidpunkten för inventeringarna enligt ejderns årliga häckningsfenologi kunde vi också säkerställa att inventeringarna gjordes vid fenologiskt samma tidpunkt varje år i bägge studieområdena. Inventeringstiden hålls så kort som möjligt för att minimera störningen. tabell 2 ger en sammanfattning av antalet dokumenterade ejderbon i bägge studieområden.

År 2016 inventerades Velkuaholmarna av Mikael von Numers och mig från mitten till slutet av maj. Holmarna genomletades systematiskt för att hitta alla ejderbon. Antalet ägg eller ungar antecknades. Bona märktes som plundrade då inga tydliga tecken på äggens kläckning observerades. Plundrade bon känns ofta igen på att dunen bildar en utspridd matta kring boet. Vi kunde bestämma skillnaden mellan av rovdjur plundrade bon och redan kläckta bon på basis av äggskalens utseende. I en kläckt kull har äggskalen en intakt ägghinna, medan man i plundrade bon antingen hittar äggskalsbitar med membranet fast i skalen (ibland blodiga), eller så är äggen bortförda av predatorm (fig. 2). Övergivna bon däremot har kalla ägg (Öst & Steele



Figur 2. Överst ett plundrat ejderbo där äggmembranet är fast i skalet och dunen upprivna ur boet (foto: Mikael von Numers). Nere två ejderbon där äggmembranet syns intakt; vänster: kläckta ungar, höger: ådans spillning på ägg som kläcks (foton: Ida Hermansson).

2010). I de aktiva bona dokumenterades kullstorleken och de övriga antecknades som övergivna eller som redan kläckta (okänd kullstorlek). Tidigare år i Velkua har bon med ådor som inte lämnat boet vid räkningen märkts som ruvande, alltså har kullstorleken varit okänd i en del fall. Alla bon täcktes med dun och substrat för att minimera äggens nedkylning och minska risken för boplundring medan ådan var borta. Bonas koordinater noterades med GPS (fig. 3).

Inventeringsdata med plundrade bon och kullstorlekar från Velkuaområdet sammanställdes från anteckningsböcker (Mikael von Numers personliga) från åren 1990-2015. Inventeringsdata från Tvärminneområdet sammanställdes från åren 1990-2016 (av Markus Öst). Alla holmar har inte inventerats varje år. Från åren 1992 och 2000 har datan om plundrade bon och kullstorlekar

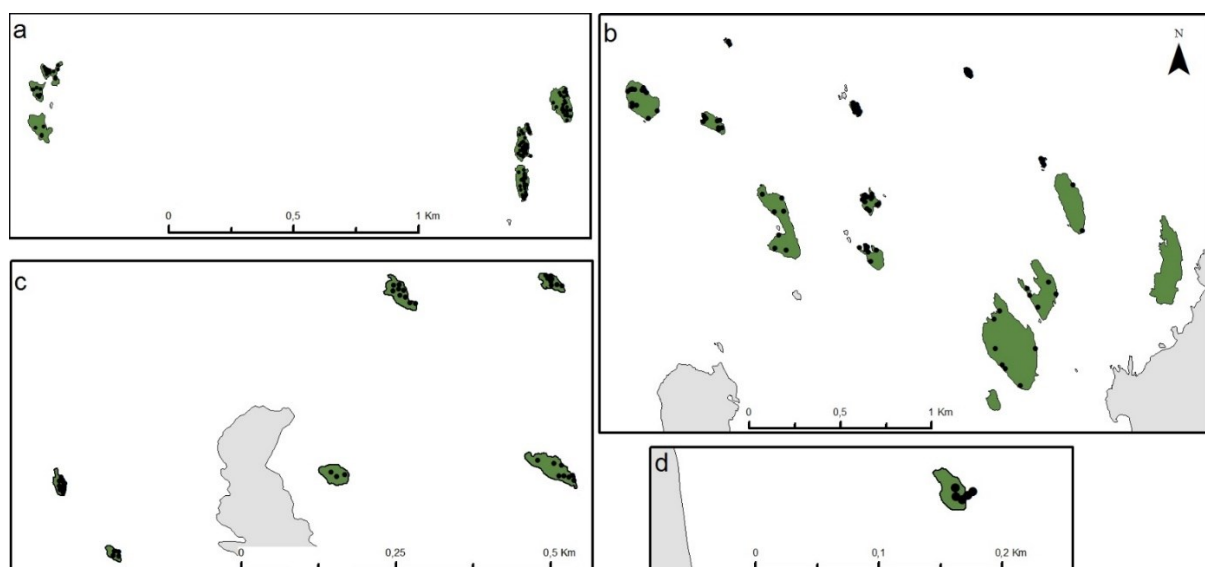
från Velkuaområdet försvunnit, endast totalantalet bon finns dokumenterat. Det finns inga inventeringsdata från Tvärminneområdet från år 1992.

Tabell 2. Sempelstorleken för antalet dokumenterade häckningsförsök och bon med bestämd kullstorlek enligt studieområde. Totala antalet häckningsförsök beskriver alla bon som dokumenterats (summan av aktivt ruvade, plundrade, övergivna samt redan kläckta bon). Bona med en bestämd kullstorlek inkluderar endast fullagda kullar och bon där kullstorleken varit sju ägg eller färre (se 2.4).

| | Velkuaområdet | Tvärminneområdet |
|--|-------------------|---------------------|
| Totala antalet häckningsförsök | 6291 | 12 469 * |
| Häckningsförsök/ år i medeltal \pm SD | 233 \pm 51,4 | 479,6 \pm 106,7 * |
| Totala antalet bon där kullstorlek bestämts | 3500 ** | 5464 * |
| Antalet bestämda kullstorlekar/ år i medeltal \pm SD | 140 \pm 42,9 ** | 210,2 \pm 73,7 * |

* År 1992 uteslutet, eftersom det inte inventerades i Tvärminneområdet.

** Åren 1992 och 2000 uteslutna, eftersom kullstorleksdata fattas för dessa år från Velkuaområdet.



Figur 3. De 27 undersökningsholmarna i Velkua, a-d (holmarnas placering i skärgården figur 1 b). Alla ejderbon år 2016 är märkta med en punkt.

2.3 Häckningsframgång och fekunditet

2.3.1 Andel plundrade bon

Både lyckade och misslyckade predationsförsök på de ruvande ådorna resulterar oftast i att boet plundras, antingen av den primära predatoren eller av en sekundär predator såsom kråkan (Jaatinen et al. 2014). Det årliga och spatiala predationstrycket i delpopulationerna kvantifierades genom att dela antalet plundrade bon med det totala antalet häckningsförsök (här ingick aktiva bon, övergivna bon, plundrade bon och redan kläckta bon). Detta räknades skilt för varje holme mellan åren 1990-2016, förutom år 1992 och 2000 där predationsdata fattades för Velkuas del. Andelen plundrade bon omvandlades till häckningsframgång, alltså aktiva bon med en ruvande åda i; häckningsframgången uttrycks alltså som en proportion enligt följande: 1-predationsandel.

2.3.2 Kullstorlek

Kullstorleken räknades i alla bon som hittades, som inte var plundrade, kläckta eller övergivna. Tidigare år i Velkuaområdet har kullen märkts som fullagd då boet varit fullt med dun och ofullagd när dun saknats. Förutom denna metod gjordes det år 2016 även ett flytttest (Kilpi & Lindström 1997) som har använts i Tvärminneområdet under hela studieperioden. Flytttestet på äggen görs för att bestämma hur långt ruvningen framskridit och med hjälp av detta bestämma ett ungefärligt kläckningsdatum för äggen. Metoden går ut på att ett eller flera ägg ur varje kull placeras i en vattenhink och äggets lutningsvinkel och flythöjd observeras. Kilpi & Lindström (1997) har konstruerat en tidsskala som är anpassad för ejderns ruvningstidtabell där varje äggposition i vattnet motsvarar en viss tid som ådan ruvat äggen. Flytttestet användes för att kontrollera att med/utan dun-metoden som använts i Velkuaområdet är pålitlig angående om kullen är fullagd eller inte. Skillnaden i ruvningsgrad mellan kullar klassificerade som fullagda kontra ofullagda enligt förekomsten eller avsaknaden av dun testades med ett t-test för oberoende sampel. I Tvärminneområdet har man ansett kullar som enligt flytttestet ruvats i minst 8 dagar (äggen ligger då i 60° vinkel mot horisontalplanet) som säkert fullagda. Det visade sig att metoden med/utan dun hade tillräcklig pålitlighet för att kullstorleksdatat skulle kunna jämföras mellan områdena, eftersom äggens ruvningsgrad baserad på äggflytttestet var över 8 dygn (medeltal \pm SD = 13,6 \pm 5,8 dygn; 95 % CI = 12,7-14,5) och signifikant större än den i bon utan dun (4,2 \pm 6,1 dygn; 95 % CI = 1,5-7,7) ($t_{184} = -5,83$, $p < 0,001$), med en stor effekt (Cohen's $d = 0,86$).

Hos ejdern sker ibland kullparasitism och forskning kring det har visat att sju ägg är det högsta antal ägg en och samma åda kan lägga (Waldeck et al. 2004). I denna studie ansågs därför kullstorlekar större än sju vara ett säkert tecken på boparasitism och dessa bon uteslöts ur analyserna av kullstorleksvariation (tabell 2). Andelen bon där kullstorleken överskred sju av alla bon som användes i studien var 1,4 % (n=50) i Velkuaområdet och 1 % (n=55) i Tvärminneområdet. Endast fullagda bon avspeglar den verkliga kullstorleken och dessa togs med i analysen om kullstorlek.

2.4 Holmspecifika egenskaper

Häckningsholmens exponeringsgrad kan påverka predationstrycket (Kurvinen et al. 2016). För att få ett mått på hur avskilda holmarna är från andra holmar och från fastlandet gjordes en buffertzona på två kilometer med verktyget Buffer Wizard i ArcMap (version 10) från varje holms strandlinje och andelen land inom denna buffertzona mättes. Ett liknande mått har använts av von Numers (1995) tidigare. Holmarnas yta mättes i ArcMap (Lantmäteriverkets vektorbaserade kartskikt). Skogsytan på varje holme mättes med polygonverktyget i Google Earth. Denna yta omvandlades sedan till andelen skog på varje holme genom att dela skogsytan med holmens yta.

2.5 Statistiska analyser

2.5.1 Föranalyser

Tidigare har ådor endast oavsiktligt skrämts upp från boet i Velkuaområdet och detta kan ha förvrängt vår uppskattning av medelkullstorleken på holmarna. De ejdrar som sannolikt flyger upp när en människa närmar sig är de som häckar i öppnare bon (Seltmann et al. 2013) och detta kan ha orsakat att kullstorleken inte blivit bestämd i en större andel av de mer täckta bona, eftersom dessa ådor mer sannolikt blivit kvar på boet. Kullstorleken har visat sig vara större i mer skyddade bon (Öst et al. 2008), vilket kunde leda till att den observerade kullstorleken i Velkuaområdet är mindre än den verkliga. För att analysera ifall denna potentiella felkälla uppvisar en tidsmässig trend i Velkuaområdet gjordes ett korrelationstest där andelen uppskrämda ejdrar av totala antalet ejdrar ställdes upp mot år. Ifall en tidsmässig trend saknas, kan det uteslutas att någon systematisk snedvridning kunnat påverka jämförelsen av tidsmässiga trender i kullstorlek mellan områdena.

I huvudanalyserna standardiserades (medeltal 0, SD 1) variablerna skogtäcke, exponering och holmyta. Standardiseringen skapar ett gemensamt mått på de olika förklarande variablerna så

att de kan mätas på samma skala och effektstorlekarna går att jämföra sinsemellan. Standardisering brukar också öka chansen för att modellen ska konvergera. Dessa tre förklarande variabler hänger ofta ihop, så att ju större yta en holme har, desto mera skogstäcke och mindre exponering tenderar den att ha (von Numers 1995, Kilpi & Lindström 1997). Variablerna testades därför för multikollinearitet, för att råda bot på eventuella problem beträffande modellens pålitlighet och stabilitet. Vid multikollinearitet är flera förklarande variabler kopplade med varandra i hög utsträckning. Detta gör att det inte går att åtskilja de enskilda effekterna av dessa variabler på den beroende variabeln, och likaså kan parameterskattningen bli osäker. Variablernas kollinearitet testades med hjälp av variablernas *variance inflation factor* (VIF)-värde. VIF kvantifierar mängden korrelation mellan de förklarande variablerna i en modell och GVIF (eng. "Generalized variance inflation factor") används i generaliserade linjära modeller. VIF-värdet anger den variansökning hos en regressionskoefficient som orsakas av dess kollinearitet till de andra variablerna. Ju närmare ett (1) VIF-värdet är desto mindre kollinearitet förekommer mellan variablerna. Problem med kollineära variabler kan lösas genom att reducera antalet kollineära variabler tills bara en av dem finns kvar. Holmarnas yta och skogsyta visade sig vara kollineära (GVIF= 1,99 respektive 2,07, där gränsvärdet 2 användes; Hair et al. 1998). Ur biologiskt perspektiv kan man tänka sig att skogstäckets, snarare än holmens yta i sig, påverkar bopredationsrisk och kullstorlek. Holmarnas yta lämnades därmed bort från modellerna för att undvika tolkningssvårigheter i resultaten.

2.5.2 Modellselektion och huvudanalyser

För att undersöka om ett eventuellt tidsmässigt samband fanns mellan de två populationerna beträffande frekvensen av boplundring genomfördes ett Pearsons korrelationstest. I korrelationsanalysen ställdes andelen plundrade bon av totala antalet häckningsförsök (se stycke 2.3.1) för varje år för de båda områdena mot varandra. Här användes åren 1994-2016, eftersom det saknades en hel del data om andelen plundrade bon i Tvärminne från åren 1990-1993. En korrelationsanalys gjordes också för att undersöka ifall den årsspecifika medelkullstorleken (endast fullagda kullar, där kullstorleken var mindre än åtta, se stycke 2.3.2 och tabell 2) i de båda områdena korrelerade med varandra (åren 1990-2016). Medelkullstorleken för varje år för de båda områdena ställdes mot varandra i analysen.

För att testa de faktorer som påverkar frekvensen av boplundring konstruerades en generaliserad linjär blandmodell (GLMM). GLMM tillåter analys av effekter av flera förklarande variabler

samtidigt och i dessa modeller kan man också kontrollera för effekten av slumpfaktorer. Inkluderandet av slumpfaktorer gör att man kan undvika pseudoreplikering, eftersom upprepade observationer från samma holmar inte är sinsemellan oberoende. Responsvariabeln i min analys var antalet lyckade och plundrade bon för varje holme ett visst år, och dessa utfall bands ihop till en proportionell häckningsframgång via funktionen `cbind` i R, för att tillåta en analys av data med en logistisk blandmodell med en binomial felfördelning och logit-länkfunktion. I modellen förklarades den proportionella häckningsframgången (andelen bon på holmen som inte blivit plundrade, d.v.s. spegelbilden av andelen bopredation) av population, år, holmens yta, skogsyta och exponering. Undersökningsholmarnas identitet var en slumpfaktor i analysen. Modellen förenklades stegvis (se Murtaugh 2009 för en validering av metoden) genom att avlägsna icke-signifikanta ($p > 0,05$) interaktioner och variabler så att den slutliga modellen endast innehöll signifikanta förklarande variabler. Modellens parameterskattning gjordes med maximum likelihood-metoden med Laplace-approximering.

De faktorer som påverkar variationen i kullstorlek testades med en linjär blandmodell (LMM) under antagande av normalfördelade fel, där kullstorleken förklarades av population, år, skogsyta, exponering och häckningsframgång. Modellen förenklades stegvis genom att avlägsna icke-signifikanta interaktioner och variabler så att den slutliga modellen endast innehöll signifikanta förklarande variabler. Holmarnas identitet var en slumpfaktor i analysen. Parameterskattningen i LMM analysen gjordes med begränsad maximum likelihood (eng. ”restricted maximum likelihood”, REML)-metoden.

Eventuella signifikanta interaktioner illustrerades grafiskt genom *post hoc* metoden simple slope analys (Aiken & West 1991). Visualiseringsmetoden baserar sig på anpassning av regressionslinjerna, så att de beskriver en responsvariabels koppling till den förklarande variabeln vid hög nivå ($Q3 = 75\%$), median, och låg nivå ($Q1 = 25\%$) på moderatoren. Analysen underlättar visuellt tolkningen av de förklarande variabelernas signifikanta samverkan.

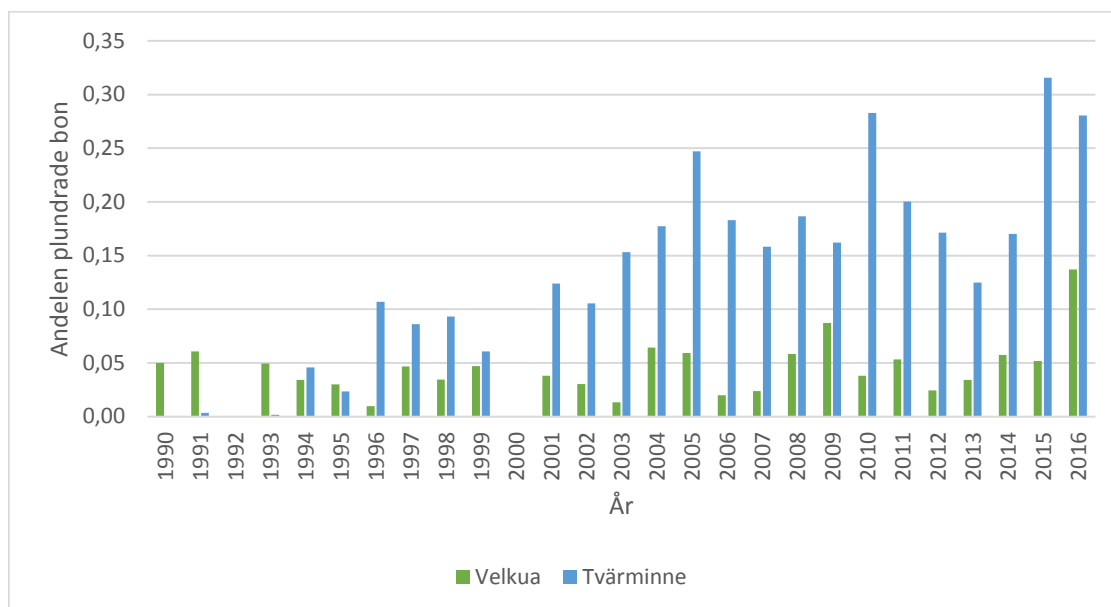
Alla korrelationsanalyser utfördes i programmet SPSS (IBM SPSS Statistics 21.0). De statistiska analyserna baserade på LMM och GLMM utfördes i programmet R 3.3.1 (R Core Team 2016) och dess paket `lme4`, `nlme` och `car`.

3. Resultat

3.1 Häckningsframgångens utveckling i delpopulationerna påverkas av habitatspecifika faktorer

År 2016 när jag gjorde mitt fältarbete verkar andelen plundrade bon ha varit extra hög i Velkuaområdet (fig. 4). I Tvärminneområdet tycks predationsandelen under åren 1990-1993 varit nära noll (fig. 4), vilket dock beror på att en hel del inventeringsdata om predationsandel fattas för dessa år. Den årsspecifika andelen plundrade bon i de två delpopulationerna uppvisade signifikant korrelation med varandra (åren 1994-2016)($r= 0,45$, $n=22$, $p= 0,03$, med en medelstor effekt; fig. 5).

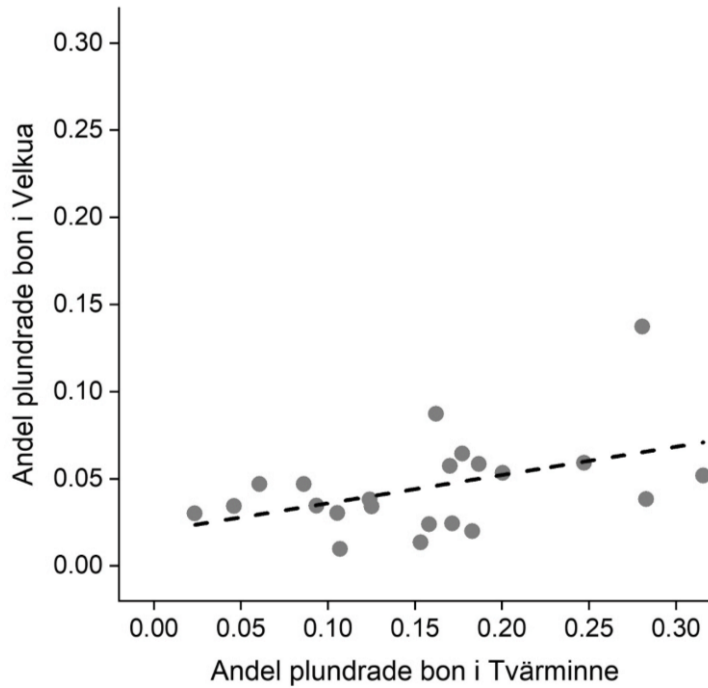
Den slutliga modellen innefattade effekterna av population, skogsandel, år och tvåvägsinteraktionerna mellan population och skogsandel, population och år, samt skogsandel och år. Delpopulationerna skiljde sig signifikant beträffande tidstrenden i det predationstryck äggen utsätts för genom åren (GLMM: interaktion år \times population; tabell 3). Denna skillnad mellan populationerna syns tydligt i att den proportionella häckningsframgången i Tvärminneområdet progressivt minskar med tiden, medan den i Velkuaområdet har bibehållits så gott som konstant hög över åren (fig. 6). Häckningsholmens skogstäcke hade en signifikant negativ effekt på häckningsframgången, så att häckningsframgången minskade med ökande skogsyta (GLMM: interaktion population \times skogsyta; tabell 3). Häckningsframgången försämrades dock snäppet mindre med ökande skogstäcke i Velkua än i Tvärminne (fig. 7). Tvärminnes ådor hade också genomgående lägre häckningsframgång än Velkuas ådor (fig. 6, 7). Häckningsframgången minskade med åren på både skogbevuxna och öppna holmar; minskningen var dock en aning större på mer skogbevuxna holmar (GLMM: interaktion skogsyta \times år; tabell 3; fig. 8). Holmar med mer skogstäcke hade också genomgående lägre häckningsframgång än holmar med mindre skogstäcke (fig. 7, 8). Holmens exponering påverkade däremot inte häckningsframgången signifikant (tabell 3).



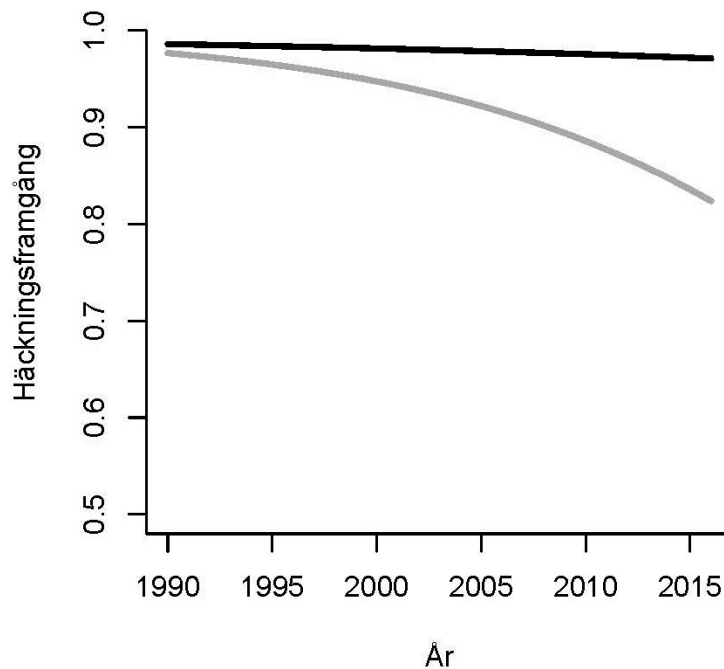
Figur 4. Andelen plundrade bon av det totala antalet bon i Velkua och Tvärminne under perioden 1990-2016.

Tabell 3. Sammanfattning av en generaliserad linjär blandmodell som analyserade ejdrars häckningsframgång (andelen bon som inte blivit plundrade vid boinventeringen) i Velkua och Tvärminne som en funktion av olika förklarande variabler. De signifikanta variablerna och interaktionerna är i fetstil och dessa var med i den slutliga modellen. I tabellen anges förklarande variabler, parameterestimat (b) och dess standardfel, z och P-värden; n= 1268.

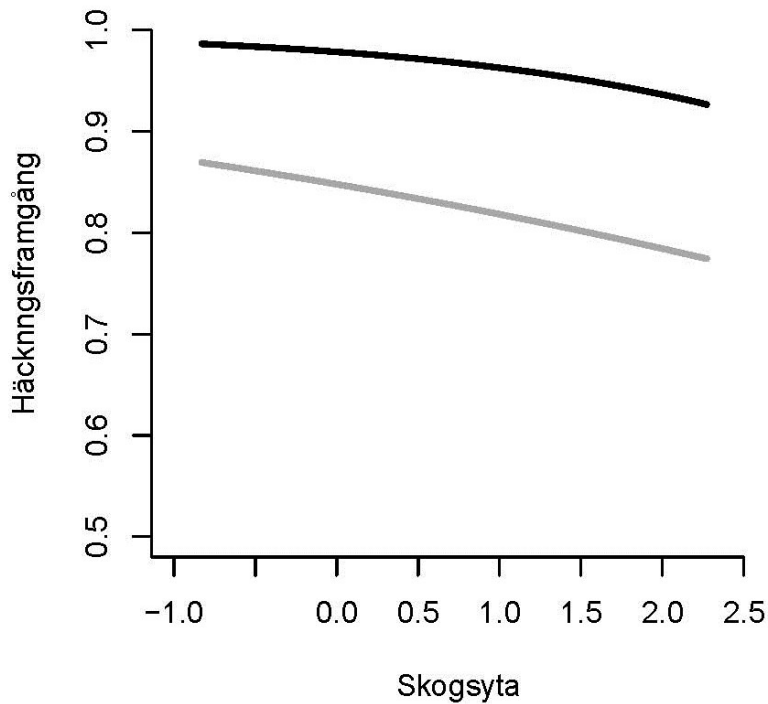
| Förklarande variabler | b | SE | z | p |
|----------------------------|--------------|-----------------|---------------|-------------------|
| Population | 0,74 | 0,207634 | 3,56 | 0,0004 |
| Skogsyta | -0,21 | 0,107941 | -1,98 | 0,048 |
| År | -0,08 | 0,005018 | -16,76 | <0,0001 |
| Population:Skogsyta | -0,35 | 0,144897 | -2,42 | 0,02 |
| Population:År | 0,04 | 0,009904 | 4,16 | <0,0001 |
| Skogsyta:År | 0,01 | 0,004073 | 3,65 | 0,0003 |
| Exponering | -0,07 | 0,152216 | -0,89 | 0,38 |
| Population:Exponering | -0,12 | 0,163990 | -0,77 | 0,44 |
| Skogsyta:Exponering | 0,08 | 0,085630 | 0,95 | 0,34 |
| Exponering:År | 0,005 | 0,005855 | 0,83 | 0,41 |



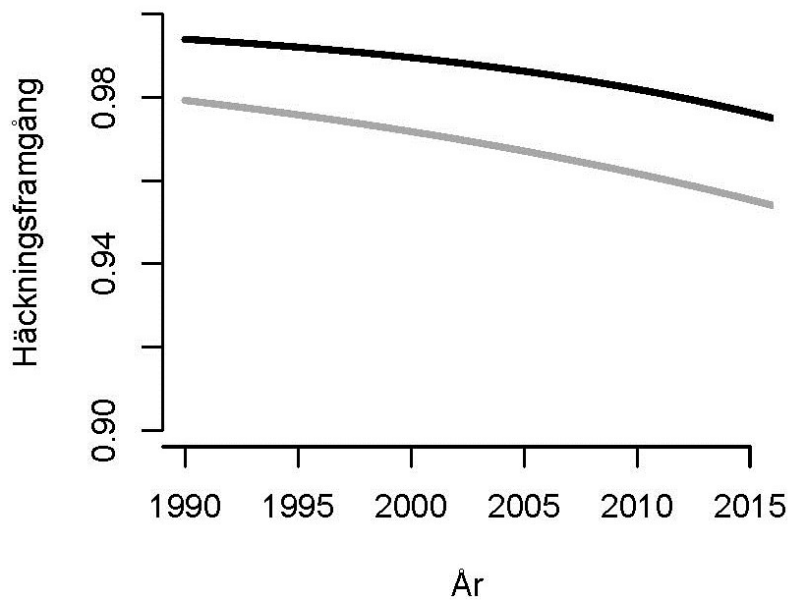
Figur 5. Förhållandet mellan den årsspecifika andelen plundrade ejderbon i Velkua och Tvärminne under perioden 1994-2016. Andelen plundrade bon genom åren i de två områdena var korrelerade med varandra. Varje punkt beskriver andelen plundrade bon ett visst år i båda områdena.



Figur 6. Ejderens häckningsframgång över tiden i Tvärminne och Velkua (grå linje= Tvärminne, svart linje= Velkua). Häckningsframgången tenderade att minska med tiden i båda populationerna. Den sjunkande trenden i häckningsframgång var betydligt kraftigare i Tvärminne än i Velkua, där häckningsframgången var så gott som konstant hög över hela perioden.



Figur 7. Ejderns häckningsframgång minskade med ökande skogstäcke på häckningsholmen. Denna effekt varierar dock i styrka med delpopulation, så att häckningsframgången minskade en aning kraftigare med ökande skogstäcke i Tvärminne än i Velkua. Grå linje= Tvärminne, svart linje= Velkua.

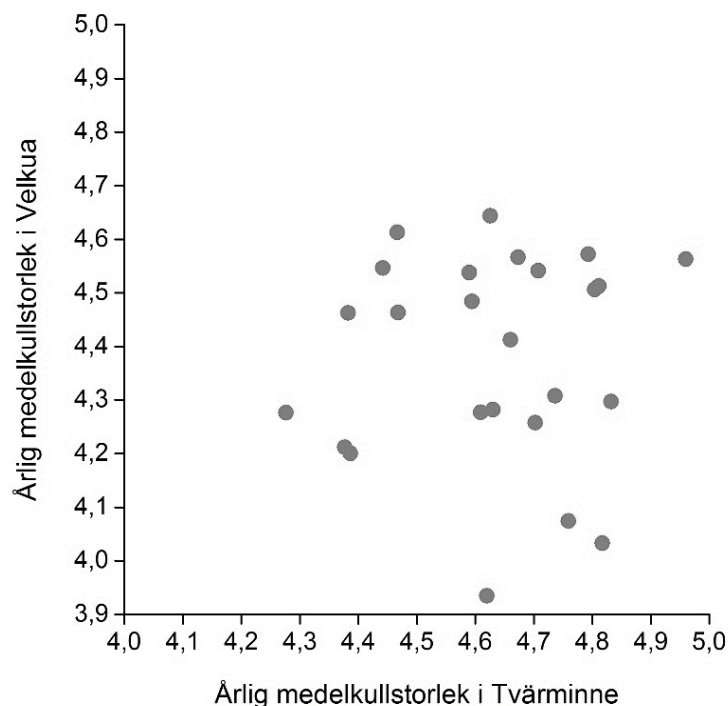


Figur 8. Ejderns häckningsframgång minskade mer över åren på holmar med mer skogstäcke än på holmar med mindre skogstäcke, men skillnaden var ytterst liten. Svart linje= litet skogstäcke (Q1), grå linje= högt skogstäcke (Q3).

3.2 Variationen i kullstorlek

Andelen uppskrämda ådor i Velkuaområdet förändrades inte signifikant över tiden ($r_s = 0,37$, $n = 25$, $p = 0,066$). Möjligheten av en systematisk skevhet kan därför uteslutas i jämförelsen av tidsmässiga trender i kullstorlek mellan områdena. Den årsspecifika medelkullstorleken i de två delpopulationerna uppvisade ingen signifikant korrelation med varandra ($r = 0,046$, $p = 0,83$; fig. 9).

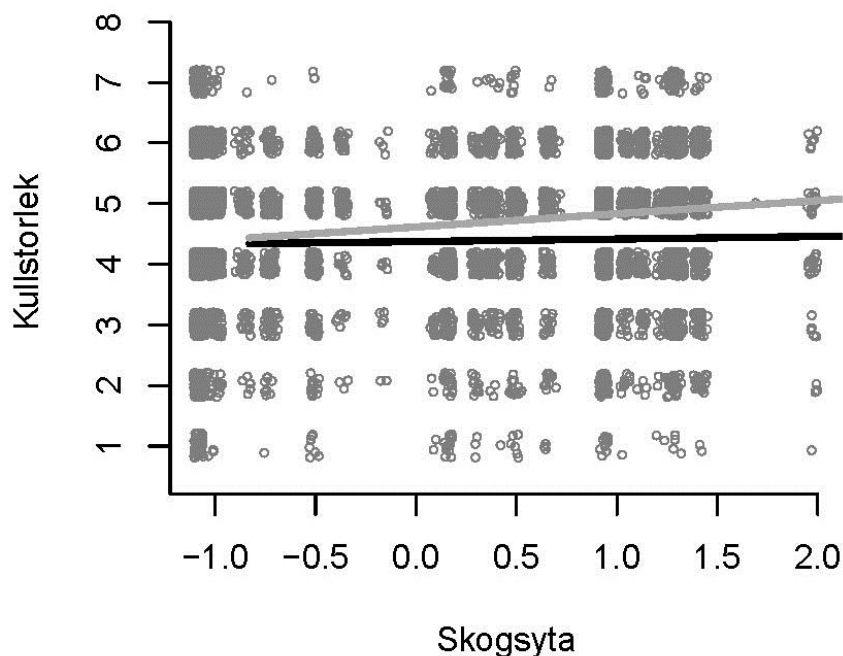
Den slutliga modellen innefattade effekterna av population, skogsandel, år, predationsandel och tvåvägsinteraktionen mellan population och skog. Kullstorleken var signifikant större på holmar med mer skogstäcke, men styrkan av denna effekt varierade mellan delpopulationerna. I Velkua var kullstorleken så gott som oberoende av holmens skogsyta, medan en större skogsyta var förknippad med större kullstorlek i Tvärminne (LMM, interaktion population x skogsyta: tabell 4; fig. 10). Kullstorleken minskade också signifikant med andelen plundrade bon på holmen (LMM: tabell 4; fig. 11). Kullstorleken uppvisade också en signifikant negativ trend i båda populationerna över tid (LMM: tabell 4). Minskningen i kullstorlek genom åren var dock liten (fig. 12). Exponeringen var inte signifikant kopplad med kullstorleken (LMM: tabell 4). Slumpfaktorn i modellen, holmarnas identitet, förklarade 1,7 % av variationen i kullstorlek.



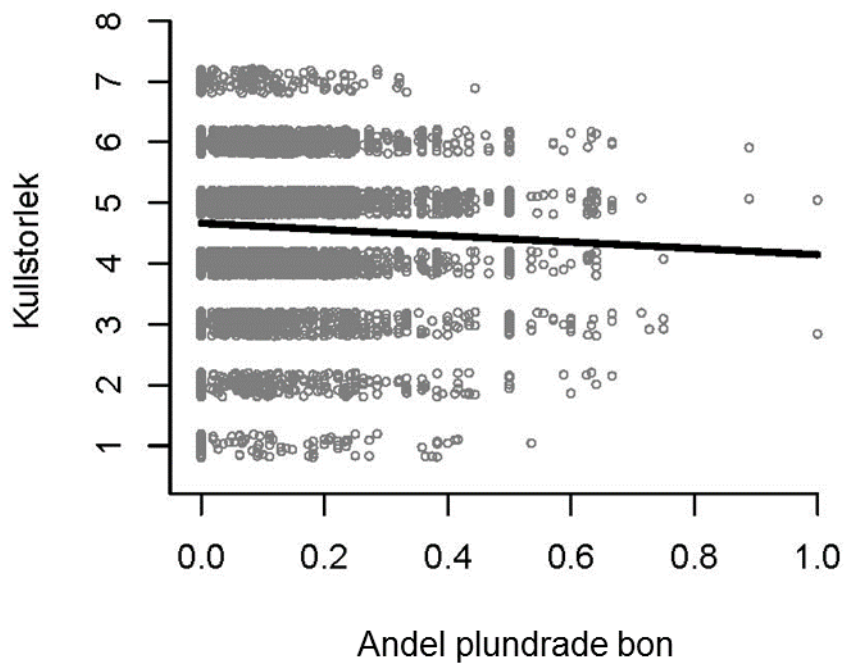
Figur 9. Ejdrarnas medelkullstorlekar i de två delpopulationerna var inte korrelerade med varandra. Varje punkt beskriver kullstorleken i medeltal för båda områdena ett visst år.

Tabell 4. Sammanfattning av en linjär blandmodell som analyserade ejdrars medelkullstorlek i Velkua och Tvärminne som en funktion av olika förklarande variabler. De signifikanta variablerna och interaktionerna är i fetstil och dessa var med i den slutliga modellen. I tabellen anges förklarande variabler, parameterestimat (b), frihetsgrader (DF), F-värde och p-värde.

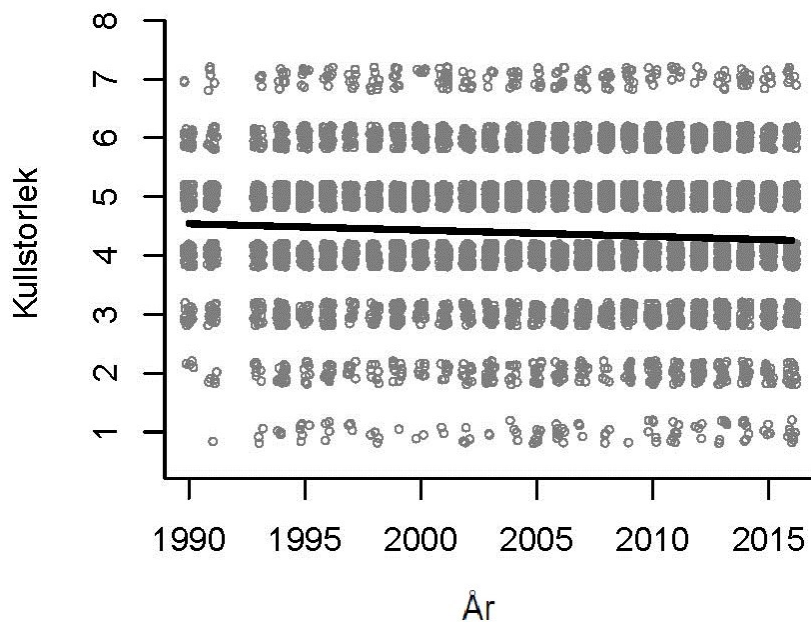
| Förklarande variabler | b | DF | F-värde | P |
|----------------------------|--------------|----------------|---------------|-------------------|
| Population | -0,24 | 1, 64 | 6,853 | 0,01 |
| Skogsyta | 0,22 | 1, 64 | 28,779 | <0,0001 |
| År | -0,01 | 1, 8467 | 39,614 | <0,0001 |
| Predationsandel | -0,52 | 1, 8467 | 19,204 | <0,0001 |
| Population:Skogsyta | -0,18 | 1, 64 | 10,553 | 0,002 |
| Skogsyta:År | -0,003 | 1, 8464 | 0,002 | 0,96 |
| Population:År | 0,003 | 1, 8465 | 0,002 | 0,97 |
| Skogsyta:Exponering | -0,02 | 1, 61 | 0,52 | 0,47 |
| Exponering:År | 0,004 | 1, 8466 | 1,452 | 0,23 |
| Population:Exponering | 0,12 | 1, 62 | 2,48 | 0,12 |
| Exponering | -0,12 | 1, 63 | 0,065 | 0,80 |



Figur 10. Skogsytans effekt på ejderns kullstorlek. I Tvärminne hade holmens skogsyta en positiv effekt på kullstorleken, medan kullstorleken i Velkua knappt hade något samband alls med skogsytan. Grå linje= Tvärminne, svart linje= Velkua. Skogsytan är standardiserad (medeltal = 0, SD = 1).



Figur 11. Andelen plundrade bon på holmen hade en likadan negativ påverkan på ejderns kullstorlek i båda delpopulationerna.



Figur 12. Ejderns kullstorlek uppvisade en likartad signifikant negativ tidstrend i både Velkua och Tvärminne.

4. Diskussion

I denna studie ämnade jag ta reda på hur bopredationen påverkas av olika habitatfaktorer i två populationer, hos en fågelart där predationen på honor har ökat de senaste åren. Bopredationen hos ejdern förutspåddes att ha ökat i båda undersökningsområdena och andelen plundrade bon förväntades snarare bero på habitatets egenskaper än på tidsmässiga trender i boplundring. Kullstorleken förväntades ha minskat till följd av det ökade bopredationstrycket och denna minskning förväntades gälla för båda delpopulationerna.

Dessa förväntningar uppfylldes så gott som helt, men populationerna skiljde sig på vissa punkter från varandra. Resultaten visar att ejderns bopredationstryck i Velkua och Tvärminne uppvisade en samvariation över tid. Ejderns häckningsframgång har minskat genom åren och denna minskning var speciellt tydlig i Tvärminne. Häckningsframgången försämrades en aning mer med ökande skogtäcke på häckningsholmarna i Tvärminne än i Velkua och minskningen var snäppet större på holmar med hög skogsandel över åren. Kullstorleken minskade med ökande andel plundrade bon på häckningsholmen. Dessutom ökade kullstorleken med större skogstäcke, men detta gällde främst Tvärminne, medan kullstorleken i Velkua inte hade någon stark koppling till andelen skogsyta.

4.1 Tolkning av resultaten

4.1.1 Häckningsframgång

Bopredationstrycket korrelerade positivt mellan de två undersökningsområdena åren 1994-2016. Detta kan bero på att bopredationsrisken allmänt stigit i hela regionen och korrelationen skulle då vara resultatet av en gemensam tidstrend i predationstrycket. Alternativt kan det hända att denna korrelation är oberoende tidstrender i bopredationsrisk, så att ett speciellt farligt år i Tvärminne också råkar vara ett speciellt farligt år i Velkua. Denna problematik löstes genom en partiell korrelationsanalys där man justerade för år. Den partiella korrelationsanalysen visade att den positiva korrelationen i andelen plundrade bon mellan områdena inte längre var signifikant ($r_p = 0,15$, $df = 19$, $p = 0,52$). Detta tyder på att en gemensam tidstrend i predationstrycket är den mer sannolika förklaringen till den positiva korrelationen i andelen plundrade bon mellan områdena.

Hypotesen om att bopredationen ökat stämde, men bopredationen ökade betydligt kraftigare i Tvärminne än i Velkua (fig. 4, 6). Predationen på häckande ådor har ökat i Tvärminneområdet (Jaatinen et al. 2011, Ekroos et al. 2012b, Öst et al. 2018) och det finns bevis för att ökande

predationstryck på ruvande ådor är korrelerat med högre bopredationstryck i Tvärminne ($r = 0.75$; Öst et al. 2018). Jaatinen et al. (2014) mätte en bopredationsandel som varierade mellan 0-67 % mellan åren 2009-2011 i Tvärminne. Den årliga medelöverlevnadsgraden för Tvärminnes ådor har överlag varit mycket låg, 0,72 (under perioden 1996-2010), vilket är det lägsta värdet mätt för denna art (Ekroos et al. 2012b). Däremot har ungproduktionen per capita varit allmänt hög i Tvärminne (Lehikoinen et al. 2006, Öst et al. 2016) jämfört med Söderskär i den östligaste delen av populationens utbredningsområde (Hario & Rintala 2006, Öst et al. 2016). Men under de senaste fem åren har ungproduktionen också i Tvärminne rasat påtagligt (Markust Öst pers. komm.).

Predationsattacker mot häckande ådor resulterar oftast i total bopredation, vare sig predationen på ådan lyckas eller inte. Dock finns det alltid undantagsfall där ådor lyckas med häckningen trots attacker från predatorer, och många boplundringar, speciellt av kråkan, sker också utan samband med predationsförsök på ådan. För en långlivad fågel är det adaptivt att vara förberedd på potentiella attacker från predatorer när predationsrisken är hög. När en sådan attack sker är den adaptiva responsen hos den häckande ådan att fly från boet (Jaatinen et al. 2014). Detta leder sannolikt till att häckningen misslyckas, eftersom ådan tar god tid på sig att återvända till boet (om den överhuvudtaget återvänder) och sekundärpredatorer såsom kråkfåglar och måsfåglar är ofta snabbt på plats för att plundra äggen. Således, när predationstrycket på ådorna har ökat, har detta negativa effekter också på häckningsframgången (Kilpi & Öst 2002). I denna studie torde då predationstrycket på såväl adulta som ägg vara lägre i Velkuaområdet än i Tvärminneområdet. Likväl har Åbo skärgårds ejderstam minskat i likhet med hela den finska ejderstammen. I yttre skärgården har parantalet minskat med nästan 95 % från 1993. I mellanskärgården, där Velkuaområdet mestadels ligger, har antalet ejderpar sjunkit med en femtedel från toppåren (Vösa et al. 2017). Stammens tyngdpunkt har förflyttats närmare kusten och mellanskärgården i Åbo skärgård har nu den starkaste ejderpopulationen. Eftersom ådor förflyttar sig mycket begränsat mellan häckningarna (Öst et al. 2011) och sällan byter häckningsholme (Ekroos et al. 2012b) är det osannolikt att den geografiska förskjutningen av ejderns utbredningsmässiga tyngdpunkt i första hand skulle bero på att etablerade häckare flyttar inåt land (Kurvinen et al. 2016). Däremot kan förstagångshäckare som företrädesvis etablerar sig inomskärs vara en viktigare förklaring till detta (Kurvinen et al. 2016). Det verkar som om mellan- och innerskärgårdens populationsnedgång i Åbo skärgård har orsakats av andra faktorer än havsörnen, men detta kan förändras när havsörnsstammen fortsätter sprida sig mot kusten (Vösa et al. 2017). Om minkens populationsutveckling i mellan- och innerskärgården i

Velkua finns ingen forskning, men antagligen förekommer det minkar på området, även om en mink setts endast en gång under fågelinventeringarna (Mikael von Numers, pers. komm.). Havsörnspopulationen i Åbo skärgård har ökat från 45 par i 2000-talets början till 120 par år 2016 och den sprider sig allt närmare fastlandet (Vösa et al. 2016). Öst et al. (2018) har nyligen visat att i Tvärminne har proportionen ådor dödade av mink också stigit nästan lika kraftigt som proportionen som dödats av örnar. Det är möjligt att Tvärminneholmarnas ejdrar har upplevt så mycket större predationstryck från både havsörn och mink att detta orsakat skillnaden i bopredation mellan områdena.

Bopredationen har visats ha en negativ effekt på ejderns populationstillväxt (Hanssen et al. 2013). Ådor som upplever goda häckningsförhållanden i form av låg äggpredation återvänder med större sannolikhet för att häcka i samma område nästa år (Hanssen & Erikstad 2013). Högre bopredation har därmed både direkta och indirekta negativa effekter på populationen. Som en direkt effekt resulterar fler plundrade bon i färre kläckta ungar och potentiellt också i färre rekryter som återvänder för att häcka under senare år (Hanssen et al. 2013). Dock har det i Finland visats att förstagångshäckare inte uppvisar strikt ortstrohet till sin födelsekoloni (Öst et al. 2005, Öst et al. 2016), men i vissa stora ejderkolonier som är geografiskt isolerade från närliggande kolonier är rekrytering som häckfågel till födelsekolonin mycket vanlig (Skottland: Baillie & Milne 1989, Nederländerna: Swennen 1990, Norge: Bustnes & Erikstad 1993). Indirekt påverkar ökad boplundring populationen genom att ådan upplever området som otryggt och eventuellt inte återvänder för att häcka nästa år. Om häckningen misslyckas häckar ådan nästa gång längre bort från denna boplats (Öst et al. 2011) och ju längre häckningsförflyttningen är desto senare blir häckningstidtabellen (Öst et al. 2016), vilket påverkar kläckningsframgången negativt (Jaatinen et al. 2013). Bättre kognitiv förmåga innebär bättre förmåga att bedöma faror såsom predationsrisk och därför tar individer med större hjärna mer tid på sig att välja boplats i okända habitat efter häckningsförflyttning (Jaatinen & Öst 2016). I Norge har aktiv mänsklig reducering av bopredatorer visats ha gynnsamma konsekvenser för ejderns häckningsframgång och populationens tillväxt (Hanssen et al. 2013). På Tvärminneholmarna har ejderns predatorer begränsats genom mink- och mårhundsjakt på skogsholmarna, men havsörnens predationstryck och närvaro verkar ha både stora direkta och indirekta negativa effekter på ejdrarnas häckningsframgång (Jaatinen et al. 2011, Öst et al. 2018). Häckande ådor med förhöjd nivå av stresshormonet kortikosteron har lägre häckningsframgång och den förhöjda stressnivån kan framkallas av predationsrisk (Jaatinen et

al. 2013). Den förhöjda predationsrisken kan också orsaka flera fall av utebliven häckning bland ådor (Öst et al. 2018).

Häckande ådor utsätts, förutom för de dagaktiva havsörnarna, också för nattaktiva däggdjur och berguvar (Jaatinen et al. 2014). På öppna skär är vuxendödligheten högre till följd av havsörnens predation (t.ex. Ekroos et al. 2012b), men på skogbevuxna holmar är sannolikheten för däggdjurspredatorer större (Götmark et al. 1995). Skogsandelen på holmar i Skärgårdshavet har visats ha en negativ effekt på densiteten av häckande ejdrar, eventuellt på grund av större utsatthet för däggdjur där (Kurvinen et al. 2016). I denna studie fann jag att hypotesen om att häckningsframgången påverkas av habitatspecifika faktorer stämde gällande skogstäcke men inte gällande exponering. I Tvärminne ökade bopredationen lite mer med ökande skogstäcke än i Velkua. Denna skillnad mellan delpopulationerna är dock knappast av större biologisk betydelse (effektstorlek population x skogsyta: $b = -0,35$, $SE = 0,14$, jmf. population $b = 0,74$, $SE = 0,21$; fig. 7) och den statistiskt signifikanta effekten på häckningsframgången beror antagligen till stor del på den stora sampelstorleken (tabell 2). Undvikande av däggdjur kan förklara varför holmens exponering har visats ha ett positivt förhållande till antalet häckande ejdrar (Nordström & Korpimäki 2004, Kurvinen et al. 2016). Däggdjurspredatorer skiljer sig från fågelpredatorer genom att de jagar med luktsinnet, de har annorlunda strategier för att söka bona och graden av mättnad då de plundrat ett bo är mindre än hos fågelpredatorer (vilket beror på kull- och äggstorleken i förhållande till predatorns storlek) (Caro 2005). När ett bo är totalplundrat är det därför troligare att däggdjur, som förekommer mer frekvent på större skogsholmar, har varit huvudpredatorn, även om kråkor kan ha tagit en del av äggen (Markus Öst, pers. komm.). Öst et al. (2018) kom dock fram till att sannolikheten för bopredation är mindre på skogbevuxna holmar än på öppna skär. Eftersom fågelinventerare inte kan identifiera ifall ett bo är partiellt plundrat om de kvarvarande äggen är intakta (Öst et al. 2008) är det endast de bon som blivit totalplundrade som dokumenteras som plundrade.

Att bopredationen ökade med ökande skogsandel tyder på att skogsholmarna hade mera predatorer som plundrade hela kullar. Kråkfåglar är ökända marodörer som plundrar flera fåglars bon. Kråk- och korpstammen i Skärgårdshavet gynnades antagligen av ejderstammens tillväxt under 1980- och 1990-talen (Vösa et al. 2017). Kråkor och korpar drog också nytta av vintermatningen av havsörnarna och ökade till följd av detta åtminstone i Åbo skärgård (Vösa et al. 2017). Kråkorna häckar på skogklädda holmar och upptäcker från träden när ådor lämnar boet under tidig ruvning och med sin plundring orsakar de mycket partiell bopredation för

ejdern (Tenovuo 1963). Detta kan bidra till större bopredation på skogiga holmar, även om kråkans relativa betydelse som predator på hela äggkullar är okänd och kräver noggrannare utredning. En kråka kan dock också plocka tomt ett obevakat ejderbo ifall den får tillräckligt med tid att plundra ostört.

Tidigare undersökningar har funnit en positiv koppling mellan exponering och antalet häckande ejdrar (von Numers 1995, Kurvinen et al. 2016). Detta samband kan tänkas bero på ett mindre predationstryck från däggdjurspredatorer, och eventuellt också kråkfåglar, på de mer exponerade skären (Kurvinen et al. 2016). Till exempel mårhundens besöker holmar som är nära fastlandet och kan ta ådor eller skrämman dem och äta äggen (Kauhala & Auniola 2001). I studien av Kurvinen et al. (2016) ökade antalet häckande ejdrar med minskande mängd land som omgav holmen, vilket också von Numers (1995) fann i sin studie. Det kan hända att ju mindre landområde det finns i förhållande till vatten, desto mera koncentreras ejdrarna till de få tillgängliga holmarna. Exponeringen kan också vara kopplad med skogtäcke. I min studie hade dock exponeringen ingen signifikant positiv påverkan på häckningsframgången eller kullstorleken, vare sig ensam eller som en interaktiv effekt tillsammans med andra faktorer (tabellerna 3, 4). Kurvinen et al. (2016) hittade en intressant tidsmässig förändring i effekten som avståndet till närmaste holme hade på ejderantalet i Skärgårdshavet. År 2009 var detta samband negativt, medan det tidigare (år 1998) varit positivt. Detta kunde tyda på att det uppstått en förändring i habitatpreferens hos ejdrarna. Eftersom etablerade häckare inte flyttar sig mycket (Öst et al. 2011), är den troligaste förklaringen på detta att nya ejdrar, framförallt förstagångshäckare, som kommer till området föredrar den inre skärgården, där holmarna inte är lika utspridda (Kurvinen et al. 2016). Samma studie fann ett positivt samband mellan exponering (buffertzonen 500 m) och häckningskolonins storlek endast det senare året 2009, vilket antogs bero på att terrestriska predatorer utsatt ejdrarna för högre predationstryck på de mindre exponerade holmarna de senare åren i studien (Kurvinen et al. 2016). Antalet minkdödade ådor har ökat årligen med ca 11 % i Tvärminne under de senaste 15 åren (Öst et al. 2018), vilket också stöder detta antagande.

Mina resultat visade att häckningsframgången minskade lite mera med åren på holmar med hög skogsandel än på holmar med låg skogsandel. Trots att den interaktiva effekten av år och skogsandel på häckningsframgången var statistiskt signifikant, är denna effekt knappast biologiskt särdeles betydelsefull (fig. 8). Detta tyder på att det varken har blivit gynnsammare eller sämre förhållanden för äggen att överleva i någotdera habitatet, åtminstone inte i en

anmärkningsvärd grad. En lägre häckningsframgång på holmar med högre skogsandel kan orsakas av frekventare boplundring av däggdjurspredatorer samt kråkor på dessa holmar. Dessa resultat stämmer överens med att häckningsframgången minskade med ökande skogsyta i båda områdena (fig. 7).

4.1.2 Kullstorlek

Det fanns ingen tidsmässig korrelation mellan medelkullstorleken i de båda studieområdena, vilket kunde tyda på att kullarna utsätts för olika mängd partiell bopredation. Detta går dock inte ihop med den totala bopredationen som borde uttrycka områdenas allmänna bopredationstryck, eftersom denna hade ett tidsmässigt samband mellan områdena. I Tvärminne var medelkullstorleken överlag större än i Velkua (fig. 9, 10), trots att bopredationstrycket i Tvärminne var större. Ifall holmarna överlag i Tvärminne hade högre skogstäckte, kunde kullstorleken i Tvärminne därför vara större (jmf. Kilpi & Lindström 1997, Öst et al. 2008), men så är inte fallet (skogstäckte i medeltal på skogsholmar: Velkua 36 %, Tvärminne 29 %). Proportionen bon på öppna skär var signifikant högre i Velkua (0.466 d.v.s. 1631 bon av totalt 3531) än i Tvärminne (0.351 d.v.s. 1916 bon av 5465) (proportionstest för två sampel: $\chi^2 = 118.11$, $df = 1$, $p < 0.001$), vilket kunde förklara den lägre kullstorleken i Velkua. Men denna hypotes håller inte eftersom kullstorlekarna på öppna skär (medeltal \pm SD = $4,40 \pm 1,20$ ägg) och skogsholmar ($4,41 \pm 1,17$ ägg) i Velkua inte skiljde sig från varandra ($t_{3498} = -0,199$, $p = 0,84$). Denna skillnad i kullstorlek mellan häckningsholmarna är således en stor och intressant olikhet mellan studieområdena (jmf. Öst et al. 2008). Kanske kunde det bero på att predationstrycket allmänt är så lågt i Velkua att habitatskillnaderna i kullstorlek försvinner. Dock kvarstår frågan om varför kullstorleken i Tvärminne ändå är större, ifall bona i Velkua får vara i fred från partiell äggpredation. En annan möjlighet är att ådorna upplever förhållandena i Tvärminne som mer stressande på grund av det högre predationstrycket, och då väljer endast de ådor som är i bästa kroppscondition att häcka, medan en avsevärd del låter bli att häcka helt och hållet. I teorin är högre kondition förknippad med större kullstorlek hos ejdern. Denna möjlighet stöds av faktumet att medelkroppsconditionen ökat i Tvärminne under senaste tid (Öst et al. 2018), men kullstorleken har trots allt minskat över tiden i båda områdena (fig. 12), vilket talar emot hypotesen. För att få klarhet i frågan borde kroppsconditionen i bägge delpopulationer jämföras, med sådana data saknas från Velkua. Ifall ådorna i Tvärminne upplever förhållandena som mer otrygga, kunde det i teorin leda till ökad kullparasitism, vilket därmed skulle påverka våra estimat på kullstorleken. Men kullparasitism är ändå relativt ovanligt i Tvärminne (Waldeck et al. 2004) i jämförelse med andra ejderpopulationer som

häckar mycket tätt inpå varandra. Denna hypotes skulle dock kräva en ny analys av frekvensen av kullparasitism och detta borde göras i båda studieområdena. Den enda förklaringen som verkar sakna motstridigheter är att födoförhållandena i Tvärminne skulle vara bättre och att ådorna där kan äta mera blåmusslor innan äggläggningen börjar och då de första äggen är lagda. Ifall detta vore fallet skulle man kunna tänka sig att kullarna i Tvärminne i genomsnitt är lite större än i Velkua. Detta är dock svårt att ta reda på. Orsaken till varför kullstorlekarna skiljer sig mellan områdena blir en intressant vetenskaplig utmaning för framtida forskning att förstå.

Mina resultat demonstrerade habitatets påverkan på ejderns fekunditet. Ju större skogsyta holmen hade, desto större var kullstorlekarna i bona. En tydlig skillnad mellan ökningen i kullstorlek med skogstäcke syns dock mellan populationerna, så att ejdrarna i Tvärminne hade markant större kullstorlek på holmar där andelen skog var störst (fig. 10). Skillnaderna mellan områdena beträffande förhållandet mellan kullstorlek och skogstäcke kan bero på skillnader i predationstryck av åtminstone två orsaker. För det första är den partiella bopredationen desto större ju öppnare bo ejdern väljer (Öst et al. 2008). Denna effekt är troligtvis starkare ju högre predationstrycket är överlag i området. För det andra kan ådor som häckar under skyddande skogstäcke känna sig tryggare då de sannolikare kan förvänta sig att förbli oupptäckta av speciellt luftburna predatorer, vilket kan öka deras satsning på förökningen (Eggers et al. 2006). Den partiella bopredationen orsakas oftast av fåglar som är ofarliga för den häckande ådan. Kråk- och måsfåglar är visuella predatorer som har betydligt svårare att upptäcka ett bo som är väl skyddat för insyn uppifrån. Total boplundring däremot orsakas oftast av predatorer som i första hand är ute efter ådan. Av dessa predatorer söker sig däggdjur till bytet med hjälp av luktsinnet, vilket betyder att ett väl skyddat bo inte nödvändigtvis är till fördel för att undkomma dessa predatorer. Eftersom bopredationen ökat i Tvärminne (fig. 6) och vuxendödligheten bland ådor ökat och är speciellt stor på öppna skär (Ekroos et al. 2012b, Vösa et al. 2017, Öst et al. 2018) är skogshabitatets skyddande effekt på skogsholmar den mest troliga förklaringen till kullstorleksökningen i dessa bon. En skenbar paradox framträder när man kombinerar resultaten för de två analyserna. I bägge populationerna ökar bopredationstrycket under tidig ruvning med ökande skogsyta och effekten är aningen starkare i Tvärminne (fig. 7). Men när man ser på kullstorleken i de bon som inte blivit förstörda är effekten den motsatta: kullstorleken ökar med ökande skogstäcke och denna positiva effekt är markant just i Tvärminne (fig. 10). Det att kullstorleken ökar med ökande skogsyta utesluter alltså inte det faktum att häckningsframgången minskar med ökande skogstäcke. De plundrade bona är i

praktiken bon som förstörts vid ett tidigt ruvningsstadium, medan de äggkullar som finns kvar vid inventeringstiden är sådana som inte upptäckts av predatorer dithills.

Av bopredatorerna är kråkfåglar de viktigaste (Hario & Rintala 2006), och de företrar skogsholmar (Tenovuo 1963). Också mårhundens vistas mest på stora skogsholmar (Kauhala & Auniola 2001), medan minken kan jaga på alla slags holmar (Nordström & Korpimäki 2004). Obevakade kullar, i början av äggläggningen eller när ådan skrämts upp, hittas snabbt av kråkor (Erikstad & Tveraa 1995). Kråkor kan också systematiskt söka igenom ett område i jakt på ägg (Milne 1974) och kan utnyttja störning som orsakas av människan när denna rör sig på eller nära holmarna. När det finns ägg i överflöd brukar kråkor gömma de extra äggen (Tenovuo 1963). Havsörnens jakt lockar till sig kråkor och måsfåglar och underlättar deras boplundringsaktiviteter (Kilpi & Öst 2002, Hipfner 2012). Häckande måsfåglar har dock en positiv skrämseleffekt på kråkor och jagar effektivt bort dem från sina bon och hjälper på så sätt också ådorna (Väänänen 2000). Det har visats att ett ökat predationstryck av havsörn är förknippat med ökade boförluster hos ejdern (Ekroos et al. 2012b). Ifall både bopredationen och vuxendödligheten vore högre på öppna skär, skulle man förvänta sig att det naturliga urvalet snabbt skulle gallra bort öppna skär som häckningshabitat för ejdern.

Andelen plundrade bon av det totala antalet bon i området hade en signifikant negativ påverkan på kullstorleken, så att kullstorleken minskade ju mer predationsandelen ökade (fig. 11). Denna variabel hade också den största effektstorleken ($b = -0,52$). Detta var ett förväntat resultat och stämmer överens med hypotesen om att kullstorleken minskar med ökande bopredationstryck. Predationstrycket på häckande ådor har ökat de senaste decennierna i Tvärminne (Ekroos et al. 2012b) och antagligen också i Skärgårdshavet (Vösa et al. 2017) och ett starkt positivt samband mellan predation av ådor och bopredationstryck har hittats i Tvärminne (Öst et al. 2018). Både ådornas beteendemässiga plasticitet gällande kullstorleken och ökad partiell bopredation är potentiella förklaringar på att kullstorleken är mindre i farliga områden. Om ådorna upplever miljön som farlig kan de aktivt välja att lägga mindre kullar då de känner sig hotade (Doligez et al. 2003). Dock var kullstorleken i medeltal större i Tvärminne än i Velkua (fig. 9, 10), ett resultat som går stick i stäv med antagandet att det allmänt är farligare i Tvärminne för ejdrarna vilket torde leda till mindre kullstorlekar. Men av dessa effekter är kanske partiell bopredation den starkare, även om det kan vara svårt att upptäcka då de vanligaste boplundrarna, kråkfåglar, ofta transporterar bort äggen för att äta dem (Gerell 1985, Öst et al. 2008).

Under populationsökningen fram till början av 1990-talet ökade Östersjöejdrarnas kullstorlek ännu (Christensen 2008) och den därefter följande populationsminskningen medförde en minskning i kullstorleken, vilken ansågs vara kopplad med sämre kroppscondition hos ådorna (Hario & Selin 2002, i Christensen 2008). Ådor med sämre kroppscondition tenderar att ha mindre kullar (Erikstad et al. 1993, Öst & Steele 2010). Det har dock visat sig att de häckande ådornas kroppscondition har ökat under den senaste tiden i Tvärminne (Öst et al. 2018). Medelkullstorleken i min studie minskade signifikant med åren i båda populationerna. Detta var dock en mycket liten minskning och är inte nödvändigtvis biologiskt signifikant (fig. 12). Resultatet kan vara en följd av den stora sampelstorleken som användes i analysen. Detta betyder att kullstorleken hållits så gott som lika i båda populationerna från år 1990. Alltså har det ökade predationstrycket både på ådor och på bon i Tvärminne inte orsakat en betydlig minskning i kullstorleken överlag. Men eftersom detta inte är en experimentell studie, finns det flera andra faktorer som inte mätts som kan påverka resultatet. Det är möjligt att den ökade predationsrisken nog tenderar att minska kullstorleken överlag, men att denna negativa effekt helt eller delvis kompenseras av att de ådor som vågar sig på att häcka är i bättre kroppscondition (Öst et al. 2018). Mängden kroppsreserver förväntas i sin tur vara positivt korrelerad med kullstorleken.

Erikstad och Tveraa (1995) observerade en större viktminskning, men kortare ruvningstid och mindre bopredation, hos ådor som ruvade större kullar i Norge. Detta skulle tyda på att ådor som producerar stora kullar använder mera av sina kroppsreserver till ruvning än ådor med mindre kullar, för att förkorta ruvningstiden och minimera predationsrisken för äggen (Erikstad et al. 1993). Men enligt Selmann et al. (2012) hade kullstorleken inget samband med ruvningstiden i Tvärminne. Öst et al. (2008) fann heller inga tecken på ökade kostnader för ådan av att ruva en större kull i Tvärminne, eftersom kullstorleken inte hade någon effekt på ådans viktminskning under ruvningen. Tidigare resultat från samma population har också visat att kullstorleken inte hade någon effekt på ådans vikt (Kilpi & Lindström 1997). De flesta experimentella bevis där ruvning av större kullar inneburit ökade energetiska kostnader kommer från bostannande (altriciala) fågelarter där uppvärmningen av äggen efter förälderns frekventare ruvningspauser är en betydlig kostnad (Reid et al. 2000, Öst et al. 2008). Ejdrar är å andra sidan borymmare (precociala) och äggens värmeförlust är ytterst liten under ruvningen, eftersom ådan isolerar bona med dun och täcker äggen alltid då hon går för att dricka, vilket är korta tider och sällan (Mehlum 1991, Bolduc & Guillemette 2003a). Detta medför mycket små kostnader, i form av återuppvärmning av äggen, för ådan under ruvningen. I Tvärminne har

ådor i sämre kondition och skygga ådor (med längre flyktavstånd) visats ha kortare ruvningstid (Seltmann et al. 2012). Ådor med dålig kropps-kondition kan börja ruva tidigare under häckningsperioden eller producera mindre ägg för att förkorta ruvningstiden och på så sätt minimera sin viktminskning (Hanssen et al. 2002). Skygga ådor borde också sträva efter att minimera sin ruvningstid när predationstrycket på ådor är som högst (Ekroos et al. 2012b, Seltmann et al. 2012). Även om ådor på detta sätt förkortar den tid de själva ligger utsatta på boet, innebär dock en kortare ruvningstid en kostnad i form av minskad storlek och tillväxt hos ungarna (Hanssen et al. 2002).

I Tvärminne har man inte kunnat upptäcka att kullstorleken skulle påverka ruvningskostnaderna, men däremot fann Öst et al. (2008) att ådor som var tyngre vid äggkläckning hade större kullar. Den större kullstorleken kan bero på att ådor i god kondition var av bättre kvalitet (konditionen avspeglar kvalitet; Jaatinen & Öst 2011) eller att dessa hade högre närvaro vid boet, vilket resulterar i mindre partiell bopredation. Detta är intressant med tanke på att medelkropps-konditionen har ökat under perioden 2003-2016 (Öst et al. 2018), och ändå har kullstorleken sjunkit en aning i båda delpopulationerna (denna studie). Om det är så att endast ådor i bra kondition väljer att häcka under svåra omständigheter (Jean-Gagnon et al. 2018), till exempel under hög predationsrisk på ådor, och detta åstadkommit att medelkropps-konditionen i området ökat, kan det hända att de väljer att lägga färre ägg på grund av predationsrisken. En mera sannolik förklaring vore dock att partiell bopredation står bakom den minskade kullstorleken, eftersom predationstrycket på ådor är stort i Tvärminne och detta är starkt positivt kopplat med större bopredationstryck (Öst et al. 2018). Individer i bättre kropps-kondition kan dock vara kapabla att ruva mera varaktigt (Ardia & Clotfelter 2007) vilket borde minska på risken för att kullen utsätts för partiell eller fullständig bopredation under ruvningen. Likaså har ådor som har bättre kropps-kondition då de rekryteras som häckare i populationen högre överlevnadschanser i fortsättningen än ådor i dålig kropps-kondition (Ekroos et al. 2012b). Även om mekanismerna bakom detta är okända, är det inte omöjligt att ådor i bättre kropps-kondition kunde vara bättre på att undkomma predation.

4.2 Metodkritik och förbättringsförslag för fortsatta studier

För att få en tydligare bild av vilka biotiska faktorer som kan tänkas påverka ejderns häckningsframgång, skulle det vara bra att analysera måsarnas och tärnornas häckningsområden i förhållande till ejdrarnas häckningsområden. Eftersom häckande vitfåglar kan jaga bort bopredatorer så som kråkor (Götmark & Åhlund 1988, Väänänen 2000), kunde

deras förmåga att avskräcka bopredatorer vara intressant att analysera i de olika delpopulationerna. Havsörnarnas närvaro vid ejderns häckningsområden vore bra att övervaka för att få en bild av hur stort predationstrycket från havsörnar är. Kurvinen et al. (2016) hittade en negativ effekt av antalet häckande havsörnar på antalet häckande ejdrar år 1998. Dock fann de inte samma effekt år 2009, då antalet häckande örnar i själva verket var högre än 1998. Denna avvikelse kan eventuellt bero på att antalet havsörnsrevir sannolikt inte motsvarar antalet icke-häckande örnar i området. Dessa yngre icke-häckande havsörnar som jagar på området försummas ofta i sådana analyser och kan orsaka mera skada än de häckande örnarna, men effekterna av denna kategori av örnar på sjöfåglars populationsdynamik är ytterst bristfälligt kända (Kilpi et al. 2018).

Dessutom vore det nyttigt att utforska vilken effekt antropogena faktorer har på ejderpopulationerna. Avståndet till närmaste byggnad har använts som förklarande variabel i flera undersökningar (bl.a. Kurvinen et al. 2016) och en förändring i dennas påverkan på ejdrar kunde eventuellt framträda. Å ena sidan kan människors ökade störning öka mängden bopredation och risken för att bona överges (Bolduc & Guillemette 2003a, Stien & Ims 2016). I Tvärminne är undersökningsområdet nära Tvärminne zoologiska station och tyngdpunkten för ejdrarnas häckningsområde har kommit allt närmare stationen genom åren (Ekroos et al. 2012b). Också i Åbo skärgård har ejderstammens tyngdpunkt tydligt flyttats närmare kusten (Vösa et al. 2017). Å andra sidan kan människans närvaro komma att ha en positiv effekt via den så kallade "kråkskräms-effekten", där predatorer undviker områden med människor och på så sätt gynnas bytesarten (Leighton et al. 2010, Fox et al. 2015). Som ett illustrativt exempel har häckande ejdrar hittat en tillflyktsort på Bengtskär ute i havsbandet, mitt bland besökande människor. Bengtskärs fyr är en populär turistattraktion och har ungefär 13000 besökare per år, vilka ejdrarna inte bryr sig alls om. Bengtskärs ejderstam har gynnats av människors närvaro och den häckande stammen har på 20 år vuxit från 5-20 par till 320 par (år 2016). Under besökssäsongen har ön inga predatorer (Seppo Sällylä i Vösa et al. 2017).

Eftersom ejdrars häckningshabitat inte bara varierar med holmtyp utan också med boets placering på holmen och boets täckningsgrad (Öst & Steele 2010), vore det nyttigt med fortsatta undersökningar om hur boplundringen påverkas av dessa och om detta skiljer sig mellan de två områdena. Boets täckningsgrad har redan en tid kvantifierats i Tvärminnepopulationen genom vidvinkelfotografier tagna ur boet, där vegetation och annat som täcker sikten till boet mätts som en andel av fotot och himlen som resterande andel (Öst & Steele 2010). Men det skulle

krävas flera års data på bonas täckningsgrad också från Velkuapopulationen för att man skulle kunna se vilka bon som utsätts för mer plundring. I min analys klumpades alla bon på en holme ihop enligt vad hela holmens skogstäckelse klassades som. Detta ignorerar faktumet att bona också kan vara öppna på en skogsholme och bon på öppna holmar kan vara skyddade av tät vegetation som enrisbuskar (som inte ingick i beräkningarna av holmens skogstäckelse). Skogandelen var som mest 65 % i Velkua och 43 % i Tvärminne, vilket betyder att även de holmar som föll in i kategorin ”hög skogsandel” hade en hel del yta som inte täcktes av skog. Andra studier uppvisar dock samma brist eftersom de klumpat ihop alla bon på en holme enligt holmens trädäckning (ex. Kurvinen et al. 2016). I Tvärminne har boets täckningsgrad också delats i tre grova kategorier, där 1 är ett helt öppet bo och 3 är ett bo skyddat från alla håll (Öst et al. 2008). Boets täckningsgrad i Velkua bestämdes också enligt denna metod år 2016, men detta skulle ha gett ett mycket litet dataset och ingen tidsmässig bild av hur boplatserna skulle ha förändrats, så det uteslöts ur analyserna.

Ytterligare en förbättring vore att bestämma den slutliga kullstorleken och därmed den verkliga mängden bopredation. Kullstorleken i studien som den är nu är från bon i alla olika ruvningsstadier, vilket betyder att bopredatorer ännu hinner konsumera ägg (till exempel när inventerarna skrämt bort ådorna och innan ådorna återvänder till boet) innan kläckningen sker. Detta är dock ganska omständligt och kräver flera besök närmare kläckningsdatumet, vilket möjligen kan vara kontraproduktivt eftersom besöken kan förorsaka flera boplundringsförsök än normalt. Bolduc & Guillemette (2003a) visade dock att upprepade besök vid boet inte märkbart ökade boförlusterna, förutsatt att det första bobsöket sker relativt långt in i ruvningsstadiet. Sådana besök har gjorts i Tvärminne, men dessa är främst för att ta mätningar på kläckta ungar. Många gånger får man då reda på den verkliga kullstorleken genom att räkna antalet livskraftiga avkomma vid kläckningen.

I Velkuapopulationen har data samlats sedan 1982 så det vore mycket intressant att jämföra Velkuapopulationen med en annan population som också inventerats sedan 1980-talet. Då skulle förändringen i frekvensen av boplundring kunna urskiljas tydligare, eftersom den pågående minskningen i ejderpopulationerna har börjat på 1990-talet (Ekroos et al. 2012a). Det första häckande havsörnsparret etablerade sig i Tvärminne först år 1998, medan delpopulationen började minska några år innan det (Kilpi & Öst 2002). Högst sannolikt har dock det häckande havsörnsparret varit på plats redan några år innan den första häckningen. Också i Porkkala skärgård och i Åbo innerskärgård dök havsörnen upp efter att populationsnedgången börjat

(Vösa et al. 2017). Eventuellt kan minken ha påverkat delpopulationerna negativt i dessa områden innan havsörnen etablerade sig där, men det finns ingen forskning om minken från dessa områden. I ytterskärgården utanför Åbo har däremot flockar av unga havsörnar jagat ejdrar redan i slutet av 1990-talet, när minskningen började (Vösa et al. 2017). En jämförelse mellan delpopulationerna från tiden innan och efter havsörnar och innan och efter att populationsminskningen började, kunde ge en bild av hur bopredationen förändrats och lite peka på vad det kan ha berott på. Min kvalificerade gissning är att boplundringen varit lika liten i båda delpopulationerna innan populationsminskningen satte igång. Gissningsvis skulle boplundringen inte ha ökat nämnvärt om inte havsörnen kommit och underlättat för boplundrare genom sina attacker mot ådorna. Eventuellt kunde den ökade minkpredationen i Tvärminne (Öst et al. 2018) ändå ha orsakat en tydlig skillnad i bopredation mellan delpopulationerna.

4.3 Slutsatser

I denna studie har jag visat hur olika predationstrycket på ejderns äggkullar kan vara i två delpopulationer i Finlands och att denna bopredation påverkar medelkullstorleken i området. Detta demonstrerades av att Tvärminnepopulationen utsatts för avsevärt mycket mera bopredation än Velkuapopulationen, där häckningsframgången hållits så gott som konstant under de senaste årtiondena. Bopredationen korrelerade trots det positivt mellan områdena genom åren, vilket högst troligt beror på en gemensam tidstrend i bopredationstrycket. Häckningsholmar med skog hade en högre grad av boplundring, vilket är ett tecken på att dessa inte är de mest optimala häckningshabitaten. I Tvärminne var dock kullstorleken i medeltal större på skogsholmar. Den ökade mängden havsörnar som jagar ruvande ådor är en sannolik orsak bakom bopredationsökningen i Tvärminne. När havsörnarna attackerar ruvande ådor utnyttjar kråk- och måsfåglar att bona är oövervakade. På skogiga holmar jagar däggdjuren oftare, men också kråkfåglar plundrar bon på skogsholmar, och dessa predatorer kan tillsammans bidra till en ökad frekvens av bopredation. Partiell bopredation är troligtvis orsaken bakom den mindre kullstorleken på öppnare holmar, fastän ådor kan tänkas minska sin kullstorlek i otrygga miljöer, så som på öppna skär. Det verkar ändå som om ejderns primära respons på ökat predationstryck är att låta bli att häcka (Öst et al. 2018), och inte att justera sin kullstorlek.

Bopredation är den största orsaken bakom misslyckad häckning hos fåglar, och en ökad bopredation påverkar därför högst sannolikt populationsdynamiken i ett område. En allt större andel av kullarna i Tvärminne blir utsatta för predation och detta beror i första hand på att

åornas trygghet har minskat. I och med att bopredationen ökar till följd av ökat predationstryck på åorna kläcks det färre ungar som i framtiden bidrar med återväxt till den häckande populationen. Ifall åorna adaptivt börjar undvika häckningsholmar där bopredationen är stor, kan detta resultera i förändringar i populationens utbredning. En början till en sådan förskjutning mot inre skärgården har redan observerats, men tros snarare bero på att åorna söker skydd från havsörnar. Spatiotemporala förändringar, såsom ökad predationsrisk, kan öka frekvensen av utebliven häckning, vilket sannolikt spelar en betydande roll vid populationsminskningar. Farliga miljöer är också en möjlig förklaring till minskad fekunditet, vilket kan komma att bli ett allt mer bidragande orsak till minskningen också i Tvärminne, så som det är i Söderskär (Hario et al. 2009), ifall kullstorleksminskningen blir långvarig. Tvärminne kan dock få påfyllnad från närliggande områden där ungproduktionen varit bättre, eftersom den natala filopatrinen inte är så strikt i våra skärgårdar. Den minskade kullstorleken i Tvärminne beror ändå sannolikt på ökad partiell bopredation, vilken skulle minska bara åorna inte blev tvungna att fly från bona. Därför vore den främsta skyddsåtgärden i Tvärminne att säkra åornas häckningsro, t.ex. genom att hålla efter invasiva däggdjurspredatorer, vilket skulle leda till en minskad andel plundrade bona.

Tack

Jag vill tacka först och främst mina handledare för möjligheten att jobba med detta projekt och för att ha introducerat mig till fältarbetet med fåglar. Tack Mikael för den trevliga och lärorika första fältsäsongen, utlåningen av dina ovärderliga anteckningsböcker, excel-, SPSS- och GIS-hjälp, alla foton och att jag alltid fått knacka på (också flera gånger om dagen). Tack Markus för att jag kunnat ta del av också Tvärminnes ejderforskning, för allt data från Tvärminne, för din strålande ejderexpertis, intressanta fältdagar, svar på mina tusen epost och alla oändliga kommentarer. Tack till er båda för ert kunnande och otroliga tålamod! Ett speciellt tack vill jag rikta Kim Jaatinen för statistikhjälpen. Tack också till Louise Forsblom och Christina Henseler för hjälp med statistik och grafer. Tack Nikke för mentalt stöd i skrivandet och peppande with all the right words när arbetet känts jobbigt. För det finansiella stödet för arbetet vill jag tacka Societas pro Fauna et Flora Fennica.

Referenser

- Ackerman JT & Eadie JM, 2003. Current versus future reproduction: An experimental test of parental investment decisions using nest desertion by mallards (*Anas platyrhynchos*). Behavioral Ecology and Sociobiology 54: 264-273.
- Aiken LS & West SG, 1991. Multiple Regression: Testing and Interpreting Interactions. Newbury Park, CA: Sage.
- Andersson M & Waldeck P, 2006. Reproductive tactics under severe egg predation: an eider's dilemma. Oecologia 148: 350-355.
- Ardia D & Clotfelter E, 2007. Individual quality and age affect responses to an energetic constraint in a cavity-nesting bird. Behavioral Ecology 18: 259-266.
- Baillie SR & Milne H, 1989. Movements of eiders *Somateria mollissima* on the east coast of Britain. Ibis 131: 321-335.
- Birdlife International, 2015. European Red List of Birds. Luxembourg: Office for Official Publications of the European Communities.
- Birdlife International, 2018. Species factsheet: *Somateria mollissima*. Nedladdat från <http://www.birdlife.org> den 4.12.2018.
- Bolduc F & Guillemette M, 2003a. Human disturbance and nesting success of common eiders: interaction between visitors and gulls. Biological Conservation 110: 77-83.
- Bolduc F & Guillemette M, 2003b. Incubation constancy and mass loss in the common eider *Somateria mollissima*. Ibis 145: 329-332.
- Bourgeon S, Criscuolo F, Bertile F, Raclot T, Gabrielsen GW & Massemin S, 2006. Effects of clutch sizes and incubation stage on nest desertion in the female common eider *Somateria mollissima* nesting in the high Arctic. Polar Biology 29: 358-363.
- Bustnes JO & Erikstad KE, 1991. Parental care in the common eider (*Somateria mollissima*): factors affecting abandonment and adoption of young. Canadian Journal of Zoology 69: 1538-1545.
- Bustnes JO & Erikstad KE, 1993. Site fidelity in breeding common eider *Somateria mollissima* females. Ornis Fennica 70: 11-16.
- Caro T, 2005. Antipredator Defenses in Birds and Mammals. Chicago: The University of Chicago Press.
- Charlesworth B, 1980. Evolution in Age Structured Populations. Cambridge: Cambridge University Press.
- Christensen TK, 2008. Factors affecting population size of Baltic common eiders *Somateria mollissima*. Doktorsavhandling. Århus Universitet, Danmark.
- Christiansøs Naturvidenskabelige Feltstation. Ederfugle på Ertholmene 2009 - fremgang men store problemer. Hämtat från http://www.chnf.dk/aktuelt/edf09/edfugl09_2sp.php den 12.12.2018.

Christiansøs Naturvidenskabelige Feltstation. Ederfugle på Ertholmene 2010. Hämtat från <http://www.chnf.dk/aktuelt/edf10/edfugl10.php> den 12.12.2018.

Clark RG & Shutler D, 1999. Avian habitat selection: pattern from process in nest-site use by ducks? *Ecology* 80: 272-287.

Clinchy M, Sheriff MJ & Zanette LY, 2013. Predator-induced stress and the ecology of fear. *Functional Ecology* 27: 56-65.

Coulson JC, 1984. The population dynamics of the eider duck *Somateria mollissima* and the evidence of extensive non-breeding by adult ducks. *Ibis* 126: 525-543.

Coulson JC, 2010. A long-term study of the population dynamics of common eiders *Somateria mollissima*: why do several parameters fluctuate markedly? *Bird Study* 57: 1-18.

Descamps S, Bêty J, Love OP & Gilchrist HG, 2011. Individual optimization of reproduction in a long-lived migratory bird: a test of the condition-dependent model of laying date and clutch size. *Functional Ecology* 25: 671-681.

Desholm M, Christensen TK, Scheiffart G, Hario M, Anderson Å, Ens B, Camphysen CJ, Nilsson L, Waltho CM, Lorentsen S-H, Kuresoo A, Kats RKH, Fleet DM & Fox AD, 2002. Status of the Baltic/Wadden Sea population of the Common Eider *Somateria mollissima*. *Wildfowl* 53: 167-203.

Doligez B & Clobert J, 2003. Clutch size reduction as a response to increased nest predation rate in the collared flycatcher. *Ecology* 84: 2582-2588.

Drent RH & Daan S, 1980. The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* 68: 225-252.

Eggers S, Griesser M, Nystrand M & Ekman J, 2006. Predation risk induces changes in nest-site selection and clutch size in the Siberian jay. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273: 701-706.

Ekroos J, Fox AD, Christensen TK, Petersen IK, Kilpi M, Jónsson JE, Green M, Laursen K, Cervencel A, de Boer P, Nilsson L, Meissner W, Garthe S & Öst M, 2012a. Declines amongst breeding Eider *Somateria mollissima* numbers in the Baltic/Wadden Sea flyway. *Ornis Fennica* 89: 81-90.

Ekroos J, Öst M, Karel P, Jaatinen K & Kilpi M, 2012b. Philopatric predisposition to predation-induced ecological traps: habitat-dependent mortality of breeding eiders. *Oecologia* 170: 979-986.

Erikstad KE & Tveraa T, 1995. Does the cost of incubation set limits to clutch size in common eiders *Somateria mollissima*? *Oecologia* 103:270-274.

Erikstad KE, Bustnes JO & Moum T, 1993. Clutch size determination in precocial birds: A study of the common eider. *Auk* 110: 623-628.

Forsman JT, Mönkkönen M, Korpimäki E & Thomson RL, 2013. Mammalian nest predator feces as a cue in avian habitat selection decisions. *Behavioral Ecology* 24: 262-266.

Fox AD, Jónsson JE, Aarvak T, Bregnballe T, Christensen TK, Clausen KK, Clausen P, Dalby L, Holm TE, Pavón-Jordan D, Laursen K, Lehikoinen A, Lorentsen SH, Møller AP, Nordström M, Öst M, Söderquist P & Therkildsen OR, 2015. Current and potential threats to Nordic duck populations - A horizon scanning exercise. *Annales Zoologici Fennici* 52: 193-220.

Gerell R, 1985. Habitat selection and nest predation in a common eider population in southern Sweden. *Ornis Scandinavica* 16: 129–139.

Goodman D, 1974. Natural selection and a cost ceiling on reproductive effort. *American Naturalist* 108: 247-268.

Greenwood P, 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour* 28: 1140-1162.

Götmark F & Åhlund M, 1988. Nest predation and nest site selection among eiders *Somateria mollissima*: The influence of gulls. *Ibis* 130: 111-123.

Götmark F, Blomqvist D, Johansson OC & Bergkvist J, 1995. Nest Site Selection: A trade-off between concealment and view of the surroundings? *Journal of Avian Biology* 26: 305-312.

Hair JF, Anderson RE, Tahtam RL & Black WC, 1998. *Multivariate Data Analysis*. (5th ed.). Pearson Education, Upper Saddle River, New Jersey.

Hanssen SA & Erikstad KE, 2013. The long-term consequences of egg predation. *Behavioral Ecology* 24: 564-569.

Hanssen SA, Engebretsen H & Erikstad KE, 2002. Incubation start and egg size in relation to body reserves in the common eider. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 52: 282-288.

Hanssen SA, Hasselquist D, Folstad I & Erikstad KE, 2005. Cost of reproduction in a long-lived bird: incubation effort reduces immune function and future reproduction. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272: 1039-1046.

Hanssen SA, Moe B, Bårdsen B-J, Hanssen F & Gabrielsen GW, 2013. A natural antipredation experiment: predator control and reduced sea ice increases colony size in a long-lived duck. *Ecology and Evolution* 3: 3554-64.

Hario M, 1983 Haahkanaaraan haudonta-aikainen painonkehitys. *Suomen Riista* 31:54-59.

Hario M & Selin K, 1984. Munittamisen vaikutus haahkan pesintään. *Suomen Riista* 31: 54-59.

Hario M & Rintala J, 2002. Haahkan ja lокkien kannankehitys rannikoillamme vuosina 1986-2001. *Linnut-vuosikirja 2001*: 26-36.

Hario M & Selin K, 2002. Cohort-specific differences in reproductive output in a declining common eider *Somateria mollissima* population. *Danish Review of Game Biology* 16: 33-45.

Hario M & Rintala J, 2006. Fledgling production and population trends in Finnish common eiders (*Somateria mollissima mollissima*) — evidence for density dependence. *Canadian Journal of Zoology* 84: 1038-1046.

Hario M & Rintala J, 2008. Haahkan ja lokkien kannankehitys rannikoilla 1986-2007. Linnutvuosikirja 2007: 52-59.

Hario M & Rintala J, 2011. Saaristolintukantojen kehitys Suomessa 1986-2010. Linnutvuosikirja 2010: 40-51.

Hario M, Mazerolle MJ & Saurola P, 2009. Survival of female common eiders *Somateria m. mollissima* in a declining population of the northern Baltic Sea. *Oecologia* 159: 747-756.

Hilden O & Hario M, 1993. Muuttuva Saaristolinnusto. Forssa.

Hipfner JM, Blight LK, Lowe RW, Wilhelm SI, Robertson GJ, Barrett RT, Anker-Nilssen T & Good TP, 2012. Unintended consequences: how the recovery of sea eagle *Haliaeetus* spp. populations in the northern hemisphere is affecting seabirds. *Marine Ornithology* 40: 39-52.

Hobson KA, Jaatinen K & Öst M, 2015. Differential contributions of endogenous and exogenous nutrients to egg components in wild Baltic common eiders (*Somateria mollissima*): A test of alternative stable isotope approaches. *Auk* 132: 624-633.

Jaatinen K & Öst M, 2011. Experience attracts: the role of age in the formation of cooperative brood-rearing coalitions in eiders. *Animal Behaviour* 81:1289-1294.

Jaatinen K & Öst M, 2013. Brood size matching: A novel Perspective on predator dilution. *American Naturalist* 181: 171-181.

Jaatinen K & Öst M, 2016. Brain size-related breeding strategies in a seabird. *Oecologia* 180: 67-76.

Jaatinen K, Öst M & Lehikoinen A, 2011. Adult predation risk drives shifts in parental care strategies: a long-term study. *The Journal of Animal Ecology* 80: 49-56.

Jaatinen K, Selmann MW, Hollmén T, Atkinson S, Mashburn K & Öst M, 2013. Context dependency of baseline glucocorticoids as indicators of individual quality in a capital breeder. *General and Comparative Endocrinology* 191: 231-238.

Jaatinen K, Selmann MW & Öst M, 2014. Context-dependent stress responses and their connections to fitness in a landscape of fear. *Journal of Zoology* 294: 147-153.

Jaatinen K, Öst M & Hobson KA, 2016. State-dependent capital and income breeding: a novel approach to evaluating individual strategies with stable isotopes. *Frontiers in Zoology* 13:24.

Jaatinen K, Møller AP & Öst M. Annual variation in predation risk is related to the direction of selection for brain size in the wild. Inskickat manuskript.

Jean-Gagnon F, Legagneux P, Gilchrist HG, Bélanger S, Love OP & Bêty J, 2018. The impact of sea ice conditions on breeding decisions is modulated by body condition in an arctic partial capital breeder. *Oecologia* 186: 1-10.

de Jongh PJ, de Jongh E, Pienaar Pienaas M, Gordon-Grant H, Oberholzer M & Santana L, 2015. The impact of pre-selected variance inflation factor thresholds on the stability and predictive power of logistic regression models in credit scoring. *Orion* 31: 17-37.

- Kauhala K & Auniola M, 2001. Diet of raccoon dogs in summer in the Finnish archipelago. *Ecography* 24: 151-156.
- Kilpi M & Lindström K, 1997. Habitat-specific clutch size and cost of incubation in common eiders, *Somateria mollissima*. *Oecologia* 111: 297-301.
- Kilpi M & Öst M, 2002. Merikotkan vaikutus Tvärminnen haahkakantaan. *Suomen Riista* 48: 27-33.
- Kilpi M, Öst M, Lindström K & Rita H, 2001. Female characteristics and parental care mode in the crèching system of eiders, *Somateria mollissima*. *Animal Behaviour* 62: 527-534.
- Kilpi M, Jaatinen K & Öst M, 2018. Suomen haahkakannan kato - mitä oikein tapahtui? *Suomen Riista* 64: 7-20.
- Kotrschal A, Rogell B, Bundsen A, Svensson B, Zajitschek S, Brännström I, Immler S, Maklakov AA & Kolm N, 2013. Artificial selection on relative brain size in the guppy reveals costs and benefits of evolving a larger brain. *Current Biology* 23: 168-171.
- Kurvinen L, Kilpi M, Nordström M & Öst M, 2016. Drivers of decline and changed nest-site preference of the Baltic eider: an island-level analysis from south-western Finland. *Ornis Fennica* 93: 55-66.
- LaManna JA & Martin TE, 2017. Seasonal fecundity and costs to λ are more strongly affected by direct than indirect predation effects across species. *Ecology* 98: 1829-1838.
- Laursen K & Møller AP, 2014. Long-term changes in nutrients and mussel stocks are related to numbers of breeding eiders *Somateria mollissima* at a large Baltic colony. *PLoS One* 9: e95851.
- Lehikoinen A, Kilpi M & Öst M, 2006. Winter climate affects subsequent breeding success of common eiders. *Global Change Biology* 12: 1355-1365.
- Lehikoinen A, Christensen TK, Öst M, Kilpi M, Saurola P & Vattulainen A, 2008. Large-scale change in the sex ratio of a declining eider *Somateria mollissima* population. *Wildlife Biology* 14: 288-301.
- Leighton PA, Horrocks JA & Kramer DL, 2010. Conservation and the scarecrow effect: Can human activity benefit threatened species by displacing predators? *Biological Conservation* 143: 2156-2163.
- Lima SL, 2009. Predators and the breeding bird: behavioral and reproductive flexibility under the risk of predation. *Biological Reviews* 84: 485-513.
- Love OP, Gilchrist HG, Descamps S, Semeniuk CA & Bêty J, 2010. Pre-laying climatic cues can time reproduction to optimally match offspring hatching and ice conditions in an Arctic marine bird. *Oecologia* 164: 277-286.
- Martin TE, 1993. Nest predation and nest sites. *Bioscience* 43: 523-532.
- McDougall P & Milne H, 1978. The anti-predator function of defecation on their own eggs by female eiders. *Wildfowl* 29: 55-59.

- Mehlum F, 1991. Egg predation in a breeding colony of the common eider *Somateria mollissima* in Kongsfjorden, Svalbard. Norsk Polarinstitut Skrifter 195:37–45.
- Meijer T & Drent R, 1999. Re-examination of the capital and income dichotomy in breeding birds. Ibis 141: 399-414.
- Milne H, 1974. Breeding numbers and reproductive rate of eiders at the Sands of Forvie national nature reserve, Scotland. Ibis 116: 135-152.
- Milne H, 1976. Body weights and carcass composition of the common eider. Wildfowl 27: 115-122.
- Møller AP, 2010. Brain size, head size and behaviour of a passerine bird. Journal of Evolutionary Biology 23: 625-635.
- Mörner T, Hansson T, Carlsson L, Berg AL, Ruiz Múnos Y, Gustavsson H, Mattsson R & Balk L, 2017. Thiamine deficiency impairs common eider (*Somateria mollissima*) reproduction in the field. Scientific Reports 7: 14451.
- Murtaugh PA, 2009. Performance of several variable-selection methods applied to real ecological data. Ecology Letters 12: 1061-1068.
- Negazzi S, Noreikiene K, Öst M & Jaatinen K, 2016. Reproductive investment is connected to innate immunity in a long-lived animal. Oecologia 182: 347-356.
- Nordström M & Korpimäki E, 2004. Effects of island isolation and feral mink removal on bird communities on small islands in the Baltic Sea. Animal Ecology 73: 424-433.
- Nordström M, Högmander J, Nummelin J, Laine J, Laanetu N & Korpimäki E, 2002. Variable responses of waterfowl breeding populations to long-term removal of introduced American mink. Ecography 25: 384-394.
- von Numers M, 1995. Distribution, numbers and ecological gradients of birds breeding on small islands in the Archipelago Sea, SW Finland. Acta Zoologica Fennica 197: 1-127.
- Parker H & Holm H, 1990. Patterns of nutrient and energy-expenditure in female common eiders nesting in the high Arctic. Auk 107: 660-668.
- Pöysä H, 1988. Do foraging Teals exploit gulls as early warners? Ornis Scandinavica 19: 70-72.
- Ramula S, Öst M, Lindén A, Karell P & Kilpi M, 2018. Increased male bias in eider ducks can be explained by sex-specific survival of prime-age breeders. PLoS One 13: e0195415.
- Reid JM, Monaghan P, Ruxton GD, 2000. Resource allocation between reproductive phases: the importance of thermal conditions in determining the cost of incubation. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 267:37-41.
- Ricklefs R, 1969. An analysis of nesting mortality in birds. Smithsonian Contributions to Zoology 9: 1-48.

Romero LM, 2002. Seasonal changes in plasma glucocorticoid concentrations in free-living vertebrates. *General and Comparative Endocrinology* 128: 1-24.

Sæther BE & Bakke Ø, 2000. Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology* 81: 642-653.

Seltmann MW, Öst M, Jaatinen K, Atkinson S, Mashburn K & Hollmén T, 2012. Stress responsiveness, age and body condition interactively affect flight initiation distance in breeding female eiders. *Animal Behaviour* 84: 889-896.

Seltmann MW, Jaatinen K, Steele B & Öst M, 2013. Boldness and stress responsiveness as drivers of nest-site selection in a ground-nesting bird. *Ethology* 119: 1-13.

Sénéchal E, Bêty J, Gilchrist HG, Hobson KA & Jamieson SE, 2011. Do purely capital layers exist among flying birds? Evidence of exogenous contribution to arctic-nesting common eider eggs. *Oecologia* 165: 593-604.

Sheriff MJ & Love OP, 2013. Determining the adaptive potential of maternal stress. *Ecology Letters* 16: 271-280.

Stien J & Ims RA, 2016. Absence from the nest due to human disturbance induces higher nest predation risk than natural recesses in common eiders *Somateria mollissima*. *Ibis* 158: 249-260.

Stien J, Yoccoz NG & Ims RA, 2010. Nest predation in declining populations of common eiders *Somateria mollissima*: an experimental evaluation of the role of hooded crows *Corvus cornix*. *Wildlife Biology* 16: 123-134.

Suomen Ympäristökeskus, 2017. Lintudirektiivin (2009/147/ EY) 12 artiklan mukainen raportointi 2013. <bd.eionet.europa.eu/article12/report?period=1&country=FI>

Suraci JP, Clinchy M, Dill LM, Roberts D & Zanette LY, 2016. Fear of large carnivores causes a trophic cascade. *Nature Communications* 7: 10698.

Swennen C, 1990. Dispersal and migratory movements of eiders *Somateria mollissima* breeding in the Netherlands. *Ornis Scandinavica* 21: 17-27.

Swennen C, Ursem JCH & Duiven P, 1993. Determinate laying and egg attendance in common eiders. *Ornis Scandinavica* 24: 48-52.

Söderström B, Pärt T & Rydén J, 1998. Different nest predator faunas and nest predation risk on ground and shrub nests at forest ecotones: an experiment and a review. *Oecologia* 117: 108-118.

Tenovuo R, 1963. Zur brutzeitlichen Biologie der Nebelkrähe (*Corvus corone cornix* L.) im äusseren Schärenhof Südwestfinnlands. *Annales Zoologici Societatis Vanamo* 25: 1-147.

Väänänen VM, 2000. Predation risk associated with nesting in gull colonies by two *Aythya* species: observations and an experimental test. *Journal of Avian Biology* 31: 31-35.

Valkama J, Vepsäläinen V & Lehikoinen A, 2011: Suomen III Lintuatlas. Luonnontieteellinen keskusmuseo ja ympäristöministeriö, Helsinki. Hämtat den 5.12.2018 från atlas3.lintuatlas.fi

- Vösa R, Högmander J, Nordström M, Kosonen E, Laine J, Rönkä M & von Numers M, 2017. Saaristolinnuston historia, kannankehitys ja nykytila Turun saaristossa/Skärgårdsfågelfaunans historia, utveckling och nuläge i Åbo skärgård. Forststyrelsens naturskyddspublikationer: serie A 226. Forststyrelsen, Vanda.
- Waldeck P & Larsson K, 2013. Effects of winter water temperature on mass loss in Baltic blue mussels: Implications for foraging sea ducks. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 444: 24-30.
- Waldeck P, Kilpi M, Öst M & Andersson M, 2004. Brood parasitism in a population of common eider (*Somateria mollissima*). *Behaviour* 141: 725-739.
- Williams TD, 2005. Mechanisms underlying the costs of egg production. *BioScience* 55: 39-48.
- Zanette LY, White AF, Allen MC & Clinchy M, 2011. Perceived predation risk reduces the number of offspring songbirds produce per year. *Science* 334: 1398-1401.
- Zimmer C, Larriva M, Boogert NJ & Spencer KA, 2017. Transgenerational transmission of a stress-coping phenotype programmed by early-life stress in the Japanese quail. *Scientific Reports* 7: 46125.
- Öst M & Steele B, 2010. Age-specific nest-site preference and success in eiders. *Oecologia* 162: 59-69.
- Öst M & Jaatinen K, 2015. Smart and safe? Antipredator behavior and breeding success are related to head size in a wild bird. *Behavioral Ecology* 26: 1371-1378.
- Öst M, Vitikainen E, Waldeck P, Sundström L, Lindström K, Hollmén T, Franson JC & Kilpi M, 2005. Eider females form non-kin brood-rearing coalitions. *Molecular Ecology* 14: 3903-3908.
- Öst M, Wickam M, Matulionis E & Steele B, 2008. Habitat-specific clutch size and cost of incubation in eiders reconsidered. *Oecologia* 158: 205-216.
- Öst M, Lehikoinen A, Jaatinen K & Kilpi M, 2011. Causes and consequences of fine-scale breeding dispersal in a female-philopatric species. *Oecologia* 166: 327-336.
- Öst M, Ramula S, Lindén A, Karell P & Kilpi M, 2016. Small-scale spatial and temporal variation in the demographic processes underlying the large-scale decline of eiders in the Baltic Sea. *Population Ecology* 58: 121-133.
- Öst M, Lindén A, Karell P, Ramula S & Kilpi M, 2018. To breed or not to breed: drivers of intermittent breeding in a seabird under increasing predation risk and male bias. *Oecologia* 188: 129-138.