



Sveriges lantbruksuniversitet
Fakulteten för naturresurser och lantbruksvetenskap
Institutionen för Mark och miljö

Fåglar i urbana miljöer: Kvaliteten på urbana habitat och om beståndstäthet är ett bra mått på habitatkvalitet

Birds in urban environments: The quality of urban habitats and if population density is a good method for measuring habitat quality

Mattis Jansson

Fåglar i urbana miljöer: Kvaliteten på urbana habitat och beståndstäthet är ett bra mått på habitatkvalitet

Birds in urban environments: The quality of urban habitats and if population density is a good method for measuring habitat quality

Mattis Jansson

Handledare: Sönke Eggers, Sveriges lantbruksuniversitet,
Institutionen för Ekologi
Examinator: Lisette Lenoir, Sveriges lantbruksuniversitet,
Institutionen för Ekologi

Omfattning: 15 hp
Nivå och fördjupning: Grund C
Kurstitel: Självständigt arbete i Biologi
Kurskod: EX0432
Program/utbildning: Biologi och miljövetenskap

Utgivningsort: Uppsala
Utgivningsår: 2010
Serienamn: nr 2010:8
ISSN:
ISBN:
Elektronisk publicering: <http://stud.epsilon.slu.se>

Nyckelord: Habitatkvalitet, urbanisering, urbana miljöer, source-sink, beståndstäthet, reproduktionsframgång, demografiska parametrar

Key words: Habitat quality, urbanization, urban environments, source-sink, population density, reproduction success, demographic parameters



Sveriges lantbruksuniversitet
Fakulteten för naturresurser och lantbruksvetenskap
Institutionen för Mark och miljö

Sammanfattning

Världen blir allt mer urbaniserad. Hur detta påverkar fågelpopulationer har studerats väl de senaste åren och jämförelser har gjorts mellan urbana och icke-urbana habitat. En vanlig metod för att mäta populationsskillnader och habitatkvalitet är att beräkna beståndstätheten, en enkel, men kritiserad metod. I den här studien jämfördes data på beståndstäthet med data för häckningsframgång, för ett antal fågelarter. Resultaten visar att beståndstätheten generellt är högre i urbana habitat jämfört med icke-urbana. Samtidigt är reproduktionsframgången lägre i urbana habitat, vilket visar att urbana habitat är av sämre kvalitet än icke-urbana. Detta innebär också att beräkning av beståndstätheter är ett dåligt mått vid avgörande av ett habitats kvalitet. Istället bör parametrar som styr reproduktionsframgång användas. Ur naturvårdssynpunkt är detta resultat betydande, eftersom det är viktigt att resurser riktas mot rätt habitat. Många studier kvarstår dock att göra inom ämnet. Exempelvis bör dödligheten hos vuxna fåglar studeras mer noggrant. Det krävs för att få en ordentlig insyn i individens livshistoria.

Abstract

The urbanization of the world is increasing. How it affects bird populations have been well studied during the last decade, and comparisons between urban and non-urban habitats have been carried out. A common method for measuring habitat quality is to calculate the population density. This method is easy to use, but have been criticized during the last couple of years. In this study, data of population densities was compared with data on reproduction success. The results show that the population density for birds in general is higher in urban habitats compared to non-urban habitats. However, data shows that the reproduction success is lower in urban habitats, indicating that the quality of urban habitats nevertheless is low. This also suggests that calculating population densities is not a good method for measuring habitat quality. Factors that affect reproduction success should be used instead. From the view of conservation biology, this result is important. It is of major interest that resources are given to the right habitat. However, more studies need to be done. For instance the mortality of adult birds need to be studied in a more proper way, which will give more exclusive answers about the life histories of bird individuals.

Introduktion	5
<i>Bakgrund</i>	6
POPULATIONSSTYRANDE FAKTORER HOS FÅGLAR.....	6
TYPISKA DRAG FÖR TÄTTINGAR SOM LEVER I URBANA MILJÖER.....	6
VAD ÄR HABITATKVALITET OCH HUR MÄTS DET?	8
POPULATIONSMODELLER OCH BESTÅNDSTÄTHET SOM MÅTT.....	8
Metod	9
<i>Litteraturstudie</i>	9
<i>Datainsamling</i>	9
<i>Databearbetning</i>	11
Data/Resultat	11
Diskussion/Slutsats	13
Källförteckning	15

Introduktion

Världen runt om oss förändras ständigt. Huruvida de nya miljöer som uppstår är bättre än de gamla beror på betraktaren. Klart står dock att urbaniseringen leder till förändring av habitat och att detta påverkar organismer (Schochat et al 2006). På vilket sätt och i hur stor utsträckning varierar dock mellan arter (Crocini et al, 2008).

För fåglar är situationen densamma som för många andra organismer. Förändring, minskning och förlust av habitat är ett stort hot mot fågelarter generellt (Johnson, 2007). Vissa arter minskar, medan andra verkar påverkas positivt av urbana miljöer (stadsmässigt utvecklade miljöer) och kan i dessa förekomma i mycket högre populationstätheter än i sina naturliga livsmiljöer (Hedblom 2007, Crocini et al 2008). Varför har vissa arter förmågan att följa i människans fotspår, medan andra inte kan det?

Det finns nästan 10000 fågelarter i världen (Clements, red 2007). Många av dessa förekommer även i mer eller mindre urbana miljöer. I flera fall är de urbana fågelpopulationerna av högre beståndstätheter (Crocini et al 2008), både sett till antalet individer per ytenhet och antalet häckande par per ytenhet. Betyder det att den urbana världen erbjuder högre habitatkvalitet än rurala motsvarigheter, det vill säga våra urbana populationer bättre än rurala? Är dessa arters naturliga habitat onödiga ur bevarandesynpunkt? Kommer arterna att överleva även om deras naturliga livsmiljöer försvinner?

Enligt en litteratursammanställning av Chamberlain et al (2008) gynnas många fågelarter av födotillgången i urbana miljöer; de utnyttjar mat och skräp som människor lämnar efter sig. Emellertid verkar endast vuxna individer kunna utnyttja denna födoresurs. Ungarna behöver naturlig föda (Chamberlain et al 2008, Robb et al 2008). Robb et al (2008) hävdar vidare att fåglars reproduktionsframgång kan öka om de har god födotillgång under vintern. Detta kräver dock att ungarna får naturlig föda under häckningsperioden. Om sådant är fallet borde urbana miljöer vara av högre kvalitet än rurala.

Chamberlain et al (2008) visar att häckningsframgången för fåglar i urbana miljöer är lägre än i rurala miljöer, enligt många studier. Vissa arter avviker från denna trend, men generellt kan sägas att 1) kullstorleken för en viss art är i de flesta fall mindre i urbana miljöer 2) det finns ingen tydlig tendens gällande misslyckade häckningar 3) antalet flygga ungar per lyckat häckningsförsök är lägre i urbana miljöer än i rurala 4) antalet flygga ungar totalt för samtliga häckningsförsök är för vissa arter högre i urbana miljöer än i rurala, medan andra arter inte uppvisar några tydliga skillnader 5) den årliga produktiviteten (antalet flygga ungar per par och år) uppvisar inga tydliga skillnader mellan urbana och rurala miljöer 6) vikten för ungar av samma ålder är lägre i urbana miljöer.

I den här studien hoppas jag kunna dra slutsatser om tillståndet för fågelpopulationer i urbana miljöer, hur beståndstätheten i urbana miljöer är jämfört med icke-urbana miljöer, samt om beståndstäthet säger något om habitatkvaliteten i urbana miljöer generellt. Ur ett naturvårdsperspektiv är detta mycket intressant. Med tanke på att urbaniseringen ökar (McDonnell et al 1990) är det viktigt att veta vad det finns för möjligheter i en urban värld. Detta leder fram till frågeställningen för den här studien:

- Är urbana habitat av god kvalitet?
- Är beståndstäthet ett bra mått på habitatkvalitet?

Med utgångspunkt i dessa frågor diskuterar jag kring olika fågelarter och habitat, huruvida beståndstätheten skiljer sig mellan urbana och icke-urbana miljöer, samt om det finns skillnader i reproduktionsframgång mellan habitat, baserat på om de är urbana eller ej. Jag har valt att inrikta mig mot ordningen tättingar (Passeriformes), eftersom denna ordning är välrepresenterad i urbana såväl som icke-urbana miljöer, vilket möjliggör jämförelser. För att introducera läsare i ämnet följer här en mer ingående redogörelse för bakgrunden till studiens frågeställning.

Bakgrund

POPULATIONSSTYRANDE FAKTORER HOS FÅGLAR

Ett antal faktorer är kända för att påverka fågelpopulationers utveckling (Newton, 1998). Till exempel påverkas demografin för en population bland annat av 1) predationsgraden 2) födotillgången och 3) relationen mellan dessa. Således kan faktorerna verka enskilt, men även påverka varandra på olika sätt. Viktigt att påpeka är att en faktor sällan är den enda som styr, utan ofta handlar det om kombinationer. Det kan då vara svårt att se vad som till exempel orsakar en individs död. En individ som lider av näringsbrist till följd av låg födotillgång blir försvagad och dödad av en predator. I detta fall är näringsbristen den indirekta orsaken till individens död, medan predatorn är den direkta orsaken (Newton, 1998). Jag kommer i rapporten att återknyta till populationsstyrande faktorer, eftersom de är fundamentala vid populationsstudier och slutsatser om ett habitats kvalitet.

TYPISKA DRAG FÖR TÄTTINGAR SOM LEVER I URBANA MILJÖER

Med urbant anpassade fåglar menas arter som på ett tydligare sätt än andra har etablerat sig i urbana miljöer och i dessa upprätthåller populationer. Om de urbana miljöerna erbjuder habitat med bra kvalitet för arterna i fråga är en relativ fråga, eftersom svaret beror av hur de klarar sig i naturliga habitat. Det urbana habitatet kanske verkar som en sänka (genomsnittsindividen bidrar med < 1 avkomma till nästa generation \rightarrow behov av individinflöde utifrån), utan att populationen för den skull minskar i antal. Således klarar sig populationen, men habitatet är inte bra. En förutsättning för detta är dock att det sker immigration, det vill säga att det sker ett individinflöde utifrån.

En studie av Croci et al (2008) visar att urbant anpassade tättingar har ett antal gemensamma egenskaper (*tabell 1*). Om samtliga egenskaper verkar som direkta fördelar låter jag vara osagt, utan här behandlas de snarare som indikatorer på vilka arter som kan förekomma i urbana miljöer. Även Mennechez et al (2006) och Möller (2009) visar att vissa egenskaper är en fördel vid etablering i urbana miljöer.

Tabell 1. Gemensamma faktorer för tättingar som förekommer i urbana miljöer (Croci et al 2008).. Faktorerna ska framförallt ses som indikatorer på om en art kan förekomma i urbana miljöer eller ej och direkta fördelar är ibland svåra att se.

<i>Egenskap</i>	<i>Varför positivt?</i>
Ruggning en gång (komplett) om året istället för två gånger (icke-komplett)	Tättingar ruggar antingen en eller två gånger per år. Under ruggningen byts fjädrar ut för att fjäderdräkten ska bli fräschare. Detta kostar energi \rightarrow individen behöver mer föda jämfört med då den inte ruggar. Individen blir även mer känslig för predation, eftersom dess flygförmåga försämras under ruggningsperioden.

Stannfåglar	Fåglar som stannar på samma plats året om har en generellt sett längre häckningsperiod. Detta ger i sin tur upphov till att fler häckningsförsök är möjliga, vilket kompenserar för den lägre ungförelivnaden i urbana miljöer.
Träd- eller klipphäckare	Urbana miljöer (eg. samhällen och städer) påminner i sin struktur om bergsmiljöer. Till exempel kan ett höghus liknas vid en bergsbrant. Fågelarter som normalt häckar i bergstrakter har idag intagit både städer och industriområden. Även trädhäckare tycks klara av att häcka i städer och större samhällen. Parker och skogsfragment finns det i många fall gott om även i de största städerna och därigenom kan trädhäckare hitta lämpliga boplatser.
Omnivorer	Överallt dit människan spridit sig i större mängder finns ett överflöd av mat som kan utnyttjas. Allätare har större möjligheter att tillgodogöra sig den resursen, eftersom de klarar av det och har ett födosöksbeteende riktat mot allt som är möjligt att äta, inte någon specifik resurs. Större födovalsmöjligheter ger också allätare en fördel i och med det faktum att de inte behöver lägga lika mycket energi och tid på födosök som specialister behöver.
Långlivade	Till skillnad från kortlivade arter är det möjligt för långlivade arter att kompensera för sämre ungförelivnaden per häckning genom att istället häcka under fler år än mer kortlivade arter.
Låg könsdimorfism	Denna faktor är mer en indikation än en direkt fördel. Liten skillnad mellan könen indikerar att det inte finns något utstuderat parningssystem (polygyni/-andri), utan hanen och honan hjälper antagligen varandra att föda upp ungarna. Två individer som matar ger ungarna mer mat och därigenom ökar chansen för ungarna att överleva och bli flygga.
Förekomst i olika habitattyper	Arter som normalt förekommer i flera olika habitat har enklare att anpassa sig även till urbaniserade områden. De är antagligen opportunistiska och tar tillvara på de möjligheter som finns.

VAD ÄR HABITATKVALITET OCH HUR MÄTS DET?

Ett centralt ämne för denna studie är habitatkvalitet. Huruvida en miljö erbjuder habitat av hög eller låg kvalitet beror av vad man studerar. En miljö kan erbjuda habitat för vissa arter, samtidigt som andra arter inte finner några lämpliga habitat i den aktuella miljön. Habitat kan alltså beskrivas som en tänkbar livsmiljö för en specifik art. Således avgörs kvaliteten på ett habitat av hur bra det är i förhållande till andra.

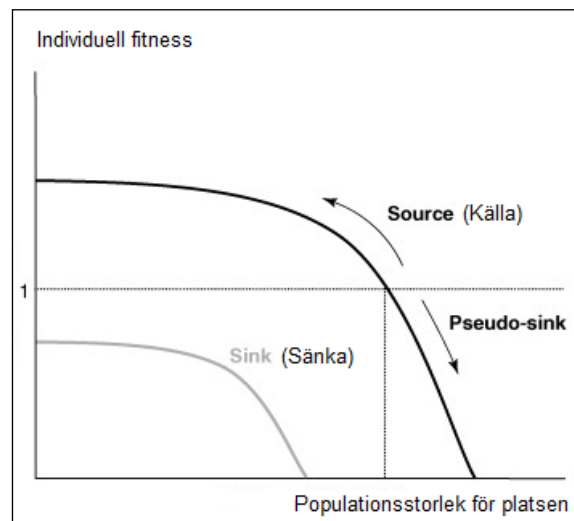
Habitatkvalitet kan mätas på flera sätt. En vanlig metod bland amatörinventerare är att räkna antalet fågelindivider i ett område, beräkna/ uppskatta beståndstäthet och därefter visa vilket område som hyser flest individer. Även i mer vetenskapliga studier är detta mått vanligt. Enligt en litteraturundersökning av Johnson (2007) användes tolv olika mått på habitatkvalitet (baserat på 127 studier 1984-2005). I 26 procent av fallen användes beståndstäthet eller förekomst som ett mått på kvaliteten på habitatet i fråga. Andra mått som användes under ovannämnda tidsperiod var bland annat reproduktion (37 procent) och överlevnad (10 procent), vilket visar att beståndstäthet och förekomst är ett vanligt mått även i mer vetenskapliga studier. På senare tid har dock detta beståndstäthet kritiserats som en lämplig indikator på habitatkvalitet (Hedblom, 2007).

POPULATIONSMODELLER OCH BESTÅNDSTÄTHET SOM MÅTT

Något som är grundläggande vid avgörande av en populations status är att jämföra beståndstäthet med årlig reproduktion; om den är livskraftig eller i behov av ett inflöde av individer för att upprätthållas. Om det senare förhållandet gäller, är populationen i fråga en sänka (sink), det vill säga genomsnittsindividen i populationen bidrar med mindre än en avkomma till nästa generation. Detta får populationen att minska, vilket leder till att den slutligen dör ut (*figur 1*). Sådana populationer är beroende av ett inflöde av individer för att kunna finnas kvar. Motsatsen till sänkor är källor (sources), där genomsnittsindividen

bidrar med mer än en avkomma till nästa generation – populationen ökar. Överskottet av individer kan komma att migrera till andra habitat, vilka kanske håller en sink-population. Därmed råder ett source-sinkförhållande, vilka är mycket svåra att upptäcka då de kan se ut på olika sätt. Om antalet individer i ett habitat minskar är den naturliga slutsatsen att det beror på att något hänt i det aktuella habitatet. Om source-sinkförhållande råder, är det kanske source-populationen (SOP) som har problem, men symtomen uppkommer i sink-populationen (SIP). När reproduktionen minskar i SOP avtar migrationen av individer till SIP, varigenom denna minskar i antal. Dessutom är det inte säkert att source-populationen hyser högre beståndstäthet än sink-populationen. Omvända förhållande kan råda (*figur 1*).

Det kan även ske ett flöde av individer från SIP till SOP. Om antalet individer i en SOP minskar, till exempel som följd av ett lokalt sjukdomsutbrott, är det möjligt för individer



Figur 1. Source-sinkpopulationer: En individuell fitness < 1 innebär att den genomsnittliga individen bidrar med mindre än en avkomma till nästa generation → populationen minskar. Motsatsen gäller för en individuell fitness > 1 . Med pseudo-sink menas att populationen kommer att minska till en nivå där den stabiliseras (modifierad från Gilroy och Sutherland, 2007).

utifrån att inta habitatet ifråga och i och med det verka buffrande på SOP. Eftersom det inte är något fel på habitatet kommer det att föredras av individer och därigenom återkoloniserar. Därigenom kan SIP fungera som en buffert och minimera populationssvängningarna i SOP.

För identifiering av SOP finns ytterligare försvårande faktorer, nämligen att emigranter kan tolkas som dödsfall, vilket gör att populationstillväxten underskattas och populationen kan bli klassad som sänka istället. Samma risk finns om populationen är en så kallad pseudo-sink. Om en population är täthetsberoende kommer individantalet att minska och stabiliseras vid en viss nivå (*figur 1*). Den kan då ge ett sken av att vara en sänka, men i verkligheten vara livskraftig.

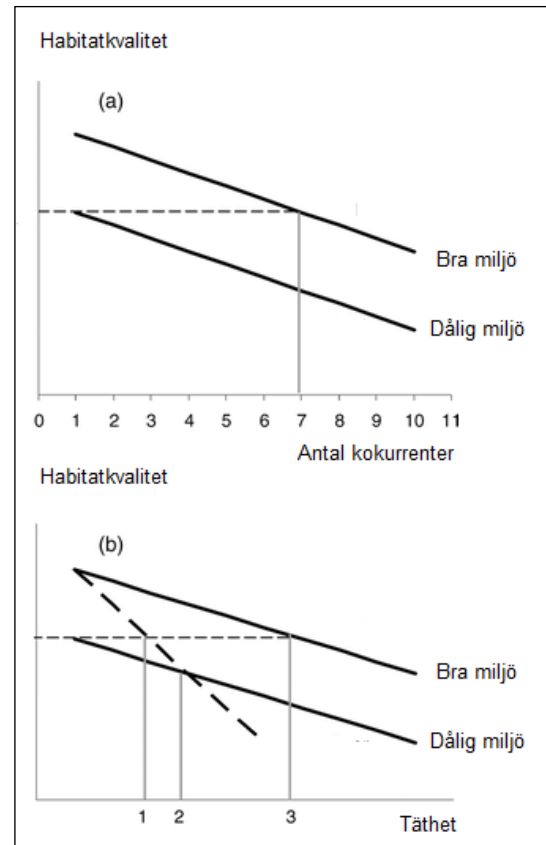
Viktigt att ha i åtanke vid jämförelse mellan olika habitats kvalitet är om individerna i en population har samma kompetitiva förutsättningar. Johnson (2007) visar att under idealt fria spridningsförhållanden (alla individer har samma kompetitiva förutsättningar) är beståndstäthet ett bra mått på habitatkvalitet, medan motsatsen kan gälla under idealt despotiska spridningsförhållanden (*figur 2*). För att avgöra om beståndstäthet är ett bra mått på habitatkvalitet måste alltså jämförelser med andra mått, såsom olika parametrar på häckningsframgång, göras.

Metod

Litteraturstudie

För att skapa en grund för undersökningen att stå på, studerades material från ett antal artiklar och rapporter. Dessa var en god hjälp vid utformandet av min egen frågeställning

Studier valdes ut enligt följande kriterier: 1) de skulle handla om fåglar i urbana miljöer 2) de skulle ta upp hur fåglar påverkas av urbaniseringen 3) de skulle behandla demografiska faktorer och hur dessa påverkas av urbanisering 4) de skulle jämföra olika fågelarters förmåga att etablera sig i urbana miljöer 5) de skulle jämföra den gradvisa övergången från naturliga miljöer till urbana miljöer. Sistnämnda kriteriet härrörde från det faktum att begreppet urban miljö är svåravgränsat. Således var det viktigt att undersöka den gradvisa övergången, delvis eftersom det knappast finns några naturliga miljöer kvar, men även på grund av att undersökningen i och med detta blev mer allmängiltig. I min egen studie gjorde jag dock inte någon skillnad på urbana och sub-urbana miljöer, eftersom datamaterialet som krävdes inte



Figur 2. Ideal fri (a) och ideal despotisk spridning (Fretwell och Lucas, 1970, Parker och Sutherland 1986, Bernstein et al 1991). Enligt (a) har alla individer samma möjligheter och väljer miljö för att maximera sin fitness. Enligt (b) har individerna inte samma förutsättningar. De starkaste individerna kan försvara större områden → lägre beståndstätheter i bra miljöer (modifierad från Johnson, 2007). Vid en viss nivå är det lönsamt att bosätta sig i den dåliga miljön, eftersom kvaliteten på ett habitat minskar med antalet individer det håller. Vid ideal despotisk spridning uppstår denna nivå tidigare (lägre tätheter).

fanns att tillgå. Däremot ville jag kunna diskutera kring detta, varför andra studier med den utformningen granskades.

Datainsamling

Data för demografiska faktorer hämtades från Chamberlain et al (2008). Denna jämfördes med beståndstäthetsdata hämtat från Handbuch der Vögel Mitteleuropas (hädanefter benämmt HBV) av Glutz och Bauer. Valet av arter byggde alltså på Chamberlain et al (2008), men begränsades av mängden data som fanns att finna i HBV. För beståndstäthetsanalysen togs några fler arter med för att dryga ut mängden data. Detta val var på inget sätt riktat, eftersom data för en stor mängd arter undersöktes, av vilka de med mest jämförbara data valdes. Strävan var att data skulle komma från samma geografiska område och helst ha samma källa. Det resulterade i elva studerade arter (*tabell 2*).

Tabell 2. Studerade arter; svenskt, engelskt och vetenskapligt namn. Arter markerade med asterisk (*) är endast med i beståndstäthetsanalysen

<i>Svenskt artnamn</i>	<i>Engelskt artnamn</i>	<i>Vetenskapligt artnamn</i>
Koltrast	Blackbird	<i>Turdus merula</i>
Talgoxe	Great Tit	<i>Parus major</i>
Blåmes	Blue Tit	<i>Cyanistes caeruleus</i>
Nötväcka*	Nuthatch*	<i>Sitta europaeae*</i>
Trädkrypare*	Treecreeper*	<i>Certhia familiaris*</i>
Kråka	Carrion Crow	<i>Corvus corone</i>
Skata	Magpie	<i>Pica pica</i>
Stare	Starling	<i>Sturnus vulgaris</i>
Bofink	Chaffinch	<i>Fringilla coelebs</i>
Grönfink	Greenfinch	<i>Carduelis chloris</i>
Stenknäck*	Hawfinch*	<i>Coccothraustes coccothraustes*</i>

Utifrån frågeställningen söktes data för olika habitat. Datan härrörde från ett antal olika kategorier som var lämpliga för att testa om det fanns någon skillnad i kvalitet mellan urbana och icke-urbana habitat (*tabell 3*).

Tabell 3. Kategorier från vilka data till studien hämtades

<i>Demografiska faktorer som påverkar en individs bidrag till nästa generation</i>	<i>Populationsstruktur</i>
Ägglägningsdatum	Beståndstäthet, hp/10ha
Kullstorlek	
Misslyckade häckningar	
Andel okläckta ägg	
Ungdödlighet	
Flygga ungar per lyckat häckningsförsök	
Flygga ungar totalt per häckningsförsök	
Häckningsförsök per år	
Flygga ungar per par och år	
Vikt hos jämgamla ungar	

Den insamlade datan delades in i två kategorier: icke-urbana miljöer (1) och urbana miljöer (2). De riktlinjer som användes var att urbana miljöer innehöll bebyggelse av varierad grad,

det vill säga allt från centrala delar i städer till parker och kyrkogårdar. De icke-urbana miljöerna saknade bebyggelse och i gruppen ingick mest skogsområden av olika typ och av varierad antropogen påverkan utanför urbana miljöer.

Databearbetning

Beståndstäthetsdata sammanställdes på ett sätt som skulle förenkla jämförelser mellan olika habitat och arter. Till exempel valdes ett bestämt mått om häckande par per 10 hektar (hp/10 ha). Om ett intervall angavs och medelvärde ej stod att finna, användes det högre värdet konsekvent. Detta på grund av att intervallen kunde innefatta värdet noll och detta värde skulle ge en felaktig bild. Jag resonerade att det var bättre att konsekvent använda det högsta tänkbara värdet framför ett nollvärde.

Jag undersökte effekten av urbana och icke-urbana miljöer på beståndstäthetsdatan för elva olika arter med hjälp av en variansanalys (General Linear Model, GLM, Statistica version 9.1) Vi testade för skillnader i beståndstäthet mellan miljöerna generellt och huruvida effekterna var artspecifika (art · miljöinteraktion).

Datan från Chamberlain et al (2008) härrörde från ett stort antal undersökningar. Den hade behandlats i en metaanalys och utgjorde för samtliga punkter den genomsnittliga skillnaden mellan urbana och icke-urbana miljöer. Därigenom blev datan jämförbar, även om den kom från olika studier. Även i detta fall var jämförelsen både generell och artspecifik.

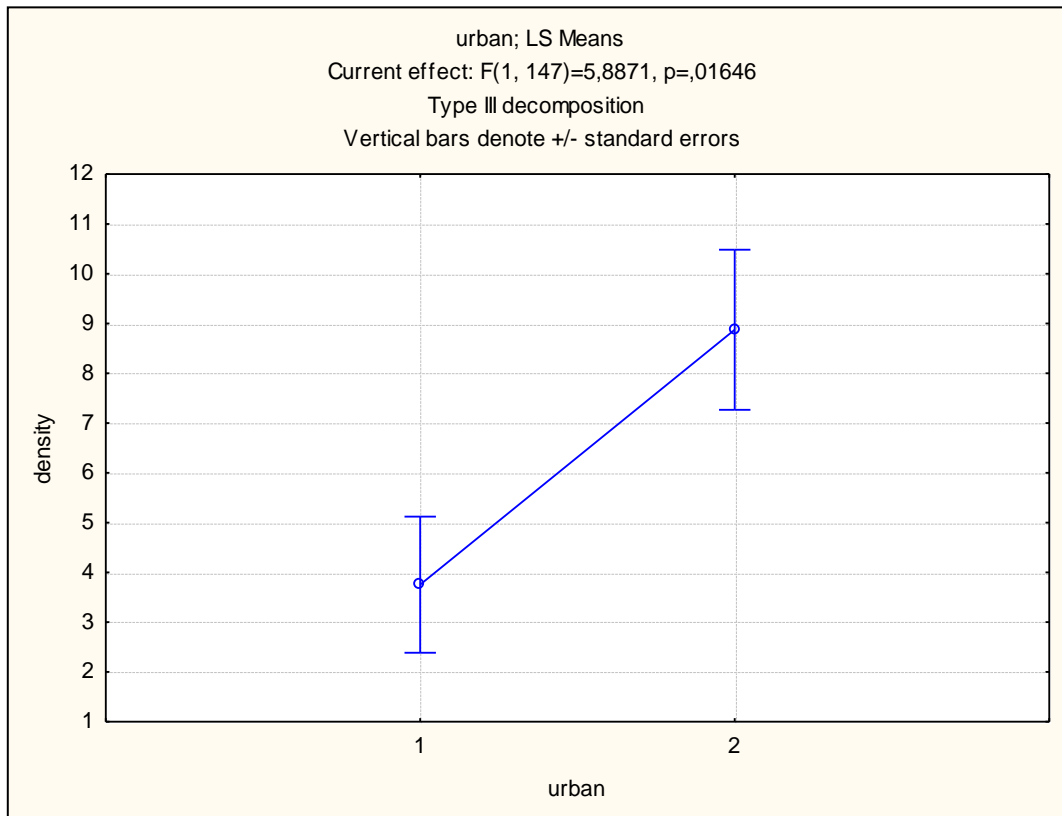
Data/Resultat

Demografiska data från HBV (Glutz och Bauer) är sammanställda i *Appendix I*. Totalt har data för elva arter tagits fram.

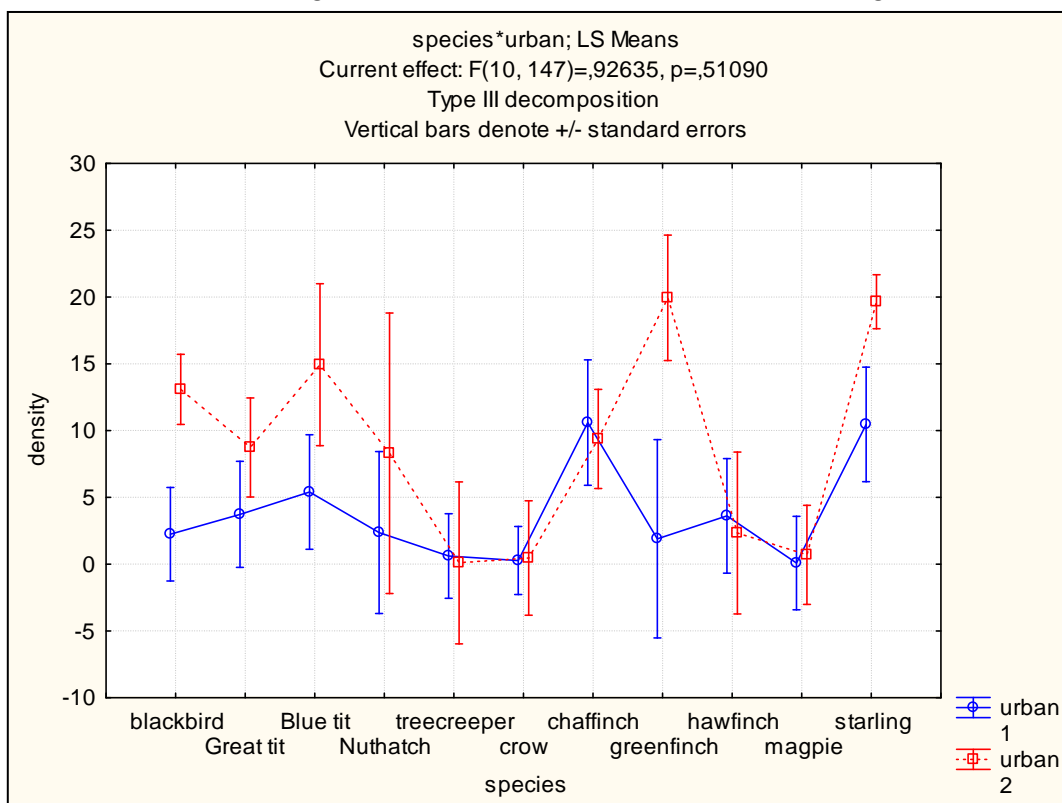
Resultatet från variansanalysen visar att det finns en signifikant skillnad i beståndstäthet mellan fåglar i urbana och icke-urbana miljöer, med tre gånger högre tätheter i urbana miljöer generellt (*figur 3*), men att det är skillnad mellan arter (*figur 4*). För det senare, mer specifika testet är datamaterialet tyvärr litet och testet är ej signifikant. Data från variansanalysen finns att finna i *Appendix II*. Antalet datapunkter för beståndstäthet (per miljötyp, totalt och per art) redovisas i *tabell 4*.

Tabell 4. Antalet datapunkter för beståndstäthet (Glutz och Bauer) fördelat på art och miljö. För vissa arter är materialet litet, vilket försvårar slutsatser.

<i>Art</i>	<i>Icke-urbana miljöer (1)</i>	<i>Urbana miljöer (2)</i>
Koltrast	9	16
Talgoxe	7	8
Blåmes	6	3
Nötväcka	3	1
Trädkrypare	11	3
Kråka	17	6
Skata	9	8
Stare	6	27
Bofink	5	8
Grönfink	2	5
Stenknäck	6	3
<i>Totalt</i>	<i>81</i>	<i>88</i>

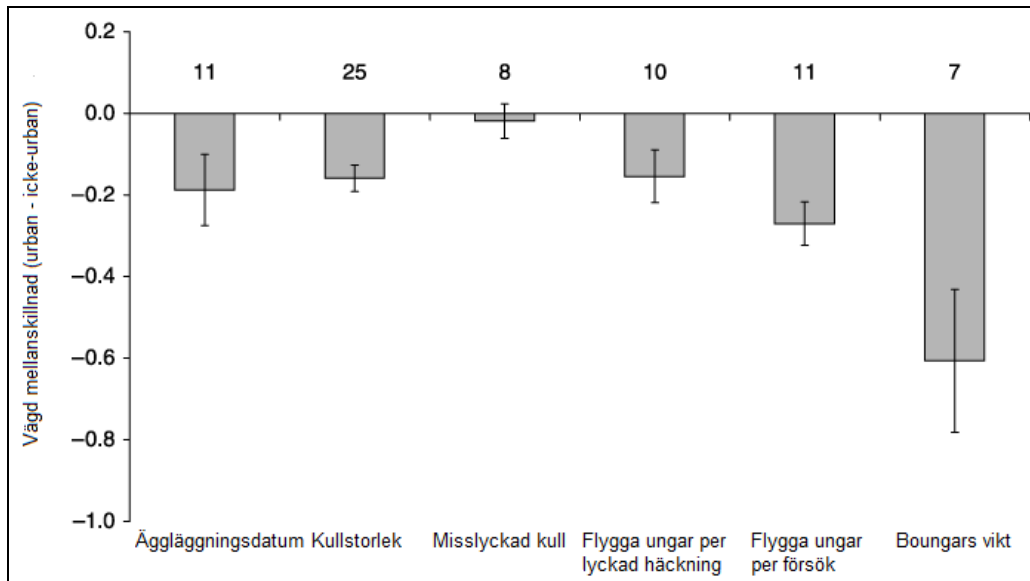


Figur 3. Urbana miljöer (2) uppvisar högre beståndstätheter (häckande par/ 10 ha) generellt än icke-urbana miljöer (1). I denna analys har samtliga arter behandlats tillsammans, men hänsyn har tagits till att arterna har olika beståndstätheter. I figuren visas medelskillnaden ± standardfelet. Testet är signifikant.



Figur 4. Skillnad i beståndstäthet (häckande par/10 ha) mellan icke-urbana miljöer (environ 1) och urbana miljöer (environ 2) för de elva studerade arterna. Beståndstätheten tenderar att vara högre i urbana miljöer, men för några arter finns det ingen skillnad. I figuren visas medelvärdet ± standardfelet. Se tabell 4 för antalet datapunkter per art och miljötyp. Notera att figuren visar på negativa beståndstätheter, vilket inte är möjligt i verkligheten. Testet är ej signifikant.

Demografiska data från Chamberlain visar att häckningsframgången generellt är lägre i urbana miljöer jämfört med icke-urbana (figur 5). Se Appendix III för artspecifika värden.



Figur 5. Den standardiserade medelskillnaden (inklusive 95%-konfidensintervall) för olika demografiska parametrar mellan tättingpopulationer i urbana och icke-urbana miljöer, framtagna genom meta-analys. Positiva värden indikerar urban > icke-urban. (Modifierad från Chamberlain et al 2008).

Diskussion/Slutsats

Resultaten pekar på att beståndstätheten generellt är mycket högre i urbana miljöer än i icke-urbana, samt att reproduktionsframgången är lägre i urbana miljöer. Detta innebär att urbana miljöer erbjuder habitat av lägre kvalitet än icke-urbana miljöer och att urbana populationer antagligen fungerar som sänkor. Det är även möjligt att ur resultaten dra slutsatsen att den ideala despotiska modellen är den som bäst beskriver individernas kompetitiva förmåga. Således är beståndstäthet i det här fallet ingen bra indikator på habitatkvalitet, vilket även Hedblom (2007) hävdar.

För enskilda arter går det inte att dra några egentliga slutsatser, men resultaten indikerar på att det är skillnad mellan arter. Ingen av de studerade arterna uppvisar dock lägre beståndstätheter i urbana miljöer jämfört med icke-urbana miljöer. Datamaterialet är emellertid litet, men varierar mellan arter. Bland de arter som inte tycks uppvisa några större skillnader mellan urbana och icke-urbana habitat återfinns trädkryp (*Certhia familiaris*), kråka (*Corvus corone*), skata (*Pica pica*), bofink (*Fringilla coelebs*) och stenknäck (*Coccothraustes coccothraustes*). Åtminstone kråka och skata är arter med egenskaper som stämmer väl överens med de av Croci et al (2008) föreslagna faktorer som gör att vissa arter är mer anpassningsbara till habitat i urbana miljöer. Påpekas bör dock att studien inte visar om låg beståndstäthet tyder på god habitatkvalitet, vilket det inte finns någon anledning att hävda heller. Att beståndstätheten inte skiljer sig åt mellan urbana och icke-urbana habitat kan dock innebära att habitatkvaliteten är densamma, om reproduktionsframgången inte skiljer sig åt.

Robb et al (2008) visar att reproduktionsframgången för en viss art kan vara högre i urbana miljöer än i icke-urbana, eftersom det i urbana miljöer finns gott om föda under vinterhalvåret, vilket gör att individerna har en god hälsostatus vid häckningssäsongens inledning. Hur resultatet av häckningen blir beror dock av tillgången på naturlig föda,

eftersom ungarna behöver det (Chamberlain et al 2008, Robb et al, 2008). Eftersom mina resultat tyder på att häckningsframgången är lägre i urbana habitat jämfört med icke-urbana kan det innebära att födobrist möjligen är en av anledningarna. Att vikten på ungarna även den är lägre i urbana miljöer kan även det tyda på födobrist och/eller låg kvalitet på födan.

Utöver föda finns det många andra populationsstyrande faktorer som styr populationsutveckling (se tidigare avsnitt) och som skulle kunna skilja sig mellan urbana och icke-urbana miljöer. Emellertid verkar det vara svårt att dra slutsatser om dessa. Att till exempel predationsgraden skiljer sig mellan miljöer och att detta beror av urbaniseringsgraden går ej att hävda utifrån de studier jag har granskat. Med all sannolikhet finns det en mängd andra parametrar som avgör betydelsen av populationsstyrande faktorer, deras förhållande till varandra och hur de påverkar populationer.

Vad som inte nämns i Chamberlain et al (2008) och som därigenom inte tas upp i den här studien, är huruvida det finns skillnader mellan dödligheten för vuxna fåglar i habitat av olika urbaniseringsgrad. Denna faktor påverkar en individs fitness (förmåga att föra vidare gener till nästa generation) på ett mycket betydande sätt. Till exempel skulle det vara möjligt att olika livsstrategier gynnas i olika habitat, vilket är fallet i många naturliga miljöer. En individ som stressar för att hinna med att häcka flera gånger har kanske högre fitness i ett visst habitat än andra individer, även om den inte lever lika länge till följd av att kroppen slits fortare. I andra habitat råder kanske det omvända förhållandet. Många havsfåglar häckar vartannat år med en unge som följd av varje häckning, vilket är vad som är möjligt utifrån födoresurser. De kan dock leva i åtskilliga decennier. Vissa tättingar, såsom mesar (Paridae), häckar flera gånger per år och producerar ett dussintal ungar varje säsong. Det är dock ovanligt att de blir mer än ett par år gamla. Denna strategi verkar dock gynnas i den miljön. Fler studier måste göras för att klarlägga huruvida olika livsstrategier är mer framgångsrika i urbana habitat och vice versa.

Croci (2008), Möller (2009) och Mennechez (2008) visar att särskilda egenskaper gör att vissa fågelarter på ett enklare sätt än andra kan etablera sig i urbana miljöer och därigenom följa människan. Den här studien visar dock att även om de lyckas etablera sig har de ofta sämre reproduktionsframgång. Därför finns det inte någon som helst anledning att hävda att deras naturliga miljöer är onödiga ur bevarandeperspektiv. Vore det inte för de högkvalitativa habitaterna skulle det inte finnas några populationer i habitat av lägre kvalitet, baserat på source-sinkteorin. Även om urbana miljöer erbjuder habitat verkar de oftast vara lågkvalitativa, vars populationer är beroende av ett individinflöde för att upprätthålla individantalet. Detta innebär på intet sätt att urbana miljöer är betydelselösa ur bevarandeperspektiv. Enligt source-sinkteorin kan sänkor fungera som subpopulationer (delpopulationer i en större totalpopulation) i det fragmenterade landskapet av idag. Om det sker ett utbyte av individer mellan subpopulationerna ökar chanserna att totalpopulationen kan upprätthålla en god genetisk status. Subpopulationerna skulle, även om de är sänkor, kunna ha en buffrande effekt på source-populationer, genom att dessa under dåliga år fylls på med individer utifrån. Detta är möjligt eftersom fåglar har preferens för bra habitat. Urbana grönområden skulle därför kunna fylla en funktion, utöver att de är av rekreativ betydelse för människor. Hur viktiga de är beror dock av omgivande landskap (Hedblom, 2007) och hur kontakten med detta är.

Källförteckning

- Anderies, J.M. Katti, M. Shochat, E. 2007. Living in city: Resource availability, predation and bird population dynamics in urban areas. *Journal of Theoretical Biology* 247: 36-49.
- Bauer, K.M. Glutz von Blotzheim, U.N. 1985-1997. *Hanbuch der Vögel Mitteleuropas: Band 10-14.*
- Chamberlain, D.E. Cannon, A.R. Toms, M.P. Leech, D.I. Hatchwell, B.J. Gaston, K.J. 2008. Avian productivity in urban landscapes: a review and meta-analysis. *Ibis* (2009) 151: 1-18.
- Cleargeau, P. Savard, J.P.L, Mennechez, G. Falardeau. 1998 Bird abundance and diversity along an urban-rural gradient: A comparative study between two cities on different continents. *The Condor* 100: 413-425.
- Clements, J (red.). 2007. *The Clements Checklist of Birds of the World, sjätte upplagan.* Cornell University Press.
- Croci, S. Butet, A. Cleargeau, P. 2008. Does urbanization filter birds on the basis of their biological traits? *The Condor* 110(2): 223-240.
- Gilroy, J. & Sutherland, W.J. 2007. Beyond ecological traps: perceptual errors and undervalued resources. *Trends in Ecology and Evolution* 22(7): 351-356
- Hedblom, M. 2007. *Birds and Butterflies in Swedish Urban and Peri-urban Habitats: a Landscape Perspective.* Swedish University of Agricultural Sciences, Department of Ecology. Doctoral Thesis.
- Johnson, M.D. 2007. Measuring habitat quality: a review. *The Condor* 109: 489-504.
- Lloyd, P. Martin, T.E. Redmond, R.L. Lagner, U. Hart, M.M. 2005. Linking demographic effects of habitat fragmentations across landscapes to continental source-sink dynamics. *Ecological Applications* 15(5): 1504-1514.
- Mattsson, B.J. Cooper, R.J. 2009. Multiscale analysis of the effects of rainfall extremes on reproduction by an obligate riparian bird in urban and rural landscapes. *The Auk* 126(1): 64-76.
- McDonnell, M.J. Pickett, S.T.A. 1990. Ecosystem structure and function along urban-rural gradients: an unexploited opportunity for ecology. *Ecology* 71: 1232-1237.
- Mennechez, G. Cleargeau, P. 2006. Effects on habitat generalists: Starlings not so flexible? *Acta Oecologica* 30: 182-191.
- Möller, A.P. 2009. Successful city dwellers: a comparative study of the ecological characteristics of urban birds in the Western Palearctic. *Oecologica* 159: 849-858.
- Newhouse, M.J. Marra, P.P, Johnson, L.S. 2008. Reproductive success of House Wrens in suburban and rural landscapes. *The Wilson Journal of Ornithology*. 120(1): 99-104.
- Okes, N.C. Hockey, P.A. Cumming, G.S. 2008. Habitat Use and Life History as Predictors of Bird Responses to Habitat Change. *Conservation Biology* 22(1): 151-162.

- Partecke, J. Van't Hof, T. Gwinner, E. 2004. Differences in the timing of reproduction between urban and forest European Blackbirds (*Turdus merula*): result of phenotypic flexibility or genetic differences? *Royal Society* 271: 1995-2001.
- Reale, J.A. Blair, R.B. 2005. Nesting Success and Life-History Attributes of Bird Communities Along an Urbanization Gradient. *Urban Habitats* 3(1).
- Robb, G.N. McDonald, R.A. Chamberlain, D.E. Reynolds, S.J. Harrison, T.J.E. Bearhop, S. 2008. Winter feeding of birds increases productivity in the subsequent breeding season. *Biology Letters* 4: 220-223.
- Rodevald, A.D. Shustack, D.P. 2008. Urban flight: understanding individual and population-level responses of Nearctic – Neotropical migratory birds to urbanization. *Journal of Animal Ecology* 77: 83-91.
- Schochat, E. Warren, P.S. Faeth, S.H. McIntyre, N.E. Hope, D. 2006 From patterns to emerging processes in mechanistic urban ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 186-191
- Viktor, T. 2009. Revirtäthhet och boplatssval av skata *Pica pica* i olika typer av urbana miljöer. *Ornis Svecica* 19: 13-18.

Appendix I

Beståndstäthet i olika miljöer, beståndstätheten anges i par/10 ha. Samtliga data är hämtade från Handbuch der Vögel Mitteleuropas (Glutz och Bauer). Om det i kolumn för år och källa är tomt kommer datan från närmast ovanstående källa. Om det däremot är ett streck betyder det att årtal eller källa inte finns.

<i>Art</i>	<i>Beståndstäthet</i>	<i>Område</i>	<i>År</i>	<i>Källa</i>
Koltrast	2 – 5,3	Skogsmiljöer, Danmark	1955	Lind
	1 – 3,4	Stadsmiljöer, Danmark		
	1,7 – 3,3	Granbjörkskog, Bielowieser Urwald	1983	Tomialojc et al
	2,5	Fuktig al-björkskog, Bielowieser Urwald		
	2,2	Mindre fuktig, svartal- björkskog, Bielowieser Urwald		
	1,6 – 2,3	Lind-avenbokskogar, Bielowieser Urwald		
	1,7	Tall-ekskog, Bielowieser Urwald		
	0,8	Fattigare tallskogar, Bielowieser Urwald		
	0,4 – 1,3	Gransskogar med hedmark, Bielowieser Urwald		
	0,8	Blåbärsgransskogar, Bielowieser Urwald		
	26	Stadspark, Zürich	1946	Epprecht
	1	Centrala Kiel	1964	Erz
	2	Centrala Dortmund		
	6	Bostadsområden, Kiel		
	4,5	Bostadsområden, Dortmund		
	9	Villaområden, Kiel		
	9,5	Villaområden, Dortmund		
	12	Stora stadsparker, Kiel		
	23,5	Stora stadsparker, Dortmund		
	16 – 20	Kyrkogårdar och småträdgårdar, Kiel		
	20 – 26	Kyrkogårdar och småträdgårdar, Dortmund		
	23	Botaniska trädgården, Poznan, Polen	1983	Luniak
	28	Botaniska trädgården, Slupsk, Polen		
	0,7 – 2,5	Warszawa, 1967	1970	
	≤ 13	Warszawa, 1973	1980	
Talgoxe	2,4 – 3,5	Al-/askskogar med gran i mellanskiktet, Polen	1984, 1987	Tomialojc et al
	3,2 – 4,0	Lindrika ek-/avenbokskogar, Polen		
	0,4 – 0,6	Tall-/gransskogar med		

		lövträdsinslag, Polen		
	1	Produktionsbarrskog med litet lövträdsinslag, Polen		
	1,2	110 byar runt om Siedlce, Östra Polen	-	Kot
	7,1 – 11,7	Stadspark i flodlågland, Wrocław	1986	Luniak et al
	9,4 – 13	Gammal parkmiljö, Lazienki-Park, Warszawa		
	6,8 – 10	Ek-avenbokskog, Odertal		
	0,9 – 8	Småträdgårdar och bostadskvarter i städer, Schlesien		
	1,9 – 5,5	Tallblandskogar, Schlesien		
	0,5 – 1,5	Byar, Schlesien		
	10,4 – 12,2	120-årig ek-avenbokskog, Südhessen	1987	Löb
	12 – 14	Park, Leipzig	1939	Berndt och Frieling
	4,3	Kyrkogård, Ostberlin	1979	Oberkau
	5,5	Villakvarter, småträdgårdar, Hamburger Gartenstadtzone	1980	Mulsow
Blåmes	5,4 – 28,3	Småträdgårdar, Berlin	1983	Wittberger
	1,4 – 2,2	Ek-lind-avenbokskogar med graninslag, Bialowieser Urwald	1984	Tomialojc et al
	3,5 – 4,7	Ek-lind-avenbokskogar med graninslag, Bialowieser Urwald		
	4,0 – 10,2	Ek-avenbokskogar, Odertales/Schlesien	1991	Stawowy
	≤ 7,1	Gamla ekskogar, Großpolen		
	5,0	Svartal-björkskogar, Großpolen	1964	Bednorz och Bogucki
	2,2 – 3,2	Al-askskogar med gran i mellanskiktet, Bielowieser Urwald	-	-
	5 – 16	Parkmiljöer och kyrkogårdar, Belgien – Polen	1939, 1979, 1980	Berndt och Frieling, Dobberkau, Dhondt och Eykermann etc
	0,5	110 byar runt om Siedlce, Östra Polen		
Nötväcka	1,7 – 2,4	Bielowieser Urwald	1991	Wesolowski et al
	3,0 – 4,6	Bielowieser Urwald		
	0,05-0,1	Brukad skog med dominans av barrträd	1983	Protrowska et al
	8,3 (3,6 ha)	Schönbrunns slottspark, Wien	1981	-
Trädkrypare	≤ 1,4	Tallskog med underskikt av lövträd, Mecklenburg-	1977	Klafs och Stübs

		Vorpommern		
	1,5	Blandskog, Mecklenburg-Vorpommern		
	0,1	Bosskog, Mecklenburg-Vorpommern		
	0,7	Äldre bosskog, Mecklenburg-Vorpommern		
	0,5	Bosskog med tall och ek, Mecklenburg-Vorpommern		
	0,7	Bosskog med mycket ek, Mecklenburg-Vorpommern		
	1,5	Svartal och ask, Mecklenburg-Vorpommern		
	0,3	Al-/björkträsk, Mecklenburg-Vorpommern		
	-	Liten ek- och talldunge ,Mecklenburg-Vorpommern		
	-	Liten ekdunge, Mecklenburg-Vorpommern		
	-	Liten talldunge, Mecklenburg-Vorpommern		
	0,3	Kyrkogård (Altes Nadholtz), Mecklenburg-Vorpommern		
	-	Kyrkogård (Lindenalleen), Mecklenburg-Vorpommern		
	-	Stadspark, Mecklenburg-Vorpommern		
Kråka	0,92	Buskmarker, Plateau de Diesse, Berner Jura	1968-1986	Link et al
	0,75	Grönområde, Siegmündung, Nordrhein		
	0,66	Grönområde, Bruderholz, Basel		
	0,58	95 % åker, 5 % skog, Reusstal, Aargau		
	0,37	45 % åker, 5 % skog, Wauwiler Hügeland, Luzern		
	0,30	30 % grönområde, 70 % åker, Wauwiler Moos, Luzern		
	0,30	90 % åker, 10 % skog, västra Braunschweig/Niedersachsen		
	0,24	Dammiljö, Barycz-Niederung, Polen (1980)		
	0,13	Dammiljö, Barycz-Niederung, Polen (1985)		
	0,18	38 % åker, 60 % skog, Kr. Kamenz, Oberlausitz (1953)		
	0,046	38 % åker, 60 % skog, Kr. Kamenz, Oberlausitz (1963)		
	0,07	Tallskog, Südheide,		

		Niedersachsen (1972)		
	-	Brandhärjat område, Niedersachsen (1976)		
	0,06	Grönområde, Friedländer Gr. Wiese, Mecklenburg- Vorpommern		
	0,037	70 % åker, 30 % skog, Kr. Zossen, Brandenburg		
	0,01	Blandskog, Sachsenwald, Schlesweig-Holstein		
	0,004	Åker, vinodling, Seewinkel, Burgenland		
	1,37	Stadspark, Berlin, Gr. Tiergarten		
	0,46	Grönt bostadsområde, Berlin, Zehlendorf-Ost		
	0,40	Zoo/Park, Berlin Tierpark		
	0,36	Äldre bostadsområde, Berlin- Spandau-Mitte		
	0,1	Industriområde, Berlin, Tempelhof		
	0,09	Nybyggt område, Berlin, Reinickendorf		
Skata	0,13	Flodlågland, Warszawa	1983- 1991	Rzepala et al
	0,05	Jordbrukslandskap, Västpolen, Poznan	1963- 1969	
	0,06	Jordbrukslandskap, Västpolen, Poznan		
	0,09	Jordbrukslandskap, Västpolen, Szczecin	1979	
	0,08	Jordbrukslandskap, Västpolen, Wroclaw	1978- 1979	
	0,25	Jordbrukslandskap, Västpolen, Tarnowskie Góry/Oberschlesien		
	0,03	Öppet landskap, Ostpolen	1978- 1981	
	0,03	Halvöppet landskap, Ostpolen		
	0,05	Landskap rikt på skogsdungar, Ostpolen		
	0,58	Fem byar, Legnica, Västpolen	1963- 1966	
	0,17	Fem byar, Leszno, Västpolen	1968- 1971	
	0,49	110 byar, Siedlece-Warszawa, Ostpolen	1979- 1982	
	0,82	Stadsmiljö, Poznan, Västpolen	1978- 1979	
	1,84	Nyare kvarter, Poznan, Västpolen	1987	

	1,04	Stadsmiljö, Zielona Góra, Västpolen	1987	
	0,32	Elva småstäder runt Zielona Góra	1983-1987	
	0,32	Stadsmiljö, Gliwice, södra centralpolen	1988	
Stare	0,29	Inre av Bialowieser Urwald	1984	Tomialojc et al
	7,40	Utkanten av Bialowieser Urwald		
	14,8	Utkanten av sumpskog, Bialowieser Urwald		
	1,1	Gammal bokskog, Schlesien	1991	Dyrcz, 1991
	26,6	Ek-avenbokskog i öppet landskap, Wroclaw	1977	Tomilojc et al
	12,6	Skogar, Schlesien		
	66,0	Skogsdungar på fält, byar, perifera stadsparkar, Schlesien		
	80,9	Parkmiljö, stadscentrum, Schlesien	1970,-74, -91	Tomialojc och Dyrcz
	2,9	Fem byar, Leszno	1970-1978	Tomialojc et al
	14,2	23 byar, Siedlce		
	3,5	Centrum, Legnica	1970-1979	
	4,5	Centrum, Poznan		
	11,4	Centrum, Koszalin		
	13,2	Centrum, Siedlce		
	15,7	Gammalt bostadskvarter, Legnica		
	7,5	Gammalt bostadskvarter, Wroclaw		
	14,5	Gammalt bostadskvarter, Poznan		
	13,1	Gammalt bostadskvarter, Koszalin		
	6,7	Gammalt bostadskvarter, Warszawa		
	7,8	Gammalt bostadskvarter, Siedlce		
	17,3	Villakvarter, Legnica		
	4,3	Villakvarter, Wroclaw		
	8,4	Villakvarter, Poznan		
	13,2	Villakvarter, Koszalin		
	11,9	Villakvarter, Siedlce		
	21,1	Stadspark, Legnica		
	80,9	Stadspark, Wroclaw		
	20,5	Stadspark, Poznan		
	20,0	Stadspark, Koszalin		
	22,0	Stadspark, Warszawa		
	2,7	Småträdgårdar, Legnica		
	10,3	Småträdgårdar, Wroclaw		
	36,0	Småträdgårdar, Warszawa		

Bofink	9-10	Schweiziska skogar	1970	Eplattenier et al
	5,3	Granbergsskogar, Österrike	1993	Winding
	11,7	Blandbergsskogar, Österrike		
	4-22	Äldre skogar, Tyskland	1959	Thiele
	≥ 4	Yngre skogar, Tyskland		
	15,4 (7,8 ha)	Kyrkogård, Lausanne, Schweiz	1953, 1965	Chessex et al
	22,2 (6,3 ha)	Kyrkogård, Lausanne, Schweiz	1978	
	10,9	Villaområde med tätt bestånd av äldre träd, Österrike	1987	Landmann
	1,1–1,6	Nybyggt bostadsområde, Österrike		
	5,5	Fem bergsbyar, Österrike		
	4,3	Osnabrück	1994	Kooiker
	5,9	Osnabrück, stadskärnan		
	9,2	Osnabrück, parkmiljö		
Grönfink	2,3	Donauauen, Eckertsau, Niederösterreich	1990	Kollar
	1,5	Skogsområden, Mellaneuropa	1962	Glutz
	0,9	Skogsområden utanför Hamburg	1980	Mulsow
	39,7 (6,3 ha)	Kyrkogård, Lausanne, Schweiz	1966	Chessex et al
	11,6	Nord- och Östtyska kyrkogårdar		
	35,3 (8,5 ha)	Småträdgårdar, Hamburg	1980	Mulsow
	12	Bylandskap utanför Hamburg		
	7,4	Gartenstadtzone, Hamburg		
	29 (8,5 ha)	Parkmiljö, Salzburg	1974	Winding
	22-26	Villaområde, Innsbruck	1987	Landmann
	11 – 17	Nybyggt område, Innsbruck		
Stenknäck	4,9 – 6,6	By med gamla trädgårdar och buskar, Bennekom/Gelderland	1988- 1990	Bijlsma
	6,3 – 8,4	Utkanten av ek-avenbokskog, Bialowieser Urwald	1991- 1995	Tomialojc
	4,0 – 7,8	Centrum av ek-avenbokskog, Bialowieser Urwald		
	0,2 – 1,2	Löv- och blandskogar, Frankrike	1985	Muller
	≤ 1,8	Ek- och ek-avenbokskog, Vogesen		
	≤ 2,3	Bokskogar, Burgund		
	0,3	Grönområden i innerstad, Hamburg	1980	Mulsow
	0,2	Skogar runt Hamburg		
	0,1	Gartenstadtzone		

Appendix II

Värden från variansanalysen (General Linear Model) som genomfördes på beståndstäthetsdata.

Univariate Tests of Significance for density (Spreadsheet1) Sigma-restricted parameterization Type III decomposition; Std. Error of Estimate: 10,49858					
	SS	Degr. of - Freedom	MS	F	p
Intercept	3946,28	1	3946,284	35,80360	0,000000
species	3596,22	10	359,622	3,26276	0,000780
urban	648,88	1	648,877	5,88709	0,016463
species*urban	1021,03	10	102,103	0,92635	0,510900
Error	16202,39	147	110,220		

urban; LS Means (Spreadsheet1) Current effect: F(1, 147)=5,8871, p=,01646 Type III decomposition						
	urban	density - Mean	density - Std.Err.	density - -Std.Err	density - +Std.Err	N
1	1	3,753631	1,365899	2,387732	5,11953	81
2	2	8,874150	1,608753	7,265397	10,48290	88

species*urban; LS Means (Spreadsheet1) Current effect: F(10, 147)=,92635, p=,51090 Type III decomposition							
	species	urban	density - Mean	density - Std.Err.	density - -Std.Err	density - +Std.Err	N
1	blackbird	1	2,24444	3,49953	-1,25508	5,74397	9
2	blackbird	2	13,08750	2,62465	10,46285	15,71215	16
3	Great tit	1	3,72857	3,96809	-0,23952	7,69666	7
4	Great tit	2	8,73750	3,71181	5,02569	12,44931	8
5	Blue tit	1	5,40000	4,28603	1,11397	9,68603	6
6	Blue tit	2	14,93333	6,06136	8,87197	20,99470	3
7	Nuthatch	1	2,36667	6,06136	-3,69470	8,42803	3
8	Nuthatch	2	8,30000	10,49859	-2,19859	18,79859	1
9	treecreeper	1	0,60909	3,16544	-2,55635	3,77453	11
10	treecreeper	2	0,10000	6,06136	-5,96136	6,16136	3
11	crow	1	0,27394	2,54628	-2,27234	2,82022	17
12	crow	2	0,46333	4,28603	-3,82270	4,74936	6
13	chaffinch	1	10,60000	4,69511	5,90489	15,29511	5
14	chaffinch	2	9,37500	3,71181	5,66319	13,08681	8
15	greenfinch	1	1,90000	7,42362	-5,52362	9,32362	2
16	greenfinch	2	19,94000	4,69511	15,24489	24,63511	5
17	hawfinch	1	3,61667	4,28603	-0,66936	7,90270	6
18	hawfinch	2	2,33333	6,06136	-3,72803	8,39470	3
19	magpie	1	0,08556	3,49953	-3,41397	3,58508	9
20	magpie	2	0,69750	3,71181	-3,01431	4,40931	8
21	starling	1	10,46500	4,28603	6,17897	14,75103	6
22	starling	2	19,64815	2,02045	17,62769	21,66860	27

Appendix III

Den genomsnittliga skillnaden \pm standarfelet för demografiska parametrar mellan urbana och icke-urbana habitat (modifierad från Chamberlain et al 2008).

Parameter	Art	Genomsnittlig skillnad (U – non-U)	n	Icke-urbana habitat	Referens
Äggläggningsdatum	Koltrast	-9.3	1	Skogshabitat	Lack 1968
	Talgoxe	-8.58 \pm 3.01*	4	Skogshabitat	Perrins 1965, Schmidt & Steinbach 1983, Dhondt et al. 1984, Cowie & Hinsley 1988
	Blåmes	-0.06 \pm 0.93*	3	Skogshabitat	Perrins 1965, Dhondt et al. 1984, Cowie & Hinsley 1988
	Stare	-0.45 \pm 2.00*	2	Rural	Siriwardena & Crick 2002, Mennechez & Clergeau 2006
	Skata	-5.17 \pm 0.18*	2	Rural	Eden 1985, Antonov & Atanasova 2003
	Kråka	-2.0	1	Rural	Richner 1989
Kullstorlek	Koltrast	-0.22 \pm 0.07	6	Skogshabitat (4), rural (2)	Snow 1958 (2 ^b), Havlin 1963, Batten 1973, O'Connor & Shrubbs 1986, Schnack 1991
	Talgoxe	-1.44 \pm 0.11*	6	Skogshabitat (5), rural (1)	Perrins 1965, Berressem et al. 1983, Schmidt 1988, Cowie & Hinsley 1988, Hamann et al. 1989, Solonen 2001
	Blåmes	-1.15 \pm 0.22*	5	Skogshabitat	Perrins 1965, Schmidt & Einloffachenbach 1983, Cowie & Hinsley 1988, Luniak et al. 1992, Solonen 2001
	Stare	-0.26 \pm 0.18*	4	Rural	O'Connor & Shrubbs 1986, Luniak et al. 1992, Siriwardena & Crick 2002, Mennechez & Clergeau 2006
	Skata	-0.14 \pm 0.15	3	Rural	Eden 1985, O'Connor & Shrubbs 1986, Antonov & Atanasova 2003
	Pilfink	-0.02*	1	Rural	Luniak et al. 1992
	Bofink	-0.18 \pm 0.13	2	Skogshabitat	Snow & Mayer-Gross 1967, O'Connor & Shrubbs 1986
	Grönfink	0.00 \pm 0.00	2	Rural	Snow & Mayer-Gross 1967, O'Connor & Shrubbs 1986
Misslyckade häckningar	Koltrast	-22.53 \pm 13.47	2	Skogshabitat (1), rural (1)	Snow 1958, Batten 1973
	Talgoxe	-5.10	1	Rural	Solonen 2001
	Blåmes	-1.90	1	Rural	Solonen 2001
	Stare	5.65 \pm 5.65*	2	Rural	Siriwardena & Crick 2002, Mennechez &

	Skata	-20.30 ± 10.70*	2	Rural (1), human/non-human (1)	Clergeau 2006 Baeyens 1981, Birkhead 1991
	Kråka	-3.00	1	Rural	Richner 1989
	Bofink	-1.00	1	Skogshabitat	Snow & Mayer-Gross 1967
	Grönfink	3.00	1	Rural	Snow & Mayer-Gross 1967
	Koltrast	18.40	1	Skogshabitat	Schnack 1991
	Talgoxe	15.75 ± 12.66*	2	Skogshabitat (1), rural (1)	Berressem <i>et al.</i> 1983, Solonen 2001
	Blåmes	-6.00	1	Rural	Solonen 2001
	Skata	-5.00*	1	Rural	Eden 1985
	Bofink	-7.00	1	Skogshabitat	Snow & Mayer-Gross 1967
	Grönfink	1.00	1	Rural	Snow & Mayer-Gross 1967
Ungdödlighet ^e	Koltrast	10.80	1	Skogshabitat	Snow 1958
	Talgoxe	35.00*	1	Skogshabitat	Perrins 1965
	Blåmes	25.10*	1	Skogshabitat	Perrins 1965
	Skata	-12.00	1	Rural	Eden 1985
Kulldödlighet	Skata	0.20	1	Rural	Birkhead 1991
Ungar/lyckad häckning	Talgoxe	-2.42 ± 0.41	2	Skogshabitat (1), rural (1)	Cowie & Hinsley 1988, Solonen 2001
	Blåmes	-1.24 ± 0.81	3	Skogshabitat (1), rural (2)	Cowie & Hinsley 1988, Luniak <i>et al.</i> 1992, Solonen 2001
	Stare	0.01 ± 0.56*	3	Rural	Luniak <i>et al.</i> 1992, Crick <i>et al.</i> 2002, Mennechez & Clergeau 2006
	Skata	-0.40 ± 0.13	2	Rural	Eden 1985, Antonov & Atanasova 2003
	Kråka	-1.14	1	Rural	Richner 1989
	Pilfink	-0.47*	1	Rural	Luniak <i>et al.</i> 1992
Ungar per häckningssäsong	Talgoxe	-2.44 ± 1.36	2	Skogshabitat (1), rural (1)	Hamann <i>et al.</i> 1989, Solonen 2001
	Blåmes	-2.18 ± 0.93	2	Skogshabitat (1), rural (1)	Schmidt & Einloffachenbach 1983, Solonen 2001
	Stare	-0.33*	1	Rural	Siriwardena & Crick 2002
	Skata	0.68 ± 0.28*	3	Rural (2), human/non-human (1)	Baeyens 1981, Birkhead 1991, Antonov & Atanasova 2003
Häckningsförsök/år	Koltrast	0.11	1	Rural	Batten 1973
	Talgoxe	-0.50*	1	Rural	Luniak <i>et al.</i> 1992
	Blåmes	0.00	1	Rural	Luniak <i>et al.</i> 1992
	Stare	0.05*	1	Rural	Luniak <i>et al.</i> 1992
	Pilfink	-0.09 ± 0.01*	2	Skogshabitat (1), rural (1)	Seel 1968, Luniak <i>et al.</i> 1992
Ungar/par och år	Koltrast	0.33 ± 0.52	2	Skogshabitat (1), rural (1)	Havlin 1963, Batten 1973

	Stare	0.57	1	Rural	Luniak <i>et al.</i> 1992
	Skata	0.30	1	Rural	Eden 1985
	Kråka	-0.36	1	Rural	Richner 1989
	Pilfink	0.57	1	Rural	Luniak <i>et al.</i> 1992
Boungars vikt	Koltrast	-3.00	1	Skogshabitat	Snow 1958
	Talgoxe	-1.90	1	Skogshabitat	Cowie & Hinsley 1988
	Stare	-8.00*	1	Rural	Mennechez & Clergeau 2006
	Skata	-2.00	1	Rural	Eden 1985
	Kråka (hona)	-66.00	1	Rural	Richner 1989

^a The urban sample was from gardens, including rural as well as suburban gardens.

^b Snow (1958b) presents estimates from his own field study and from nest record data.

^c Whole nest failure (%)

^d Proportion of eggs laid that fail to result in fledged young (%)

^e Proportion of young hatching that fail to fledge (%)

^f Daily nestling mortality rate (%)

^g Nesting attempts that fledged where at least one young was alive at the end of the summer.