VIDENSKABELIG ARTIKEL
Kjeld Hansen 2023: Lokal spredning og borttræk af juvenile Tornsangere *Curruca communis* fra øen Hjelm i Kattegat
– Flora og Fauna 128: 3-17.
ISSN 0015-3818. Webudgave: ISSN 2597-2626.

Tornsanger, hun. Foto: Martin Mecnarowski

Lokal spredning og borttræk af juvenile Tornsangere (*Curruca communis*) fra øen Hjelm i Kattegat

Af Kjeld Hansen[1]

INTRODUKTION

Generelt følges unger af spurvefugle i en periode efter redetiden af forældrefuglene, der fortsat fodrer dem, men med aftagende hyppighed. Typisk varer denne fase et par uger, men hvad der foregår i denne selvstændighedsfase er kun sjældent belyst på basis af større mængder data. Dette studie har set nærmere på spørgsmålet for Tornsangeren (*Curruca communis*), der i dag er den mest udbredte spurvefugl i Danmark (Vikstrøm & Moshøj 2020), samtidig med at det er en trækfugl, der overvintrer i Afrika.

Hvordan tilbringer en juvenil Tornsanger de første afgørende uger af sin levetid frem til den nat, hvor den letter for at flyve mod Afrika? Holder den sig til området omkring reden, eller flyver den længere væk før efterårstrækket? Og kan den overhovedet flyve, når den hopper af reden? Disse spørgsmål og en række andre vedrørende de juvenile fugles bevægelser i landskabet besvares i denne artikel.

Juvenile Tornsangeres lokale bevægelsesmønstre før efterårstrækket er ikke tidligere beskrevet, ej heller forskellene mellem unger af første og andet kuld. I litteraturen foreligger der omtaler af den gradvise selvstændighed, som en juvenil fugl opnår i forhold til forældreparret (Diesselhorst 1968, MacDonald 1979, Siefke 1962, Spitznagel 1978), men ofte er det mere antagelser og formodninger baseret på få observationer end veldokumenterede analyser af større mængder fangstdata.

Takket være ringmærkerne på Hjelm Fuglestation er der et ganske omfattende materiale til rådighed som resultat af særdeles minutiøse notater gennem hele ynglesæsonen i 1976 samt fra de forudgående tre år. På den baggrund har det været muligt at give en detaljeret beskrivelse af de juvenile Tornsangeres adfærd frem til øen forlades i løbet af august.

STUDIEOMRÅDET

Med en beliggenhed i Kattegat 6 km fra det jyske fastland var øen Hjelm (56°8'0"N 10°48'10"E) tæt på at være det perfekte

Summary

Local movements and dispersal of young Common Whitethroat *Curruca communis* on the island of Hjelm

In the 1976 breeding season, we ringed 421 pulli of Whitethroat *Curruca communis* on the island of Hjelm (56°8'0"N 10°48'10"E). The first nestling hatched on 4 June and the last on 26 July. Of these 421 pulli, 415 successfully flew the nest, and subsequently 332 (80 per cent) were recaptured at least once in the 40 mistnets distributed all over the island; in total, 958 recaptures were recorded, of which 934 are used in this paper (Fig. 3). Categorized by clutch number, there were 310 1st clutch birds, which resulted in 762 recaptures (2.45 per individual), while 105 2nd clutch birds provided 172 recaptures (1.63 per individual). The number of recaptures culminates with a median value of 33 days, but marked differences are seen between 1st and 2nd clutch birds (Figure 4A+4B). In particular, the difference should be noted for 16-20 days old birds, where the average of 1st clutch juveniles are 43.5 meters compared to 95.5 meters for 2nd clutch birds (Table 1).

The morphological prerequisites for the juvenile bird's behavior are shown in Table 2 and Figure 5. When the young birds leave the nest at the age of 10-12 days, they are far from being able to fly, and it takes 25 days since hatching before the juvenile bird can roam freely and ceases to be dependent on the parents' feeding. Fig. 7 suggests that juveniles from 2nd clutch disperse faster and farther away than juveniles from 1st clutches, even if they have the same parents and are hatched in the same breeding territory. See also data in Table 1.

The moulting cycle of the parent birds is important for the independence of the late juvenile birds. Moulting at Hjelm starts around 15 July and lasts some 51 days, and the 2nd clutch nestlings, which leave the nest late i.e. after 15 July, could be assumed to show a lower body weight than the early 1st clutch juveniles, but 757 measurements of 1st clutch juveniles gave 14.42 g on average (SEM= 1.224), while 169 measurements on 2nd clutch juveniles gave 14.52 g on average (SEM= 1.734). The difference is so infinitesimally small that there is no basis for assuming that juveniles of 1st clutches are in better shape than juveniles of 2nd clutches.

The juvenile Whitethroat reaches independence at the age of 25 days (Siefke 1962, McDonald 1979, pers. obs.) but does not leave Hjelm for Africa immediately thereafter. The departure date is predominantly determined by the endogenous annual rhythm (Fig. 8) (Helbig 1989). The breeding habitat on Hjelm consists of an oval moraine mound, which measures 450 meters from west to east and 600 meters from north to south. This means that no juvenile bird can move further away than 600 meters from its original nest site without leaving the island. It is characteristic, however, that the juvenile birds, regardless of the location of the nest, make for the edge of the moraine mound, from which they are "thrown"

continued on page 4

[1] Kjeld Hansen: Druebjerggård, Tåstrupvej 31, 4672 Klippinge. kjeld@baeredygtighed.dk

sted i 1976 for populationsdynamiske undersøgelser af ynglende spurvefugle som Tornsanger *Curruca communis*. Ynglehabitatet var den 25 ha store morænebakke, som er hævet op til 45 m over havet og omgivet af 37 ha åbne græs- og strandarealer (Billede 2).

Hjelm tilbød flere fordele for populationsundersøgelser. Øens isolation forhindrede i vid udstrækning tilfældige besøg af ynglefugle fra naboområder, mens undersøgelsesområdet på 25 ha understøttede en tilstrækkelig stor bestand af Tornsangere til at levere data til overbevisende statistiske analyser. Samtidig var undersøgelsesområdet ikke større, end at det kunne gennemgås dagligt, så alle ynglepar og deres reder kunne følges dag-til-dag.

Øen havde ikke længere nogen faste beboere, så ingen forstyrrende eller destruktive aktiviteter ville finde sted. Efter 125 år med landbrug var ploven blevet parkeret i 1965, og bonden gik i land. Siden da havde en ureguleret flora og fauna spredt sig over de 15 ha gamle marker. I 1975-76, da denne undersøgelse fandt sted, var tilgroningen stadig i en tidlig fase, hvilket skabte velegnede forhold for en meget stor bestand af

back on the island, subsequently to look for the edge again but in a different place (Fig. 7). I have dubbed this phenomenon the "pinball effect". One might also think that the birds would quite naturally hit the edge in their random exploration of the landscape, but the interesting thing is that they stop there. They do not continue beyond to cross the sea and fly to the fully visible mainland, which after all is only 6 km to the west. (Fig. 11).

With an average of 7.7 pairs per 10 acres (fig. 9), the breeding territories on Hjelm are so many and covering most of the island that the juvenile birds have not been able to move around freely without having to pass again and again through active breeding territories, but no aggressive clashes have been observed. The explanation is that territorial defense ceases after mating when the males also stop singing quite abruptly (Diesselhorst 1968, Balsby 2010, pers. obs.). This means that new males/pairs can "squeeze" in between the already established ones. It is not, however, that the basic structure of the population is dissolved, but only that late-coming birds are accepted in the former mating territory, where only a much smaller breeding territory around the nest itself is defended (Diesselhorst 1968). Juvenile Whitethroats are ignored on an equal footing with adult Whitethroats and therefore have a free pass to roam everywhere.

The evolutionary purpose of the pre-fall dispersal of juvenile birds is to familiarize themselves with the landscape for the following year's return to breed successfully (Switzer 1993). In 1976 this site fidelity was the general rule for 85% of breeding males and 44% of females, all of which had originally been hatched on the island or had previously bred there. In 1976, 27 older males (2K+) out of 30 (90%) showed even higher site fidelity by occupying the same breeding territory (within less than 100 meters) that they had used the previous year. In contrast, only 6 out of 16 (38%) older females (2K+) chose breeding territory within 100 m of the previous year's breeding site, while 10 females bred in territories unrelated to sites in previous years (Hansen 2023).

An interesting question, then, is how accurately the first-time breeding birds will be able to seek out their original nest site, or alternatively whether they will even make the attempt. For 29 first-time breeding males, all of which had hatched on the island the previous year, only one male came close to his natal site at 43 metres, while the average landed at 324 meters (range 43-513 metres). The nearest female chose her 1976 nest at 177 meters from the previous year's hatching place, while the average female landed at 296 meters (range 117-433 meters).

The population of Whitethroats in Denmark has experienced a remarkable recovery during the past 50 years and today the species is the most widespread passerine in Denmark (Vikstrøm & Moshøj 2020). The population has grown from an estimated size of around 358,000 breeding pairs in 1993-1996 to 393,000 pairs in 2014-2017 (Meltofte et al. 2021). The high productivity in Whitethroat communities such as the one on Hjelm with an increasing two-clutch strategy is the likely reason for this comeback, which coincides with increasing global warming promoting an earlier arrival in spring and thus prolonging the breeding season and the possibility of two clutches (Tøttrup 2006B).

However, there is no modern data available for Whitethroat population dynamics that can support this view. But an excellent study of the Reed Warbler (*Acrocephalus scirpaceus*) in SW Poland over two periods 1980-1983 and 2005-2012 confirms the connection between early spring arrival and productivity. Halupka et al. (2021) showed that their population of Reed Warblers took full advantage of an extended breeding season, which was probably due to higher average temperatures, to produce more clutches and more fledglings. The Reed Warbler is a long-distance migrant that winters in sub-Saharan Africa, as is the Whitethroat, making it fair to compare the two species.

Keywords: Hjelm, Common Whitethroat, juvenile movement patterns, morphology, migration, site fidelity, climate change.

Nøgleord: Hjelm, Tornsanger, juvenile bevægelsesmønstre, morfologi, borttræk, stedtrohed, klimaændringer.

Tornsanger. Siden fortsatte genvæksten, så det bakkede plateau i dag er dækket af tæt kratskov, hvilket har gjort øen uanvendelig som ynglehabitat for Tornsanger (Hansen 2021).

METODER OG MATERIALE

Undersøgelsen fandt sted i hele Tornsangerens ynglesæson 24. april - 17. september 1976 og er baseret på to hovedmetoder til dataindsamling:

1. daglig systematisk indfangning af spurvefugle til ringmærkning og indsamling af biometriske data.

2. daglige runder for identifikation af farveringmærkede adulte Tornsangere og aktiv eftersøgning af reder i felten.

Forudsætningerne for feltundersøgelsen af de bestandsdynamiske forhold var blevet skabt siden 1970, hvor en standardiseret ringmærkning af trækfugle, især i forårsmånederne, blev etableret. Indsatsen var systematisk med 10 timers daglig fangst udført af 2-3 erfarne ringmærkere ved brug af 40 stationære fangstnet, jævnt fordelt over den 25 hektar store morænebakke. Fangstområdet omfattede både de tidligere marker (15 ha) og de tilgroede skrænter (10 ha). Kun dårligt vejr forhindrede den beskrevne rutine.

Fra 1973 og fremefter blev alle voksne Tornsangere mærket med to farvede plastringe i en unik kode plus den traditionelle aluminiumsring med fortløbende nummer for hvert individ. I alt 60 unger i 1974, 314 unger i 1975 og 415 unger i 1976 fik desuden en enkelt plastring af samme farve for hvert kuld samt den individuelle aluminiumsring i en unik kombination for kuldet. Farvemærkningen af unger har dog ikke været nyttig, og nærværende studie er udelukkende baseret på aflæsninger i fangstnet.

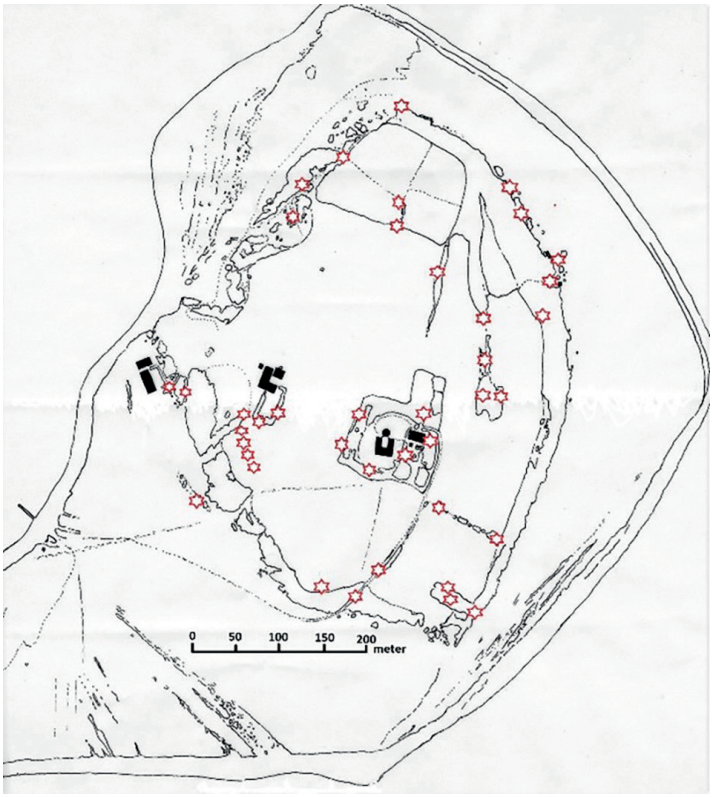
Billede 1. Juvenile Tornsangere er ikke flyvedygtige, når de forlader reden, og opholder sig derfor nær denne i de første døgn. Foto: Thomas Tscherning Petersen.
Juvenile Whitethroats are not able to fly, when they leave the nest, and therefore stay nearby for the first few days, moving nimbly around the vegetation thanks to the well-developed tarsi. Photo: Thomas Tscherning Petersen.

Billede 2. Hjelm fotograferet fra sydøst i 1969, hvor de tidligere marker stadig lå græsklædte og med større bevoksninger af Vild Kørvel (*Anthriscus sylvestris*).
Foto: Asingh & Engberg (2002).
The isle of Hjelm photographed from the south-east in 1969, when the previously cultivated fields were still grassy and held extensive clusters of Cow Parsley (Anthriscus sylvestris).
Photo: Asingh & Engberg (2002).

Tabel 1. Fordelingen af antal aflæsninger (n = 934) på aldersgrupper viser en kulmination med medianværdi på 33. døgn, men der ses markante forskelle mellem 1. og 2. kulds fugle. Forholdet mellem de 310 1. kulds unger og de 105 2. kulds unger er som 3:1, men bortset fra aldersgrupperne 16-20 og 56-75 døgn er ratio ganske skæv og til fordel for 1. kulds fuglene.
The distribution of recaptures (n = 934) by age groups shows a culmination with a median value on the 33rd day, but marked differences are seen between birds of 1st and 2nd clutches. The ratio between recaptures of 310 1st clutch chicks and the 105 2nd clutch chicks is 3:1, but apart from the age groups 16-20 and 56-75 days, the ratio is quite skewed and in favor of birds from 1st clutch.

Alder (døgn)	Antal aflæsninger (i parentes for 1. og 2. kuld)	Ratio ml. aflæsninger af 1. og 2. kuld	Afstand fra reden i meter (i parentes 1. og 2. kuld)
9-10	6 (5 – 1)	5:1	1,5 (1,6 – 1)
11-15	12 (10 – 2)	5:1	34 (31,5 – 48,5)
16-20	60 (40 – 20)	2:1	61 (43,5 – 95,5)
21-25	151 (118 – 33)	3,6:1	109 (111 – 102)
26-30	200 (169 – 31)	5,5:1	133 (133 – 130)
31-35	184 (150 – 34)	4,4:1	198 (209 – 136)
36-40	106 (90 – 16)	5,6:1	204 (219 – 119)
41-45	79 (73 – 6)	12,1:1	204 (203 – 214)
46-50	65 (54 – 11)	4.9:1	210 (221 – 158)
51-55	37 (31 – 6)	5,1:1	242 (241 – 246)
56-75	34 (22 – 12)	1,8:1	227 (248 – 190)
	934 (762 – 172)		

Figur 1. Fangstnettene (stjerner) målte 6, 12 eller 18 meter i længde og var placeret på de samme faste positioner gennem hele ynglesæsonen, så alle juvenile Tornsangere blev udsat for den samme sandsynlighed for at blive fanget.
The mist nets (red stars) measured 6, 12 or 18 meters and were placed in the same fixed positions throughout the breeding season so that all juvenile Whitethroats were exposed to the same probability of capture.



I perioden 9. juni – 21. juli 1976 blev der ringmærket 419 pulli af Tornsanger fordelt på 102 reder (72 1. kuld med 314 pulli, 30 2. kuld med 105 pulli). Hertil kom et 1. kuld på 4 pulli, der klækkede 25. juli, men blev konstateret døde i reden 5 dage senere, da de skulle ringmærkes, samt et 1. kuld på 3 æg fra 16. juli der blev opgivet af forældrefuglene. Endelig blev et 1. kuld med 4 allerede ringmærkede unger fundet døde i reden 1. august i en alder af 7 døgn, så 415 juvenile individer kom på vingerne. Efterfølgende blev 332 (80 pct.) af disse individer aflæst mindst en gang i fangstnet; i alt blev der noteret 958 aflæsninger, hvilket svarer til 2,9 aflæsninger pr. aflæst individ. Herfra er 24 aflæsninger af 3 individer taget ud af alle beregninger og figurer. Det skyldes, at disse fugle udviste abnorm adfærd med ringe mobilitet. De blev således aflæst gang på gang i samme net over flere døgn. Fuglene var bevægelseshæmmede på grund af en skadet tarsus, hvilket sandsynligvis skyldtes uheld i fangstnet.

Tre andre individer med 13 aflæsninger havde et stort antal flåtlarver (*Ixodes ricinus*) omkring næb og øjne i antal op til 30, så fuglens orienteringsevne må formodes at have være påvirket. Imidlertid var der tale om et "naturligt" handicap, så disse individer er ikke fjernet fra beregningerne. Andre individer kan også have været påvirket af flåtlarver, uden at dette er blevet opdaget eller noteret.

Materialet består således af 934 aflæsninger med det 33. døgn som median. Opdelt efter kuld var der tale om 310 juvenile 1. kulds fugle, der resulterede i 762 aflæsninger (2,45 pr. individ), mens 105 juvenile 2. kulds fugle leverede 172 aflæsninger (1,63 pr. individ). Der er således ikke benyttet visuelle iagttagelser af juvenile fugle i beregningerne.

Ved aflæsningerne er fuglene blevet vejet med en 30 gram Pesola-vægt kalibreret til nærmeste 0,1 gram og tarse, næblængde og -bredde samt hale blev målt med en metalskydelære med 1/10 mm nonius, vin-

gelængde samt længden af 3. håndsvingfjer blev målt til nærmeste millimeter med en Linux-lineal med stopklods. Desuden er der gjort notater om fuglenes generelle udseende og tilstand af fældning samt fangststed og klokkeslæt. Efterfølgende er afstanden mellem fangststed og rede udmålt på kort 1:2000 til nærmeste halve meter. Afstanden er målt som en lige linje uden hensyn til bygninger eller topografiske forhold, der reelt vil give anledning til en omvej.

Desuden blev der i perioden 5.8 til og med 13.9 fanget 39 juvenile (1K) Tornsangere, der ikke stammede fra øens ynglebestand. Disse trækgæster blev ringmærket og i øvrigt håndteret på samme vis som ved aflæsninger af øens egne fugle. Endelig blev der fanget og ringmærket en enkelt fremmed adult (1K+) fugl, en næsten komplet færdigfældet han, dog med de to inderste armsvingfjer som "næsten helt udvokset" samt en ikke-skiftet armsvingfjer på begge vinger. Denne fugl var den eneste adulte Tornsanger af fremmed oprindelse, der blev fanget fra 1. august helt frem til og med 15.9, hvor undersøgelserne blev afsluttet.

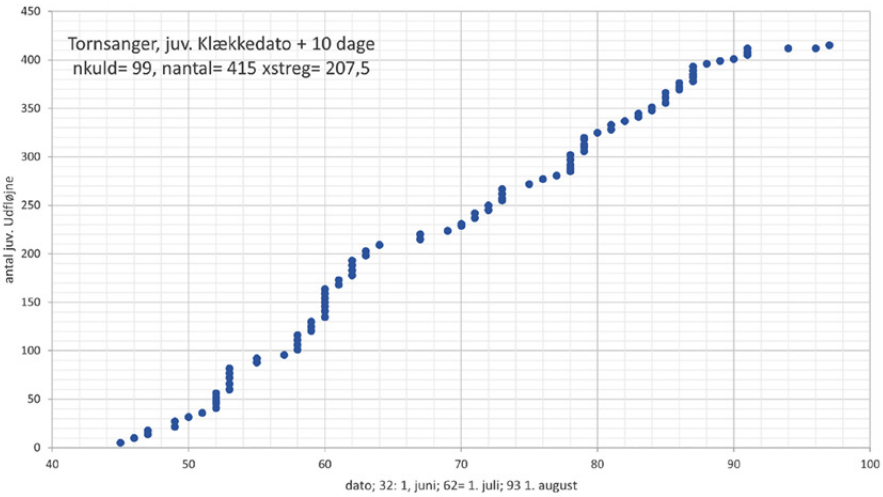
RESULTATER

I ynglesæsonen 1976 klækkedes den første Tornsanger-unge 4. juni, og den sidste unge forlod ægget 26. juli. Normalt klækker hele kuldet indenfor samme døgn, og regner vi med efterfølgende 10 døgn i reden (Diesselhorst 1968, Siefke 1962, egne obs.) kan den tidsmæssige opbygning af bestanden af juvenile fugle fås ved at addere 10 døgn til klækkedatoen. Som vist i Figur 3 opbygges bestanden således i tidsrummet 14. juni til 6. august. Regner vi med, at ungerne fodres af forældrene i yderligere 15 døgn, betyder det, at den sidste juvenile fugl tidligst kan klare sig selv så sent som 21. august.

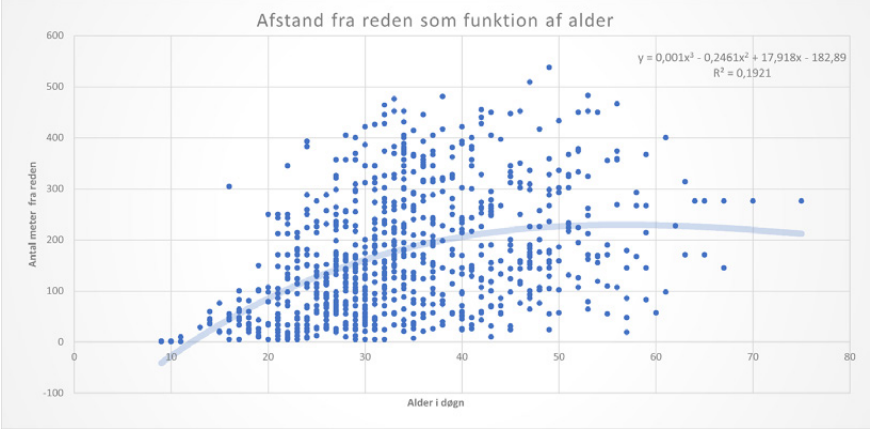
Under normale omstændigheder forlader Tornsanger-ungerne deres rede i en alder af 10-12 døgn (Siefke 1962, Diesselhorst 1968, egne iagttagelser). Reden opsøges ikke igen, og i de følgende uger fanges den juvenile fugl gradvis længere og længere væk fra reden (Fig. 3). Det sker i takt med, at fuglen færdigudvikles og opnår uafhængighed af forældrenes fodring.

Aflæsningerne viser, at i en alder af 15 døgn er den juvenile fugl i gennemsnit nået 34 meter væk fra reden, 20 døgn gammel er den 61 meter væk, 25 døgn gammel 110 meter, 30 døgn 132 meter og 35 døgn 199 meter. Derefter ligger registrerin-

Figur. 2. Den tidsmæssige udvikling af bestanden af juvenile Tornsangere på Hjelm i ynglesæsonen 1976. Y-aksen viser antal fangster, mens x-aksen viser antal dage siden 1. maj.
The development over time of the population of juvenile Whitethroats on Hjelm during the breeding season of 1976. The Y-axis shows number of catches and x-axis number of days since 1 May.



Figur 3. Fordelingen af de 934 aflæsninger med angivelse af afstand til rede i forhold til de juvenile fugles alder. Medianværdien er 33,1 døgn.
Distribution of 934 recaptured juveniles with figures showing the distances from the nests in relation to age of the juvenile birds. The median value is 33.1 days.



gerne stabilt mellem 204 og 247 meter i gennemsnit frem til en alder af 75 døgn, som er den ældste registrering (Tab. 1, Fig. 4A+4B).

I litteraturen er Macdonald (1979) en af få forskere, der har fulgt nogle juvenile fugles adfærd, efter at de havde forladt reden. Han fandt, at fem kuld forblev indenfor 150 meter fra reden i en periode på 11-15 døgn efter udflyvningen, som han dog ikke oplyser noget tidspunkt for. Et 2. kuld forblev i yngleterritoriet i 12 døgn, og 13 døgn efter udflyvningen blev det konstateret, at de juvenile fugle var i stand til selv at fouragere. Ved flere lejligheder iagttog han dog unger, der stadig blev fodret frem til det 17. døgn, dvs. i en alder af 27-29 døgn.

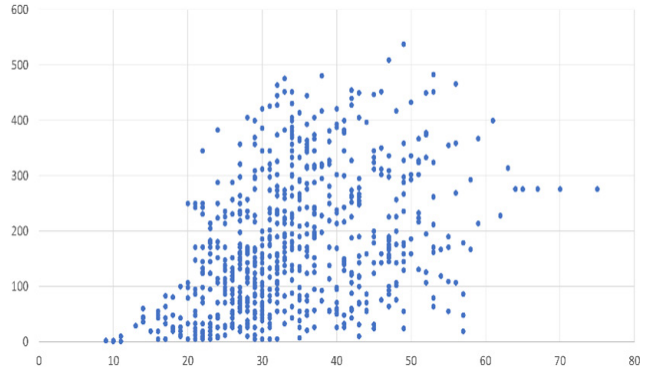
Et mere detaljeret billede kommer frem, når aflæsningerne fordeles på aldersgrupperne 1. og 2. kuld (Tabel 1). Mængden af data er for beskeden i de første døgn efter udflyvningen til håndfaste konklusioner, men de konkrete tal er dog værd at bemærke, da de er ganske forskellige for de to kuldstørrelser frem til en alder af tre uger. Især bør man hæfte sig ved aldersgruppen 16-20 døgn, hvor antallet af aflæsninger nu er så stort (60), at det giver mening at fremhæve den markante forskel mellem et gennemsnit på 43,5 meter for 1. kulds unger modsat et gennemsnit på 95,5 meter for de jævnaldrende 2. kulds unger. De sene kuld udviser tilsyneladende en mobilitet, der er dobbelt så stor som de tidlige kuld.

Der er relativt flere aflæsninger af 1. kulds fugle end af 2. kulds fugle – 762 mod 172. Det skyldes følgende: 1. kulds fugle opholder sig generelt mindst 30 dage længere på øen end 2. kulds fugle og har derfor en større sandsynlighed for at blive fanget. Andelen af fangster i forhold til antal individer i 2. kuld er signifikant mindre sammenlignet med 1. kuld (Chi-square, Yates correction, $P < 0.01$). Da chancen for at fange ungerne per dag ikke kan antages at være forskellig mellem de to kuldtyper, og da de juvenile fugles udvikling af vægt og fjerdragt kræver det samme antal døgn, betyder det, at ungerne i første kuld tilsyneladende bruger flere døgn på omstrejfen før de forlader øen, sammenlignet med ungerne i 2. kuld, der må formodes at være tidsmæssigt mere pressede (Tabel 1).

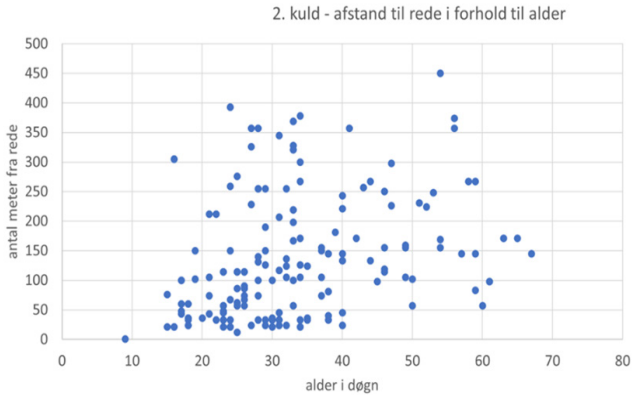
Forudsætningerne for de juvenile fugles gradvise spredning i tid og afstand fra reden kan umiddelbart beskrives ved den juvenile fugls fysiske udvikling og ved forældrefuglenes ynglestatus. Hertil kommer så det særlige forhold, at Hjelm-bestanden er afgrænset af øens størrelse.

Der er en række morfologiske forudsætninger for den juvenile fugls adfærd. Som det eneste biometriske mål er ungens tarse allerede fuldt udviklet i en alder af syv døgn (Tab. 2). Disse veludviklede ben sætter de juvenile fugle i stand til at bevæge sig hurtigt gennem tæt vegetation, til trods for at de ikke kan flyve, men smutter afsted som en lille mus. Vinger og hale er derimod ikke færdigudviklede, og først i en alder af 24 døgn har vingen opnået fuld længde, mens halen opnår dette efter 27 døgn (Fig. 5). Som eksempel kan nævnes, at seks juvenile fugle i alderen 9-10 døgn er blevet målt i 1976 (Tab. 2). De havde en vingelængde på omkring den halve længde af vingen på den færdigudviklede juvenile fugl og med 3. håndsvingfjer knap halv så lang som den udvoksede fugls, mens halen kun udgjorde en fjerdedel af den endelige længde. Derimod var tarsen fuldt udviklet, og næblængden manglede blot 10 %. Næbbredden, der har betydning, når ungen

Figur 4A. Fordeling af 762 aflæsninger med angivelse af afstand til rede for 310 juvenile fugle af 1. kuld. Y-aksen angiver afstand fra rede i meter, mens x-aksen viser alder i døgn.
Distribution of 762 recaptured juvenile birds indicating distance to nest for 310 juvenile birds of the 1st clutch. The y-axis indicates the distance from the nest in meters and the x-axis shows age.



Figur 4B. Fordeling af 172 aflæsninger med angivelse af afstand til rede for 105 juvenile fugle af 2. kuld.
Distribution of 172 recaptured juvenile birds indicating distance to nest for 105 juvenile birds of the 2nd clutch. The y-axis indicates the distance from the nest in meters and the x-axis shows age.



tigger om føde, var stadig 127 % af den færdige bredde. Endelig lå vægten knap 15 % under den færdige vægt for en trækklar juvenil fugl, hvilket korresponderer ganske godt med den generelt mindre størrelse på de fleste biometriske data og dermed på selve fuglen. Variationen (SEM) var stor for vinge, hale og 3. håndsvingfjer, der alle var i kraftig vækst, når den juvenile fugl forlod reden, mens de øvrige mål ligger ganske tæt på den færdigudviklede fugls, som også illustreret ved standardafvigelsen (SEM) i tab. 2.

Forstyrres reden af f.eks. en prædator eller kæntrer den i dårligt vejr, kan det provokere en tidlig exit. Det kan ske helt ned til en alder af otte døgn. Det er indlysende, at så ufærdige individer har svært ved at overleve. De har mange odds mod sig, da de overhovedet ikke er i stand til at flyve, men selv i den normale alder af 10-12 døgn for udflyvning er ungen altså langt fra færdigudviklet, bortset fra tarsen.

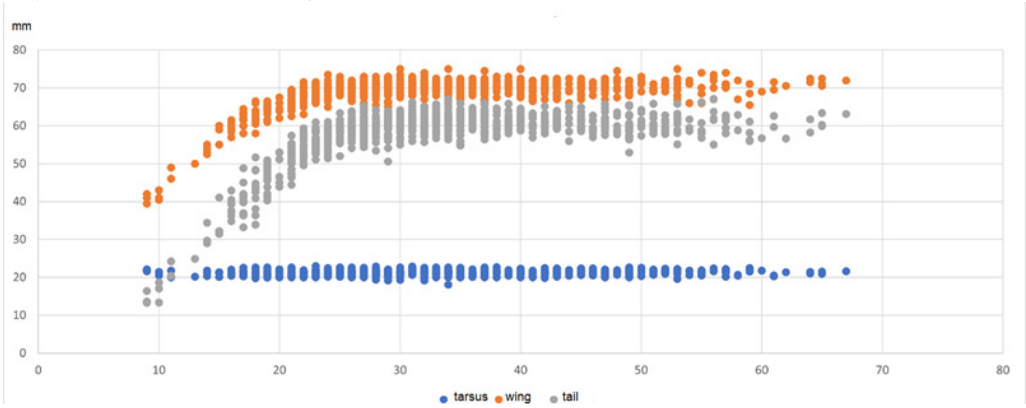
Først efter det 25. døgn er de juvenile fugle færdigudviklede, og derefter øges den gennemsnitlige afstand til reden markant, dvs. de juvenile fugle er nu i stand til at flyve betydeligt længere omkring. De stigende afstande falder også sammen med, at de ophører med at være afhængige af forældrenes fodring. Denne afhængighed er den anden væsentlige faktor, der bestemmer de udfløjne ungers genmeldingsafstand i forhold til reden frem til selvstændigheden. Her har det imidlertid også betydning, om der er tale om 1. eller 2. kulds unger, fordi 1. kulds unger stadig er afhængige af forældrene, mens disse bygger reden til 2. kuld, der altid anlægges i samme territorie som 1. kuld. Denne binding eksisterer selvsagt

Tabel 2. Biometriske data for aldersgrupperne 9-10, 15-16 og 20-21 døgn med standardafvigelse (SEM) på middelværdien og procentsats af den udvoksede fugls mål. Se teksten for yderligere forklaringer.

Biometric data for age groups 9-10, 15-16 and 20-21 days with standard deviation (SEM) of the mean and as percentage of the adult bird's measurements. See the text for further explanations.

Mål i mm/gram	9-10 døgn/SEM n= 6	% af 1K	15-16 døgn/ SEM n= 14	% af 1K	20-21 døgn/SEM n= 31; 33 for vægt	% af 1K	1K trækgæster; antal individer i parentes	SEM
vingelængde	38,5/5,73	**54,5**	59,1/2,53	**83,6**	65,9/1,68	**93,1**	70,7 (39)	1,47
halelængde	15,4/2,29	**25,1**	37,5/4,0	**61,1**	51,1/3,76	**83,2**	61,4 (31)	1,74
tarselængde	21,5/0,57	**101,9**	21,1/0,55	**99,9**	21,1/0,44	**99,8**	21,1 (32)	0,82
næblængde	13,3/0,45	**89,3**	14,2/0,36	**95,5**	14,6/0,27	**97,6**	14,9 (32)	0,25
næbbredde	11,3/0,39	**127**	10,7/0,65	**120,2**	10,5/0,44	**118**	8,9 (32)	0,50
3. håndsvingfjer	25,4/2,11	**47,2**	41,4/3,08	**76,9**	49,9/2,75	**92,7**	53,8 (32)	1,20
vægt	12,9/1,06	**86,6**	14,1/0,91	**94,5**	14,4/0,84	**96,5**	14,9 (39)	1,71

Figur 5. Biometriske data for udviklingen af samtlige juvenile fugle i forhold til alder (døgn) i ynglesæsonen 1976. Den orange serie er vingelængde, den grå serie er halelængde og den blå serie er tarsus. Y-aksen viser millimeter, mens x-aksen viser antal levedøgn.
Biometric data for all juvenile birds in relation to age (days) in the breeding season of 1976. The orange series is wing length, the gray series is tail length, and the blue series is tarsus. The y-axis shows millimeters, while the x-axis shows age.



ikke for udfløjne 2. kulds unger, der kan bevæge sig ud over hele øen.

Fodringsperiodens længde er koblet sammen med forældreparrets fortsatte yngleforløb og/eller starten på fældning. I sæsonen 1976 præsterede 30 ud af 72 ynglepar (42%) to kuld (Hansen 2023). For at det kan lykkes, kræves der en tæt timing af parringsspil, redebygning, rugning og opfostring af unger. Påbegynder sent ynglende fugle deres fældningscyklus for tidligt, må de opgive både pulli og æg, hvilket skete for mindst to par i 1976. Derfor skal der helst ikke være nogle tidsmæssige forhindringer for de par, der skal nå at få to kuld. Et samlet yngleforløb forudsætter 3-5 døgn til redebygning, 5 døgn til æglægning, 10 døgn til udrugning, 10-12 døgn i reden og derefter 15-20 døgn frem til selvstændighed, i alt 35-40 døgn.

Den gennemsnitlige afstand i døgn mellem 1. æg i henholdsvis første og andet kuld ligger på 30 døgn med en spændvidde på 25-38 døgn (Fig. 6), hvilket passer med det 25. døgn som den tidligste dato for juvenile fugle fra 1. kuld, der kan klare sig selv. Da 2. kulds-reden i gennemsnit bygges 18,5 meter fra 1. kulds-reden (n= 29; spredning 4-39 meter, Hjelm-data 1976), medfører dette en begrænsning på de udfløjne ungers mobilitet. Så længe de fodres af en eller begge forældrefugle, kan de ikke fjerne sig langt fra den nye rede, der er under opbygning, da både han og især hunnen er stærkt knyttet til 2-kulds redens territorie, hvilket typisk udgøres af en cirkel omkring den nye rede med radius omkring 25 m og et areal på 2000 m^2 (Hansen 2023).

Som det fremgår af Fig. 7, ser spredningsmønstrene forskellige ud for henholdsvis 1. og 2. kuld. Unger af 2. kuld spredes hurtigere og længere omkring end unger af 1. kuld, selvom de har samme forældreophav og er udruget i samme yngleterritorium. Eksempelvis havde parret 002 placeret sine to reder med 29,6 meters afstand og 1. æg i de to kuld klækkede henholdsvis 11.6 og 8.7. I 1. kuld var der en juvenil fugl, der aldrig blev aflæst. Læg mærke til de tre grønne aflæsninger allerede i 15.-16. døgn fra 2. kuld, der tydeligvis følges ad i felten, og som tilbagelægger 305 meter på dette tidlige alderstrin. Derimod registreres den første aflæsning af 1. kulds ungerne ikke før det 25. døgn, hvilket forsigtigvis kan tolkes som ringere mobilitet. Se også data i tabel 1.

De første fremmede ankommer

Selvom den juvenile Tornsanger er i stand til at klare sig selv i en alder af 25 døgn, betyder det ikke, at trækket mod Afrika påbegyndes, eller at ynglelokaliteten på Hjelm forlades. Hvad det første angår, bestemmes afrejsedatoen helt åbenbart ikke at fuglens alder, men af kalenderen. Det er overvejende den endogene årsrytme, der regulerer trækforløbet (Helbig et al. 1989), men hvad angår tidspunktet for afskeden med Hjelm, tegner de mange aflæsninger et ganske interessant billede.

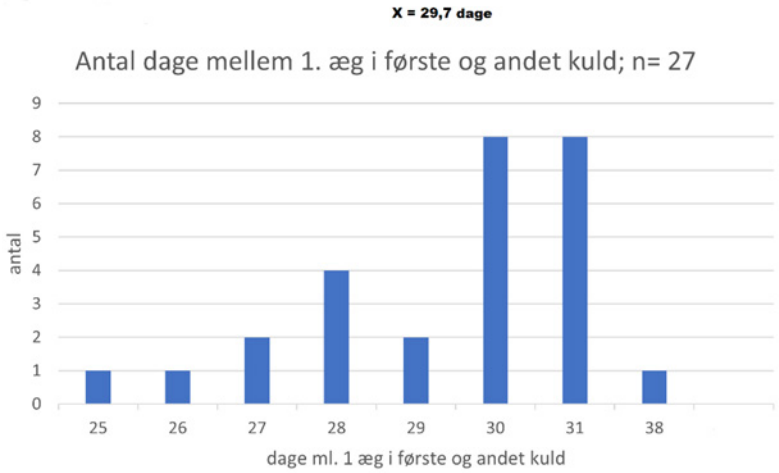
Frem til og med den 4. august vokser antallet af daglige aflæsninger, hvilket er en indikator på, at den stationære bestand stadig vokser (Fig. 8). Til gengæld indtræder der herefter fra den ene dag til den næste et ganske voldsomt fald i antal aflæsninger, hvilket kun lader sig forklare ved en markant reduktion af øens samlede bestand af juvenile fugle. Da en pludselig massiv dag-til-dag dødelighed som årsag til reduktionen savner enhver sandsynlighed og ville næppe have undgået observatørernes opmærksomhed, kan denne forklaring helt afvises. Så kort fortalt – efterårstrækket er begyndt, og den første meget store gruppe af 1K-fugle har forladt Hjelm. De øvrige fugle trækker bort i de følgende 3-5 uger i takt med at de færdigudvikles, indtil øen er tømt for juvenile fugle medio september.

Ses der nærmere på toppunktet med 43 aflæsninger fra den 4. august, der betegner kulminationen på bestandsopbygningen, så er der den dag tale om 29 unger af 1. kuld og 14 unger af 2. kuld, hvilket modsvarer nogenlunde 310:105 fordelingen på kuld, dog med en overrepræsentation af 2. kuld unger. Hele 27 af de 43 fugle var ældre end 30 døgn, hvilket også understreger, at bestanden endnu ikke havde begyndt efterårstrækket, selvom mange individer havde haft både alder og kondition til borttræk i længere tid. Den ældste unge var klækket den 6. juni og havde opholdt sig på øen i 59 døgn. Også senere blev der aflæst "gamle" unger, som f.eks. den 5. august hvor en unge med klækkedato 4. juni blev aflæst i en alder af 62 døgn. Den "ældste" 1. kulds unge på øen blev aflæst i en alder af 75 døgn den 12. september, hvor også den ældste 2. kulds unge blev registreret i en alder af 67 døgn. Dog blev der også den 4. august fanget et betydeligt antal sent klækkede 2. kulds-unger, der langt fra var parat til den krævende flyvetur mod syd. Den yngste aflæste fugl den dag var blot 22 døgn gammel.

Toppunktet den 4. august falder sammen med fangsten af de første juvenile Tornsangere, der ikke var opfostret på øen. To individer ud af i alt senere 39 fremmede juvenile fugle blev fanget netop den efterfølgende morgen den 5. august, hvorefter passagen af fremmede juvenile fugle kulminerede 14. august med seks fangster. Disse fremmede fugle blev fanget fra tidlig morgen til sidst på eftermiddagen, hvilket indikerede, at der næppe foregik noget borttræk i dagtimerne. Til gengæld opholdt de sig mindre end et døgn på øen at dømme efter de manglende genfangster; kun et enkelt individ blev aflæst en dag efter mærkningen.

Den tredje bestemmende faktor for de juvenile fugles selvstændighed er forældrefuglenes fældecyklus. De adulte (1K+) Tornsangere fornyr sædvanligvis det meste af deres fjerdragt, inden efterårstrækket begynder i slutningen af august (Pimm 1973, Jenni & Winkler 2020, egne iagttagelser). Fældningscyklus på Hjelm går i gang omkring den 15. juli og varer gennemsnitligt 51 døgn. Som følge af fældningen ophører motivationen for fortsat yngelpleje frem mod 1. august. Det understøttes af, at der

Figur 6. Både redebygning, æglægning og rugning af 2. kuld går i gang, mens 1. kuld-ungerne stadig er afhængige af forældrefuglenes fodring; se teksten.
Both nest-building, egg-laying and hatching of the 2nd clutch begin, while 1st-clutch juveniles are still dependent on parental feeding; see the text. The figure shows number of days between first egg of 1st and 2nd clutches. Y-axis shows number of clutches, and x-axis shows number of days.



blev fundet to kuld døde pulli og et opgivet ægkuld i sidste halvdel af juli.

De 2. kulds unger, der kom sent på vingerne, dvs. efter den 15. juli, formodes også at have gennemløbet en hurtig udvikling til at kunne klare sig selv, inden forældrefuglenes trang til yngelpleje aftager. Om 2. kulds unger har en dårligere kondition i form af ringere kropsvægte end 1. kulds unger, er undersøgt og viste, at 757 målinger på 1. kulds unger gav 14,42 gram i gennemsnit (SEM= 1,224), mens 169 målinger på 2. kulds unger lå på 14,52 gram (SEM= 1,734) i gennemsnit. Den forskel er så lille, at der ikke er grundlag for at antage, at unger af 1. kuld er i bedre form end unger af 2. kuld.

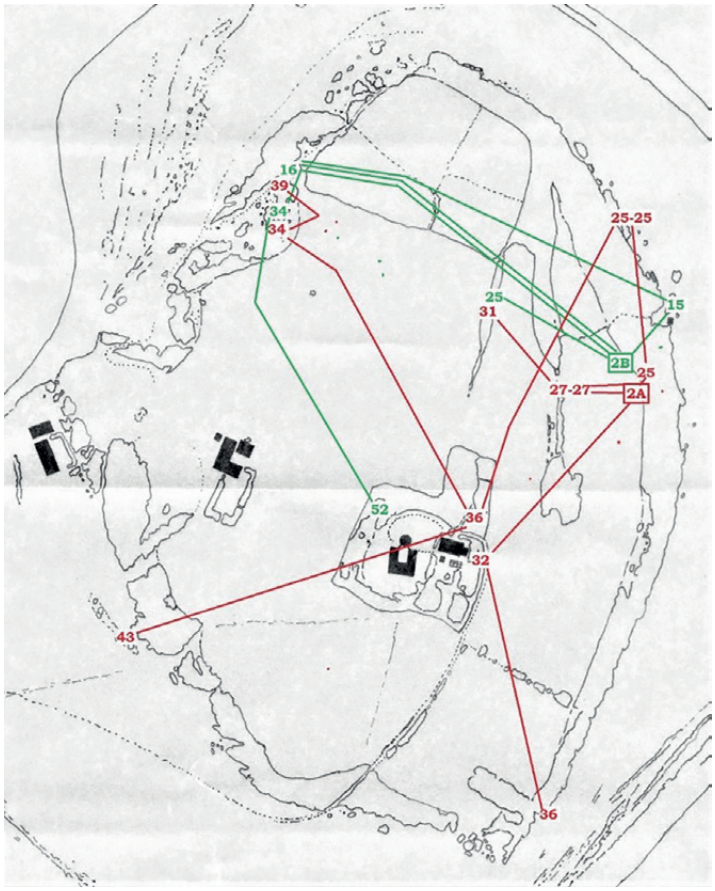
Undersøges vingelængden, viser 734 målinger på juvenile fugle af 1. kuld et gennemsnit på 69,17 mm med SEM = 2,33, mens 161 målinger på 2. kulds fugle gav et gennemsnit på 68,44 med SEM = 0,35, altså 0,7 mm til forskel. Denne forskel er dog næppe udtryk for andet end, at der aflæses betydeligt flere fuldtudviklede 1. kulds unger end 2. kulds unger på grund af de førstes væsentligt længere opholdstid på øen.

DISKUSSION

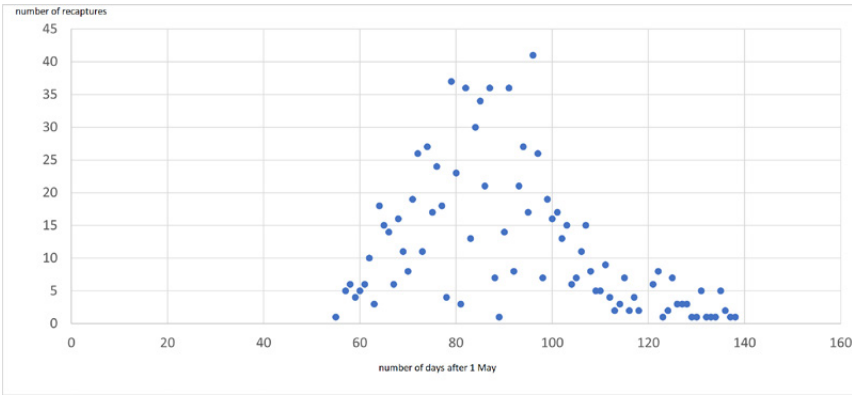
Med en succesfuld ynglebestand på 72 par i 1976 ynglede der i gennemsnit 2,9 par Tornsangere pr. ha på den 25 ha store moræneknold. Fratrækkes de to hektar gammel sitkagranskov, der ikke benyttes af Tornsangere, stiger gennemsnittet til 3,1 par pr. ha, hvilket er blandt de højeste tætheder i Europa (Glutz von Blotzheim 1991). Som illustreret på Fig. 9 ligger yngleterritorierne, der typisk omfatter 2000-3000 m^2, ganske tæt. Læg dertil, at gennem hele ynglesæsonen bevæger de voksne fugle sig kun undtagelsesvis udenfor deres oprindelige yngleterritorium som illustreret i de tre udsnit af feltkort (Fig. 10) for aktive ynglehanner 1975-76 (Hansen 2023).

Når man betragter feltkortet Fig. 9, fremgår det klart, at de 415 juvenile fugle ikke har

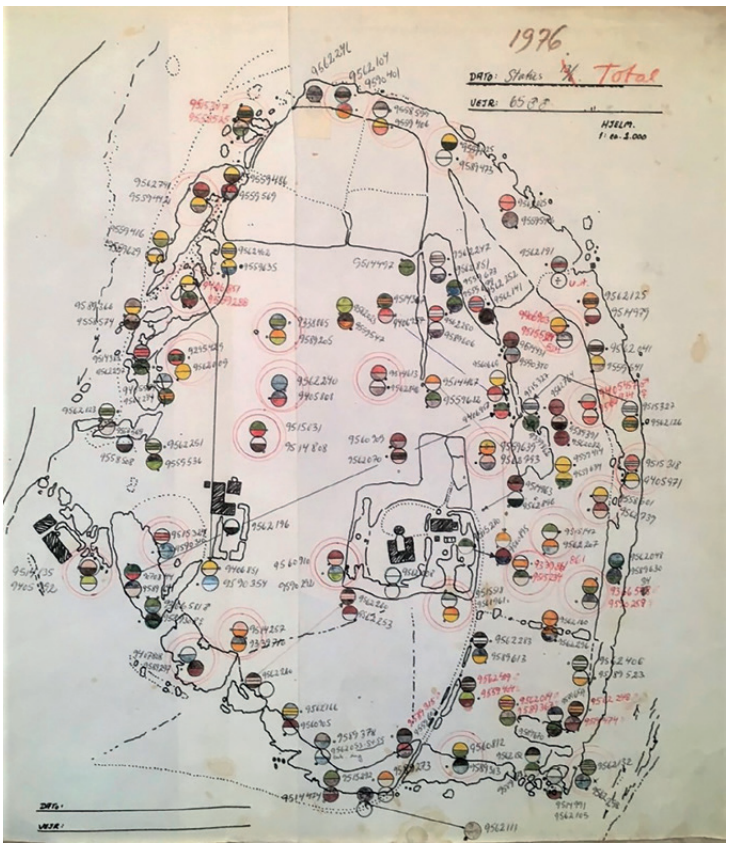
Figur 7. Spredningsmønster for det røde 1. kuld (002A) og det grønne 2. kuld (002B) af samme par, der præsterede henholdsvis 5 og 4 udfløjne unger. Tallene angiver levedøgn ved aflæsningen, og hvert stregforløb er en individuel fugl. NB! De rette linjer er ikke udtryk for fuglenes flyveruter, men blot tegnet op for at forbinde aflæsninger af samme fugl, som altså kan have benyttet mange omveje mellem to registreringer.
Dispersal patterns for the red 1st clutch (002A) and the green 2nd clutch (002B) of the same parents, which produced 5 and 4 fledglings respectively. The numbers indicate days of age at the time of recapture, and each line represents an individual bird. NB! The straight lines do not indicate the birds' flight routes, but are simply drawn up to connect recaptures of the same individual, which may therefore have been on many detours between two registrations.



Figur 8. Bestanden af juvenile fugle vokser fra dag 60 til dag 100 i takt med, at flere og flere kuld forlader rederne, men forbliver på øen, frem til bestandens maksimum den 4. august (dag 96 på x-aksen). Derefter sker et brat og kontinuert fald i antal daglige aflæsninger, hvilket kun kan betyde begyndende borttræk. Faldet fortsætter frem til 14. september (dag 137 på x-aksen), hvor den sidste juvenile fugl aflæses. Y-aksen viser antal aflæsninger i fangstnet den pågældende dag, mens X-aksen viser antal døgn efter 1. maj.
The population of juvenile birds grows from day 60 to day 100 as more and more pulli leave their nests but remain on the island up to population maximum on 4 August (day 96 on the x-axis). Then there is an abrupt and continuous decrease in numbers of daily recaptures, due to the beginning of migration. The decline continues until September 14 (day 137 on the x-axis), when the last juvenile bird was caught. The Y-axis shows the number of catches on the day in question, while the X-axis shows the number of days after 1 May.



Figur 9. Det originale kort fra 1976 illustrerer tætheden af ynglepar på Hjelm, der skulle kontrolleres for at sikre nøjagtige data. Cirklerne på kortet viser de individuelt anvendte farvekoder (hanner øverst, hunner nederst), som er angivet med det tilsvarende ringnummer for hver ynglefugl.
The original map from 1976 illustrates the density of breeding pairs on Hjelm, which had to be checked to ensure accurate data. The circles on the map show the individually used color codes (males at the top, females at the bottom), which are indicated by the corresponding ring number for each breeding bird.



kunnet bevæge sig hverken på langs eller tværs af moræneknolden uden at skulle passere gennem adskillige aktive yngleterritorier, men det er sket som illustreret i Fig. 7 og senere i Fig. 11, uden at der er iagttaget aggressiv adfærd. Hvordan kan det forklares?

Siefke (1962), Diesselhorst (1968) og Spitznagel (1978) har påvist, at det aggressive territorieforsvar ophører efter pardannelsen. Balsby (2010) har konstateret ved hjælp af ringmærkning, at hanner indstiller sangaktiviteten fuldstændigt, så snart de er udparret, og allerede Macdonald (1979) mente, at hannen hos Tornsanger stopper med at synge fra det tidspunkt, hvor hunnen begynder at lægge æg. Det betyder, at nye hanner så at sige kan "klemme" sig ind mellem de allerede etablerede, og de samme sangposter kan også anvendes af de nytilkomne hanner. Der er ikke tale om, at den allerede etablerede grundstruktur i bestanden går i opløsning, selvom der kommer nye par til. Forklaringen er nærmere den, at allerede etablerede par færdes indenfor det samme velafgrænsede område med reden som centrum, indtil ungerne forlader den. Dette ynglerevir er væsentligt mindre end det territorium, som den uparrede han etablerede i begyndelsen af ynglesæsonen og forsvarede mod andre hanner.

Tætheden af territorier var på Hjelm i 1976 så stor og antallet af juvenile fugle i terrænet ligeledes ganske voldsomt med gennemsnitligt 17 individer pr. ha, så de juvenile fugle må have fripas til at færdes overalt. Den antagelse giver umiddelbart god mening, og dette fripas kunne så i givet fald være baseret på letgenkendelige morfologiske eller adfærdsmæssige træk, som f.eks. sorte øjepupiller og/eller tiggeadfærd, der kan neutralisere eventuelle aggressorer. Disse kneb er velkendte fra mange andre fuglearter, som f.eks. beskrevet af Tinbergen (1965) for Sølvmågens vedkommende og af Leonard et. al (1988) for Rørhøne.

En anderledes tolkning kunne være, at de juvenile fugle rent faktisk ikke er optaget af udforske landskabet, men at de simpelthen jages fra territorie til territorie af de yngleaktive adulte fugle. I så fald giver det ikke mening, at de juvenile 2. kulds fugle spredes hurtigere end 1. kulds fuglene, da 2. kulds fugle kun helt undtagelsesvis kommer på tværs af aktive yngleterritorier. Imidlertid forudsætter denne tolkning også, at der opretholdes et aggressivt territorieforsvar gennem hele yngleperioden, og det er ikke tilfældet. Konklusionen er derfor, at de juvenile Tornsangere ignoreres

Tabel 3. Fordelingen af de 39 fremmede 1K-fugle, der blev fanget på Hjelm fra den 5. august og frem til midten af september, viser det reelle trækforløb i overensstemmelse med registreringerne på Gedser Fuglestation (GF), hvor der er mærket 840 juvenile Tornsangere i perioden 2007-2017. De korrigerede GF-fangsttal er vist i 10-dages perioder (Kayser 2018) og udgør grafisk en typisk normalfordelt kurve med toppunkt lidt over midten af august.

The distribution of 39 foreign 1K birds that were caught on Hjelm from 5 August until mid-September shows the real migration process, in accordance with the records at the Gedser Bird Station (GF), where 840 juvenile Whitethroats were caught and ringed in the period 2007-2017. The corrected numbers are shown in 10-day periods (Kayser 2018) and graphically form a typical normally distributed curve with a peak just above mid-August.

Lokalitet	Jul-3	Aug-1	Aug-2	Aug-3	Sep-1	Sep-2	Sep-3	Okt-1	Okt-2
Hjelm	0	7	18	8	4	2	-	-	-
GF	86[1]	130	287	219	81	30	5	1	1

[1] disse 10% af fangsterne er næppe fugle på træk, men omstrejfende lokale juvenile fugle. De burde ikke medregnes som trækgæster.

Figur 10. Samtlige registreringer af de ynglende hanner i tre territorier fra primo maj til primo juli viser, hvor begrænsede ynglefuglene er i deres bevægelsesmønstre. Denne adfærd er ganske modsat de juvenile fugles, der bevæger sig uhindret på tværs af alle aktive yngleterritorier (Fig. 11).

All records of the breeding males in three territories from early May to early July show how restricted the breeding birds are in their movements. This behavior is quite opposite to that of juvenile birds, which move freely across all territories (Fig. 11).

af de ynglende adulte fugle, så de kan færdes frit overalt i habitatet.

Pinball-effekten

Umiddelbart synes de juvenile fugle at bevæge sig frit og tilfældigt rundt i alle retninger på øen, men ser vi nærmere på deres bevægelsesmønstre, danner der sig et billede, som kan kaldes "Pinball-effekten".

Ynglehabitatet på Hjelm udgøres af den ovale moræneknold, der måler 450 meter vest-øst og 600 meter nord-syd. Det betyder, at ingen juvenil fugl kan fjerne sig længere væk end 600 meter fra sin oprindelige rede uden at forlade øen. Denne maksimale afstand gælder dog kun for ungerne fra reder helt ude på kanten af moræneknolden; alle andre unger fra reder længere inde på øen må bevæge sig over en kortere distance. For eksempel kan ungerne fra en rede midt på øen maksimalt bevæge sig 225 meter i vest-østlig retning og maksimalt 300 meter mod nord eller syd. Ligger reden midtvejs mellem centrum af øen og den ydre rand, vil afstanden øges maksimalt til 337,5 meter øst-vest og 450 meter nord-syd og så fremdeles.

Karakteristisk er det imidlertid, at de juvenile fugle uanset redens placering møder kanten af moræneknolden, hvorefter de ændrer kurs for atter at møde kanten et andet sted (Fig. 7). Det kunne også være, at fuglene helt naturligt rammer kanten i deres tilfældige udforskning af landskabet, men det interessante er, at de ikke fortsætter ud over havet for at flyve ind til det synlige fastland, der trods alt kun ligger 6 km mod vest, men søger op på øen for atter at udforske kanten i en anden retning (fig. 11). De obligatoriske timetjek af alle fangstnet (Fig.1) medførte mindst 10 daglige vandringer på lavlandet langs moræneknolden, men forsøg på bortflyvning i dagtimerne er aldrig konstateret.

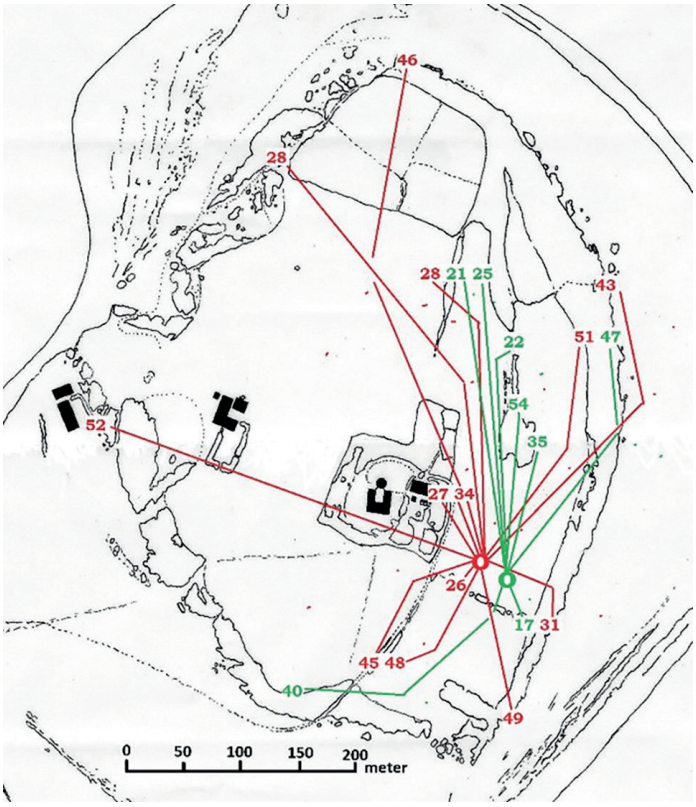
Der må antages, at juvenile Tornsangere inde på fastlandet med tiden generelt bevæger sig over stadig større afstande væk fra redestedet, mens de udforsker landskabet indtil den dato, hvor trækdriften sætter ind i begyndelsen af august, og de indleder et egentligt træk. Denne opfattelse bekræftes af det ret betydelige antal juvenile Tornsangere, der registreres på f.eks. Gedser Fuglestation (Kayser 2018) hvert år, hvor 10% af alle juvenile Tornsangere fanges i de sidste 10 dage af juli, før efterårstrækket går i gang (Tab. 3).

Som allerede omtalt bevæger ungerne af 2. kuld sig både tidligere og hurtigere væk fra redeterritoriet, men sammenligner man aflæsningerne af de to kuldtyper, så er der 762 aflæsninger af 1. kuld fugle, der giver et gennemsnit på 170 meter mellem rede og fangststed, mens de 172 aflæsninger af 2. kuld giver et mindre resultat på 134 meter. Den mest nærliggende forklaring på denne forskel må være, at juvenile fugle af 2. kuld tiltræder borttrækket væsentligt tidligere i deres livsforløb end fugle af 1. kuld, så deres chancer for at blive aflæst på stadig større afstand af reden er færre. Hvor 1. kulds fuglene leverer 2,45 aflæsninger pr. individ, præsterer 2. kulds fuglene kun 1,63 aflæsninger pr. individ, hvilket understøtter denne forklaring.

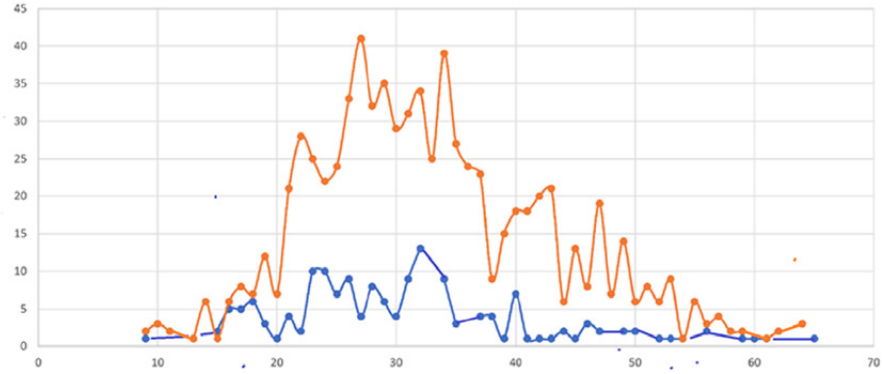
AFSTED TIL AFRIKA

Mønsteret med den tydelige afrejse fra Hjelm natten til den 5. august (Fig. 8), hvor langt den overvejende del af bestandens juvenile fugle forlod øen, kan ikke bekræftes af andre store datasamlinger som

Figur 11. Yngleparret #006 præsterede to kuld med henholdsvis 5 og 3 pulli, der klækkede den 17.6 og den 13.7. De juvenile fugle fra 1. kuld (rød markering) præsterede tilsammen 16 aflæsninger (en fugl blev aldrig fanget), mens 2. kuld (grøn markering) præsterede 8 aflæsninger. De rette linjer mellem rederne og aflæsningslokaliteterne er ikke udtryk for fuglenes vandringsveje, men tjener til at sandsynliggøre "Pinball-effekten" som beskrevet i teksten. Tallene står for den pågældende unges levealder ved aflæsningen.
The breeding pair #006 produced two clutches with 5 and 3 pulli, respectively, which hatched on 17 June and 13 July. The juvenile birds from the 1st clutch (red marking) yielded a total of 16 recaptures (one individual was never recaptured), while the 2nd clutch (green marking) yielded 8 recaptures. The straight lines between the nests and the recapture locations are not identical with the birds' migration routes but serve only to illustrate the "Pinball effect" as described in the text. The numbers represent the age of the young bird in question at the day of recapture.



Figur 12. Fordelingen af aflæsninger mellem 1. kuld (orange) og 2. kuld (blå) i forhold til de juvenile fugles alder viser, at 1. kuld fuglene opholder sig væsentligt længere tid på øen end 2. kuld fugle, der allerede trækker bort i en alder af 35 døgn. Y-aksen viser antal daglige fangster, mens X-aksen viser fuglenes alder.
The distribution of recaptures of birds from 1st clutch (orange) and 2nd clutch (blue) in relation to age shows that 1st clutch birds stay significantly longer on the island than 2nd clutch birds, which already leave the isle at the age of 35 days. The Y-axis shows the number of daily recaptures, while the X-axis shows the age.



f.eks. årsserierne af ringmærkningsdata fra de store fuglestationer. Fælles for deres resultater er normalfordelte kurver, som f.eks. 10 års ringdata fra perioden 2007-2017 på Gedser Fuglestation (Kayser 2018) eller fænologien fra Blåvand Fuglestation, hvor der i årene 1963-92 blev fanget 4755 ikke-aldersbestemte Tornsangere (Jakobsen 2008, Fig. 331). Også den svenske Ottenby Fuglestation på sydspidsen af Öland, hvor der er fanget 4807 Tornsangere på efterårstræk over en periode på 39 år frem til 1984, viser en normalfordeling med medianværdi den 19. august (Fransson 1995), hvilket passer næsten perfekt med medianværdien 18. august på Hjelm (Tab. 3).

Forklaringen er til dels, at disse serier består af en sammenblanding af alle aldersgrupper og med et islæt af omkringstrejfende lokale juvenile fugle (Blåvand og Ottenby). Et andet element i en forklaring er sandsynligvis også, at disse fangststeder modtager fugle fra et ofte ganske stort geografisk område, hvor bestandene har haft forskellige tidsmæssige yngleforløb.

Disse normalfordelte kurver afviger fuldstændig fra Hjelm-fuglenes bratte afrejse. Selv hvor der er foretaget en alderssegregation, ses den samme normalfordelte udvikling af trækket (Gedser Fuglestation), og selv om Gedser-tallene utvivlsomt indeholder ungfugle fra nogle få par i fuglestationens have, så må der være tale om en betydelig tilstrømning af omstrejfende ungfugle allerede fra sidste tredjedel af juli og i de første 10 dage af august.

Hvorfor ser vi så denne markante afrejse fra Hjelm i stedet for en normalfordelt udvikling? Forklaringerne er spekulative, men peger på Hjelm-bestandens isolation på en velafgrænset ø.

Den tidligere beskrevne "Pinball-effekt" kan med stor sandsynlighed antages at være resultatet af det enkelte individs forsøg på at bevæge sig videre ud i landskabet som led i en generel spredning væk fra ynglestedet. Imidlertid når fuglen kanten af

den bevoksede moræneknold med udsigt til havet, hvorefter den vender om, indtil den dag hvor trækdriften er for stærk.

En indirekte måde at vurdere denne tøven hos ungfuglene på er at undersøge forholdet mellem unger af 1. og 2. kuld. Hvis den juvenile Tornsanger forlod øen, så snart den fysisk var i stand til dette, ville det medføre, at der skulle være den samme ratio mellem antal mærkede unger og aflæsninger for begge kuld. Det er der ikke. Der aflæses signifikant flere 1. kulds unger end 2. kulds unger. I alt var der tale om 311 juvenile 1. kulds fugle, der resulterede i 762 aflæsninger, hvilket giver en ratio 2,45:1, mens 106 juvenile 2. kulds fugle leverede 172 aflæsninger og med ratio 1,62:1. Forskellen er signifikant (Chi-square, Yates correction, $P < 0.01$), og den forklares ved, at tidlige 1. kulds unger opholder sig længere tid på øen end 2. kulds ungerne. De tidlige unger forlader altså ikke øen, når de er i stand til dette, men først når trækdriften er tilstrækkelig stærk, dvs. datoen passer (Helbig et al. 1989). Først da overvinder fuglen sin mistro til det omgivende hav og flyver sydover. Man må antage, at det samme forløb udspiller sig inde på land, bortset fra at de unge fugle uhindret kan nå mange kilometer bort fra fødestedet ved spredning i tilfældige retninger, før trækdriften er tilstrækkelig stor og sender dem mod syd.

HVAD GÅR DET HELE UD PÅ?

Et velbeskrevet evolutionært formål med juvenile fugles omstrejfen, før trækket sætter ind, er at lære landskabet at kende med henblik på det følgende års tilbagevenden for at yngle med succes (Switzer 1993). For Hjelms vedkommende er det påvist (Hansen 2023), at Tornsangerne vender tilbage til øen for at yngle år efter år, og at mange unger også returnerer til øen som førstegangsynglende. I 1976 var denne stedtrohed tilfældet for 85% af de ynglende hanner og 44% af hunnerne, der alle oprindeligt var udklækket på øen eller tidligere havde ynglet der. Af de 314 ringmærkede pulli i 1975 blev 47 genfundet som ynglende på øen i 1976. De fordelte sig på 34 hanner og 13 hunner (72/28 %) og udgjorde tilsammen 28 % af ynglebestandens 167 individer (Hansen 2023).

Switzer (1993) har påvist, at stedtrohed bør være omvendt relateret til heterogenitet i territoriekvalitet og fuglens levetid og positivt relateret til omkostningerne ved at ændre territorier, alder og sandsynlighed for dødelighed i habitatet. Sandsynligheden for at næste yngleperiodes resultat vil være det samme som denne periodes udfald, påvirker også stedtrohed. Eller sagt på en anden måde: Har fuglen haft succes i en given habitat/territorie, vil den med fordel kunne vende tilbage og benytte det igen, forudsat at det ikke er under forandring.

Et typisk yngleterritorium på Hjelm optog en cirkel med en radius på omkring 25 m og altså et areal på 2000 m^2 (Fig. 10). I 1976 besatte 13 hanner nøjagtig samme yngleterritorium som året før, mens henholdsvis 5 og 9 hanner besatte områder placeret op til 50 og 100 m væk fra forrige års ynglelokalitet. Kun 3 hanner besatte territorier mere end 100 m væk og uden nogen observerbar forbindelse til det tidligere territorium. Således udviste 27 hanner ud af 30 (90%) høj stedtrohed med hensyn til territorium. Derimod valgte kun 6 ud af 16 hunner (38%) yngleterritorium inden for 100 m fra forrige års ynglested, mens 10 hunner ynglede i territorier uden forbindelse til tidligere år (Hansen 2023, Fig. 6).

Spørgsmålet er så, hvor præcist de juvenile fugle er i stand til at finde deres gamle redested, når de selv skal yngle for første gang. Ud fra mærkningen af 314 redeunger i 1975 har vi kunne analysere, om juvenile fugle også foretrak at yngle nær deres eget fødested, da de vendte tilbage i 1976 for at yngle for første gang. For 29 førstegangsynglende hanners vedkommende opmålte vi afstanden mellem 1975-reden, hvor de blev udklækket, og deres første egen rede i 1976. Kun en han kom i nærheden af sit fødested med en afstand på 43 meter, mens gennemsnittet lå på 324 meter (variation 43-513 meter). For de 13 hunner var billedet mere broget. Den nærmeste hun valgte sin 1976-rede i en afstand af 177 meter fra forrige års fødested, mens gennemsnittet landede på 296 meter (variation 117-433 meter). Data udelukker ikke andre forklaringer, såsom at stedtrohed er begrænset af tilgængelighed af territorier, og dette er særlig væsentligt for 2K hanner, da de ankommer senere end 3K+ fuglene. Hvad hunnerne angår, så er deres ynglested også påvirket af valget af mage.

En tilsvarende analyse af 10 (8 hanner, 2 hunner) 2K-fugles første rede i 1975 i forhold til fødestedet i 1974 viste heller ingen præference for selve redestedet. Den gennemsnitlige afstand mellem rederne i de to år var 310 meter med en variation på 192-448 meter (fig. 13) (Hansen 1976).

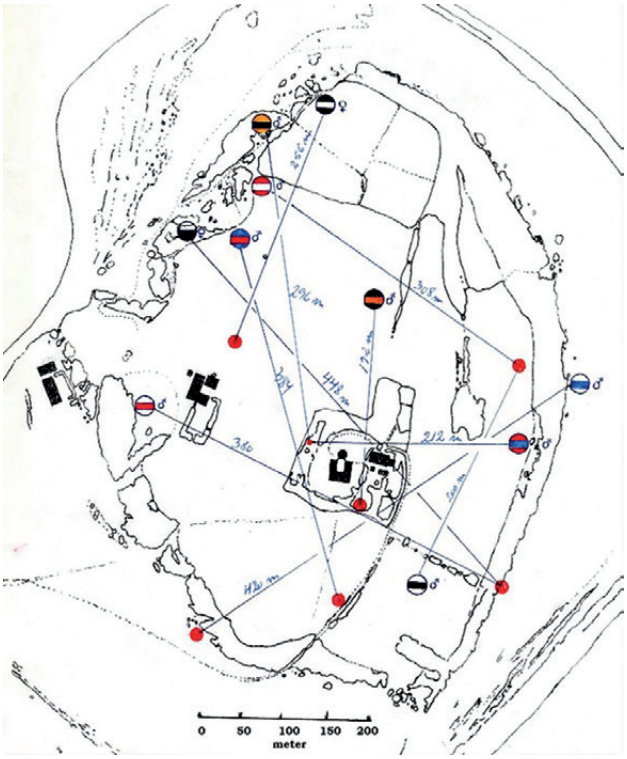
Man kunne gøre gældende, at de førstegangsynglende fugle ankommer betydeligt senere til øen (Hansen 2023), hvor de ældre og mere erfarne fugle allerede har valgt sig territorier, så derfor må de unge førstegangsynglende tage til takke med mindre favorable lokaliteter. Imidlertid fungerer opbygningen af bestandens territorier næppe på den måde, som tidligere beskrevet. Der er ikke tale om at tage til takke med ledige, men ringere yngleplads-ser, men om en sammenpresning af de tidligste fugles store territorier, hvor nyankomne hanner hele tiden presser sig ind mellem allerede ynglende par (Spitznagel 1978). Den mest sandsynlige forklaring er, at habitatet på Hjelm udviste så stor generel homogenitet, både hvad angår fraværet af prædatorer og føderigelighed, at valget af selve redeterritoriet ikke var konkurrenceudsat i nogen væsentlig grad. Det enkelte individs erfaring og tidsplan afgjorde ynglesuccesen, som vist af Hansen (2023).

BESTANDSPLASTICITET OG GLOBAL OPVARMNING

Tornsangeren i Danmark har oplevet et bemærkelsesværdigt opsving siden det

Billede 3. En juvenil fugl (th.) fodres af hannen. Ungen vurderes at være færdigudviklet, ca. 25-30 døgn gammel, men udviser dog stadig visse juvenile træk som gule næbflige, mørke øjne i modsætning til den voksne fugls lyst gulbrune iris og en mere afrundet (kortere) vinge end den voksne han. Foto: Albert Steen-Hansen.
A juvenile bird (right) is fed by the male. Although fully developed, the approx. 25-30-days-old bird still shows certain juvenile features such as yellow beak lobes, dark eyes in contrast to adult bird's light yellow-brownish iris and a more rounded (shorter) wing than the adult male. Photo: Albert Steen-Hansen.

Figur 13. Sådan valgte 10 Tornsangere deres første yngleterritorie, da de vendte tilbage til øen i 1975. Den røde cirkel angiver 1974-reden, hvor de voksede op, mens de cirkelformede farvekoder identificerer de enkelte individers redeterritorier i 1975. Omtegnet efter Fig. 8 i Hansen (1976).
This is how 10 Whitethroats selected their first breeding territory when they returned to the island in 1975. The red circle indicates the 1974 nest where they grew up, while the circular color codes identify individual nest territories in 1975.



dystre undergangsscenarie i 1969-1970 (Winstanley et al. 1974). I dag er det den mest udbredte spurvefugl (Vikstrøm & Moshøj 2020), og bestanden er vokset fra en anslået størrelse på omkring 358.000 ynglende par i 1993-1996 til 393.000 par i 2014-2017 (Meltofte et al. 2021.)

Den høje produktivitet i Tornsanger-samfund som på Hjelm med en generel to-kuldsstrategi er en sandsynlig årsag til dette comeback, som falder sammen med den stigende globale opvarmning, der netop fremmer en tidligere ankomst om foråret (Tøttrup et al. (2006B) og dermed øger mulighederne for en længere ynglesæson og med to kuld. Det er påvist (Hansen 2023) for ynglebestanden i 1976, at det første æg i 1. kuld skal være lagt senest 8. juni, hvis parret skal have tilstrækkelig tid til også at gennemføre et 2. kuld. Heraf følger, at jo tidligere 1. kuld startes, desto større vil chancen være for et 2. kuld.

Tøttrup et al. (2006B) har ved hjælp af data fra Christiansø øst for Bornholm i Østersøen vist, at en række spurvefuglearter, der overvintrer i Afrika, ankom successivt tidligere om foråret i perioden 1976-1997. Karlsson & Ehnbom (2021) viste samme udvikling for det sydlige Sverige. Som nævnt er en tidlig forårsankomst af afgørende vigtighed for sandsynligheden for, at Tornsangeren kan nå at producere to kuld, og på Christiansø var forårsankomsten over 20 år fremrykket med 10 døgn for det første individ og 3-4 døgn for medianpassagen af hele populationen. Denne udvikling er formentlig fortsat og stadig i gang med en anslået syv døgns tidligere medianankomst for populationen i dag. Desværre findes der ingen pålidelige yngledata til at afgøre, om bestandene rent faktisk udnytter denne mulighed for at yngle tidligere og derved øge antallet af 2. kuld.

Ved afslutningen af yngleperioden skal par, der har satset på to kuld, respektere en anden tidstærskel, nemlig begyndelsen på fældningscyklus (Pimm 1973), der går i gang den 15. juli på Hjelm. Denne cyklus, hvor den adulte fugl normalt fornyr det meste af sin fjerdragt, kan betragtes som en endogen, hormonbestemt aktivitet, der tilsyneladende ikke lader sig flytte i tid. Vores observationer af fældningen i 1976-bestanden afslørede dog, at selve påbegyndelsen var spredt over en længere periode på omkring 19 døgn (15. juli til 4. august) og med 11. august som sidste dato for registreringen af en endnu ikke fældende adult fugl. Denne betydelige tidsramme gør det muligt i det mindste teoretisk, at den fænotypiske plasticitet kan bearbejde stopklodsen den 15. juli og forsøge at skyde denne længere ud i sensommeren for derved at åbne et vindue for et vellykket 2. kuld. En sådan antagelse er der imidlertid ikke belæg for. Tøttrup et al. (2006A) har også beskrevet timingen af efterårstrækket 1976-1997 med data fra Christiansø, men uden at kunne påvise en signifikant ændring i Tornsangerens tidsskema.

Desværre findes der ingen pålidelige yngledata til at afgøre, om Tornsangerbestandene rent faktisk udnytter muligheden for at yngle tidligere. Halupka et al. (2021) undersøgte dog Rørsanger

(*Acrocephalus scirpaceus*) ved en 3 ha stor fiskedam i SW Polen over to perioder 1980-1983 og 2005-2012, hvor populationen til fulde udnyttede en forlænget ynglesæson, som formentlig skyldtes højere gennemsnitstemperaturer, til at producere flere kuld og flere unger i kuldene. Rørsangeren er en langdistance-trækfugl, der overvintrer i Afrika syd for Sahara, ligesom Tornsangeren, hvilket gør det rimeligt at sammenligne de to arter. Halupka et al. (2021) konkluderede, at længere ynglesæsoner kan være gavnlige for nogle arter, men at identifikation af årsager og konsekvenser af ændringer i ynglesæsonernes varighed kan være afgørende for at kunne forudsige den demografiske udvikling af populationer under skiftende klimatiske forhold. Den samme konklusion kunne gælde for Tornsangeren.

TAK

Først og fremmest vil jeg meget gerne takke de garvede feltfolk, der fangede og aflæste de mange fugle i årene 1973-76. De var Ebbe Arnfeldt Hansen, Lasse Braae, Per Clauson Kaas, John Frikke, Erik Hørning, Morten Jensen, Niels Knudsen, Karsten Laursen, Ole Nøhr, Svend Rønnest, Erik Sønder og Lene Sørensen. Så skal der rettes en varm tak til professor Kaj Sand-Jensen fra KU for mange kyndige kommentarer og for stor inspiration til at skrive denne artikel i et menneskeligt og letforståeligt sprog (Sand-Jensen 2007). Også mine to referees fortjener påskønnelse for deres mange konstruktive forslag til forbedringer af manus. Ringmærkningsafdelingen på Zoologisk Museum i København har leveret de nødvendige ringe uden vederlag eller krav til publiceringen. Endelig skal der lyde en varm tak til Karl Bencke og resten af ejerkredsen, der venligst stillede øen til rådighed for Hjelm Fuglestation.

CITERET LITTERATUR

Asingh P & Engberg N (red) (2002) Marsk Stig og de fredløse på Hjelm. – Red. Jysk Arkæologisk Selskab, pp 245-273.

Balsby Th & Hansen P (2010) Element repertoire: change and development with age in Whitethroat *Sylvia communis* song. – J. Ornithol. (2010) 151, pp 469–476.

Diesselhorst G (1968) Struktur einer Brutpopulation von *Sylvia communis*. – Bonn. zool. Beitr. 19, pp 307-321.

Fransson T (1995) Timing and Speed of Migration in North and West European Populations of Sylvia Warblers. – Journal of Avian Biology 26, pp 39-48.

Glutz von Blotzheim U N (1991) Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 12. Passeriformes. Teil 2. Sylviidae. – AULA-Verlag, Wiesbaden.

Halupka L, Borowiec M, Neubauer G & Halupka K (2021) Fitness consequences of longer breeding seasons of a migratory passerine under changing climatic conditions. – J. Anim. Ecol. 90, pp 1655-1665.

Hansen K (1976) Tornsangeren på Hjelm – en foreløbig rapport. Duplikeret.

Hansen K (2021) Ynglefuglene på Hjelm efter 56 år uden landbrug. – Flora & Fauna 126, pp 22-53.

Hansen K (2023) Sex, age, and site fidelity as determining factors of productivity in a confined community of Common Whitethroat. – Dansk Orn. Foren. Tidsskr. 117 (2023), pp 22-36.

Helbig AJ, Berthold P & Wiltschko W (1989) Migratory Orientation of Blackcaps (Sylvia atricapilla): Population-specific Shifts of Direction during the Autumn. – Ethology 82, 4, pp 307-315

Jakobsen B (2008) Fuglene ved Blåvandshuk 1963-1992. – Dansk Ornitologisk Forening og Ribe Amt 2008. Kun online www.blåvandfuglestation.dk/images/Dokumenter/Jakobsen_2008_Fuglene_ved_Bl%C3%A5vands_Huk_1963-1992_seachable_del2.pdf

Jenni L & R Winkler (2020) Moult and Ageing of European Passerines. 2nd edition. – Helm/Bloomsbury, London. 323 pp. ISBN 978-1-4729-4151-0.

Karlsson L & S Ehnbom (2021) Övervakning av beståndsväxlingar hos tropikflyttande småfåglar 1980-2019. – Rapport nr. 2020:15, 51 pp. Länsstyrelsen Skåne.

Kayser B (2018) Ringmærkning ved Gedser Fuglestation i årene fra 2007 til 2017 Resultater og analyser. – Rapport fra Gedser Fuglestation. 134 pp.

Leonard MLAG, Horn G & Eden SF (1988) Parent-Offspring Aggression in Moorhens. – Behavioral Ecology and Sociobiology Vol. 23, No. 4, pp 265-270.

Macdonald D (1979) Notes on the Whitethroat in Sutherland. – Scot. Birds 10, pp 296-305.

Meltofte H, Dinesen L, Boertmann D & Hald-Mortensen P (2021) Danmarks fugle gennem to århundreder. – Forlaget Biofolia og Inst. f. Bioscience, Aarhus Universitet. 184 pp.

Pimm S L (1973) The molt of the European Whitethroat. – Condor 75, pp 386-391.

Sand-Jensen K (2007) How to write consistently boring scientific literature. – Oikos 116, pp 723-727.

Siefke A (1962) Dorn- und Zaungrasmücke. – Die Neue Brehm-Bücherei, nr. 297, 88 pp. Wittenberg.

Spitznagel A (1978) Zur Brutbiologie einer süddeutschen Population der Dorngrasmücke *Sylvia communis*. – Anz. orn. Ges. Bayern 17, 1978, pp 99-123.

Switzer P V (1993) Site fidelity in predictable and unpredictable habitats. – Evol. Ecol. 7, pp 533–555.

Tinbergen N (1965) The Herring Gull's World. – London revideret udgave.

Tøttrup A P Thorup K & C Rahbek (2006A) Changes in timing of autumn migration in North European songbird populations. – Ardea 94(3), pp 527–536.

Tøttrup A P Thorup K & C Rahbek (2006B) Patterns of change in timing of spring migration in North European songbird populations. – J. Avian Biol. 37, pp 84/92.

Vikstrøm T & C M Moshøj (2020) De danske ynglefugles udbredelse 2014-20. – Lindhardt og Ringhof. 840 pp.