



BIO-3910

MASTERGRADSOPPGAVE I BIOLOGI

Kjønnsspesifikk overlevelse av unger hos
gråmåke *Larus argentatus* og svartbak *Larus marinus*

Trond Ragnar Skog Jensen

Mars, 2008

DET MATEMATISK-NATURVITENSKAPELIGE FAKULTET

Institutt for Biologi

Universitetet i Tromsø

BIO-3910

MASTERGRADSOPPGAVE I BIOLOGI

Kjønnsspesifikk overlevelse av unger hos
gråmåke *Larus argentatus* og svartbak *Larus marinus*

Trond Ragnar Skog Jensen

Mars, 2008



FORORD

Denne masteroppgaven har blitt gjennomført i samarbeid med Norsk institutt for naturforskning (NINA), Høgskolen i Bodø og Universitetet i Tromsø. Arbeidet er en del av et større nasjonalt forskningsprogram med navnet SEAPOP. Programmet ble etablert i 2005 og har fram til nå hatt fokus på områdene ved Lofoten og nordover til Barentshavet. Fra 2008 er programmet blitt utvidet til å gjelde hele kysten vår. Sjøfugl-programmet SEAPOP skal være med å gi bedre kunnskap om norske sjøfuglbestanders utbredelse, tilstand og utvikling. Sjøfugl er en viktig indikator på tilstanden i dette økosystemet.

Takk til alle som har bistått meg, vært behjelpelig og gitt meg muligheten til å jobbe med denne oppgaven under tiden som mastergradsstudent ved Universitetet i Tromsø. Spesielt takk til min hovedveileder for masteroppgaven seniorforsker Kjell Einar Erikstad ved NINA i Tromsø, som har gitt meg utfordringen og muligheten til å gjennomføre min masteroppgave, for all hjelp, veiledning og imponerende faglig innsikt og kompetanse i forbindelse med oppgaven, og for et flott, lære- og opplevelsesrikt feltarbeid i to sesonger på Hornøya i Øst-Finnmark.

I tillegg vil jeg takke:

Universitetet i Tromsø og veileder ved universitetet Nigel G. Yoccoz. Norsk Institutt for Naturforskning, og deres ansatte i Tromsø. Truls Moum ved Høgskolen i Bodø for hjelp med kjønnsbestemmelse av en hel masse fugler. Tone Kristin Reinertsen for bidrag, innspill og veiledning ved arbeidet med oppgaven. Robert T. Barrett og Kjetil Sagerup for både råd og hjelp under feltarbeidet på Hornøya. Feltpersonell for NINA som har vært til uvurderlig hjelp under feltarbeidet langt der nord, takk derfor til Lars Erik Johannesen, Stuart Murray (Skottland) og Iris Jæger. Mine venner og bekjente, samt alle medstudenter fra både nær og fjern. Alle de hyggelige franske menn og damer, som jeg traff og ble kjent med under mitt opphold på Hornøya de to årene. Bidragsytere i forbindelse med SEAPOP-programmet. Kystverket for benyttelse og tilretteliggning av fasilitetene ved fyret på Hornøya. Og tilslutt vil jeg få lov til å takke alle i familien, spesielt mamma og pappa der hjemme i Steinkjer.

Tromsø, mars 2008.

Trond Ragnar Skog Jensen

SAMMENDRAG

Det er i dag gode bevis for at fugler har muligheter til å endre kjønn på avkom (kjønns ratio) i forhold til en rekke miljøfaktorer. Dette kan skje enten ved at de produserer et overskudd av egg med unger av det ønskede kjønn (primær kjønns ratio), eller at de manipulerer kjønns ratio etter klekking ved å differensiere investeringa (eks. mating) i favør av det ene kjønn (sekundær kjønns ratio). Måkefugl er sosialt monogame, og hannen er i gjennomsnitt ca. 15-20 % større enn hunner. Hos slike arter vil det være mer kostbart å fostre opp hanner enn hunner, og det har derfor vært foreslått at når miljøforholdene er dårlige så vil det være en fordel å fostre opp hunn-avkom som trenger mindre ressurser for å vokse opp.

I denne oppgaven har jeg studert kjønns ratio og overlevelse av unger hos gråmåke *Larus argentatus* og svartbak *Larus marinus* på Hornøya i øst Finmark i to sesonger (2006 og 2007). 2006 var et år med svært dårlige hekkebetingelser, mens 2007 var et år hvor mattilgang og hekkesuksess generelt var mye bedre. I 2006 var det senere hekkestart enn i 2007, og eggene var generelt mindre (hos gråmåke, men ikke hos svartbak), og klekkevekt på unger var også generelt lavere hos begge artene. Det var også en signifikant trend hos gråmåke (i 2006, men ikke i 2007) at eggene ble mindre og at klekkevekt på ungene ble lavere utover i leggesekvensen. Denne trenden var imidlertid lik både for hunn- og hann-avkom.

I begge årene var primær kjønns ratio lik hos både gråmåke og svartbak, og primær kjønns ratio var heller ikke forskjellig fra 50:50. I løpet av de første 15 dagene etter klekking i 2006 var dødelighet av hunn-avkom mye større enn dødeligheten av hann-avkom hos både gråmåke og svartbak. Dette resulterte i en svært skeiv kjønns ratio (henholdsvis 72.2 % og 70.0 % til hanner hos gråmåke og svartbak). I 2007 var det ikke en slik differensiert dødelighet av unger hos begge arter, og kjønns ratio etter 15 dager var ikke forskjellig fra 50:50.

Dette resultatet er i sterk kontrast til teorien om at måker med kjønnsdimorfisme i forhold til størrelse, i favør av hanner, skal satse sin investering på hunn-avkom når miljøforholdene blir dårlige. Vi foreslår to mulige forklaringer på dette resultatet. Den ene er søskenrivalisering hvor hann-avkom er mer aggressive enn hunn-avkom, og at i kull hvor begge kjønn er til stede så vil hann-avkom dominere og utkonkurrere sine søstre når næringsforholdene blir dårlige. En annen mulig forklaring er at høyere dødelighet av hunn-avkom er forårsaket av

høye nivåer av organokloriner hos mødre. Det er kjent at måkebestander i nordområdene har spesielt høye nivåer av disse stoffene og at disse overføres fra mor til barn ved egglegging. Det er også kjent at organokloriner kan virke som hormonhermere, og de kan også ha en østrogen lignende virkning og slike effekter kan forsterkes når miljøforholdene blir dårlige. En mulighet er derfor at slike stoffer har større negativ effekt på utviklinga av hunner enn på utviklinga til hann-avkom.

INNHold

FORORD	5
SAMMENDRAG	7
INNHold	9
1. INNLEDNING	11
2. MATERIALE OG METODE	14
<i>2.1 Studieområde</i>	15
<i>2.2 Næringsforhold</i>	15
<i>2.3 Biologi og studiearter</i>	15
<i>2.4 Feltarbeid</i>	16
<i>2.5 DNA analyser og kjønnsbestemmelse av fugl</i>	17
<i>2.6 Datamateriale og Statistikk</i>	17
3. RESULTAT	19
<i>3.1 Eggvolum og klekkevekt på unger i forhold til egg posisjon</i>	20
<i>3.2 Overlevelse av unger</i>	22
4. DISKUSJON	24
<i>4.1 Kjønnsspesifikk overlevelse av unger og "Trivers & Willard" hypotesen</i>	24
<i>4.2 Søskenrivalisering</i>	25
<i>4.3 Differensiert dødelighet av unger og forurensning</i>	26
<i>4.4 Konklusjon og perspektiver</i>	26
5. REFERANSER	28

1. INNLEDNING

Hvordan foreldre balanserer sin investering i reproduksjon og egen overlevelse er ett sentralt og viktig tema innenfor populasjonsøkologien. Generelt er reproduksjon kostbart i form av redusert voksenoverlevelse, og dermed reduserte muligheter for å produsere avkom i framtida (e.g. Williams 1966, Roff 1992, Stearns 1992). Spesielt hos arter som sjøfugl, som har svært høy levelader, vil en restriktiv strategi i forhold til å investere i avkom på bekostning av egen overlevelse være lønnsom (e.g. Pugesek 1990, Wooller et al. 1992, Erikstad et al. 1998). Slike arter har derfor generelt lav reprodutiv innsats og produserer vanligvis ikke mer enn 1-3 unger i året (e.g. Pugesek 1990, Wooller et al. 1992, Erikstad et al. 1998).

Arter som lever i nordlige og arktiske strøk opplever ofte svært variable miljøbetingelser. Eksempelvis kan næringsforholdene variere mye fra år til år, noe som gjør at sjansen for å produsere avkom i enkelte år er liten. For å balansere reprodutive kostnader mot egen overlevelse har arter under slike forhold utviklet en rekke tilpasninger. I et stokastisk miljø vil det være viktig for en art med høy levealder å finne en optimal balanse mellom investering i avkom og egen overlevelse. I år med dårlige næringsforhold vil det være en fordel å ikke reprodusere, og heller maksimere sin egen overlevelse (Cam et al. 1998). Når forholdene forbedres, vil en nå en terskel i miljøforhold hvor det igjen kan lønne seg å satse på å reprodusere. Under slike forhold kan imidlertid kostnadene med å fostre opp unger være stor og kunne resultere i redusert overlevelse av voksne (Erikstad et al. 1998). Når forholdene er gode har foreldrene muligheter til å fostre opp unger til så lave kostnader at dette ikke har konsekvenser for egen overlevelse. Det er derfor foreslått at sjansen for reprodutive kostnader i form av redusert overlevelse av voksne er størst når miljøforholdene er middels gode (Erikstad et al. 1998).

For å optimalisere reproduksjon må foreldrene til en hver tid ta strategiske avgjørelser i forhold til miljøforhold, sin egen status (kondisjon) og ungenes muligheter (verdien av ungen/kullet) til å vokse opp og rekruttere til bestanden. Tradisjonelt har kulletets verdi vært knyttet til antall og kondisjon til ungene. I de senere årene har det imidlertid vært en sterk fokus på at foreldrene kan endre verdien av kullet under ulike miljøbetingelser, ved å endre på kjønnet til unger (se sammendrag i Komdeur & Pen 2002, Pike & Petrie 2003, Alonso-Alvarez 2006). Eksempelvis hos arter hvor det ene kjønnet er mer kostbart å fostre opp,

vil det være en fordel å produsere mer av det ”billige kjønnnet” hvis forholdene blir dårlige (Trivers & Willard 1973).

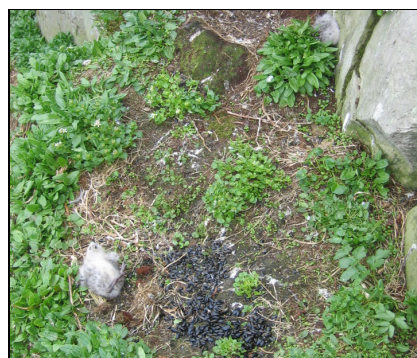
Det er i hovedsak to måter foreldrene kan forskyve kjønnsraten på avkom til fordel for det ene kjønnnet under gitte miljøforhold. Den ene måten er at hunnen kan kontrollere segregering av kjønnskromosomer ved første meiose stadiet når kjønnnet blir bestemt (Pike 2005). Hos fugl er hunnen heterogametisk, og har derfor i større grad muligheter til å bestemme kjønnnet, enn hos pattedyr hvor det er hannen som er heterogametisk. En slik ikke-tilfeldig segregering av kjønnskromosomer er dokumentert i en rekke studier på fugl som kan resulterer i ekstrem skeiv kjønns ratio av unger som klekkes (e.g. Komdeur et al. 1997).

Den andre måten foreldrene kan manipulere kjønns ratio av unger i kullet på en adaptiv måte, er gjennom en selektiv investering av ressurser i egg og unger (Clutton-Brock et al. 1985, Clutton-Brock 1986, Nager et al. 2000, Müller et al. 2007). Dette er dokumentert som en viktig mekanisme hos arter hvor det er stor forskjell i størrelse på avkom. Eksempelvis hos måker, hvor hannen er ca. 15-20 % større enn hunnen (Malling-Olsen & Larsson 2003), vil kostnadene med å få og fostre opp hanner være større (Nager et al. 1999). Under dårlige forhold vil det derfor være en større sjanse for at hann-avkom dør. (Røskaft & Slagsvold 1985, Nager et al. 2000, Müller et al. 2007).

Det er skissert en rekke mulige mekanismer hos måkefugl for hvordan foreldrene kan differensiere investeringa i avkom på en optimal måte under ulike miljøforhold. Måker legger vanligvis 3 egg, hvor egg nummer 3 ofte er mindre enn egg nummer 1 og 2. Det er også vanlig at egg nummer 3 klekkes 1 til 2 dager senere enn de andre. Dette skaper et størrelshierarki hos ungene hvor den minste ofte blir ”offret” av foreldrene, og dør hvis forholdene blir dårlige (Lack 1954, O'Connor 1978, Mock et al. 1990, Müller et al. 2007). Samtidig er det også muligheter for at de største ungene (hann-avkom) trenger mer næring og ressurser, og dermed er de som sliter og sulter mest hvis forholdene blir dårlige. I kull med både hunn- og hann-avkom vil det også være muligheter for søskenrivalisering, hvor f. eks en stor hann utkonkurrerer sine mindre søstre hvis mattilgangen blir dårlig (Kim & Monaghan 2006, Müller et al. 2007). Avhengig av om hann-avkom (det største kjønnnet) blir plassert først eller sist i eggsekvensen vil dette kunne påvirke graden av søskenrivalisering i kullet (Dzus et al. 1996, Torres & Drummond 1997, Bradbury & Griffiths 1999). Det kjønnnet som blir plassert sist i eggsekvensen vil også ha reduserte muligheter til å konkurrere med sine søsken

ettersom de ofte klekker senere og kommer fra egg som er mindre og har dårligere kvalitet (Groothuis et al. 2006). I den grad hunnen har muligheter til å bestemme kjønn på avkom bør de derfor plassere hunn- og hann-avkom på en optimal måte i eggsekvensen, for dermed å kunne prioritere oppfostring av unger på en slik måte at det gir dem størst mulig "fitness" under de gitte miljøbetingelsene.

Målsetningen med dette studiet har vært å studere kjønnsfordeling (kjønns ratio) og kjønns spesifikk overlevelse av unger hos to nærstående måkearter, gråmåke *Larus argentatus* og svartbak *Larus marinus*. De hekker i samme koloni i studieområdet, og har begge kjønns dimorfisme hvor hannen er ca. 15 % større enn hunnen. Undersøkelsen ble gjort i to år (2006 og 2007), hvor det ene året (2006) hadde svært dårlige hekkebetingelser, mens det i 2007 var mye bedre betingelser. Hovedhensikten var å undersøke hvordan disse to artene responderer på miljøforhold med hensyn til kjønns ratio, kjønns spesifikk overlevelse av unger og eggstørrelse. I henhold til hypotesen om at kostnadene er størst med hensyn til å fostre opp hann-avkom forventet vi 1) at det produseres en større andel hunn-avkom enn hann-avkom i det dårlige året og eller 2) at dødeligheten av hann-avkom skal være dårligere enn overlevelse av hunn- avkom i året med dårlige hekkebetingelser, i forhold til det gode året.

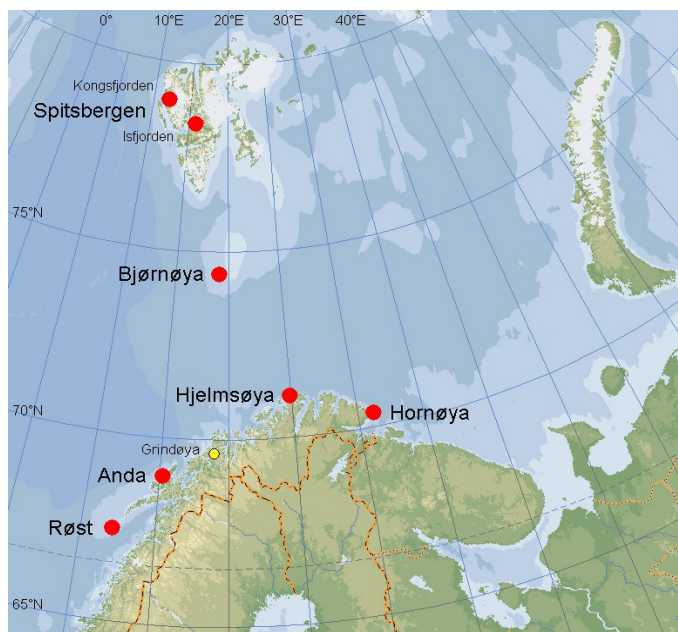


2. MATERIALE OG METODE

2.1 Studieområde

Feltarbeidet og inn samling av datamaterialet til denne oppgaven ble gjort på Hornøya i Øst-Finnmark (70°23'N, 31°09'E) sommeren 2006 og 2007. Øya ligger rett utenfor Vardø og befinner seg i det sørøstlige Barentshavet. Hornøya er en del av et naturreservat, og er rundt 0,7 km² stor, og er fredet gjennom naturvernloven. Hornøya og Reinøya naturreservat er det østligste av i alt 14 fredete sjøfuglekolonier langs kysten av Finnmark. Reservatet er et viktig hekkeområde for flere sjøfuglearter, og har en av de største måkekoloniene i Europa. Trolig hekker det ca. 50000 par av de store måkene i reservatet. Av planter er det først og fremst skjorbuksurt *Cochlearia officinalis* sammen med molte *Rubus chamaemorus* som dominere plantedekke på øya.

Barentshavet sammen med resten av havområdene utenfor norskekysten er blant de mest produktive områdene i hele verden. Den totale bestanden av sjøfugl i dette området er estimert til 26 millioner individer. Av disse hekker ca. 2.7 millioner par sjøfugl langs kysten av Norge i områdene nord for polarsirkelen (Anker-Nilssen et al. 2000). Telling har vist at den mest tallrike måkearten på Finnmarkskysten er krykkje *Rissa tridactyla*. (Systad & Bustnes 2005).



Figur 1. Kart over Hornøya i Øst-Finnmark, og de andre SEAPOP nøkkellokaltetene i Barentshavet- Lofoten området, hvor en studerer populasjonsdynamikk hos en rekke sjøfuglarter.

2.2 Næringsforhold

Lodde *Mallotus villosus* og sild *Clupea harengus* er to svært viktige pelagiske og energirike byttedyr for våre sjøfugler (Anker-Nilssen 1992, Barrett et.al. 2002), selv om norske sjøfugl har et vidt spekter av byttedyr av både fisk og invertebrater (Anker-Nilssen et. al. 2000). Hekkesesongen og næringstilgangen i de to feltsesongene på Hornøya i 2006 og 2007 utartet seg ganske forskjellig for de hekkende artene på øya. Den første feltsesongen var trolig nokså ekstrem når det gjelder næringstilgang for sjøfugl i området, og kanskje spesielt for gråmåkene. Sannsynligvis var innsiget av fisk nokså begrenset, i tillegg var det trolig små eller sviktende bestander av lodde, sild og tobis *Ammodytes sp.* i dette området denne feltsesongen. Dette førte igjen til at få fiskebåter, fisket eller fikk fisk av særlig betydning i de mest nærliggende områdene, i perioden fra slutten av april og fram til rundt juni i 2006. Det virket også som om de fleste måkene på Hornøya ikke hadde tilstrekkelig med opplagsnæring, eller kondisjon, til å produsere like mange egg som i et normalt godt år. Den første tiden rett etter klekking ble det også observert at nyklekte unger døde av sult, særlig hos gråmåkene. Rundt flere av reirene ble det funnet at ungene ble foret med mindre skjell, som blåskjell, som nyklekte unger ikke kunne fordøye. Predasjonen fra svartbak på disse ungene så også ut til å være betydelig.

2.3 Biologi og studiearter

Gråmåke hekker gjerne i tette kolonier eller i mer spredte par på holmer og skjær langs hele kysten. En del gråmåker hekker også i innlandet, men arten er først og fremst en sjøfugl. Den hekker ofte i kolonier sammen med både svartbak og sildemåke *Larus fuscus*. De største koloniene finnes på kysten av Troms og Finnmark. Gråmåke har en sirkumpolar utbredelse og er vanlig i hele Barentshav-regionen. Reirene lages av gress og legges på bakken eller hyller i fuglefjell. Egglegging skjer fra slutten av april til utgangen av mai. Normal kullstørrelse er på 3 egg, men de kan også legge flere hvis eggene blir predert. Reir med 2 og 4 egg kan forekomme. Rugetiden for gråmåke er ca. 30 dager. Begge foreldrene deltar i både ruging og mating. Ungene forlater ofte reiret rett etter klekking. Og de blir flygedyktige etter en 7-8 ukers tid, dvs. mellom 35-40 dager etter klekking. Kjønnsmoden alder oppnår de først etter 3-7 år (Bakken et al. 2003). Gråmåker livnærer seg på nesten hva som helst. Den spiser alt fra fisk, fugleegg, krepsdyr, bløtdyr, åtsel, planter og avfall, særlig da fra fiskere.

Svartbak hekker vanligvis i sprette par eller kolonier langs mesteparten av kysten. Utbredelsen av svartbak strekker seg fra Murmansk kysten i nord over til Grønland, Island og til østkysten av Nord-Amerika, i tillegg til de europeiske kyster ned til Nord-Frankrike i sør. På høsten trekker nesten hele bestanden av svartbak i Finnmark ned til Nordsjøen (Systad & Bustnes 2005). Egglegging foregår fra midten av april til midten av mai. Normalt legges det vanligvis ett kull, som regel med 3 egg. Rugetiden er ca. 30 dager, og begge foreldrene deltar under både ruging og mating. Ungene forlater reiret kort tid etter klekking. Flygedyktige blir de etter 7-8 uker. Etter 4-5 år kommer de i kjønnsmoden alder. Svartbaken har hatt relativt stabil bestandsutvikling i meste parten av landet i senere tid. (Bakken et al. 2003). Svartbaken regnes for å være en alteter, og den setter til livs både andre fuglers egg og unger når sjansen byr seg

Den totale hekkebestanden av gråmåke i Norge er beregnet til ca. 233 000 par. Total hekkebestand hos svartbak er beregnet til rundt 53 500 par. Og av de få koloniene av gråmåke bestanden som er blitt overvåket, har det vært en økning de siste 16 - 30 årene. I de få overvåkede bestandene hos svartbak har bestandstallene vært relativt stabile de siste 20 årene (Barrett et al. 2006). De er begge såkalte langt-levende arter, og er funnet til å kunne bli over 20 år gamle (Bakken et al. 2003).

2.4 Feltarbeid

I fra begynnelsen av mai, i start fasen av eggleggingen, ble området daglig gjennomført for å avdekke egglegging i reir hos både svartbak og gråmåke. I de reirene der eggleggingen hadde startet ble reirene merket med metallpinner, som fikk egne nummer. Disse reirene ble så videre fulgt opp for å registrere videre egglegging, eggstørrelse på hvert egg og kullstørrelse. Eggene ble fortløpende nummerert, og lengde og bredde ble målt med skyvelær til nærmeste 1/10 millimeter. I rugeperioden ble reirene sjekket med 2-3 dagers mellomrom for å registrere eventuell predasjon og videre skjebne for eggene. Mot slutten av rugetida ble reirene så igjen sjekket daglig for å se etter klekking. Klekketidspunkt for de ulike reirene er definert som klekkedato den dagen det første egget klekte. Unger i egg som ble funnet under klekking med klekkehull stort nok til å se deler av nebbet til ungen i egget ble påført farge med tusj for å kunne kytte ungen til egget også etter klekking. Rett etter klekking ble ungene veid, knyttet til eggnummer og deretter merket med tape rundt foten. Dette for senere å kunne identifisere ungene til de egg og reir de ulike merkede ungene kom fra, og for å kunne følge den videre

skjebnen til hver enkelt unge. For senere å kunne kjønnsbestemme ungene ble det også tatt blodprøve av ungene en av de første dagene etter klekking (ca 25 -50 µl), dette ble gjort med hjelp av sprøytespiss og 10 µl micropipette. Blodet ble så overført til blodprøverør, dvs. små beholdere tilsatt 500 ml Queens` s lysis buffer, og lagret for senere genetiske analyser.

I tiden etter klekking ble de ulike territoriene gjennomløst med 2-3 dagers mellomrom for å følge med på og beregne overlevelse av måkeunger. Unger funnet store nok og i live 10 dager etter klekking, ble veid og deretter ringmerket og påsatt metallring, teipen på foten ble så fjernet. Etter nye 10 dager, minimum 20 dager etter klekking ble unger som ble funnet i live merket med en PVC ring tilpasset svartbak og gråmåke, med individuell kode som kan leses fra lengre avstander.

2.5 DNA analyser og kjønnsbestemmelse av fugl

Hos fugler er det ofte ingen kjønnsdimorfisme hos unger. Ytre morfologi er derfor vanligvis ikke nok til å kunne kjønnsbestemme unger hos fugl. Dagens teknologi gjør det mulig å kjønnsbestemme fugl kun ved hjelp av en liten blodprøve, og dermed også uten å måtte drepe den først. Kjønnskromosomene hos fugl er forskjellig fra pattedyr. Hos fugler er det hunnen som er heterogametisk med to ulike kjønnskromosomer, Z og W. Hannen har to like kjønnskromosomer, Z og Z, og er derfor homogametisk. Den molekylærgenetiske metoden som er brukt til å kjønnsbestemme individene i denne undersøkelsen baserer seg på en konstant størrelsesforskjell av et intron lokalisert til CHD1-W og CHD1-Z genene. Til denne metoden brukes PCR-primer (P2 og P8) som konsekvent amplifiserer en spesiell del av genet, som gir et intron med forskjellig størrelse for CHD1-W og CHD1-Z genene. (Griffiths et al. 1998) Et intron er mindre konserverte og ikke-kodende DNA-sekvenser, derfor er lengden på dem vanligvis forskjellig for CHD1-W og CHD1-Z genene, og PCR-produktene vil derfor variere i størrelse.

2.6 Datamateriale og Statistikk

Det ble kjønnsbestemt totalt 165 gråmåkeunger (71 i 2006 og 94 i 2007) fra henholdsvis 40 og 54 forskjellige kull i de to årene. Tilsvarende tall for svartbak var totalt 93 unger (42 i 2006 og 51 i 2007) fra henholdsvis 21 og 26 kull. Dette datagrunnlaget er brukt for å analysere

forskjell i kjønns ratio hos begge artene i 2006 og 2007, også for å beregne kjønnsesifikk overlevelse av unger.

Hos gråmåke ble det også innsamlet et materiale hvor en kjenner til eggstørrelse, klekkevekt på unger og kjønn på unger i forhold til leggesekvens. Dette materialet er kun begrenset til 3-egg kull som også er den vanligste kullstørrelsen. Dette materialet består av 37 egg og unger fra 19 kull i 2006 og 39 unger fra 21 kull i 2007.

For å analysere variasjon i kjønns ratio og overlevelse av unger av forskjellig kjønn er det brukt logistiske modeller. Vi brukte kjønn på ungen (og overlevelse av unger) som respons variabel i en mixed modell med en log link funksjon. Ettersom flere unger kommer fra samme kull er det brukt kull som en "random" faktor. Disse analysene er gjort i PROC MIXED i SAS (SAS, v 9.1) med å bruke GLIMMIX macroen. For å teste for forskjell i avvik i kjønns ratio fra 50:50 har vi brukt en binomial test (PROC FREQ) . For å analysere forskjell i eggvolum og klekkevekt på unger i forhold til eggsekvens har vi brukt lineære modeller i prosedyren PROC MIXED. Også her ble kull satt som "random" faktor for å korrigere for pseudoreplikasjon. Alle P verdier er to-halede, og alle verdier er oppgitt som gjennomsnitt \pm 1SE.

3. RESULTAT

2007 var gjennomgående et mye ”bedre” år enn 2006. Hos gråmåke var det tidligere egglegging i 2007 og trekk som kullstørrelse, eggstørrelse og klekkevekt av unger var større i 2007 sammenlignet med 2006. Hos svartbak var det tilsvarende trender for kullstørrelse og klekkevekt hos unger i de to årene, men ikke for klekkedato og eggstørrelse (Tabell 1). For hele samplet var kjønns ratio (frekvensen av hann-unger) ikke forskjellig for de to artene i noen av de to årene (Tabell 1). Kjønns ratio av unger ved klekking var heller ikke forskjellig fra 50:50 Binomial test; Gråmåke 2006, $Z = 0.83$ $P = 0.41$, Svartbak 2006, $Z = 0.93$, $P = 0.35$. Gråmåke 2007, $Z = 0.20$, $P = 0.84$, Svartbak 2007, $Z = 0.44$, $P = 0.89$.

Tabell 1. Årlig variasjon i kullstørrelse, eggstørrelse, klekkedato (etter 1. mai), klekkevekt hos unger og eggkondisjon (ratio klekkevekt/eggstørrelse) og kjønns ratio (andelen hann-avkom) ved klekking hos gråmåke og svartbak på Hornøya i Øst-Finnmark. Alle verdier (bortsett fra kjønns ratio) angitt som gjennomsnitt + 1SE og sample størrelsen er angitt i parentes. Student t-test (logistisk modell for kjønns ratio) er brukt for å teste forskjell mellom år.

	2006	2007	<i>t</i> -verdi / Wald χ^2	<i>P</i> <
Gråmåke				
Kullstørrelse	2.1±0.1 (107)	2.4±0.1 (108)	2.6	0.01
Eggstørrelse(cm ³)	86.5±0.7 (106)	94.1±0.9 (108)	6.6	0.001
Klekkedato	40.5±0.5 (41)	34.8±1.0 (55)	5.1	0.001
klekkevekt (gram)	63.8±1.2 (30)	74.9±1.5 (52)	5.0	0.001
Eggkondisjon	0.72±0.01 (30)	0.79±0.01 (52)	2.3	0.03
Kjønns ratio	54.9 % (71) ¹⁾	51.1 % (94) ¹⁾	0.2	0.62
Svartbak				
Kullstørrelse	2.3±0.1 (40)	2.8±0.1 (38)	3.5	0.001
Eggstørrelse(cm ³)	107.5±1.0 (40)	107.5±1.2 (38)	0.01	0.99
Klekkedato	37.0±1.5 (23)	34.2±1.6 (23)	1.0	0.31
Klekkevekt (gram)	78.1±1.3 (20)	86.9±3.5 (18)	2.5	0.02
Eggkondisjon	0.72±0.01 (20)	0.79±0.03(18)	2.3	0.03
Kjønns ratio	42.9 % (42) ¹⁾	51.0 % (51) ¹⁾	0.6	0.44

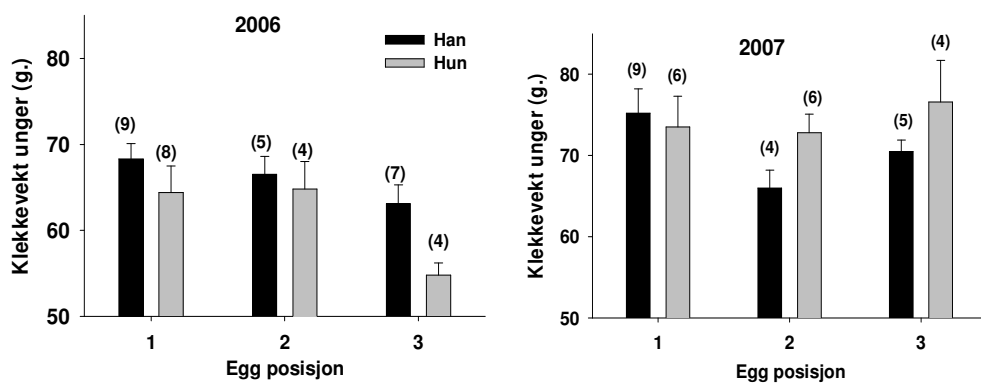
3.1 Eggvolum og klekkevekt på unger i forhold til egg posisjon

Eggvolum, klekkevekt på unger og ungekondisjon hos gråmåke i forhold til eggposisjon er vist i tabell 2. Data her er kun fra kull med 3 egg, hvor en med sikkerhet kjenner posisjon når eggene er lagt, og hvor en også kjenner hvilket egg ungen klekker fra. Det er gjennomgående en trend at både eggvolum, klekkevekt av unger og ungekondisjon (klekkevekt/eggvolum) var høyere i 2007, enn i 2006 (Tabell 2, Figur 2). I 2006 er det også en trend at både eggvolum og klekkevekt av unger avtar utover i eggsekvensen, mens det ikke var en slik trend i 2007 (signifikant år*egg posisjon interaksjon i modellen, Tabell 2). Det var ingen signifikante forskjeller mellom verken eggvolum, klekkevekt og ungekondisjon hos hann- og hunn-avkom. Det er imidlertid en ikke signifikant trend i at hann-avkom var større i 2006 i forhold til hunn-avkom, og dette var tilfelle for alle egg posisjonene. I 2007 var imidlertid denne trenden motsatt (for egg posisjon 2 og 3, Tabell 2, Figur 2).

Det var ingen forskjell i kjønns ratio i forhold til egg posisjon hos Gråmåke i 2006 og 2007. For 2006 var frekvensen av hanner på henholdsvis 53 %, 55 % og 63 % fra eggposisjon 1 til 3, mens i 2007 var de tilsvarende tallene 59 %, 42 % og 50 %. (Logistisk modell; år; Wald $\chi^2 = 0.23$, P = 0.63, egg posisjon; år; Wald $\chi^2 = 0.00$, P = 0.99). Sample størrelsen er den samme som i figur 2.

Tabell 2. Eggvolum, klekkevekt og unge kondisjon (ratio ungevekt/eggvolum) i forhold til egg posisjon og kjønn på avkom hos gråmåke på Hornøya. Data fra 2006 og 2007. Sample størrelse (antall egg/unger) i parentes.

Egg Posisjon	Kjønn unge	2006			2007		
		Eggvolum	Klekkevekt	Ungekondisjon	Eggvolum	klekkevekt	Ungekondisjon
1	Hann	94.2±1.5(9)	68.3±1.2(9)	0.73±0.008(9)	96.3±1.7(10)	75.2±3.0(9)	0.79±0.03(9)
	Hunn	91.7±3.0(8)	64.4±2.1(8)	0.70±0.009(8)	98.5±3.1(7)	73.5±3.8(6)	0.74±0.02(6)
2	Hann	92.0±1.5(5)	66.5±1.4(5)	0.72±0.005(5)	94.6±3.1(5)	66.0±2.2(4)	0.71±0.01(4)
	Hunn	89.4±3.4(4)	64.9±2.1(4)	0.73±0.02(4)	98.1±1.5(7)	72.8±2.3(6)	0.74±0.02(6)
3	Hann	84.3±1.5(7)	63.1±1.5(7)	0.75±0.01(7)	94.1±2.6(5)	70.5±1.4(5)	0.75±0.009(5)
	Hunn	83.3±2.4(4)	54.8±0.9(4)	0.66±0.009(4)	93.8±3.1(5)	76.6±5.1(4)	0.79±0.06(4)



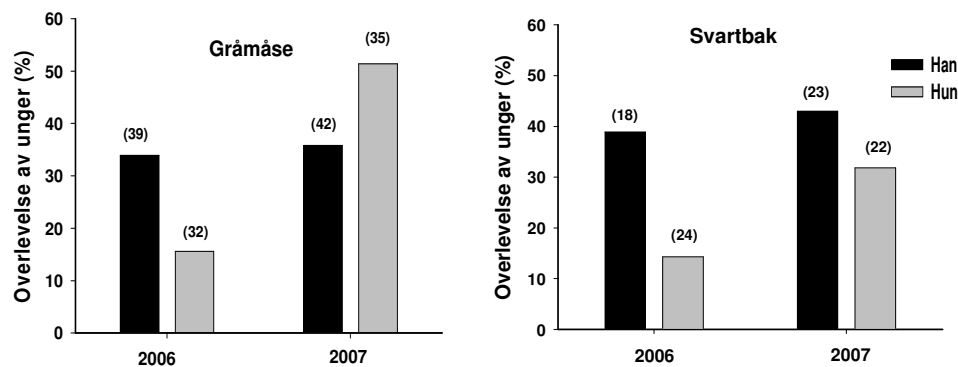
Figur 2. Klekkevekt til gråmåkeunger på Hornøya i Øst Finmark i forhold til rekkefølgen når eggene er lagt (egg posisjon) i 2006 og 2007. Det er skilt mellom hann- og hunn-avkom..

Tabell 3. Statistisk analyse (mixed lineær modell) av sammenhengen mellom a) eggvolum, b) klekkevekt av unger og c) ungekondisjon (klekkevekt/eggvolum) hos gråmåke på Hornøya i 2006 og 2007, i forhold til kjønn på ungene og eggposisjon. Reir er brukt som en random faktor for å korrigere for pseudoreplikasjon. Det er testet for alle interaksjoner, men kun interaksjoner som er signifikant i en av modellene er tatt med i tabellen.

Effekt	NDF	DDF	$F_{NDF,DDF}$	P
a) Eggvolum				
År	1	28	7.49	0.01
Kjønn	1	28	0.97	0.33
Egg posisjon	2	28	18.97	<0.001
År*egg pos.	2	28	11.40	<0.001
b) Klekkevekt				
År	1	28	14.54	<0.001
Kjønn	1	28	0.18	0.68
Egg posisjon	2	28	6.00	0.007
År*egg pos.	2	28	5.38	0.01
c) Ungekondisjon				
År	1	28	5.42	0.03
Kjønn	1	28	1.41	0.24
Egg posisjon	2	28	0.00	1
År*egg pos.	2	28	1.02	0.37

3.2 Overlevelse av unger

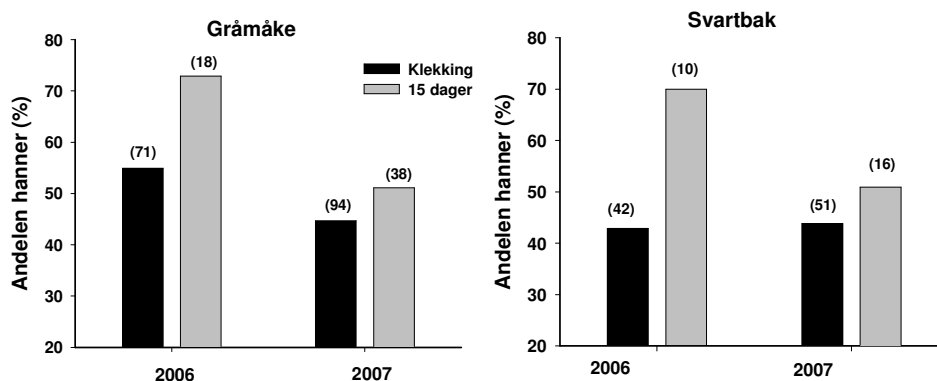
Overlevelse av unger fra klekking og fram til de er ca 15 dager er gjennomgående lavere i 2006 enn i 2007 både for gråmåke og svartbak (Gråmåke 25.4 % vs. 44.2 %, Svartbak 23.8 % vs. 41.2 %, Tabell 4, Figur 3). Hos begge arter var det også en forskjell i at hann-unger overlever bedre enn hunn-unger i 2006 (Gråmåke 33.3 % vs. 15.6 %, Svartbak 38.9 % vs. 12.5 %, Tabell 4), men dette var ikke var tilfelle i 2007 (Gråmåke 37.0 % vs. 52.5 %, Svartbak 46.2 % vs. 36.0 %). Resultatet var imidlertid ikke signifikant for svartbak i 2006 (Tabell 4). Forskjell i dødelighet resulterer i at det er flere hann-unger i bestanden hos både gråmåke og svartbak etter 15 dager i 2006 sammenlignet med 2007 (logistisk modell; art; Wald $\chi^2 = 0.50$, df=1, P = 0.48, år; Wald $\chi^2 = 3.74$, P = 0.05). For 2006 var kjønns ratio svært skeiv i favør av hanner både hos gråmåke (72.2 %) og Svartbak (70.0 %), men kun marginalt signifikant for Gråmåke (Binomial test for avvik fra 50:50 kjønns ratio, Gråmåke Z = 1.89, P = 0.059), mens avviket hos svartbak ikke var signifikant, Z = 1.26, P = 0.21). I 2007 var det imidlertid ingen avvik fra 50:50 (Gråmåke 44.7 %, Z = 0.65, P = 0.52, Svartbak 57,1 %, Z = 0.65, P = 0.51).



Figur 3. Overlevelse av hann- og hunn-avkom hos svartbak og gråmåke i 2006 og 2007 på Hornøya i Øst-Finmark. Overlevelsen er beregnet i løpet av de første 15 dager etter klekking. Sample størrelsen (antall avkom i hver kategori) er angitt i parentes over hver søyle. Svarte søyler er hann-avkom og grå søyler er hunn-avkom.

Tabell 4. Statistisk analyse av sannsynligheten for at hann- og hunn-avkom hos gråmåke og svartbak skal overleve de første 15 dagene etter klekking. Analysen er en logistisk modell (bruk av makroen GLIMMIX i SAS) hvor reir er brukt som en "random" faktor for å korrigere for pseudoreplikasjon. Det er kjørt en analyse for hver art og en analyse for begge arter sammen. Det er testet for alle interaksjoner, men kun signifikante interaksjoner er tatt med i modellen.

Effekt	NDF	DDF	$F_{NDF,DDF}$	P
Gråmåke				
Kjønn	1	80	0.2	0.7
År (2006, 2007)	1	80	25.8	<0.001
Kjønn*År	1	80	3.8	0.05
Svartbak				
Kjønn	1	45	2.4	0.12
År (2006, 2007)	1	45	2.6	0.12
Kjønn*År	1	45	1.5	0.23
Totalt				
Kjønn	1	149	2.4	0.12
År (2006,2007)	1	149	20.7	<0.001
Art	1	149	1.0	0.32
Kjønn*År	1	149	5.3	0.02



Figur 4. Kjønnns ratio (andelen hanner) hos gråmåke og svartbak ved klekking og når ungene er ca 10-15 dager gamle. Sample størrelse (antall unger) er gitt i parentes over hver søyle.

4. DISKUSJON

Målsetningen med denne undersøkelsen har vært å undersøke kjønns ratio på avkom hos gråmåke og svartbak under ulike miljøbetingelser. Undersøkelsen ble gjort i ett år når næringsforholdene var gode og ett år når næringsforholdene var dårlige. I det dårlige året var både egg størrelse og kullstørrelse mindre hos begge arter sammenlignet med det gode året. Kjønns ratio ved klekking var imidlertid lik hos begge arter i begge årene, og ikke forskjellig fra 50:50. I løpet av de første 14 dagene etter klekking døde det mange flere hunn-avkom enn hann-avkom i det dårlige året. Dette var det samme for både gråmåke og svartbak. I det gode året var dødeligheten av unger generelt lavere, og det var ingen forskjell i dødelighet mellom hunn- og hann-avkom. Hos gråmåke hvor en også studerte sammenhengen mellom eggstørrelse, eggposisjon og kjønn på ungene var det ingen forskjell i hvor i leggesekvensen hann- og hunn-avkom ble plassert. Det var imidlertid en ikke signifikant trend i at eggstørrelsen ble mindre ut over i leggesekvensen i 2006, og at hann-avkom gjennomgående var noe tyngre ved klekking enn det hunn-avkom var. I 2007 var det ingen slik trend. Dette resultatet er uventet, ettersom forventningen er at det er hann-avkom (som er det mest kostbare kjønn) som skal lide når næringsforholdene blir dårlige.

4.1 Kjønnsspesifikk overlevelse av unger og "Trivers & Willard" hypotesen

En klassisk hypotese innenfor evolusjonær økologi er at foreldrene skal justere sin investering i sønner og døtre avhengig av miljøforholdene (Trivers & Willard 1973). Spesielt hos arter hvor det ene kjønn er større enn det andre vil det lønne seg å satse på det minste kjønn, som krever minst resurser for å vokse opp, når forholdene blir dårlige. En hann som vokser opp under dårlige betingelser vil ha dårligere prospekter enn en mindre hunn. Hos måker er dette inngående studert (Nager et al. 1999, 2000, Müller et al. 2007). Foreldre i dårlig kondisjon bør derfor velge å forskyve investeringa mot det minste kjønn. Det er også vist i eksperimentelle studier på sildemåke at foreldre i dårlig kondisjon er dårligere til å fostre opp hanner enn hunner (Nager et al 2000), og også at hunner i dårlig kondisjon rundt egglegging produserer et overskudd av hunn-avkom (Nager et al. 1999). Resultatene våre her gir ingen støtte til denne hypotesen.

Kondisjon hos voksne er ikke analysert, men det er klart at det ene året i undersøkelsen må ha vært mye dårligere enn det andre. Det ble lagt både færre og mindre egg hos både gråmåke og svartbak i 2006 sammenlignet med 2007 (se Tabell 1). Det er derfor svært sannsynlig at foreldrene var i dårligere kondisjon i 2006 enn i 2007. Dette til tross, så ble det produsert like mange hanner og hunner i kullet i begge årene. I det dårlige året så var dødeligheten av hunn-avkom mer enn dobbelt så stor som dødeligheten av hann-avkom (Gråmåke 33.3 % vs. 15.6 %, Svartbak 38.9 % vs. 12.5 %, Tabell 4). I forhold til størrelse på egg og unger ved klekking er det heller ingen trend i at foreldrene investerer mer i hunn, enn i hann-avkom i det dårlige året. Trenden her (selv om den ikke er signifikant) er motsatt hvor egg som klekker hann-avkom er noe større enn egg som klekker hunn-avkom i det dårlige året, mens denne trenden er motsatt i det gode året (Tabell 2, Figur 2). Resultatene fra denne undersøkelsen er uventet og i kontrast til andre resultater ved studier på måker. Under skisseres to mulige forklaringer (de ekskluderer ikke hverandre) som kan bidra til forståelse av resultatene.

4.2 Søskenrivalisering

Selv om foreldrene har interesse i å prioritere hann-avkom under gode forhold og hunn-avkom under dårlige forhold så kan søsken rivalisering påvirke en slik adaptiv løsning. Slik søsken konkurranse vil være avhengig av størrelse på avkom (Müller et al. 2007). Selv om et hann-avkom trenger mer mat for å vokse opp så kan også et hann-avkom ha konkurranse fordeler når forholdene blir dårlige ved at de er større og mer aggressive enn sine søstre og dermed tigger mer om mat. Hos måker som klekker eggene asynkront og dermed lager et størrelshierarki på ungene i kullet (O'Connor 1978), vil hann-avkom kunne utkonkurrere sine mindre søstre. I vår undersøkelse ser det ut som at hann- og hunn-avkom plasseres tilfeldig i egg sekvensen, men dette vil ikke ekskludere muligheten for at hanner utkonkurrer hunn-avkom. Spesielt i de tilfellene hvor hunn-avkom plasseres som nummer 3 i eggsekvensen, og dermed klekkes 1-2 dager senere enn de andre ungene vil de lett kunne utkonkurreres av sine større brødre. I de tilfellene hunn-avkom plasseres sist i eggsekvensen vil de også ha reduserte muligheter ettersom de også kommer fra mindre egg (se Figur 2) (Royle et al. 1999, Blount et al. 2002, Groothuis et al. 2006). Slike effekter vil da også kunne forsterkes i år når næringsforholdene er dårlige.

At søskenrivalisering er årsaken til en differensiert overlevelse av hunn- og hann-avkom er kontroversielt (Mock & Parker 1997), og det er lite empiri som støtter en slik forklaring

(Müller et al. 2007). En slik forklaring kan imidlertid ikke ekskluderes i vår undersøkelse. I 2006 når vi fant en slik differensiert dødelighet i favør av hunn-avkom, så var det ekstremt dårlige hekkebetingelser, noe som vil kunne forsterke effekten av søskenrivalisering.

4.3 Differensiert dødelighet av unger og forurensning

En annen mulig forklaring på den differensierte dødeligheten av hunn- og hann-avkom kan være forårsaket av høye nivåer av forurensning. Vi har ikke målt forurensningsnivåer i dette studiet, men flere studier i løpet av de siste årene har dokumentert svært høye konsentrasjoner av organokloriner som PCB, hexachlorobenzene (HCB), (DDE), og oxychloridane i en rekke måkebestander og også i vårt studieområde (Bustnes et al. 2003, 2006, 2008ab in press). Organokloriner er fettløselige og lagres derfor i fettvev. Under reproduksjonen når fettlagrene tømmes frigjøres stoffene i blod og de vil vandre og omfordeles til andre vitale organer. Disse stoffene overføres også fra mor til unger i egg (Norstrom et al. 1986, Baron et al. 1995). Det er også påvist en rekke negative effekter på ulike livshistorietrekk som redusert egg størrelse (Helberg et al. 2005) og overlevelse av unger og voksne (Bustnes et al. 2003). Slike negative effekter vil også kunne forsterkes når miljøforholdene blir dårligere (Bustnes et al. 2006). Det er også påvist at organokloriner kan virke som hormonhermere ved at de binder seg til reseptorene på østrogen (Brunström et al. 2003).

Hvis organokloriner har østrogen effekter er det en mulighet at disse stoffene har større negativ virkning på hunn-avkom enn hann-avkom. Forhøyede nivåer av organokloriner har bl.a. dokumenterte negative effekter på embryoutvikling og utvikling av kjønn spesifikke karaktertrekk (Brunström et al. 2003). Selv om det nå er gjort en rekke studier på effekten av organokloriner på viktige livshistorietrekk, så er det per i dag ingen empiriske studier hvor man direkte har sammenlignet nivåer av organokloriner hos foreldrene med sjansen for at hunn- og hann-avkom skal overleve.

4.4 Konklusjon og perspektiver

Dette studiet viser en foruroligende differensiert dødelighet av hann- og hunn-avkom hos både gråmåke og svartbak, hvor overlevelse av hunn-avkom er svært lav under dårlige hekkebetingelser. Disse resultatene er i sterk kontrast til kjønnsallokeringsteorien, hvor det er klare prediksjoner om at under dårlige forhold så vil det største kjønn (hann i vårt tilfelle) ha

størst sjanse for å dø (Trivers & Willard 1973). Vi har ingen enkel forklaring på dette resultatet, som også er i sterk kontrast til andre måkestudier fra andre områder (Nager et al. 1999, 2000). Søskenrivalisering er en mulig forklaring, men dersom forurensning, som skissert over, er en mekanisme som forårsaker disse resultatene så vil dette kunne ha dramatiske effekter på bestandsutviklingen i måkebestander med høye nivåer av forurensning (Erikstad & Reiertsen 2007). P.g.a. den differensierte dødeligheten av unger resulterer dette i en svært skeiv kjønns ratio etter ca 14 dager hvor mer enn 70 % er hann-avkom. Selv om vi i dag ikke har noen fullgod forklaring på hvorfor OC har slik sterk effekt på frekvensen av sønner og døtre, vil denne effekten kunne være betydelig hos monogame arter som måker. Det vil i stor grad også være et ”skjult” problem, som ikke vil kunne observeres ved tradisjonell bestandsovervåkning, fordi hunner blir en begrenset ressurs og ikke alle hannene greier å skaffe seg en partner.

5. REFERANSER

- Alonso-Alvarez, C. 2006. Manipulation of the primary sex-ratio: an updated review. *Avian and Poultry Biol. Rev.* 17:1-20.
- Anker-Nilssen, T. 1992. Food supply as a determinant of reproduction and population development in Norwegian puffins *Fratercula arctica*. Dr. Scient thesis, Univ. Trondheim.
- Anker-Nilssen, T., Bakken, V., Strøm, H., Golovkin, A., Bianki, V. & Tatarinkova, I.P. (eds.) 2000. The status of marine birds breeding in the Barents sea region. Norsk Polarinst. Rapport, Serie no. 113 Tromsø.
- Bakken, V., Runde, O. & Tjørve, E. 2003. Norsk Ringmerkingsatlas. Vol. 1 Stavanger Museum, Stavanger.
- Baron, M., Gailbraith, G.H. & Beltman, D. 1995. Comparative reproductive and developmental toxicology of PCB in birds. *Comparative Biochemistry and Physiology.* 112:1-14.
- Barrett, R.T., Anker-Nilssen, T., Gabrielsen, G.W. & Chapdelaine, G. 2002. Food consumption by seabirds in Norwegian waters. *ICES J. Mar. Sci.* 59:43-57.
- Barrett R.T., Lorentsen S.-H. & Anker-Nilsen T. 2006. The status of breeding seabirds in mainland Norway. *Atlantic Seabirds* 8, 97-126.
- Blount, D., Surai, P.F., Nager, R.G., Houston, D.C., Møller, A.P., Trewby, M.L. & Kennedy, M. 2002. Carotenoids and egg quality in the lesser black-backed gull *Larus fuscus*: a supplemental feeding study of maternal effects. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 296:29-36.
- Bradbury, R.B. & Griffiths, R. 1999. Sex-biased nestling mortality is influenced by hatching asynchrony in the lesser black-backed gull *Larus fuscus*. *J. Avian Biol.* 30:316-322.

- Brunström, B., Axelsson, J. & Halldin, K. 2003. Effects of endocrine modulators on sex differentiation in birds. *Ecotoxicology*. 12:287-295.
- Bustnes, J.O., Erikstad, K.E., Utne-Skaare, J.U., Bakken, V. & Mehlum, F. 2003. Ecological effects of organochlorine pollution in the Arctic: a study of the glaucous gull. *Ecological Application* 13:504-515.
- Bustnes, J.O., Erikstad, K.E., Hanssen, S.A., Folstad, I. & Skaare, J.U. 2006. Parasite-induced reproductive effects of environmental pollutants in an arctic seabird. *Proceedings of the Royal Society, Series B, Biological Sciences* 273:3117-3122.
- Bustnes, J.O., Erikstad, K.E., Lorentsen, S.-H. & Herzke, D. 2008a. Perfluorinated and chlorinated pollutants as predictors of demographic parameters in an endangered seabird. *Environmental Pollution* (In press).
- Bustnes, J.O., Tveraa, T., Fauchald, P. & Utne Skaare, J. 2008b. The potential impact of environmental variation on the concentrations and ecological effects of pollutants in a marine top predator. *Environ. Int.* (in press).
- Cam, E., Hines, J.E., Monnat, J.-Y., Nichols, J.D. & Danchin, E. 1998. Are adult non-breeders prudent parents? The kittiwake Model. *Ecology* 79:2917-2930.
- Clutton-Brock, T.H. 1986. Sex ratio variation in birds. *Ibis* 128:317-329.
- Clutton-Brock, T.H., Albon, S.D. & Guinness, F.E. 1985. Parental investment and sex differences in juvenile mortality in birds and mammals. *Nature, Lond.* 313:131-133.
- Dzus, E.H., Bortolotti, G.R. & Gerrard, J.M. 1996. Does sex-biased hatching order in bald eagles vary with food resources? *Ecoscience* 3:252-258.
- Erikstad, K.E., Fauchald, P., Tveraa, T. & Steen, H. 1998. On the cost of reproduction in long-lived birds: the influence of environmental variability. *Ecology* 79:1781-1788.

- Erikstad, K.E. & Reiertsen, T.K. 2007. Effekter av forurensning på bestandsutviklingen til måker. NINA Rapport 274. 24 s.
- Griffiths, J., Bianchi, A. & de Lange, T. 1998. TRF1 promotes parallel pairing of telomeric tracts in vitro. *J. Mol. Biol.* 278:79-88.
- Groothuis, T.G.G., Eising, C.M., Blount, J.D., Surai, P., Apanius, V., Dijkstra, C. & Müller, W. 2006. Multiple pathways of maternal effects in black-headed gull eggs: constraint and mutual adjustment. *J. Evol. Biol.* 4:1304-1313.
- Helberg, M., Bustnes, J.O., Erikstad, K.E., Kristiansen, K.O. & Utne-Skaare, J. 2005. Relationships between reproductive performance and organochlorine contaminants in great black-backed gulls (*Larus marinus*). *Environmental Pollution* 134:475-483.
- Kim, S.-Y. & Monaghan, P. 2006. Sex of the first hatched chick influences survival of the brood in the herring gull (*Larus argentatus*). *J. Zool.* 270:116-121.
- Komdeur, J., Daan, S., Tinbergen, J. & Mateman, C. 1997. Extreme adaptive modification of the sex ratio of the Seychelles warbler's eggs. *Nature* 385:522-525.
- Komdeur, J. & Pen, I. 2002. Adaptive sex allocation in birds: the complexities of linking theory and practice. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B.* 357:373-380.
- Lack, D.L. 1954. The natural regulation of animal numbers. Clarendon Press, Oxford, UK.
- Malling-Olsen, K.M. & Larsson, H. 2003. Gulls of Europe, Asia and Nord America. Christopher Helm. London.
- Mock, D.W., Drummond, H. & Stinson, C.H. 1990. Avian siblicide. *American Scientist* 78:693-702.
- Mock, D.W. & Parker, G.A. 1997. The evolution of sibling rivalry. Oxford University Press, Oxford, UK.

- Müller, W., Lessells, C.M., Korsten, P. & Engelhardt, N. 2007. Manipulative signals in family conflict? On the function of maternal yolk hormones in birds. *American Naturalist* 169:E84–E96.
- Nager, R.G., Monaghan, P., Griffiths, R., Houston, D.C. & Dawson, R. 1999. Experimental demonstration that offspring sex ratio varies with maternal condition. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96:570-573.
- Nager, R.G., Monaghan, P., Houston, D.C. & Genovart, M. 2000. Parental condition, brood sex ratio and differential young survival: an experimental study in gulls (*Larus fuscus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 48:452-457.
- Norstrom, R.J., Clark, T.P., Jeffrey, D.A., Won, H.T.G. & Gilman, A.P. 1986. Dynamics of organochlorine compounds in herring gulls (*Larus argentatus*): I. Distribution and clearance of [¹⁴C] DDE in free-living herring gulls (*Larus argentatus*). *Environ. Toxicol. Chem.* 5:41-48.
- O'Connor, R.J. 1978. Brood reduction in birds: selection for fratricide, infanticide and suicide? *Anim. Behav.* 26:79-96.
- Pike, T.W. 2005. Sex ratio manipulation in response to maternal condition in pigeons: evidence for pre-ovulatory follicle selection. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 58:407-13.
- Pike, T.W. & Petrie, M. 2003. Potential mechanisms of avian sex manipulation. *Biol. Rev.* 78:553-574.
- Pugesek, B.H. & Diem, K.L. 1990. The relationship between reproduction and survival in known-aged California gulls. *Ecology* 71:811-817.
- Røskoft, E. & Slagsvold, T. 1985. Differential mortality of male and female offspring in experimentally manipulated broods of the rook. *J. Anim. Ecol.* 54:261-266.
- Roff, D.A. 1992. *The evolution of life histories*. Chapman and Hall, New York, USA.

Royle, N.J., Surai, R.J., McCartney, R.J. & Speake, B.K. 1999. Parental investment and egg yolk lipid composition in gulls. *Functional Ecology* 13:298-306.

Stearns, S.C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Oxford, UK.

Systad, G.H & Bustnes, J.O. 2005. Hva bestemmer utbredelsen av kystnære sjøfugl.

I *Kystøkologi: Økosystemprosesser og menneskelig aktivitet*. Svenning, M.A & Jonsson, B. (eds). 2005. NINAs strategiske instituttprogrammer 2001-2005. NINA Temahefte 31. 64 s.

Torres, R. & Drummond, H. 1997. Female-biased mortality in nestlings of a bird with size dimorphism. *J. Anim. Ecol.* 66:859-865.

Trivers, R. & Willard, D.E. 1973. Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science* 179: 90-92.

Williams, G.C. 1966. Natural selection, the cost of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *American Naturalist* 100:687-690.

Wooller, R.D., Bradley, J.S. & Croxall, J.P. 1992. Longterm population studies of seabirds. *Trends in Ecology and Evolution* 7:111-114.