

# Flyttrutter, en vinglängdskonflikt och vikten av att komma i tid – rapport från trastsångarprojektet i Kvismaren

Maja Tarka

*Långdistansflyttande fåglar måste noggrant balansera sin tidsbudget för att samordna häckning, flyttning och ruggning. Jag har studerat hur egenskaper som är viktiga för dessa aktiviteter hos trastsångarpopulationen i Kvismaren påverkas av evolutionära processer. Här presenterar jag några av resultaten ur min doktorsavhandling: den första kartläggningen av trastsångarens flyttvägar, vikten av ankomsttid på häckningsplatsen för reproduktionsframgång och överlevnad, samt en genetisk konflikt över vinglängd som hindrar evolutionen av en optimerad flyttningvinge.*

## Inledning

*Evolution* är en ständigt pågående process. Den rikedom av variation i färger, former och beteenden vi ser omkring oss i naturen är ett resultat av hundratals miljoner år av evolution (Darwin 1859). För att evolution ska äga rum krävs två huvudsakliga ingredienser: att egenskapen i fråga är ärftlig (har en genetisk grund) och att selektion verkar på den (att olika varianter av egenskapen skiljer sig i överlevnad eller reproduktionsframgång). Evolution är en ständigt pågående process som även kan studeras på mikronivå, där egenskaper kan förändras över bara några få generationer (Carroll et al. 2007).

De flesta ekologiskt intressanta egenskaper är s.k. kvantitativa egenskaper (t. ex. längd, vikt och reproduktionsframgång) vilka kännetecknas av att de styrs av många, kanske hundratals, gener (Falconer and Mackay 1996). Det gör att ärftligheten i sådana egenskaper blir svårare att förutspå än hos egenskaper med enklare genetisk bakgrund, som till exempel ögonfärg hos människa som huvudsakligen styrs av fyra gener (Sturm and Frudakis 2004). Kvantitativa egenskaper påverkas dessutom av miljöfaktorer och den variation vi ser är en kombination av genetik och miljö. För att få en bättre förståelse

för hur kvantitativa egenskaper evolverar behöver vi undersöka deras genetiska bakgrund. Denna är enklast att studera i laboratorier i en kontrollerad miljö, men om vi vill lära oss något om naturlig selektion måste vi ut i naturen och studera vilda organismer.

## Trastsångarna i Kvismaren

Trastsångarpopulationen i Kvismaren tillhör en liten skara världsunika projekt där individer och deras reproduktionsframgång följts över flera generationer. Sedan 1983 har vuxna fåglar och deras ungar märkts med unika kombinationer av färgringar, vilket gjort det möjligt för oss att samla in detaljerad kunskap om hur individer är släkt med varandra. Dessutom har många egenskaper (som t ex ving-, tars- och näbb längd) mätts genom åren (Hasselquist 1998, Bensch et al. 1998). Sedan 1987 har vi även samlat in blodprover för DNA-analyser (Hansson et al. 2000, Åkesson et al. 2007). Detta har gett upphov till ett åtta generationer djupt släkträd innehållande alla möjliga släktskapsrelationer (t ex syskon, föräldrar och avkommor, halvsyskon, kusiner och syslingar) – information som är mycket ovanligt att inneha om vilda djur. Kunskapen om släktskap, de många egenskaper



Figur 1a. Trastsångare med monterad ljuslogger på ryggen. Foto: Maja Tarka.

Figure 1a. Great Reed Warbler with a geolocator on its back. Photo: Maja Tarka.

som mätts, DNA-prover samt en gedigen kännedom om trastsångarnas ekologi gör detta studiesystem väldigt värdefullt vid undersökningar av hur naturlig selektion verkar, hur egenskaper nedärvs och hur populationen evolverar.

I Kvismaren har trastsångarna studerats under häckningssäsongen maj–juli, dock spenderar fåglarna större delen av livet på hittills ganska okända övervintringsplatser i Afrika. Långdistansflyttande fåglar, som trastsångaren, måste anpassa sina egenskaper till att både kunna flytta effektivt och lyckas bra med häckningen. Under ett år ska de koordinera flera aktiviteter så som sin häckning, ruggning och flyttning i förhållande till väder och födotillgång. Koordinationen har konsekvenser på samtliga

aktiviteter, därför kan följderna av denna bara förstås om samtliga aktiviteter studeras för samma art.

## Trastsångarna flyttar 13 000 km om året

Kunskapen om tättingars flygrutter, flyghastigheter, rastnings- och övervintringsplatser är mycket begränsad. 30 år av ringmärkning av trastsångare har gett oss två återfynd på övervintringsplats från populationen i Kvismaren: ett i Kamerun och ett i Elfenbenskusten (Yohannes et al. 2008). Det finns ytterligare ett fynd från Tchad under den senare delen av höstflyttningen. Ringåterfynd ger bara en begränsad information och följningar av kompletta flyttrutter har tidigare bara kunnat utföras på stora fåglar på grund av spårningsutrustningens storlek och vikt. En nyligen

utvecklad mätteknik, s.k. ljusloggar eller geolocators (Migrate Technology Ltd, [www.migratetech.co.uk](http://www.migratetech.co.uk)), är små datorchip som endast väger 0,75 gram och möjliggör följning av fåglar som väger så lite som 20 g. En ljuslogger består av en ljussensor och en klocka samt ett minne som lagrar insamlad data. Genom att känna till tiden för solens upp- och nedgång samt dagslängd kan man räkna ut var på jordklotet fågeln har befunnit sig vid en viss tid med en precision av ca 200 km (Phillips et al. 2004). Felet för latitud är i regel större än felet för longitud.

För att komma åt den insamlade informationen måste fågeln återfångas nästkommande år och ljusloggern plockas av. Trastsångaren, som är ortstrogen och väger mellan 25–35 g lämpar sig därför bra för denna teknik. Efter ett framgångsrikt pilotprojekt 2009 (där två av nio hannar med ljusloggar återvände) utrustade vi 26 adulta hannar i Segersjö och Kvismaren med loggar under 2010 (figur 1a). Vi

valde att fokusera på hannar eftersom de är större samt lättare att hitta nästkommande år då de sjunger exponerat i vasstoppar. Vi lyckades återfå 10 ljusloggrar totalt, och baserat på återvändandefrekvensen av individer som inte utrustades verkar det som att metoden inte påverkade fåglarna nämnvärt. Fyra loggrar fungerade inte över hela flyttperioden, vilket gav oss kompletta flyttrutter för sex individer (Tarka 2012). Dessa är de första kompletta följningarna av trastsångarnas flyttvägar och ett exempel på en individs flyttrutt kan ses i figur 1b.

Det visar sig att vår lilla population i Kvismaren och Segersjö har ett oväntat stort övervintringsområde som sträcker sig över hela Västafrika söder om Sahara från Guinea i väster till Niger i nordöst och Kongo i sydöst – ett område som motsvarar en yta lika stor som hela Centraleuropa. Den årliga flyttvägen motsvarar en sträcka på ca 13 000 km i genomsnitt och innefattar ekologiska barriärer som Alperna, Medelhavet och Sahara. Det fanns en viss variation i hur fåglarna tacklade dessa barriärer, men de flesta individer undvek att flyga rakt över alperna. Vi kunde även visa att några av individerna troligen flög över Medelhavet och Sahara i ett svep, en strategi som man tidigare inte trodde var möjlig för småfåglar. För att kunna säkerställa detta behöver vi dock analysera de rådande vindförhållandena. Denna nya teknik öppnar möjligheter för en helt ny förståelse av flyttning och egenskaper som är knutna därtill, så som rastningsstrategier, flyghastigheter, samt hur vårflyttningen påverkar häckningsframgången den efterföljande säsongen.

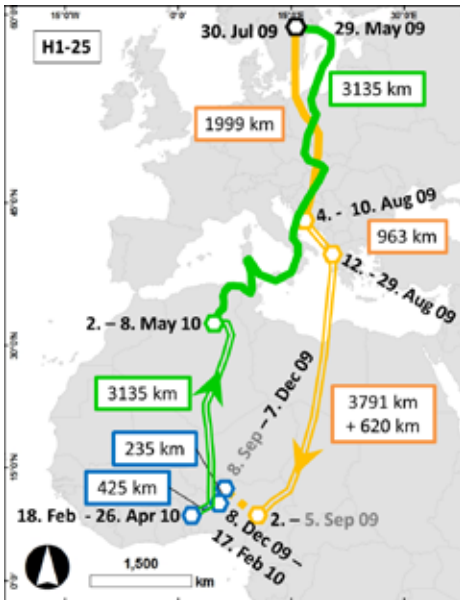
## Ankomstdatum avgörande

Data från våra ljusloggrar visade även att vårflyttningen är snabbare än höstflyttningen, vilket troligen beror på att det för trastsångarna är viktigt att anlända

tidigt på häckningsplatsen (Tarka 2012). Individer som anländer tidigt till häcknings- eller parningsplatsen producerar fler avkomor, ett samband som tidigare påvisats hos både fiskar, insekter och fåglar (Kokko 1999). Det är dock kostsamt och energikrävande att anlända tidigt, vilket gör att bara individer med rätt egenskaper klarar av det. Detta leder till en stor variation i ankomstdatum. Även hos trastsångarna är det de individer som anländer tidigt som producerar flest ungar (Tarka 2012). Vi visar också att ankomstdatum är ärftligt och att fåglarna anländer sex dagar tidigare idag än vad de gjorde för tjugofem år sedan (Tarka 2012). Detta skulle kunna vara en evolutionär respons till selektionen (fler ungar produceras av individer som har gener för en tidig ankomst), men våra data kan också förklaras av att det är en plastisk förändring, det vill säga en miljömässig anpassning utan genetisk förändring av populationen. Den tidigare ankomsten hos trastsångarna sammanfaller också med en trend som setts hos flera europeiska flyttfåglar som uppvisar allt tidigare ankomst till Europa på senare år, troligen som en respons på de globala klimatförändringarna (Jonzén et al. 2006). Men trots den tidigare ankomsten löper fåglarna stor risk att missa viktig födotillgång till sina ungar eftersom de inte är i fas med insekternas årliga reproduktionscykel, som förskjutits mot ännu tidigare datum än fåglarnas vårankomst. Fåglarnas förmåga att anpassa sig (evolvera) till tidigare vårankomst är därför av stor betydelse för fågelarters fortlevnad, och att ankomstdatum har en genetisk grund är en viktig komponent för anpassningsförmågan.

## En genetisk vinglängdskonflikt

En annan egenskap som är av stor betydelse för både häckning och flyttning är vinglängden. Det är sedan länge känt



Figur 1b. Flyttrutt, datum för olika positioner samt avstånd mellan rastplatser för individ H1-25. Gul linje avser höstflyttning och grön linje avser vårflyttning. Blå symboler indikerar övervintringsområde. Hexagoner anger längre rastplats och ramarna anger sträcka mellan rastplatser eller övervintringsområden.

Figure 1b. Flight path, dates for different positions and distances between stop over sites for the individual H1-25. Yellow line shows autumn migration and green line spring migration. Blue symbols indicates the winter ground. Hexagones show longer stop overs and frames distances.

att långdistansflyttande fåglar har längre och smalare vinge än kortdistansflyttare och stationära arter (Savile 1956). En lång vinge ger en energieffektivare flyttning medan en kort vinge är bättre för manövrering, något som är viktigt för att kunna undvika predatorer eller ta sig fram i tät vegetation. Hos strastsångare har vi funnit att individer med lång vinge anländer tidigare till häckningsplatsen än individer med kort vinge, något som gäller både hanner och honor (Tarka 2012). Individer som anländer tidigt får, som tidigare nämnt, fler avkomor än de som anländer sent.

Selektionsmönstret för vinglängden är dock lite mer invecklat, eftersom det verkar i motsatt riktning för respektive kön: hanner med lång vinge får fler ungar än hanner med kort vinge medan honor med kort vinge får fler ungar än honor med lång vinge (Tarka 2012). Eftersom hannarna anländer ca två veckor före honorna till häckningsplatsen är det troligt att en lång vinge är mer fördelaktig hos hannarna än hos honorna för att göra flytten så effektiv som möjligt. Honorna däremot, råkar ofta ut för att ensamma föda upp i kullen i strastsångarnas polygyna parnings-system, och vassen utgör en miljö där manövreringsförmåga är en viktig egenskap, vilket troligen ligger bakom selektionen för en kort vinge. Vi visar också att det är samma gener som styr vinglängden hos könen, vilket skapar konflikt, eftersom könen inte kan evolvera oberoende av varandra. Hannar skulle således dra störst nytta av att ha en längre vinge, medan det motsatta är sant hos honor. Denna genetiska konflikt hindrar båda könen från att uppnå optimal vinglängd och därmed maximal reproduktion. Konflikten verkar dessutom hämma evolution i fördelaktig riktning hos båda könen och det finns ingen tendens till att den skulle lösas inom överskådlig tid (Tarka 2012). Denna typ av genetisk konflikt är troligen vanlig och är en av de mekanismer som hämmar evolution, men bibehåller genetisk variation i populationer (van Doorn 2009).

## Framtiden

Selektionstryck som skiljer sig i tid och rum men verkar på samma egenskap, (i det här fallet vinglängd) och därtill kopplade egenskaper (här ankomstdatum) visar den komplexitet som finns i evolutionsprocessen. Denna komplexitet förklarar också hur variation bibehålls i populationer trots stark selektion. Jag kommer tillsammans med mina kollegor

fortsätta forska på dessa processer hos trastsångarna. Ljusloggerstudierna är inne på sitt femte år och nu samlar vi in information om honornas flyttning för att kunna förstå vad det är för strategier som ligger bakom skillnaden i ankomstdatum mellan könen. Vi håller också på att analysera vindförhållandena under flyttningen för att bättre förstå vad som ligger bakom olika individers rutter. En annan del i projektet är att försöka följa samma individ under flera år för att förstå hur mycket av rutten som är flexibel, vilket är viktigt för anpassningen till en föränderlig miljö. Ljusloggerstudierna kommer bland annat att bidra med information till vad som påverkar ankomstdatum och hur vinglängden påverkar flyghastigheter och ruttval, men också belysa viktiga rastplatser och övervintringsområden samt ge en inblick i potentiella problem som fåglarna stöter på i olika miljöer.

### English summary

I have studied selection and evolutionary patterns of traits important for both migration and breeding in the Kvismaren population of great reed warblers. I present the first tracking of great reed warbler migration, showing that our small population overwinters in a vast area south of Sahara ranging from Guinea in the west to Niger and Congo in the east. The birds travel 13,000 km on average during migration facing ecological barriers such as the Alps, Mediterranean Sea and the Sahara desert. Arrival date on the breeding ground is found to be both heritable and under selection, which could lead to an evolutionary response which is important in a changing environment. However, wing length, which affects arrival date, is under antagonistic selection in the sexes and is controlled by the same genes, which creates a conflict where the sexes cannot evolve independently. The geolocator

study will be important for further understanding of wing length evolution, what affects arrival date and what underlies the difference in arrival date between males and females, but also point at important stop-over sites and wintering grounds of this species and give insight into the problems that might occur during migration in different environmental conditions.

### Referenser

- Åkesson M, Hansson B, Hasselquist D, Bensch S (2007) Linkage mapping of AFLP markers in a wild population of great reed warblers: importance of heterozygosity and number of genotyped individuals. *Molecular Ecology*, 16, 2189-2202.
- Bensch S, Hasselquist D, Nielsen B, Hansson B (1998) *Higher fitness for philopatric than for immigrant males in a semi-isolated population of great reed warblers*. *Evolution*, 52, 877-883.
- Carroll, S.P., Hendry, A. P., Reznick, D. N. and Fox, C. W. (2007) *Evolution on ecological time-scales*. *Functional Ecology*, 21, 387-393.
- Darwin, C. (1859) *On the origin of species by means of natural selection. The illustrated edition*. New York: Sterlings.
- Falconer D.S. and Mackay, T. F. C. (1996) *Introduction to Quantitative Genetics*. Harlow: Longman.
- Hansson B., Bensch S., Hasselquist D. et al. (2000) *Increase of genetic variation over time in a recently founded population of great reed warblers (Acrocephalus arundinaceus) revealed by microsatellites and DNA fingerprinting*. *Molecular Ecology*, 9, 1529-1538.
- Hasselquist D. (1998) *Polygyny in the great reed warblers: a long-term study of factors contributing to male fitness*. *Ecology*, 79, 2376-2390.
- Jonzén, N., Linden A., Ergon T. et al. (2006) *Rapid advance of spring arrival*



Maja med en trastsångare i Segersjö. Foto: Okänd med Majas kamera.  
 Maja with a Great Reed Warbler at Segersjö. Photo: Unknown with Majas camera.

- dates in long-distance migratory birds.* Science, 312, 1959-1961.
- Kokko H. (1999) *Competition for early arrival in migratory birds.* Journal of Animal Ecology, 68, 940-950.
- Phillips R. A., Silk J. R. D., Croxall J. P., Afanasyev V. and Briggs D. R. (2004) *Accuracy of geolocation estimates for flying seabirds.* Marine Ecology-Progress Series, 266: 265-272.
- Savile D. B. O. (1956) *Adaptive evolution in the avian wing.* Evolution, 11, 212-224.
- Sturm, R. A. and Frudakis, T. N. (2004) *Eye colour: portals into pigmentation genes and ancestry.* Trends in Genetics, 20:8, 327-332
- Tarka, M. (2012) *Evolutionary dynamics of migration and breeding in wild birds: genetic architecture, sexual conflicts and evolutionary constraints.* Doktorsavhandling. Media-Tryck, Lund. ISBN 978-917473-270-2
- van Doorn GS (2009) *Intralocus sexual conflict.* Ann. N. Y. Acad. Sci., 1168, 52-71.
- Yohannes E., Hansson B., Lee R. W., Waldenström J., Westerdahl H., Åkesson M., Hasselquist D. and Bensch, S. (2008) *Isotope signatures in winter moulted feathers predict malaria prevalence in a breeding avian host.* Oecologia, 158, 299-306.