

ELEKTROFORETISK STUDIE AV RÖDVINGETRASTEN (*TURDUS ILIACUS*)

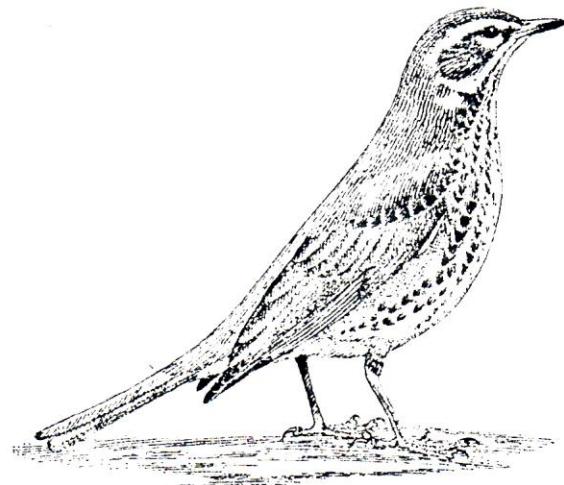
---

D/E - ARBETE VT 1982 VID

GENETISKA INSTITUTIONEN

UPPSALA UNIVERSITET

UTFÖRD AV HANS P. GELTER



---

HANLEDARE HÅKAN TEGELSTRÖM

GENETISKA INSTITUTIONEN

UPPSALA UNIVERSITET

BOX 7003

750 07 UPPSALA

## INLEDNING

Artbildning hos fåglar sker huvudsakligen via prezygota isoleringsmekanismer (Mayr 1963). Av dessa anses de etologiska isoleringsmekanismerna vara de mest betydelsefulla (Hinde 1958, Thielke 1970).

Med etologiska isoleringsmekanismer avses att individer vid partnerval känner igen sin egen art via vissa signaler, varvid en hybridisering undviks.

Hos fåglar utgörs sådana artsignalер av vissa ljud- och synsignaler (Hinde 1958). En viktig artsignal är därför fåglarnas sång (Thielke 1970).

Fåglars sång kan ha flera funktioner. De kan fungera som revirsignal och avskräcka andra hanner från ett revir, eller som parsammanhållande och synkroniserande av ett fågelpars häckningsbeteende, samt som signal vid partnerval. Sången kan dessutom fungera som individigenkänningssmarkör. (Maler 1960).

En signal som fungerar som artmarkör måste förstås av alla individer hos arten eller populationen, och får därför ej variera för kraftigt. Signaler som ej förstås kommer att missgynna sändaren och i detta fall leda till utebliven reproduktion.

För att ytterligare säkerställa signalverkan, och därigenom artigenkännandet, så kombineras olika typer av signaler. Hos fåglar kombineras ljudsignaler med synsignaler i form av morfologiska arttypiska karaktärer samt artspecifika beteendemönster, vilka oftast förstärker de morfoligiska signaleerna (Hinde 1958).

Ljudsignaler, och speciellt sång, utgör en långdistans-signal som avser att verka på längre avstånd än vad synsignaler kan.

Det är därför ett intressant fenomen att sången hos många arter varierar mellan olika individer och mellan olika geografiska områden (Krebs & Kroodsma 1980). Sångvariation förekommer hos de flesta arter, men är vanligast hos familjerna Troglodytes, Mimidae, Turdidae, Fringillidae och Emberizidae (Cody 1974). Graden av sångvariation varierar från ingen hos sådana arter som har en medfödd sång såsom domherre, ladusvala, trädpiplärka, gräshoppsångare m m (Linsenmayr 1972) till arter med utpräglad dialektal variation såsom koltrast, rödvingetrast, rödhake, talgoxe, bofink, gulsparv m m (Krebs & Kroodsma 1980), eller arter med kraftig individuell variation såsom härmsångare, sävsångare, stare m m .

Eftersom en artsignal bör vara så arttypisk som möjligt, så kan en kraftig variation i sången verka förbryllande. Man har därför försökt förklara sångvariationen med en rad olika hypoteser (Payne 1980).

Man har för vissa arter kunnat korrelera sångdialekter med ekologiska förhållanden (Nottetbohm 1969, King 1972). Nottetbohm (1969, 1975) visade

att dialekter hos *Zonotrichia capensis* är oförändrade över 100-tals km<sup>2</sup> i Argentinas centrala och södra pampas, men att de uppvisar en succession av dialekter i bergstrakterna. Nottebohm (1975) visade att arten sjöng med långsamma drillar i skogsmark och med snabba drillar i gräsmark. Morton (1975) kunde på liknande vis påvisa att olika typer av ljud förekommer i olika habitat. Rena visslingar är vanliga i skogar medan drillar är vanligare i gräsmarker. Lågfrekventa ljud har en bättre genomträngningsförmåga i tät vegetationer, medan högfrekventa ljud är svårare att lokalisera, och därfor vara adaptiva i öppna habitattyper genom att predationsrisken minskar.

En annan förklaring är att intrasexuell selektion leder till en sångkonvergens hos hannarnas sång inom ett visst område (Payne 1978, 1980). En sådan sångkonvergens skulle kunna leda till en social anpassning av nya individer inom ett område och vara till fördel vid reviretärandet. Genom att härma sången hos framgångsrika individer kan en underordnad individ överta en framgångsrik hannes revir när denne försvinner, utan att revirgrannar märker revirägarbytet. Denna hypotes kräver att individerna lär sig dialekten dit de kommer efter sin juvenila spridning.

En intressant modell som har framförts av Nottebohm (1969) m fl är att dialekter kan förhindra genflöde mellan olika subpopulationer eller demer, och därigenom tillåta en lokal anpassning av populationen till miljön.

Man har visat att dialekter kan påverka spridningen och etableringen av unga individer (Baker & Mewaldt 1978), och därigenom påverka genflödet mellan olika dialektpopulationer. Detta kan ske genom att unga individer känner igen sin egen dialekt och dras till denna.

Man har föreslagit att även partnerval har betydelse för att förhindra genflöde (Maler & Tamura 1962, Konoshi 1965, Nottebohm 1969). Honor skulle därvid föredra hanar med en sångdialekt som är lika den som honan är bekant med från juveniltiden. På detta vis skulle en lokal population bibehålla en gemensam genpool. Denna modell kräver en stark ortstrohet hos både hanar och honor.

Dialekter kan även fungera som markörer för att förhindra inavel. Om en hona väljer en hane som ej sjunger samma dialekt som i honans födelseområde så kan detta förhindra inavel (Baker 1975). Man har hos talgoxar visat att honor går en balansgång mellan inavel och utavel (McGregor & Krebs 1982), så att honan föredrar en hanne som har sångelement gemensamt med honans fader, men ändock avviker från faderns sång. Honan undviker dock parningar med hanar med helt främmande sångtyper. På detta vis kan en lokal genpool bibehållas utan risk för inavel.

Om dialekter minskar genflödet mellan olika dialektpopulationer kan man anta att dessa populationer uppvisar en genetisk differentiering (Templeton 1980a), orsakad av founder-effekten, genetisk drift eller olika selektionstryck (Baker et al 1982). Hos *Zonotrichia leucophrys nutalli* har man funnit en större genetisk skillnad mellan dialektpopulationer än inom populationerna. Den differentieringsgrad man har funnit mellan olika dialektpopulationer motsvarar den man hos andra arter har funnit på underartsnivå (Baker et al 1982).

Det verkar alltså som om denna variation i sången kan ha betydelse för en populations- eller en deme-uppdelning av en art. Empiriska data för denna hypotes är dock fortfarande få.

I den svenska fågelfaunan har vi flera dialektsjungande arter, men rödvingetrasten utmärker sig där speciellt.

Rödvingetrastens dialektssystem är mycket välutvecklat, eftersom sångtypen inom ett dialektområde är relativt homogen (Bjerke 1974), men variationen mellan populationerna är stor. Även angränsande dialektpopulationer uppvisar stora skillnader i dialekttyp.

Dialekttypen liksom dialektgränsen är stabil över åren (Bjerke 1981). Rödvingetrasten är därför en väl lämpad art för att studera om sångvariationen har någon betydelse för populationsindelningen och för genflöde mellan olika populationer.

Denna undersökning är ett pilotprojekt för studie ~~av~~ rödvingetrastens dialekter och deras betydelse. Undersökningen avser att studera om rödvingetrasten uppvisar någon användbar genetisk variation med traditionell elektrofores-teknik.

## METODIK

Individer av rödvingetrasten (*Turdus iliacus*) insamlades från två undersökningsområden.

12 individer insamlades från en lokal 3 km SV om Uppsala ( $59^{\circ}49'N$ ,  $17^{\circ}34'E$ ). Undersökningsområdet är ca 1 x 3 km, och består av granskog med inslag av omväxlande tall- och lövträd.

Vidare insamlades 25 individer från ett 10 x 2 km stort område SÖ om Abisko Ö. station ( $68^{\circ}II'N$ ,  $18^{\circ}55'E$ ). Området utgörs av subalpin fjällbjörkskog med inslag av fjällmyrar.

Insamlingen skedde vid båda platserna i början av rödvingetrastarnas återkomst från vinterlokalerna. I Uppsala insamlades individerna under perioden 1982-04-01 - - 05-08, och i Abisko under perioden 1982-05-10 - - 05-24.

Tillstånd för insamling har erhållits av Statens Naturvårdsverk (Dnr 26I-I067-82 Nfj) samt markägare och övriga berörda instanser.

Endast revirhållande hannar infångades. Fångsten skedde med slöjnät och återuppspelning av den revirhållande hannens egna sång.

Samtidigt med infångandet spelades revirsången in. Även icke infångade hannar inspelades för analys av dialektstruktur.

Totalt spelades 23 individer in i Uppsala-området och 65 individer i Abisko-området.

Inspelningarna gjordes med en JVC KD-I635 Mark II kassetbandspelare och 54 cm parabol.

Med hjälp av de inspelade sångstroferna fastställdes dialektstrukturen i de två undersökningsområdena.

De infångade individerna togs levande till laboratorium, där morfolologiska karaktärer mätttes, varefter fåglarna avlivades. Omedelbart efter avlivandet togs organ och blod tillvara.

Till blodet tillsattes antikoagulatet ACD enligt Brewer (1970) i en mängd av 1/I0 av blodvolymen. Denna blandning centrifugerades omedelbart med en Spinco mikrocentrifug i 10 minuter, varvid blodkropparna separerades från plasman. Plasman frystes omedelbart ned, medan blodkropparna tvättades 3 gånger i lika volym 0.85% NaCl. Mellan varje tvättning centrifugerades blodkropparna i mikrocentrifug. Efter tvättningen hydrolyserades blodkropparna i lika volym destillerat vatten och frystes ned.

Omedelbart efter avlivandet plockades hjärta, bröstmuskel och lever fram. Dessa organ sköljdes i 0.85% NaCl och frystes ned hela.

Proverna förvarades i Abisko vid  $-15^{\circ}C$  och i Uppsala vid  $-80^{\circ}C$ .

Proverna förvarades som längst i tre månader innan de användes för elektrofores.

Organen homogeniseras före elektrofores genom att 0.3 g av organet

späddes i lika volym destillerat vatten och homogeniseras, varefter homogenatet centrifugeras vid 30 000 g vid temperaturen +4° C under 30 minuter.

Elektroforesen utfördes enligt de rutiner som utarbetats vid laboratoriet. Elektroforesen kördes på stärkelsegel under 2-3 timmar vid 10V/cm. Som buffert användes en Tris-citrat litium-borat buffert med pH 8.5 enligt Ashton & Braden (1961).

Färgningarna utfördes enligt Brewer (1970), Shaw & Prasad (1970) och Selander *e t al* (1971).

Innan djuren avlivades togs följande morfologiska karaktärer: total längd, näbblängd, näbbhöjd, näbb-bredd, tarsslängd, klolängd, stärtlängd, vinglängd samt vikt. Metodiken för mätningarna är efter Svensson (1975).

Transferriner renades ur plasmaproven med en rivanol-behandling enligt Boettcher et al (1969).

## RESULTAT

### Dialektsammansättning

Till Uppsala anlände den första rödvingetrasten den I:a april och redan den 3:e april hade den första hannen etablerat ett revir. Vid slutet av april hade totalt 29 revir etablerats inom undersökningsområdet (fig. I). Revir hos individer som insamlades i början av perioden ersattes inom 5 - 10 dagar av nya revirhållare. Praktiskt taget alla revir ersattes så småningom av nya revirhållare. Reviren överensstämmer i stort med de revir som noterades i området 1981 (Gelter 1981). Undersökningsområdet består av två dialekttyper, och dialektgränsen går mitt igenom undersökningsområdet (Gelter 1981). Vid jämförelser med inspelningar från 1981 så visade sig dialektsammansättningen och dialektgränsen vara oförändrad. Två nya dialektvarianter har dock etablerat sig i den norra populationen, varav den ena och med mest avvikande dialekt har övertagit ett revir från en insamlad individ. Dessutom hittades vid dialektgränsen en individ som sjöng båda dialekttyperna.

Från den norra dialektpopulationen insamlades 9 individer och tre individer från den södra dialektpopulationen.

Till Abisko anlände de första rödvingetrastarna den 10 maj och redan den II maj började de första hannarna hävda revir. Av de 65 inspelade individerna inom området var 60 revirhållare. Alla insamlade individerna försvarade etablerade revir. En invetering av fågelbeståndet vid

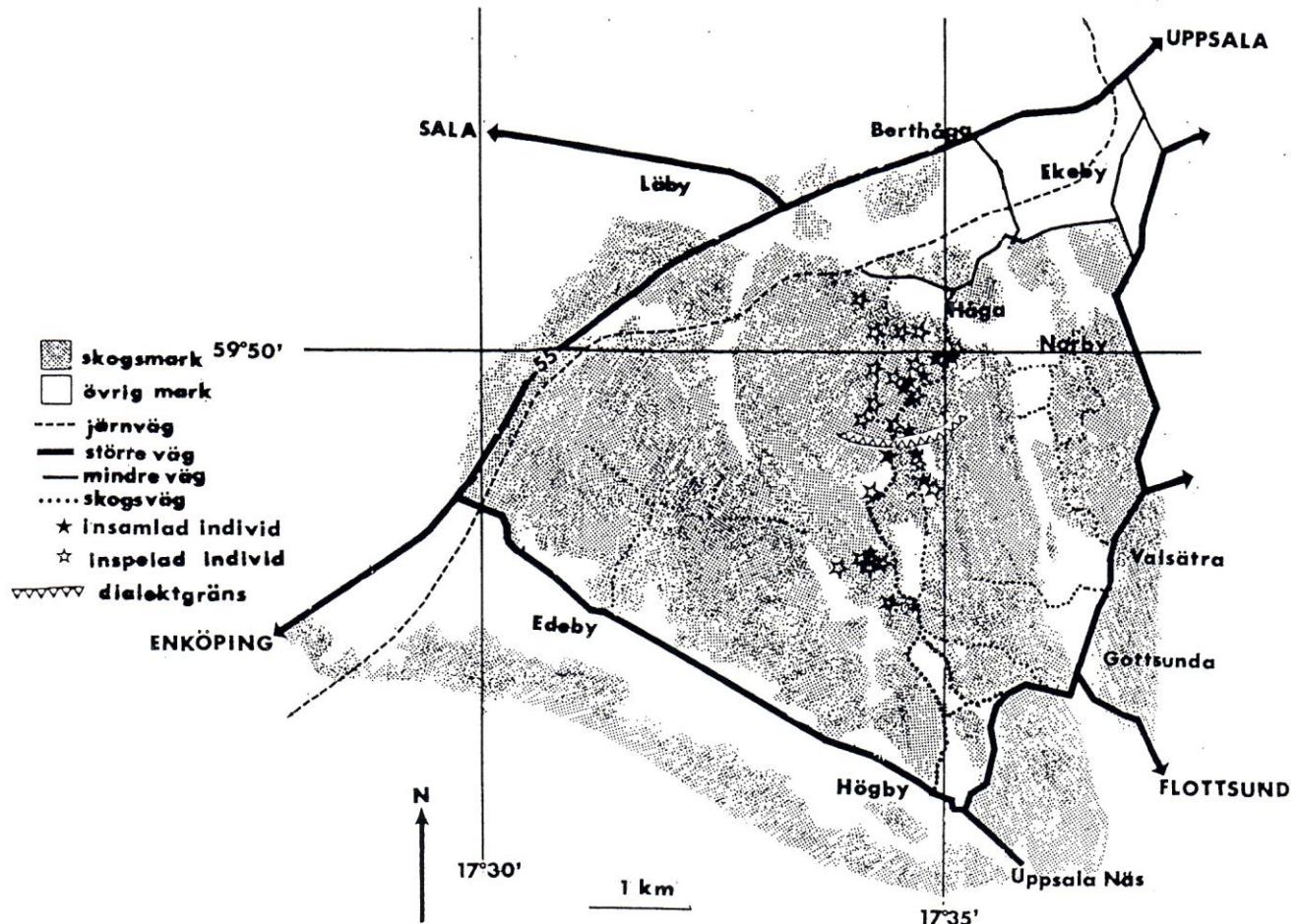


Fig 1. Skiss över undersökningsområdet SV om Uppsala med registrerade och insamlade rödvingetrastar utmärkta.

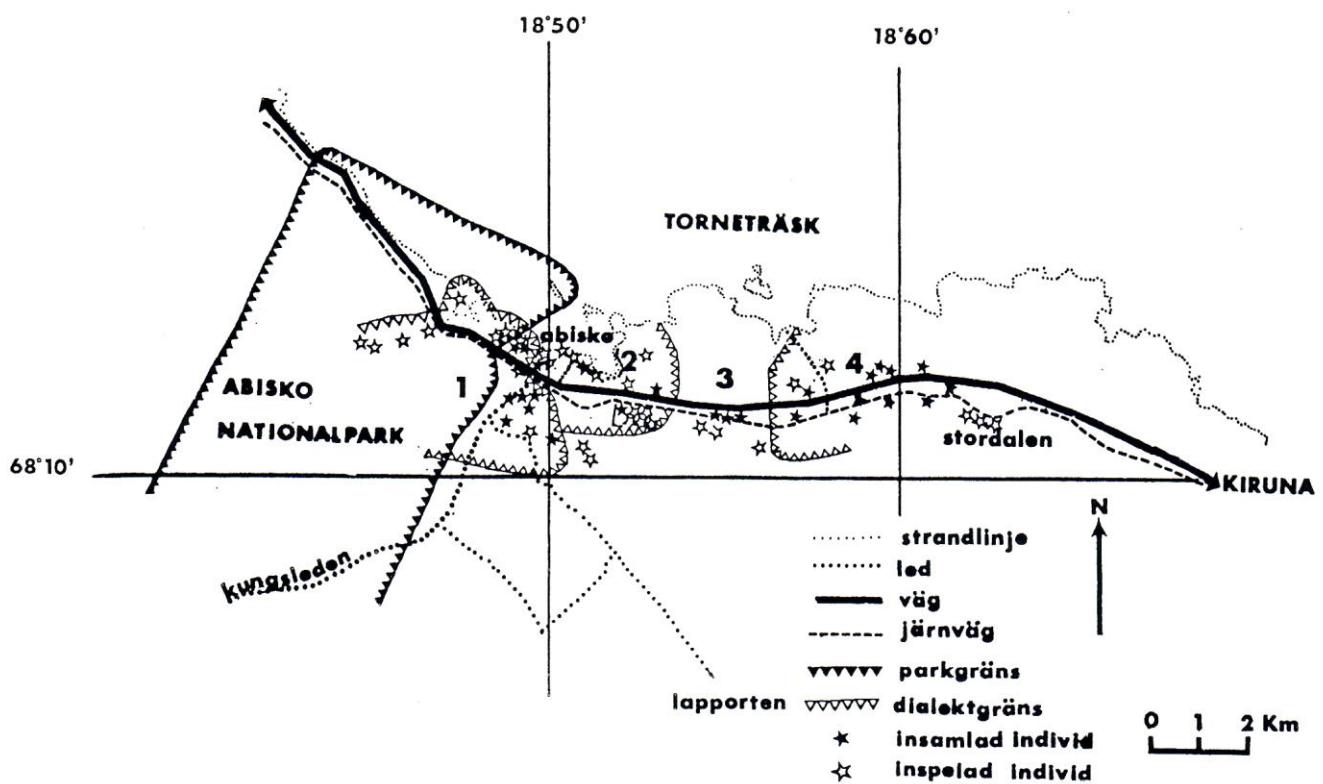


Fig 2. Inspelade och insamlade rödvingetrastar i Abisko. De fyra dialekt-områdena är utmärkta med siffror.

Abisko av Sören Svensson ( 1982 ) visade att det förekommer 16 par rödvingetrastar per km<sup>2</sup>. Under insamlingsperioden var siffran 3 revirhållare per km<sup>2</sup>, vilket tyder på att insamlingen skedde tidigt under reviretableringsfasen.

Dialektsammansättningen visade sig vara betydligt mer komplicerad i Abisko än Uppsala. Området kan dock indelas i 4 huvud-dialektområden (Fig 2).

Av dessa områden är område två och fyra homogena vad avser dialekttyper. Område fyra uppvisar endast en dialekttyp som sjungs av alla individer. Denna dialekttyp hade den största utbredningen och 9 individer insamlades från detta området.

Dialektområde två var relativt homogen, men här förekommer det två olika dialekttyper, där individerna kan sjunga antingen den ena eller den andra eller båda dialekterna. Hos individer som sjunger båda dialekterna kan antingen den ena eller den andra dialekttypen dominera.

Dialektområde ett och tre bestod av en mängd olika dialekttyper och ingen speciell struktur kunde påvisas. Detta skulle kunna bero på att alla individer ej ännu hade återvänt från vinterkvarteren och därmed eventuella dialektstrukturer ej utbildade.

Från dialektområde ett insamlades 8 individer samt resterande 8 individer från område två och tre.

### Morfologiska karaktärer

Medelvärdena för de uppmätta morfologiska karaktärerna (tab. I) visar att Uppsala-individerna är något mindre än Abisko-individerna, men har något större näbb. Även tarsslängden är något längre i Uppsala än i Abisko.

POPULATION	TOTALLÄNGD		TARSLÄNGD		KLOLÄNGD		STJÄRTLÄNGD		VINGLÄNGD		NÄBBLÄNGD		NÄBBHÖJD		NÄBBREDD		n
	$\bar{x}$	SD	$\bar{x}$	SD	$\bar{x}$	SD	$\bar{x}$	SD	$\bar{x}$	SD	$\bar{x}$	SD	$\bar{x}$	SD	$\bar{x}$	SD	
UPPSALA	179.2	5.5	29.3	0.7	8.5	0.6	77.7	3.2	II6.9	3.0	20.8	1.2	6.2	0.3	5.4	0.4	12
ABISKO	199.4	20.4	28.6	1.0	8.9	0.4	79.5	1.6	II8.7	2.6	20.1	0.8	5.6	0.2	5.5	0.3	25
totalt	198.8	17.4	28.7	1.0	8.7	0.5	78.9	2.4	II8.3	2.6	20.4	1.0	5.8	0.4	5.5	0.4	37

TABELL I Medelvärden för morfologiska karaktärer för Uppsala och Abisko populationerna.  
Värdena angivna i milimeter.

POPULATION	TOTALLÄNGD		TARSLÄNGD		KLOLÄNGD		STJÄRTLÄNGD		VINGLÄNGD		NÄBBLÄNGD		NÄBBHÖJD		NÄBBREDD		n
	$\bar{x}$	SD	$\bar{x}$	SD	$\bar{x}$	SD	$\bar{x}$	SD	$\bar{x}$	SD	$\bar{x}$	SD	$\bar{x}$	SD	$\bar{x}$	SD	
ABISKO I	199.5	9.1	28.2	1.1	8.9	0.5	79.5	2.1	117.1	2.9	19.6	0.7	5.5	0.2	5.4	0.2	9
ABISKO 2,3	207.0	5.8	28.8	0.8	8.7	0.4	78.8	0.8	119.4	1.2	19.9	0.8	5.6	0.3	5.5	0.3	7
ABISKO 4	204.6	6.1	28.6	1.1	8.8	0.4	79.9	1.5	120.0	1.9	20.8	0.4	5.6	0.3	5.5	0.4	9
UPPSALA N	197.6	6.3	29.3	0.8	8.2	0.5	78.0	3.5	116.7	3.2	20.9	1.3	6.2	0.4	5.7	0.4	9
UPPSALA S	196.0	7.1	29.4	0.7	8.9	0.5	76.5	2.4	118.0	1.0	20.6	1.3	6.2	0.3	5.5	0.8	3

TABELL 2 Medelvärden för morfologiska karaktärer i de olika lokala dialektpopulationerna.  
Värdena angivna i milimeter.

Tabell 3 visar att dessa skillnader är signifikanta enligt t-test för oberoende, utom för karaktärerna totallängd, näbblängd och näbbredd.

Vid jämförelser mellan de lokala dialektpopulationerna, d v s mellan områden där individerna sjunger samma dialekt, visade sig vinglängd och näbblängd uppvisa signifikanta skillnader för Abisko-populationerna (tab. 3).

Vad avser näbblängd skiljer sig population 4 från de två övriga Abisko-populationerna, och för vinglängd skiljer sig population I från de övriga.

I Uppsala förekommer ej några signifikanta skillnader mellan de två dialektpopulationerna.

POPULATION	TOTALLÄNGD			TARSLÄNGD			KLOLÄNGD			STJÄRTLÄNGD			VINGLÄNGD			NÄBBLÄNGD			NÄBBHÖJD			
	t	df	p	t	df	p	t	df	p	t	df	p	t	df	p	t	df	p	t	df	p	
Abisko - Uppsala	ES			2.5	35	0.02	2.1	35	0.05	2.4	35	0.05	2.0	35	0.05	ES			6.2	35	0.001	ES
Abisko I- Abisko 4	ES			ES			ES			ES			2.5	16	0.05	4.3	16	0.001	ES			ES
Abisko 2,3- Abisko 4	ES			ES			ES			ES			ES			2.3	14	0.05	ES			ES
Abisko 2,3- Abisko I	ES			ES			ES			ES			2.3	14	0.05	ES			ES			ES
Uppsala N- Uppsala S	ES			ES			ES			ES			ES			ES			ES			ES

ES = ej signifikant

TABELL 3 Jämförelser mellan Abisko och Uppsalapopulationen samt mellan de lokala dialektpopulationerna med avseende på de olika morfologiska karaktärerna, testade med t-test för oberoende.

t-testet beräknat enligt formeln:

$$t_{ind} = \frac{\bar{x} - \bar{y}}{\sqrt{\left[ \frac{(n_x - 1) SD_x^2 + (n_y - 1) SD_y^2}{n_x + n_y - 2} \right] \left[ \frac{1}{n_x} + \frac{1}{n_y} \right]}}$$



### Elektrofores

Totalt undersöktes 32-enzymsystem varav 7 system ej gav någon aktivitet (tab.4). Färgbarheten i de olika organen framgår av tabell 4.

ENZYM	FÖRKORTNING	PLASMA	BLODKROPPAR	LEVER	HJÄRTA	BRÖSTMUSKEL
Aspartate aminotransferase	AAT	-	-	++	+++	+++
Alanin dehydrogenase	ALDH	+	-	-	-	++
Acid phosphatase	ACP	+	-	++	-	+
Alkohol dehydrogenase	ADH	-	-	+++	+++	-
Alkaline phosphatase	AlkP	+	+	++	-	-
Adenylate kinas	AK	-	-	+	-	-
Catalase	CAT	-	-	+++	-	-
Carbonic anhydrase	CA	+++	-	-	-	-
Creatin kinase	CK	+	++	++	+++	+++
Diaforase	DIA	-	-	+	-	-
Esterase	EST	-	-	+++	-	-
Glucose-6phosphate dehydrogenase G6PD		+	-	-	-	-
Glutamate dehydrogenase	GDH	-	-	-	-	-
Glucose phosphate isomeras	GPI	+	-	++	++	+
Glutamate oxalate transaminase GOT	GOT	+++	-	+++	+++	+++
a-Glycerophosphate dehydrogenase aGPD		-	-	++	+	+
Hexokinase	HK	-	-	-	-	-
Hexose-6-phosphate dehydrogenase H6DH		-	-	+	++	++
Indophenol oxidase	IPO	-	-	++	+++	+++
Isocitrate dehydrogenase	IDH	-	-	++	+++	+++
Lactate dehydrogenase	LDH	+	-	+++	+++	+++
Leucin amino peptidase	LAP	-	-	+++	-	-
Malate dehydrogenase	MDH	-	+	++	++	+
Malic enzym	ME	+	-	++	+++	++
Phosphoglucose isomerase	PGI	-	-	-	-	-
Phosphoglucomutase	PGM	-	-	++	++	+++
Peroxidase	PER	-	++	++	+	+
Retinol dehydrogenase	RDH	+	-	++	++	-
Transferrin	Transf.	+++				
Tyrosinase	TYR	-	-	-	-	-
Xanthine degydrogenase	XDH	-	-	-	+++	-
Allmän protein	PRO	+++	+++	+++	+++	+++

+++ = mycket bra färgning och separation

++ = användbar färgning och separation

+ = dålig färgning, ej användbar

- = ingen aktivitet

TABELL 4 Färgbarhet och aktivitet hos olika enzymesystem i de olika organen.

Ur de 25 färgbbara enzymsystemen erhölls 36 elektromorf-bandsystem. Dessa har tolkats som oberoende system och kallas i fortsättningen för loci. Av de 36 loci var 20 monomorfa (Tab 5).

LOCI	FÖRKORTNING
Acid phosphatase	AcP
Aldehyd dehydrogenase	ADH
Catalase	CAT
Creatin kinase	CK
Esterase-I	EST-I
Esterase-2	EST-2
Glucose phosphate isomerase	GPI
Glutamate oxalate transaminase-I	GOT-I
Glutamate oxalate transaminase-2	GOT-2
Isocitrate dehydrogenase-I	IDH-I
Isocitrate dehydrogenase-2	IDH-2
Indophenol oxidase-I	IPO-I
Indophenol oxidase-2	IPO-2
Lactate dehydrogenase-2	LDH-2
Leucine aminopeptidase-I	LAP-I
Leucine aminopeptidase-2	LAP-2
Transferrin	Transf.
Protein-I	PRO-I
Protein-2	PRO-2
Protein-3	PRO-3

TABELL 5 Monomorfa loci.

Av de 16 variabla loci tolkades 7 som polymorfa (AlkP, CA-1, CA-2, EST-4, PGM, RDH och XDH), vilket ger en heterozygotograd på 19% (7/36) för rödvingetrasten.

LOCI	ELEKTROMORFFREKVENS I %				n
	I	2	3	4	
ADH	10.8	89.2	-		37
AlkP	10.3	20.7	69.0		29
CA-I	41.7	4.2	54.2		25
CA-2	34.9	17.4	47.8		24
EST-3	74.3	25.7	-		36
EST-4	II.8	79.4	8.8		34
LDH-I	10.8	89.2	-		37
MDH	ej tolkbar				
ME	ej tolkbar				
PGM	8.I	86.5	5.4		37
RDH	10.8	10.8	2.7	75.7	37
XDH	8.I	89.2	2.7		37
Plasma PRO-I	7.7	92.3	-		26
Plasma PRO-2	39.I	60.9	-		26
Plasma PRO-3	ej tolkbar				
Plasma PRO-4	ej tolkbar				

TABELL 6 Variabla loci med frekvenserna (%) av de olika elektromorferna.

ENZYM	ALLELFREKVENSER						ALLELER ENL. H.-W. JÄMNVIKT				JÄMFÖRELSE I ALLELFREKVENSER				
	totalt		Abisko		Uppsala		Abisko		Uppsala		df=2	Abisko - Uppsala:		totalt	
	a	A	a	A	a	A	X <sup>2</sup>	p	X <sup>2</sup>	p		X <sup>2</sup>	p	n	
Alk.P	79	21	16	84	30	70			0.07	0.9	1.16	0.5	1.61	0.2	29
CA-1	54	46	47	53	33	66			13.50	0.001	3.26	0.2	0.70	0.2	24
CA-2	58	42	50	50	20	80			6.47	0.02	1.19	0.5	9.18	0.001	23
EST-4	49	51	0	100	55	45			0.01	0.9	0.20	0.9	30.47	0.001	34
PGM	47	53	50	50	55	45			9.62	0.001	9.32	0.02	0.11	0.3	37
XDH	47	53	50	50	58	42			15.22	0.001	4.20	0.1	0.45	0.5	37

Tabell 7 Allelfrekvenser för de polymorfa loci. Dessa frekvenser har med  $\chi^2$ -metoden jämförts med Hardy - Weinbergsjämnvikt samt en jämförelse av allelfrekvenserna mellan de två populationerna.

För de 6 polymorfa loci som upptäcktes i elektromorferna beräknades allelfrekvenserna (Tab. 7). Vid beräkningarna antogs att de tre elektromorferna härrör från ett två-allelssystem med enkel dominans.

Dessa allelfrekvenser jämfördes med Hardy-Weinbergs jämnvikts-hypotes med  $\chi^2$ -test ( $H_0$ : frekvenserna enl. H.-W. jämnvikt). Som framgår av tabell 7, så har 4 system en signifikant avvikelse från H.-W. jämnvikten, varav samtliga 4 i Abisko-populationen och endast ett system i Uppsala-populationen.

Dessa kraftiga avvikelser från H.-W. jämnvikt skulle kunna bero på att elektromorfbanden ej kan tolkas som ett två-allelssystem med enkel dominans, vilket antogs vid beräkningarna av allelfrekvenserna.

Även en jämförelse av allelfrekvenserna mellan de två populationerna beräknades med  $\chi^2$ -test ( $H_0$ : frekvenserna i Abisko-populationen = frekvenserna i Uppsala-populationen).

Härvid framkom (tab.7) att CA-2 och EST-4 är signifikant avvikande i allelfrekvenserna mellan de två populationerna. I EST-4 fallet saknar Abisko-populationen den ena alellan som i Uppsala-populationen är den vanligaste (55%). I det andra fallet (CA-2) är antagandet om ett två-allelssystem ej gällande (ovan) varför denna jämförelse ej bör beaktas.

## DISKUSSION

Den morfologiska undersökningen visar att rödvingetrastarna är något större i Abisko än i Uppsala. Detta resultat överensstämmer med den s k "Bergmans regel" (Rensch 1939).

Förklaringen anses vara att en större volym i förhållande till kroppsytan avger relativt mindre värme än en mindre volym.

För att spara energi blir därvid individerna inom en art större ju längre norrut man kommer.

Att Uppsala-individerna har en något större näbb än Abisko-individerna kan tänkas bero på något olika födoval.

Undersökningen tyder på vissa morfologiska skillnader även mellan de olika dialektpopulationerna. Men att använda morfologiska karaktärer som markörer för olika naturliga populationer är dock osäkert så länge man ej känner karaktärernas heritabilitet.

Många morfologiska karaktärer är även åldersberoende (Alatalo et al. In prep), vilket innebär att även åldersstrukturen måste vara känd i populationen och det insamlade materialet.

Hos rödvingetrasten är varken heritabiliteten för de olika karaktärerna eller åldersstrukturen inom populationen känd.

Dialektstrukturen verkar utifrån det inspelade materialet vara betydligt mer komplex i Abisko än i Uppsala. Här bör man dock beakta att undersökningsområdet är betydligt större i Abisko ( $20 \text{ km}^2$ ) än i Uppsala ( $3 \text{ km}^2$ ). Området i Uppsala är dialekt-karterat även 1981 och därför väl undersökt (Gelter 1981). Området är uppdelat i två distinkta dialekt-typer, varav den södra verkar vara något större i utbredningen.

I Abisko kunde två stora relativt homogena dialektområden urskiljas (område 2 och 4). Däremellan varierade sången betydligt mellan individerna. Detta skulle kunna förklaras med att de senare områdena består av flera mindre dialektpopulationer, som under denna tidiga period av reviretablerandet ej har utkristaliserats. Detta kan mistänkas då knappt en fjärdedel av de revirhållande hannarna hade återvänt från övervintringsplatserna.

Den genetiska undersökningen visade att rödvingetrasten har en heterozygotograd på 19%. Detta ligger relativt nära det medelvärde man erhåller för samtliga studerade fåglar (tabell 8).

ART	ANTAL UNDERSÖKTA LOCI	ANTAL VARIABLA LOCI	P %	REFERENS
Ciconiformes				
Ardeidae				
<i>Ardea herodias</i>	28	3	II	Gutman 1980
Galliformes				
Phasianidae				
<i>Phasianus colchicus</i>	44	19	43	Baker et al 1966
<i>Phasianus colchicus</i>	31		32	Lucotte & Kaminski 1967
<i>Coturnix coturnix</i>	38		57	Baker & Manwell 1975
<i>Coturnix pectoralis</i>	36		19	Baker & Manwell 1975
Charadriiformes				
Laridae				
<i>Larus argentatus</i>	18		15	Ryttman & Tegelström 1981
<i>Larus fuscus</i>	18		15	Ryttman & Tegelström 1981
Scolopacidae				
<i>Philomachus pugnax</i>	9	6	66	Segre et al 1970
Passeriformes				
Hirundinidae				
<i>Hirundo tahitica</i>	15	3	20	Manwell 1975
<i>Hirundo rustica</i>	15		6	Nottebohm & Selander 1972
<i>Petrochelidon fulva</i>	15		6	Nottebohm & Selander 1972
<i>Petrochelidon fulva</i>	22	4	18	Martin & Selander 1975
<i>Petrochelidon ariel</i>	15	3	20	Manwell 1975
Emberizidae				
<i>Zonotrichia leucophrys</i>	19	7	37	Baker 1974
<i>Zonotrichia carpenensis</i>	24		4	Nottebohm & Selander 1972
<i>Junco hyemalis</i>	18	3	17	Sibley & Corbin 1970
<i>Phenecetes indovicianus</i>	16	0	0	Sibley & Corbin 1970
<i>Pipilo erythrorthalmus</i>	18	3	17	Sibley & Corbin 1970
Parulidae				
<i>Dendroica coronata</i>	32	8	25	Barrowclough 1980
Ploceidae				
<i>Passer domesticus</i>	15	5	33	Manwell & Baker 1975
Sturnidae				
<i>Aplonis metallica</i>	16	3	19	Corbin et al 1974
<i>Aplonis cantoroides</i>	16	2	12	Corbin et al 1974
Aves totalt x			22%	

Tabell 8 Polymorfigrad (P) hos fåglar.

Den genetiska distansen (Nei 1972) mellan Abisko- och Uppsala-populationen beräknades ej då antalet individer från båda populationerna var litet. Ur tabell 9 framgår de genetiska distanserna på de olika taxonomiska nivåerna för fåglar och några referensorganismer.

Som framgår av tabellen så har fåglar en betydligt lägre genetisk distans på de olika taxonomiska nivåerna än övriga organismer. Detta medför att populationsgenetiska undersökningar hos fåglar är betydligt svårare att utföra än hos andra organismer.

Denna undersökning visar att 16 olika loci uppvisar variation, varav 7 tolkades som polymorfa. Av dessa 7 har ett system, RDH, 4 elektromorfer, och de övriga 6 tre elektromorfer. Beräkning av allelfrekvenser med antagande av två-allelsystem, visade att fyra system (CA-1, CA-2, PGM och XDH) ej kan tolkas som två-allelsystem.

TAXOM	LOKAL POPULATION	UNDERART	SEMIART	SIBLING SPECIES	ART	SLÄKTE	FAMILJ	REFERENS
<i>Drosophila</i> spp	0.028	0.230	0.226	0.740	1.056	-	-	Ayala 1975
Solfiskar	0.020	0.174	-	-	0.616	-	-	Ayala 1974
Salamandrar	0.051	0.174	-	-	0.302	0.651	-	Hedgecock 1974
Däggdjur	0.056	0.219	-	-	0.302	0.651	-	Ayala 1975
Fåglar	0.002	0.005	-	-	0.044	0.214	0.683	Barrowclough 1980
Procellariiformes	-	-	-	-	-	0.435	0.683	Barrowclough <i>et al</i> 1981
Passeriformes	0.003	0.008			0.100	0.214	-	Barrowclough <i>et al</i> 1981
<hr/>								
<i>Aplonis</i> spp	0.003	0.007	-	0.035	-	-	-	Baker 1975
<i>Artonis</i> spp	0.004	-	-	-	0.035	-	-	Corbin <i>et al</i> 1974
<i>Zonotrichia</i> spp	0.004	0.009	-	-	-	-	-	Handford 1976
<i>Zonotrichia</i> spp	0.006	-	-	-	-	-	-	Baker 1975
Icteridae	0.002	-	0.003	0.012	-	0.248	-	Corbin 1978
Icteridae	-	-	-	-	0.011	0.248	0.797	Smith & Zimmermann 1976
Icteridae	-	-	-	-	-	0.483	0.998	Avise 1980a
Parulidae	-	-	-	-	0.100	0.179	-	Barrowclough 1978
Parulidae	-	-	-	-	0.056	0.175	-	Avise 1980a
Hirundiinidae	-	-	-	-	-	0.860	-	Martin & Selander 1975
Muscicapidae & Mimidae	-	-	-	-	0.024	0.344	0.780	Avise <i>et al</i> 1980a
Emberizidae & Fringillidae	-	-	-	-	0.123	0.253	0.592	Avise <i>et al</i> 1980b
<hr/>								
Passeriformes x	0.003	0.008	0.003	0.024	0.061	0.374	0.567	
Aves totalt x	0.003	0.008	0.003	0.024	0.061	0.406	0.738	

Tabell 9 Genetiska distanser (Nei) mellan olika taxonomiska nivåer.

Enzymundersökningen (tabell 4) visar att 12 olika enzymsystem lämpar sig för populationsgenetiska undersökningar med bröstmuskelbiopsi enligt Baker (1981a). Av dessa upptäckade LDH, ME och PGM elektromorfisk variation, medan AAT, ALDH, CK, GOT, H6DH, IPO, IDH, PGM och PRO var monomorfa i dessa två populationer.

För populationsgenetiska undersökningar via blodprov lämpar sig enzymerna CA, LDH, ME, RDH och plasmaproteiner som upptäckar en variation, samt GOT, TRANSF. och PRO som var monomorfa i dessa två populationer.

Fördelarna med ett muskelbiopsi-provtagning och blodprovtagning är att fåglarna ej behöver avlivas, varvid de enskilda individerna kan följas upp över flera år vad avser deras etologi och ekologi. På detta vis kan man studera populationens genetiska sammansättning parallellt med olika livs-strategier inom och mellan olika populationer, och därvid avgöra om olika strategier har någon betydelse för populationernas genetiska differentiering.

REFERENSER

- Alatalo, R. V., Gustafsson L. & Lundberg A., In prep., Why have yearling birds shorter wings than older birds?
- Ashton, C. G. & Braden, A. W. H. 1961. Serum betaglobulin polymorphism in mice. *Aust. J. Exp. Biol. Med. Sci.* 14: 248-253.
- Avise, J. C., Patton J. C., & Aquadro C. F. 1980a. Evolutionary genetics of birds. Comparative molecular evolution in New World warblers and rodents. *The Journal of Heredity* 71: 303-310.
- Avise, J. C., Patton, J. C. & Aquadro, C. F. 1980b. Evolutionary genetics of birds II. Conservative protein evolution in North American Sparrows and relatives. *Syst. Zool.* 24(4): 323-334.
- Ayala, F. J. 1974. Biological evolution: Natural selection or random walk? *Amer. Sci.* 62: 697-701.
- Ayala, F. J. 1975. Genetic differentiation during the speciation process. *Evol. Biol.* 8: 1-78.
- Baker, M. C. 1974. Genetic structure of two populations of white-crowned sparrows with different song dialects. *Condor* 76: 351-356.
- Baker, M. C. 1975. Song dialects and genetic differences in white-crowned sparrows (Zonotrichia leucophrys). *Evolution* 29: 226-241.
- Baker, M. C. 1981a. A muscle biopsy procedure for use in electro-phoretic studies of birds. *Auk* 98: 392-393.
- Baker, C. M. A., Manwell, C., Labisky, R. F. & Harper, J. A. 1966. Molecular genetics of avian proteins. V. Egg, blood and tissue proteins of the Ring-necked Pheasant, Phasianus colchicus L. *Comp. Biochem. Physiol.* 17: 467-499.
- Baker, C. M. A. & Manwell, C. i975. Molecular genetics of avian proteins XII. Protein polymorphism in the Stubble Quail Coturnix pectoralis - and a brief note on the induction of egg white protein synthesis in wild birds by hormones. *Comp. Biochem. Physiol.* 50B: 471-477.
- Baker, M. C. & Mewaldt, L. R. i978. Song dialects as barriers to dispersal in white-crowned sparrows, Zonotrichia leucophrys nuttalli. *Evolution* 32: 712-722.
- Baker, M. C., Thompson, D. B., Sherman, G. L., Cunningham, M. A. & Tomback, D. F. 1982. Allozyme frequencies in a linear

- series of song dialect populations. Evolution 36: 1020-1029.
- Barrowclough, G. F. 1978. Sampling bias in dispersal studies based on finite area. Bird-Banding 49: 333-341.
- Barrowclough, G. F. 1980. Gene flow, effective population sizes, and genetic variance components in Birds. Evolution 34: 789-798.
- Barrowclough, G. F., Corbin, K. W. & Zink, R. M. 1981. Genetic differentiation in the Procellariiformes. Comp. Biochem. Physiol. 69B: 629-632.
- Bjerke, T. K. 1874. Geografisk sangvariasjon hos rødvingetrost (*Turdus iliacus*). Sterna 13: 65-76.
- Bjerke, T. 1978. Sang, sangvariasjoner og dialekter hos rødvingetrost (*Turdus iliacus*). Master thesis, Univ. of Oslo.
- Brewer, G. J. 1970. An introduction to isozyme techniques. Academic Press, New York, 186s.
- Boettcher, E. W., Kistler, P & Nitchmann, Hs. 1958. Method of isolating the  $\beta_1$ -Metal-combing Globulin from human Blood Plasma. Nature 181: 491-494.
- Cody, M. L. 1974. Competition and structure of Bird Communities. Princeton Univ. Press, Princeton New Jersey.
- Corbin, K. W. 1978. Genetic diversity in avian populations. s 291-302 i S.A. Temple ed, Endangered birds: Management techniques for threatened species. Univ. of Wisconsin Press. Madison.
- Corbin, K. W., Sibley, C. G., Ferguson, A., Wilson, A. C., Brush, A. H. & Ahlquist, J. E. 1974. Genetic polymorphism in New Guinea starlings of the genus Aplonis. Condor 76: 307-318.
- Gelter, H. P. 1981. Sångdialektbildning hos rødvingetrasten, Turdus iliacus. Hannens respons på närliggande och icke närliggande dialekter. Stencil, 4-poängsarbete vid BÖL, Uppsala Universitet.
- Guttman, S. I., Grau, G. A. & Karlin, A. A. 1980. Genetic variation in Lake Erie Great Blue Herons (Ardea herodias). Comp. Biochem. Physiol. Vol. 66 B: 167 - 169.

- Handford, P. & Nottebohm, F. 1976. Allozymatic and morphological variation in population samples of Rufous-collared Sparrow, Zonotrichia carpensis, in relation to vocal dialects. *Evolution* 30:802-817.
- Hedgecock, D. 1974. Protein variation and evolution in the genus Taricha (Salamandridae). Ph. D. dissertation, Univ. of California, Davis.
- Hinde, R. A. 1958. Alternative motor patterns in chaffinch song. *Anim. Behav.* 6: 211-218.
- King, J. R. 1972. Variation in the song of the Rufous-collared sparrow, Zonotrichia carpensis, in Northwestern Argentina. *Z. Tierpsychol.* 30: 344-373.
- Konishi, M. 1965. The role of auditory feedback in the control of vocalization in the White-crowned Sparrow. *Z. Tierpsychol.* 22:770-783.
- Krebs, J. R. & Kroodsma, D. E. 1980. Repertoires and geographical variation in bird song. *Adv. Study Behav.* 11:143-177.
- Linsenmair, K-E. 1972. Varför sjunger fåglarna? *Natur och Kultur*, Stockholm.
- Lucotte, G. & Kaminski, M. 1976. Polymorphisme Biochémique chez la Faisan commun (Phasianus colchicus) Biochem. Syst. and Ecol. 4:223-226.
- Marler, P. 1960. Bird songs and mate selection. In "Animal Sounds and Communication", W. E. Lanyon & W. A. Tavolga förf. s 348-367, A.I.B.S. Publ. No.7. Washington D.C.: American Institute of Biological Sciences.
- Marler, P. & Tamura, M. 1962. Song "dialects" in three populations of White-crowned Sparrows. *The Condor* 64:368-377.
- Manwell, C. & Maker, C. M. A. 1975. Molecular genetics of avian proteins XIII. Protein polymorphism in three species of Australian passerines. *Aust. J. Biol. Sci.* 28:545-557.
- Martin, R. F. & Selander, R. K. 1975. Morphological and biochemical evidence of hybridizaton between cave and barn swallows. *The Condor* 77:362-364.
- Mayr, E. 1963. *Animal Species and Evolution*. Cambridge Mass: The Belknap Press of Harvard University Press.
- McGregor, P. K. & Krebs, J. R. 1982. Mating and song types in the great tit. *Nature* 297:60-61.
- Morton, E. 1975. Ecological sources of selection on avian sounds. *Am. Nat.* 108:17-34.

- Nei, M. 1972. Genetic distances between populations. Amer. Natur. 106:283-292.
- Nottebohm, F. 1969. The song of Chingolo, Zonotrichia carpensis, in Argentina: description and evaluation of a system of dialects. The Condor 71: 299-315.
- Nottebohm, F. 1975. Continental patterns of song variability in Zonotrichia carpensis: some possible ecological correlates. Amer. Natur. 109:605-624.
- Nottebohm, F & Selander, R. K. 1972. Vocal dialects and gene frequencies in the Chingolo sparrow (Zonotrichia carpensis). The Condor 74:137-143.
- Payne, R. B. 1978. Microgeographic variation in song of splendid sunbirds, Nectarina coccinigaster: populations phenetics, habitats, and song dialects. Behaviour 65:282-308.
- Payne, R. B. 1980. Populations structure and social behavior: models for testing the ecological significance of song dialects in birds. I R. D. Alexander & D. W. Tinkle: "Natural Selection and Social Behavior: Recent Research and New Theory". Chiron Press, New York.
- Rensch, B. 1939. Klimatische Auslese von Größenvarianten. Arch. Naturg. (N.F.) 8:89-129.
- Ryttman, H. & Tegelström, H. 1981. Low degree of isosyme variation within and between Herring Gull (Larus argentatus), Lesser Black-backed Gull (Larus fuscus) and their British and Swedish subspecies. Hereditas 94:161-164.
- Segre, A., Richmond, R. C. & Wiley, R. H. 1970. Isozyme polymorphism in the Ruff (Aves, Philomachus pugnax). A Species with polymorphic plumage. Comp. Biochem. Physiol. 36: 589-595.
- Selander, R. K., Smith, M. H., Yang, S. H., Johnson, W. E. & Gentry, J. B. 1971. Biochemical Polymorphism and Systematics in the genus Peromyscus. I. Variation in the Old-field Mouse (Peromyscus polionotus). Studies in Genetics VI: 49-90.
- Shaw, C. R. & Prasad, R. 1970. Starch gel electrophoresis of Enzymes - A compilation of recipes. Biochem. Genet. 4:297-230.
- Sibley, C. G. & Corbin, K. W. 1970. Ornithological field studies in the Great Plains and Nova Scotia. Discovery 6:3-6.
- Smith, J. K. & Zimmerman, F. G. 1976. Biichemical Genetics and Evo-

- lution on North American Blackbirds, Family Icteridae.  
Comp. Biochem. Physiol. 53B:319-324.
- Svensson, L. 1975. Identification guide of European Passerines. Naturhistoriska Riksmuseum, Stockholm.
- Svensson, S. 1982. Kontroll av effekterna på fågellivet genom utbyggnaden av Abiskovägen. Stencil, Ekologihuset, Lunds Universitet.
- Templeton, A. R. 1980a. Modes of speciations and inferences based on genetic distances. Evolution 34:719-729.
- Thielcke, G. 1970. Lernen von Gesang als möglicher Schrittmacher der Evolution. Z. Zool. Syst. Evolutionsforsch. 8:308-320.



Ett varmt tack till min handledare F.D. Håkan Tegelström för all den hjälp, stöd och stimulans som därigenom betydligt underlättat genomförandet av projektet. Ett varmt tack även till F.M. Nils Åke Andersson för all hjälp med vistelsen vid Abisko Naturvetenskapliga Station. Slutligen ett tack till stud. Lena Johansson för korrekturläsning och värdefulla åsikter och kommentarer.

Projektet har finansierats med medel ur Herman Nyqvists Fond.