

Hungerstriber i fuglenes fjer en oversigt

Johannes Erritzøe

På min hjemmeside findes en artikel "Fjer, et af naturens mesterværker" hvor hungerstriber lige er nævnt. Som et eksempel på, hvor spændende fjer er, og hvor mangfoldige forsknings muligheder de frembyder, har jeg i efterfølgende forsøgt at grave et spadestik dybere i disse hungerstriber, uden dog på nogen måde at blive videnskabelig. Jeg har forsøgt ikke bare at beskrive hungerstriberne lidt mere detaljeret, men især forsøgt at fortælle, hvad de betyder for den enkelte fugl, og nok så spændende, hvordan den naturlige udvælgelse ikke altid har produceret perfektion, som mange tror. Jeg har til dette brug undersøgt hvad der fandtes om emnet i litteraturen, men også hist og pist tilføjede egne iagttagelser.

Hungerstriber er gennemsgtige striber på fjer, eller mere sjældent huller i fjer, dannede i stressfyldte situationer under fjerens vækstperiode, der skyldes defekte stråler, bistråler og kroge. De er ofte årsag til at fjeren brækker på det sted hungerstriberne befinder sig. Det har længe været antaget, at hungerstriber skyldes sult i den periode, hvor fjeren vokser ud. Nye forsknings resultater de sidste årtier har dog vist, at årsagerne til dette fænomen er et kompleks af stress faktorer, hvor sult kun tæller for en lille del. En vigtig årsag, som har direkte indflydelse på en fugls normale liv og som influerer på dets stofskifte er, når en fugl bliver indfanget, målt, vejret og ringmærket. Af samme årsag er fangenskabfugle også kendt for at have flere hungerstriber, eller sultestriber, som det også kaldes, f. eks. i volierer uden mulighed for at gemme sig. Men også andre antropologiske forstyrrelser, som trafik støj og anden larm kan fremkalde sultestriber. Ligeledes kort- eller langsigtede forandringer i omgivelserne, såsom dårligt vejr og fragmenterede områder. Hyppigheden af hungerstriber varierer fra familie til familie, kragefugle (Corvidae) har mange, mursejlere (*Apus apus*) få, og redeunger har flere end gamle fugle.

Fugle med mange hungerstriber har en lavere overlevelses procent og mindre held til at finde en mage, fordi fraværet af sultestriber er et tegn på gode gener eller høj kvalitet, og nogle fugle har en større stress tolerance end andre. Fordi tilstedeværelsen af sultestriber er en fejl i udviklingen og et stort handicap for fuglen, har naturens udvælgelse arbejdet på denne misdannelse. Arter med større risiko for at blive en rovfugls bytte har færre hungerstriber end andre arter, som kun sjældent bliver taget, og hyppigheden er større i hale- end vingefjer og mere almindelig i de inderste vingefjer i forhold til håndsvingfjerene, fjer, der som bekendt er mindre vigtige for fuglens flyveegenskaber.

Den hyppigste abnormitet i fjer er hungerstriber. Hvor hyppigt de optræder viser en ny undersøgelse, hvor 3.200 spurvefugle skind blev undersøgt og det viste sig at 5.9% havde en eller flere sultestriber (Møller et al. in prep.), men indenfor de forskellige arter er hyppigheden meget forskellig, f. eks. blandt 1919 American Kestrels (*Falco sparverius*) var det sågar 91.5% (Bortolotti et al. 2002) . Derfor er det overraskende at der er skrevet så lidt om dette fænomen, dets årsag og følgevirkninger, og den smule der er skrevet er at finde i ofte vandskelig tilgængelige tidsskrifter. Tager vi de store håndbøger så får hungerstriber siger og skriver ti linier i Campbell og Lack (1985: 474), i Terres (1980: 548) får fænomenet sågar 11 linier! .I den nylig udkomne mastodont *Handbook of Bird Biology* fra Cornell Lab. i U. S. A., der på 1.300 sider beskriver fuglenes biologi, er hungerstriber kun nævnt indirekte (side 3:28) "*nutritional deficiencies can lead to minor changes in barbule structure*" (Podulka et al. 2004) og i van Tyne og Berger (1976), Gill (2003), Brooke og Birkhead (1991) er hungerstriber slet ikke nævnte, ja selv i Lucas og Stettenheim (1972) er de ikke nævnt. Disse få eksempler må være tilstrækkelige til at belyse, hvor lidt opmærksomhed hungerstriber til nu har haft. Da fænomenet har stor betydning for fuglenes velbefindende, ja, sågar i nogle tilfælde overlevelses muligheder, må det have interesse at vide mere om dette emne, ikke mindst for ringmærkere, fugleholdere og andre, der studerer fuglene på nært hold, for slet ikke at tale om fredningsfolk. I det følgende vil der blive givet en oversigt over vor nuværende viden, hvad de betyder for den enkelte fugl, og nok så spændende, hvordan den naturlige udvælgelse har arbejdet på at formindske hyppigheden på denne åbenlyse fejl i fjerens udviklings historie.

Hungerstribers udseende

Den første der beskrev emnet var Riddle i 1908. Han beskrev sultestriber som værende op til en millimeter brede, gennemsgtige tværstriber, hvor fjeren under dennes vækst var blevet forstyrret i opbygningen af keratin. Sultestriber forekommer såvel på inder- og yderfanen, og ikke helt sjældent strækker de sig over begge faner. Vinklen på striben i forhold til fjerskaftet afviger en smule fra 90°, men forløber aldrig parallel med fjerstrålerne. Illustration 1



En mikroskopisk forstørrelse af en sultestribe viser, hvordan de enkelte fjerstråler har bøjet sig, på grund af en fejlagtig opbygning af bistrålerne og krogene, og fjerstrålerne er også i det defekte område tyndere. Illustration 2. En sjældnere variant af sultestriber er huller i stedet for striber (Murphy et al. 1989). Illustration 3. Den struktur beskadigelse som sultestriber forårsager fører ofte til at fjerstrålerne eller hele fjerskaftet brækker af. Illustration 4. I ekstreme tilfælde kan dette bevirke, at fuglen bliver ude af stand til at flyve (Stiefel 1985) Sultestriber kan optræde overalt i fuglens fjerdragt, dog varierer hyppigheden indenfor de enkelte fuglefamilier, køn og alder (Møller 1994).



Illustration 2. Mikroskopisk optagelse af en sultestribе 80 X forstørret. Fra Stiefel 1985 i Bub 1985:50. De forandrede strukturer i striben set let.

Illustration 1. En tydelig sultestribе fra en halefjer fra en Skovskade (*Garrulus glandarius*)
Foto: Wolf Dieter Busching.



Illustration 3. Vingefjer fra en Solfugl (*Leiothrix lutea*) med "sultehul" i håndsvingfjer 7. Foto: Wolf Dieter Busching.

Illustration 4. Halefjer fra en Maskedompap (*Pyrrhula erythaca*). Her ses tydeligt, hvordan fjerstrålerne er brækket af der, hvor sultestribеerne har været, ikke bare i spidsen af fjerene, men også i områder længere nede på fjerens fane. Det siger sig selv, at dette må påvirke fuglenes flyveevne. Foto: Wolf Dieter Busching.



Voksestriber

Da hungerstriber ofte forveksles med voksestriber vil en nærmere definition af begge nok her være på sin plads. Voksestriber blev også for første gang beskrevet af Riddle (1908) og han beskrev dem som "fundamental bars". I modsætning til hungerstriber er voksestriber ikke gennemsigtige og derfor svære at få øje på. Deres synlighed er også forskellig fra familie til familie. Kragefugle har f. eks. meget tydelige (egne obs.), hvorimod mange andre har voksestriber, der er meget vanskelige at få øje på. Selv indenfor arten er der fundet stor forskel hos Gråspurven (*Passer domesticus*) (egne obs.). For alle gælder dog, at det kun er i bestemte lys vinkler at det er muligt at se dem, hvilket giver dem en vis lighed med vandmærker i papir. Illustration 5



Illustration 5. Halefjer med tydelige voksestriber fra venstre Skovpiber (*Anthus hodgsoni*) og til højre Bysvale (*Delichon urbica*). Fotos Wolf Dieter Busching.

På fjer med en broget pigmentering er voksestriber umulige at se, og modsat hungerstriber er de ikke altid synlige fra begge sider. Voksestriber ses som skiftevis mørke og lyse bånd, der forløber tværs over fjerens fane på vinge- og halefjer, men sjældnere på andre konturfjer. De mørke dannes om

dagen, de lyse om natten. Tilsammen repræsenterer en mørk og en lys stribe altså 24 timers vækst. Hos dag aktive fugle skyldes den mørkere stribe et højere stofskifte om dagen, hvor der bliver indlejret mere melanin (MICHENER & MICHENER 1938, WOOD 1950). Den forskellige bredde af striberne skyldes formodentlig variationer i næringsoptagelsen i fjerens vækstperiode (GRUBB 1989, 1991, MØLLER 1996). I modsætning til hungerstriber skader voksestriber tilsyneladende ikke fjerens stabilitet.

Danske, engelske og tyske betegnelser for sulte- og voksestriber

På dansk kaldes hungerstriber også sultestriber, og voksestriber har mig bekendt ingen andre navne. På tysk er det også enkelt: her kaldes hungerstriber Hungerstreifen og voksestriber Wachstumstreifen. Derimod hersker der vild forvirring i det engelske sprog, hvor hungerstriber kaldes fault bars, hunger streaks, hunger faults, hunger traces, feather marks, starvation marks eller subordinate bars; og dyrlæger kalder dem stress bands. Voksestriber kaldes normalt for growth bars, men også ribbings, subordinate bars, watered barrings og feather bars er set, og tidligere blev de også kaldt fundamental bars, hvilket ofte også fejlagtigt blev benyttet for hungerstriber. Intet under at der med så mange forskellige fagtermer ofte er opstået forvekslinger (WOOD 1950, ERRITZOE et al. in prep.).

Nu ikke et ord mere om voksestriber og tilbage til hungerstriberne. En variant af hungerstriber er muligvis blege bånd, der af og til ses på vinge- og halefjer, og som sikkert skyldes nedsat stofskifte med deraf følgende mindre aflejring af melanin farvekorn under fjerens vækst. Illustration 6

Bushing (2000) fandt blandt 99 plukninger af Stor Flagspætten (*Dendrocopus major*) hele ni med hvidlige bånd på både vinge- og halefjer. Alle ni Flagspætter var ungfugle i deres første voksendragt. Selv har jeg også ofte set dette fænomen hos mange forskellige arter. Illustration 6.

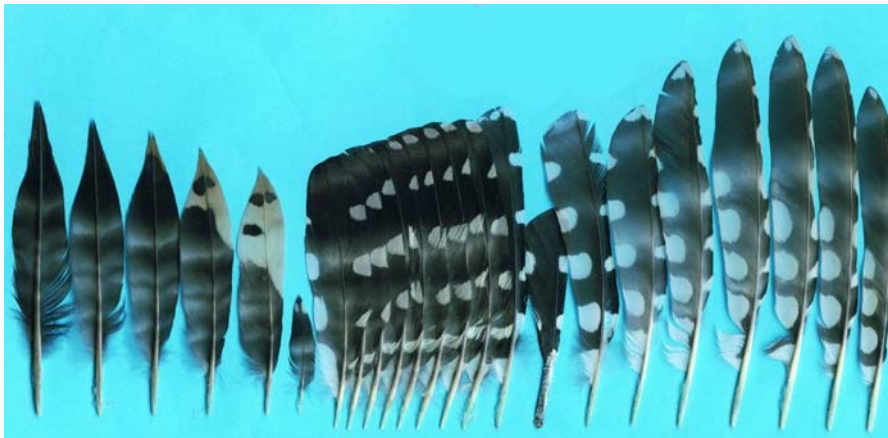


Illustration 6 Hale- og vingefer af en ung Stor Flagspætte (*Dendrocopus major*) med lyse tværbånd. Foto: Wolf Dieter Busching.

Årsagerne til hungerstriberne

Hungerstriber skyldes en proces i udviklingen der helt klart er gået galt da hungerstriber blev dannet og de er dannet under stressfulde og ugunstige forhold i omgivelserne (Møller et al. in prep.). Til dato er de følgende årsager blevet beskrevet: sult, dårligt vejr, indfangning med måling, vejning og ringmærkning for øje, stress hos den mindste redeunge, menneskelige

forstyrrelser, ingen adgang til at skjule sig og fragmenterede områder (Erritzøe & Busching 2006).

Tidligere, ja, indtil for få årtier siden, var sult forklaringen på hunger- eller sultestriberne, men vel og mærke manglende ernæring i den tid, hvor de nye fjer voksede ud. Denne hypotese blev kraftig understøttet af Slagsvold (1982), Harrison (1985) og Newton (1986), således fandt Newton at Spurvehøgens (*Accipiter nisus*) rede unger fik flere hungerstriber på regnfulde dage med mindre føde, og Slagsvold så, hvordan underernærede krage unger (*Corvus corone cornix*) både havde flere hungerstriber og albinistiske fjer. Også Harrison i Campbell og Lacks *Dictionary* fra 1985 nævner sult som årsag.

I modsætning til Spurvehøgen var unge Fiskeørne (*Pandion haliaetus*) ikke så vejr ømtålelige, da de selv i dårlige vejr perioder ikke fik hungerstriber (Machmer et al. 1992).

Et arbejde af Murphy et al. (1989) taler imidlertid for, at manglende ernæring ikke kan være den eneste årsag til hungerstriber. Han og hans team opdagede nemlig, at iblandt 44 Hvidpandet Spurve (*Zonotrichia leucophrys*) fra Amerika, der i 36 timer ingen ernæring fik, hvorved de tabte 19% af deres totalvægt, var der kun 19 der fik hungerstriber, og alle 19 havde - i modsætning til resten - været indfanget og undersøgt i hånden! Men hos alle fuglene havde der udviklet sig defekte fjer, der så ud som om de på fjerens langside var blevet barberet.

MACHMER et al. (1992) opdagede, at unge fiskeørne, der hyppigt blev taget i hånden og undersøgt, fik betydeligt flere hungerstriber end en kontrolgruppe, der enten kun fik få besøg eller ingen. De opdagede også, at den mindste i reden, der som bekendt har den laveste status, også havde de fleste hungerstriber. Lignende resultater nåede også Negro og hans team (1994), som undersøgte sammenhængen mellem manglende føde og stress som følge af at blive undersøgt i hånden, hos den Amerikanske Tårnfalk (*Falco sparverius*). Fröhlich (2005) undersøgte 2004/05 hvordan fjerene voksede hos 17 unger af den Brune Skua (*Stercorarius antarctica*) fra de klækkede og indtil de fløj af reden. Desuden blev deres føde undersøgt. Også hun nåede til den samme konklusion.

Alle her nævnte årsager udløser hos et individ stress, og stress udløser som bekendt en kaskade af psykologiske spontane reaktioner, som alle kan spores i stofskifte processen (Buchanan 2000). Med andre ord betyder det, at en organisme under stress har brug for

mere energi end en ikke stresset organisme ((Møller & Swadde 1997). Denne, på grund af den forhøjede energi omsætning, forandrede psykologiske reaktion skaber kaos i fjerdannelsen, således at der går kludder i den nøjagtige dannelse under væksten. En følge heraf kunne f. eks. også være en feildannelse af fjer symmetrien! Dette viser følgende eksempel: En gruppe Stære (*Sturnus vulgaris*), der blev holdt i en steril voliere uden mulighed for at søge dækning, dannede flere asymmetriske fjer og hungerstriber end en kontrolgruppe, der fik en tæt beplantning i deres voliere med rige muligheder for at skjule sig (WITTER & LEE 1995, SOMMER 1996, i: LEUNG et al. 2000). Fugle i fragmenterede regnskove fik også flere asymmetriske fjer (Lens et al. 2002) og sultestriber (Sodhi 2002).

Da fældning er meget energikrævende, er denne gerne hos de voksne fugle henlagt til perioder, hvor fuglene er frigitte for andre krævende opgaver, såsom yngelpleje eller træk til fjerne egne, men hvor føden stadig forekommer i rigelig mængde, ja, hos nogle standfugle er den endda fordelt over mange måneder eller hele året (Cramp & Simmons 1977-1994). Hos rede unger derimod er den fase, hvor fjerene dannes en meget ømtålelig periode, idet de samtidig skal opbygge deres krop med alle dens organer, og ungerne reagerer derfor meget kraftig selv på svage stress situationer ved at danne hungerstriber. Således iagttog JOVANI & BLAS (2004) hos unge Hvide Storke (*Ciconia ciconia*) tre gange så mange hungerstriber som hos de gamle fugle. Også unge Landsvalen (*Hirundo rustica*) har flere sultestriber end de gamle (SERRANO & JOVANI 2005), og hos Gråspurven kan der hos nyudfløjne unger være mere end hundrede sultestriber i vinge- og halefjer når disse yngler på steder, hvor der er megen menneskelig uro (egne obs.). Også andre forfattere har beskrevet flere hungerstriber hos ungfugle i forhold til gamle fugle SLAGSVOLD 1982, HAWFIELD 1986, JOVANI & BLAS 2004).

En anden interessant ting er den forskellige dannelse af hungerstriber hos de to køn. Dawson et al. (2001) opdagede således hos den Amerikanske Tårnfalk at hunnen havde betydeligt flere sultestriber i forhold til hannen, hvilket han forklarer med den større stress hunnen er udsat for i yngelpleje perioden.

Det formodes at sultestriber hos voksne fugle også somme tider kan reflektere forholdene den forgangne sommer. F. eks. viste Landsvaler, der sidste år havde fået deres haler kunstigt forlængede, ved næste fældning året efter flere hungerstriber (Møller 1989). Som bekendt foretrækker Landsvale hunner partnere med lange haler, da disse signalerer gode gener (Møller 1994). Derfor kan man forestille sig den stress, som en han med falske køns karakterer må få, når han hele tiden er ombejlet af det andet køn.

En interessant formodning er blevet fremsat af King og Murphy (1984), der formoder en direkte sammenhæng mellem hungerstriber og skrækfældning. Efter deres udsagn forårsager et chok eller forskrækkelse en spontan krampagtig sammentrækning af ringmusklen, der omgiver den voksende fjer der endnu har en blød substans, og dette medfører en forkrøbling af fjerstrålerne på det sted fjerens er nået at vokse ud. Anderledes med skrækfældning. Her drejer det sig om færdig dannede hårde og døde fjer. I sådanne tilfælde bevirker sammentrækningen af musklen i chok situationer ikke, at fjerens bliver forkrøblet, men derimod spontan udstødt. Den nye fjer, der vokser ud i den udstødte fjers sted, er altid kortere, og da den vokser langsommere har den også smallere voksestriber (Larianow 1935) og Illustration 7.

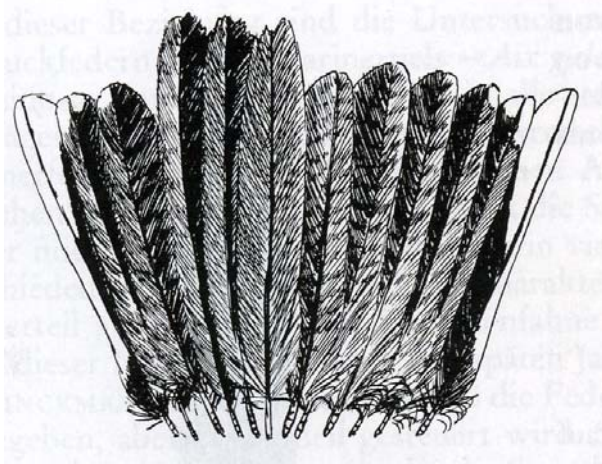


Illustration 7. Tegning af halefjer fra en Musvit (*Parus major*) med ni gendannede fjer efter en skrækfældning. Først efter den næste fældning får den igen fjer med den normale længde. (Busching 2005: 34)

Hungerstriber som indikator for fuglens sundhedstilstand, og som et tegn på succes ved partner valg og yngelpleje

Sultestriber er tydelige at se på kort afstand, og tjener derfor formodentlig som et signal til hunnen om hannens kondition og gener. Det er således dokumenteret at Tårnfalke (*Falco tinnunculus*) med mange hungerstriber har dårligere yngle resultater og lever kortere (BORTOLOTTI et al. 2002) og Huskader (*Pica pica*) med fejlfrie halefjer har større kønsdele og får flere udflyjende unger i forhold til par med stærkt beskadigede haler. Desuden havde en etårig Huskade med lange halefjer et bedre immunforsvar end tilsvarende med kortere haler (FITZPATRICK & PRICE 1997, BLANCO & DE LA PUENTE 2002).

Vigtigt er det dog at bemærke, at to dyr af samme art, der eksperimentelt udsættes for de samme stress faktorer, kan have forskellig modstandskraft, og derfor viser forskellige reaktioner (BUCHANAN 2000). Således har undersøgelser af den Amerikanske Tårnfalk vist, at det samme individ i årenes løb stadig havde det samme antal hungerstriber. Dette kunne være et fingerpeg om den enkelte fugls stress tolerance (BORTOLOTTI et al. 2002)

Landsvale hanner med naturlige lange halefjer havde færre sultestriber end hanner med kortere haler. Derimod blev der ikke hos hunner konstateret nogen forskel mellem halelængden og hungerstriber (MØLLER 1994). Disse eksempler må tjene som eksempler på, at manglende sultestriber formodentligt er et kvalitets signal som hunnen bruger ved udvælgelse af mage.

Den Naturlige udvælgelses indflydelse på hungerstribe fænomenet.

Fjerstrukturen bliver svagere, når der er mange hungerstriber. Således brækker fjeren ofte på det sted, hvor hungerstriben befinder sig, og fjeren bliver ikke fornyet før til næste fældningsperiode (Illustration 4). Derfor er det ofte for fuglen et stort handikap, og må siges at være en fejl udvikling i naturens udvælgelse af de bedst egnede, fordi en fugl med mange hungerstriber har nedsat manøvre dygtighed og fuglen bliver derfor et lettere bytte for fjender (MURPHY et al. 1989). For eksempel var hyppigheden af hungerstriber i byttedyr af Duehøgen (*Accipiter gentilis*) omtrent tre gange større end i den samlede population, hvilket klart demonstrerer at predation arbejder kraftigt mod sultestriber (Møller et al. in prep.).

En ny hypotese, "the fault bar allocation hypothesis" siger, at fugle kan udvikle tilpasnings mekanismer, der reducerer sultestriber på de fjer, der er vigtigst til flyvning (JOVANI & BLAS 2004). Og minsandten om dette ikke er tilfældet! Undersøgelser af Storke har vist, at fordelingen af hungerstriber var så viseligt, at de fleste befandt sig inderst på vingerne, der har mindst betydning for fuglens flyvefærdighed (JOVANI & BLAS 2004), hvorimod hos den ikke flyvedygtige Struds (*Strutio camelus*) var hungerstriberne jævnt fordelt over alle dens konturfjer (DUERDAN 1909, i: JOVANI & BLAS 2004). Som en regel optræder sultestriber hyppigere i halefjer end i vingefjer, og i vingerne især i de inderste armsvingfjer, tertials og skulderfjer. Disse fjertyper er som bekendt af ringere betydning for fuglens manøvre dygtighed fordi de skal klare en meget mindre mekanisk belastning i forhold til håndsvingfjerene (SLAGSVOLD 1982, KING & MURPHY 1984, MACHMER et al. 1992, BORTOLOTTI et al. 2002, SERRANO & JOVANI 2005, SARASOLA & JOVANI 2006, EGNE IAGTTAGELSER).

Men naturens naturlige udvælgelse har ikke stoppet her. I et dansk studie af Spurvehøgens byttefugle blev næsten 32.000 byttefugle af 66 arter indenfor Passeriformes artsbestemt (Nielsen 2004), og resultatet blev sammenlignet med omkring 3.200 danske skindlagte spurvefugle. Resultatet lader formode at på grund af predation har naturens udvælgelse modificeret de mekanismer der kontrollerer udviklingen af hungerstriber således at de arter, der hyppigst optrådte som Spurvehøgens byttedyr, var dem med de færreste sultestriber. Dette resultat falder helt i tråd med at naturens udvælgelse især arbejder på træk, der er vigtige for artens overlevelse og reproduktion, og dette gør den ved at udvikle kontrol mekanismer der kan modificeres, når risikoen for at ende som bytte for en predator bliver for stor (MØLLER et al. in press.)

For en fugl, der som Mursejlere (*Apus apus*) tilbringer sin meste tid i luften, ville mange sultestriber være en katastrofe. To unge Mursejlere blev holdt i fangenskab i mørke og uden føde i henholdsvis 13 og 21 dage. Helt overraskende kom dette ikke til at indvirke på de voksende fjer, som slet ikke dannede hungerstriber (MITCHELL 1959). Det må dog i sandhedens interesse siges at hos voksne Mursejlere kan der meget sjældent optræde hungerstriber (Møller et al. in prep.).



Illustration 8. Halefjer fra en Saker Falk (*Falco cherrug*). De to til højre har i spidsen af fjerene nogle sultestriber, og selve spidsen er også abnorm. Fjeren til venstre er fra samme fugl året efter, hvor fjeren ikke havde nogen deformationer. Foto: Wolf Dieter Busching.

De fleste lægfolk er nok af den opfattelse, at "the hand of evolution", også kaldet den naturlige udvælgelse, arbejder aldeles perfekt ved udvælgelse af de bedst egnede gennem tusinder af år, og alle organismer og deres egenskaber den frembringer derfor er ufejlbarlige. Dette er ikke tilfældet. I tilfældet sultestriber er skaden sandsynligvis sket på et meget tidligt tidspunkt i fuglenes udviklings historie, hvor de første fjer strukturer blev dannet, og fejlen blev herefter overført til alle fjerbærende skabninger. Denne forklaring under forudsætning af en formodning om, at alle, eller næsten alle fugle familier danner hungerstriber, noget der til dato ikke er undersøgt. Efterhånden som stress, bl. a. på grund af predations trykket på en art gennem mange generationer blev for stort, har naturens udvælgelse så forsøgt på forskellige måder at fin justere fejlen, så den blev mindre hyppig.

I takt med at vi mennesker opdyrker og bebygger stadig flere områder, og de oprindelige fragmenterede naturområder mere og mere kommer til at ligge som øer i bølgende oceaner af kornmarker og nøgne pløjemarken uden nogen korridorer mellem øerne, må vi erkende at faren for lokale populationers uddøen stiger. Her kan hungerstriber måske være et tidligt signal til frednings myndigheder om, at et områdes fugle lever under dårlige betingelser (Lens et al. 2002)

Anvendt litteratur

- BLANCO, G. & J. DE LA PUENTE. 2002: Multiple elements of the black-billed magpie's tail correlate with variable honest information on quality in different age (sex/classes). *Anim. Behav.* 63: 217-225.
- BORTOLOTTI, G. R., R. D. DAWSON & G. L. MURZA 2002: Stress during feather development predicts fitness potential. *J. Animal Ecol.* 71: 333-342.
- BROOKE, M. & T. BIRKHEAD 1991: *Ornithology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- BUCHANAN, K. L. 2000: Stress and the evolution of condition-dependent signals. *Trends Ecol. Evol.* 15: 156-160.
- BUSCHING, W. D. 2005: Einführung in die Gefieder- und Ruffingskunde. Aula Verlag, Wiebelsheim.
- CAMPBELL, B. & E. LACK 1985: *A Dictionary of Birds*. T. & A. D. Poyser, Calton.
- CRAMP, S. & K. E. L. SIMMONS (EDS.) 1977-1994: *The birds of the Western Palearctic*. Vols. 1-10. Oxford University Press, Oxford.
- DATHE, H. 1955: Über die Schreckmauser. *J. Ornithol.* 96: 5-14.
- DAWSON, R. D., G. R. BORTOLOTTI & G. L. MURZA 2001: Sex-dependent frequency and consequences of natural handicaps in American Kestrels. *J. Avian Biol.* 32: 351-357.
- DICKINSON, E. C. 2003: *The Howard & Moore Complete Checklist of the Birds of the World*. 3rd edition. Christopher Helm, London.
- ERRITZØE, J. & W. D. BUSCHING 2006: Der aktuelle Forschungsstand und darauf folgende Überlegungen zur Hungerstreifen und ähnlichen Phänomenen. *Beitr. Gefied.kd. Morphol. Vögel* 12: 52-65.
- ERRITZØE, J., K. KAMPP, K. WINKER & C. FRITH (in press): *A Dictionary for Ornithologists*.
- FITZPATRICK, S. & P. PRICE 1997: Magpies' tails: damage as an indicator of quality. *Behav. Ecol. and Sociobiol.* 40: 209-212.
- FRÖHLICH, A. 2005: Federdeformationen und Wachstum von Küken der Braunen Skua (*Catharacta antarctica lonnbergi*). 22. Internationale Polartagung 18.-24. 9. 2005 Jena – Poster.
- GILL, F. B. 2003: *Ornithology*. W. H. Freeman & Co., New York.
- GRUBB, T. C. JR. 1989: Ptilochronology: feather growth bars as indicator of nutritional status. *Auk* 106: 314-320.
- GRUBB, T. C. JR. 1991: A deficient diet narrows growth bars on induced feathers. *Auk* 108: 725-727.
- HARRISON, C. J. O. 1985: Plumage. In: B. CAMPBELL & E. LACK (eds.). *A Dictionary of Birds*, pp. 472-474. Poyser, Calton.
- HAWFIELD, E. J. 1986: The number of fault bars in the feathers of Red-tailed Hawks, Red-shouldered Hawks, Broad-winged Hawks, and Barred Owls. *The Chat* 50: 15-18.
- JOVANI, R. & J. BLAS 2004: Adaptive allocation of stress-induced deformities on bird feathers. *J. Evol. Biol.* 17: 294-301.
- KING, J. R. & M. E. MURPHY 1984: Fault bars in the feathers of White-crowned Sparrows: dietary deficiency or stress of captivity and handling? *Auk* 101: 168-169.
- LARIANOW, W. T. 1935: Über die Veränderung der Wachstumsgeschwindigkeit der Feder während der Mauser. *Zool. Anz.* 111: 212-219.
- LEUNG, B., M. R. FORBES & D. HOULE 2000: Fluctuating asymmetry as a bioindicator of stress: comparing efficacy of analyses involving multiple traits. *American Naturalist* 155 (1): 101-115.
- LUCAS, A. M. & P. R. STETTENHEIM 1972: *Avian Anatomy Integument*. Part 1-2. United States Department of Agriculture and Michigan State University, Washington D. C.
- MACHMER, M. M., H. ESSELINK, C. STEEGER & R. C. YDENBERG 1992: The occurrence of fault bars in the plumage of nestling ospreys. *Ardea* 80: 261-272.
- MICHENER, H. & J. R. MICHENER. 1938: Bars in flight feathers. *Condor* 40 (4): 149-160.
- MITCHELL, H. H. (1959): Some species and age differences in amino acid requirements. In: A. A. ALBANESE, (ed.) *Protein and amino acid metabolism*. Academic Press, New York. pp. 11-43.
- MURPHY, M. E., B. T. MILLER & J. R. KING 1989: A structural comparison of fault bars with feather defects known to be nutritionally induced. *Can. J. Zool.* 67: 1211-1317.
- MØLLER, A. P. 1989: Viability cost of male tail ornaments in a swallow. *Nature* 339: 132-135.
- MØLLER, A. P. (1994): *Sexual Selection and the Barn Swallow*. Oxford University Press, Oxford.
- MØLLER, A. P. 1996: Development of fluctuating asymmetry in tail feathers of the barn swallow *Hirundo rustica*. *J. Evol. Biol.* 9: 677-694.
- MØLLER, A. P., J. T. NIELSEN, & J. ERRITZØE & (in press): Losing the last feather: Feather loss as an anti-predator adaptation in birds. *Behav. Ecol.*
- MØLLER, A. P. & J. P. SWADDELE. 1997: *Asymmetry, Development Stability, and Evolution*. Oxford University Press, Oxford.
- NEGRO, J. J., K. L. BILDSTEIN & D. M. BIRD. 1994: Effects of food deprivation and handling stress on fault-bar formation in nestling American Kestrels. *Ardea* 82 (2): 263-267.
- NEWTON, I. 1986: *The Sparrowhawk*. T & A D Poyser, Calton.
- NIELSEN, J. T. 2004: Prey selection of sparrowhawks in Vensyssel. *DOFT* 98: 164-173.
- PODULKA, S., R. ROHRBAUGH, JR. & R. BONNEY, (EDS.) 2004: *Handbook of Bird Biology*. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY.
- RIDDLE, O. 1908: The genesis of fault bars in feathers and the cause of alternation of light and dark fundamental bars. *Biol. Bull.* 14: 328-371.
- SARASOLA, J. H. & R. JOVANI 2006: Risk of feather damage explains fault bar occurrence in a migrant hawk, the Swainson's hawk *Buteo swainsoni*. *J. Avian Biol.* 37: 29-35.
- SERRANO, D. & R. JOVANI 2005: Adaptive fault bar distribution in a long distance migratory, forager passerine? *Biol. J. Linn. Soc.* 85: 455-461.
- SLAGSVOLD, T. 1982: Sex, size, and natural selection in the Hooded Crow *Corvus corone cornix*. *Ornis Scand.* 13 (3): 165-175.
- STIEFEL, A. 1985: Wachstumsstreifen und Hungerstreifen der Federn, pp. 43-55. in: H. BUB: *Kennzeichen und Mauser Europäischer Singvögel*. Allg. Teil. Die Neue Brehm Bücherei. NBB 570. A Ziemensens Verlag, Wittenberg Lutherstadt.
- TERRES, J. K. 1980: *The Audubon Society Encyclopedia of North American Birds*. Alfred A. Knopf, New York.
- VAN TYNE, J. & A. J. BERGER 1976: *Fundamentals of Ornithology*. John Wiley & Sons, New York.
- WITTER, M. S. & S. J. LEE. 1995: Habitat structure, stress and plumage development. *Proc. R. Soc. London B* 261: 303-308.
- WOOD, H. B. 1950: Growth bars in feathers. *Auk* 67: 486-491.