

**Faktorer som påverkar tillväxt hos borymmande ejderungar  
(*Somateria mollissima*)**

**Pro gradu-avhandling**

Hans-Peter Huhtala

Miljö- och marinbiologi

Fakulteten för naturvetenskaper och teknik

Åbo Akademi

Våren 2019

**Åbo Akademi**  
**Fakulteten för naturvetenskaper och teknik**  
**Miljö- och marinbiologi**  
**Våren 2019**

**Hans-Peter Huhtala**

**Faktorer som påverkar tillväxt hos borymmande ejderungar (*Somateria mollissima*)**

**Pro gradu-avhandling, 54 s.**

**Nyckelord: Ejder, ejderunge, *Somateria mollissima*, borymmande, *Anatidae*, tidig utveckling, utvecklingsmässig plasticitet, maternella effekter, maternell ålder, gruppstorlek, predation**

---

Förhållandena under den tidiga utvecklingen formar en individs utveckling och därmed även den vuxna fenotypen. Tendensen att formas av sin omgivning och inte enbart avspeglar sin genotyp benämns utvecklingsmässig plasticitet. Födötillgång, predation och social uppväxtmiljö (t.ex. gruppstorlek) har ansetts vara viktiga faktorer som formar den tidiga utvecklingen. Även förädlarnas egenskaper såsom ålder, kroppscondition och personlighet har konstaterats påverka avkommans egenskaper under uppväxtperioden. Den tidiga utvecklingen är en känslig period i individens liv och då störningar sker under denna fas kan detta ha stora konsekvenser för en individs livstida fitness.

Min pro gradu-avhandling behandlar tidig utveckling hos den borymmande ejdern (*Somateria mollissima*). Hos denna art, i likhet med andra borymmande arter, är informationen om vilka faktorer som påverkar den tidiga utvecklingen bristfällig. Främst p.g.a. logistiska svårigheter att följa med den tidiga utvecklingsfasen. Följaktligen har forskningen främst fokuserat på bostannande arter. Forskningen har även fokuserat på effekterna av, och inte orsakerna till, undermåligt tillstånd (t.ex. liten kroppsstorlek).

Jag undersökte hur predation, gruppstorlek och personliga egenskaper hos ådan (ålder, kroppscondition, djärvhet mätt som flyktavstånd från boet, relativ huvudvolym som ett index för kognitiv förmåga) påverkar avkommans kroppsstorlek mätt som kroppslängd under dess första levnadsveckor till sjöss. Fältarbetet skedde under våren 2016 i skärgården kring Tvärminne zoologiska station. Kompletterande data från åren 2013–2015 användes även för att kunna undersöka årseffekter och för att kunna dra mer generella slutsatser. Ejderungarnas kroppsstorlek härleddes via bildanalys (ImageJ) genom att relatera deras kroppslängd till uppmätt huvudlängd hos skötande ådor. Data bestående av ådans egenskaper och predationsrisk insamlades i samband med bobsök under häckningsperioden. Predationsrisken uppskattades dels som predationstryck på ruvande ådor i hela studieområdet utifrån antalet dödade ådor som hittats per häckningsförsök (årlig predationsrisk) och dels som andelen plundrade bon på varje holme (öspecifik predationsrisk). Vid bobsöken märktes ådor och ejderungar individuellt för att kunna identifieras efter att de lämnat boet vilket sker inom ca ett dygn efter kläckning. Gruppstorleken (antalet ådor och ungar i kullarna) observerades när fåglarna var till sjöss.

Jag kunde visa att ejderungars kroppslängd under den tidiga utvecklingen positivt korrelerade med ålder och negativt med ådans ålder samt antalet ungar i den kull de ingick i till sjöss. Ingen signifikant koppling till övriga egenskaper hos ådan eller till predationsrisken kunde påvisas. Metoden som användes för att bestämma kroppsstorleken av ejderungarna till sjöss visade sig vara robust och användbar för bestämning av kroppsstorlek av små individer till sjöss eftersom effekten av åldern på ungsstorleken var stark, trots att variationen i observerad ålder i mitt sampel var liten. Metoden var inte heller beroende av bildmaterial av hög kvalitet eftersom bildkvalitet i form av pixeldensitet, som inkluderades i analysen för att kontrollera för detta, inte hade något samband med ejderungarnas storlek.

Den negativa effekten av gruppstorleken på uppmätt kroppsstorlek hos ungar kunde tänkas vara en effekt av mindre tillgänglig föda per capita. Alternativt kan resultatet tolkas som en indirekt effekt av predation eftersom ökad predationsrisk kan leda till ökad gruppstorlek. Predation kan resultera i försämrad tillväxt hos ungar eftersom oftare förekommande predationsförsök av främst trutar (*Larus spp.*) och havsörn (*Haliaeetus albicilla*) kan leda till ökad förflyttning och därmed större energiförbrukning och mindre effektivt näringssök.

Det negativa förhållandet mellan ådans ålder och ungaras kroppsstorlek beror knappast på att äldre ådor är av sämre kvalitet eller lider av åldersrelaterad degeneration. Hos ejdern tenderar häckningsframgången och den sociala dominansen i själva verket att öka med ådans ålder. De ådor som ingick i min studie var relativt unga om man jämför deras ålder med artens förväntade livslängd. Den negativa effekten av ådans ålder på ejderungarnas storlek kunde bero på en allokeringsskonflikt mellan äggkullstorlek och äggstorlek. En sidanalys visade att det fanns en trend för äldre ådor att lägga lättare ägg. Detta kan vara en passiv effekt med ringa betydelse för äldre ådors förökningsframgång. Äldre ådor kan klara av att lägga en större kull då de har större energireserver, men mindre ungar kan i princip ha högre mortalitet. Det är även möjligt att äldre ådor kan lägga en större kull och ha bättre förökningsframgång eftersom de kunde tänkas motverka avkommans mindre storlek med större erfarenhet av ungomvårdnad och/eller för att de är mer dominant i sammanslagna kullar.

Gruppstorleken och ådans ålder är faktorer som varierade kraftigt ejderungar emellan. Att faktorerna var associerade med ungens kroppsstorlek under en kritisk period när mortaliteten för ejderungar är som högst tyder på att de kan ha omfattande inverkan på fitness. All ny information gällande ejderns tidiga utveckling är viktig då den skandinaviska populationen har minskat kraftigt under de senaste årtiondena. Metoden som användes för att bestämma ejderungarnas kroppsstorlek kan även nyttjas för vidare studie av ejderns, och andra borymmande arters tidiga utveckling.

## Åbo Akademi

Faculty of Science and Engineering

Environmental – and Marine Biology

Spring 2019

Hans-Peter Huhtala

**Factors influencing the growth of precocial common eider ducklings (*Somateria mollissima*)**

**M.Sc. Thesis, 54 pp.**

**Keywords: Eider, eider duckling, *Somateria mollissima*, precocial, *Anatidae*, early development, developmental plasticity, maternal effects, maternal age, group size, predation**

---

Conditions during early development shape the development of an individual and thus also its future phenotype.

Developmental plasticity describes the adult phenotype as the product of not only its genotype, but also its environment during development. Food availability, predation and the social environment (e.g. group size) have been deemed important in shaping early development. Parental characteristics such as age, body condition and personality have also been found to affect their offspring's early development. Early development is a critical period in an individual's life, wherein developmental disturbances can have major consequences for lifetime fitness.

This master's thesis deals with the early development of the precocial eider (*Somateria mollissima*). The factors affecting early development in the eider are, like in other precocial species, poorly understood. This is mainly due to the challenging logistics associated with the study of this developmental period. Because of these difficulties, focus has mainly been on altricial species. Research has also mostly dealt with future consequences of, rather than causal factors behind, a poorer state of an individual (e.g. small body size) during early development.

I studied how predation, group size and maternal characteristics (age, body condition, boldness as defined by flight initiation distance from the nest, relative head volume as a proxy for cognitive ability) affected body size of eider ducklings, measured as body length, during their first weeks at sea. Fieldwork was done during the spring of 2016 in the archipelago surrounding Tvärminne Zoological Station. Complementary data from 2013-2015 were also used so that annual variation could be studied and so that more generalized conclusions could be drawn. The body length of the ducklings was derived via image analysis (ImageJ) by relating their unknown body length to the known head length of nearby tending females. Data on individual characteristics of females and predation risk were gathered during nest visits during the breeding season. Predation risk was estimated in two different ways. Annual predation risk was estimated for the entire area by determining the number of observed killed females per nesting attempt, and island-specific predation risk was given by the number of depredated nests per nesting attempt. Eider females and ducklings were individually marked during nest visits to allow identification after nest exodus, which usually takes place within a day after hatching. Group size (number of ducklings and brood-tending females) was observed when the birds were at sea.

I found that duckling body length during early development was positively correlated with age and negatively with the maternal age and the number of ducklings in the brood at sea. No significant relationships were found for other maternal features or for predation risk. The method for assessing duckling body length was robust and practical because the effect of age on the size of the ducklings was strong, even though the variance in the age of observed ducklings was low. The method was also not dependent on high quality image material, since image quality (defined as pixel density) was included as a control and did not show any significant relationship with size of the ducklings.

The negative effect of group size on duckling body size could be an effect of less food per capita for the ducklings. It could also be an effect of predation, which leads to larger group sizes. Predation could lead to increased movement due to predator attacks by larger gulls (*Larus* spp.) and white-tailed eagle (*Haliaeetus albicilla*), and this could lead to poorer growth due to higher energy expenditure and decreased foraging efficiency. It is unlikely that the negative relationship between duckling size and maternal age is caused by poorer individual quality or senescence. Age has in fact been associated with better breeding success and social dominance in the eider. Furthermore, the eider females observed in this study were relatively young in relation to the species' expected life expectancy. The negative correlation between maternal age and duckling body size could be the result of a trade-off between clutch size and egg size. An ancillary statistical analysis indeed showed that there was a trend for older females to lay lighter eggs. The tendency for older females to lay a larger clutch consisting of smaller eggs could be a passive effect with little effect on breeding success (since smaller body size might increase mortality), caused by their ability to lay a larger clutch due to their better energy reserves. It could also be that older females are able to lay a larger clutch with better breeding success since they might be able to counteract the smaller size of their ducklings with their experience of parental care and/or social dominance in coalitions.

Group size and maternal age showed considerable variation between individual ducklings. The fact that these factors were associated with duckling body size at a critical age, when mortality risk peaks for ducklings, indicates that these factors may have major fitness repercussions. Novel information on the factors affecting early development in the eider is important, since the Scandinavian population has declined dramatically during the last decades. The method I used to determine duckling body length can be used to further study which factors affect early development in the eider, but also in other hitherto unstudied species with precocial young.

1.	Introduktion .....	1
1.1.	Faktorer som påverkar tidig utveckling som i sin tur påverkar på fitness .....	1
1.1.1.	Uppväxtförhållandena påverkar tidig utveckling .....	1
1.1.1.1.	Födottillgång påverkar tillväxt .....	1
1.1.1.2.	Föräldrars egenskaper kan påverka tillväxt .....	2
1.1.1.3.	Predation kan påverka tillväxt .....	3
1.1.1.4.	Antalet avkomma kan påverka dess per capita tillväxt .....	3
1.1.2.	Uppväxtförhållandena påverkar fitness .....	4
1.1.2.1.	Uppväxtförhållandena under tidig utveckling är associerade med mortalitet i flera livsstadier .....	5
1.1.2.2.	Uppväxtförhållandena är associerade med fertilitet och häckningsframgång .....	5
1.2.	Utvecklingsmässig plasticitet .....	5
1.2.1.	Kompenserande tillväxt motverkar minskad tillväxt men kan innebära senare kostnader .....	6
1.2.2.	Utvecklingsmässig plasticitet kan framkallas av förhållandena före födsel .....	7
1.3.	Kunskapsluckor .....	8
1.3.1.	Studier utförda på bostannande arter är inte nödvändigtvis applicerbara på borymmande .....	8
1.3.2.	Forskningsfokus på effekter och inte på orsaker .....	9
1.3.3.	Resultat för flere faktorer motsägelsefulla .....	9
1.3.4.	Studier under artificiella förhållanden inte nödvändigtvis applicerbara på naturpopulationer .....	9
1.4.	Arbetets målsättningar .....	10
1.4.1.	Frågeställningar och hypoteser .....	10
1.4.1.1.	Kroppskondition .....	11
1.4.1.2.	Ålder .....	12
1.4.1.3.	Djärvhet .....	12
1.4.1.4.	Kognitiv förmåga .....	13
1.4.1.5.	Predation .....	13
1.4.1.6.	Gruppstorlek .....	14
1.4.2.	Ejdern som försöksorganism .....	14
1.4.2.1.	Ejders förekomst, ungdomvårdnadsbeteende och sexuella dimorfism .....	14
1.4.2.2.	Gruppstorlek efter kläckning .....	14
1.4.2.3.	Ådors kroppskondition, ålder och djärvhet .....	15
1.4.2.4.	Predationens effekter på ejderns biologi .....	16
2.	Material och metoder .....	17
2.1.	Fältarbete och studieområde .....	17
2.1.1.	Datansamling vid bobesök 1 .....	19
2.1.1.1.	Märkning av ådor .....	19
2.1.1.2.	Bestämning av ruvningsstadium och äggkullens vikt och storlek .....	19
2.1.1.3.	Ådans individuella egenskaper .....	19
2.1.1.4.	Årlig predationsrisk och öspecifik predationsrisk .....	21
2.1.2.	Datansamling vid bobesök 2 .....	21
2.1.2.1.	Häckande ådors flyktavstånd .....	21
2.1.2.2.	Märkning av ejderungar .....	22

2.1.3.	Datansamling efter kläckning.....	22
2.1.3.1.	Gruppstorlek efter kläckning.....	22
2.1.3.2.	Bestämning av ungarnas kroppsstorlek .....	23
2.2.	Statistik.....	24
2.2.1.	Beskrivande statistik av materialet.....	24
2.2.2.	Statistisk analys och modellsektion .....	25
3.	Resultat .....	27
3.1.	Modellsektion .....	27
3.2.	Faktorer som förklarade den uppmätta ungens storlek .....	28
4.	Diskussion .....	33
4.1.	Ådans ålder och dess relation till avkommans kroppsstorlek .....	33
4.1.1.	Ådans ålder, förhållandet mellan kullstorlek och äggstorlek, och effekter på tillväxt efter kläckningen ...	33
4.1.2.	Åldersrelaterad mortalitet och dess förhållande till investering i förökningen .....	34
4.1.3.	Äldre ådors större kroppsreserver kan möjliggöra produktion av flere men lättare ägg .....	35
4.1.4.	Ådans erfarenhet kan gynna avkomman vid kullsammanlagningar .....	35
4.1.5.	Ådans erfarenhet kan påverka ungarnas tillväxt genom erfarenhet av området .....	36
4.2.	Gruppstorlek och dess relation till avkommans kroppsstorlek .....	36
4.2.1.	Gruppstorleken och ejderungarnas födotillgång samt rörelsemönster .....	36
4.2.2.	Förhållandet mellan gruppstorlek och kroppsstorlek kan bero på predation .....	37
4.2.3.	Gruppstorlek och dess koppling till stress .....	38
4.2.4.	Hunger hos borymmande avkomma och dess koppling till energiförbrukning .....	38
4.3.	Metodkritik och potentiella förbättringar .....	39
4.3.1.	Datamängd och variansen i uppmätta ungars ålder .....	39
4.3.2.	Är effektstorleken tillräcklig för att antyda biologisk relevans? .....	40
4.3.3.	Metodens noggrannhet och användbarhet .....	41
4.4.	Slutsatser .....	41
5.	Tack .....	42
6.	Referenser .....	43
	Appendix .....	55

## 1. Introduktion

### 1.1. Faktorer som påverkar tidig utveckling som i sin tur påverkar på fitness

#### 1.1.1. Uppväxtförhållandena påverkar tidig utveckling

Vetenskapen har under en lång tid vetat att förhållandena under den tidiga utvecklingen kan påverka tillväxten, och det finns ett brett utbud av studier som har påvisat detta samband (Desai & Hales 1997, Gebhardt-Heinrich 1998, Lindström 1999, Monaghan 2008). Förhållandenas påverkan på den tidiga utvecklingen har studerats i naturliga förhållanden, men även genom att manipulera faktorer i både fält och laboratorium. Laboratoriestudier gör det möjligt att kontrollera faktorer såsom födointag och miljö, och på grund av detta kan man lättare isolera och undersöka påverkande faktorer och därmed dra slutsatser om orsak och verkan. Detta sker dock på bekostnad av eventuella resultatets applicerbarhet; det som gäller i specifika laboratorieförhållanden behöver inte gälla i naturen. Detta har i flera fall konstaterats (Calisi & Bentley 2009). Studier utförda i naturliga förhållanden är mer generellt sätt applicerbara, men ger ringa möjlighet att dra slutsatser om orsak och verkan för ett fenomen. Svagheterna hos bägge angreppssätten innebär att det är viktigt att det både finns studier som undersöker orsak och verkan, och studier som är mer applicerbara för naturliga populationer.

##### *1.1.1.1. Födötillgång påverkar tillväxt*

En välstuderad och viktig faktor som påverkar den tidiga utvecklingen är födötillgången. Hos arter där förädlarna aktivt matar sin avkomma är födötillgången i form av bytesdensitet kopplat till avkommans tillväxt (Bryant 1975, Blancher & Robertson 1987). Vattenområdets biomassa och valet av betesmark på land har även visats ha en inverkan på kroppsstorleken hos arter där avkomman är självförsörjande (Hunter et al. 1984, Larsson & Forslund 1991).

Kopplingen mellan födötillgången och tillväxten hos avkomman har även kunnat påvisas genom att manipulera mängden föda tillgänglig per avkomma. Kompletterande föda leder till högre kropps vikt, större strukturell storlek och ökad tillväxthastighet (Richner 1992, Searcy et al. 2004, Vafidis et al. 2016). Nivån av födotillförsel av föräldrar, hos arter där det

sker, är även associerat med tillväxttakten hos fågelungarna (Davies 1986). Det är inte enbart mängden föda som man funnit påverka avkommans tillväxt, även kvaliteten av födan som intas av unga har visats spela en roll (Johnson 1971, Johnston 1993).

#### 1.1.1.2. Föräldrars egenskaper kan påverka tillväxt

Föräldrars egenskaper, även sådana som inte är enkom kopplade till deras genetik utan även till sådana kopplat till deras tillstånd som exempelvis kan formas av näringstillgång och erfarenhet, har visats påverka avkommans tillväxtmönster. Förökningserfarenhet har visats ha en positiv effekt på tillväxten hos avkomman (Coulson & Porter 1985, Hipfner & Gaston 2002). Förökning för honor är i överlag resurskrävande, och honor i sämre kroppscondition har visats ha sämre förökningsframgång (Barbraud & Chastel 1999, Quillfeldt & Masello 2003). Avkommans tillväxt och kroppscondition har även förknippats med moderns kroppscondition (Newbrey & Reed 2009). Det finns dock variation arter emellan gällande hur mycket förökningsframgången påverkas av honans kroppscondition. Variationen kan delvis förklaras av strategin honorna använder sig av för att tillfredsställa energikraven som förökningen ställer. Hos vissa arter används lagrade resurser till förökningen (eng. *capital breeder*) medan det hos andra används resurser som införskaffas kontinuerligt och progressivt medan förökningen pågår (eng. *income breeder*) (se t.ex. Guillemain et al. 2008, Stephens et al. 2009). Termerna beskriver varsin ände av ett spektrum, och en art befinner sig ofta någonstans mittemellan dessa ändor (Meijer & Drent 1999). Hos arter som främst använder sig av lagrade resurser till förökning har man inte oväntat funnit ett starkare samband mellan kroppscondition och förökningsframgång jämfört med arter som införskaffar sig föda kontinuerligt under förökningen (Stephens et al. 2009).

Föräldrars personlighet kan påverka avkommans tillväxt. Begreppet personlighet syftar på konsekventa skillnader i individers beteendemässiga och fysiologiska egenskaper som är stabila över tid och sammanhang (se t.ex. Stamps & Groothuis 2010). Enligt en inflytelserik hypotes om evolutionen av personlighet (eng. *growth-mortality trade-off hypothesis*) kommer beteendemönster som både främjar tillväxt men också ökar mortalitetsrisken att vara positivt korrelerade med varandra (Stamps 2007) och bevis för detta föreligger (Björkman & Larsson 1991, Biro et al. 2006).

Ökad stress hos modern, som ofta avspeglar sig som förhöjda nivåer av glukokortikoider, kan vara associerat med mindre storlek hos avkomman (Saino et al. 2005, Sheriff et al. 2009). Högre nivåer av stresshormon i äggstadiet har även visats leda till lägre tillväxt hos avkomman (Hayward & Wingfield 2004). Högre nivåer av glukokortikoider är dock även förknippade med större tillväxt hos avkomman (Chin et al. 2009). Större tillväxt orsakad av högre stress kunde exempelvis hjälpa avkomman undvika predatorer, och bevis för detta föreligger (Rivers et al. 2012). Studier har även visat att maternell stress (se 1.2.2.) kan påverka avkommans utveckling positivt om den signalerar korrekt information om kommande förhållanden (t.ex. nivån på predationen, resurstillgången, klimatet) och förbereder avkomman för dem (Sheriff & Love 2013).

Nivån av stress en förälder upplever kan även orsaka generationsöverskridande effekter; där maternell stress är associerat med lägre tillväxt och försiktigare utforskningsbeteende hos avkommans avkomma (Pollard 1986, Guibert et al. 2013).

#### 1.1.1.3. *Predation kan påverka tillväxt*

Nivån på predation kan negativt påverka nivån på tillväxt under den tidiga utvecklingen genom att vara födobegränsande genom minskad födotillförsel av föräldrarna (Scheuerlein & Gwinner 2006). Predation kan teoretiskt sett även vara kopplad till ökad tillväxt betraktat ur ett livshistorieperspektiv. Detta resonemang bygger på att den juvenila fasen är speciellt farlig för en individ. Att snabbt växa ur den, eller att växa på ett sätt som minskar på faran (se 1.1.1.2.), är därmed fördelaktigt. I en omfattande studie av Martin et al. (2011) undersöktes ett antal tättingarter (*Passeriformes*) i varierande habitat och geografi. I studien fann man flera fall där nivån på predation av ungar var kopplad till högre tillväxthastighet.

#### 1.1.1.4. *Antalet avkomma kan påverka dess per capita tillväxt*

Livshistorieteori bygger på antagandet att en individ kan höja sin livstida fitness genom att delvis uppoffra en fitnessrelaterad egenskap för att förstärka en annan (Stearns 1989). På detta sätt maximeras fitness (Krebs & Davies 2009). Ett exempel på en allokeringskonflikt av detta slag är konflikten mellan avkommans storlek och antal (Smith & Fretwell 1974).



Kullstorlek har i flera studier genom experimentell manipulation visats korrelera negativt med tillväxt (Smith et al. 1989, Naguib et al. 2004, Alonso-Alvarez et al. 2006). En större kullstorlek har visats ha en särskilt negativ effekt på tillväxt hos fågelungar när födotillgången är dålig (Tremblay et al. 2003). Experimentell manipulation av kullstorlek har även visat att stor kullstorlek kan ha generationsöverskridande effekter; ungar som härstammar från fåglar som växte upp i förstörade kullar och vars tidiga utveckling hämmades av detta, har även visats ha avkomma med nedsatt tillväxt (Naguib & Gil 2005).

Ifall födotillgången är riklig och föräldrarna befriade från allokeringskonflikten mellan avkommans antal och kvalitet, kan kullstorlek istället vara korrelerad med högre tillväxt av fågelungar (Martin et al. 2011). Detta om exempelvis intensiteten tiggeri av ungarna (Hinde et al. 2010) eller kullstorlek i överlag (Chalfoun & Martin 2010) är korrelerad med och samtidigt är den drivande faktorn för föräldrarnas födotillförsel.

Studier av gäss (*Anseridae*) tyder även på att större kullstorlek kan leda till större tillväxt hos fågelungar genom ökad konkurrenskraft vid födosök. Detta eftersom inomartskonkurrens om föda grupper emellan förekommer hos dessa arter. Då kan en större grupp potentiellt monopolisera födoresurser bättre än en mindre (Lepage et al. 1998, Loonen et al. 1999).

#### 1.1.2. Uppväxtförhållandena påverkar fitness

Fitness för en individ eller fenotyp definieras i grova drag som dess förmåga att överleva och föröka sig i den omgivning den befinner sig i, och därmed bidra med genetiskt material till framtida generationer (Orr 2009). Förmågan att överleva och föröka sig är summan av flera olika egenskaper såsom livskraft, parningsframgång och fekunditet (Orr 2009). Summan av dessa fitnesskomponenter definieras som en individs absoluta fitness (Orr 2009). Ur ett evolutionärt perspektiv är det dock relativ fitness, en individs fitness jämfört med artfränder i samma population, som är den mest relevanta. Detta eftersom naturligt urval är en tävlingsbaserad process; du vinner en evolutionär fördel när någon annan förlorar en (Orr 2009).

#### 1.1.2.1. Uppväxtförhållandena under tidig utveckling är associerade med mortalitet i flera livsstadier

Det finns ett brett understöd för ett negativt förhållande mellan relativ kroppsvikt i ung ålder och förhöjd mortalitet under resterande tidig utveckling. Detta samband har funnits i flera stadier av den tidiga utvecklingen, både mycket tidigt och senare under första levnadsåret. Svält, ansträngande flytt och ökad predation har givits som potentiella förklaringar (Owen & Black 1989, Swennen 1989, Longcore et al. 1991, Magrath 1991). Tröskelvärden för överlevnad till flygg ålder och för att överleva ansträngande flyttningar, med avseende på kroppsvikt vid ung ålder har även konstaterats (Owen & Black 1989, Magrath 1991). Föräldrarnas kroppsvikt, häckningserfarenhet och ålder är även associerat med avkommans mortalitet (Blomqvist et al. 1997, Torres et al. 2011).

#### 1.1.2.2. *Uppväxtförhållandena är associerade med fertilitet och häckningsframgång*

Ett positivt samband mellan honornas kroppsvikt under den tidiga utvecklingen och framtida kullstorlek har kunnat påvisas (Haywood & Perrins 1992). Honor som växt upp i stora kullar och vars tillväxt påverkats negativt av detta har även konstaterats producera färre ungar under sin livstid (Alonso-Alvarez et al. 2006). Det har även visats att lägre kroppsvikt i ung ålder kan påverka individens senare förökningsframgång genom framtida habitatkvalitet, eftersom ungar med högre kroppsvikt visats vara mer benägna att sprida sig till områden med bättre förutsättningar för födosök och häckning (Verhulst et al. 1997).

Stress före födseln har även visats påverka fåglars fertilitet negativt. Prenatal stress hos individer är kopplat till lägre befruktningsgrad hos honor och störningar i reproduktionsbeteende hos hanar (Guibert et al. 2013, men se 1.1.1.2.). Sämre näringstillgång och kroppskondition för honor före häckning är även associerat med nedsatt fekunditet hos avkomman (Gorman & Nager 2004).

## 1.2. Utvecklingsmässig plasticitet

En stor del av fenotypisk variation är ärftlig (Boag & van Noordwijk 1987). Utvecklingsmässig plasticitet beskriver fenomenet där även omgivningen påverkar en individs utveckling och formar den vuxna fenotypen. Utvecklingsmässig plasticitet innebär att en vuxen fenotyp

inte enbart avspeglar genotypen, utan är resultat av samspelet mellan en individs genetik och dess omgivning. Denna plasticitet bör dock inte ses som något skilt från en individs genetik, utan som en del av den (Pigliucci 2005). När omgivningen ger upphov till klara, diskreta fenotyper kallas detta polyfenism. Ett exempel på polyfenism är fjärilar vars färg starkt påverkas av temperatur och ljusförhållanden under den tidiga utvecklingen. Smärre förändringar hos individer som framkommer som en reaktion av omgivningen har även kunnat konstateras, och effekterna av dessa kan även påverka en individs fitness (Monaghan 2008).

Variationen av fenotyper en genotyp kan ge upphov till kan beskrivas som reaktionsnormen (eng. *reaction norm*) för hur egenskapen påverkas av en yttre faktor (Lessells 2008).

Monaghan (2008) beskriver tre former av reaktionsnormer beroende på hurdan effekt omgivningen har på individens fitness. Den första formen som kan sägas representera full plasticitet innebär att individens fitness inte lider även om den påverkas av omgivningen under den tidiga utvecklingen. Att fitnessen inte lider kan bero på att individens utveckling omstruktureras men fortfarande leder till samma vuxna likvärdiga fenotyp. Formen beskriver även tidigare omnämnda polyfenism där omgivningsvariationen ger upphov till helt olika fenotyper med liknande fitness. En annan form är raka motsatsen, där omgivningsvariationen ger upphov till markant nedsatt fitness i vissa förhållanden, eftersom individen har ringa möjlighet att anpassa sig till rådande förhållanden. Den tredje formen faller emellan dessa ytterligheter. Omgivningen påverkar en individs fitness negativt, men dess negativa effekter kan bromsas och motarbetas i varierande grad. Inom denna kategori kan man finna allokeringskonflikter i individers utveckling för att maximera fitness under suboptimala förhållanden.

#### 1.2.1. Kompenserande tillväxt motverkar minskad tillväxt men kan innebära senare kostnader

Att tillväxten blivit lidande av undermåliga förhållanden under uppväxttiden behöver inte nödvändigtvis betyda att den vuxna fenotypen är mindre än om uppväxtförhållandena hade varit mer gynnsamma. Detta eftersom kompenserande tillväxt kan ske: kompenserande tillväxt innebär snabbare tillväxt för en individ under något skede av utvecklingsperioden i relation till artfränder vars utveckling inte hämmats (Wilson & Osbourn 1960).

Kompenserande tillväxt kan innebära försnabbad tillväxt när förhållanden blir mer

gynnsamma, men även längre tillväxttid för att uppnå samma storlek som icke-hämmade individer (Wilson & Osbourn 1960).

Kompenserande tillväxt kan dock leda till att den vuxna individen har sänkt fitness jämfört med artfränder vars tillväxt har skett normalt. Detta eftersom kompenserande tillväxt ofta sker på bekostnad av underhåll eller utveckling av mindre essentiella vävnader eller organ (Birkhead et al. 1999, Metcalfe & Monaghan 2001). Men ogynnsamma förhållanden under den tidiga utvecklingen behöver inte nödvändigtvis leda till försämrad fitness som vuxen. Studier av fågelpopulationer har visat att flera arter har hög kapacitet att motverka och klara av dåliga förhållanden utan negativa effekter på fitness (Drummond & Ancona 2015).

### 1.2.2. Utvecklingsmässig plasticitet kan framkallas av förhållandena före födsel

Plasticitet har även föreslagits kunna forma en individ på ett mer aktivt sätt, så att en individs utveckling styrs av information från omgivningen och inte bara reagerar passivt på den (Forsman 2015). Ett exempel på detta är adaptiva maternella effekter (eng. *adaptive maternal effects*) (se t.ex. Mousseau & Fox 1998). Adaptiva maternella effekter innebär att de förhållanden en moder upplever kan leda till förändringar i avkommans fenotyp och förbättrar dess livstida fitness. Exempel på detta är hög täthet av bon vilket visats korrelera med snabbare tillväxt hos ungarna, eftersom deras uppväxtmiljö förutspås vara förknippad med höga nivåer av konkurrens (Bentz et al. 2013). Bevis föreligger även för att fågelungar i äggstadiet påverkas av hur honan uppfattar framtida predationsnivåer. Exempelvis är det möjligt att honan kan justera sin avkommans framtida tillväxt så att dess kroppsvikt och strukturella utveckling är bättre anpassade för att undvika predatorer (Coslovsky & Richner 2011).

Ett teoretiskt robust exempel av aktiv plasticitet är även miljömätning (eng. *environmental matching*) (se t.ex. Krause & Naguib 2014). Miljömätning förutspår att en individs fitness är som högst om förhållandena i den tidiga utvecklingen och vuxenlivet är liknande. Detta skulle innebära att en individ som växt upp i förhållanden med låg näringstillgång gynnas om förhållandena i framtiden fortfarande är ogynnsamma, och rentav skulle uppleva lägre fitness om näringstillgången varit hög (Monaghan 2008).

### 1.3. Kunskapsluckor

#### 1.3.1. Studier utförda på bostannande arter är inte nödvändigtvis applicerbara på borymmande

En art kan beskrivas som borymmande eller bostannande beroende på hur långt i utvecklingen, och därmed hur beroende den är av skötseln av föräldrarna vid kläckningstillfället. Bostannande arter föds generellt nakna och orörliga och matas av sina föräldrar, medan borymmande arter föds med dun, är nästan omedelbart rörliga och söker sin föda själva (Gill 2007). Användningen av de energireserver ungar föds med är markant olika, bostannande arters avkomma använder dessa resurser för snabbare tillväxt medan borymmande arters använder dem för att överleva tiden tills eget födointag påbörjas (Gill 2007). Bostannande fågelungars tillväxthastighet är generellt flera gånger snabbare än borymmande ungars (Gill 2007). Bland fåglar är det betydligt vanligare att avkomman är bostannande, och över 85 % av alla fågelarter uppskattas ha bostannande avkomma (Wang et al. 2016).

En mycket stor del av den forskning som gjorts gällande den tidiga utvecklingen hos fåglar har gjorts på bostannande arter och särskilt på tättingar. Den tidiga utvecklingen och de utmaningar som omgivningen medför är dock olika för bostannande och borymmande arter, vilket ifrågasätter huruvida den forskning som gjorts på bostannande arter kan appliceras på borymmande arter (Gill 2007). Detta gäller särskilt på grund av typdraget för borymmande arter; eget födosök. Det faktum att ungar av borymmande arter i allmänhet skaffar sin föda själva innebär att resultaten från studier gällande kullstorleken inverkan på tillväxt är problematiska att tillämpa på borymmande arter. Även predation kan förväntas påverka borymmande arter på ett annat sätt än bostannande. En mycket stor del av mortaliteten orsakat av predation sker när ungarna är i boet (Martin & Briskie 2009); eftersom borymmande ungar snabbt lämnar boet kan inverkan av predation väl vara annorlunda då predationen sker när individerna är mer självständiga och rörliga. Eftersom borymmande ungar skaffar föda själv kan även negativa täthetsberoende effekter syskon emellan generellt vara svagare än bland bostannande arter, vilket kan påverka kostnaden av avkommans antal vid resursallokeringskonflikten mellan deras antal och storlek (Lazarus & Inglis 1986, Kindsvater et al. 2014).

### 1.3.2. Forskningsfokus på effekter och inte på orsaker

Mycket av forskningen som utförts kring den tidiga utvecklingen hos fåglar har fokuserat på effekterna av förhållandena under den tidiga tillväxten, exempelvis att låg kroppsvikt i tidig ålder leder till förhöjd mortalitet eller minskad sannolikhet att rekryteras som häckfågel. Mängden forskning som undersökt vad som potentiellt orsakar nedsatt tillväxt eller kroppsvikt är dock liten, vilket naturligtvis innebär att viktiga bitar av pusslet fattas.

### 1.3.3. Resultat för flere faktorer motsägelsefulla

Det finns motsägelsefulla resultat rörande effekten av flera faktorer på tidig tillväxt. Exempelvis är effekterna av predation och personlighet (se 1.1.1.2, 1.1.1.3) oklara, där predation har ansetts vara kopplad till både högre och lägre nivåer av tillväxt, och där både försiktigare och djärvare personlighetsdrag kopplats till högre tillväxt. Mer information behövs om de faktorer vars effekter man fortfarande inte känner till för att se klarare trender och få klarhet i det som nu verkar motsägelsefullt.

### 1.3.4. Studier under artificiella förhållanden inte nödvändigtvis applicerbara på naturpopulationer

På grund av de svårigheter som föreligger vid studier av borymmande arter, främst det faktum att det inte finns ett bo med ungar som enkelt kan besökas, har flera studier av tidig tillväxt utförts på individer som fötts upp under varierande grad av manipulation. Hos exempelvis den borymmande ejdern (*Somateria mollissima*) har den tidiga utvecklingen studerats med hjälp av ungar som kläckts av människan (se t.ex. Swennen 1989, Hawkins et al. 1999). Det har visats att ungar som fötts upp av människor är större än ungar som fötts i naturen och att de ungar i fångenskap som matats artificiell föda är större än de som fått föda som motsvarar det som de skulle ha fångat i det vilda (Swennen 1989). Å andra sidan har det även visats att faktorer som påverkat tillväxten i laboratorieförsök inte gjort det under naturliga förhållanden (Drummond & Ancona 2015). Detta troligtvis eftersom naturliga förhållanden i all sin komplexitet ger individen en möjlighet att förstärka, motverka eller t.o.m. helt undvika dessa effekter på ett sätt som troligen är svårt att replikera i manipulerade förhållanden (Drummond & Ancona 2015). På grund av dessa skillnader

mellan kontrollerade och naturliga förhållanden är det viktigt att utföra studier av borymmande arter i omanipulerade förhållanden.

#### 1.4. Arbetets målsättningar

Pro gradu-avhandlingens syfte är att fylla en del av de kunskapsluckor som finns gällande tidig utveckling hos fåglar genom att utforska de faktorer som påverkar den tidiga utvecklingen hos den borymmande ejdern. De faktorer som undersöks är dels moderns individuella egenskaper: kroppscondition, djärvhet, relativ ålder och kognitiv förmåga. Jag ämnar även undersöka hur omgivningen, i form av predationstryck och gruppstorlek till sjöss, påverkar den borymmande avkommans kroppsstorlek. Utgående från uppmätt kroppsstorlek kan även tillväxten uppskattas eftersom tiden mellan observationstillfällena och ungarnas kläckningsdatum är känd.

##### 1.4.1. Frågeställningar och hypoteser

Mina huvudsakliga hypoteser var följande:

1. Ådor i god kroppscondition har ungar som växer snabbare, eftersom låg kroppscondition negativt påverkar fekunditet och reproduktionsframgång hos ejdern (se 1.4.1.1). God kroppscondition har även visats positivt korrelera med avkommans utveckling hos andra arter. En svulten åda kan även tänkas prioritera sin egen överlevnad i högre utsträckning, vilket kan ta sig i uttryck genom t.ex. ökad satsning på eget födosök, vilket kunde missgynna avkomman.
2. Högre ålder hos ådor är associerat med större tillväxt hos avkomman, eftersom tidigare studier gällande häckningserfarenhet och åldersrelaterad social dominans tyder på att dessa kan ha positiva effekter på avkommans tillväxt (se 1.4.1.2). Studier har även visat att ålder är ett attraktivt drag hos ådor vid kullsammanlagning (se 1.4.1.2.), något som även rimligt kunde reflekteras i ungars tillväxt.
3. Djärvhet hos ådor är associerat med större tillväxt hos avkomman, eftersom djärvheten, vilken delvis är ärftlig, positivt förväntas korrelera med tillväxten (se 1.4.1.3).
4. Större kognitiv förmåga hos ådor är associerat med lägre tillväxt hos avkomman, eftersom investering i kognitiva funktioner innebär en energetisk kostnad, och således finns mindre tillgängliga resurser för förökning, något som kunde avspeglas i avkommans tillväxt (se 1.4.1.4).
5. Predation är associerat med lägre tillväxt hos avkomman eftersom ett negativt förhållande mellan predation och tillväxt hos avkomman konstaterats i flera tidigare studier (se 1.4.1.5).

6. Större gruppstorlek är associerat med lägre tillväxt hos avkomman eftersom ett negativt förhållande mellan gruppstorlek och tillväxt hos avkomman påvisats i flera tidigare studier (se 1.4.1.6).

#### 1.4.1.1. Kroppskondition

Bättre kroppskondition är associerat med större kullstorlek hos ejdern, eftersom större tillgängliga kroppsreserver då äggläggningen påbörjas möjliggör en större äggkull (Öst & Steele 2010).

Ungomvårdsnaden är oftast en mindre börda för föräldrarna som sköter en borymmande kull jämfört med en bostannande, eftersom skötseln inte inbegriper matning av föräldrarna (Lazarus & Inglis 1987, Gill 2007). Men även om bördan är mindre hos borymmande arter innebär ungomvårdsnaden trots allt kostnader för de vårdande föräldrarna (t.ex. Hepp et al. 1990, Ruusila & Pöysä 1998, Milonoff et al. 2004). För ådor innebär ungomvårdsnaden att leda ungarna till sjöss och till lämpliga födohabitat, där ungarna söker sin föda själva, och att de är vaksamma mot predatorer (Waltho & Coulson 2015). Vaksamheten mot predatorer är troligtvis den största kostnaden som ungomvårdsnaden medför. Ådor i sämre kroppskondition använder mindre tid till vaksamhet jämfört med mera välmående ådor (Öst et al. 2007b). Vaksamheten mot predatorer är också större när färre ådor ingår i en kull (Öst et al. 2002).

Under den tidiga utvecklingen, till ca 10 dagars ålder, äter både ungar och ådor som deltar i ungomvårdsnaden främst tångmärlor (*Gammarus* spp.), varefter de båda byter till en diet bestående av blåmusslor (*Mytilus edulis*) (Öst & Kilpi 1999). Om en åda förlorar eller överger sin kull övergår hon dock omedelbart till att äta blåmusslor, vilket tyder på att avkomman fram till ca 10 dagars ålder tvingar ådan att livnära sig på suboptimal föda av samma slag som den själv föredrar (Öst & Kilpi 1999). Det kan därmed även tänkas att en svulten åda möjligtvis kan prioritera sitt eget födosök på ett sätt som missgynnar avkomman (se t.ex. Öst et al. 2007b).

Hos föräldrar är tillgång till föda och låg kroppskondition kopplat till försämrad tillväxt hos deras avkomma (se 1.1.1.1., 1.1.1.2). Studier har visat att kroppskonditionen kan vara en begränsande faktor vid häckning (Öst & Steele 2010). Det finns även incitament för ådor att



försumma avkommas välmående vid svält (Öst et al. 2007b). På grund att dessa orsaker så antas det att sämre kroppscondition hos ådan leder till sämre tillväxt hos avkomman.

#### 1.4.1.2. Ålder

Häckningserfarenhet, något som är starkt bundet till ålder, är förknippat med avkommans tillväxt (Coulson & Porter 1985, Forslund & Pärt 1995). Ejdern är långlivad och häckar regelbundet efter den första häckningen (Waltho & Coulson 2015) och den kan antas samla på sig livserfarenhet med åren. Det har funnits att åldern medför positiva effekter för ådorna. Högre ålder är positivt korrelerad med kullstorlek (Öst & Steele 2010). Det finns även bevis för att artfränder ser ålder som ett attraktivt drag när kullsammanlagningar sker. Ådor i god kroppscondition är selektiva vid kullsammanlagningar (se 1.4.2.2.), där de föredrar att gå samman med ådor i sämre kroppscondition (Öst et al. 2007b). Ådor i sämre kroppscondition är däremot mindre krävande (Öst et al. 2007b). Dessa olika kriterier vid kullsammanlagning leder till ett negativt förhållande mellan interna skillnader i kroppscondition i gruppen och dess storlek (Jaatinen & Öst 2011). Desto äldre den äldsta ådan i gruppen är desto mer försvagas dock detta förhållande, vilket tyder på att ålder är ett positivt drag och en uppskattad kvalitet vid kullsammanlagning (Jaatinen & Öst 2011).

Det har observerats att en högre ålder även är kopplat till större social dominans i grupper (Stahl et al. 2001) och man har även funnit att äldre ådor ofta innehar centrala positioner i sammanslagna kullar (Öst et al. 2007a). Större social dominans kan leda till bättre skydd mot predation eftersom högre dominans ger tillgång till säkrare centrala positioner i gruppen (Christman & Lewis 2005).

I tidigare studier av andra arter har häckningserfarenhet och åldersrelaterad social dominans funnits ha positiva effekter. Studier antyder även att ålder är ett attraktivt drag hos ådor, och antas därför korrelera med större kroppsstorlek hos avkomman.

#### 1.4.1.3. Djärvhet

En allmänt förekommande personlighetsdimension indelar djur enligt deras djärvhet-skygghet (också kända som proaktiva-reaktiva stresshanteringsstrategier) (t.ex. Koolhaas et al. 1999, Sih 2004). Hypotesen som säger att beteendemönster som både främjar tillväxt

men också ökar mortalitetsrisken kommer att vara positivt korrelerade med varandra (se 1.1.1.2) kan tillämpas på förhållandet mellan maternell djärvhet och avkommans tillväxt. Eftersom moderns personlighet korrelerar med avkommans p.g.a. att personlighet delvis är en ärftlig egenskap (t.ex. van Oers et al. 2005), kan man tänka sig att moderns personlighet även påverkar avkommans tillväxt, och att en ådas djärvhet är kopplat till större kroppsstorlek hos avkomman.

#### 1.4.1.4. *Kognitiv förmåga*

Ett nytt men växande forskningsfält är hur variation i kognitiv förmåga i naturpopulationer inte bara påverkar reproduktionsframgång och överlevnad hos vuxna individer, utan också hur denna variation är kopplad till avkommans uppväxt och sociala konkurrensförmåga (Morand-Ferron & Quinn 2015). Ökad kognitiv förmåga inom en art är förknippat med en relativt sett större hjärna (t.ex. Kotrschal et al. 2013). "Den dyra hjärnan"-hypotesen (eng. *expensive brain hypothesis*) säger att kostnaderna för en större hjärna bara kan täckas ifall satsningen på tillväxt och förökning i motsvarande grad minskas (t.ex. Isler & van Schaik 2009). En följd av detta kunde vara att reproduktiv framgång och/eller avkommans tillväxt och sociala konkurrensförmåga negativt skulle korrelera med moderns kognitiva förmåga (t.ex. uppskattad som relativ hjärnstorlek), och vissa bevis på detta föreligger (Mery & Kawecki 2003, Cole et al. 2012). Utgående från detta förväntas en ådas uppskattade kognitiva förmåga vara negativt korrelerad med avkommans tillväxt.

#### 1.4.1.5. *Predation*

Effekten av predation på avkommans tillväxt och kroppsstorlek är oklar hos fåglar (se 1.1.1.3.). Men då studier av andra arter och taxa har visat ett negativt förhållande mellan predation och tillväxt samt studier av andfåglar har visat att ökad predationsrisk kan leda till förändringar i beteende såsom minskat födointag, förutspår jag att förhöjda nivåer av predation skulle vara förknippat med mindre kroppsstorlek hos ejderungar (Cresswell 2008, Zimmer et al. 2011).

#### 1.4.1.6. *Gruppstorlek*

Eftersom föräldrar till borymmande avkomma inte aktivt förser dem med föda, kan de studier som visat samband mellan ökad kullstorlek och minskad tillväxt eller kroppsstorlek inte direkt tillämpas. Trots detta är det rimligt att anta att gruppstorleken även kan påverka borymmande arters födosök och födointag negativt, och därmed kroppsstorlek. Detta eftersom det fortfarande handlar om ett större antal individer som är tvungna att konkurrera om en begränsad mängd föda, och bevis för detta föreligger (Ens & Goss-Custard 1984, Dolman 1995).

#### 1.4.2. *Ejden som försöksorganism*

##### 1.4.2.1. *Ejderns förekomst, ungomvårdningsbeteende och sexuella dimorfism*

Ejden är en vanligt förekommande sjöfågel i Östersjön, och nominatunderarten *S. mollissima mollissima* är associerad med området (von Numers 1995, Öst et al. 2008a, Waltho & Coulson 2015). Ejdens ekologi och beteende lämpar sig väl för att studera den tidiga tillväxten hos borymmande fågelarter. Arten är borymmande; ungarna lämnar boet och leds ut till sjöss, oftast inom 24 timmar efter kläckningen (Kilpi & Lindström 1997, Waltho & Coulson 2015). De påbörjar födosöket själva och blir flygga först kring tio veckors ålder (Waltho & Coulson 2015).

Ejden uppvisar tydlig sexuell dimorfism där strukturella drag generellt är ca 5 % större hos hanarna (Waltho & Coulson 2015). Denna skillnad i storlek existerar inte under den tidiga utvecklingen; nykläckta hanar och honor väger lika mycket, och det finns inga skillnader i strukturell storlek (Lehikoinen et al. 2008). Det är därmed osannolikt att eventuella könseffekter, som inte kunde beaktas eftersom de ungar som ingick i min studie inte könsbestämts, skulle vara en viktig faktor som påverkar den tidiga tillväxten.

##### 1.4.2.2. *Gruppstorlek efter kläckning*

Efter kläckningen använder ådorna sig av varierande ungomvårdningsstrategier. Dessa inkluderar gemensam ungomvårdnad med andra kullförande ådor för att bilda varaktiga kullsammanlagningar, ensamvårdnad, och en kombination av dessa (Öst et al. 2003a). Det

är även vanligt att ådor överger sina ungar och lämnar dem i andra ådors omvårdnad (Öst et al. 2003a). Varaktiga kullsammanlagningar kan bestå hela omvårdnadsperioden på ca 40 dagar, men det finns också mer temporära kullsammanlagningar som kan upplösas efter några dagar (Öst et al. 2003a). Kullsammanlagningarnas storlek varierar stort både inom och mellan ejderpopulationerna; de kan bestå av enstaka ådor och ungar eller upp till tiotals ådor med hundratals ungar (Keller 1991, Kilpi et al. 2001, Öst et al. 2003a). Dessa faktorer gör ejdern till en utmärkt försöksorganism för att studera effekten av gruppstorlek under den tidiga utvecklingen.

#### 1.4.2.3. *Ådors kroppskondition, ålder och djärvhet*

Arten är monogam, men ådan ansvarar ensam för ungomvårdnaden (Ashcroft 1976). Detta gör det möjligt att undersöka hur maternella effekter påverkar den tidiga utvecklingen hos avkomman. Även om ådan inte matar ungarna är hennes närvaro till sjöss viktig. Ungar i sammanslagna kullar är benägna att vara fysiskt nära sin biologiska mor (Öst et al. 2007a). Moderns individuella egenskaper påverkar hennes position inom kullsammanlagningen (Öst et al. 2007a). En unges läge inom en grupp är viktig eftersom studier har visat att rumslig position i en grupp påverkar en individs risk för predation och tillgång till föda (Nastase & Sherry 1997). Inom kullsammanlagningar är ådor mera aggressiva mot obesläktade ungar (Öst & Bäck 2003).

Ejdern är långlivad med en förväntad livslängd på 21 år (Coulson 1984). Ådor häckar vanligtvis för första gången vid tre års ålder då de i snitt lägger 3–6 ägg en gång per säsong (Coulson 1984, Hario & Rintala 2009). Artens långa livslängd innebär att ungar tillhörande ådor av varierande ålder finns till sjöss under varje häckningssäsong. Detta gör arten lämplig för att studera effekten av ålder på avkommans tillväxt.

När ådorna påbörjar den permanenta ruvningen äter de inte alls under den resterande ruvningen, och under den cirka en månad (26 dygn i genomsnitt) långa ruvningstiden minskar deras kroppskondition därför kraftigt (Korschgen 1977, Parker & Holm 1990, Kilpi & Lindström 1997). Detta särdrag underlättar studier av de effekter som kroppskonditionen kan ha på avkommans tidiga utveckling.

Personlighet i form av djärvhet, definierat som flyktavstånd från boet, har tidigare studerats hos ejdern och konstaterats vara kopplad till ruvningsvanor hos ådor (Seltmann et al. 2012). Detta mått på djärvhet har konstaterats vara individuellt repeterbart mellan åren (Seltmann et al. 2012). Ett specifikt beteende måste vara återkommande i tid och i olika sammanhang för att det skall kunna klassificeras som ett äkta personlighetsdrag (Dingemanse et al. 2010).

Det faktum att nivån på djärvhet är ett individuellt repeterbart drag hos ejdern, och då standardiserad metodik och longitudinella data från en lång tidsperiod finns tillgängligt, gör att arten är en bra försöksorganism för att undersöka effekten av personlighet på avkommans tidiga utveckling.

#### 1.4.2.4. Predationens effekter på ejderns biologi

Predation är en betydande mortalitetsfaktor för både fullvuxna individer, särskilt ruvande ådor, och ejderungar, speciellt under de första livsveckorna (Mendenhall 1975, Öst et al. 2018). Fullvuxna ejdrars främsta predatorer varierar populationer emellan (Waltho & Coulson 2015). I Skandinavien (Stien et al. 2010, Öst & Steele 2010, Jaatinen et al. 2011) är havsörn (*Haliaeetus albicilla*) och mink (*Neovison vison*) de främsta predatorerna, men predation av rödräv (*Vulpes vulpes*) berggub (*Bubo bubo*), mårdhund (*Nyctereutes procyonoides*) samt duvhök (*Accipiter gentilis*) sker även i mindre skala (Ekroos et al. 2012a, Öst et al. 2018).

De viktigaste predatorerna av ägg och nykläckta ungar i boet är kråkan (*Corvus corone cornix*), korpen (*Corvus corax*) och trutar (*Larus spp.*) (Öst et al. 2018). Till sjöss utsätts ungarna för predation från flere håll (Waltho & Coulson 2015), särskilt havstruten (*L. marinus*) och gråtruten (*L. argentatus*) utgör det största hotet. Vid en storskalig attack kan hela kullars ungbestånd elimineras (Swennen 1991, Donehower & Bird 2008). Havsörnen har även blivit en viktig predator av ejderungar i Östersjön (Öst et al. 2016); typiskt är att små grupper av havsörnar jagar tillsammans, där trutar ofta slår följe med örnarna och därmed avsevärt förbättrar sin attackframgång (M. Öst, pers. komm.).

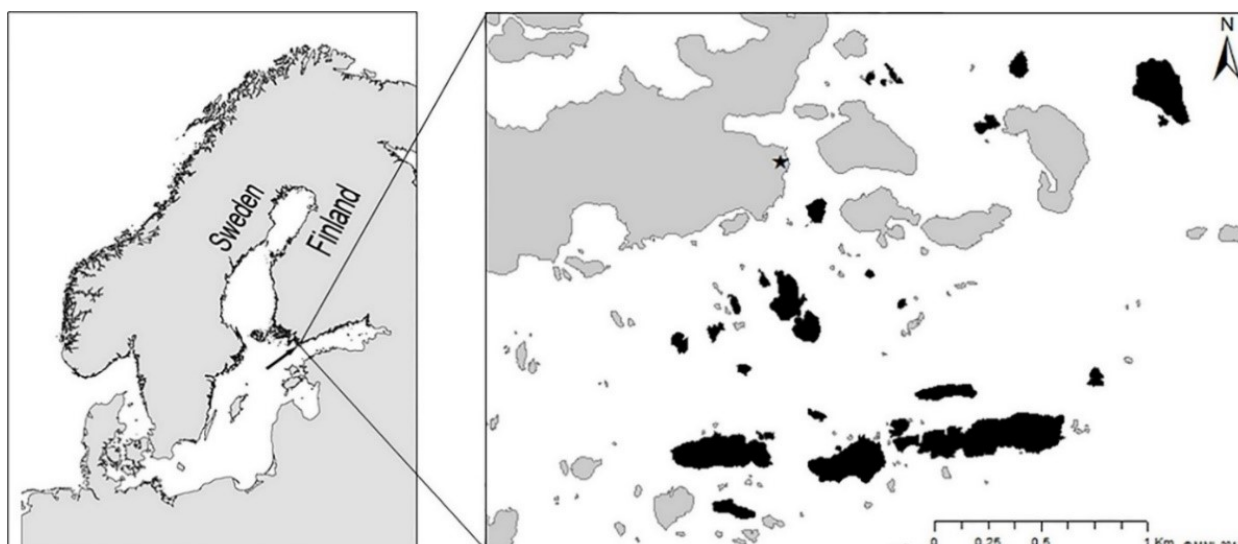
Predationens effekter på ejdern har tidigare studerats; kullsammanslagningar anses primärt vara en reaktion på predation, och studier har visat att ådor är mer benägna att ingå i kullsammanslagningar då predationsrisken är hög och att höga nivåer av predation gör ådor

mer benägna att helt avstå från att häcka (Jaatinen et al. 2011, Jaatinen & Öst 2013, Öst et al. 2018). Dessa studier tangerar den tidiga utvecklingen hos ejdern men har primärt undersökt effekten av predation ur fullvuxna individers perspektiv. Studierna har främst skett före kläckningen, vilket innebär att information om effekten av predation under den tidiga utvecklingen saknas. Det mångfacetterade, välstuderade predationstrycket som ejdern utsätts för, och tillgänglig metodik som möjliggjort tidigare studier, gör arten väl lämpad för ytterligare undersökningar.

## 2. Material och metoder

### 2.1. Fältarbete och studieområde

Fältarbetet utfördes inom ett större projekt lett av FD Markus Öst där ett team på upp till tio personer samarbetade för att undersöka ejderpopulationen. Fältarbetet innehöll insamling av data vid upprepade bobesök. Då märktes och mättes häckande ådor och nykläckta ungar och kullar videofilmades efter borymning. Fältarbetet utfördes i skärgården utanför Tvärminne zoologiska station i Hangö beläget i västra Finska viken (59°50' N 23°15' E) (figur 1) under perioden 16.5–6.6.2016. Områdets ejderpopulation har undersökts sedan 1990-talets början (t.ex. Öst et al. 2003a, 2007a, 2008a). Från dessa tidigare år finns data om individuella ådor och deras förökningsframgång, val av ungomvårdningsstrategier och biometriska data. Det finns även data på individuellt märkta ungar som filmats under ungomvårdningsperioden. Data insamlade under åren 2013–2015, från vilka videodata med hög upplösning (eng. *high-definition, HD-format*) fanns tillgängliga, kombinerades med data från 2016 för att kunna dra mer generella slutsatser om de faktorer som påverkar tillväxten hos ejderungar, och för att undersöka årseffekter såsom säsongernas predationstryck.



**Figur 1.** Karta över skärgården kring Tvärminne zoologiska station där fältarbetet utfördes år 2016 och varifrån även data från tidigare år (2013–2015) fanns tillgängligt. Den zoologiska stationen är utmärkt med en stjärna och de viktigaste undersökningsholmarna där fältarbetet utfördes är svärtade.

Arbetet gjordes genom transport med båt från stationen till de häckningsholmar som ingick i studien (figur 1). I området häckar ejdrarna i två distinkta miljöer: på små exponerade, sparsamt bevuxna karga öar där den främsta vegetationen är en (*Juniperis communis*) och på större öar där gran (*Picea abies*) och tall (*Pinus sylvestris*) dominerar. Bonas täckningsgrad varierar i bägge holmtyperna. Vissa ådor häckar mer öppet utan omgivande växtlighet, medan andra bon finns under tätbevuxna buskar (t.ex. Öst & Steele 2010). Studieområdet är habitatmässigt representativt för Östersjöpopulationen av ejdrar (Kilpi & Lindström 1997).

Arbetet kunde delas upp i datainsamling vid bobesök och datainsamling efter kläckning. Ejderbona besöktes i allmänhet två gånger; en gång för att märka och mäta häckande ådor, och en gång för att märka och mäta nykläckta ungar då kullen beräknades ha kläckts. Ett bo kunde även besökas fler än två gånger eftersom kläckningstidpunkten inte alltid kunde uppskattas exakt, och ungarna därför ännu inte kläckts vid det andra bobesöket.

### 2.1.1. Datainsamling vid bobesök 1

#### 2.1.1.1. Märkning av ådor

Märkningen av ådorna skedde vid det första bobesöket. Ådorna fångades med håvar mot slutet av deras ca 26 dygn långa ruvningsperiod (Kilpi & Lindström 1997) och ringmärktes. Ådorna märktes också temporärt genom att fästa vingflaggor konstruerade av textiltjej med kabelbuntband (ca 5 cm x 5 cm) runt den tredje vingpennan. Denna temporära märkning uppskattades bestå i ca en månad (se t.ex. Öst et al. 2018). Vingflaggorna fästes på endera höger eller vänster vinge, och bestod av en individspecifik färgkombination. Ådorna märktes också permanent med en individuell kombination av färgringar av plast på endera foten. Detta gör det möjligt att identifiera ådor även följande säsonger och därmed utföra longitudinella studier. Ringmärkningen kan även likt flaggmärkningarna avläsas från avstånd, och gör det möjligt att följa med individerna även under år då de låter bli att häcka. Permanent märkning fungerar väl då ejdern uppvisar hög grad av ortstrohet (Öst et al. 2005, 2011).

#### 2.1.1.2. Bestämning av ruvningsstadium och äggkullens vikt och storlek

I samband med det första besöket uppskattades det hur länge en åda ruvat sina ägg, och därmed deras framtida kläckningsdatum. Detta gjordes genom att placera ett ägg i vatten och bedöma dess flytkraft (Kilpi & Lindström 1997). Flyttestet grundar sig på minskad äggdensitet via gasutbyte, orsakat av fostrets tillväxt och utveckling i ägget; ju lättare ägget är i förhållandet till det omgivande vattnets densitet desto längre har dess utveckling gått. På basis av testet kan 14 skilda utvecklingsstadier identifieras, där varje stadium representerar ca två dagars utveckling (Kilpi & Lindström 1997). Äggkullens storlek noterades även, och den vägdes med fjädervåg (till närmaste 1 g).

#### 2.1.1.3. Ådans individuella egenskaper

Vid första bobesöket mättes ådans vikt med fjädervåg (till närmaste 5 g). Underarmsbenets (radius-ulna) längd mättes med skjutmått (till närmaste 1 mm). Huvuddimensioner i form av längd, höjd och bredd och total huvudlängd i form av avståndet mellan skallens baksida och näbbspets mättes även med skjutmått (till närmaste 0,1 mm). Det kontrollerades också om



ådan påträffats tidigare år genom att undersöka om den hade ringmärkning. Om ådan saknade ring från tidigare år ringmärktes den.

Den kognitiva förmågan uppskattades utifrån den relativa huvudvolymen, d.v.s. huvudvolymen korrigerad för strukturell storlek (underarmsbenets längd). Användningen av detta index för kognitiv förmåga är befogad eftersom huvudvolymen förklarar hjärnans vikt hos ådor ( $r^2 = 0,73$ ; Jaatinen et al., inskickat manuskript) och hjärnstorleken i sin tur har visat sig korrelera med kognitiv förmåga (Buechel et al. 2018). Även hos ejdern är den relativa huvudvolymen kopplad till bl.a. förmåga att uppfatta predationsrisk: ådor med stor relativ hjärnvolum är mer benägna att ingå i sammanslagna kullar under år då predationstrycket generellt är högt (Öst & Jaatinen 2015). Under sådana år är det även mindre risk för att deras bon blir plundrade (Öst & Jaatinen 2015).

Ådans kroppskondition vid kullens kläckningstidpunkt angavs som ett index som utgjordes av de standardiserade residualerna av en linjär regression av den log-transformerade uppskattade vikten vid kläckning som en funktion av det log-transformerade underarmsbenets längd. Data från alla år då ejdrar fångats i Tvärminne (1990–2016) sammanslogs för att skapa ett globalt konditionsindex som avspeglade effekten av absolut kondition.

Ådans vikt vid kläckning härleddes genom att subtrahera den vikt som ådan uppskattas förlora under den resterande ruvningen från den faktiska vikt som uppmättes vid första bobesöket. När ådor påbörjat ruvningen äter de inte alls under den resterande ruvningstiden (Parker & Holm 1990). Under den cirka månad långa ruvningstiden minskar deras kroppsvikt därför kraftigt (Korschgen 1977). För uppskattning av hur mycket vikt ådorna förlorat i medeltal under ruvningen användes regressionskoefficienten för den linjära regressionen av  $\log(\text{uppmätt kroppsvikt})$  i förhållande till  $\log(\text{ruvningstid})$  och uppskattat kläckningsdatum (Öst et al. 2008a).

En ådas relativa ålder estimerades med hjälp av tidigare ringmärkningsuppgifter: antalet år sedan ådan för första gången påträffats som häckande i populationen bestämdes; om den inte påträffats tidigare så antogs det att detta var det första häckningsåret. Detta estimat har dock en inbyggd svaghet då ådor häckar första gången vid 2–5 års ålder, men häckningsdebuten sker oftast som treåring (Hario & Rintala 2009). Detta innebär att den

ålder som bestäms är en minimiålder. Detta sätt att uppskatta relativ ålder uppvisar dock en stark korrelation med den verkliga kronologiska åldern. Vid andra studier har det bedömts vara ett pålitligt sätt att undersöka effekt av ådans ålder, då en stor del av ådorna i den undersökta populationen fångas varje år och ortstroheten hos arten är väldigt stark (Öst et al. 2005, 2018).

#### *2.1.1.4. Årlig predationsrisk och öspecifik predationsrisk*

Effekten av predation uppskattades genom årlig predationsrisk och öspecifik predationsrisk. Den årliga predationsrisken uppskattades genom att beräkna det totala antalet dödade ruvande ådor som påträffades per undersökt bo under säsongen (se t.ex. Jaatinen et al. 2011, Ekroos et al. 2012a). Till de undersökta bona räknades samtliga aktiva, plundrade och övergivna bon och bon där kullen redan kläckts då boet påträffades. Öspecifik predation uppskattades som antalet plundrade bon vid den första inventeringen av holmarna per totalantal häckningsförsök (enligt definitionen ovan) på en viss holme ett visst år (se t.ex. Öst et al. 2011, Öst et al. 2018).

#### *2.1.2. Datainsamling vid bobesök 2*

##### *2.1.2.1. Häckande ådors flyktavstånd*

Vid andra bobesöket uppskattades en ådas djärvhet genom att bestämma dess flyktavstånd till närmaste 10 cm; desto närmare en åda låter en person komma boet desto djärvare ansågs den vara. Djärvheten bestämdes enligt standardiserad metodik (figur 2). Samma person, alltid iklädd i samma kläder, närmade sig boet med en konstant hastighet efter att observatören först försäkrat sig om att ådan var medveten om personens närvaro. Detta sätt att mäta djärvhet har visat sig vara individuellt repeterbart mellan åren (t.ex. Selmann et al. 2012).



**Figur 2.** Schematisk illustration för mätning av en ruvande ejders flyktavstånd för att bestämma dess djärvhet. En person närmar sig ådan med en konstant hastighet efter att ådan observerat personen, och noterar avståndet (representerat av den röda pilen) när flykt ur boet sker.

#### 2.1.2.2. Märkning av ejderungar

Märkningen av ejderungarna skedde vid återbesök vid boet då kullen kläckts. Ungarna märktes med en individspecifik färgkombination. Märkningen bestod av en liten (ca 3 cm × 3 cm) bit av eltejp som limmades på ungens nacke och som beräknades lossna inom loppet av ca 3 veckor. Även om den egentliga slitstyrkan för markeringen var svår att bestämma under fältarbets gång, visade sig denna uppskattning vara rimlig. I samband med märkningen vägdes samtliga ungar med fjädervåg (till närmaste 1 g). Tarslängd och huvudets dimensioner mättes med skjutmått (till närmaste 0,1 mm). Huvudvolymen uppskattades genom att mäta och multiplicera huvudets längd, bredd och höjd (se 2.1.1.3.).

#### 2.1.3. Datainsamling efter kläckning

Datainsamling efter kläckningen innebar observation av ådor och ungar till sjöss. Detta skedde med Sonys videokamera (HDR-XR550VE) monterad på ett teleskop (Swarovski ATX 30-70 × 95 mm). Ett andra teleskop av samma modell fanns även tillgängligt för att kunna bokföra manuellt det som spelades in för att underlätta senare videoanalys.

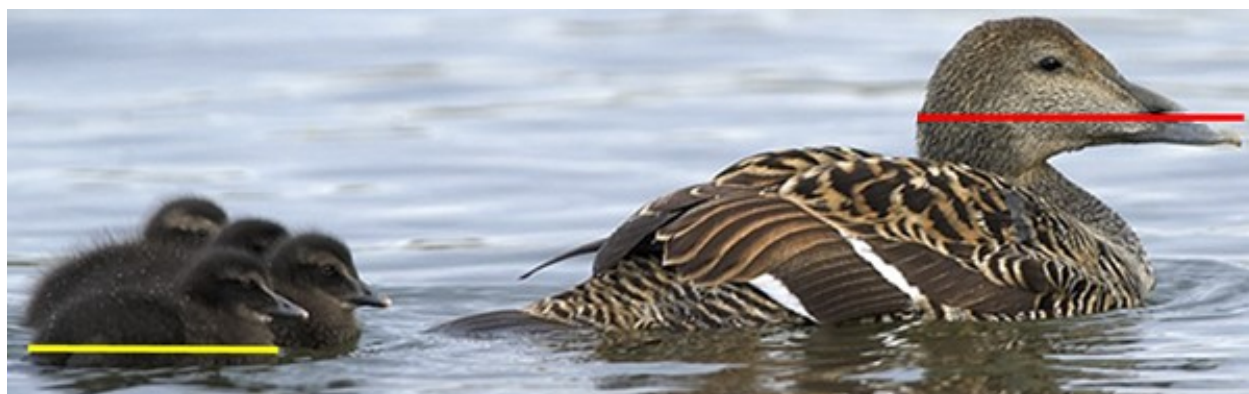
##### 2.1.3.1. Gruppstorlek efter kläckning

Gruppstorleken till sjöss bestämdes genom att räkna antalet ådor och ungar i gruppen som ejderungen var del av vid observationstillfället. Grupper kunde dock mingla till sjöss utan att utgöra en helhet, något som särskilt sker kort efter borymningen (Öst et al. 2003a). Om det fanns misstankar om att gruppkompositionen som observerades inte var konstant, iaktogs ådorna och ejderungarna tills kompositionen med säkerhet kunde fastställas. Ådornas

ungomvårdnadsbeteende och gruppens sociala interaktioner iaktogs. Det kunde exempelvis framkomma att ådors närvaro i en grupp endast var tillfällig och att de senare kunde lämna gruppen självmant eller jagas bort av kullförande ådor (Öst et al. 2003b, Jaatinen et al. 2012). Eftersom flera personer deltog i observationen av kullarna, kunde man även säkerställa gruppkompositioner genom att jämföra olika observatörers anteckningar. Det var även möjligt att jämföra observationer från närliggande dagar för att ytterligare styrka gruppammansättningen.

### 2.1.3.2. Bestämning av ungarnas kroppsstorlek

Ejderungarnas storlek efter kläckning bestämdes genom att jämföra deras uppmätta längd till sjöss med en närbelägen ådas kända huvudlängd (se 2.1.1.3, figur 3). Bestämningarna gjorde jag utgående från skärmbilder som tagits från det videomaterial som samlades in när fåglarna observerades till sjöss. För analysen använde jag mig endast av bilder av simmande ungar eftersom ungarnas kroppsposition då bedömdes vara mer utsträckt och mer jämförbar mellan olika observationer.



**Figur 3.** Schematisk illustration för mätning av en ejderungens storlek till sjöss utifrån en närbelägen ådas huvudlängd. Den röda balken representerar den totala huvudlängden hos ådan (definierat som avståndet mellan skallens baksida och näbbspetsen) som uppmättes då ådan fångades på boet. Den gula balken representerar ejderungens kroppslängd som bestämdes med bildanalys efter att bilden kalibrerats mot ådans totala huvudlängd.

Tre representativa skärmbilder från videomaterialet togs för varje ungmätning, och en skild mätning gjordes utifrån varje skärmbild. Mätningen gjordes med mjukvaran ImageJ. För mätningarna räknades sedan ut ett medelvärde, som behandlades som ungens storlek till sjöss vid den tidpunkt som skärmbilden härstammade ifrån. För varje mätning noterades

även den kalibrerade skärmens pixeldensitet (antalet pixlar per enhet) för att kunna bedöma bildskärmskvalitet. Högre pixeldensitet innebar att fåglarna stod för en proportionellt större andel av hela skärmbilden.

För att kunna mäta en unge utgående från en skärmbild tagen från inspelat videomaterial kalibrerades bilden med hjälp av kända mått från ådors huvuden. För att perspektivet inte skulle förvränga mätningen var det essentiellt att ådan, vars huvudmått användes för att kalibrera bilden, var på samma avstånd från kameran som ungen vid mättillfället och att både ungar och ådans huvud var i horisontell profil. Jag strävade efter att kalibrera en skärmbild med en åda från samma bild som ungen som mättes. Detta var dock relativt sällsynt på grund av fåglarnas konstanta rörelse, och oftast användes skilda skärmbilder för kalibrering och mätning. Detta betyder i praktiken att en skild skärmbild användes för kalibrering, och de proportionella värdena från denna användes för att kalibrera de skärmbilder som användes för att mäta ungarna. För att kunna använda samma kalibreringsvärden för flera skärmbilder krävdes det att kamerans bild varit stationär så att inte förändringar i perspektiv skulle förvränga mätningarna. Ett typexempel på denna teknik kan enkelt visualiseras genom att föreställa sig en situation där en åda leder en grupp ungar. Fåglarna rör sig horisontalt i ett led så att endast en fågel i gången ses på bilden. Om kameran är stationär och inga förändringar sker kan man kalibrera skärmbilder utgående från den första bilden, d.v.s. den bild där ådans huvud först ses, och använda samma kalibreringsvärden för bilder där ungar uppenbarar sig kort därefter.

## 2.2. Statistik

### 2.2.1. Beskrivande statistik av materialet

Sammanlagt gjordes 150 mätningar för att bestämma 121 ejderungars storlek till sjöss (tabell 1). Största delen (82,6 %) av ejderungarna mättes endast en gång (appendix 2). Medeltalet ( $\pm$  SD) för de ejderungar som mättes under åren 2013–2016 var  $30,3 \pm 5,0$  (tabell 1) och för antalet mätningar  $37,5 \pm 3,3$  (tabell 1). När man ser på proportionen mätta ejderungar i förhållande till den totala mängden ungar som teoretiskt kunde ha varit mätbara (d.v.s. hade märkts vid boet det året) så var medelvärdet  $13,1 \pm 3,4$  % (tabell 1). När mätningar utifrån videomaterialet gjordes var inte målet att analysera en viss andel av

insamlat material för ett år; antal mätta ejderungar, mätningar samt proportion mätta ungar av alla märkta ungar är den maximala mängden data för ett givet år som jag ansåg att kunde pålitligt mätas utifrån insamlat videomaterial. Andelen mätta ungar av alla på boet märkta ungar skiljde sig inte signifikant mellan åren ( $\chi^2 = 6,04$ ,  $df = 3$ ,  $p = 0,11$ ).

**Tabell 1.** Antalet ejderungar vilkas storlek mättes, och antalet enskilda mätningar av dessa med medelvärden och standardavvikelser. Storleken härleddes från bildmaterial insamlat i skärgården kring Tvärminne zoologiska station under åren 2013–2016. Inkluderat är även den procentuella andelen av mätta ungar i förhållande till det totala antalet som märktes det året, d.v.s. det teoretiska maximala antalet ungar som kunde ha mätts.

	2013	2014	2015	2016	Summa	Medelvärde
<b>Antal mätta ejderungar</b>	33	34	31	23	<b>121</b>	30,3±5,0
<b>Antal mätningar</b>	42	37	37	34	<b>150</b>	37,5±3,3
<b>% mätta av märkta</b>	10,9	11,4	18,1	11,9	✕	13,1±3,4

De mätta ungarna var mellan 0–18 dagar gamla (medeltal ± SD = 2,7 ±3,1 dygn).

Mätningarna gjordes i huvudsak under ungarnas första dagar till sjöss; och den kumulativa procentmängden av antalet mätningar ökade snabbt med ungarnas ålder (appendix 1).

### 2.2.2. Statistisk analys och modellselektion

I den statistiska analysen undersökte jag förhållandet mellan de undersökta förklarande variablerna (tabell 2) och de individuellt märkta ejderungarnas kroppslängd till sjöss (responsvariabel). Bildkvaliteten i form av pixeldensitet för skärmbilder varifrån kroppslängd härleddes inkluderades även i analysen som en kovariat för att kontrollera att högre bildkvalitet inte orsakat ett systematiskt fel vid uppskattning av ejderungarnas storlek till sjöss (tabell 2). Responsvariabeln i form av ejderungens storlek är mätt på kvotskala och för att beakta slump effekter använde jag en linjär blandmodell (LMM) för att analysera data. För att kunna använda en linjär blandmodell krävdes det även att modellens residualer skulle vara normalfördelade, ett antagande jag testade med Wilk-Shapiros test. Den linjära blandmodellens fel antogs vara normalfördelade.

Slumpfaktorn i analysen var en hierarkiskt rangordnad slumpfaktor (eng. *nested random effect*) i och med att ungens identitet var grupperad under moderns identitet. Slumpfaktorn korrigerade för den pseudoreplikering som annars skulle uppstå eftersom observationer från samma kull eller upprepade observationer av samma individ inte är sinsemellan

oberoende. Tvåvägsinteraktioner mellan ådans individuella egenskaper och de övriga variablerna med undantag för den av tekniska skäl inkluderade variabeln pixeldensitet inkluderades även i analysen då de ansågs vara av särskild biologisk betydelse.

För analysen transformerades förklarande variablerna med standardisering, vilket innebär att samtliga variabler fick ett medelvärde på noll och en standardavvikelse på ett. Ett standardiserat värde fås genom att använda sig av formeln:

$$Z = (\text{enskilt variabelvärde} - \text{variabelmedelvärde}) \div \text{variabelns standardavvikelse}$$

Detta gjordes eftersom de förklarande variablernas parameterestimat då även anger effektstorlek, och eftersom dessa kan jämföras sinsemellan. Modellens förklarande variabler var även på väldigt olika skalor (tabell 1), vilket kan leda till att effekten av vissa av dessa blir förminskad. Genom standardisering undviks problemet, och det ökar även chansen att modellen konvergerar. Alla analyser gjordes i statistikprogrammet R, version 3.4.3 (R Core Team 2017).

**Tabell 2.** Samtliga undersökta förklarande variabler som användes i analysen av ejderungars tillväxt i Tvärminne under åren 2013–2016 (N= 150 mätningar av 121 ejderungar). I tabellen anges också variablernas uppmätta enhet, median, medelvärde och standardavvikelse, samt undersökta tvåvägsinteraktioner mellan den fokala variabeln och andra förklarande variabler.

Variabel	Måttenhet	Median	Medelvärde	SD	Tvåvägsinteraktioner
Flyktavstånd	cm	100,00	155,53	171,40	Ådans ålder, huvudvolym
Gruppstorlek	Antal	6,00	9,55	10,13	
Huvudvolym	mm <sup>3</sup>	92263,72	91939,31	4260,00	Ådans ålder
Kroppskondition	g	1582,30	1588,38	102,82	Flyktavstånd, predation (ö), ådans ålder, huvudvolym
Ådans ålder	År	1,00	2,69	3,05	
Pixeldensitet	pixel per mm	1,26	1,39	0,71	
Predationstryck (år)	Proportion	0,05	0,10	0,05	Flyktavstånd, ådans ålder, kroppskondition, huvudvolym
Predationstryck (öspecifik)	Proportion	0,13	0,15	0,13	Flyktavstånd, ådans ålder, huvudvolym
Ungålder	Dagar	3,00	4,07	3,44	

Utgående från en komplett LMM med samtliga standardiserade förklarande variabler och interaktioner (tabell 2) utförde jag modellsektion för att utesluta förklarande variabler och interaktioner som inte kunde förklara variationen i min responsvariabel. Denna kompletta modell förenklades sedan genom att utesluta förklarande variabler baserat på Akaikes

informationskriterium (AIC), ett informationsteoretiskt verktyg för modellsektion (se t.ex. Burnham & Anderson 2002). Akaikes informationskriterium används för att utvärdera hur väl modeller passar dataunderlaget och optimerar förhållandet mellan komplexitet och förklaringsgrad, där både för få (underanpassning; eng. *underfitting*) och för många (överanpassning; eng. *overfitting*) förklarande variabler gör modellen sämre (Johnson & Omland 2004). Ett lägre AIC-värde indikerar en mer optimal modell, och modeller inom två AIC-enheter från den bästa modellen ( $\Delta AIC \leq 2$ ) anses ha likvärdig modellpassning (Burnham & Anderson 2002). Det specifika verktyg som användes, dredge ur R-paketet MuMIn (Bartón 2015), grundar sig på Akaikes informationskriterium korrigerat för liten sampelstorlek, AICc. Vid själva modellsektionen ändrades modellens parameterskattningsmetod från REML (eng. *restricted maximum likelihood*) till ML (eng. *maximum likelihood*). Det skulle nämligen inte ha varit möjligt att jämföra modellens AICc-värden om parameterskattningen gjorts med REML och de fasta effekterna varit olika modellerna emellan (Crawley 2007). När en slutlig modell valts rapporterades denna dock utgående från REML-parameterskattning eftersom detta innebär att slumpeffekternas varians bättre kunde uppskattas jämfört med en motsvarande ML-baserad modell.

### 3. Resultat

#### 3.1. Modellsektion

I tabell 3 kan samtliga topprankade modeller ( $\Delta AIC \leq 2$ ) utgående från den MuMIn-baserade modellsektionen av den kompletta modellen ses. Eftersom AIC-baserad modellsektion tenderar att föredra modeller med större antal parametrar än de flesta andra modellselektionskriterier (se tex. Janssen & de Boeck 1999), valdes modellen med minsta antal parametrar bland dessa 18 topprankade modeller (tabell 2). Denna modell hade även det lägsta AICc-värdet av alla kandidatmodeller.



**Tabell 3.** Samtliga topprankade LMM-modeller ( $\Delta AICc \leq 2$ ) av ejderungars storlek, utgående från MuMiN-baserad modellselektion av en komplett modell med alla variabler och interaktioner inkluderade (se tabell 2). Tabellen anger även antalet frihetsgrader (df), AICc värde samt  $\Delta AICc$ . ÅP = årligt predationsindex (dödade ådor/häckningsförsök), FA = ådans flyktavstånd, ÖP = öspecifikt predationsindex (antalet plundrade bon/häckningsförsök), Å = ålder, HV = relativ huvudvolym, UÅ = ungens ålder, GS = gruppstorlek (antal ungar i kullen). Kolon betecknar en interaktion mellan förklarande variabler.

ÅP	FA	ÖP	ÅÅ	HV	UÅ	GS	ÅP:FA	ÅP:ÅÅ	D:ÖP	ÖP:ÅÅ	df	AICc	$\Delta AICc$
			x		x	x					7	1037,8	0,00
x			x		x	x					8	1037,9	0,07
x		x	x		x	x					9	1038,5	0,65
x	x	x	x		x	x			x		11	1038,5	0,68
	x	x	x		x	x			x		10	1038,6	0,83
x	x		x		x	x	x				10	1038,7	0,90
x	x	x	x		x	x	x		x		12	1038,7	0,90
	x		x		x	x					8	1038,9	1,07
x		x	x		x	x				x	10	1038,9	1,12
x	x	x	x	x	x	x	x		x		13	1039,0	1,16
x	x	x	x		x	x	x				11	1039,0	1,22
x	x		x	x	x	x	x				11	1039,2	1,41
		x	x		x	x					8	1039,4	1,59
x			x		x	x		x			9	1039,5	1,71
x			x	x	x	x					9	1039,6	1,83
	x	x	x		x	x					9	1039,7	1,87
			x	x	x	x					8	1039,7	1,88
x	x		x		x	x					9	1039,8	1,96

### 3.2. Faktorer som förklarade den uppmätta ungens storlek

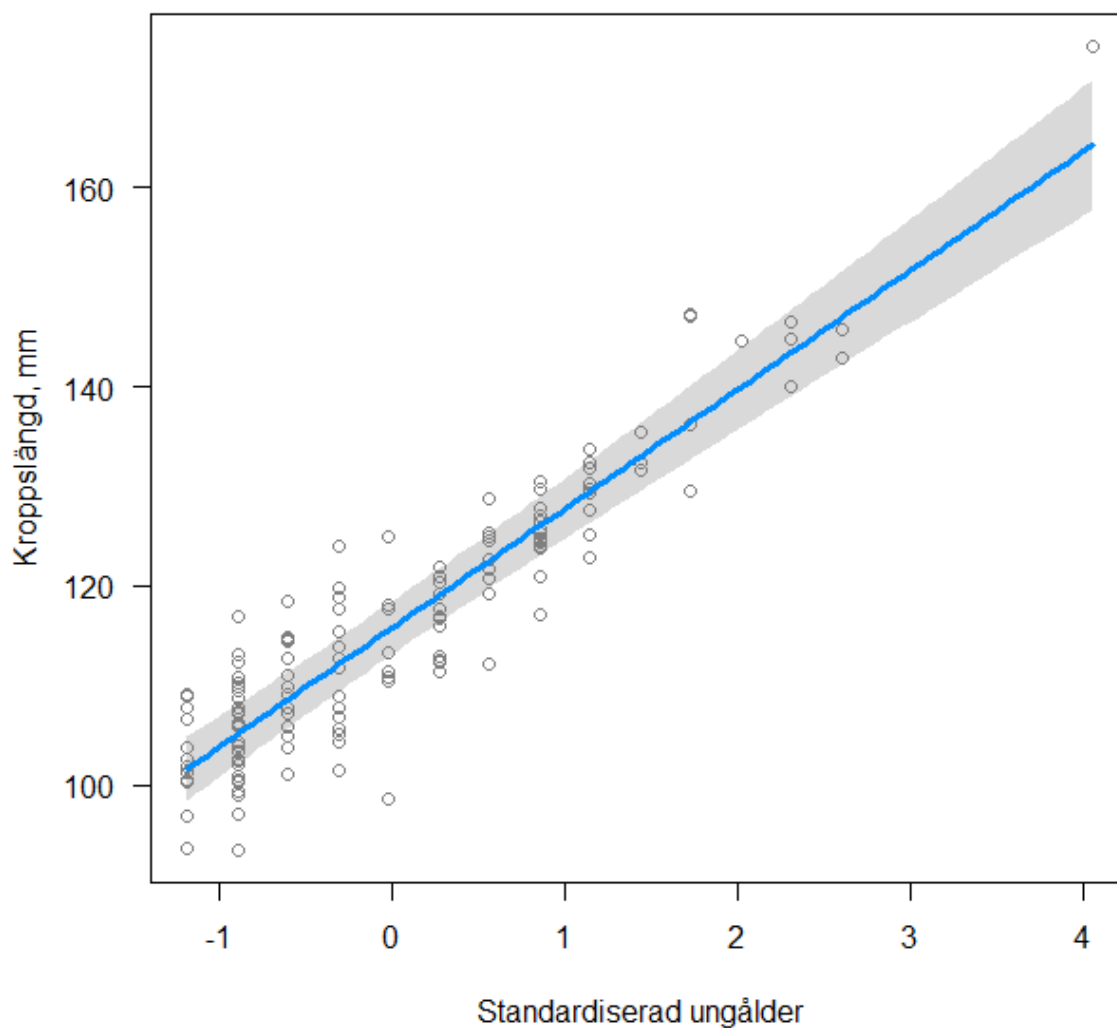
Enligt den slutliga LMM-modellen kunde ungens storlek förklaras med ungens ålder, antalet ungar i kullen och ådans ålder (tabell 4, 5). Ungen var större ju äldre den var ( $b = 11,95 \pm 0,75$  (SE)) (figur 4), och mindre ju större antal ungar det fanns i kullen ( $b = -1,84 \pm 0,69$  (SE)) (figur 5) och ju äldre dess moder var ( $b = -2,63 \pm 1,05$  (SE)) (figur 6). Ungens storlek var däremot inte signifikant associerad med andra maternella egenskaper såsom kroppskondition vid kläckningen, flyktavstånd eller relativ huvudvolym (alla  $p > 0,05$ ). Ungens storlek förklarades heller inte av predationstryck för hela studieområdet eller för öndär modern häckade. Bildkvaliteten i form av pixeldensitet inverkade heller inte. Dessutom var samtliga undersökta tvåvägsinteraktioner (tabell 1) icke-signifikanta.

**Tabell 4.** Slutlig LMM efter modellselektion av ejderungars storlek i Tvärminne åren 2013–2016. Tabellen visar de fasta effekterna, deras parameterestimater, standardfel, antal frihetsgrader samt t och p-värde.

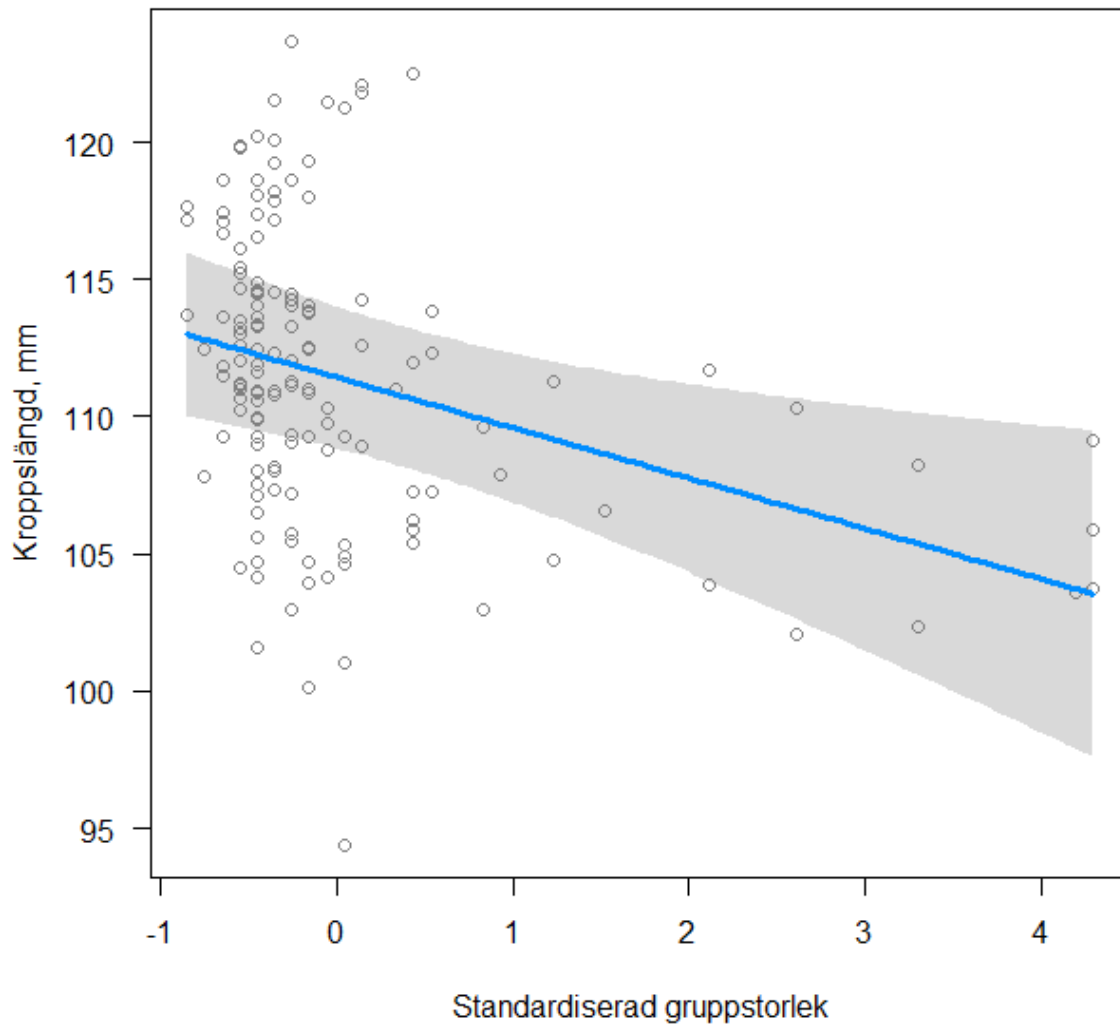
	Parameterestimat	Standardfel	Antalet frihetsgrader	t-värde	p-värde
<b>Intercept</b>	113,7	1,13	37,77	101,07	< 0,001
<b>Ungålder</b>	11,95	0,75	145,53	15,92	< 0,001
<b>Gruppstorlek</b>	-1,84	0,69	143,63	-2,68	0,008
<b>Ådans ålder</b>	-2,63	1,05	46,7	-2,5	0,016

**Tabell 5.** Skattningen av varianskomponenterna för de slump effekter (ungens identitet grupperad under moderns identitet) som ingick i den slutliga LMM-modellen av ejderungars storlek i Tvärminne åren 2013–2016 (se tabell 4). Tabellen anger slump effekternas varians och standardavvikelse.

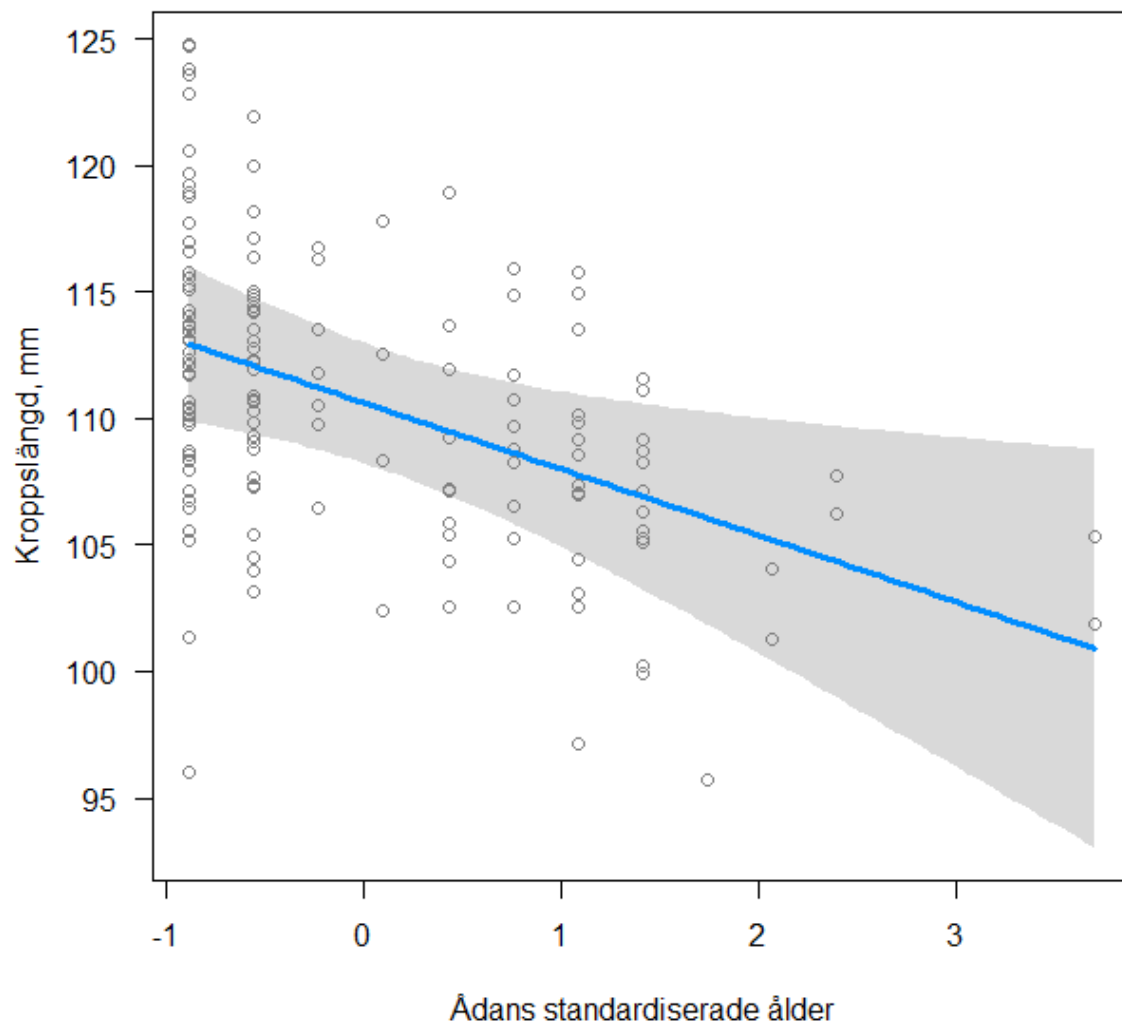
Slumpeffektskomponent	Varians	Standardavvikelse
<b>UNG_ID:MODER_ID</b>	0	0
<b>MODER_ID</b>	47,05	6,86
<b>Residual</b>	33,16	5,76



**Figur 4.** Ejderungens storlek till sjöss som en funktion av dess standardiserade ålder (medeltal =0, SD = 1), estimerad på basen av en LMM med ålder, gruppstorlek och ådåns ålder som förklarande variabler (tabell 4). Grafen visar den estimerade regressionslinjen inklusive dess 95% konfidensintervall (i grått) och residualer.



**Figur 5.** Ejderungens storlek till sjöss som en funktion av standardiserad gruppstorlek (medeltal = 0, SD = 1), estimerad på basen av en LMM med ålder, gruppstorlek och ådans ålder som förklarande variabler (tabell 4). Grafen visar den estimerade regressionslinjen inklusive dess 95% konfidensintervall (i grått) och residualer.



**Figur 6.** Ejderungens storlek till sjöss som en funktion av ådans standardiserade ålder (medeltal = 0, SD = 1), estimerad på basen av en LMM med ålder, gruppstorlek och ådans ålder som förklarande variabler (tabell 4). Grafen visar den estimerade regressionslinjen inklusive dess 95% konfidensintervall (i grått) och residualer.

## 4. Diskussion

Mitt arbete visade att det finns en koppling mellan ejderungens storlek under den tidiga utvecklingen och antalet ungar i dess kull till sjöss samt moderns ålder. Effekten av åldern på ungstorleken var stark trots att variationen i observerad ålder i mitt sampel var liten. Detta ger tilltro att metoden som användes för att mäta storlek är användbar för att uppskatta tillväxt hos borymmande arter. Det är även värt att notera att både gruppstorlekarna och ådornas åldrar som var en del av studien inte avvek från tidigare observationer av ejderpopulationer (se t.ex. Mendenhall 1975, Baillie & Milne 1982).

### 4.1. Ådans ålder och dess relation till avkommans kroppsstorlek

#### 4.1.1. Ådans ålder, förhållandet mellan kullstorlek och äggstorlek, och effekter på tillväxt efter kläckningen

Tidigare studier av ejdrar har visat att äldre ådor lägger större äggkullar (Öst & Steele 2010), vilket innebär att äldre ådor potentiellt även kunde lägga mindre ägg (se 1.1.1.4.). Detta är av betydelse eftersom ett positivt förhållande mellan äggvikt och avkommans vikt och storlek vid kläckning har konstaterats för flera andra fågelarter (Williams 1994). Större äggstorlek har hos den närbesläktade praktejden (*Somateria spectabilis*) även visats korrelera med större uthållighet och effektivare födointag som unge (Anderson & Alisauskas 2001). Större äggstorlek har även funnits korrelera positivt med kläckningsframgång, överlevnad och tillväxt hos ungar av andra fågelarter (Krist 2011).

Mot ovanstående kan man argumentera för att kullstorleken hos ejdern förväntas öka med moderns ålder, vilket kunde vara associerat med mindre äggstorlek och därmed även påverka avkommans storlek efter kläckningen. Jag testade denna hypotes i en sidanalys där jag undersökte sambandet mellan en ådas ålder och äggvikt. Sidoanalysen, som inkluderade 615 observationer av 426 ådor från åren 2013–2016, gjorde jag genom att räkna ut medeläggvikten för samtliga ådors äggkullar genom att dividera kullvikt med kullstorlek. Därefter log-transformerade jag medelkullvikten och ruvningstiden. Ruvningstid måste tas i beaktande eftersom äggen progressivt blir lättare under ruvningens gång och log-transformeringen var nödvändig eftersom det finns goda skäl att anta att förhållandet mellan ruvningstid och vikt inte är linjärt. De standardiserade residualerna av den linjära

regressionen av log-transformerad medelkullsvikt (responsvariabel) som funktion av log-transformerad ruvningstid (förklarande variabel), kallad standardiserad äggsvikt, fungerade sedan som responsvariabel i den egentliga analysen. I denna LMM analyserades den standardiserade äggsvikten (responsvariabel) som en funktion av ådans standardiserade minimiålder som förklarande variabel, med ådans identitet som slumpfaktor.

Parameterskattningen i denna LMM var baserad på REML. Resultaten av denna sidanalys visade att det fanns en trend för äldre ådor att lägga lättare ägg ( $b = -0,07 \pm 0,04(\text{SE})$ ,  $df = 518,60$ ,  $t = -1,66$ ,  $p = 0,097$ ).

Studier har generellt funnit att större äggstorlek främst innebär större kroppsvikt, även om en svagare koppling till större strukturell storlek, vilket jag mätte, även funnits (Williams 1994). Denna distinktion är dock inte nödvändigtvis väsentlig i ett tidigt skede av utvecklingen eftersom större kroppsreserver i början även kan innebära större tillväxt på kort sikt under den perioden som jag mätte ejderungar. Större kroppsreserver kan även innebära att t.ex. fötter utvecklas snabbare vilket kan innebära att födointaget är lättare och tillväxten snabbare (Waltho & Coulson 2015).

#### 4.1.2. Åldersrelaterad mortalitet och dess förhållande till investering i förökningen

En förklaring till större kullstorlek och därmed mindre ägg och mindre ungar hos äldre ådor kunde vara en allokeringskonflikt mellan ådans behov att upprätthålla tillräckliga kroppsreserver och större kullstorlek på grund av åldersrelaterad mortalitet (se t.ex. Fox et al. 2001). Denna förklaring är dock osannolik eftersom minimiålder (se 2.1.1.3.) i studien var 10 år eller mindre förutom en som var 14 år. Ådor uppvisar en ökad åldersrelaterad mortalitet först ca 13 år efter att de börjat häcka (Coulson 1984). Värt att understryka är även att större kullstorlek inte är kopplat till sämre kroppskondition bland häckande ådor eller sämre överlevnad hos ådor eller ungar. I själva verket har större kullstorlek rentav funnits vara associerat med lägre mortalitet (Yoccoz et al. 2002) och bättre kroppskondition (Öst & Steele 2010) hos ådor, och med lägre äggpredation (Erikstad & Tveraa 1995) samt ökad överlevnad hos ungarna efter kläckningen (Öst et al. 2008b).

#### 4.1.3. Äldre ådors större kroppsreserver kan möjliggöra produktion av flere men lättare ägg

Högre ålder är associerat med bättre kroppskondition för ejdrar när de övervintrar i övervintringsområdet (Laursen et al. 2019a), och under häckning (Jaatinen & Öst 2011). Det är därmed sannolikt att kroppskonditionen även är bättre strax före häckningen. Studier som funnit en koppling mellan kroppsvikt och ålder hos ejdrar strax före häckning existerar inte såvitt jag vet, men studier av andra änder med en liknande häckningsstrategi före och efter häckning har visat att äldre honor har större kroppsvikt före häckning jämfört med yngre (Milne 1976, Krapu & Doty 1979, Hohman 1986). Den potentiellt bättre kroppskonditionen hos äldre ådor strax före häckningen kan bero på att de är bättre på att bygga upp kroppsreserver i häckningsområdet före äggläggningen och/eller att de är bättre på att upprätthålla de kroppsreserver de samlat på sig redan i övervintringsområdet.

Före äggläggningen ökar ådors kroppsvikt (Milne 1976, Laursen et al. 2019b). I och med att det är sannolikt att äldre ådor har bättre kroppsreserver före äggläggningen, är det möjligt att detta är en faktor i deras större kullstorlek (Öst & Steele 2010). Mindre kroppsstorlek hos avkomma kan vara en passiv effekt av att äldre ådor lägger större kullar på grund av bättre kroppsreserver. Fitnessfördelen av denna större kullstorlek kan dock vara liten, eftersom mindre ungar potentiellt kan ha sämre överlevnad (t.ex. Swennen 1989, men se 4.1.4 och 4.1.5).

#### 4.1.4. Ådans erfarenhet kan gynna avkomman vid kullsammanlagningar

En åda känner igen sin egen avkomma, och det är möjligt att den även kan optimera tillväxtförhållandena för den och därmed motverka eventuella negativa effekter av mindre kroppsstorlek hos avkomman (Swennen 1989, Öst & Bäck 2003). Äldre ådor uppvisar högre nivåer av aggression, men aggressionen riktas mycket sällan mot egen avkomma (Öst & Bäck 2003, Öst et al. 2007a). Det är tänkbart att äldre ådor aktivare försvarar sin avkomma mot aggression från andra ådor. Det är även möjligt att den sociala dominansen hos äldre ådor (se 1.4.1.2) gör att aggression gentemot hennes avkomma är mindre sannolik. Ejderungar som utsätts för aggression kan ha högre energikostnader genom ökad rörelse och stress eller mindre näringsintag p.g.a. avbrutet födosök (Wooley & Owen 1978, Keller 1991). Äldre ådors avkomma kan potentiellt undvika dessa negativa effekter.



Äldre ådor innehar även mer centrala positioner i kullsammanläggningar (Bédard & Munro 1977, Öst et al. 2007a). Då ejderungarna håller sig nära sin moder kan en högre ålder hos ådan även leda till en mer central position för dem i kullsammanläggningen. Detta kan leda till större överlevnad, men även till bättre möjligheter för födointag och därmed tillväxt (Öst & Bäck 2003, Rowcliffe et al. 2004).

#### 4.1.5. Ådans erfarenhet kan påverka ungarnas tillväxt genom erfarenhet av området

Mindre ägg innehåller mindre energi (gula) för det växande embryot och mycket av väldigt tidig tillväxt sker med hjälp av dessa reserver (t.ex. Williams 1994). Man kan tänka sig att en äldre och mer erfaren åda, som känner området väl på grund av ortstrohet, även kunde lägga fler ägg med mindre tillgängliga resurser per embryo. Honan kan motverka avkommans mindre kroppsstorlek efter kläckningen genom sin erfarenhet av områdets näringstillgång och därmed säkra avkommans födotillgång och tillväxt (Öst et al. 2011). På detta sätt skulle ådan kunna undvika att ungarna drabbas av ökad mortalitet orsakat av mindre kroppsstorlek vid kläckningen (Swennen 1989). Erfarenhet av häckningsområdet har i tidigare studier kopplats till lägre mortalitet hos andra fågelarter (Brown et al. 2008). Det har även tidigare spekulerats att ådor kunde utnyttja information som samlats in under åren rörande områdets födotillgång till sin fördel (Korschgen 1977).

## 4.2. Gruppstorlek och dess relation till avkommans kroppsstorlek

### 4.2.1. Gruppstorleken och ejderungarnas födotillgång samt rörelsemönster

Låg födotillgång i sjöar är associerat med högre nivåer av mortalitet hos gräsandsungar (*Anas platyrhynchos*), och det är därmed rimligt att anta att dålig födotillgång även kan bidra till försämrad tillväxt i fall där effekterna inte är direkt letala (Gunnarsson 2004). Frågan är huruvida större gruppstorlek leder till mindre tillgänglig föda per individ. Studier har visat att större sjöfågelkullar använder sig av ett större område för födosök. Buffelhuvudhonor (*Bucephala albeola*) justerar storleken av sitt revir enligt gruppstorlek så att födotillgången hålls konstant (Gauthier 1987). Tidigare studier av ejdern har visat att större kullar rör sig över ett större område, och att rörelseområdets storlek kan påverkas av områdets näringstillgång (Öst & Kilpi 2000). Dessa resultat antyder indirekt att en större

grupp förmår reducera näringstillgången på ett område, och att ungarnas tillväxttakt potentiellt påverkas av gruppstorleken.

Studier med ungar hos andra arter har visat att ungar som födosöker i områden med sämre tillgång till mat är tvungna att röra på sig mera (Hunter et al. 1984, Nummi et al. 2000). Sämre tillgång till mat kunde därmed orsaka mindre kroppsstorlek, inte bara genom minskad näringstillgång, utan även genom att orsaka större energiförbrukning (Wooley & Owen 1978).

#### 4.2.2. Förhållandet mellan gruppstorlek och kroppsstorlek kan bero på predation

Det har visats att högre predationsrisk leder till att färre ådor ensam sköter om sin kull och också till att antalet ådor i de sammanslagna kullarna är större (Jaatinen et al. 2011). Det är möjligt att mindre kroppsstorlek i större grupper orsakas av predation, och att en större gruppstorlek i sig inte är den primära förklarande faktorn. Predation var inkluderat som en självständig förklarande variabel i analysen, men sättet att mäta predation (årligt och öspecifikt predationsindex) kan vara för grovt för att upptäcka effekter på kroppsstorleken hos avkomman. Båda predationsindexen grundar sig på förhållanden till lands före ungarna lämnat boet och har därför specifika svagheter. Det öspecifika predationsindexet avspeglar förhållandena på ön där ådan häckade, men ejderkullar håller sig inte till denna lokal efter borymningen utan rör sig över ett brett område (Öst & Kilpi 2000). Den specifika svagheten hos årsindexet är liknande; indexet mäter predationstrycket för hela studieområdet, men även om kullarna rör sig rikligt så kan denna aktivitet väl ske inom områden vars lokala predationsrisk inte avspeglar hela området.

Studier av andra änder har visat att simning och att vara alert innebär energikostnader för vuxna individer (Wooley & Owen 1978), och predation kan leda till att kullarna blir tvungna att förflytta sig mera. Det är möjligt att högre nivåer av predation är orsaken till förhållandet mellan gruppstorlek och kroppsstorlek eftersom ökad förflyttning kan leda till högre energiförbrukning och mindre effektivt näringssök hos ejderungarna (Wooley & Owen 1978, Keller 1991). När jag observerade predatorattacker till sjöss medan jag utförde fältarbete, kunde attackerna pågå i tiotals minuter, och det är rimligt att anta att sådana attacker orsakade extra energikostnader för gruppen som blev anfallen. Värt att notera är

att det är sannolikt att dessa predatorattacker ökar energiförbrukningen hos en stor del av de kullar som befinner sig nära den attackerade kullen eftersom de rör sig bort från faran och att effekten av ett högt predationstryck kan vara storskaligt. Detta gäller särskilt då havsörnar är inblandade (M. Öst, pers. komm.).

Hos änder har det visats att blotta närvaron av predatorer kan höja pulsen hos individer och därmed potentiell energikonsumtion, utan att utåt sett förorsaka förändringar i beteendet (Wooley & Owen 1978). Predationstryck har även visats påverka stressresponsens styrka, definierat som förhöjd kortikosteronnivå hos ruvande ådor till följd av att forskarna fångat och behandlat fågeln (Jaatinen et al. 2014). Detta antyder att det kan finnas bakgrundskostnader för ejdern av predation under perioder av högt predationstryck.

#### 4.2.3. Gruppstorlek och dess koppling till stress

Gauthier (1987) fann att högre kulldensitet, definierat som totala antalet kullar i den damm där en kull tillbringade sin första tid, påverkade ungarnas tillväxt negativt hos buffelhuvud. Detta spekulerades bero på högre nivåer av aggression orsakat av kulldensitet. Gravänder (*Tadorna tadorna*) som häckar och sköter avkomma i mindre individtäta isolerade områden har avkomma som växer snabbare än honor som häckar i individtäta kolonier (Pienkowski & Evans 1982). Där har även högre nivåer av konfliktsituationer och den stress det orsakar ungarna spekulerats vara orsaken till mindre avkomma (Pienkowski & Evans 1982).

Upprätthållandet av den nära fysiska associationen mellan ådor och deras avkomma i sammanslagna kullar (Öst & Bäck 2003) kunde möjligen vara desto kostsammare ju större kullen är. Det är möjligt att upprätthållandet av strukturen blir mer komplicerad då det finns flera aktörer; energikonsumtion orsakad av extra aktivitet och aggression från icke-besläktade ådor kan vara vanligare. Effekten av mer kostsam upprätthållning av struktur och stress generellt skulle troligtvis vara något vars effekt i sig är liten, men kan vara en del av helhetsbilden som förklarar varför tillväxt är mindre i större grupper.

#### 4.2.4. Hunger hos borymmande avkomma och dess koppling till energiförbrukning

I Swennen (1989) noterades det att ejderungar som var svultna rörde på sig mera jämfört med ungar i bättre kroppscondition. Rörelse orsakat av hunger kan därmed potentiellt leda till en ond cirkel av energiförlust hos ungar med dålig kroppscondition, då hunger orsakar

mer rörelse som i sig kräver energi. En sådan ond cirkel kunde potentiellt förstärka effekterna av mindre kroppsstorlek orsakat av gruppeffekter eller predation.

### 4.3. Metodkritik och potentiella förbättringar

#### 4.3.1. Datamängd och variansen i uppmätta ungars ålder

Jag utförde 150 mätningar utifrån videomaterial av ungar till sjöss för att undersöka ejderns tidiga utveckling. Mängden insamlad data begränsades av det faktum att uppskattning av ungarernas storlek till sjöss med ImageJ var arbetsdrygt och tidskrävande. Antalet mätningar var färre än det som ursprungligen planerats. Antalet observationer uppfyller dock en generell tumregel som kräver att per variabel som skall inkluderas i regressionsanalysen bör det finnas minst 15 observationer (Harrell 2015). Det är därmed osannolikt att antalet observationer i förhållande till antalet förklarande variabler i modellen skulle ha påverkat precisionen i skattningen av parameterestimaterna negativt.

Upp till tre dagar gamla ungar stod för 52,6 % av totalt uppmätta ungar; när detta utökas till sju dagar gamla ungar är det kumulativa procentantalet redan uppe i 84,7 % (appendix 1). Endast 4,7 % av de uppmätta ejderungarna var äldre än tio dagar (appendix 1). Detta innebär att även de äldsta ungarerna som uppmätts inte uppnått mer än ungefär 20 % av en vuxen individs storlek, och att en stor del av den tidiga utvecklingen inte alls observerades (Waltho & Coulson 2015). Detta kan naturligtvis ses som en svaghet, men eftersom de ungmärkningar som användes förväntades falla av efter några veckor kan detta anses vara en inbyggd svaghet. Det bör även nämnas att ett större antal yngre individer i materialet även representerar verkliga förhållanden då hög mortalitet i första livsveckorna innebär att antalet ungar till sjöss snabbt minskar direkt efter kläckningen och borymningen (Mendenhall 1975, Hario & Rintala 2006). Samtidigt så utgör även den höga mortaliteten under de första livsveckorna en flaskhals för ejderungarnas överlevnad, och gör periodens gallrande effekter särskilt viktiga att förstå.

Det föga antalet ungar äldre än tre dagar och den stora delen av den tidiga utvecklingen som inte kunde undersökas är trots allt ett obestridligt faktum som kan ha bidragit till att ejderungens storlek inte var signifikant associerat med de flesta av undersökta förklarande variablerna. Tidig utveckling sker i stadier hos ejderungen, och exempelvis fötter utvecklas

tidigt eftersom mobilitet är av högsta vikt under de första levnadsveckorna (Waltho & Coulson 2015). Det är möjligt att de variabler som inte var associerade med ejderungens storlek egentligen är det, men att dessa faktorerers effekt först framkommer under den resterande tiden av ejderungens utveckling.

Om jag skulle använda samma metodik för att undersöka ejderns tidiga utveckling igen skulle jag prioritera att samla in upprepade observationer av samma ungar och därmed kunna analysera individuella tillväxtkurvor. Detta skulle avsevärt förstärka de förklarande variabelernas förklaringskraft. Jämförelse av individuella tillväxtkurvor skulle även accentuera eventuella skillnader i tillväxt mellan individer som direkt efter kläckningen troligtvis är små.

#### 4.3.2. Är effektstorleken tillräcklig för att antyda biologisk relevans?

Även om jag kunde påvisa ett statistiskt signifikant förhållande mellan ådans ålder och gruppstorlek samt ejderungars storlek till sjöss, är det orsak att bedöma om resultaten även är biologiskt relevanta. Är de effekter jag fann av tillräcklig storlek för att ha praktisk relevans för den tidiga utvecklingen hos ejdern? Hurudan effektstorlek som krävs för att kunna påvisa biologisk signifikans är generellt inte självklart och bör bestämmas från fall till fall (Martínez-Abraín 2008). I mitt fall finns det dock orsak att tro att de samband jag fann mellan dels ungens kroppsstorlek och ådans ålder, och dels kroppsstorlek och gruppstorlek, även är biologiskt signifikanta.

Eftersom ungens ålder var en del av analysen finns det även ett parameterestimat och därmed effektstorlek för variabeln som kan jämföras med effektstorlekarna för ådans ålder och gruppstorlek. Effekten av ungens ålder var föga överraskande störst. Om man jämför effekterna av gruppstorlek och ådans ålder var de ungefärligt en sjättedel respektive en femtedel av effekten som berodde på ungens ålder (tabell 4). Det är dock omöjligt att med säkerhet säga huruvida gruppstorlek eller en ådans ålder hade en större effekt eftersom medeltalen och standardfelen för deras parameterestimat överlappar. Hursomhelst kan effektstorlekarna anses tillräckliga för att antyda biologisk relevans eftersom effektstorlekar i denna storleksklass vid tidigare studier har konstaterats ha långsiktiga effekter (Møller & Jennions 2002). Värt att understryka är att mindre kroppsstorlek hos ejderungar konstaterats vara farligt under den tidiga utvecklingen då det utgör en större risk för att

utsättas för predation och svält (Swennen 1989). Kroppskondition i förhållande till ålderskohorten är även kopplat till överlevnad för ejderungar (Christensen 1999). Dessa konsekvenser har onekligen biologisk relevans. Det är även möjligt att dålig kroppskondition minskar motståndskraften mot patogener (Flint & Franson 2009, Meixell et al. 2016), och förvärrar eventuella negativa effekter av infektion (Beldomenico & Begon 2010).

#### 4.3.3. Metodens noggrannhet och användbarhet

Metoden som användes för att bestämma individuella ejderungars storlek till sjöss visade sig vara användbar och noggrann då jag med den kunde identifiera hur flere faktorer påverkade tillväxten trots att variationen i ungarnas ålder var låg. Skärmbildskvaliteten i form av pixeldensitet visade sig inte ha något samband med ejderungarnas storlek och det kan därmed konstateras att metoden inte är känslig för variation i det underliggande bildmaterialets kvalitet. Bildmaterial som samlas in under dåliga väderleksförhållanden är inte alltid ideellt komponerade eller av högsta kvalitet, och en metod som används för att analysera sådant material måste ta dessa utmaningar i beaktande.

Metoden kunde även modifieras och göras mindre arbetsdryg. Man kunde låta bli att använda sig av individuellt märka individer och istället direkt mäta omärkta ungar och ådor. Den totala huvudlängden varierar inte mycket hos vuxna ådor (Waltho & Coulson 2015), så förlusten av precision skulle troligtvis inte vara stor, särskilt då antalet observationer troligtvis skulle vara fler. Därför uppskattar jag det vara möjligt att använda sig av denna metod där en slumpmässigt utvald åda i en kull används för att härleda ungarnas storlek. Med denna modifierade metod kunde man exempelvis uppskatta generell årsspecifik tillväxt och långsiktigt följa med tillväxten i populationer med avsevärt mindre arbetsbörda.

#### 4.4. Slutsatser

Både moderns ålder och gruppstorleken varierar ejderungar emellan, och jag har kunnat visa att dessa faktorer är associerade med ejderns tidiga utveckling. Jag har även kunnat konstatera att det trots ett relativt litet material är möjligt att pålitligt uppskatta storleken av avkomma som borymmer till sjöss. All ny information gällande ejderns tidiga utveckling har stor bevarandebiologisk betydelse eftersom Östersjöpopulationen har minskat kraftigt

de senaste årtiondena (Ekroos et al. 2012b). Förhoppningsvis kan den nya informationen jag tagit fram användas för att förstå, och förebygga fortsatt minskning av populationen.

## 5. Tack

Jag vill tacka min handledare Markus Öst för hans tålamod och den professionella handledningen i avhandlingens skrivskede. Tack även för den oersättliga professionella och personliga upplevelsen samt erfarenheten jag fick då fältarbetet utfördes. Jag vill även tacka Kim Jaatinen för hjälp med avhandlingens statistik, och hela ejderteamet som var i fält säsongen 2016 för deras arbetsinsats. Ett stort tack till Tvärminne zoologiska station för kost och logi, och naturligtvis till Walter och Andrée de Nottbecks stiftelse samt Societas pro Fauna et Flora Fennica vars stipendier möjliggjorde avhandlingens utförande.

## 6. Referenser

- Alonso-Alvarez C, Bertrand S, Devevey G, Prost J, Faivre B, Chastel O, Sorci G. 2006. An experimental manipulation of life-history trajectories and resistance to oxidative stress. *Evolution* 60: 1913–1924.
- Anderson VR, Alisauskas RT. 2001. Egg size, body size, locomotion, and feeding performance in captive king eider ducklings. *Condor* 103: 195–199.
- Ashcroft RE. 1976. A function of the pairbond in the common eider. *Wildfowl* 27: 101–105.
- Baillie SR, Milne H. 1982. The influence of female age on breeding in the eider *Somateria mollissima*. *Bird Study* 29: 55–66.
- Beldomenico PM, Begon M. 2010. Disease spread, susceptibility and infection intensity: vicious circles? *Trends Ecol Evol* 25: 21–27.
- Barbraud C, Chastel O. 1999. Early body condition and hatching success in the snow petrel *Pagodroma nivea*. *Polar Biol* 21: 1–4.
- Bartón K. 2015. MuMIn: Multi-model inference. R package version 1.14.0. <http://CRAN.Rproject.org/package=MuMIn>.
- Bédard J, Munro J. 1977. Brood and creche stability in the common eider of the St. Lawrence estuary. *Behaviour* 60: 221–236.
- Bentz AB, Navara KJ, Siefferman L. 2013. Phenotypic plasticity in response to breeding density in tree swallows: An adaptive maternal effect?. *Horm Behav* 64: 729–736.
- Birkhead TR, Fletcher F, Pellatt EJ. 1999. Nestling diet, secondary sexual traits and fitness in the zebra finch. *Proc R Soc B* 266: 385–390.
- Biro PA, Abrahams MV, Post JR, Parkinson EA. 2006. Behavioural trade-offs between growth and mortality explain evolution of submaximal growth rates. *J Anim Ecol* 75: 1165–1171.
- Björkman C, Larsson S. 1991. Pine sawfly defence and variation in host plant resin acids: a trade-off with growth. *Ecol Entomol* 16: 283–289.
- Blancher PJ, Robertson RJ. 1987. Effect of food supply on the breeding biology of western kingbirds. *Ecology* 68: 723–732.
- Blomqvist D, Johansson OC, Götmark F. 1997. Parental quality and egg size affect chick survival in a precocial bird, the lapwing *Vanellus vanellus*. *Oecologia* 110: 18–24.
- Boag PT, Noordwijk AJ van. 1987. Quantitative genetics in wild bird populations. I: Cooke, F, Buckley, PA (red.). *Avian Genetics*, s. 45-78. Academic Press, London.



- Brown CR, Brown MB, Brazeal KR. 2008. Familiarity with breeding habitat improves daily survival in colonial cliff swallows. *Anim Behav* 76: 1201–1210.
- Bryant DM. 1975. Breeding biology of house martins *Delichon urbica* in relation to aerial insect abundance. *Ibis* 117: 180–216.
- Buechel SD, Boussard A, Kotrschal A, Bijl W van der, Kolm N. 2018. Brain size affects performance in a reversal-learning test. *Proc. R. Soc. B* 285: 20172031
- Burnham KP, Anderson DR. 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. 2. uppl. Springer-Verlag, New York.
- Calisi RM, Bentley GE. 2009. Lab and field experiments: are they the same animal? *Horm Behav* 56: 1–10.
- Chalfoun AD, Martin TE. 2010. Parental investment decisions in response to ambient nest-predation risk versus actual predation on the prior nest. *Condor* 112: 701–711.
- Chin EH, Love OP, Verspoor JJ, Williams TD, Rowley K, Burness G. 2009. Juveniles exposed to embryonic corticosterone have enhanced flight performance. *Proc R Soc B* 276: 499–505.
- Christensen TK. 1999. Effects of cohort and individual variation in duckling body condition on survival and recruitment in the Common Eider *Somateria mollissima*. *J Avian Biol* 30: 302.
- Christman MC, Lewis D. 2005. Spatial distribution of dominant animals within a group: comparison of four statistical tests of location. *Anim Behav* 70: 73–82.
- Cole EF, Morand-Ferron J, Hinks AE, Quinn JL. 2012. Cognitive ability influences reproductive life history variation in the wild. *Curr Biol* 22: 1808–1812.
- Coslovsky M, Richner H. 2011. Predation risk affects offspring growth via maternal effects. *Funct Ecol* 25: 878–888.
- Coulson JC. 1984. The population dynamics of the eider duck *Somateria mollissima* and evidence of extensive non-breeding by adult ducks. *Ibis* 126: 525–543.
- Coulson JC, Porter JM. 1985. Reproductive success of the kittiwake *Rissa tridactyla*: the roles of clutch size, chick growth rates and parental quality. *Ibis* 127: 450–466.
- Crawley, M. 2007. *The R book*. Wiley, Chichester.
- Cresswell W. 2008. Non-lethal effects of predation in birds. *Ibis* 150: 3–17.
- Davies NB. 1986. Reproductive success of dunnocks, *Prunella modularis*, in a variable mating system. I. Factors influencing provisioning rate, nestling weight and fledging success. *J Anim Ecol* 55: 123–138.

Desai M, Hales CN. 1997. Role of fetal and infant growth in programming metabolism in later life. *Biol Rev Camb Philos Soc* 72: 329–348.

Dingemanse NJ, Kazem AJN, Reale D, Wright J. 2010. Behavioural reaction norms: animal personality meets individual plasticity. *Trends Ecol Evol* 25: 81–89.

Dolman PM. 1995. The intensity of interference varies with resource density: evidence from a field study with snow buntings, *Plectrophenax nivalis*. *Oecologia* 102: 511–514.

Donehower CE, Bird DM. 2008. Gull predation and breeding success of common eiders on Stratton Island, Maine. *Waterbirds* 31: 454–462.

Drummond H, Ancona S. 2015. Observational field studies reveal wild birds responding to early-life stresses with resilience, plasticity, and intergenerational effects. *Auk* 132: 563–577.

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

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

Ens BJ, Goss-Custard JD. 1984. Interference among oystercatchers, *Haematopus ostralegus*, feeding on mussels, *Mytilus edulis*, on the Exe Estuary. *J Anim Ecol* 53: 217–231.

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

Flint PL, Franson JC. 2009. Does influenza A affect body condition of wild mallard ducks, or vice versa? *Proc R Soc B* 276: 2345–2346.

Forsman A. 2015. Rethinking phenotypic plasticity and its consequences for individuals, populations and species. *Heredity* 115: 276–284.

Forslund P, Pärt T. 1995. Age and reproduction in birds — hypotheses and tests. *Trends Ecol Evol* 10: 374–378.

Fox CW, Roff DA, Fairbairn DJ. 2001. *Evolutionary Ecology: Concepts and Case Studies*. Oxford University Press

Gauthier G. 1987. Brood territories in buffleheads: determinants and correlates of territory size. *Can J Zool* 65: 1402–1410.

Gebhardt-Heinrich S, Richner H. 1998. Causes of growth variation and its consequences for fitness. I: Stark JM, Ricklefs RE (red.). *Avian Growth and Development*. Oxford University Press, Oxford.

Gill FB. 2007. *Ornithology*. W. H. Freeman, New York

Gorman HE, Nager RG. 2004. Prenatal developmental conditions have long-term effects on offspring fecundity. *Proc R Soc B* 271: 1923–1928.

Guibert F, Lumineau S, Kotrschal K, Möstl E, Richard-Yris M-A, Houdelier C. 2013. Trans-generational effects of prenatal stress in quail. *Proc R Soc B* 280: 20122368.

Guillemain M, Elmberg J, Arzel C, Johnson AR, Simon G. 2008. The income–capital breeding dichotomy revisited: late winter body condition is related to breeding success in an income breeder. *Ibis* 150: 172–176.

Gunnarsson G, Elmberg J, Sjöberg K, Pöysä H, Nummi P. 2004. Why are there so many empty lakes? Food limits survival of mallard ducklings. *Can J Zool* 82: 1698–1703.

Hario M, Rintala J. 2006. Fledgling production and population trends in Finnish common eiders (*Somateria mollissima mollissima*) — evidence for density dependence. *Can J Zool* 84: 1038–1046.

Hario M, Rintala J. 2009. Age of first breeding in the common eider *Somateria m. mollissima* population in the northern Baltic Sea. *Ornis Fennica* 86: 81–88.

Harrell, FE. 2015. *Regression Modeling Strategies: With Applications to Linear Models, Logistic and Ordinal Regression, and Survival Analysis*. Springer, Cham.

Hayward LS, Wingfield JC. 2004. Maternal corticosterone is transferred to avian yolk and may alter offspring growth and adult phenotype. *Gen Comp Endocrinol* 135: 365–371.

Haywood S, Perrins CM. 1992. Is clutch size in birds affected by environmental conditions during growth? *Proc R Soc B* 249: 195–197.

Hawkins PAJ, Butler PJ, Woakes AJ. 1998. Growth and morphology of captive female common eider *Somateria mollissima* ducklings. *Wildfowl* 49:92-102.

Hepp G, Kennamer RA, Harvey WFIV. 1990. Incubation as a reproductive cost in female wood ducks. *Auk* 107:756-764.

Hinde CA, Johnstone RA, Kilner RM. 2010. Parent-offspring conflict and coadaptation. *Science* 327: 1373–1376.

Hipfner JM, Gaston AJ. 2002. Growth of nestling thick-billed murres (*Uria lomvia*) in relation to parental experience and hatching date. *Auk* 119: 827–832.

Hohman W. 1986. Changes in body weight and body composition of breeding ring-necked ducks (*Aythya collaris*). *Auk* 181–188.

Hunter ML, Witham JW, Dow H. 1984. Effects of a carbaryl-induced depression in invertebrate abundance on the growth and behavior of american black duck and mallard ducklings. *Can J Zool* 62: 452–456.

Isler K, Schaik CP van. 2009. The expensive brain: a framework for explaining evolutionary changes in brain size. *J Hum Evol* 57: 392–400.

Jaatinen K, Öst M. 2011. Experience attracts: The role of age in the formation of cooperative brood-rearing coalitions in eiders. *Anim Behav* 81: 1289–1294.

Jaatinen K, Öst M, Lehikoinen A. 2011. Adult predation risk drives shifts in parental care strategies: a long-term study. *J Anim Ecol* 80: 49–56.

Jaatinen K, Noreikiene K, Merilä J, Öst M. 2012. Kin association during brood care in a facultatively social bird: active discrimination or by-product of partner choice and demography? *Mol Ecol* 21: 3341–3351.

Jaatinen K, Öst M. 2013. Brood size matching: a novel perspective on predator dilution. *Am Nat* 181: 171–181.

Jaatinen K, Seltmann MW, Öst M. 2014. Context-dependent stress responses and their connections to fitness in a landscape of fear. *J Zoo* 294: 147–153.

Jaatinen K, Møller A, Öst M. Annual variation in predation risk is related to the direction of selection for brain size in the wild (Inskickat MS).

Janssen R, De Boeck P. 1999. Confirmatory analyses of componential test structure using multidimensional item response theory. *Multivar Behav Res* 34: 245–268.

Johnson NF. 1971. Effects of levels of dietary protein on wood duck growth. *J Wildl Manag* 35: 798–802.

Johnson JB, Omland KS. 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends Ecol Evol* 19: 101–108.

Johnston RD. 1993. Effects of diet quality on the nestling growth of a wild insectivorous passerine, the house martin *Delichon urbica*. *Funct Ecol* 7: 255–266.

Keller VE. 1991. Effects of human disturbance on eider ducklings *Somateria mollissima* in an estuarine habitat in Scotland. *Biol Conserv* 58: 213–228.

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, Lindström K, Rita H. 2001. Female characteristics and parental care mode in the creching system of eiders, *Somateria mollissima*. *Anim Behav* 62: 527–534.
- Kindsvater HK, Bonsall MB, Alonzo SH. 2014. Survival costs of reproduction predict age-dependent variation in maternal investment. *J Evol Biol* 24: 2230–2240.
- Koolhaas JM, Korte SM, De Boer SF, Van Der Vegt BJ, Van Reenen CG, Hopster H, De Jong IC, Ruis MA, Blokhuis HJ. 1999. Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neurosci Biobehav Rev* 23: 925–935.
- Korschgen CE. 1977. Breeding stress of female eiders in Maine. *J Wildl Manag* 41: 360–373.
- 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. *Curr Biol* 23: 168–171.
- Krapu GL, Doty HA. 1979. Age-related aspects of mallard reproduction. *Wildfowl* 30: 35–39.
- Krause ET, Naguib M. 2014. Effects of parental and own early developmental conditions on the phenotype in zebra finches (*Taeniopygia guttata*). *Evol Ecol* 28: 263–275.
- Krebs JR, Davies NB. 2009. *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. Wiley, Hoboken.
- Krist M. 2011. Egg size and offspring quality: a meta-analysis in birds. *Biol Rev* 86: 692–716.
- Larsson K, Forslund P. 1991. Environmentally induced morphological variation in the barnacle goose, *Branta leucopsis*. *J Evol Biol* 4: 619–636.
- Laursen K, Møller AP, Öst M. 2019a. Body condition of eiders at Danish wintering grounds and at pre-breeding grounds in Åland. *J Ornithol* 160: 239–248.
- Laursen K, Møller AP, Haugaard L, Öst M, Vainio J. 2019b. Allocation of body reserves during winter in eider *Somateria mollissima* as preparation for spring migration and reproduction. *J Sea Res* 144: 49–56.
- Lazarus J, Inglis IR. 1986. Shared and unshared parental investment, parent-offspring conflict and brood size. *Anim Behav* 34: 1791–1804.
- Lehikoinen A, Öst M, Hollmén T, Kilpi M. 2008. Does sex-specific duckling mortality contribute to male bias in adult common eiders? *Condor* 110: 574–578.
- Lepage D, Gauthier G, Desrochers A. 1998. Larger clutch size increases fledging success and offspring quality in a precocial species. *J Anim Ecol* 67: 210–216.
- Lessells CM. 2008. Neuroendocrine control of life histories: What do we need to know to understand the evolution of phenotypic plasticity? *Proc R Soc B* 363: 1589–1598.

- Lindström J. 1999. Early development and fitness in birds and mammals. *Trends Ecol Evol* 14: 343–348.
- Longcore JR, McAuley DG, Frazer C. 1991. Survival of postfledging female american black ducks. *J Wildl Manag* 55: 573–580.
- Loonen MJJE, Bruinzeel LW, Black JM, Drent RH. 1999. The benefit of large broods in barnacle geese: a study using natural and experimental manipulations. *J Anim Ecol* 68: 753–768.
- Magrath RD. 1991. Nestling weight and juvenile survival in the blackbird, *Turdus merula*. *J Anim Ecol* 60: 335–351.
- Martin TE, Briskie JV. 2009. Predation on dependent offspring: a review of the consequences for mean expression and phenotypic plasticity in avian life history traits. *Ann NY Acad Sci* 1168: 201–217.
- Martin TE, Lloyd P, Bosque C, Barton DC, Biancucci AL, Cheng Y-R, Ton R. 2011. Growth rate variation among passerine species in tropical and temperate sites: an antagonistic interaction between parental food provisioning and nest predation risk. *Evolution* 65: 1607–1622.
- Martínez-Abraín A. 2008. Statistical significance and biological relevance: A call for a more cautious interpretation of results in ecology. *Acta Oecol* 34: 9–11.
- Meijer T, Drent R. 1999. Re-examination of the capital and income dichotomy in breeding birds. *Ibis* 141: 399–414.
- Meixell BW, Arnold TW, Lindberg MS, Smith MM, Runstadler JA, Ramey AM. 2016. Detection, prevalence, and transmission of avian *hematozoa* in waterfowl at the Arctic/sub-Arctic interface: co-infections, viral interactions, and sources of variation. *Parasite Vector* 9: 390.
- Mendenhall VM. 1975. Growth and mortality factors of eider ducklings (*Somateria m. mollissima*) in north-east Scotland. Doktorsavhandling. University of Aberdeen.
- Mery F, Kawecki TJ. 2003. A fitness cost of learning ability in *Drosophila melanogaster*. *Proc R Soc B* 270: 2465–2469.
- Metcalfe NB, Monaghan P. 2001. Compensation for a bad start: grow now, pay later? *Trends Ecol Evol* 16: 254–260.
- Milne H. 1976. Body weights and carcass composition of the common eider. *Wildfowl* 27:115-122

- Milonoff M, Pöysä H, Runko P, Ruusila V. 2004. Brood Rearing Costs Affect Future Reproduction in the Precocial Common Goldeneye *Bucephala clangula*. *J Avian Biol* 35: 344–351.
- Monaghan P. 2008. Early growth conditions, phenotypic development and environmental change. *Phil Trans R Soc B* 363: 1635–1645.
- Morand-Ferron J, Quinn JL. 2015. The evolution of cognition in natural populations. *Trends Cogn Sci* 19: 235–237.
- Mousseau TA, Fox CW. 1998. The adaptive significance of maternal effects. *Trends Ecol Evol* 13: 403–407.
- Møller AP, Jennions MD. 2002. How much variance can be explained by ecologists and evolutionary biologists? *Oecologia* 132:492–500.
- Naguib M, Riebel K, Marzal A, Gil D. 2004. Nestling immunocompetence and testosterone covary with brood size in a songbird. *Proc R Soc B* 271: 833–838.
- Naguib M, Gil D. 2005. Transgenerational effects on body size caused by early developmental stress in zebra finches. *Biol Lett* 1: 95–97.
- Nastase AJ, Sherry DA. 1997. Effect of brood mixing on location and survivorship of juvenile Canada geese. *Anim Behav* 54: 503–507.
- Newbrey JL, Reed WL. 2009. Growth of yellow-headed blackbird *Xanthocephalus xanthocephalus* nestlings in relation to maternal body condition, egg mass, and yolk carotenoids concentrations. *J Avian Biol* 40: 419–429.
- Numers M von. 1995. Distribution, numbers and ecological gradients of birds breeding on small islands in the Archipelago Sea, SW Finland. *Acta Zool Fenn* 197: 1–127.
- Nummi P, Sjöberg K, Pöysä H, Elmberg J. 2000. Individual foraging behaviour indicates resource limitation: an experiment with mallard ducklings. *Can J Zool* 78: 1891–1895.
- Oers K van, de Jong G, van Noordwijk AJ, Kempenaers B, Drent PJ. 2005. Contribution of Genetics to the Study of Animal Personalities: A Review of Case Studies. *Behaviour* 142: 1185–1206.
- Orr HA. 2009. Fitness and its role in evolutionary genetics. *Nat Rev Gen* 10: 531.
- Owen M, Black JM. 1989. Factors affecting the survival of barnacle geese on migration from the breeding grounds. *J Anim Ecol* 58: 603–617.
- Parker H, Holm H. 1990. Patterns of nutrient and energy expenditure in female common eiders nesting in the high Arctic. *Auk* 107: 660–668.

- Pienkowski MW, Evans PR. 1982. Breeding behaviour, productivity and survival of colonial and non-colonial shelducks *Tadorna tadorna*. *Ornis Scand* 13: 101–116.
- Pigliucci M. 2005. Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now? *Trends Ecol Evol* 20: 481–486.
- Pollard I. 1986. Prenatal stress effects over two generations in rats. *J Endocrinol* 109: 239–244.
- Quillfeldt P, Masello JF. 2003. Body size, body condition and ornamental feathers of burrowing parrots: variation between years and sexes, assortative mating and influences on breeding success. *Emu* 103: 149–161.
- R Core Team. 2017. *R 3.4.3: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R foundation for statistical computing.
- Richner H. 1992. The effect of extra food on fitness in breeding carrion crows. *Ecology* 73: 330–335.
- Rivers JW, Liebl AL, Owen JC, Martin LB, Betts MG. 2012. Baseline corticosterone is positively related to juvenile survival in a migrant passerine bird. *Funct Ecol* 26: 1127–1134.
- Rowcliffe JM, Pettifor RA, Carbone C. 2004. Foraging inequalities in large groups: quantifying depletion experienced by individuals in goose flocks. *J Anim Ecol* 73: 97–108.
- Ruusila V, Pöysä H. 1998. Shared and unshared parental investment in the precocial goldeneye (Aves: *Anatidae*). *Anim Behav* 55: 307–312.
- Saino N, Romano M, Ferrari RP, Martinelli R, Moller AP. 2005. Stressed mothers lay eggs with high corticosterone levels which produce low-quality offspring. *J Exp Zool Part A* 303: 998–1006.
- Scheuerlein A, Gwinner E. 2006. Reduced nestling growth of east African stonechats *Saxicola torquata axillaris* in the presence of a predator. *Ibis* 148: 468–476.
- Searcy WA, Peters S, Nowicki S. 2004. Effects of early nutrition on growth rate and adult size in song sparrows *Melospiza melodia*. *J Avian Biol* 35: 269–279.
- 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. *Anim Behav* 84: 889–896.
- Sheriff MJ, Krebs CJ, Boonstra R. 2009. The sensitive hare: sublethal effects of predator stress on reproduction in snowshoe hares. *J Anim Ecol* 78: 1249–1258.
- Sheriff MJ, Love OP. 2013. Determining the adaptive potential of maternal stress. *Ecol Lett* 16: 271–280.



Smith CC, Fretwell SD. 1974. The optimal balance between Size and number of offspring. *Am Nat* 108: 499–506.

Smith HG, Kallander H, Nilsson J-A. 1989. The trade-off between offspring number and quality in the great tit *Parus major*. *J Anim Ecol* 58: 383–401.

Sih A, Bell AM, Johnson JC, Ziemba RE. 2004. Behavioral syndromes: an integrative overview. *Q Rev Biol* 79: 241–277.

Stahl J, Tolsma PH, Loonen MJJE, Drent RH. 2001. Subordinates explore but dominants profit: resource competition in high Arctic barnacle goose flocks. *Anim Behav* 61: 257–264.

Stamps JA. 2007. Growth-mortality tradeoffs and ‘personality traits’ in animals. *Ecol Lett* 10: 355–363.

Stamps J, Groothuis TGG. 2010. The development of animal personality: relevance, concepts and perspectives. *Biol Rev Camb Philos Soc* 85: 301–325.

Stearns SC. 1989. Trade-Offs in Life-History Evolution. *Funct Ecol* 3: 259–268.

Stephens P, Boyd I, Mcnamara J, I Houston A. 2009. Capital breeding and income breeding: their meaning, measurement, and worth. *Ecology* 90:2057-2067.

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*. *Wildl Biol* 16: 123–134.

Swennen C. 1989. Gull predation upon eider *Somateria mollissima* ducklings: destruction or elimination of the unfit? *Ardea* 77: 21–45.

Swennen C. 1991. Fledgling production of Eiders *Somateria mollissima* in the Netherlands. *J Ornithol* 132: 427–437.

Torres R, Drummond H, Velando A. 2011. Parental age and lifespan influence offspring recruitment: A long-term study in a seabird. *PLoS One* 6: e27245.

Tremblay I, Thomas DW, Lambrechts MM, Blondel J, Perret P. 2003. Variation in blue tit breeding performance across gradients in habitat richness. *Ecology* 84: 3033–3043.

Vafidis JO, Vaughan IP, Jones TH, Facey RJ, Parry R, Thomas RJ. 2016. The effects of supplementary food on the breeding performance of eurasian reed warblers *Acrocephalus scirpaceus*; implications for climate change impacts. *PLoS One* 11: 1–14.

Verhulst S, Perrins CM, Riddington R. 1997. Natal dispersal of great tits in a patchy environment. *Ecology* 78: 864–872.

Waltho C, Coulson J. 2015. *The Common Eider*. Bloomsbury USA, New York.

Wang N, Kimball RT. 2016. Re-evaluating the distribution of cooperative breeding in birds: is it tightly linked with altriciality? *J Avian Biol* 47: 724–730.

Williams TD. 1994. Intraspecific variation in egg size and egg composition in birds: effects on offspring fitness. *Biol Rev Camb Philos Soc* 69: 35–59.

Wilson PN, Osbourn DF. 1960. Compensatory growth after undernutrition in mammals and birds. *Biol Rev Camb Philos Soc* 35: 324–363.

Wooley JB, Owen RB. 1978. Energy costs of activity and daily energy expenditure in the black duck. *J Wildl Manag* 42: 739–745.

Yoccoz NG, Erikstad KE, Bustnes JO, Hanssen SA, Tveraa T. 2002. Costs of reproduction in common eiders (*Somateria mollissima*): An assessment of relationships between reproductive effort and future survival and reproduction based on observational and experimental studies. *J Appl Stat* 29: 57–64.

Zimmer C, Boos M, Bertrand F, Robin J-P, Petit O. 2011. Behavioural adjustment in response to increased predation risk: a study in three duck species. *PLoS One* 6: e18977.

Öst M, Kilpi M. 1999. Parental care influences the feeding behaviour of female eiders *Somateria mollissima*. *Ann Zool Fenn* 36: 195–204.

Öst M, Kilpi M. 2000. Eider females and broods from neighboring colonies use segregated local feeding areas. *Waterbirds* 23: 24–32.

Öst M, Mantila L, Kilpi M 2002. Shared care provides time-budgeting advantages for female eiders. *Anim Behav* 64: 223–231.

Öst M, Bäck A. 2003. Spatial structure and parental aggression in eider broods. *Anim Behav* 66: 1069–1075.

Öst M, Ydenberg R, Kilpi M, Lindström K. 2003a. Condition and coalition formation by brood-rearing common eider females. *Behav Ecol* 14: 311–317.

Öst M, Ydenberg R, Lindström K, Kilpi M. 2003b. Body condition and the grouping behavior of brood-caring female common eiders (*Somateria mollissima*). *Behav Ecol Sociobiol* 54: 451–457.

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. *Mol Ecol* 14: 3903–3908.

Öst M, Jaatinen K, Steele B. 2007a. Aggressive females seize central positions and show increased vigilance in brood-rearing coalitions of eiders. *Anim Behav* 73: 239–247.

Öst M, Clark CW, Kilpi M, Ydenberg R. 2007b. Parental effort and reproductive skew in coalitions of brood rearing female common eiders. *Am Nat* 169: 73–86.

Öst M, Wickman M, Matulionis E, Steele B. 2008a. Habitat-specific clutch size and cost of incubation in eiders reconsidered. *Oecologia* 158: 205–216.

Öst M, Smith BD, Kilpi M. 2008b. Social and maternal factors affecting duckling survival in eiders *Somateria mollissima*. *J Anim Ecol* 77: 315–325.

Öst M, Steele BB. 2010. Age-specific nest-site preference and success in eiders. *Oecologia* 162: 59–69.

Öst M, Lehtikoinen 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, Jaatinen K. 2015. Smart and safe? antipredator behavior and breeding success are related to head size in a wild bird. *Behav Ecol* 26: 1371–78.

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. *Popul Ecol* 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.

## Appendix

**Appendix 1.** Antal mätningar av ejderungars kroppslängd på basis av bildmaterial insamlat i skärgården vid Tvärminne Zoologiska station (2013–2016) per åldersklass (definierat som antal dagar till sjöss) med totalt samt kumulativt procentantal.

Ålder	2013	2014	2015	2016	TOT	%	kumulativ %
DAG 0	6	0	4	4	14	9,3	9,3
DAG 1	5	13	11	6	35	23,3	32,6
DAG 2	2	5	4	4	15	10,0	42,6
DAG 3	0	4	9	2	15	10,0	52,6
DAG 4	3	3	0	3	9	6,0	58,6
DAG 5	6	2	2	4	14	9,3	68,0
DAG 6	2	2	4	3	11	7,3	75,3
DAG 7	10	3	0	1	14	9,3	84,6
DAG 8	3	2	2	2	9	6,0	90,6
DAG 9	1	0	0	2	3	2,0	92,6
DAG 10	0	2	0	2	4	2,7	95,3
DAG 11	0	0	1	0	1	0,7	96,0
DAG 12	2	0	0	1	3	2,0	98,0
DAG 13	2	0	0	0	2	1,3	99,3
DAG 14	0	0	0	0	0	0,0	99,3
DAG 15	0	0	0	0	0	0,0	99,3
DAG 16	0	0	0	0	0	0,0	99,3
DAG 17	0	0	0	0	0	0,0	99,3
DAG 18	0	1	0	0	1	0,7	100,0

**Appendix 2.** Totala antalet mätningar, antal mätta ejderungar samt antalet av dessa mätta fler än en gång vid mätning av ejderungars kroppslängd på basis av bildmaterial insamlat i skärgården vid Tvärminne Zoologiska station per år (2013–2016).

År	Antal mätningar	Antal mätta ejderungar	Antal mätta >1 gång	Andel mätta >1 gång (%)
2013	42	33	5	15
2014	37	34	3	9
2015	37	31	5	16
2016	34	23	8	35
<b>Total</b>	<b>150</b>	<b>121</b>	<b>21</b>	