

Partiell migration hos koltrastar (*Turdus merula*)– morfologiska skillnader mellan övervintrande och migrerande individer i Finland

Pro gradu-avhandling
Miljö- och marinbiologi

Fakulteten för naturvetenskaper och teknik

Handledare: Andreas Lindén och Mikael von Numers

Christa Granroth

Åbo Akademi

Åbo 2022

ÅBO AKADEMI

Fakulteten för naturvetenskaper och teknik
Miljö- och marinbiologi

Granroth, Christa
2022

Partiell migration hos koltrastar (*Turdus merula*) – morfologiska skillnader mellan övervintrande och migrerande individer i Finland

Pro gradu- avhandling, 38 s.

Abstrakt

Koltrasten (*Turdus merula*) är en välkänd fågelart som trivs i både stadsmiljöer och i skogar. De fennoskandiska koltrastarna är partiellt migratoriska, vilket innebär att en del av populationen stannar kvar för att övervintra på häckningsområdet, medan resten flyttar söderut på hösten och återvänder för att häcka på våren. Av de finska koltrastarna flyttar största delen av bort under oktober–november i västsydvästlig riktning. Klimatförändringen leder till mildare vintrar, och minskar på behovet att flytta, vilket kan leda till mera övervintrande koltrastar. Koltrasten har blivit en av de allmännaste arterna som övervintrar i städer. Enligt flera hypoteser borde de övervintrande och flyttande individerna ha morfologiska skillnader. Det finns två hypoteser som förutspår att mindre individer migrerar oftare: 1) de större individerna har bättre köldtålighet och därmed bättre förutsättningar att klara vintern och 2) dominanta individer, främst fullvuxna hanar anses vara de huvudsakliga övervintrarna. I detta arbete analyseras koltrastar som är ringmärkta i Finland för att ta reda på ifall den övervintrande andelen av populationen skiljer sig morfologiskt från den migrerande. Som mått användes vinglängden från ringmärkningsstunden. Kön- och åldersfördelningen granskas för att se om någondera gruppen prefererar att stanna eller flytta. Resultaten indikerar att det finns en liten morfologisk skillnad mellan koltrastar med olika migrationsstrategier. Det finns en närapå signifikant indikation på att hanar i högre grad än honor prefererar att övervintra. Ingen signifikant skillnad fanns i åldersfördelningen mellan övervintrande och migrerande individer.

Nyckelord: partiell migration, koltrast, vinglängd, kön, ålder

ÅBO AKADEMI UNIVERSITY

Faculty of Science and Engineering
Environmental and Marine Biology

Granroth, Christa

Partial migration in blackbirds (*Turdus merula*) - morphological differences between wintering and migrating individuals in Finland

Master's thesis, 38 pp

Abstract

The blackbird (*Turdus merula*) is a well-known bird species that thrives in both urban environments and in forests. The Fennoscandian blackbirds are partially migratory, meaning that part of the population remains to overwinter in the breeding area, while others move south in the fall and return to breed in the spring. Most of the Finnish blackbirds migrate during October–November in a west-southwest direction. Climate change leads to milder winters, and reduces the need to move, which can lead to more wintering blackbirds. The blackbird has become one of the most common species wintering in cities. According to several hypotheses, the wintering and migrating individuals should have morphological differences. There are two hypotheses that predict that smaller individuals migrate often: 1) the larger individuals have better cold tolerance, and thus better conditions to survive the winter and 2) dominant individuals, mainly adult males are the main overwinterers. In this work, blackbirds ringed in Finland are analyzed to find out if the wintering part of the population differs morphologically from the migrating part. The wing length from the ringing situation was used as a measure. The gender and age groups are examined to find out if either group prefers to stay or migrate.

The results indicate that there is a slight morphological difference between blackbirds with different migration strategies. The gender distribution was close to be significant, indicating that males prefer to overwinter. No significant difference was found in the age distribution between wintering and migratory individuals.

Key words: partial migration, blackbird, wing length, sex, age

1. Introduktion	1
1.1 Partiell migration	2
1.1.1 Teorier kring partiell migration	3
1.1.2 Fördelar och nackdelar med partiell migration	4
1.1.3 Klimatförändringens inverkan på migrationen	5
1.2 Koltrasten som modellsystem	6
1.2.1 Koltrasten i Finland	7
1.2.2 Partiell migration hos koltrast	8
1.2.3 Urbaniseringens inverkan på koltrastar	10
1.3 Faktorer som påverkar storlek och vinglängd hos koltrast	11
1.4 Frågeställningar och prediktioner	15
2. Material och metoder	
2.1 Koltrasten	16
2.2 Vingmått	16
2.3 Material till förfogandet	17
2.4 Studieområdet	19
2.5 Centrala uppgifter inför statistisk analys	20
2.5.1 Övervintringsdata	20
2.5.2 Migrationsdata	21
3. Statistiska analyser	
3.1 Analys av vinglängd	21
3.2 Analys av köns- och åldersfördelning	22
4. Resultat	
4.1 Morfologiska skillnader	23

4.2 Könsfördelning	24
4.3 Åldersfördelning i samplet	25
5. Diskussion	26
5.1 Morfologiska skillnader hos koltrastarna	26
5.2 Vinglängdens samband med migrationssträcken	27
5.3 Könsfördelningens inverkan	27
5.4 Åldersfördelning	28
5.5 Metodikkritik och förbättringsförslag	29
5.6 Sammanfattning	30
Tillkännagivanden	30
Litteraturförteckning	31

1. Introduktion

I norra och mellersta Europa utvecklades fåglarnas migrationsbeteende efter istiden för 10 000 år sedan. Då klimatet blev mildare spred sig fågelpopulationer i en nordlig riktning till nya häckningsområden. Fåglarna migrerade i allmänhet till eller genom sina ursprungliga levnadsområden, och flyttningsmönstret blev en nedärvd egenskap (Busse, 2001). Hos flera sydliga arter fortsätter spridningen i en nordlig riktning (Virkkala & Lehikoinen, 2017), medan östliga arter sprider sig i en västlig riktning (Rajasärkkä, 2010).

Olika fågelarter och enskilda individer inom populationerna har olika migrationsstrategier. En del är långdistansflyttare, främst insektätande arter, som migrerar till områden i Afrika och Asien. Andra är kortdistansflyttare, som migrerar till områden i Europa. Stannfåglar, som övervintrar i Norden, lever inom samma trakter hela året (Hario et al., 2006). Koltrasten (*Turdus merula*) är en av de arter som sprider sig allt längre norrut i Finland och utnyttjar två olika migrationsstrategier. En del av populationen migrerar, medan den andra delen övervintrar inom sina häckningsområden (Valkama et al., 2014).

Tättingar kan ändra på sitt migrationsbeteende inom endast några decennier, vilket innebär att riktning, avstånd, tidpunkt och andelen migrerande individer kan förändras (Fiedler, 2003). Den mikroevolutionära processen inverkar på fåglarnas morfologiska, beteendemässiga och fysiologiska egenskaper (Berthold, 1995). Syftet med studien är att ta reda på om det har utvecklats morfologiska skillnader inom den finska koltrastpopulationen. Det är välkänt att nordliga fåglar har större kroppsstorlek, och därmed längre vingar, än fåglar med sydligare ursprung (Ashton, 2002), men det är osäkert om koltrastar som övervintrar skiljer sig morfologiskt från den migrerande andelen av populationen. Kön- och åldersfördelningen granskas i denna studie för att ta reda på om det finns någon skillnad i migrationsbeteendet. Majoriteten av de övervintrande koltrastarna antas vara adulta hanar, eftersom de är större och aggressivare än unga fåglar och honor (Lundberg, 1985).

1.1 Partiell migration

Vintern är en mycket utmanande årstid för fåglarna. Temperaturen sjunker, den ljusa tiden på dygnet minskar, nederbörden är riklig och födotillgången minskar betydligt för de flesta fågelarterna. För att undvika de karga vinterförhållandena utför de flesta arterna en säsongsbunden migration två gånger per år mellan olika uppehållsområden. Migrationen sker ofta då miljöförhållandena ännu är gynnsamma i häckningsområdet. På hösten påbörjar en minskad dagslängd flyttdriften hos de flesta fågelarterna. Det medför ett större intag av föda, som ökar på fåglarnas kroppsvikt, eftersom energin omvandlas till ett fettlager främst på buken, som fungerar som energireserv (Hario et al., 2006, Witter & Cuthill, 1993). Stationära fåglar bildar inte ett liknande fettlager (Fudickar et al., 2013), eftersom fettreserven medför kostnader. En ökad kroppsvikt påverkar rörelseförmågan och utsätter individen för en större predationsrisk (Witter & Cuthill, 1993).

Migrationsbeteendet påverkas av en växelverkan mellan genetiska egenskaper och miljöfaktorer (Németh, 2017). Fysiologiska processer som till exempel basalomsättningen, termoregleringen, immunsystemet, endokrina systemet och oxidativa stressen inverkar på den partiella migrationen (Hegemann et al., 2019). Flyttbeteendet är därför inte endast medfött och artbundet, utan valet att stanna eller flytta kan även vara individuellt. Flyttbeteendet anses kunna variera mellan olika år, beroende på rådande miljöförhållanden, födotillgången, åldern och individens erfarenhet. Forskning kring sånglärkor (*Alauda arvensis*) har visat att individerna kan ändra på sina migrationsstrategier. Hela 45 procent av sånglärkorna som följdes upp ändrade på sitt beteende under åren. Gemensamt för de övervintrande individerna var en större kroppsstorlek jämfört med de migrerande individerna (Hegemann et al., 2015).

I Finland migrerar över 70 procent av de häckande fågelarterna (Hario et al., 2006). Hos partiellt migrerande fågelarter brukar unga fåglar vara mera migratoriska än adulta, och förflytta sig längre sträckor. Det finns även skillnader i beteendet hos de olika könen (Leverson, 1989). Förutom fåglarna uppvisar även fiskar, däggdjur och ryggradslösa djur partiell migration (Grist et al., 2017). På våren initierar den ökande ljusa perioden migrationen. När väderförhållandena är lämpliga, anländer kortdistansflyttarna till sina revir. De anländer tidigare än långdistansflyttarna

eftersom de övervintrar närmare sina häckningsområden (Hario et al., 2006). Långdistansflyttare styrs av endogen kontroll och av dagslängderna i övervintringsområdena. Liksom kortdistansflyttarna har de under de senaste årtiondena börjat anlända allt tidigare på våren (Jonzén et al., 2006).

1.1.1 Teorier kring partiell migration

Det finns olika teorier om partiell migration. Enligt dominansteorin är det dominanta individer som härskar över födokällorna under vintern, medan underordnade individer måste migrera för att undvika konkurrens (Smith & Nilsson, 1987). Ålder och kön är ofta kopplade till storleken och individens dominanta beteende. Ankomstteorin stipulerar att de individer som övervintrar nära sina häckningslokaler och återvänder tidigast har den bästa reproduktionsframgången, eftersom de får de bästa häckningsplatserna. Detta innebär att urvalet borde gynna ett stationärt beteende hos hanarna, som bildar revir. Teorin om värmeterans hos partiellt migrerande arter innebär att det finns individuella skillnader i förmågan att klara av kalla förhållanden. Små individer tvingas migrera för att de har större metabola kostnader på vintern. Hos arter med en tydlig storleksskillnad mellan könen kan detta leda till skillnader i det migratoriska beteendet (Ketterson & Nolan, 1976).

Tabell 1. Hypoteser om partiell migration

<i>Hypotes</i>	<i>Beskrivning</i>
Ankomsttid (Ketterson & Nolan, 1967)	Konkurrens om revir får det territoriella könet att föredra ett stationärt beteende
Värmeterans (Ketterson & Nolan, 1967)	Individuella skillnader i värmeeffektivitet leder till migration av individer som är sämst anpassade till kalla förhållanden
<u>Dominans</u> (Smith & Nilsson, 1987)	Konkurrens om föda får underordnade individer att migrera

1.1.2 Fördelar och nackdelar med partiell migration

Individens val att migrera eller stanna kvar på häckningsområdet under vintern påverkar dess kondition. Migratoriska individers basalomsättning är lägre, vilket innebär att den energimängd som kroppen behöver i viloläge är större hos övervintrande individer. Många tättingars kroppsvikt ökar under vinterperioden, eftersom det krävs energi för att överleva de kalla långa vinternätterna, då födosökningen är omöjlig (Wysocki, 2002). Småfåglarnas vikt minskar med ca 10 procent under kalla vinternätter i förhållande till vikten på kvällen, vilket gör att den ljusa tiden på dygnet används till födosökning (Hildén, 1977). Tättingarnas vikt är årstidsbunden, vilket innebär att vikten hos övervintrande koltrastar är högst i januari och lägst efter vintern i april. Under midvintern är koltrastarnas fettmängd ca 10–15 gram (Lehikoinen, 2019). Fåglarnas anpassning till stränga förhållanden på vintern orsakar stora metaboliska kostnader (Nilsson et al., 2011).

Immunsystemet skiljer sig mellan migrerande och stationära fåglar. Under sin årscykel utsätts migratoriska fåglar för flera olika patogener, eftersom de passerar genom olika typer av miljöer under sin långa flyttfärd och besöker rastplatser där fågeltätheten kan vara stor (Møller & Erritzøe, 1998). Migratoriska fåglar behöver därför ett mera komplext immunförsvar. Immunfunktionen är kostsam att uppehålla, och migrerande fåglar kan fördröja sin migration ifall deras immunförsvar är utsatt (Buehler et al., 2010). Genom att jämföra närbesläktade fågelarter och olika migrationsstrategier, har man upptäckt att organen som deltar i immunförsvaret är större hos de migrerande arterna. Hos unga, icke könsmogna fåglar fanns det en storlekskillnad i *Bursa Fabricii*, som är en utväxt i tarmepitelet och som liknar thymus hos däggdjur. Det tyder på ett bättre medfött immunsystem hos migrerande fåglar (Møller & Erritzøe, 1998). Koltrastar är speciellt känsliga för usutuvirus, som har orsakat massdöd av arten i södra och mellersta Europa (Bakonyi et al., 2007). Det finns även hormoner som inverkar på fåglarnas migrationsbeteende redan i äggstadiet. Tyreoideahormoner i äggulan är högre hos arter som migrerar jämfört med stannfåglar. Det är möjligt att tyreoideahormoner styr individernas migrationsbeteende även inom en population (Hsu et al., 2022).

Populationstätheten inverkar på partiellt migrerande populationer, eftersom en ökad individtäthet medför konkurrens om resurser (Møller et al., 2016). Stationära och

övervintrande individers ungar kläcks tidigare än de migrerande individernas, eftersom de migrerande individerna anländer senare till sina revir och påbörjar häckningen senare. Reproduktionsframgången är störst hos övervintrande hanar, som har bättre chans att bilda revir med god kvalitet. Stannfåglar hinner göra flera häckningsförsök och får därmed i genomsnitt fler ungar (Grist et al., 2017). Reproduktionsframgången kan vara två till fyra gånger högre hos stationära individer (Adriaensen & Dhondt, 1990). Det är en fördel att ungarna kläcks tidigt på året, eftersom de då hinner genomgå en utförligare ruggning än ungar som kläcks i slutet av häckningsperioden. Fjäderdräkten hos ungar som kläcks sent har en sämre kvalitet, eftersom de inte hinner rugga lika utförligt. Detta inverkar på fjädrarnas värmeisolering och kan innebära att sent kläckta ungar tvingas migrera, för att undvika de energikostnader som termoreglering orsakar på vintern (Nilsson et al., 2011).

1.1.3 Klimatförändringens inverkan på migrationen

De flesta av Nordens fågelarter migrerar för att undvika de stränga vinterförhållandena. Den globala klimatförändringen höjer på jordens medeltemperatur och inverkar på de övervintrande och migrerande fågelstammarna. Ett mildt höst klimat i kombination med snöfria vintrar gynnar ett stationärt beteende och partiellt migrerande arter inom norra breddgrader (Berthold, 1995, Tyrväinen, 1970). En anpassning till varmare förhållanden kräver tillräcklig genetisk variation och fenotypisk plasticitet (Rivalan et al., 2007). Arter som är kortdistans migrerande har reagerat på det varmare klimatet genom att förkorta sin migration (Meller et al., 2016). Den migratoriska andelen av de partiellt migrerande populationerna antas därmed minska. Samma gäller långdistansmigrerande arter som har börjat tillbringa längre tid på sina häckningsområden i Europa, och förkortat tiden som de vistas inom de traditionella övervintringsområdena.

I framtiden kan flera arter som övervintrar i Afrika vara stationära i Europa. Detta kunde öka på tävlingen om de tillgängliga födoresurserna under vintern, som stannfåglarna och de övervintrande arterna redan nu utnyttjar (Lawrence et al., 2021). Milda vintrar ökar på de tillgängliga resurserna, vilket har en positiv inverkan på överlevnaden hos övervintrande och stationära fåglar (Nilsson et al., 2006). Den

regionala fördelningen hos arterna påverkas också. Detta innebär att andelen nordliga arter minskar, medan sydliga arter ökar i Nordeuropa (Virkkala & Lehikoinen, 2017).

En stor kroppsstorlek gynnar arter som lever i kalla nordliga förhållanden. I varma förhållanden kan en stor kroppsstorlek däremot inverka negativt, eftersom aktiviteter som en individ utför producerar värme som ökar kroppstemperaturen. För att motarbeta överhettning måste individer med stor kroppsstorlek satsa på termoreglering som har inverkan på kroppens vatten- och energibalans (Hegemann et al., 2019). En kroppstemperatur över 45 grader Celsius anses vara letal för fåglar (Nilsson & Nord, 2018). Ett varmare klimat kan medföra problem för hanar, som är större än honorna. Palearktisks tyngsta fågel, stortrappen (*Otis tarda*) har anpassat sig till varma förhållanden på häckningsområdena genom partiell migration. Hanarna är större än honorna och börjar migrera genast efter parningstiden, för att undvika konsekvenserna av överhettning (Alonso et al., 2009).

1.2 Koltrasten som modellsystem

Koltrasten är en utmärkt modellorganism för att undersöka hypotesen om morfologiska skillnader hos migrerande och övervintrande individer, som tillhör släktet *Turdus*. De övriga trastarterna (*Turdus viscivorus*, *Turdus pilaris*, *Turdus iliacus*, *Turdus philomelos*, *Turdus torquatus*) är huvudsakligen migratoriska i Finland. Koltrasten är en talrik art i Finland som sprider sig alltmer norrut. Koltrasten hör till de mest välkända och omtyckta fågelarterna.

Eftersom koltrastarna trivs i närheten av bosättning, finns det mycket återfynd av ringmärkta individer. Samma individer kan kontrolleras upprepade gånger, under flera års tid. Koltrastar kan bli över 9 år gamla. Av alla trastarter finns det mest återfynd av koltrast i relation till det totala antalet ringmärkta individer. Återfynds procenten för ringmärkta koltrastar är 7,3, medan den är 1,3– 3,0 för de andra trastarterna. Majoriteten av återfynden berör levande individer (Valkama et al., 2014).

1.2.1 Koltrasten i Finland

Koltrasten är en tämligen ny art i Finland. Enligt (Merikallio, 1958) häckade koltrasten med säkerhet första gången i Finland år 1890. Under den tiden var koltrasten en raritet i Finland. I början av 1900-talet var populationens tyngdpunkt i de södra delarna av landet. Population ökade kraftigt under 1900-talet och koltrasten koloniserade snabbt stora delar av landet (Valkama et al., 2011). På 1950-talet uppskattades populationen till ca 17 000 häckande par. Under 1960-talet spred sig koltrasten till Norra Karelen. Därefter fortsatte frammarschen till Lapplands södra delar under 1970-talet. Under den tiden uppskattades populationen till 300 000 par (Valkama et al., 2011).

Populationen har ökat i Finland med en tredjedel under trettio års tid, och nuförtiden häckar ca en halv miljon par främst i löv- och granskogar, men även i urbana förhållanden (Valkama et al., 2014). I dag är koltrasten en av de allmännaste fågelarterna i västra Palearktis (Evans et al., 2009). Häckningsperioden är lång, vilket medför att ungar har ringmärkts från slutet av april till slutet av augusti i Finland (Valkama et al., 2014). Koltrastarna är partiellt migratoriska i norra Europa och en liten del av stammen övervintrar i Finland. De flesta, (89%) av koltrastarna i Finland migrerar årligen (Main, 2002). Andelen övervintrande koltrastar har ökat under de senaste årtiondena, och antalet kommer sannolikt att öka ytterligare i framtiden, vilket kan bero på allt mildare vintrar (Suomen lajitietokeskus, 2021).

De övervintrande individerna utnyttjar bärskörd och vinterutfodringar för fåglar, och gynnas av varma förhållanden i städer. Den migratoriska andelen av stammen flyttar bort under oktober–november i en västsydvästlig riktning. Den största konstaterade förflyttningssträckan för en koltrast ringmärkt i Finland är 60 kilometer per dygn (Valkama et al., 2014). Migrationsriktningen och avståndet kan variera mellan olika populationer inom samma art (Ambrosini et al., 2016). De huvudsakliga övervintringsområdena för Finlands och Sveriges koltrastpopulationer är belägna i Storbritannien, Irland, Nederländerna, Tyskland och Frankrike. Återfynd av ringmärkta koltrastar finns från 18 länder (Valkama et al., 2014). En stor del av de finska koltrastarna flyttar via Sverige. En minoritet passerar Finska viken till östra delar av Europa (Main, 2002). Det sydligaste återfyndet av en finsk koltrast är från Grekland, och den längsta sträckan en finsk koltrast har tillryggalagt är 3231 km (Valkama et al., 2014).

Koltrasten är en hårdig fågel som börjar migrerar tidigare på våren än de andra trastarterna. I februari börjar hanarna som har övervintrat i Finland förflytta sig mot sina häckningslokaler. De hanar som migrerar från sina övervintringsområden börjar anlända till Finland i mars (Hario et al., 2006). Honorna migrerar senare på våren än hanarna. Det huvudsakliga vårsträcket pågår från slutet av mars till slutet av april. Medianen för adulta hanars ankomsttid är 5 april, medan medianen för unga honor är 18 april (Valkama et al., 2014).

1.2.2 Partiell migration hos koltrastar

Partiell migration hos koltrastarna är ett tämligen nytt fenomen. Ännu i början av 1900-talet var koltrastarna helt migratoriska i norra Europa. Därefter har det skett en förändring i migrationsbeteendet, vilket innebär att allt fler övervintrar, eller är stationära (Berthold, 1995). I Nederländerna har koltrastarnas migration nästan upphört under perioden 1955 – 1990 (Van Vliet et al., 2009). Den övervintrande andelen koltrastar ökar i Finland med över 6 % årligen. I Sverige har ökningen varit ca 2 %, medan den i Danmark och Holland har ökat med knappt 1 % varje år (Lehikoinen et al., 2016).

Koltrastarna migrerar allt kortare sträckor. I Ungern har migrationsavståndet minskat med 5,9 km årligen, vilket innebär att koltrastarna övervintrar närmare sina häckningslokaler (Németh, 2017). Migrationsavståndet har också minskat i Tyskland (Fiedler et al., 2004). Det avtagande migrationsavståndet tyder på att vintrarna har blivit mildare och näringstillgången har ökat (Meller et al., 2016). Även jakttrycket i mellersta och centrala Europa kan inverka på migrationsbeteendet och gynna ett stationärt beteende. Enligt (Hirschfeld & Heyd, 2005) skjuts cirka 7 miljoner koltrastar årligen i Europa. I Finland har 23 procent av de återfunna ringmärkta koltrastarna avlidit utomlands vid jakt (Valkama et al., 2014).

Under midvintern dominerar adulta koltrasthanar, som är större och lagrar mera kroppsfett, jämfört med unga individer och honor. Dominanta adulta hanar utsätts för mindre predationsrisk, eftersom de har bättre tillgång till föda och använder mindre tid och energi till födosökning (Wysocki, 2002). Följaktligen flyttar honor och unga hanar, som har mindre storlek, oftare bort, eftersom de har svårt att konkurrera om de begränsade resurserna under de kalla vintermånaderna (Lundberg, 1985, Wysocki, 2002). I södra Tyskland migrerar betydligt flera honor än hanar på hösten (Fudickar

et al., 2013). Genom att mäta fåglarnas kortikosteronhalter har samma iakttagelse gjorts. Kortikosteron är ett steroidhormon som är delaktig i stressresponser. Under vintern har unga trastar och honor en förhöjd mängd kortikosteron, vilket tyder på att de utsätts för stress orsakad av adulta hanar som försvarar sina vinterrevir. Kostnaderna för de övervintrande individerna med låg rangordning är därmed stora vilket kan inverka på selektionen av partiell migration inom populationen (Schwabl et al., 1985). Unga migrerande koltrastar övervintrar dock närmare sina häckningsområden än de fullvuxna migrerande individerna (Valkama et al., 2014).

Trastarnas behov av energi är stort för att uppehålla kroppsvärmen under kalla vinterförhållanden. Samtidigt kan tillgången av födoresurser vara liten och resurserna minskar ytterligare om marken fryser (Van Vliet et al., 2009). Koltrasthanarnas testosteronhalt ökar under vintern, medan halten dihydrotestosteron ökar hos honorna, vilket tyder på en ökad aggression vid förvärvandet av föda (Schwabl et al., 1985). Konkurrens och stränga förhållanden kan undvikas genom migration, trots att även migrationen kräver betydande energiresurser (Van Vliet et al., 2009). Oavsett energikravet överlever koltrastarna som migrerar 16% sannolikare vintern, än de övervintrande individerna (Zúñiga et al., 2017). Under kalla vintrar kan mortaliteten bland de övervintrande individerna vara stor. Fåglar kan frysa ihjäl under kalla nätter (Adriaensen & Dhondt, 1990, Rivalan et al., 2007). De rådande vinterförhållandena kan inverka negativt på nordliga häckningsbestånd. Under 1980-talets slut rådde stränga vintrar som minskade koltrastpopulationen i Finland från över 300 000 par till ca 130 000 par (Valkama et al., 2011).

Trastar är medelstora tättingar som äter olika sorters bär, insekter och ryggradslösa djur. Flyttbeteendet påverkas av tillgängliga födoresurser på hösten. Migrationen kan fördröjas ifall bärskorde är riklig. I Finland är rönnen det viktigaste bärproducerande trädet som reglerar de olika trastarternas förekomst under vinterhalvåret. Under bra rönnbärsår är koltrasttätheten på vintern betydligt större jämfört med medelmåttliga år. På hösten konkurrerar koltrastarna om bärskorde främst med taltrastar, rödvingetrastar, björktrastar och sidensvansar. Trastflockarna börjar migrera efter att bären på hösten är slut. Ifall det finns bär kvar intill vintern, kan fler trastar än normalt stanna kvar för att övervintra. Om rönnbären tar slut, äter koltrastarna andra sorters bär som de kan hitta i t.ex. trädgårdar eller övergår till vinterutfodringar (Lehikoinen et al., 2009).

Koltrastarna migrerar inte under midvintern, vilket innebär att de stannar kvar hela vintern på samma område (Haila et al., 1986). Individernas aggression mot varandra ökar ju mindre bytestätheten är, och ju mera koncentrerade resurserna är. Koltrastarna jagar bort varandra från födokällorna, vilket minskar på det individuella intaget av energi. Ifall en individ inte klarar av konkurrensen, tvingas den förflytta sig till en annan plats i närheten (Cresswell, 1998).

1.2.3 Urbaniseringens inverkan på koltrastar

Koltrasten är en av de vanligaste urbana fågelarterna i Västra palearktisk (Evans et al., 2009). Ännu för 200 år sedan var koltrastarna skygga skogsfåglar, men i början av 1900-talet skedde en förändring där koltrastarna började kolonisera urbana miljöer i västra,- södra,- och mellersta Europa (Luniak et al., 1990). Tiden som de olika populationerna har varit urbana varierar (Evans et al., 2009). Kolonisering av stadsmiljöer kräver fysiologiska, morfologiska och beteendemässiga förändringar (Saccavino et al., 2018). Det finns genetiska skillnader mellan populationer som lever på landsbygden och populationer i närheten av bebyggelse, eftersom de olika miljöerna har olika selektionstryck och ekologiska egenskaper (Salmón et al., 2021). Koltrastar som lever i städer har kortare och trubbigare näbbar eftersom de söker föda på hårdare markytor än i skogsmiljöer (Evans et al., 2009). Trastarnas födosökning påverkas negativt av människors närvaro, eftersom de då tillbringar mera tid på att vara vaksamma (Fernández-Juricic & Tellería, 2000). Stadsfåglar kan bättre hantera olika stressfaktorer, vilket minskar på flyktbeteendet (Partecke et al., 2006).

Koltrastarnas häckningstäthet är större och häckningsperioden längre i stadsförhållanden. I sydvästra Polen har en häckning konstaterats mitt i vintern, under stränga förhållanden. Merparten av vinterhäckningarna beror på milda vintrar, artificiellt ljus och ett läge i industriområden eller stora innerstäder (Wuczyński, 2010). Koltrastar som påverkas av artificiellt ljus på nätterna blir könsmogna ca en månad tidigare än koltrastar som lever under normala omständigheter (Dominoni et al., 2013). Honoras kroppskondition inverkar på häckningen. Honor i bra fysiskt tillstånd häckar tidigare och gör flera häckningsförsök under en säsong än honor i sämre tillstånd (Faivre et al., 2001). Koltrastarna blir även könsmogna tidigare på våren, eftersom dagens längd påverkas av ljusförorening (Dominoni et al., 2013).

Artificiellt ljus påverkar dygnsrytmen i städer och ökar på trastarnas aktivitet under den mörka tiden på dygnet. Trots att den dagliga födosökningstiden är längre i städer och trastarna är aktiva före soluppgången, har man inte kunnat konstatera en bättre kroppskondition hos koltrastar som påverkas av ljuset (Russ et al., 2015). De gynnsamma förhållandena i städerna gör att koltrastarna oftast är stationära (Dominoni & Partecke, 2015, Luniak et al., 1990, Partecke et al., 2006).

Även andra fågelarter har förändrat på sitt beteende. Enligt en forskning från Belgien bestod över 80 procent av rödhakarnas häckningspopulation i trädgårdar av stationära individer. Majoriteten av hanar som häckade i stadsparker var stationära, medan ca 70% av rödhakarna som häckande i skogslandskap migrerade. Honorna var migratoriska i alla miljöerna (Adriaensen & Dhondt, 1990). Genom att granska mängden fett som trastarna lagrar inför migrationen och genom att mäta fåglarnas nattaktivitet har man konstaterat att urbana unga hanar migrerade kortare sträckor än unga hanar från landbygden, medan de urbana och de skogslevande honornas flyttbeteende påminde om varandra (Partecke & Gwinner, 2007).

Koltrastarnas populationstäthet kan vara 5–10 gånger högre i urbana miljöer jämfört med skogslandskap. Skillnaden kan bero på mängden tillgänglig föda och på häckningsplatserna, som kan vara sämre i skogar. På våren är marken i parkerna fuktig och trastarnas föda består då huvudsakligen av dagmaskar som det finns rikligt av. Detta innebär att trastarna kan använda mindre tid och energi på att söka mat till sina ungar, eftersom de inte behöver röra sig över stora områden. Under torra perioder tvingas trastarna samla insekter, vilket kräver mer tid och energi (Török & Ludvig, 1988). I städer och i tätorter finns det på vintern mera tillgänglig föda än i skogslandskap, vilket gynnar de övervintrande koltrastarna. Utfodringsplatsernas antal har ökat under de senaste 30 åren. Samtidigt har även andelen koltrastar som utnyttjar utfodringarna ökat. Koltrastarnas antal på utfodringarna ökar mot vårvintern, då bärskornden har tagit slut och snön hindrar födosökning från marken (Lehikoinen et al., 2009).

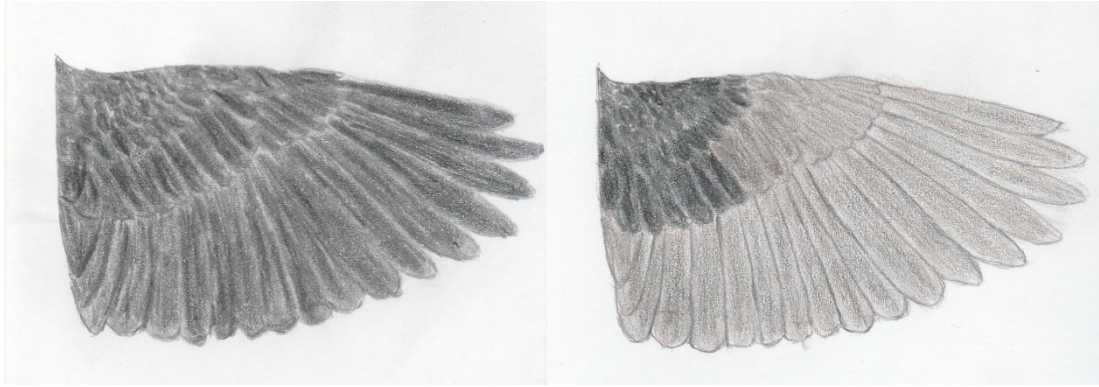
1.3 Faktorer som påverkar vinglängden hos koltrast

I Europa finns det endast liten variation mellan de fyra olika underarterna av koltrast: *T.m. merula*, *T. m.aterrimus*, *T.m. azorensis*, *T.m.cabrerae*. Av dessa förekommer

T.m.azorensis i Azorerna och *T.m.cabrerae* på Madeira och Kanarieöarna. *T.m.aterrimus* förekommer i sydöstra Europa (Csörgö et al., 2017). I Norden och största delen av Europa häckar underarten *T.m.merula*, som behandlas i texten. Enskilda individer av underarterna är oftast svåra att skilja åt, eftersom variationen är liten. Storleken och färgen hos fåglarna varierar gradvis (Svensson, 1997).

Årscykeln inverkar på trastarnas vinglängd, vilket innebär att vingen är längst då handpennorna har förnyats via ruggning. Vingspetsarna utsätts för solljus och mekaniskt slitage som får fjädrarna att slitas snabbt, främst under våren och häckningstiden (Piha & Lehikoinen, 2015). Adulta koltrastar genomgår en komplett ruggning på sommaren, vilket innebär att alla vingtäckarna, ving- och stjärt pennorna samt kroppsfjädrarna byts ut. Unga koltrastar genomgår däremot en partiell ruggning, som även kallas postjuvenil ruggning som börjar i juli–augusti och slutar i september-oktober (Demongin, 2016). Det innebär att fjäderdräkten förnyas delvis kort efter att ungarna blir självständiga. Fjädrarna växer snabbt i boet och har en dålig kvalitet. Ofta har fjädrarna också en skyddsfärg för att ungarna skall undvika predatorer (Jenni & Winkler, 2011).

De unga tättingarna ruggar kroppsfjädrarna, mindre täckarna, mellersta täckarna, en del av större täckarna och i vissa fall några tertialer och stjärt pennor, men inte arm- och handpennorna. Därmed kan de skiljas från vuxna på hösten, vintern och våren, eftersom de har kontrast mellan juvenila slitna och adulta nya fjädrar i fjäderdräkten (Svensson, 1997). Koltrastarnas ruggningsmönster är olika i nordliga och sydliga populationer. Nordliga koltrastpopulationer genomgår en mindre omfattande ruggning än sydliga populationer, medan populationerna som lever inom samma breddgrader inte har någon skillnad i ruggningsmönstret. Detta kan vara en anpassning till en kortare period mellan ungtiden och migrationen på hösten i nordliga populationer (Jenni & Winkler, 2011). Det postjuvenila ruggningsmönstret påverkas av klimatförändringen som ökar på ruggningens omfattning hos unga fåglar. Under de senaste 100 åren har den partiella ruggningen blivit intensivare, vilket gör att unga koltrastar får ett mer adult utseende tidigare (Kiat et al., 2019). I städer påverkas koltrastarna även av artificiellt ljus, som får dem att rugga tidigare på året (Dominoni et al., 2013).



Figur 1. På bilden till vänster en adult hanes vinge som saknar kontrast. Unga koltrastar genomgår en partiell postjuvenil ruggning, och känns igen på de obytta juvenila handpennorna, tertialerna och vingtäckarna (till höger). Oftast byter unga fåglar 1–8 större täckare (Svensson, 1997). Ruggningen skapar kontrast i vingen som är synlig under hösten/våren. (bild: Christa Granroth)

Tättingarnas morfologi och därmed vinformen och vinglängden är beroende av åldern (Jenni & Winkler, 2011). Hos många tättingar är unga fåglars vingar kortare med rundare vingform, medan adulta har längre och spetsigare vingar (Pérez-Tris & Tellería, 2001). Unga koltrastar är oerfarna och sämre på att hitta föda. Under det första och andra kalenderåret är trastarnas bytesmängd betydligt mindre, jämfört med de adulta individernas (Desrochers, 1992). Ett mindre intag av föda påverkar vinglängden hos unga fåglar, eftersom deras kroppskondition är sämre. Handpennorna och stjärt pennorna är därmed kortare hos dem (Wysocki, 2002).

Vinglängden tilltar efter att de unga fåglarna genomfört sin första kompletta ruggning, där alla vingpennorna byts ut. Enligt en forskning som är gjord i England kan vinglängden bli upp till 7 mm längre, men brukar öka i genomsnitt med 3,25 mm hos hanar och 2,07 mm hos honor. Även adulta fåglars vinglängd kan öka vid komplett ruggning. Koltrasthanarnas vinglängd har konstaterats kunna öka med ca 0,53 mm (Leverton, 1989). Genom att undersöka koltrastar i Polen har man kommit fram till att vinglängden hos båda könen ökar tills det 6:e levnadsåret, men minskar därefter. Åldrandet börjar efter att koltrastarna har nått en ålder på fem till sex år. Vinglängden är längst under de mest reproduktiva åren. Däremot ökar näbblängden under trastarnas hela livstid (Piliczewski et al., 2018). Skillnaden i vinglängden hos olika kön och åldersklasser kan vara en anpassning till att undvika predatorer (Leverton, 1989). Korta och därmed rundare vingar ökar på manövrerbarheten hos unga fåglar som

hjälpes att undvika predatorer under det första levnadsåret (Pérez-Tris & Tellería, 2001). Fåglar med rund form på vingspetsarna kan fly från marken i en brantare stigningsvinkel (Swaddle & Lockwood, 2003). Adulta fåglars längre vingar är bättre anpassade till snabb förflyttning under migration. Skillnaden i vinglängden kan också vara beroende av födotillgången under fjädrarnas tillväxt, eftersom unga individer är sämre på att hitta föda än adulta (Wysocki, 2007).

Vinglängden hos hanar och honor ökar mot norr. Bergmans lag är en hypotes om kroppsstorlek. Lagen stipulerar att arterna som lever på nordliga breddgrader har en större kroppsstorlek än de som lever på sydliga breddgrader, eftersom större individer har lättare att uppehålla sin kroppsvärme i kalla temperaturer och klarar av att svälta längre perioder än små individer under hårda vinterförhållanden (Bergmann, 1848). Forskningar tyder på att Bergmanns lag gäller för de flesta fågelarterna. Av 100 fågelarter var 76 signifikant större i nordliga breddgrader (Ashton, 2002). De nordligare populationerna som lever i kallare förhållande är oftast mera migratoriska (Main, 2002).

Enligt samma logik som i Bergmanns lag (Bergmann, 1848) stipulerar hypotesen om värmeterans att individuella skillnader i värme-effektivitet får mindre individer att migrera. Större koltrastar tål kylan bättre och klarar därmed av att övervintra (Ketterson & Nolan, 1976). Hanarnas medelvikt är 99,3 gram, medan honorna i genomsnitt väger 91,9 gram. Honornas vikt överstiger hanarnas endast då ägg produceras under häckningsperioden. Då kan honorna väga ca 6 gram mera än hanarna (Lehikoinen, 2019). Eftersom koltrasthanarna överlag har längre vingar och är ca 4% större än honorna, borde främst hanar dominera under vintern (Piha & Lehikoinen, 2015, Russ et al., 2015).

Seebohms lag stipulerar att individer från migratoriska populationer som lever på nordliga breddgrader har spetsigare och därmed längre vingar, än de mera stationära populationerna från sydliga breddgrader (Seebohm, 1901). Långa spetsiga vingar ökar på uthålligheten under migrationen, eftersom det korrelerar med manövrerbarheten och flyghastigheten (Pérez-Tris & Tellería, 2001). Finlands koltrastpopulation består av långvingade individer, men det finns storleksskillnader även inom en population, som är beroende av till exempel ålder och kön. Det har konstaterats samband mellan vinglängden och migratoriska beteendet hos koltrastar (Evans et al., 2009). Samma

gäller andra tättingar. Migratoriska svarthättor (*Sylvia atricapilla*) i södra Spanien har längre spetsigare vingar än stationära individer (Pérez-Tris & Tellería, 2001). Unga svarthättor från migratoriska populationer har kortare vingar än adulta, medan det inte finns samma skillnad hos stationära populationer, där både adulta och juvenila har samma vingform. I migratoriska populationer påverkas adulta och juvenila av selektivt urval som får dem att öka på sin vinglängd och vingarnas spetsighet i relation till migrationssträckan (Mönkkönen, 1995, Pérez-Tris & Tellería, 2001).

Effekter av Seebohms lag går inte att skilja från Bergmanns lag i en situation där bara vinglängd mäts, då större fåglar generellt också har längre vingar.

1.4 Frågeställningar och prediktioner

Ifall partiell migration medför två distinkta varianter (dimorfism) inom koltrastpopulationen, innebär det att individer som migrerar borde skilja sig morfologiskt från stationära individer. För att ta reda på om vinglängden skiljer sig bland de migrerande och övervintrande individerna och för att se om det finns ålders och könsskillnader bland de två olika grupperna, testas följande prediktioner:

Prediktion 1: Det finns en morfologisk skillnad mellan de övervintrande och de migrerande individerna.

Större långvingade individer har bättre köldtålighet och klarar av att övervintra i Finland, medan kortvingade, och därmed mindre individer främst migrerar utomlands mot sydligare breddgrader. Den övervintrande andelen borde främst bestå av adulta hanar.

Prediktion 2: Det finns en skillnad i könsfördelningen mellan de övervintrande och de migrerande koltrastarna.

Dominanta trastar är aggressivare och jagar bort andra individer som finns i närheten. Hanarna prefererar att övervintra eftersom de kan anlända till sina revir före de migrerande hanarna.

Prediktion 3: Det finns en skillnad i åldersfördelning mellan de migrerande och de övervintrande koltrastarna.

Adulta mera erfarna koltrastar stannar på sina häckningsområden, vilket möjliggör en tidigare häckning. Unga individer klarar inte av konkurrensen på vintern.

2. Material och metoder

2.1 Koltrasten

Koltrasten är en art med könsdimorfism. Det innebär att hanarna är lite större och har längre vingar. Även utseendet hos de olika könen skiljer sig. Adulta hanarna är kolsvarta med orangefärgad näbb och ögonring. De adulta honorna är brunaktiga med en skiftande mängd streck och prickar på buken. Näbben är brungul (Figur 2). Juvenila individer liknar honor, men är ljusare bruna och har ljusa streck på huvudet, ryggen och kroppen. Unga fåglar skiljer sig på hösten och våren från de adulta, genom att ha kontrast mellan nya adulta, och gamla juvenila slitna större vingtäckare och handpennor. Stjärtens form är också annorlunda hos de olika åldersgrupperna, vilket innebär att adulta fåglar har rundare stjärtpennor (Svensson, 1997).



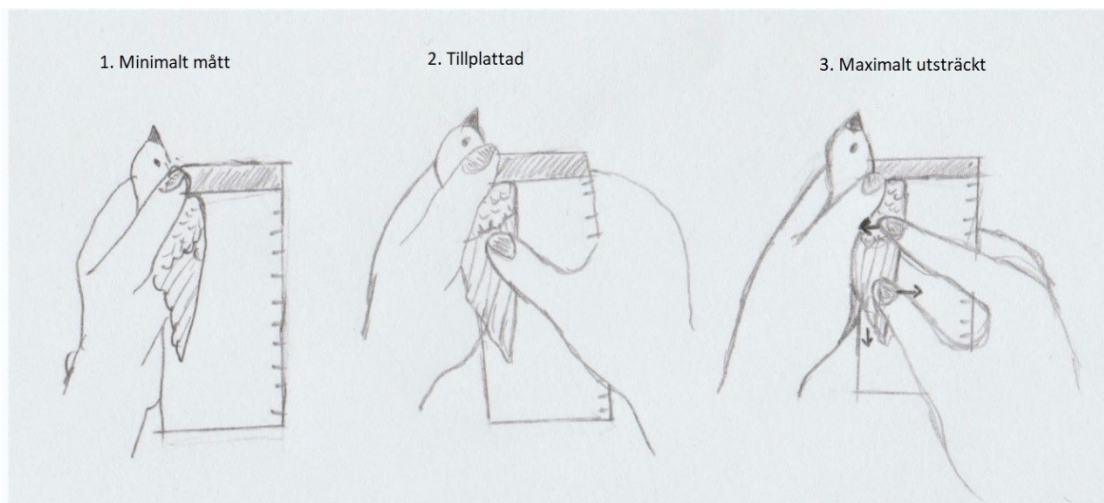
Figur 2. En adult (+6k) koltrasthona till vänster och en adult (+3k) hane till höger. Fågeln är övervintrande individer som är ringmärkta i Södra Helsingfors under februari–mars. (foto: Christa Granroth)

2.2 Vingmått

Vinglängden hos koltrastarna i Europa varierar mellan 119 och 138 mm (Svensson, 1997). I Finland är hanarnas vinglängd mellan 127–140 mm och honornas mellan 123–136 mm (Piha & Lehikoinen, 2015). Vinglängden fungerar som bästa måttet på storlek hos tättingar, eftersom fett, vikt och muskelmassa kan variera dagligen och är beroende av individens kondition (Gosler et al., 1998). Unga individer skiljer sig från

adulta, genom att ha kortare vingtäckare, stjärtfjädrar och vingpennor (Svensson, 1997).

Vinglängden beskriver inte hela vingens längd från kroppen till vingspetsen. Måttet tas från en sluten vinge genom att mäta distansen mellan vingknogen och den längsta handpennan. Det finns tre olika sätt att mäta en fågels vinge vid ringmärkningen, och varje metod ger olika resultat. Metod (1) anger vingens minimala längd, eftersom vingen håller sin normala form. Metoden används sällan i Europa, eftersom vinglängden varierar beroende på hur fuktiga eller torra handpennorna är. Metod (2) innebär att hela handen tillplattas mot måttskalan. Metoden användes allmänt tills 1970 – talet. Metod (3) innebär att vingen är maximalt utsträckt. Måttet tas genom att lätt trycka ner alulan eller handtäckarna in mot kroppen och samtidigt dra handpennornas spetsar utåt. Metoden har blivit standardiserad och ger de noggrannaste och bäst jämförbara resultaten (Svensson, 1997). Därmed är vinglängden som används vid analysen tagna med den tredje metoden, genom att använda ett mått med 0,1mm noggrannhet.



Figur 3. Tre olika metoder kan användas för att mäta vinglängden på en fågel. Från höger metod 1 (minimalt mått), metod 2 (tillplattad vinge) och metod 3 (maximalt utsträckt vinge). Bilden ritad enligt (Esa Lehikoinen, 2008, 2017).

2.3 Material till förfogandet

Data som används i analyserna är insamlade av ringmärkningsbyrån vid Naturhistoriska centralmuseet (Luomus) i Helsingfors. Koltrastarna är ringmärkta på

frivillig basis av finländska fågelringmärkare. Totalt har det ringmärkts cirka 65 990 koltrastar i Finland (Ringmärkningsbyrån, Naturhistoriska museet) under åren 1974–2021. Fram till mars 2021 hade data från totalt 9721 återfynd registrerats i ringmärkningsdatabasen.

Data bestod av $n = 9163$ finska och $n = 558$ utländska fynd från både döda och levande individer. Uppgifterna sorterades genom att lämna bort alla koltrastar som inte var åldersbestämda (FL och +1k på våren i databasen). Dessutom raderades alla som saknade uppgifter om vinglängd och kön från ringmärkningsstunden. Detta gällde främst fåglar som var ringmärkta från 1960- till 1980-talet. Förr fanns det inga krav på att ta mått av fåglarna i samband med ringmärkningen. Instruktioner om fåglarnas mätningmetoder utvecklades först under 1970-talet. Efter 1980-talet minskade ringmärkningen av koltrastar (Valkama et al., 2014), men en ökning i antalet ringmärkta koltrastar har skett igen efter 2010-talet (Ringmärkningsbyrån, Naturhistoriska museet).

Ifall vinglängden inte hade noterats vid ringmärkningsstunden, men däremot hade noterats vid återfyndsstunden, användes biometrin från återfyndet, ifall fågeln hade påträffats under samma kalenderår som den var ringmärkt och under den tidsperiod som analyseras. Uppgifterna från ungar raderades ifall vinglängden inte hade noterats under återfyndsstunden. Små ungar växer och kan därmed inte jämföras med fullvuxna individer som analyseras.

Tabell 1. Sammanfattning av data som användes för de statistiska analyserna

<i>Data</i>	<i>Tidsperiod</i>	<i>Antal</i>	<i>Källa</i>
Övervintrande koltrastar	1987–2021	385	Ringmärkningsbyrån, Luomus
Migrerande koltrastar	1979–2020	96	Ringmärkningsbyrån, Luomus

2.4 Studieområdet

Koltrasten har under det senaste århundrandet spridit sig till nästan alla delar av Finland (Figur 4). Studieområdet för avhandlingen begränsas till den 65:e breddgraden, som innefattar Uleåborgs län, vilket innebär att området norr om gränsen inte beaktas. Avgränsningen är befogad eftersom norra Finlands koltrastpopulation kan avvika från den övriga populationen genom att individerna är större och mera migratoriska, vilket kunde inverka på resultaten. För att beakta den möjliga effekten av Bergmanns lag uteslöts en individ som var ringmärkt i Uleåborgs län. Fåglar ringmärkta i Lapplands län saknades. Således jämförs individer i forskningen som är ringmärkta inom SF80 (Tavastehus län), SF81 (Kuopio län), SF82 (Kymmene län), SF84 (S:t Michels län), SF86 (Åbo och Björneborgs län), SF87 (Nylands län), SF88 (Vasa län), SF90 (Ålands län), figur 4. SF är benämning för Finland i EURING, som är en organisation som samordnar europeisk fågelringmärkning.



Figur 4. De övervintrande koltrastarnas ringmärkningsplatser (svart), och deras återfyndsplatser (rött), till vänster. Mest koltrastar har ringmärkts i Åbotrakten, och i huvudstadsregionen med omnejd. Koltrastarnas utbredningsområde kan ses till höger, ritat enligt Lintuatlas 2006–2010.

2.5 Centrala uppgifter inför statistisk analys

Koltrastar som flyttar över riksgränsen och passerar ett havsområde (Östersjön), definieras i analysen som migrerande individer. För att säkerställa att individerna har flyttat utomlands, används data från fåglar som ringmärkts i Finland och som har blivit kontrollerade under oktober–april utomlands ($n = 96$). Dessa jämförs med fåglar som är ringmärkta i Finland och som har blivit kontrollerade på vintern (december–februari) i Finland ($n = 385$) för att ta reda på om vinglängden skiljer sig. Vinglängden jämförs mellan olika åldersgrupper och kön, för att se om det finns någon morfologisk skillnad mellan individerna med olika migrationsstrategier i Finland, vilket tyder på en anpassning till olika levnadssätt. Kön- och åldersfördelningen granskas för att se om någondera gruppen prefererar att stanna eller flytta.

2.2.1 Övervintringsdata

Data från koltrastar som är ringmärkta i Finland och påträffade i Finland $n = 9163$ sorterades så att endast återfynd från vintermånaderna december–februari blev kvar, vilket gav $n = 582$ återfynd. Data sorterades ytterligare genom att radera upprepade återfynd av samma övervintrande individer. Det handlade om individer som hade tillbringat hela vintern på samma lokaler, främst vinterutfodringar. Majoriteten av de övervintrande individerna var kontrollerade av ringmärkare. Mest återfynd gjordes av individer som hade återkommit till utfodringarna i flera års tid. Äldst var en hane som hade blivit ringmärkt under sitt andra kalenderår i Åbo den 7 januari 2004. Sista gången hanen påträffades var den 5 januari 2010 på samma lokal. Även individer som saknade uppgifter om kön raderades. Efter sommaren då ungarna har blivit självständiga, antecknas de som första kalenderårets fåglar (1 k) medan de adulta individerna antecknas som över ett år gamla (+1 k). Efter årsskiftet ändras kalenderåret, vilket innebär att unga fåglar, som är födda under det föregående året, antecknas som andra kalenderårets fåglar (2 k), medan adulta fåglar antecknas +2 k. Koltrastar som är åldersbestämda till +1 i början av året raderades, eftersom det

innebär att åldern vid ringmärkningsstunden var okänd. Efter sorteringen återstod totalt $n = 385$ återfynd.

2.2.3 Migrationsdata

Sorteringen av data gjordes med samma princip som för den övervintrande andelen koltrastar. Efter filtrering av $n = 558$ koltrastar blev det $n = 96$ kvar som är påträffade utomlands under migrationen eller på sina övervintringsområden under oktober-april. Återfynden var gjorda i Sverige, Norge, Danmark, Nederländerna, Storbritannien, Frankrike, Tyskland och Belgien. Vissa koltrastar påträffades utomlands flera år efter att de hade blivit ringmärkta i Finland. Utgångspunkten i analysen är, att dessa individer migrerar mellan övervintringsområdet och häckningsområdet i Finland på hösten och våren. Tidsperioden som analyseras är längre för den migrerande andelen, eftersom koltrastarna vistas utomlands under ca ett halv års tid.

3. Statistiska analyser

3.1 Analys av vinglängd

Vinglängden analyserades som responsvariabel med en multipel linjär regressionsmodell (MLR), $y = B_0 + B_1X_1 + \dots + B_nX_n + e$. Regressionsmodellen användes för att uppskatta relationen mellan flera oberoende variabler och en beroende variabel, nämligen vinglängden i millimeter vid ringmärkningstidpunkten. Modellen användes för att ta reda på om vinglängden skiljer sig mellan migrerande och övervintrande individer, mellan åldersgrupperna och mellan könen. Migrationsstatus, kön och ålder fungerade som förklarande faktorvariabler med två nivåer var.

Koltrastarna delades in i två olika grupper: övervintrande och migrerande. Åldern delades in i två kategorier: unga individer (1k och 2k efter nyår) och adulta individer (+1k fåglar före nyår, och +2k fåglar efter nyår). Könet klassades som hona eller hane. Ringmärkningsplatsens latitud fungerade som kovariat i modellen för att beakta den eventuella skillnaden i storleken inom den finska koltrastpopulationen, som kan påverkas av Bergmanns och Seebohms lagar. För analysen användes

statistikprogrammet R, version 4.1.2 (© 2021 The R Foundation for Statistical Computing).

Regressionsmodellen anpassades i R med den inbyggda funktionen `lm()`. Modellen förenklades stegvis genom att alla icke-signifikanta interaktionstermer avlägsnades. Först raderades tredjegradsinteraktionen från modell (1).

Eftersom en av interaktionerna hade ett stort p-värde och var icke-signifikant, förenklades, modellen ytterligare. Den enda interaktionen som var statistiskt signifikant var mellan kön och ålder, så den enklaste modellen som användes var därmed (4), enligt följande schema.

(1) (Vinglängd ~ Status*Kön*Ålder + Latitud)

(2) (Vinglängd ~ Status*Kön + Status*Ålder + Kön*Ålder + Latitud)

(3) (Vinglängd ~ Status*age + Kön*Ålder + Latitud)

(4) (Vinglängd ~ Status + Kön*Ålder + Latitud)

3.2 Analys av köns- och åldersfördelning

Könsfördelningen analyserades genom ett chikvadarat-test för oberoende, $\chi^2 =$

$$\sum \frac{(O-E)^2}{E}$$

O = observerad frekvens

E = förväntad frekvens

Analysen genomfördes med statistikprogrammet R, för att ta reda på om det finns en signifikant skillnad mellan fördelningen av honor och hanar som migrerar respektive övervintrar. Könet var definierat under ringmärkningsstunden. Åldersfördelningen analyserades genom att använda samma metod, för att se om det finns en statistisk skillnad bland honor och hanar med olika migrationsbeteende. Till skillnad från analysen av könsfördelningen, användes data som bestod av fåglar som var ringmärkta under hösten och vintern, och återfångade under samma vinter. Sorteringen utfördes också för migrerande andelen koltrastar. Detta innebär att data som användes för analys av åldersfördelning bestod av $n = 224$ övervintrande och $n = 46$ migrerande

koltrastar. Genom att välja individer som var ringmärkta och kontrollerade under samma period, försäkras att fåglarnas ålder inte förändras. I motsats till de övriga analyserna användes åldern från återfyndsstunden.

Proportionerna av de olika grupperna bland de övervintrande och migrerande fåglarna illustreras med cirkeldiagram. Beräkningarna och diagrammen utfördes i kalkylprogrammet Excel.

Tabell 2. Antalet koltrastar som användes för analys av åldersfördelning (n = 224) och (n = 46)

	Övervintrande	Migrerande
Unga honor	50	15
Adulta honor	33	8
Unga hanar	79	13
Adulta hanar	61	10

4. Resultat

4.1 Morfologiska skillnader

Analysen av vinglängden visade att det finns en liten skillnad mellan individerna med olika migrationsstrategier ($p = 0,013$). Oberoende av ålder och kön hade de migrerande individerna i genomsnitt 0,9 mm kortare vingar än de övervintrande koltrastarna.

Andra faktorer som inverkar på vinglängden var kön och åldern. Hanarna är större än honorna, vilket innebär att de även har längre vingar. De unga hanarnas vingar var i genomsnitt 137,1 mm långa ($p < 0,001$) och unga honors vingar var 1,1 mm kortare (icke-signifikant). Adulta koltrasthanar hade i genomsnitt 2,9 mm längre vingar än unga individer ($p = 0,01$). Skillnaden i vinglängden mellan kön var större hos adulta koltrastar: honornas vingar var 2,1 mm kortare än adulta hanarnas vingar ($p < 0,001$). Det innebär att ålderseffekten på vinglängden främst gäller för hanar.

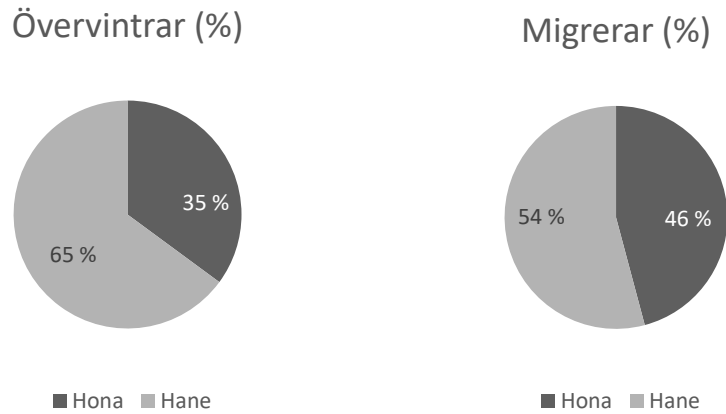
Tabell 3. Resultat för en MLR analys gjord av koltrastarnas vinglängd (mm) som har blivit mätt i samband med ringmärkning av fåglarna under åren 1979–2021. Ur tabellen framkommer estimatet för koefficienterna, deras standardfel (SE), t-värdet och p-värdet. Signifikansnivåer: 0,1= ', 0,05= *, 0,01= **, 0,001= ***

Koefficienter:	Estimat	SE	t	p	Signifikans
Konstant	137,1	12,13	11,30	<0,001	***
Status (migr.)	-0,909	0,366	-2,48	0,013	*
Kön (hona)	-1,13	0,851	-1,33	0,185	
Ålder (adult)	2,89	0,371	7,79	0,001	**
Latitud	-0,110	0,201	-0,55	0,585	
Kön(hona): Ålder	-2,13	0,605	-3,53	< 0,001	***

4.2. Könsfördelning

Skillnaden i könsfördelningen mellan de övervintrande och migrerande individerna var på gränsen till signifikant ($\chi^2 = 3,367$; $df = 1$; $p = 0,067$).

Procentuellt är hanarna överlägset representerande bland övervintrarna ($n = 250$; 65%). Av den migrerande andelen koltrastar är skillnaden i fördelningen inte lika stor. Hanarnas andel ($n = 52$; 54%) är endast lite större än honornas.



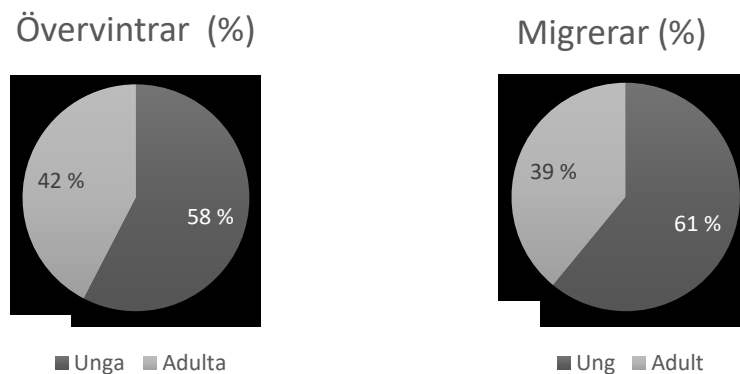
Figur 5. Könsfördelning mellan honor och hanar som övervintrar respektive migrerar.

4.3 Åldersfördelning i samplet

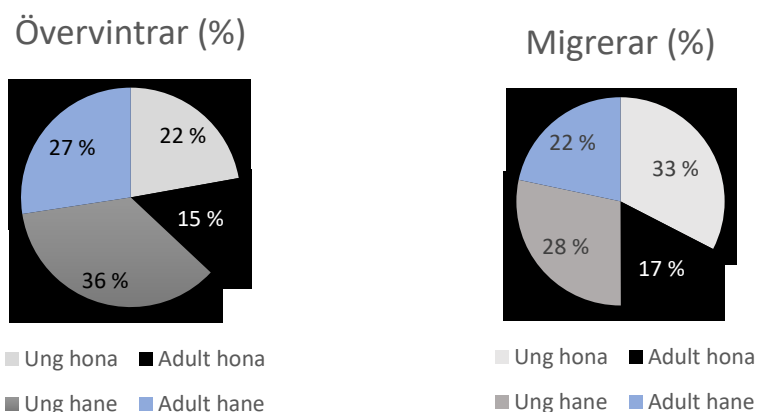
Det fanns inte en signifikant skillnad i åldersfördelningen mellan migrerande och övervintrande individer ($\chi^2 = 0,060$; $df = 1$; $p = 0,805$). Ett ytterligare test utfördes för att jämföra om migrationsstatus är oberoende av de fyra olika demografiska klasserna, ung hona, ung hane, adult hona och adult hane. Resultatet var inte signifikant ($\chi^2 = 2,834$; $df = 3$; $p = 0,418$).

Procentuellt finns det en skillnad mellan åldersklasserna. Unga fåglar (1k/2k) dominerar bland både de övervintrande (58%) och de migrerande (61%) individerna. Främst unga hanar (36%) och adulta hanar (27%) övervintrar. De unga honornas andel bland de övervintrande individerna är lite större (22%), än de adulta honornas (15%).

Åldersfördelningen bland de migrerande individerna är inte lika tydlig. Unga hanarnas andel (28%) skiljer sig endast lite från unga honornas andel (33%), och samma gäller adulta fåglarna, vilket innebär att (22 %) var hanar och (17%) honor.



Figur 6. Åldersfördelning från återfyndsstunden.



5. Diskussion

Syftet med studien var att ta reda på om det finns skillnader i vinglängden inom en nordisk koltrastpopulation som har två olika migrationsstrategier. Dessutom granskades det om skillnader finns i åldersfördelningen och könsfördelningen bland de migrerande och övervintrande koltrastarna. Förväntningarna var att det främst är adulta hanar som övervintrar, medan honor och unga hanar migrerar på hösten. De övervintrande individerna antogs ha längre vingar och därmed vara större, än individerna som migrerar. Det fanns en liten skillnad i vinglängden hos koltrastar som tillhör de olika migrationsstrategierna. Faktorer som inverkar på koltrastarnas storlek är kön och ålder, vilka även påverkar storleken hos andra fågelarter (Jenni & Winkler, 2011, Svensson, 1997). Storleksskillnaden hade varit större ifall en sydlig koltrastpopulation i Europa hade jämförts med den finska koltrastpopulationen, eftersom nordliga fågelpopulationer generellt är större och mera långvingade, i enlighet med Bergmanns lag (Ashton, 2002, Bergmann, 1848).

5.1 Morfologiska skillnader hos koltrastarna

Historiskt sett är tiden som koltrastarna har koloniserat Finland kort. Det är ett tämligen nytt fenomen att koltrastar övervintrar i Finland. Antalet övervintrande koltrastar har ökat snabbt först under 2000-talet (Suomen lajitietokeskus, 2021), vilket delvis beror på allt mildare vintrar (Lehikoinen, et al., 2019). Eftersom tiden som den nordliga koltrastpopulationen har påverkats av olika selektionstryck är kort, kan det innebära att stora förändringar i vinglängden inte ännu har utvecklats. En antydning till en anpassning av olika strategier är, att de migrerande individerna hade 0,9 mm kortare

vingar än de övervintrande individerna. Detta tyder på att de övervintrande individerna har en aning större kroppsstorlek, och därmed kan de lagra större energireserv än mindre individer, som väljer att migrera. Resultatet är i enighet med hypotesen om värmeterans och dominans hos fåglar (Ketterson & Nolan Jr, 1976, Smith & Nilsson, 1987).

5.2 Vinglängdens samband med migrationssträckan

Vinglängden, kroppsmassan och migrationssträckan har samband hos fåglar. Ju större kroppsmassan är, desto längre är vingarna. Vingen är längre och spetsigare hos arter som migrerar långa sträckor. Längden ökar för varje passerad 1000 kilometers sträcka (Nowakowski et al., 2014). Långa, spetsiga vingar gäller främst för långdistansmigrerande arter, vilket inte koltrasten är.

Klimatförändringen kan förändra fåglarnas migrationsmönster, då även vinglängden påverkas. Ifall fåglarna migrerar allt kortare sträckor, kan vinglängden minska, för att minimera kostnaderna som förflyttningen medför då fåglarna rör sig mellan häcknings- och övervintringsområden (Remacha et al., 2020). Koltrastarnas vinglängd har minskat under de senaste 120 åren (Salewski et al., 2014). Samtidigt har koltrastarna ändrat på sitt beteende, vilket innebär att migrations sträckan har förkortats, och de nordliga populationerna har blivit partiellt migratoriska (Németh, 2017). Uppgifter från färgringmärkta koltrastar tyder på att även de finländska koltrastarna förflyttar sig allt kortare sträckor (Kluen, 2020). Vinglängden är under konstant selektionstryck eftersom flygförmågan påverkar överlevnaden (Hall et al., 2004). I framtiden kan den finländska koltrastpopulationen bestå av främst stationära koltrastar, ifall vintrarna blir mildare. En liknande förändring har redan skett i vissa delar av Europa (Van Vliet et al., 2009).

5.3 Könsfördelningens inverkan

Hos de flesta tättingar är det hanar som övervintrar, vilket även är fallet hos koltrastar (Fudickar et al., 2013). Könsfördelningen mellan de övervintrande och migrerande individerna var närapå signifikant, och stöder hypotesen om ankomsttid (Ketterson & Nolan, 1976). Av de övervintrande individerna var 65 procent hanar, vilket indikerar att hanarna gynnar ett stationärt liv som ger bättre möjligheter att få de bästa reviren

tidigt på våren, före de migrerande individerna anländer. De övervintrande koltrastarna har en fördel genom att häcka genast när förhållandena är lämpliga på våren. Fåglar som börjar häcka tidigt hinner få flera kullar under säsongen. Tidiga häckningar kan ha konsekvenser. Hanarnas häckningsiver kan inverka negativt på honorna, ifall deras kondition är dålig efter vintern. Honornas vikt är lägst under mars – maj (Lehikoinen, 2019). Honor har en tendens att förlora mer vikt än hanar under kalla vinternätter, vilket kan bero på deras mindre kroppsstorlek (Hildén, 1977). Reproduktionssystemets utveckling tidigt på våren kan orsaka metabola kostnader för båda könen, eftersom väderförhållanden kan vara utmanande och födotillgången liten. Ifall energireserven tar slut kan det påverka immunsystemet och minska på reproduktionsframgången och i värsta fall överlevnaden (Dominoni et al., 2013).

Den migrerande andelen av koltrastarna hade däremot inte en stor skillnad i könsfördelningen. Hanarnas andel (54 %) var endast lite större än honornas andel (46 %). Enligt Valkama et al. (2014) finns det inte någon tydlig skillnad i val av övervintringsområden bland honor och hanar.

5.4 Åldersfördelning

Eftersom koltrastarnas ålder förändras med åren, kan en fågel som är ringmärkt som ung, påträffas som adult. Det innebär att åldersfördelningen kan vara beroende av om data används från ringmärkningsstunden eller återfyndsstunden. Genom att välja individer som har ringmärkts under hösten och vintern, som har blivit påträffade under den aktuella vintern, hålls åldersklassen oförändrad.

Resultaten tyder på att fördelningen mellan unga och adulta koltrastar som övervintrar och migrerar inte skiljer sig signifikant. Ett liknande resultat finns från tidigare forskning, där man jämför ringmärkta koltrastar från Norge, Sverige och Finland (Main, 2002). Procentuellt är det främst unga koltrastar som övervintrar (58%) och migrerar (61%), medan andelen adulta i de båda grupperna är mindre, (42 % respektive 39%). Detta kan vara en följd av att andelen unga fåglar i populationen är större efter häckningsperioden. Åldersfördelningen bland återfynd av koltrastar i Finland är liknande; majoriteten av återfynden gäller fåglar som är unga, vilket kan bero på mindre erfarenhet hos de unga koltrastarna, vilket gör dem mera utsatta för att bli hanterade av människor (Valkama et al., 2014). Främst unga fåglar och honor anses vara de som huvudsakligen migrerar på hösten, eftersom adulta hanar är dominanta

utanför häckningssäsongen (Lundberg, 1985). De adulta honornas andel var liten både bland de övervintrande (15 %) och de migrerande (17 %) koltrastarna. I motsats till prediktionen var unga hanarnas andel större än adulta hanars bland de övervintrande koltrastarna. I Danmark har man noterat att unga koltrastar rör sig kortare sträckor än adulta (Main, 2002). En motsvarande iakttagelse har blivit gjord, utgående från återfynd av koltrastar som är ringmärkta i Finland. Unga koltrastar övervintrar lite närmare sina häckningsområden än adulta (Valkama et al., 2014). Samtidigt antas det att unga fåglar är mera migratoriska och passerar längre sträckor än adulta hos partiellt migrerande arter (Leverton, 1989)

5.5 Metodikkritik och förbättringsförslag

I optimalt läge används mått som vissa utvalda personer har insamlat för att undvika avvikande mätresultat. Det är vanligt att mätresultatet varierar bland ringmärkare, vilket kan innebära flera millimeters skillnad i mätresultaten. Det finns flera olika faktorer som kan inverka på mätresultaten i fält. Luftfuktigheten och våta fjädrar kan öka på vinglängden upp till 0,5 millimeter. Kalla händer kan försvåra hanteringen av fågeln och därmed kan mätningen av vinglängden påverkas, men det finns också skillnader i sättet att hantera fåglarna. Fågeln kan även vara ovillig att samarbeta, ringmärkaren kan ha skyndsamt och ljuset kan vara otillräckligt för att läsa av måttskalan (Leverton, 1989).

I undersökningen indelades koltrastarna i två kategorier. De migrerande koltrastarna har påträffats utomlands under hösten och våren, medan de övervintrande individerna har påträffats under vintern i Finland. För att veta med säkerhet att koltrastarna övervintrar och migrerar kunde GPS-mottagare eller ljuslogger som fästs på fågeln. Nackdelen med metoderna är att fågeln måste återfångas för att data om fågelns rörelser skall kunna insamlas (Fudickar et al., 2013). Det finns GPS-mottagare som är kombinerade med satellitsändare, men de lämpar sig endast för större fåglar. En billigare metod att följa fåglars rörelser är att fästa en plastring med en individuell kod på fågelns ben, vilket gör det enklare att läsa av ringen på avstånd. Återfynden av färgringmärkta fåglar är högre, än om fågeln endast har en vanlig metallring (Kluen, 2020, Valkama et al., 2014).

Data användes från ringmärkningsstunden, eftersom vingmått oftast fattades från återfyndsstunden. Återfynden bestod av observationer från levande koltrastar och

koltrastar som hade hittats avlidna. Vingmått som är tagna från avlidna fåglar kan avvika från vingmått tagna från levande fåglar (Svensson, 1997). Framför allt var data från återfyndsstunden bristfälliga hos de migrerande individerna, som sällan var kontrollerade av ringmärkare. I vissa fall var den återupptäckta fågeln rapporterad som en annan art. Koltrastar hade förväxlats med t.ex. ung rödhake, stare och trastsångare, men även rapporterats som en okänd trastart (*Turdus sp.*).

Genom att använda flera olika vingmått kunde resultatet ha varit noggrannare. Vingens längd och bredd ger information av vingens totalyta. Bredden kan beräknas genom att mäta längden på de åtta handpennorna som ger vingen sin form (Mönkkönen, 1995). Enligt (Pérez-Tris & Tellería, 2001) ändras inte vingens längd, utan vingformen är spetsigare hos den migrerande andelen av populationen. För att få tillgängliga data på koltrastarnas vingform, skulle det ha krävts att ett stort antal koltrastar skulle ha ringmärkts specifikt för ändamålet under flera års tid, vilket inte var möjligt att utföra under arbetet. Endast vinglängden användes eftersom det inte fanns tillgängliga data av koltrastarnas vingbredd. Vinglängden är ett mått som tas rutinmässigt vid ringmärkning. Samband mellan vingform och migrationsavstånd finns hos tättingar (Mönkkönen, 1995). För att ta reda på om det finns storleks skillnad mellan migrerande och icke-migrerande individer kan också längden av mellanfotsbenet, (tarsen) användas (Fudickar et al., 2013). Det fanns inte data om mellanfotsbenets längd hos koltrastarna som skulle ha kunnat analyseras.

5.6 Sammanfattning

Koltrastarna hör till de framgångsrika fågelarterna i Finland. Antalet häckande par har tredubblats under de senaste årtionden. Artens frammarsch fortsätter och koltrastarna sprider sig alltmer norrut. Samtidigt har antalet övervintrande koltrastar ökat. Övervintring gynnas av förhållanden i städer och ett varmare klimat. En stor andel av populationen migrerar fortsättningsvis trots att vinterförhållanden har blivit gynnsammare.

I denna studie har jag visat att det finns en antydning på liten morfologisk skillnad i den finska koltrastpopulationen. Resultatet stöder prediktionen som förutspår att en större kroppsstorlek är en fördel i kalla förhållanden. Mindre individer migrerar eftersom de inte är lika bra anpassade till kalla förhållanden. Det fanns en närapå signifikant indikation på att hanar i högre grad än honor prefererar att övervintra. Det fanns inte

en signifikant skillnad i åldersfördelningen mellan övervintrande och migrerande individer, vilket innebär att det inte är främst adulta stora hanar som övervintrar. I motsats till prediktionen, stannar unga hanar och honor kvar för att övervintra. Detta innebär att unga fåglar klarar av stränga vinterförhållanden och konkurrensen om föda, trots att de har mindre erfarenheter än adulta individer. Med tanke på framtida forskning skulle det vara intressant att veta om de unga koltrastarna som övervintrar har ärvt det stationära beteendet. En intressant fråga är även om det finns en skillnad i överlevnaden mellan koltrastar som lever i urbana områden, och koltrastar som lever i ursprungliga förhållanden i skogar.

Tillkännagivanden

Jag vill rikta ett stort tack till mina handledare Andreas Lindèn och Mikael von Numers. Tack Andreas för ditt tålamod, vägledning och all hjälp med skrivprocessen och statistiken. Mikael vill jag tacka för alla kommentarer och ideér som jag har fått. Ytterligare vill jag tacka Markus Piha, som gav idén om ämnet och skickade all data till mig. Tack till Ringmärkningsbyrån i Naturhistoriska centralmuseet för all insamling av data och drivandet av ringmärkningsverksamheten. Utan verksamheten skulle det inte vara möjligt att utföra analyser som denna. Till slut vill jag tacka Societas pro Fauna et Flora Fennica för det finansiella stödet för arbetet.

Litteraturförteckning

- Adriaensen, F., & Dhondt, A. A. (1990). Population dynamics and partial migration of the European robin (*Erithacus rubecula*) in different habitats. *The Journal of Animal Ecology, Journal Article*, 1077–1090.
- Alonso, J. C., Palacín, C., Alonso, J. A., & Martín, C. A. (2009). Post-breeding migration in male great bustards: Low tolerance of the heaviest Palaeartic bird to summer heat. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63(12), 1705–1715.
- Ambrosini, R., Cuervo, J. J., du Feu, C., Fiedler, W., Musitelli, F., Rubolini, D., Sicurella, B., Spina, F., Saino, N., & Møller, A. P. (2016). Migratory connectivity and effects of

- winter temperatures on migratory behaviour of the European Robin *Erithacus rubecula*: A continent-wide analysis. *Journal of Animal Ecology*, 85(3), 749–760.
- Ashton, K. G. (2002). Patterns of within-species body size variation of birds: Strong evidence for Bergmann's rule. *Global Ecology and Biogeography*, 11(6), 505–523.
- Bakonyi, T., Erdélyi, K., Ursu, K., Ferenczi, E., Csörgő, T., Lussy, H., Chvala, S., Bukovsky, C., Meister, T., & Weissenböck, H. (2007). Emergence of Usutu virus in Hungary. *Journal of Clinical Microbiology*, 45(12), 3870–3874.
- Bergmann, C. (1848). *Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse*.
- Berthold, P. (1995). Microevolution of migratory behaviour illustrated by the Blackcap *Sylvia atricapilla*: 1993 Witherby Lecture. *Bird Study*, 42(2), 89–100.
- Buehler, D. M., Tieleman, B. I., & Piersma, T. (2010). How do migratory species stay healthy over the annual cycle? A conceptual model for immune function and for resistance to disease. *Integrative and Comparative Biology*, 50(3), 346–357.
- Busse, P. (2001). European passerine migration system—what is known and what is lacking. *Ring*, 23(1–2), 3–36.
- Cresswell, W. (1998). Variation in the strength of interference competition with resource density in blackbirds, *Turdus merula*. *Oikos, Journal Article*, 152–160.
- Csörgő, T., Fehérvári, P., Karcza, Z., & Harnos, A. (2017). Exploratory analyses of migration timing and morphometrics of the Common Blackbird (*Turdus merula*). *Ornis Hungarica*, 25(1), 147–176.
- Demongin, L. (2016). *Identification Guide to Birds in the Hand*.
- Desrochers, A. (1992). Age and foraging success in European blackbirds: Variation between and with individuals. *Animal Behaviour*, 43(6), 885–894.
- Dominoni, D. M., & Partecke, J. (2015). Does light pollution alter daylength? A test using light loggers on free-ranging European blackbirds (*Turdus merula*). *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 370(1667), 20140118.
- Dominoni, D., Quetting, M., & Partecke, J. (2013). Artificial light at night advances avian reproductive physiology. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1756), 20123017.
- Esa Lehtikoinen. (2008). *Rengastajan käsikirja, Lintujen mittausmenetelmät*.
- Evans, K. L., Gaston, K. J., Sharp, S. P., McGowan, A., & Hatchwell, B. J. (2009). The effect of urbanisation on avian morphology and latitudinal gradients in body size. *Oikos*, 118(2), 251–259.

- Faivre, B., Pr eault, M., Th ery, M., Secondi, J., Patris, B., & C ezilly, F. (2001). Breeding strategy and morphological characters in an urban population of blackbirds, *Turdus merula*. *Animal Behaviour*, *61*(5), 969–974.
- Fern andez-Juricic, E., & Teller a, J. L. (2000). Effects of human disturbance on spatial and temporal feeding patterns of Blackbird *Turdus merula* in urban parks in Madrid, Spain. *Bird Study*, *47*(1), 13–21.
- Fiedler, W. (2003). Recent changes in migratory behaviour of birds: A compilation of field observations and ringing data. In *Avian migration* (Vol. 1–Book, Section, pp. 21–38). Springer.
- Fiedler, W., Bairlein, F., & K oppen, U. (2004). Using large-scale data from ringed birds for the investigation of effects of climate change on migrating birds: Pitfalls and prospects. *Advances in Ecological Research*, *35*(Journal Article), 49–67.
- Fudickar, A. M., Schmidt, A., Hau, M., Quetting, M., & Partecke, J. (2013). Female-biased obligate strategies in a partially migratory population. *Journal of Animal Ecology*, *82*(4), 863–871.
- Gosler, A. G., Greenwood, J., Baker, J. K., & Davidson, N. C. (1998). The field determination of body size and condition in passerines: A report to the British Ringing Committee. *Bird Study*, *45*(1), 92–103.
- Grist, H., Daunt, F., Wanless, S., Burthe, S. J., Newell, M. A., Harris, M. P., & Reid, J. M. (2017). Reproductive performance of resident and migrant males, females and pairs in a partially migratory bird. *Journal of Animal Ecology*, *86*(5), 1010–1021.
- Haila, Y., Tiainen, J., & Veps al inen, K. (1986). Delayed autumn migration as an adaptive strategy of birds in northern Europe: Evidence from Finland. *Ornis Fennica*, *63*(1), 1–9.
- Hall, K. Susanna. S., Rytman, H., Thord, & Stolt, B.-O. (2004). Stabilising selection on wing length in reed warblers *Acrocephalus scirpaceus*. *Journal of Avian Biology*, *35*(1), 7–12.
- Hario, M., Lehtikoinen, A., Lehtikoinen, E., Pyh al a, M., Pynn onen-Oudman, K., & Toiviainen, K. (2006). *Suomen muuttolinnut*. WSOY.
- Hegemann, A., Fudickar, A. M., & Nilsson, J.- . (2019). A physiological perspective on the ecology and evolution of partial migration. *Journal of Ornithology*, *160*(3), 893–905.
- Hegemann, A., Marra, P. P., & Tieleman, B. I. (2015). Causes and consequences of partial migration in a passerine bird. *The American Naturalist*, *186*(4), 531–546.
- Hild en, O. (1977). Talitiaisen painonv ahennyksest  y n aikana. *Ornis Fenn.* *54*: 135-137.

- Hirschfeld, A., & Heyd, A. (2005). Mortality of migratory birds caused by hunting in Europe: Bag statistics and proposals for the conservation of birds and animal welfare. *Berichte Zum Vogelschutz*, 42(Journal Article), 47–74.
- Hsu, B.-Y., Pakanen, V.-M., Boner, W., Doligez, B., Eeva, T., Groothuis, T. G. G., Korpimäki, E., Laaksonen, T., Lelono, A., Monaghan, P., Sarraude, T., Thomson, R. L., Tolvanen, J., Tschirren, B., Vásquez, R. A., & Ruuskanen, S. (2022). *Maternally-transferred thyroid hormones and life-history variation in birds*.
- Jenni, L., & Winkler, R. (2011). *Moult and Ageing of European Passerines*. Christopher Helm.
- Jonzén, N., Lindén, A., Ergon, T., Knudsen, E., Vik, J. O., Rubolini, D., Piacentini, D., Brinch, C., Spina, F., & Karlsson, L. (2006). Rapid advance of spring arrival dates in long-distance migratory birds. *Science*, 312(5782), 1959–1961.
- Ketterson, E. D., & Nolan Jr, V. (1976). Geographic variation and its climatic correlates in the sex ratio of eastern-wintering dark-eyed juncos (*Junco hyemalis hyemalis*). *Ecology*, 57(4), 679–693.
- Kiat, Y., Vortman, Y., & Sapir, N. (2019). Feather moult and bird appearance are correlated with global warming over the last 200 years. *Nature Communications*, 10(1), 1–7.
- Kluen, E. (2020). *Are Finnish blackbirds becoming less migratory?* University of Helsinki.
- Lawrence, K. B., Barlow, C. R., Bensusan, K., Perez, C., & Willis, S. G. (2021). Phenological trends in the pre-and post-breeding migration of long-distance migratory birds. *Global Change Biology, Journal Article*.
- Lehikoinen, A., Foppen, R. P., Heldbjerg, H., Lindström, Å., van Manen, W., Piirainen, S., van Turnhout, C. A., & Butchart, S. H. (2016). Large-scale climatic drivers of regional winter bird population trends. *Diversity and Distributions*, 22(11), 1163–1173.
- Lehikoinen, A., Väisänen, R. A., & Hokkanen, T. (2009). Siemen-ja marjalintujen runsaus Suomessa erilaisina puiden satotalvina. *Linnut-Vuosikirja, Journal Article*.
- Lehikoinen, A., Virkkala, R., & Väisänen, R. A. (2019). Suomen maalintulajien tiheys siirtymät. *Linnut-Vuosikirja*.
- Lehikoinen, E. (2019). *Lintutietoa*. <http://esalehi-lintutietoa.blogspot.com/2019/02/mustarastaan-painonvuodenaikaisvaihtelu.html>
- Leverton, R. (1989). Wing length changes in individually-marked Blackbirds *Turdus merula* following moult. *Ringing & Migration*, 10(1), 17–25.
- Lundberg, P. (1985). Dominance behaviour, body weight and fat variations, and partial migration in European blackbirds *Turdus merula*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 17(2), 185–189.

- Luniak, M., Mulsow, R., & Walasz, K. (1990). Urbanization of the European blackbird: Expansion and adaptations of urban population. *Urban Ecological Studies in Central and Eastern Europe, Journal Article*, 187–198.
- Main, I. G. (2002). Seasonal movements of Fennoscandian blackbirds *Turdus merula*. *Ringing & Migration*, 21(2), 65–74.
- Meller, K., Vähätalo, A. V., Hokkanen, T., Rintala, J., Piha, M., & Lehikoinen, A. (2016). Interannual variation and long-term trends in proportions of resident individuals in partially migratory birds. *Journal of Animal Ecology*, 85(2), 570–580.
- Merikallio, E. (1958). *Finnish birds: Their distribution and numbers*. Soc. pro fauna et flora Fennica.
- Møller, A. P., & Erritzøe, J. (1998). Host immune defence and migration in birds. *Evolutionary Ecology*, 12(8), 945–953.
- Mönkkönen, M. (1995). Do migrant birds have more pointed wings?: A comparative study. *Evolutionary Ecology*, 9(5), 520–528.
- Németh, Z. (2017). Partial migration and decreasing migration distance in the Hungarian population of the Common Blackbird (*Turdus merula* Linnaeus, 1758): Analysis of 85 years of ring recovery data. *Ornis Hungarica*, 25(1), 101–108.
- Nilsson, A. L., Lindström, Å., Jonzén, N., Nilsson, S. G., & Karlsson, L. (2006). The effect of climate change on partial migration—the blue tit paradox. *Global Change Biology*, 12(10), 2014–2022.
- Nilsson, Anna. L. K., Nilsson, J.-Å., & Alerstam, T. (2011). Basal metabolic rate and energetic cost of thermoregulation among migratory and resident blue tits. *Oikos*, 120(12), 1784–1789.
- Nilsson, J.-Å., & Nord, A. (2018). Testing the heat dissipation limit theory in a breeding passerine. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1878), 20180652.
- Nowakowski, J. K., Szulc, J., & Remisiewicz, M. (2014). The further the flight, the longer the wing: Relationship between wing length and migratory distance in Old World reed and bush warblers (Acrocephalidae and Locustellidae). *Ornis Fennica*, 91(3).
- Partecke, J., & Gwinner, E. (2007). Increased sedentariness in European blackbirds following urbanization: A consequence of local adaptation? *Ecology*, 88(4), 882–890.
- Partecke, J., Gwinner, E., & Bensch, S. (2006). Is urbanisation of European blackbirds (*Turdus merula*) associated with genetic differentiation? *Journal of Ornithology*, 147(4), 549–552.

- Partecke, J., Schwabl, I., & Gwinner, E. (2006). Stress and the city: Urbanization and its effects on the stress physiology in European blackbirds. *Ecology*, *87*(8), 1945–1952.
- Pérez-Tris, J., & Tellería, J. L. (2001). Age-related variation in wing shape of migratory and sedentary blackcaps *Sylvia atricapilla*. *Journal of Avian Biology*, *32*(3), 207–213.
- Piha & Lehikoinen. (2015). *Linnut Vuosikirja*.
- Piliczewski, P., Jankowiak, Ł., & Wysocki, D. (2018). Age-dependent changes in biometrics indicate senescence in the European Blackbird *Turdus merula*. *Bird Study*, *65*(2), 219–224.
- Rajasärkkä, A. (2010). Sinipyrstön 60 vuotta Suomessa—rareestista ilmentäjälajiksi. *Linnut-Vuosikirja, 2009*(Journal Article), 64–71.
- Remacha, C., Rodríguez, C., de la Puente, J., & Pérez-Tris, J. (2020). Climate change and maladaptive wing shortening in a long-distance migratory bird. *The Auk*, *137*(3), ukaa012. <https://doi.org/10.1093/auk/ukaa012>
- Ringmärkningsbyrån, Naturhistoriska museet. (2022). *Linnustonseurannan tulospalvelu*. <https://rengastus.helsinki.fi/tuloksia/Rengastus>
- Rivalan, P., Frederiksen, M., Lols, G., & Julliard, R. (2007). Contrasting responses of migration strategies in two European thrushes to climate change. *Global Change Biology*, *13*(1), 275–287.
- Russ, A., Rüger, A., & Klenke, R. (2015). Seize the night: European Blackbirds (*Turdus merula*) extend their foraging activity under artificial illumination. *Journal of Ornithology*, *156*(1), 123–131.
- Saccavino, E., Krämer, J., Klaus, S., & Tietze, D. T. (2018). Does urbanization affect wing pointedness in the Blackbird *Turdus merula*? *Journal of Ornithology*, *159*(4), 1043–1051.
- Salewski, V., Siebenrock, K.-H., Hochachka, W. M., Woog, F., & Fiedler, W. (2014). Morphological Change to Birds over 120 Years Is Not Explained by Thermal Adaptation to Climate Change. *PLOS ONE*, *9*(7), e101927. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0101927>
- Salmón, P., Jacobs, A., Ahrén, D., Biard, C., Dingemanse, N. J., Dominoni, D. M., Helm, B., Lundberg, M., Senar, J. C., & Sprau, P. (2021). Continent-wide genomic signatures of adaptation to urbanisation in a songbird across Europe. *Nature Communications*, *12*(1), 1–14.

- Schwabl, H., Wingfield, J. C., & Farner, D. S. (1985). Influence of winter on endocrine state and behavior in European blackbirds (*Turdus merula*). *Zeitschrift Für Tierpsychologie*, *68*(3), 244–252.
- Seebohm, H. (1901). *The Birds of Siberia: A Record of a Naturalist's Visits to the Valleys of the Petchora and Yenesei, by Henry Seebohm...* J. Murray.
- Smith, H. G., & Nilsson, J.-Å. (1987). Intraspecific variation in migratory pattern of a partial migrant, the blue tit (*Parus caeruleus*): An evaluation of different hypotheses. *The Auk*, *104*(1), 109–115.
- Suomen lajitietokeskus. (2022). *Talvilintulaskenta*.
<https://laji.fi/project/MHL.3/stats?tab=species>
- Svensson, L. (1997). *Euroopan varpuslinnut- sukupuolen ja iän määrittäminen*. SLY:n Lintutieto Oy.
- Swaddle, J., & Lockwood, R. (2003). Wingtip shape and flight performance in the European Starling *Sturnus vulgaris*. *Ibis*, *145*, 457–464. <https://doi.org/10.1046/j.1474-919X.2003.00189.x>
- Török, J., & Ludvig, É. (1988). Seasonal changes in foraging strategies of nesting blackbirds (*Turdus merula* L.). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *22*(5), 329–333.
- Tyrväinen, H. (1970). *The mass occurrence of the Fieldfare (Turdus pilaris L.) in the winter of 1964/65 in Finland*. 349–357.
- Valkama, J., Saurola, P., Lehtikoinen, A., Lehtikoinen, E., Piha, M., Sola, P., & Velmala, W. (2014). *Suomen Rengastusatlas. Osa II*. Luonnontieteellinen keskusmuseo ja ympäristöministeriö, Helsinki.
- Valkama, J., Vepsäläinen, V., & Lehtikoinen, A. (2011). *Suomen III Lintuatlas*. <https://atlas3.lintuatlas.fi>
- Van Vliet, J., Musters, C., & Ter Keurs, W. J. (2009). Changes in migration behaviour of Blackbirds *Turdus merula* from the Netherlands. *Bird Study*, *56*(2), 276–281.
- Virkkala, R., & Lehtikoinen, A. (2017). Birds on the move in the face of climate change: High species turnover in northern Europe. *Ecology and Evolution*, *7*(20), 8201–8209.
- Witter, M. S., & Cuthill, I. C. (1993). The ecological costs of avian fat storage. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *340*(1291), 73–92.
- Wuczyński, A. (2010). Winter breeding by the blackbird, *Turdus merula* during harsh weather conditions. *Pol J Ecol*, *58*(Journal Article), 805–809.

- Wysocki, D. (2002). Biometrical analysis of an urban population of the Blackbird (*Turdus merula*) in Szczecin in Poland. *RING*, 24(2), 69–76. <https://doi.org/10.2478/v100-50-008-79-x>
- Wysocki, D. (2007). Wing to tail length ratio in European Blackbirds (*Turdus merula* L.) of different age. *Pol. J. Ecol.* 55: 121-125. *Pol.J.Ecol*, 55(1), 1.
- Zúñiga, D., Gager, Y., Kokko, H., Fudickar, A. M., Schmidt, A., Naef-Daenzer, B., Wikelski, M., & Partecke, J. (2017). Migration confers winter survival benefits in a partially migratory songbird. *Elife*, 6(Journal Article), e28123.