



Globala uppvärmningens påverkan på fåglars fenologi

Flyttfåglar och stannfåglar.

Kasper Ives

Självständigt arbete • 15 hp

Sveriges lantbruksuniversitet, SLU

Fakulteten för naturresurser och jordbruksvetenskap • Institutionen för ekologi

Biologi och miljövetenskap

Uppsala 2025



Globala uppvärmningens påverkan på fåglars fenologi. Flyttfåglar och stannfåglar.

The impact of global warming on bird phenology. Migratory and resident birds.

Kasper Ives

Handledare: Jonas Knape, SLU, Institutionen för ekologi
Examinator: Tomas Pärt, SLU, Institutionen för ekologi

Omfattning: 15 hp
Nivå och fördjupning: Grundnivå, G2E
Kurstitel: Självständigt arbete i Biologi, G2E
Kurskod: EX0894
Program/utbildning: Biologi och miljövetenskap
Kursansvarig inst.: Institutionen för vatten och miljö
Utgivningsort: Uppsala
Utgivningsår: 2025
Omslagsbild: Olle Amcoff
Upphovsrätt: Alla bilder används med upphovspersonens tillstånd.
Nyckelord: Klimatförändringar, fenologisk mismatch, stannfåglar, flyttfåglar, häckning

Sveriges lantbruksuniversitet

Fakulteten för naturresurser och jordbruksvetenskap
Institutionen för ekologi

Sammanfattning

Klimatförändringar har orsakat omfattande fenologiska förändringar hos både flytt- och stannfåglar, särskilt i form av tidigarelagd äggläggning och förändrad ankomsttid till häckningsområden. Stannfåglar, som vistas i häckningsområdet året runt, tenderar att anpassa sin fortplantning mer flexibelt efter lokala klimatförhållanden. Flyttfåglar, särskilt långdistansflyttare, är ofta mer styrda av externa signaler som dagslängd och har därmed svårare att justera sin timing kring häckning i takt med förändrad tidpunkt för födomängdstoppar.

Dessa skillnader i anpassningsförmåga har lett till en fenologisk divergens mellan grupperna (stannfåglar och flyttfåglar). De fenologiska skillnader som uppstår i korrelation till klimatuppvärmningen kan orsaka en så kallad mismatch – en avvikelse som till exempel kan vara mellan när fågelungar behöver föda och när denna föda är som mest tillgänglig.

Denna mismatch i tid kan också skapa nya ekologiska interaktioner. I vissa fall använder flyttfåglar social information från tidigare häckande stannfåglar för att justera sitt eget häckningsbeteende. Detta kan dock även leda till ökad konkurrens om resurser som föda och boplatser när deras häckningsperioder överlappar.

Fenologiska förändringar påverkar därmed inte bara varje art individuellt, utan formar även den ekologiska dynamiken mellan arter. Hur väl olika arter lyckas anpassa sig – och hur de interagerar med varandra – kommer att ha avgörande betydelse för deras framtida reproduktionsframgång och överlevnad i ett snabbt förändrat klimat.

Nyckelord: climate change, phenological mismatch, resident birds, migratory birds, nesting.

Abstract

Climate change has caused extensive phenological shifts in both migratory and resident birds, particularly in the form of earlier egg-laying and altered arrival times at breeding sites. Resident birds, which remain in the breeding area year-round, tend to adjust their reproduction more flexibly in response to local climate conditions. Migratory birds, especially long-distance migrants, are often more influenced by external cues such as day length, making it harder for them to adjust their timing in line with shifts in peak food availability.

These differences in adaptive capacity have led to a phenological divergence between the two groups (residents and migrants). The phenological differences that emerge in correlation with climate warming can result in a so-called mismatch — a discrepancy, for example, between the time when chicks need food and when food is most abundant.

This divergence also creates different ecological interactions. In some cases, migratory birds use social information from earlier-breeding resident species to adjust their own breeding behaviour. However, this may also lead to increased competition for resources such as food and nesting sites when their breeding periods overlap.

Phenological changes thus affect not only individual species, but also shape the ecological dynamics between them. How well different species manage to adapt — and how they interact with

each other — will be crucial for their future reproductive success and survival in a rapidly changing climate.

Keywords: climate change, phenological mismatch, resident birds, migratory birds, nesting.

Innehållsförteckning

Tabellförteckning	7
Figurförteckning	8
1. Inledning	9
1.1 Stannfåglar	10
1.2 Flyttfåglar	10
2. Metod	11
2.1 Kriterier för källkritik	11
2.2 Specifikation av sökord	12
3. Resultat	14
3.1 Förändring häckning	16
3.2 Mismatch	18
3.3 Konkurrens	19
3.4 Informationsanvändning	20
4. Diskussion	22
4.1 Mismatch eller slump	22
4.2 Konkurrens, mer än bara mismatch	23
Referenser	25

Tabellförteckning

Tabell 1. Beskrivning av artiklar, Referens (författare, år), om den handlar om flytt eller stannfåglar, vad det är för typ av studie (rapport/tidskriftsartikel osv), antalet arter samt artnamn, typ av data (om det är populationsdata eller liknande), fenologiska mått (vilken typ av fenologiska mått artikeln inkluderar), och om artikeln är kvantitativ eller inte gällande informationen.¹⁴

Figurförteckning

Figur 1. Analysen baseras på data från 7 flyttfåglar och 7 stannfåglar, diagrammet visar hur många dagar tidigare per år fåglarna lägger sina ägg: Stannfåglar:17

1. Inledning

Klimatförändringar är en av vår tids största miljöutmaningar, som påverkar naturen på många olika sätt. En tydlig effekt på detta är förändringar i fenologi hos fåglar, det vill säga tidtabellen för återkommande biologiska händelser som häckning, födosök och migration. Fåglar är mycket känsliga för sådana förändringar, vilket gör dem till viktiga indikatorer på hur ekosystem påverkas av klimatförändringar (Ottvall et al. 2008). Denna text kommer att undersöka hur den globala uppvärmningen påverkar fenologin hos flyttfåglar och stannfåglar. En hypotes kring detta fenomen benämns "mismatch hypothesis", ett fenomen vi kommer fördjupa oss i (se rubrik 3.1) samt vilka konsekvenser detta kan komma att ge. Global uppvärmning förändrar fenologin hos både flytt- och stannfåglar, men effekterna skiljer sig åt mellan grupperna. Flyttfåglar riskerar att tappa sin tajming med naturens rytm, medan stannfåglar kan anpassa sig snabbare – men är ändå utsatta för andra risker (Dunn & Møller 2014). Dessa förändringar kan få konsekvenser för hela ekosystem, där fåglar spelar en viktig roll som både rovdjur och bytesdjur. För att möta framtidens utmaningar krävs fortsatt forskning, övervakning och åtgärder för att lindra naturens påverkan på fågelpopulationer (Vitasse et al. 2021).

Klimatförändringar påverkar fågelpopulationer på olika sätt beroende på art och flyttningsmönster. Varmare vintrar har gynnat vissa stannfåglar och kortflyttare, som gärdsmyg (*Troglodytidae*), blåmes (*Cyanistes caeruleus*) och nötväcka (*Sitta europaea*), vilka ökat i antal och utbredning (Meller et al. 2018). Långdistansflyttare, som övervintrar söder om Sahara, har däremot minskat under de senaste 30 åren, troligen på grund av svårigheter att anpassa häckningstid med födotillgång samt ökad konkurrens (Ottvall et al. 2008). Det finns fortfarande stora kunskapsluckor i Sverige kring klimatförändringens påverkan på fåglar, vilket visar på behovet av mer forskning. För att skydda fågelarter krävs att vi förstår hur deras årscykler påverkas, särskilt utifrån deras flyttningsstrategier (Ottvall et al. 2008).

Arbetets huvudsakliga syften är att bättre förstå om stann- och flyttfåglar har några fenologiska anpassningar som skiljer sig åt, och hur de påverkas av globala uppvärmningen. (1) Vad kan dessa anpassningar leda till för konsekvenser. (2) Kan denna skillnad komma att påverka hur grupperna förhåller sig till varandra.

För att undersöka hur dessa anpassningar skiljer och påverkar fåglars ekologi har en litteraturstudie genomförts. Särskilt fokus har lagts på effekter relaterade till födotillgång och tajmningen av migration och häckning samt konkurrens mellan grupperna. Relevanta vetenskapliga artiklar har hittats genom systematiska

sökningar i databaserna Google Scholar, Web of Science, JSTOR och ScienceDirect. Sökorden (climate change, phenological mismatch, resident birds, migratory birds, nesting) har anpassats för att fånga in studier som behandlar både biologisk fenologi och ekologiska konsekvenser av klimatrelaterade förskjutningar hos fåglar. Artiklarna har valts ut baserat på relevans för ämnet, publiceringsår (1979 och framåt), samt att majoriteten av källorna varit sakkunniggranskade.

1.1 Stannfåglar

Stannfåglar, som talgoxe och nötskrika, bor kvar i samma område året om och är därför mer direkt påverkade av lokala klimatförhållanden. De har visat större flexibilitet i sin fenologi och kan tidigarelägga häckning eller justera födosöksbeteenden när temperaturen förändras (Samplonius et al. 2018).

Även stannfåglar riskerar dock att komma ur balans. Om de börjar häcka tidigare för att temperaturen tillfälligt stiger men sedan drabbas av ekologiska fällor i form av kyla eller snöfall, kan både ägg och ungar ta skada (Søraker et al. 2022).

1.2 Flyttfåglar

Flyttfåglar är beroende av att tajma sin flyttning och häckning med säsongsbundna resurser, som exempelvis insekter och växtlighet. I takt med att klimatet blir varmare anländer många flyttfåglar tidigare till sina häckningsområden i Europa och andra tempererade zoner. Denna tidigare ankomst styrs ofta av temperaturen i vinterkvarteren eller på flyttvägen (Ottvall et al. 2008).

Ett stort problem för många arter är den fenologiska obalans som kan uppstå mellan exempelvis födotillgångens toppar och tidpunkten för häckning. Denna så kallade obalans kan leda till negativa konsekvenser för arter genom att försämra deras reproduktiva framgång och i förlängningen påverka populationens storlek. Exempelvis kan insektskläckning ske tidigare än fåglarna hinner anlända, vilket leder till att deras ungar får för lite mat. Långdistansflyttare, som exempelvis näktergal och lövsångare, har särskilt svårt att anpassa sin fenologi inför flytten tillbaka till häckningsområden under näringstoppen eftersom deras flytt ofta utlöses av dagslängd snarare än temperatur. Detta gör dem sårbara för klimatförändringens effekter (Visser et al. 2012).

2. Metod

För att besvara frågeställningen om hur klimatförändringar påverkar fenologin hos flytt- och stannfåglar, samt hur detta relaterar till fenomen som fenologisk mismatch och konkurrens, genomfördes en systematisk litteraturstudie. Arbetet inledes med att definiera relevanta sökord (climate change, phenological mismatch, resident birds, migratory birds, nesting) för att identifiera vetenskapliga artiklar som behandlar ämnet. Därefter genomfördes en urvalsprocess där varje artikels innehåll bedömdes utifrån relevans för studiens syfte. Artiklar som uppfyllde kriterierna granskades i sin helhet. I de följande styckena beskrivs dessa steg mer ingående, från sökstrategi till urval och analys.

Totalt granskades 33 artiklar i den inledande sökfasen. Av dessa valdes 19 ut för en djupare analys, då de bedömdes vara mest relevanta utifrån studiens syfte. Urvalet baserades på följande kriterier: artiklarna skulle behandla skillnader mellan flytt och stannfåglar, belysa tidigarelagda migrations- eller häckningsdatum i relation till klimatförändringar, samt inkludera ekologiska aspekter såsom konkurrens eller informationsanvändning. Artiklar som endast behandlade enskilda arter utan jämförelse mellan olika flyttstrategier eller som saknade koppling till fenologiska förändringar sorterades bort. De utvalda studierna har därefter lästs i sin helhet för att skapa en djupare förståelse för forskningsupplägg, resultat och tolkningar.

Slutligen har den mest väsentliga informationen extraherats och sammanställts tematiskt. Informationen i fråga har kopplats till flytt och stannfåglar och bestått av kvantitativa mått på förskjutna flytt och häckningsdatum, information gällande förändringar i fåglarnas fenologi och beteende (till exempel konkurrens mellan flytt och stannfåglar), samt effekter av mismatch och konkurrens kopplade till temperaturökningen som ett resultat av globala uppvärmningen. Detta har möjliggjort en jämförande analys mellan studierna i syfte att identifiera återkommande mönster, avvikelser och kunskapsluckor relaterade till förskjutning av häckningstider, ekologi och konkurrens mellan grupperna och den fenologiska mismatchen hos fåglarna.

2.1 Kriterier för källkritik

I mitt informationssökande har jag valt ut olika typer av artiklar beroende på publikation, datum (år) och författare (för att se att författaren/författarna har en

akademisk bakgrund eller erfarenhet inom ämnet). Majoriteten av artiklarna är tidskriftsartiklar, men det finns även rapporter som exempelvis begärts av Naturvårdsverket, samt olika peer reviews. Datum har varit en del av sökandet för att få en kronologisk ordning på informationen, de tidigaste artiklarna är från 2008 med arbeten som pågått från 1979→2024. De senaste artiklarna är från 2024. Detta för att få en helhetsbild hur det sett ut för fåglarna de senaste 45 åren och för att kunna avgöra möjliga förändringar.

2.2 Specifikation av sökord

Under litteratursökningen har särskild vikt lagts vid att identifiera vetenskapliga artiklar med hög relevans för studiens syfte. Sökningar har genomförts i databaserna **Google Scholar**, **Web of Science**, **ScienceDirect** och **JSTOR**, vilka valdes ut på grund av deras omfattande täckning av peer-reviewed forskning inom ekologi och klimatvetenskap.

För att hitta relevanta publikationer har ett antal nyckelord använts, såsom “climate change”, “phenological mismatch”, “resident birds”, “migratory birds” samt “nesting”. Kombinationer av dessa termer har testats med hjälp av Boolean-operatorer (AND, OR) för att förfina sökresultaten. Urvalsprocessen har varit iterativ, där sökstrategin successivt justerats för att optimera träffsäkerheten och få fram artiklar som tydligt belyser relationen mellan fenologiska förskjutningar, konkurrens och fåglars migration för att få en helhetsbild över hur den globala uppvärmningen påverkar flytt och stannfåglar, samt om det finns fenologiska skillnader/likheter.

Granskningen och urvalet av artiklar visade att sökorden “migratory birds”, “nesting” och “climate change” ofta ledde till studier som belyste förändringar i häckningstidpunkt (nesting) hos både flyttfåglar och stannfåglar. Många av dessa artiklar använde stannfåglar (“resident birds”) som jämförelsegrupp, vilket gjorde det möjligt att identifiera skillnader i respons mellan båda dessa grupper. Denna kombination av sökord var därmed särskilt användbar för att hitta en tillräckligt stor mängd relevanta studier om förskjutningar i häckningsfenologi.

Vidare visade sig kombinationen av “phenological mismatch”, “climate change” och variationer av “migratory birds” OR/AND “resident birds” vara effektiv för att hitta artiklar som beskrev hur ekologiska processer har förändrats i takt med klimatförändringarna. Genom dessa artiklar framkom även en inblick om hur flytt- och stannfåglar påverkas av, och behöver förhålla sig till, förändrade

förhållanden i sin omgivning och till varandra.

Efter att ha läst de kvantitativa måtten och samlat in information kring det, fokuserade jag på informationen kring interaktioner mellan fåglarna. Ett flertal artiklar belyste hur just konkurrens och informationsanvändning hade en stor inverkan på dessa interaktioner mellan arterna. Så efter en subjektiv bedömning beslutade jag mig för att inkludera information som innehöll konkurrens och informationsanvändning mellan arterna i mitt arbete.

3. Resultat

Totalt granskades 19 vetenskapliga artiklar inom ämnesområdet klimatförändringars effekter på flytt och stannfåglar. Urvalet baserades på studiernas relevans för frågeställningen, med fokus på skillnader mellan flytt- och stannfåglar, tidigareläggning av häckning samt ekologiska interaktioner såsom konkurrens. Efter en bedömning av artiklarna valdes 8 artiklar, dessa 8 artiklar hade tydliga långsiktiga mått på tidigareläggning av äggläggning hos flytt och stannfåglar (Nr. 4, 6, 7, 8, 10, 11, 13, 17, se tabell 1.). Dessa artiklar inkluderade ett brett val av fåglar (se figurtext 1) vilket gav en god grund för att identifiera gemensamma mönster och variationer i fenologiska responsen hos olika fågelarter.

Tabell 1. Beskrivning av artiklar, Referens (författare, år), om den handlar om flytt eller stannfåglar, vad det är för typ av studie (rapport/tidskriftsartikel/informationssida), antalet arter samt artnamn, typ av data (om det är populationsdata eller liknande), fenologiska mått (vilken typ av fenologiska mått artikeln inkluderar, så som äggläggning m.m), och om artikeln är kvantitativ eller inte gällande informationen.

Nr	Referens (författare, år)	Flyttfåglar / Stannfåglar	Typ av studie	Antal arter	Artnamn (om en)	Typ av data	Fenologiskt mått	Kvantitativt mått (ja/nej)
1	(Ottvall et al. 2008)	Båda	Rapport	-	-	Populationsdata	Häckning	Nej
2	(Jones & Cresswell 2010)	Flyttfåglar	Tidskriftsartikel	Flera	<i>Passeriformes</i>	Populationsdata	Flera	Ja
3	(Visser et al. 2012)	Båda	Tidskriftsartikel	2	<i>Passeriformes</i>	Förändringar i fåglar och deras födas fenologi	Häckning och föda	Ja
4	(Dunn & Møller 2014)	Båda	Tidskriftsartikel	6	<i>Passeriformes</i>	Data om fenologiska skiftningar	Flera	Ja
5	(Møller et al. 2016)	Båda	Tidskriftsartikel	27	-	Fågelinventeringsdata	Flera	Ja
6	(Wegge & Rolstad 2017)	Stannfåglar	Tidskriftsartikel	2	<i>Phasianidae</i>	Population och häckning	Häckning	Ja
7	(Samplonius et al. 2018)	Båda	Tidskriftsartikel	4	<i>Passeriformes</i>	Klimatdata, häckningsfenologi	Flera	Ja
8	(Rakhimberdiev et al. 2018)	Flyttfåglar	Tidskriftsartikel	1	<i>Limosa lapponica taymyrensis</i>	Flyttstrategi	Flera	Ja
9	(Møller et al. 2018)	Båda	Tidskriftsartikel	Flera	-	Ringmarkering, fågelpopulationer	Migration	Ja

10	(Lameris et al. 2019)	Flyttfåglar	Tidskriftsartikel	1	<i>Branta leucopsis</i>	Klimatdata	Flera	Ja
11	(Vitasse et al. 2021)	Båda	Tidskriftsartikel	Flera	<i>Passeriformes</i> och <i>Passeriformes</i>	Data om fenologiska skiftningar.	Flera	Ja
12	(Bates et al. 2023)	Båda	Tidskriftsartikel	Flera	-	Äggläggningsfenologi	Äggläggning	Ja
13	(Solís et al. 2023)	Stannfåglar	Tidskriftsartikel	1	<i>Parus major</i>	Äggläggningsfenologi	Äggläggning	Ja
14	(Andreasson et al. 2023)	Båda	Tidskriftsartikel	2	<i>Passeriformes</i>	Äggläggningsfenologi	Flera	Ja
15	(Søraker et al. 2022)	Båda	Tidskriftsartikel	2	<i>Passeriformes</i>	Häckningsfenologi	Flera	Ja
16	(Bailey et al. 2022)	Stannfåglar	Tidskriftsartikel	2	<i>Passeriformes</i>	Klimatdata	Flera	Ja
17	(Reiczigel et al. 2024)	Båda	Tidskriftsartikel	5	-	Ringmarkeringsdatum	Migration	Ja
18	(<i>Eurasian Blue Tit Overview, All About Birds, Cornell Lab of Ornithology</i> u.å.)	Stannfåglar	Informationssida	1	<i>Cyanistes caeruleus</i>	Övergripande beskrivning	Äggläggning	Ja

Under granskningen identifierades återkommande ämnen som var centrala för att förstå hur klimatförändringar påverkar fåglars fenologi och de ekologiska konsekvenserna för olika grupper. De ämnen som visade sig var:

1: Förskjutning i häckningstidpunkt

Många av de granskade studierna visade att både flytt- och stannfåglar tidigare lägger sin fortplantning som respons på ökade temperaturer. Skillnader mellan grupperna, t.ex. att stannfåglar i högre grad följer lokala temperatur- eller vegetationssignaler, framkom tydligt (Samplonius et al. 2018) (Søraker et al. 2022). Detta tema är direkt kopplat till frågeställningen då det belyser själva den fenologiska förändringen (Visser et al. 2012).

2: Fenologisk mismatch

Ett centralt tema var att klimatförändringarna inte bara orsakar tidigare fortplantning, utan även en potentiell mismatch mellan fåglarnas häckning och tillgången på resurser (t.ex. insekter) (Vitasse et al. 2021). Detta fenomen påverkar särskilt flyttfåglar som är beroende av exakta tidpunkter i två geografiska områden (övervintrings- och häckningsområden). Denna mismatch har konsekvenser för reproduktiv framgång och populationstillväxt (Isaac et al. 2024) (Visser et al. 2012).

3: Konkurrens

Flera studier belyste hur förändringar i tidpunkten för häckning kan förändra interaktionen mellan arter. Exempelvis kan stannfåglar som häckar tidigare ha fördel i kampen om bohål, föda eller revir (Samplonius et al. 2018). Detta visar på indirekta konsekvenser av fenologisk skifte som kan påverka överlevnad och reproduktion hos konkurrerande arter (Vitasse et al. 2021).

4: Informationsanvändning

Ett mer oväntat men återkommande tema var hur vissa flyttfåglar använder information från stannfåglar för att justera sin häckningstidpunkt. Detta tyder på en komplex ekologisk dynamik där social och miljömässig information samverkar med klimatsignaler, vilket i sin tur påverkar möjligheten att anpassa sig till klimatförändringar (Samplonius et al. 2018).

Genom att sammanställa det insamlade materialet kunde dessa fyra områden sammanföras som nyckelfaktorer för att förstå de fenologiska skillnaderna och konsekvenserna mellan flytt- och stannfåglar. Varje tema belyser både skillnader i respons på klimatförändringar och de följd effekter dessa skillnader kan få på individ- och populationsnivå.

3.1 Förändring häckning

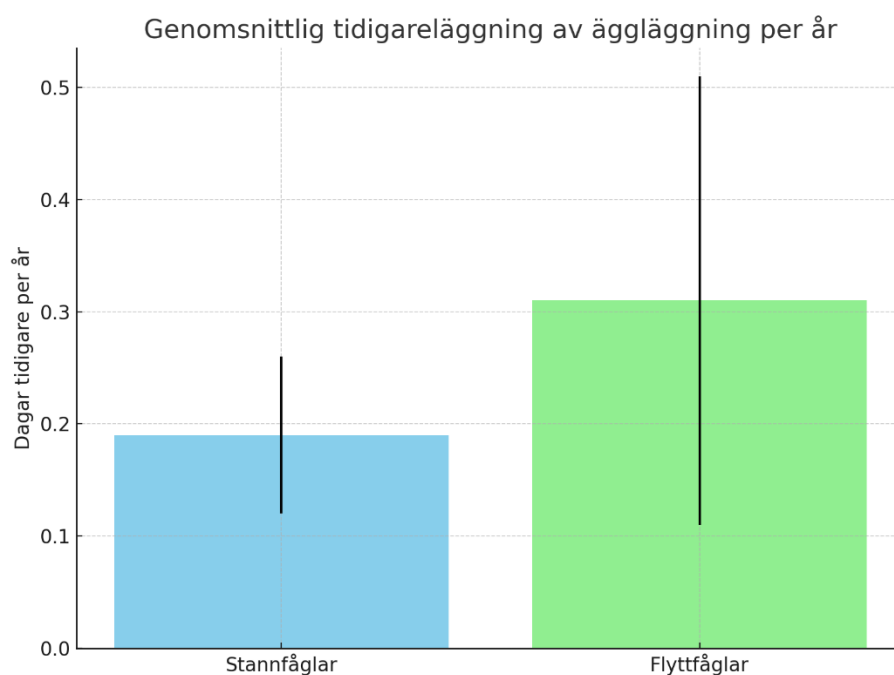
Klimatförändringar har en djupgående inverkan på fåglars ekologi, där den mest märkbara effekten är en förskjutning i tidpunkten (fenologin) för fortplantningen (Visser et al. 2012). Många organismer, inklusive fåglar, justerar sin fortplantningsfenologi som svar på klimatförändringar (Samplonius et al. 2018). En långsiktig studie som jämförde data från 72 arter mellan 1872 till 2015 fann att alla arter utom en skiftade till tidigare initiala ägglägningsdatum, om man skulle göra en uträkning hamnade den genomsnittliga förskjutningen på ca 10 dagar (Bates et al. 2023).

Skillnad mellan residenta fåglar och flyttfåglar:

Framflyttningen av äggläggningen är inte enhetlig över alla fågelgrupper. För vissa tättingar som till exempel gärdsmyg (*Troglodytidae*) har högre temperaturer visat sig vara associerades med högre produktivitet (årligt antal ungar per vuxen fågel) (Meller et al. 2018).

Det nämns också att residenta mespopulationer, som talgoxe (*Parus major*) och blåmes (*Cyanistes caeruleus*) har tidigare lagt sin äggläggning kraftigare i relation till temperaturökningar än flyttfåglar som svartvit flugsnappare (*Ficedula hypoleuca*) (Samplonius et al. 2018). Men det finns också tecken som tyder på att denna skiftning i äggläggning inte alltid påverkar stannfåglar mer än flyttfåglar.

Vissa flyttfåglar har skjutit fram sina häckningsdatum betydligt tidigare än många stannfåglar (Rakhimberdiev et al. 2018). Denna skillnad i respons har redan lett till en divergens i ägglägningsdatum mellan de undersökta fågelgrupperna. Arterna i fråga valdes på grund av deras kvantitativa information kring tidpunkt för äggläggning, efter en sammanställning av artiklar visade det sig att det fanns flertal studier korrelerade till just de arter som ingått i sammanställningen (se Figur 1 för sammanställning av arter).



Figur 1. Analysen baseras på data från 7 Flyttfåglar (*Limosa lapponica*, *Ficedula hypoleuca*, *Branta leucopsis*, *Larus canus*, *Buteo lagopus*, *Hirundo rustica*, *Sturnus vulgaris*) och 7 stannfåglar (*Parus major*, *Cyanistes caeruleus*, *Lyrurus tetrix*, *Tetrao urogallus*, *Poecile palustris*, *Passer montanus*, *Lagopus muta*), diagrammet visar hur många dagar tidigare per år fåglarna lägger sina ägg:

Stannfåglar (Blå stapel) - Genomsnittlig tidigareläggning: 0,19 dagar per år. Spridning (standardavvikelse): ±0,07 dagar.

Flyttfåglar (Grön stapel) - Genomsnittlig tidigareläggning: 0,31 dagar per år. Spridning (standardavvikelse): ±0,20 dagar.

Källor: (Dunn & Møller 2014) (Wegge & Rolstad 2017) (Rakhimberdiev et al. 2018) (Lameris et al. 2019) (Solis et al. 2023) (Vitasse et al. 2021) (Reiczigel et al. 2024) (Eurasian Blue Tit Overview, All About Birds, Cornell Lab of Ornithology u.å.)

3.2 Mismatch

En påverkan den globala klimatförändringarna kan ha på just fåglar kan benämnas med något som heter "Fenologisk mismatch". Fenologisk mismatch uppstår när tidpunkten för fåglars biologiska aktivitet som häckning eller födosök inte längre sammanfaller optimalt med tidpunkten för maximal födotillgång. Detta tidsmässiga skifte leder till en "mismatch" som kan resultera i lägre reproduktiv framgång (Visser et al. 2012).

Två centrala hypoteser som förklarar hur klimatförändringar kan leda till fenologisk mismatch mellan fåglars fortplantning och tillgången på föda:

1: Signal- eller "cues"-hypotesen

Denna hypotes utgår från att fåglar använder vissa miljösignaler – till exempel dagslängd för att tajma sin häckning. Problemet uppstår när dessa signaler inte längre stämmer överens med den faktiska tidpunkten när födotillgången för fåglar är som störst, exempelvis därför att temperaturen (som påverkar insekternas födotopp, som i sin tur blir mat till fåglarna) förändras snabbare än dagslängden. Det kan leda till att fåglarna lägger ägg vid fel tidpunkt i förhållande till när maten för ungarna finns tillgänglig (Visser et al. 2012).

2: Begränsnings- eller "constraint"-hypotesen

Enligt denna hypotes beror mismatchen på att det finns biologiska eller fysiologiska begränsningar som hindrar fåglarna från att inleda häckningen så tidigt som vore optimalt. Även om de skulle kunna uppfatta rätt tidpunkt, är kostnaderna – till exempel ökad risk för dödlighet eller lägre reproduktiv framgång vid tidig häckning – så höga att det inte lönar sig att anpassa sig fullt ut. Ett exempel är långdistansflyttare, som har svårare att anpassa tidpunkten för häckning, eftersom de inte kan förutse lokala temperaturförändringar i sina häckningsområden (Visser et al. 2012).

Klimatförändringar har visat sig starkt bidra till en fenologisk mismatch i när fåglar häckar i förhållande till när födan är som rikast. Varmare vårar gör att fåglarnas födotopp infaller tidigare, vilket gör att vissa fågelarter – särskilt tropikflyttare med långa migrationsvägar – inte hinner anpassa sig till den tidigarelagda födotoppen som mest består av insekter och deras larver. Detta kan leda till försämrad reproduktiv framgång (fitness) och i slutändan bidra till minskande populationer (Vitasse et al. 2021). Samtidigt kan mildare vintrar i häckningsområdena gynna överlevnaden hos stannfåglar och medeldistansflyttare, som stannar/anländer tidigare på våren. Detta kan skapa ökad konkurrens om resurser för de långdistansflyttare som anländer senare (Ottvall et al. 2008). För närvarandet visar resultaten att pågående klimatförändringar är negativa för

långdistansflyttare, både direkt (svårt att tajma häckningen) och indirekt (försämrade konkurrensförmåga, se vidare i sektion 3.3) (Ottvall et al. 2008). Det finns dock komplexitet och variation i hur olika populationer påverkas av mismatch. Orsaken till varför mismatch är skadligt i vissa populationer men inte i andra är en viktig fråga, och kan relateras till faktorer som säsongsvariation i resurser och om populationsstorleken begränsas av föda (bottom-up kontroll) (Dunn & Møller 2014).

Även om många flyttfåglar anländer och påbörjar häckningen tidigare som svar på varmare vårar, är variationen mellan år stor. Denna respons antas snarare spegla fåglars flexibilitet på individnivå än genetiska förändringar i populationerna. Bakgrunden till fenologisk mismatch är alltså en komplex interaktion mellan klimatförändringar som ändrar tidpunkten för ekologiska resurser (som föda) och individernas individuella anpassning till dessa variationer (Ottvall et al. 2008). Det kan också förekomma mismatch mellan flera trofiska nivåer, t.ex. mellan värdväxt och fjärilslarver, vilket i sin tur kan påverka fåglar och deras födosökande (Wegge & Rolstad 2017). Trots att vissa effekter och samband har identifierats, finns det fortfarande kunskapsluckor om de exakta orsakerna och konsekvenserna för många arter (Kharouba & Wolkovich 2023).

3.3 Konkurrens

Flyttfåglar, som svartvit flugsnappare, kan dra nytta av social information från stannfåglar, som talgoxar och blåmesar (Samplonius et al. 2018). En experimentell studie visade att flugsnappare företrädesvis bosatte sig i skogsområden med tidigt häckande mesar. Troligtvis för att mesarna då haft mer tid att lokalisera ett område som har hög tillgång till föda, samt är skyddat mot predation. ”In support of the information use hypothesis, an experimental study manipulating tit densities found that flycatchers bred the earliest in plots with intermediate densities of great tits (Forsman, Hjernquist, Taipale, & Gustafsson, 2008), and it was also found that that flycatchers can use timing information of tits for their settlement decisions (Samplonius & Both, 2017)”.

Stannfåglar, som talgoxar, visar sig ha en större förmåga att följa variationer i lokal vårfenologi, som lövsprickningen hos björk, jämfört med tropikflyttande fågelarter (Søraker et al. 2022). Detta tyder på att de kan använda lokala miljösignaler mer flexibelt för att justera sin äggläggningstidpunkt för att optimera nyttjandet av födoresurser för ungarna. Flyttfåglarnas varierande ankomstdatum kan vara en begränsande faktor för deras förmåga att snabbt anpassa sig till lokala vårförhållanden (Søraker et al. 2022).

Konkurrens

Mesar och flugsnappare är konkurrenter under häckningssäsongen. De tävlar intensivt om häckningsplatser, såsom holkar och trädhålor under den ibland plötsliga våren (Samplonius et al. 2018). De utnyttjar också delvis samma föda, vilket skapar konkurrens om resurser. I områden med mildare vintrar och tidigarelagda vårar som resultat av den globala uppvärmningen, där fler stannfåglar (som mesar) överlever och upptar lämpliga häckningsplatser, detta kan då pressa flyttfåglarnas (som flugsnapparens) häckande till att bli relativt senare genom interspecifik konkurrens. När flugsnapparna anländer senare som ett resultat av en tidigarelagd vår kan häckningsplatser/föda begränsas via mellanartskonkurrens. Det behövs bättre kunskap om de ekologiska interaktionerna mellan dessa arter, särskilt i relation till delad och icke-delad föda (Samplonius et al. 2018). I populationer av partiella flyttfåglar, där vissa individer flyttar medan andra stannar, kan konkurrens om resurser särskilt föda, påverka hur stor andel som väljer att stanna kvar under vintern. Fåglar med mer flexibla och rörliga födosöksstrategier har en fördel, eftersom de kan anpassa sitt beteende efter variationer i tillgången på föda, både över tid och i olika geografiska områden. Denna opportunistiska strategi gör det möjligt för dem att bättre hantera miljöförändringar och variation i födotillgången. (Meller et al. 2016).

3.4 Informationsanvändning

Både informationsanvändning och konkurrens har fenologiska komponenter. När klimatförändringar leder till att mesar och flugsnappare tidigarelägger sin äggläggning i olika takt, kan den fenologiska överlappningen mellan arterna förändras (Samplonius et al. 2018).

Ökad fenologisk överlappning mellan arter har kopplats till ökad dödlighet för flugsnappare i holkar som används av mesar, vilket tyder på att konkurrensen intensifieras när deras häckningsperioder ligger närmare varandra i tiden (Samplonius et al. 2018).

Dock visar resultat också att flugsnapparnas fenologi påverkas positivt av mesarnas fenologi, utöver temperaturen, särskilt i områden där skillnaden i genomsnittligt ägglägningsdatum mellan arterna är liten. Det väcker frågan om flugsnapparna justerar sitt ägglägningsdatum som en respons på mesarnas häckningstid. Detta kan återspegla användning av social information, en konkurrensrelaterad begränsning eller en yttre miljöpåverkan som påverkar båda arterna (Samplonius et al. 2018) (Bailey et al. 2022). Att det skapas en begränsning på grund av konkurrens mellan arterna som då påverkar deras häckning, och i sin tur inte tillåter dem att fullt ut synkronisera med lokala

födoppar, som därmed kan utsätta dem för ökad konkurrens och sämre häkningsresultat (Dunn & Møller 2014) .

4. Diskussion

En central aspekt i diskussionen kring klimatförändringarnas effekter på fåglars fenologi är skillnaderna i respons mellan stannfåglar och flyttfåglar. Det har länge antagits att långdistansflyttare är begränsade i sin förmåga att justera häckningstidpunkt i takt med klimatförändringar, bland annat på grund av svårigheter att uppfatta relevanta miljösignaler under migrationen samt tids- och energibrist vid ankomst till häckningsområdena (Rakhimberdiev et al. 2018) (Jones & Cresswell 2010). Denna begränsning har lyfts fram som en möjlig förklaring till att långflyttare i högre grad upplever fenologisk mismatch och därmed större populationsnedgångar än stannfåglar eller kortdistansflyttare (Meller et al. 2018) (Dunn & Møller 2014).

Samtidigt visar nyare studier att denna bild inte är entydig. Vissa långdistansflyttare har uppvisat en förvånansvärd grad av flexibilitet när det kommer till migrationen, detta kan påverka häckningen både positivt och negativt beroende på tiden av ankomsten inför häckningen. Detta väcker frågan om dessa arter i vissa fall faktiskt kan vara bättre rustade för att hantera klimatförändringar än tidigare antagits (se figur 1.).

Sammantaget pekar detta på att graden av sårbarhet inför klimatförändringar inte enbart avgörs av migrationsstrategi, utan också påverkas av artens ekologi, habitat, individuella adaption och potentiella förmåga till plastisk respons. Det behövs därför fortsatt forskning som nyanserar denna komplexa bild, särskilt med fokus på hur olika arter hanterar fenologiska skiften i praktiken (Søraker et al. 2022).

Den nuvarande forskningen belyser vikten av långsiktiga dataserier och att kombinera olika datakällor. Vetenskapliga museisamlingar, såsom historiska äggsamlingar, utgör en värdefull resurs för att studera fenologiska förändringar över långa tidsperioder (över 150 år i en studie) (Bates et al. 2023). Att kombinera dessa historiska data med moderna fältdata på fåglar, deras bytesdjur (t.ex. insekter) och växter kan ge en bredare bild av hur hela ekosystem påverkas.

4.1 Mismatch eller slump

En nyligen genomförd systematisk översikt som testade hypotesen om "match-mismatch" fann inget generellt stöd för negativa fitness effekter av tidsmässig förskjutning över terrestriska system (Kharouba & Wolkovich 2023). De påpekar att många studier inte uppfyller hypotesens underliggande antaganden och att data

som behövs för att robust testa hypotesen saknas. Hälften av de interaktioner som studerades visade inget samband mellan fitness och relativ timing (Kharouba & Wolkovich 2023).

Geografiska skillnader kan spela roll. I Nearktis (Nordamerika) korrelerade fenologisk mismatch med populationsminskningar, men i Palearktis (Europa/Asien) var migrationsavståndet mellan häcknings- och vinterkvarter viktigare (Jones & Cresswell 2010). Detta kan antyda att effekterna av global klimatförändring kan vara viktigare i Nearktis (Jones & Cresswell 2010). Den fenologiska mismatch-hypotesen förutsäger negativa populationseffekter när mismatchen ökat, vissa studier har jämfört hur snabbt fåglars häckningstid och tidpunkten för deras föda förändrats över tid. I vissa områden skedde förändringen i samma takt, men i andra låg fåglarna efter. När fåglar inte anpassar sig lika snabbt som födan uppstår en fenologisk mismatch, vilket kan minska ungarnas överlevnad och försämra häckningens framgång, vilket har observerats i vissa specifika studier och arter (som svartvit flugsnappare) (Visser et al. 2012). Dock visar bredare jämförande analyser och nyare granskningar att sambandet inte är entydigt över alla arter och platser, och att varierande mekanismer eller andra faktorer kan påverka populationsnivån mer än själva mismatch (Dunn & Møller 2014) (Kharouba & Wolkovich 2023).

Denna studie är även begränsad i sitt datamaterial. I Figur 1 jämfördes sju arter av stannfåglar och sju arter av flyttfåglar för att beräkna en medianförskjutning i häckningstid. Urvalet omfattar endast ett litet antal arter och kan därför inte generaliseras till att representera hela grupperna. Trots detta kan jämförelsen ge en indikation på potentiella skillnader mellan grupperna. Resultatet visar att det inte finns någon entydig trend som pekar på att en viss grupp konsekvent förskjuter sin häckningstid mer än den andra, vilket tyder på att responsen på klimatförändringar kan variera betydligt även inom grupperna.

4.2 Konkurrens, mer än bara mismatch

Även om fenologisk mismatch ofta framhålls som en nyckelfaktor bakom minskad reproduktiv framgång hos fåglar, tyder forskning på att dess betydelse inte kan ses som ensam faktor. Ett exempel är interaktionen mellan blåmesar (*Cyanistes caeruleus*) och svartvit flugsnappare (*Ficedula hypoleuca*), där det blir tydligt att konkurrens om resurser spelar en minst lika viktig roll.

Studier visar att flugsnapparens häckningstid inte enbart påverkas av temperatur, utan även av blåmesarnas fenologi (Søraker et al. 2022). Detta antyder att flyttfåglar som flugsnappare använder sig av social information från stannfåglar,

men också att de är under tryck att hinna före dem i en sorts kapplöpning om resurser.

I områden där blåmesar häckar tidigt – i takt med tidigare födotoppar orsakade av klimatförändringar – kan flugsnapparen hamna i ett underläge. Även om den anpassar sin ankomsttid, måste den inte bara matcha födotoppen utan också undvika att konkurreras ut från de bästa boplatserna och födoytorna.

Detta pekar mot att det inte är mismatch i sig som är det största hotet, utan en kombination av förändrade ekologiska villkor och en ökad konkurrens mellan arter. I en snabbt föränderlig miljö gäller det för arterna att inte bara anpassa sig – utan att göra det snabbare än sina konkurrenter. För flugsnapparen innebär detta att både timing och konkurrensstrategi måste optimeras samtidigt, vilket gör dess situation särskilt komplex.

Sammanfattningsvis påvisas det att klimatförändringar redan orsakar betydande fenologiska och spatiala skiftningar hos fåglar och andra taxa. Flyttstrategier för flyttfåglar och lokala anpassningar hos stannfåglar verkar spela en roll i hur sårbar en art är för dessa förändringar, även om den exakta dynamiken mellan stannfåglar och flyttfåglar är komplex och kräver ytterligare forskning. Vikten av historiska data och integrerade studier över olika taxa och tidsperioder är viktig för att förstå och förutsäga biodiversitetens svar på framtida klimatförändringar (Bates et al. 2023).

Referenser

- Andreasson, F., Nord, A. & Nilsson, J.-Å. (2023). Variation in breeding phenology in response to climate change in two passerine species. *Oecologia*, 201 (1). <https://doi.org/10.1007/s00442-022-05306-5>
- Bailey, L.D., van de Pol, M., Adriaensen, F., Arct, A., Barba, E., Bellamy, P.E., Bonamour, S., Bouvier, J.-C., Burgess, M.D., Charmantier, A., Cusimano, C., Doligez, B., Drobniak, S.M., Dubiec, A., Eens, M., Eeva, T., Ferns, P.N., Goodenough, A.E., Hartley, I.R., Hinsley, S.A., Ivankina, E., Juškaitis, R., Kempenaers, B., Kerimov, A.B., Lavigne, C., Leivits, A., Mainwaring, M.C., Matthysen, E., Nilsson, J.-Å., Orell, M., Rytönen, S., Senar, J.C., Sheldon, B.C., Sorace, A., Stenning, M.J., Török, J., van Oers, K., Vátka, E., Vriend, S.J.G. & Visser, M.E. (2022). Bailey, Liam D. 2022. *Nature Communications*, 13 (1), 1–10. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-29635-4>
- Bates, J.M., Fidino, M., Nowak-Boyd, L., Strausberger, B.M., Schmidt, K.A. & Whelan, C.J. (2023). Climate change affects bird nesting phenology: Comparing contemporary field and historical museum nesting records. *Journal of Animal Ecology*, 92 (2), 263–272. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13683>
- Dunn, P.O. & Møller, A.P. (2014). Changes in breeding phenology and population size of birds. *Journal of Animal Ecology*, 83 (3), 729–739
- Eurasian Blue Tit Overview, All About Birds, Cornell Lab of Ornithology* (u.å.). https://www.allaboutbirds.org/guide/Eurasian_Blue_Tit/overview [2025-05-14]
- Isaac, J.L., Williams, S.E. & Medina, L.S. (2024). Climate Change and Extinctions. I: Scheiner, S.M. (red.) *Encyclopedia of Biodiversity (Third Edition)*. Academic Press. 324–330. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-822562-2.00367-4>
- Jones, T. & Cresswell, W. (2010). The phenology mismatch hypothesis: are declines of migrant birds linked to uneven global climate change? *Journal of Animal Ecology*, 79 (1), 98–108. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01610.x>
- Kharouba, H.M. & Wolkovich, E.M. (2023). Lack of evidence for the match-mismatch hypothesis across terrestrial trophic interactions. *Ecology Letters*, 26 (6), 955–964. <https://doi.org/10.1111/ele.14185>
- Lameris, T.K., Jong, M.E. de, Boom, M.P., Jeugd, H.P. van der, Litvin, K.E., Loonen, M.J.J.E., Nolet, B.A. & Prop, J. (2019). Climate warming may affect the optimal timing of reproduction for migratory geese differently in the low and high Arctic. *Oecologia*, 191 (4). <https://doi.org/10.1007/s00442-019-04533-7>
- Meller, K., Piha, M., Vähätalo, A.V. & Lehikoinen, A. (2018). A positive relationship between spring temperature and productivity in 20 songbird species in the boreal zone. *Oecologia*, 186 (3), 883–893. <https://doi.org/10.1007/s00442-017-4053-7>
- Meller, K., Vähätalo, A.V., Hokkanen, T., Rintala, J., Piha, M. & Lehikoinen, A. (2016). Interannual variation and long-term trends in proportions of resident individuals in partially migratory birds. *Journal of Animal Ecology*, 85 (2), 570–580
- Ottvall, R., Edenius, L., Elmberg, J., Engström, H., Green, M., Holmqvist, N., Lindström, Å., Tjernberg & Pärt, T. (2008). *Populationstrender för fågelarter som häckar i Sverige*. Naturvårdsverket. <https://urn.kb.se/resolve?urn=urn:nbn:se:naturvardsverket:diva-9644> [2025-05-08]

- Rakhimberdiev, E., Duijns, S., Karagicheva, J., Camphuysen, C.J., van Loon, A., Wijker, A., Keijl, G., Levering, H., Jan Visser, Heemskerk, L., Knijnsberg, L., van Roomen, M., Ruiters, P., Admiraal, P., Veldt, P., Reijnders, R., Beentjes, W., Dekinga, A., Dekker, R., Gavrilov, A., ten Horn, J., Jukema, J., Saveliev, A., Soloviev, M., Tibbitts, T.L., van Gils, J.A., Piersma, T., & VRS Castricum (2018). Fuelling conditions at staging sites can mitigate Arctic warming effects in a migratory bird. *Nature Communications*, 9 (1), 4263. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-06673-5>
- Reiczigel, J., Erős, N., Szabó, A., Vadas, A.-B. & Rózsa, L. (2024). Changes of nestling ringing dates in nine bird species over seven decades. *Scientific Reports*, 14 (1), 1–8. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-76845-5>
- Samplonius, J.M., Bartošová, L., Burgess, M.D., Bushuev, A.V., Eeva, T., Ivankina, E.V., Kerimov, A.B., Krams, I., Laaksonen, T., Mägi, M., Mänd, R., Potti, J., Török, J., Trnka, M., Visser, M.E., Zang, H. & Both, C. (2018). Phenological sensitivity to climate change is higher in resident than in migrant bird populations among European cavity breeders. *Global Change Biology*, 24 (8), 3780–3790. <https://doi.org/10.1111/gcb.14160>
- Solís, I., Álvarez, E. & Barba, E. (2023). Global warming modifies the seasonal distribution of clutches on a Mediterranean great tit population. *International Journal of Biometeorology*, 67 (2). <https://doi.org/10.1007/s00484-022-02415-x>
- Søraker, J.S., Stokke, B.G., Kleven, O., Moksnes, A., Rudolfsen, G., Skjærvø, G.R., Vaagland, H., Røskaft, E. & Ranke, P.S. (2022). Resident bird species track inter-annual variation in spring phenology better than long-distance migrants in a subalpine habitat. *Climate Change Ecology*, 3, 100050. <https://doi.org/10.1016/j.ecochg.2022.100050>
- Visser, M.E., Marvelde, L. te & Lof, M.E. (2012). Adaptive phenological mismatches of birds and their food in a warming world. *Journal of Ornithology*, 153 (Suppl 1). <https://doi.org/10.1007/s10336-011-0770-6>
- Vitasse, Y., Ursenbacher, S., Klein, G., Bohnenstengel, T., Chittaro, Y., Delestrade, A., Monnerat, C., Rebetez, M., Rixen, C., Strebel, N., Schmidt, B.R., Wipf, S., Wohlgemuth, T., Yoccoz, N.G. & Lenoir, J. (2021). Phenological and elevational shifts of plants, animals and fungi under climate change in the European Alps. *Biological Reviews*, 96 (5), 1816–1835. <https://doi.org/10.1111/brv.12727>
- Wegge, P. & Rolstad, J. (2017). Climate change and bird reproduction: warmer springs benefit breeding success in boreal forest grouse. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284 (1866), 20171528. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.1528>

Publicering och arkivering

Godkända självständiga arbeten (examensarbeten) vid SLU kan publiceras elektroniskt. Som student äger du upphovsrätten till ditt arbete och behöver i sådana fall godkänna publiceringen. I samband med att du godkänner publicering kommer SLU även att behandla dina personuppgifter (namn) för att göra arbetet sökbart på internet. Du kan närsomhelst återkalla ditt godkännande genom att kontakta biblioteket.

Även om du väljer att inte publicera arbetet eller återkallar ditt godkännande så kommer det arkiveras digitalt enligt arkivlagstiftningen.

Du hittar länkar till SLU:s publiceringsavtal och SLU:s behandling av personuppgifter och dina rättigheter på den här sidan:

- <https://libanswers.slu.se/sv/faq/228316>

☒ JA, jag, Kasper Ives har läst och godkänner avtalet för publicering samt den personuppgiftsbehandling som sker i samband med detta

☐ NEJ, jag/vi ger inte min/vår tillåtelse till att publicera fulltexten av föreliggande arbete. Arbetet laddas dock upp för arkivering och metadata och sammanfattning blir synliga och sökbara.