



Første hekkefunn av pungmeis *Remiz pendulinus* i Norge, og artens forekomst i 30 års perioden etter første observasjon.

Geir Olav Toft

INNLEDNING

Pungmeisa er en ganske liten fugl som i størrelse og form har mye til felles med en blåmeis (*Parus careuleus*). Arten er knyttet til næringsrike våtmarker med velutviklet sumpskog (Persson 2006, Kjeldsen 2008), et habitat som er forholdsvis sjeldent, noe som også gjenspeiles i utbredelsesmønsteret til pungmeisa (Voous 1960).

Arten gjennomgikk en eksplosiv populasjonsøkning i Vest-Europa på 1980 og 1990 tallet (Flade & Franz 1993), og i denne perioden ble pungmeisa registrert for første gang i Norge (Clarke 1991).

Populasjonsendringer i Vest-Europa.

Pungmeisa har en vid utbredelse i Palearktisk, det dreier seg om en østlig art, som har beveget seg mot vest og nord i mer enn 200 år (Cramp & Simmons 1993, Schönfeld 1994). Omkring år 1900 var pungmeisa etablert på noen få lokaliteter i Polen, og 50 år senere var den nådd fram til den Polsk-Østtyske grense. Ekspansjonen mot vest fortsatte, men frem til 1980 var det svært beskjedne populasjoner i de nykoloniserte områdene. Etter 1980 ble det ganske plutselig utløst radikale forandringer, på kort tid opptrådte pungmeisa nå i betydelige antall på mange nye lokaliteter (Flade & Franz 1993, Schönfeld 1994). I denne perioden koloniserte arten nordvestlige deler av Tyskland, Nederland, nordøstre deler av Belgia, nordøstre hjørne av Frankrike, og det sørlige Skandinavia. Fugler fra de nordvestlige hekkepopulasjonene søkte seg til nye overvintringsområder som lå lengre vest ved Middelhavet, dette skulle indusere en parallell kolonisering av Sørvest-Europa; Sør-Frankrike og Spania (Valara et al 1993).

Hunnfugl fra hekkingen ved Søylandsvannet.

I Danmark og Sverige ble både første observasjon, og første hekking registrert i 1964, etter den tid holdt en liten håndfull par stand i områdene. På 1980 og 1990 tallet ekspanderte populasjonene plutselig og kraftig i våre to naboland (Persson & Öhlström 1994), men, inn mot og i det nye årtusetet stoppet ekspansjonen opp og den positive utviklingen ble reversert (Persson & Öhrström 2006). Arten gjennomgikk en dramatisk tilbakegang, og populasjonene krympet inn like raskt som de ekspanderte to tiår tidligere (Gezelius & Nilsson 2007). I Sverige resulterte dette i at pungmeispopulasjonen ble redusert med mer enn 80% og arten blir her betegnet som sterkt truet (Artfakta 2019).

Omkring 1990 nådde utbredelsen et foreløpig maksimum i Vest-Europa. Det avtegnet seg da en ny nordgrense som strakte seg langs østersjøkysten fra Latvia, gjennom Kaliningrad, Polen og Tyskland til Danmark. Grenselinjen dreide her av mot nord, og markerte et kort stykke artens vestgrense, før den bøyde av mot øst, igjen som en nordgrense, gjennom Sør-Sverige, omtrent langs Göta kanal. Nord for denne linjen forekom det sporadiske hekkeforsøk, bl.a. i Finland, Midt- og Nord-Sverige, Nord-Jylland og helt sørvest i Norge.

Forekomst i Norge.

25 år etter at pungmeisa var blitt registrert i Danmark og Sverige ble arten observert i Norge. I 1989 ble det sett enkeltindivider på tre lokaliteter. Første og andre observasjon ble gjort med to dagers mellomrom, på lokaliteter med en innbyrdes avstand på mer enn 300 km. En hann oppholdt seg på Øra ved Fredrikstad i to måneder fra 7.5 til 7.7, og i denne perioden bygde den minst tre reirløkker (Clarke 1991). En ringmerket hunn ble sett ved Grudavannet på Jæren 9.5 (Clarke 1991), og en hunn ble sett på Sele på Jæren 27.8 (Bosy & Clarke 1993).

I 1990 ble arten registrert så tidlig som 16.4 i Storøykilen i Bærum, individet holdt seg her i ni dager (Clarke 1992). Litt frem på sommeren, 17.6, ble en ringmerket hunn fanget ved Søylandsvannet på Jæren, et aktivt reir ble påvist noen dager senere. Reirinnholdet ble ikke kontrollert, den intrikate reirkonstruksjonen sørget for at innholdet vanskelig kunne bli kontrollert uten at reiret ville bli skadet. 25.6 forlot seks ungfugler reiret, alle ble ringmerket tre dager senere (Bø 1991, Hogstad 1992, Bosy & Clarke 1993, Olsen & Mjølensnes 2007). Senere på sommeren ble det ringmerket to ungfugler fra et annet kull ved Søylandsvannet (Bø 1991, Hogstad 1992, Bosy & Clarke 1993), det ble

dessuten observert en umerket ungfugl i området (Hogstad 1992).

I 1991 hekket arten ved Slevdalsvannet på Lista, en hann og to ungfugler ble merket i løpet av ni dager i siste halvdel av juli (Bosy & Clarke 1993).

I 1994 holdt en hann til ved Borrevannet ved Horten i tre uker i månedskiftet mai-juni (Solbakken et al. 2003).

I 2000 holdt en hann til ved Søylandsvannet i en knapp uke i månedskiftet april-mai (Mjøs & Solbakken 2001).

I 2002 ble ett individ observert i Monsrudvika i Nordre Øyeren 9.5 (Bunes & Solbakken 2004).

I 2003 ble en hunn sett ved Slevdalsvannet 29.6 (Mjøsnes et al 2005)).

I 2005 ble en hunn sett ved Borrevannet 2.5 (Olsen & Mjøsnes 2007).

I 2006 holdt en hann til ved Søylandsvannet i fire uker fra 10. 5. I denne perioden bygde den et inspeksjonsreir (Olsen et. al 2008).

I 2015 ble en hunn observert i Vallermyrene ved Porsgrunn, 15.4. (Olsen 2017).

I 2017 ble en hann sett i Sorgenfrigropa ved Fredrikstad 12.4. (Mobakken 2019, Artsobservasjoner 2020).

Majoriteten av observasjonene skriver seg fra april og mai. Observasjoner som er blitt gjort etter midten av juni dreier seg om hekkforsøk og hekking, med unntak av to hunner, 29.6 og siste observasjon, 27.8. (Tab 1).

Tabell 1. Forekomst av pungmeis i Norge 1989-2007.

År	Ad	Ju	H	Dato	Lokaliteter	Referanser
1989	1♂			7.5-7.7	Øra, Østfold	Bosy & Clarke 1993
	1♀			9.5	Grudavannet, Rogaland	Clarke 1991
	1♀			27.8	Sele, Rogaland	Clarke 1991
1990	1♂	6	1	16-17.4, 20.4	Storøykilen, Oslo & Akershus	Clarke 1992
	17.6-10.8			Søylandsvannet, Rogaland	Hogstad 1992, Olsen & Mjøsnes 2007	
				Søylandsvannet, Rogaland	Bø 1991, Hogstad 1992	
1991	1♂	1	1	20-21.7	Slevdalsvannet, Vest Agder	Bosy & Clarke 1993
				22.7	Slevdalsvannet, Vest Agder	Bosy & Clarke 1993
				29.7	Slevdalsvannet, Vest Agder	Bosy & Clarke 1993
1994	1♂			21.5-10.6	Borrevannet, Vestfold	Solbakken et al. 2003
2000	1♂			30.4-3.5	Søylandsvannet, Rogaland	Mjøs & Solbakken 2001
2002	1			9.5	Monsrudvika, Oslo & Akershus	Bunes & Solbakken 2004
2003	1♀			29.6	Slevdalsvannet, Vest Agder	Mjøsnes et al 2005
2005	1♀			2.5	Borrevannet, Vestfold	Olsen & Mjøsnes 2007
2006	1♂			10.5-11.6	Søylandsvannet, Rogaland	Olsen et al 2008
2015	1♀			15.4	Vallermyrene, Telemark	Olsen 2017
2017	1♂			12.4	Øra, Østfold	Mobakken 2019

Tabell 2. Vekter på individer fra Søylandsvannet.

	17 juni	22 juni	28 juni	6 juli	13 juli	10 august
♀ ad2k+	9.1g	9.1g	8.8g			
juv 1			8.5g	8.4g	8.5g	
juv 2			8.7g			
juv 3			8.3g			9.0g
juv 4			9.2g			
juv 5			8.6g	8.4g		
juv 6			8.4g			



Takrørskog omkranset av skogklynger ved Søylandsvannet. Dette er en karakteristisk hekkebiotop for pungmeis i Skandinavia. Fig 1a.

Hekkeforløp ved Søylandsvannet.

Søylandsvannet er en eutrof våtmark, lokaliteten består av to vannspeil som er knyttet sammen med en kort kanal. Det sørligste vannet er svært grunt, og er fullstendig omkranset av svært markerte vegetasjonssoner. Vannspeilet er stedvis dekket av flytebladplanter, og vannflaten grenser brått av mot omfattende takrørskoger (*Phragmites australis*) som kan ha betydelige innslag av bred dunkjevle (*Typhaceae latifolia*). På innsiden av dette svært dominerende vegetasjonsbeltet følger et parti med siv, starr og blomsterplanter. Inne på tørrere grunn er det innslag av bjørk (*Betula pubescens*) som kan stå enkeltvis, i smågrupper, eller i mindre skogstriper. Naturområdet ligger som

en naturhabitat-øy omkranset av jordbruksarealer med intensiv drift, og godt inne på tørr grunn grenser naturområdet skarpt av mot dyrket mark fig 1a og 1b. Habitatet ved Søylandsvannet har en utforming som har store likhets-trekk med klassiske svenske pungmeisbiotoper. Dette gjenspeiles også av at 1/4 norske observasjoner av arten er blitt gjort på denne lokaliteten, og 2/3 av hekkefunn er blitt registrert i dette naturreservatet.

En pungmeis hunn med en påfallende stor rugeflekk, ble fanget på den faste ringmerkingslokaliteten ved Søylandsvann 17.6. Hunnen ble kontrollert 22.6, og samme dag ble et aktivt reir lokalisert i en bjørkeskog ca 100m sør for merkeklassen. Reiret var plassert i et 7-8m høyt bjørketre som sto i en glenne i



Den sørligste av de to vannflatene som utgjør Søylandsvannet. Fig. 1b.

kanten av småskogen, takrør var et markert innslag i undervegetasjonen (fig 2). Reiret hang vel to meter over bakken og var festet til et kvistdele i tuppen av en smidig grein. Reiret var vevd sammen av plantefiber og ull fra bred dunkjevle, det hadde en intrikat og svært sterk konstruksjon (fig 3). Ungene forlot reiret 25.6, de holdt sammen som en familiegruppe, fulgte etter hunnen og drev næringssøk i takrørskogen gjennom hele dagen. Under næringssøket var det svært vanskelig, eller umulig å lokalisere denne gruppen. I mer enn en uke returnerte familiegruppen til reiret om kvelden. Meiseflokken dukket opp like før skumringen satte inn, og overnattet sammen i det solide byggverket. Familiegruppen ble fanget inn for ringmerking og kontroll 28.6. Hunnen og de



Reirbiotop, en glenne i en smal skogstripe, der det vokser takrør i undervegetasjonen. Fig. 2.

seks ungfuglene ble satt fri samlet, omtrent 30m fra reiret, alle fløy direkte til dette byggverket, hvor de overnattet. Tre ungfugler ble senere kontrollert i området, henholdsvis 6.7, 13.7 og 10.8. Kontrollen i august var også siste observasjon av arten i området.

Til måling av vekt ble det anvendt en 50g fjærvekt med en oppløsning på 0,1g (fabrikat Pesola, lang type). For å minimere avlesingsfeil ved veiing ble vekten hengt opp og fuglen som skulle bli veid ble plassert i en veiekjegle

Tabell 3. Reirmål fra Søylandsvannet..

År	Treslag	L ₁	L ₂	B	T	R _{L1}	R _{L2}	R _D	B _h	Vekt
1990	Bjørk	197	158	80	92	105	18	33	27	45,6
2006	Bjørk	160	155	90	102	32	0	43	31	39,5

(produsert for BTO) for å unngå at den kunne bevege seg.

Hunnen veide mellom 8,8g og 9,1g i siste del av hekkeperioden. Vekten var stabil i den perioden hun foret opp seks unger på egenhånd, men tre dager etter at ungene hadde forlatt reiret var vekten blitt redusert med 3,3%.

Tre dager etter at ungene hadde forlatt reiret veide de mellom 8,3g og 9,2g, middelerdi 8,6g (tab 2). To av ungfuglene ble kontrollert etter ti dager, begge hadde hatt vekttap, henholdsvis på 0,1g og 0,2g. Ungfuglen med et vekttap på 0,1g ble kontrollert syv dager senere, den hadde da gjenvunnet sin opprinnelige vekt. Ungfuglen med lavest vekt på merketidspunktet ble kontrollert 44 dager senere, den hadde da hatt en vektøkning på 8,4% gjennom sommeren, og veide nå 9,0g (tab 2).

Hannen ble ikke observert i området.

To ungfugler fra et annet pungmeiskull ble ringmerket ved Søylandsvannet senere på sommeren (Bø 1991), i tillegg til dette ble det observert en umerket ungfugl i området (Hogstad 1992).

Dette viser at det var minst to vellykkede hekkeforløp ved Søylandsvannet denne sommeren, det kan ikke utelukkes at det var flere.

Det aktive reiret fra 1990 er noe lengre og smalere enn inspeksjonsreiret som ble bygd av en enslig hann i 2006. Begge reir har enkeltmål som sammenfaller med gjennomsnittsverdier fra Mellom-Europa (Schönfeldt 1994). Det aktive reiret har komponenter felles med reir som blir påbegynt tidlig, før 4.5, inspeksjonsreiret har komponenter felles med reir som blir påbegynt etter denne dato (fig 5, tab 3).



Fig. 3. Aktivt reir. Reiret er et forseggjort byggverk. Trafikken inn og ut av åpningen har sørget for at det er blitt et langt "bånd" som henger ned fra inngangen.

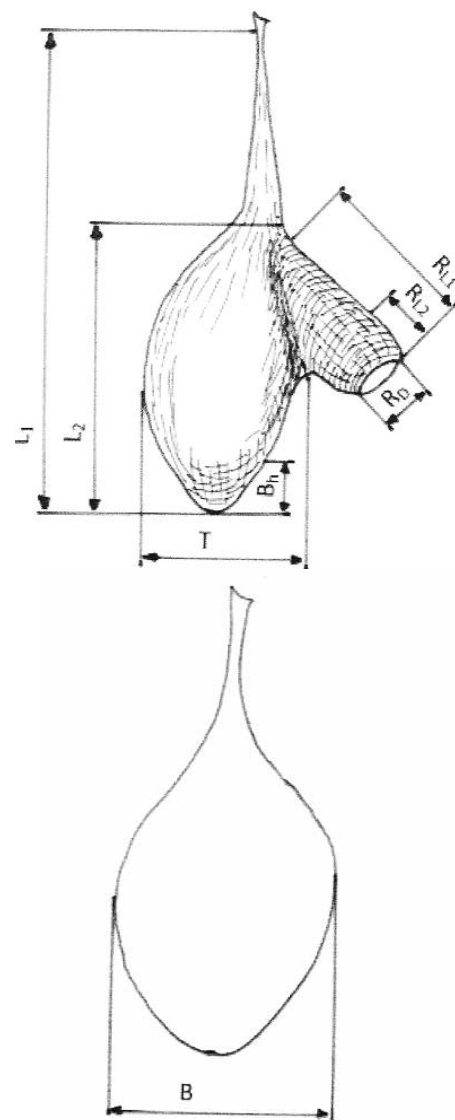


Fig. 4. Skisse av pungmeisreir med målangivelser (Etter Schönfeldt 1994).

Diskusjon

Pungmeisa er en kontrastenes art. Artens forekomst i Norge har forløpt svært annerledes enn i våre to naboland, så langt mot nordvest har arten ikke vært i stand til å sikre seg fotfeste. Men, selv om det bare er blitt gjort 15 observasjoner av pungmeis i Norge (tab 1), så inngår det tre hekkeforløp i dette. I Storbritannia er det blitt gjort flere hundre observasjoner av arten, likevel er det ikke blitt registrert hekkeforløp (BBRC 2009).



Ungfugl fra hekking ved Søylandsvannet.

Observasjonene fra vårt land dreier seg utelukkende om enkeltindivider, med unntak av hekkefunn. Alle observasjoner av syngende hanner har vært isolerte forekomster, og det er ganske typisk at enslige hanner på isolerte lokaliteter vil bygge og klargjøre ett eller flere reir (Schönfeld 1994). Dette var situasjonen på Øra i 1989, ved Borrevannet i 1994, og ved Søylandsvannet i 2006. Når en hunn ble observert på Sele mot slutten av august forholder det seg annerledes, en slik observasjon indikerer at det er et individ som har gjennomført hekking, men ikke nødvendigvis i nærområdet. Hunner kan forflytte seg svært langt etter en vellykket hekking (Franz et al. 1987), det kan

også være snakk om trekkaktivitet, i nordlige populasjoner vil høsttrekket starte opp i siste halvdel av august (Flade & Franz 1993, Persson 2006). En enslig hunn i Vallermyrene i midten av april tyder på vårtrekk; en enslig hunn ved Grudavannet 9.5 er i tid svært nært eggleggingstidspunkt for hekkefunnet fra Jæren. Det kan dreie seg om et individ som har streifet om og oppholdt seg en tid på Jæren; noe tilsvarende gjelder også for et enslig individ i Nordre Øyeren 9.5. En enslig hunn ved Slevdalsvannet 29.6 kan være bevegelse mellom hekkinger.

Det er verdt å merke seg at det kan være lett å overse pungmeisa når den oftest vil oppholde seg i et habitat som er lite tilgjengelig, og når sangen kan være forholdsvis svak. Hekkeforløpet ved Søylandsvannet ville neppe blitt registrert dersom reiret var blitt bygd et par hundre meter sør for funnstedet.

Hvor kommer hunnen fra?

Hunnen som hekket ved Søylandsvannet i 1990 var blitt ringmerket som 1K 14.10.88 i daværende Øst-Tyskland. Merkelokaliteten i Beeskow ligger ved naturreservatet Alte Spreemündung, omtrent midtveis mellom Berlin og den polske grense. I dette våtmarksområdet er det omfattende takrørskoger som også fungerer som myteområde for årsunger av pungmeis. Ungfugler gjennomfører en myting fra de er omkring 50 dager gamle (Flade & Franz 1993, Schönfeld 1994).

Sørlige pungmeispopulasjoner forlater hekkeområdene forholdsvis kort tid etter at hekkingen er avsluttet, etternølere vil forsvinne i løpet av første halvdel av august (Schönfeld 1994). Nordlige populasjoner forlater hekkeområdene på et senere tidspunkt, gjennom en periode som strekker seg fra ultimo august til primo november (Flade & Franz 1993, Schönfeld 1994). Under høsttrekket vil fugler fra de nordlige områdene ankomme Tyskland sent på høsten (Schönfeld 1994). Et merketidspunkt i midten av oktober er en sterk indikasjon på at det dreier seg om et individ som tilhører en av de nordlige populasjonene. Denne antakelsen ble betydelig styrket ved at hunnen ble kontrollert i Vejlerne i Danmark i siste halvdel av juli 1989. Dette tidspunktet er omtrent en måned etter at den lokale pungmeispopulasjonen har fått ungene fra tidlige eggkull på vingene (Kjeldsen 2008). Selv om bare en liten andel av ettåringene hos denne arten vil søke seg tilbake til sitt eget oppvekstområde (Flade & Franz 1993), er det sannsynlig at denne fuglen er født i Danmark. Hekkebestanden i Vejlerne har vært sporadisk og liten



To pungmeisreir fra Søylandsvannet. På denne siden, aktivt reir fra 1990, neste side, presentasjonsreir fra 2006. Fig. 5.

Denne side: Sett forfra fra høyre side, b) sett forfra fra venstre side, c) sett forfra, d) sett bakfra.

Neste side: a) Sett forfra fra venstre side, b) sett forfra, c) sett bakfra.

(Kjeldsen 2008). Arten hekker ikke på lokaliteten der hunnen ble kontrollert i Han Vejle, men det er kort avstand til flere hekkebiotoper i området (Jørgen Peter Kjeldsen pers.med.).

En ett år gammel hunn vil normalt tilhøre en hekkebestand, og selv om pungmeiser viser høy grad av mobilitet, og gjerne forflytter seg over kortere eller lengre avstander mellom to hekkforsøk (Franz et al 1987, Mészáros et al 2006), indikerer kontrollen i Vejlerne at denne hunnen hekket her i 1989 (Kjeldsen 2008).

Endrede miljøfaktorer.

Pungmeisa er knyttet til rike våtmarksområder. Våtmarker er et økosystem som er blitt kastet ut i dramatiske forandringer i store deler av Europa, en utvikling som har blitt knyttet opp mot globale klimaforandringer og gjennomgripende omlegginger i jordbruket, med bl.a. bruk av store mengder kunstgjødsel. Et mildere klima har medført at vekstsesongen i Europa har blitt forlenget med gjennomsnittlig 10,8 dager på 40 år (Menzel & Fabian 1999), og data fra østersjøområdet viser at vekstsesongen der ble forlenget med 20 dager gjennom forrige århundre (Walther & Linderholm 2006). Slike store miljøforandringer har medvirket til at primærproduksjonen i våtmarkene har øket, gjengroing er blitt et gjennomgående trekk. Nye miljøfaktorer har skapt nye habitater som pungmeisa kan utnytte, men når en våtmark gror til, er det bare et forbigående og relativt snevert stadium i suksesjonen som gir pungmeisa gunstige levevilkår (Persson & Öhrström 2006).

I sine kjerneområder henter pungmeisa mange av sine ressurser i hvitpil, (*Salix alba*), og det er blitt hevdet at arten kan være tilpasset å leve i våtmarker med sumpskog der dette treet er en karakterart (Flade 2001). Hvitpil hører til i et svært produktivt plantesamfunn på flommark. I Norge finner vi dette treslaget i elveørskratt med hvitpil x skjørpil utforming, et plantesamfunn som er blitt mer vanlig i lavereliggende arealer på Østlandet (Fremstad 1997).

I Danmark og på kontinentet er pil det foretrukne reirtreet til pungmeisa



(Henriksen 1999, Schönfeld 1994). I Sverige og Norge mangler ofte pil, her overtar bjørk som reirtre, og i Sverige blir så mye som 85 % av alle reir plassert i dette treslaget (Persson & Öhrström 1994). Ved Søylandsvannet var to kjente reir plassert i bjørk.

Tilgang på egnede byggematerialer til det svært intrikate reiret har stor betydning for denne arten, og forekomst av bred dunkjevle er nærmest å betrakte som en forutsetning for reirbygging hos denne spesialisten (Schönfeld 1994). Bred dunkjevle er godt representert i takrørskogene ved Søylandsvannet.

Ekstrem-art.

Tidspunkt for igangsetting av hekking har særlig stor betydning for pungmeisa. Ved Søylandsvannet forlot ungene reiret 25.juni. Når ungenes reirperiode varer i ca 21 døgn; rugeperioden i ca 14 døgn; eggleggingsperioden strekker seg over ca 9 døgn for et tidlig kull med 6 egg, og hannen

bruker ca 17 dager på å bygge et reir (Schönfeld 1994), vil reirbyggingen kunne ha startet opp i siste uke av april, og eggleggingen blitt påbegynt omkring 12 mai. Hannen bygger vanligvis reiret på egenhånd, men hunnen kan delta i bygging av tidlige reir (Schönfeld 1994), i slike tilfeller vil eggleggingen kunne starte opp en til to dager tidligere.

Når egglegging på Jæren først starter opp mot midten av mai, er dette omtrent en uke etter den sørsvenske populasjonen og en til to uker etter den danske populasjonen (Persson & Öhrström 1989).

Når hekkesesongen kortes inn blir det vanskelig eller tilnærmet umulig å være i stand til å produsere flere suksessive ungekull. Begrensninger på dette området vil kunne få en uforholdsmessig sterk innvirkning på denne arten, som har utviklet en unik og enestående, men også ekstrem parbindingsstrategi, polygynandri (Persson & Öhrström 1989). Dette er et av de mest diverse parbindingssystemer vi finner hos fugler (Pogany et al 2012). I et slikt system vil både hanner og hunner forsøke å knytte seg suksessivt til flere make, begge kjønn kan ha opptil 5-7 make i løpet av en hekkesesong (Mészáros et. al. 2006). Konflikten mellom kjønnene er blitt så eksepsjonelt tilspisset hos denne arten at det blir regnet som normalt når 1/3 av alle nylagte eggkull blir forlatt, fordi begge makene forsøker å overlate omsorgen for et nylagt eggkull til partneren (Szentirmai et al 2007, van Dijk et al 2007, Pogony et al. 2008).

Polygyni blir først og fremst knyttet til ressursrike habitater, polyandri blir først og fremst knyttet til ressursfattige habitater (Roalkvam & Toft 1982). Polygynandri er knyttet til ressursrike habitater og fenologiske gradienter. Det unike og ekstremt konfliktfylte polygynandriske parbindingssystemet sørger for at både hunner og hanner kan få fram flere ungekull i løpet av en sesong, og dermed øke sin livstidsreproduksjon. Men, dette parbindingssystem vil bare kunne fungere i områder som både har stor produksjon av biomasse, og lang hekkesesong.

Når vi beveger oss mot nord, vil vekstsesongen starte opp senere og avsluttes tidligere enn på en lavere breddegrad, dermed vil den tilgjengelige reproduksjonsperioden krympe inn mot en høyere breddegrad. Arter som skal utnytte den intense produksjonen av biomasse som foregår under den lyse nordlige sommeren, må ha utviklet et sosialt system som er tilpasset til en kort hekkesesong.

Jæren ligger tydelig i en ytterkant når utbredelsen til pungmeisa kan være begrenset av sommerisotermene på 18°C mot nord og 32°C mot sør (Cramp & Simmons 1993), eller av breddegrad, der en i Sverige trekker nordgrensen

ved omkring 55° N (Artfakta 2019). Respirasjonssummen for et område gir et mer nyansert bilde av primærproduksjonen av biomasse enn det isotermer for temperatur eller breddegrad kan angi. Isolinjer for en respirasjonssum på 7 (Moen 1998) vil for en stor del overlapse med artens hekkeområder i Skandinavia, og isolinjer for respirasjonssummen kan være et godt redskap for å definere nordgrensen for pungmeisa i Europa.

Pungmeisa er en art som ser ut for å være adaptert til å kunne forlenge hekkesesongen i betydelig grad. Arten har utviklet en eksepsjonell strategi som setter den i stand til å starte opp hekkingen på et tidlig tidspunkt i et gunstig område, for deretter å forflytte seg, gjerne langs en fenologisk gradient, og søke seg suksessivt inn i tilstøtende områder etter hvert som produksjonen av biomasse tar seg opp utover vår og sommer (Flade & Franz 1993, Schönfeld 1994). Pungmeisa viser stor grad av mobilitet gjennom hekkesesongen (Flade et al 1987), med et nærmest nomadeaktig bytte av hekkelokaliteter (Kjeldsen 2008), der begge kjønn vil kunne forflytte seg over store avstander mellom to hekkeforløp (Franz et al 1987, Persson & Öhrström 1994). En slik atferd sørger for at hekkesesongen kan bli betydelig forlenget, i Sør-Sverige kan den omfatte 1/3 av året, fra midten av april til midten av august (Gustavsson 1995).

Det er også verd å merke seg at habitatet til pungmeisa er forholdsvis sjeldent og at utbredelsen av den grunn kan virke sporadisk når det blir stor avstand mellom hekkelokaliteter og populasjoner er glissent sammensatt (Voous 1960). Under slike rammeforhold kan stor mobilitet være en del av artens spredningsstrategi (Flade et al. 1986, Franz et al 1987, Schönfeld 1989, Kjeldsen 2008).

Hanner stikker gjerne av etter at det tredje eller fjerde egget er blitt lagt. Om ikke før, vil den ene av makene som regel forflytte seg like etter at eggleggingen er avsluttet, den andre må vente til etter at det første ungekullet er kommet på vingene, om ikke eggkullet blir oppgitt.

Men, det eksepsjonelle parbindingssystemet vi finner hos pungmeisa har innebygget i seg en artsspesifikk utfordring. Polygynandri kan bare fungere optimalt i habitater som har stor produksjon av biomasse, og der det desuten er mulig å organisere en lang hekkesesong ved å forflytte seg til nye områder, nært eller fjernt. Dersom en av disse forutsetningene svikter, vil dette ekstreme samliv-systemet brått miste sin effektivitet.

Når hekkesesongen krymper inn mot nord, vil dette kunne medføre at selv rike habitater blir lite attraktive for denne arten, det blir for knapt med tid til å få fram flere kull på en hekkesesong. I slike områder vil det ekstreme

parbindingssystemet denne arten har utviklet kunne sette det enkelte individet i en tvangssituasjon. En pungmeis kan her ende opp som en «sosial fange» (Ens 1992), eller heller en «psykososial fange», som ikke evner å utnytte rike habitater i utkanten av utbredelsesområdet, fordi individene vanskeligere er i stand til å organisere konflikten mellom de to kjønn etter et alternativt parbindingssystem. Et parbindingssystem fungerer som en del av en strategi for å oppnå størst mulig livtidsreproduksjon (Roalkvam & Toft 1982), og en strategi fungerer nærmest som et forprogrammert atferdsprogram (Dawkins 1976). Hos pungmeisa pågår det en åpen, intens og vedvarende konflikt over hvem som skal ta ansvar for omsorgen for avkommet. Pungmeisa er et svært unikt innslag i fugleverdenen, der begge kjønn vil forsøke å forlate et nylagt eggkull, for å få mulighet til å oppsøke en ny make (Pogány et al. 2008). Omsorg for avkom er et av nøkkelaspektene innenfor atferds økologien, studiet av det evolusjonære grunnlaget for den atferden dyr fremviser, atferd som grunner seg i de økologiske rammefaktorene individene og populasjonene er utsatt for. Omsorg for avkom medfører alltid kostnader, kostnader som er ulike for de to kjønn når en ser på dette i forhold til deres mulige livtidsreproduksjon. Det er nettopp i dette at det finnes en solid basis for konflikt (Harrisson et al 2009, Griggio & Pilastro 2007, Webb et al 1999). Konflikten mellom de to kjønn er en sterk og gjennomtrengende evolusjonær prosess som former morfologi, atferd og artsdannelse (Szentirmai et al. 2007). Og, den intense konflikten mellom kjønnene hos pungmeisa har i sin tur påvirket den atferdsmessige evolusjonen til denne arten (Szentirmai et al 2007).

Det dreier seg om hvordan konkurranse og samarbeid påvirker den evolusjonære fitnessen eller egnetheten til de to kjønnene, det er snakk om å finne fram til evolusjonært stabile strategier for å kunne maksimere livstidsreproduksjonen til enkeltindivider (Roalkvam & Toft 1982). Dette viser oss litt av den enorme kompleksiteten som er forbundet med fuglenes atferd, det er snakk om hvordan en kan løse den fundamentale konflikten mellom kjønnene over reproduktive investeringer. Her viser pungmeisa oss en ekstremutgave av hvordan den seksuelle konflikten mellom kjønnene, den evolusjonære divergensen i interessene til hanner og hunner, har stor betydning for utvikling av reproduktive egenskaper, ved å skape seksuelt antagonistisk koevolusjon i en kontekst av promiskøs parring (Hosken et al 2009).

Men, til tross for at det eksisterer slike artsspesifikke utfordringer har det vært tre kjente hekkeforløp i Norge, som resulterte i henholdsvis et kull på

seks utfløyne unger, ett kull med minst tre, og ett kull med minst to. Et gjennomsnitt på minst 3,67 ungfugler pr. kull i Sørvest-Norge er høyt, i kjerneområdene til arten lengre sør i Europa blir det produsert 2-4 utfløyne unger pr kull (Schönfeld 1994). Eggkull med 6 egg er også høyt, i kjerneområdene varierer det fra 2-6 (Schönfeld 1994). Det er likevel verd å merke seg at hunnen fra førstehekkingen ved Søylandsvannet bare veide 8,8g da ungene forlot reiret, hunner i artens kjerneområder veier 9-11g i denne perioden (Flade & Franz 1993).

Høye reproduksjonstall viser at det finnes biotoper i vårt land som har tilstrekkelig store ressurser tilgjengelig til at en pungmeis på egenhånd kan skaffe nok mat til å få et stort ungekull på vingene. Grunnleggende forutsetninger for en kolonisering skulle dermed være innfridd også i vårt land, men dette fungerer likevel ikke i praksis. Kan en systemsvikt hos denne arten ha medvirket til dette?

En har forsøkt å forklare den eksplosive ekspansjonen, og senere den dramatiske tilbakegangen denne arten har fremvist. Klimaendringer ble nevnt svært tidlig (Niethammer 1951), senere har en forholdt seg til omfattende biotopforandringer, masseopptreden av bladlus, virkning av mutasjoner, spredningsdynamikk, og formeringsrate (Flade et al 1986). Når effekten av mulige underliggende forhold for det meste er ukjente, representerer disse voldsomme populasjonsendringene fremdeles et uløst mysterium (Schönfeld 1994).

Takk

Takk til Magnar Bø og Andreas Oddane for stor innsats på ringmerkingslokaliteten ved Søylandsvannet gjennom mange år. Andreas døde 16.9.2000, en uvanlig omtenksum og hjelpsom mann ble bare 48 år gammel.

ABSTRACT

The penduline tit (*Remiz pendulinus*) inhabits eutrophic, highly productive wetlands incorporating well developed swamp forest. This habitat is rather rare, a feature mirrored in the distribution pattern of the species. The Penduline tit has slowly colonized new areas towards northern and western Europe for more than 200 years, however from 1980 to 1995 the expansion was very rapid. From 1995 onwards the populations in the newly colonized areas has dwindled.

The species was recorded for the first time in Norway in 1989, at three different locations. In 1990 a minimum of two successful clutches produced fledgelings at lake Søylandsvann in Rogaland. (For an overview of norwegian observations and breeding recordings see table 1)

At lake Søylandsvann an active nest was recorded 22nd. June, hanging at the tip of a branch of a Silver Birch (*Betula pubescens*) (Fig 3 & 5). Six fledgelings left the nest at 25th of June (weight measurements given in table 2). The family unit foraged in the reedbeds during the day and returned to the nest at dawn, doing so for more than a week. Last observation in the area 10th of August, a juvenile controlled at the ringing site.

Three juveniles from at least one other clutch was seen at lake Søylandsvann in 1990, two were ringed, one was observed.

The female from the first recorded breeding of this species in Norway had been ringed as a 1K 14th of October 1988 in former East Germany, at Beeskow, close to the nature reserve Alte Spreemündung, about half way between Berlin and the polish border. The female was the following year controlled at Han Vejle in Vejlerne, Denmark in late July. This female presumably belonged to the newly established northern population of the species, and is supposed to have bred in Vejlerne as a 2K in 1989.

Nest measurements are given in table 3, details of measurements are given in fig 5.

Limits of the breeding areas of the Penduline tit to the north, have been given by isotherms for temperature, and by means of latitude. An alternative figure, the respiratory sum, is proposed.

The history of the species in Norway is discussed. Reproductive outputs from the successful breeding attempts are equal to, or better than in the core areas of the species in Europe. Weight measurements are also favourable.

These findings indicate that suitable habitats are found in SW Norway. However, these habitats have not been colonized.

The conflicts between the sexes have been found to be extreme in this species, as it has been found to be normal when 1/3 of clutches are abandoned by both mates in order to obtain another breeding opportunity where the mate will take the responsibility for incubating eggs and raising young.

Following data given by Schönfeld 1994, a fledging date of 25th of June allows for the initiation of nestbuilding in the last week of April, and the initiation of egg-laying about 12th of May. About one week later than in the Swedish population, and about one to two weeks after the Danish population. The late initiation of egg-laying is discussed in the framework of the extreme mating system of the Penduline tit, unique to this species. The polygynandric mating system allows both females and males to accept several mates during one breeding season. This mating strategy is adapted to living in extremely productive habitats, and being able to extend the breeding period by an exceptional degree of mobility between breeding attempts, often exploiting phenological gradients.

The conflicts between the sexes have been found to be extreme in this species, as it has been found to be normal when 1/3 of clutches are abandoned by both mates in order to obtain another breeding opportunity where the mate will take the responsibility for incubating eggs and raising young. Living at the northernmost border of the breeding area of the Penduline tit, the breeding season is limited. In such areas the extreme polygynandric mating system will not add gains to the individual bird, indicating that this «system» failure may make it difficult to colonize these areas. The Penduline tit is at the very extreme of how to tackle the sexual conflict between the sexes. The evolutionary divergence in interests between males and females has a major influence on the development of reproductive traits by developing sexually antagonistic coevolution in a context of promiscuous matings.

Litteraturliste.

- Artfakta.se. 2019. Artfakta: Pungmes Remiz pendulinus. <https://artfakta.se/artbestamning/taxon/remiz-pendulinus-100123> (nedlastet 12.12.2019)
- Artsobservasjoner.no. Pungmeis. <https://www.artsobservasjoner.no/ViewSighting/ViewSightingAsTable?storedSearchCriteria=2951718> (nedlastet 18.02.2020).
- Bosy, R.G. & Clarke, A.W. 1993. Sjeldne fugler i Norge 1991. Rapport fra Norsk Sjeldenhetskomite for fugl (NSKF). Vår fuglefauna 16. 205-225.
- British Birds Rarities Committee. Statistics-Tits to New World Orioles. www.bbrc.org.uk (14.12.2009)
- Bunes, V. & Solbakken, K.Aa. 2004. Sjeldne fugler i Norge i 2002. *Ornis Norvegica* 27, 4-47.
- Bø, M. 1991. Jæren RG 1990. Ringmerkaren 3, 68-71.
- Clarke, A.W. 1991. Sjeldne fugler i Norge 1989. Rapport fra Norsk Sjeldenhetskomite for fugl (NSKF) NZF og NOF. Vår Fuglefauna 14, 135-149.
- Clarke, A.W. 1992. Sjeldne fugler i Norge i 1990. Rapport fra Norsk Sjeldenhetskomite for fugl (NSKF). Vår fuglefauna 15: 139-155.
- Cramp, S. & Simmons, K.E.L. 1993. Handbook to the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. Vol 7. Oxford Univ Press.
- Dawkins, R. 1976. The selfish gene. Oxford University Press.
- Ens, B.J. 1992. The social prisoner. Causes of natural variation in reproductive success of the Oystercatcher. Ph.D. dissertation, University of Groningen, Nederland.
- Flade, M. 2001. Avizónosen in den Weichholzaunen Mitteleuropas. I: Baum des jahres 1999 –Silberweide. Ministerium für Landwirtschaft, Umweltschutz und Raumordnung des Landes Brandenburg. Side 58-65.
- Flade, M. & Franz, D. 1993. Beutelmeisen Remiz pendulinus. I Glutz von Blotzheim, U.N. & Bauer, K.M. Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Aula Verlag, Wiesbaden. Side 998-1068.
- Flade, M., Franz, D. & Helbig, A. 1986. Die Ausbreitung der Beutelmeise (Remiz pendulinus) an ihrer nord-westlichen Verbreitungsgrenze bis 1985. *Journal für Ornithologie* 127: 261-289.
- Franz, D., Theiss, N. & Graff, H. 1987. Weibchen des Beutelmeise Remiz pendulinus brütet in einer Saison Zweimal erfolgreich an zwei mehr als 200 km voreinander entfernten Brutplätzen. *Journal of Ornithology* 128: 241-242.
- Fremstad, E. 1997. Vegetasjonstyper i Norge. NINA Temahefte 12.
- Gezelius, L. & Nilsson, L. 2007. Årsrapport 2006 från Tåkerns Fältstation. Meddelande nr. 80 från Tåkerns Fältstation.
- Griggio, M., & Pilastro, A. 2007. Sexual conflict over parental care in a species with female and male brood desertion. *Animal Behaviour* 74: 779-785.
- Gustavsson, N. 1995. Pungmesen vid Tåkern – resultatet av en fyraårig studie av dess liv. Tåkerns fältstation.
- Harrison, F., Barta, Z., Cuthill, I., & Székely, T. 2009. How is sexual conflict over parental care resolved? A meta-analysis. *J. Evol. Biol.* 22: 1800-1812.
- Henriksen, K. 1999. Yngleobservationer af Pungmeise ved Århus Å. *Gejrfuglen* 35: 1-3.
- Hogstad, O. 1992. Pungmeis. I: Hogstad, O., Semb-Johansson, A. & Frislid, R. Norges Dyr, Fuglene bind 4. J.W.Cappelens Forlag, s.115-117.
- Hosken, D.J., Stockley, P., Tregenza, T., & Wedell, N. 2009. Monogamy and the Battle of the Sexes. *Ann. Rev. Entomol.* 53: 361-378.
- Kjeldsen, J.P. 2008. Ynglefugle i Vejlerne. *Dansk Orn. Foren. Tidsskr.* 102: 1-238.
- Menzel, A. & Fabian, P. 1999. Growing season extended in Europe. *Nature* 397: 659.
- Mészáros, A.L., Kajdócsi, S., Szentirmai, I., Komdeur, J. & Székely, T. 2006. Breeding site fidelity in penduline tit Remiz pendulinus in Southern Hungary. *European Journal of Wildlife Research* 52: 39-42.
- Mjølsnes, K.R., Bunes, V. & Solbakken, K.Aa. 2005. Sjeldne fugler i Norge i 2003. Rapport fra Norsk sjeldenhetskomite for fugl (NSKF). *Ornis Norvegica* 28: 4-50.
- Mjø, A.T. & Solbakken, K.Aa. 2001. Sjeldne fugler i Norge 1999 og 2000. Rapport fra Norsk sjeldenhetskomite for fugl (NSKF). *Ornis Norvegica* 24: 3-59.

- Mobakken, G. 2019. Sjeldne fugler i Østfold 1800-2019. <https://sites.google.com/site/sjeldnefuglerioستfold/> (nedlastet 18.02.2020)
- Moen, A. 1998. Nasjonalatlas for Norge; Vegetasjon. Statens kartverk, Hønefoss.
- Niethammer, G. 1951. Arealveränderungen und Bestandsschwankungen mitteleuropäischer Vögel. Bonner zool. Beiträge 2: 17-54.
- Olsen, T.A. 2017. Sjeldne fugler i Norge i 2015. Rapport fra Norsk sjeldenhetskomite for fugl (NSKF). Fugleåret 4: 4-49. <http://www.birdlife.no/organisasjonen/nskf/rapporter.php> (nedlastet 12.12.2019)
- Olsen, T.A. & Mjølunes, K.R. 2007. Sjeldne fugler i Norge 2005. Rapport fra Norsk sjeldenhetskomite for fugl (NSKF). Ornis Norvegica 30: 68-115
- Olsen, T.A., Tveit, B.O., Bunes, V. & Mjølunes, K.R. 2008. Sjeldne fugler i Norge 2006. Rapport fra Norsk sjeldenhetskomite for fugl (NSKF). Ornis Norvegica 31: 48-97.
- Persson, O. 2006. Artdatabanken. Faktablad: Remiz pendulinus – pungmes. www.artdata.slu.se (nedlastet 29.05.2007)
- Persson, O. & Öhrström, P. 1989. A new avian mating system: ambisexual polygamy in the Penduline Tit *Remiz pendulinus*. Ornis Scand. 20: 105-111.
- Persson, O. & Öhrström, P. 1994. Pungmesen *Remiz pendulinus* 30 år i Skåne – förekomsten 1964 – 1993. Anser 33: 237-244.
- Persson, O. & Öhrström, P. 2006. Pungmesen i Skåne 1990-2005. Anser 45: 129-138.
- Pogany, A., van Dijk, R.E., Horvath, P., & Székely, T. 2012. Parental behaviour and reproductive output in male-only cared and female-only cared clutches in the Eurasian penduline tit (*Remiz pendulinus*). The Auk 129: 773-781.
- Poany, A., Szentirmai, I., Komdeur, J., & Székely, T. 2008. Sexual conflict and consistency of offspring desertion in European penduline tit *Remiz pendulinus*. BMC Evolutionary Biology. 8:242. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-8-242>
- Roalkvam, R. & Toft, G.O. 1982. Samlivsformer hos vadefuglene. Naturen 5/6: 167-172.
- Schönfeld, M. 1994. Die Beutelmeise. Westorp Wissenschaft.
- Schönfeld, M. 1989. Ausbreitung, Zug und Überwinterung der Beutelmeise, *Remiz pendulinus*, nach Ringfunden bis 1987. *Hercynia N.F.* 26: 362-386.
- Solbakken, K.Aa, Gullberg, A. & Mjøs, A.T. 2003. Sjeldne fugler i Norge i 2001. Rapport fra Norsk sjeldenhetskomite for fugl (NSKF). Ornis Norvegica 26, 4-47.
- Szentirmai, I., Székely, T. & Komdeur, J. 2007. Sexual conflict over care: antagonistic effects of clutch desertion on reproductive success of male and female penduline tits. *Journal of Evolutionary Biology* 20: 1739-1744.
- Valara, F., Rey, P., Sanchez-Lafuente, A.M. & Muñoz-Cobo, J. 1993. Expansion of the penduline tit (*Remiz pendulinus*) through migration and wintering. *J.Orn.* 134: 273-282.
- van Dijk, R.E., Szentirmai, I., Komdeur, J. & Székely, T. 2007. Sexual conflict over parental care in Penduline Tits *Remiz pendulinus*: the process of clutch desertion. *Ibis* 149: 530-534.
- Voous, K.H. 1960. Atlas of European Birds. Nelson, London.
- Walther, A. & Linderholm, H. 2006. A comparison of growing season indices for the Greater Baltic Area. *Biometeorology* 51, 107-118.
- Webb, J.N., Houston, A.I., McNamara, J.M., & Székely, T. 1999. Multiple patterns of parental care. *Animal Behaviour* 58: 983-993.